



Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata

AÑO 2021

INTEGRIDAD BIÓTICA DE CHARCAS EN HUMEDALES PATAGÓNICOS:

VALORACIÓN DE MÉTRICAS DEL PAISAJE,
ENCUADRE AMBIENTAL
Y RESPUESTAS COMUNITARIAS

LIC. MANZO, LUZ MARIA

Trabajo de tesis para optar el título de Doctora
en Ciencias Naturales

Directora y director

Dra. Miserendino, María Laura y
Dr. Rodríguez Capítulo, Alberto

INTEGRIDAD BIÓTICA DE CHARCAS EN HUMEDALES PATAGÓNICOS: VALORACIÓN DE MÉTRICAS DEL PAISAJE, ENCUADRE AMBIENTAL Y RESPUESTAS COMUNITARIAS

LIC. MANZO, LUZ MARIA

Trabajo de tesis para optar el título de Doctora en
Ciencias Naturales

Directora y director

Dra. Miserendino, María Laura y

Dr. Rodríguez Capítulo, Alberto

AÑO 2021



**Facultad de Ciencias Naturales y Museo
Universidad Nacional de La Plata**

ÍNDICE

Agradecimientos	6
Resumen.....	7
Abstract	11
1 INTRODUCCIÓN	16
1.1 Definición de humedales.....	16
1.2 Importancia global de los humedales	17
1.3 Mallines: los humedales patagónicos	18
1.4 Hidrología de los humedales y su influencia sobre la biota	20
1.5 Cambios en el uso del suelo: Implicancias para los humedales.....	24
1.6 Uso de herramientas de teledetección y SIG para el estudio de los humedales.....	25
1.7 Modelos de regionalización del paisaje: una herramienta para el estudio de los humedales.....	28
1.8 La escala local: Hidrogeomorfología y génesis de los humedales	29
2 HIPÓTESIS Y OBJETIVOS.....	37
2.1 Hipótesis.....	37
2.2 Objetivos generales.....	37
2.3 Objetivos específicos.....	37
3 ÁREA DE ESTUDIO	39
3.1 Ubicación geográfica	39
3.2 Caracterización climática	40
3.3 Clasificación de los sitios de estudio: Escala regional	41
3.3.1 Biozonas	41
3.3.2 Provincias Fitogeográficas.....	45
3.4 Clasificación de los sitios de estudio: Escala local.....	48
3.4.1 Génesis del humedal	49
3.4.2 Contexto hidrogeomorfológico del humedal.....	53
4 MATERIALES Y MÉTODOS.....	58
4.1 Caracterización ambiental de las charcas	58
4.1.1 Análisis de nutrientes.....	59
4.1.2 Estado trófico de las charcas patagónicas	60
4.1.3 Determinación de clorofila <i>a</i> y del total de sólidos en suspensión.....	61
4.2 Cobertura del suelo circundante a las charcas patagónicas	62
4.3 Colecta y análisis de la comunidad de plantas acuáticas	63
4.4 Toma de muestra y análisis de la comunidad de invertebrados.....	65

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

4.4.1	Cálculo de métricas de invertebrados.....	68
4.5	Análisis del detrito orgánico.....	68
4.6	Análisis de datos: métodos estadísticos.....	70
4.6.1	Variabilidad ambiental	70
4.6.2	Relación entre los invertebrados y las variables ambientales	70
4.6.3	Predictores ambientales del ensamble de invertebrados y de la riqueza de plantas.....	71
5	RESULTADOS	73
5.1	Caracterización ambiental de las charcas patagónicas.....	73
5.1.1	Variabilidad ambiental de las charcas patagónicas a escala regional.....	75
5.1.2	Variabilidad ambiental de las charcas patagónicas a escala local	83
5.1.3	Estado trófico de las charcas patagónicas	89
5.2	Composición y cobertura de plantas acuáticas en charcas patagónicas	90
5.2.1	Atributos funcionales de la comunidad de plantas acuáticas en charcas patagónicas	95
5.3	Distribución del detrito orgánico en charcas patagónicas: análisis a escala regional	100
5.4	Distribución del detrito orgánico en charcas patagónicas: análisis a escala local	101
5.5	Comunidades de invertebrados acuáticos en charcas patagónicas.....	102
5.5.1	Composición y abundancia de invertebrados acuáticos en charcas patagónicas: análisis a escala regional	107
5.5.2	Composición y abundancia de invertebrados acuáticos en charcas patagónicas: análisis a escala local.....	109
5.5.3	Estructura de los ensambles de invertebrados acuáticos en charcas patagónicas: análisis a escala regional	110
5.5.4	Estructura de los ensambles de invertebrados acuáticos en charcas patagónicas: análisis a escala local.....	111
5.5.5	Atributos funcionales de la comunidad de invertebrados acuáticos.....	113
5.5.6	Relación entre las condiciones ambientales y los ensambles de la comunidad de invertebrados acuáticos	115
5.5.7	Valor predictivo de las clasificaciones a escala regional y local sobre los ensambles de invertebrados: análisis de partición de la varianza.....	120
5.6	Patrones de cobertura del suelo en inmediaciones de las charcas: análisis a escala regional.....	122
5.6.1	Patrones de cobertura del suelo en inmediaciones de las charcas: análisis a escala local	123
5.7	Predictores a escala de paisaje y local de las métricas de invertebrados acuáticos	127
5.8	Predictores ambientales de la comunidad de invertebrados y de la riqueza de plantas	128

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

6	DISCUSIÓN.....	131
6.1	Gradientes ambientales: modeladores clave en los mallines patagónicos	131
6.2	Las charcas patagónicas y su rol en el sostenimiento de ensamblajes de plantas acuáticas.....	134
6.3	Charcas patagónicas: pequeños ambientes de gran diversidad de invertebrados acuáticos.....	136
6.4	Rasgos estructurales y funcionales de las comunidades de invertebrados en charcas patagónicas	138
6.5	Predictores naturales y antropogénicos de las comunidades de invertebrados acuáticos.....	140
6.6	Correspondencia de los ensamblajes de invertebrados con los esquemas de regionalización: escala local y de paisaje	142
6.7	Parámetros ambientales como predictores de las asociaciones de especies.....	147
6.8	Implicaciones para la conservación y el manejo de los humedales en Patagonia....	148
7	CONCLUSIONES	152
8	BIBLIOGRAFÍA.....	156

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo de tesis está dedicado a mi familia: Mamá, Papá, Cris, Juan, Pedro, Rosa e Iris. A mis amadxs sobrinxs Asael y Bernarda, y a mi hermana del alma Yani ¡Gracias por ser mi familia!

Agradezco enormemente a mi directora, Dra. Laura Miserendino, quien ha depositado su confianza en mi, y me ha brindado su tiempo y espacio desde el primer día de beca. Gracias Laura porque tu compromiso permanente, tu dedicación y tu conocimiento me han permitido crear este hermoso trabajo. ¡Este logro es de las dos!

Agradezco especialmente al Dr. Luis Epele y a la Dra. Marta Grech, quienes me han brindado sus herramientas, su conocimiento y, sobre todo, su amistad. Gracias amigxs porque han estado en cada momento, en ustedes me he apoyado mucho y sin dudas han hecho mi trabajo más fácil.

Agradezco a mi directora de beca, Dra. Patricia Kandus, quien me ha brindado su confianza, y su compromiso durante todos estos años. Gracias Pato porque la distancia no ha sido un impedimento para que me compartas tus saberes, y porque gracias a vos nos adentramos en el mundo de la teledetección.

Agradezco a mi director Dr. Alberto Rodríguez Capítulo, quien me ha brindado su apoyo, su tiempo, y su conocimiento. Gracias Alberto por estar presente ante cada consulta y, sin dudas, gracias por haberme hecho más fácil la tarea con la FCNyM.

Agradezco enormemente la colaboración de la Dra. Adriana Kutschker y del Lic. Alfredo Claveri en la identificación de las plantas acuáticas; y la colaboración del Dr. Miguel Archangelsky, de la Dra. Danielle Anjos Dos Santos y de la Dra. Cecilia Brand en la identificación de los invertebrados acuáticos.

Agradezco enormemente a todo el personal del CIEMEP. Gracias por la buena energía y la buena predisposición. Especialmente gracias a Analia Ramón, por contagiarme de su energía, por brindarme su ayuda, y por las charlas del mediodía.

Agradezco a la UPSJB, en donde me formé, primero como técnica, y luego como licenciada; y a la UNLP en donde me he formado como doctora. Agradezco también a la secretaría de posgrado de la FCNyM, por haber estado presente ante cada consulta, siempre con claridad, rapidez y buena energía.

Finalmente agradecer a toda la gente que ha participado de alguna u otra manera para que hoy pueda culminar con esta gran etapa en mi vida profesional. ¡A todos muchísimas gracias!

RESUMEN

En Patagonia los humedales se denominan “mallines”, término Mapuche que se refiere a suelos herbáceos, localizados en laderas de montañas o en áreas de planicies, con la presencia de agua superficial o subterránea. La zona central de los mallines se define como charca, término que se utiliza para definir a pequeños cuerpos de agua que pueden ser permanentes o temporarios, artificiales o naturales. Las charcas constituyen fuentes de agua y productividad primaria que sustentan la base alimentaria de innumerables especies de flora y fauna y, por ser la zona de los humedales con mayor productividad forrajera, presentan un uso ganadero generalizado que sustenta gran parte de la economía regional. Con los objetivos de analizar la distribución de las especies acuáticas (invertebrados y plantas) en las charcas en relación al encuadre hidrogeomorfológico, a los patrones climáticos y al uso de la tierra, y evaluar la respuesta de las comunidades en términos de diversidad, estructura y función, con relación a los cambios ambientales a diferentes escalas, se relevaron 59 charcas en humedales, las que se distribuyeron en un gradiente norte-sur entre los paralelos 36° y 54° S de la región Patagónica. De acuerdo a las variaciones geomorfológicas, climáticas y ambientales de la Patagonia, los sitios se clasificaron a escala de paisaje (biozonas y unidades de vegetación), y local (génesis y tipo hidrogeomorfológico). Para definir la biozona y las unidades de vegetación (fitogeografía) de cada charca, se utilizaron mapas correspondientes, en tanto que para definir la génesis y el tipo hidrogeomorfológico, se utilizaron imágenes satelitales de alta resolución como las del sistema Spot 5 y las de la base de datos del Google Earth Pro, cartas geológicas y datos de campo. Ambos abordajes se llevaron a cabo usando el software open source QGIS 3.4.

Para la caracterización ambiental de las charcas, se evaluaron variables morfométricas, físicoquímicas y biológicas. Además, se obtuvieron los datos de la temperatura y la precipitación media anual. Se registraron el largo y el ancho de cada charca para calcular el área. Además, se calculó la profundidad media y se registró la altitud. De la columna de agua, se registraron datos de: temperatura del agua (°C), conductividad específica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), total de sólidos disueltos (mg/l), pH, oxígeno disuelto (mg/l) y porcentaje de saturación. Además, se evaluó la alcalinidad (mEq/l de CaCO_3) y el total de sólidos en suspensión (TSS). Asimismo, se tomaron muestras de agua para cuantificar los nutrientes principales: PT (fósforo total) ($\mu\text{g}/\text{l}$), PRS (fósforo reactivo soluble) ($\mu\text{g}/\text{l}$), nitratos ($\text{NO}_3\text{-N}$) ($\mu\text{g}/\text{l}$), nitritos ($\text{NO}_2\text{-N}$) ($\mu\text{g}/\text{l}$), amonio ($\text{NH}_4^+\text{-N}$) ($\mu\text{g}/\text{l}$) y nitrógeno total (NT) ($\mu\text{g}/\text{l}$). Para establecer qué nutriente podría estar limitando el desarrollo del fitoplancton en los humedales se exploraron las relaciones NT:PT (nitrógeno total: fósforo total) y las de NID:PT (nitrógeno inorgánico disuelto: fósforo

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

total). En el laboratorio, se midió la concentración de clorofila *a* de muestras de agua filtradas en campo (filtro Sartorius GF/F). Finalmente, se evaluó el estado trófico de los humedales aplicando el Índice de Estado Trófico propuesto por Carlson (1977). Este índice fue calculado en base a la concentración de la clorofila *a*, del PT, y del NT.

Con la finalidad de incorporar información acerca de la integridad ecológica de las charcas y de las posibles fuentes de disturbios, se calculó la cobertura del suelo del área circundante a cada charca. Las variables de la cobertura del suelo (suelo desnudo, gramíneas/herbáceas, mallín, arbustos, árboles y urbano) fueron evaluadas como el porcentaje dentro de un círculo concéntrico de 100 m buffer alrededor de cada charca. El trabajo cartográfico fue realizado usando el software open source QGIS 3.4.

En cada una de las charcas estudiadas, se colectaron muestras cuantitativas de plantas acuáticas, las que incluyeron a todos los grupos funcionales: emergentes, hojas flotantes, sumergidas y terrestres. Para el método de colecta, se ubicaron tres transectas aleatoriamente desde el centro de cada charca hasta la línea de borde del agua. Luego, la comunidad de plantas fue evaluada en diez unidades muestrales circulares, las que se localizaron equidistantemente a lo largo de cada transecta. Los especímenes fueron conservados en bolsas y rotulados. Posteriormente, el material fue acondicionado en un herbario para su identificación. Las especies de plantas también fueron clasificadas según origen en nativas, endémicas, y exóticas.

Los invertebrados asociados a la columna de agua y a las plantas acuáticas, fueron colectados usando una red de marco D (500 μ m de poro). En cada charca, la red fue arrastrada cuatro veces desde la orilla hacia el centro, y desde el fondo hacia la superficie. El contenido de esas cuatro pasadas constituyó una muestra. Usando este procedimiento, se tomaron tres muestras por sitio. En el laboratorio, los organismos fueron identificados y cuantificados. Todos los invertebrados acuáticos (adultos y larvas) se asignaron a una de las seis categorías de grupos funcionales alimentarios: desmenuzadores, raspadores, predadores, colectores recolectores, filtradores y picadores herbívoros. Finalmente, se calcularon 40 descriptores de los atributos funcionales y estructurales de la comunidad de invertebrados para evaluar su respuesta a las variables ambientales.

Para evaluar la variabilidad ambiental de las charcas, se calcularon medidas descriptivas de acuerdo a las clasificaciones de los humedales (biozonas, unidades fitogeográficas, génesis y tipos hidrogeomorfológicos). También, se realizó un Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC) para evaluar las relaciones entre los invertebrados y las variables ambientales. Para examinar qué grupo de variables predictoras (biozonas, unidades fitogeográficas, génesis y tipos hidrogeomorfológicos) contribuyó mayormente a explicar la variación en la composición de la comunidad de

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

invertebrados en los sitios estudiados, se realizó un análisis de partición de la varianza. Finalmente, se realizaron modelos lineales generalizados (MLG) para analizar los efectos de las variables fisicoquímicas y de la cobertura del suelo sobre las métricas de invertebrados y sobre la riqueza de plantas acuáticas.

Aunque las charcas fueron semejantes en cuanto a profundidad (> 90% ~ 1 m) y tamaño (> 66% ~ 0,1 ha), exhibieron gran variación en la fisicoquímica del agua. Se observó una respuesta marcada del pH al gradiente latitudinal, en donde las charcas localizadas a menores latitudes presentaron valores entre neutros y alcalinos, y las de mayores latitudes exhibieron patrones francamente ácidos. La mayoría de las charcas estuvieron bien oxigenadas. La conductividad del agua de algunas charcas fue elevada (rango: 1050–4940 $\mu\text{S}/\text{cm}$), y mostró una tendencia decreciente de acuerdo a la posición este-oeste de los sitios, revelando una relación negativa con la precipitación. Varias charcas mostraron valores elevados de TSS. Esta variable aumentó conforme a la concentración de PT y de amonio, sugiriendo que la turbidez estuvo asociada a factores antropogénicos (pisoteo del ganado). En líneas generales, la concentración de nutrientes fue baja. No obstante, el TSI (PT) categorizó a la mayoría de las charcas como eutróficas (70%). Las concentraciones moderadas y altas de PT se relacionarían con la presencia de ganado, pero también responderían a factores naturales. La relación NT:PT fue baja, sugiriendo una limitación de N en los sitios. La concentración de clorofila *a* en las charcas resultó muy heterogénea, y el (TSI (Cl)) clasificó a la mayoría de ellas como mesotróficas (83%).

Las charcas patagónicas albergaron un abundante y diverso ensamble de plantas e invertebrados acuáticos. La riqueza de plantas (143 taxa) fue mayor a la reportada en trabajos previos en la región, siendo *Myriophyllum quitense* y *Juncus balticus* las especies que exhibieron la mayor frecuencia. La contribución de especies exóticas (26%) fue más alta que lo esperado, lo que se atribuiría a la inclusión de sitios disturbados, ya que estas especies son muy exitosas colonizando ambientes alterados. Las emergentes (45%) fueron dominantes, patrón que también fue observado en otros humedales comparables. Las terrestres exhibieron una alta proporción (37%) y permitirían evidenciar los efectos adversos del pastoreo. Por otro lado, el ensamble de invertebrados (119 taxa) fue dominado por Insecta, donde la familia Chironomidae (*Parametriocnemus* sp., *Orthocladius* sp, *Parapsectrocladius* sp.) fue la más predominante y diversificada, en tanto que los crustáceos (*Hyallela* sp.; Copepoda spp., Ostracoda spp., Cladocera spp) dominaron el ensamble en términos de densidad. Varios taxa fueron endémicos (*Andesiops ardua*, *Liodessus patagonicus*, *Luchoelmis cekalovici*, *Halipilus subseriatus*) y otros resultaron importantes como vectores de enfermedades (*Culex brethesi*, *Culex dolosus*, *Aedes albifasciatus*). La presencia de

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

estas especies evidencia la importancia de estos ambientes en términos de biodiversidad a escala local y regional. Este trabajo demostró que los ambientes acuáticos y su biota son afectados por múltiples factores tanto locales como regionales. El ACC reveló que una fracción de la variación en la abundancia de los invertebrados acuáticos en los sitios fue explicada por factores naturales atribuidos a la posición geográfica, tales como la temperatura, la precipitación media anual, y la alcalinidad; y a factores antropogénicos asociados al uso del suelo (i.e., ganadería), tales como la concentración de PT y amonio. Además, evidenció que los esquemas de clasificación local como de paisaje fueron importantes, definiendo la variación en la estructura de los ensamblajes de invertebrados. Así, de acuerdo a las biozonas y a la génesis, las charcas compartieron ciertos grupos de ensamblajes de invertebrados acuáticos. El análisis de la partición de la varianza permitió validar que ambas categorías podrían predecir significativamente ($p=0,001$) la distribución de los invertebrados. Sin embargo, el modelo que relacionó a los invertebrados acuáticos con la génesis tuvo un mejor ajuste que el de las biozonas y, por lo tanto, sería más robusto para predecir los ensamblajes de invertebrados en las charcas patagónicas. Otro rasgo interesante fue que los patrones de cobertura del suelo en las inmediaciones de las charcas mostraron mayores diferencias a escala local, cambiando por origen o génesis. Los efectos antrópicos que derivan del uso del suelo parecerían alterar la biota por cambios en la estructura de la vegetación en la zona de influencia de las charcas. La ganadería es una de las principales formas de uso de la tierra en la Patagonia y, como se reflejó en este estudio, puede afectar la biota y la integridad ecológica de las charcas. Sería importante instrumentar acciones para la preservación y el mantenimiento de estos ecosistemas. Por ejemplo, mediante prácticas de rotación para minimizar el efecto del sobrepastoreo, el vallado del área de humedal y la creación de bebederos para el ganado. Aunque, los humedales de la Patagonia se encuentran en un relativo buen estado de conservación, debido a la falta de un marco legislativo, la conservación de los mismos y su biota asociada continúa siendo una preocupación. En este sentido, la clasificación o regionalización puede ser una herramienta importante a tener en cuenta a los fines de la gestión, principalmente para establecer estrategias de manejo y prioridades de conservación. Si las charcas albergan comunidades diferentes de acuerdo a su génesis, la tipología de la charca importa, y sería relevante a la hora de delimitar áreas protegidas. También sería importante al momento de definir pautas de mitigación y restauración de ambientes degradados. Así, la creación o construcción de charcas artificiales puede ser una opción válida para recrear ambientes que se han perdido y ayudar a restaurar la biodiversidad acuática a escala de paisaje, incrementando la conectividad, la resiliencia y la biodiversidad.

ABSTRACT

In Patagonia, wetlands are called “mallines”, a Mapuche term that means herbaceous soils located on mountain slopes or plateaus, where water accumulates. Central zone is defined as pond, small waterbodies that could be permanent or intermittent, artificial or natural. Ponds are sources of water and stand of primary producers, which support several terrestrial and aquatic species through food webs. Since the “mallines” are among the most productive pasturelands, they are used for livestock grazing and are involved in the regional economic development. This study was conducted in order to analyze the distribution of aquatic species (invertebrates and plants) at Patagonian ponds according to their hydrogeomorphological setting, climate patterns and land use; and to evaluate the responses of the physical structure and aquatic communities at different landscape scales. Sampling was conducted in a set of 59 ponds located along a north-south gradient between 36° y 54° S in the Patagonia region. Sites were classified based on landscape (biozones and phytogeographical units) and local scale (genesis and hydrogeomorphological types) taking into account the geomorphological, climate and environmental variation. Ponds location according to biozones and phytogeographical units were defined using their corresponding maps, while ponds genesis and hydrogeomorphological types were established using Spot 5 and Google Earth Pro satellite imagery, geological sheets and field data. The cartographic work was performed using the software open source QGIS 3.4.

Morphometric, physicochemical and biological characteristics were evaluated on each pond sampled. Mean annual air temperature and annual precipitation were obtained from digital maps. In addition, we included the following measures: length and width, pond area and depth, water temperature (°C), specific conductance ($\mu\text{S}/\text{cm}$), total dissolved solids (mg/l), pH and dissolved oxygen (mg O_2/l and %). Alkalinity was determined using the field titration procedure and total suspended solids (TSS) was assessed gravimetrically. Water samples were collected in order to determine main nutrient concentrations: total phosphorus (TP: $\mu\text{g}/\text{l}$), soluble reactive phosphorus (SRP: $\mu\text{g}/\text{l}$), nitrates ($\text{NO}_3\text{-N}$: $\mu\text{g}/\text{l}$), nitrites ($\text{NO}_2\text{-N}$: $\mu\text{g}/\text{l}$), ammonia ($\text{NH}_4^+\text{-N}$), and total nitrogen (TN: $\mu\text{g}/\text{l}$). We also estimated the ratio TN:TP (total nitrogen: total phosphorus) and DIN:TP (dissolved inorganic nitrogen: total phosphorus) to check the possibility of nutrient limitations. For planktonic chlorophyll *a* (C) determination, we filtered a known volume of pond water (Sartorius GF/F filter). The filters were extracted in acetone and the extracts measured with a spectrophotometer. Finally, we assessed the trophic state for each pond, applying the trophic state index (TSI) by Carlson (1977). The procedure was based on three parameters: chlorophyll *a*, total phosphorus and total nitrogen.

Land cover variables were assessed as the percentage cover within a concentric circle of 100 m buffer around the pond. This attempted to incorporate information about the ecological integrity of pond surroundings, as well as possible sources of disturbances explaining in situ environmental conditions. The adjacent land cover categories used here were bare soil, grasses/herbaceous, "mallín", shrubs, trees and urban. The cartographic work was performed using the software open source QGIS 3.4.

Quantitative macrophyte samples were gathered from all studied ponds. This survey was accomplished in order to include all functional groups present in a site: emergent, floating-leaves, submersed and landforms. At each site, three transects were established randomly from the center of the pond to the shoreline. Then, macrophyte community was assessed in ten circle units located equidistantly along each transect. Voucher specimens were removed by hand and stored in plastic bags. Material was subsequently conditioned for laboratory identification. Plant species were also classified as native, endemic and exotic.

Aquatic invertebrates associated with the water column and the aquatic plants were sampled using a D-frame net (500- μ m mesh). The net was swept vertically four times from the margins to the middle part of each pond, and from the bottom to the surface. The content of the four sweeps was pooled into one composite sample. Using this procedure, three samples were taken per site. In the laboratory, the organisms were identified and quantified. All aquatic invertebrates (adults and larvae) were assigned to functional feeding groups (FFG) as follows: scrapers, shredders, predators, collector gatherers, filterers and piercer herbivores. Finally, we calculated 40 metrics based on invertebrates community structure and investigated their response to the environmental variables.

We obtained descriptive summary measures in order to assess the variation ranges of media values of environmental variables according to wetland classifications (biozones, phytogeographical units, genesis and hydrogeomorphological types). In addition, a Canonical Correspondence Analysis (CCA) was performed to assess relationships between aquatic biota (invertebrate taxa) and environmental variables. To examine which group of predictor variables (biozones, phytogeographical units, genesis and hydrogeomorphological types) made the greatest contribution to the variation in community composition from study sites and to identify the shared explained variance among pond classification approaches, a variance partitioning analysis was performed. Finally, the analysis of the effects of the environmental variables (physicochemical and land cover) on invertebrates metrics and aquatic plants richness was conducted using generalized linear models (GLM). Although ponds were similar regarding depth (> 90% ~ 1 m) and size (> 66% ~ 0.1 ha), they displayed a high physicochemical variation. We

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

noticed a pH response to the latitudinal gradient, where ponds located on low latitude had alkaline and neutral values, while the ones placed on high latitude displayed acid patterns. Most sites were well oxygenated. Conductivity was high in some ponds (range: 1050–4940 $\mu\text{S}/\text{cm}$), and decreased from East to the West, revealing a negative association with mean annual precipitation. Some ponds displayed high values of suspended solids. This variable increased in accordance with TP and ammonia concentration, suggesting that turbidity was probably associated with anthropogenic factors such as cattle trampling. At most sites nutrient concentrations were low. However, TSI (TP) indicated that most ponds were eutrophics (70%). Moderate and high concentrations of TP could be associated with anthropogenic factors such as livestock presence, and with natural factors. TN:TP ratio was remarkably low, suggesting a nitrogen limitation at sites. Chlorophyll *a* showed large spatial variability, and TSI (CI) classified most ponds as mesotrophic (83%).

Patagonian ponds sustained an abundant and diverse assemblage of aquatic plants and invertebrates. Plant richness (143 taxa) was higher than that reported in few comparable studies conducted in the region, being *Myriophyllum quitense* and *Juncus balticus* the most frequent species. In the regional context, alien species contribution (23%) was higher than expected, which would be attributed to the inclusion of disturbed sites, which could favour invasive species. Emergent plant (45%) dominated the assemblage, pattern that has been reported for other temperate regions. Landforms displayed a high proportion (37%) and apparently could be used to reveal grazing effects. Invertebrates assemblage (119 taxa) was dominated by insect, being Chironomidae (*Parametrioctenemus* sp., *Orthocladius* sp, *Parapsectrocladius* sp.) the most diversified and prevailing family. In terms of density, crustaceans (*Hyalolella* sp.; Copepoda spp., Ostracoda spp., Cladocera spp) dominated the assemblage. Several taxa were endemic (*Andesiops ardua*, *Liodessus patagonicus*, *Luchoelmis cekalovici*, *Halipilus subseriatus*) or relevant as vector of diseases (*Culex brethesi*, *Culex dolosus*, *Aedes albifasciatus*). Our results suggest that ponds appeared as crucial reservoirs of aquatic biota (plants and invertebrates) being affected by multiple factors both local and regional.

CCA showed that a part of the variance on invertebrate density at sites was explained by natural factors, such as geographical position, mean annual air temperature, mean annual precipitation and alkalinity. In addition, it was also explained by anthropogenic factors linked with land use (livestock), such as TP and ammonia concentrations. CCA showed that ponds classification approaches (landscape and local level) were important governing invertebrates association. Thus, according to biozones and genesis, ponds shared some invertebrate assemblages. Variance partitioning analysis demonstrated that both categories were consistent in predicting invertebrate

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

species patterns at ponds ($p=0.001$). However, the model based on pond genesis had a better adjustment and, hence, it would be stronger in predicting invertebrate associations than the biozones regionalization scheme.

Another important feature was that land cover patterns showed higher differences at the local than at the landscape scale. Anthropogenic effects would influence the biota because land use practices would produce significant changes in vegetation structure around ponds. Livestock grazing is the most widespread land use at arid and semiarid areas in Patagonia and, as mentioned, it can affect the biota and ecological integrity of the ponds as well. Thus, it would be important to apply actions designed to conserve and to maintain ponds ecosystems. For example, through livestock rotation practices in order to minimize overgrazing effects, using fences at wetlands and creating mechanical devices for livestock watering. Although, most Patagonian wetlands are apparently well preserved, the lack of an appropriate legislation, pond integrity and associated biota are a matter of concern. Classification or regionalization schemes can be a valuable tool for planning and management purposes. Whether ponds support different invertebrate assemblages according to their origin or genesis, ponds typology matters and this could be relevant to define protected areas. In addition, it would be important to delineate management guidelines to restore degraded environments. Thus, construction of artificial ponds appears as an alternative to increase biodiversity on local and regional scales and to recreate aquatic environments in which ponds have been lost.



INTRODUCCIÓN

1 INTRODUCCIÓN

1.1 DEFINICIÓN DE HUMEDALES

Los humedales son áreas del territorio que permanecen periódicamente inundadas. La presencia frecuente de agua cerca de la superficie del suelo es la que impulsa al sistema natural, provocando la formación de suelos hídricos (Williams, 2006), sobre los que crece vegetación adaptada a condiciones de suelo saturado (i.e., hidrófitas) (Van der Valk, 2012), y a la cual se asocia una fauna característica. Se estima que estas áreas ocupan alrededor de 7×10^6 a 10×10^6 km², representando cerca del 5–8% de la superficie terrestre (Mitsch y Gosselink, 2015). En América del Sur, la superficie del territorio con presencia de humedales está muy por encima de la media (20% según Junk et al., 2013; Zhu y Gong, 2014), y en el caso de Argentina estos ecosistemas llegan a representar entre el 21 y el 23% de la superficie total del país (Kandus et al., 2008).

Las características ambientales de un humedal están determinadas fundamentalmente por procesos hidrológicos, que varían de acuerdo a diferentes factores, entre ellos, el clima local, la geomorfología, la biota y el ambiente fisicoquímico (Mitsch y Gosselink, 2015) (Figura 1-1). Estos factores producen globalmente una gran variedad de tipos de humedales. Debido a esto, cualquier definición que se utilice será arbitraria, y por tanto no existe una definición única y universalmente reconocida. Entre las más aceptadas está la utilizada por la Convención Ramsar (Convención sobre Humedales de importancia Internacional), que define a los humedales como “extensiones de marismas, pantanos, turberas o superficies cubiertas de agua, sean éstas de régimen natural o artificial, permanentes o temporarias, estancadas o corrientes, dulces, salobres o saladas, incluyendo las extensiones de agua marina cuya profundidad en marea baja no exceda los seis metros” (Ramsar Convention Secretariat, 2013). Complementariamente, en nuestro país, en el marco del Inventario Nacional de Humedales, se acordó que “se entiende por humedal a un ambiente en el cual la presencia temporaria o permanente de agua superficial o subsuperficial causa flujos biogeoquímicos propios y diferentes a los ambientes terrestres y acuáticos. Rasgos distintivos son la presencia de biota adaptada a estas condiciones, comúnmente plantas hidrófitas, y suelos hídricos o sustratos con rasgos de hidromorfismo” (SAyDS, 2019).

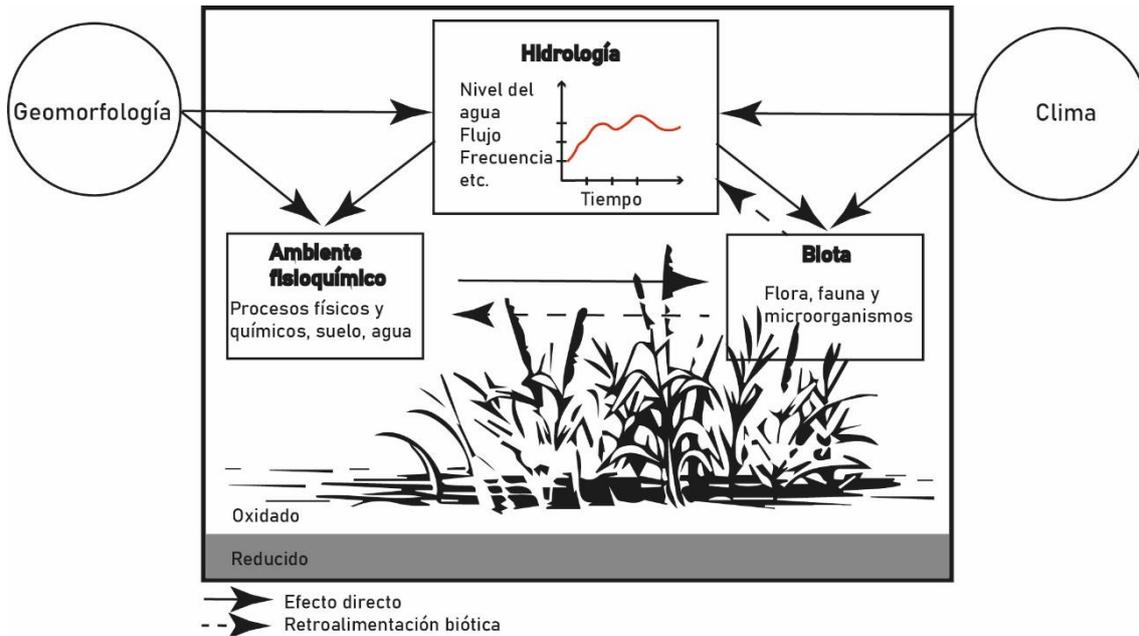


Figura 1-1. Modelo que ilustra la interacción entre los tres componentes básicos que definen a un humedal: la hidrología, el ambiente fisicoquímico y la biota. Modificado de Mitsch y Gosselink (2015).

1.2 IMPORTANCIA GLOBAL DE LOS HUMEDALES

Los humedales brindan múltiples servicios ecosistémicos, suministran alimentos y materiales de construcción para los seres humanos, y constituyen fuentes de agua y de productividad primaria que sustentan la base alimentaria de innumerables especies de flora y fauna (Secretaría de la Convención de Ramsar, 2015). Además, desempeñan funciones tales como el control de las inundaciones y la reducción de la erosión, la recarga y la descarga de los acuíferos (Junk et al., 2014), y cumplen un papel preponderante en la mitigación del cambio climático a nivel global, reteniendo cantidades de carbono semejante a la de los océanos (Kandus et al., 2011; Céréghino et al., 2014). A su vez, son muy valiosos como fuentes y transformadores de una multitud de materiales químicos, pudiendo remover contaminantes del agua (e.g., sedimentos y nutrientes) (Mitsch y Gosselink, 2015). A pesar de su importancia, los mismos constituyen uno de los ecosistemas naturales más amenazados a escala global (Dudgeon et al., 2006; Gioria et al., 2010). Investigaciones recientes muestran que desde el año 1900 se han perdido el 64% de los humedales del planeta (Davidson, 2014), lo que tiene una inmediata repercusión en las especies que dependen de los mismos. Estas pérdidas se deben a la acción antrópica asociada al crecimiento urbano (Brinson y Malvárez, 2002), al consumo excesivo y uso ineficiente de los recursos acuáticos (Schnack, 1999, Hill et al., 2016), a los efectos del uso de la tierra (i.e., pérdida, modificación, fragmentación de hábitats) (McKinney, 2006; Grimm et al., 2008; Shochat

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

et al., 2010), y al cambio climático (Vörösmarty et al., 2000; Moreno, 2005; Junk et al., 2013).

1.3 MALLINES: LOS HUMEDALES PATAGÓNICOS

Mallín o “*malliñ*” es un término Mapuche que se refiere a suelos herbáceos localizados en laderas de montañas o en áreas de planicies, con la presencia de agua superficial o subterránea (Mazzoni y Rabassa, 2018). Los mallines son humedales característicos de la región Patagónica; Mazzoni y Vázquez (2004) los definen como ambientes que frecuente o continuamente se encuentran inundados, y se caracterizan por poseer vegetación herbácea emergente adaptada a condiciones de suelo saturado. Se desarrollan en áreas localizadas del paisaje, asociados a la presencia de agua cerca de la superficie del terreno; por su tipo de suelo altamente orgánico y su flora característica constituyen formaciones claramente diferenciadas del área circundante (Raffaele, 1993). Esta condición es habitual en posiciones topográficas deprimidas, como cubetas de origen glacial, pisos de valles, y cuencas de deflación (Mazzoni y Rabassa, 2018). Aproximadamente el 5% de la Patagonia Argentina está ocupada por mallines (Bran et al., 2004). Los mismos se extienden desde la Cordillera de los Andes hacia la Costa Atlántica, en un gradiente de precipitación que disminuye hacia el este, y asociados a una gran variedad de ambientes, desde bosques lluviosos hasta la estepa árida (Perotti et al., 2005).

Independientemente de la fuente de agua dominante que alimenta al mallín, se observa un gradiente topográfico que es acompañado por un incremento gradual de la humedad en el suelo hacia las zonas más bajas (Gaitán et al., 2011). Este gradiente espacial de humedad crea una variabilidad de ambientes dentro del mismo mallín que se diferencian por la estructura de la vegetación y el suelo. De esta manera, Cremona y Enríquez (2015), definen dos zonas: una zona periférica y una zona central. La zona periférica se encuentra ubicada en una posición relativa más elevada en el relieve, dominada en general por diferentes tipos de gramíneas entre las que predomina el coirón dulce (*Festuca pallescens*). La napa freática suele estar en los primeros 50 cm del perfil del suelo durante el invierno, pero desciende rápidamente durante la época seca. A pesar de ello, el suelo permanece húmedo casi todo el año. El mismo se caracteriza por una buena fertilidad y la presencia de materiales finos (limos y arcillas) a lo largo de todo el perfil. La zona central, que puede coincidir o no con el centro geométrico del mallín, se corresponde con el sitio en que aflora el agua (anegamiento temporario o permanente), y por lo tanto exhibe dominancia de hidrófitas (especies vegetales adaptadas a condiciones de humedad) como juncáceas (*Juncus balticus*) y

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

ciperáceas (*Carex* sp.) (Figura 2-1). En general la napa se encuentra cercana a la superficie casi todo el año, los suelos suelen ser de texturas más finas y de un color más oscuro que los de la zona periférica, ya que poseen alto contenido de materia orgánica.

La zona central de los mallines se define como charca (el equivalente a su denominación en inglés “*pond*”), término que internacionalmente se utiliza para definir a pequeños cuerpos de agua con una superficie de entre 1 m² y 5 ha y una profundidad máxima de 8 m, que pueden ser permanentes o temporarios, artificiales o naturales (Biggs et al., 2007; Céréghino et al., 2008). Las charcas de los mallines constituyen ambientes acuáticos vitales dentro del paisaje, por sostener una alta riqueza taxonómica (Bloechl et al., 2010; Thiere et al., 2009), actuar como corredores biológicos y ofrecer múltiples servicios ecosistémicos (Hassall, 2014; Biggs et al., 2016). La heterogeneidad fisicoquímica de las charcas les permite crear y mantener una amplia diversidad de hábitats que proveen un conjunto diverso de nichos ecológicos (Williams et al., 2004; Hill, et al., 2017). Así, pese a su pequeño tamaño, estos ambientes tienen la capacidad de albergar ensambles ricos de flora y fauna (e.g., plantas acuáticas, invertebrados, anfibios, peces y aves) (Nicolet et al., 2004; Jeffries, 2011; Batzer, 2013), incluyendo una gran proporción de especies raras y endémicas comparada a la de otros ecosistemas de agua dulce (Williams et al., 2004; Davies et al., 2008; Colding et al., 2009; Goertzen y Suhling, 2013). Además, las charcas han sido reconocidas como proveedoras de importantes redes de conectividad en el paisaje, ya que permiten la dispersión de animales móviles, tales como insectos y anfibios (Céréghino et al., 2008; Gledhill et al., 2008), incrementando la diversidad a escala local.

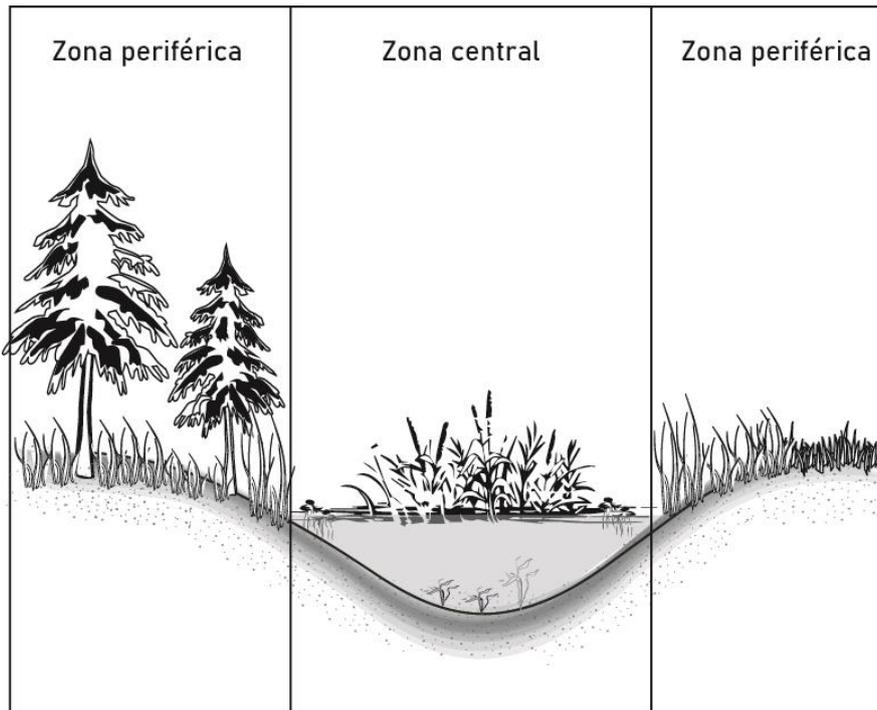


Figura 2-1. Esquema general de un mallín, donde se representan la zona periférica y la zona central (Cremona y Enríquez, 2015).

1.4 HIDROLOGÍA DE LOS HUMEDALES Y SU INFLUENCIA SOBRE LA BIOTA

La cantidad y calidad del agua es un factor crucial para los humedales como para todos los ambientes. La hidrología es la ciencia del agua, particularmente el conocimiento de su flujo y almacenamiento (Aber, 2012). La misma controla las características biogeoquímicas de los humedales, incluyendo las propiedades físicas, químicas y biológicas del suelo, la productividad de las comunidades bióticas y la calidad del agua (Reddy y De Laune, 2008). La profundidad del cuerpo de agua, los patrones de flujo, la duración y frecuencia de las inundaciones, que son el resultado de los ingresos y egresos de agua, perfilan la hidrología de los humedales (Mitsch y Gosselink, 2015). La misma es un aspecto importante a considerar, ya que permite determinar si el volumen de agua almacenado en el humedal incrementa o disminuye, así como cuáles son los procesos hidrológicos responsables de estos cambios (Treibitz et al., 2005). Una herramienta comúnmente usada para evaluar la hidrología de un humedal, como de cualquier otro ecosistema de agua, es el balance hídrico (Margalef, 1983). El mismo puede ser expresado con la siguiente ecuación:

$$P + EG_e + ES_e + CS_e + CR_e = ET + EG_s + CS_s + CR_s + \Delta V$$

P= Volumen de precipitación caída sobre el humedal

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

ET= Evapotranspiración del humedal

EG =Escorrentía subterránea (entrada – salida)

ES = Escorrentía superficial hacia el humedal

CR= Conectividad superficial con ríos o arroyos (entrada – salida)

ΔV = Cambio en el volumen del agua por unidad de tiempo.

La hidrología incide en el transporte de sedimentos, nutrientes y otros materiales desde y hacia el ambiente de humedal, lo que genera cambios en las características fisicoquímicas del mismo, tales como la concentración de oxígeno, la salinidad, la disponibilidad de nutrientes, el pH, entre otros (Van der Valk, 2012), y condiciona la biota que se desarrolla en estos ambientes. No obstante, la misma puede ser alterada por el ambiente fisicoquímico del humedal, por las comunidades bióticas y por las actividades humanas. Las modificaciones en el ambiente fisicoquímico tales como la acumulación de sedimentos y materia orgánica, pueden alterar la hidrología del humedal, por cambios en los egresos e ingresos del agua al ecosistema (Mitsch y Gosselink, 2015) (Figura 3-1 vía A). Al mismo tiempo, la biota puede controlar las condiciones hidrológicas y fisicoquímicas del ambiente de humedal a través de diferentes mecanismos. Los microorganismos catalizan muchos de los cambios químicos en el suelo del humedal, de esta manera controlan la disponibilidad de nutrientes e incluso la producción de toxinas (e.g., sulfuros) (Van der Valk, 2012). Las plantas acumulan sedimentos y materia orgánica, lo que interrumpe el flujo del agua y puede eventualmente disminuir la duración y frecuencia de las inundaciones (Mitsch y Gosselink, 2015) (Figura 3-1 vía B). Las actividades humanas también pueden ser causales de cambios en las características hidrológicas de los humedales. Por ejemplo, mediante la descarga de efluentes (de origen doméstico, industrial), o la extracción de materiales para la construcción (e.g., áridos), lo que altera las entradas de agua al ecosistema y la geometría de la cuenca (Manzo et al., 2020a). Debido a que los humedales son mayormente superficiales, incluso pequeños cambios en las condiciones hidrológicas pueden resultar en grandes cambios en la biota (Boix et al., 2008; Gascón et al., 2009), y en la productividad del ecosistema. La presencia o ausencia de organismos, su abundancia, la duración e intensidad del período reproductivo, los movimientos migratorios y las proporciones entre plantas herbáceas y leñosas son algunos ejemplos de estos cambios (Neiff, 2001).

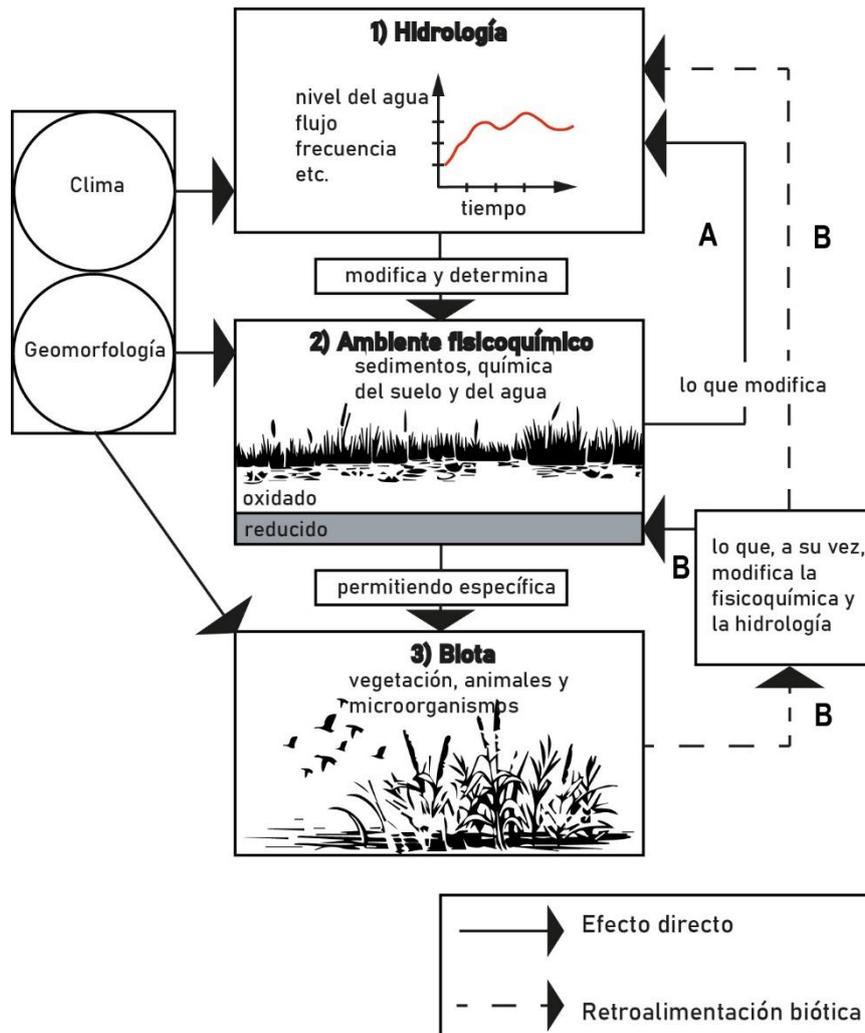


Figura 3-1. Efectos de la hidrología en el funcionamiento de los humedales y la retroalimentación biótica que incide en la hidrología, permitiendo específica biota. Las vías A y B representan la retroalimentación a la hidrología y a la fisicoquímica del humedal. Modificado de Mitsch y Gosselink (2015).

El hidroperíodo es otro de los factores que mayor influencia tiene sobre las comunidades de organismos acuáticos de los humedales, así como en la productividad y los procesos de descomposición del ecosistema (Zimmer, 2000). Van der Valk (2012), define al hidroperíodo como la frecuencia y duración de las inundaciones, y se puede expresar como el número de días por año en que el humedal se encuentra inundado. El hidroperíodo es propio de cada tipo de ambiente, y está influenciado por las características físicas del terreno y por la proximidad a otros cuerpos de agua (Arndt et al., 2016). Así, el hidroperíodo de un humedal incluye los ingresos y egresos de agua al sistema (e.g., precipitación, evapotranspiración, flujo superficial, flujo subsuperficial), es decir, es el resultado del balance hidrológico (Reddy y DeLaune 2008) (Figura 4-1).

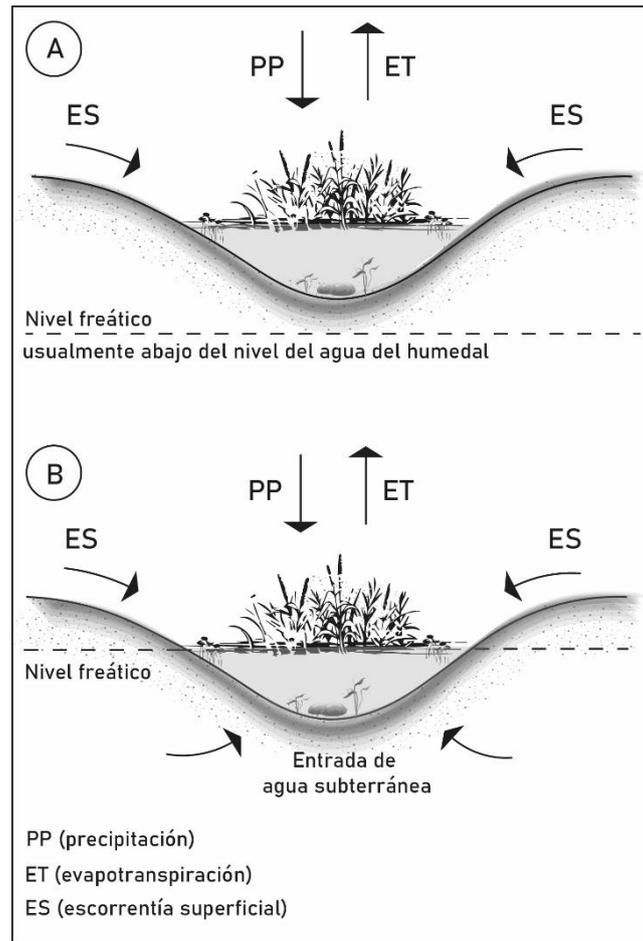


Figura 4-1. Balance hídrico de un humedal de depresión. A) Sin aporte de agua subterránea; B) Con aporte de agua subterránea. Modificado de Van der Valk (2012).

La interacción entre las entradas y salidas hidrológicas en los humedales (i.e., balance hidrológico), produce fluctuaciones estacionales, que posibilitan la ocurrencia de fases de sequía-inundación o permanencia. Entonces, en función del hidroperíodo, existen humedales temporarios que experimentan fases de sequía recurrentes (e.g., efímeros, intermitentes, estacionales, semipermanentes), y permanentes que sólo se secan en casos excepcionales (Williams, 2006). El hidroperíodo actúa como un factor estructurante de las comunidades que se desarrollan en los humedales (Gascón et al., 2005; Sharitz y Pennings 2006). En los humedales con hidroperíodos cortos se espera una baja diversidad taxonómica de invertebrados, debido a la influencia que tienen los efectos de la desecación (e.g., temperaturas elevadas, baja concentración de oxígeno) sobre la composición de la comunidad (Tarr et al., 2005). Por el contrario, los humedales con hidroperíodos largos presentarían ensamblajes de invertebrados más abundantes y diversos, ya que proveen un mayor tiempo para la colonización y sucesión de especies, y permiten que los organismos con fases acuáticas más largas puedan completar su ciclo de vida (Waterkeyn, et al., 2005). Del mismo modo, las comunidades vegetales en

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

los humedales han mostrado responder a los diferentes regímenes hidrológicos de varias maneras, incluyendo diferencias en la productividad primaria, en la diversidad de especies, y en su distribución dentro del humedal (Cronk y Fenessy, 2001).

1.5 CAMBIOS EN EL USO DEL SUELO: IMPLICANCIAS PARA LOS HUMEDALES

La magnitud de las alteraciones antropogénicas y su rápida extensión han llevado a que, en la actualidad, aproximadamente el 40% de la superficie terrestre esté destinada a cultivo y pastoreo (Asner et al., 2004). El pastoreo y desmonte para ganadería y agricultura, y el desarrollo urbano/industrial han generado un impacto importante sobre la base de los recursos acuáticos en vastas áreas del planeta (Allan, 2004; Villagran-Mella et al., 2006). Estos cambios en el uso del suelo han producido la degradación de los ecosistemas de agua dulce, induciendo cambios sustanciales en las propiedades fisicoquímicas del agua y determinando la pérdida de la biodiversidad (Akasaka et al., 2010; Thornhill et al., 2018). Asimismo, los resultados de un número importante de estudios sugieren que los cambios en el uso del suelo contribuyen al cambio climático local y regional (Houghton et al., 1999, Chase et al., 2000, Claussen et al., 2001, Defries et al., 2002, Brovkin et al., 2004), así como también al calentamiento global (Houghton et al., 1999; Lambin et al., 2001). Sumado a esto, las predicciones sugieren que los fenómenos globales del cambio climático (e.g., incremento de las temperaturas medias, de la radiación ultravioleta, y la disminución en las precipitaciones) actuarán sinérgicamente con los efectos del uso del suelo y con otros disturbios antrópicos locales y regionales, acelerando el ritmo de la degradación de estos ecosistemas (Brönmark y Hansson 2002, Perotti et al., 2005; Heino et al., 2009).

En la Patagonia Argentina, el pastoreo por herbívoros domésticos es el uso del suelo más ampliamente distribuido (Ayesa y Becker, 1991; Bonvissuto et al., 1993; Gaitán et al., 2011). Los ecosistemas patagónicos han sido usados como áreas de forrajeo desde comienzos del S.XIX, cuando la oveja doméstica fue introducida (Soriano, 1956). Varios autores sugieren que incluso niveles bajos de pastoreo pueden alterar las funciones de los humedales a través de la herbívora selectiva de la vegetación acuática, la carga de nutrientes vía orina y materia fecal, la compactación por pisoteo y el aporte de sedimentos (Schmutzer et al., 2008; Holmquist et al., 2010; Epele et al., 2015a). La disminución de la cobertura vegetal puede afectar los niveles tróficos más altos que dependen de estas especies vegetales (e.g., como hábitat, refugio y alimento) (Steinmann et al., 2003), a la vez que promueve el incremento de las tasas de evaporación y la pérdida del suelo por la erosión del viento y del agua (Kepner et al., 2000). Tales cambios vuelven vulnerable al ecosistema de humedal, afectando su

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

biodiversidad, integridad biológica y funcionamiento ecológico, es decir, modificando su capacidad para proveer servicios ecosistémicos esenciales (Feld et al., 2016).

Aunque a la fecha hay un escaso conocimiento acerca de la estructura, diversidad y funcionamiento de los ecosistemas de humedal, y cómo son afectados por las actividades antrópicas (Wood et al., 2003; Williams et al., 2004), Epele y Miserendino (2015b) reportan que el ganado, cuando es manejado inadecuadamente, es capaz de alterar la calidad del agua y los ensambles de invertebrados acuáticos. Asimismo, Manzo et al. (2020b) encontraron que la concentración de fósforo total resultó un fuerte predictor de las asociaciones de plantas acuáticas en humedales patagónicos, siendo explicada parte de la variabilidad de este nutriente por las influencias antropogénicas. En efecto, las plantas (Kutschker et al., 2014) y los invertebrados acuáticos (Epele et al., 2014) se perfilan como interesantes indicadores biológicos que permiten detectar la intensidad del uso del suelo en ambientes de la región. Dado que los invertebrados responden de forma consistente y predecible a los disturbios antropogénicos en los sistemas acuáticos, a menudo, son utilizados para evaluar el estado de conservación de los humedales (U.S. EPA, 2002). Como consecuencia de las tendencias en el uso de la tierra, la creciente demanda de agua dulce y el marco actual del cambio climático, se espera una reducción de los ecosistemas de humedales, junto con los bienes y servicios que ellos proveen (Kandus et al., 2010). En este contexto, resulta crítico desarrollar estudios que den cuenta del estado ecológico, así como de las posibles amenazas a la biodiversidad de los mismos y que brinden herramientas para contribuir a su manejo y conservación.

1.6 USO DE HERRAMIENTAS DE TELEDETECCIÓN Y SIG PARA EL ESTUDIO DE LOS HUMEDALES

El término “teledetección” proviene del inglés *remote sensing*, utilizándose a partir del año 1960 para describir observaciones de objetos efectuadas sin mediar contacto directo con ellos (Chuvienco, 2008). Es un término que aplica a una amplia variedad de medios de observación remota y supone las técnicas de adquisición de información de la superficie terrestre desde sensores instalados en plataformas espaciales (Rees, 2015). El fenómeno de teledetección es posible gracias a la interacción electromagnética entre el terreno y el sensor, la que genera una serie de datos que son procesados posteriormente para obtener información de la tierra (Chuvienco, 2008). La información es transmitida por el espectro electromagnético en radiación visible e invisible que es reflejada o emitida por los objetos en el suelo, transmitida a través de la atmósfera, y colectada por varios tipos de cámaras o

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

detectores (Aber et al., 2012) (Figura 5-1). Los sistemas orbitales permiten tomar información prácticamente de la totalidad del planeta. Esta dimensión global de la información es de enorme trascendencia para entender los grandes procesos que afectan al ambiente (e.g., cambio climático, desertificación, deforestación). Además, las características orbitales de los satélites de observación terrestre permiten adquirir imágenes repetitivas de toda la Tierra, siendo idóneo para abordar estudios multitemporales (análisis de inundaciones, cambios en el uso del suelo, fenómenos meteorológicos) (Chuvieco, 2008), y por lo tanto se revela como una técnica adecuada para el estudio de los ecosistemas de humedales y de la cobertura del suelo del área circundante.

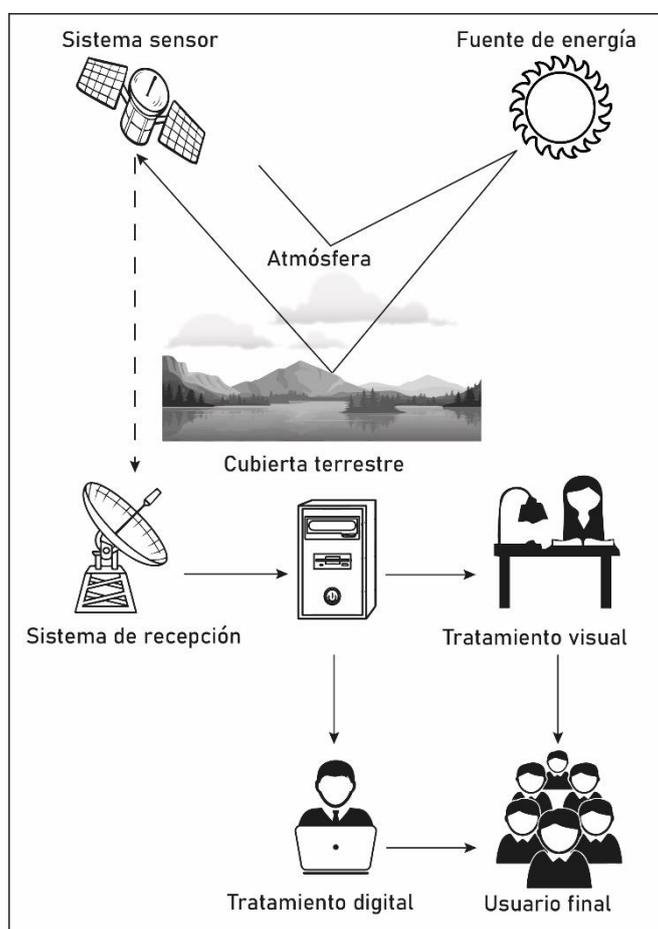


Figura 5-1. Componentes de un sistema de teledetección. Modificado de Chuvieco (2008).

Paralelamente al avance en sensores remotos, se han desarrollado tecnologías orientadas al almacenamiento, análisis y salida gráfica de la información espacial, que permiten aprovechar al máximo los datos que suministran los sensores, y manipular las imágenes a los fines de lograr un mejor entendimiento y comprensión de la realidad que ellas representan. En este marco se sitúan los Sistemas de Información Geográfica

(SIG) (o su denominación en inglés Geographic Information Systems, GIS). Los SIG incluyen equipos informáticos (hardware de computadora), programas de aplicación (i.e., software), datos digitales, personal, organizaciones, e instituciones para coleccionar, almacenar, analizar y mostrar información georreferenciada de la Tierra (Aber, 2012). Por lo tanto, la teledetección podría considerarse como una fuente más de datos para un SIG. En este sentido, el uso combinado de sensores remotos, SIG y experimentos de campo, ha permitido entender con más detalle el funcionamiento de los sistemas de humedales (e.g., las características de las comunidades bióticas, el régimen hidrológico, las condiciones del suelo, entre otros) e identificar su estado de degradación (i.e., la valoración de pérdida de sus servicios y funciones) (López et al., 2013).

En Argentina, la aplicación de estas herramientas ha proporcionado información detallada acerca de las áreas ocupadas por humedales. El Delta de Paraná, considerado un extenso macromosaico de humedales, ha sido intensamente estudiado mediante la utilización de esta tecnología (Grings et al., 2009; Kandus et al., 2011). Así, se han podido evaluar para la región fenómenos extremos, generar mapas de inundaciones (Minotti y Borro, 2011), de áreas afectadas por incendios y de la vegetación luego de cada evento (Salvia et al., 2011); monitorear patrones de productividad mediante la utilización de índices de vegetación verde y mapear los diferentes tipos fisiológicos de vegetación (Salvia, 2010). Al mismo tiempo, en la región Patagónica estas técnicas han permitido describir la variación espacio-temporal de la productividad primaria neta (atributo vegetacional) de los mallines en relación con las variables climáticas, y desarrollar un modelo para inferirla (Irisarri et al., 2012); cartografiar, caracterizar y clasificar los mallines en función de su productividad forrajera (tipos utilitarios) (López et al., 2005; Gaitán et al., 2009); y modelar su distribución espacial dentro de programas de conservación para la zona árida y semiárida (Crego et al., 2014). La distribución geográfica y conservación de los humedales se ha vuelto un tema clave a nivel mundial. Pese a que en nuestro país las tendencias presentes parecen demostrar un desarrollo progresivo en la aplicación de estas herramientas para el estudio de humedales, aún nos encontramos en un periodo de crecimiento. Por lo tanto, es de importancia generar información que contribuya a comprender desde una visión más integrada la dinámica de estos ambientes.

1.7 MODELOS DE REGIONALIZACIÓN DEL PAISAJE: UNA HERRAMIENTA PARA EL ESTUDIO DE LOS HUMEDALES

En las últimas décadas, ha habido un creciente interés en identificar los principales factores que controlan los patrones de distribución de las especies en los humedales, tanto en ambientes naturales como disturbados (Declerck et al., 2006; Hsu et al., 2011; Hamerlík et al., 2014; Kutschker et al., 2014; Turrini et al., 2015; Hill et al., 2017). En este sentido los esquemas de regionalización del paisaje resultan un contexto útil para analizar la respuesta de las especies (Hawkins y Norris, 2000), ya que delimitan áreas de relativa homogeneidad ecológica, donde es de esperar que comunidades bióticas similares se establezcan, y donde estrategias de manejo similares pueden llevarse a cabo (Stoddard, 2005). Las ecorregiones (e.g., biozonas, fitogeografía) son áreas de similar clima, cobertura vegetal, geología, suelo, hidrología (Morello et al., 2012), así como también de otras variables ecológicamente relevantes, tales como tasas de funcionamiento (flujos ecológicos y ciclos) y de disturbio (Turner y Gardner, 2015). Desde el punto de vista evolutivo las ecorregiones se caracterizan por manifestar respuestas ecológicas homogéneas al clima, a las actividades agrícolas, e industriales (Morello et al., 2012). En la República Argentina existen numerosos mapas que delimitan unidades geográficas considerando la vegetación (i.e., descripciones fitogeográficas) (Cabrera y Willink, 1973; Cabrera, 1976), y aspectos sociales como el uso, el deterioro y la conservación (i.e., descripciones fitosociológicas) (León y Anderson 1983; Boelcke et al. 1985; Burkart et al., 1999). Morello et al. (2012) describen ecorregiones cuyo abordaje no es exclusivamente fitogeográfico, ni fitosociológico, sino que integra además información biofísica y social. Recientemente, Oyarzabal et al. (2018) elaboraron un mapa integrando los relevamientos de la vegetación publicados en las últimas décadas, delimitando cada unidad fitogeográfica a partir de resolver discontinuidades e inconsistencias entre los relevamientos disponibles, y de esta manera sintetizaron el trabajo de más de tres generaciones de botánicos y ecólogos. Otro modelo de clasificación del paisaje es el de Del Valle et al. (1998; 2016), que delimita regiones homogéneas en términos de características climáticas, fitofisonómicas y geomorfológicas. Introduce en su análisis la clasificación de Soriano y Paruelo (1992) sobre la base del análisis digital (espacial y temporal) del Índice de Vegetación Normalizado (NDVI), y considera a su vez los esquemas de clasificación de Soriano (1956), Cabrera (1976), Bran (1992), y Somlo y Bran (1994).

Las prácticas de uso del suelo pueden afectar las características ecológicas y funcionales de los ecosistemas de agua dulce vía múltiples procesos que actúan a diferentes escalas espaciales. El estudio de la correspondencia entre la función y la

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

estructura de los ensambles de organismos a diferentes escalas espaciales aparece como una prometedora y necesaria línea de investigación dentro de los ecosistemas de agua dulce (Heino, 2009; Heino et al., 2017). Las implicaciones de estas investigaciones son muy significativas, porque permiten entender a qué escala espacial se producen efectos sobre la biota y, a su vez, determinar a qué nivel deben ser monitoreados (Hunsaker et al., 1990; Suurkuukka et al., 2012). A escala de paisaje los efectos del uso del suelo (e.g., urbano, agrícola) y los factores geográficos (e.g., latitud, altitud, temperatura), aparecen como fuertes controladores explicando las asociaciones de especies (Céréghino et al., 2012; Hassall y Anderson, 2014). Por ejemplo, Feld et al. (2016) observaron que los descriptores geo-climáticos (e.g., latitud, longitud y temperatura ambiental) y los de usos del suelo (e.g., agrícola y urbano) explicaron significativamente la variación de la biodiversidad (riqueza taxonómica, diversidad de Shannon Weaver) de 11 grupos de organismos (entre ellos vertebrados, invertebrados y plantas), en cinco ecosistemas acuáticos de Europa (ríos, lagos, pozas/charcas). No obstante, otros estudios argumentan que los factores a escala local como el tamaño de las charcas, el hidoperíodo, el tipo de sustrato y la química del agua son los que principalmente definen la composición de las especies en los humedales (Tarr et al., 2005; Gascón et al., 2009; Kutschker et al., 2014; Hill et al., 2015; 2017). En línea con estos hallazgos, Thornhill et al. (2018) evidenciaron que los factores locales como el área del humedal, la vegetación emergente, y el pH tuvieron una influencia más fuerte y consistente sobre la diversidad de invertebrados que los gradientes de uso del suelo considerados (urbanización y agricultura) en charcas de Inglaterra y Gales. Para la Patagonia Argentina, Epele et al., (2019) demostraron que la variación composicional (i.e., diversidad beta) de los invertebrados en las charcas era fuertemente explicada por las características locales de los cuerpos de agua, tales como la cobertura de plantas, el oxígeno disuelto y la conductividad, y por las variables climáticas como la temperatura ambiental, más que por las características del paisaje como la cobertura del suelo alrededor de las charcas (100 m buffer). Del mismo modo, Manzo et al., (2019) reconocen que la génesis de los humedales (i.e., el origen de la geoforma donde se emplaza el humedal) y los aspectos hidrogeomorfológicos de los mismos (e.g., dinámica del agua, elevación, topografía del emplazamiento) resultaron fuertes predictores de los ensambles de invertebrados.

1.8 LA ESCALA LOCAL: HIDROGEOMORFOLOGÍA Y GÉNESIS DE LOS HUMEDALES

Los humedales han sido clasificados de acuerdo a las características funcionales y estructurales con propósitos de inventario, evaluación y manejo (Malvárez et al., 2004).

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Estos sistemas de clasificación facilitan la generación de pautas de regulación y protección de los ecosistemas de humedales. Al comparar atributos de humedales emplazados en diferentes áreas, se pueden direccionar esfuerzos hacia aquellos que están en peligro o que son funcionalmente más valiosos para una región dada, y generar un conocimiento global acerca del funcionamiento de estos sistemas (Mitsch y Gosselink, 2015). Existe una gran variedad de tipos de humedales que resultan de diferencias en su fuente de agua, su hidrodinámica y su emplazamiento geomórfico (Van der Valk, 2012). Por tal motivo, estos son los atributos que frecuentemente se usan con propósitos de clasificación (Gopal, 2009). Las fuentes de agua pueden resumirse en la precipitación, los flujos horizontales superficiales o subsuperficiales, y los aportes de agua subterránea (Barker et al., 2009). En los humedales, la hidrodinámica está gobernada por la dirección y la energía del agua (Baker et al., 2008). Según Brinson (2009), existen tres categorías cualitativas de la dinámica local del agua: a) fluctuaciones verticales que resultan de la evapotranspiración y el subsecuente remplazo por la precipitación o el aporte de agua subterránea en el humedal; b) flujo unidireccional que va desde fuertes corrientes de canales confinados a flujos enlentecidos en una planicie de inundación con escasa pendiente; y c) flujo bidireccional que hace referencia al flujo superficial que resulta, por ejemplo, de olas mareales. Así, el nivel de energía de un humedal de depresión es generalmente más baja que la de un humedal conectado en una planicie aluvial, además el movimiento del agua en este último es preponderantemente unidireccional y hacia aguas abajo, mientras que en el primero la dirección del flujo es vertical (Kandus et al., 2010). El emplazamiento geomórfico (i.e., geomorfología), por su parte, se refiere a la geoforma de un humedal y a su posición topográfica en el paisaje. Existe una gran variedad de tipos de geoformas que potencialmente pueden retener agua y permitir el desarrollo de humedales (Semeniuk y Semeniuk, 2011). Por ejemplo, en los climas húmedos, los humedales pueden encontrarse en casi cualquier geoforma, pero en los climas secos, suelen restringirse a canales de ríos y depresiones (Van der Valk, 2012) (Figura 6-1).

	Tierras altas	Climas húmedos	Climas intermedios	Climas secos
Montaña				
Pendientes				
Planicies				
Canales				
↓ Cuencas				
Tierras bajas				

Figura 6-1. Geoformas que según el tipo de clima permiten el desarrollo de humedales. Modificado de Semeniuk y Semeniuk, 2018.

La geoforma determina el tamaño y la forma del humedal, y en algunos casos, la profundidad (Semeniuk y Semeniuk, 2018). Brinson (1993) y más tarde otros autores (Brinson y Malvárez, 2002; Brinson, 2009; Semeniuk y Semeniuk, 2018) se basaron en el emplazamiento geomórfico, en la fuente de agua dominante y en la hidrodinámica para describir siete clases de humedales (Figura 7-1, Tabla 1-1): 1) de depresión; 2) de franjas lacustres; 3) de franjas mareales; 4) de pendiente; 5) fluvial; 6) de planicie de suelo mineral; y 7) de planicie de suelo orgánico.

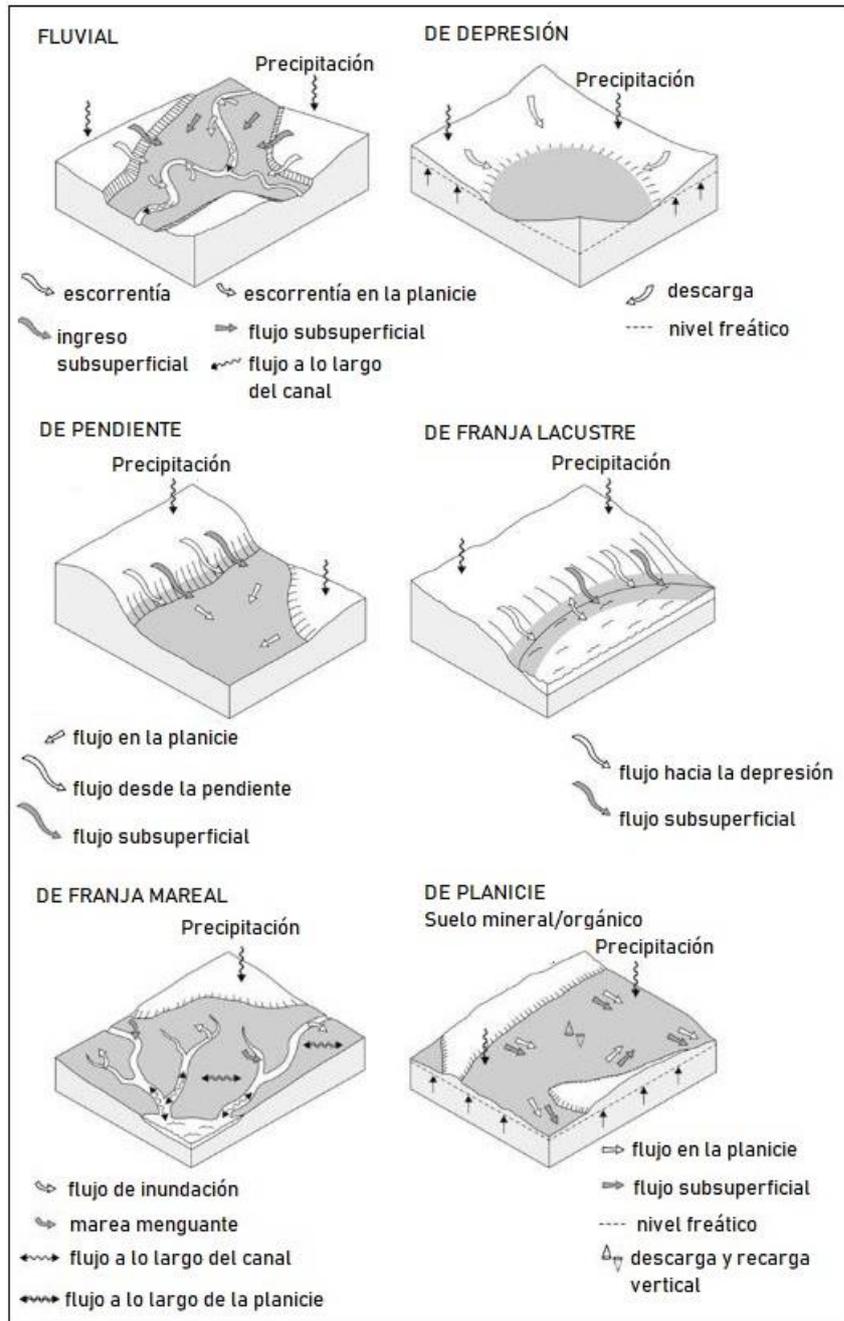


Figura 7-1. Clases de humedales de acuerdo al emplazamiento geomórfico, a la fuente de agua dominante, y a la hidrodinámica del sistema. Modificado de Semeniuk y Semeniuk (2018).

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 1-1. Clasificación hidrogeomorfológica de los humedales. Basada en el emplazamiento topográfico del humedal en el paisaje, en la fuente de agua dominante y en la hidrodinámica. Tomado de Brinson (2009).

Tipo de humedal	Emplazamiento geomórfico	Fuentes de agua dominantes	Hidrodinámica	Pérdidas de agua
Fluvial	-Planicies de inundación; -Corredores de ribera; -Asociados a canales de ríos.	-Escorrentía superficial entre el arroyo/río y el humedal.	-Unidireccional aguas debajo del río.	-Retorno del agua hacia el canal luego de una crecida; -Saturación del flujo superficial durante precipitaciones; -Descarga al canal; -Descarga de agua subterránea; -Evapotranspiración.
De depresión	-Posiciones topográficas deprimidas (i.e., depresiones).	-Precipitación; -Descarga de agua subterránea; -Interflujo de laderas adyacentes.	-Fluctuación vertical, principalmente estacional.	-Evapotranspiración; -Recarga de acuífero.
De pendiente	-En laderas con pendientes empinadas y ligereas	-Flujo e interflujo de laderas circundantes; -Precipitación.	-Unidireccional por la ladera.	-Saturación del flujo superficial y subsuperficial; -Evapotranspiración.
De franja lacustre	-Adyacentes a lagos.	-Precipitación; -Descarga de agua subterránea,	-Bidireccional, controlado por las fluctuaciones del nivel del agua del lago adyacente (e.g., seiches).	-Evapotranspiración; -Flujo de retorno al lago luego de una inundación; -Saturación del flujo superficial.
De franja mareal	-A lo largo de costas y estuarios. -Integrados en planicies de inundación.	-Flujo del río; -Corriente mareal; -Descarga de agua subterránea; -Precipitación.	-Bidireccional, controlado por las elevaciones del nivel del mar.	-Intercambio mareal; -Saturación del flujo superficial; -Evapotranspiración.
De planicie	-Terrazas de llanuras aluviales; -Fondos de lagos relictos.	-Descarga de agua subterránea.	-Fluctuación vertical, principalmente estacional.	-Evapotranspiración; -Saturación del flujo superficial.

Otra manera de clasificar a los humedales es de acuerdo a su origen o génesis. Así, los mismos pueden formarse por procesos naturales, geológicos o por actividades humanas (Gopal, 2009). Aquellos que son naturalmente producidos frecuentemente resultan de la actividad glacial, donde se involucran procesos de erosión y deposición (Rasmussen et al., 2018). El hielo erosiona el sustrato y va creando cuencas de variado tamaño y profundidad (Williams, 2006). Estos humedales reciben toda su agua directamente de las precipitaciones o de la escorrentía superficial (Mazzoni y Rabassa, 2018). Asimismo, los humedales pueden ocurrir como consecuencia de la deposición de sedimentos glaciales (Rasmussen et al., 2018). Por ejemplo, glaciares en retroceso van dejando grandes cantidades de till (i.e., morrenas) sobre vastas áreas, este material impermeable favorece la acumulación de agua y, por tanto, la formación de humedales. El levantamiento y subsidencia por efecto de la tectónica de placas crea áreas de depresión en el paisaje que también favorecen el establecimiento de humedales (Florín et al., 1993). El impacto por meteoritos sobre la superficie terrestre es conocido por crear tanto grandes como pequeñas cuencas, sin embargo, este origen es raramente reconocido como tal (Williams, 2006). Además, los ríos crean planicies de inundación que promueven el desarrollo de los humedales de tipo fluviales (Brinson et al., 2009). No obstante, las acciones antrópicas también pueden dar origen al establecimiento de estos sistemas en la naturaleza. Por ejemplo, las actividades industriales tales como la minería, la extracción de áridos, el paisajismo, entre otras, crean cuencas o bajos (e.g., canteras) donde se acumula agua. La presencia frecuente de agua provoca la formación de suelos hídricos sobre los que se desarrolla una biota adaptada a las condiciones de suelo saturado, dando origen a un ecosistema de humedal.

El presente trabajo intenta brindar una visión más amplia e integrada acerca de la ecología de los humedales desde el encuadre ambiental y las respuestas comunitarias. Los humedales constituyen ecosistemas diversos que representan gran valor, tanto para la conservación de la diversidad biológica como para el desarrollo de las comunidades humanas asociadas a ellos. Teniendo en cuenta que actualmente no se dispone de un sistema de control que permita detectar la condición ecológica de los humedales a nivel regional, el monitoreo por medio de sensores remotos y su combinación con los sistemas de información geográfica permitirán: generar información actualizada (calibrada con datos de campo); interpretar el funcionamiento y la estructura de los sistemas de humedal; evaluar los distintos tipos de uso del suelo y cuantificar su cobertura; establecer relaciones entre las comunidades bióticas (plantas e invertebrados acuáticos) y las diferentes escalas espaciales para detectar los principales factores que controlan los patrones de distribución de las especies, lo que en consecuencia permitirá direccionar la toma de decisiones en la gestión y desarrollo de estrategias para la

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

conservación de estos ambientes. Además, la realización de este estudio contribuirá con información ambiental y ecológica valiosa para el inventario nacional de humedales.

A partir de este estudio se proponen responder las siguientes preguntas:

-Con relación a modeladores naturales: ¿Cuánto de la variabilidad en las condiciones ambientales y en los patrones de distribución de entidades biológicas, en las charcas en humedales patagónicos, puede ser explicado por el contexto local (hidrogeomorfología y génesis) o de paisaje (biozonas y fitogeografía)?

-Con relación a modeladores o disturbios de origen antrópico: ¿Cuánto puede ser explicado por los cambios en la cobertura del suelo?



HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

2 HIPÓTESIS Y OBJETIVOS

2.1 HIPÓTESIS

- El contexto climático e hidrogeomorfológico de los mallines afecta los patrones de distribución de especies acuáticas en los humedales.
- Los ensambles de especies de invertebrados responden primariamente a la génesis del humedal.
- Los usos de la tierra modifican las condiciones de cobertura del suelo en los humedales influenciando la diversidad, la estructura y los grupos funcionales de las comunidades acuáticas.

2.2 OBJETIVOS GENERALES

- Analizar los patrones de distribución de especies acuáticas en charcas patagónicas con relación al encuadre hidrogeomorfológico, a los aspectos climáticos y al uso actual de la tierra.
- Evaluar las respuestas de las comunidades acuáticas (invertebrados y plantas acuáticas) en términos de diversidad, estructura y función con relación a los cambios ambientales a diferentes escalas.
- Identificar los efectos de los usos del suelo sobre la estructura y el funcionamiento de las comunidades acuáticas.

2.3 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Establecer relaciones entre la condición biológica de las charcas (ensambles de invertebrados y plantas acuáticas) y las métricas cuali y cuantitativas del paisaje en humedales patagónicos.
- Ponderar el valor predictivo de diferentes métricas del paisaje sobre las características ambientales de charcas patagónicas, que en función del uso de la tierra presentan diferentes condiciones en la cobertura del suelo.
- Validar índices de evaluación biológica con relación a los usos de suelo, con el fin de proveer herramientas para la conservación y el manejo de los humedales patagónicos.

A black and white photograph of a landscape. In the foreground, there is a river or stream flowing through a field of low-lying vegetation. To the right, a cluster of trees stands prominently. In the background, there are rolling hills under a sky filled with large, dramatic clouds. The overall scene is serene and natural.

ÁREA DE ESTUDIO

3 ÁREA DE ESTUDIO

3.1 UBICACIÓN GEOGRÁFICA

La Patagonia Argentina presenta una superficie de aproximadamente 800.000 km², que se extiende desde los 36° S a los 55° S, y desde la Cordillera de los Andes hasta el Océano Atlántico (Gaitán et al., 2011). Los sitios se distribuyeron en un gradiente norte-sur entre los paralelos 36° y 54° S (Figura 1-3), abarcando todas las provincias políticas de la región (i.e., Neuquén, Río Negro, Chubut, Santa Cruz y Tierra del Fuego). Conforme a este gradiente los sitios se enumeraron del 1 al 59.

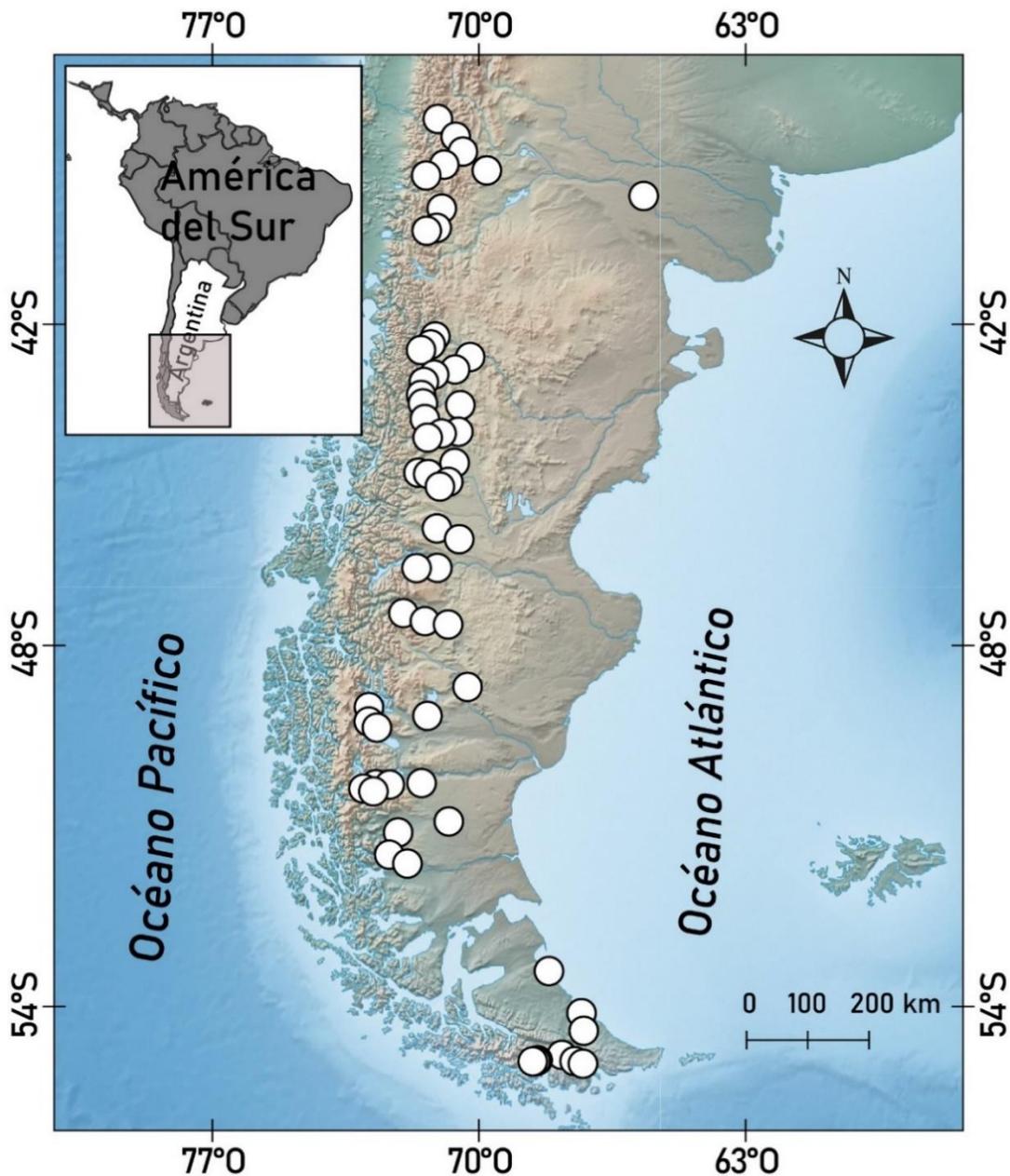


Figura 1-3. Mapa de la región patagónica que muestra la localización de las charcas en humedales relevadas en este estudio (n=59).

3.2 CARACTERIZACIÓN CLIMÁTICA

La región Patagónica muestra gran variabilidad ambiental, como resultado de los diferentes aspectos geológicos, climáticos, geomorfológicos y bióticos, pudiendo distinguirse dos sectores principales: La Patagonia Andina y la Patagonia Extra Andina. De acuerdo a las condiciones climáticas y fisiográficas, la Patagonia Extra-Andina puede ser dividida en sector norte y sur (Pereyra y Bouza, 2019).

La región de la Patagonia Andina está compuesta por un cinturón montañoso que se extiende desde los 37° S hasta los 55° S, incluyendo las áreas del oeste de las provincias de Neuquén, Río Negro, Chubut, Santa Cruz y el sur de Tierra del Fuego (Paruelo et al., 2006). La región muestra características ambientales únicas, como el bosque andino patagónico, que es un bosque templado frío con asociaciones arbóreas específicas presentes únicamente en Argentina, Chile, Nueva Zelanda y Australia. El clima es frío húmedo, y debido a los efectos del relieve muestra gran variabilidad espacial. La temperatura media anual varía entre los 8 °C y 10 °C, y las precipitaciones anuales, por efecto de los vientos húmedos del Océano Pacífico, decrecen bruscamente desde >3000 mm en el oeste hasta <700 mm en el este (Figura 2-3) (Del Valle et al., 2016). La región Extra-Andina norte se caracteriza por un clima frío y seco. La temperatura media anual oscila entre los 12 °C y los 18 °C, decreciendo considerablemente hacia el sur. La precipitación anual alcanza valores entre los 200 mm y 300 mm (Paruelo et al., 1999) (Figura 2-3), mientras que la evapotranspiración potencial varía entre los 500 mm y 600 mm, lo que significa que la región presenta un fuerte déficit anual de agua. La región Extra-Andina sur presenta un clima frío árido, la temperatura media anual varía entre los 6 °C y los 12 °C, en tanto que las precipitaciones promedio van desde los 400 mm a los 200 mm anuales, decreciendo en dirección este (Figura 2-3). A diferencia del resto de la Patagonia Extra-Andina, las condiciones áridas, y las condiciones del clima continental son considerablemente atenuadas por la mayor influencia oceánica y las menores temperaturas (Pereyra y Bouza, 2019).

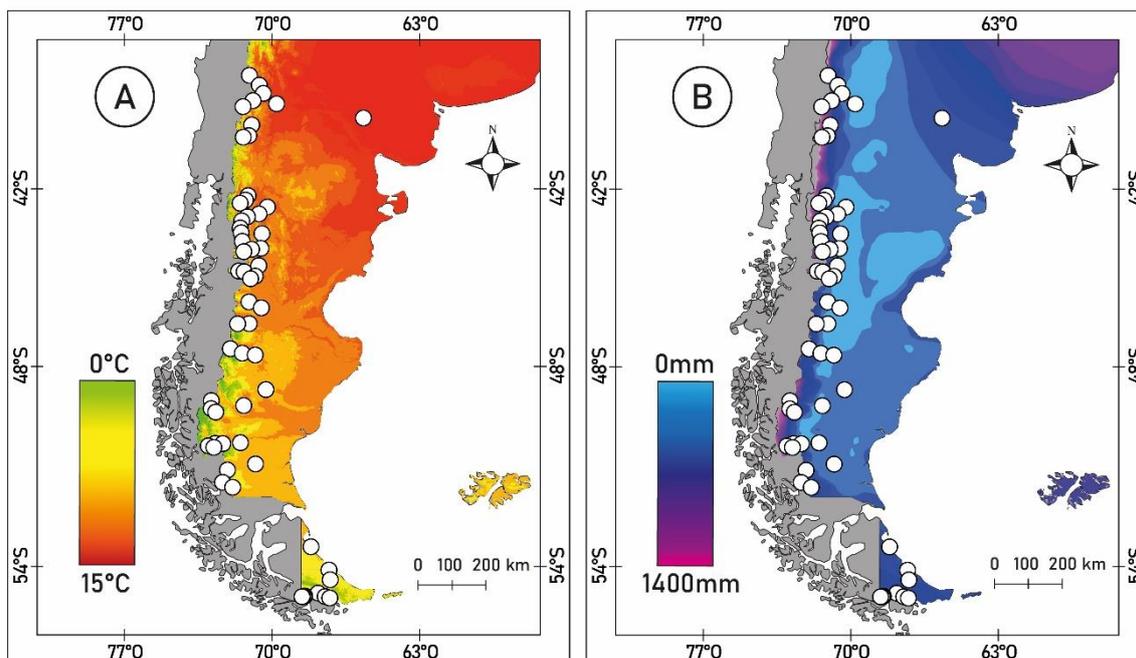


Figura 2-3. Caracterización climática del área de estudio. A) Temperatura media anual. B) Precipitación media anual. Los círculos representan los humedales relevados (n=59).

3.3 CLASIFICACIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO: ESCALA REGIONAL

3.3.1 Biozonas

Conforme a las variaciones geomorfológicas, climáticas y ambientales de la Patagonia, Del Valle et al. (2016) determinan la existencia de cinco biozonas. Teniendo en cuenta esta clasificación los sitios de muestreo se localizaron en la Andina Húmeda (An), Subandina Subhúmeda (S), Extrandina Occidental (Oc), E. Oriental (Or) y E. Austral (Au) (Tabla 1-3).

La biozona Andina Húmeda está localizada en el extremo occidental de la Patagonia junto al límite internacional entre Argentina y Chile. El clima es frío-húmedo, la temperatura media anual varía entre 6 °C y 11 °C, y las precipitaciones se incrementan en dirección al límite internacional desde los 800 mm hasta >3000 mm anuales. El relieve es montañoso, modelado por la acción glaciaria. Las alturas oscilan entre los 300 m snm en los valles y >3400 m snm en los cuerpos montañosos. La litología dominante está compuesta principalmente por rocas plutónicas y metamórficas, aunque en algunas zonas predominan las rocas volcánicas, principalmente basálticas. Los suelos están constituidos por cenizas volcánicas postglaciales, capas de lapilli y depósitos de origen glacial, pertenecientes principalmente al orden Andisoles. La vegetación dominante es el bosque denso en el oeste, con sectores de especies

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

perennifolias y semidenso a abierto en el este. En su composición florística sobresalen las especies del género *Nothofagus*.

La biozona Subandina Subhúmeda ocupa una franja contra la cordillera de los Andes. La precipitación varía entre los 300 mm y los ~600 mm anuales, y la temperatura media anual presenta un rango de variación entre los 6 °C y los 9 °C. El relieve corresponde a cordones montañosos bajos de morfología glacial. Los depósitos de cenizas también tienen influencia en los suelos, por lo que los Inceptisoles y en menor medida los Andisoles son los más representativos. Los bosques están aislados, hay un predominio de estepa herbácea, en especial de *Festuca pallescens*. En esta biozona se pueden apreciar diferentes grados de xerofitización como consecuencia del sobrepastoreo. Este proceso muestra efectos más pronunciados en la composición florística que en la biodiversidad misma.

La biozona Extrandina, considerada en su totalidad, se caracteriza por clima árido a subhúmedo seco. La temperatura media anual es de entre 8 °C y 14 °C, y las precipitaciones varían entre 100 mm y 300 mm anuales. Es la Biozona más extensa de la Patagonia, abarcando aproximadamente un 75-85% de su superficie. El relieve es montañoso en su extremo occidental con prevalencia de sierras, colinas y planicies, mientras que en su porción centro-oriental predominan las mesetas. Litológicamente dominan las rocas sedimentarias, y en menor medida las vulcanitas. Dada sus diferencias ecológicas, la misma se clasifica en la biozona Extrandina Occidental, E. Oriental y E. Austral, donde se evidencian los procesos de desertificación más graves por efectos del sobrepastoreo y la extracción de arbustos para leña principalmente.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 1-3. Clasificación de los sitios de estudio en función de las biozonas de Del Valle (1998, 2016). También están consignados los datos de altitud, latitud, longitud y la provincia a la que pertenece cada sitio.

Provincia	Sitio	Latitud	Longitud	Altitud (m snm)	Biozona
Neuquén	1	37°50'9.5"	71°04'46.1"	1970	An
	2	38°12'19.6"	70°36'34.6"	890	S
	3	38°30'48.9"	70°25'15.4"	921	Or
	4	38°47'0.5"	70°54'40.9"	1470	An
	5	38°54'08.9"	69°47'32.3"	773	Or
	6	39°00'28.1"	71°23'02.4"	1288	An
Río Negro	7	39°25'38"	65°40'23.9"	106	Or
Neuquén	8	39°41'2"	70°58'30.9"	1112	S
	9	40°04'31.5"	71°06'32.3"	766	S
	10	40°08'0.7"	71°22'15.9"	1163	An
Chubut	11	42°14'17.2"	71°08'40.6"	563	S
	12	42°23'39.5"	71°16'03.9"	644	S
	13	42°30'15.2"	71°31.8'11.5"	539	S
	14	42°38'10.4"	70°13'44.6"	456	Oc
	15	42°52'52"	70°37'33"	524	Oc
	16	42°58'53.2"	71°20'37.1"	767	S
	17	43°07'25.25"	71°26'44.7"	350	S
	18	43°22'23.5"	71°31'6.5"	650	An
	19	43°32'40.9"	71°28'17.1"	391	An
	20	43°34'06.1"	70°29'15.8"	769	Oc
	21	43°50'3.6"	71°25'8.5"	1112	An
	22	44°06'37.1"	70°38'48.6"	836	Oc
	23	44°11'18.7"	71°20'45.2"	583	S
	24	44°39'57.9"	70°38'15.5"	652	Oc
	25	44°4'37.4"	70°32'19.9"	778	Oc

Tabla 1-3. Continuación

Chubut	26	44°51'2.6"	71°35'18.8"	930	An
	27	44°52'30.5"	71°19'49.2"	1060	An
	28	45°06'35.1"	71°1'28.9"	808	S
	29	45°1'21.8"	70°48'16.4"	675	Oc
	30	45°53'12.4"	71°6'13.6"	640	Oc
Santa Cruz	31	46° 19' 40.5"	72° 53' 36.1"	682	Or
	32	46° 05' 3"	70° 31' 1.6"	379	Or
	33	46° 36' 25.5"	71° 5' 27.5"	318	An
	34	46° 36' 44.4"	71° 38' 18.1"	402	An
	35	47° 25' 28.3"	71° 59' 00.4"	526	S
	36	47° 34' 4.8"	71° 25' 8.1"	701	Or
	37	47° 37' 37.2"	70° 40' 30"	321	Or
	38	48° 43' 43.4"	70° 17' 54.1"	507	An
	39	49° 04' 42.1"	72° 53' 18.4"	566	Or
	40	49° 13' 50.1"	71° 21' 2.6"	418	An
	41	49° 26' 2.4"	72° 40' 41.9"	331	An
	42	50° 22' 41.1"	71° 30' 22"	777	S
	43	50° 24' 0,1"	72° 42' 34.4"	202	An
	44	50° 24' 14.5"	72° 20' 31"	707	S
	45	50° 28' 17,2"	73° 1' 50.5"	263	An
	46	50°31' 6.7"	72° 46' 10.8"	217	An
	47	51° 1' 19"	70° 47' 27.9"	184	Au
	48	51° 12' 12.2"	72° 07' 18.2"	445	Au
	49	51° 34' 12.5"	72° 21' 19.9"	629	Au
	50	51°43' 1.9"	71° 52' 35.9"	166	Au
Tierra del Fuego	51	53°26'45.3"	68°09'43.3"	14	Au
	52	53°40'58.7"	67°54'14.7"	34	An

Tabla 1-3. Continuación

Tierra del Fuego	53	54°22'30.5"	67°14'53.1"	174	An
	54	54°44'40.7"	67°49'23.6"	123	An
	55	54°49'35.4"	68°27'33.3"	86	An
	56	54°50'22.7"	67°29'19.8"	94	An
	57	54°50'29.1"	68°30'38.5"	60	An
	58	54°50'38.7"	68°35'12"	17	An
	59	54°52'47.1"	67°16'9.4"	2	An

An, Andina Húmeda; **S**, Subandina Subhúmeda; **Oc**, Extrandina Occidental; **Or**, Extrandina Oriental; **Au**, Extrandina Austral.

3.3.2 Provincias Fitogeográficas

Por otra parte, Oyarzabal et al. (2018) analizaron las descripciones de vegetación publicadas en las últimas décadas, con especial atención sobre aquellas que produjeron mapas fisonómico-florísticos, y obtuvieron como resultado de ese análisis un mapa con 50 unidades de vegetación, agrupadas en un ecotono y once provincias fitogeográficas, las que a su vez se asociaron a cuatro dominios y dos regiones. Con respecto a esta clasificación los sitios de estudio quedaron comprendidos en cuatro provincias fitogeográficas y siete unidades de vegetación (Tabla 2-3).

La provincia fitogeográfica del Monte posee características xerofíticas, es decir, plantas con hojas pequeñas, reducidas a espinas o ausentes, tallos fotosintetizantes, cobertura foliar y caulinar cerosa o resinosa, cutículas engrosadas, ciclo anual breve y órganos aéreos y subterráneos suculentos. El tipo de vegetación dominante es la estepa de arbustos pertenecientes en su mayoría a la familia Zigoofiláceas, representados especialmente por el género *Larrea* (con escasez de gramíneas y árboles (Roig et al., 2009). Desde los 32° de latitud hacia el norte, la provincia está asociada a serranías y bolsones con lluvias estivales. Mientras que hacia el sur está asociada a llanuras y mesetas con lluvias invernales (Burkart et al., 1999; Abraham et al., 2009). La unidad 25 queda comprendida dentro de esta provincia fitogeográfica.

La unidad 25 está representada por una estepa arbustiva principalmente del género *Larrea* (Roig et al., 2009), que exhibe varios estratos y muy poca cobertura. El estrato inferior es de gramíneas, hierbas y arbustos bajos (10 a 20% de cobertura). Los estratos bajo y medio son los de mayor cobertura, pero raramente superan el 40%. El estrato superior es muy disperso (León et al., 1998). Las especies más frecuentes en las comunidades, además de las pertenecientes al género *Larrea*, corresponden a los

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

géneros *Lycium*, *Chuquiraga*, *Prosopis*, *Ephedra*, *Gutierrezia*, *Verbena* y *Baccharis* (León et al., 1998; Morello et al., 2012).

La provincia fitogeográfica Altoandina ocupa las altas cumbres de la cordillera de los Andes, por encima de 4400 m snm en la provincia de Jujuy y de 500 m snm en la de Tierra del Fuego (Morello et al., 2012). La vegetación es una combinación de especies con características xerófitas. Las gramíneas forman matas aisladas, bajas y compactas. Las dicotiledóneas se caracterizan por un gran desarrollo subterráneo, hojas pequeñas, presencia de resinas, estomas protegidos y tricomas. Son frecuentes los arbustos rastreros y las plantas en cojín o en placas adosadas al suelo (Cabrera, 1976). A esta provincia pertenece la unidad de vegetación 36.

La unidad 36 se caracteriza por una vegetación zonal predominante de estepa herbácea, cuya composición depende de la latitud, la altura, la exposición, el nivel de humedad y el suelo. Suelen ser constantes *Senecio algens* en manchones densos y *Oxalis compacta*, que forma cojines, con *Jaborosa laciniata*, *Nastanthus ventosus*, *Calandrinia* spp. Existe también una estepa gramínea representada por una asociación de *Festuca orthophylla*, *Festuca chrysophylla*, *Poa gymnantha*, *Stipa speciosa* o *Pappostipa vaginata*. Otros tipos de vegetación zonal también presentes son la estepa arbustiva y el semidesierto de líquenes, y, como azonal, la vega de Poáceas, Juncáceas y Ciperáceas (Cabrera, 1976; Morello et al., 2012).

La provincia fitogeográfica Patagónica presenta una vegetación típica de estepa. La cobertura varía desde casi nula en áreas con precipitación anual menor a 200 mm y con mayor deterioro antrópico, hasta más de 80% en áreas con 450 mm o más. Son frecuentes las especies con adaptaciones a la sequía y a la herbivoría tales como arbustos áfilos o con hojas pequeñas (*Ephedra ochreatea*), espinosos, gramíneas cespitosas (*Pappostipa* spp.) y arbustos semiesféricos laxos (*Mulinum spinosum*) o en cojines compactos (*Brachyclados caespitosum*) (Damascos et al., 2008; Golluscio et al., 2011). Dentro de esta provincia quedan comprendidas las unidades de vegetación 38, 39, 42 y 47 del área de estudio.

La unidad 38 se encuentra en áreas con precipitación anual entre 300 mm y 600 mm, con suelos relativamente ricos en materia orgánica. La vegetación típica es de estepa gramínea, con alta cobertura (~64% en promedio), y dominada por *Festuca pallescens* y unos pocos arbustos bajos dispersos como *Senecio sericeonitens* y *Mulinum spinosum* (Golluscio et al., 1982).

La unidad 39 se encuentra en áreas con precipitación anual entre 200 mm y 300 mm. Es una estepa dominada por gramíneas como *Poa ligularis* y *Poa lanuginosa*, y arbustos como *Adesmia volckmannii* y *Berberis microphylla* (Golluscio et al., 1982). Parte de esta unidad se ubica en la meseta de Somuncurá, una formación basáltica que

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

supera los 1200 m snm y que es notable por sus endemismos, entre ellos *Grindelia pygmaea*, *Senecio chipauquilensis*, *Senecio mustersii* var. *dentatus*, *Adesmia serrana* y *Lecanophora ruiz-leali*.

La unidad 42 está formada por una estepa de arbustos bajos en cojín y unas pocas gramíneas, que en conjunto no cubren más del 50% del suelo (León et al. 1998) tales como *Nassauvia glomerulosa*, *N. ulicina* o *Chuquiraga aurea* (Golluscio et al., 1982). Hacia el sur las estepas estarían degradadas y se agregan otras especies a las dominantes ya citadas como *Petunia patagonica*, *Poa spiciformis*, *Azorella trifurcata* y *Mulinum microphyllum*.

La unidad 47 se encuentra en el extremo sur de la provincia, en áreas con precipitación anual de entre 300 mm y 450 mm. *Festuca gracillima* es la gramínea dominante, mientras que los arbustos dominantes son *Empetrum rubrum* y *Chiliotrichum diffusum*.

La provincia fitogeográfica Subantártica se restringe, en la Argentina, a una franja muy angosta. La vegetación zonal está representada por la selva templada, el bosque caducifolio, perennifolio o mixto, pero también por matorral de altura. Predominan las especies con hojas de tamaño mediano a pequeño o escamiformes. Tanto en el bosque como en la selva dominan especies endémicas de los géneros *Nothofagus*, *Austrocedrus*, *Fitzroya*, entre otros. Es la única provincia del país que presenta extensas áreas cubiertas por turberas, que constituyen vegetación azonal (Cabrera, 1976). La unidad 50 queda comprendida dentro de esta provincia fitogeográfica.

La unidad 50 se caracteriza por bosques caducifolios de *Nothofagus pumilio* y *N. antarctica*, que se extienden desde los 37.8° S hacia el sur. A partir de allí y hasta los 40° S aparece *Araucaria araucana* como acompañante, pero los bosques puros de esta especie también son característicos (Cabrera, 1976). Hacia el sur (hasta los 47° S) aparecen también bosques de *Nothofagus alpina*, *N. dombeyi*, *N. obliqua* o *Austrocedrus chilensis*. La porción florísticamente más rica corresponde al sur de Neuquén, Río Negro y norte de Chubut. A las especies listadas se suman *Lomatia hirsuta* subsp. *obliqua*, *Maytenus boaria*, *Schinus patagonicus*, y las arbustivas *Azara microphylla*, *Aristotelia chilensis*, *Chusquea culeou* y varias del género *Berberis*.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 2-3. Clasificación de los sitios muestreados de acuerdo a la clasificación fitogeográfica propuesta por Oyarzabal et al. (2018). Se consignan la unidad de vegetación y la provincia fitogeográfica de pertenencia.

Provincia fitogeográfica	Unidad de vegetación	Sitio
Del Monte	N° 25	7
Patagónica	N° 36	1, 4, 6, 18, 19, 21, 34, 38, 40, 45, 46
	N° 38	8, 9, 11, 12, 16, 22, 23, 26, 28, 30, 42, 43, 44, 48, 49, 50
	N° 39	2, 3, 5, 14, 15, 20, 24, 25, 27, 29, 31, 32, 33, 47
	N° 42	35, 36, 37, 39, 41
	N° 47	51, 52
Subantártica	N° 50	10, 13, 17, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59

3.4 CLASIFICACIÓN DE LOS SITIOS DE ESTUDIO: ESCALA LOCAL

Además de la clasificación a escala regional, los sitios de estudio también se clasificaron en base a los atributos locales como la génesis y la hidrogeomorfología (Tabla 3-3. Figura 3-3). Los criterios a partir de los cuales se establecieron estas clasificaciones, se detallan a continuación de las tablas y figuras.

Tabla 3-3. Clasificación de los sitios de estudio en función de los atributos locales como la génesis y el contexto hidrogeomorfológico.

Génesis	Sitio	Tipo hidrogeomorfológico	Sitio
Deflación	1, 27	I	2, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 17, 18, 19, 24, 25, 26, 28, 29, 31, 33, 34, 43, 51
Antropogénico	3, 4, 5, 20, 31, 36, 47		
Fluvial	2, 6, 7, 8, 9, 11, 12, 14, 15, 17, 18, 19, 24, 25, 26, 28, 29, 33, 34, 51	II	1, 3, 10, 16, 27, 36, 40, 42, 47, 49, 52, 55, 56, 59
Glacigénico I	13, 16, 21, 22, 23, 30, 35, 38, 40, 41, 42, 43, 46, 48, 50, 52, 53, 59	III	4, 37, 39, 44, 45

Tabla 3-3. Continuación

Glacigénico II	10, 32, 45, 49, 54, 55, 56, 57, 58	IV	5, 13, 20, 21, 22, 23, 30, 32, 35, 38, 41, 46, 48, 50, 53, 54, 57, 58
Remoción en masa	37, 39, 44		

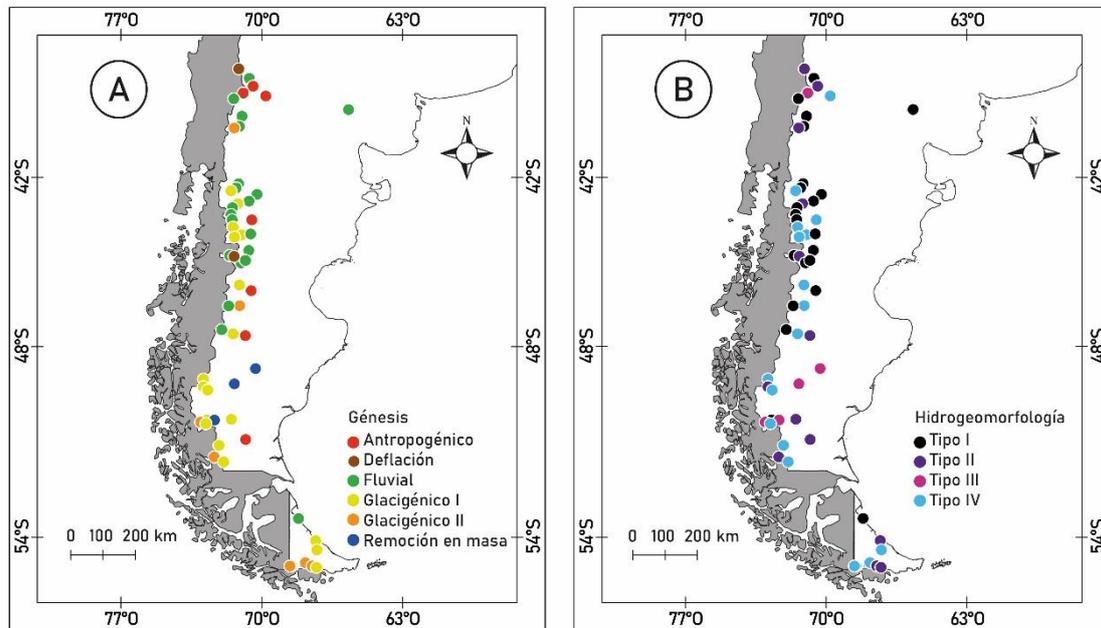


Figura 3-3. Categorización de las charcas de estudio de acuerdo a la escala local. A) Clasificación en función de la génesis u origen de los humedales. B) Clasificación en función del tipo hidrogeomorfológico.

3.4.1 Génesis del humedal

La génesis se refiere al origen del humedal, e indica el emplazamiento geomórfico de los mismos. Así, la génesis se definió de acuerdo al contexto geológico y geomorfológico en base a la utilización de imágenes satelitales de alta resolución espacial como las del sistema Spot 5 (2,5 m de resolución espacial) y las proporcionadas en la base de datos del Google Earth Pro (< 4 m de resolución espacial) (versión 7.1, Google Inc.), cartas geológicas (escala 1:250.000) provistas por el Servicio Geológico Minero Argentino (SEGEMAR), y datos de campo (fotografía). Google Earth es uno entre muchos Virtual Globe software que está siendo usado de forma creciente en diferentes campos de la investigación (Sheppard y Cizek, 2009). El modelo mundial del Google Earth consiste en cientos de miles de imágenes satelitales aéreas combinadas, las que provienen de diferentes fuentes, incluyendo satélites comerciales (e.g., Digital Globe's QuickBird) y no comerciales (Landsat, Spot). Los humedales presentan alto contraste espectral con respecto a la estepa circundante, visualizándose como parches continuos de diferentes formas de verde en una matriz de estepa gris y marrón. Entonces, si la

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

imagen tiene una resolución espacial lo suficientemente alta, los mismos puede distinguirse fácilmente. Como base cartográfica utilizamos las imágenes del sistema Spot 5, georreferenciadas al sistema de coordenadas Universal Transverse Mercator, y las del Google Earth. El trabajo cartográfico fue realizado usando el software open source QGIS 3.4 (QGIS Development Team, 2018). De esta manera, se describieron seis categorías de la manera siguiente: 1) antropogénico (depresiones llevadas a cabo por la actividad humana) (Figura 4-3); 2) deflación (bajos por deflación, predominio eólico) (Figura 5-3); 3) fluvial (ambiente fluvial, fondo de valle aluvial o laderas de valle) (Figura 6-3); 3) glacial I (ambiente glacial, relieve suave a ondulado integrado por morrenas y planicies lacustres y glaciafluviales) (Figura 7-3); 4) glacial II (ambientes glacial, relieve suave a ondulado integrado por lomadas exharadas) (Figura 8-3); 5) de remoción en masa (ambiente de remoción en masa, complejo de taludes con asentamientos y derrumbes de basalto) (Figura 9-3).

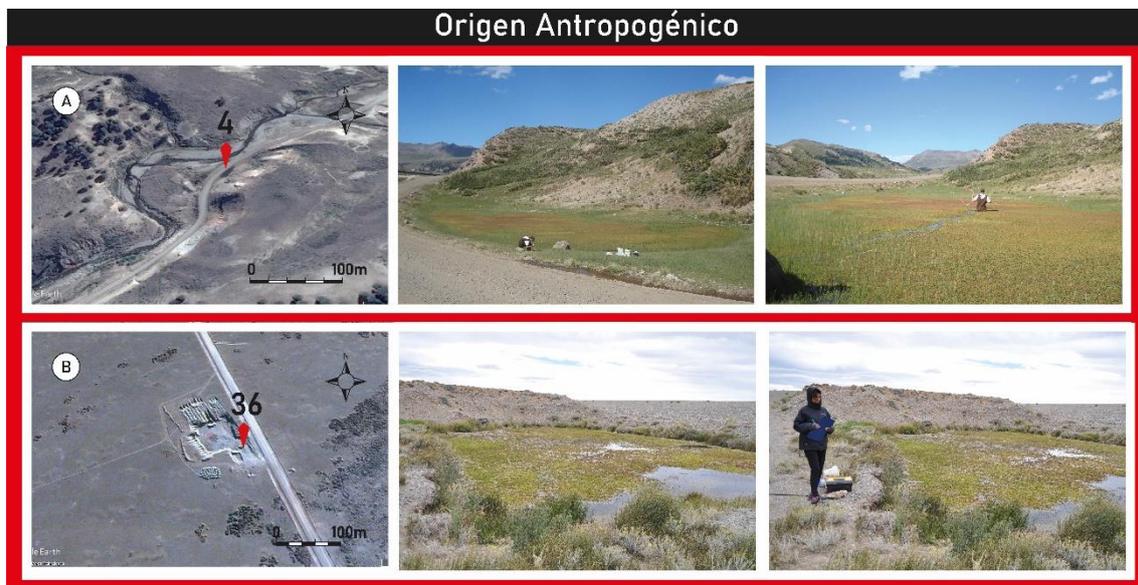


Figura 4-3. Categorización de humedales de acuerdo a su génesis. Ejemplo de humedal cuyo origen es antropogénico. A) Imagen satelital del sitio 4 (Neuquén), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 4. B) Imagen satelital del sitio 36 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 36. Año 2014.



Figura 5-3. Categorización de humedales de acuerdo a su génesis. Ejemplo de humedal cuyo origen es de deflación. A) Imagen satelital del sitio 1 (Neuquén), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 1. B) Imagen satelital del sitio 27 (Chubut), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 27. Año 2014.

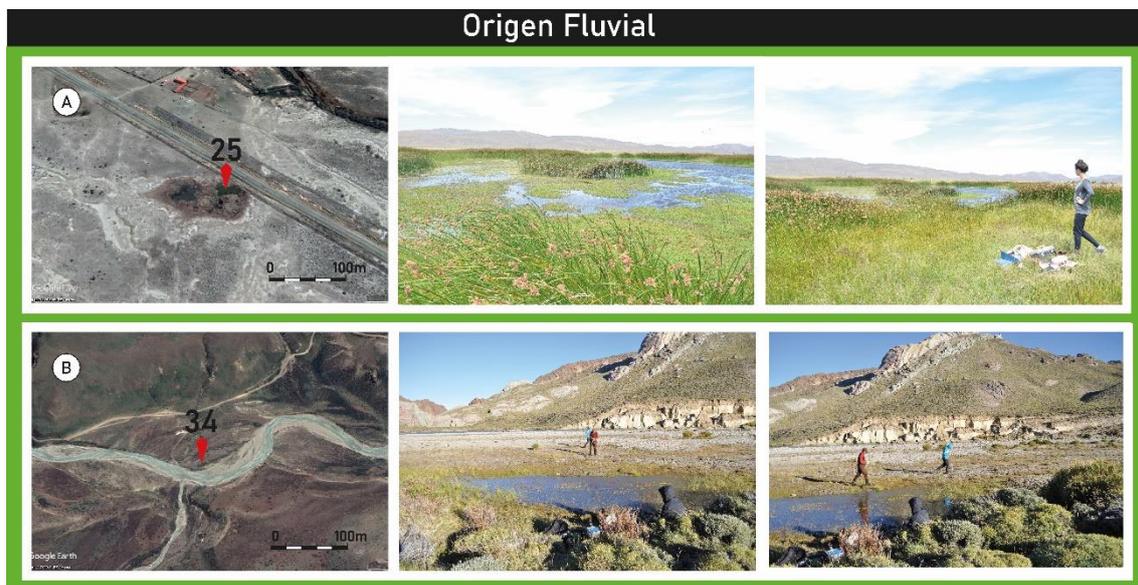


Figura 6-3. Categorización de humedales de acuerdo a su génesis. Ejemplo de humedal cuyo origen es fluvial. A) Imagen satelital del sitio 25 (Chubut), a la derecha fotografías en campo del sitio 25. B) Imagen satelital del sitio 34 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 34. Año 2014.

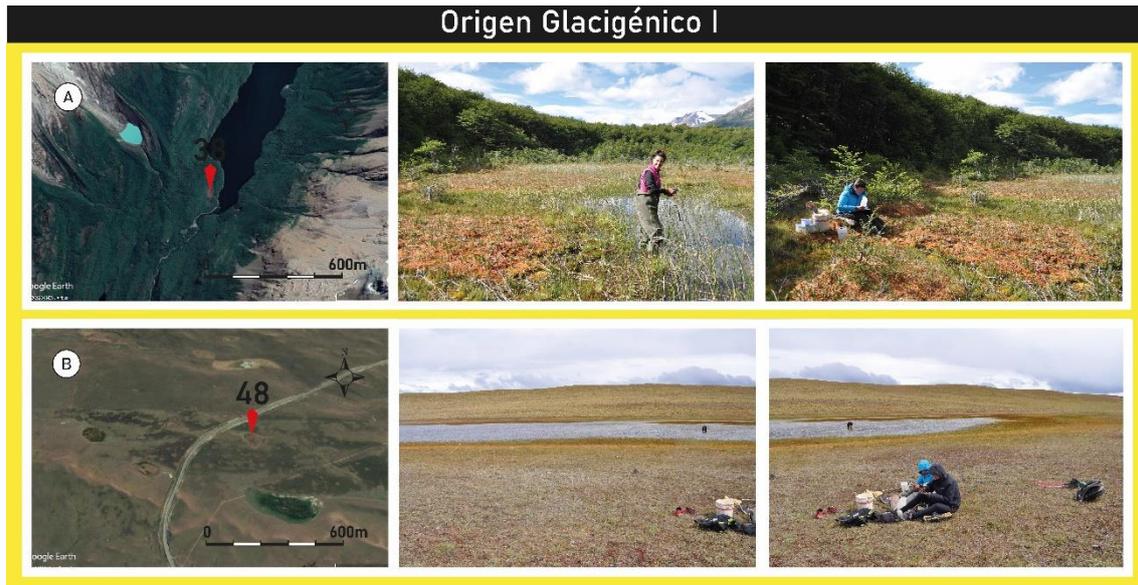


Figura 7-3. Categorización de humedales de acuerdo a su génesis. Ejemplo de humedal cuyo origen es glacigénico I. A) Imagen satelital del sitio 38 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo del sitio 38. B) Imagen satelital del sitio 48 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 48. Año 2014.



Figura 8-3. Categorización de humedales de acuerdo a su génesis. Ejemplo de humedal cuyo origen es glacigénico II. A) Imagen satelital del sitio 49 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo del sitio 49. B) Imagen satelital del sitio 54 (Tierra del Fuego), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 54. Año 2014.



Figura 9-3. Categorización de humedales de acuerdo a su génesis. Ejemplo de humedales cuyo origen es de remoción en masa. A) Imagen satelital del sitio 37 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo del sitio 37. B) Imagen satelital del sitio 44 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 44. Año 2014.

3.4.2 Contexto hidrogeomorfológico del humedal

La hidrogeomorfología hace referencia a la interrelación entre la geoforma de emplazamiento de los humedales y los procesos que involucran al agua (Arndt et al., 2016). Así, el tipo hidrogeomorfológico se estableció de acuerdo a los descriptores de la dinámica del agua, la fuente de agua dominante y la posición topografía de los humedales en la que las charcas estuvieron localizadas (Tabla 3-3). Asumiendo que la topografía es la fuerza impulsora para el movimiento del agua, los tipos hidrogeomorfológicos fueron definidos en base a un Modelo Digital de Elevación (MDE) del sistema ALOS/PALSAR (12,5 m de resolución espacial), a la utilización de imágenes satelitales de alta resolución espacial como las del sistema Spot 5 (2,5 m de resolución espacial) y las proporcionadas en la base de datos del Google Earth Pro (< 4 m de resolución espacial) (versión 7.1, Google Inc.). Como dato complementario se relevó en campo la condición hidrológica de los humedales y se utilizaron las fotografías de los sitios al momento del muestreo. Entonces, de acuerdo a la combinación de los factores anteriormente mencionados, se reconocieron cuatro tipos hidrogeomorfológicos. Tipo I, áreas permanentemente inundadas, localizadas en planicies de inundación, asociadas a canales de ríos o arroyos, el flujo predominante es de tipo laminar horizontal (Figura 10-3); Tipo II, áreas temporalmente inundadas, localizadas en posiciones topográficas deprimidas, las fuentes de agua principales son el aporte de agua subterránea y las precipitaciones, y la hidrodinámica del sistema está regida por la fluctuación vertical

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

(Figura 11-3). Tipo III, áreas temporalmente inundadas, localizadas en laderas con pendiente, los aportes de agua principales son las precipitaciones y el flujo superficial y subsuperficial, la hidrodinámica del sistema es unidireccional desde la pendiente (Figura 12-3). Tipo IV, áreas temporalmente inundadas, localizadas en fondos de lagos relictos o terrazas de llanuras aluviales, las fuentes de agua principales son el aporte de agua subterránea y las precipitaciones, la hidrodinámica del sistema está direccionada por la fluctuación vertical (Figura 13-3).

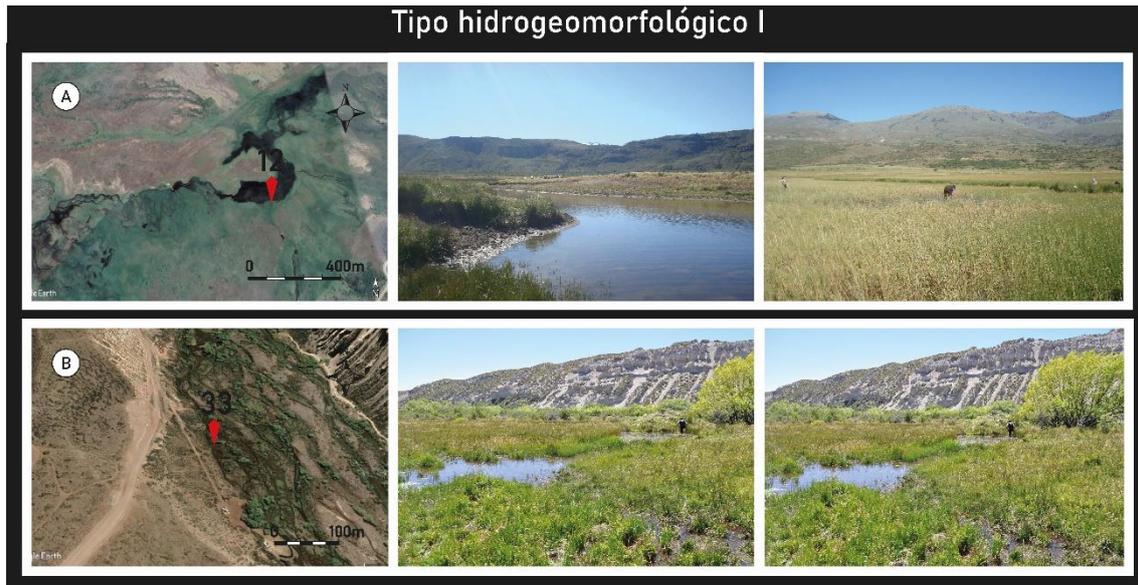


Figura 10-3. Hidrogeomorfología de los humedales. Ejemplo de humedales con un tipo hidrogeomorfológico I. A) Imagen satelital del sitio 12 (Chubut), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 12. B) Imagen satelital del sitio 33 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 33. Año 2014.

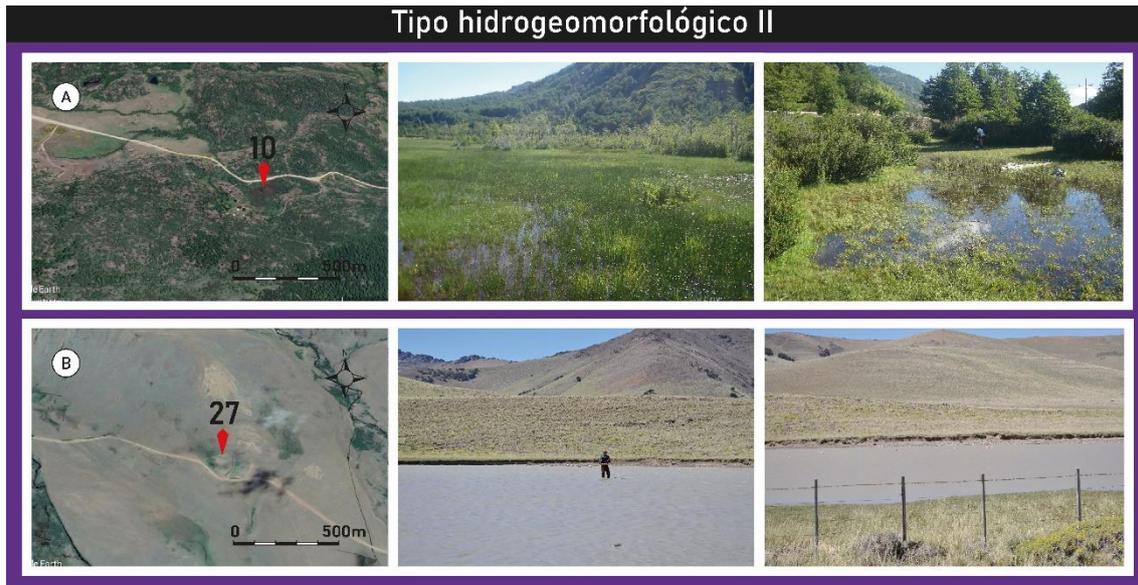


Figura 11-3. Hidrogeomorfología de los humedales. Ejemplo de humedales con un tipo hidrogeomorfológico II. A) Imagen satelital del sitio 10 (Neuquén), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 10. B) Imagen satelital del sitio 27 (Chubut), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 27. Año 2014.



Figura 12-3. Hidrogeomorfología de los humedales. Ejemplo de humedales con un tipo hidrogeomorfológico III. A) Imagen satelital del sitio 37 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 37. B) Imagen satelital del sitio 44 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 44. Año 2014.

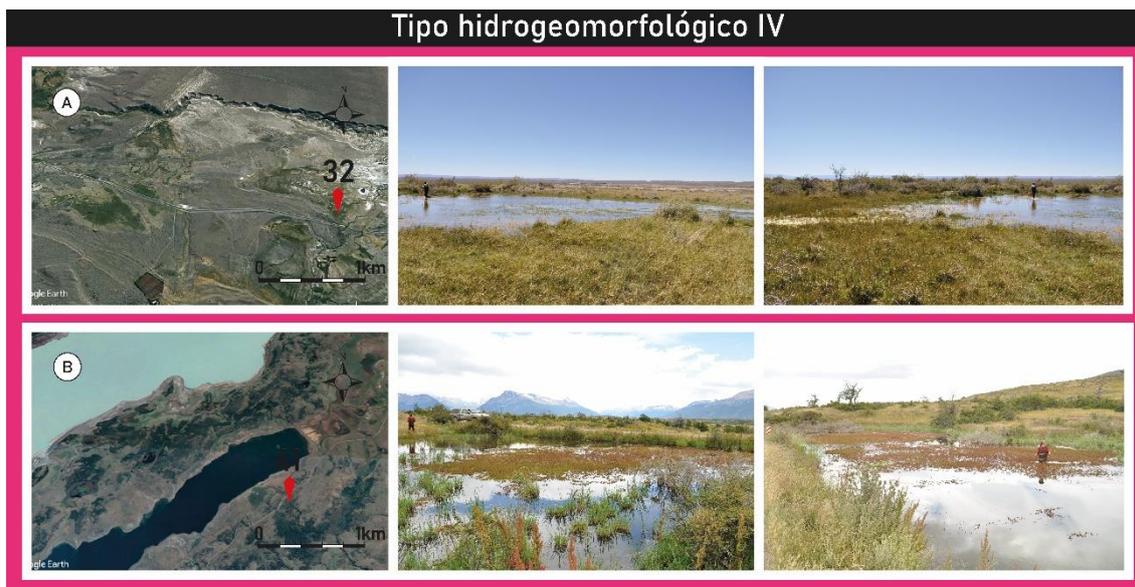


Figura 13-3. Hidrogeomorfología de los humedales. Ejemplo de humedales con un tipo hidrogeomorfológico IV. A) Imagen satelital del sitio 32 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 32. B) Imagen satelital del sitio 41 (Santa Cruz), a la derecha fotografías en campo de la charca correspondiente al sitio 41. Año 2014.



MATERIALES Y MÉTODOS

4 MATERIALES Y MÉTODOS

4.1 CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LAS CHARCAS

Los sitios de estudio fueron visitados una sola vez durante el verano de diciembre 2013 – febrero 2014. En cada humedal muestreado se evaluaron las variables morfométricas, físicoquímicas y biológicas. En gabinete, se obtuvieron datos históricos de la temperatura y la precipitación media anual (desde el año 1970 hasta el 2000) a través de mapas digitales del WorldClim database versión 2 (Fick y Hijmans, 2017), y usando el software open source QGIS 3.4.

En el momento del muestreo, se registraron el largo y el ancho de cada charca mediante un telémetro laser (BOSCH GLM 250 VF Professional), estos datos se utilizaron para calcular el área de cada charca. Además, se registró el dato de altitud (m snm) con un navegador satelital (GPS Garmin). De la columna de agua de cada sitio, se calculó la profundidad media utilizando una varilla graduada al centímetro. Para ello, se definió una transecta desde el borde al centro de la charca y se realizaron cinco mediciones de profundidad. Asimismo, con una sonda multiparámetro (Hach SensION 156), se registraron datos de la temperatura del agua (°C), de la conductividad específica ($\mu\text{S}/\text{cm}$), del total de sólidos disueltos (mg/l), del pH, del oxígeno disuelto (mg/l) y del porcentaje de saturación de oxígeno (Figura 1-4). Para optimizar las comparaciones, los humedales fueron muestreados, en lo posible, dentro del mismo rango horario (entre las 10 y las 12 am).

En campo se determinó la alcalinidad del agua de cada charca, por titulación con ácido sulfúrico (H_2SO_4) de normalidad conocida hasta pH menor a 4,35. El contenido de alcalinidad se expresó en mEq/l (miliequivalentes por litro) de carbonato de calcio (CaCO_3) (APHA, 2001). Por otra parte, se evaluó la cobertura de plantas. Este parámetro se estimó visualmente (Daubenmire, 1968) como el porcentaje de especies emergentes y sumergidas presentes. De esta forma, siete categorías fueron observadas: 1) < 1%; 2) 1–5%; 3) 6–25%; 4) 26–50%; 5) 51–75%; 6) 76–99%; y 7) 100%.

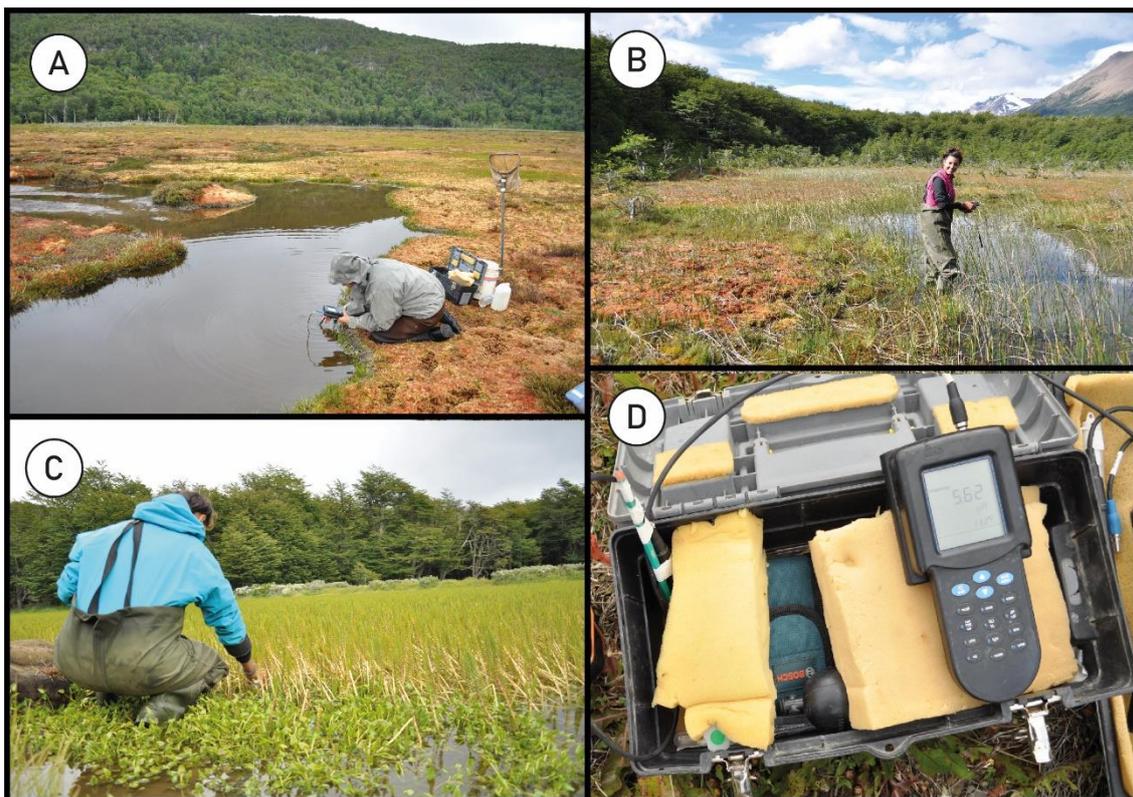


Figura 1-4. Registro de las variables fisicoquímicas del agua en las charcas patagónicas mediante una sonda multiparámetro. A) Sitio 58 (provincia de Tierra del Fuego). B y C) Sitios 38 y 49 (provincia de Santa Cruz). D) Sonda multiparámetro Hach SesION.

4.1.1 Análisis de nutrientes

Para determinar la concentración de nutrientes, se tomaron muestras de agua de 500 ml, las que se mantuvieron refrigeradas a 4 °C en conservadoras portátiles (Figura 2-4). Previamente a la toma de muestras, los recipientes fueron lavados en el laboratorio con un detergente neutro y libre de fosfatos, y con agua destilada. Finalmente, las muestras se transportaron al laboratorio y se procesaron entre las dos semanas y los seis meses posteriores a su colecta. El PT (fósforo total) ($\mu\text{g/l}$) fue estimado luego de una digestión ácida con persulfato de potasio (120 °C durante 1h). El PRS (fósforo reactivo soluble) ($\mu\text{g/l}$) fue determinado como Molibdato reactivo de fósforo, de acuerdo a los procedimientos estándares analíticos (424-F Standard Methods, APHA, 2001). Los nitratos ($\text{NO}_3\text{-N}$) ($\mu\text{g/l}$) fueron transformados a nitritos usando una columna de reducción de cadmio, mientras que los nitritos ($\text{NO}_2\text{-N}$) ($\mu\text{g/l}$) fueron determinados por diazotización (418-F Standard Methods, APHA, 2001). El amonio ($\text{NH}_4^+\text{-N}$) ($\mu\text{g/l}$) fue evaluado mediante el método azul de indofenol (Mackereth et al., 1978), mientras que el nitrógeno orgánico total (NOT) ($\mu\text{g/l}$) fue determinado mediante el método de Kjeldahl (APHA, 2001). Finalmente, el nitrógeno total (NT) ($\mu\text{g/l}$) fue estimado como la suma de los nitratos, nitritos y del nitrógeno orgánico total.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Por otro lado, se exploraron las proporciones de NT:PT (nitrógeno total: fósforo total) y las de NID:PT (nitrógeno inorgánico disuelto: fósforo total), para establecer qué nutriente podría estar limitando el desarrollo del fitoplancton en los humedales. Sakamoto (1966) propone que la biomasa del fitoplancton es limitada por el nitrógeno cuando la relación NT:PT es menor a 10 ($NT:PT < 10$), y que es limitada por el fósforo cuando la relación TN:TP es mayor a 17 ($TN:TP > 17$). En cuanto a la proporción de NID:PT, según Bergström (2010), cuando los valores son menores a 2,2 ($NID:PT < 2,2$) el nutriente limitante es el nitrógeno, y cuando los valores son mayores a 2,2 ($NID:PT > 2,2$), el limitante es el fósforo.

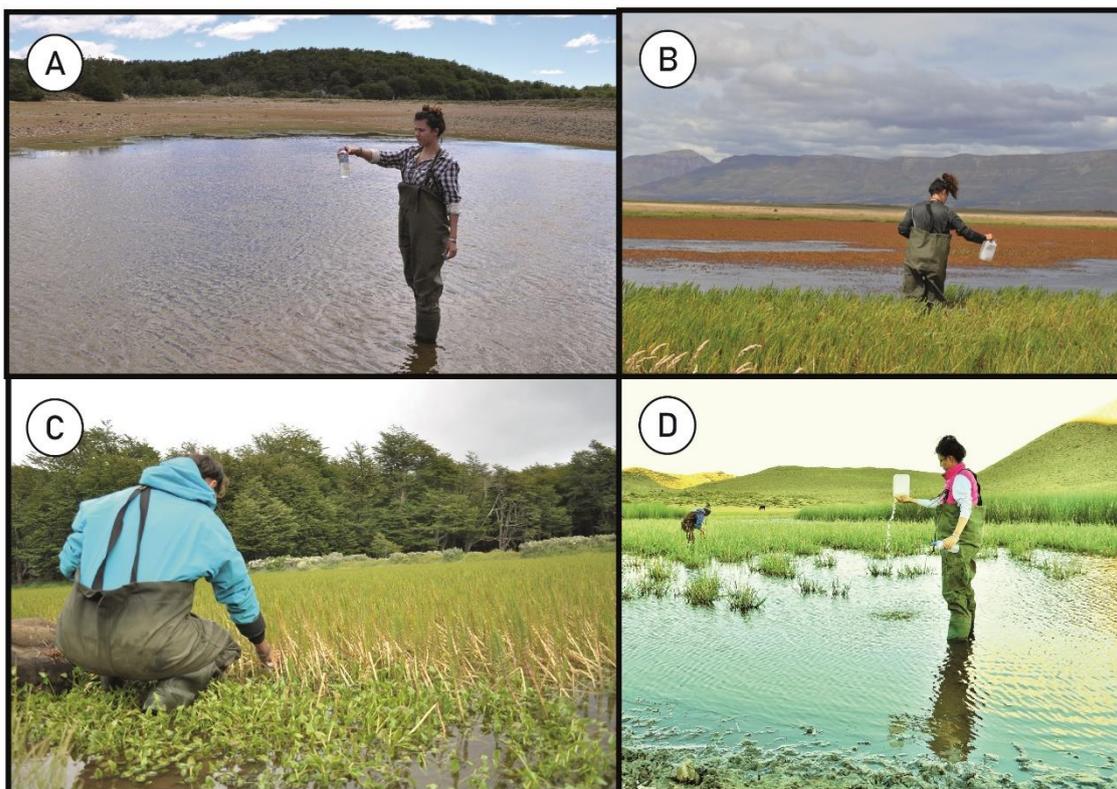


Figura 2-4. Colecta de muestras de agua de las distintas charcas patagónicas relevadas, para la posterior determinación de nutrientes en el laboratorio. A y D) Sitio 21 y 16 (provincia de Chubut). B y C) Sitios 43 y 49 (provincia de Santa Cruz).

4.1.2 Estado trófico de las charcas patagónicas

Se evaluó el estado trófico de los humedales aplicando el Índice de Estado Trófico (TSI, por sus siglas en inglés) propuesto por Carlson (1977) y modificado por Aizaki et al. (1981). Este índice fue calculado en base a tres parámetros: la concentración de la clorofila *a* (Cl), la concentración del fósforo total (PT), y la concentración del nitrógeno total (NT), mediante las siguientes ecuaciones:

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

$$TSI (Cl) = 9,81 \times ((\ln Cl) + 30,6)$$

$$TSI (PT) = 14,42 \times (\ln(PT) + 4,15)$$

$$TSI (NT) = 54,45 + 14,43 \ln(NT)$$

Donde:

Cl es la concentración de clorofila *a* en mg/m³,

PT es la concentración de fósforo total en mg/m³, y

NT es la concentración de nitrógeno total en mg/m³

De acuerdo a los valores alcanzados por el TSI, tanto para la concentración de clorofila *a*, de fósforo total y de nitrógeno total, se distinguieron cuatro categorías (Carlson y Simpson, 1996): oligotrófico (TSI < 30), mesotrófico (TSI entre 30 y 60), eutrófico (TSI entre 60 y 90), e hipereutrófico (TSI > 90). El TSI fue usado de acuerdo al trabajo extensivo de Epele et al. (2018), que mostró resultados consistentes para evaluar el estado trófico en humedales de la región Patagónica.

4.1.3 Determinación de clorofila *a* y del total de sólidos en suspensión

El análisis de clorofila *a* fue obtenido como un indicador de la biomasa de fitoplancton, y para su determinación se colectaron, de cada sitio, muestras de agua de 500 ml, las que se filtraron en campo con filtros de fibra de vidrio (Whatman® Grade GF/F) de 0,7 µm de tamaño de poro (Gómez et al., 2011) (Figura 3-4). El filtrado se realizó utilizando una bomba manual de vacío con manómetro (tipo vacuómetro) y portafiltros de policarbonato de 250 ml (Sartorius). Los filtros debidamente rotulados se conservaron en viales refrigerados a 4 °C y en la oscuridad hasta su análisis en laboratorio. La extracción de los pigmentos de los filtros se realizó con acetona al 90%, y la concentración de clorofila *a* fue medida espectrofotométricamente con factor de corrección para feopigmentos (APHA, 2001). Los valores de clorofila *a* fueron expresados en mg/l (Wetzel y Likens 1991).

Para la determinación del total de sólidos en suspensión (TSS), de cada sitio, se filtró un volumen conocido de agua. Para ello, se utilizaron filtros de fibra de vidrio (13400--47--Q, Sartorius Stedim Biotech) de 0,45 µm de tamaño de poro. Finalmente, el TSS se determinó gravimétricamente como la diferencia entre los pesos inicial y final de los filtros secados previa y posteriormente en estufa hasta peso constante (105 °C durante 4 h) (APHA, 2001).



Figura 3-4. Filtración de las muestras de agua colectadas en las charcas, para la posterior determinación de clorofila *a* en el laboratorio. A) Almacenamiento del filtro. B) Detalle de la bomba manual de filtración. C) Dispositivo de filtrado de polcarbonato de 500 ml.

4.2 COBERTURA DEL SUELO CIRCUNDANTE A LAS CHARCAS PATAGÓNICAS

Con la finalidad de incorporar información acerca de la integridad ecológica de las charcas y de las posibles fuentes de disturbios que explican la condición ambiental *in situ* (e.g., calidad del agua), se calculó la cobertura del suelo del área circundante a cada charca. Asimismo, se tomaron fotografías digitales en distintos puntos del humedal (i.e., cercano, panorámica, y en altura cuando fuera posible) para complementar con los datos de cobertura respecto a los posibles usos o disturbios. Además, al momento del muestreo, se documentaron situaciones relevantes en la sección de observaciones de la planilla de campo, tales como la presencia de rutas, puentes, alambrados, vertidos, basura, chatarra, ganado (tipo de animal), entre otros.

Las variables de la cobertura del suelo fueron evaluadas como el porcentaje dentro de un círculo concéntrico de 100 m buffer alrededor de cada charca (López et al., 2013). La selección del tamaño del buffer estuvo basada en un estudio a gran escala llevado a cabo en humedales de la Patagonia (Epele et al., 2018), en el cual respuestas

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

consistentes a las prácticas de uso del suelo fueron evidenciadas utilizando este tamaño de zona buffer.

Las categorías de la cobertura del suelo utilizadas al principio fueron: suelo desnudo (suelo con vegetación escasa o ausente), rocas, gramíneas/herbáceas (suelo seco), mallín (vegetación de hidrófitas en suelo saturado), arbustos, árboles y urbano (e.g., construcciones edilicias, rutas, puentes, etc.). Como mapa de base se emplearon imágenes satelitales de alta resolución espacial como las del sistema Spot 5 (2,5 m de resolución espacial) y las proporcionadas en la base de datos del Google Earth Pro (< 4 m de resolución espacial) (versión 7.1, Google Inc.), coincidentes con la época de muestreo. El trabajo cartográfico fue realizado usando el software open source QGIS 3.4. En el procedimiento de clasificación, se estableció la regla de la “distancia mínima” para separar entre los distintos elementos vectoriales. Se trata de un método iterativo en el cual los pixeles homogéneos de una imagen son convertidos de pixeles individuales raster a polígonos, hasta que toda el área de estudio queda completamente procesada. Finalmente, el sistema de clasificación se valida con la información del muestreo de campo. Después de la inspección de los datos de cobertura (i.e., distribución, ceros), solo seis categorías surgieron consistentemente y fueron seleccionadas para análisis posteriores: 1) suelo desnudo, 2) gramíneas/herbáceas, 3) mallín, 4) arbustos, 5) árboles, 6) urbano.

4.3 COLECTA Y ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD DE PLANTAS ACUÁTICAS

Se colectaron muestras cuantitativas de plantas acuáticas en cada una de las charcas estudiadas. El muestreo fue realizado de forma tal que incluyera a todos los grupos funcionales de las plantas asociadas al humedal: emergentes (plantas enraizadas, morfológicamente adaptadas a crecer sumergidas en el agua); hojas flotantes (plantas enraizadas al substrato con hojas flotantes); sumergidas (plantas con sus tejidos fotosintéticos enteramente sumergidos). Asimismo, las terrestres (plantas vasculares terrestres creciendo en el área circundante a la charca), también fueron incluidas en el análisis. El criterio de seleccionar a las plantas terrestres estuvo basado en el hecho de que las mismas son tolerantes al suelo saturado por agua, por lo tanto, pueden formar parte del ensamble de plantas del ecosistema acuático durante los periodos de expansión hidrológica de las charcas. Asimismo, Luque (1997) indica que, a causa del exceso de pastoreo, la cobertura vegetal disminuye, y el suelo queda expuesto a la acción erosiva del agua y del viento. Esto genera que la capacidad de retención de humedad disminuya, e incrementa la escorrentía superficial (i.e., erosión hídrica). La zona central del humedal se profundiza, y mucho menos cantidad de agua

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

se deriva hacia la zona periférica o marginal del humedal (Figura 2-4). Como consecuencia de ello, el sistema de humedal comienza a secarse gradualmente y las plantas de la zona marginal son las primeras en morir. En este sentido las plantas terrestres resultan buenas indicadores de la degradación del humedal.

En cada sitio, se establecieron tres transectas (15 m). La dimensión de las transectas fue elegida teniendo en cuenta el área promedio de todo el set de charcas (0,15 ha). Cada transecta fue ubicada desde el centro de la charca hasta la línea de borde del agua, de acuerdo a una de las ocho posibles direcciones: 1) sur; 2) norte; 3) este; 4) oeste; 5) sur–este; 6) sur–oeste; 7) norte–este; 8) norte–oeste. Así, la dirección de la transecta fue aleatoriamente elegida, en un procedimiento de sorteo sin reemplazo. Luego, la comunidad de plantas fue evaluada en diez unidades muestrales circulares ($n=30$), las que se localizaron equidistantemente (1,5 m) a lo largo de cada transecta (Figura 4-4) (Gage y Cooper, 2010). En el procedimiento se utilizó un elemento plástico de sección circular, con un área de $0,25 \text{ m}^2$ (Figura 5-4). Los especímenes fueron removidos con la mano, rotulados y conservados en bolsas plásticas. El material fue acondicionado en un herbario para su identificación en el laboratorio y posterior cálculo de cobertura. Asimismo, se tomaron fotografías digitales con el fin de observar detalles de la planta viva. En el laboratorio, las especies fueron observadas con un estereomicroscopio LEICA MZ6, e identificadas usando bibliografía regional (Correa, 1978–1999). Las especies también fueron clasificadas según origen en nativas, endémicas, y exóticas, siguiendo el Catálogo de Plantas Vasculares del Cono Sur de Sudamérica (Argentina, sur de Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay) (Zuloaga et al., 2008). La cobertura de plantas acuáticas también fue calculada teniendo en cuenta esta clasificación, y dado que los estratos de plantas en la columna de agua se pueden superponer, el dato de cobertura puede superar el 100%.

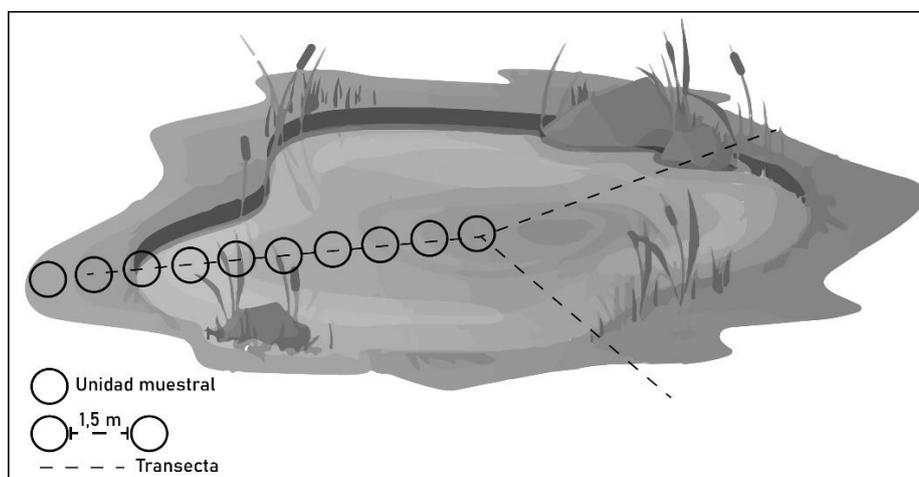


Figura 4-4. Diseño de muestreo cuantitativo para las plantas acuáticas. Modelo de disposición de las unidades muestrales y de las tres transectas sobre cada una de las 59 charcas patagónicas.



Figura 5-4. Unidad muestral de sección circular para la colecta y cuantificación de la cobertura de plantas acuáticas de los humedales relevados. A) Detalle de la unidad muestral en el sitio 56 (provincia de Tierra del Fuego). B, C y D) Reconocimiento de las especies vegetales antes del muestreo. E) Disposición de unidad muestral sobre la transecta para la cuantificación de la cobertura de plantas en el sitio 55 (provincia de Tierra del Fuego).

4.4 TOMA DE MUESTRA Y ANÁLISIS DE LA COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS

Los invertebrados acuáticos asociados a la columna de agua y a las plantas acuáticas (epibentónicos y nectónicos), fueron colectados usando una red de marco D (500 μm tamaño de poro) (Figura 6-4). En cada charca, la red fue pasada verticalmente cuatro veces desde la orilla hacia el centro del espejo de agua, y desde el fondo hacia la superficie (U.S. EPA 2002). El contenido de esas cuatro pasadas constituyó una muestra compuesta. Usando este procedimiento se tomaron tres muestras por sitio, las que fueron fijadas en campo con 5% de formaldehído (Figura 7-4). Considerando el área de la red y la distancia muestreada alrededor de la charca (la profundidad máxima de cada humedal) la densidad de invertebrados fue expresada como individuos/ m^3 . Este procedimiento ya ha sido usado en trabajos previos (Epele et al., 2019; Manzo et al., 2019), permitiendo evaluar los diferentes atributos comunitarios de los organismos en las charcas.

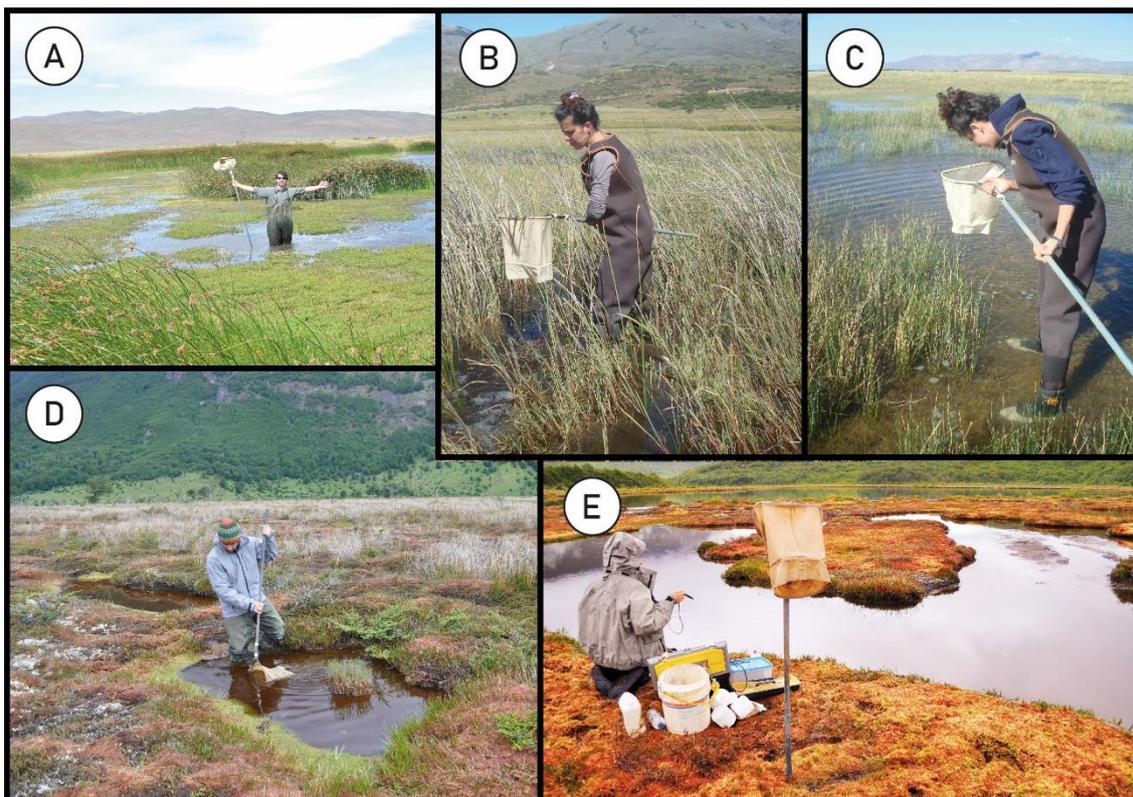


Figura 6-4. A y E) Detalle de la red de mano de marco D (500 μm tamaño de poro) utilizada para la colecta de los invertebrados acuáticos. B y C) Toma de muestras de invertebrados de columna (epibentónicos y nectónicos) en los sitios 17 y 15, respectivamente (provincia de Chubut). D) Ejemplo de pasada de la red sobre la charca.

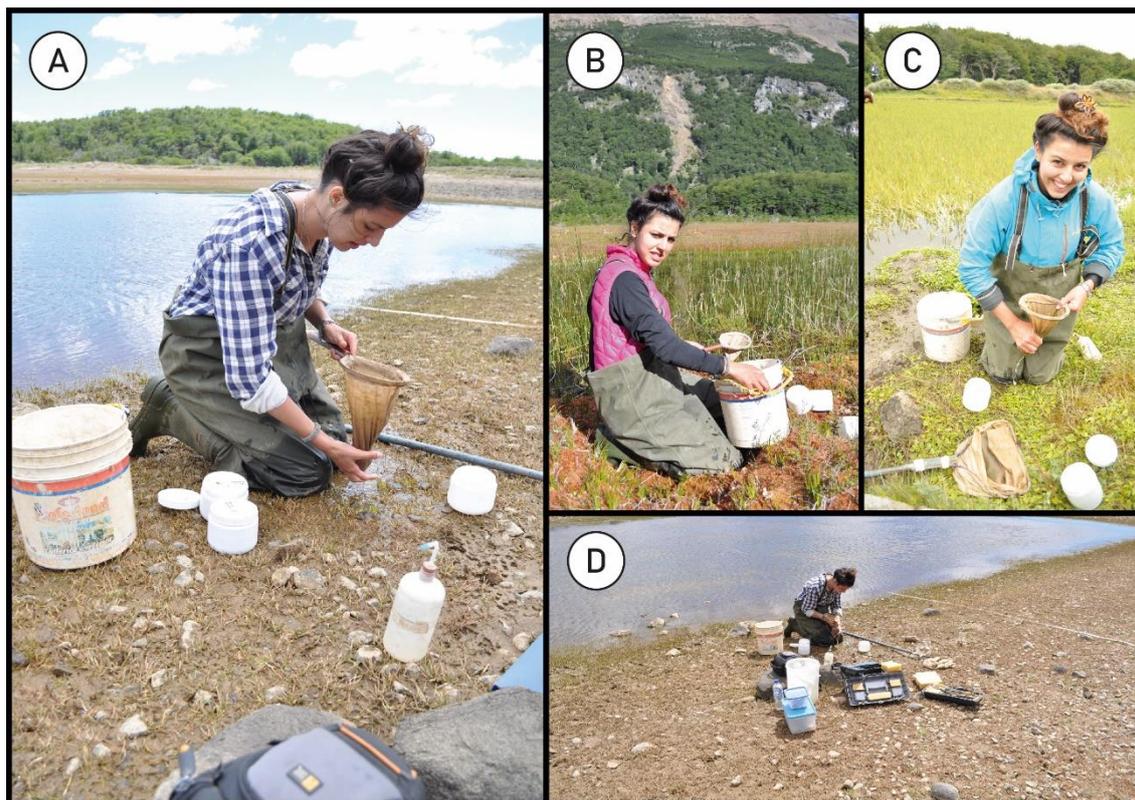


Figura 7-4. Procesamiento en campo de las muestras de invertebrados acuáticos colectadas por sitio (n=3). A y B) Filtrado de los invertebrados y de la materia orgánica asociada. C) Disposición del material colectado en sus respectivos recipientes (frascos blancos de 500 ml). D) Acondicionamiento del material colectado (fijación con formol y rotulado).

En el laboratorio, los organismos fueron separados manualmente de la materia orgánica (MO), clasificados por categorías taxonómicas mayores (i.e., clase, orden) bajo lupa (aumento de 5X), y conservados en alcohol etílico al 70%. Finalmente, los mismos fueron identificados y cuantificados usando un estereomicroscopio Zeiss Stemi DV4, y cuando fue necesario, un microscopio LEICA MZ6, hasta alcanzar el nivel taxonómico más bajo posible. Para ello se utilizaron claves regionales (Domínguez y Fernández, 2009; Hamada et al., 2018) y publicaciones relacionadas (Manzo, 2005; Alarie et al., 2007; Michat y Archangelsky, 2007; Manzo y Archangelsky, 2008; Michat et al., 2008; Domínguez y Fernández, 2009; Alarie et al., 2009). También, se consultó a especialistas del Centro de Investigación Esquel de Montaña y Estepa Patagónica (CIEMEP): Dr. Miguel Archangelsky, Dra. Danielle Anjos Dos Santos, Dra. Cecilia Brand, para los organismos comprendidos dentro de los órdenes Coleoptera, Odonata y Trichoptera, respectivamente. En aquellos casos en los cuales no fue posible realizar una correcta identificación, el material fue enviado a distintos especialistas del país. Sin embargo, debido a que no todos los individuos pudieron ser determinados hasta el nivel de especie, los valores de riqueza se expresaron como riqueza taxonómica.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Todos los invertebrados acuáticos (adultos y larvas) se asignaron a una de las seis categorías de grupos funcionales alimentarios (GFA) (i.e., desmenuzadores, raspadores, predadores, colectores recolectores, filtradores y picadores herbívoros). Para algunos taxa, esto se logró mediante el análisis del contenido estomacal (primera porción del tubo digestivo) bajo microscopio óptico. Mientras que, para la mayoría de los taxa, el procedimiento de asignación se basó en la bibliografía disponible (Miserendino, 2007; Merritt et al., 2008; White y Roughley, 2008; Archangelsky y Michat, 2013), previo conocimiento de la morfología de las partes bucales y del comportamiento alimentario. Los adultos y las larvas se trataron por separado cuando sus dietas fueron diferentes (e.g., *Tropisternus setiger*).

4.4.1 Cálculo de métricas de invertebrados

Las métricas de los invertebrados incluyeron medidas de riqueza, densidad, diversidad y dominancia (Barbour et al., 1996; U.S. EPA, 2002; Maloney et al., 2006; Mereta et al., 2013). Para el cálculo de la diversidad de invertebrados se utilizó el índice de Shannon Weaver, y para la dominancia o equidad de la comunidad se utilizó el índice de equitatividad de Pielou. Finalmente, 40 descriptores (Tiku et al., 2013; Epele y Miserendino, 2015b; Manzo et al., 2019) fueron analizados (Tabla 4-1). Los mismos se basaron en los atributos funcionales y estructurales de la comunidad de invertebrados acuáticos.

4.5 ANÁLISIS DEL DETRITO ORGÁNICO

La materia orgánica obtenida en cada muestra, se procesó utilizando un tamiz de 1000 μm , para separar la fracción de entre 500–1000 μm o materia orgánica particulada fina (MOPF) y la mayor a 1000 μm o materia orgánica particulada gruesa (MOPG). Esta última a su vez, se subdividió en plantas (excepto juncos) y juncos. Finalmente, los componentes de la materia orgánica se secaron en estufa a 105 °C durante cuatro horas (Voelz y Ward, 1990), y se pesaron en balanza analítica digital (OHAUS, Explorer, $\pm 0,1\text{mg}$).

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 4-1. Clasificación y listado de los métricos basados en los atributos funcionales y estructurales de la comunidad de invertebrados acuáticos.

Medidas	Métricos
Riqueza	N° de taxa de invertebrados
	N° de orden de invertebrados
	N° de orden de Insecta
	N° de familias de Insecta
	N° de taxa de Insecta
	N° de taxa de Crustacea
	N° de taxa de Hirudinea
	N° de taxa de Oligochaeta
	N° de taxa de Coleoptera
	N° de taxa de Diptera
	N° de taxa de Chironomidae
	N° de Coleoptera + Odonata + Diptera
	Riqueza de desmenuzadores
	Riqueza de raspadores
	Riqueza de predadores
Riqueza de colectores recolectores	
Riqueza de filtradores	
Riqueza de picadores herbívoros	
Diversidad	Índice de diversidad de Shannon
	Índice de equitatividad de Pielou
Densidad	Densidad total de invertebrados
	Densidad de desmenuzadores
	Densidad de raspadores
	Densidad de predadores
	Densidad de colectores recolectores
	Densidad de filtradores
Densidad de picadores herbívoros	
Composición	% de Crustacea
	% de Hirudinea
	% de Oligochaeta
	% de Coleoptera
	% de Diptera
	% de Chironomidae
	% de Coleoptera + Odonata + Diptera
	% de desmenuzadores
	% de raspadores
	% de predadores
	% de colectores recolectores
% de filtradores	
% de picadores herbívoros	

4.6 ANÁLISIS DE DATOS: MÉTODOS ESTADÍSTICOS

4.6.1 Variabilidad ambiental

Se obtuvieron medidas descriptivas para evaluar los rangos de variación de los parámetros ambientales de acuerdo a las clasificaciones de los humedales (i.e., biozonas, unidades fitogeográficas, génesis y tipos hidrogeomorfológicos).

Asimismo, se realizaron test de correlaciones no paramétricas (matriz de correlación de Spearman) para explorar la posible colinealidad entre las variables ambientales usando el paquete *corrplot* (Wei y Simko, 2016) en el software estadístico R versión 3.2.3 (R Development Core Team, 2016). Los cálculos fueron realizados utilizando un nivel de significación de 0,05 para todos los test.

4.6.2 Relación entre los invertebrados y las variables ambientales

Un Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC) fue realizado para evaluar las relaciones entre los invertebrados y las variables ambientales. Este análisis fue elegido previa inspección de la base de datos (matriz de taxa), la que reveló una respuesta unimodal más que lineal (ter Braak y Smilauer, 1998). El ACC es una técnica de análisis de ordenación restringida, lo que significa que la ordenación representa la estructura de los datos que puede maximizarse en relación a una segunda matriz de variables predictoras. En este análisis se relacionaron dos matrices, la de variables dependientes o taxa de invertebrados por sitio, y la de variables independientes o variables ambientales. La primera matriz incluyó la totalidad de los taxa identificados, expresada como el $\log_{10}(x+1)$ (dónde 'x' es la densidad media por sitio de cada taxa), en tanto que la segunda matriz de datos ambientales fue transformada ($\log_{10}(x+1)$) (exceptuando el pH y la clorofila a) con el fin de aproximar su distribución a la normalidad, y estandarizada para hacerla comparable, ya que las métricas son de distinta naturaleza (Mangeaud, 2004). La ordenación del ACC fue realizada con 119 taxa de invertebrados y ocho variables ambientales (i.e., precipitación media anual, temperatura media anual, alcalinidad, oxígeno disuelto, amonio, fósforo total, materia orgánica particulada gruesa y riqueza de plantas). Las variables que fueron ampliamente correlacionadas con otras, aquellas con un factor de inflación de la varianza (VIF) > 4, fueron excluidas del análisis. El modelo de ACC final fue corrido usando un set de variables ambientales independientes y significativas (Ter Braak y Smilauer, 1999), usando el paquete 'CANOCO' en el software R versión 3.2.3 (R development Core Team, 2016). El test de permutación de Monte Carlo (999 permutaciones) fue usado para verificar la significancia de los modelos (Ter Braak y Smilauer, 1998).

Para examinar qué grupo de variables predictoras (i.e., biozonas, unidades fitogeográficas, génesis y tipos hidrogeomorfológicos) contribuyó mayormente a la variación en la composición de la comunidad de los sitios estudiados, y para identificar la varianza explicativa compartida entre los criterios de clasificación de las charcas, se realizó un análisis de partición de la varianza usando el paquete 'vegan' y la función 'varpart' (Oksanen et al., 2016). La significancia estadística del modelo completo y la contribución del set de las cuatro variables predictoras fue calculada usando la función 'Anova' en el paquete 'vegan'.

4.6.3 Predictores ambientales del ensamble de invertebrados y de la riqueza de plantas

Para analizar los efectos de las variables ambientales y de la cobertura del suelo en las métricas de invertebrados se realizaron modelos lineales generalizados (MLG). Dos series de modelos separados fueron corridos para reconocer los mejores predictores de las asociaciones de especies que incluyeron: 1) las variables ambientales, y 2) las variables de cobertura del suelo como efectos fijos. La riqueza de invertebrados, el número de familia de insectos, el número de taxa de Chironomidae fueron modelados asumiendo una distribución Poisson de los errores y la función de enlace 'log', mientras que la diversidad de Shannon fue modelada con una familia Gaussiana y la función de enlace 'identity'. Las variables independientes incluidas en los análisis fueron: la precipitación media anual, la temperatura media anual, la profundidad y el área de la charca, la temperatura del agua, la conductancia específica, el oxígeno disuelto, la clorofila *a*, el total de sólidos en suspensión, el pH, la concentración de amonio, de fósforo total y de nitrógeno total. Para evitar la colinealidad entre las variables explicativas, aquellos términos con un factor de inflación de la varianza (VIF) ≤ 4 fueron incluidos. Los modelos fueron evaluados mediante un procedimiento de selección hacia atrás. Se realizó un 'bootstrap' para obtener los intervalos de confianza (IC) de los parámetros de los modelos seleccionados. Las variables explicativas con IC excluyendo el cero fueron retenidos en el modelo final. Para cada modelo fue calculado el porcentaje de varianza explicada. Los análisis estadísticos fueron realizados usando el software R, versión 3.2.3 (R Development Core Team, 2016) y los paquetes 'boot' (Canty y Ripley, 2014) y 'car' (Fox y Weisberg, 2011).



RESULTADOS

5 RESULTADOS

5.1 CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LAS CHARCAS PATAGÓNICAS

Los descriptores climáticos mostraron gran variabilidad en el conjunto de sitios estudiados (Figura 5-1). Así, la temperatura media anual osciló entre los 4,25 y los 15,19 °C, la precipitación media estuvo comprendida entre los 146 y los 1335 mm anuales, y la altitud entre los 2 y los 1970 m s.n.m. En cuanto a los aspectos morfológicos de las charcas, las mismas se caracterizaron por ser pequeñas y poco profundas. El área superficial del conjunto de 59 charcas osciló entre 0,0043 y 1,73 ha, siendo el 66% de las mismas menor a 0,1 ha. La profundidad media máxima fue de 2 m, mientras que la mínima fue de 0,11 m. Aproximadamente el 90% de las charcas presentó una profundidad menor a 1 m (Tabla 5-1).

Por otra parte, los descriptores fisicoquímicos del agua indicaron que en general las charcas estuvieron bien oxigenadas, ya que más del 66% presentó valores de oxígeno disuelto mayores a 11 mg/l. No obstante, hubo sitios que exhibieron una fuerte disminución de esta variable (n=8). La conductividad específica (rango: 14,81–4940 $\mu\text{S/cm}$) y el total de sólidos disueltos (rango: 7,3–2940 mg/l) mostraron una gran variabilidad en el conjunto de sitios estudiados. Los valores medios de estos parámetros fueron 372 $\mu\text{S/cm}$ y 198 mg/l, respectivamente. El valor medio de pH estuvo cerca de la neutralidad (6,76). Sin embargo, el 22% de las charcas fueron alcalinas con un pH > 8, y aproximadamente el 14% mostraron patrones marcadamente ácidos con un pH < 5. En cuanto a la concentración de nutrientes, el nitrógeno total (NT), osciló entre los 61,18 $\mu\text{g/l}$ (sitio 20, provincia de Chubut), y los 773,18 $\mu\text{g/l}$ (sitio 35, provincia de Santa Cruz), mientras que la concentración de nitratos+nitritos (NO_3+NO_2) estuvo comprendida entre valores no detectables: 0 $\mu\text{g/l}$ (sitio 59, provincia de Tierra del Fuego) y los 3331,1 $\mu\text{g/l}$ (sitio 27, provincia de Chubut). Aproximadamente el 73% de los sitios exhibieron concentraciones de fósforo total (PT) menores a 200 $\mu\text{g/l}$, mientras que más del 47% tuvieron concentraciones de PRS (fósforo reactivo soluble) menores a 25 $\mu\text{g/l}$. Finalmente, el total de sólidos en suspensión (TSS), presentó una media de 46,2 mg/l, aunque se observó un amplio rango de variación (0–1086 mg/l) (Tabla 5-1).

En cuanto a los descriptores biológicos de las charcas, la concentración media de clorofila *a* fue de 8,94 $\mu\text{g/l}$, y la cobertura de plantas osciló entre 10 y 100%, siendo el valor medio del total de sitios visitados de 76,11% (Tabla 5-1).

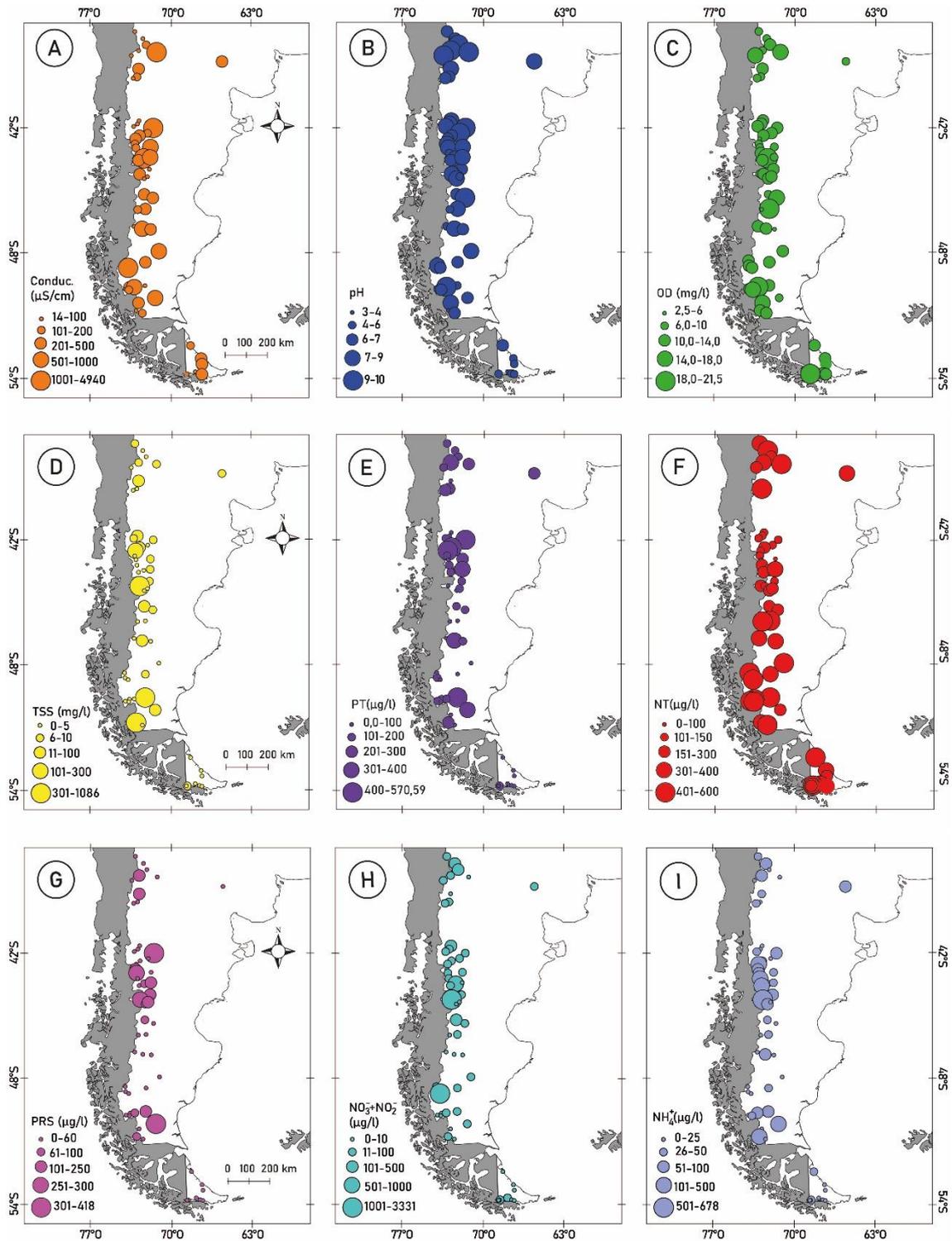


Figura 5-1. Valores de parámetros químicos por rangos en 59 charcas patagónicas. A) Conductividad (Conduc.). B) Valores de pH por charca. C) Concentración de oxígeno disuelto (OD). D) Total de sólidos en suspensión. E) Concentración de fósforo total (PT). F) Concentración de nitrógeno total (NT). G) Concentración de fósforo reactivo soluble (PRS). H) Concentración de nitratos+nitritos (NO₃⁻+NO₂⁻). I) Concentración de amonio (NH₄⁺).

Tabla 5-1. Caracterización ambiental de las 59 charcas relevadas en la Patagonia Argentina. La media, el desvío estándar y los valores mínimos y máximos del total de ambientes estudiados están consignados.

Variables	Media ± Desvío Estándar	Mínimo-Máximo
Climáticas		
TMA (°C)	7,76±2,15	4,25-15,2
PMA (mm)	519,85±289,74	146-1335
Temperatura del agua (°C)	18,79±6,52	8,1-33,5
Morfológicas		
Altitud (m s.n.m)	568,33±390,65	2-1970
Área (m ²)	1707,62±3168,04	42,74-17259,13
Ancho (m)	29,98±27,12	5,8-151,55
Largo (m)	52,37±66,5	3,69-500
Profundidad media (m)	0,51±0,41	0,11-2
Fisicoquímicas		
Conductividad (µS/cm)	371,69±763,07	14,81-4940
TDS (mg/l)	197,95±427,16	7,3-2940
Salinidad (‰)	0,19±0,45	0-3
Alcalinidad (mEq/l)	2441,73±2231,48	77,04-8240
OD (mg/l)	11,51±3,87	2,47-21,5
OD (%)	124,72±42,69	26-232
pH	6,77±1,6	3,12-9,92
NT (µg/l)	334,48±166,36	61,19-773,19
NO ₃ +NO ₂ (µg/l)	158,7±580,2	0-3331,15
NH ₄ ⁺ (µg/l)	53,19±96,65	0,96-677,66
PT (µg/l)	159,75±129,92	6,12-570,6
PRS (µg/l)	60,58±87,83	0-418,28
NID (µg/l)	208,3±637,58	7,34-4008,8
NT/PT	4,57±7,62	0,22-55,48
NID/PT	2,4±9,17	0,07-63,65
TSS (mg/l)	46,21±172,98	0-1086
Biológicas		
Clorofila a (µg/l)	8,95±18,51	0-89,72
CPA (%)	76,11±25,9	10-100

TMA, Temperatura media anual; **PMA**, Precipitación media anual; **TDS**, Total de sólidos disueltos; **OD**, Oxígeno disuelto; **NT**, Nitrógeno total; **NO₃+NO₂**, Nitratos más nitritos; **NH₄⁺**, Amonio; **PT**, Fósforo total; **PRS**, Fósforo reactivo soluble; **NID**, Nitrógeno inorgánico disuelto; **TSS**, Total de sólidos en suspensión; **CPA**, Cobertura de plantas acuáticas.

5.1.1 Variabilidad ambiental de las charcas patagónicas a escala regional

Las variables climáticas que mostraron diferencias significativas de acuerdo a las biozonas propuestas por Del Valle et al. (1998) fueron la temperatura ambiental ($p < 0,0001$) y la temperatura del agua ($p = 0,049$), que tuvieron valores significativamente más altos en las biozonas Subandina subhúmeda (S), Extrandina occidental (Oc) y

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Extrandina oriental (Or). La precipitación media anual ($p < 0,0001$) también presentó diferencias de acuerdo a esta clasificación, y las biozonas S y An (Andina húmeda) exhibieron valores medios significativamente mayores a las biozonas Or, Oc y Au (Extrandina austral) (Tabla 5-2).

En cuanto a las variables fisicoquímicas observadas en las charcas, las que se exhibieron diferencias significativas fueron la conductividad ($p = 0,005$), el TDS ($p = 0,014$), la alcalinidad ($p = 0,007$) y el pH ($p = 0,007$). Estas variables presentaron valores medios significativamente menores en An que en el resto de las biozonas. En cuanto a la concentración de los nutrientes del agua y sus relaciones, el NT y la relación NT/PT mostraron valores medios significativamente menores en Oc y S que en el resto de las biozonas, y el PRS fue significativamente menor en An, Au y Or. Finalmente, el TSS ($p = 0,03$) fue significativamente menor en An que en el resto de las biozonas (Tabla 5-2).

Las variables biológicas registradas (clorofila a y CPA) no exhibieron diferencias significativas de acuerdo a esta clasificación regional donde se ubicaron los humedales.

Por otra parte, los descriptores climáticos que resultaron en diferencias significativas de acuerdo a la clasificación fitogeográfica de Oyarzabal et al. (2018) fueron la temperatura ambiental ($p = 0,002$) y la precipitación media anual ($p < 0,0001$). En las unidades 25 y 39 la temperatura ambiental fue significativamente mayor que en el resto de las unidades de vegetación, mientras en las unidades 36, 38 y 50 la precipitación media fue significativamente mayor que en el resto. Entre los descriptores fisicoquímicos de las charcas, la conductividad ($p = 0,001$), el TDS ($p = 0,0006$), la salinidad ($p = 0,003$) y la alcalinidad ($p = 0,001$) del agua mostraron diferencias significativas de acuerdo a la localización de los humedales a escala de paisaje. Estas variables exhibieron el mismo comportamiento, siendo mayores en la unidad 42 que en el resto de las unidades de vegetación. El pH también mostró diferencias significativas, siendo mayor en la unidad 39 que en el resto de las unidades de vegetación (Tabla 5-3).

Los descriptores biológicos de las charcas no exhibieron diferencias significativas de acuerdo a esta clasificación regional del paisaje.

Tabla 5-2. Descriptores ambientales de acuerdo al criterio de clasificación de paisaje por biozonas propuesto por Del Valle et al. (1998) (An, Andina húmeda; S, Subandina subhúmeda; Or, Extrandina oriental; Oc, Extrandina occidental; Au, Extrandina austral) de las 59 charcas relevadas en la Patagonia Argentina. La media (\bar{X}), el desvío estándar (DS) y los valores mínimos y máximos están consignados. Las diferencias significativas entre los parámetros ($p < 0,05$) se señalan con diferentes letras y en negrita.

Variables	An (n=25)	S (n=13)	Or (n=8)	Oc (n=8)	Au (n=5)
	$\bar{X} \pm DS$ Min-Max				
Climáticas					
TMA(°C)	6,58±4,38 A	8,46±2,85 B	10,26±2,65 B	8,95±1,11 B	6,04±1,1 A
	4,98-9,77	4,85-11,51	7,18-15,2	7,76-10,84	4,25-7,28
PMA (mm)	700,25±9,51 C	592,24±268,19 BC	193,75±61,95 A	311±53,95 A	354,67±132,43 AB
	281-1335	177-1044	146-295	232-383	179-552
Temperatura del agua (°C)	18,18±2,8 AB	21,72±8,92 B	20,79±7,41 B	18,49±1,86 B	12,59±2,56 A
	10,2-33,5	11,2-31,2	11-31,7	15,2-20,3	8,1-14,8
Morfológicas					
Altitud (m s.n.m)	544,38±540,62 AB	694,77±1,85 C	556,13±268,96 ABC	666,25±129,44 BC	275,84±221,75 A
	2-1970	350-1112	106-921	456-836	14-629
Área (m ²)	1722,39±36,95	2344,31±99,97	698,74±753,46	758,22±899,29	2880,02±3072,29
	76,08-11981,27	74,35-17259,13	42,74-2304,24	148,53-2867,92	205,58-7913,28
Ancho (m)	35,55±2,28	25,08±19,31	19,82±12,55	21,94±15,84	42,59±27,54
	5,8-151,55	7,81-74,28	6,95-38,9	8,31-57,86	22,32-90
Largo (m)	41,13±4,58	82,33±16,29	39,36±27,08	37,23±16,02	69,9±39,27
	3,69-127	12,12-500	7,83-81	14,58-63,11	10,64-111,95
Profundidad media (m)	0,44±0,28	0,5±4,47	0,69±0,52	0,65±0,59	0,41±0,26
	0,11-1,19	0,17-1,5	0,25-1,5	0,15-2	0,24-0,89

Tabla 5-2. Continuación

Fisicoquímicas					
Conductividad (µS/cm)	161,07±96,79 A	269,8±71,47 AB	664,54±1047,68 B	982,93±1632,42 B	229,5±193,7 AB
	14,81-1220	57,5-819	171,3-3240	72,7-4940	26,8-519
TDS (mg/l)	93,22±74,88 A	143,97±92,28 AB	330,72±470 B	505,2±990,91 B	147,14±129,77 AB
	7,3-783	26,6-510	78,5-1475	39-2940	18,5-352
Salinidad (‰)	0,09±82,17	0,11±43,17	0,33±0,49	0,5±1,02	0,17±0,16
	0-0,8	0-0,5	0-1,5	0-3	0-0,4
Alcalinidad (mEq/l)	1312,77±1467,59 A	2920,26±14,45 B	3503,86±1640,7 B	3583,05±3095,39 B	2595,35±2346,6 AB
	77,04-5503	756,7-7914	1494-6766	940,2-8240	174,1-6738
OD (mg/l)	10,94±25,51	11,21±4,26	12,78±4,61	11,39±4,34	12,93±3,27
	2,47-19,29	3,65-21,5	5,24-19,9	6,62-20,5	6,61-15,76
OD (%)	113,54±3,64	128,95±45,36	149,18±63,02	128,44±48,52	122,7±33,28
	26-172	49,3-232	48,2-232	74-209	60,6-155
pH	5,94±9,68 A	7,33±86,09 BC	7,97±1,23 C	7,54±1,45 BC	6,19±0,99 AB
	3,12-8,95	5,16-9,92	6,25-9,54	5,64-9,83	4,48-7,33
NT (µg/l)	342,19±139,16 B	346,52±02,59 AB	373,94±82,92 B	181,79±98,99 A	430,52±133,46 B
	73,19-645,19	103,19-773,19	261,19-493,19	61,19-381,19	289,19-667,19
NO₃⁻+NO₂⁻(µg/l)	277,66±7,8	71,53±4,71	69,85±77,85	130,26±259,15	13,34±18,24
	0-3331,15	3,84-429,3	7,01-241,89	2,42-751,47	0,3-48,6
NH₄⁺ (µg/l)	53,33±138,59	63,38±7,71	32,05±24,86	40,93±22,33	75,13±83,42
	0,96-677,66	6,51-274,47	11,92-86,37	9,45-78,16	16,06-228,09
PT (µg/l)	124,97±72,1	229,14±8,27	119,72±74,99	210,2±124,83	146,24±122,23
	6,12-570,6	14,13-518,55	28,14-210,29	66,17-444	50,16-364,42

Tabla 5-2. Continuación

PRS (µg/l)	48,29±82,93 A 0-290,61	56,56±6,94 B 2,68-135,27	24,75±9,66 AB 8,5-39,81	123,29±127,09 B 6,34-418,28	82,63±145,57 AB 2,13-372,48
NID (µg/l)	328,76±8,06 7,34-4008,8	134,91±4,77 18,68-438,08	93,17±77,45 14,26-254,72	171,19±263,24 17,99-800,23	88,46±93,99 16,36-244,78
NT/PT	6,35±10,93 B 0,22-55,48	2,35±1,94 AB 0,28-7,31	5,55±4,99 B 1,5-14,55	1,07±0,59 A 0,3-1,88	5,28±4,46 B 0,8-13,31
NID/PT	3,37±1,26,92 0,09-63,65	3,17±8,79 0,08-31,03	1,12±0,89 0,07-2,72	1,02±1,69 0,15-5,06	0,51±0,19 0,32-0,76
TSS (mg/l)	48,17±221,17 A 0-1086	56,33±100,83 B 0-367,27	5,15±3,05 AB 0,4-9,2	6,26±7,7 AB 0-23,5	124,42±291,02 AB 0-718
Biológicas					
Clorofila a (µg/l)	6,85±09,84 0-89,72	15,38±9,09,94 0-79,04	4,65±5,19 0-15,38	13,41±24,6 0-72,09	3,21±4,55 0-9,97
CPA (%)	77,09±,28 10-100	70±100,27 10-100	76,25±16,21 50-100	73,13±30,82 25-100	89,17±8,62 80-100

TMA, Temperatura media anual; **PMA**, Precipitación media anual; **TDS**, Total de sólidos disueltos; **OD**, Oxígeno disuelto; **NT**, Nitrógeno total; **NO₃⁻+NO₂⁻**, Nitratos más nitritos; **NH₄⁺**, Amonio; **PT**, Fósforo total; **PRS**, Fósforo reactivo soluble; **NID**, Nitrógeno inorgánico disuelto; **TSS**, Total de sólidos en suspensión; **CPA**, Cobertura de plantas acuáticas.

Tabla 5-3. Descriptores ambientales de acuerdo al criterio de clasificación de paisaje según la fitogeografía propuesta por Oyarzabal et al. (2018) (unidades de vegetación n° 25, 36, 38, 39, 42, 47 y 50) de las 59 charcas relevadas en la Patagonia Argentina. La media (\bar{X}), el desvío estándar (DS) y los valores mínimos y máximos están consignados. Las diferencias significativas entre los parámetros ($p < 0,05$) se señalan con diferentes letras y en negrita.

Variables	25 (n= 1)	36 (n= 11)	38 (n= 16)	39 (n= 14)	42 (n= 5)	47 (n= 2)	50 (n= 10)
	$\bar{X} \pm DS$ Min-Max						
Climáticas							
TMA (°C)	15,2±0 B	7,07±1,29 AB	7,22±1,71 AB	9,42±1,78 B	8,2±0,75 AB	6,01±0,41 A	6,44±1,98 A
	15,2-15,2	5,09-9,77	4,25-9,38	5,88-12,17	7,18-9,27	5,73-6,3	4,98-10,27
PMA (mm)	295±0 AB	856,1±272,67 B	497,82±188,5 B	295±126,07 A	249,8±193,85 A	343±60,82 AB	692,9±234,59 B
	295-295	318-1335	185-861	146-571	150-596	300-386	465-1071
Temperatura del agua (°C)	25,2±0	20,28±7,19	18,05±6,12	21,02±5,43	13,1±1,34	16,9±4,53	17,78±8,52
	25,2-25,2	10,2-31	8,1-30,6	11-31,7	11-14,3	13,7-20,1	10,7-33,5
Morfológicas							
Altitud (m s.n.m)	106±0 AB	789,82±579,69 B	660,94±242,99 B	647,22±248,18 B	489±162,35 AB	24±14,15 A	260,8±357,61 AB
	106-106	217-1970	166-1112	184-1060	321-701	14-34	2-1163
Área (m ²)	186,62±0	1908,94±3532,14	2891,77±4501,22	1655,56±2795,33	646,51±910,78	140,83±91,57	660,4±446,85
	186,62-186,62	82,92-11981,27	74,35-17259,13	110,7-10972,02	42,74-2258,46	76,08-205,58	116,66-1639,47
Ancho (m)	9,73±0	33,71±42,49	32,74±26,56	28,97±27,4	17,98±12,95	25,43±1,17	31,83±15,22
	9,73-9,73	6,64-151,55	7,81-90	5,8-110	6,95-39,57	24,6-26,25	15-55,4
Largo (m)	24,42±0 ABC	46,8±26 BC	82,97±117,36 C	54,45±27,31 C	35,41±28,23 ABC	7,17±4,92 A	26,89±14,93 AB
	24,42-24,42	15,9-100,66	12,12-500	24,3-127	7,83-72,67	3,69-10,64	9,14-61,85
Profundidad media(m)	0,46±0	0,29±0,14	0,58±0,57	0,5±0,33	0,57±0,56	0,79±0,15	0,59±0,33
	0,46-0,46	0,11-0,52	0,15-2	0,25-1,5	0,13-1,45	0,69-0,89	0,18-1,19

Tabla 5-3. Continuación

Fisicoquímicas							
Conductividad (µS/cm)	325±0 AB	72,04±44,1 A	270,55±282,01 AB	818,91±1436,5 AB	613,6±419,99 B	301,45±159,17 AB	134,79±144,18 A
	325-325	14,81-162,6	26,8-1056	72,7-4940	227-1220	188,9-414	20,9-468
TDS (mg/l)	155,8±0 AB	36,37±22,39 A	117,92±109,25 A	446,03±806,91 AB	389,7±268,74 B	164,7±66,9 AB	71,41±68,31 A
	155,8-155,8	7,3-78	18,5-434	33,5-2940	141,6-783	117,4-212	12,7-194
Salinidad (‰)	0,1±0 AB	0,02±0,05 A	0,1±0,12 A	0,45±0,83 AB	0,4±0,28 B	0,15±0,08 AB	0,06±0,07 A
	0,1-0,1	0-0,1	0-0,4	0-3	0,1-0,8	0,1-0,2	0-0,2
Alcalinidad (mEq/l)	3193±0 AB	956,68±745,53 A	2540,34±1986 A	3416,27±2639 AB	5171±1742,9 B	702,02±883,86 A	1180,38±1627,4 A
	3193-3193	121,5-2191	174,1-7914	940,2-8240	3236-6871	77,04-1327	127,5-4800
OD (mg/l)	9,4±0	11,69±2,68	12,65±4	11,08±4,65	10,56±3,01	12,78±0,05	10,52±4,62
	9,4-9,4	7,5-15,76	6,85-21,5	2,47-19,9	5,24-12,53	12,74-12,81	3,65-19,29
OD (%)	114,4±0	129,1±21,37	136,17±42,32	131,93±60,95	102,54±30,57	134,55±15,35	101,63±34,74
	114,4-114,4	97-172	77-232	26-232	48,2-119,9	123,7-145,4	38,8-143
pH	7,45±0 AB	6,87±1,67 AB	6,89±1,37 AB	7,68±1,54 B	6,98±0,66 AB	5,66±0,29 AB	5,22±1,49 A
	7,45-7,45	4,6-8,95	4,48-9,92	5,02-9,83	6,25-7,84	5,45-5,86	3,12-7,3
NT (µg/l)	315,19±0	337,19±157,22	346,48±205,65	275,39±154,01	471,99±169,02	427,19±39,6	306,79±148,73
	315,2-315,2	73,19-645,19	15,2-711,19	61,19-493,19	375,19-773,19	399,19-455,19	103,19-629,19
NO ₃ ⁻ +NO ₂ ⁻ (µg/l)	61,3±0	23,18±22,93	101,95±205,37	305,28±912,21	608,68±1301,3	2,95±1,6	23,94±26,67
	61,3-61,3	4,48-83,55	0,3-751,47	2,42-3331,15	7,01-2936,25	1,82-4,08	0-66,8
NH ₄ ⁺ (µg/l)	86,37±0	37,6±33,07	42,88±34	93,36±177,35	26,84±22,19	20,75±7,41	46,27±86,03
	86,36-86,36	2,67-103,6	6,14-115,88	4,99-677,66	0,96-56,77	15,52-25,99	7,34-274,47
PT (µg/l)	210,29±0	132,04±78,73	164,52±138,05	218,25±157,1	116,61±145,99	78,18±14,16	134,03±124,05
	210,29-210,29	6,12-302,37	14,13-518,55	36,14-570,6	28,14-372,43	68,17-88,19	40,15-452,5

Tabla 5-3. Continuación

PRS (µg/l)	30,31±0	62,37±89,83	54,54±44,78	115,93±141,64	30,28±22,05	7,61±5,73	19,57±16,57
	30,3-30,3	2,3-289,13	0,07-135,27	6,34-418,28	0-59,12	3,57-11,66	0-47,79
NID (µg/l)	147,66±0	60,77±50	144,83±207,34	376,83±1049,04	635,51±1286,89	23,7±5,81	65,58±98,23
	147,66-147,66	8,02-187,14	10,58-800,23	14,26-4008,8	31,47-2937,2	19,59-27,81	7,34-329,75
NT/PT	1,5±0	7,7±16,01	3,5±3,29	2,64±3,66	8,07±5,13	5,51±0,5	3,82±2,57
	1,5-1,5	0,73-55,48	0,55-13,31	0,22-13,54	2,08-14,55	5,17-5,86	0,28-7,96
NID/PT	0,71±0	0,58±0,39	2,9±7,88	1,06±1,8	13,73±27,93	0,31±0,02	0,42±0,32
	0,7-0,7	0,16-1,32	0,08-31,03	0,07-7,03	0,18-63,65	0,29-0,32	0,09-1,1
TSS (mg/l)	6,4±0	2,32±2,81	82,63±192,2	82,64±288,89	17,44±28,43	0,61±0,85	12,69±34,87
	6,4-6,4	0-8,01	0-718	0-1086	0,8-68	0-1,21	0-111,67
Biológicas							
Clorofila a (µg/l)	15,38±0	3,53±1,94	15,9±25,88	9,9±23,18	10,09±16,15	1,29±1,82	2,77±3,34
	15,38-15,38	0,85-7,12	0-79,04	0-89,72	0-38,45	0-2,57	0-8,01
CPA (%)	70±0	77,73±27,61	77,5±23,67	68,22±29,79	73±24,4	82,5±3,54	84±28,37
	70-70	10-100	10-100	10-100	30-90	80-85	10-100

TMA, Temperatura media anual; **PMA**, Precipitación media anual; **TDS**, Total de sólidos disueltos; **OD**, Oxígeno disuelto; **NT**, Nitrógeno total; **NO₃⁻+NO₂⁻**, Nitratos más nitritos; **NH₄⁺**, Amonio; **PT**, Fósforo total; **PRS**, Fósforo reactivo soluble; **NID**, Nitrógeno inorgánico disuelto; **TSS**, Total de sólidos en suspensión; **CPA**, Cobertura de plantas acuáticas.

5.1.2 Variabilidad ambiental de las charcas patagónicas a escala local

Los parámetros climáticos que mostraron diferencias significativas de acuerdo a la escala local de génesis de los humedales fueron la temperatura ambiental ($p=0,0003$), la precipitación media anual ($p=0,023$) y la temperatura del agua ($p=0,018$) de las charcas. La temperatura ambiental fue mayor en aquellos humedales con un origen Antropogénico (Ag) y Fluvial (Fl), que aquellos con un origen Glacigénico (Gl) y de Deflación (Df); y la temperatura del agua fue mayor en aquellos humedales de origen Ag y Fl, que en aquellos de origen Gl II. Contrariamente, la precipitación media anual fue mayor en los humedales de origen Gl (I y II), Fl y de Df que aquellos con origen Ag y de RM (remoción en masa) (Tabla 5-4). Todas estas relaciones fueron significativas estadísticamente.

En cuanto a los parámetros fisicoquímicos, la conductividad ($p=0,004$), el TDS ($p=0,006$), la salinidad ($p=0,035$) y la alcalinidad ($p=0,014$) exhibieron diferencias significativas en relación a esta clasificación de los humedales. Para todos estos parámetros, los humedales de origen Gl II presentaron valores significativamente menores al resto de los sitios. El pH también difirió entre los humedales y su origen, mostrando valores significativamente mayores en los sitios de origen Ag y RM que aquellos con origen Gl II. Además, la relación NT/PT también exhibió diferencias entre los orígenes de los humedales, siendo los valores observados de este parámetro significativamente mayores en los humedales de origen RM que aquellos de origen Fl, Ag y Df (Tabla 5-4).

Finalmente, el descriptor biológico porcentaje de cobertura de plantas acuáticas (CPA) mostró valores significativamente mayores en los humedales de origen Gl II que en aquellos de origen Fl y de Df (Tabla 5-4).

En relación a la clasificación local de los humedales de acuerdo al tipo hidrogeomorfológico, los descriptores climáticos que mostraron diferencias significativas fueron la temperatura media ambiental ($p=0,001$) y la temperatura del agua ($p=0,018$) de las charcas. De este modo, la temperatura ambiental fue mayor en los humedales de tipo I que en aquellos humedales con un tipo hidrogeomorfológico II, III y IV. Asimismo, la temperatura del agua fue mayor en los humedales con un tipo hidrogeomorfológico I que aquellos con un tipo II (Tabla 5-5).

Entre los parámetros fisicoquímicos, el NT fue el único que presentó diferencias significativas entre los tipos hidrogeomorfológicos de los humedales. El mismo fue significativamente mayor en humedales de tipo II y III, que en aquellos de tipo I (Tabla 5-5).

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

La cobertura de plantas acuáticas también exhibió diferencias, y fue significativamente mayor en sitios con un tipo hidrogeomorfológico IV, que en aquellos con tipo II y III (Tabla 5-5).

Tabla 5-4. Descriptores ambientales de acuerdo al criterio de clasificación local de génesis de humedales (Df: Deflación; Fl, Fluvial; Ag, Antropogénico; GI I, Glacigénico I; GI II, Glacigénico II; RM, Remoción en masa) de las 59 charcas relevadas en la Patagonia Argentina. La media (\bar{X}), el desvío estándar (DS) y los valores mínimos y máximos están consignados. Las diferencias significativas entre los parámetros ($p < 0,05$) se señalan en letras y en negrita.

Variables	Df (n=2)	Fl (n=20)	Ag (n=7)	GI I (n=18)	GI II (n=9)	RM (n=3)
	$\bar{X} \pm DS$ Min-Max					
Climáticas						
TMA(°C)	5,49±0,57 A	9,12±2,01 B	9,13±2,1 B	6,94±1,37 A	6,04±1,69 A	7,15±2,14 AB
	5,09-5,88	6,08-15,2	6,98-12,17	4,85-9,22	4,25-9,51	4,99-9,27
PMA (mm)	807,5±410,83 B	581,35±325,3 B	305,15±269,55 A	519,78±227,37 B	582,12±249,84 B	232,67±120,94 A
	517-1098	232-1335	150-904	177-957	146-1071	155-372
Temperatura del agua (°C)	17,75±0,36 AB	22,01±6,09 B	22±8,64 B	16,5±3,84 AB	15,13±7,96 A	15,2±2,96 AB
	17,5-18	11,2-31,2	11-31,7	11,8-24,5	8,1-33,5	12,8-18,5
Morfológicas						
Altitud (m s.n.m)	1515±643,47 C	615,85±314,48 BC	785,72±380,13 C	459,78±299,54 AB	312,67±373,57 A	531,34±195,33 ABC
	1060-1970	14-1288	184-1470	2-1112	17-1163	321-707
Área (m ²)	7579,1±4798,32 C	1476,19±3799,02 AB	896,16±705,81 ABC	2377,07±3261,7 BC	707,26±567,75 AB	213,9±161,94 A
	4186,18-10972,02	74,35-17259,13	286,73-2304,24	76,08-11981,27	116,59-1639,47	42,74-364,69
Ancho (m)	87,5±31,82 B	19,59±13,3 A	20,37±10,13 AB	42,38±36,78 B	28±14,33 AB	14,94±7,31 A
	65-110	5,8-57,86	7-38,9	7,44-151,55	7,4-50	6,95-21,29
Largo (m)	104,5±31,82 C	60,74±106,38 AB	54,35±22,1 BC	53,11±33,23 BC	31,31±21,72 AB	15,88±7,23 A
	82-127	10,64-500	20,51-81	3,69-111,95	9,14-70,26	7,83-21,81
Profundidad media (m)	0,29±0,04	0,51±0,39	0,72±0,54	0,48±0,45	0,49±0,33	0,47±0,29
	0,27-0,31	0,15-1,5	0,27-1,5	0,11-2	0,2-1,19	0,3-0,79

Tabla 5-4. Continuación

Fisicoquímicas						
Conductividad (µS/cm)	187,2±165,19 AB	409,12±1075,66 B	740,52±1118,58 B	333,64±351,01 B	67,87±68,24 A	524,34±271,16 B
	70,4-304	53,8-4940	86,3-3240	14,81-1220	19,2-237	234-771
TDS (mg/l)	103,9±93,63 ABC	228,88±642,02 AB	368,82±502,95 BC	168,48±194,18 BC	37,73±34,67 A	313,2±152,68 C
	37,7-170,1	26,6-2940	26,9-1475	7,3-783	12,1-121,5	141,6-434
Salinidad (‰)	0,1±0,15 ABC	0,2±0,67 AB	0,36±0,53 BC	0,17±0,2 ABC	0,05±0,08 A	0,3±0,18 C
	0-0,2	0-3	0-1,5	0-0,8	0-0,2	0,1-0,4
Alcalinidad (mEq/l)	2354,2±2519,85 ABC	2084,19±1800,81 AB	4086,67±2106,65 BC	2286,85±2032,61 AB	677,1±891,02 A	6053±2301,87 C
	572,4-4136	473,1-8240	3918-8039	77,04-6871	127,5-2441	3479-7914
OD (mg/l)	10,47±1,93	10±3,28	10,11±4,78	12,77±2,62	12,57±5,08	14,81±5,8
	9,11-11,83	2,47-15,2	5,24-17,06	7,65-20,5	4,33-19,9	11,37-21,5
OD (%)	112,95±22,56	117,46±38,89	122,3±68,23	133,27±26,55	118,97±52,13	152,54±68,83
	97-128,9	26-181,8	48,2-208	77-209	38,8-232	112,4-232
pH	7,33±0,64 ABC	7,16±1,31 ABC	8,1±1,35 C	6,44±1,18 AB	5±1,72 A	7,88±1,88 BC
	6,88-7,78	5,02-9,83	6,33-9,54	4,6-8,55	3,12-8,45	6,25-9,92
NT (µg/l)	230,19±154,15	249,23±150,78	300,04±126,83	398,3±174,12	382,08±123,31	498,52±184,96
	121,19-339,19	73,19-535,19	61,19-463,19	103,19-773,19	249,19-629,19	375,19-711,19
NO ₃ ⁻ +NO ₂ ⁻ (µg/l)	1679,12±2336,32	46,85±99,13	58,9±90,42	234,93±696,69	24,1±23,3	36,84±16,46
	27,09-3331,15	1,82-429,3	7,01-241,89	0-2936,25	0,86-57,6	19,86-52,73
NH ₄ ⁺ (µg/l)	361,13±447,65	46,99±60,34	55,97±77,04	36,76±32,01	31,99±35,82	37,88±24,94
	44,59-677,66	2,67-274,47	12,83-228,09	0,96-105,1	8,29-115,88	11,92-61,64
PT (µg/l)	367,43±287,33	153,36±133,48	213,44±92,75	162,25±133,94	106,87±67,37	80,18±85
	164,25-570,6	6,12-452,5	102,2-364,42	46,15-518,55	40,15-218,3	28,14-178,26

Tabla 5-4. Continuación

PRS (µg/l)	154,32±192,75	85,65±106,26	86,88±129,38	32,87±36,49	21,62±29,11	52,75±40,55
	18,03-290,61	2,68-418,28	17,47-372,48	0-135,27	0-88,33	20,25-98,19
NID (µg/l)	2040,24±2783,97	93,83±115,27	106,46±100,5	271,69±690,23	52,53±52,86	74,71±22,27
	71,68-4008,8	8,02-438,08	14,26-254,72	7,34-2937,2	10,98-164,48	49,85-92,8
NT/PT	1,14±1,32 A	5,57±12,49 A	1,71±1,16 A	4,08±3,4 AB	4,68±2,51 AB	9,85±5,38 B
	0,22-2,07	0,28-55,48	0,3-3,83	0,55-13,31	1,47-7,96	3,99-14,55
NID/PT	3,74±4,66	2,19±7	0,5±0,44	4,26±14,87	0,54±0,48	1,65±1,14
	0,44-7,03	0,08-31,03	0,07-1,39	0,09-63,65	0,1-1,46	0,46-2,72
TSS (mg/l)	547±762,27	13,42±27,49	8,65±8,99	31,05±87,4	80,8±238,96	5,74±3,03
	8,01-1086	0-111,67	1,61-28,5	0-367,27	0-718	3,6-9,2
Biológicas						
Clorofila a (µg/l)	46,57±61,02	4,24±4,24	4,14±2,82	16,14±25,15	3,41±3,94	0±0
	3,42-89,72	0-15,38	0-8,01	0-79,04	3,93-9,97	0-0
CPA (%)	10±0 A	71,75±21,11 AB	80,72±19,46 BC	80,28±24,89 BC	86,67±29,48 C	81,67±2,89 ABC
	10-10	25-100	50-100	10-100	10-100	80-85

TMA, Temperatura media anual; **PMA**, Precipitación media anual; **TDS**, Total de sólidos disueltos; **OD**, Oxígeno disuelto; **NT**, Nitrógeno total; **NO₃⁻+NO₂⁻**, Nitratos más nitritos; **NH₄⁺**, Amonio; **PT**, Fósforo total; **PRS**, Fósforo reactivo soluble; **NID**, Nitrógeno inorgánico disuelto; **TSS**, Total de sólidos en suspensión; **CPA**, Cobertura de plantas acuáticas.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 5-5. Descriptores ambientales de acuerdo al criterio de clasificación local tipo hidrogeomorfológico de humedales en las 59 charcas relevadas en la Patagonia Argentina. La media (\bar{X}), el desvío estándar (DS) y los valores mínimos y máximos están consignados. Las diferencias significativas entre los parámetros ($p < 0,05$) se señalan en letras y en negrita.

Variables	Tipo I (n= 22)	Tipo II (n=14)	Tipo III (n=5)	Tipo IV (n=18)
	$\bar{X}\pm DS$ Min-Max	$\bar{X}\pm DS$ Min-Max	$\bar{X}\pm DS$ Min-Max	$\bar{X}\pm DS$ Min-Max
Climáticas				
TMA(°C)	9,1±1,96 B 6,08-15,2	6,65±2,08 A 4,25-12,17	6,94±1,57 A 4,99-9,27	7,32±1,87 A 4,98-11,92
PMA (mm)	562,24±328,93 180-1335	529,15±301 150-1098	479,2±350,41 155-904	476,85±230,17 146-957
Temperatura del agua (°C)	22,02±5,94 B 11,2-31,2	16,34±7,02 A 8,1-33,5	17,36±8,2 AB 10,2-31	17,39±5,26 AB 10,7-31,7
Morfológicas				
Altitud (m s.n.m)	619±306,85 14-1288	629±552,72 25600	665,4±484,65 263-1470	442,06±298,26 17-1112
Área (m ²)	1451,65±3704,5 AB 74,35-17259,13	2669,1±3994,5 B 76,08-11981,27	266,96±211,73 A 42,74-576,48	1661,18±2045,3 B 148,53-7913,28
Ancho (m)	19,88±13,03 AB 5,8-57,86	46,57±41,25 C 7-151,55	13,82±6,35 A 6,95-21,29	33,18±22,94 BC 7,44-90
Largo (m)	60,11±103,73 10,64-500	52,18±39,34 3,69-127	22,25±13,09 7,83-43,56	51,87±28,56 14,58-111,95
Profundidad media (m)	0,51±0,38 0,15-1,5	0,52±0,35 0,21-1,45	0,39±0,24 0,2-0,79	0,55±0,51 0,11-2
Fisicoquímicas				
Conductividad (µS/cm)	404,59±1048,63 53,8-4940	189,35±149,31 26,8-519	335,7±322,56 19,2-771	479,16±758,64 14,81-3240
TDS (mg/l)	225,58±625,94 26,6-2940	110,78±93,33 18,5-352	195,72±193,81 12,1-434	232,23±360,45 7,3-1475
Salinidad (‰)	0,2±0,65 0-3	0,11±0,12 0-0,4	0,18±0,21 0-0,4	0,24±0,37 0-1,5
Alcalinidad (mEq/l)	2171,51±1800,25 473,1-8240	1864,93±2034,95 77,04-6738	3891,26±3392,66 204,3-7914	2812,05±2446,56 121,5-8039
OD (mg/l)	10,33±3,55 2,47-17,06	10,97±2,75 5,24-13,63	13,09±5,19 7,5-21,5	12,79±4,3 4,33-20,5
OD (%)	121,72±42,65 26-207	114,2±31,5 48,2-158,2	136,28±54,16 100,1-232	132,74±47,75 38,8-232
pH	7,27±1,36 5,02-9,83	6,26±1,56 3,33-8,75	7,48±2,05 4,81-9,92	6,4±1,65 3,12-9,54
NT (µg/l)	249,83±146,78 A 73,19-535,19	378,61±145,6 B 121,19-645,19	455,99±146,08 B 351,19-711,19	359,08±175 AB 61,19-773,19

Tabla 5-5. Continuación

NO₃⁻+NO₂⁻ (µg/l)	46,38±96,66	272,92±882,36	30,16±18,26	236,62±696,18
	1,82-429,3	0-3331,15	5,04-52,73	0,3-2936,25
NH₄⁺ (µg/l)	45,91±59,02	95,2±177,85	35,71±22,14	34,13±31,17
	2,67-274,47	7,34-677,66	11,92-61,64	0,96-105,1
PT (µg/l)	152,01±130,06	228,31±169,55	133,43±113,56	124,32±82,01
	6,12-452,5	54,16-570,6	28,14-302,37	40,15-372,43
PRS (µg/l)	82,79±104,39	77,8±114,52	54,32±44,4	25±26,19
	2,68-418,28	1,99-372,48	8,85-104,51	0-81,16
NID (µg/l)	92,29±112,57	368,12±1050,93	65,86±30,96	256,24±673,98
	8,02-438,08	7,34-4008,8	19,02-92,8	10,58-2937,2
NT/PT	5,4±12,18	2,85±2,16	6,84±5,67	4,38±3,5
	0,28-55,48	0,22-7,78	1,17-14,55	0,3-13,31
NID/PT	2,1±6,83	0,94±1,8	1,08±1,13	4,12±14,47
	0,08-31,03	0,09-7,03	0,16-2,72	0,07-63,65
TSS (mg/l)	13,06±26,85	164,39±335,07	4,64±3,37	6,7±15,86
	0-111,67	0-1086	0-9,2	0-68
Biológicas				
Clorofila a (µg/l)	4,04±4,23	18,52±30,09	1,88±2,73	9,19±17,76
	0-15,38	0-89,72	0-5,98	0-72,09
CPA (%)	79,91±20,59 A	63,58±37,29 A	88±9,09 AB	86,85±19,1 B
	25-100	10-100	80-100	30-100

TMA, Temperatura media anual; **PMA**, Precipitación media anual; **TDS**, Total de sólidos disueltos; **OD**, Oxígeno disuelto; **NT**, Nitrógeno total; **NO₃⁻+NO₂⁻**, Nitratos más nitritos; **NH₄⁺**, Amonio; **PT**, Fósforo total; **PRS**, Fósforo reactivo soluble; **NID**, Nitrógeno inorgánico disuelto; **TSS**, Total de sólidos en suspensión; **CPA**, Cobertura de plantas acuáticas.

5.1.3 Estado trófico de las charcas patagónicas

Los valores del estado trófico de las charcas aplicando el Índice de Estado Trófico (TSI, por sus siglas en inglés) propuesto por Carlson (1977) y modificado por Aizaki et al. (1981), se muestran en la figura 5-2. Como fue mencionado, de acuerdo con los resultados obtenidos por el TSI, se distinguieron cuatro categorías: oligotrófico (TSI < 30), mesotrófico (TSI entre 30 y 60), eutrófico (TSI entre 60 y 90), e hipereutrófico (TSI > 90). El TSI basado en el contenido de fósforo total (TSI (PT)), permitió discriminar más claramente a las charcas entre las distintas categorías tróficas. Si bien la mayoría de las charcas fueron categorizadas como eutróficas (70%), el 16% fueron mesotróficas, y el 14% restante fueron hipereutróficas. Ninguna charca fue catalogada como oligotrófica teniendo en cuenta el TSI (PT). En cambio, el TSI basado en el contenido de nitrógeno total y clorofila a (TSI (NT) y TSI (Cl), respectivamente), agruparon a la mayoría de las charcas bajo la categoría mesotróficas. Utilizando el TSI (NT), se observó que el 74% de las charcas fueron mesotróficas, y el 26% restante oligotófica, mientras

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

que para el TSI (CI), el 83% de las charcas fueron categorizadas como mesotróficas, el 13% como eutróficas, y el 4% restante se agrupó bajo la categoría oligotrófica (Figura 5-2).

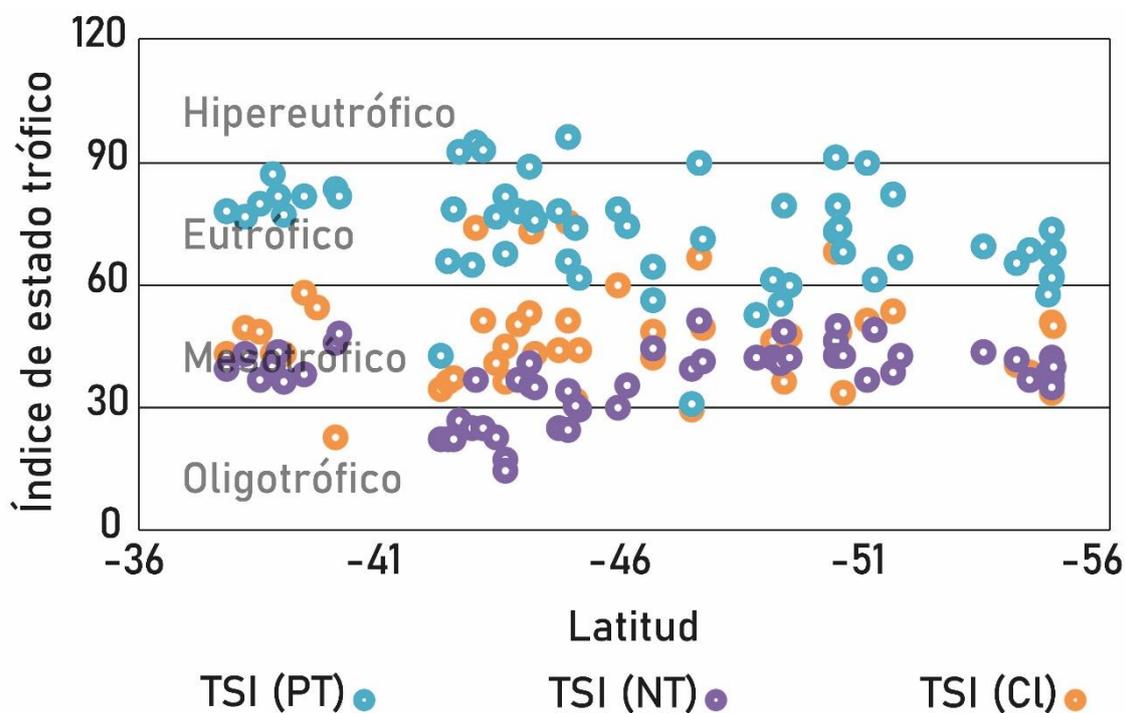


Figura 5-2. Estado trófico de las charcas de humedales relevadas (n=59) en base al contenido de fósforo total (TSI (PT)), de nitrógeno total (TSI (NT)) y de clorofila a (TSI (CI)) en la columna de agua.

5.2 COMPOSICIÓN Y COBERTURA DE PLANTAS ACUÁTICAS EN CHARCAS PATAGÓNICAS

Se identificaron un total de 143 taxa entre briófitas, algas y plantas acuáticas y correspondieron a cuatro divisiones: Bryophyta, Charophyta, Chlorophyta y Spermatophyta. Esta última siendo representada por 35 familias, 84 géneros, y 140 especies. Las familias con mayor participación fueron las Poaceae (29 taxa) (Figura 5-3) y las Cyperaceae (21 taxa) (Figura 5-4), seguidas de las Ranunculaceae (10 taxa), las Juncaceae (9 taxa) y las Plantaginaceae (8 taxa), comprendiendo en su conjunto aproximadamente el 54% del total de taxa registradas. En cuanto a las algas (Div. Charophyta), se identificaron dos géneros *Chara* y *Nitella*, y en relación a los musgos (Div. Bryophyta), se determinó a la especie *Sphagnum magellanicum* (Fam. Sphagnaceae) (Figura 5-5), que estuvo mayormente representada en los sitios de la provincia de Tierra del Fuego. Entre las especies pertenecientes a la Div. Spermatophyta, *Myriophyllum quitense* (Fam. Haloragaceae), y *Juncus balticus* (Fam.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Juncaceae) (Figura 5-6), fueron las que exhibieron la mayor frecuencia, siendo registradas en 29 y 21 sitios, respectivamente del total relevado (Apéndice A).

De acuerdo al hábito, aproximadamente el 45% de las plantas acuáticas fueron emergentes, el 37% terrestres, el 12% sumergidas y el 6% de hojas flotantes. En cuanto al origen de las plantas, el 39% fueron nativas, el 36% endémicas, y el 25% exóticas. Finalmente, la mayoría de las plantas acuáticas presentó una forma de vida perenne (78%) y el resto (22%) fueron anuales/bianuales (Apéndice A).

En términos de riqueza, los sitios 53 y 59 (provincia de Tierra del Fuego) exhibieron el mayor número de especies con 20 taxa cada uno, seguido del sitio 44 (provincia de Santa Cruz) con 18 taxa. Mientras que, los sitios 1, 5 (provincia de Neuquén), y 15 (provincia de Chubut) fueron los que tuvieron el menor número de especies (2 taxa cada uno). En términos de cobertura, el sitio 31 y el sitio 38 (provincia de Santa Cruz) fueron los que mostraron la mayor cobertura de plantas acuáticas (183% y 133%, respectivamente). Mientras que, el sitio 1 (provincia de Neuquén) y el sitio 27 (provincia de Chubut) fueron los que mostraron los menores valores de cobertura de plantas acuáticas (2% y 4%, respectivamente) (Figura 5-7).

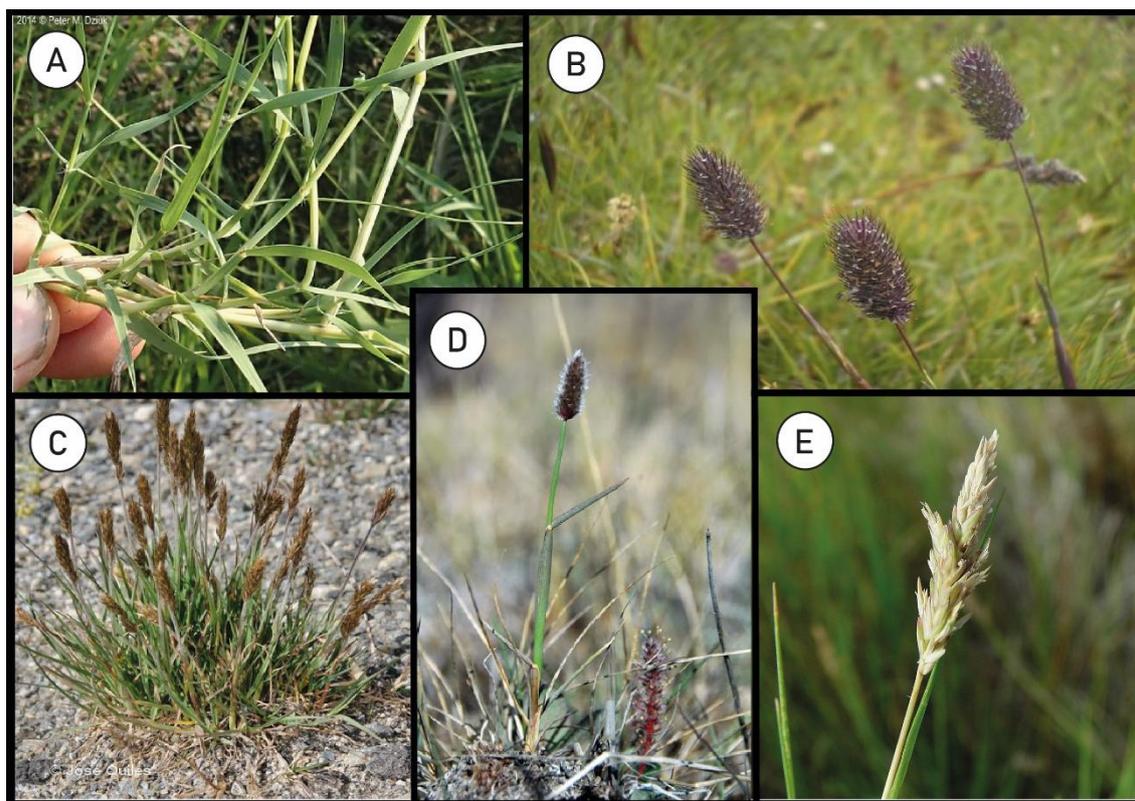


Figura 5-3. Fotografías de diferentes plantas asociadas a las charcas patagónicas relevadas en el estudio: Fam. Poaceae. A) y E) *Distichlis spicata*; B) *Phleum alpinum*; C) *Trisetum spicatum*; D) *Alopecurus magellanicus*.

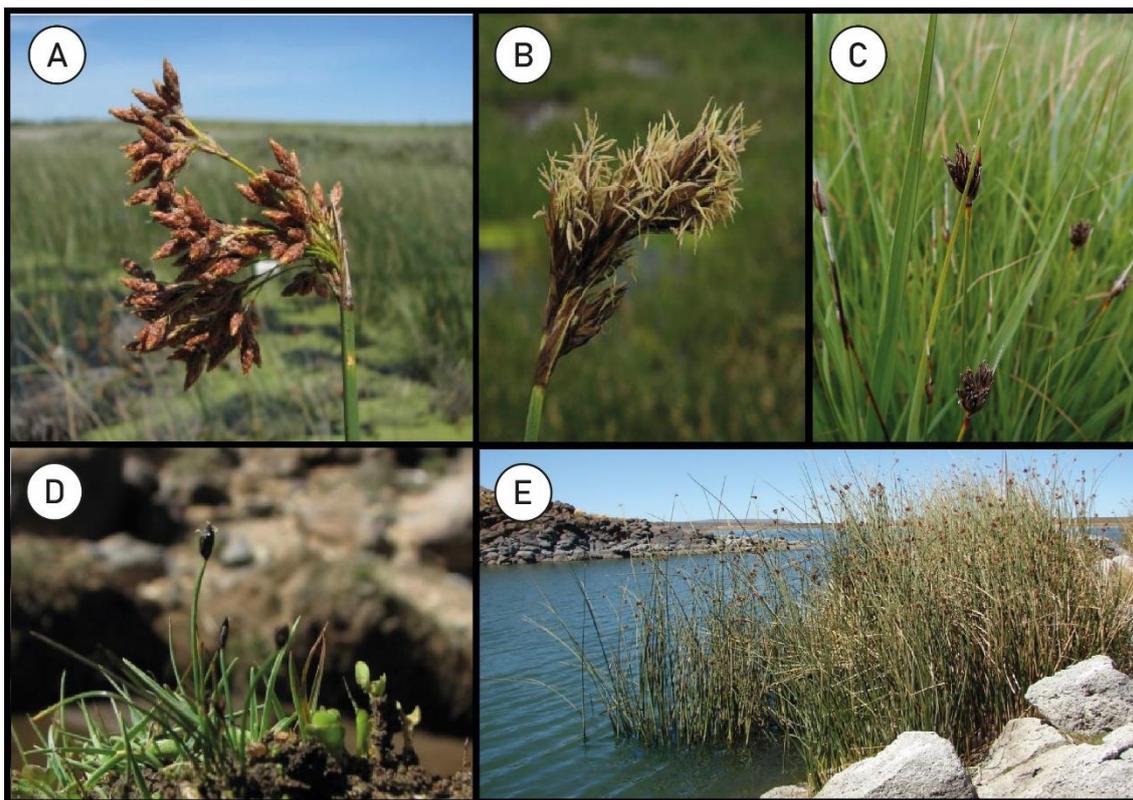


Figura 5-4. Fotografías de diferentes plantas asociadas a las charcas patagónicas relevadas. Fam. Cyperaceae. A) y E) *Schoenoplectus californicus*; B) *Carex gayana*; C) *Schoenus antarcticus*; D) *Eleocharis pseudoalbibracteata*.

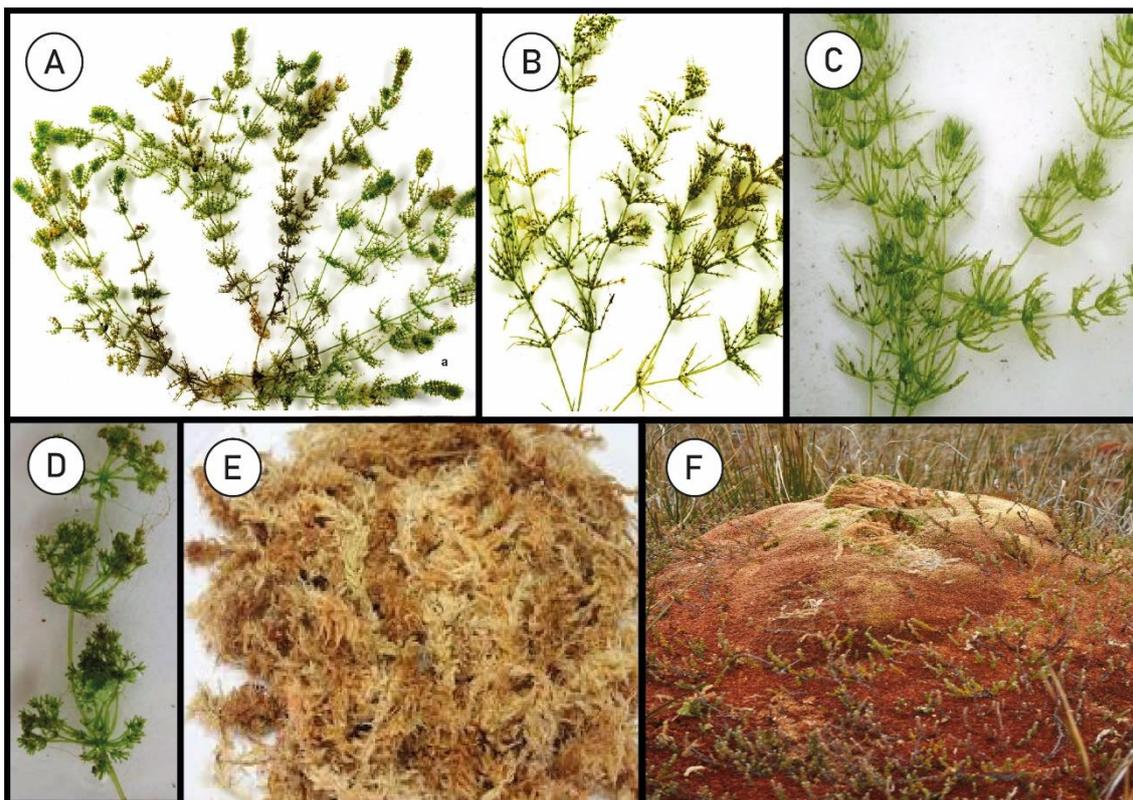


Figura 5-5. Fotografías de diferentes plantas asociadas a las charcas patagónicas relevadas. Divisiones Charophyta (A, B, C y D) y Bryophyta (E y F). A) y B) *Chara* sp; C y D) *Nitella* sp; E y F) *Sphagnum magellanicum*.

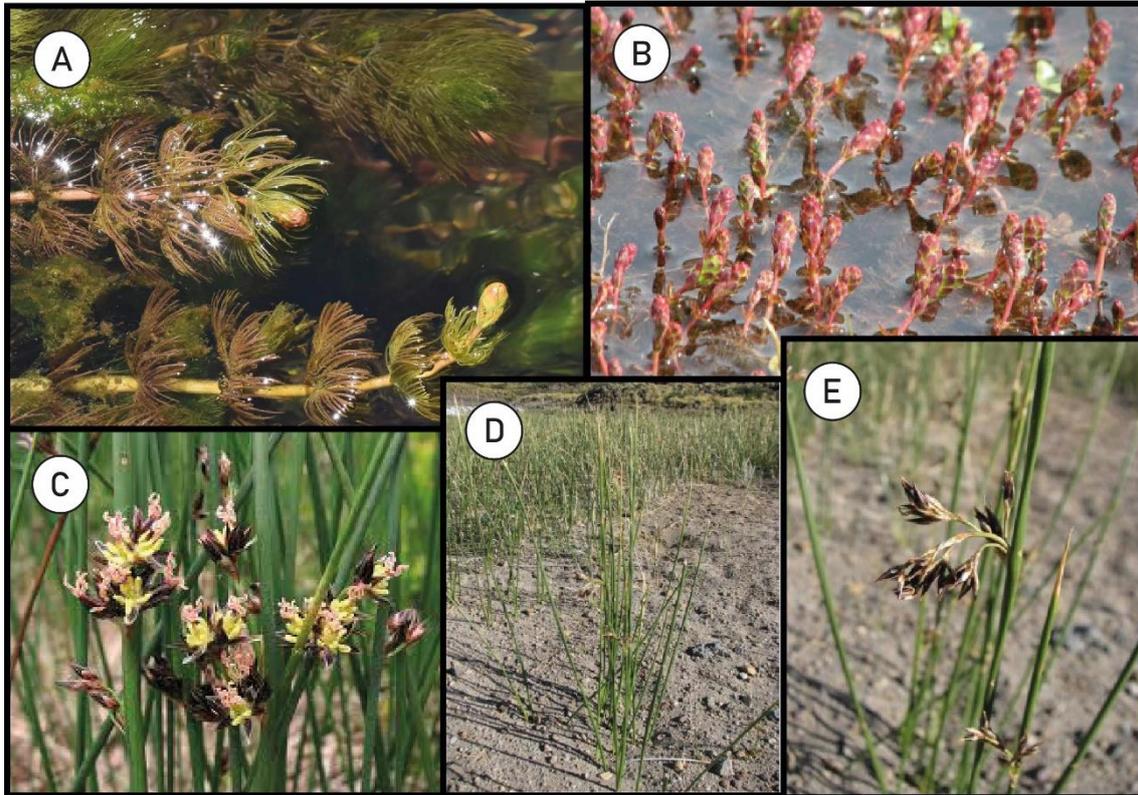


Figura 5-6. Fotografías de diferentes plantas asociadas a las charcas patagónicas relevadas. División Spermatophyta. A y B) *Myriophyllum quitense*; B, C y D) *Juncus balticus*.

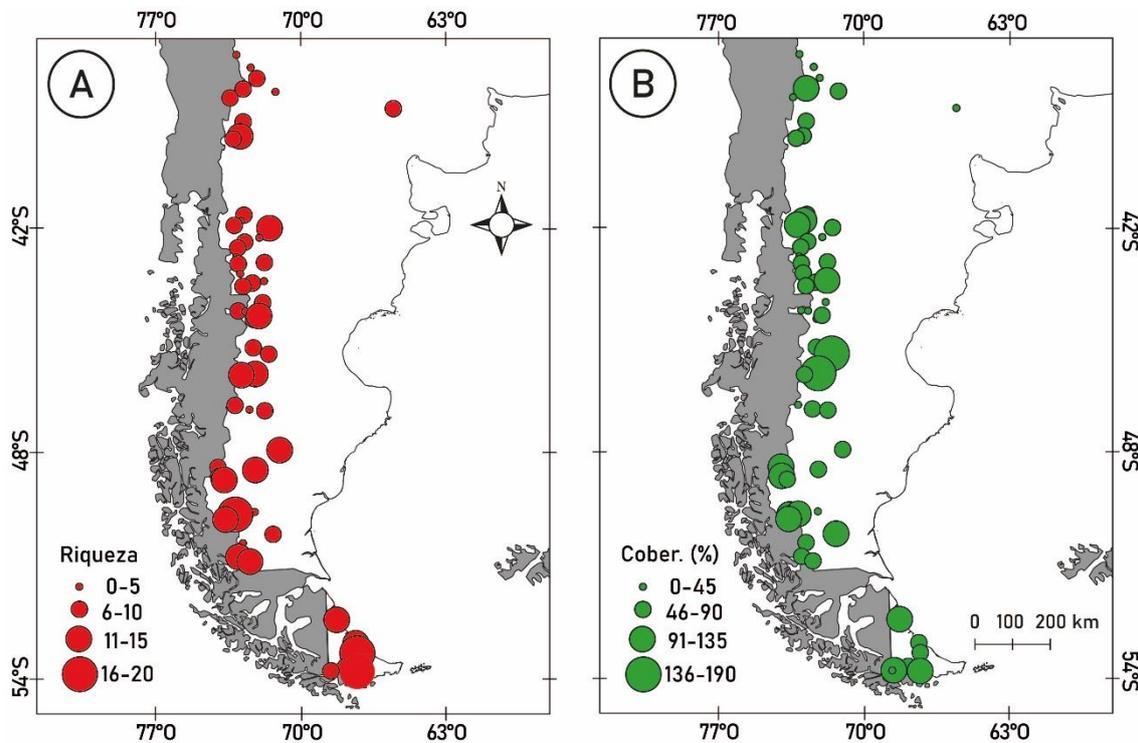


Figura 5-7. Riqueza taxonomica y cobertura total de plantas acuáticas por sitio en el relevamiento realizado en 59 charcas patagónicas. A) Riqueza de plantas acuáticas expresada por rangos. B) Cobertura (Cober.) de plantas acuáticas (%) por rangos.

5.2.1 Atributos funcionales de la comunidad de plantas acuáticas en charcas patagónicas

En términos de riqueza, los ensambles de plantas en los sitios mostraron gran variación teniendo en cuenta su origen (endémico, nativo, exótico), hábito (terrestre, emergente, sumergido, hojas flotantes) y forma de vida (anual/bianual, perenne) (Figura 5-8).

De acuerdo al origen de las plantas acuáticas, la mayor riqueza de endémicas se observó en el sitio 54 (provincia de Tierra del Fuego) con 6 taxa, seguido de los sitios 41 (provincia de Santa Cruz), 57 y 53 (provincia de Tierra del Fuego) con 5 taxa cada uno. Mientras que los sitios 2 y 8 (provincia de Neuquén), 11, 12, 16, 17, 18, 25 y 27 (provincia de Chubut), y 35, 42 y 48 (provincia de Santa Cruz), no presentaron plantas endémicas en el momento del estudio. Por otra parte, los sitios 44 (provincia de Santa Cruz), y 59 (provincia de Tierra del Fuego) mostraron la riqueza más alta de especies nativas con 9 y 8 taxa, respectivamente. Contrariamente, los sitios 5 (provincia de Neuquén) y 58 (provincia de Tierra del Fuego), no tuvieron plantas nativas. Con respecto a las especies exóticas, los sitios 46 (provincia de Santa Cruz) y 59 (provincia de Tierra del Fuego) exhibieron los valores de riqueza más altos con 8 y 7 taxa, respectivamente. No obstante, en los sitios 1, 2 y 3 (provincia de Neuquén), 12, 13, 15, 21 y 25 (provincia de Chubut), 31, 32, 36, 37, 42, 43, 45, 47 y 48 (provincia de Santa Cruz) y 54, 55 y 58 (provincia de Tierra del Fuego), no se registraron especies exóticas (Figura 5-8 B).

Analizando la distribución de las plantas acuáticas según su hábito, la riqueza de terrestres fue mayor en los sitios 53 (provincia de Tierra del Fuego) y 46 (provincia de Santa Cruz) con 8 y 7 taxa, respectivamente. Inversamente, en los sitios 1-4, 6 y 10 (provincia de Neuquén), 12, 13, 15, 18 y 25 (provincia de Chubut), y 31, 35, 39, 45 y 48 (provincia de Santa Cruz) no se registraron especies con hábito terrestre. En cuanto a las plantas emergentes, los sitios 59 y 53 (provincia de Tierra del Fuego), exhibieron la mayor riqueza con 11 y 10 taxa, respectivamente. Pero, en los sitios 5 (provincia de Neuquén) y 21 (provincia de Chubut) estuvieron ausentes. En cuanto a las plantas sumergidas, fue el sitio 44 (provincia de Santa Cruz) quien exhibió el mayor número (6 taxa), seguido de los sitios 30 (provincia de Chubut) y 31 (provincia de Santa Cruz) con 5 taxa cada uno. En cambio, en los sitios 8 (provincia de Neuquén), 17 y 27 (provincia de Chubut) y 54, 55, 57 y 58 (provincia de Tierra del Fuego) no se registraron plantas sumergidas. Las plantas de hojas flotantes fueron las menos representadas. El sitio 3 (provincia de Neuquén) con 2 taxa, exhibió la mayor riqueza, seguido estuvieron los sitios 2 y 9 (provincia de Neuquén), 7 (provincia de Río Negro), 13, 25, 29 (provincia de

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Chubut) y 38 (provincia de Santa Cruz) con 1 taxón cada uno. En los sitios restantes del estudio no se hallaron especies de plantas con este tipo de hábito (Figura 5-8 C).

Finalmente, las plantas con una forma de vida anual estuvieron mayormente representadas en los sitios 9 (provincia de Neuquén) y 44 (provincia de Santa Cruz) con 7 y 6 taxa, respectivamente. Mientras que en los sitios 15, 17, 21 y 27 (provincia de Chubut) y 36 y 40 (provincia de Santa Cruz), no se reportaron especies con una forma de vida anual. La riqueza de plantas perennes fue mayor en los sitios 53 y 59 (provincia de Tierra del Fuego) con 19 y 17 taxa, respectivamente, y menor en los sitios 1 y 5 (provincia de Neuquén) con 1 taxón cada uno (Figura 5-8 D).

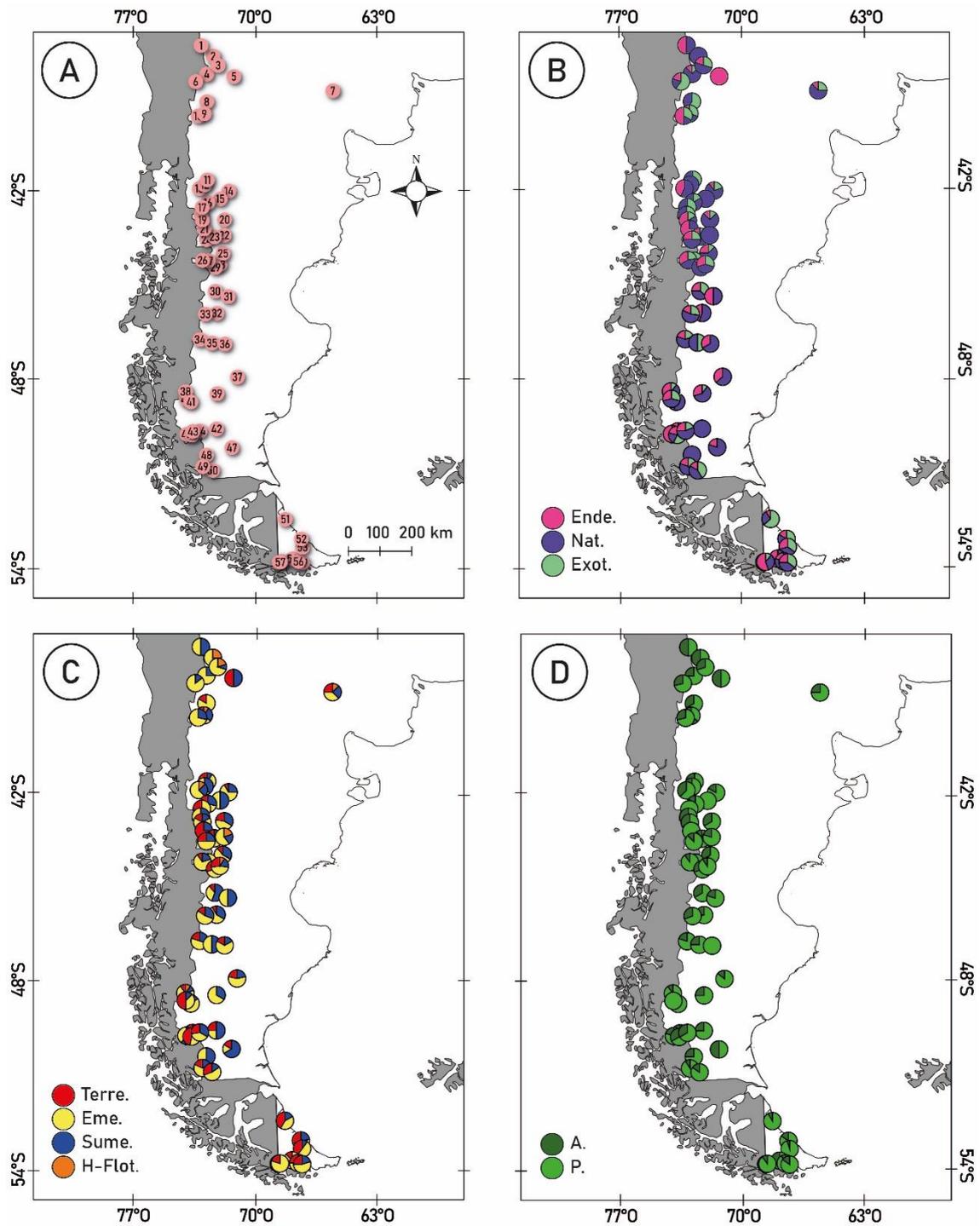


Figura 5-8. Composición florística por sitio. A) Localización de los sitios de estudio. B) Riqueza de plantas acuáticas de acuerdo a su origen (Nativas: Nat., Endémicas: Ende., Exóticas: Exo.). C) Riqueza de plantas acuáticas de acuerdo a su hábito (Terrestres: Terre., Emergentes: Eme., Sumergidas: Sume., Hojas flotantes: H-Flot.). D) Riqueza de plantas acuáticas de acuerdo a su forma de vida (Anual/bianual: A., Perenne: P). Relevamiento llevado a cabo en 59 charcas patagónicas.

En términos de cobertura, la comunidad de plantas acuáticas en los sitios presentó también una gran variación, analizando su origen (endémico, nativo, exótico),

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

hábito (terrestre, emergente, sumergido, hojas flotantes) y forma de vida (anual/bianual, perenne) (Figura 5-9).

La cobertura de plantas endémicas fue mayor en los sitios 55 y 57 (provincia de Tierra del Fuego) con 116% y 100%, respectivamente. Los sitios 2 y 8 (provincia de Neuquén), 11, 12, 16, 17, 18, 25 y 27 (provincia de Chubut), y 35, 42 y 48 (provincia de Santa Cruz), no presentaron plantas de origen endémico. La cobertura de nativas, fue mayor en los sitios 31 y 47 (provincia de Santa Cruz), con 106% y 102%, respectivamente. En los sitios 5 (provincia de Neuquén) y 58 (provincia de Tierra del Fuego), las nativas estuvieron ausentes. Finalmente, los sitios 51 (32%) y 56 (31%) (provincia de Tierra del Fuego), exhibieron la mayor cobertura de plantas exóticas. No obstante, en los sitios 1, 2 y 3 (provincia de Neuquén), 12, 13, 15, 21 y 25 (provincia de Chubut), 31, 32, 36, 37, 42, 43, 45, 47 y 48 (provincia de Santa Cruz) y 54, 55 y 58 (provincia de Tierra del Fuego), no se registró ninguna especie exótica (Figura 5-9 B).

Basado en el hábito de las plantas, las terrestres fueron más abundantes en el sitio 53 (provincia de Tierra del Fuego), con un 44% de cobertura. En los sitios 1-4, 6 y 10 (provincia de Neuquén), 12, 13, 15, 18 y 25 (provincia de Chubut), y 31, 35, 39, 45 y 48 (provincia de Santa Cruz) no se registraron especies terrestres. Por otra parte, las emergentes, fueron más abundantes en los sitios 55 y 57 (provincia de Tierra del Fuego), con 116 y 110% de cobertura, respectivamente, mientras que en los sitios 5 (provincia de Neuquén) y 21 (provincia de Chubut) estuvieron ausentes. Las plantas acuáticas sumergidas, estuvieron mayormente presentes en los sitios 31 (provincia de Santa Cruz) con un 113% de cobertura, seguido de los sitios 32 y 46 (provincia de Santa Cruz), con un 109% de cobertura cada uno. Por otra parte, en los sitios 8 (provincia de Neuquén), 17 y 27 (provincia de Chubut) y 54, 55, 57 y 58 (provincia de Tierra del Fuego) las plantas sumergidas estuvieron ausentes. Finalmente, el sitio 13 (provincia de Chubut) presentó la mayor cobertura de plantas con hábito de hojas flotantes (34%), pero este grupo estuvo ausente en la mayoría de los sitios visitados (Figura 5-9 C).

Por último, la cobertura de plantas anuales fue mayor en los sitios 32 (provincia de Santa Cruz) y 55 (provincia de Tierra del Fuego) con un 91%, seguido del sitio 46 (provincia de Santa Cruz) (80%). Pero en los sitios 15, 17, 21 y 27 (provincia de Chubut) y 36 y 40 (provincia de Santa Cruz), no se registraron especies anuales. Las especies perennes fueron más abundantes en los sitios 31 y 40 (provincia de Santa Cruz) con 114% y 109%, respectivamente. Contrariamente, en los sitios 1 y 5 (provincia de Neuquén), éstas exhibieron las abundancias más bajas, siendo del 1% y 2%, respectivamente (Figura 5-9 D).

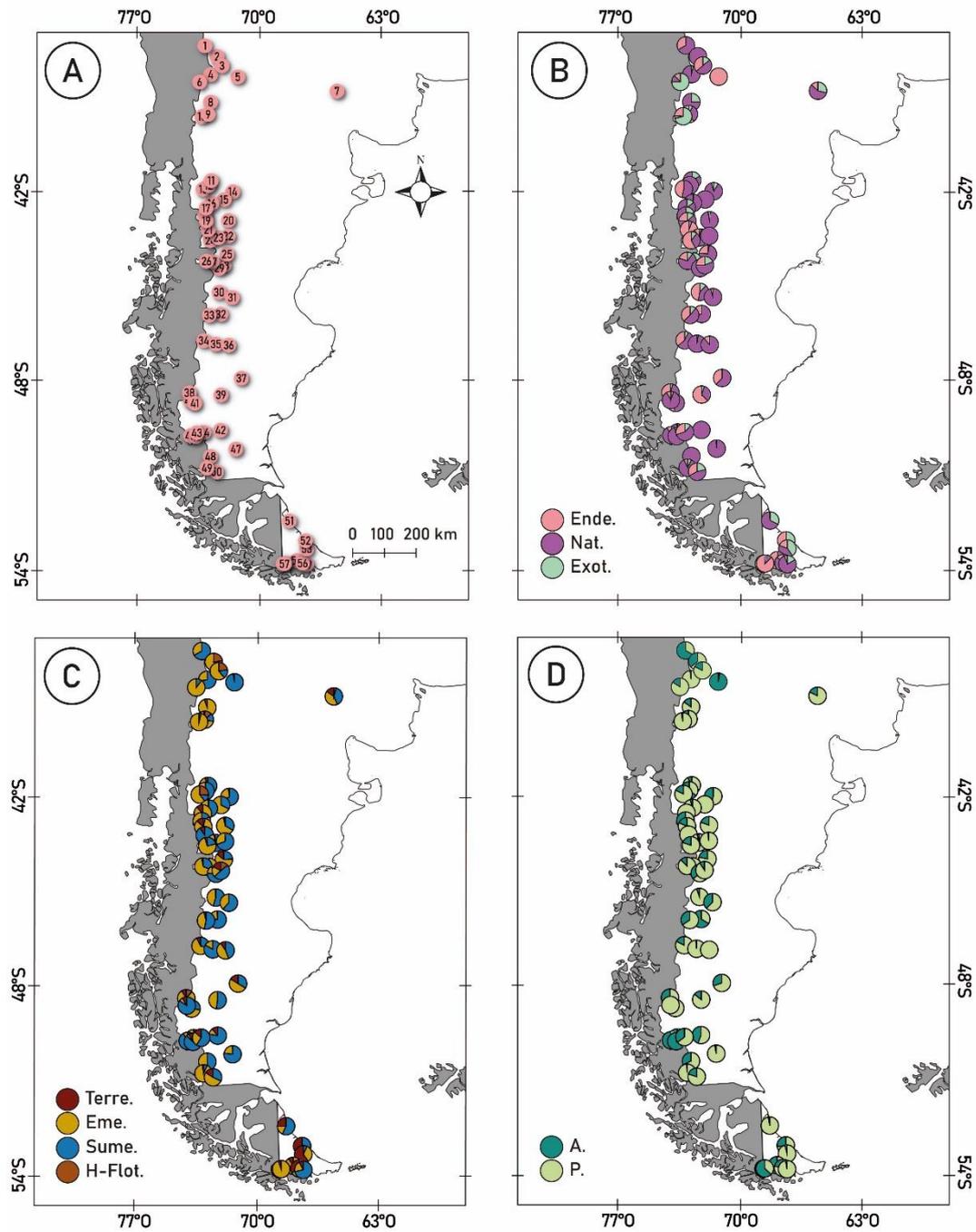
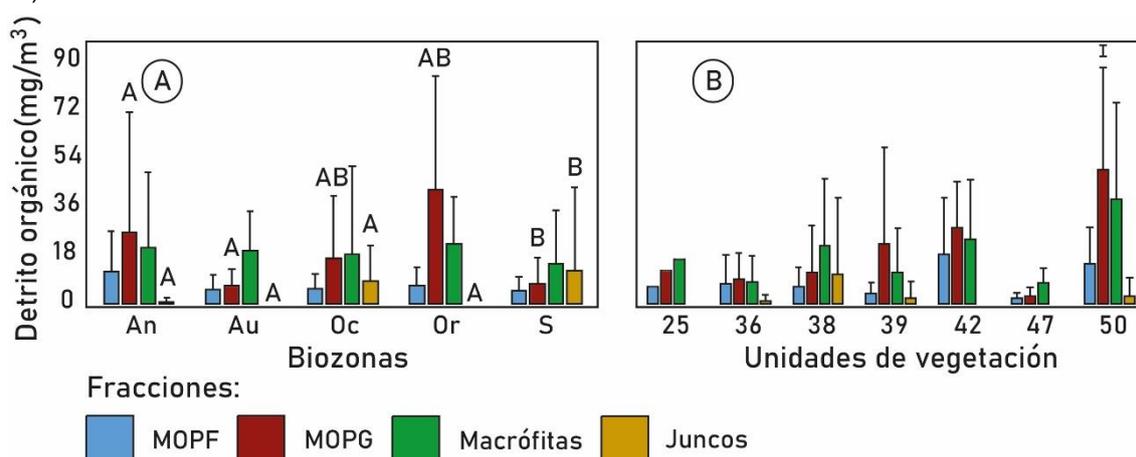


Figura 5-9. Cobertura (%) de plantas por sitio. A) Localización de los sitios de estudio. B) Riqueza de plantas acuáticas de acuerdo a su origen (Nativas: Nat., Endémicas: Ende., Exóticas: Exo.). C) Riqueza de plantas acuáticas de acuerdo a su hábito (Terrestres: Terre., Emergentes: Eme., Sumergidas: Sume., Hojas flotantes: H-Flot.). D) Riqueza de plantas acuáticas de acuerdo a su forma de vida (Anual/bianual: A., Perenne: P.). Relevamiento llevado a cabo en 59 charcas patagónicas.

5.3 DISTRIBUCIÓN DEL DETRITO ORGÁNICO EN CHARCAS PATAGÓNICAS: ANÁLISIS A ESCALA REGIONAL

A escala de paisaje, las charcas patagónicas localizadas en la biozona An (Andina húmeda) (media: 12,08 mg/m³) presentaron una mayor cantidad de materia orgánica particulada fina (MOPF), seguidas de aquellas charcas localizadas en las biozonas Or (Extrandina oriental) y Oc (Extrandina occidental) (media: 6,93 y 5,64 mg/m³, respectivamente). Por otra parte, las charcas de la biozona S (Subandina subhúmeda), presentaron la menor cantidad de MOPF (media: 5,14 mg/m³). La materia orgánica particulada gruesa (MOPG), fue mayor en las charcas emplazadas en la biozona Or (Extrandina oriental) (media: 42,78 mg/m³), seguido de aquellas de la biozona An (Andina húmeda) (media: 26,7 mg/m³). Los sitios localizados en la biozona Au (6,94 mg/m³), presentaron la menor proporción de MOPG. En cuanto a la fracción plantas, las charcas de las biozonas Or y An exhibieron la mayor biomasa de MOPG (medias: 22,38 y 21 mg/m³, respectivamente), y los sitios de la biozona S (14,84 mg/m³) la menor biomasa de MOPG. No obstante, las diferencias en las fracciones de detrito orgánico mencionadas no fueron significativas. Finalmente, la biomasa de la fracción juncos fue significativamente mayor en las charcas localizadas en la biozona S ($p=0,001$) (media: 12,57 mg/m³) que aquellas ubicadas en el resto de las biozonas (Figura 5-10 A).

En relación al sistema de regionalización fitogeográfico, las charcas ubicadas en la unidad de vegetación 42 y 50 presentaron una mayor proporción de MOPF, que aquellas ubicadas en el resto de las unidades, siendo las medias de 18,3 mg/m³ y 14,91 mg/m³, respectivamente. Además, los sitios emplazados en la unidad de vegetación 47 presentaron la menor proporción de MOPF (media: 2,03 mg/m³). Las fracciones de MOPG y de plantas fueron mayores en las charcas de la unidad de vegetación 50 (medias: 50,09 y 38,99 mg/m³, respectivamente) y menores en aquellas de la unidad de vegetación 47 (medias: 3 y 7,82 mg/m³). Por otra parte, la fracción juncos estuvo mayormente presente en las charcas pertenecientes a la unidad 38 (media: 10,96 mg/m³), mientras que en aquellas charcas localizadas en las unidades 25, 42 y 47 dicha fracción no estuvo representada. Sin embargo, las diferencias observadas en las fracciones de detrito orgánico mencionadas no fueron significativas (Figura 5-10 B).



5.4 DISTRIBUCIÓN DEL DETRITO ORGÁNICO EN CHARCAS PATAGÓNICAS: ANÁLISIS A ESCALA LOCAL

Los humedales con un origen de tipo glaciogénico II (GI II) presentaron significativamente una mayor proporción de MOPF ($16,51 \text{ mg}/\text{m}^3$) y de MOPG ($58,56 \text{ mg}/\text{m}^3$) en sus charcas ($p=0,018$ y $p=0,008$, respectivamente) que en el resto de los tipos de humedales. La fracción plantas también fue significativamente diferente de acuerdo a la génesis de los humedales ($p=0,004$). En este caso, una mayor biomasa de plantas se asoció a los humedales de origen RM (Remoción en masa), seguido de aquellos de origen GI II (medias: $51,5$ y $41,59 \text{ mg}/\text{m}^3$). Los humedales con un origen de deflación (Df), exhibieron en promedio la menor proporción de las fracciones MOPF (media: $0,81 \text{ mg}/\text{m}^3$) y plantas ($0,04 \text{ mg}/\text{m}^3$), mientras que aquellos de origen Ag (antropogénico), mostraron la menor proporción de MOPG ($0,67 \text{ mg}/\text{m}^3$). Por otra parte, la fracción juncos fue en promedio mayor en los sitios con una génesis de tipo GI I ($8,89 \text{ mg}/\text{m}^3$). Sin embargo, en los sitios de origen Df y RM (Remoción en masa) dicha fracción no estuvo representada (Figura 5-11 A).

Con respecto a la hidrogeomorfología, los humedales tipo IV presentaron significativamente una mayor cantidad de MOPF y de MOPG ($p=0,03$ y $p=0,02$, respectivamente), siendo las medias $14,53$ y $40,86 \text{ mg}/\text{m}^3$. La fracción plantas estuvo en mayor proporción en los sitios de tipo hidrogeomorfológico III (media: $33,79 \text{ mg}/\text{m}^3$), y en menor proporción en aquellos de tipo I, pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas. Finalmente, los sitios de tipo hidrogeomorfológico II

presentaron una mayor biomasa de la fracción juncos (media: 8,04), pero estas diferencias no fueron estadísticamente significativas; y en los humedales de tipo III dicha fracción no estuvo representada (Figura 5-11 B).

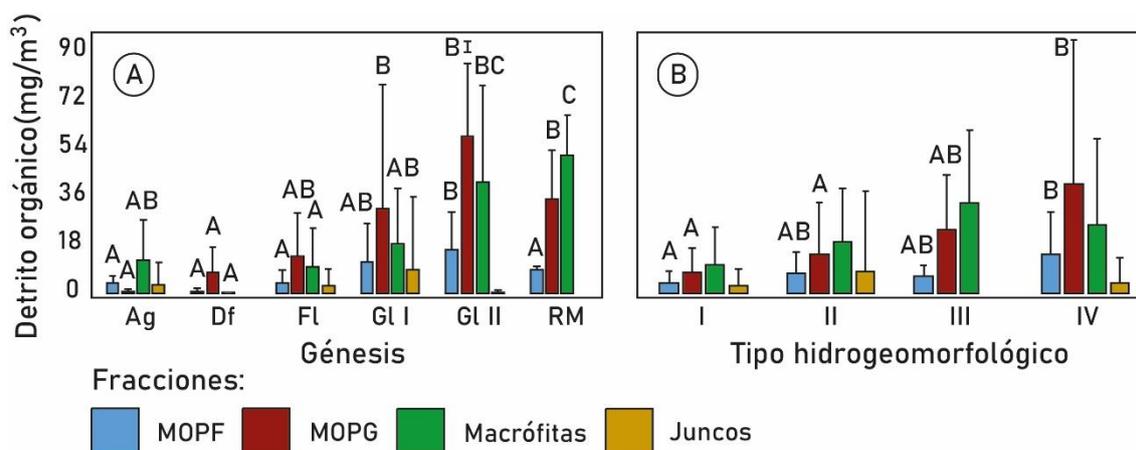


Figura 5-11. Distribución de las distintas fracciones de detrito orgánico (promedio de biomasa seca) (mg/m³) por charca de acuerdo a las clasificaciones a escala local de los humedales. Medias con una letra en común no son significativamente diferentes dentro de cada categoría de clasificación (Test Kruskal Wallis p > 0,05). A) Génesis u origen de las charcas de humedales (Ag, antropogénico; Df, de deflación; Fl, fluvial; Gl, glaciogénico I y II; RM, de remoción en masa). B) Contexto hidrogeomorfológico del emplazamiento de las charcas de humedales (Tipo I, II, III y IV).

5.5 COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN CHARCAS PATAGÓNICAS

El número total de invertebrados acuáticos identificados en las 59 charcas relevadas fue de 119 taxa. Los mismos se distribuyeron en cinco Phyla: Nematoda (1 taxón), Platyhelminthes (1 taxón), Annelida (28 taxa), Mollusca (2 taxa) y Arthropoda (88 taxa). Los ensambles estuvieron dominados por Insecta (83 taxa), seguido por Oligochaeta (14 taxa). Entre los Insecta, el orden Diptera reveló la mayor riqueza taxonómica (42 taxa), siendo la familia Chironomidae la mejor representada (28 taxa). En siguiente lugar, se ubicaron los órdenes Coleoptera y Trichoptera con 20 taxa y 7 taxa, respectivamente. Entre Oligochaeta, la familia Naididae fue la mejor representada con 8 taxa (Tabla 5-6).

En relación a los grupos funcionales alimentarios, los predadores (51 taxa) y los colectores recolectores (41 taxa) dominaron los ensambles en términos de riqueza, representando aproximadamente el 43% y el 34% de los individuos, respectivamente. Mientras que los desmenuzadores (5 taxa) y los raspadores (5 taxa) fueron los grupos más pobremente representados, constituyendo en conjunto aproximadamente el 8% del total de individuos relevados (Tabla 5-6).

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 5-6. Inventario de invertebrados acuáticos registrados en las 59 charcas relevadas en la Patagonia, Argentina. El código utilizado en el análisis de correspondencias canónicas (CCA) y el grupo funcional alimentario (GFA) de cada taxa están consignados.

Taxa	Código en el CCA	GFA
Nematoda		
Nematoda spp.	Nem	P
Plathyhelminthes		
Plathyhelminthes spp.	Pla	P
Annelida		
Oligochaeta		
Phreodrilidae		
<i>Antarctodrilus niger</i> (Beddard, 1894)	Ant	CR
Lumbricidae		
<i>Eiseniella tetraedra</i> (Savigny, 1826)	Eis	CR
Enchytraeidae		
Enchytraeidae sp.	Enc	CR
Haplotaxidae		
<i>Haplotaxis</i> sp.	Hap	CR
Lumbriculidae		
<i>Lumbriculus variegatus</i> (Müller, 1774)	Lum	CR
Naididae		
<i>Chaetogaster diaphanus</i> (Gruithuisen, 1828)	Cha	P
<i>Nais</i> sp.	Nas	CR
<i>Nais communis</i> (Piguet, 1906)	Nac	CR
<i>Pristina</i> sp.	Prs	CR
<i>Pristina acumminata</i> (Liang, 1958)	Pra	CR
<i>Pristina leidy</i> (Smith, 1896)	Prl	CR
<i>Pristina osborni</i> (Walton, 1906)	Pro	CR
<i>Slavina appendiculata</i> (Udekem, 1855)	Sla	CR
Tubificinae		
Tubificinae sp.	Tub	CR
<i>Aulodrilus</i> sp.	Aul	CR
Hirudinea		
Hirudinea sp.	Hir	P
Glossiphoniidae		
<i>Helobdella</i> sp.	Hel	P
<i>Helobdella</i> sp1.	He1	P
<i>Helobdella</i> sp2.	He2	P
<i>Helobdella</i> sp3.	He3	P
<i>Helobdella hyalina</i> (Ringuelet, 1942)	Heh	P
<i>Helobdella lineata</i> (Verrill, 1874)	Hli	P
<i>Helobdella michaelseni</i> (R. Blanchard, 1900)	Hmi	P

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 5-6. Continuación

<i>Helobdella obscura</i> (Ringuelet, 1942)	Hob	P
<i>Helobdella similis</i> (Ringuelet, 1942)	Hsi	P
<i>Helobdella simplex</i> (Moore, 1911)	Hsx	P
<i>Theromyzon propinquium</i> (Ringuelet, 19479)	The	P
Semiscolecidae		
<i>Patagoniobdella</i> sp.	Pat	P
Mollusca		
Gastropoda spp.	Mol	Ra
Bivalvia spp.	Biv	F
Arthropoda		
Crustacea		
Branchiopoda		
Cladocera		
Cladocera spp.	Cla	F
Maxillopoda		
Copepoda		
Copepoda spp.	Cop	F
Malacostaca		
Amphipoda		
<i>Hyalella</i> sp.	Hya	CR
Ostracoda		
Ostracoda spp.	Ost	F
Cheliceriformes		
Acari spp.	Aca	CR
Hexapoda		
Ephemeroptera		
Baetidae		
<i>Andesiops ardua</i> (Lugo-Ortiz & McCafferty 1999)	And	Ra
Odontata		
Coenagrionidae		
<i>Cyanallagma interruptum</i> (Selys, 1876)	Cya	P
Lestidae		
<i>Lestes undulatus</i> (Say, 1840)	Les	P
Aeshnidae		
<i>Rhionaeshna</i> sp.	Rhs	P
<i>Rhionaeschna bonariensis</i> (Rambur, 1842)	Rhb	P
<i>Rhionaeschna variegata</i> (Fabricius, 1775)	Rhv	P
Hemiptera		
Belostomatidae		
<i>Belostoma</i> sp.	Bel	P
Cicadellidae		

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 5-6. Continuación

Cicadellidae sp.	Cic	Pi-H
Corixidae		
<i>Ectemnostega quadrata</i> (Signoret, 1885)	Ecq	Pi-H
<i>Ectemnostega</i> sp.	Ecs	Pi-H
<i>Sigara santiagiensis</i> (Hungerford, 1928)	Ssa	Pi-H
<i>Sigara</i> sp.	Ssp	Pi-H
Notonectidae		
<i>Notonecta</i> sp.	Nts	P
<i>Notonecta vereertbruggheni</i> (Hungeford, 1928)	Ntv	P
Coleoptera		
Curculionidae		
Curculionidae sp.	Cur	De
Hydrophilidae		
<i>Berosus chalconcephalus</i> (Germain, 1865)	Bec	CR
<i>Berosus</i> sp.	Bes	P
<i>Enochrus</i> sp.	Ens	CR
<i>Enochrus vicinus</i> (Solier, 1849)	Env	CR
<i>Tropisternus setiger</i> (Bachmann, 1981)	Tro	P
Dytiscidae		
<i>Desmopachria punctatissima</i> (Zimmermann, 1923)	Des	P
<i>Laccophilus</i> sp.	Lac	P
<i>Lancetes</i> sp.	Lts	P
<i>Lancetes nigriceps</i> (Erichson, 1834)	Ltn	P
<i>Lancetes varius</i> (Fabricius, 1775)	Ltv	P
<i>Liodessus patagonicus</i> (Zimmermann, 1923)	Lip	P
<i>Rhantus signatus</i> (Fabricius, 1775)	Rha	P
Hydraenidae		
<i>Gymnochthebius</i> sp.	Gym	Ra
Haliplidae		
<i>Haliplus</i> sp.	Hsp	Pi-H
<i>Haliplus subseriatus</i> (Zimmermann, 1921)	Hsb	Pi-H
Hydrochidae		
<i>Hydrochus stolpi</i> (Germain, 1901)	Hyd	Pi-H
Elmidae		
<i>Luchoelmis cekalovici</i> (Spangler & Staines, 2002)	Luc	Ra
Scirtidae		
<i>Pseudomicrocara</i> sp.	Psm	Ra
Steninae		
<i>Stenus</i> sp.	Ste	P
Diptera		
Ceratopogonidae		

Tabla 5-6. Continuación

Ceratopogonidae sp.	Cer	P
Dolichopodidae		
Dolichopodinae sp.	Dch	P
Chironomidae		
Chironominae		
<i>Chironomus</i> sp.	Chi	CR
<i>Parachironomus</i> sp.	Pch	CR
<i>Paratanytarsus</i> sp.	Pta	CR
<i>Polypedilum</i> sp.	Ply	CR
<i>Pseudochironomus</i> sp.	Pse	CR
<i>Rheotanytarsus</i> sp.	Rho	CR
Orthoclaadiinae		
<i>Corynoneura</i> sp.	Cor	CR
<i>Orthocladinii</i> sp.	Ort	CR
<i>Orthocladius</i> sp.	Ors	CR
<i>Parametriocnemus</i> sp.	Ptr	CR
<i>Parapsectrocladius</i> sp.	Pps	CR
<i>Paratrichocladius</i> sp.	Ptc	CR
<i>Pseudosmittia</i> sp.	Pms	CR
<i>Pseudosmittia</i> sp1.	Pm1	CR
Podonominae		
Podonominae sp.	Pds	CR
Podonominae sp1.	Pd1	CR
Podonominae sp2.	Pd2	CR
<i>Podonomus</i> sp.	Pmu	CR
Tanypodinae		
<i>Ablabesmyia</i> sp.	Abl	P
<i>Alotanypus</i> sp.	Alo	P
<i>Apsectrotanypus</i> sp.	Aps	P
<i>Djamalbatista</i> sp.	Dja	P
<i>Tanypodinae</i> sp.	Tnp	P
<i>Tanytarsus</i> sp.	Tny	F
<i>Zabrelimyia</i> sp.	Zab	P
<i>Larsia</i> sp.	Lar	P
<i>Metapelopia</i> sp.	Met	P
<i>Paramerina</i> sp.	Pme	P
Culicidae		
<i>Culex dolosus</i>	Cxd	F
<i>Culex brethesi</i>	Cxb	F
<i>Aedes albifasciatus</i> (Macquart, 1838)	Aed	F
Empididae		

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 5-6. Continuación

Empididae sp.	Emp	P
Ephydriidae		
Ephydriidae sp.	Eph	CR
Leptoconopinae		
Leptoconopinae sp.	Lep	P
Muscidae		
Muscidae sp.	Mus	P
Psychodidae		
Psychodidae sp.	Pys	CR
Psychodidae sp1.	Py1	CR
Stratiomyidae		
Stratiomyidae sp.	Str	CR
Syrphidae		
Syrphidae sp.	Syr	P
Tabanidae		
Tabanidae sp.	Tab	P
Trichoptera		
Leptoceridae		
<i>Hudsonema flaminii</i> (Navás, 1936)	Hud	De
Limnephilidae		
Limnephilidae sp.	Lim	De
<i>Verger</i> sp.	Vgr	De
<i>Verger lutzi</i> (Navás, 1918)	Vgl	De
Hydroptilidae		
<i>Oxyethira bidentata</i> (Mosely, 1934)	Oxb	Pi-H
<i>Oxyethira</i> sp.	Oxs	Pi-H
Polycentropodidae		
<i>Policentropus</i> sp.	Ppu	P

P, Predadores; CR, Colectores recolectores; F, Filtradores; Pi-H, Picadores herbívoros; De, Desmenuzadores; Ra, Raspadores.

5.5.1 Composición y abundancia de invertebrados acuáticos en charcas patagónicas: análisis a escala regional

De acuerdo a las biozonas (Del Valle et al., 1998), las charcas localizadas en la Extrandina occidental (Oc) y Subandina subhúmeda (S), mostraron la mayor riqueza taxonómica, siendo los valores medios de 18 taxa por sitio. Mientras que las de humedales localizados en la zona Andina húmeda (An), exhibieron la menor riqueza taxonómica, siendo la media de 16 taxa. No obstante, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (Figura 5-12 A). En términos de densidad, los sitios emplazados en las biozonas Oc (Extrandina occidental) y Or (Extrandina oriental)

presentaron las mayores abundancias de invertebrados acuáticos, siendo las medias de 31538 y 152274 ind/m³, respectivamente. Mientras que los sitios emplazados en la biozona Au (Extrandina austral) mostraron la menor abundancia de invertebrados acuáticos, siendo la media de 3408 ind/m³. Sin embargo, utilizando este esquema de clasificación regional, las diferencias para esta variable tampoco fueron estadísticamente significativas (Figura 5-12 C).

En relación a la fitogeografía (Oyarzabal et al., 2018), las charcas localizadas en las unidades de vegetación 38 y 39 presentaron una mayor riqueza taxonómica, con una media de aproximadamente 18 taxa cada una. Mientras que las charcas localizadas en las unidades 47 y 25 exhibieron los menores valores de riqueza taxonómica, siendo las medias de 13 y 9 taxa, respectivamente. No obstante, estas diferencias no fueron estadísticamente significativas (Figura 5-12 B). Por otra parte, los sitios localizados en la unidad de vegetación 42 (21536 ind/m³) sostuvieron una mayor densidad de invertebrados acuáticos, seguido de aquellos que se localizaron en la unidad 38 (media: 15897 ind/m³). Los humedales emplazados en la unidad de vegetación 25 (media: 863 ind/m³), presentaron la menor densidad de invertebrados acuáticos. Sin embargo, estas diferencias no resultaron estadísticamente significativas (Figura 5-12 D).

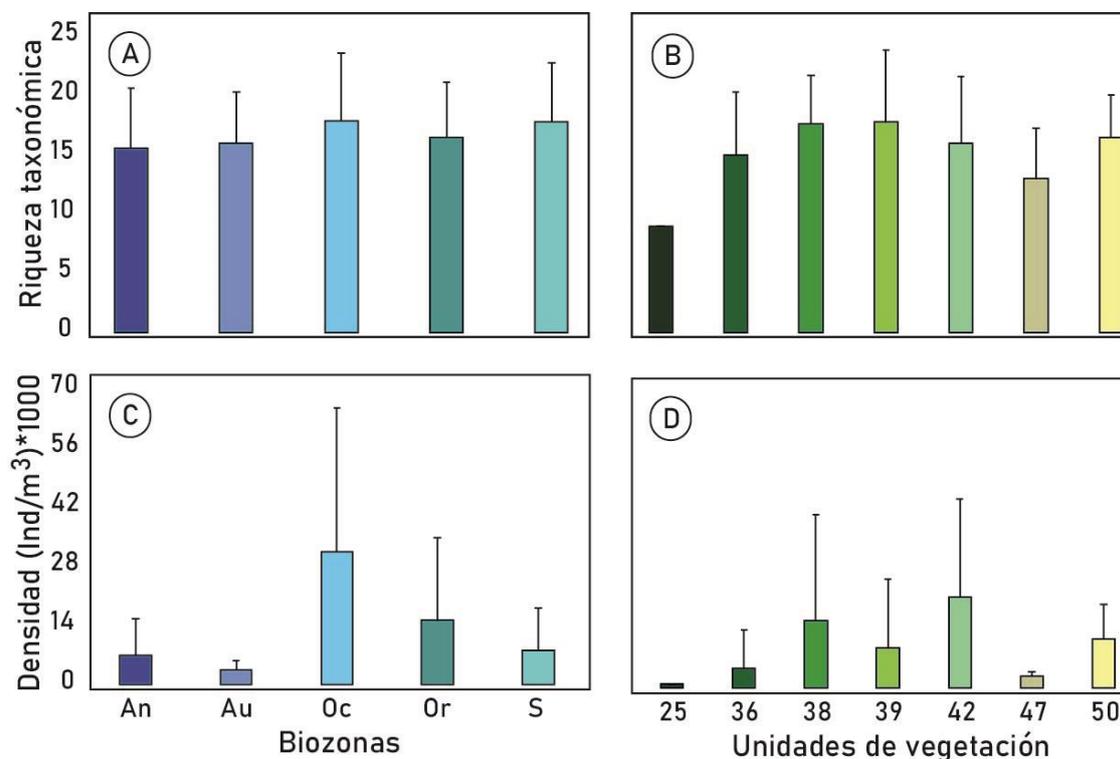


Figura 5-12. Riqueza taxonómica y densidad (ind/m³) de invertebrados acuáticos en charcas patagónicas, de acuerdo a las clasificaciones a escala regional: A) Biozonas propuestas por Del Valle et al. (1998) (An, Andina húmeda; S, Subandina subhúmeda; Or, Extrandina oriental; Oc, Extrandina occidental; Au, Extrandina austral). B) Contexto fitogeográfico propuesto por Oyarzabal et al. (2018) (unidades de vegetación n° 25, 36, 38, 39, 42, 47 y 50).

5.5.2 Composición y abundancia de invertebrados acuáticos en charcas patagónicas: análisis a escala local

Los humedales con un origen de remoción en masa (RM) exhibieron los mayores valores de riqueza (media: 20 taxa), seguido de aquellos con un origen fluvial (FI) (media: 18 taxa) (Figura 5-13 A). Asimismo, en términos de densidad, los sitios con RM (media: 33911 ind/m³) mostraron las mayores abundancias de invertebrados acuáticos, seguido de aquellos sitios con un origen glaciogénico (GI I) (media: 14760 ind/m³) (Figura 5-13 C). Los menores valores de riqueza taxonómica y de densidad de invertebrados acuáticos se observaron en los sitios originados por deflación (Df) (Figura 5-13 A y Figura 5-13 C). Sin embargo, las diferencias observadas en términos de riqueza y densidad de invertebrados acuáticos según la génesis no resultaron estadísticamente significativas.

Se observó que los humedales con un tipo hidrogeomorfológico I y III (media: 18 taxa c/u) exhibieron la mayor riqueza taxonómica, y aquellos humedales con un tipo hidrogeomorfológico II y IV (media: 16 taxa c/u) tuvieron la menor riqueza taxonómica, no siendo estas diferencias estadísticamente significativas (Figura 5-13 B). En términos de densidad, los sitios clasificados con un tipo hidrogeomorfológico III (media: 20862 ind/m³) mostraron las mayores abundancias de individuos, mientras que aquellos sitios clasificados con un tipo hidrogeomorfológico I (media: 8002 ind/m³) tuvieron las menores abundancias de invertebrados acuáticos (Figura 5-13 D). Sin embargo, estas diferencias tampoco resultaron significativas estadísticamente.

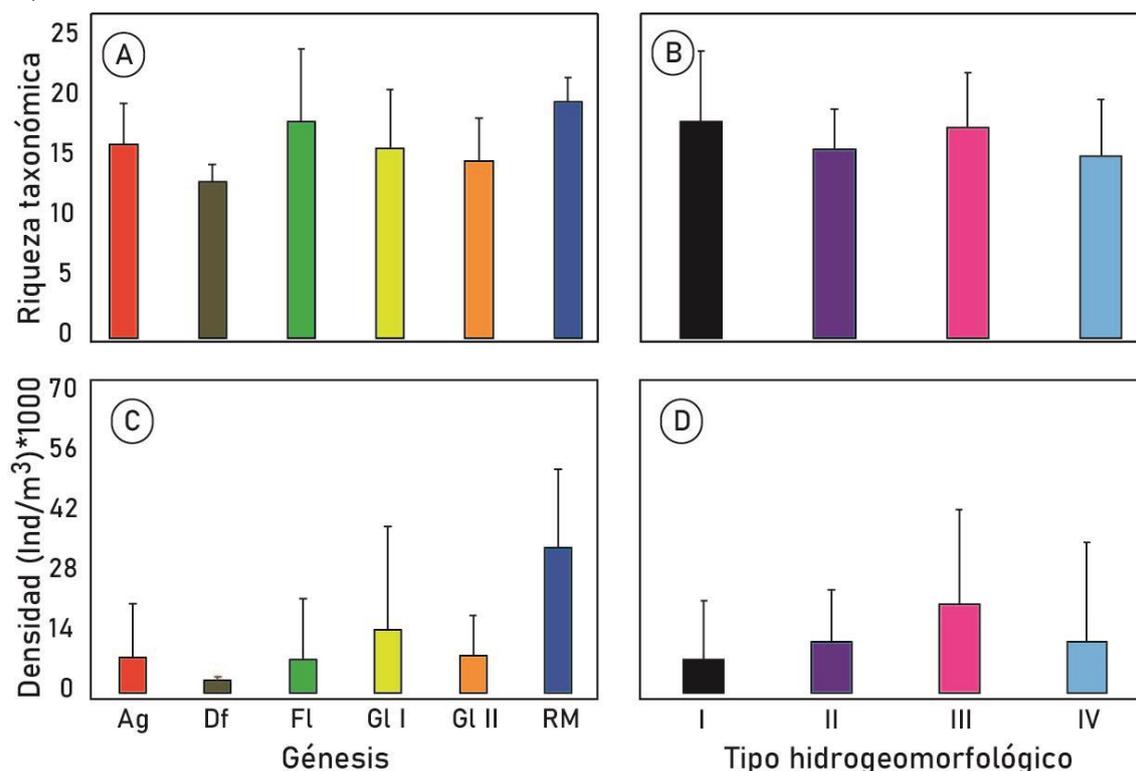


Figura 5-13. Riqueza taxonómica y densidad de invertebrados acuáticos en charcas patagónicas de acuerdo a la clasificación a escala local de los humedales. A) Génesis u origen de las charcas de humedales (Ag, antropogénico; Df, de deflación; Fl, fluvial; Gl, glaciogénico I y II; RM, de remoción en masa). B) Contexto hidromorfológico del emplazamiento de las charcas (tipo I, II, III y IV).

5.5.3 Estructura de los ensambles de invertebrados acuáticos en charcas patagónicas: análisis a escala regional

Los humedales de la biozona Extrandina austral (Au), presentaron una mayor diversidad promedio (1,68 nats) que aquellos localizados en el resto de las biozonas. Por otra parte, los humedales de la biozona Extrandina occidental (Oc), exhibieron el menor valor de diversidad promedio (1,39 nats) (Figura 5-14 A). Sin embargo, las diferencias observadas por biozonas no fueron estadísticamente significativas ($p=0,96$). Los humedales presentes en la biozona Au mostraron comunidades de invertebrados estructuralmente más complejas, por lo tanto, exhibieron el mayor valor de equitatividad (media: 0,61) en comparación a las observadas en los humedales localizados en las otras biozonas. En cambio, los humedales presentes en la biozona Oc (Extrandina occidental) mostraron comunidades estructuralmente menos complejas, por lo tanto, exhibieron el menor valor de equitatividad (0,48) en relación a los humedales del resto de las biozonas (Figura 5-14 C). Sin embargo, estos valores calculados según el índice de Pielou, no fueron estadísticamente diferentes entre las biozonas ($p=0,74$)

Los máximos valores de diversidad promedio se observaron en los sitios ubicados en la unidad de vegetación 39 (media: 1,74 nats). Asimismo, los humedales

localizados en la unidad de vegetación 47, exhibieron la menor diversidad promedio (media: 0,95 nats) (Figura 5-14 B). Sin embargo, los valores de diversidad de Shannon Weaver observados no fueron significativamente diferentes por unidades fitogeográficas ($p=0,24$). Los sitios ubicados en la unidad de vegetación 25, mostraron mayores índices de equitatividad promedio (Índice de Pielou: media: 0,67) que aquellos localizados en las otras unidades. En cambio, los sitios localizados en la unidad de vegetación 47, exhibieron el menor índice de equitatividad promedio (media: 0,37) (Figura 5-14 D). No obstante, al igual que lo observado con el índice de diversidad de Shannon Weaver, no se registraron diferencias estadísticamente significativas entre las unidades de vegetación ($p=0,26$).

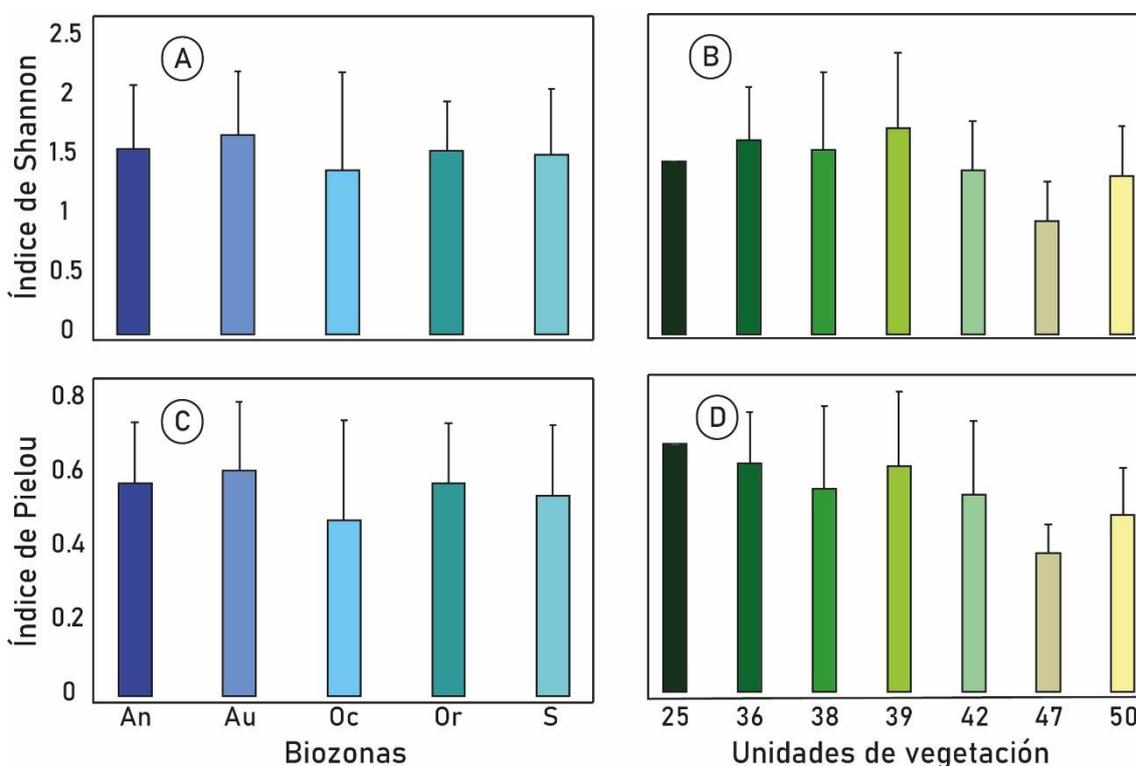


Figura 5-14. Diversidad y equitatividad de comunidades de invertebrados en charcas patagónicas, de acuerdo a la clasificación a escala regional. A) Biozonas propuestas por Del Valle et al. (1998) (An, Andina húmeda; S, Subandina subhúmeda; Or, Extrandina oriental; Oc, Extrandina occidental; Au, Extrandina austral). B) Contexto fitogeográfico propuesto por Oyarzabal et al. (2018) (unidades de vegetación n° 25, 36, 38, 39, 42, 47 y 50).

5.5.4 Estructura de los ensambles de invertebrados acuáticos en charcas patagónicas: análisis a escala local

Los sitios que presentaron mayor diversidad fueron aquellos de origen Ag (antropogénico), con una media de 1,82 nats. En cambio, los humedales con origen de RM (remoción en masa) mostraron los valores más bajos (1,01 nats) (Figura 5-15 A).

En términos de equitatividad, fueron también los sitios con origen Ag los que tuvieron comunidades estructuralmente más complejas, y por tanto el mayor índice de Pielou promedio (0,67). Del mismo modo, los sitios con origen de RM fueron también los que tuvieron las abundancias por especie más disímiles, y por ende el menor índice de Pielou promedio (Figura 5-15 C). Sin embargo, la diversidad de los humedales no difirió significativamente ($p=0,16$) de acuerdo a la génesis de los mismos.

En términos de diversidad, los sitios con una hidrogeomorfología de tipo I, tuvieron el índice de Shannon Weaver promedio más alto (media: 1,69 nats), mientras que aquellos con una hidrogeomorfología de tipo III, presentaron el índice de Shannon Weaver promedio más bajo (media: 1,26 nats) (Figura 5-15 B). El índice de Pielou promedio fue mayor en los humedales con una hidrogeomorfología de tipo I y IV (media: 0,6 y 0,59, respectivamente), y fue menor en los humedales de tipo hidrogeomorfológico III (Figura 5-15 D). Sin embargo, de acuerdo al contexto hidrogeomorfológico de los sitios tanto en términos de diversidad como en equitatividad, éstos no mostraron diferencias estadísticamente significativas ($p=0,16$ y $p=0,1$, respectivamente).

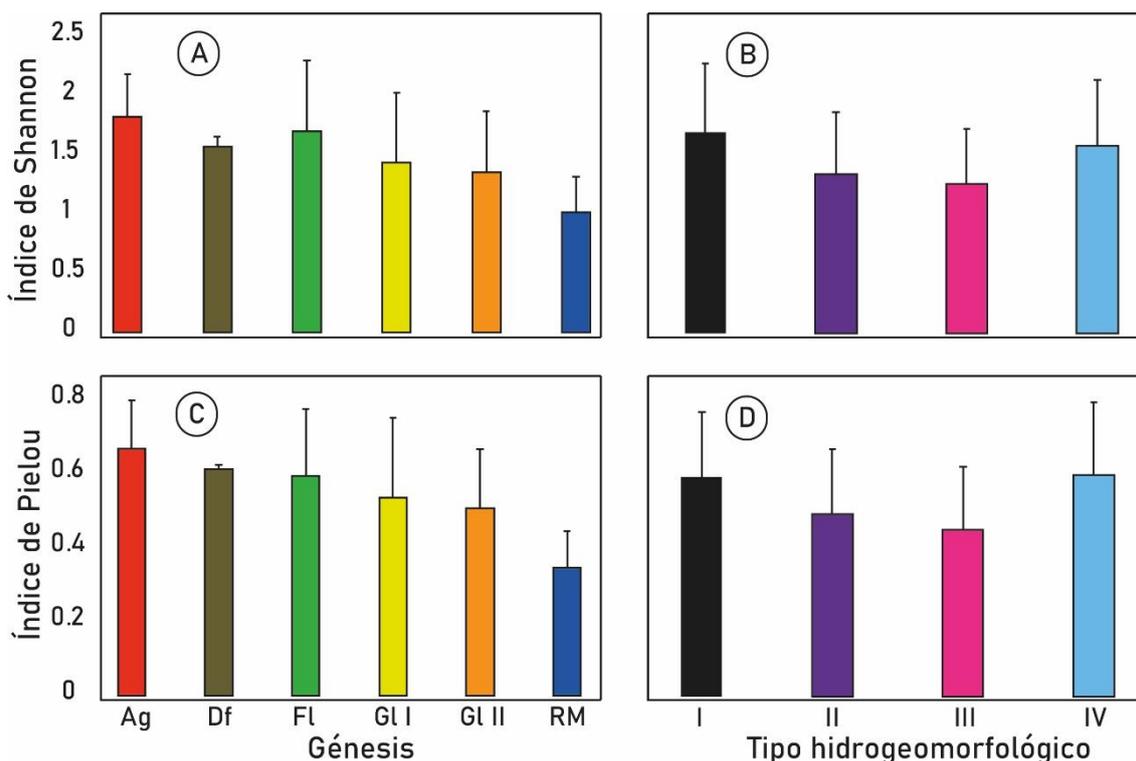


Figura 5-15. Diversidad y equitatividad de invertebrados en charcas patagónicas, de acuerdo a la clasificación a escala local de los humedales. A) Génesis u origen de las charcas (Ag, antropogénico; Df, de deflación; Fl, fluvial; Gl, glacigénico I y II; RM, de remoción en masa). B) Contexto hidrogeomorfológico del emplazamiento de las charcas (tipo I, II, III y IV).

5.5.5 Atributos funcionales de la comunidad de invertebrados acuáticos

En relación a los grupos funcionales alimentarios (GFA) y considerando su contribución en términos de riqueza, los colectores recolectores (CR) dominaron en el sitio 33 (provincia de Santa Cruz) con 11 taxa, seguido del sitio 34 (provincia de Santa Cruz) con 10 taxa. Los sitios que exhibieron la menor riqueza de CR fueron el 7 (provincia de Río Negro) y el 21 (provincia de Chubut) con 1 taxón cada uno. Asimismo, le siguieron los sitios 5 (provincia de Neuquén), 18 y 27 (provincia de Chubut) con 2 taxa de CR cada uno. Los predadores (P) también dominaron en el sitio 33, exhibiendo 14 taxa, le siguieron en orden decreciente los sitios 13 y 22 (provincia de Chubut) con 10 taxa cada uno. Por otra parte, los sitios 45, 48 y 49 mostraron los registros más bajos de riqueza de P (2 taxa cada uno). En cuanto a los filtradores (F), la riqueza por sitio fue bastante menor que la de CR y P. Los sitios 11 (provincia de Chubut), 39 y 46 (provincia de Santa Cruz), exhibieron 5 taxa de F cada uno, mientras que en los sitios 7 (provincia de Río Negro), 20 (provincia de Chubut), 35 (provincia de Santa Cruz) y 55 (provincia de Tierra del Fuego), no se registraron individuos dentro de esta categoría de GFA. Finalmente, los desmenuzadores (De) y raspadores (Ra) fueron los grupos más pobremente representados en la totalidad de las charcas relevadas. La mayor riqueza de De fue hallada en el sitio 26 (provincia de Chubut) con 2 taxa, mientras que los sitios 1, 4, 8 y 10 (provincia de Neuquén), 11-13, 22 y 28 (provincia de Chubut), 41, 45 y 49 (provincia de Santa Cruz), y 51-53, 55, 57-59 (provincia de Tierra del Fuego), mostraron sólo 1 taxón de De. En el resto de charcas no se registró ningún organismo categorizado como De. Por otra parte, los Ra tuvieron su mayor riqueza en los sitios 19, 26 y 29 (provincia de Chubut) con 2 taxa. En los sitios 8 y 10 (provincia de Neuquén), 11, 12, 15-17, 22, 24, 25, 27, 28 y 30 (provincia de Chubut), 34, 40, 41, 46, 48 y 49 (provincia de Santa Cruz), y 51, 56 y 59 (provincia de Tierra del Fuego), no se registraron Ra (Figura 5-16 A).

En términos de densidad, los CR dominaron en los sitios 29 y 22 (provincia de Chubut) con picos de 21988 y 10405 ind/m³, respectivamente. Estos picos de densidad, se debieron principalmente a *Nais communis* y *Parametriocnemus* sp. en el sitio 29, y a *Orthocladus* sp. en el sitio 22. Las menores abundancias de CR también fueron observadas en charcas de la provincia de Chubut. En este caso los sitios 21 y 18 tuvieron la densidad más baja de CR con 7 y 10 ind/m³, respectivamente. En cuanto a los P, la densidad máxima fue hallada en los sitios 29 y 11 (provincia de Chubut) con 5848 y 3893 ind/m³, respectivamente. El taxón con mayor contribución en valores de densidad en ambos sitios fue *Chaetogaster diaphanus*. Además, la menor abundancia de P fue hallada en el sitio 51 (provincia de Tierra del Fuego) con 7 ind/m³, seguido de

los sitios 48 y 42 (provincia de Santa Cruz) con 15 y 19 ind/m³, respectivamente. De acuerdo a los F, la mayor densidad fue registrada en los sitios 30 y 22 (provincia de Chubut) con picos de 70378 y 63977 ind/m³, respectivamente. Estos picos de densidad, se debieron principalmente a la gran abundancia de microcrustáceos, Ostracoda sp. en el sitio 30, y Cladocera sp. y Copepoda sp. en el sitio 22. Por otra parte, en los sitios 7 (provincia de Río Negro), 20 (provincia de Chubut), 35 (provincia de Santa Cruz), y 55 (provincia de Tierra del Fuego), no se registraron individuos bajo esta categoría de GFA. Finalmente, los De y Ra fueron los grupos menos abundantes. La mayor densidad de De fue hallada en los sitios 57 (provincia de Tierra del Fuego) y 45 (provincia de Santa Cruz) con 51 y 40 ind/m³, respectivamente. El taxón con mayor contribución en términos de densidad fue *Verger* sp. para ambos sitios. Sin embargo, hubo 39 charcas relevadas que no presentaron individuos bajo esta categoría de GFA. Los Ra, exhibieron el mayor valor de densidad en el sitio 40 (provincia de Santa Cruz) (918 ind/m³), seguido de los sitios 26 (provincia de Chubut) y 59 (provincia de Tierra del Fuego) (900 y 818 ind/m³, respectivamente), siendo el taxón dominante *Gastropoda* spp. En este caso, en 34 de los sitios no se observaron individuos del grupo Ra.

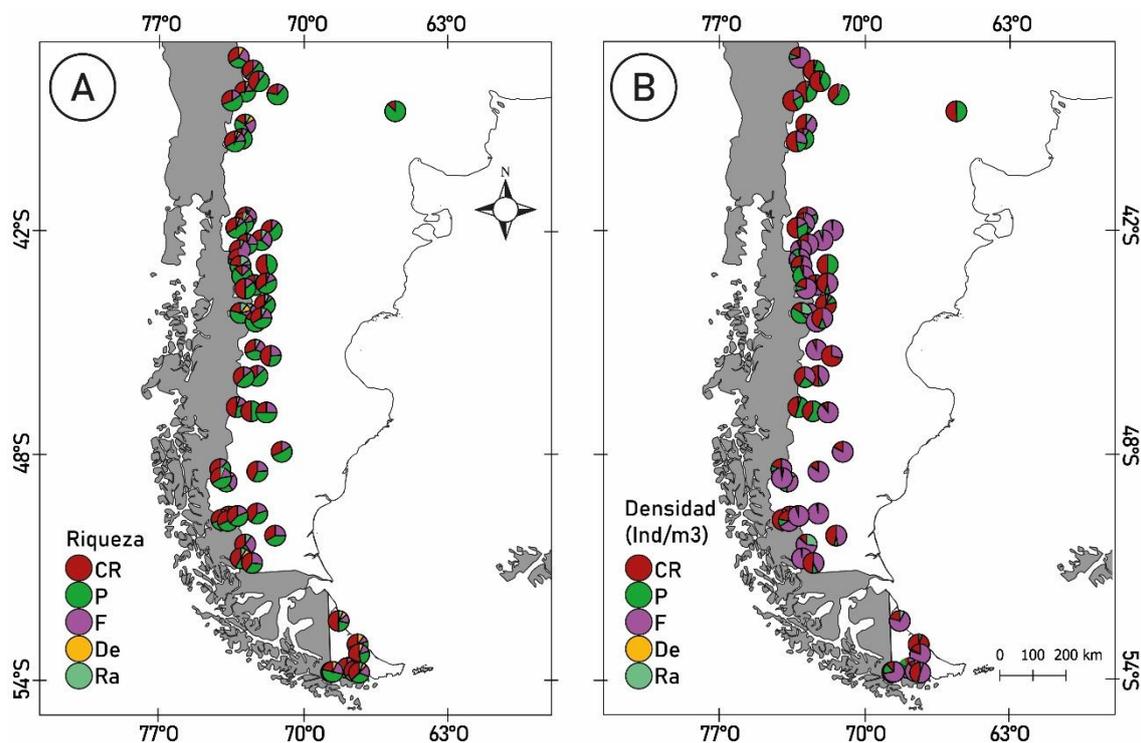


Figura 5-16. Atributos funcionales de las comunidades de invertebrados acuáticos en 59 charcas patagónicas A) Riqueza de grupos funcionales alimentarios (GFA). B) Densidad de GFA. CR, colectores recolectores; P, predadores; F, filtradores; De, desmenuzadores; Ra, raspadores.

5.5.6 Relación entre las condiciones ambientales y los ensamblajes de la comunidad de invertebrados acuáticos

Los resultados del Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC) basado en la abundancia de los invertebrados acuáticos (119 taxa) y las variables ambientales de las 59 charcas relevadas se presenta en las Figuras 5-17 y 5-18. Las variables capturadas en el ordenamiento y que resultaron significativas fueron: temperatura media anual, precipitación media anual, alcalinidad, oxígeno disuelto, amonio, fósforo total, riqueza de plantas y materia orgánica particulada gruesa. El ACC1 (autovalor: 0,27) y el ACC2 (autovalor: 0,21) explicaron el 46% de la varianza de la relación de los taxa y los parámetros ambientales seleccionados por el modelo. Mientras que el eje ACC3 (autovalor: 0,15), logró incrementar dicha explicación de la varianza en un 13%. Así, los tres primeros ejes canónicos explicaron ~ 59% de la varianza para la relación especies – ambiente. Asimismo, el test de permutación (9999 iteraciones) de Monte Carlo validó el modelo, indicando que todos los ejes canónicos fueron significativos ($p < 0,001$) (Tabla 5-7).

El primer eje del ordenamiento (ACC1) fue significativo ($p < 0,001$) y reflejó la distribución de los sitios y de las especies a lo largo de un gradiente ambiental definido principalmente por la alcalinidad (correlación del inter-set: $-0,87$) y por la temperatura media anual (correlación del inter-set: $-0,72$), que se incrementaron hacia el extremo negativo del ACC1. Así, los sitios 20 (provincia de Chubut) y 35, 37, 41, 44 y 47 (provincia de Santa Cruz) se posicionaron hacia el extremo negativo del ACC1, ya que presentaron valores elevados de alcalinidad (rango: 5503 – 8039 mEq/l). Por el contrario, los sitios 38, 45 y 49 (provincia de Santa Cruz), y 56–59 (provincia de Tierra del Fuego) se agruparon en el extremo positivo del ACC1, ya que mostraron valores bajos de alcalinidad (rango: 121–346 mEq/l). Además, estos últimos sitios exhibieron los valores de pH más bajos (pH ácido), en relación al resto de las charcas relevadas ($pH < 5$). Los sitios 2 y 3 (provincia de Neuquén), 7 (provincia de Río Negro) y 14 (provincia de Chubut), con un rango de temperatura media anual de 11–15 °C, se posicionaron hacia el extremo negativo del ACC1, mientras que, los sitios 49 (provincia de Santa Cruz), y 52–59 (provincia de Tierra del Fuego) con una temperatura media anual de ~5 °C, se agruparon hacia el extremo positivo de mismo eje (Figura 5-17 A).

Por otra parte, el segundo eje, reflejó la distribución de los sitios y de las especies a lo largo de un gradiente definido principalmente por la precipitación media anual (correlación del inter-set: 0,62) y por el contenido del fósforo total en las charcas (correlación del inter-set: 0,53), estas variables se incrementaron hacia el extremo positivo del ACC2. Asimismo, la riqueza de plantas fue una variable importante asociada

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

al ACC2 (correlación del inter-set: $-0,36$), que aumentó hacia su extremo negativo. De esta manera, los sitios 4, 6 y 10 (provincia de Neuquén) y 13, 17 y 18 (provincia de Chubut) con un rango de precipitación media anual de 904 – 1335 mm, se asociaron al extremo positivo del ACC2. Por el contrario, los sitios 36, 37, 39 y 41 (provincia de Santa Cruz), se agruparon en el extremo negativo del ACC2, dado que presentaron bajos valores de precipitación media anual (rango: 150 – 372 mm). Asimismo, hacia el extremo positivo del ACC2 se ubicaron los sitios 14, 17 y 27 (provincia de Chubut), ya que exhibieron altas concentraciones de fósforo total (rango: 444 – 571 $\mu\text{g/l}$), mientras que los sitios 11 (provincia de Chubut) y 33, 34, 37 y 39 (provincia de Santa Cruz) se ubicaron hacia el extremo negativo del ACC2, ya que presentaron bajas concentraciones de este nutriente (rango: 6 – 36 $\mu\text{g/l}$). Por último, los sitios 37, 44 (provincia de Santa Cruz), y 53 (provincia de Tierra del Fuego), se asociaron hacia el extremo negativo del ACC2, dado que presentaron alta riqueza de plantas acuáticas (rango: 14 – 20 taxa), y los sitios 5 (provincia de Neuquén), y 21 y 27 (provincia de Chubut), se agruparon sobre el extremo positivo de este mismo eje, porque tuvieron bajos valores de riqueza de plantas acuáticas (rango: 2 – 4 taxa) (Figura 5-17 A).

Finalmente, el tercer eje canónico reflejó el ordenamiento de los sitios y de las especies a lo largo de un gradiente definido por la concentración de oxígeno disuelto (correlación del inter-set: 0,57), y de amonio en columna de agua (correlación del inter-set: 0,39), con valores que aumentaron hacia el extremo positivo del ACC3; y por la materia orgánica particulada gruesa (MOPG) (correlación del inter-set: $-0,36$), que se incrementó hacia el extremo negativo de este mismo eje. Así, los sitios 22 y 28 (provincia de Chubut), 42, 44 y 48 (provincia de Santa Cruz), y 51 (provincia de Tierra del Fuego), se agruparon en el extremo positivo del ACC3, por presentar un alto porcentaje de saturación de oxígeno disuelto (rango: 124 – 232%). A la inversa, los sitios 10 (provincia de Neuquén), 17 (provincia de Chubut), 36 (provincia de Santa Cruz), y 57 (provincia de Tierra del Fuego), se agruparon en el extremo negativo del ACC3, por contener un bajo a moderado porcentaje de saturación de oxígeno disuelto (rango: 39 – 86%). Con respecto a la variable amonio, los sitios 23 y 27 (provincia de Chubut), y 47 (provincia de Santa Cruz), mostraron altas concentraciones de este nutriente (rango: 124 – 232 $\mu\text{g/l}$) y, por lo tanto, se posicionaron en el extremo positivo del tercer eje. En cambio, los sitios 5 y 10 (provincia de Neuquén), 11 (provincia de Chubut), y 34 y 35 (provincia de Santa Cruz) presentaron bajas concentraciones de amonio (rango: 3 – 14 $\mu\text{g/l}$) y, por lo tanto, se agruparon en el extremo negativo del ACC3. Por último, los sitios 5 (provincia de Neuquén), 54 y 57 (provincia de Tierra del Fuego), fueron charcas con alta proporción de MOPG (rango: 79 – 199 mg/m^3) y se ubicaron en el extremo negativo del ACC3, mientras que los sitios 23-25 y 28 (provincia de Chubut), y 42 y 48 (provincia de Santa

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Cruz) fueron charcas con baja proporción de MOPG, y se ubicaron en el extremo positivo del ACC3 (Figura 5-18 A).

En cuanto a la distribución de los invertebrados acuáticos sobre el primer eje canónico, los ensamblajes quedaron definidos por los Hemiptera: *Sigara santiagiensis*, *Notonecta vereertbruggheni*, *Cicadellidae* sp., y por los Diptera: *Corynoneura* sp. (Fam. Orthocladiinae), *Larsia* sp. (Fam. Tanypodinae), *Podonominae* sp., quienes exhibieron altas densidades en sitios con altos valores de alcalinidad y pH. Contrariamente, los ensamblajes de Diptera: *Parapsectrocladius* sp., *Parametrioctenemus* sp. (Fam. Orthocladiinae), *Chironomus* sp. (Fam. Chironominae) y *Podonomus* sp. (Fam. Podonominae) fueron abundantes en sitios marcadamente ácidos. Asimismo, este eje quedó definido por los Odonata: *Lestes undulatus* (Fam. Lestidae), *Cyanallagma interruptum* (Fam. Coenagrionidae) y *Rhyonaeschna bonariensis* (Fam. Aeshnidae), ya que fueron abundantes en sitios con altos valores de temperatura media anual (Figura 5-17 B). Además, *L. undulatus* fue una especie hallada únicamente en la provincia de Río Negro.

Por otra parte, resultaron asociados al segundo eje canónico los ensamblajes de Diptera: *Aedes albifasciatus* (Fam. Culicidae), *Metapelopia* sp. (Fam. Tanypodinae), y *Orthocladius* sp. (Fam. Orthocladiinae), y de Coleoptera: *Stenus* sp. (Fam. Steninae) y *Enochrus* sp. (Fam. Hydrophilidae). Estos grupos de invertebrados se caracterizaron por dominar en sitios del oeste, donde las precipitaciones medias son mayores. Además, estuvieron asociados el ACC2 el ensamblaje de Diptera: *Culex dolosus*, *Culex brethesi* (Fam. Culicidae), y de Coleoptera: *Halipilus* sp. (Fam. Haliplidae) y *Laccophilus* sp. (Fam. Dytiscidae) (Figura 5-17 B).

Finalmente, resultaron asociados al tercer eje canónico los ensamblajes de Coleoptera tales como, *Berosus* sp., *Berosus chalconecephalus* (Fam. Hydrophilidae), *Halipilus subseriatus* (Fam. Haliplidae), *Lancetes* sp., *Lancetes varius* (Fam. Dytiscidae), *Luchoelmis cekalovici* (Fam. Elmidae), quienes se caracterizaron por su alta densidad en sitios bien oxigenados. Además, el tercer eje también estuvo asociado a ensamblajes de Hirudinea tales como, *Patagoniobdella* sp. (Fam. Semiscolecidae), *Helobdella similis*, *Theromyzon propinquum*, *Helobdella simplex*, *Helobdella michaelsoni* (Fam. Glossiphoniidae), que serían tolerantes a las altas concentraciones de amonio. Por último, *Lumbriculus variegatus* (Fam. Lumbriculidae), *Antarctodrilus niger* (Fam. Phreodrilidae), *Pristina accuminata*, *Pristina osborni* (Fam. Naididae), fueron ensamblajes de Oligochaeta caracterizados por ser abundantes en sitios con alta concentración de MOPG, al igual que los ensamblajes de los Trichoptera: *Oxyethira* sp., *Oxyethira bidentata* (Fam. Hydroptilidae), *Vergler lutzi* (Fam. Limnephilidae), y de los Diptera: *Psychodidae* sp., *Podonomus* sp. (Fam. Podonominae), *Zabrelimyia* sp., *Djamalbatista* sp.,

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Paramerina sp. (Fam. Tanypodinae), *Chironomus* sp., *Paratanytarsus* sp. (Fam. Chironominae), *Parapsectrocladius* sp. (Fam. Orthoclaadiinae) (Figura 5-18 B).

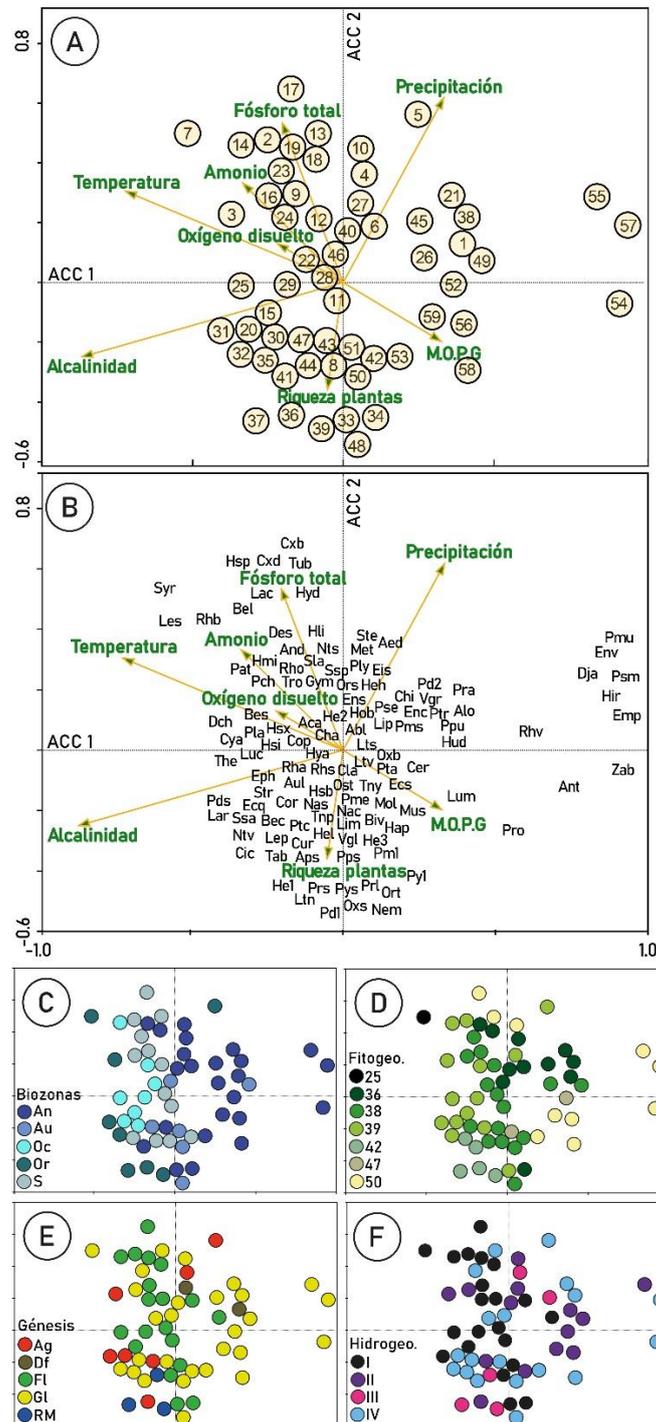


Figura 5-17. Diagrama de Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC1 vs ACC2) basado en la abundancia de 119 taxa de invertebrados acuáticos presentes en 59 charcas patagónicas A) Ordenamiento de los sitios y de las variables ambientales. B) Ordenamiento de las especies en los sitios y las variables ambientales (código de taxa en tabla 5-6). C) Distribución de las charcas de acuerdo a la clasificación a escala regional: Biozona. D) Distribución de las charcas de acuerdo a la clasificación a escala regional: Fitogeografía. E) Distribución de las charcas de acuerdo a la clasificación a escala local: Génesis (Ag, antropogénico; Df, deflación; Fl, fluvial; Gl, glaciogénico; RM, remoción en masa). F) Distribución de las charcas de acuerdo a la clasificación a escala local: Hidrogeomorfología (Tipo I, II, III y IV).

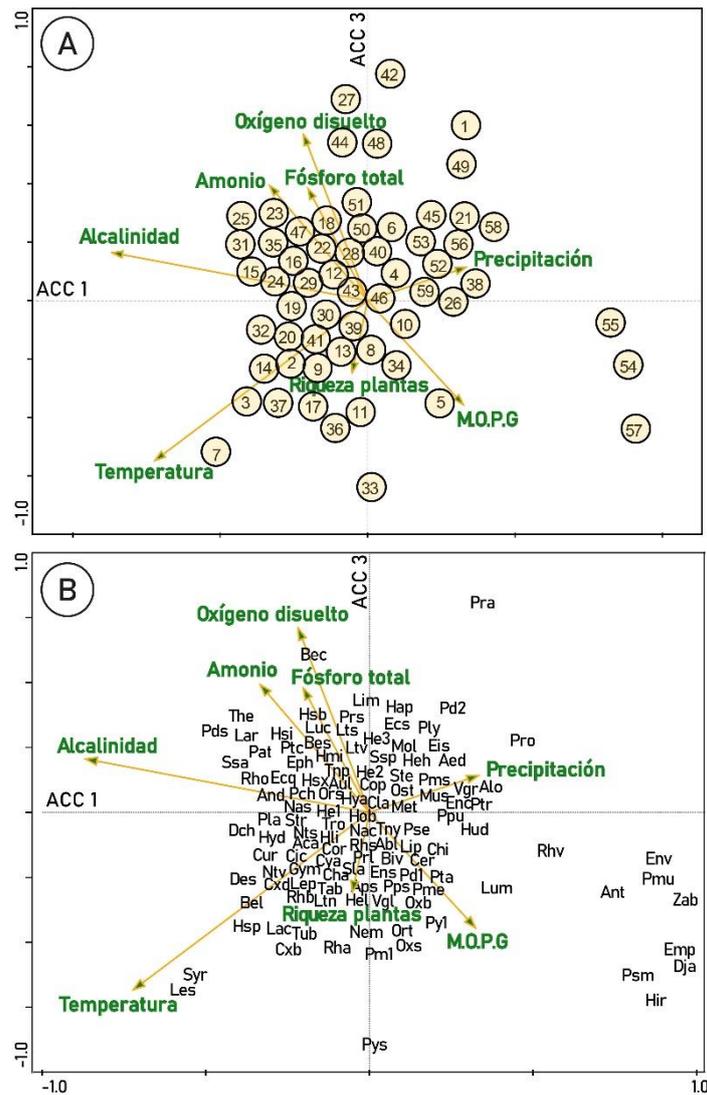


Figura 5-18. Diagrama del Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC1 vs ACC3) basado en la abundancia de 119 taxa de invertebrados acuáticos en 59 charcas patagónicas A) Ordenamiento de los sitios y de las variables ambientales. B) Ordenamiento de las especies (código de los taxa en tabla 5-6) en los sitios y las variables ambientales.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 5-7. Resultados del Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC) basado en la abundancia de 119 taxa de invertebrados acuáticos de 59 charcas patagónicas. Se consignan los autovalores y las correlaciones para las variables de los tres primeros ejes del CCA, la varianza explicada por cada eje, y los valores de F y de significación según el test de Montecarlo.

Variables ambientales	Ejes		
	ACC1	ACC2	ACC3
Temperatura media anual	-0,72	0,30	-0,55
Precipitación media anual	0,33	0,62	0,11
Alcalinidad	-0,87	-0,25	0,16
Oxígeno disuelto	-0,22	0,13	0,57
Amonio	-0,33	0,33	0,39
Fósforo total	-0,20	0,53	0,38
Riqueza de plantas acuáticas	-0,05	-0,36	-0,25
Materia orgánica particulada gruesa (MOPG)	0,32	-0,20	-0,36
Autovalores	0,267	0,214	0,146
Correlaciones especie ambiente	0,918	0,836	0,792
Porcentaje acumulado de la varianza			
De los datos de las especies	4,9	8,8	11,5
De la relación especies-ambiente	25,3	45,6	59,3
Test de permutación de Monte-Carlo			
Primer eje canónico:	F= 2,576, p<0,001		
Todos los ejes canónicos:	F=1,504, p<0,001		

5.5.7 Valor predictivo de las clasificaciones a escala regional y local sobre los ensamblajes de invertebrados: análisis de partición de la varianza

Considerando todas las clasificaciones de los humedales enunciadas, notamos que el diagrama del análisis de correspondencias canónicas (ACC) basado en la abundancia de los invertebrados acuáticos reflejó agrupamientos de charcas principalmente de acuerdo a su génesis y a su emplazamiento según las biozonas. Esto es, de acuerdo a estas clasificaciones, se observó que las charcas de las mismas categorías por sistema de clasificación compartieron ciertos grupos de ensamblajes de invertebrados acuáticos (Figura 5-17 B, C, D y E). La partición de la varianza fue el análisis que permitió validar la inferencia de que la clasificación local génesis y la regional de biozonas fueron las que mejor explicaron las asociaciones de invertebrados

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

acuáticos en las charcas (Figura 5-19). De acuerdo a este análisis, para la matriz de invertebrados acuáticos, se obtuvo que la clasificación de los humedales de acuerdo a las biozonas de Del Valle et al. (1998) influyó significativamente ($p=0,001$) la abundancia de los invertebrados acuáticos, con un 21% de la varianza explicada y un ajuste R^2 de 26%. En segunda instancia, fue la clasificación de los humedales según su origen la que explicó significativamente ($p=0,001$) la mayor varianza en la abundancia de los invertebrados acuáticos, con un 10,4% de varianza explicada y un ajuste R^2 de 34% (Figura 5-19). La clasificación de los humedales de acuerdo a la fitogeografía y a la hidrogeomorfología también resultaron significativas ($p=0,005$ y $p=0,009$, respectivamente), pero el % de la varianza explicada fue menor. La fitogeografía permitió interpretar un 5,4% la varianza en la abundancia de los invertebrados acuáticos, con un R^2 de 26%, mientras que la hidrogeomorfología explicó sólo el 1% de dicha varianza, con un R^2 de 18% (Figura 5-19). Si bien, la varianza explicada por la clasificación de las charcas según las biozonas en la cual se ubicaron las mismas (clasificación a escala regional) fue un tanto superior a la explicada por la génesis u origen de las charcas (clasificación a escala local), el R^2 de esta última fue mayor ($R^2=34\%$). Esto implicaría que el modelo que relacionó a las asociaciones de invertebrados acuáticos con la génesis de los humedales tuvo un mejor ajuste, y por lo tanto sería superador o más robusto para predecir los ensambles de invertebrados de las charcas patagónicas.

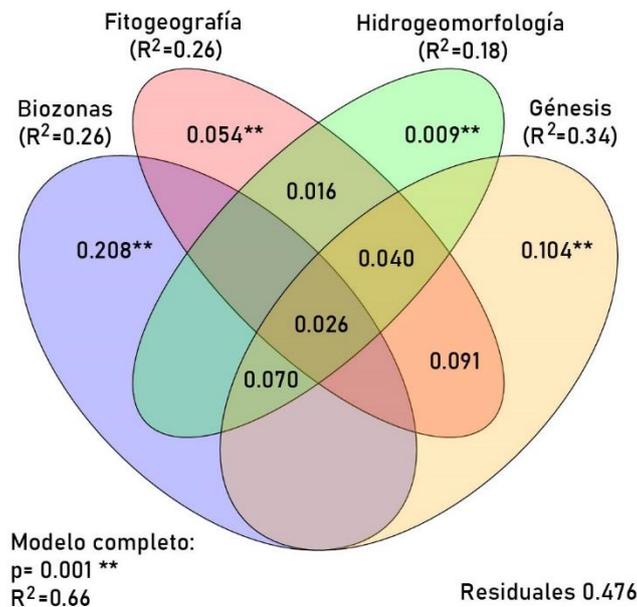


Figura 5-19. Diagrama de Venn mostrando los resultados del análisis de partición de la varianza, utilizado para evaluar la influencia y el poder de predicción de las clasificaciones regionales (biozonas y fitogeografía) y locales (génesis e hidrogeomorfología) sobre los ensambles de invertebrados acuáticos en las charcas relevadas.

5.6 PATRONES DE COBERTURA DEL SUELO EN INMEDIACIONES DE LAS CHARCAS: ANÁLISIS A ESCALA REGIONAL

El resultado del análisis de la cobertura del suelo en la zona de influencia de las charcas (área perimetral 100 m) de acuerdo al criterio de clasificación a escala regional por biozonas, indicó que los humedales localizados en las biozonas Oc (Extrandina occidental) y Or (Extrandina oriental) presentaron el mayor porcentaje de suelo desnudo (medias: 9,86 y 7, 17%, respectivamente). Contrariamente, los humedales localizados en la biozona Au (Extrandina austral) presentaron la menor proporción de suelo desnudo (media < 1%). En cuanto a la categoría gramíneas/herbáceas, los humedales ubicados en las biozonas Or y S (Subandina subhúmeda) tuvieron el mayor porcentaje (medias: 55,1 y 54, 8%, respectivamente). Mientras que, los humedales ubicados en las biozonas Au y An (Andina húmeda) presentaron la menor cobertura de gramíneas/herbáceas (medias: 30,6 y 33,4%). En cuanto a la categoría "mallín" la cobertura fue mayor en aquellos humedales clasificados dentro de la biozona Au (media: 41,05%), y fue menor en aquellos dentro de las biozonas Or y An (medias: 12,98 y 13,6%, respectivamente). La cobertura de arbustos fue en general baja comparada con las otras categorías, los humedales dentro de la biozona An tuvieron la mayor proporción (media: 3,24%), mientras que los humedales de la biozona Oc no presentaron áreas con arbustos, y los correspondientes a las biozonas Au, Or y S, exhibieron coberturas < 1%. Por otra parte, los humedales localizados en la biozona Or (media: 11,4%), exhibieron el mayor porcentaje de áreas con urbanizaciones, contrariamente a los localizados en las biozonas Oc, S y An, que mostraron el menor porcentaje de esta categoría (media ~ 5,6% c/u). No obstante, las diferencias en las coberturas anteriormente mencionadas no fueron estadísticamente significativas entre las biozonas. Finalmente, y como era de esperar, el porcentaje de árboles fue significativamente mayor ($p=0,007$) en los humedales clasificados dentro de la biozona An (media: 23,52%). Los humedales localizados dentro de la biozona Oc no presentaron áreas cubiertas con árboles (Tabla 5-8).

Con respecto a la clasificación regional por unidades de vegetación (fitogeografía), la cobertura de suelo desnudo fue mayor en la unidad 39 (media: 11,2%) y menor en las unidades 25, 38 y 47, en donde dicha cobertura no superó el 2%. En cuanto a la cobertura de gramíneas/herbáceas, la unidad 42 presentó la mayor proporción con una media de 41,8%, y la unidad 36 presentó la menor proporción con una media de 11,6% de gramíneas/herbáceas. La cobertura de arbustos en general fue baja para todas las unidades de vegetación. La unidad 36 tuvo la mayor cobertura con una media de 3,7%, mientras que la unidad 47 no presentó áreas con arbustos, y en las

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

unidades 38, 39, 42 y 50 dicha cobertura no superó el 2%. Las áreas con urbanizaciones exhibieron el mayor porcentaje en las unidades 47 y 42 (medias > 13,5%), y en las unidades 38 y 50, esta categoría exhibió el menor porcentaje (medias < 4,6%). Las diferencias mencionadas para la cobertura de árboles fueron estadísticamente significativas ($p=0,003$) de acuerdo a las unidades de vegetación. Finalmente, las unidades 50 y 36 fueron las que mostraron la mayor proporción de áreas cubiertas por árboles, siendo las medias de 27,11 y 24,05%, respectivamente. Por el contrario, la unidad de vegetación 42 fue la que tuvo la menor proporción de árboles (Tabla 5-8).

5.6.1 Patrones de cobertura del suelo en inmediaciones de las charcas: análisis a escala local

El resultado del análisis de la cobertura del suelo en la zona de influencia de las charcas (área perimetral 100 m) de acuerdo al criterio de clasificación a escala local, indicó que los humedales con un origen Ag (antropogénico) presentaron un mayor porcentaje de suelo desnudo (media: 13,5%), los humedales con origen GI II (glacigénico II) no tuvieron áreas con esta categoría, y aquellos de origen GI I (glacigénico I) y RM (remoción en masa) presentaron áreas de suelo desnudo que no superaron el 2%. Estas diferencias fueron estadísticamente significativas ($p=0,003$). La cobertura de gramíneas/herbáceas fue significativamente mayor ($p=0,01$) en los humedales de origen RM (media: 78,5%) y Df (deflación) (media: 69,7%), y significativamente menor en los humedales de origen GI II (media: 13,9%). El porcentaje de la categoría mallín fue mayor en los humedales de origen FI (fluvial) (31,6%), seguido de aquellos de origen GI I (media: 19,4%). Por el contrario, los humedales de origen Df no exhibieron áreas cubiertas por mallín. No obstante, las diferencias mencionadas no fueron estadísticamente significativas. La cobertura de arbustos fue baja para todos los humedales (< 3%). Los humedales con un origen FI fueron los que mostraron el mayor porcentaje (media: 3%), los de origen Df no mostraron áreas cubiertas por arbustos y los de origen Ag, GI I, GI II y RM exhibieron un área < 2%. No obstante, las diferencias no fueron estadísticamente significativas. En cuanto a la cobertura de árboles, los humedales de origen GI II (media: 40,5%) tuvieron el mayor porcentaje, mientras que los de origen RM, Ag y Df no presentaron áreas con árboles en sus zonas aledañas. Las diferencias fueron estadísticamente significativas para este tipo de cobertura por origen del humedal ($p= 0,008$). El área cubierta por urbanizaciones fue significativamente mayor ($p=0,01$) en los humedales de origen Ag (media: 15,3%), y significativamente menor en los de origen GI II (media: 2,3%) (Tabla 5-8).

En relación a la clasificación local por la hidrogeomorfología, los humedales de tipo hidrogeomorfológico III y I presentaron la mayor cobertura de suelo desnudo

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

(medias: 8,6 y 8,2%, respectivamente). Por el contrario, los humedales de tipo IV presentaron la menor cobertura (media: 2,7%). El porcentaje de gramíneas/herbáceas fue mayor en aquellos humedales clasificados con un tipo hidrogeomorfológico III (media: 53,7%), y fue menor en aquellos con un tipo I (media: 37,9%). Contrariamente, la cobertura de la categoría mallín fue mayor en los humedales con un tipo hidrogeomorfológico I (media: 31,2%) y menor en aquellos con un tipo III (media: 7,9%). Todos los humedales mostraron un bajo porcentaje de área cubierta por arbustos (< 3%), pero aquellos clasificados con un tipo hidrogeomorfológico I (media: 2,9%) mostraron el mayor porcentaje, y los clasificados con un tipo hidrogeomorfológico IV mostraron la menor cobertura de esta categoría (media: 0,5). El porcentaje de árboles fue mayor en los humedales con un tipo hidrogeomorfológico III (media: 19,39%), y fue menor en aquellos con un tipo hidrogeomorfológico I (media: 6,4%). Finalmente, el porcentaje de áreas con urbanizaciones fue mayor en los humedales clasificados con un tipo hidrogeomorfológico II (media: 8,9%), y fue menor en aquellos con un tipo hidrogeomorfológico IV (media: 3,8%). No obstante, las diferencias anteriormente mencionadas para todos los tipos de coberturas del suelo, no fueron estadísticamente diferentes (Tabla 5-8).

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 5-8. Cobertura del suelo del área circundante a las charcas (área perimetral 100 m), de acuerdo a los criterios de clasificación regional (biozonas, fitogeografía) y local (génesis e hidrogeomorfología) de las 59 charcas relevadas. La media, el desvío estándar (DS) y los valores mínimos y máximos están consignados. Las diferencias significativas entre los parámetros (Test Kruskal Wallis $p > 0,05$) se señalan en letras y en negrita.

Clasificación de las charcas	Suelo desnudo (%)	Gramíneas/Herbáceas (%)	Mallín (%)	Arbustos (%)	Árboles (%)	Urbano (%)
	Media±DS Min-Max	Media±DS Min-Max	Media±DS Min-Max	Media±DS Min-Max	Media±DS Min-Max	Media±DS Min-Max
A escala regional						
Biozonas						
An (n=25)	4,35±9,26	33,4±31,14	13,6±27,3	3,24±6,02	23,52±31,9	5,63±4,92
	0-39,08	0-82,34	0-99,25	0-21,71	0-96,92 B	0-14,11
S (n=13)	5,26±7,6	54,85±33,8	28,05±25,3	0,52±1,33	1,59±2,9	5,62±5,23
	0-22,56	0-94,86	0-66,87	0-4,43	0-8,07 AB	0-13,72
Or (n=8)	7,17±9,55	55,1±25,98	12,98±9,86	1,08±1,99	2,98±8,43	11,4±12,8
	0-27,06	0-83,53	0-24,92	0-4,53	0-23,82 A	0-39,95
Oc (n=8)	9,86±19,3	46,34±29,15	22,3±30,25	0±0	0±0	5,65±6,02
	0-56,87	0-90,47	0-86,8	0	0-0 A	0-15,93
Au (n=5)	0,73±1,63	30,63±33,62	41,29±35,81	0,34±0,76	12,81±28,63	6,01±7,37
	0-3,64	0-72,04	6,28-81,08	0-1,69	0-64,01 AB	0-14,53
Fitogeografía						
UV 25 (n=1)	1,77±0	0±0	15,11±0	4,05±0	23±0	7,27±0
	1,77-1,77	0-0	15,11-15,11	4,05-4,05	23-23 AB	7,27-7,27
UV 36 (n=11)	7,5±13,2	39,3±31,44	11,6±29,45	3,7±6,84	24,05±39,2	5,2±4,94
	0-39,08	0-75,41	0-99,25	0-21,71	0-96,92 AB	0-11,87
UV 38 (n=16)	1,65±2,85	49,81±31,3	26,7±27,23	0,86±1,71	6,49±16,52	4,15±4,54
	0-8,02	0-94,86	0-79,76	0-5,26	0-64,01 A	0-14,11
UV 39 (n=14)	11,2±15,4	51,09±27,2	22,78±26,9	1,1±4,1	0,3±1,11	7,57±5,82
	0-56,87	0-90,47	0-86,8	0-15,34	0-4,14 A	0-15,93
UV 42 (n=5)	2,33±2,32	67,76±13,9	10,68±12,5	0,91±2,03	0±0	13,9±15,9
	0-5,21	57,1-83,53	0-28,02	0-4,53	0-0 A	0-39,95
UV 47 (n=2)	1,48±2,09	24,74±35	41,78±55,6	0±0	14,52±20,5	13,7±1,23
	0-2,95	0-49,48	2,47-81,08	0	0-29,04 AB	12,8-14,5
UV 50 (n=10)	3,48±7,36	17,94±30,69	16,87±26,44	2±4,87	27,11±29,32	4,6±4,87
	0-22,56	0-87,97	0-68,2	0-15,2	0-89,55 B	0-13,68
A escala local						
Génesis						
Df (n=2)	7,79±3,55	69,69±7,56	0±0	0±0	0±0	9,75±2,99
	5,3-10,3 B	64,3-75 BC	0	0	0-0 A	7,6-12 AB
FI (n=20)	8,3±13,91	37,2±32,77	31,6±34,05	3±5,82	6,74±15,94	6,89±5,36
	0-56,87 B	0-94,86 AB	0-99,25	0-21,71	0-66,91 AB	0-14,5 AB

Tabla 5-8. Continuación

Ag (n=7)	13,5±14,7	53,97±12,1	11,24±12	0,32±0,85	0±0	15,3±11,7
	0-39,08 B	33-66,3 BC	0-24,92	0-2,24	0 A	2,3-34 B
GI I (n=18)	2,07±3,19	49,43±30,54	19,39±24,84	0,8±2,46	10,98±22,66	4,29±4,71
	0-9,58 AB	0-87,97 BC	0-79,76	0-9,58	0-88 B	0-12,8 A
GI II (n=9)	0±0	13,94±26,08	11,71±21,78	1,88±5,03	40,47±38,12	2,26±2,76
	0-0 A	0-79,92 A	0-68,2	0-15,2	0-96,92 B	0-6,29 A
RM (n=3)	1,29±2,22	78,49±18,07	9,78±8,29	1,51±2,62	0±0	5,97±7,93
	0-3,85 AB	58,4-93,5 C	3,99-19,27	0-4,53	0 A	0,8-15 AB
Hidrogeomorfología						
Tipo I (n=22)	8,19±13,6	37,96±32,1	31,21±33,2	2,86±5,71	6,42±15,6	7,23±5,45
	0-56,87	0-94,86	0-99,25	0-21,71	0-66,91	0-14,53
Tipo II (n=14)	3,67±4,8	47,21±25,8	11,55±18,9	1,55±4,1	17,02±27,6	8,96±9,86
	15,94-0	82,5-0	68,2-0	15,2-0	89,55-0	39,95-0,4
Tipo III (n=5)	8,59±17,1	53,69±38,12	7,89±6,63	1,36±2,03	19,39±43,34	5,88±6,76
	0-39,08	0-93,51	2,69-19,27	0-4,53	0-96,92	0,41-15,1
Tipo IV (n=18)	2,67±6,53	41,33±34,82	17,79±24,61	0,51±2,2	11,93±24,93	3,85±5,21
	0-27,06	0-87,97	0-79,76	0-9,58	0-88	0-15,93

Biozonas: **An**, Andina húmeda; **S**, Subandina subhúmeda; **Or**, Extrandina oriental; **Oc**, Extrandina occidental; **Au**, Extrandina austral, Fitogeografía: unidades de vegetación (**UV**). Génesis: **Df**, deflación; **FI**, fluvial; **Ag**, antropogénico; **GI**, glaciogénico I y II; **RM**, remoción en masa.

5.7 PREDICTORES A ESCALA DE PAISAJE Y LOCAL DE LAS MÉTRICAS DE INVERTEBRADOS ACUÁTICOS

Del total de métricas (Tabla 4-1) solo siete modelos fueron logrados, los que incluyeron medidas de riqueza y de densidad de diferentes niveles taxonómicos y de grupos funcionales alimentarios (Tabla 5-9). La génesis de los humedales y la biozona de emplazamiento podrían ser consideradas las variables más importantes, ya que fueron capturadas en la mayoría de los modelos obtenidos. Al mismo tiempo, cuando sólo una de ellas fue la variable explicativa en el modelo obtenido, la génesis tuvo un mayor poder predictivo sobre la métrica en particular, es decir, una mayor varianza explicada (Tabla 5-9). Cuando consideramos los descriptores locales y de paisaje simultáneamente, las medidas de riqueza fueron principalmente asociadas a la génesis de los humedales (i.e., escala local), mientras que, en las métricas de densidad, la biozona (i.e., escala de paisaje) junto con otros factores fueron incluidos en los modelos (Tabla 5-9).

Los modelos lineales generalizados (MLG) indicaron un efecto positivo de las charcas con origen fluvial y de remoción en masa sobre el número de taxa de Insecta y el número de taxa de Coleoptera (Apéndice B), revelando valores más altos en estas métricas que las charcas de origen antropogénico, glaciogénico y de deflación. Además, la biozona Extrandina occidental (Oc), Extrandina oriental (Or) y Subandina subhúmeda (S) mostraron un efecto positivo sobre la densidad de colectores recolectores, presentando Oc mayores valores que el resto de las biozonas (Apéndice B). Asimismo, Oc tuvo un efecto positivo sobre la densidad de predadores, y el resto de las biozonas exhibieron un efecto negativo sobre esta variable. Todas las clasificaciones, tanto locales como de paisaje, influenciaron positivamente sobre la densidad de invertebrados. Entre las clasificaciones a escala de paisaje estuvieron las biozonas Au (Extrandina austral), Oc y Or, y todas las unidades de vegetación (i.e., criterio fitogeográfico); y entre las clasificaciones a escala local estuvieron las charcas con origen glaciogénico I y de remoción en masa, y el tipo hidrogeomorfológico II y III. El resto de los factores tuvo un efecto negativo sobre esta variable.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Tabla 5-9. Resultados de los modelos lineales generalizados para el efecto de las clasificaciones de los humedales a escala local (génesis e hidrogeomorfología) y de paisaje (biozonas y fitogeografía), sobre las diferentes métricas de los invertebrados. El p-valor y la varianza explicada para cada modelo están consignados.

Métricas	Variables explicativas	p-valor	Varianza explicada
Riqueza de invertebrados	Fitogeografía	0,04	12%
Taxa de Insecta	Génesis	0,04	16%
Taxa de Coleoptera	Génesis	0,02	23%
Riqueza de predadores	Biozona	0,47	15%
	Biozona	4,14e ⁻⁰⁷	
Densidad de invertebrados	Fitogeografía	0,01	51%
	Génesis	0,002	
	Hidrogeomorfología	0,04	
Densidad de colectores recolectores	Biozona	0,02 *	14%
Densidad de predadores	Biozona	0,04*	12%

5.8 PREDICTORES AMBIENTALES DE LA COMUNIDAD DE INVERTEBRADOS Y DE LA RIQUEZA DE PLANTAS

Del total de descriptores (Tabla 4-1), resultaron sólo cinco modelos utilizando a los parámetros ambientales como variables independientes en el análisis. Los modelos del parámetro estimado y los intervalos de confianza indicaron un efecto negativo del amonio y del total de sólidos disueltos sobre la riqueza de invertebrados, con un 11% de varianza explicada. También, los modelos revelaron un efecto positivo de la temperatura del agua sobre la diversidad de Shannon, con un 11% de varianza explicada. El amonio y el oxígeno disuelto tuvieron un efecto negativo sobre el número de taxa de Chironomidae, y la temperatura ambiental tuvo un efecto positivo sobre esta variable. Por último, el total de sólidos en suspensión y el fósforo total tuvieron un efecto negativo sobre el número de COD (Coleoptera+Odonata+Diptera) y sobre la riqueza de plantas, respectivamente (Tabla 5-10).

En cuanto a las variables de cobertura del suelo, del total de métricos (Tabla 4-1) sólo tres modelos fueron obtenidos. La cobertura de árboles tuvo un efecto negativo sobre la riqueza de invertebrados, con un 12% de varianza explicada (Tabla 5-10). También, la cobertura de árboles tuvo un efecto negativo sobre el número de familia de

insectos, y la cobertura de arbustos y de urbano tuvieron un efecto positivo sobre esta variable (Tabla 5-10). Finalmente, la cobertura de arbustos y de mallín tuvieron un efecto positivo sobre la diversidad de Shannon con un 18% de varianza explicada (Tabla 5-10).

Tabla 5-10. Resultados de los modelos lineales generalizados (MLG), explicando el efecto de las variables ambientales y de cobertura del suelo sobre las métricas de invertebrados acuáticos y sobre la riqueza de plantas acuáticas correspondientes a las 59 charcas patagónicas. Las variables explicativas, el parámetro estimado (β) (\pm Error Estándar), y los intervalos de confianza (IC) están mostrados. Las variables explicativas con IC incluyendo al cero fueron excluidos del modelo final.

Métricas	Variables explicativas	$\beta \pm EE$	Z value	p value	IC: inferior	IC: superior	Varianza explicada
VARIABLES AMBIENTALES							
Riqueza de invertebrados	Interecepto	2,9 \pm 4e ⁻⁰²	72,01	<2e ⁻¹⁶	2,77	2,97	
	Total de sólidos disueltos	-2,1e ⁻⁰⁴ \pm 9,4e ⁻⁰⁵	-2,22	0,02	-0,6 e ⁻⁰³	-0,1 e ⁻⁰³	11%
	Amonio	-6,9e ⁻⁰⁴ \pm 3,9e ⁻⁰⁴	-1,76	0,07	-0,002	-0,1 e ⁻⁰³¹	
Diversidad de Shannon	Intercepto	0,99 \pm 0,21	4,67	1,9e ⁻⁰⁵	0,63	1,37	
	Temperatura del agua	0,02 \pm 0,01	2,68	0,009	0,01	0,04	11%
Taxa Chironomidae	Intercepto	2,46 \pm 0,34	7,05	1,8e ⁻¹²	1,9	3,21	
	Amonio	-0,005 \pm 0,001	-3,18	0,001	-0,008	-0,003	
	Oxígeno disuelto	-0,03 \pm 0,01	-2	0,04	-0,06	-0,003	30%
	Temperatura media anual	0,06 \pm 0,03	-1,8	0,07	-0,12	0,9 e ⁻⁰³	
Número de COD	Intercepto	2,19 \pm 0,04	48,48	<2e ⁻¹⁶	2,12	2,28	
	Total de sólidos en suspensión	-0,8 e ⁻⁰³ \pm 0,4 e ⁻⁰³	-2,38	0,01	-0,002	-0,2 e ⁻⁰³	12%
Riqueza de plantas	Intercepto	2,35 \pm 0,007	34,09	<2e ⁻¹⁶	2,16	2,52	
	Fósforo total	-0,001 \pm 0,004	-3,3	0,9 e ⁻⁰³	-0,002	-0,3 e ⁻⁰³	11%
VARIABLES DE COBERTURA DEL SUELO							
Riqueza de invertebrados	Interecepto	2,85 \pm 0,03	81,7	<2e ⁻¹⁶	2,77	2,93	
	Árboles	-0,005 \pm 0,001	-3,1	0,002	-0,007	-0,003	12%
Familia de insectos	Intercepto	1,81 \pm 0,07	22,93	<2e ⁻¹⁶	1,69	1,93	
	Árboles	-0,005 \pm 0,002	-2,19	0,03	-0,008	-0,002	
	Arbustos	0,02 \pm 0,01	2,31	0,02	0,01	0,05	36%
	Urbano	0,01 \pm 0,007	1,54	0,12	0,002	0,02	
Shannon	Intercepto	1,36 \pm 0,09	15,33	<2e ⁻¹⁶	1,16	1,53	
	Arbustos	0,05 \pm 0,01	2,91	0,005	0,03	0,08	18%
	Mallín	0,005 \pm 0,002	1,93	0,05	0,6 e ⁻⁰³	0,01	



DISCUSIÓN

6 DISCUSIÓN

6.1 GRADIENTES AMBIENTALES: MODELADORES CLAVE EN LOS MALLINES PATAGÓNICOS

Existen varios factores ambientales que son determinantes y que influyen en la calidad del agua en los humedales, tales como las condiciones climáticas, la meteorización geológica, los procesos hidrológicos y geomorfológicos, los fenómenos físicos, químicos y biológicos y los antropogénicos como el uso de la tierra (Carr y Nearly, 2008). La evaluación y la interpretación de estas características ambientales y sus interacciones son cruciales para comprender patrones y procesos ecosistémicos a escala de paisaje patagónico (Epele et al., 2018). Si bien las charcas estudiadas fueron semejantes en cuanto a los aspectos morfológicos, como la profundidad (> 90% ~ 1 m) y el tamaño (> 66% ~ 0,1 ha), exhibieron gran variación en la fisicoquímica del agua. En este trabajo se observó una respuesta marcada del pH al gradiente latitudinal, en donde las charcas localizadas a menores latitudes presentaron valores entre neutros y alcalinos, y aquellas emplazadas a mayores latitudes exhibieron patrones francamente ácidos. Los humedales estudiados en la zona más austral de la Patagonia fueron en su mayoría turberas, cuyos entornos boscosos están compuestos por especies del género *Nothofagus*, que interactúan conformando un suelo muy ácido, y con baja concentración de nutrientes (Gerding y Thiers, 2002). La elevada acidez documentada en las charcas (pH < 5), es típica de los turbales oligotróficos donde existe una baja disponibilidad de nutrientes y una gran cantidad de materia orgánica disuelta en forma de ácidos derivados de compuestos húmicos (Roig y Roig, 2004). Por otra parte, varios sitios (~20%) presentaron marcada alcalinidad (pH > 8) con valores comparables a los registrados, para la Patagonia Argentina, en humedales de la meseta del Lago Strobel (provincia de Santa Cruz) (López, 2015), y en ambientes asociados a impacto ganadero (provincia de Chubut) (Epele y Miserendino, 2015b) y a uso urbano/industrial (Manzo et al., 2020a); y para Chile, en humedales localizados en la zona semiárida central (región IV) con y sin impacto antrópico asociado (Figueroa et al., 2009). Aunque la concentración de oxígeno disuelto es un parámetro frecuentemente usado para evaluar la calidad de los ecosistemas de agua dulce (Figueroa et al., 2003; Sánchez et al., 2007; Riens et al., 2013), se observó, que la mayoría de las charcas relevadas estuvieron bien oxigenadas. Este patrón de oxigenación es coincidente con el hallado en estudios previos llevados a cabo en el área (Kutschker et al., 2014; Epele et al., 2019b; Manzo et al., 2020b). Dado que la mayoría de las charcas muestreadas fueron de pequeño tamaño y poco profundas seguramente presentaron mayor exposición a los constantes

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

vientos que caracterizan a la región. También, podría relacionarse con una mayor actividad fotosintética y la consecuente liberación de oxígeno durante el día por las plantas y algas que se desarrollan en el humedal, y probablemente también esté asociado a las bajas temperaturas de la Patagonia, lo que aumentaría la solubilidad del gas.

La conductividad del agua de algunas charcas fue elevada (rango: 1050–4940 $\mu\text{S}/\text{cm}$), un rasgo esperable para los humedales de cuencas endorreicas como los sitios 13 y 22 (provincia de Chubut), y el sitio 41 (provincia de Santa Cruz). Además, la conductividad mostró una tendencia decreciente de acuerdo a la posición este-oeste de las charcas, revelando una relación negativa con la precipitación media anual. Estudios previos, llevados a cabo en la región Patagónica, sustentarían este patrón, donde la conductividad se incrementa a medida que la precipitación decrece (Chimner et al., 2011), y también sería coincidente con lo observado en ambientes similares en otras regiones templadas (Stewart y Kantrud, 1971).

Ciertos factores naturales, tales como la profundidad y el viento (Metcalf y Eddy, 1996; Drever, 1997), y antropogénicos tales como el pisoteo por el ganado doméstico (i.e., ovino, bovino, equino) pueden afectar la turbidez del agua en los humedales (Fairchild et al., 2005). En el presente estudio varias charcas mostraron valores elevados de TSS (total de sólidos en suspensión), tanto en la provincia de Santa Cruz, como en la provincia de Chubut. Sin embargo, no se observaron relaciones significativas respecto al incremento de esta variable y los factores naturales mencionados y, por el contrario, la misma aumentó conforme a la concentración de fósforo total y de amonio. Esto sugiere que probablemente la turbidez estuvo asociada a factores antropogénicos como el pisoteo del ganado (Epele et al., 2019a). A escala de paisaje patagónico, Epele et al., (2018) también observaron una relación positiva entre los valores de TSS en la columna de agua de las charcas y los factores antropogénicos, donde las charcas sometidas a uso urbano y ganadero tuvieron concentraciones de TSS significativamente mayores que las de referencia. Asimismo, dado que las muestras de TSS también incluyen al plancton, es posible que parte de esta relación positiva entre la turbidez y el PT estén vinculadas a la producción primaria en la columna de agua (Lagomarsino et al., 2015).

Un factor importante que influencia la ecología de los humedales es el contenido de nutrientes (Spieles y Mitsch, 2015). A menudo, el resultado del enriquecimiento de nutrientes se traduce en cambios en la dominancia y en la composición de especies en el ecosistema (Del Pozo et al., 2010; Epele y Miserendino, 2015a; Manzo et al., 2020a). En las charcas de este estudio, se observó que la concentración absoluta de nutrientes fue baja, lo que es consistente con lo predicho por Abell et al. (2012), para humedales localizados a mayores latitudes, como los de la región patagónica. No obstante, el índice

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

de estado trófico (TSI (PT)) reflejó un alto contenido de fósforo total (PT) en la mayoría las charcas, que resultaron categorizadas como eutróficas. La mineralización de la materia orgánica en los suelos y el uso asociado a la actividad ganadera aparecen como importantes fuentes de fósforo impactando los cuerpos de agua (Mugni et al., 2005). Además, varios autores han reportado que los humedales influenciados por las actividades agrícolas y ganaderas a menudo presentan niveles más altos de PT y de conductividad que los humedales no disturbados (Chipps et al., 2006; Bornette y Puijalón, 2011). Según Epele et al., (2018) el TSI (PT) sobreestimaría los niveles tróficos en ambientes patagónicos, dado que del conjunto de charcas de su estudio (n= 109), el 94% resultaron eutróficas o hipereutróficas y, por lo tanto, sugiere la utilización del TSI (NT), que habría mostrado resultados más consistentes. En este sentido, es posible que, al menos en parte, las concentraciones moderadas y altas de PT se relacionen con la presencia de ganado (Golluscio et al., 1998; Epele et al., 2018) y también con factores naturales. El ganado tiende a pasar tiempo en la proximidad de los humedales para alimentarse y beber agua, de modo que la eliminación de excretas (i.e., orina y heces) ocurre frecuentemente en las inmediaciones de las charcas, lo que aumentaría el contenido de nutrientes en el agua. De acuerdo a lo investigado por Horak et al. (2019 y 2020), el amonio es otro de los nutrientes que se incrementaría con la presencia del ganado en las proximidades de los ecosistemas acuáticos cordilleranos. El mismo tiene un efecto perjudicial y genera toxicidad en la biota (Langford et al., 2009). Varios trabajos demuestran que concentraciones de amonio por encima de los 250 µg/l pueden afectar el desarrollo de algunos organismos acuáticos (Roldán Pérez y Ramírez Restrepo, 2008). En este estudio si bien se documentaron niveles de amonio superiores a ese valor umbral, incluso llegando a picos importantes (sitio 27, 678 µg/l), la mayoría de las charcas (95%) tuvieron valores <250 µg/l. Estudios recientes llevados a cabo en la Patagonia, revelan fuertes incrementos de amonio en charcas sometidas a uso urbano/industrial (Manzo et al. 2020a) y ganadero (Epele et al. 2019b), y remarcan el rol de estos ambientes como sumideros de nutrientes tóxicos en paisajes disturbados.

El análisis de las proporciones entre los nutrientes permitió explorar aquellos que resultan limitantes en los ecosistemas acuáticos patagónicos. La relación NT/PT (nitrógeno total/fósforo total) fue llamativamente baja, sugiriendo una limitación de nitrógeno (N) en los sitios relevados (NT/PT < 15 en > 90% de los sitios). En relación con este hallazgo, existen varios estudios que muestran al N como limitante en los ecosistemas de humedales (Bedford et al., 1999; Sahuquillo et al., 2012; Mischler et al., 2014). Los sistemas naturalmente pobres en nutrientes (i.e., oligotróficos) tienden a reaccionar más drásticamente que aquellos naturalmente enriquecidos (i.e., eutróficos) (Verhoeven et al., 2006). Así, estas observaciones sugieren que el N podría ser el

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

nutriente limitante en los humedales patagónicos y, por lo tanto, se debería poner especial atención en aquellas fuentes potenciales de contaminación que incrementen el nitrógeno, ya que estos sistemas podrían ser menos resilientes a los cambios en la concentración del mismo.

El fitoplancton (inferido a partir de la clorofila *a*) es fundamental en los ecosistemas de humedal, al proveer recursos que sostienen los niveles tróficos más altos e intervenir en los ciclos biogeoquímicos (Reynolds, 2006). Asimismo, la concentración de clorofila *a* puede resultar un buen indicador de la calidad de un ecosistema acuático y permitir evaluar procesos de contaminación, ya que la biomasa del fitoplancton es controlada por la disponibilidad de nutrientes (principalmente N y P) (Abell et al., 2012).

Numerosos estudios señalan que la concentración de clorofila *a* en los humedales puede resultar muy heterogénea (Declerck et al., 2006; Trochine et al., 2008; Macchi, 2016). En un extenso estudio en donde se relevaron 103 lagos y reservorios de Argentina, Quirós (1988) documentó concentraciones que oscilaron entre 1 y 80 µg/l. No obstante, el rango de variación observada en este estudio (media: 8,9 µg/l) concuerda con lo documentado por Díaz et al. (2007) en un extenso relevamiento de 39 reservorios de agua dulce de la Patagonia, donde las concentraciones medias de clorofila *a* oscilaron entre 0,1 y 10,8 µg/l. En humedales someros, normalmente la concentración de clorofila *a* puede exceder los 50 µg/l (Sigg, 2005) y, en este estudio, no más de 3 sitios superaron este valor. Sin embargo, el índice de estado trófico (TSI (CI)), basado en el contenido de clorofila *a* no permitió discriminar a las charcas patagónicas por su calidad de agua, ya que la mayoría de ellas fue categorizada como mesotrófica (83%).

6.2 LAS CHARCAS PATAGÓNICAS Y SU ROL EN EL SOSTENIMIENTO DE ENSAMBLES DE PLANTAS ACUÁTICAS

Las charcas patagónicas demostraron albergar un abundante y diverso ensamble de plantas acuáticas. El número de taxa identificado en este estudio (143 taxa) fue más alto que el reportado en otros trabajos llevados a cabo en la región. Para la Patagonia Argentina, Bran et al. (2004), encontraron 70 taxa en un muestreo extensivo de 130 humedales localizados en el noroeste de las provincias de Neuquén y Río Negro; Kutschker et al. (2014), identificaron 50 taxa en un relevamiento de 30 humedales del noroeste de la provincia de Chubut; y Macchi (2016), encontró 76 taxa de plantas acuáticas en un estudio de 15 humedales localizados en la zona de bosque y estepa de la provincia de Río Negro. Para la Patagonia Chilena, Hauenstein et al.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

(2008) y Urrutia et al. (2014), reportaron 82 y 77 especies de plantas acuáticas, respectivamente en lagunas costeras, pero el número de sitios que visitaron fue menor; y San Martín et al. (2011), hallaron 86 taxa, pero la evaluación incluyó también otros tipos de cuerpos de agua. Asimismo, la riqueza total de plantas acuáticas registrada en este estudio fue menor que la relevada en otras áreas templadas comparables. Por ejemplo, Nicolet et al. (2004) en Inglaterra identificaron 182 especies en 72 sitios; Pätzig et al. (2012) en Alemania hallaron 132 especies en 276 sitios; y Svitok et al. (2018) en Europa central reportaron 127 taxa de plantas acuáticas en 92 sitios. Sin embargo, estos estudios se llevaron a cabo sobre un mayor número de relevamientos y sitios. Es probable que el amplio rango de condiciones ambientales aquí documentadas, dada la escala espacial considerada, haya contribuido a explicar la alta riqueza gamma de plantas acuáticas.

En cuanto al origen de las plantas, la proporción de especies nativas (39%) fue menor a la encontrada en otros humedales patagónicos (Hauenstein et al., 2014; Macchi, 2016). Sin embargo, al considerar al elenco de endémicas (36%) y nativas (39%) (Zuloaga et al., 2008) en su conjunto, la cifra fue superior a lo reportado en dichos estudios. Por otra parte, la contribución de especies exóticas (26%) fue más alta que la esperada, pero comparable a lo hallado por Hauenstein (2006) (~20 %) en la Patagonia Chilena. Del total de exóticas, el 77% tuvo un hábito terrestre, mientras que el 23 % restante tuvo un hábito emergente. El mayor porcentaje de especies alóctonas terrestres en las charcas indicaría un fuerte grado de antropización (Hauenstein et al., 2008). Diversos estudios advierten que la diversidad de plantas no sólo responde a los factores geográficos, sino también a la presión antrópica sobre los ecosistemas acuáticos (Murphy et al., 2003; Feldmann y Nöges, 2007; Chambers et al., 2008). Urrutia et al. (2017) analizaron los rasgos y la distribución de plantas acuáticas en Chile, y el estudio evidenció que la mayor riqueza de especies introducidas invasoras estuvo asociada a la mayor densidad de población humana, y a su infraestructura como principal vector en la dispersión de ese grupo de plantas. En este sentido, la gran diversidad de exóticas detectada en el presente estudio, podría atribuirse a que la base de datos incluyó sitios disturbados, y estas especies son muy exitosas colonizando o invadiendo ambientes alterados (Svitok et al., 2018).

De acuerdo al hábito de las plantas acuáticas, las formas de vida dominantes fueron las emergentes (45%), patrón que también fue observado en otros humedales comparables de área templada (Nicolet et al., 2004, Gioria et al., 2010). La mayoría de los métodos de evaluación del estado ecológico de los humedales basados en plantas, utilizan a las especies sumergidas como indicadores (Dudley et al., 2013; Kanninen et al., 2013; Alahuhta et al., 2014; Kolada, 2014). No obstante, las emergentes contribuyen

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

ampliamente en el ensamble y, por lo tanto, excluir estas especies durante los muestreos implicaría omitir información ecológica relevante.

Se ha sugerido que las plantas con hábito terrestre permiten evidenciar los efectos adversos del pastoreo (e.g., forrageo, pisoteo) (Luque et al., 1997; Hauenstein et al., 2011) y, en este trabajo, las mismas exhibieron una alta proporción en el ensamble (37%). Teniendo en cuenta que la ganadería extensiva es el uso de la tierra con mayor representación en el paisaje patagónico, sería razonable ahondar respecto a la respuesta de este grupo particular de plantas al uso ganadero. Recientemente Manzo et al (2020b) encontraron que las asociaciones de plantas terrestres del humedal serían promisorias para detectar la influencia del uso del suelo resultante de la ganadería como sugiere su estudio en charcas de Santa Cruz y Tierra del Fuego. Por último, las plantas con hábito de hojas flotantes fueron las menos representadas (6%), lo que fue coincidente con otros estudios llevados a cabo en ambientes de la región (Kutschker et al., 2014). Considerando que las charcas evaluadas fueron de pequeño tamaño y que se emplazaron en una región templado fría, la riqueza media de plantas por charca fue relativamente alta (~10 taxa). Esto refuerza la idea de que los humedales constituyen valiosos hábitats para el sostenimiento de la biodiversidad en áreas vulnerables a la desertificación, tal como la Patagonia árida y semiárida (Crego et al., 2014).

6.3 CHARCAS PATAGÓNICAS: PEQUEÑOS AMBIENTES DE GRAN DIVERSIDAD DE INVERTEBRADOS ACUÁTICOS

Las charcas patagónicas demuestran constituir reservorios claves de biodiversidad de invertebrados acuáticos. La riqueza observada (119 taxa en 59 charcas) fue menor en comparación a otros estudios llevados a cabo en la Patagonia Argentina. Por ejemplo, Epele y Miserendino (2015b), documentaron 130 taxa en 30 sitios de la provincia de Chubut; Machi (2016) identificó 145 taxa en 15 sitios de la provincia de Río Negro; y Epele et al. (2019b) reportaron 162 taxa en 45 sitios de la provincia de Chubut. Sin embargo, en todos estos estudios se investigaron ambientes diversos y no exclusivamente charcas aisladas, es decir, incluyeron relevamientos de humedales conectados a ambientes fluviales, y el litoral de lagunas y lagos. Además, estos trabajos avanzaron más profundamente en la determinación taxonómica de ciertos grupos, tales como los moluscos y crustáceos, los que fueron muy abundantes en nuestro estudio. Otras investigaciones realizadas en la Patagonia Chilena, documentaron valores de riqueza menores a los hallados en este trabajo. Por ejemplo, Correa-Araneda et al. (2014), identificaron 80 taxa en un muestreo bimensual de un año sobre cinco humedales boscosos de la región de la Araucanía; y Villagrán-Mella et al.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

(2006), evaluaron la estructura del ensamble de insectos en siete humedales palustres con marcadas diferencias de hábitat (i.e., morfométricas, limnológicas y de vegetación) de la región de Bío Bío, y sólo encontraron 24 especies de insectos. Los valores de riqueza aquí reportados estarían respondiendo al factor latitudinal (~17° de latitud sur) (Vinson y Hawkins, 1998, Heino, 2009). Además, se incluyó a las turberas que son ambientes naturalmente pobres en términos de diversidad (Mercado, 2004).

La riqueza de invertebrados en las charcas podría ser similar o incluso mayor que aquella documentada en los ambientes lóticos. Por ejemplo, para la Patagonia Argentina, Miserendino (2001), en un estudio a escala de paisaje en 36 ríos y arroyos registró 104 taxa; Miserendino y Pizzolón (2003) determinaron 67 taxa en siete sitios de la cuenca del río Azul-Quemquemtreu; y en un estudio estacional Miserendino (2007) identificó 94 taxa en 13 sitios del río Chubut. En un trabajo comparativo Davis et al. (2008) analizaron la biodiversidad en función del tamaño de un amplio rango de ecosistemas de agua dulce (e.g., charcas, ríos, lagos y arroyos) en Europa, y encontraron que las charcas albergaron el mayor número de invertebrados, seguido de los ríos y luego los lagos. Similarmente Biggs et al. (2005), documentaron que los ensambles de invertebrados en charcas y lagunas someras de Inglaterra fueron más ricos y sostuvieron más especies raras que los ríos y arroyos de la región. En esta misma línea, Williams et al. (2004), en un trabajo a escala regional en el sur del mismo país, encontraron que las charcas contribuyeron en mayor magnitud a la biodiversidad, albergando considerablemente más especies, y más especies raras y escasas que otros tipos de cuerpos de agua (e.g., ríos, arroyos, lagos).

La heterogeneidad del paisaje y los procesos de conectividad pueden ser factores que contribuyen a explicar la mayor biodiversidad regional hallada en las charcas de este estudio. Mitsch y Gosselink (2015) postulan que la heterogeneidad sustentada a escala de paisaje favorece la existencia de un conjunto diverso de charcas con características fisicoquímicas del agua y estructurales de vegetación que varían espacialmente, ofreciendo un conjunto diverso de hábitats y, por lo tanto, generando un efecto ascendente en la biodiversidad. En contraste, los ríos y arroyos usualmente están caracterizados por condiciones fisicoquímicas menos fluctuantes, propiciado por la acción de homogenización del agua que fluye. Los procesos de conectividad hidrológica diferencial también explicarían la tendencia hacia una mayor diversidad en las charcas. Los ríos y arroyos son cuerpos de agua ampliamente conectados y, por lo tanto, la dispersión de especies, facilitada por la alta conectividad, podría dejar una fauna más uniforme en estos ambientes lóticos (Bornette et al., 1998; Ward et al., 1999). En contraste, las charcas hidrológicamente aisladas, muestran una mayor heterogeneidad en la comunidad como resultado de efectos estocásticos actuando en los procesos de

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

colonización (Jeffries, 1988; Ruhí et al., 2013). Por ejemplo, los humedales temporalmente conectados a otros cuerpos de agua (e.g., ríos, arroyos) o localizados en planicies de inundación, son principalmente colonizados por especies de baja dispersión aérea, y los humedales hidrológicamente aislados, son dominados por especies con una amplia habilidad de dispersión (Williams et al., 2004; Hill et al., 2016). El presente estudio sugiere que las charcas patagónicas resultan ambientes particularmente importantes para mantener la biodiversidad regional de invertebrados acuáticos. Estos hallazgos tienen implicaciones para la conservación, porque debido a su pequeño tamaño, las charcas requerirían de menores insumos y esfuerzos para mantener en condiciones próximas a las naturales y, por lo tanto, serían más fáciles de proteger que los ecosistemas más grandes (e.g., lagos, ríos) (Biggs et al., 2016). Además, los grandes lagos y ríos pueden atravesar distintas regiones geográficas e incluso barreras fronterizas, con lo cual, a los fines de la conservación se deberían establecer acuerdos entre las áreas implicadas, dado que las legislaciones y las políticas pueden cambiar entre regiones y países.

6.4 RASGOS ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DE LAS COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS EN CHARCAS PATAGÓNICAS

Las charcas presentaron ensambles ricos de invertebrados (> 15 taxa en el 68% de los sitios), mayormente dominados por Insecta y seguido por Oligochaeta. Estos resultados son consistentes con lo reportado en estudios previos en la región Patagónica (Macchi, 2016; Epele et al., 2019b; Manzo et al., 2019), y con lo documentado en otras investigaciones realizadas en humedales de regiones templadas comparables (Villagrán-Mella et al., 2006; Figueroa et al., 2009; Gascón et al., 2009; Bazzanti et al., 2010). Diptera constituyó el orden con mayor contribución en términos de riqueza total en cada charca, siendo Chironomidae la familia más predominante y diversificada del grupo (Epele y Miserendino, 2015b). Chironomidae es una de las familias que suele presentar la mayor riqueza taxonómica en los ambientes de humedales (Pacini y Harper, 2001; Donato et al., 2009; Wrubleski y Ross, 2011; Maltchik et al., 2012). Estos organismos se han diversificado en los ambientes acuáticos gracias a su plasticidad, logrando tolerar bajas concentraciones de oxígeno (Coffman y Ferrington, 1996), e incluso mostrando cierto grado de resistencia a la desecación (Suemoto et al., 2004). De acuerdo a Batzer y Ruhí, (2013) quienes realizaron un estudio a escala mundial que abarcó información de 447 humedales, los Chironomidae presentaron una ocurrencia de 97,3%, constituyéndose una familia ubicua y, por lo tanto,

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

con capacidad de tolerar y adaptarse a un amplio rango de gradientes ambientales (Epler, 2001; King y Richardson, 2002).

En este estudio, los crustáceos (i.e., *Hyallela* sp.; Copepoda spp., Ostracoda spp., y Cladocera spp.) dominaron la comunidad de invertebrados en términos de densidad. Estos organismos poseen ciertos mecanismos fisiológicos y rasgos biológicos (e.g., ciclos de vida flexibles, huevos de resistencia, etapas de diapausa, mecanismos de dispersión, etc.) que les permiten una rápida colonización y una supervivencia exitosa en los cuerpos de agua temporarios (Wiggins et al., 1980; Williams, 2006; Jeffries, 2011). En un estudio anual de un humedal típico de la Patagonia, Epele y Miserendino, (2015a) observaron que los crustáceos se reproducen rápidamente a fines de la primavera y principios del verano, lo que es coincidente con la época en la cual se llevaron a cabo los muestreos en este estudio. Asimismo, se ha demostrado que la dominancia de estos grupos es estructurada y controlada por interacciones del tipo competencia y depredación (De Bernardi et al., 1987). En este sentido, la vegetación acuática desempeña un rol importante en la regulación de esta interacción porque brinda refugio para los organismos (Jeppesen et al., 1998). Así, aquellos humedales que exhibieron la mayor densidad de crustáceos ($> 26.000 \text{ ind/m}^3$) mostraron valores de cobertura de plantas acuáticas por encima del 80%.

En las regiones áridas y semiáridas, los ecosistemas de agua dulce generalmente poseen numerosos endemismos que contribuyen a la biodiversidad regional (Williams, 2006; Box et al., 2008). En este estudio varios taxa fueron endémicos de Sudamérica y de la Patagonia Argentina y Chilena, tales como el Ephemeroptera *Andesiops ardua* (Fam. Baetidae), los Coleoptera *Lancetes varius*, *Liodessus patagonicus* (Fam. Dytiscidae), *Luchoelmis cekalovici* (Fam. Elmidae), *Haliphus subseriatus* (Fam. Haliplidae), y los Trichoptera *Verger* sp. y *Verger lutzi* (Fam. Limnephilidae). Otros taxa resultaron importantes como vectores de enfermedades, tales como los Diptera (Fam. Culicidae) del género *Culex* y *Aedes* (i.e., *Culex brethesi*, *Culex dolosus* y *Aedes albifasciatus*) que, en Argentina, han sido asociados a enfermedades arbovirales como *Flavivirus* dengue, fiebre amarilla, entre otras (Grech et al., 2019). La presencia de especies raras y endémicas en los ecosistemas de humedal evidencia, aún más, la importancia de estos ambientes en el paisaje, principalmente en términos de biodiversidad a escala local y regional.

La distribución y abundancia de los grupos funcionales alimentarios (GFA) en los humedales está influenciada por la materia orgánica disponible para el consumo (Spieles y Mitsch, 2007). Zilli et al. (2008) estudiaron la distribución de los ensamblajes de invertebrados y sus GFA en humedales localizados en la planicie de inundación del río Paraná y encontraron que los colectores recolectores (CR) dominaron en la mayoría de

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

los ambientes, y estuvieron asociados a la concentración del detrito fino como principal recurso alimentario. Asimismo, Bazzanti et al. (2009), en un estudio temporal de 21 charcas, revelaron que los CR dominaron en todos los sitios y ocasiones de muestreo; y Miserendino (2001) en una evaluación de ríos de meseta, también encontró que la mayor predominancia de CR y filtradores (F) estuvo relacionada al elevado contenido de MOPF (materia orgánica particulada fina). En los humedales, el rápido decaimiento de las plantas herbáceas accionado por procesos mecánicos, microbianos y biológicos favorecería la presencia de organismos filtradores que se alimentan del detrito orgánico producido (Wissinger, 1999). En línea con estos hallazgos, si bien el contenido de MOPF (media: 8,3 mg/m³) fue menor al reportado por los trabajos anteriormente mencionados, las relaciones de predominio que mostraron los grupos funcionales en este estudio también reflejaron una mayor abundancia de F y CR, principalmente debido a los aportes de los filtradores Copepoda spp., Ostracoda spp., y Cladocera spp., y de los colectores recolectores *Nais communis*, *Parametriocnemus* sp. y *Orthocladus* sp. Según Williams (2006) el número de especies raspadoras y desmenuzadoras que viven en los humedales temporarios es comparativamente más bajo que el de ambientes permanentes (i.e., ríos y arroyos). Usualmente, en los humedales, la contribución de materia orgánica alóctona es menor a la producción autóctona, lo que determina una pérdida o disminución de los invertebrados desmenuzadores (Higgins y Merrit, 1999), contrariamente a lo que sucede en la cabecera de los arroyos y ríos boscosos, donde estos organismos abundan (Albariño y Díaz Villanueva, 2006). Como era de esperar, en este estudio los GFA menos abundantes fueron los desmenuzadores y los raspadores, en particular tricópteros (*Verger* sp) y gasterópodos, respectivamente, fueron los más abundantes dentro de cada categoría alimentaria. Esto fue consistente a lo hallado en ambientes comparables de la región (Epele y Miserendino, 2015a; Manzo et al., 2019).

6.5 PREDICTORES NATURALES Y ANTROPOGÉNICOS DE LAS COMUNIDADES DE INVERTEBRADOS ACUÁTICOS

A escala espacial o de paisaje, varios estudios señalan a los factores geográficos (i.e., latitud y longitud) (Feld et al., 2016), a la geomorfología (Batzer et al., 2004) y a los efectos del uso del suelo (Hassall y Anderson, 2014; Céréghino et al., 2012) como los controladores que explican mayormente las asociaciones de especies de invertebrados en los humedales. En este estudio, una fracción considerable de la variación en la abundancia de los invertebrados acuáticos en los sitios fue explicada por factores naturales atribuidos a la posición geográfica (a la latitud y longitud), tales como la temperatura media anual, la precipitación media anual y la alcalinidad; y a factores

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

antropogénicos asociados al uso del suelo (i.e., ganadería), tales como la concentración de fósforo total y amonio. Otros atributos con alto valor predictivo sobre la variación en la abundancia de los invertebrados acuáticos en los sitios fueron la riqueza de plantas acuáticas y la materia orgánica particulada gruesa. Diversos autores indican que la plantas influyen los atributos y los procesos ecológicos de los ensamblajes de invertebrados (Thomaz et al., 2008; Thomaz y Ribeiro da Cunha, 2010; Hill et al., 2016), debido a que proveen refugio, sitios de oviposición y representan una importante fuente de alimento para los mismos al proveer tanto materia orgánica viva (raspadores) como muerta (detritívoros) (Bazzanti et al., 2010; Fontanarrosa et al., 2013).

Los ensamblajes de especies de Odonata *Lestes undulatus* (Fam. Lestidae), *Cyanallagma interruptum* (Fam. Coenagrionidae) y *Rhyonaeschna bonariensis* (Fam. Aeshnidae), se asociaron a sitios con valores altos de temperatura media anual. La especie *L. undulatus* ha sido hallada en charcas de la provincia de Río Negro (Macchi, 2016), y en ambientes similares en la provincia de Neuquén (Muzón et al., 2005). Ciertas especies de Diptera: *Aedes albifasciatus*, *Culex dolosus*, *Culex brethesi* (Fam. Culicidae), *Metapelopia* sp. (Fam. Tanypodinae), y *Orthocladus* sp. (Fam. Orthocladiinae), y de Coleoptera: *Stenus* sp. (Fam. Steninae), *Enochrus* sp. (Fam. Hydrophilidae), *Halipilus* sp. (Fam. Haliplidae) y *Laccophilus* sp. (Fam. Dytiscidae), dominaron las charcas localizadas hacia el oeste, donde las precipitaciones medias registradas fueron mayores. Esto sugeriría la dependencia de estas taxa a ambientes de rápida recarga o más permanentes. Por otra parte, ciertos Chironomidae como *Parapsectrocladius* sp., *Parametriocnemus* sp., *Chironomus* sp. y *Podonomus* sp. se caracterizaron por su tolerancia a la acidez, dado que se hallaron de forma abundante en sitios con pH < 5; rasgo que también ha sido reportado en otros estudios (Simpson, 1983; Lindegaard, 1994; Paggi, 1999). Las especies de Coleoptera: *Berosus* sp., *Berosus chalconecephalus* (Fam. Hydrophilidae), *Halipilus subseriatus* (Fam. Haliplidae), *Lancetes* sp., *Lancetes varius* (Fam. Dytiscidae), *Luchoelmis cekalovici* (Fam. Elmidae) se asociaron a sitios mayormente bien oxigenados. En general los Elmidae, que tienen respiración de tipo plastrón, necesitan de altas concentraciones de oxígeno para poder desarrollarse, así fue documentado por Epele (2014), en un estudio llevado a cabo en 45 sitios del noroeste de Chubut, incluyendo charcas aisladas y conectadas hidrológicamente, y ríos. Por otra parte, ciertas especies de Hirudinea: *Patagoniobdella* sp. (Fam. Semiscolecidae), *Helobdella similis*, *Theromyzon propinquum*, *Helobdella simplex*, *Helobdella michaelsoni* (Fam. Glossiphoniidae), resultaron abundantes en charcas con altas concentraciones de amonio, mostrando una mayor tolerancia a la polución. Diversos estudios indican que estos organismos son capaces de tolerar la

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

contaminación orgánica que resulta en incrementos de nutrientes (amonio) en los ambientes acuáticos (Rodríguez Capítulo, 2001, Miserendino y Gullo, 2014).

6.6 CORRESPONDENCIA DE LOS ENSAMBLES DE INVERTEBRADOS CON LOS ESQUEMAS DE REGIONALIZACIÓN: ESCALA LOCAL Y DE PAISAJE

A escala de paisaje, muchos estudios revelan que la riqueza taxonómica y la abundancia de invertebrados en los humedales varía de acuerdo al emplazamiento de los mismos en las distintas biozonas, y que dichas variaciones en la distribución biótica están relacionadas a sus disimilitudes ambientales (Heino, 2009; Pero et al., 2019). Otros autores señalan que son los factores locales, tales como la química del agua, el tamaño de las charcas o su hidroperíodo, los que definen la composición de especies en los humedales (Hill et al., 2015; Gascón et al., 2009; Tarr et al., 2005). No obstante, son pocos los trabajos que indican que una parte de la variación en la estructura de los ensambles podría deberse al origen de estos ambientes (Manzo et al., 2019). Los procesos históricos que modelaron el paisaje (e.g., glaciaciones) y definieron la geomorfología en el relieve patagónico (Mazzoni y Rabassa, 2013) se despejaron como factores relevantes explicando la composición de especies de invertebrados en las charcas. En línea con estos hallazgos, Heino y Alahuhta (2015) indican que los factores evolutivos (e.g., especiación, dispersión, extinción) y el clima (e.g., temperatura y precipitación) gobiernan las diferencias en la composición de especies entre amplias regiones geográficas, mientras que los factores históricos (e.g., glaciaciones) pueden causar las variaciones en áreas más pequeñas. Asimismo, Batzer et al. (2004) señalan que la hidrología y la química del agua en las charcas pueden variar a lo largo del año y, por lo tanto, las diferencias en la geomorfología son las que influyen significativamente la comunidad de invertebrados en las charcas.

En este estudio, tanto las variaciones ambientales de los humedales definidas por la escala local como de paisaje fueron importantes en la estructuración de los ensambles de invertebrados. El análisis multivariado (ACC) basado en la abundancia de los taxa de invertebrados reflejó agrupamientos de los sitios principalmente de acuerdo a su génesis u origen (i.e., escala local), y al emplazamiento de los mismos según las biozonas (i.e., escala de paisaje). Esto es, de acuerdo a estos esquemas de regionalización y clasificación, se observó que las charcas de las mismas categorías por sistema de clasificación compartieron ciertos grupos de ensambles de invertebrados acuáticos. El análisis de la partición de la varianza permitió validar que ambas categorías permitirían predecir significativamente ($p=0,001$) la distribución de los invertebrados acuáticos. Sin embargo, el modelo que relacionó a las asociaciones de invertebrados

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

acuáticos con la génesis de los humedales tuvo un mejor ajuste que el de las biozonas y, por lo tanto, sería superador o más robusto para predecir los ensamblajes de invertebrados en las charcas patagónicas. En términos de riqueza, los humedales con origen fluvial mostraron los valores más altos, probablemente debido a la contribución de especies ribereñas durante las fases de inundación (Hill et al., 2017; Epele y Miserendino, 2015b). Las charcas con origen antropogénico se caracterizaron por compartir especies oportunistas con estrategias que facilitarían una rápida colonización (e.g., crustáceos) (Jeffries et al., 2016; Jeffries, 2011), pero también por presentar ensamblajes de invertebrados con fuertes habilidades de dispersión, tales como los individuos de los géneros *Cyanallagma* y *Rhyonaeshna* que colonizarían los ambientes mediante el vuelo cuando adultos y que, además, se consideran como buenos voladores. Sorpresivamente, y pese a que espacialmente se encontraron muy separadas y no pertenecían a la misma biozona, tanto las charcas de origen de remoción en masa como las de deflación fueron agrupadas juntas entre sí. Las primeras presentaron una alta riqueza de plantas, las que actúan como refugio y proveen alimento para los invertebrados acuáticos (Bazzanti et al., 2010), y las segundas mostraron altas concentraciones de oxígeno y fósforo total.

Probablemente las clasificaciones de los humedales a escala de paisaje por biozonas y a escala local por génesis fueron más efectivas en predecir los ensamblajes de invertebrados que los otros dos sistemas de clasificación utilizados (i.e., unidades de vegetación e hidrogeomorfología), porque estas categorías contemplan en su clasificación a las características climáticas. Como mencionamos anteriormente, las variables climáticas y locales resultan factores relevantes explicando la composición de especies de invertebrados en los humedales. Si comparamos las categorías utilizadas por escala espacial, el criterio de Oyarzabal et al. (2018) solo considera las descripciones de la vegetación para distinguir entre las unidades fitogeográficas. En cambio, Del Valle et al. (1998) para diferenciar entre biozonas se basó, no solo en los esquemas fitogeográficos, sino también en el clima, la geología y el suelo. Por otro lado, entre las clasificaciones a escala local, la hidrogeomorfología contempla principalmente la forma de la cuenca y la dinámica del agua en el humedal; y la génesis o el origen de los humedales, involucra procesos históricos que modelaron el paisaje patagónico (e.g., glaciaciones), y de forma implícita, el suelo y el clima. En este sentido, y como fue demostrado en este estudio (Tabla 5-10, Figura 5-17), las variables climáticas parecen funcionar como predictores de los ensamblajes de invertebrados acuáticos en las charcas patagónicas.

Otro rasgo interesante detectado en este trabajo fue que los patrones de cobertura del suelo en inmediaciones de las charcas mostraron mayores diferencias a

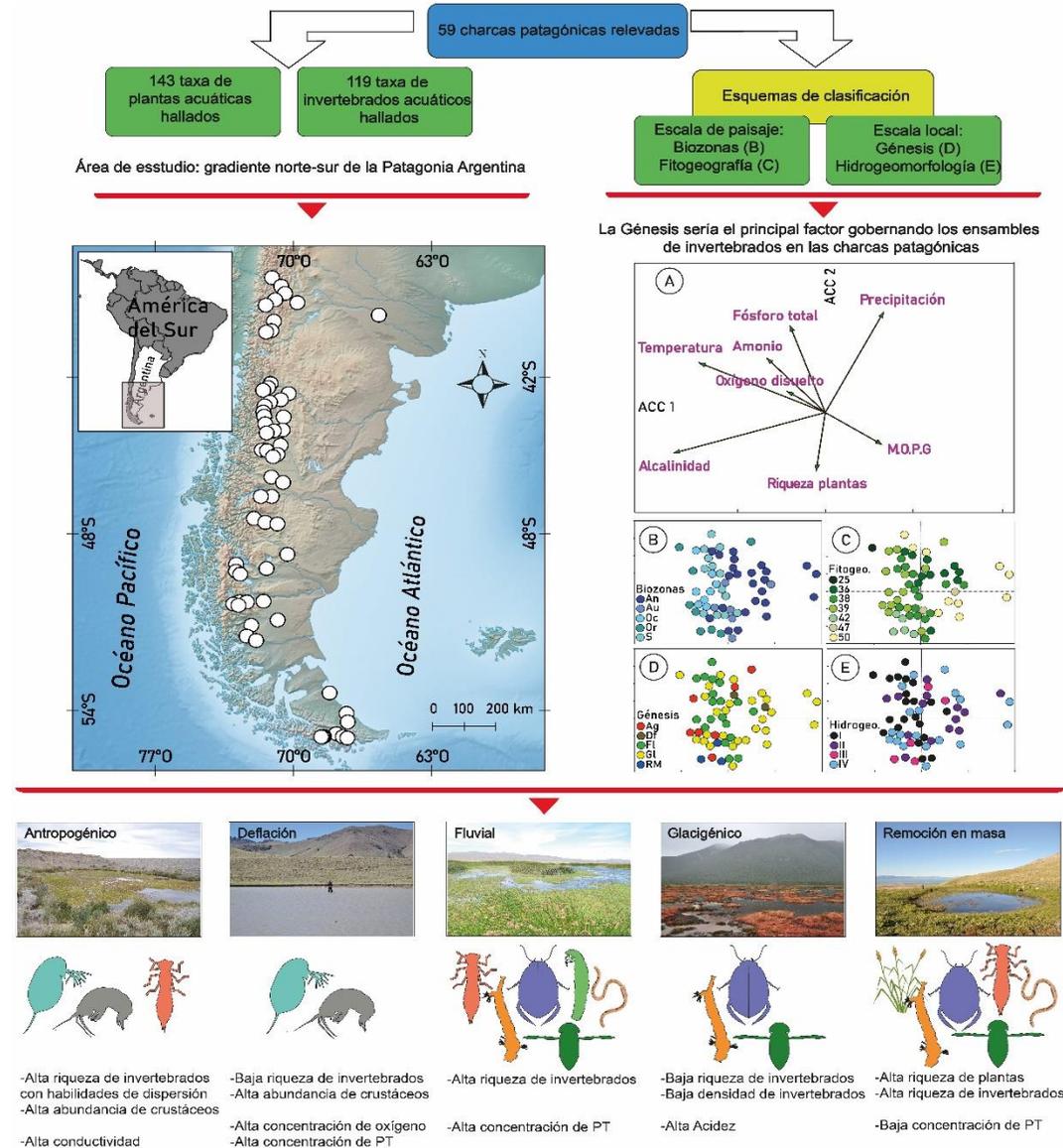
Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

escala local, cambiando por origen o génesis. Es probable que parte de la variación de la biota esté gobernada por los cambios en los atributos de la zona de influencia a las charcas. Las modificaciones en la cubierta vegetal adyacente podrían influir en la regulación de los procesos erosivos (pulsos de sedimentación) y la dinámica de los nutrientes (escorrentía). Diversos autores describieron y analizaron el rol que tiene la vegetación como buffer o amortiguador de ciertos procesos en los ambientes de humedales (López y Fennessy, 2002; Akasaka et al., 2010; Sass et al., 2010). Esta es una línea de investigación que se deberá profundizar a futuro contemplando el total de los ambientes estudiados e incorporando diferentes radios o áreas de influencia en los análisis (500 m, 1000 m, 1500 m buffer). López et al., (2013) sugiere que los impactos pueden variar por región y por intensidad en el uso de la tierra, y es importante despejar estos aspectos cuando se evalúa su influencia sobre la comunidad de invertebrados acuáticos. Un anticipo de este tipo de análisis (Manzo et al., 2020b) mostró que los patrones de cobertura del suelo (100 m buffer) en el área de influencia de las charcas resultaron útiles como predictores de medidas de riqueza y de cobertura de plantas acuáticas. Por ejemplo, las plantas nativas y sumergidas mostraron estar positivamente asociadas con mayores coberturas de herbáceas, de mallín y de árboles. En este sentido, los efectos antrópicos que derivan del uso del suelo alteran la biota por cambios en la estructura de la vegetación en la zona de influencia de las charcas. Por ejemplo, el pastoreo induce efectos muy marcados en la estructura de la vegetación, con pérdidas en la cobertura del suelo, los que se traducirán en cambios en la biota de los humedales.

Los resultados aquí obtenidos sugieren que la geomorfología del paisaje actúa como un componente clave y permite interpretar la estructura del ensamble de invertebrados. El entorno geomorfológico del paisaje define el origen de las charcas, y también la hidrología y las características fisicoquímicas del agua, lo que se traduce en los cambios en el ensamble de invertebrados y de plantas acuáticas. Así, la distribución de los invertebrados en los humedales se correspondió con las clasificaciones propuestas, particularmente el origen de las charcas y las biozonas de emplazamiento, y a la vez, estuvo relacionada con la variación en las características ambientales (e.g., temperatura y precipitación media anual, pH, concentración de PT y de NH_4^+). En nuestro país no existen demasiados estudios que analicen la fidelidad de las asociaciones de especies de invertebrados a una particular ecoregion o biozona, y que examinen el valor predictivo de un esquema de regionalización. Una excepción es el trabajo de Pero et al. (2019) llevado a cabo en 20 ríos del noroeste de Argentina (provincia de Tucumán) que, en coincidencia con lo encontrado para Patagonia, reveló que la composición del ensamble de invertebrados y su abundancia variaron entre las ecorregiones consideradas (llamadas biozonas en este estudio), y que dichas

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

variaciones están principalmente atribuidas a las diferencias en el bioma y en la topografía. Asimismo, Macchi (2016) en un estudio de 15 humedales de la provincia de Río Negro, también encontró que las comunidades bióticas variaron conforme a la biozona de emplazamiento de los humedales (i.e., bosque y estepa), pero que también se hallaron asociaciones entre los invertebrados y las variables ambientales, tales como conductividad, oxígeno disuelto, pH, riqueza de plantas, entre otras.



6-1. Esquema que muestra la correspondencia entre los ensambles de invertebrados y los esquemas de regionalización de las 59 charcas patagónicas relevadas. Los ensambles de invertebrados en las charcas patagónicas serían gobernados principalmente por la clasificación de los humedales según su génesis u origen (clasificación a escala local).

6.7 PARÁMETROS AMBIENTALES COMO PREDICTORES DE LAS ASOCIACIONES DE ESPECIES

Los patrones de las asociaciones de especies en los humedales patagónicos respondieron a los cambios en las características ambientales, tales como la calidad del agua (e.g., amonio, PT), del paisaje (i.e., cobertura del suelo) y del clima (e.g., temperatura), las que variaron en función del gradiente de charcas estudiadas. Epele et al. (2019b) en un estudio regional de 109 charcas de la Patagonia indicaron que la calidad del agua estaba fuertemente influenciada por gradientes naturales. No obstante, en este estudio, las métricas de invertebrados y de plantas acuáticas parecieron responder tanto a gradientes naturales como antropogénicos. En cuanto a los gradientes antropogénicos, cuando examinamos la respuesta de los atributos estructurales de la comunidad de especies, la riqueza de invertebrados apareció negativamente asociada a la conductividad. Esta variable ha demostrado ser un remarcable modulador del ensamble de invertebrados en la Patagonia (Epele y Miserendino 2015b), y estaría fuertemente influenciada por las actividades agrícolas y ganaderas (Chipps et al., 2006; Bornette y Puijalón, 2011). Del mismo modo, la riqueza de invertebrados y el número de taxa de Chironomidae se asociaron negativamente al amonio; el número de COD (Coleoptera+Odonata+Diptera) se asoció negativamente al TSS; y la riqueza de plantas acuáticas se relacionó negativamente con el PT. Como mencionamos anteriormente, estas variables (amonio, TSS y PT) se incrementarían con la presencia de ganado, que tiende a pasar tiempo en la proximidad de los humedales para alimentarse y beber agua. Así, la eliminación de excretas (i.e., orina y heces) ocurre frecuentemente en las inmediaciones de las charcas, lo que aumentaría el contenido de nutrientes en el agua (principalmente amonio y PT) y también la turbidez a causa del pisoteo. En cuanto a los gradientes naturales, la temperatura influyó positivamente tanto la diversidad de Shannon como en el número de taxa de Chironomidae. Este predictor ambiental responde al gradiente latitudinal y ha demostrado ser un buen predictor de estas métricas en previos trabajos llevados a cabo en el área (Manzo et al., 2019).

La biota acuática también estuvo influenciada por los cambios en la cobertura del suelo del área de influencia en las charcas. En este sentido, la cobertura de árboles resultó ser uno de los mejores predictores de los descriptores de invertebrados acuáticos, donde la riqueza de invertebrados y la familia de insectos se correlacionaron negativamente con esta variable. La acidez puede haber sido un factor influyente en este resultado. Como se mencionó anteriormente, las especies correspondientes al género *Nothofagus* incorporan acidez al sustrato, y los humedales que tuvieron un alto

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

porcentaje de especies de *Nothofagus* sp. en su zona aledaña, presentaron una alta acidez en la columna de agua ($\text{pH} < 5$) y, de forma esperable, una baja riqueza de invertebrados acuáticos. No obstante, también existe un aspecto biogeográfico a tener en cuenta y que probablemente esté influyendo en que la cobertura de árboles afecte de forma negativa la riqueza de invertebrados y la familia de insectos. Las charcas que tuvieron un alto porcentaje de cobertura de árboles fueron las que se hallaron más al sur. Así, el factor latitudinal sería un factor determinante en los patrones de riqueza de especies de invertebrados acuáticos.

Además, la cobertura de arbustos también resultó un buen predictor, y tanto las familias de insectos como la diversidad de Shannon respondieron positivamente al incremento en la cobertura de arbustos. Las urbanizaciones han sido reconocidas entre los usos del suelo que más daño producen a los ecosistemas de agua dulce (Dudgeon et al., 2006; Vörösmarty et al., 2010). Sin embargo, en este estudio, el número de familia de insectos aumentó con el incremento de áreas urbanas asociadas a las charcas. Esto probablemente se debió a las contribuciones de los Chironomidae que fue la familia más diversificada y cuya capacidad de tolerar y adaptarse a un amplio rango de gradientes ambientales ha sido ampliamente documentada (Epler, 2001; King y Richardson, 2002).

6.8 IMPLICACIONES PARA LA CONSERVACIÓN Y EL MANEJO DE LOS HUMEDALES EN PATAGONIA

Los ambientes acuáticos y su biota son afectados por múltiples factores tanto locales como regionales (Heino et al., 2003; Mykrä et al., 2004). Por lo tanto, a los fines de la conservación de la biodiversidad se requieren estudios a grandes escalas que evalúen los principales predictores de las comunidades acuáticas y su variación en función de la calidad del agua, del paisaje y del clima (Hsu et al., 2017; Collen et al., 2014, Hill et al. 2016). En este sentido, este es el primer trabajo a escala de paisaje en Patagonia cubriendo un área tan extensa y un elevado número de sitios, relevando información ambiental, de las comunidades acuáticas, e incorporando el uso de cartografía (i.e., sistemas de información geográfica) para evaluar la cobertura del suelo circundante a las charcas (100 m), y contemplando el origen y la hidrogeomorfología de las mismas, y su emplazamiento a nivel de biozonas y contexto fitogeográfico.

Actualmente, la conservación y restauración de los ambientes de humedal se centra en los servicios que proveen para la sociedad, tales como la recarga de acuíferos, la purificación y el tratamiento de aguas, la prevención de inundaciones, fuentes de consumo, entre otros (Wissinger, 1999), y no se contempla el rol que constituyen estos ecosistemas en el paisaje para la biodiversidad. Asimismo, el manejo de los

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

ecosistemas de agua dulce con fines de conservación está focalizado en sistemas individuales (Hill et al., 2016) principalmente ríos o grandes cuerpos de agua (Oertli et al., 2010; Sayer, 2014), dejando de lado ambientes más pequeños como las charcas. Sin embargo, este estudio ha demostrado que las mismas contribuyen ampliamente a la biodiversidad regional, albergando comunidades ricas de flora y fauna con alto potencial de conservación, ya que muchas especies resultan raras y endémicas. Estos hallazgos son consistentes con Williams et al. (2004) y Davies et al. (2008), quienes encuentran que, a nivel regional, las charcas albergan significativamente más riqueza taxonómica que los ríos y los lagos.

A escala de paisaje, la heterogeneidad espacial de las charcas provee un amplio rango de condiciones ambientales y hábitats para la colonización y el desarrollo de comunidades acuáticas diversas (Biggs et al., 2016). Como fue demostrado en el presente estudio, la clasificación de los humedales a nivel local (i.e., génesis e hidrogeomorfología) y de paisaje (i.e., biozonas y fitogeografía) evidenció la amplia variación en las charcas en términos ambientales (e.g., fisicoquímica del agua, cobertura del suelo, geomorfología de emplazamiento, entre otros) y biológicos (i.e., invertebrados y plantas acuáticas). Entre la gran heterogeneidad detectada, tanto las condiciones a escala local (i.e., génesis) como de paisaje (i.e., biozonas) fueron importantes para explicar la variación en la estructura del ensamble de invertebrados acuáticos en las charcas patagónicas. No obstante, el criterio de clasificación de acuerdo a la génesis resultó el modelo más robusto en predecir las asociaciones de invertebrados. Este sistema de clasificación o regionalización, puede ser una herramienta importante a tener en cuenta a los fines de la gestión de estos ecosistemas, principalmente para establecer estrategias de manejo y prioridades de conservación. Si las charcas albergan comunidades diferentes de acuerdo a su génesis u origen, la tipología de la charca es importante, y sería relevante a la hora de delimitar áreas protegidas. También sería sustancial al momento de definir pautas de mitigación, y restauración de ambientes degradados. Por ejemplo, la creación o construcción de charcas artificiales puede ser una opción válida para recrear ambientes que se han perdido y ayudar a restaurar la biodiversidad acuática a escala de paisaje, incrementando la conectividad, la resiliencia y la biodiversidad (Biggs et al., 2016). Varios autores (Bloechl et al., 2010; Thiere et al., 2009), opinan que, como otros sistemas acuáticos artificiales, las charcas de origen antropogénico pueden contribuir significativamente a la biodiversidad y se evidencian como una alternativa para la conservación y el mejoramiento de la biodiversidad en paisajes modificados tales como las áreas rurales (Declerck et al., 2006) y urbanas (Hill et al., 2015, 2016; Céréghino et al., 2014). Por tal motivo, las estrategias de conservación necesitan desarrollarse y aplicarse a escala de paisaje para proveer un

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

mayor beneficio potencial a la biodiversidad acuática (Davies et al., 2008; Sayer, 2014) y, quizás, esto requiera de una mejor integración entre los organismos regionales y nacionales para asegurar que las políticas nuevas y actuales, las legislaciones y las oportunidades de financiamiento apoyen la conservación y el manejo efectivo de los pequeños cuerpos de agua a escala espacial.

La ganadería extensiva ha sido y es una de las principales formas de uso de la tierra en la Patagonia extrandina, y como se refleja en este estudio y en otros anteriores llevados a cabo en el área (Epele y Miserendino 2015a, 2015b), hay evidencia de que la ganadería puede afectar la biota y la integridad ecológica de las charcas patagónicas. En este sentido, sería importante instrumentar acciones para la preservación y el mantenimiento de estos ecosistemas. Por ejemplo, prácticas de rotación para minimizar el efecto de sobrepastoreo (Gaitán et al., 2014), el cercado o vallado del área de humedal y la creación de charcas artificiales o bebederos mecánicos para el ganado (Epele y Miserendino, 2015b).

La conservación de la biodiversidad a escala de paisaje comúnmente depende de reservas o áreas designadas para proteger especies y hábitats individuales (Briers, 2002; Mcdonald et al., 2008), y aunque en la región existe un gran número de áreas protegidas en forma de reservas o parques nacionales (APN, 2020), actualmente, solo un 5% de los humedales están incluidos dentro de algún área protegida (Crego et al., 2014). En materia de conservación para la región especialmente en las áreas áridas y semiáridas queda mucho por hacer (Chehébar et al. 2013). Como fue demostrado en este estudio, muchos de estos humedales proveen ricos y diversos hábitats con potencial de conservación, pero se encuentran por afuera de áreas protegidas o reservas. Si bien, en comparación con otras regiones del mundo, este estudio ha demostrado que los humedales de la Patagonia se encuentran en un relativo buen estado de conservación, debido a la falta de un marco legislativo para la protección de los hábitats que proveen los humedales y su biota asociada (Kandus et al., 2010), la conservación de los mismos continúa siendo una preocupación.



CONCLUSIONES

7 CONCLUSIONES

El amplio abordaje espacial de este estudio permite sugerir que, en comparación con otras regiones del mundo, los humedales de la Patagonia se encuentran en buen estado de conservación. Sin embargo, se anticipa que el uso ganadero, debido exclusivamente al pastoreo, produciría efectos negativos en la calidad del agua y, como consecuencia, en los ensamblajes de invertebrados acuáticos.

Las charcas patagónicas contribuyeron ampliamente a la biodiversidad regional, albergando comunidades ricas de flora y fauna con alto potencial de conservación, ya que muchas especies resultaron raras y endémicas. La mayor contribución de especies de plantas exóticas se asoció a los sitios más disturbados, lo que remarca el éxito de este grupo en la colonización de ambientes alterados.

Las emergentes dominaron el ensamblaje de plantas acuáticas en las charcas patagónicas y, a partir de este resultado, se sugiere su inclusión en los protocolos de evaluación del estado ecológico de los humedales. Con esto se podría evitar perder información ecológica relevante, dado que la mayoría de los métodos de evaluación están basados exclusivamente en las plantas sumergidas.

Las plantas terrestres también fueron incorporadas en los relevamientos y exhibieron una alta proporción en el ensamblaje. Se propone, en futuros estudios, ahondar respecto a la respuesta de este grupo particular de plantas al pastoreo.

Los Díptera y los Crustacea fueron los grupos de invertebrados acuáticos que dominaron en las charcas. Sin embargo, al igual que en otros humedales someros del mundo, se destacó particularmente la diversidad y predominancia de la familia Chironomidae, por su capacidad de tolerar y adaptarse a un conjunto diverso de ambientes.

De acuerdo con la primera hipótesis, los modelos multivariados de las relaciones especie–ambiente obtenidos del Análisis de Correspondencias Canónicas (ACC), permitieron identificar que la variación en la abundancia de los invertebrados acuáticos fue explicada por factores naturales atribuidos a la posición geográfica (i.e., latitud y longitud), tales como la temperatura media anual, la precipitación media anual y el pH; y por factores antropogénicos asociados al uso del suelo (e.g., ganadería, urbanizaciones, etc.), tales como la concentración de fósforo total y de amonio.

Ciertas especies de Díptera: *Aedes albifasciatus*, *Culex dolosus*, *Culex brethesi*, *Metapelopia* sp., y *Orthocladius* sp., y de Coleoptera: *Stenus* sp., *Enochrus* sp., *Halipilus* sp. y *Laccophilus* sp. mostraron una fuerte asociación a ambientes de rápida recarga o más permanentes. Por otra parte, ciertos Chironomidae: *Parapsectrocladius* sp., *Parametriocnemus* sp., *Chironomus* sp. y *Podonomus* sp., revelaron una amplia

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

tolerancia a la acidez. Las especies de Coleoptera: *Berosus* sp., *Berosus chalcocephalus*, *Halipilus subseriatus*, *Lancetes* sp., *Lancetes varius*, prefirieron sitios bien oxigenados, y específicamente *Luchoelmis cekalovici*, se asoció a sitios con altas concentraciones de oxígeno. Por otra parte, ciertos Hirudinea: *Patagoniobdella* sp., *Helobdella similis*, *Theromyzon propinquum*, *Helobdella simplex*, *Helobdella michaelseni*, se asociaron a charcas con altas concentraciones de amonio y PT, revelando su tolerancia a la polución.

En acuerdo con la segunda hipótesis, los esquemas de regionalización y clasificación vigentes, tanto los que contemplan a la génesis u origen de las charcas (i.e., escala local) como a su emplazamiento según las biozonas (i.e., escala de paisaje), resultaron apropiados para predecir las asociaciones de invertebrados acuáticos. Esto es, de acuerdo a estas clasificaciones, las charcas de las mismas categorías por sistema de clasificación compartieron ciertos grupos de ensamblajes de invertebrados acuáticos. El análisis de la partición de la varianza validó al modelo que relacionó a las asociaciones de invertebrados acuáticos con la génesis de los humedales dado que tuvo un mejor ajuste que el de las biozonas. Por lo tanto, el esquema de génesis u origen sería superior o más robusto para predecir los ensamblajes de invertebrados en las charcas patagónicas. Los humedales con origen fluvial mostraron los valores más altos de riqueza, debido a la contribución de especies ribereñas durante las fases de conexión. Las charcas con origen antropogénico se caracterizaron por compartir especies oportunistas (e.g., crustáceos) con estrategias que facilitan una rápida colonización, pero también por presentar ensamblajes de invertebrados con fuertes habilidades de dispersión (e.g., *Cyanallagma* sp. y *Rhyonaeshna* sp.). Las charcas de origen de remoción en masa y las de deflación fueron agrupadas juntas entre sí, pese a no pertenecer a la misma biozona y a encontrarse muy separadas espacialmente. Las primeras presentando una alta riqueza de plantas, y las segundas asociadas a las altas concentraciones de oxígeno y de fósforo total. El esquema de clasificación de acuerdo a la génesis u origen evidenciaría la amplia variación en las charcas, tanto en términos ambientales (e.g., fisicoquímica del agua, cobertura del suelo, geomorfología de emplazamiento, entre otros) como biológicos (i.e., invertebrados y plantas acuáticas).

Asimismo, en concordancia con la tercera hipótesis planteada, los patrones de cobertura del suelo en inmediaciones de las charcas mostraron mayores diferencias a escala local, cambiando por origen o génesis. Así, parte de la variación en la biota parece también estar gobernada por los cambios en los atributos de la zona de influencia a las charcas.

La conservación de las charcas a escala de paisaje podría ser potenciada mediante una combinación entre la gestión o el manejo y la creación de charcas

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

artificiales, las que recrearían ambientes que se han perdido e incrementarían el número y la calidad de hábitat para un amplio rango de flora y fauna. Es necesario que la legislación ambiental vigente considere a las charcas como ambientes acuáticos particulares para proveer un camino eficiente y sustentable en la protección y conservación de la biodiversidad.

La expansión de las prácticas de uso del suelo, principalmente la ganadería en la región, podría impactar negativamente en la integridad ecológica de las charcas. Con lo cual, sería beneficioso la implementación de acciones de protección sobre estos ambientes en el territorio patagónico. Este trabajo anticipa que, si las charcas albergan comunidades diferentes de acuerdo a su génesis u origen, la tipología de la charca es importante, y esta información sería relevante en el desarrollo de los planes de acción.

A black and white photograph of a mountain landscape. In the foreground, there is a field of tall, thin grasses. In the background, there are mountains with some snow or light-colored patches. A semi-transparent horizontal band is overlaid across the middle of the image, containing the word "BIBLIOGRAFÍA" in a bold, black, sans-serif font.

BIBLIOGRAFÍA

8 BIBLIOGRAFÍA

- APN, 2020. Administración de parques nacionales. https://sib.gob.ar/listado_parques.php?accion=parques
- Abell, J.M., Özkundakci, D., Hamilton, D.P., Jones, J.R., 2012. Latitudinal variation in nutri- ent stoichiometry and chlorophyll-nutrient relationships in lakes: a global study. *Fundam. Appl. Limnol. Arch. für Hydrobiol.* 181, 1–14. <http://dx.doi.org/10.1127/1863-9135/2012/0272>
- Aber, J.S., Pavri, F., Aber, S.W., 2012. *Wetland environments: A global perspective*. Wiley-BlackWell. 359 p.
- Abraham, E., Del Valle, H.F., Roig, F., Torres, L., Ares, J.O., Coronato, F., Godagnone, R., 2009. Overview of the geography of the Monte Desert biome (Argentina). *J. Arid Environ.* 73, 144–153.
- Aizaki, M., 1981. Application of modified Carlson's trophic state index to Japanese lakes and its relationships to other parameters related to trophic state (in Japanese with English summary). *Res. Rep. Natl. Inst. Environ. Stud. Jpn.* 23, 13–31.
- Akasaka, M., Takamura, N., Mitsuhashi, H., Kadono, Y., 2010. Effects of land use on aquatic macrophyte diversity and water quality of ponds. *Freshw. Biol.* 55, 909–922. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02334.x>
- Alahuhta, J., Kanninen, A., Hellsten, S., Vuori, K.M., Kuoppala, M., Hämäläinen, H., 2014. Variable response of functional macrophyte groups to lake characteristics, land use, and space: implications for bioassessment. *Hydrobiol.* 737, 201–214.
- Alarie, Y., Michat, M.C., Archangelsky, M., Barber-James, H.M., 2007. Larval morphology of *Liodessus* Guignot, 1939: generic characteristics, descriptions of five species and comparisons with other members of the tribe Bidessini (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae). *Zootaxa*, 1516, 1–21.
- Alarie, Y., Michat, M.C., Nilsson, A.N., Archangelsky, M., Hendrich, L., 2009. Larval morphology of *Rhantus* Dejean, 1833 (Coleoptera: Dytiscidae: Colymbetinae): descriptions of 22 species and phylogenetic considerations. *Zootaxa*, 2317, 1–102.
- Albariño, R., Díaz Villanueva, V., 2006. Feeding ecology of two plecopterans in low order Andean Patagonian streams. *Int. Rev. Hydrobiol.* 91, 122–135.
- Allan, J.D., 2004. Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. *Ann. R. Ecol.* 35, 257–284.
- American Public Health Association (APHA). 2001. *Standard Methods for the examination of water and wastewater*. American Water Works Association, Hanover, Maryland USA.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Archangelsky, M., Michat, M.C., 2013. Coleoptera, Haliplidae. En: Biodiversidad de Artrópodos Argentinos. Roig-Juñent, S., Claps, L.E., Morrone, J.J. (eds). Soc. Entomol. Argent. 3.
- Arndt, J.L., Emanuel, R.E., Richardson, J.L., 2016. Hydrology of wetland and related soils. In: Wetland soils: genesis, hydrology, landscape and classification. Vepraskas, M.J. and Craft, C.B., (eds). CRC Press. New York. 469 p
- Asner, G.P., Elmore, A.J., Olander, L.P., Martin, R.E., Harris, A.T., 2004. Grazing systems, ecosystem responses, and global change. *Annu. Rev. Rnv. Resour.* 29, 261–299.
- Ayesa, J., Becker, G., 1991. Evaluación forrajera y ajuste de la carga animal. INTA. Bariloche. Alto Valle. 17 p.
- Baker, C., Thompson, J.R., Simpson, M., 2008. Hydrological dynamics I: surface water, flood and sediment dynamics. In: *The Wetland Handbook*. Maltby, E., Barker, T., (eds). Wiley-Blackwell. 120–168 p.
- Barbour, A.M.T., Gerritsen, J., Griffith, G.E., Frydenborg, R., McCarron, E., White, J.S., 1996. A framework for biological criteria for Florida streams using benthic macroinvertebrates. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 15, 185–211.
- Barker, T., Maltby, E., 2009. Introduction–The Dynamics of Wetlands. In: *The Wetlands Handbook*. Maltby, E., Barker, T., (eds). 113–119. doi: 10.1002/9781444315813.ch5
- Batzer, D.P. 2013. The Seemingly Intractable Ecological responses of invertebrates in North American wetlands. *Wetlands* 33, 1–15.
- Batzer, D.P., Palik, B.J., Buech, R., 2004. Relationships between environmental characteristics and macroinvertebrate communities in seasonal woodland ponds of Minnesota. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 23, 50–68.
- Batzer, D.P., Ruhí, A., 2013. Is there a core set of organisms that structure macroinvertebrate assemblages in freshwater wetlands? *Freshw. Biol.*, 58 (8), 1647–1659.
- Bazzanti, M., Della Bella, V., Grezzi, F., 2009. Functional characteristics of macroinvertebrate communities in Mediterranean ponds (Central Italy): influence of water permanence and mesohabitat type. *Ann. Limnol. Int. J. Lim.* 45, 29–39.
- Bazzanti, M., Coccia, C., Giuseppina Dowgiallo, M., 2010. Microdistribution of macroinvertebrates in a temporary pond of Central Italy: Taxonomic and functional analyses. *Limnologica* 40, 291–299. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2009.10.006>
- Bedford, B.L., Walbridge, M.R., Aldous, A., 1999. Patterns in nutrient availability and plant diversity of temperate North American wetlands. *Ecology*, 80 (7), 2151–2169.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Bergström, A.K., 2010. The use of TN: TP and DIN: TP ratios as indicators for phytoplankton nutrient limitation in oligotrophic lakes affected by N deposition. *Aquat. Sci.* 72 (3), 277–281.
- Biggs, J., Von Fumetti, S., Kelly-quinn, M., 2016. The importance of small waterbodies for biodiversity and ecosystem services: implications for policy makers. *Hydrobiol.* <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3007-0>
- Biggs, J., Williams, P., Whitfield, M., Nicolet, P., Brown, C., Hollis, J., Arnold D., Pepper, T., 2007. The freshwater biota of British agricultural landscapes and their sensitivity to pesticides. *Agr. Ecosyst. Environ.* 122, 137–148.
- Biggs, J., Williams, P., Whitfield, P., Nicolet, P., Weatherby, A., 2005. 15 years of pond assessment in Britain: results and lessons learned from the work of pond conservation. *Aquat. Conserv.* 15, 693–714.
- Bloechl, A., Koenemann, S., Philippi, B., Melber, A., 2010. Abundance, diversity and succession of aquatic Coleoptera and Heteroptera in a cluster of artificial ponds in the North German Lowlands. *Limnologica* 40, 215–225. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2009.08.001>
- Boelcke, O., Moore, D.M., Roig F.A., 1985. *Transecta Botánica de la Patagonia Austral*. CONICET (Argentina), Royal Society (UK) e Instituto de la Patagonia (Chile). Pp. 733.
- Boix, D., Gascón, S., Badosa, A., Brucet, S., López-Flores, R., Martinoy, M., 2008. Patterns of composition and species richness of crustaceans and aquatic insects along environmental gradients in Mediterranean water bodies. *Hydrobiol.* 597, 53–69.
- Bonvissuto, G., Siffredi, G., Ayesa, J., Bran, D., Somlo, R., Becker, G., 1993. Estepas subarbutivo–graminosas de *Mulinum spinosum* y *Poa ligularis*, en el área ecológica de Sierras y Mesetas Occidentales en el noroeste de la Patagonia. En: *Secuencias de deterioro en distintos ambientes patagónicos. Su caracterización mediante el modelo de estados y transiciones*. GTZ, INTA. 23–30
- Bornette, G., Amoros, C., Lamouroux, N., 1998. Aquatic plant diversity in riverine wetlands: the role of connectivity. *Freshw. Biol.* 39, 267–283.
- Bornette, G., Puijalón, S., 2011. Response of aquatic plants to abiotic factors: a review. *Aquat. Sci.* 73, 1–14.
- Box, J.B., Duguid, A., Read, R.E., Kimber, R.G., Knapton, A., Davis, J., Bowland, A.E., 2008. Central Australian waterbodies: the importance of permanence in a desert landscape. *J. Arid. Environ.* 72, 1395–1413.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Bran, D., 1992. Regiones ecológicas de la Patagonia y sus principales formaciones vegetales. Primer curso de planificación integral de campo. Tomo I. PRECODEPA. INTA. EEA Bariloche.
- Bran, D., Gaitan, J., Ayesa, J., López, C., 2004. La vegetación de los mallines del NO de la Patagonia. Taller: Los mallines en la Patagonia Argentina. Esquel, 4 al 5 de marzo 2004.
- Briers, R.A., 2002. Incorporating connectivity into reserve selection procedures. *Biol. Conserv.* 103, 77–83.
- Brinson, M.M., 1993. A hydrogeomorphic classification for wetlands. Wetlands Research Program Technical Report WRP-DE-4. Vicksburg: US Army Engineer Waterways Experimental Station.
- Brinson, M.M., 2009. The United States hydrogeomorphic approach. In: *The wetlands handbook*. Maltby, E., Barker, T., (eds). Wiley & Blackwell. 486–512 p.
- Brinson, M.M., Malvárez, I., 2002. Temperate freshwater wetlands: types, status, and threats. *Environ. Conserv.* 29, 115–133.
- Brönmark, C., Hansson, L.A., 2002. Environmental cues in lakes and ponds: current state and perspectives. *Environ. Conserv.* 29, 290–306.
- Brovkin, V., Sitch, S., Von Bloh, W., Claussen, M., Bauer, E., 2004. Role of land cover changes for atmospheric CO₂ increase and climate change during the last 150 years. *Glob. Change Biol.* 10, 1253–1266.
- Burkart, R., Bárbaro, N., Sánchez, R.O., Gómez, D.A., 1999. Ecorregiones de la Argentina, APN, PRODIA. 43 p.
- Cabrera, A.L., 1976. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*, 14 (1–2), 1–42.
- Cabrera, A. L., Willink, A., 1973. Biogeografía de América Latina. Monografía 13. Serie de Biología. Secretaría General de la Organización de los Estados Americanos. Washington DC. EEUU. 120 p.
- Canty, A., Ripley, B., 2014. Bootstrap R (S-plus) Functions. R Package Version 1.3–13
- Carlson, R.E., 1977. A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.* 22 (2), 361–369.
- Carr, G.M., Naylor, J.P., 2008. *Water Quality for Ecosystems and Human Health*. 2nd ed. United Nations Environment Programme/Earthprint, Ontario. <http://dx.doi.org/10.1007/s007690000247>.
- Céréghino, R., Biggs, J., Oertli, B., Declerck, S., 2008. The ecology of European ponds: defining the characteristics of a neglected freshwater habitat. *Hydrobiol.* 597, 1–6.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Céréghino, R., Boix, D., Cauchie, H.M., Martens, K., Oertli, B., 2014. The ecological role of ponds in a changing world. *Hydrobiol.* 723, 1–6.
- Céréghino, R., Oertli, B., Bazzanti, M., Coccia, C., Compin, A., Biggs, J., Bressi, N., Grillas, P., Hull, A., Kalettka, T., Scher, O., 2012. Biological traits of European pond macroinvertebrates. *Hydrobiol.* 689, 51–61.
- Chambers, P., Lacoul, P., Murphy, K., Thomaz, S., 2008. Global diversity of aquatic macrophytes in freshwater. *Hydrobiol.* 595, 9–26.
- Chase, T.N., Pielke, R.A., Kittel, T.G.F., Neman, R.R., Running, S.W., 2000. Simulated impacts of historical land cover changes on global climate in northern winter. *Clim. Dynam.* 16, 93–105.
- Chehébar, C., Novaro, A., Iglesias, G., Walker, S., Funes, M., Tammone, M., Didier, K., 2013. Identificación de áreas de importancia para la biodiversidad en la estepa y el monte de Patagonia, ErreGe y Asociados imprenta.
- Chimner, R.A., Bonvissuto, G.L., Cremona, M.V., Gaitan, J. J., López, C.R., 2011. Ecohydrological conditions of wetlands along a precipitation gradient in Patagonia, Argentina. *Ecol. Austral*, 21, 329–337.
- Chipps, S.R., Hubbard, D.E., Werlin, K.B., Haugerud, N.J., Powell, K.A., Thompson, J., 2006. Association between wetland disturbance and biological attributes in floodplain wetlands. *Wetlands*, 26 (2), 497–508.
- Chuvienco, E. 2008. *Teledetección Ambiental: La observación de la Tierra desde el Espacio*. Editorial Ariel, S.A. España 73 p.
- Claussen, M., Brovkin, V., Ganopolski, A., 2001. Biogeophysical versus biogeochemical feedbacks of large-scale land cover change. *Geophys. Res. Lett.* 28, 1011–1014.
- Coffman, W.P., Ferrington, L.C., 1996. Chironomidae. In: An introduction to aquatic insects of North America. Merrit, R.W., Cummins K.W., (eds). Kendall & Hunt Publishing Company, United States of America, 551–652 p.
- Colding, J., Lundberg, J., Lundberg, S., Andersson, E., 2009. Golf courses and wetland fauna. *Ecol. Appl.* 19, 1481–1491.
- Collen, B., Whitton, F., Dyer, E.E., Baillie, J.E.M., Cumberlidge, N., Darwall, W.R.T., Pollock, C., Richman, N.I., Soulsby, A.M., Böhm, M., 2014. Global patterns of freshwater species diversity, threat and endemism. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 40–51.
- Correa, M.N., 1978–1999. *Flora Patagónica*. Tomo VIII: parte I, II, III, IVa, IVb, V, y VIII.
- Correa-Araneda, F., Díaz, M.E., Merino, K.O., Montoya, F.E., Urrutia, R., Figueroa, R., 2014. Benthic macroinvertebrate community patterns of Mediterranean forested

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

wetlands and their relation to changes in the hydroperiod. *Limnetica*, 33 (2), 361–374.

Crego, R.D., Nielsen, C.K., Didier, K.A., 2014. Climate change and conservation implications for wet meadows in dry Patagonia. *Environ. Conserv.* 41, 122–131

Cremona, M.V., Enríquez, A.S., 2015. Los mallines de Patagonia Norte: sus funciones productivas y ambientales. *Presencia*, 9–13.

Cronk, J., Fennessy, S., 2001. *Wetlands plants Biology and Ecology*. Lewis Publishers. Washington, D.C. 439 p.

Damascos, M.A., Barthélémy, D., Ezcurra, C., Martínez, P., Brion, C., 2008. Plant phenology, shoot growth, and branching pattern in *Mulinum spinosum* (Apiaceae), a cushion shrub of the arid Patagonian steppe of Argentina. *J. Arid Environ.* 72, 1977–1988.

Davidson N., 2014. How much wetland has the world lost? Long term and recent trends in global wetland area. *Mar. Freshw. Res.* 65, 934–941.

Davies, B.R., Biggs, J., Williams, P., Lee, J.T., Thompson, S., 2008. A comparison of the catchment sizes of rivers, streams, ponds, ditches and lakes: implications for protecting aquatic biodiversity in an agricultural landscape. *Hydrobiol.* 597, 7–17.

Daubenmire, R., 1968. *Plant Communities*, first edition. Harper and Row Publishers, New York, NY, USA

Declerck, S., De Bie, T., Ercken, D., Hampel, H., Schrijvers, S., Van Wichelen, J., Gillard, V., Mandiki, R., Losson, B., Bauwens, D., Keijers, S., Vyverman, W., Goddeeris, B., De meester, L., Brendonck, L., Martens, K., 2006. Ecological characteristics of small farmland ponds: Associations with land use practices at multiple spatial scales. *Biol. Conserv.* 131, 523–532. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.02.024>.

Defries, R.S., Bounoua, L., Collatz, G.J., 2002. Human modification of the landscape and surface climate in the next fifty years. *Glob. Change Biol.* 8, 438–458.

De Bernardi, R., Giussani, G., Manca, M., 1987. Cladocera: Pradators and prey. *Hydrobiol.* 145, 225–243.

Del Pozo, R., Fernández-Aláez, C., Fernández-Aláez, M., 2010. An assessment of macrophyte community metrics in the determination of the ecological condition and total phosphorus concentration of Mediterranean ponds. *Aquat. Bot.* 92, 55–62. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.10.003>

Del Valle, H.F., Elissalde, N.O., Gagliardini, D.A., Milovich, J., 1998. Status of desertification in the Patagonian region: assessment and mapping from satellite imagery. *Arid Soil Res. Rehabil.* 12, 1–27.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Del Valle, H.F., Labraga, J.C., Goergen, J., 2016. Biozonas de la región Patagónica. Centro Nacional Patagónico (CENPAT). CONICET. 55 p.
- Díaz, M., Pedrozo, F., Reynolds, C. y Temporetti, P., 2007. Chemical composition and the nitrogen-regulated trophic state of Patagonian lakes. *Limnologia Ecology and Management of Inland Waters*, 37 (1), 17–27.
- Domínguez, E., Fernández, H.R., 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. *Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo. 654 p.
- Donato, M., Massaferró, J., Brooks, S., 2009. Estado del conocimiento taxonómico de la fauna de Chironomidae (Diptera: Nematocera) de la Patagonia. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 68, 187–192.
- Drever, J.I., 1997. *The Geochemistry of Natural Waters*. Hardcover, Subsequent Edition.
- Dudgeon, D., 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biol. Rev. Camb. Philos.* 81, 163–182.
- Dudley, B., Dunbar, M., Penning, E., Kolada, A., Hellsten, S., Oggioni, A., Bertrin, V., Ecke, F., Søndergaard, M., 2013. Measurements of uncertainty in macrophyte metrics used to assess European lake water quality. *Hydrobiol.* 704, 179–191.
- Epele, L.B. 2014. Comunidades de invertebrados acuáticos de mallines de Patagonia, bajo distintos niveles de antropización. Tesis Doctoral. Facultad de Cs. Naturales y Museo Universidad Nacional de la Plata.
- Epele, L.B., Brand, C., Miserendino, M.L., 2019. Ecological drivers of alpha and beta diversity of freshwater invertebrates in arid and semiarid Patagonia (Argentina). *Sci. Total Environ.* 678, 62–73. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.392>
- Epele, L.B., Manzo, L.M., Grech, M.G., Macchi, P., Claverie, A.Ñ., Lagomarsino, L., Miserendino, M.L., 2018. Disentangling natural and anthropogenic influences on Patagonian pond water quality. *Sci. Total Environ.* 613–614, 866–876. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2017.09.147>
- Epele, L.B., Miserendino, M.L., 2015a. Temporal dynamics of invertebrate and aquatic plant communities at three intermittent ponds in livestock grazed Patagonian wetlands. *J. Nat. Hist.* 50, 711–730.
- Epele, L.B., Miserendino, M.L., 2015b. Environmental quality and aquatic invertebrate metrics relationships at patagonian wetlands subjected to livestock grazing pressures. *Plos One* DOI: 10.1371.
- Epler, J.H., 2001. Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina. A guide to the taxonomy of the midges of the southeastern United States, including Florida. Special Publication SJ2001-SP13. North Carolina

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Department of Environment and Natural Resources, Raleigh, NC, and St. Johns River Water Management District, Palatka.

Fairchild, G.W., Anderson, J.N., Velinsky, D.J., 2005. The trophic state 'chain of relationship' in ponds: does size matter? *Hydrobiol.* 539, 35–46.

Feld, C.K., Birk, S., Eme, D., Gerisch, M., Hering, D., Kernan, M., Maileht, K., Mischke, U., Ott, I., Pletterbauer, F., Poikane, S., Salgado, J., Sayer, C.D., Wichelen, J. Van, Malard, F., 2016. Disentangling the effects of land use and geo-climatic factors on diversity in European freshwater ecosystems. *Ecol. Indic.* 60, 71–83. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.024>

Feldmann, T., Ñoges, P., 2007. Factors controlling macrophyte distribution in large, shallow Lake Vörtsjärv. *Aquat. Bot.* 87, 15–21.

Fick, S.E., Hijmans, R.J., 2017. WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *Int. J. Climatol.* 37, 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>

Figueroa, R., Suarez, M.L., Andreu, A., Ruiz, V.H., Vidal, M.R., 2009. Caracterización ecológica de humedales de la zona semiárida en Chile central. *Gayana* 73, 1–9. <https://doi.org/0717-652X>

Figueroa, R., Valdovinos, C., Araya, E., Parra, O., 2003. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad del agua de ríos del sur de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 76, 275–285.

Florín, M., Montes, C., Rueda, F. 1993. Origin, hydrologic functioning, and morphometric characteristics of small, shallow, semiarid lakes (Lagunas) in La Mancha, central Spain. *Wetlands*, 13 (4), 247–259.

Fontanarrosa, M.S., Chaparro, N.G., O'Farrel, I., 2013. Temporal and Spatial Patterns of Macroinvertebrates Associated with Small and Medium-Sized Free-Floating Plants. *Wetlands* 33, 47–63.

Fox, J., Weisberg, S., 2011. *An {R} Companion to Applied Regression*. Available from. second ed. Sage, Thousand Oaks CA.

Gage, E., Cooper, D.J., 2010. *Vegetation Sampling for Wetland Delineation: A Review and Synthesis of Methods and Sampling Issues*. US Army Corps of Engineers Cold Regions Research and Engineering Laboratory, Washington, DC ERDC/CRREL CR-10-2.

Gaitán, J.J., López, C.R., Bran, D.E., 2009. Efectos del pastoreo sobre el suelo y la vegetación en La Estepa Patagónica. *Ci. Suelo* 27, 261–270.

Gaitán, J.J., López, C.R., Bran, D.E., 2011. Vegetation composition and its relationship with the environment in mallines of north Patagonia, Argentina. *Wetl. Ecol. Manag.* 19, 121–130. <https://doi.org/10.1007/s11273-010-9205-z>

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Gaitán, J.J., Oliva, G.E., Bran, D.E., Maestre, F.T., Aguiar, M.R., Jobbágy, E.G., Buono, G.G., Ferrante, D., Nakamatsu, V.B., Ciari, G., Salomone, J.M., Massara, V., 2014. Vegetation structure is as important as climate for explaining ecosystem function across patagonian rangelands. *J. Ecol.* 102, 1419–1428.
- Gascón, S., Boix, D., Sala, J., 2009. Are different biodiversity metrics related to the same factors? A case study from Mediterranean wetlands. *Biol. Conserv.* 142, 2602–2612. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.06.008>
- Gascón, S., Boix, D., Sala, J., Quintana, X.D., 2005. Variability of benthic assemblages in relation to the hydrological pattern in Mediterranean salt marshes (Emporda wetlands, NE Iberian Peninsula). *Archiv. Fur Hydrobiol.*, 163, 163–181.
- Gerding, V., Thiers, O., 2002. Caracterización de suelos bajo bosques de *Nothofagus betuloides* (Mirb) Blume, en Tierra del Fuego, Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 75 (4), 819–833.
- Gioria, M., Schaffers, A., Bacaro, G., Feehan, J., 2010. The conservation value of farmland ponds: predicting water beetle assemblages using vascular plants as a surrogate group. *Biol. Conserv.* 143, 1125–1133.
- Gledhill, D.G., James, P., Davies, D.H., 2008. Pond density as a determinant of aquatic species richness in an urban landscape. *Landscape Ecol.* 23, 1219–1230.
- Goertzen, D., Suhling, F., 2013. Promoting dragonfly diversity in cities: Major determinants and implications for urban pond design. *J. Insect Conserv.* 17, 399–409. <https://doi.org/10.1007/s10841-012-9522-z>
- Golluscio, R.A., Cavagnaro, F.P., Valenta, M.D., 2011. Arbustos de la estepa patagónica: ¿adaptados a tolerar la sequía o el pastoreo? *Ecol. Austral*, 21, 61–70
- Golluscio, R.A., Deregibus, V.A., Paruelo, J.M., 1998. Sustainability and range management in the Patagonian steppes. *Ecol. Austral*, 8, 265–284. <https://doi.org/10.1080/13607863.2010.508771>.
- Golluscio, R.A., León, R. J.C., Perelman S., 1982. Caracterización fitosociológica de la estepa del oeste de Chubut, su relación con el gradiente ambiental. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 21, 299–324.
- Gómez, N., Sierra, M.V., Cochero, J., Licursi, M., Bauer, D.E., 2011. Epipellic biofilms as indicators of environmental changes in lowland fluvial systems. *Biofilms: Formation, Development and Properties*. Nova Science Publishers, 259–291
- Gopal, B., 2009. Biodiversity in wetlands. In: *The Wetlands Handbook*. Maltby, E., Barker, T., (eds). 65–95 p.
- Grech, M.G., Manzo, L.M., Epele, L.B., Laurito, M., Claverie, A.Ñ., Almeida, F.F.L., Miserendino, M.L., Almirón, W.R., 2019. Mosquito (Diptera: Culicidae) larval

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

ecology in natural habitats in the cold temperate Patagonia region of Argentina. *Parasit. Vectors* 12, 1–14. <https://doi.org/10.1186/s13071-019-3459-y>

Grings, F., Salvia, M., Karszenbaum, H., Ferrazzoli, P., Kandus, P., Perna, P., 2009. Exploring the capacity of radar remote sensing to estimate wetland marshes water storage. *J. Environ. Manage.* 90, 2189–2198.

Grimm, N.B., Faeth, S.H., Golubiewski, N.E., Redman, C.L., Wu, J., Bai, X., Briggs, J.M., 2008. Global change and the ecology of cities. *Science*, 319, 756–760.

Grings, F., Salvia, M., Karszenbaum, H., Ferrazzoli, P., Kandus, P., Perna, P., 2009. Exploring the capacity of radar remote sensing to estimate wetland marshes water storage. *J. Environ. Manage.* 90, 2189–2198. <https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2007.06.029>

Hamada, N., Thorp, J.H., Rogers, D.C., 2018. Keys to Neotropical Hexapoda. In: Thorp and Covich Freshwater Invertebrates. Volume III. Fourth Editions Academic press. United Kingdom. 204 pp.

Hamerlík, L., Svitok, M., Novikmec, M., Očadlík, M., Bitušík, P., 2014. Local, among-site, and regional diversity patterns of benthic macroinvertebrates in high altitude waterbodies: Do ponds differ from lakes? *Hydrobiol.* 723, 41–52. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1621-7>

Hauenstein E, 2006. Visión sinóptica de los macrófitos. *Gayana Bot.* 70, 16–23

Hauenstein, E., Barriga, F., de los Ríos-Escalante, P., 2011. Ensamblajes de macrófitas en lagos de montaña del Parque Nacional Huerquehue (39°S, Región de la Araucanía, Chile). *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 39, 593–599.

Hauenstein E, Peña-Cortés F, Bertrán C, Tapia J, Schlatter R, 2008. Comparación florística y estado trófico basado en plantas indicadoras de lagunas costeras de la región de La Araucanía, Chile. *Ecol. Austral*, 18, 43–53.

Hauenstein, E., Peña-Cortés, F., Bertrán, C., Tapia, J., Vargas-Chacoff, L., Urrutia, O., 2014. Composición florística y evaluación de la degradación del bosque pantanoso costero de temu-pitra en la Región de La Araucanía, Chile. *Gayana. Botánica*, 71 (1), 43-5.

Hassall, C., 2014. The ecology and biodiversity of urban ponds. *Water* 1. <https://doi.org/10.1002/wat2.1014>

Hassall, C., Anderson, S., 2014. Stormwater ponds can contain comparable biodiversity to unmanaged wetlands in urban areas. *Hydrobiol.* <https://doi.org/10.1007/s10750-014-2100-5>

Hawkins, C.P., Norris, R.H., 2000. Landscape classifications: aquatic biota and bioassessments. *J. N. Amer. Benthol. Soc.* 9, 3.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Heino, J., 2009. Biodiversity of Aquatic Insects: Spatial Gradients and Environmental Correlates of Assemblage-Level Measures at Large Scales. *Freshw. Rev.* 2, 1–29. <https://doi.org/10.1608/FRJ-2.1.1>
- Heino, J., Alahuhta, J., 2015. Elements of regional beetle faunas: faunal variation and compositional breakpoints along climate, land cover and geographical gradients. *J. Anim. Ecol.* 84, 427–441. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12287>.
- Heino, J., Muotka, T., Paavola, R., 2003. Determinants of macroinvertebrate diversity in headwater streams: regional and local influences. *J. Animal Ecol.* 72, 425–434.
- Heino, J., Soininen, J., Alahuhta, J., Lappalainen, J., Virtanen, R., 2017. Metacommunity ecology meets biogeography: effects of geographical region, spatial dynamics and environmental filtering on community structure in aquatic organisms. *Oecologia* 183, 121–137. <https://doi.org/10.1007/s00442-016-3750-y>.
- Higgins, M.J., Merritt, R.W., 1999. Temporary woodland ponds in Michigan: invertebrate seasonal patterns and trophic relationships. In: *Invertebrates in Freshwater Wetlands of North America: Ecology and Management*. Batzer, D.P., Rader, R.B., Wissinger, S.A. (eds), John Wiley & Sons Inc., New York, USA, 279–297 p.
- Hill, M.J., Heino, J., Thornhill, I., Ryves, D.B., Wood, P.J., 2017. Effects of dispersal mode on the environmental and spatial correlates of nestedness and species turnover in pond communities. *Oikos* 126, 1575–1585. <https://doi.org/10.1111/oik.04266>.
- Hill, M.J., Mathers, K.L., Wood, P.J., 2015. The aquatic macroinvertebrate biodiversity of urban ponds in a medium-sized European town (Loughborough, UK). *Hydrobiol.* 760, 225–238. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2328-8>
- Hill, M.J., Ryves, D.B., White, J.C., Wood, P.J., 2016. Macroinvertebrate diversity in urban and rural ponds: Implications for freshwater biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 201, 50–59. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2016.06.027>
- Holmquist, J.G., Schmidt-Gengenbach, J., Haultain, S. a., 2010. Does long-term grazing by pack stock in subalpine wet meadows result in lasting effects on arthropod assemblages? *Wetlands* 30, 252–262. <https://doi.org/10.1007/s13157-010-0020-3>
- Horak, C.N., Assef, Y.A., Miserendino, M.L., 2019. Assessing effects of confined animal production systems on water quality, ecological integrity, and macroinvertebrates at small piedmont streams (Patagonia, Argentina). *Agric. Water Manag.* 216, 1–12.
- Horak, C.N., Assef, Y.A., Grech, M.G., Miserendino, M.L., 2020. Agricultural practices alter function and structure of macroinvertebrates communities in Patagonian piedmont streams. *Hydrobiol.* 3659–3676
- Houghton, R.A., Hackler, J.L., Lawrence K.T., 1999. The US carbón budget: Contributions from land–use change. *Science*, 285, 574–578.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodrigues Capítulo, A.)
- Hsu, C.B., Hsieh, H.L., Yang, L., Wu, S.H., Chang, J.S., Hsiao, S.C., Su, H.C., Yeh, C.H., Ho, Y.S., Lin, H.J., 2011. Biodiversity of constructed wetlands for wastewater treatment. *Ecol. Eng.* 37, 1533–1545. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2011.06.002>
- Hunsaker, C.T., Graham, R.T., Suter, G.W., O'Neill, R., Barnhouse, L.W., Gardner, R.H., 1990. Assessing ecological risk on a regional scale. *Environ. Manage.* 14 (3), 325–332.
- Irisarri, J.G.N., Oesterheld, M., Paruelo, J.M., Texeira, M.A., 2012. Patterns and controls of above ground net primary production in meadows of Patagonia. A remote sensing approach. *J. Veg. Sci.* 23, 114–126.
- Jeffries, M.J., 1988. Measuring Tailing's element of chance in pond populations. *Freshw. Biol.* 20 (3), 383–393.
- Jeffries, M.J., 2011. The temporal dynamics of temporary pond macroinvertebrate communities over a 10-year period. *Hydrobiol.* 391–405. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0551-x>
- Jeffries, M.J., Epele, L.B., Studinski, J.M., Vad, C.F., 2016. Invertebrates in temporary wetland ponds of the temperate biomes. In: *Invertebrates in Freshwater Wetlands. An International Perspective on Their Ecology*. Batzer, D., Boix, D. (eds). Springer International Publishing, pp. 105–139. <https://doi.org/10.1007/978-3-319-24978-0>.
- Jeppesen, E., Sondergaard, M.A., Sondergaard, M.O., Christoffersen, K., 1998. *The Structuring Role of Submerged Macrophytes in Lakes*. Springer, New York.
- Junk, W.J., An, S., Finlayson, C.M., Gopal, B., Kvet, J., Mitchell, S.A., Mitsch, W.J., Robarts, R.D., 2013. Current state of knowledge regarding the world's wetlands and their future under global climate change: a synthesis. *Aquat. Sci.* 75 (1), 151–167.
- Junk, W.J., Piedade, M.T.F., Lourival, R., Wittmann, F., Kandus, P., Lacerda, L.D., Bozelli, R.L., Esteves, F.A., Nunes da Cunha, C., Maltchik, L., Schngart, J., Schaeffer-Novelli, Y., Agostinho, A.A., 2014. Brazilian wetlands: Their definition, delineation, and classification for research, sustainable management, and protection. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 24, 5–22. <https://doi.org/10.1002/aqc.2386>
- Kandus, P., Minotti, P., Borro, M., 2011. *Contribuciones al conocimiento de los humedales del Delta del Río Paraná. Herramientas para la evaluación de la sustentabilidad ambiental*. San Martín. Universidad Nacional del General San Martín. UNSAM Edita.
- Kandus, P., Minotti, P., Malvárez, A.I., 2008. Distribution of wetlands in Argentina estimated from soil charts. *Acta Sci. Biol. Sci.* 30 (4), 403–409.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Kandus, P., Quintana, R.D., Minotti, P., 2010. Ecostistemas de humedal y una perspectiva hidrogeomórfica como marco para la valoración ecológica de sus bienes y servicios 145–153.
- Kanninen, A., Vallinkoski, V.-M., Leka, J., Marjomäki, T.J., Hellsten, S., Hämäläinen, H., 2013. A comparison of two methods for surveying aquatic macrophyte communities in boreal lakes: implications for bioassessment. *Aquat. Bot.* 104, 88–100.
- Kepner W.G, Watts C.J, Edmonds C.M, Maingi J.K, Marsh S.E, Luna G., 2000. A landscape approach for detecting and evaluating change in a semi-arid environment. *Environ. Monit. Assess.* 64, 17–195.
- King, R.S., Richardson, C.J., 2002. Evaluating subsampling approaches and macroinvertebrate taxonomic resolution for wetland bioassessment. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 21 (1), 150–171.
- Kolada, A., 2014. The effect of lake morphology on aquatic vegetation development and changes under the influence of eutrophication. *Ecol. Indic.* 38, 282–293.
- Kutschker, A.M., Epele, L.B., Miserendino, M.L., 2014. Aquatic plant composition and environmental relationships in grazed Northwest Patagonian wetlands, Argentina. *Ecol. Eng.* 64, 37–48.
- Lagomarsino, L., Diovisalvi, N., Bustingorry, R.E., Zagarese, H.E., 2015. Diel patterns of total suspended solids, turbidity, and water transparency in a highly turbid, shallow lake (Laguna Chascomús, Argentina). *Hydrobiol.* 21–31, 752 (1).
- Lambin, E.F., Turner, B.L., Geist, H.J., Agbola, S.B., Angelsen, A., Bruce, J.W., George, P., 2001. The causes of land-use and land-cover change: moving beyond the myths. *Global Environ. Chang.* 11 (4), 261-269.
- Langford, T.E.L., Shawa, P.J., Ferguson, A.J.D., Howard, S.R., 2009. Long-term recovery of macroinvertebrate biota in grossly polluted streams: Re-colonisation as a constraint to ecological quality. *Ecol. Indic.* 9, 1064–1077. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.12.012>.
- León, R.J.C., Anderson, D.L., 1983. El límite occidental del pastizal pampeano. *Mitteilungen der Floristischsoziologischen Arbeitsgemeinschaft. Tuexenia, Neue Serie* 3, 67–83.
- León, R.J.C., Bran, D., Collantes, M., Paruelo, J.M., Soriano, A., 1998. Grandes unidades de vegetación en la Patagonia. *Ecol. Austral*, 8, 123–141.
- Lindgaard, C., 1994. Classification of water bodies and pollution. In: *Chironomidae: biology and ecology of Non-biting Midges*. Armitage, P., Cranston, P.S., Pinder, L.C.V., (eds). Chapman & Hall, Londres, 385–404 p.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- López, C.R., Gaitán, J.J., Ayesa, J.A., Siffredi, G.L., Bran, D.E., 2005. Evaluación y clasificación de valles y mallines, sudoeste de Río Negro (Informe Final Proyecto PAN). Comunicación Técnica 97. INTA EEA Bariloche.
- López, M.E., 2015. Estructura de las comunidades pleustónicas de macroinvertebrados en lagunas de la Patagonia extra-andina (Provincia de Santa Cruz) con y sin introducción de peces. Tesis de Licenciatura en Ciencias Biológicas. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- López, R.D, Fennessy, M.S., 2002. Testing the Floristic Quality Assessment Index as an indicator of wetland condition along gradients of human influence. *Ecol. Appl.* 12, 487–497.
- López, R.D., Lyon, J.G., Lyon, L.K., Lopez, D.K., 2013. *Wetland Landscape Characterization: Practical Tools, Methods, and Approaches for Landscape Ecology*. Taylor and Francis Group LLC. London, New York. 295 p.
- Luque, J.L., 1997. Características edáficas e hídricas de los mallines de Chubut. Estación experimental agropecuaria INTA. Chubut. Laboratorio de Análisis Agronómicos.
- Macchi, P., 2017. Macroinvertebrados acuáticos como indicadores ecológicos de cambios en el uso del suelo en mallines del sudoeste de la provincia de Río Negro. Universidad Nacional de la Plata, La Plata, Argentina, pp. 227 (Tesis Doctoral).
- Maloney, K.O., Feminella, J.W., 2006. Evaluation of single and multi-metric benthic macroinvertebrate indicators of catchment disturbance over time at the Fort Benning Military Installation, Georgia, USA. *Ecol. Indic.* 6, 469–484.
- Maltchik, L., Rolon, A.S., Stenert, C., 2012. Aquatic macrophyte and macroinvertebrate diversity and conservation in wetlands of the Sinus River basin. *Braz. J. Biol.* 70 (4), 1179–1184.
- Malvárez A.I., Bó, R.F., 2004. Documentos del curso-taller Bases ecológicas para la clasificación e inventario de humedales en Argentina. Buenos Aires, 30 de septiembre-4 de octubre 2002. FCEYN-UBA, Ramsar, USFWS, USDS. Buenos Aires.
- Mangeaud, A., 2004. La aplicación de técnicas de ordenación multivariadas en la entomología. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 63, 1–10.
- Manzo, L.M., Epele, L.B., Grech, M.G., Kandus, P., Miserendino, M.L., 2019. Wetland genesis rules invertebrate spatial patterns at Patagonian ponds (Santa Cruz, Argentina): A multiscale perspective. *Ecol. Eng.* 126, 43–54. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2018.10.026>
- Manzo, L.M., Epele, L.B., Horak, C.N., Kutschker, A.M., Miserendino, M.L., 2020a. Engineered ponds as environmental and ecological solutions in the urban water

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

cycle: A case study in Patagonia. *Ecol. Eng.* 154, 105915.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2020.105915>

Manzo, L.M., Grech, M.G., Epele, L.B., Kutschker, A.M., Miserendino, M.L., 2020b. Macrophyte regional patterns, metrics assessment and ecological integrity of isolated ponds at Austral Patagonia (Argentina). *Sci. Total Environ.* 727, 138617.
<https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.138617>

Manzo, M.V., 2005. Key to the South America genera of Elmidae (Insecta: Coleoptera) with distributional data. *Stud. Neotrop. Fauna E.* 40, 201–208.

Margalef, R. 1983. *Limnología*. Editorial Omega. 1024 p.

Mazzoni, E., Rabassa, J., 2013. Types and internal hydro-geomorphologic variability of mallines (wet-meadows) of Patagonia: Emphasis on volcanic plateaus. *J. S. Am. Earth Sci.* 46, 170–182.

Mazzoni, E., Rabassa, J., 2018. Wetlands Associated to the Basaltic Plateaus: Typology and Morphometry. In: *Volcanic Landscapes and Associated Wetlands of Lowland Patagonia*. Mazzoni, E., Rabassa, J., (eds). The Latin American Book Series, 209–230.

Mazzoni, E., Vázquez, M., 2004. Ecosistemas de mallines y paisajes de la Patagonia Austral (Provincia de Santa Cruz). Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria (INTA). Santa Cruz. Argentina 63 p.

McDonald, R.I., Kareiva, P. Forman, R.T.T., 2008. The implications of current and future urbanization for global protected areas and biodiversity conservation. *Biol. Conserv.* 141, 1695–1703.

McKinney, M.L., 2006. Urbanization as a major cause of biotic homogenization. *Biol. Conserv.* 127, 247–260.

Mercado, M., 2004. Macroinvertebrados de turberas australes (Tierra del Fuego). En *Los turbales de la Patagonia: Bases para su inventario y la conservación de su biodiversidad*. Blanco, D.E., de la Balze, V.M. (eds). Buenos Aires, Argentina 119–126 p.

Mereta, S.T., Boets, P., De Meester, L., Goethals, P.L.M., 2013. Development of a multi-metric index based on benthic macroinvertebrates for the assessment of natural wetlands in Southwest Ethiopia. *Ecol. Ind.* 29, 510–521.

Merrit, R.W., Cummins, K.W., Berg, M.B., 2008. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*, fourth ed. Kendall Hunt Publishing Company, Dubuque, Iowa, pp. 1128.

Metcalf, A., Eddy, J., 1996. *Ingeniería de aguas residuales: tratamiento, vertido y reutilización*. Tomo I. McGraw-Hill/Interamericana S.A. México D.F.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Michat, M.C., Archangelsky, M., 2007. Descriptions of larvae of *Desmopachria Babington* (Coleoptera: Dytiscidae: Hydroporinae): The *D. vicina* Sharp species group. *Coleopt. Bull.* 61, 264–276.
- Michat, M.C., Archangelsky, M., Bachmann, A.O., 2008. Generic keys for the identification of larval Dytiscidae from Argentina (Coleoptera: Adepaga). *Rev Soc Entomol. Argent.* 67, 17–36.
- Minotti, P., Borro, M., 2011. Pulsos de Inundación y Seca. En: *Contribuciones al conocimiento de los humedales del Delta del Río Paraná: Herramientas para la evaluación de la sustentabilidad ambiental*. Kandus P., Minotti, P., Borro, M., (eds). Universidad Nacional de Gral. San Martín, UNSAM. 8–10 p.
- Miserendino, M.L., 2001. Macroinvertebrados de ríos andino-patagónicos. Universidad Nacional del Comahue, Bariloche, Río Negro. 205 p.
- Miserendino, M.L., 2007. Macroinvertebrate functional organization and water quality in a large arid river from Patagonia (Argentina). *Ann. Limnol. Int. J. Lim.* 43, 133–145.
- Miserendino M.L., Gullo, B., 2014. Occurrence of hirudinea species in a post urban reach of a Patagonian mountain stream. *Iheringia Serie Zoologia*, 104, 308–313.
- Miserendino, M.L., Pizzolon, L., 2003. Distribution of macroinvertebrate assemblages in the Azul-Quemquemtreu river basin, Patagonia, Argentina. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.* 37, 525–539. <https://doi.org/10.1080/00288330.2003.9517187>
- Mischler, J.A., Taylor, P.G., Townsend, A.R., 2014. Nitrogen limitation of pond ecosystems on the plains of eastern Colorado. *PloS One*, 9 (5), 95757.
- Mitsch, W.J., Gosselink, J.G., 2015. *Wetlands*. John Wiley y Sons Inc., New York, USA 920 p.
- Morello, J., Matteucci, S., Rodríguez, A., 2012. *Ecorregiones y complejos ecosistémicos argentinos*. Orientación gráfica editorial, Buenos Aires, 752 p.
- Moreno, J.M., 2005. *Evaluación preliminar de los impactos en España por efecto del cambio climático*. Ministerio de Medio Ambiente. Madrid. 549 p.
- Mugni, H., Maine, A., Bonetto, C., 2005. Phosphate and nitrogen transformations in a large floodplain river. *Proc. 4th Int. Symp.* 139–149.
- Murphy, K., Dickinson, G., Thomaz, S., Bini, L., Dick, K., Greaves, K., Kennedy, M., Livingstone, S., McFerran, H., Milne, J., Oldroyd, J., Wingfield, R., 2003. Aquatic plant communities and predictors of diversity in a subtropical river floodplain: The Upper Rio Paraná, Brazil. *Aquat. Bot.* 77, 257–276.
- Muzón, J., Spinelli, G.R., Pessacq, P., von Ellenrieder, N., Estevez, A.L., Marino, P.I., Pérez Goodwyn, P.J., Angrisano, E.B., Díaz, F., Fernández, L.A., Mazzucconi, S.,

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Rossi, G.C., Salomón, O.D., 2005. Insectos acuáticos de la Meseta del Somuncura, Patagonia, Argentina. Inventario preliminar. *Rev. la Soc. Entomol. Argentina* 64, 47–67.
- Mykrä, H., Heino, J., Muotka, T., 2004. Variability of lotic macroinvertebrate assemblages and habitat characteristics across hierarchical landscape classifications. *Environ. Manage.* 34, 341–352.
- Neiff, J.J., 2001. Diversity in some tropical wetland systems of south America. *Biodivers. Wetl. Assessment, Funct. Conserv.*
- Nicolet, P., Biggs, J., Fox, G., Hodson, M.J., Reynolds, C., 2004. The wetland plant and macroinvertebrate assemblages of temporary ponds in England and Wales. *Biol. Conserv.* 120, 261–278. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.03.010>
- Oertli, B., Céréghino, R., Biggs, J., Declerck, S., Hull, A., Miracle, M.R., 2010. Pond Conservation in Europe. *Dev. Hydrobiol.* 9, 69–81. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.009870>
- Oksanen, J. et al., 2016. Vegan: community ecology package. – R package ver. 2.4-0. <<http://CRAN.R-project.org/package=vegan>>
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L.J., Biganzoli, F., 2018. Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecol. Austral*, 28, 40–63.
- Pacini, N., Harper, M., 2001. Biodiversity and conservation of afrotropical wetland invertebrates. En: *Biodiversity in wetlands: assessment function and conservation*. Gopal, B., Junk, W.J., Davis, J.A., (eds). Backhuys Publishers. Leiden. The Netherlands 133–156 p.
- Paggi, A.C., 1999. Los Chironomidae como indicadores de calidad de ambientes dulceacuícolas. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 58 (1–2), 202–207.
- Paruelo, J.M., Beltrán, A., Jobbágy, E., Sala, O.E., Golluscio, R.A., 1999. The climate of Patagonia: General patterns and controls on biotic processes. *Ecol. Austral*, 8, 85–101.
- Paruelo, J.M., Golluscio, R.A., Jobbágy, E.G., Canevari, M., Martín, R.A., 2006. Situación ambiental en la estepa Patagónica. En: *La situación ambiental Argentina 2005*. Brown, A., Martínez Ortiz, U., Acerbi, M., Corcuera, J., (eds). Fundación Vida Silvestre. Buenos Aires. Argentina. 303–313.
- Pätzig, M., Kalettka, T., Glemnitz, M., Berger, G., 2012. What governs macrophyte species richness in kettle hole types? A case study from Northeast Germany. *Limnologica*, 42, 340–354. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2012.07.004>

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Pereyra, F.X., Bouza, P., 2019. Soils from Patagonian región. In: *The soils of Argentina*. Rubio, G., Lavado, R.S., Pereyra, F.X., (eds). World Soils Book Series. Springer. 101–122.
- Pero, E.J.I., Hankel, G.E., Molineri, C., Domínguez, E., 2019. Correspondence between stream benthic macroinvertebrate assemblages and ecoregions in northwestern Argentina. *Freshw. Sci.* 38, 64–76. <https://doi.org/10.1086/701467>
- Perotti, M.G., Diéguez, M.C., Jara, F.G., 2005. Estado del conocimiento de humedales del norte patagónico (Argentina): aspectos relevantes e importancia para la conservación de la biodiversidad regional. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 78, 723–737.
- Perotti, M.G., Diéguez, M.C., Jara, F.G., Pérez, P., 2004. Consideraciones sobre el efecto de las variables del clima y las interacciones biológicas sobre las comunidades acuáticas de humedales patagónicos. Taller los mallines en la Patagonia. Esquel: INTA.
- Quirós, R., 1988. Relationships between air temperature, depth, nutrients and chlorophyll in 103 Argentinian lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 23, 647–658.
- R Development Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Raffaele, E., 1993. Estructura y dinámica de la vegetación de un mallín de altura sometido a perturbaciones experimentales. Tesis Doctoral. Universidad Nacional de La Plata, La Plata, Argentina.
- Ramsar Convention Secretariat, 2013. *The Ramsar Convention Manual: a guide to the Convention on Wetlands (Ramsar, Irán, 1971)* 109 p.
- Rasmussen, T., 2018. Wetland hydrology. In: *The Wetland Book 1: Wetland structure and function, management, and methods*. Finlayson, C.M., Middleton, B., McInnes, R.J., Everard, M., Irvine, K., van Dam, A.A., Davidson, N.C., (eds) Dordrecht, Springer.
- Reddy, R.K., DeLaune, R.D., 2008. *Biogeochemistry of Wetlands: Science and Applications*. CRC Press. 757 p.
- Rees, W.G., 2013. *Physical Principles of Remote Sensing*. Cambridge University Press. New York. 461 p.
- Reynolds, C.S., 2006: *Ecology of Phytoplankton*. – Cambridge University Press, Cambridge, 535 p.
- Riens, J.R., Schwarz, M.S., Mustafa, F., Hoback, W.W., 2013. Aquatic macroinvertebrate communities and water quality at buffered and nonbuffered

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

wetland sites on federal waterfowl production Areas in the Rainwater Basin, Nebraska. Wetlands doi: 10.1007/s13157-013- 0460-7.

Rodríguez Capítulo, A., Tangorra, M., Ocón, C., 2001. Use of benthic macroinvertebrates to assess the biological status of Pampean streams in Argentina. *Aquat. Ecol.* 35, 109–119.

Roig, C., Roig, F.A., 2004. Consideraciones generales. En: Los turbales de la Patagonia. Bases para su inventario y la conservación de su biodiversidad. Blanco, D.E., de la Balze, V.M. (eds). *Wetlands*, 149, 5–23 p.

Roig, F.A., Roig-Juñent, S., Corbalán, V., 2009. Biogeography of the Monte Desert. *J. Arid Environ.* 73, 164–172

Roldán Pérez, G. Ramírez Restrepo, J.J., 2008. Fundamentos de limnología neotropical 2da edición. Editorial Universidad de Antioquia. Colombia 421 p.

Ruhí A, Boix, D., Gascón, S., Sala, J., Quintana, X.D., 2013. Nestedness and successional trajectories of macroinvertebrate assemblages in man-made wetlands. *Oecologia*, 171, 545–556.

Sahuquillo, M., Miracle, M. R., Morata, S. M. y Vicente, E. (2012). Nutrient dynamics in water and sediment of Mediterranean ponds across a wide hydroperiod gradient. *Limnologia Ecology and Management of Inland Waters*, 42(4), 282–290.

Sakamoto, M., 1966. Primary production by phytoplankton community in some Japanese lakes and its dependence on lake depth. *Arch. Hydrobiol.* 62, 1–28.

Salvia, M.M. 2010. Aporte de la teledetección al estudio del funcionamiento del macrosistema Delta del Paraná: Análisis de series de tiempo y eventos extremos. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Salvia, M.M, Morais, M., Ceballos, D., Madanes, N., Cortes, M.G., Capello, V., Manchiola, J.P., Vicari, R., Minotti, P., Oddi, J., di Francescantonio, D., Karszenbaum, H., Kandus, P., 2011. La Seca y el Fuego. En: Contribuciones al conocimiento de los humedales del Delta del Río Paraná: Herramientas para la evaluación de la sustentabilidad ambiental. Kandus P., Minotti, P., Borro, M. (eds). Universidad Nacional de Gral. San Martín, UNSAM. 22–25.

San Martín, C., Pérez, Y., Montenegro, D., Álvarez, M., 2011. Diversidad, hábito y hábitat de Macrófitos acuáticos en la Patagonia occidental (Región de Aisén, Chile). *An. del Inst. la Patagon.* 39, 23–41. <https://doi.org/10.4067/s0718-686x2011000100002>

Sánchez, E., Colmenarejo, M.F., Vicente, J., Rubio, A., García, M.G., Travieso, L., Borja, R., 2007. Use of the water quality index and dissolved oxygen deficit as simple indicators of watersheds pollution. *Ecol. Indic.* 7, 315–328. <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecolind.2006.02.005>

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Sass, L.L., Bozek, M.A., Hauxwell, J.A., Wagner, K., Knight, S., 2010. Response of aquatic macrophytes to human land use perturbations in the watersheds of Wisconsin lakes, U.S.A. *Aquat. Bot.* 93, 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2010.02.001>
- Sayer, C.D., 2014. Conservation of aquatic landscapes: ponds, lakes, and rivers as integrated systems. *WIREs Water* 1, 573–585.
- Schmutzer, A.C, Gray, M.J, Burton, E.C, Miller, D.L., 2008. Impacts of cattle on amphibian larvae and the aquatic environment. *Freshw. Biol.* 53, 2613–2625.
- Schnack, J.A., 1999. Determinación de las funciones de Ramsar en respuesta a la crisis hidrológica mundial. Ramsar COP7. San José, Costa Rica. 11 p.
- SAYDS, 2019. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación-Fundación Humedales/Wetlands International. Disponible en: <https://lac.wetlands.org/caso/inventario-de-humedales/>. Última visita: 23/02/2020
- Secretaría de la Convención de Ramsar. 2015. La convención Ramsar y su misión. La importancia de los humedales. Disponible en: <http://www.ramsar.org/es/acerca-de/laimportancia-de-los-humedales>. Última visita: 06/06/2016.
- Semeniuk, C.A., Semeniuk, V., 2018. Wetland Classification: Hydromorphic system. In: *The Wetland Book*. Maltby, E., Barker, T., (eds). Wiley & Blackwell. 1484–1489 p.
- Sharitz, R.R., Pennings, S.C., 2006. Development of wetland plant communities. *Ecology of Freshwater and Estuarine Wetlands*, 177–241.
- Sheppard, S.R.J., Cizek, P., 2009. The ethics of Google Earth: crossing thresholds from spatial data to landscape visualisation. *J. Environ. Manag.* 90, 2102–2117.
- Shochat E., Lerman, S.B., Anderies, J.M., Warren, P.S., Faeth, S.H., Nilon, C.H., 2010. Invasion, competition, and biodiversity loss in urban ecosystems. *BioScience*, 60, 199–208.
- Sigee, D.C., 2005. *Freshwater Microbiology: Biodiversity and Dynamic Interactions of Microorganisms in the Aquatic Environment*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Simpson, K.W., 1983. Communities of Chironomidae (Diptera) from an acid-stressed headwater stream in the Adirondack Mountains, New York. *Mem. Amer. Ent. Soc.* 34, 315-327.
- Somlo, R., Bran, D., 1994. Las regiones ecológicas de la Patagonia: Superficies departamentales. Comunicación técnica No, 25. Relevamiento integrado. Área de investigación Recursos Naturales. EEA Bariloche, 17 p.
- Soriano, A., 1956. La vegetación de la República Argentina. Los distritos florísticos de la provincia patagónica. *Rev. Inv. Agric.* 10 (4), 323–345.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Soriano, A., Paruelo, J.M., 1992. Biozones: vegetation units of functional character identifiable with the aid of satellite images. *Global Ecol. Biogeo.* 2, 82–89.
- Spieles, D.J., Mitsch W.J., 2007. Macroinvertebrate community structure in high- and low-nutrient constructed wetlands. *The Society of Wetland Scientists* 20, 716–729.
- Steinmann, A.D, Conklin, J., Bohlen, P., Uzarski, D.G., 2003. Influence of cattle grazing and pasture land use on macroinvertebrate communities in freshwater wetlands. *Wetlands*, 23, 877– 889.
- Stewart, R.E., Kantrud, H.A., 1971. *Classification of Natural Ponds and Lakes in the Glaciated Prairie Region*. 92. Resource Publication.
- Stoddard, J.L., 2005. Use of ecological regions in aquatic assessments of ecological condition. *Environ. Manage.* 34, 61–70. <https://doi.org/10.1007/s00267-003-0193-0>.
- Suemoto, T., Koichiro, K., Hiromichi, I., 2004. A comparison of desiccation tolerance among 12 species of chironomid larvae. *Hydrobiol.* 515, 107–114.
- Suurkuukka, H., Meissner, K.K., Muotka, T., 2012. Species turnover in lake littorals: spatial and temporal variation of benthic macroinvertebrate diversity and community composition. *Divers. Distrib.* 18, 931–941.
- Svitok, M., Novikmec, M., Hamerlík, L., Kochjarová, J., O’ahel’ová, H., Pa’love-Balang, P., Senko, D., Matúšová, Z., Bubíková, K., Hrivnák, R., 2018. Test of the efficiency of environmental surrogates for the conservation prioritization of ponds based on macrophytes. *Ecol. Indic.* 95, 606–614. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2018.08.006>
- Tarr, T.L., Baber, M.J., Babbitt, K.J., 2005. Macroinvertebrate community structure across a wetland hydroperiod gradient in southern New Hampshire, USA. *Wetlands Ecol. Manage.* 13, 321–334. <https://doi.org/10.1007/s11273-004-7525-6>.
- Ter Braak, C.J.F., Smilauer, P., 1998. *CANOCO Reference Manual and User’s Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination*. Microcomputer Power, Ithaca. 352 p.
- Thiere, G., Milenkovski, S., Lindgren, P., Sahlén, G., Berglund, O., Weisner, S.E.B., 2009. Wetland creation in agricultural landscapes : Biodiversity benefits on local and regional scales. *Biol. Conserv.* 142, 964–973. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2009.01.006>
- Thomaz, S.M., Dibble, E.D., Evangelista, L.R., Higuít, J., Bini, L.M., 2008. Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshw. Biol.* 53, 358–367. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01898.x>

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Thomaz, S.M, Ribeiro da Cunha, E. 2010. The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity. *Acta Limnologica Brasiliensia* 22, 218–23.
- Thornhill, I.A., Biggs, J., Hill, M.J., Briers, R., Gledhill, D., Wood, P.J., Gee, J.H.R., Ledger, M., Hassall, C., 2018. The functional response and resilience in small waterbodies along land-use and environmental gradients. *Glob. Chang. Biol.* 24, 3079–3092. <https://doi.org/10.1111/qcb.14149>
- Tiku, S., Boets, P., De Meester, L., Goethals, P.L.M., 2013. Development of a multimetric index based on benthic macroinvertebrates for the assessment of natural wetlands in Southwest Ethiopia. *Ecol. Ind.* 29, 510–521.
- Trebitz, A.S., Morrice, J. a., Taylor, D.L., Anderson, R.L., West, C.W., Kelly, J.R., 2005. Hydromorphic determinants of aquatic habitat variability in Lake Superior coastal wetlands. *Wetlands*, 25, 505–519.
- Trochine, C., Balseiro, E.G., Modenutti, B.E., 2008. Zooplankton of fishless ponds of northern Patagonia: insights into predation effects of *Mesostoma ehrenbergii*. *Int. Rev. Hydrobiol.* 93 (3), 312–327.
- Turner, M.G., Gardner, R.H., 2015. *Landscape Ecology in Theory and Practice: Pattern and Process*. Springer, New York, NY p 482.
- Turrini, T., Knop, E., 2015. A landscape ecology approach identifies important drivers of urban biodiversity. *Glob. Chang. Biol.* 21, 1652–1667.
- Urrutia, J., Rivera R., Hauenstein, E. y De los Ríos, P., 2014. Modelos nulos para explicar asociaciones de macrófitas en ambientes lénticos de la región de La Araucanía, Chile. *Rev. Internat. Botánica Exp.* 81, 7–13.
- Urrutia, J., Sánchez, P., Pauchard, A., Hauenstein, E., 2017. Invasive aquatic plants presents in Chile: Distribution, traits of life and invasive potential | Plantas acuáticas invasoras presentes en Chile: Distribución, rasgos de vida y potencial invasor. *Gayana - Botanica* 74, 147–157.
- U.S EPA. 2002. *Methods for Evaluating Wetland Condition: Developing an Invertebrate Index of Biological Integrity for Wetlands*. Office of Water, U.S. Environmental Protection Agency, Washington, DC. EPA-822-R-02-019.
- Van der Valk, A.R., 2012. *The Biology of Freshwater Wetlands*. Oxford University Press, NY 275 p.
- Verhoeven, J.T.A., Arheimer, B., Yin, C., Hefting, M.M., 2006. Regional and global concerns over wetlands and water quality. *Trends Ecol. Evol.* 21, 96–103. <http://dx.doi.org/10.1016/j.tree.2005.11.015>.

- Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)
- Villagrán-Mella, R., Aguayo, M., Parra, L.E., 2006. Relación entre características del hábitat y estructura del ensamble de insectos en humedales palustres urbanos del centro-sur de Chile. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 195–211.
- Vinson, M.R., Hawkins, C.P., 1998: Biodiversity of stream insects: Variation at local, basin and regional scales. – *Annu. Rev. Entomol.* 43, 271–293.
- Voelz, N.J., Ward, J., 1990. Macroinvertebrate responses along a complex regulated stream. *Regul. Rivers Res. Manage.* 5, 365–374.
- Vörösmarty, C.J., McIntyre, P.B., Gessner, M.O., Dudgeon, D., Prusevich, A., Green, P., Glidden, S., Bunn, S.E., Sullivan, C.A., Reidy Liermann, C., Davies, P.M., 2010. Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467, 555–561.
- Ward, J.V., Tockner, K., Schiemer, F., 1999. Biodiversity and river ecosystems: ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research and Management* 15, 125–139.
- Waterkeyn, A., Grillas, P., Vanschoenwinkel, B., Brendonck, L., 2008. Invertebrate community patterns in Mediterranean temporary wetlands along hydroperiod and salinity gradients. *Freshw. Biol.* 53, 1808–1822. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02005.x>
- Wei, T., Simko, V., 2016. The Corrplot Package. R Core Team. 1–17 p.
- Wetzel, R.G., Likens, G.E., 1991. *Limnological Analyses*. Springer New York.
- White, D.S., Roughley, R.E., 2008. Aquatic Coleoptera. In: *An Introduction to the Aquatic insects of North America*. Merritt, R.W., Cummins, K.W., Berg, M.B., (eds). Kendall/Hunt Publishing, 571–672 p.
- Wiggins, G.B., Mackay, R.J., Smith, I.M., 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary pools. *Arch. für Hydrobiol.* 58 (97), 206.
- Williams, D.D., 2006. *The Biology of Temporary Waters*. Oxford University Press, Oxford 337 p.
- Williams, P., Whitfield, M., Biggs, J., Bray, S., Fox, G., Nicolet, P., Sear, D., 2004. Comparative biodiversity of rivers, streams, ditches and ponds in an agricultural landscape in Southern England. *Biol. Conserv.* 115, 329–341.
- Wissinger, S.A., 1999. Ecology of wetland invertebrates: synthesis and applications for conservation and management. *Invertebrates in freshwater wetlands of North America. Ecol. Manage.* 1043–1086.
- Wood, P.J., Greenwood, M.T., Agnew, M.D., 2003. Pond biodiversity and habitat loss in the UK. *Area* 35, 206–216.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Wrubleski, D.A., Ross, L.C., 2011. Aquatic invertebrates of prairie wetlands: community composition, ecological roles, and impacts of agriculture. *Arthropods of Canadian Grasslands: Inhabitants of a Changing Landscape*. 91–116.

Zhu, P., Gong, P., 2014. Suitability Mapping of Global Wetland Areas and Validation with Remotely Sensed Data. *Science China Earth Sciences. Special Topic: Remote Sensing and Global Change* 57 (10), 2283–2292.

Zilli, F.L., Montalto, L., Marchese, M.R., 2008. Benthic invertebrate assemblages and functional feeding groups in the Parana´ River floodplain (Argentina). *Limnologica* 38, 159–171. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2008.01.001>

Zimmer, K.D, Hanson, M.A., Butler, M.G., 2000. Factors influencing invertebrate communities in prairie wetlands: A multivariate approach. *J. Fish. and Aquat. Sci.* 57, 76–85.

Zuloaga, F., Morrone, O., Belgrano, M., 2008. Catálogo de las plantas vasculares del Cono Sur. *Ann. Miss. Bot. Gard.* 107, 1–334.

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Apéndice A. Composición florística de las 59 charcas relevadas en la Patagonia, Argentina. El origen (Ende: endémico; Nat: nativo; Exot: exótico), el hábito (Eme: emergente; Terre: terrestre; Sume: sumergido; H-Flot: hojas flotantes) y la forma de vida (P: perenne; A: anual/bianual) están detallados.

Taxa	Origen	Hábito	Forma de vida	Frecuencia
Div. Bryophyta				
Sphagnaceae				
<i>Sphagnum magellanicum</i>	Ende.	Eme.	A	5
Div. Chlorophyta				
Alga verde filamentosa				10
Div. Charophyta				
Characeae				
<i>Chara</i> sp.				13
<i>Nitella</i> sp.				4
Div. Spermatophyta				
Apiaceae				
<i>Azorella trifoliolata</i> Clos	Ende.	Terre.	P	1
<i>Lilaeopsis macloviana</i> (Gand.) A.W. Hill.	Nat.	Eme.	P	2
Araceae				
<i>Lemna gibba</i> L.	Exot.	H-Flot.	A	1
<i>Lemna valdiviana</i> Phil.	Nat.	H-Flot.	P	1
Araliaceae				
<i>Hydrocotyle chamaemorus</i> Cham. & Schldl.	Ende.	Sume.	P	2
<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.	Nat.	Sume.	P	1
Asteraceae				
<i>Achillea millefolium</i> L.	Exot.	Terre.	P	4
<i>Anthemis cotula</i> L.	Exot.	Terre.	A	1
<i>Grindelia chilensis</i> (Cornel.) Cabrera	Ende.	Terre.	P	1
<i>Taraxacum officinale</i> F.H. Wigg.	Exot.	Terre.	P	15
<i>Tripleurospermum inodorum</i> (L.) Sch. Bip.	Exot.	Terre.	A	1
Boraginaceae				
<i>Myosotis discolor</i> Pers.	Exot.	Terre.	A	2
Brassicaceae				
<i>Brassica nigra</i> (L.) W.D.J. Koch	Exot.	Terre.	A	2
<i>Nasturtium officinale</i> W.T. Aiton	Exot.	Eme.	P	1
Calyceraceae				
<i>Gamocarpha australis</i> (Decne.) S.S. Denham & Pozner	Ende.	Terre.	P	1
Campanulaceae				
<i>Legenere valdiviana</i> (Phil.) E. Wimm.	Nat.	Sume.	A	4
<i>Lobelia oligophylla</i> (Wedd.) Lammers.	Nat.	Eme.	P	11
Caryophyllaceae				
<i>Arenaria serpens</i> Kunth	Nat.	Terre.	P	5

Apéndice A. Continuación

<i>Cerastium fontanum</i> Baumg. <i>vulgare</i>	Exot.	Terre.	P	3
<i>Colobanthus quitensis</i> (Kunth) Bartl	Nat.	Terre.	P	1
Cyperaceae				
<i>Carex aematorhyncha</i> E. Desv.	Ende.	Eme.	P	2
<i>Carex canescens</i> L.	Exot.	Eme.	P	5
<i>Carex decidua</i> Boott	Ende.	Eme.	P	1
<i>Carex fuscula</i> d'Urv.	Ende.	Eme.	P	1
<i>Carex gayana</i> E. Desv.	Nat.	Eme.	P	11
<i>Carex macrorrhiza</i> Boeck.	Nat.	Eme.	P	2
<i>Carex magellanica</i> Lam.	Nat.	Eme.	P	6
<i>Carex nebulorum</i> Phil.	Nat.	Eme.	P	2
<i>Carex reichei</i> Kük.	Nat.	Eme.	P	2
<i>Carex subantarctica</i> Speg.	Ende.	Eme.	P	1
<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.	Nat.	Terre.	P	1
<i>Eleocharis macrostachya</i> Britton	Nat.	Eme.	P	8
<i>Eleocharis melanomphala</i> C.B. Clarke	Ende.	Eme.	P	3
<i>Eleocharis melanostachys</i> (d'Urv.) C.B. Clarke	Ende.	Eme.	P	8
<i>Eleocharis nubigena</i> C.B. Clarke	Nat.	Eme.	P	5
<i>Eleocharis pachycarpa</i> E. Desv.	Nat.	Eme.	P	2
<i>Eleocharis pseudoalbibracteata</i> S. González & Guagl.	Ende.	Eme.	P	15
<i>Isolepis ranko</i> (Steud.) Vegetti	Ende.	Eme.	A	1
<i>Phylloscirpus acaulis</i> (Phil.) Goetgh. & D.A. Simpson	Nat.	Eme.	P	3
<i>Schoenoplectus californicus</i> (C.A. Mey.) Soják.	Nat.	Eme.	P	12
<i>Schoenus antarcticus</i> (Hook. f.) Dusén.	Ende.	Eme.	P	2
Droseraceae				
<i>Drosera uniflora</i> Willd.	Ende.	Eme.	P	1
Ericaceae				
<i>Empetrum rubrum</i> Vahl ex Willd.	Nat.	Terre.	P	4
<i>Gaultheria pumila</i> (L. f.) D.J. Middleton	Ende.	Terre.	P	2
Fabaceae				
<i>Medicago lupulina</i> L.	Exot.	Terre.	A	1
<i>Trifolium aureum</i> Pollich.	Exot.	Terre.	A	1
<i>Trifolium repens</i> L.	Exot.	Eme.	P	22
<i>Trifolium spadiceum</i> L.	Exot.	Terre.	A	1
Frankeniaceae				
<i>Frankenia chubutensis</i> Speg.	Ende.	Terre.	P	1
Gentianaceae				
<i>Centaurium pulchellum</i> (Sw.) Druce	Exot.	Terre.	A	1
<i>Gentianella magellanica</i> (Gaudich.) Fabris ex D.M. Moore	Ende.	Eme.	A	1

Apéndice A. Continuación

Geraniaceae

<i>Epilobium brachycarpum</i> C. Presl	Exot.	Terre.	A	1
<i>Erodium cicutarium</i> (L.) L'Hér. ex Aiton	Exot.	Terre.	A	1
<i>Geranium berteroanum</i> Colla	Ende.	Terre.	P	1

Gunneraceae

<i>Gunnera magellanica</i> Lam.	Nat.	Eme.	P	3
---------------------------------	------	------	---	---

Haloragaceae

<i>Myriophyllum quitense</i> Kunth.	Nat.	Sume.	P	29
-------------------------------------	------	-------	---	----

Isoetaceae

<i>Isoetes savatieri</i> Franch.	Ende.	Eme.	A	2
----------------------------------	-------	------	---	---

Juncaceae

<i>Juncus balticus</i> Willd.	Nat.	Eme.	P	23
<i>Juncus bufonius</i> L.	Nat.	Eme.	A	2
<i>Juncus burkartii</i> Barros	Ende.	Eme.	P	2
<i>Juncus scheuchzerioides</i> Gaudich.	Nat.	Eme.	P	5
<i>Juncus</i> sp.	Nat.	Eme.	P	22
<i>Juncus stipulatus</i> Nees & Meyen	Nat.	Eme.	P	2
<i>Luzula alopecurus</i> Desv.	Ende.	Eme.	P	1
<i>Luzula chilensis</i> Nees & Meyen ex Kunth.	Ende.	Eme.	P	1
<i>Marsippospermum grandiflorum</i> (L. f.) Hook. f.	Ende.	Eme.	P	3

Juncaginaceae

<i>Tetroncium magellanicum</i> Willd.	Ende.	Eme.	P	5
<i>Triglochin palustris</i> L.	Exot.	Eme.	P	1
<i>Triglochin striata</i> Ruiz & Pav.	Na.	Eme.	P	1

Montiaceae

<i>Calandrinia</i> sp.	Nat.	Terre.	P	1
------------------------	------	--------	---	---

Orobanchaceae

<i>Euphrasia antarctica</i> Benth.	Ende.	Eme.	A	1
<i>Euphrasia cockayneana</i> Petrie	Ende.	Terre.	A	1

Phrymaceae

<i>Erythranthe bridgesii</i> (Benth.) G.L. Nesom	Ende.	Eme.	A	1
<i>Erythranthe glabrata</i> (Kunth) G.L. Nesom	Nat.	Eme.	A	4

Plantaginaceae

<i>Callitriche lechleri</i> (Hegelm.) Fassett	Ende.	Sume.	A	4
<i>Hippuris vulgaris</i> L.	Nat.	Eme.	P	7
<i>Littorella australis</i> Griseb. ex Benth. & Hook. f.	Ende.	Sume.	P	1
<i>Plantago barbata</i> G.Forst.	Ende.	Eme.	P	1
<i>Plantago maritima</i> G. Forst.	Nat.	Terre.	P	2
<i>Veronica anagallis-aquatica</i> L.	Nat.	Eme.	A	9
<i>Veronica peregrina</i> L.	Nat.	Eme.	A	1
<i>Veronica serpyllifolia</i> L.	Exot.	Eme.	P	4

Apéndice A. Continuación

Poaceae

<i>Agrostis capillaris</i> L.	Exot.	Terre.	P	2
<i>Agrostis imberbis</i> Phil.	Nat.	Terre.	P	3
<i>Agrostis philippiana</i> Rúgolo & De Paula				2
<i>Agrostis stolonifera</i> L.	Exot.	Terre.	P	1
<i>Alopecurus geniculatus</i> L.	Exot.	Eme.	P	2
<i>Alopecurus magellanicus</i> Lam.	Nat.	Eme.	P	1
<i>Alopecurus pratensis</i> L.	Exot.	Terre.	P	6
<i>Anthoxanthum odoratum</i> L.	Exot.	Terre.	P	1
<i>Avena sativa</i> L.	Exot.	Terre.	A	1
<i>Avenella flexuosa</i> (L.) Drejer	Nat.	Terre.	P	1
<i>Deschampsia antarctica</i> E. Desv.	Ende.	Terre.	P	1
<i>Deschampsia laxa</i> Phil.	Ende.	Terre.	P	1
<i>Deyeuxia diemii</i> Rúgolo	Ende.	Eme.	P	1
<i>Distichlis scoparia</i> (Kunth) Arechav. <i>erinacea</i>	Ende.	Terre.	P	2
<i>Distichlis spicata</i> (L.) Greene	Nat.	Eme.	P	3
<i>Glyceria multiflora</i> Steud.	Nat.	Eme.	P	6
<i>Hordeum chilense</i> Roem. & Schult.	Ende.	Terre.	P	2
<i>Hordeum lechleri</i> (Steud.) Schenck	Ende.	Terre.	P	1
<i>Hordeum pubiflorum</i> Hook. f.	Ende.	Terre.	P	2
<i>Phleum alpinum</i> L.	Nat.	Eme.	P	1
<i>Phleum pratense</i> L.	Exot.	Terre.	P	1
<i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steud.	Exot.	Eme.	P	1
<i>Poa lanuginosa</i> Poir.	Nat.	Terre.	P	1
<i>Poa pratensis</i> L.	Exot.	Eme.	P	4
<i>Poa</i> sp.	Exot.	Terre.	P	1
<i>Poa trivialis</i> L.	Exot.	Terre.	P	1
<i>Polypogon australis</i> Brongn.	Nat.	Eme.	P	1
<i>Polypogon exasperatus</i> (Trin.) Renvoize	Nat.	Terre.	P	1
<i>Trisetum spicatum</i> (L.) K. Richt. <i>phleoides</i>	Ende.	Terre.	P	1

Polygonaceae

<i>Polygonum aviculare</i> L.	Exot.	Terre.	A	1
<i>Rumex acetosella</i> L.	Exot.	Terre.	P	5
<i>Rumex crispus</i> L.	Exot.	Terre.	P	3

Potamogetonaceae

<i>Potamogeton linguatus</i> Hagstr.	Ende.	H-Flot.	P	4
<i>Stuckenia filiformis</i> (Pers.) Boehm. <i>alpina</i>	Nat.	Sume.	P	9
<i>Stuckenia pectinata</i> (L.) Börner	Nat.	Sume.	P	1
<i>Zannichellia palustris</i> L.	Nat.	Sume.	P	5

Primulaceae

<i>Primula magellanica</i> Lehm.	Ende.	Eme.	P	1
----------------------------------	-------	------	---	---

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Apéndice A. Continuación

<i>Samolus spathulatus</i> (Cav.) Duby	Ende.	Terre.	P	2
Ranunculaceae				
<i>Caltha sagittata</i> Cav.	Nat.	Eme.	P	4
<i>Halerpestes exilis</i> (Phil.) Tamura	Nat.	Sume.	A	1
<i>Halerpestes uniflora</i> (Phil. ex Reiche) Emadzade, Lehnebach, P. Lockh. & Hörandl	Ende.	Sume.	P	3
<i>Ranunculus fuegianus</i> Speg.	Ende.	Sume.	P	6
<i>Ranunculus hydrophilus</i> Gaudich.	Ende.	Sume.	A	5
<i>Ranunculus maclovianus</i> d'Urv.	Ende.	Sume.	A	1
<i>Ranunculus pseudotrullifolius</i> Skottsbo.	Ende.	Sume.	A	1
<i>Ranunculus repens</i> L.	Exot.	Eme.	P	1
<i>Ranunculus spagazzini</i> Lourteig.	Ende.	Sume.	A	5
<i>Ranunculus trichophyllus</i> Chaix.	Nat.	Sume.	A	15
Rosaceae				
<i>Acaena antarctica</i> Hook. f.	Ende.	Terre.	P	3
<i>Acaena magellanica</i> (Lam.) Vahl	Nat.	Eme.	P	12
<i>Geum andicola</i> (Phil.) Reiche	Ende.	Terre.	P	1
<i>Potentilla anserina</i> L.	Exot.	Terre.	P	3
Rubiaceae				
<i>Galium magellanicum</i> Hook. f.	Ende.	Eme.	P	2
Salviniaceae				
<i>Azolla filiculoides</i> Lam.	Nat.	H-Flot.	A	3
Scrophulariaceae				
<i>Verbascum thapsus</i> L.	Exot.	Terre.	A	1
Typhaceae				
<i>Typha angustifolia</i> L.	Exot.	Eme.	P	1

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Apéndice B. Resultados de los modelos lineales generalizados explicando el efecto de cada factor correspondiente a la clasificación de los humedales a escala local (génesis e hidrogeomorfología) y de paisaje (biozonas y fitogeografía) sobre las métricas de los invertebrados. Las variables explicativas, los parámetros estimados (β) (\pm Error Estándar) y el p valor para cada variable están mostrados.

Métricas	Variables explicativas	$\beta \pm EE$	Z valor	p valor
Riqueza de invertebrados	Intercepto	2,2 \pm 0,33	6,59	4,35e ⁻¹¹
	UV 36	0,51 \pm 0,34	1,49	0,14
	UV 38	0,67 \pm 0,34	1,99	0,04
	UV 39	0,68 \pm 0,34	2,01	0,04
	UV 42	0,57 \pm 0,35	1,64	0,1
	UV 47	0,37 \pm 0,39	0,95	0,34
	UV 50	0,61 \pm 0,34	1,77	0,07
Taxa de insecta	Intercepto	2,41 \pm 0,11	21,29	<2e ⁻¹⁶
	Deflación	-0,4 \pm 0,28	-1,4	0,16
	Fluvial	0,13 \pm 0,12	1,04	0,29
	Glacigénico I	-0,1 \pm 0,13	-0,76	0,44
	Glacigénico II	-0,09 \pm 0,15	-0,63	0,52
	Remoción en masa	0,15 \pm 0,19	0,79	0,43
Taxa de coleoptera	Intercepto	1,05 \pm 0,22	4,69	2,67e ⁻⁰⁶
	Deflación	-0,36 \pm 0,54	-0,65	0,51
	Fluvial	0,41 \pm 0,24	1,64	0,09
	Glacigénico I	-0,04 \pm 0,26	-0,18	0,85
	Glacigénico II	-0,2 \pm 0,31	-0,65	0,51
	Remoción en masa	0,49 \pm 0,34	1,41	0,15
Densidad de invertebrados	Intercepto	5,64 \pm 1,17	4,81	1,48e ⁻⁰⁶
	Extrandina austral	0,05 \pm 0,52	0,11	0,90
	Extrandina occidental	2,46 \pm 0,56	4,38	1,14e ⁻⁰⁵
	Extrandina oriental	1,12 \pm 0,6	1,87	0,06
	Subandina subhúmeda	-0,34 \pm 0,46	-0,73	0,46
	UV 36	2,47 \pm 1,24	1,99	0,05
	UV 38	3,26 \pm 1,21	2,69	0,007
	UV 39	1,92 \pm 1,12	1,71	0,08
	UV 42	2,43 \pm 1,2	2,02	0,04
	UV 47	2,01 \pm 1,4	1,46	0,14
	UV 50	4,01 \pm 1,25	3,2	0,001
	Deflación	-0,72 \pm 0,91	-0,79	0,04
	Fluvial	-0,96 \pm 1,17	-0,81	0,04
	Glacigénico I	0,16 \pm 0,64	0,24	0,08
	Glacigénico II	-0,4 \pm 0,62	-0,63	0,05
	Remoción en masa	2,76 \pm 1,06	2,63	0,009
Tipo II	0,76 \pm 0,39	1,93	0,04	
Tipo III	1,01 \pm 0,58	1,74	0,08	
Tipo IV	-0,69 \pm 0,36	-1,89	0,04	

Manzo, Luz M., 2021. *Integridad biótica de charcas en humedales patagónicos: valoración de métricas del paisaje, encuadre ambiental y respuestas comunitarias*. (Dra. Miserendino, M.L. y Dr. Rodríguez Capítulo, A.)

Apéndice B. Continuación

	Intercepto	7,14±0,24	28,63	<2e ⁻¹⁶
	Extrandina austral	-0,43±0,55	-0,78	0,43
Densidad de colectores recolectores	Extrandina occidental	1,35±0,49	2,72	0,006
	Extrandina oriental	0,73±0,49	1,47	0,14
	Subandina subhúmeda	0,24±0,42	0,59	0,55
	Intercept	6,6±0,24	27,31	<2e ⁻¹⁶
Densidad de predadores	Extrandina austral	-1,66±0,54	-3,06	0,002
	Extrandina occidental	0,5±0,48	1,03	0,30
	Extrandina oriental	-0,38±0,48	-0,78	0,43
	Subandina subhúmeda	-0,3±0,4	-0,75	0,45

Fitogeografía: UV, Unidad de vegetación