



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE LA PLATA

**Interacción trófica entre *Hatcheria macraei*
(Trichomycteridae) y una especie introducida
Oncorhynchus mykiss (Salmonidae), en un
ambiente cordillerano de San Juan**

Tesista: Lic. Maria Ivana GARCIA
Directora: Dra. Mirta Lidia GARCÍA
Co-director: Dr. Juan Carlos ACOSTA

Año: 2022

Resumen

En esta tesis se presentan resultados obtenidos del análisis de las relaciones tróficas entre el bagre de torrente (*Hatcheria macraei*) y una especie exótica, la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*).

Oncorhynchus mykiss es un salmónido del hemisferio norte, introducido en Argentina donde ha colonizando activamente ambientes de agua dulce y costeros, provocando situaciones adversas para varias especies nativas ya que produce modificaciones en el uso del hábitat, cambios en el forrajeo, alteración de la morfología y contribuye a la transmisión de patógenos. En la provincia de San Juan, la trucha arco iris fue introducida aproximadamente en 1930 con fines deportivos en varios ríos y arroyos andinos. En el arroyo Carrizal de las Burras, un sistema lótico de origen glaciar, las truchas coexisten con el bagre de torrente. Se determinó que el caudal del arroyo presentó variaciones estacionales e interanuales, con persistencia de caudales mínimos. La temperatura media anual del aire fue de 14°C, oscilando desde -6°C grados bajo cero en invierno hasta valores próximo a los 40°C en verano. Esta investigación se realizó con la captura de peces de diferentes tallas, muestreados en diciembre de 2012, abril y octubre de 2013, mayo y octubre de 2014, enero de 2015, solo *H. macraei*, en junio – octubre 2017 y mayo 2018, utilizando redes de mano (tamaño de malla de 1 mm) y cañas de pescar. Los contenidos digestivos fueron observados bajo microscopio estereoscópico con el fin de identificar y medir las presas. Las gónadas de los peces fueron clasificadas macroscópicamente para determinar el estado de madurez. También se reconoció los patrones de composición y abundancia estacional de la comunidad de macroinvertebrados en el arroyo con el propósito de determinar la disponibilidad de presas en el ambiente y los taxa de mayor volumen. Las muestras de macroinvertebrados fueron tomadas con una red Surber de 250 μ de malla (0,09 m² área de muestreo). Los macroinvertebrados fueron clasificados en 7 órdenes, se determinaron a nivel de familia (12), subfamilia (2) o género (7) y en algunos casos se consideraron los estadios de madurez. Coleoptera y Diptera presentaron la mayor densidad. En cuanto a la diversidad a lo largo de las estaciones, aumenta en primavera y verano, comienza a disminuir en otoño, alcanzando los valores más bajos en invierno. El verano fue la estación con mayor

riqueza de taxones y menor dominancia. Las larvas de *Cricotopus* fueron dominantes en otoño, las larvas de Elmidae en invierno, los adultos de Elmidae (*Austrelmis*) en invierno, primavera y verano. Entre las larvas de Diptera, *Cricotopus* dominó en densidad en la mayoría de las estaciones, excepto en verano donde lo hicieron las larvas de Simuliidae. Las ninfas de Ephemeroptera (Baetidae) y Plecoptera (*Notoperla*) tuvieron mayor densidad en verano. Las larvas de Trichoptera, registraron mayor densidad en otoño y verano. Los odonatos fueron los menos representados. Los taxa más comunes correspondieron a las familias Orthoclaadiinae (Diptera) y Elmidae (Coleoptera). Las larvas de *Cricotopus* fueron las más abundantes de la familia Orthoclaadiinae, mientras que el resto presentó muy baja abundancia a lo largo del período de muestreo. El grupo con mayor aporte de volumen de macroinvertebrados estuvo conformado por Lumbriculidae, larvas y adultos de Elmidae. Estos resultados son similares a lo encontrado en otros ambientes vinculado a alguna perturbación como la urbanización, la presencia de metales pesados o la depredación de la trucha arco iris. Para analizar los hábitos alimentarios de *H. macraei* y *O. mykiss*, comparando variaciones intrapoblaciones entre las estaciones del año y estadio del ciclo reproductivo, se relacionó la longitud con el peso, se calculó el índice gonadosomático, el factor de condición y el índice de importancia relativa (IRI), se aplicó la técnica de escalamiento multidimensional no métrica (N-MDS) y ANOSIM. En *H. macraei* el período de desove fue en primavera – verano, el crecimiento fue alométrico negativo y la variación anual de K en hembras mostró diferencias significativas, con valores máximos en primavera y verano. En cuanto a los cambios ontogénicos en los estadios inmaduros, juveniles y adultos las presas principales fueron las larvas de Chironomidae, el mayor %V en los estadios inmaduros fue de las larvas de Simuliidae y en hembras fue Lumbriculidae. En los adultos, hembras y machos, las ninfas de Ephemeroptera fueron más frecuentes, pero con bajo %N. Los cambios estacionales se observaron en el mayor aporte de Chironomidae en primavera y otoño y, las larvas de Elmidae en verano. En invierno, el consumo en volumen de presas decae y las contribuciones de Chironomidae y Elmidae fueron las más bajas de todas las estaciones. Comparado con los resultados de otros estudios, la composición de la dieta fue similar en cuanto a la dominancia de las larvas de Chironomidae, las diferencias se reportan en la composición y a la contribución de los

diferentes tipos de presas a cada estadio de desarrollo. *Oncorhynchus mykiss* consume insectos acuáticos, terrestres y en baja proporción depreda sobre *H. macraei*, el factor de condición fue en promedio de 0,8. El período de desove posiblemente ocurre entre en el otoño y la primavera. Las larvas de Chironomidae fueron abundantes en primavera y otoño, las larvas y los adultos de Elmidae en primavera y verano. Se encontró diferencias en la composición y amplitud de la dieta de hembras y machos. La estrategia de una alimentación flexible y con cambios estacionales también fueron observados en otras poblaciones de truchas arco iris. La comparación de la dieta de ambas especies indicó superposición estadísticamente significativas ($R=0,51$; $P=0,001$) en algunas estaciones siendo mayor en otoño ($I_{MH}=0,77$). En presas como larvas de Elmidae se comprobó una segregación en el tamaño de las presas consumidas por ambas especies, *O. mykiss* consume las larvas de Elmidae de mayor tamaño. Uno de los efectos adversos de la trucha es la piscivoría sobre especies nativas, sin embargo, en el arroyo Carrizal de Las Burras fue baja. Esto puede estar relacionado con la baja condición y las pequeñas tallas de las truchas. Nuestros resultados demuestran que *Hatcheria macraei* en simpatria con las truchas arcoiris cambia su estrategia de alimentación, seleccionando presas de menor tamaño y especializándose en el consumo de larvas de Chironomidae en algunas estaciones del año.

Agradecimientos

Agradezco al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por otorgarme la beca de doctorado para investigar los temas expuestos en la presente tesis, a la Facultad de Ciencias Exactas y Naturales de la Universidad de San Juan por brindarme un espacio de trabajo y a la Universidad Nacional de La Plata por darme la posibilidad de acceder a mi formación doctoral de manera gratuita.

También quiero agradecer a mis directores Mirta García y Juan Acosta.

A los compañeros de trabajo del DIBIOVA por su apoyo en las salidas de campo, en la ayuda con material bibliográfico y compañía en las horas de laboratorio.

Al departamento de biología de la Universidad Nacional de San Juan por permitirme utilizar los equipos de laboratorio.

Al equipo de investigación del Dr. Mariano Donato por los conocimientos brindados durante la pasantía en el ILPLA.

Al Dr. Hugo López por brindarme información y sugerencias para mejorar mi trabajo.

A la secretaría de Medio Ambiente de la provincia por los permisos de capturas.

Finalmente agradezco enormemente a mi familia, especialmente a mi mamá.

Índice de contenidos

Resumen	2
Capítulo 1	12
Introducción general	
1.1- Marco teórico	12
Ictiofauna nativa de San Juan.....	16
Relaciones tróficas	18
Objetivos.....	19
1.2.1- Objetivo General	19
1.2.2- Objetivos Específicos.....	19
.2.3- Hipótesis	20
Capítulo 2	21
Régimen hidrológico y características ambientales del arroyo Carrizal de las Burras	
2.1- Introducción.....	21
Área de estudio.....	21
2.2- Materiales y Métodos	25
2.3- Resultados	26
2.4- Discusión y Conclusiones	30
Capítulo 3	32
Ensamble de macroinvertebrados bentónicos	
3.1- Introducción.....	32
3.2- Materiales y Métodos	33
Análisis de datos.....	33
3.3- Resultados	35
3.4- Discusión y Conclusiones	39
Capítulo 4	42
Ecología trófica de las poblaciones simpátricas de <i>H. macraei</i> y <i>O. mykiss</i> del arroyo Carrizal de las Burras	
4.1- Introducción.....	42
4.2- Materiales y métodos	43
Análisis de los datos	44
4.3- Resultados	46

Características biológicas y reproductivas de <i>H. macraei</i>	46
Variación intra-poblacional en la dieta de <i>H. macraei</i>	48
Características biológicas y reproductivas de <i>O. mykiss</i>	56
Variación intra-poblacional de la dieta de <i>O. mykiss</i>	58
4.4- Discusión y Conclusiones	65
Capítulo 5	71
Interacciones tróficas entre poblaciones simpátricas de <i>H. macraei</i> y <i>O. mykiss</i>	
5.1- Introducción.....	71
5.2- Materiales y métodos	72
5.3- Resultados	73
5.4-Discusión y conclusiones	81
Capítulo 6	85
Conclusiones generales	
Bibliografía citada	89
Anexo fotográfico	101

Índice de tablas

Tabla 2.3.1

Resultados de los coeficientes de variación de los caudales para una serie de nueve años del Arroyo El Carrizal de las Burras y los coeficientes de variación intra-anual (CV_{intra}) e inter-anual (CV_{inter}).

28

Tabla 3.3.1

Datos ambientales correspondientes a las fechas de los muestreos de macroinvertebrados, el estadístico de la prueba de Kruskal Wallis (H) y el valor p asociado.

35

Tabla 3.3.2

Número de taxones, riqueza (S), dominancia (D), equitatividad (1-D) y diversidad (H'), para las estaciones del año.

36

Tabla 3.3.3

Porcentaje de densidad por orden, densidad media de taxones (ind/m²) por estación y desvío estándar (\pm SD)

37

Tabla 4.3.1

Modelos lineales de las variables peso total-longitud estándar en machos y hembras de *H. macraei* y tallas promedio, mínimas y máximas.

47

Tabla 4.3.2

Resultados SIMPER de la dieta *H. macraei* en diferentes estaciones. Promedio de abundancia de presas, porcentaje de contribución a la disimilitud (% contrib.), porcentaje acumulativo (Acum. %). Las presas que aportaron menos del 5% fueron excluidas de la tabla. 52

Tabla 4.3.3

Análisis de la dieta de *H. macraei* por rango etario (Inmaduros, Juveniles, adultos-hembras y machos). Se calculó el índice de diversidad de Shannon (H'), frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje de numerosidad (%N), porcentaje del volumen (%V) y el índice de importancia relativa porcentual (%IRI). 55

Tabla 4.3.4

Valores de los índices de selección de presas en *H. macraei* por estación..... 56

Tabla 4.3.5

Análisis de la dieta de *O. mykiss* por sexo. Se calculó el índice de diversidad de Shannon (H'), frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje de numerosidad (%N), porcentaje del volumen (%V) y el índice de importancia relativa porcentual (%IRI). 60

Tabla 4.3.6

Análisis SIMPER mostrando la abundancia promedio de las presas, con los mayores porcentajes de contribución entre las estaciones y los porcentajes de disimilitud entre ellas 62

Tabla 4.3.7

Valores de los índices de selección de presas en *O. mykiss* por estación 64

Tabla 5.3.1

Valor medio y desviación estándar de la longitud estándar (LE), e índices de nicho trófico en la trucha arco iris (*O. mykiss*) y el bagre (*H. macraei*) en el arroyo El Carrizal de las Burras. La dieta se evaluó mediante el índice de amplitud de nicho de Levin (B), el índice de diversidad Shannon-Weaver (H') y la riqueza taxa (S). 74

Tabla 5.3.2

Valores de IRI% de *O. mykiss* y *H. macraei* y su clasificación jerárquica (DJ). L = larvas, P = pupas y A = adultos 76

Índice de imágenes

Figura 1.1.1

Ejemplares de trucha para la siembra en diques y ríos de la provincia (Fuente: Secretaría de Medio Ambiente)	14
Figura 1.1.2	
Ejemplares de <i>Hatcheria macraei</i> del arroyo El Carrizal de las Burras	17
Figura 2.1.1	
Mapa del sitio de estudio en la región Andino Cuyana, a) la zona azul indica su localización en Argentina, b) ubicación en la provincia de San Juan, c) localización del arroyo El Carrizal de las Burras	22
Figura 2.1.2	
Imágenes del bosque antrópico de sauces y del cauce del arroyo El Carrizal de las Burras (verano del 2015).	24
Figura 2.3.1	
Representación de los caudales mínimos y máximos para una serie de 9 años del arroyo El Carrizal de las Burras.	27
Figura 2.3.2	
Curva de regresión de la variación temporal de caudales (m^3/s) anuales en el período 2006-2016 del arroyo El Carrizal de las Burras. El área gris indica el ajuste de los datos a la curva, los puntos representan los caudales mensuales de cada año.....	28
Figura 2.3.3	
Caudales medios mensuales para la serie de nueve años. Los máximos y mínimos corresponden a valores extremos observados.	29
Figura 2.3.4	
Temperatura del aire media para una serie de cuatro años. Los máximos y mínimos corresponden a valores extremos observados.	29
Figura 3.2.1	
Toma de muestras de macroinvertebrados con red Surber	33
Figura 3.2.2	
Variación de la abundancia de los taxa más comunes en relación a la temperatura del aire en las estaciones del año.....	38
Figura 3.3.3	
Diagrama cluster de la agrupación de los volúmenes transformados (\log_{10}) de los macroinvertebrados bentónicos, construido a partir de la distancia euclídea.	39
Figura 4.3.1	

Variación estacional del Índice gonadosomático (%) de hembras y machos de *H. macraei*. Letras diferentes muestran diferencias significativas en el IGS de hembras. La caja representa el recorrido intercuartílico, la línea dentro de la caja la mediana de los datos. Las líneas que sobresalen de la caja se llaman bigotes que tienen como extremos los valores mínimo y máximo de la variable. Los puntos fuera de los bigotes representan los valores extremos..... 47

Figura 4.3.2

Variación estacional del factor de condición K en machos y hembras de *H. macraei*. Letras distintas indican diferencias significativas por sexo, entre estaciones. La caja representa el recorrido intercuartílico, la línea dentro de la caja la mediana de los datos. Las líneas que sobresalen de la caja se llaman bigotes que tienen como extremos los valores mínimo y máximo de la variable. Los puntos fuera de los bigotes representan los valores extremos. 48

Figura 4.3.3

Diagrama de estrategia alimentaria: abundancia específica de presas en el contenido estomacal y la frecuencia de ocurrencia de las presas en la dieta de *H. macraei*..... 49

Figura 4.3.4

Gráfico de escalamiento multidimensional no – métrico (2D) usando distancia Bray-Curtis para mostrar el grado de similitud de la composición en la abundancia de presas de la dieta de *H. macraei* agrupadas por estación. La proximidad de los símbolos indica un alto grado de similitud (Stress=0,14). Verde-invierno, azul-verano, primavera-rojo, otoño-lila. 50

Figura 4.3.5

Variación estacional del índice de repleción IR en ejemplares de *H. macraei*. Letras distintas indican diferencias significativas por estaciones. La caja representa el recorrido intercuartílico, la línea dentro de la caja la mediana de los datos. Las líneas que sobresalen de la caja se llaman bigotes que tienen como extremos los valores mínimo y máximo de la variable. Los puntos fuera de los bigotes representan los valores extremos..... 51

Figura 4.3.6

Comparación gráfica (N-MDS, 2D) utilizando la distancia Bray-Curtis de la abundancia de presas en la dieta de *H. macraei* agrupados por estado de madurez (Stress = 0,19). 53

Figura 4.3.7

Gráfica de dispersión del modelo lineal de las variables peso total-longitud total (transformados con log10) de *O. mykiss*. 57

Figura 4.3.8

Variación estacional del índice gonadosomático porcentual y factor de condición en hembras y machos de <i>O. mykiss</i> . La caja representa el recorrido intercuartílico, la línea dentro de la caja la mediana de los datos. Las líneas que sobresalen de la caja se llaman bigotes que tienen como extremos los valores mínimo y máximo de la variable. Los puntos fuera de los bigotes representan los valores extremos, letras diferentes indican diferencias significativas.	58
Figura 4.3.9	
Diagrama de estrategia alimentaria: abundancia específica de presas en el contenido estomacal y la frecuencia de ocurrencia de las presas en la dieta de <i>O. mykiss</i>	59
Figura 4.3.10	
Comparación gráfica (N-MDS, 2D) utilizando la distancia Bray-Curtis de la abundancia de presas en la dieta de <i>O. mykiss</i> agrupados por estación (Stress = 0,2).	61
Figura 4.3.11	
Comparación gráfica (N-MDS, 2D) utilizando la distancia Bray-Curtis de la abundancia de presas en la dieta de <i>O. mykiss</i> agrupados por sexo (Stress = 0,2).	63
Figura 5.3.1	
Gráficas de estrategias alimentarias por estación de <i>H. macraei</i> y <i>O. mykiss</i> . Fue representado el porcentaje presa específica; FO: Frecuencia de ocurrencia	75
Figura 5.3.2	
Resultados del análisis SIMPER entre las dietas de trucha y bagre en diferentes estaciones. A) La disimilitud promedio para cada taxón individualmente, B) Porcentaje de contribución a la dieta (% cont.), C) Abundancia promedio de las presas en la dieta de la trucha y del bagre. Las presas con aportes inferiores al 5% fueron excluidas de la figura.	78
Figura 5.3.3	
Variación estacional en abundancia relativa porcentual de Grupos Funcionales (Excavadores, Agarradores y Nadadores) en la dieta de <i>O. mykiss</i> y <i>H. macraei</i> y en bentos.	80
Figura 5.4.1	
Diagrama de las relaciones tróficas de la comunidad de peces del arroyo El Carrizal de las Burras.	83

Capítulo 1

Introducción general

1.1- Marco teórico

Los salmónidos han sido introducidos con éxito en el hemisferio sur (Crawford & Muir, 2007) y han conducido a la homogeneización biótica, a la alteración del hábitat y a la pérdida de especies nativas o endémicas (Rahel, 2002; Townsend, 2003). América del Sur es uno de los seis puntos calientes de invasión global, donde las especies no autóctonas representan más de un cuarto del número total de especies por cuenca (Leprieur et al., 2008). La Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) describe a las especies invasoras como "animales, plantas u otros organismos introducidos por el hombre en lugares fuera de su rango natural de distribución, donde se establecen y dispersan, generando un impacto negativo en el ecosistema local y en las especies". Las especies invasoras pueden afectar negativamente la salud humana, la economía (turismo y agricultura) y los ecosistemas nativos. Estos impactos pueden alterar los procesos ecosistémicos, introducir enfermedades en los seres humanos y/o la flora y la fauna, y reducir la biodiversidad (IUCN, 2015).

En la Argentina durante 1904 y 1905, el Ministerio de Agricultura de la Nación, introdujo especies de salmónidos, para favorecer la pesca recreativa y la acuicultura (Baigún & Quirós, 1985) y recién en 1994 adhirió al Convenio de Diversidad Biológica Ley N° 24.375, que establece, para la conservación in situ, que se deberá impedir la introducción, controlar o erradicar a las especies exóticas que amenacen a ecosistemas, habitats o especies.

A pesar de eso las especies introducidas de salmónidos en Argentina son *Onchorynchus mykiss*, *Salmo trutta*, *Salvelinus fontinalis*, *Salvelinus namaycush* y con la especie invasora *Oncorhynchus tshawytscha* que proviene de las introducciones realizadas en Chile, siguen colonizando ambientes patagónicos y cordilleranos de Argentina. En particular ambas especies del género *Oncorhynchus*

están poblando activamente ambientes costeros y de agua dulce tanto en Argentina como en Chile (Pascual & Ciancio, 2007; Arismendi, 2014). En Chile, donde las especies de salmónidos, son las más frecuentes en ríos y lagos patagónicos, presentando con una amplia distribución tanto latitudinal como altitudinal (Habit, et al., 2015). En Argentina, en la década de 1930, la producción de salmónidos estaba centrada en el criadero de Bariloche, que se convirtió en el principal centro de propagación de salmónidos de nuestro país (Pascual & Ciancio, 2007).

En este trabajo abordamos aspectos del comportamiento trófico de *Oncorhynchus mykiss* que es una especie nativa de Armenia (Gabrielyan, 2001), Canadá (Page & Burr, 1991), México (Ruiz-Campos, et al., 2014), Rusia (Reshetnikov et al., 1997) y USA (Page & Burr, 1991) y que fue introducida, en Argentina, en la mayoría de los lagos y ríos de la Patagonia, Mendoza, Salta, Jujuy, Córdoba, San Luis, Buenos Aires, La Pampa, Tucumán, Catamarca y San Juan (Liotta, 2005). Respecto de ésta última provincia, existen diversas versiones sobre la introducción de las truchas, una de ellas es la siembra de ovas en 1930 en las nacientes del río Atutía, afluente del río Castaño. Posteriormente, registros fotográficos en las décadas del 50 al 70, dan cuenta de siembras de alevinos, por miembros del club Caza y Pesca, en las confluencias de los ríos Los Patos y Blanco, y entre Los Patos y el Castaño. Actualmente, la Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de San Juan adquiere en el “Centro de Salmonicultura Bariloche”, ovas de trucha arco iris, que son incubadas y posteriormente sembradas en ríos y diques de la provincia o comercializada a piscicultores (Fig. 1.1.1). Es interesante destacar que, en áreas protegidas de San Juan, como el Parque Nacional San Guillermo y el Parque Nacional El Leoncito, la trucha y el bagre de torrente viven en simpatria y que, debido a la muy notoria la disminución de la población de este último, están tratando de erradicar a las truchas arco iris, en los arroyos de las Cabeceras Norte y del El Leoncito (Administración de Parques Nacionales, 2008-2009).



Figura 1.1.1 Ejemplares de trucha para la siembra en diques y ríos de la provincia (Fuente: Secretaría de Medio Ambiente)

La gran adaptación de *O. mykiss* para colonizar diversos ambientes, parece estar influenciada por una combinación de la plasticidad fenotípica del ciclo de vida (Sloat et al., 2014; Sloat & Reeves, 2014), por la baja resistencia de los ecosistemas, y por la presión de propagación, definida como la frecuencia y la intensidad de las liberaciones y la probabilidad asociada de establecimiento (Arismendi et al., 2014). La dieta es la de una especie carnívora de tipo generalista (Di Prinzio & Casaux, 2012; Tagliaferro et al., 2015) que consume peces autóctonos (Macchi et al., 1999; McIntosh, 2000; Vigliano et al., 2009), lo que produce modificaciones en el uso del hábitat y en el forrajeo de las especies nativas (Baxter et al., 2004; Penaluna et al., 2009; Habit et al., 2010). La trucha arco iris desarrolló una gran plasticidad en cuanto a la edad de maduración, la frecuencia de reproducción, el tamaño corporal y la expresión o no de la anadromía; (Willson, 1997; Soto et al., 2002; Barros & Gonzo, 2016). En cuanto a la variación en la morfología de *O. mykiss*, se señaló que está relacionada con las diferencias en el hábitat, de manera que las de arroyo presentan cuerpo más robusto, con pedúnculo caudal alto, cabeza y boca más grande y aletas pares más largas que las de lagos. También se describieron adaptaciones morfológicas relacionadas con la alimentación, ya que las truchas arco iris piscívoras presentan la boca más grande, con premaxilas y cabezas relativamente

grandes (Keeley et al., 2005). En general, presentan una estrategia alimentaria oportunista y consume tanto fauna epibentónica, como acuática de deriva y terrestre (Molineri, 2008), a pesar de que en algunas oportunidades se observó la ausencia de fauna alóctona, como insectos de origen terrestre (Ferriz & Iwaszkiw, 2016).



Figura 1.1.2 Ejemplar de trucha arco iris del Arroyo El Carrizal de las Burras

Todas las características descritas hacen de *O. mykiss*, una especie adaptable a diversos ambientes y condiciones, lo que la empodera como una de las especies que causa un daño importante en los sitios donde es introducida de hecho a nivel internacional, de acuerdo al relevamiento realizado por GISD (Global Invasive Species Database) (2015), se determinó que al menos 33 especies fueron agregadas a la lista roja de la UICN después de la introducción de *O. mykiss*, en los ambientes en los que vivían, incluyendo aves, representadas por una especie extinta de *Podiceps* (*P. andinus*) y ocho calificadas como en peligro. En el mismo sentido, en Argentina se han considerado a la trucha arco iris y a *Salvelinus fontinalis* como una de las amenazas más importantes para la mojarra desnuda (*Gymnocharacinus bergii*) categorizada por la UICN como una especie en peligro y con distribución restringida a las nacientes del Arroyo Valcheta (Kacoliris, et al., 2015). También estaría restringiendo el área de distribución de la Ranita de Valcheta (*Pleurodema somuncurense*), categorizada como en Peligro Crítico por la UICN (IUCN SSC Amphibian Specialist Group, 2016).

En ensayos de laboratorio, para evaluar el efecto de la trucha arcoíris (*Onchorhynchus mykiss*) en dos especies de anuros neotropicales andinos (*Nymphargus grandisonae* y *Engystomops petersi*), encontraron que la presencia

de la trucha afecta la morfología de los renacuajos y es vector de *Saprolegnia diclina* (Oomycetes), la cual produce una alta mortalidad en los huevos (Martín-Torrijos et al., 2016).

Ictiofauna nativa de San Juan

La geomorfología de la región andina argentina está marcada por la Cordillera de Los Andes como barrera geográfica que la separa del Océano Pacífico y la extrema aridez de esta región que ha generado, a ambos lados de la cordillera una serie de características particulares en la ictiofauna, como la baja diversidad, tamaños corporales pequeños, retención de caracteres primitivos, elevado grado de endemismo y la posibilidad de habitar ríos de alta pendiente, con fluctuaciones de caudal (Campos et al., 1993; Dyer, 2000; James & Reis, 2011). Esto podría estar relacionado con la glaciación del Pleistoceno que indujo la reversión del drenaje de los ríos, después del comienzo del levantamiento de la Cordillera, y el movimiento de la fauna a través de los Andes en ambas direcciones (Unmack et al., 2012).

La ictiofauna que habita en esta región de San Juan está incluida en la provincia biogeográfica Andino-Cuyana, y distribuida en siete familias, algunas son endémicas para el Neotrópico y compartidas con la provincia Patagónica, como Diplomystidae, Percichthyidae, Atherinopsidae (*Odontesthes hatcheri*) y Trichomycteridae (*Hatcheria macraei*) (López et al., 2008, Acosta et al., 2016). En San Juan los Diplomystidae están representados por *Olivaichthys cuyanus* considerada como una especie “rara” (López et al., 2003), que puede pasar a estar en peligro debido a su reducida distribución sumado a la introducción de depredadores exóticos (Chebez et al., 2009).

En cuanto a los Trichomycteridae constituye un grupo altamente diverso, distribuido en la mayor parte de Sudamérica, desde Costa Rica a la región Patagónica de Argentina, a ambos lados de los Andes, que incluye 308 especies distribuidas en ocho subfamilias (Fricke et al., 2018) y es el grupo más diverso de bagres en los ecosistemas andinos de Argentina, con tres géneros: *Hatcheria*, *Silvinichthys* y *Trichomycterus* (López et al., 2008). En la ictiofauna de San Juan están representadas cinco especies del género *Silvinichthys*, que son exclusivamente

andinos (Fernández, et al., 2014) y *Hatcheria macraei*. En cuanto a ésta última, se distribuye en el sur de América del Sur, en los Andes de Argentina, entre 28° y 39°S, en la región Andino-cuyana y Patagónica y en Chile entre 38° y 47°S, en la región Chilena y Patagónica, siendo menos abundante en las cuencas de vertiente Pacífica (Unmack et al., 2012). En cuanto a su biología, *H. macraei* es un bagre fototáctico negativo (Menni, 2004) con boca subterminal y crecimiento alométrico negativo, habita generalmente aguas de corrientes rápidas y bien oxigenadas (Ringuelet et al., 1967), las larvas se encuentran entre la vegetación flotante en las orillas de los ríos mientras que los adultos prefieren ambientes con sustratos rocosos y utilizan los espacios intersticiales para descansar o esconderse durante el día (Arratia & Menu-Marque, 1981; Barriga & Battini, 2009). Los desoves se producen entre octubre y diciembre, asociados con los periodos de mayor temperatura del agua (octubre-febrero) y con la disminución del caudal (octubre-abril) en la región Patagónica (Chiarello-Sosa et al., 2016). En cuanto al estado de conservación de esta especie para la Argentina es “indeterminado” (Chebez et al., 2009) y “rara” para la Patagonia argentina (Bello & Ubeda, 1998) y Chile (Habit et al., 2006).



Figura 1.1.3 Ejemplares de *Hatcheria macraei* del arroyo El Carrizal de las Burras

Relaciones tróficas

La introducción de especies exóticas produce efectos a diferentes escalas ecológicas (Simon & Townsend, 2003), particularmente en los ejemplares de las especies nativas puede alterar el uso del hábitat, el forrajeo, la morfología y además transmitir patógenos (Kacoliris, et al., 2015; Martín-Torrijos, et al., 2016). En las poblaciones afectan, generalmente, tanto la abundancia, como la distribución (Arismendi et al., 2009). Mientras que en las comunidades pueden modificar las interacciones entre las poblaciones e inducir cascadas tróficas (Buria et al., 2007, 2010; Molineri, 2008;), y a nivel ecosistémico, pueden cambiar el flujo de la materia y la energía (Baxter et al., 2004).

Los impactos de las introducciones pueden ser directos o indirectos y se propagan en la red trófica, disparando cascadas tróficas, que consiste en los efectos recíprocos depredador-presa que alteran la abundancia, la biomasa o la productividad de una comunidad, población o nivel trófico a través de más de un enlace en una red alimentaria (Carpenter & Kitchell, 1993). Por lo tanto, en nuestro caso particular, la introducción en el sistema de un depredador tope como la trucha arco iris, produce cambios en la red trófica sobre la abundancia y biomasa de los niveles tróficos inferiores (top-down). Mientras que la abundancia de los depredadores tope es controlada por los productores primarios (bottom-up) (Pace et al., 1999).

En este sentido se comprobó en un río de California, el efecto cascada producido por depredación de la trucha arco iris provocando la disminución de ninfas de Ephemeroptera y de otros pequeños depredadores, mientras que favoreció el aumento de los chironómidos alguívoros, que reducen la biomasa de algas (Power, 1992). En general, los depredadores visuales como la trucha, provocan la disminución de la abundancia de presas de mayor tamaño y favorecen la de organismos infaunales (Molineri, 2008).

En el área cordillerana de San Juan la información sobre la biología de especies nativas y la interacción con varias especies exóticas (*O. mykiss*, *O. trutta*, *S. fontinalis*, *Cyprinus carpio*), es muy escasa.

En general la fauna de agua dulce de Sudamérica se caracteriza por la escasa presencia de especies ictiófagas y las pocas que existen presentan una baja agresividad (Brenner, 1994), entre las especies nativas de la región Andino-Cuyana, sólo las truchas criollas (*Percichthys trucha* y *P. chilensis*) ocupaban ese nicho, previamente a la introducción de las truchas.

La importancia de analizar los hábitos alimentarios y la superposición de la dieta entre la trucha arco iris y el bagre de torrente en el arroyo El Carrizal de las Burras, permitirá evaluar la interacción y el solapamiento de dietas entre ambas especies y determinar la influencia de la presencia de una especie exótica y depredadora en las poblaciones del bagre de torrente, permitiendo aportar información para evaluar la vulnerabilidad de la especie autóctona.

1.2- Objetivos

1.2.1- Objetivo General

Analizar las relaciones tróficas entre el bagre de torrente (*H. macraei*) y una especie exótica, la trucha arco iris (*O. mykiss*), en un ambiente lótico cordillerano del centro oeste de Argentina, con el propósito de evaluar el impacto de la introducción de la trucha arco iris en la dieta de una especie autóctona, categorizada por la UICN como con “datos insuficientes”, lo que la ubica como una especie con al menos un grado de amenaza medio.

1.2.2- Objetivos Específicos

- Caracterizar las variaciones del caudal del arroyo El Carrizal de las Burras, de la cuenca del río Castaño, describir las variaciones estacionales de la temperatura ambiental y la vegetación de ribera.
- Determinar los patrones de composición y abundancia estacional del ensamble de macroinvertebrados en el arroyo El Carrizal de las Burras.

- Analizar los hábitos alimentarios de las poblaciones simpátricas de *H. macraei* y *O. mykiss* del arroyo El Carrizal de las Burras, comparando variaciones intrapoblaciones por estación del año y estadio del ciclo reproductivo (condición de madurez) y sexo.
- Determinar la existencia de solapamiento entre las dietas de *H. macraei* y *O. mykiss* para evaluar qué tipo de interacción se establece entre ellas.

1.2.3- Hipótesis

- Hipótesis 1: Ambas especies presentan una estrategia de alimentación generalista, con una variación estacional en la superposición de las dietas.
- Hipótesis 2: El número total, la frecuencia de ocurrencia y el volumen de los ítems presa en los estómagos, la riqueza y la diversidad varían de acuerdo al desarrollo ontogénico, el sexo y las estaciones del año, en ambas especies.

Capítulo 2

Régimen hidrológico y características ambientales del arroyo El Carrizal de las Burras

2.1- Introducción

Área de estudio

El clima del área es seco de alta montaña (Pereyra, 1996), con precipitaciones inferiores a 20 mm medios mensuales en la época estival y prácticamente inexistentes en la invernal, con temperaturas medias cercanas a 25°C en verano e inferiores a 8°C en el invierno (Caballé & Furque, 1986).

Desde un punto de vista geomorfológico el arroyo El Carrizal de las Burras se encuentra localizado en los Andes Centrales de Argentina, en la Cordillera Frontal, en una zona de fallamiento con presencia de alteraciones hidrotermales de tipo arcillosa y silíceas (Karkanis & Rosello, 2004).

El arroyo El Carrizal de las Burras está ubicado en la cuenca de Cuyo-Desaguadero, en la provincia de San Juan, Argentina (31°18'09.7" S, 69°38'58.1" W), a 2000 metros sobre el nivel del mar (Fig. 2.1.1) y ha sido clasificado como un arroyo de primer orden (Strahler, 1957), con pendiente Atlántica, inserto en la Diagonal Árida de América del Sur, y en la subcuenca del río Castaño. Este último confluye con el río de Los Patos y juntos dan origen al río San Juan. La subcuenca del río Castaño ocupa 7243 km², se ubica en el extremo norte de la cuenca del río San Juan, limitando al oeste con Chile, al sur con la subcuenca del río Calingasta y al norte con la cuenca del río Jáchal (Roig et al., 2018). Numerosos ríos y arroyos componen la subcuenca del río Castaño, entre los que podemos nombrar al río Valle Hermoso, el río Melchor, el río Blanco, el río Atutía, el arroyo El Carrizal de las Burras y el arroyo Agua Negra, entre otros.

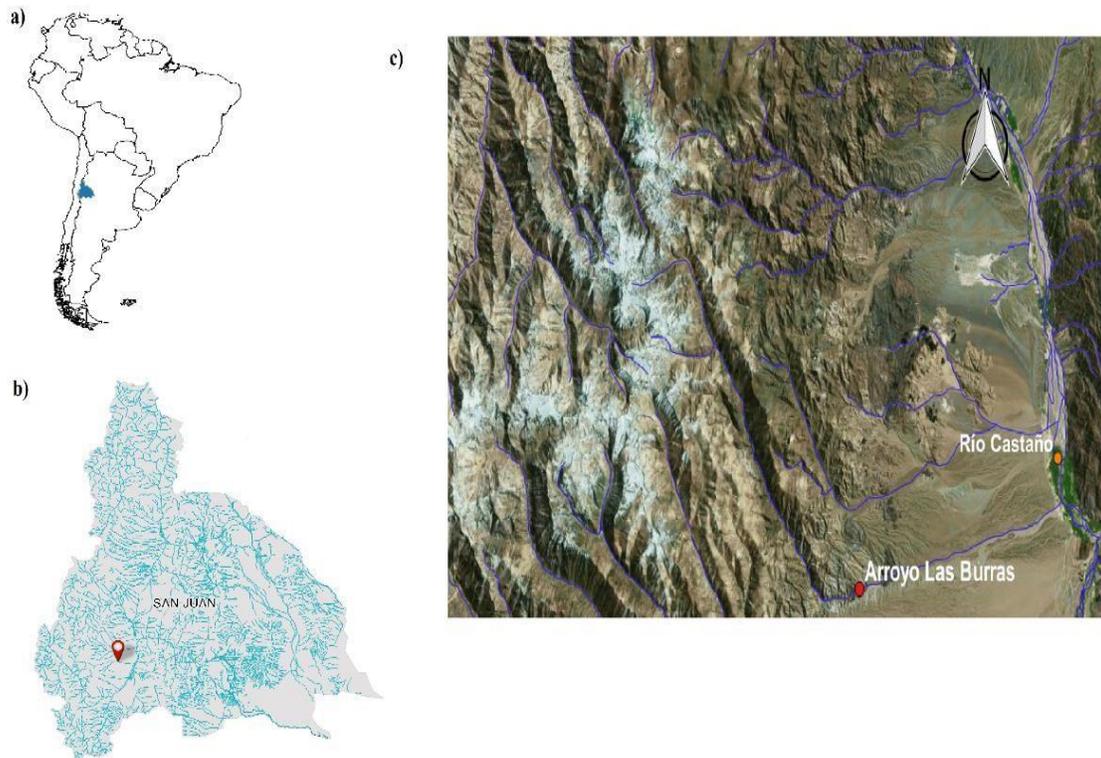


Figura 2.1.2 Mapa del sitio de estudio en la región Andino Cuyana, a) la zona azul indica su localización en Argentina, b) ubicación en la provincia de San Juan, c) localización del arroyo El Carrizal de las Burras.

En el área correspondiente a la cuenca del río Castaño se reconocen, de oeste a este, las siguientes unidades geomorfológicas: una unidad montañosa perteneciente a la Cordillera Frontal de hasta 5000 m de altitud, formada por rocas sedimentarias, intrusivas y efusivas. Un nivel intermedio o de piedemonte, formado por tres niveles aluvionales interrumpidos en algunos sectores por remanentes rocosos denominados “islas” de rocas intrusivas. En esta unidad se ubica el área de estudio del arroyo El Carrizal de las Burras. Estos niveles aluvionales se desarrollan desde aproximadamente 2300 m de altitud y están formados litológicamente por aglomerados con clastos de rocas provenientes de la Cordillera Frontal con granitos, granodioritas y riolitas. Presenta rodados de tamaños variables que van de gravas gruesas a bloques grandes con una matriz arenosa. En los sectores más bajos se desarrolla la unidad de bajada pedemontana donde se reúnen los abanicos aluviales

provenientes de la cordillera con una red de drenaje divergente (Caballe & Furque, 1986).

En general, en los ríos cuyanos la curva de estiaje es muy irregular debido a la alimentación por deshielo, este fenómeno genera picos de crecientes, con mayor cantidad de transporte de sedimentos (Milana, 1998). El régimen glacial puede presentar fluctuaciones diarias, mensuales o anuales, dependiendo de la magnitud de la masa de hielo que da origen a la masa de agua (Malard et al., 2006), e incluso se han registrado períodos de sequía, una condición muy importante a tener en cuenta en el análisis de las comunidades de organismos acuáticos del área, el último de los eventos de sequía correspondió al período comprendido entre el 2010 y el 2015 (Poblete et al., 2016). El conocimiento de la variación de los caudales circulantes, con extremos máximos y mínimos, es importante porque son los que mantienen la estabilidad de los recursos biológicos (Baeza Sanz & García del Jalón, 1997). Es interesante destacar que el ciclo hidrológico influye en la estructura y función de las comunidades y en la carga, transporte, utilización y almacenamiento de la materia orgánica a lo largo del río (Vannote et al., 1980). En general las especies nativas de estos ambientes, han desarrollado distintas estrategias de historias de vida, como respuesta a los regímenes del caudal natural (Junk et al., 1989; Winemiller, 2005).

Desde el punto de vista fitogeográfico la zona del arroyo El Carrizal de las Burras pertenece a la provincia del monte (Dalmaso & Márquez, 2018), que se extiende por el oeste de la Argentina, desde el sur de Salta, por el centro de Catamarca y La Rioja, centro y este de San Juan, Mendoza, Neuquén y Río Negro, oeste de La Pampa, y noreste del Chubut (Cabrera, 1971). La vegetación cuenta con muy pocas especies leñosas debido a las severas condiciones climáticas (Dalmaso & Márquez, 2018) representadas por bosques marginales de Algarrobos y/o de sauces, estos últimos de origen antrópico que generan pequeños oasis artificiales con diferentes grados de anegamiento y relacionados con los cambios en el régimen de caudal (Fig. 2.1.2). El tipo de vegetación dominante es la estepa de arbustos xerofíticos de follaje perenne y resinoso, que en general pertenecen a la familia de las zigofiláceas, representados

especialmente por el género *Larrea* (Oyarzabal, et al., 2018) y que se complementa con matorrales.

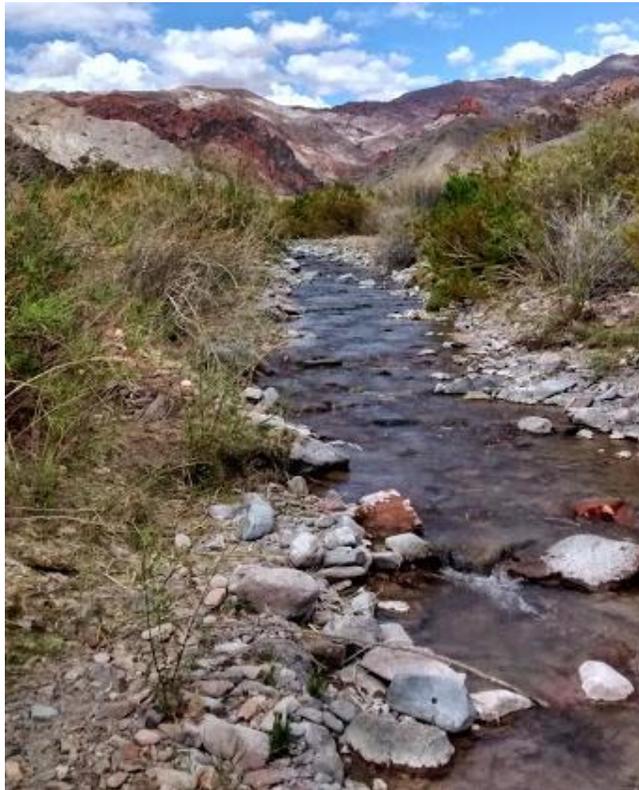


Figura 2.1.2 Imágenes del bosque antrópico de sauces y del cauce del arroyo El Carrizal de las Burras (verano del 2015).

Como es bien conocido la vegetación ribereña es una importante fuente de energía para las comunidades del ecosistema acuático, en especial para los macroinvertebrados (Vannote et al., 1980).

La fauna autóctona del área incluye, peces (*H. macraei*), anfibios (*Rhinella spinolosus*, *Rhinella arenarun*), reptiles (*Liolaemus uspallatensis*, *Aurivela longicaudus*, *Phylodryas psammophydea*, *Pristidactylus scapulatus*), mamíferos (*Lycalopex griseus*, *Conepatus chinga*, *Puma concolor*, *Lama guanicoe*), (Ortiz et al., 2003) y aves de las familias Tyrannidae, Thraupidae y Furnariidae, representativas en la Cordillera Frontal (Fava et al., 2012). En el ambiente estudiado la especie nativa *H. macraei*, está en simpatria con *O. mykiss* una especie exótica con poblaciones permanentes.

Los objetivos de este capítulo consisten en:

- Describir las características ambientales y la flora del arroyo El Carrizal de las Burras.
- Caracterizar las variaciones del caudal del arroyo El Carrizal de las Burras, de la cuenca del río Castaño.
- Reconocer las variaciones estacionales de la temperatura ambiental.

2.2- Materiales y Métodos

Los datos de caudal fueron registrados mensualmente a lo largo de 9 años en el período 2007 - 2015, mediante la técnica de molinete y aportados por la empresa Mina Casoso.

Los parámetros estudiados describen la frecuencia de caudales máximos, mínimos y la variabilidad anual, interanual y entre las estaciones. Para conocer los caudales extremos, se ordenaron los datos mensuales de caudal en orden cronológico por año, se registraron los caudales mínimos y máximos de cada año y sobre esta nueva serie de datos se calculó el caudal medio, mínimo y máximo.

La variación del caudal entre los años y dentro del año se analizó mediante el coeficiente de variación (CV) de acuerdo a la siguiente ecuación:

$$C.V = \sigma / \bar{x} * 100$$

donde σ es la desviación estándar y \bar{x} media muestral expresada en porcentaje.

El coeficiente de variación intranual (CV_{intra}) es el cociente entre la desviación estándar de los caudales mensuales del año y la media de caudales de dicho año. El CV_{intra} se obtiene a partir de la media de los CV de los nueve años. Este parámetro representa el contraste entre los caudales extremos en el año. El coeficiente de variación interanual (CV_{inter}), es el cociente entre la desviación típica de las medias de los nueve años y el caudal modular. Este parámetro representa la variabilidad de valores medios en los años de la serie (Baeza Sanz et al., 2003).

Para evaluar la variación temporal de caudales (m³/s) en el período 2006-2016 realizamos una regresión local, usando la función loess del paquete 'stats' version 3.4.2 del programa Rstudio.

La temperatura del aire se registró diariamente, cada hora, en la estación meteorológica de la mina Casposo para los años 2010 a 2013. Los datos fueron ordenados cronológicamente, se calculó la media para cada mes por año y, sobre este nuevo conjunto de datos se obtuvo la media mensual para los cuatro años.

Las muestras de fondo se obtuvieron de la remoción del sustrato realizada para las muestras de macroinvertebrados. El tamaño de la arena fue clasificado utilizando tamices de 177 μ y de 400 μ , posteriormente se calculó la frecuencia de ocurrencia de cada tipo de arena.

La vegetación rivereña fue determinada utilizando las claves de Kiesling (1994; 2003) mediante un herbario, recolectado previamente en el área de estudio.

2.3- Resultados

El caudal medio interanual máximo durante tres años fue superado, con un 33% de persistencia de caudales altos y el 66% de caudales que resultaron muy bajos (Fig. 2.3.1) entre el 2010 y el 2015. Los caudales mínimos fluctuaron entre 0,004 y 0,07

m³/s con una desviación estándar de 0,02, y en algunos años por encima de la media durante el período de sequía. Los caudales máximos varían entre 0,23 y 0,63 m³/s ± 0,16.

El CVintra fue siempre mayor al CVinter, es decir, presenta grandes oscilaciones en el año (Tabla 2.3.1). En el 2015 se registró el mayor CVintra, los caudales superiores a la media anual (0,06) corresponden a los meses de noviembre (0,23) y diciembre (0,25), con predominio de caudales mínimos a lo largo del año. Si bien los datos de caudales del 2006 y del 2016 están incompletos, fueron incorporados a la Fig. 2.3.2 para mostrar una tendencia fuera del período de sequía.

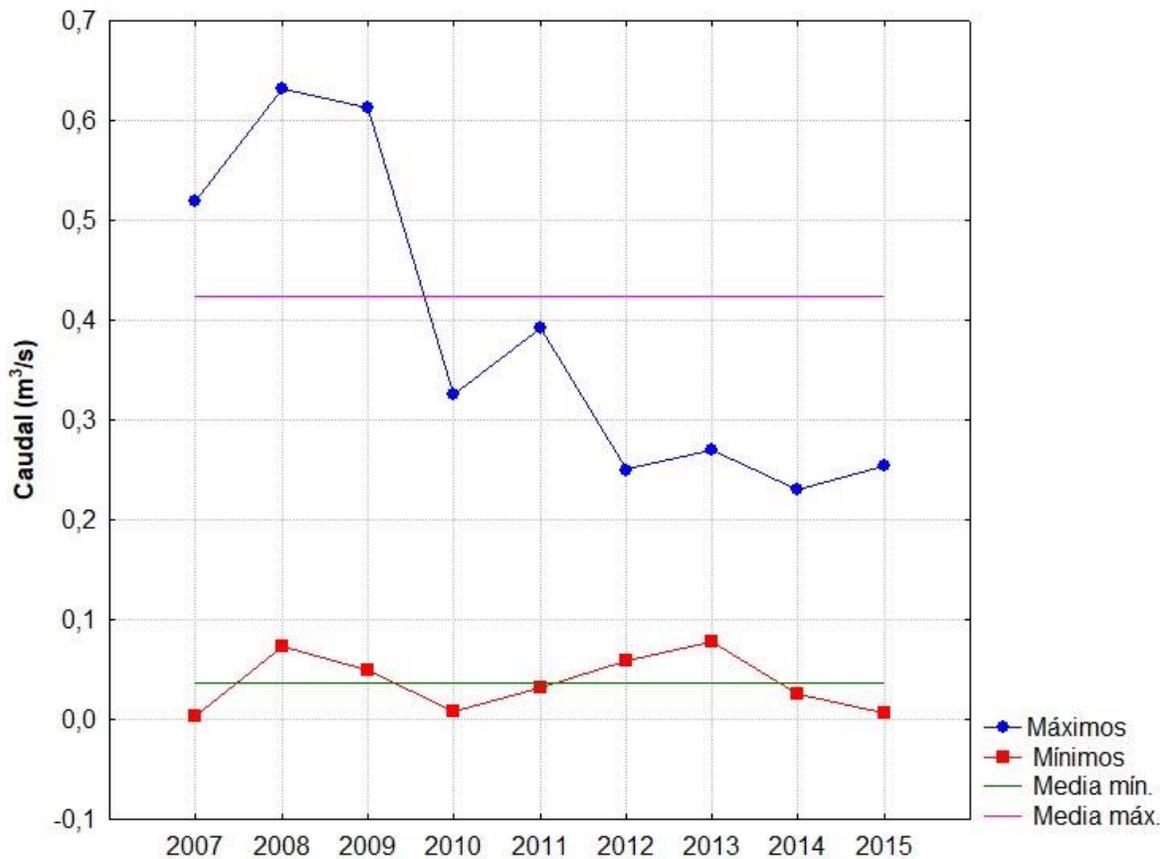


Figura 2.3.1 Caudales mínimos y máximos para una serie de nueve años del arroyo El Carrizal de las Burras.

Tabla 2.3.1 Resultados de los coeficientes de variación de los caudales para una serie de nueve años del arroyo El Carrizal de las Burras y los coeficientes de variación intra-anual (CV_{intra}) e inter-anual (CV_{inter}).

Años	2007	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	CV _{intra}	CV _{inter}
CV	74	78	76	85	96	37	68	58	154	81	48

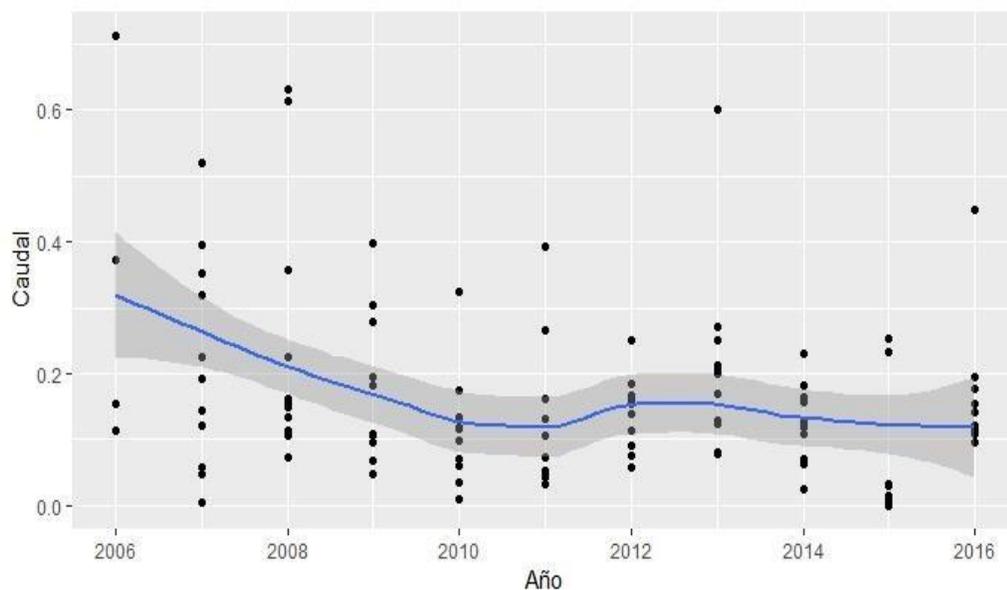


Figura 2.3.2 Curva de regresión de la variación temporal de caudales (m^3/s) anuales en el período 2006-2016 en el arroyo El Carrizal de las Burras. El área gris indica el ajuste de los datos a la curva, los puntos representan los caudales mensuales de cada año.

El caudal aumenta en los meses de primavera-verano y disminuye en los de otoño-invierno. En la variación de la curva de caudal se observa un descenso a partir de febrero hasta agosto cuando comienza a aumentar, alcanzando valores máximos en enero (Fig. 2.3.3).

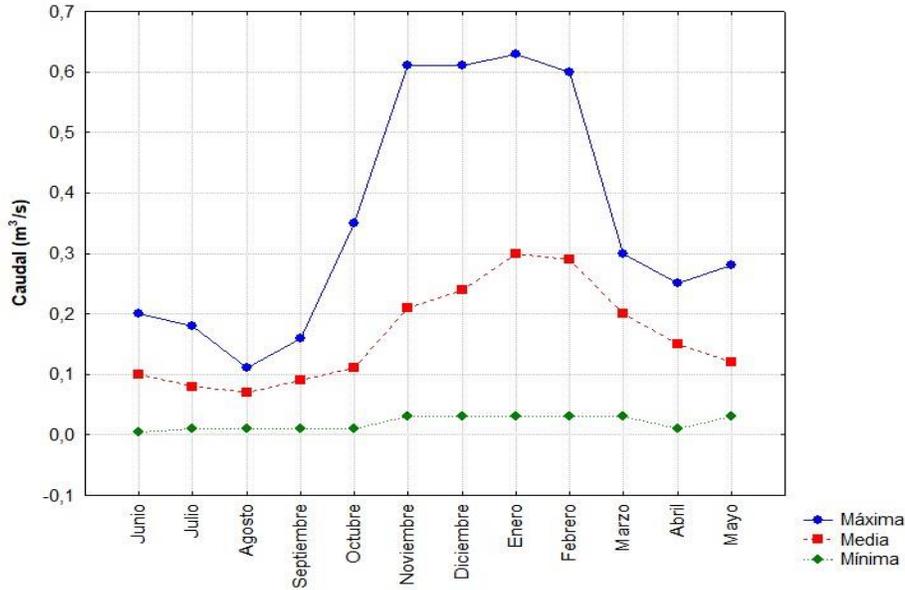


Figura 2.3.3 Caudales medios mensuales para una serie de nueve años. Los máximos y mínimos corresponden a valores extremos observados.

La temperatura media anual del aire fue de 14°C, pero registra variaciones muy amplias durante el año, desde -6°C en invierno hasta valores cercanos a los 40°C en verano (Fig. 2.3.4). Las temperaturas mínimas del invierno, aumentan en primavera alcanzando los máximos en verano (enero y febrero) para descender nuevamente en otoño. La temperatura mínima estuvo por encima de los 0°C desde noviembre hasta abril.

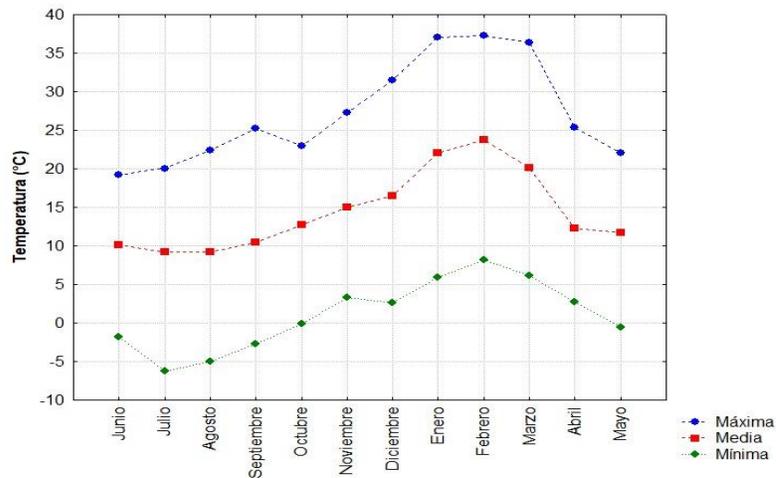


Figura 2.3.4 Temperatura del aire media para una serie de cuatro años. Los máximos y mínimos corresponden a valores extremos observados.

El sustrato del cauce estuvo conformado por bloques, guijarros, grava y arena. El tamaño medio de la arena (0,25-0,5 mm) fue el más frecuente, luego la arena fina (0,10-0,25 mm), mientras que la muy fina (0,10-0,05 mm) resultó la menos abundante.

En cuanto a la vegetación de los bordes del arroyo se registraron varias especies de *Larrea*, *L. divaricata*, *L. nítida* y *L. cuneifolia*; *Monttea aphylla* (ala de loro), *Fabiana sp.*, *Baccharis sp.* (chilca) y *Cortaderia rudiusscula* (cortadera). Estas comunidades están sometidas a crecidas periódicas del arroyo y al pastoreo de ganado vacuno, que provocan la remoción de la vegetación herbácea de los bordes del cauce, formando pequeñas islas de hojarasca y madera en el curso del arroyo.

2.4- Discusión y Conclusiones

El caudal del arroyo El Carrizal de las Burras es de origen glaciario, con un fuerte control de la precipitación nival permanente, con variaciones interanuales y estacionales.

Los picos de caudal a lo largo de seis años estuvieron por debajo de la media interanual y la mayor variabilidad anual fue observada en el 2015, debido a una caída de nieve inusual y la inhibición de la ablación debida a temperaturas inferiores a lo normal, que generaron la inflexión de la sequía que se venía produciendo (Poblete et al., 2017). Las variaciones interanuales están relacionadas con la sequía, que se acentuó a partir del 2010 en la región de los andes centrales de Argentina y Chile (Poblete et al., 2016). En este sentido, una característica de los glaciares es la mayor producción de agua durante los años de sequía, como efecto del balance de energía en la superficie del hielo (Milana, 1998), sin embargo, en el arroyo El Carrizal de las Burras, la temporada nival del 2015 tendió a aumentar los caudales máximos. En general los caudales registrados en los años de sequía, estuvieron por debajo de la media anual. Los caudales mínimos fueron los que presentaron menor variabilidad y en algunos de los años de sequía estuvieron por sobre la media interanual. Durante épocas con escasa nieve invernal, para la producción de mayor cantidad de agua es necesario el afloramiento de hielo antiguo

y sucio con menor reflectancia, que debe absorber más energía (Milana, 1998). Los principales factores que determinan la radiación solar que recibe el glaciar está relacionada con la ubicación en el terreno, la altitud, la orientación y la pendiente (UNEP, 2007).

Las variaciones estacionales del caudal fueron mayores a las interanuales y están relacionadas con los cambios de temperatura estacionales. El caudal fluvial se nutre de la fusión de nieve estacional, en años con más abundante cantidad de nieve la reflectancia del glaciar aumenta, disminuye la fusión y el glaciar recupera masa (Milana, 1998). Gran parte de las precipitaciones níveas en la cordillera frontal comienzan a principios de mayo, con un máximo entre junio y agosto para luego decrecer a fines de setiembre (Poblete et al., 2016). En estos meses del año se produce los caudales mínimos, mientras que en primavera y verano las temperaturas aumentan y fue el período de crecidas.

El análisis de las variaciones de caudal anual e interanual nos permite conocer los caudales extremos a los cuales estuvieron expuestas las comunidades biológicas del arroyo El Carrizal de las Burras en una serie de nueve años.

En cuanto a la vegetación ribereña del arroyo Las Burras, aporta hojas y ramas que forman acúmulos de vegetación en el cauce, y representan una importante fuente de energía para los macroinvertebrados (Vannote et al., 1980). En ríos de bajo orden en Patagonia también aparecen éstos acúmulos de hojas que mostraron mayor biomasa de materia orgánica particulada gruesa durante el estiaje (Velásquez & Miserendino, 2003).

Capítulo 3

Ensamble de macroinvertebrados bentónicos del arroyo El Carrizal de las Burras

3.1- Introducción

Los macroinvertebrados constituyen importantes comunidades biológicas que caracterizan los sistemas lóticos en las regiones andinas, en las que la estructura de las comunidades es determinada por los factores abióticos (tipo de sustrato, caudal, características químicas, y temperatura del agua), como los bióticos (recursos alimenticios, depredación y competencia). Los disturbios antrópicos como por ejemplo la introducción de especies, la construcción de represas, el uso del agua para la agricultura y el pastoreo, modifican la comunidad de macroinvertebrados, generando la desaparición de algunas especies y favoreciendo a otras más tolerantes que se transforman en las dominantes de la comunidad (Griffith et al., 2004).

El concepto de río continuo (CCR) (Vannote et al., 1980) permite interpretar la organización biológica en los ríos de acuerdo a cambios longitudinales en la energía cinética, en las variables físicas y a los cambios en la tasa de productividad/respiración, esto no es aplicable para ríos andinos con fluctuaciones en el caudal a lo largo del año. Esta condición los relaciona con el concepto de pulso de inundación (Junk et al., 1989), que considera a la dinámica de descarga en los ríos, como un factor con un impacto más directo en la biota, dado por el intercambio lateral entre la llanura de inundación y el canal del río y el reciclaje de nutrientes dentro de la llanura de inundación, no como la espiral de nutrientes propuesta en el CCR.

Los antecedentes de las especies de macroinvertebrados citadas para la provincia de San Juan se limitan a sólo un informe (UNOPS & PNUMA, 2016) generado por una mina de explotación de oro, más precisamente para los ríos Potrerillos, de Las Taguas, de La Palca, Blanco y Jáchal.

La riqueza taxonómica fue de 37 taxa y los más representativos fueron Copepoda, Chironomidae, Orthocladiinae, Oligochaeta, Hydropsychidae, Tardigrada, Nematoda y *Hyaella*.

Los objetivos de este capítulo son:

- Reconocer los patrones de la composición y abundancia estacional de la comunidad de macroinvertebrados en el arroyo El Carrizal de las Burras, con el propósito de determinar la disponibilidad de presas en el ambiente.
- Determinar la incidencia de las diferentes presas en la dieta de *H. macraei* y *O. mykiss*.

3.2- Materiales y Métodos

Los muestreos fueron realizados durante junio, octubre y diciembre de 2017 y mayo de 2018. Se establecieron tres sitios de muestreo, con una profundidad que osciló entre 10-20 cm. Las muestras de macroinvertebrados fueron tomadas con una red Surber de 250 μ de malla (0,09 m² área de muestreo) (Fig. 3.2.1), sobre rocas, en acúmulos de hojas, en el margen izquierdo (considerando contra-corriente) y en el centro del cauce. Posteriormente las muestras fueron fijadas en alcohol 96% y conservadas en alcohol 70%. Los macroinvertebrados fueron identificados y contados bajo microscopio estereoscópico, utilizando las claves de Domínguez & Fernández (2009) y Epler (2001). La temperatura del agua y del aire se registró mediante un termómetro digital TES. La velocidad de corriente fue medida en el centro del arroyo aplicándose el método de Gordon et al. (1992) y la profundidad promedio del cauce se midió utilizando una varilla graduada.



Figura 3.2.1 Toma de muestras de macroinvertebrados con red Surber

Análisis de datos

La riqueza y la diversidad de especies de macroinvertebrados del arroyo El Carrizal de las Burras fueron calculadas usando el programa PAST (Paleontological Statistics Version 3.20). La riqueza está dada como el número total de taxa (familias/subfamilias o géneros).

Además, se aplicó el índice de diversidad de Simpson o de Dominancia ($D = \sum (n_i/n)^2$), que varía desde 0 (todas las taxa están igualmente presentes) a 1 (una taxa domina completamente a la comunidad); donde n_i es el número de individuos del taxón.

En cuanto a la medición de la equitatividad se aplicó el índice recíproco de Simpson (1-D), que oscila entre 0 y 1, en este caso cuanto mayor sea el valor, mayor será la diversidad de la muestra.

También se aplicó el índice de Shannon (entropía) que refleja la diversidad de una comunidad sobre la base de dos factores: la abundancia relativa de individuos (heterogeneidad) y el número de taxa (riqueza), varía desde 0 para comunidades con un solo taxón hasta valores altos para comunidades con numerosas taxa.

Para detectar diferencias significativas ($p < 0.05$) entre las estaciones se aplicó el test de ANOVA no paramétrico de Kruskal-Wallis.

Además, se ajustó un modelo de regresión de la abundancia de macroinvertebrados en función de las variables ambientales utilizando el programa R Studio Versión 1.0.136. El modelo de regresión se ajustó a una distribución de Poisson (GLMP) (McCullagh & Nelder, 1989) para evaluar el efecto de la temperatura del aire (variable explicativa) sobre la abundancia de macroinvertebrados (variable respuesta).

Para medir el volumen de los ítems presa consumidos se determinó mediante la fórmula de la esfera elipsoide de Dunham (1983), $V = 4/3\pi (1/2L) (1/2W)^2$, donde V es el volumen, L es la longitud de la presa y W es el peso de la presa.

El análisis exploratorio de la variación estacional de los taxa se realizó con un análisis jerárquico (Cluster), construido con agrupamiento de ligamiento aritmético UPGMA.

El índice Bray Curtis fue utilizado como medida de similitud para la densidad y para el volumen. El agrupamiento fue construido a partir de la medida de distancia euclidiana sobre datos transformados (log10), sólo se utilizaron los taxa colectados con más del 10% de abundancia.

3.3- Resultados

La cantidad de individuos registrados fue de 4297, distribuidos en 7 órdenes y se pudieron determinar 12 familias, 2 subfamilias y 7 géneros, además en algunos casos se consideraron los estadios de madurez.

La mayoría de las especies colectadas corresponden a la clase Insecta. La mayor densidad estuvo representada por Coleoptera y Diptera. Se identificaron 3 subfamilias de Chironomidae (Orthoclaadiinae, Podonominae y Tanypodinae) y los géneros *Cricotopus*, *Corynoneura*, *Limnophyes* y *Onconeura*.

Sólo en escasas oportunidades se registraron Lumbriculidos.

En cuanto a las variables ambientales, no se registraron diferencias significativas en la temperatura del agua, ni la del aire ni en la velocidad del agua para el período de muestreo entre las estaciones del año (Tabla 3.3.1).

Tabla 3.3.1 Datos ambientales correspondientes a las fechas de los muestreos de macroinvertebrados, el estadístico de la prueba de Kruskal Wallis (H) y el valor p asociado.

	Otoño	Invierno	Primavera	Verano	H	P
Temperatura del agua (°C)	6,1	5,4	5,1	18,5	3	>0,9
Temperatura del aire (°C)	11,8	9,5	14,8	20	3	>0,9
Velocidad m/s	1	1,3	1,7	1,4	3	>0,9
Profundidad (cm)	23,4	23,6	20,4	30,5		

La densidad total de macroinvertebrados en la primavera fue de 3018 ind/m², aumentó en verano a 3737 ind/m², alcanzando su máximo valor en otoño con 7877 ind/m² y el mínimo en invierno con 1281 ind/m² y mostró diferencias significativas (H=15; P=0,0017).

La variación del índice de Shannon y de dominancia, a lo largo de las estaciones del año fue baja, mostró una menor diversidad en invierno con aumentos en primavera, alcanzando un valor máximo en verano y disminuyendo nuevamente en otoño. La mayor riqueza de taxones, diversidad y equitatividad y menor dominancia se registró en el verano. Mientras que el otoño presentó mayor riqueza que el invierno, pero menor equitatividad y mayor dominancia (Tabla 3.3.2).

Tabla 3.3.2 Número de taxones, riqueza (S), dominancia (D), equitatividad (1-D) y diversidad (H'), para las estaciones del año.

Estación	Índices			
	S	D	1-D	H'
Primavera	17	0,3	0,7	1,6
Verano	21	0,2	0,8	2,0
Otoño	19	0,4	0,6	1,4
Invierno	12	0,3	0,7	1,3

La comunidad de macroinvertebrados mostró dominancia de Dípteros (1985 ind/m²), seguida por los Coleópteros (1739 ind/m²), mientras que los Ephemeroptera (128 ind/m²) y los Trichoptera (95 ind/m²) presentaron una baja densidad.

Estacionalmente, la comunidad de macroinvertebrados fue dominada por larvas de *Cricotopus* en otoño, larvas de Elmidae en invierno, por adultos de Elmidae (*Austrelmis*) en primavera - verano, y también en invierno. Entre las larvas de Díptera, *Cricotopus* representó la mayor densidad en otoño, invierno y primavera, mientras que en verano lo hicieron las larvas de Simuliidae. Las ninfas de Ephemeroptera (Baetidae) y Plecoptera (*Notoperla*) mostraron mayor densidad en

verano. Las larvas de Trichoptera, registraron mayor densidad en otoño y verano y los odonatos fueron los menos representados (Tabla 3.3.3).

Tabla 3.3.3 Porcentaje de densidad por orden, densidad media de taxones (ind/m²) por estación y desvío estándar (\pm SD)

Taxa	Invierno		Primavera		Verano		Otoño	
Lumbriculida (%)	0,07		2		0,083		0,04	
Lumbriculidae	11	2	1	0,5	11	1,9	11	1,9
Coleoptera (%)	97,88		83,08		55,02		40,72	
<i>Autrelmis</i> (A)	6174	45	36961	111	4333	38	395	11,5
Elmidae (L)	9618	57	393	11,4	2801	30,6	10517	59,2
Staphylinidae	0	0	96	5,7	3	1	6	1,4
Diptera (%)	2,04		16,8		37,25		57,98	
Ceratopogonidae (P)	1	0	1	0,5	1	0,5	3	0,9
Chironomidae (P)	0	0	19	2,5	56	4,3	473	12,6
<i>Coryneura</i> (L)	0	0	0	0	2	0,8	51	4,1
<i>Cricotopus</i> (L)	321	10	6611	46,9	938	17,7	14606	69,8
<i>Limnophyes</i> (L)	0	0	0	0	834	16,7	11	1,9
<i>Onconeura</i> (L)	0	0	1	0,5	3	0,9	3	0,9
Podonominae (L)	5	1	216	8,5	21	2,6	194	8
Tanypodinae (L)	1	0	1	0,5	278	9,6	179	7,7
Simuliidae (L)	2	1	723	15,5	2693	30	25	2,9
Simuliidae (P)	0	0	3	0,9	6	1,4	2	0,8
Ephemeroptera (%)	0,01		0,08		5,5		0,42	
Baetidae (N)	1	0	2	0,8	709	15,4	8	1,6
Leptophlebiidae (N)	1	0	32	3,3	5	1,2	105	5,9
Odonata (%)	0		0		0,05		0	
Aeshnidae (N)	0	0	0	0	6	1,4	0	0
Plecoptera (%)	0		0		0,2		2	
Perlidae (N)	0	0	0	0	0	0	1	0,5
<i>Notoperla</i> (N)	0	0	0	0	21	2,6	0	0
Trichoptera (%)	0,01		0,04		1,94		0,84	
Hydrobiosidae (L)	0	0	14	2,2	3	0,9	0	0
Leptoceridae (L)	1	0	1	0,5	1	0,5	224	8,6

<i>Ochrotrichia</i> (L)	1	0	3	0,9	248	9,1	1	0,5
-------------------------	---	---	---	-----	-----	-----	---	-----

Los taxa más comunes corresponden a las familias Ortocladiinae (Diptera) y Elmidae (Coleoptera). Las larvas de *Cricotopus* fueron las más abundantes de la familia Orthocladiinae, mientras que el resto presentó muy baja abundancia a lo largo del período de muestreo (Fig.3.3.2).

La variación de la abundancia de larvas de Elmidae (GLMP; $P = 1,44 \times 10^{-13}$), larvas de *Cricotopus* (GLMP; $P = <2 \times 10^{-16}$) y adultos de Elmidae (GLMP; $P = <2 \times 10^{-16}$) presentaron diferencias estadísticamente significativas en relación a la temperatura del agua. Las larvas de *Cricotopus* y las larvas de Elmidae presentaron un pico en otoño (temperatura de 6,1°C). La abundancia absoluta de larvas de Elmidae disminuye en primavera y comienza a aumentar la cantidad de adultos (Fig. 3.3.2).

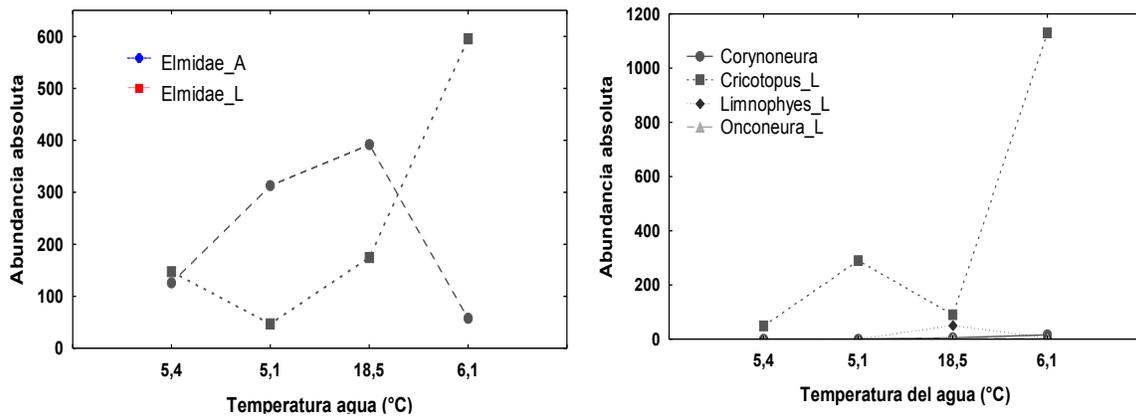


Figura 3. 2.2 Variación de la abundancia de los taxa más comunes en relación a la temperatura del agua en las estaciones del año.

El análisis del cluster de agrupamiento del volumen de individuos de cada taxa determinada, permite identificar 3 nodos (Fig. 3.3.3), uno de ellos integrado por los Lumbriculidae, los Elmidae (L) y los Elmidae (A) que son los que registraron mayor volumen, otro formado por los taxa poco frecuentes y que aportaron escaso volumen

y el último integrado por *Cricotopus* y Simuliidos que registraron mayor frecuencia, pero de pequeño tamaño y mayor aporte de volumen.

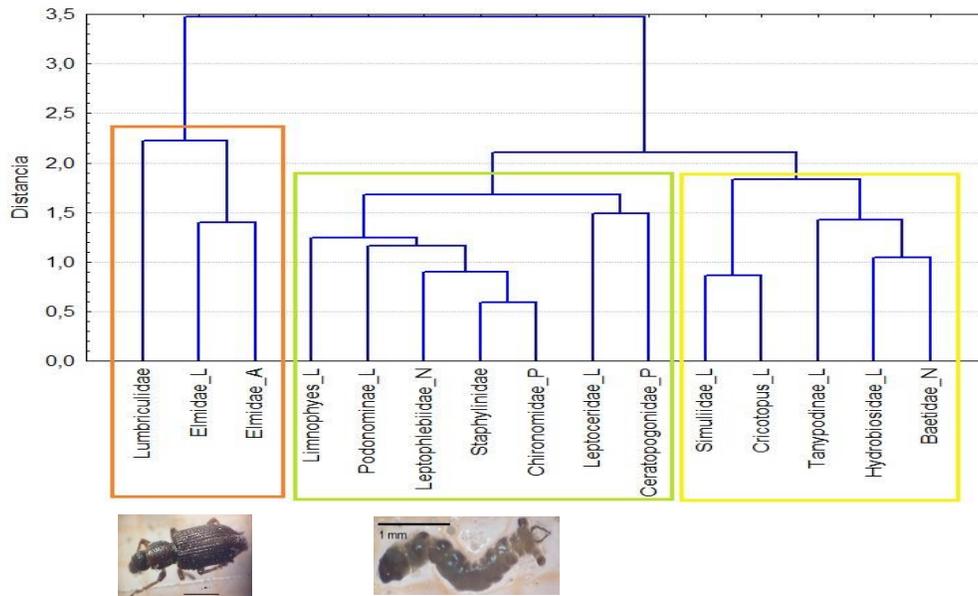


Figura 3.3.2 Cluster de agrupación de volúmenes transformados (\log_{10}) y construido a partir de la distancia euclídea, de los macroinvertebrados bentónicos del Arroyo El Carrizal de las Burras.

3.4- Discusión y Conclusiones

La composición taxonómica de la comunidad de macroinvertebrados fue similar, en cuanto a los órdenes presentes, con los registrados en otros ambientes andinos de la región de Cuyo (Scheibler & Debandi, 2008; Scheibler et al., 2014) y menos diversa que en ríos de zonas áridas del noroeste (Hankel, et al., 2018). Más del 90% de los ejemplares analizados correspondieron a Coleoptera y Diptera, presentes en todas las estaciones del año. Esta composición difiere con lo registrado para otros ríos andinos de Cuyo (Scheibler & Debandi, 2008; Scheibler et al., 2014) del noroeste (Molineri, 2008) y de la Patagonia (Miserendino, 1995; Miserendino & Pizzolon, 2003), en los que prevalecen los Ephemeroptera, los Plecoptera y los Trichoptera.

Entre los dípteros, los Orthocladiinae, fueron los que registraron la mayor densidad, como ya fuera señalado para otros ambientes de la región andina de Argentina

(García & Añón Suárez, 2007; Medina et al., 2008; Scheibler et al., 2008,) y coincidiendo con lo registrado en general para los Chironomidae en los ambientes acuáticos continentales (Dominguez & Fernández, 2009). El género *Cricotopus* fue el más abundante de los Orthoclaadiinae, en todas las estaciones del año, probablemente debido al amplio rango de variables ambientales a los cuales puede adaptarse (Fittkau, 1986). La mayor abundancia de *Cricotopus* registrada en otoño coincidió con lo señalado para un arroyo serrano en Córdoba (Zanotto-Arpellino et al., 2015).

Algunos taxos como Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera estuvieron poco representados, probablemente esté relacionado con la presencia de la trucha arco iris y a las características del arroyo. Al respecto, en arroyos de cabecera de los Estados Unidos, se comprobó que la introducción de la trucha disminuyó la densidad de taxos de invertebrados comunes y entre ellos algunos incluyeron Ephemeroptera y Trichoptera (Herbst et al., 2009).

Los coleópteros de la familia Elmidae fueron muy abundantes y con mayor aporte en volumen, junto con Lumbriculidae. En general las larvas y adultos de Elmidae son pequeños y comunes en aguas corrientes bien oxigenadas (Domínguez & Fernández, 2009), en particular *Austrelmis* se registró con una alta dominancia en la región media del río Uspallata y en arroyos del noroeste argentino (Molineri, 2008; Scheibler et al., 2008). Usualmente, los Elmidae cumplen un rol importante en las cadenas tróficas de los ecosistemas acuáticos, procesando la materia orgánica y además como alimento de peces y aves acuáticas (Brown, 1987; White & Roughley, 2008). Las larvas y los adultos de los Elmidae comparten el mismo tipo de ambientes y se los puede encontrar en plantas acuáticas, barro, raíces, troncos, piedras, hojarasca y también en la columna de agua, los adultos son acuáticos la mayor parte de su vida (Domínguez & Fernández, 2009).

La estructura de la comunidad de macroinvertebrados del arroyo El Carrizal de las Burras fue similar a la registrada para el sector medio del río Uspallata, donde se observó la dominancia de los Chironómidos y el bajo porcentaje de

Ephemeropteros, Plecópteros y Trichópteros, esta estructura fue relacionada con la urbanización de este segmento del río (Scheibler et al., 2008).

Capítulo 4

Ecología trófica de las poblaciones simpátricas de *H. macraei* y *O. mykiss* del arroyo El Carrizal de las Burras

4.1- Introducción

Los salmónidos presentan cambios ontogénicos en la alimentación, en general los juveniles depredan principalmente invertebrados, mientras que los ejemplares, de tallas mayores a 150-mm, se comportan como bentófagos y piscívoros (McIntosh, 2000; Keeley & Grant, 2001). Se ha comprobado que el crecimiento de los salmónidos es más rápido en lagos y en los océanos que en los arroyos y en el agua dulce (Gross, 1987; Gulseth & Nilssen, 1999). Se plantearon dos hipótesis para explicar este patrón, una está referida al tamaño de las presas disponibles en el ambiente y la otra está relacionada con el tamaño al que los salmónidos comienzan a alimentarse de peces (Mittelbach & Persson, 1998; Keeley & Grant, 2001). En nuestro país los análisis de la dieta de la trucha se han concentrado en ríos, lagos y arroyos patagónicos (Buria et al., 2009; Di Prinzio et al., 2012, 2013, 2015; Juncos et al., 2014; Macchi et al., 1999; Tagliaferro et al., 2015) y sólo hay una contribución para la zona de Las Yungas (Molineri, 2008).

Respecto a la dieta de *H. macraei*, existen algunas contribuciones realizadas en ambientes patagónicos (Ferriz, 1994, 2012; Barriga & Battini, 2009), las cuales señalaron a los cambios ontogénicos en la dieta vinculados al tamaño de las presas y probablemente a la elección de las mismas con el uso del microhábitat (Barriga & Battini, 2009). En general, los datos biológicos y reproductivos de *H. macraei* son escasos, en este trabajo se incluyen, el análisis de la relación longitud-peso, el ciclo reproductivo y el factor de condición, con el objetivo de relacionarlos con las variaciones intra-poblacionales de la dieta.

Los objetivos fueron analizar los hábitos alimentarios de las poblaciones simpátricas de *H. macraei* y *O. mykiss* del arroyo El Carrizal de las Burras, comparar las

variaciones intrapoblaciones respecto a las estaciones del año y el estadio del ciclo reproductivo y determinar la existencia de selección de presas en ambas especies.

4.2- Materiales y métodos

El muestreo fue realizado a lo largo de 3 km en el arroyo El Carrizal de las Burras, con una distancia de 100m entre cada una, durante 6 horas diarias, entre las 10 y 16 h, en el transcurso de dos días por mes. Los meses correspondieron a diciembre de 2012, abril de 2013, octubre de 2013, mayo de 2014, octubre de 2014, enero de 2015 para ambas especies. En los muestreos de junio, octubre (2017) y mayo (2018) únicamente se capturó *H. macraei*. En la captura de los ejemplares se emplearon redes de mano (tamaño de malla de 1 mm) y cañas de pescar. Se tomaron muestras de micro hábitats como rocas, hojas acumuladas y socavones, con el propósito de capturar peces de diferentes tallas, que fueron fijados in situ con formalina (10%) y posteriormente en el laboratorio, se extrajeron los tractos digestivos.

Los contenidos fueron observados bajo microscopio estereoscópico con el fin de identificar y medir las presas, que fueron determinadas siguiendo la clasificación de Ross (1982), Peña Guzmán (1998), Epler (2001), Domínguez & Fernández (2009).

En el caso particular de *H. macraei*, se determinó el estadio del desarrollo gonadal, mediante una lupa binocular estereoscópica, siguiendo el criterio de Casatti (2003), donde se describen tres estadios:

Inmaduros: hembras con ovarios traslúcidos, laminares y machos con testículos transparentes y filamentosos,

En maduración: hembras con ovarios blancos, desarrollados como sacos, con ovocitos de color blanco, y machos con testículos blancos, desarrollados como una cinta estrecha, con bordes más claros,

Maduros con ovarios amarillentos, con ovocitos grandes y algunos más pequeños blanquecinos y machos con testículos de color gris bien desarrollados, con forma de cinta con bordes uniformes.

Para definir el estadio del desarrollo gonadal de las hembras de *O. mykiss* se utilizó el tamaño de los ovocitos, siguiendo el criterio de Toledo et al. (1994):

Inmaduras: ovocitos con diámetro menor a 0,3mm.

En maduración: diámetro de los ovocitos entre 0,3 y 2,5mm.

Maduras: diámetro de los ovocitos mayor de 2,5mm.

En los machos se utilizó la caracterización morfológica de los testículos, considerando como inmaduros a los transparentes, delgados, cilíndricos y simétricos (Salas-Benavides & López-Macías, 2012) y como maduros a los que se presentan como estructuras anchas, de color crema (Godoy, 2003).

Análisis de los datos

Entre los parámetros ambientales, temperatura del aire y caudal, se establecieron correlaciones con los datos morfométricos y reproductivos.

La variación de la temperatura del agua se analizó mediante la prueba de Kruskal-Wallis.

En el análisis de la composición de la dieta, se determinó el volumen de los ítems presas mediante la fórmula de la esfera elipsoide de Dunham (1983), $V = 4/3\pi (1/2L)(1/2W)^2$, donde V es el volumen, L es la longitud de las presas y W es el ancho de la presa. Posteriormente, se calculó la frecuencia de ocurrencia (%F_i), el porcentaje de numerosidad (%N_i), y el porcentaje del volumen (%V_i):

$\%F = (N/N_i) * 100$, donde N_i es el número de estómagos que contienen una categoría y N es el número total de estómagos

$\%N_i = (N/N_i) * 100$ donde N_i es el número de presas i y N es el total de ítems presa.

$\%V = (V/V_i) * 100$ donde V_i es el volumen de la presa i y V es el volumen total del ítem presa.

Se calculó el índice de importancia relativa (IRI):

$$IRI = (F\% + N\%) V\%$$

Se determinó el %IRI= $(IRI/\sum IRI*100)$ para cada presa, clasificados como: Presa fundamental= $IRI\%>75\%$; presa secundaria= $75\%>IRI\%>50\%$, presa accesoria= $50\%>IRI\%>25\%$ y presa accidental= $IRI\%<25\%$.

La diversidad de la dieta fue evaluada usando el índice de Shannon–Weaver (H'). El análisis de estrategias alimentarias fue caracterizado por el método gráfico modificado de Amundsen (Amundsen et al., 1996).

Para comparar la similitud de la abundancia de ítems presas de la dieta de *H. macraei* y *O. mykiss*, en diferentes estaciones y por sexo y estadio de madurez, se utilizó la técnica de escalamiento multidimensional no métrica (N-MDS) utilizando distancia de Bray-Curtis (Clarke, 1993). Previo a los análisis, la matriz de abundancia de presas fue transformada con $\log(x+1)$. La hipótesis de similitud entre grupos fue evaluada usando un análisis de similitud (ANOSIM) con un valor de referencia de $p < 0,05$. Para establecer potenciales diferencias intra poblacionales en las composiciones de las dietas de truchas y bagres fueron realizados análisis de disimilitud, SIMPER (Clarke, 1993). Para los análisis estadísticos se utilizó el software R Studio Version 1.0.136.

En cuanto a otros parámetros biológicos se evaluó:

- ✓ La relación longitud – peso mediante una regresión lineal, para obtener los valores de la ordenada al origen (a) y la pendiente (b) como coeficiente de crecimiento de la ecuación:

W (peso total en (g)) = $a * L^b$ (Froese, 2006), donde el crecimiento es isométrico si $b=3$, si $b>3$ los individuos aumentan más el peso que la longitud con crecimiento alométrico positivo y si $b<3$, corresponden a crecimiento alométrico negativo.

- ✓ La relación entre la talla y el peso fue calculada con el índice de Fulton (K) mediante la siguiente fórmula:

$K = 100 \times (\text{peso total (g)} / \text{longitud}^3(\text{mm}))$, se calculó estacionalmente, para determinar si se registraron variaciones a lo largo del año.

- ✓ El índice Gonadosomático:

IGS= 100 × (peso de la gónada (g)/peso total (g)).

✓ El índice de repleción

IR= Peso del contenido estomacal (g) * 100 / Peso corporal (g), IR < 0,5 corresponde a estómagos vacíos, 0,5 < IR < 1 a estómagos con contenido medio e IR > 1 a estómagos llenos.

La variación anual de ambos índices fue evaluada mediante pruebas de ANOVA y posteriormente para las comparaciones múltiples se aplicó el test de Tukey.

Mediante la aplicación del índice de selección de Ivlev, se evaluó la elección de las presas, comparando el consumo con la disponibilidad en el ambiente

$$E = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}$$

donde r_i es el % de la $presa_i$ en el estómago y p_i es el % de la $presa_i$ en el ambiente. El índice de selección (E) varía entre -1 y 0, cuando la selección es negativa y entre 0 y +1 cuando la selección es positiva (Manly et al., 1993). Los valores cercanos a cero indican una selección proporcional a la abundancia del ítem en el ambiente. Obviamente existe selección positiva de una presa cuando su presencia es mayor en los tractos digestivos del depredador que en el ambiente. Si el valor de E = 1 indica que un ítem consumido por un depredador no fue encontrado en el ambiente y, por el contrario, un valor de E = -1 representa un ítem presente en el ambiente y no registrado en la dieta.

4.3- Resultados

Características biológicas y reproductivas de *H. macraei*

Los ejemplares de *H. macraei* capturados corresponden a tallas entre 32 y 136 mm (LE) y pesos entre 0,14 y 21,6 g. La relación longitud-peso mostró un tipo de crecimiento alométrico negativo considerando el coeficiente de crecimiento b en machos y en hembras (Tabla 4.3.1).

Tabla 4.3.1 Modelos lineales de las variables peso total-longitud estándar en machos y hembras de *H. macraei* y tallas promedio, mínimas y máximas.

<i>H. macraei</i>	a	b	p-valor	R ²	LE (mm)		
					Mín	Máx	Media
Machos	9,29	0,18	4,37e-10 ***	0,78	51	13	100,61
Hembras	12,73	0,22	8,87e-16 ***	0,87	32	133,8	91,5

El IGS muestra diferencias significativas entre sexos ($p < 0,001$) y fue mayor en hembras y registró cambios significativos respecto de las estaciones del año ($H = 21$; $P = 0,006$), resultó mínimo ($1,49 \pm 1,05$) en otoño, aumentó en primavera ($2,34 \pm 2,56$) y el máximo se registró en verano ($4,34 \pm 4,68$). En machos el IGS no varió significativamente ($H = 10,72$; $P = 0,21$) entre estaciones (Fig. 4.3.1).

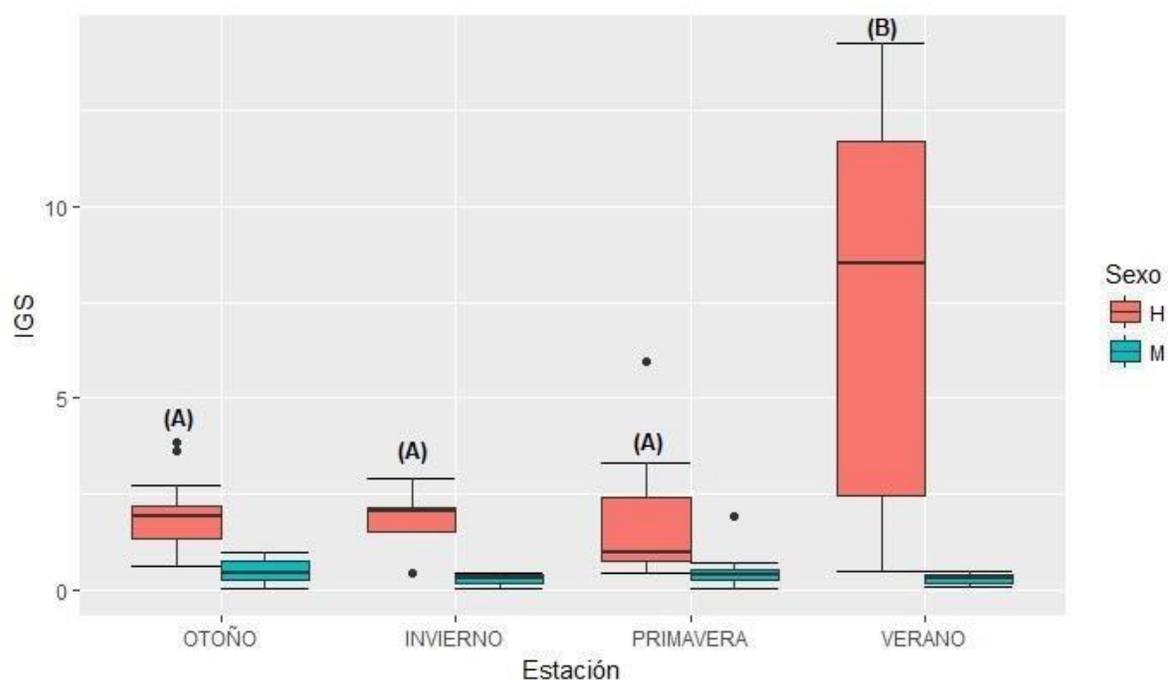


Figura 4.3.1. Variación estacional del Índice gonadosomático (%) de hembras y machos de *H. macraei*. Letras diferentes muestran diferencias significativas en el IGS de hembras. La caja representa el recorrido intercuartílico, la línea dentro de la caja representa la mediana de los datos.

La variación anual de K en hembras mostró diferencias significativas, con valores máximos en primavera y verano (Fig. 4.3.2), en esta última estación se estableció una relación lineal significativa con la temperatura del ambiente ($F=32,96$; $p<0,0001$) y el caudal ($F=10,74$; $p 0,002$). El valor mínimo de K se obtuvo en otoño, tanto para machos como para hembras en las que K estuvo relacionado con el período reproductivo, al correlacionar con el IGS ($\rho =0,44$; $P<0,001$).

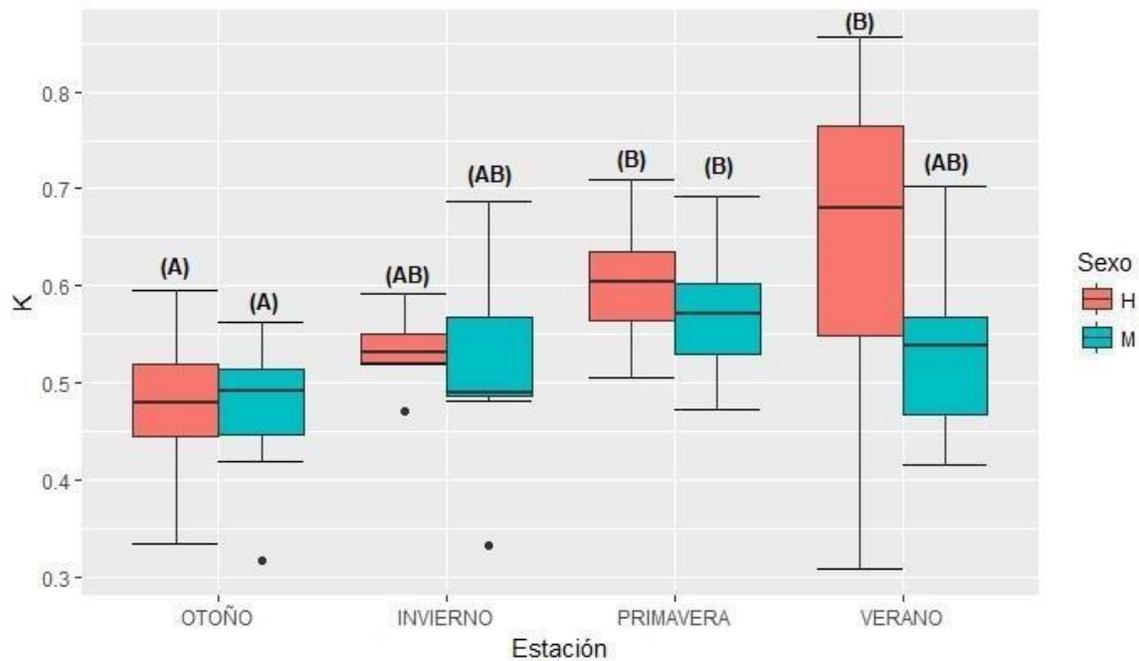


Fig. 4.3.2. Variación estacional del factor de condición K en machos y hembras de *H. macraei*. Letras distintas indican diferencias significativas por sexo, entre estaciones. La caja representa el recorrido intercuartílico, la línea dentro de la caja la mediana de los datos.

Los análisis señalan a primavera como la estación en la cual se alimentaron más intensamente ($IR=6,14$) y mostraron diferencias significativas respecto al resto de las estaciones ($H=25$; $P=0,0001$).

Variación intra-poblacional en la dieta de *H. macraei*

Del total de individuos analizados ($n=116$), solo 7% de ellos estaban vacíos y correspondieron al muestreo de invierno.

La estrategia alimentaria del bagre de torrente *H. macraei* en el arroyo El Carrizal de las Burras fue carnívora generalista. Los ítems presa con el mayor porcentaje de volumen y que fueron consumidos por pocos ejemplares correspondieron a *Austrelmis* ($X_{\text{longitud}}=0,3\text{cm}$) y Cicadellidae ($X_{\text{longitud}}=0,3\text{cm}$). En cambio, los ítems presa con baja abundancia específica y consumidos por numerosos ejemplares fueron larvas de Chironomidae, Elmidae y Trichoptera (Fig. 4.3.3).

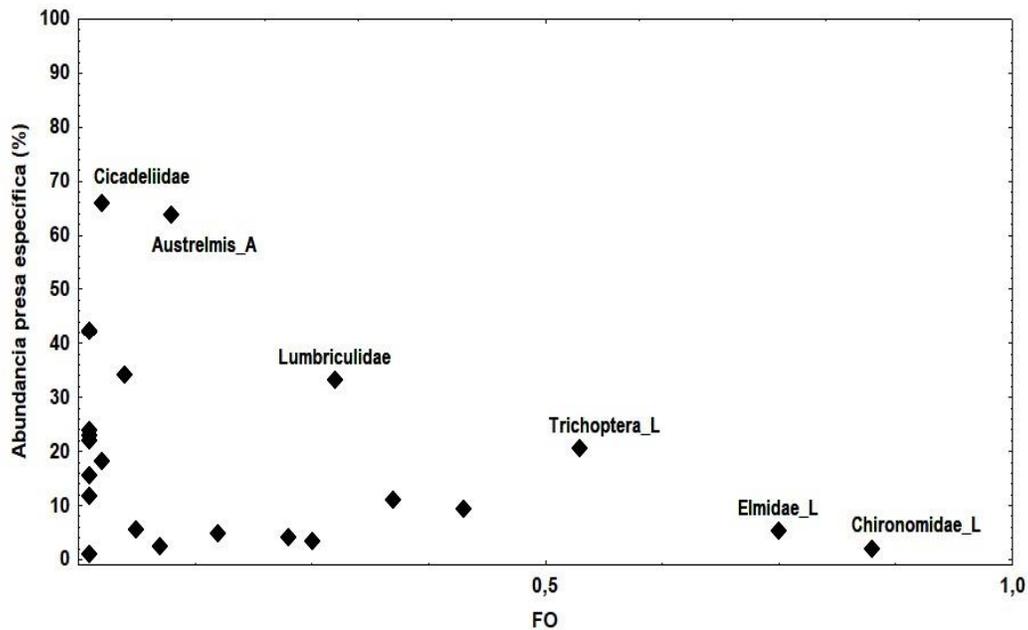


Figura 4.3.3. Diagrama de estrategia alimentaria: abundancia específica de presas en el contenido estomacal y la frecuencia de ocurrencia de las presas en la dieta de *H. macraei*.

La abundancia de presas en la dieta del bagre de torrente mostró diferencias significativas entre las estaciones (ANOSIM; $R= 0,3$; $P= 0,001$). De acuerdo al gráfico de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) la mayor distancia en las abundancias de las presas se observa entre el invierno-primavera y primavera-verano (Fig. 4.3.4).

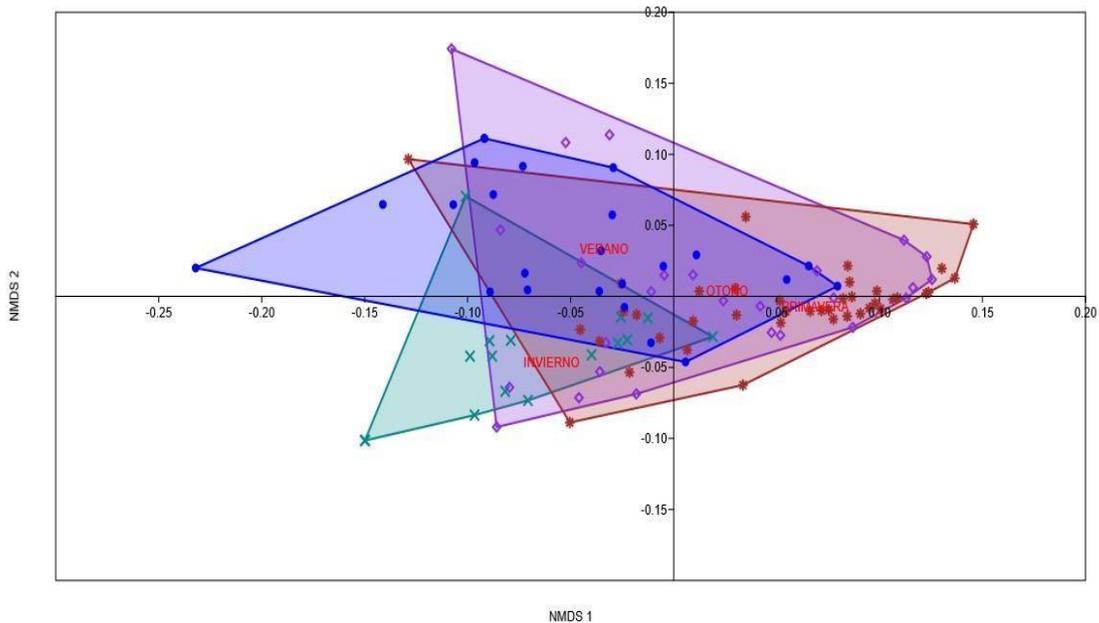


Figura 4.3.4 Gráfico de escalamiento multidimensional no – métrico (2D) usando distancia Bray-Curtis para mostrar el grado de similitud de la composición en la abundancia de presas de la dieta de *H. macraei* agrupadas por estación. La proximidad de los símbolos indica un alto grado de similitud (Stress=0,14). Verde-invierno, azul-verano, rojo-primavera, lila-otoño.

La intensidad en la alimentación analizada mediante el índice de repleción presentó fluctuaciones estacionales ($H=13,55$; $P=0,0035$), siendo la primavera, el período con mayor intensidad de alimentación (Fig. 4.3.5). El registro de estómagos vacíos observado en invierno, fue similar a la media registrada para el otoño, la cual presentó el promedio más bajo. Sin embargo, la variabilidad en invierno fue más próxima a la del verano.

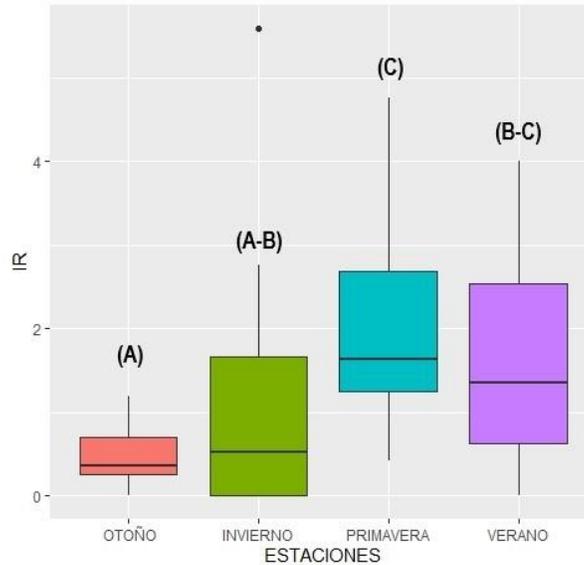


Figura 4.3.5. Variación estacional del índice de repleción IR en ejemplares de *H. macraei*. Letras distintas indican diferencias significativas por estaciones.

El análisis SIMPER mostró similitudes en variables entre las estaciones. Las larvas de Chironomidae fueron las presas responsables de las diferencias entre primavera-otoño, primavera-invierno y primavera-verano. Si bien son las presas con mayor contribución en todas las estaciones, en primavera fue cuando presentaron la mayor abundancia media. El solapamiento fue mayor en invierno-verano (similitud= 59.38%), el porcentaje de contribución a la disimilitud de larvas de Chironomidae disminuye y aumenta el de las larvas de Elmidae (29%), con mayor abundancia en invierno (Tabla 4.3.2).

Tabla 4.3.2 Resultados del análisis SIMPER de la dieta *H. macraei* en las diferentes estaciones del año. Promedio de abundancia de las presas, porcentaje de contribución a la disimilitud (% contrib.), porcentaje acumulativo (% acum.). Las presas que aportaron menos del 5% fueron excluidas de la tabla.

Taxa	Contrib.%	Acum. %	Abundancia Media	
			Otoño	Primavera
Chironomidae(L)	76,1	76,1	77,3	112
Elmidae(L)	7,339	83,44	4,96	3,67
Simuliidae(L)	6,325	89,76	6,38	1,82
			Otoño	Verano
Chironomidae(L)	59,28	59,28	77,3	19,5
Elmidae(L)	16,78	76,07	4,96	9,13
Simuliidae(L)	8,855	84,92	6,38	1,63
Trichoptera(L)	6,714	91,63	2,92	2,17
			Primavera	Verano
Chironomidae(L)	73,08	73,08	112	19,5
Elmidae(L)	11,31	84,38	3,67	9,13
			Invierno	Otoño
Chironomidae(L)	62,9	62,9	7,76	77,3
Elmidae(L)	11,78	74,68	47,1	4,96
Simuliidae(L)	10,19	84,87	5,88	6,38
Trichoptera(L)	9,01	93,88	2,76	2,92
			Invierno	Primavera
Chironomidae(L)	78,91	78,91	7,76	112
Elmidae(L)	5,105	84,01	47,1	3,67
Trichoptera(L)	4,789	88,8	2,76	1,15
			Invierno	Verano
Chironomidae(L)	40,62	40,62	7,76	19,5
Elmidae(L)	28,49	69,11	471	9,13
Trichoptera(L)	12,98	82,1	2,76	2,17
Lumbriculidae	6,672	88,77	5,88	1,38
Simuliidae(L)	5,34	94,11	5,88	1,63

La dieta de los diferentes estadios de desarrollo de *H. macraei* mostró solapamiento en la abundancia de presas. La comparación gráfica de la abundancia relativa de las presas muestra solapamiento por la cercanía entre los puntos (Fig. 4.3.6), sin mostrar diferencias significativas (ANOSIM, $R = -0,054$; $P = 0,9$).

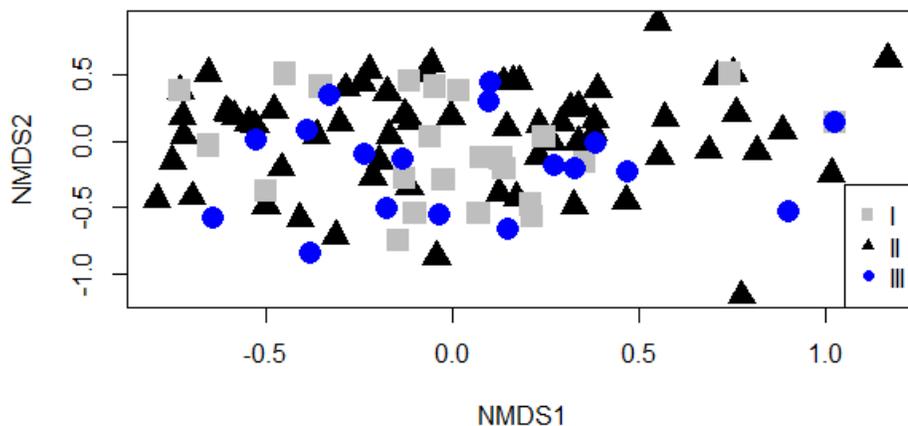


Figura 4.3.6 Comparación gráfica (N-MDS, 2D) utilizando la distancia Bray-Curtis de la abundancia de presas en la dieta de *H. macraei* agrupados por estado de madurez (Stress = 0,19).

La comparación de la composición de la dieta por frecuencia de ocurrencia, numerosidad y volumen de las presas presentó diferencias entre los estadios y los sexos. La dieta de los machos presenta una mayor amplitud de nicho. En cuanto a la importancia de los ítems, las larvas de Chironomidae son presas fundamentales para los machos y juveniles, secundarias para los inmaduros y accesorias en la dieta de las hembras. También fueron las más frecuentes (%FO) y abundantes (%N) en todos los estadios de madurez y el ítem de mayor volumen (%V) en machos y juveniles, mientras que las larvas de Simuliidae fueron en los inmaduros y Lumbriculidae en hembras. Las larvas de Elmidae son presas accesorias y predominantes en términos de frecuencia de ocurrencia, en las hembras (Tabla 4.3.3). Las ninfas de Ephemeroptera fueron más frecuentes en los adultos, pero con bajo %N.

El volumen de las presas registró diferencias significativas entre las estaciones ($H=13$; $P=0,0029$) y entre los estadios de madurez ($H=12,4$; $P=0,002$). El menor volumen de presas se observó en invierno y en los individuos inmaduros.

Los resultados de la aplicación del índice de Ivlev indican que las presas presentes en el ambiente, pero ausentes en los tractos digestivos de *H. macraei* fueron como los adultos *Austrelmis* durante otoño, primavera y verano, las ninfas de Odonata en verano, las ninfas de Plecoptera en otoño y verano y las pupas de Ceratopogonidae en invierno y verano. Mientras que también se registraron en la dieta algunas presas que no fueron colectadas en el ambiente, como el caso de los Ostracodos en otoño, primavera y verano, y las pupas de Chironomidae en invierno.

La selección positiva de las larvas de Chironomidae fue para todas las estaciones y la alimentación fue proporcional a la abundancia en el ambiente en otoño. Algunas de las presas seleccionadas positivamente sólo en una estación con valores cercanos a cero, fueron las pupas de Ceratopogonidae ($E=0,05$) en otoño, las larvas de Elmidae ($E=0,19$) en verano y con valores más próximos a 1, las ninfas de Ephemeroptera ($E=0,84$) en invierno. Las preferidas en 2 estaciones fue Lumbriculiidae en primavera y verano y, Simuliidae en otoño e invierno. Por el contrario, las presas seleccionadas negativamente sólo en una estación fueron las larvas de Trichoptera en primavera (Tabla 4.3.3).

Tabla 4.3.3 Análisis de la dieta de *H. macraei* (Inmaduros, Juveniles y hembras y machos adultos). Índice de diversidad de Shannon (H'), frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje de numerosidad (%N), porcentaje del volumen (%V) y el índice de importancia relativa porcentual (%IRI).

ITEMS	Inmaduros (n=25)				Juveniles (n=65)				Hembras (n=9)				Machos (n=9)			
	H'=0,69				H'=0,65				H'=0,6				H'=0,83			
	%FO	%N	%V	IRI%	%FO	%N	%V	IRI%	%FO	%N	%V	IRI%	%FO	%N	%V	IRI%
<i>Austrelmis</i> (A)	4	0,05	0,3	0,02	14,5	0,2	0,7	0,1	11,1	0,2	0,3	1	11,1	0,3	0,7	0,2
Ceratopogonidae (A)													11,1	0,3	0,1	0,2
Ceratopogonidae (L)	20	0,4	0,4	0,1	12,7	0,4	0,5	0,1	11,1	0,2	0,02	1				
Ceratopogonidae (P)	8	0,2	0,3	34												
Chironomidae (A)	4	0,05	0,04	3	1,8	0,02	0	0								
Chironomidae (L)	92	84,7	23,7	60,8	92,7	85,6	38,8	75,8	77,8	86,4	5,2	48,5	88,9	79,1	76	93,9
Chironomidae (P)	32	1,6	1,3	0,6	12,7	0,3	1,1	0,2	44,4	0,4	0,04	4,1	22,2	1,3	0,4	0,4
Cicadellidae					1,8	0,1	0,01	0	11,1	0,1	0,1	1	11,1	0,3	0,9	0,2
Cicadidae	4	0,05	0,3	0,02	1,8	0,02	0,01	0	11,1	0,1	0,1	1				
Elmidae (L)	60	2,6	2,2	2	56,4	6,5	16,5	11,4	100	8,6	4,8	13,1	11,1	0,3	0,2	0,2
Ephemeroptera (N)	16	1,2	2,3	0,6	21,8	1,3	4	1	44,4	0,6	0,4	4,1	44,4	5,5	5,2	1,1
Formicidae					5,5	0,1	0,2	0,01	11,1	0,1	0,1	1				
<i>Hatcheria</i>					1,8	0,02	1,4	0,03								
Hebridae	4	0,05	0,2	0,01												
Lumbriculidae	16	0,3	28,8	6,8	20	0,8	22,5	5,1	44,4	0,8	87,2	10,5				
Odonata					1,8	0,05	0,5	0,01								
Ostracoda					1,8	0,02	0,03	0	11,1	0,2	0,01	1	11,1	0,3	0,2	0,2
Plecoptera (N)					1,8	0,02	0,1	0	11,1	0,2	0,02	1				
Simuliidae (L)	44	5,4	38,3	27,5	41,8	2,6	9,3	4,5	44,4	0,8	0,6	4,2	33,3	1,6	2	0,6
Simuliidae (P)	4	0,05	0,4	0,02	1,8	0,1	0,4	0,01	22,2	0,3	0,4	2,1				
Trichoptera (L)	56	3,3	1,6	1,4	38,2	1,9	4,1	1,8	66,7	1	0,8	6,2	55,6	10,3	14	3,1

Tabla 4.3.4 Valores de los índices de selección de presas en *H. macraei* por estación

Taxa	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
<i>Austrelmis</i> (A)	-1	-0,97	-1	-1
Ceratopogonidae (P)	0,05	-1	-0,72	-1
Chironomidae (L)	0,17	0,59	0,40	0,48
Chironomidae (P)	-0,46	1	-0,25	-0,23
Elmidae (L)	-0,68	-0,84	-0,32	0,19
Ephemeroptera (N)	-0,60	0,84	-0,26	-0,43
Lumbriculidae	-0,39	-0,67	0,51	0,66
Odonata				-1
Ostracoda	1		1	1
Plecoptera	-1			-1
Simuliidae (L)	09,30	0,78	-0,76	-0,19
Simuliidae (P)	-1		-0,42	0,22
Trichoptera (L)	0,45	0,88	-0,14	0,03

Características biológicas y reproductivas de *O. mykiss*

El rango de tallas de los individuos capturados de *O. mykiss* osciló entre 13 y 24 cm (LE) con valores medios de 17 ± 3 cm en machos y de 14 ± 4 cm en hembras. Los pesos registrados fueron en promedio de 79 ± 44 g en machos y de 44 ± 33 g en hembras.

La relación longitud-peso mostró un tipo de crecimiento alométrico negativo considerando el coeficiente de crecimiento b del modelo lineal ($R^2=0,94$; $P= <2e-16$) considerando ambos sexos (Fig. 4.3.7).

El IGS aumenta en otoño tanto para los machos ($=3,6 \pm 4,7$) como para las hembras ($=1,4 \pm 2,4$) con valores máximos de 7,3 (Fig. 4.3.8), sin diferencias significativas entre las estaciones ($H=0,99$; $P=0,6$).

El factor de condición osciló entre 0,5 y 1,3; presentó cambios estacionales con diferencias significativas en las hembras (H=11; P=0,004), siendo el verano la estación que difiere de la primavera y el otoño.

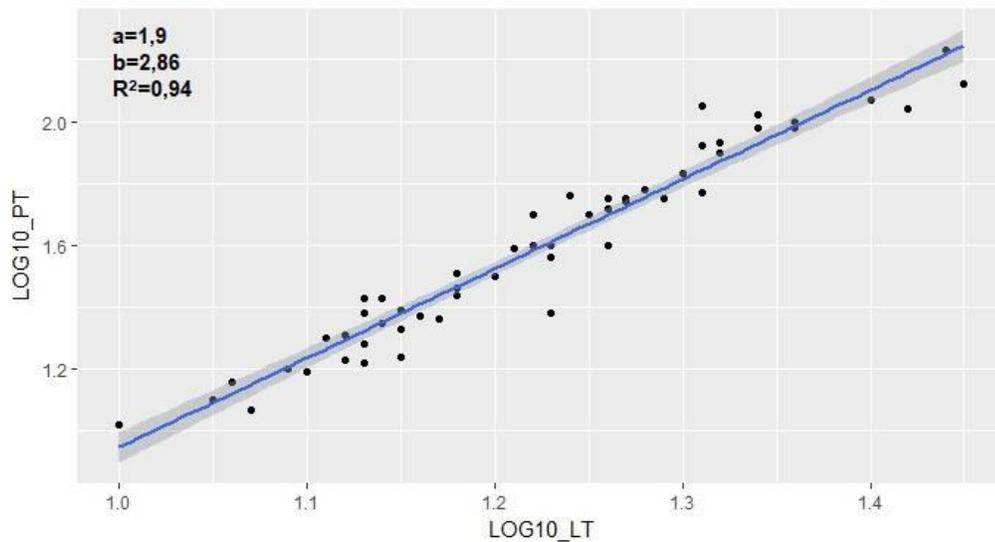
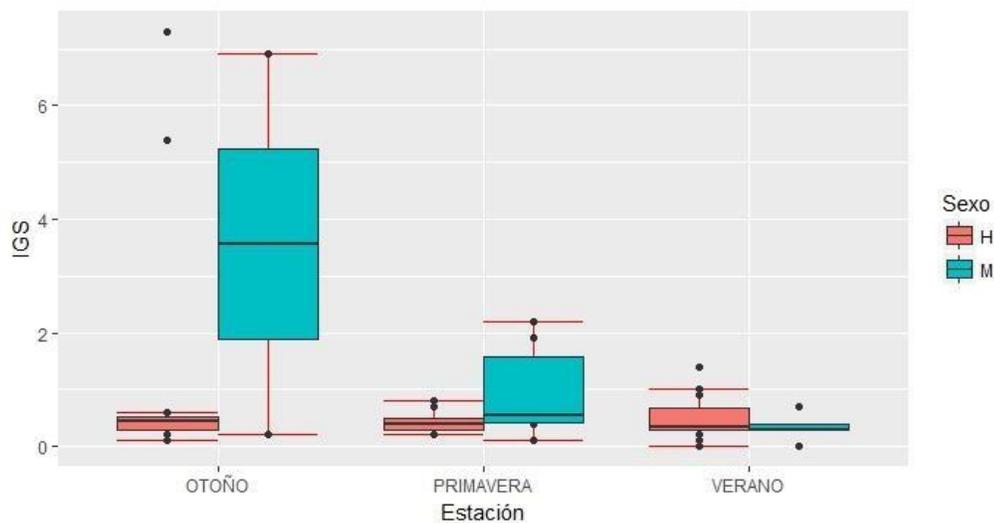


Figura 4.3.7 Gráfica de dispersión del modelo lineal de las variables peso total-longitud total (transformados con \log_{10}) de *O. mykiss*.



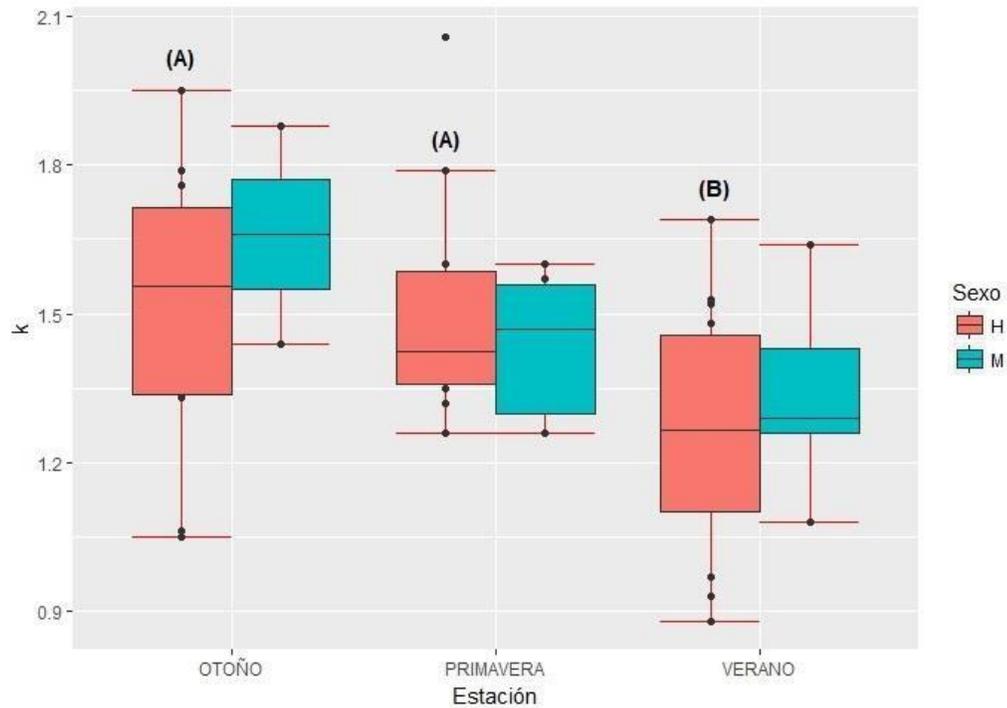


Figura 4.3.8 Variación estacional del índice gonadosomático porcentual y factor de condición en hembras y machos de *O. mykiss*.

Variación intra-poblacional en la dieta de *O. mykiss*

La trucha arco iris presentó una estrategia alimentaria carnívora generalista. Las presas fueron de origen terrestre y acuático. Los ítems terrestres correspondieron a Coleoptera, Diptera, Hemiptera, Hymenoptera y Orthoptera. Entre las presas acuáticas correspondieron a Coleoptera, Diptera, Ephemeroptera, Hemiptera, Lumbriculida, Odonata, Trichoptera y Trombidiformes. Los ejemplares de la familia Acrididae ($X_{longitud} = 1,5$ cm) fueron las presas con mayor porcentaje de volumen en el contenido estomacal y consumidos por pocos individuos. En cambio, los Formicidae y Elmidae, con baja abundancia específica, fueron consumidos por numerosos ejemplares (Fig. 4.3.9). En otoño, primavera y verano se registró la presencia de restos de *H. macraei* (n=3) en los contenidos digestivos.

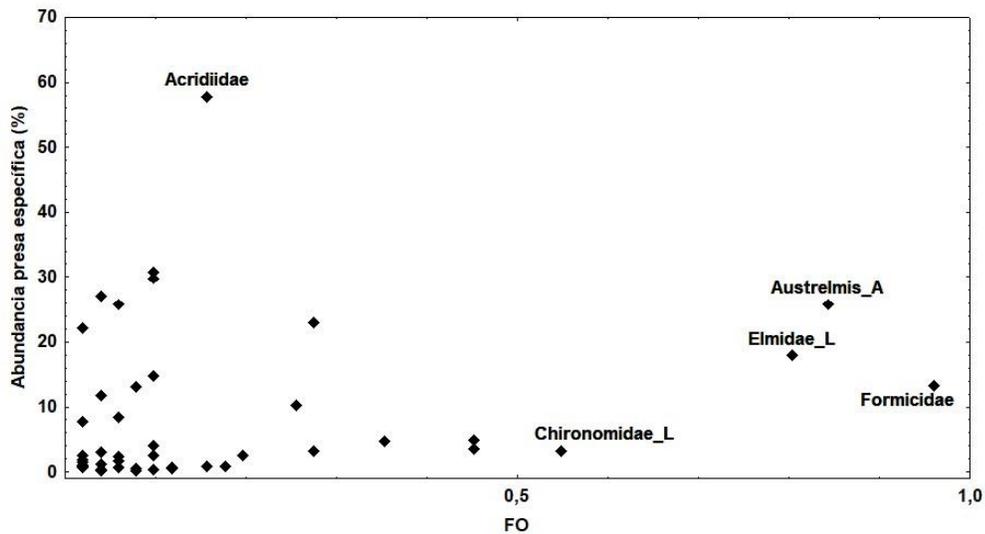


Figura 4.3.9 Diagrama de estrategia alimentaria: abundancia específica de presas en el contenido estomacal y la frecuencia de ocurrencia de las presas en la dieta de *O. mykiss*.

El índice de diversidad en hembras fue mayor que en machos, se registraron 33 ítems presas para las hembras y 26 para los machos, con menor cantidad de ítems de origen terrestre. Los coleópteros de la familia Elmidae tanto adultos como larvas fueron presas accesorias en la dieta de los machos, aunque los adultos de Elmidae presentaron mayor FO%, N% y V% que las larvas. En cambio, en las hembras las larvas de Elmidae fueron presas accesorias, con mayor aporte en V% que los adultos de Elmidae. Entre las presas accidentales las hormigas (Formicidae), presentes en el 100 % de los estómagos de machos y hembras, los Ephemeroptera y Simuliidae (L) en machos y Chironomidae (L) en hembras (Tabla 4.3.5).

Tabla 4.3.5 Análisis de la dieta de *O. mykiss* por sexo. Índice de diversidad de Shannon (H'), frecuencia de ocurrencia (%FO), porcentaje de numerosidad (%N), porcentaje del volumen (%V) y el índice de importancia relativa porcentual (%IRI).

Item	MACHOS (n=11) H'=1,52				HEMBRAS (n=39) H'=1,72			
	%FO	%N	%V	IRI%	%FO	%N	%V	IRI%
Coccinellidae					7,69	0,05	0,38	0,05
Curculionidae	9,09	0,06	0,05	0	15,38	0,11	4,57	1,2
Tenebrionidae	9,09	0,06	0,13	0,01	10,26	0,09	1,26	0,22
Muscidae (A)					5,13	0,07	0,84	0,07
Muscidae (L)	18,18	0,4	0,06	0,01	2,56	0,13	0,05	0
Embolemidae					7,69	0,07	0,9	0,12
Empididae					2,56	0,04	0,27	0,01
Tephritidae (A)	9,09	0,06	0,03	0	10,26	0,16	0,34	0,06
Phoridae					20,51	0,16	0,83	0,29
Sarcophagidae	18,18	0,62	3,87	0,87	10,26	0,36	0,68	0,12
Aphididae	27,27	1,58	0,76	0,26	5,13	0,05	0,41	0,04
Cicadellidae	9,09	0,96	0,49	0,06	30,77	4,28	3,77	2,24
Cicadidae	18,18	0,11	0,22	0,05	7,69	0,09	0,2	0,03
Gelastocoridae	18,18	0,11	2,68	0,59	12,82	0,16	1,35	0,3
Apoidea					12,82	0,11	5,23	1,15
Ichneumonoidae	9,09	0,06	0,07	0,01	23,08	0,22	3,62	1,43
Formicidae	100	10,06	11,26	14,85	100	7,13	12,23	22,2
Vespidae					7,69	0,07	1,6	0,21
Platygastroidea					7,69	0,05	0,45	0,06
Acridiidae	18,18	0,4	21,79	4,85	17,95	0,22	0,55	0,17
<i>Austrelmis</i> (A)	90,91	44,52	27,82	45,15	87,18	23,3	7,75	14,5
Dytiscidae	9,09	0,11	0,2	0,02	2,56	0,04	0,14	0,01
Elmidae (L)	81,82	32,99	20,06	27,6	84,62	11,8	15,16	25
Ceratopogonidae (P)	9,09	0,17	0,02	0	10,26	0,07	0,18	0,03
Chironomidae (L)	36,36	2,03	0,08	0,04	61,54	43,39	8,29	14
Chironomidae (P)	27,27	0,28	0,03	0,01	28,21	0,63	5,51	2,7
Simuliidae (L)	54,55	1,13	1,21	0,81	48,72	2,27	4,76	4,12
Simuliidae (P)	9,09	0,06	0,01	0	5,13	0,11	3,01	0,27
Ephemeroptera (N)	63,64	2,37	3,89	3,08	38,46	0,96	0,95	0,63
Gerridae	9,09	0,06	0,13	0,01				
Lumbriculidae	27,27	0,23	4,32	1,42	28,21	0,29	9,7	4,69
Aeshnidae (N)	9,09	0,06	0,32	0,03	7,69	0,05	0,73	0,1
Trichoptera (L)	45,45	1,47	0,42	0,23	46,15	3,35	3,93	3,31
Hydrachnidae					5,13	0,04	0,04	0

La abundancia de presas en la dieta de la trucha arco iris entre estaciones mostró diferencias significativas de acuerdo al valor del rango de “disimilitudes” de la prueba ANOSIM ($R= 0,2$; $P= 0,001$). En el gráfico de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) se observa mayor distancia en las abundancias de las presas de otoño respecto a las otras estaciones y mayor superposición en las abundancias de primavera-verano (Fig. 4.3.10).

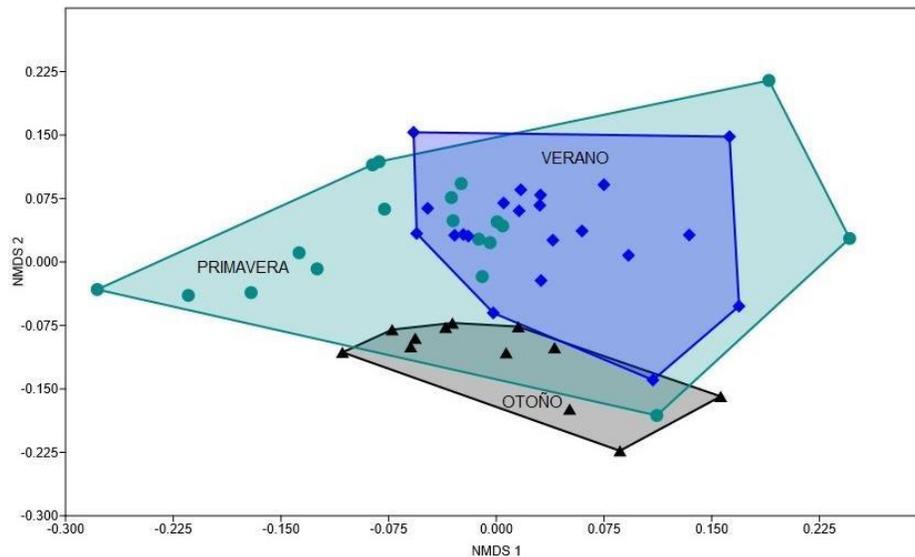


Figura 4.3.10 Abundancia de presas en la dieta de *O. mykiss* agrupadas por estación. Comparación gráfica (N-MDS, 2D) utilizando la distancia Bray-Curtis de la abundancia de presas en la dieta de *O. mykiss* agrupados por estación (Stress = 0,2).

El otoño fue la estación con mayor diversidad ($H'=2$; $D=0,17$) y menor dominancia respecto del verano ($H'=1,7$; $D=0,25$) y la primavera ($H'=1,3$; $D=0,3$). Las diferencias entre las estaciones radicarón en el porcentaje de contribución de cada una de las presas. Las larvas de Chironomidae presentaron el mayor porcentaje de contribución entre otoño-primavera, si bien durante el otoño fueron las presas más abundantes, el porcentaje fue aún más alto en la primavera. Los *Austrelmis* representaron el mayor porcentaje de contribución al comparar otoño-verano y primavera-verano, siendo más

abundante en primavera y luego en verano (Tabla 4.3.6). Entre las presas de origen terrestre, los Formicidae aportan aproximadamente el mismo porcentaje de variación en todas las estaciones.

Tabla 4.3.6 Análisis SIMPER mostrando la abundancia promedio de las presas, con los mayores porcentajes de contribución entre las estaciones y los porcentajes de disimilitud entre ellas.

Taxa	Contrib. %	Acum. %	Abundancia promedio	
			Otoño	Primavera
Chironomidae (L)	31,02	31,02	21,4	112
<i>Austrelmis</i> (A)	30,63	61,65	5,08	56,6
Elmidae (L)	9,608	71,26	1,83	25,9
Formicidae	7,03	78,29	11,7	10,5
Simuliidae (L)	5,708	84	8,67	1,58
			Otoño	Verano
<i>Austrelmis</i> (A)	23,42	23,42	5,08	32
Elmidae (L)	21,01	44,43	1,83	34,6
Chironomidae (L)	14,21	58,64	21,4	2,48
Cicadellidae	9,529	68,17	10,2	5,19
Formicidae	7,271	75,44	11,7	10
Simuliidae (L)	6,805	82,24	8,67	0,38
Trichoptera (L)	6,201	88,44	2,75	7,38
			Primavera	Verano
<i>Austrelmis</i> (A)	27,71	27,71	56,6	32
Chironomidae (L)	25,97	53,68	112	2,48
Elmidae (L)	21,85	75,52	25,9	34,6
Formicidae	6,467	81,99	10,5	10

La comparación gráfica de la abundancia de las presas muestra solapamiento en la dieta de las hembras y machos juveniles (Fig. 4.3.11), sin diferencias significativas (ANOSIM, $R = -0,005$; $P = 0,47$).

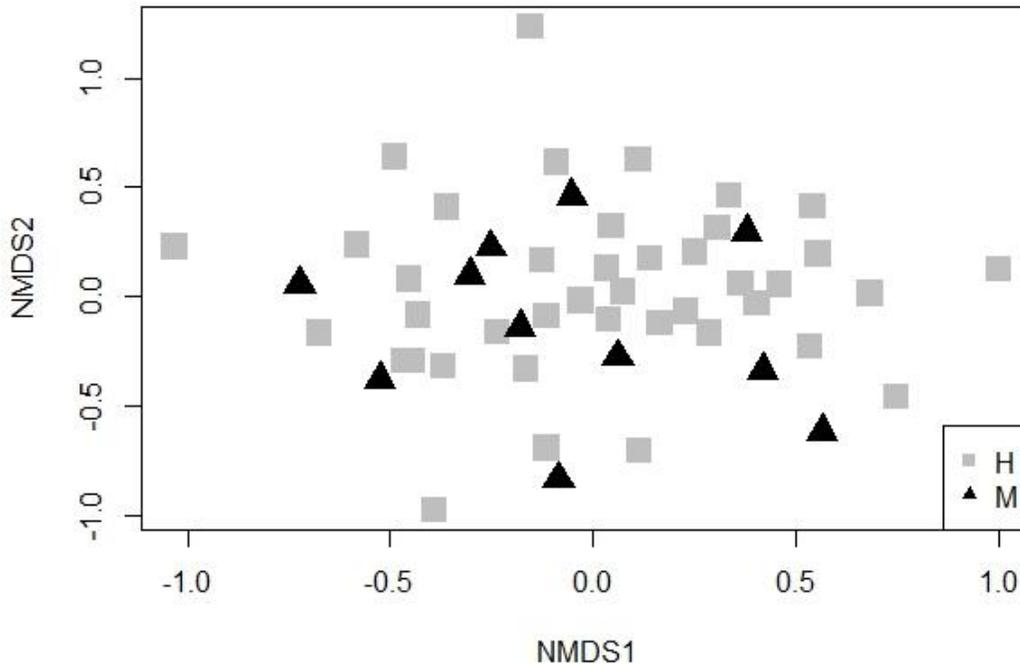


Figura 4.3.11 Abundancia de las presas en la dieta de *O. mykiss* agrupadas por sexo, comparación gráfica (N-MDS, 2D) utilizando la distancia Bray-Curtis (Stress = 0,2).

El índice de repleción no varió entre las estaciones analizadas ($H=1,6$; $P=0,45$). En general todos los estómagos resultaron entre semi-llenos a llenos y no se registraron estómagos vacíos. Los valores mínimos y máximos correspondieron al verano (Mínimo= 0,64%; Máximo=8,42%). En promedio el índice de repleción, disminuye en primavera ($\bar{x}=2,3$) y aumenta 0,8% en otoño ($\bar{x}=3,1$) y verano ($\bar{x}=3,2$).

Los resultados del índice de selectividad señalaron una escasa o nula selección de las truchas sobre adultos de *Austrelmis* en verano, ninfas de Plecoptera en verano – otoño, larvas de Simuliidae en otoño y Staphylinidae en verano.

Las larvas de Elmidae fueron seleccionadas en primavera –verano, pero no en otoño a pesar de que en esta estación las larvas registraron mayor densidad en el ambiente. Los adultos de *Austrelmis* fueron seleccionados positivamente en otoño, cuando se encontraban en menor densidad en el bentos y no fueron consumidos en primavera a pesar de su abundancia en el ambiente. Las larvas de Chironomidae fueron seleccionadas positivamente, en proporción a la disponibilidad en el ambiente, sobretodo en primavera cuando fueron más numerosas. Si bien los Lumbriculidae estuvieron presentes en el bentos en todas las estaciones, sólo fueron seleccionados en otoño (E=0,72) y en mayor proporción a la disponibilidad en el ambiente y negativamente seleccionados en primavera – verano. Las larvas de Simuliidae presentes en las tres estaciones, no fueron consumidas en primavera – verano, cuando registraron la mayor densidad en el ambiente y solo fueron seleccionadas en otoño (Tabla 4.3.7). Las ninfas de Ephemeroptera fueron seleccionadas negativamente en todas las estaciones.

También cabe señalar que tanto los adultos de Dystiscidae y las ninfas de Odonata fueron registradas en los estómagos analizados, pero no en el ambiente.

Tabla 4.3.7 Valores de los índices de selección de presas en *O. mykiss* por estación

Taxa	Otoño	Primavera	Verano
<i>Austrelmis</i> (A)	0,62	-0,15	0,01
Ceratopogonidae (P)	0,34	-0,40	0,28
Chironomidae (L)	-0,10	0,18	-0,72
Chironomidae (P)	0,49	-0,79	-0,67
Dystiscidae	1	--	1
Elmidae (L)	-0,74	0,39	0,42
Ephemeroptera (N)	-0,10	-0,52	-0,37
Lumbriculidae	0,72	-0,40	-0,15
Odonata	--	1	-0,43
Ostracoda	--	--	--
Plecoptera	-1	--	-1
Simuliidae (L)	0,68	-0,86	-0,87

Simuliidae (P)	-1	-0,51	-0,25
Staphylinidae	-0,20	-0,96	-1
Trichoptera (L)	0,68	-0,30	0,23

4.4- Discusión y Conclusiones

Las variaciones intrapoblaciones en las preferencias y hábitos alimentarios pueden estar vinculadas al tipo de hábitat, la estacionalidad, la disponibilidad de alimento, los cambios ontogénicos y la reproducción (Garvey & Whiles, 2017).

La información generada por el análisis de las relaciones longitud-peso, como el factor de condición permiten conocer de forma indirecta el estado nutricional, de madurez, y sanitario de los peces. Los resultados obtenidos para machos y hembras de *H. macraei* señalaron que el crecimiento fue alométrico negativo en este patrón, los individuos de mayor talla son más elongados (Froese, 2006). Este tipo de crecimiento podría generar importantes ventajas adaptativas asociadas al uso del hábitat bentónico de *H. macraei* (Barriga & Battini, 2009).

El factor de condición depende de varios factores entre ellos la estación, los cambios ontogénicos, el ciclo reproductivo, la disponibilidad de alimento y la competencia (Blackwell et al., 2000; Froese, 2006; Arismendi et al., 2011b; Cifuentes et al., 2012). La población de *H. macraei* registró un factor de condición ($K=0,5$) similar al de las poblaciones de la Patagonia (Chiarello-Sosa et al., 2016). Los máximos valores de K en hembras se observaron en primavera-verano, estuvieron relacionados con el aumento del caudal, la temperatura del ambiente y del IGS. En otoño, el factor de condición y la intensidad de la alimentación disminuyen, y fueron menores que en invierno, probablemente vinculado al período posterior al desove y a las presas disponibles en el ambiente. Si bien se desconocen datos sobre poblaciones de *H. macraei* en ambientes naturales en las que se pueda evaluar el factor K sin la influencia de especies exóticas, se determinó que la tasa de crecimiento de *H. macraei*, resultó extremadamente baja en condiciones de laboratorio (Barriga et al., 2014).

H. macraei desarrolló todo su ciclo de vida en los ambientes muestreados del arroyo El Carrizal de las Burras, debido a la presencia de diferentes estadios de madurez, sin embargo, en el caso de las truchas no se registraron hembras maduras. La época reproductiva de *H. macraei* se extendió durante la primavera y el verano, período en el que se registró aumentos del caudal del arroyo y de la temperatura ambiental, coincidiendo con lo señalado para las poblaciones de la Patagonia (Chiarello-Sosa, et al. 2016, Barriga & Battini, 2009).

En cuanto al patrón de crecimiento de *O. mykiss* en el arroyo El Carrizal de las Burras resultó alométrico negativo, indicando una menor ganancia del peso con relación al incremento de la longitud en los individuos (Froese, 2006). El factor de condición de la trucha arco iris en promedio ($K=0,85$) corresponde a la de peces extremadamente pobres en peso y talla, de acuerdo a los rangos de valores de k para salmónidos (Barnham & Baxter, 1998).

Respecto del IGS de *O. mykiss* en el arroyo El Carrizal de las Burras, se incrementó en otoño, mientras que, en las poblaciones de la puna, el periodo reproductivo se extendió entre otoño, fines de invierno y principio de primavera (Barros & Gonzo, 2016) y en Chile fue entre junio y agosto (Soto et al., 2002). Además, durante el verano el factor de condición de las truchas disminuyó y el IGS descendió a valores cercanos al 1%, esta combinación es un indicador del período posterior al desove. El período reproductivo de las truchas en el arroyo El Carrizal de las Burras, corresponde al otoño cuando disminuye el caudal, la temperatura ambiental y la abundancia de presas en el ambiente. Por otra parte, durante el invierno no se registró la presencia de truchas en el tramo medio del arroyo El Carrizal de las Burras, las cuales podrían encontrarse en las nacientes del curso de agua, esta situación puede estar relacionada con un patrón de segregación espacio-temporal a lo largo del arroyo, este tipo de comportamiento fue señalado para ríos de España (Navarro-Llácer, et al., 2010).

El régimen alimentario tanto para *H. macraei* como para *O. mykiss* en el arroyo El Carrizal de las Burras fue del tipo carnívoro-generalista. *H. macraei* depreda

preferentemente insectos y anélidos, mientras que en poblaciones de la Patagonia la dieta se complementa con crustáceos y algas (Barriga & Battini, 2009; Ferriz, 2012).

Las presas principales en la dieta de *H. macraei* fueron las larvas de Chironomidae, en coincidencia con lo registrado para poblaciones de Patagonia (Barriga & Battini, 2009; Ferriz, 2012), a excepción del río Limay donde las ninfas de Ephemeroptera y larvas de Trichoptera fueron las más abundantes (Ferriz, 1994). El solapamiento de dietas se observó entre todos los estadios de desarrollo, las larvas de Chironomidae fueron las más frecuentes (%F) y abundantes (%N) en todos los estadios y de mayor volumen (%V) en machos y juveniles. En cambio, las ninfas de Ephemeroptera fueron las presas con mayores aportes de F% y N%, para los juveniles del río Caleufú (Barriga & Battini, 2009). Las presas de mayor aporte en %V en los ejemplares inmaduros fueron las larvas de Simuliidae y en las hembras los Lumbriculidae. Las ninfas de Ephemeroptera fueron más frecuentes en los adultos, pero con bajo %N. El bajo aporte de Ephemeroptera en la dieta puede estar relacionado con la baja disponibilidad en el ambiente y el pequeño tamaño que presentan en el arroyo El Carrizal de las Burras. Los cambios estacionales estuvieron marcados por los aportes de larvas de Chironomidae en primavera y otoño y, las larvas de Elmidae en verano. En invierno, el consumo en volumen de presas decae y las contribuciones de Chironomidae y Elmidae fueron las más bajas de todas las estaciones.

En cuanto a la dieta de *O. mykiss* incluyó principalmente insectos acuáticos, insectos terrestres y depreda, en baja proporción, sobre *H. macraei*. Respecto de la importancia de las presas terrestres en la dieta de *O. mykiss* se determinó que fue variable en diferentes ambientes estudiados, en un arroyo forestado de los Andes patagónicos los insectos terrestres fueron una porción minoritaria de la dieta, en un arroyo del noroeste tuvieron importancia sólo en la estación lluviosa (Buria et al., 2009; Molineri, 2008) y en arroyos de Japón e Italia fueron presas fundamentales en el verano (Nakano et al., 1999; Candiotto et al., 2011).

La dieta de la trucha arco iris, en el arroyo El Carrizal de las Burras, presentó variaciones estacionales, con cambios en la abundancia de larvas de Chironomidae, Elmidae y adultos de *Austrelmis*. Las primeras fueron abundantes en la dieta durante la primavera

y el otoño, mientras que las larvas, y los adultos de Elmidae lo fueron en primavera y verano. La contribución de *Austrelmis* disminuye en otoño, en coincidencia con la disminución en el ambiente. La estrategia de una alimentación flexible y con cambios estacionales vinculados a la disponibilidad del ambiente también fue observada en otras poblaciones de Argentina (Buria et al., 2009; Di Prinzio et al., 2013; Juncos et al., 2014). Además, en la comparación de las dietas por sexo, se comprobó que los machos presentaron una dieta menos amplia que la de las hembras, con menor riqueza de ítems de origen terrestre y con mayor aporte de coleópteros Elmidae.

La estrategia adoptada por la trucha arco iris basada en una alimentación flexible y con cambios estacionales vinculados a la disponibilidad del ambiente, fue comprobada en poblaciones de otros ambientes de Argentina (Buria et al., 2009; Di Prinzio et al., 2013; Juncos et al., 2014).

La selección de las presas de la comunidad bentónica mostró cambios estacionales tanto en las truchas como en los bagres. La familia Chironomidae es frecuentemente, la mejor representada tanto en abundancia como en diversidad y la más ampliamente distribuida en el bentos de los ambientes acuáticos continentales (Oliver, 1971; Domínguez & Fernández, 2009) y además juegan un rol importante en la dinámica de la comunidad bentónica de la mayoría éstos cuerpos de agua (Paggi, 1999). En general, éstas larvas tienen un comportamiento sedentario, han sido clasificadas como no nadadoras (Rader, 1997) y esta característica puede haber favorecido la selección por parte de los bagres en todas las estaciones del año. En cambio, las truchas sólo lo hicieron en primavera, probablemente vinculado a la disponibilidad de las larvas cuando su presencia aumenta durante la deriva, como lo registrado en un arroyo serrano en Córdoba, donde las larvas de la subfamilia Orthoclaadiinae fueron arrastradas por la corriente y formaron parte de la deriva en primavera, verano y otoño (Zanotto-Arpellino et al., 2015).

Tanto bagres de torrente como truchas arco iris seleccionaron larvas de Elmidae en verano, pupas de Ceratopogonidae, larvas de Simuliidae en otoño y larvas de Trichoptera en otoño - verano. La selección de presas del bentos, por parte de las

truchas en el arroyo El Carrizal de las Burras se comprobó que fue diferente a lo observado en otras poblaciones de Argentina y Chile, las cuales preferían a Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera (Di Prinzio et al., 2015; Ferriz & Iwaszkiw, 2016), Decapoda y Gastropoda (Palma et al., 2002; Arismendi et al., 2011 a), probablemente ligado a la oferta de cada uno de éstos ambientes. Desde el punto de vista nutricional, Ephemeroptera y Trichoptera aportan más calorías que Oligochaeta y larvas de Chironomidae (Cummins, 1967). La importancia del forrajeo orientado al sustrato por las truchas que viven en arroyos no es bien conocida y aparentemente es bastante variable. Se conoce que la trucha arco iris ocasionalmente consume larvas de Trichoptera en grandes cantidades del fondo del arroyo durante la noche (Bisson, 1978). La limitada abundancia de Ephemeroptera y Trichoptera en el arroyo Carrizal de las Burras puede estar relacionada con la depredación ejercida por las truchas, en este sentido se comprobó que en ambientes del noroeste argentino, los grupos más afectados por la presencia de la trucha fueron los epibentónicos de mayor tamaño como Perlidae, Gripopterygidae, Hydropsychidae y Leptoceridae (Molineri, 2008) y para arroyos andinos patagónicos se describió que, en presencia de truchas, los macroinvertebrados eran más pequeños, obviamente se produjo la disminución de la biomasa y se redujo la abundancia de los taxones nadadores de mayor tamaño y en algunos casos estuvieron ausentes (Buria et al., 2007). La selección negativa de los adultos de Elmidae por parte de *H. macraei* se registró en todas las estaciones. En otros ambientes también se ha registrado esta misma situación, a pesar de su presencia a lo largo de todo el año y de ser muy numerosos (Domínguez & Fernández, 2009; Hamada et al., 2014), este comportamiento fue asociado a la presencia de sustancias químicas defensivas, como lo reportado para los adultos de *Austrelmis condimentarius* en Perú (White, 1989). Sin embargo, son presas consumidas por los salmónidos (Eliott, 2008), en el arroyo El Carrizal de las Burras, los adultos de Elmidae fueron las presas preferidas de *O. mykiss* durante el otoño, a pesar de ser la menos abundante en el ambiente. Por el contrario, las larvas de Chironomidae, Simuliidae y Trichoptera, junto a las ninfas de Ephemeroptera fueron los grupos más intensamente seleccionados durante el invierno por los bagres y, las larvas de Simulidae y Trichoptera, *Austrelmis* y Lumbriculidae por

las truchas en otoño. La mayor intensidad en el consumo de estas presas podría estar relacionado con la menor densidad de macroinvertebrados en el ambiente y con la necesidad de incorporar abundante alimento para la preparación del período reproductivo. En general, los ítems registrados en la dieta de las truchas no fueron los más abundantes en el ambiente, lo que indica la selección por parte de la especie sobre la disponibilidad de las presas. Sin embargo, las pupas de Ceratopogonidae y las larvas de Trichoptera sí correspondieron a la estación con mayor abundancia de estas presas.

Por otra parte, se ha señalado que, en los depredadores visuales como es el caso de las truchas, los principales factores de selección están relacionados con factores como la movilidad, el grado de exposición y la visibilidad de las presas. Sin embargo, durante el otoño consumieron Lumbriculidae, que es un grupo endobentónico, que se encuentra en los sedimentos, con movilidad y dispersión limitada (Millán, 2004). También durante el invierno se registraron presas de reducidas dimensiones y escasa movilidad, este comportamiento fue relacionado con la elección del hábitat de invernada, en las orillas del río y oculta en la vegetación (Fochetti, et al., 2003). En el arroyo El Carrizal de las Burras, la disminución del caudal en el otoño puede favorecer una situación similar, provocando el uso de otros hábitat por parte de las truchas.

Hatcheria macraei realizó una selección activa, reflejada en los altos valores del índice de Ivlev, ya que en general no se han registrado como parte de la dieta a los macroinvertebrados con mayor densidad en el ambiente, a excepción de los Chironomidae. En este sentido larvas de Simuliidae y ninfas de Ephemeroptera no fueron seleccionadas en las estaciones en las que estas presas fueron las más abundantes (primavera-verano). Esta característica no coincide con lo observado en otros Siluriformes como *Trichomycterus corduvensis* (Manoni et al., 2009), *Trichomycterus areolatus* (Habit et al., 2005), *Trichomycterus punctulatus* (Vera Arabe et al., 2013), que consumen los macroinvertebrados con mayores densidades del ambiente.

Capítulo 5

Interacciones tróficas entre poblaciones simpátricas de *H. macraei* y *O. mykiss*

5.1- Introducción

La estructura trófica, es afectada por factores ascendentes, como el aporte de energía y nutrientes para los productores primarios, y por descendentes, como el consumo de depredadores que suprimen los niveles tróficos inferiores (Estes et al., 2011; Preisser, 2008). El rol de los depredadores es importante porque ocupan el peldaño superior de la cadena trófica y desde esa posición regulan la red alimentaria (Terborgh & Estes, 2010). Los depredadores invasores, como los salmónidos han alterado el comportamiento de especies nativas, reduciendo la abundancia y distribución de invertebrados, aumentando la biomasa de algas y produciendo algunos cambios sobre el flujo de los nutrientes y la energía en arroyos (Simon & Townsend, 2003).

Las fuerzas reguladoras de la estructura trófica pueden alternar entre la depredación y la competencia por los recursos, la defensa y la especialización de los depredadores o la depredación omnívora o intragremial (Preisser, 2008).

La trucha arcoíris cambia su rol de presa, competidor/depredador, según su estadio de desarrollo y el tramo del río donde se encuentra. En un estudio realizado en el río Santa Cruz, los adultos de la trucha arcoíris fueron los depredadores tope en el tramo medio del río (Tagliaferro, et al., 2020).

En el arroyo El Carrizal de las Burras, las truchas arcoíris y los bagres de torrente coexisten espacial y temporalmente en el mismo tramo del arroyo. La comprensión de las bases para la coexistencia de especies en una comunidad es un objetivo importante de la ecología y es conocido que la competencia interespecífica estructura la comunidad influyendo en la coexistencia ecológica (Weiher & Keddy, 1999). Los tres mecanismos

principales facilitadores de la coexistencia implican a la subdivisión interespecífica del alimento, el espacio y el tiempo (Schoener, 1974).

El objetivo de este capítulo es determinar la existencia de solapamiento entre las dietas de *H. macraei* y *O. mykiss* para evaluar el tipo de interacción entre ellas.

5.2- Materiales y métodos

Los períodos de muestreo y los ejemplares capturados, como el tratamiento y clasificación de las presas, además de todos los análisis estadísticos fueron descriptos en el Capítulo 4.

La dieta fue analizada en los ejemplares capturados en los muestreos de diciembre de 2012, abril de 2013, octubre de 2013, mayo de 2014, octubre de 2014 y enero de 2015.

Los contenidos digestivos fueron observados bajo microscopio estereoscópico, las presas fueron determinadas utilizando las claves de Domínguez & Fernández (2009) y Ross (1982) y posteriormente fueron contadas y medidas.

El análisis de estrategias alimentarias fue determinado por el método gráfico modificado de Amundsen (Amundsen et al., 1996).

El índice de importancia relativa (IRI) fue estimado como:

$$I = (F\% + N\%) * V\%$$

Luego IRI fue expresado en porcentaje para cada categoría presa como:

$$\%IRI = (IRI / \sum IRI * 100)$$

De acuerdo a este índice las presas fueron clasificadas en las siguientes categorías:

- Fundamental: IRI% > 75%
- Secundaria: 75% > IRI% > 50%
- Accesorio: 50% > IRI% > 25%
- Accidental: IRI% < 25%

Para establecer el ranking jerárquico (DJ) de la dieta, el valor más alto de IRI se consideró 100%, y los otros valores fueron calculados como porcentajes relativos.

La amplitud de la dieta fue calculada usando el índice de Levin (1968): $B = 1/\sum p_i^2$ donde p_i es la proporción de cada tipo presa i en la dieta. La diversidad de la dieta fue evaluada usando el índice de Shannon–Weaver (H'). La superposición de la dieta fue estimada usando el índice Morisita-Horn (I_{MH}).

Las presas fueron asignadas a un grupo presa funcional (FPG) basado en el hábitat: agarradores (con adaptaciones para adherirse al sustrato), excavadores (enterrados en sedimentos blandos) y nadadores (son capaces de nadar con movimientos como los de un pez), de acuerdo a la clasificación de Hanson et al. (2010). Para comparar las longitudes estándares de los peces, la abundancia de presas acuáticas y terrestres y el tamaño de larvas de Elmidae se aplicó la prueba de Kruskal-Wallis (1952).

La hipótesis de similitud entre las dietas de *H. macraei* y *O. mykiss* fue evaluada usando un análisis de similitud (ANOSIM, 9999 permutaciones) con un valor de referencia de $p < 0.05$. Un análisis SIMPER se aplicó para establecer potenciales diferencias entre las composiciones de las dietas de truchas y bagres por estaciones. Este análisis proporciona un ranking con las presas que más contribuyen a la disimilitud entre las dietas (Clarke, 1993). Para los análisis estadísticos se utilizó R Studio Versión 1.0.136.

5.3- Resultados

Todos los tractos digestivos analizados de *O. mykiss* y *H. macraei*, presentaron alimento en sus estómagos. La amplitud de la dieta fue mayor en otoño para las truchas y en verano para los bagres. Las longitudes estándares de truchas ($H=0,16$; $P=0,9$) y bagres ($H=5$; $P=0,06$) fueron similares en todas las estaciones (Tabla 5.3.1).

Tabla 5.3.1 Valor medio y desviación estándar de la longitud estándar (LE), e índices de nicho trófico en la trucha arco iris (*O. mykiss*) y del bagre de torrente (*H. macraei*) en el arroyo Carrizal de las Burras. La dieta se evaluó mediante el índice de amplitud de nicho de Levin (B), el índice de diversidad Shannon-Weaver (H') y la riqueza taxa (S).

Estación	<i>O. mykiss</i> (n=50)			<i>H. macraei</i> (n=71)		
	LE		n	LE		n
Otoño	137 ±27		12	101 ±22		30
Primavera	143 ±36		17	90 ±28		30
Verano	149 ±45		21	106 ±26		11
Dieta	B	H'	S	B	H'	S
Otoño	5,7	2,1	23	1,67	0,9	19
Verano	4	1,7	29	4,14	1,7	12
Primavera	1,2	1,3	30	2,2	0,3	14

Las estrategias alimentarias evidencian en ambas especies cambios estacionales entre especialistas y generalistas. La mayoría de las truchas consumieron Elmidae y Formicidae en pequeñas proporciones, y en otoño se especializaron en el consumo de Orthoptera. En cambio, los bagres se especializaron en el consumo de larvas de Chironomidae en otoño y primavera, en verano se comportaron como generalista y los Lumbriculidae aumentaron su contribución en abundancia presa específica porcentual (Fig. 5.3.1).

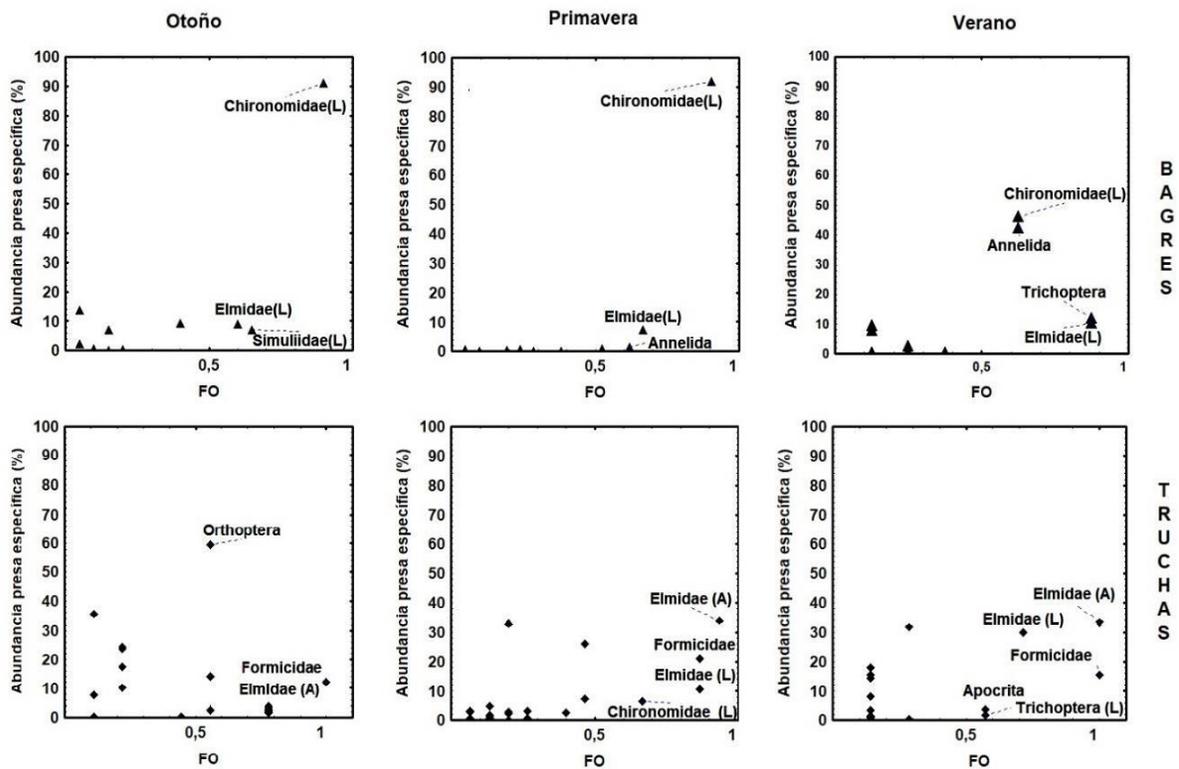


Figura 5.3.1 Gráficas de estrategias alimentarias por estación de *H. macraei* y *O. mykiss*. Fue representado el porcentaje presa específica; FO: Frecuencia de ocurrencia

El análisis de la dieta a través del índice de importancia relativa refleja variaciones estacionales de las presas en la dieta de ambas especies. Entre las presas de origen terrestre, las hormigas (Formicidae) fueron los mejor representados. En la dieta de la trucha arco iris las presas fundamentales fueron *Austrelmis* en primavera y verano, las larvas de Elmidae en verano, y en otoño los Acridiidae, Formicidae y larvas de Chironomidae. Estas últimas fueron el ítem más importante en la dieta de *H. macraei* en primavera y otoño y secundarias en verano ya que las larvas de Elmidae fueron las presas principales (Tabla 5.3.2).

Tabla 5.3.2 Valores de IRI% de *O. mykiss* y *H. macraei* y su clasificación jerárquica (DJ). L = larvas, P = pupas y A = adultos

Item	<i>O. mykiss</i>						<i>H. macraei</i>					
	Otoño		Primavera		Verano		Otoño		Primavera		Verano	
	%IRI	DJ	%IRI	DJ	%IRI	DJ	%IRI	DJ	%IRI	DJ	%IRI	DJ
Acridiidae	25,84	100	0,02	0,04								
Aphididae	0,05	0,21			0,23	0,66						
Apoidea	0,72	2,79			0,11	0,30						
<i>Austrelmis</i> (A)	6,14	23,74	44,0	100	35,08	99,5			0,06	0,08	0,07	0,18
Ceratopogonidae (P)									1,76	2,47		
Chironomidae (L)	20,8	80,48	20,9	47,37	0,61	1,74	72,8	100	71,4	100	25	63
Chironomidae (P)	2,45	9,49	0,10	0,23	0,03	0,08	0,11	0,14	0,41	0,58	0,06	0,15
Cicadeliidae	4,98	19,25			1,98	5,63	0,02	0,02				
Cicadidae					0,07	0,21	0,03	0,04	0,01	0,02		
Curculionidae	1,90	7,33	0,06	0,15								
Elmidae (L)	1,90	7,34	16,21	36,80	35,25	100	10,31	14,17	8,25	11,56	39,81	100
Embolemidae	0,05	0,19					0,19	0,26				
Ephemeroptera (N)	0,93	3,60	1,41	3,20	1,24	3,53			0,06	0,08	1,23	3,09
Formicidae	20,5	79,06	13	29,47	17,5	49,7					0,16	0,39
Gelastocoridae			1,73	3,92								
Ichneumonoidea			0,20	0,45	0,11	0,31						
Oligochaeta	2,76	10,68	0,44	1,01	2,93	8,32	0,12	0,17	16,4	23,00	17	42,7
Phoridae	0,23	0,89			0,02	0,05						
Platygastroidea	0,23	0,89			0,01	0,02						
Sarcophagidae			0,81	1,84	0,12	0,33						
Simuliidae (L)	10,5	40,80	0,74	1,70	0,16	0,47	9,67	13,28	0,64	0,90	3,96	9,96
Tenebrionidae			0,03	0,06								
Tephritidae			0,08	0,19	0,03	0,09	0,06	0,08	0,29	0,41	0,18	0,44
Trichoptera (L)	2,16	8,34	0,24	0,54	4,48	12,7	6,61	9,08	0,73	1,03	12,4	31,2

Las truchas depredan larvas más grandes de Elmidae ($\bar{x}=3,19\pm 0,93$) mientras que los bagres sobre las más pequeñas ($\bar{x}=2,74\pm 1,09$) con diferencias significativas ($H=8,9$; $P=0,0021$).

La superposición en la dieta de *O. mykiss* y *H. macraei* mostró una respuesta diferencial entre estaciones, estimada con el índice de Morisita-Horn. El solapamiento en la dieta fue mayor en otoño ($I_{MH}=0,77$) y similar en primavera ($I_{MH}=0,63$) y verano ($I_{MH}=0,62$).

Los resultados del análisis ANOSIM mostró una similitud significativa en la dieta de ambas especies por estaciones ($R=0,51$; $P=0,001$). En la figura 5.3.2. se observan los resultados del análisis SIMPER sobre la comparación de la composición estacional de las dietas. Durante el otoño las disimilitudes medias son las más bajas, los Chironomidae, Formicidae y *Austrelmis* acumularon el 60%. Los taxones con mayor porcentaje fueron los que determinaron la disimilitud, en este caso los dos primeros taxones representan el 50% de la disimilitud de las dietas. Las larvas de Chironomidae (39%) fueron más frecuentes en la dieta de los bagres y comparativamente más abundantes para la primavera. Al considerar la contribución de Formicidae (14%), ésta no fue significativa en la dieta del bagre. En primavera, los dos primeros taxones acumulan el 79% de disimilitud, las larvas de Chironomidae aportaron el 46% y *Austrelmis* el 33%. Por otra parte, los adultos de *Austrelmis*, no tuvieron un aporte significativo a la dieta y Chironomidae fue el único ítem con contribución significativa en la dieta del bagre. En verano, las larvas de Elmidae (26%) y *Austrelmis* (25%) fueron los que más aportaron a la disimilitud, acumulando un 63% los tres primeros taxones.

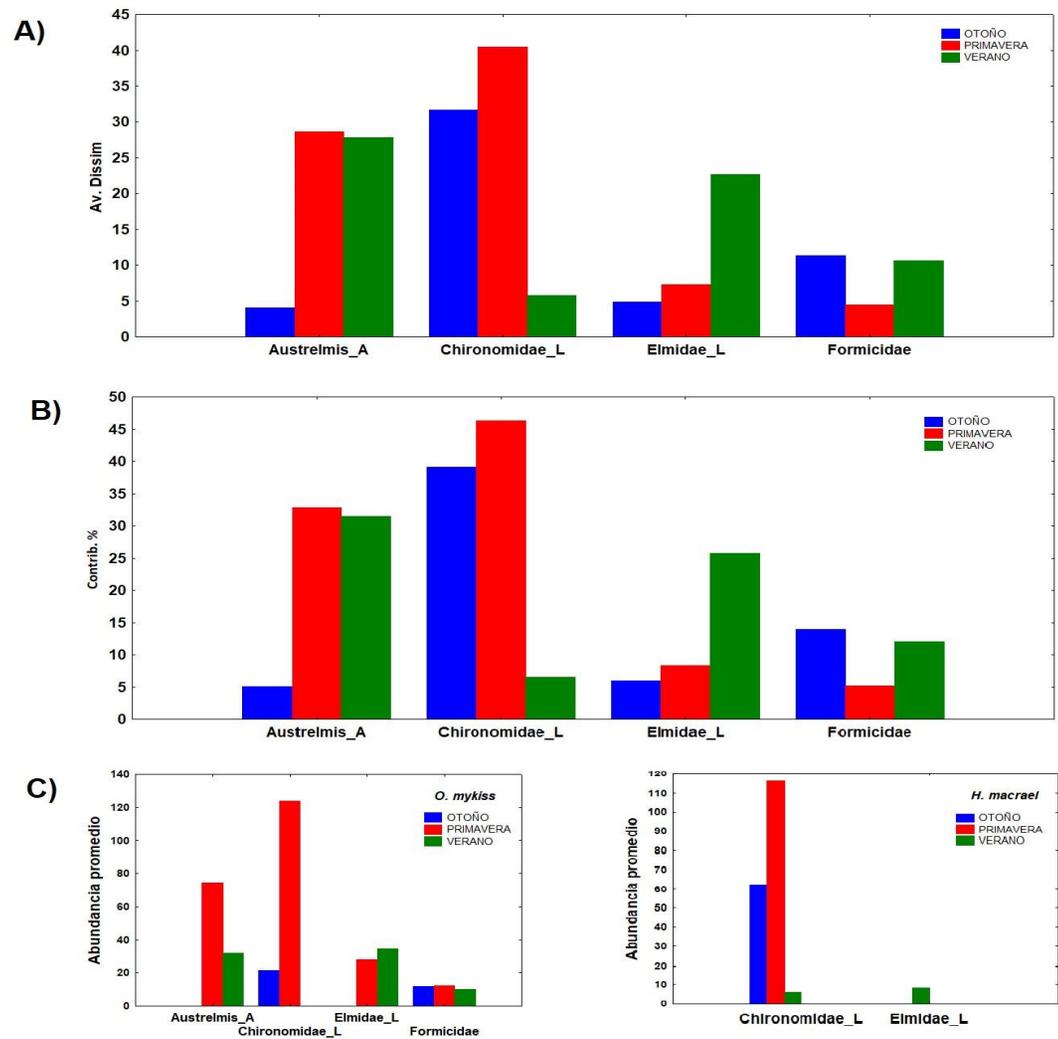


Figura 5.3.2 Resultados del análisis SIMPER de las dietas de la trucha y del bagre de torrente en otoño, primavera y verano. A) La disimilitud promedio para cada taxón B) Porcentaje de contribución a la dieta (% cont.), C) Abundancia promedio de las presas en ambas dietas. No se graficaron las presas con aportes inferiores al 5%.

La abundancia de las presas acuáticas en la dieta de la trucha arco iris cambió significativamente con las estaciones ($H=8,6$; $P=0,01$), siendo más abundantes en otoño (59%) y primavera (62%). Las presas terrestres alóctanas no mostraron diferencias significativas entre las estaciones ($H=2,1$; $P=0,33$). Sin embargo, Formicidae en verano (42%) fueron presas accesorias y en otoño (41%) presas fundamentales. Además, se registraron restos de *H. macraei* ($n=3$) en truchas arco iris con longitudes estándares de: 187mm, 179mm y 242mm, en otoño, primavera y verano, lo que evidencia que el consumo no está relacionado con la abundancia de presas.

Entre los grupos funcionales, los agarradores no mostraron diferencias significativas, en cuanto a la abundancia relativa entre las estaciones, tanto en el bentos ($H=2$; $P=0,9$), como en la dieta de las truchas ($H=5$; $P=0,05$) y de los bagres ($H=5$; $P=0,07$).

En relación a los excavadores la abundancia relativa del bentos fue muy baja en todas las estaciones, sin embargo en *H. macraei* fueron más frecuentes en primavera (45%) y verano (30%) (Fig. 5.3.3), contribuyendo al 51% del volumen de la dieta. Los nadadores presentaron muy baja abundancia en la dieta de los peces y su abundancia en bentos aumenta en verano.

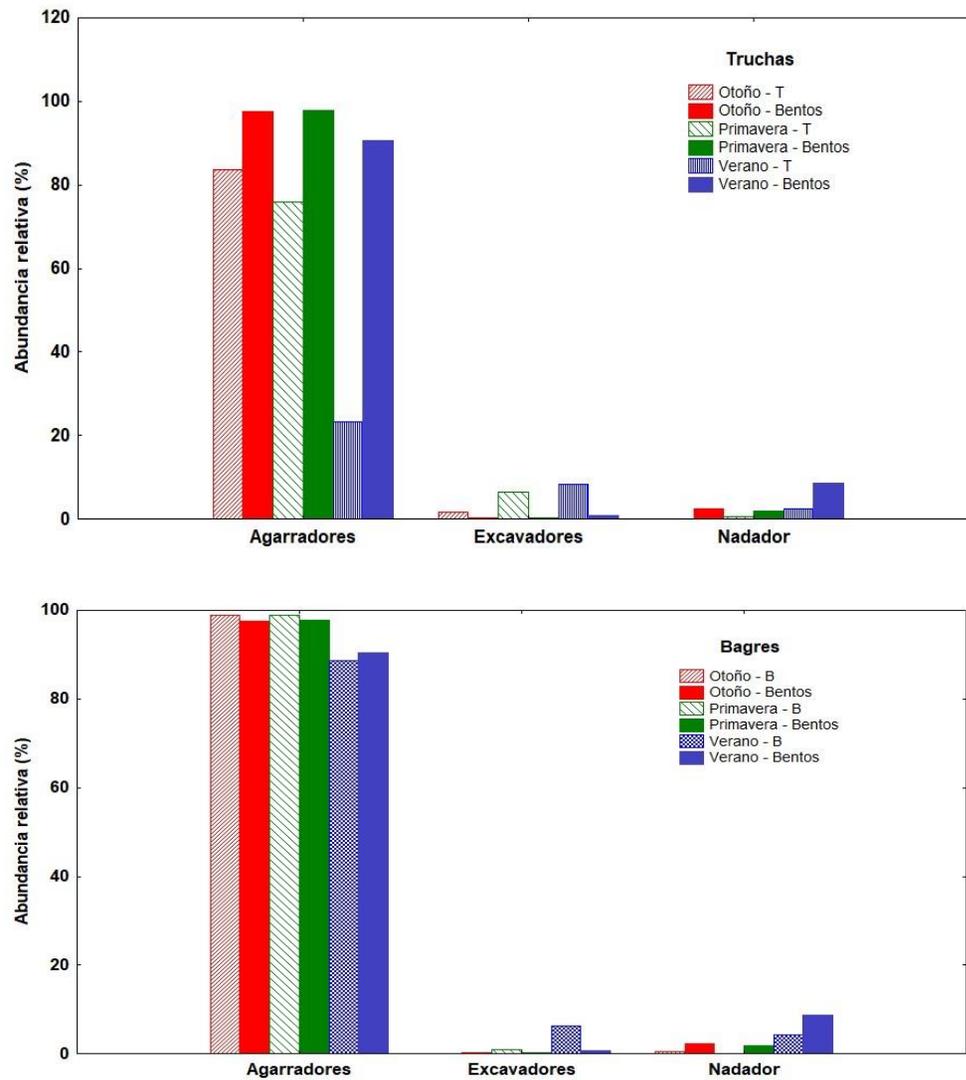


Figura 5.3.3 Variación estacional expresada en abundancia relativa porcentual de Grupos Funcionales (Excavadores, Agarradores y Nadadores) en la dieta de *O. mykiss* y *H. macraei* y en el bentos del arroyo El Carrizal de las Burras.

5.4-Discusión y conclusiones

El objetivo principal fue analizar el uso de los recursos tróficos de *H. macraei* y *O. mykiss*. En el arroyo El Carrizal de las Burras la especie nativa *H. macraei* y la exótica *O. mykiss* coexisten espacial y temporalmente. Respecto de las truchas, hay evidencias de interacciones negativas como la reducción en el crecimiento, abundancia y uso del hábitat de las especies nativas en simpatria con salmónidos introducidos (McIntosh, 2000; Baxter, 2004; Penaluna et al., 2009). En este sentido la mayoría de los estudios realizados en la Patagonia encuentran algún grado de segregación entre las especies nativas e introducidas, tanto en aspectos tróficos, reproductivos, o de uso del hábitat (Pascual et al., 2002).

En el Arroyo El Carrizal de las Burras, el resultado obtenido fue similar a lo observado en el río Pichileufu, donde *H. macraei* coexiste con salmónidos juveniles dentro de un rango de 20 a 100mm de LE (Barriga et al., 2013). Esto fue opuesto a lo observado en tres arroyos del NO de Chubut, en los cuales los salmónidos de mayor tamaño fueron los peces más abundantes y *H. macraei* estuvo escasamente representada (Di Prinzio & Casaux, 2012). Por otro lado, en arroyos del NO de Argentina, *O. mykiss* y *Trichomycterus* fueron encontrados siempre en alopatría (Molineri, 2008).

Por otra parte, los estudios comparados del uso de los recursos alimentarios permiten identificar interacciones importantes que determinan la estructura comunitaria. En este sentido, *Hatcheria macraei* se alimenta de pequeñas larvas de Elmidae y Chironomidae mientras *O. mykiss* sobre las de mayor tamaño. Respecto a las larvas de Chironomidae fueron las presas dominantes de la dieta de *H. macraei* del Río Caleufú (Barriga & Battini 2009), del Río Chubut (Ferriz, 2012) y del arroyo Manguera durante el verano (Di Prinzio & Casaux, 2012). El tipo de presas consumidas por el bagre de torrente puede ser explicado como consecuencia de su alta especialización morfológica para anclarse al sustrato como otros Trichomycteridae (Adriaens et al., 2010), remover el barro y obtener pequeñas presas para evitar la depredación de las truchas. Ambas especies presentan

una estrategia de alimentación generalista, con una variación estacional en la superposición de las dietas.

Tanto en *O. mykiss* como en *H. macraei*, los resultados han refutado la hipótesis planteada en cuanto a los cambios de estrategias alimentarias por estación, de generalista a especialista. Sin embargo, los resultados coincidieron con parte de la hipótesis 1 respecto a la superposición en la alimentación de ambas especies en las estaciones del año. La superposición observada presentó variaciones estacionales en el consumo de larvas de Elmidae y de Chironomidae, *Austrelmis* y Formicidae, relacionadas con la disponibilidad estacional de los macroinvertebrados en el ambiente. El mayor solapamiento en la dieta se registró en otoño cuando las larvas de Chironomidae fueron presas fundamentales en ambas especies.

El hallazgo de fragmentos de bagres en los estómagos de las truchas de mayor tamaño fue compatible con lo reportado por Arismendi et al. (2011a) y McIntosh (2000), quienes postulan un cambio ontogénico en la dieta de las truchas, desde depredadoras de pequeños macroinvertebrados a piscívoras con el aumento de la talla. Por otro lado, donde las densidades de peces nativos fueron más bajas, las truchas no consumen peces (Arismendi et al., 2011a). En el arroyo El Carrizal de las Burras, *H. macraei* y *O. mykiss* de pequeñas tallas, se distribuyen en simpatria posiblemente debido al consumo de presas terrestres y grandes macroinvertebrados por parte de las truchas. La depredación de la trucha sobre organismos terrestres también fue observada en otros estudios realizados en la región Patagónica (Buria et al., 2009; Di Prinzio et al., 2013; Juncos et al., 2014) en Japón (Nakano et al., 1999; Baxter et al., 2004), Nueva Zelanda (Edwards & Huryn, 1995) entre otros. En el caso particular del arroyo El Carrizal de las Burras, el ingreso de presas terrestres desde el bosque de sauces antrópico y la vegetación riparia en verano fue un importante subsidio para las truchas, cuando los insectos acuáticos disminuyeron debido a la emergencia y a la disminución abrupta durante los períodos de descarga, como ocurre en otros arroyos andinos de Argentina (Molineri 2008, Scheibler & Debandi, 2008). Sin embargo, en un arroyo boscoso de los Andes patagónicos las presas terrestres constituyeron una porción minoritaria de la dieta de *O. mykiss* (Buria et al., 2009) ya que durante todo el año seleccionó

macroinvertebrados acuáticos de mayor tamaño (Buria et al., 2007). La depredación sobre los macroinvertebrados acuáticos más grandes puede reducir el consumo de organismos terrestres. También se observó un aumento en el consumo de excavadores en verano, posiblemente vinculado a la mayor exposición de estas presas por el incremento del caudal, a pesar de la baja disponibilidad en el ambiente. Los nadadores como Baetidae y Leptophlebiidae presentan bajas abundancias tanto en el bentos y en la dieta de los peces, aunque en otros ambientes fueron presas fundamentales. La baja abundancia de los nadadores puede estar relacionada con los posibles efectos de la depredación de las truchas sobre el crecimiento y fecundidad de estos macroinvertebrados, que a su vez impacta en la biomasa de los depredadores (McIntosh, 2000). Sin embargo, en arroyos de cabecera de los Estados Unidos, la presencia de las truchas no afectó la densidad total de macroinvertebrados, aunque, muchos de los taxones que disminuyeron en los arroyos con truchas fueron las formas conspicuas, por el tamaño y el comportamiento (Herbst et Al., 2009).

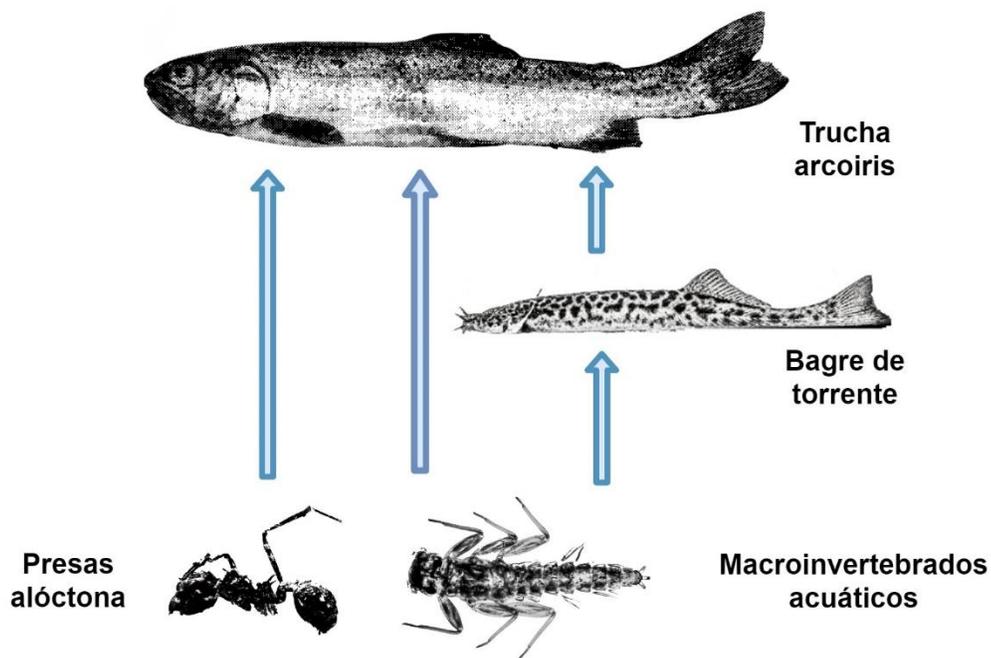


Figura 5.4.1. Diagrama simplificado de las relaciones tróficas de la comunidad de peces del arroyo El Carrizal de las Burras.

Analizando los resultados obtenidos en el arroyo El Carrizal de las Burras determinamos que la influencia de la presencia de la trucha arco iris no sólo impacta sobre la población del bagre de torrente, sino que también lo hace hacia niveles tróficos más bajos.

Capítulo 6

Conclusiones generales

En esta tesis se analizaron las relaciones tróficas entre *H. macraei* y una especie exótica *O. mykiss* en un ambiente lótico cordillerano de la cuenca del río Desaguadero.

La investigación realizada determinó que el caudal del arroyo El Carrizal de las Burras fue permanente y con variaciones del fueron interanuales y estacionales. Durante el período analizado, la región de los Andes centrales registró una de las sequías más prolongadas y agudas desde el 2010. Los caudales máximos a lo largo de los seis años evaluados estuvieron por debajo de la media interanual. En el 2015 se registró la mayor variabilidad anual del caudal, relacionado con la duración de la temporada nival en los Andes áridos, que determinó un incremento de los caudales máximos. Por su parte, los caudales mínimos presentaron en general una menor variabilidad, sin embargo, en algunos años de sequía estuvieron por sobre la media interanual.

El análisis de la composición del bentos determinó que el otoño fue la estación con mayor densidad de macroinvertebrados, sin embargo, ésta presentó mayor dominancia y baja diversidad. Los grupos dominante fueron Coleoptera (90 %) y Diptera, en todas las estaciones, siendo los de la familia Elmidae predominantes en invierno, primavera y verano y Chironomidae (*Cricotopus*) en otoño. La variación de la abundancia de *Cricotopus* y Elmidae se relacionó con la temperatura del agua. Respecto al tamaño de los macroinvertebrados, los de mayor volumen fueron los Elmidae y Lumbriculidae. Los taxas como Ephemeroptera, Plecoptera y Trichoptera estuvieron escasamente representados, entre los cuales, las ninfas de Baetidae y *Notoperla* mostraron mayor densidad en verano, mientras que las larvas de Trichoptera, en otoño y verano.

El ensamble de peces del arroyo, estuvo constituido por ejemplares de *H. macraei*, de ambos sexos y en todos los estadios de desarrollo y ejemplares juveniles de machos y hembras de *O. mykiss*.

La dieta de *H. macraei* varió en relación con los estadios de desarrollo, los cambios en el ciclo reproductivo y las estaciones del año. Si bien hubo solapamiento en la dieta en

cuanto a la abundancia en todos los estadios, las larvas de Chironomidae fueron las presas principales, los cambios se evidenciaron en el volumen, frecuencia y numerosidad. Las larvas de Chironomidae presentaron mayor volumen en juveniles y machos, las larvas de Simuliidae en los estadios inmaduros y los Lumbriculidae en las hembras. Tanto en machos como en hembras adultas las ninfas de Ephemeroptera fueron más frecuentes que en los otros estadios, pero con bajo porcentaje de numerosidad. En relación a los cambios estacionales, los Chironomidae aportaron más a la dieta en primavera y otoño y las larvas de Elmidae en invierno. Las estaciones con mayor similitud en la dieta fueron el invierno y el verano debido a la menor contribución de las larvas de Chironomidae. Durante el invierno, el consumo en volumen de presas decae y los porcentajes de Chironomidae y Elmidae fueron los más bajos del año.

Respecto al ciclo reproductivo del bagre de torrente, se comprobó que estuvo influenciado por el caudal de arroyo, la temperatura del aire y la densidad de macroinvertebrados disponibles en el ambiente. El período de desove se extendió entre la primavera y el verano, coincidiendo con el aumento del caudal, de la temperatura y de la disponibilidad de presas de mayor volumen, como por ejemplo las ninfas de Ephemeroptera, las larvas de Elmidae y los Lumbriculidae.

En cuanto a *O. mikyss* se comprobó que en el arroyo El Carrizal de las Burras, consume principalmente insectos acuáticos, seguido por insectos terrestres y que depreda en baja proporción sobre *H. macraei*. Las variaciones estacionales se evidenciaron con cambios en la abundancia de larvas de Chironomidae, Elmidae y *Austrelmis*, mientras que las primeras fueron abundantes en primavera y otoño, las larvas y los adultos de Elmidae lo fueron en primavera y verano. Como resultado de la comparación entre las dietas de hembras y machos se evidenciaron diferencias en cuanto a la composición y aporte de los coleópteros Elmidae. La dieta de los machos resultó menos amplia que la de las hembras y con menor riqueza de ítems de origen terrestre y con mayor aporte de Elmidae.

El estado nutricional de las truchas, evaluado indirectamente a través del factor de condición, indicó que la población del arroyo es pobre en peso y talla. Además, en el

área de estudio (tramo medio) no se registraron hembras maduras, por lo tanto, se estima que el período de desove puede ocurrir entre el otoño y la primavera, estaciones en las cuales disminuye el caudal, la temperatura ambiental y la abundancia de presas en el ambiente. Consideramos, el desove se produce en la cabecera del arroyo, donde sería posible encontrar a los adultos.

La coexistencia de *H. macrei* y *O. mikis*, en el ambiente estudiado estuvo relacionada con las limitantes espaciales y tróficas del arroyo y, con su escaso caudal, factores que influyen en el tamaño alcanzado por las truchas, y por ende ejercen una baja depredación sobre los bagres, siguiendo la hipótesis de la ontogenia y el cambio de dieta.

La coexistencia espacial y temporal de la especie nativa *H. macraei* y la exótica *O. mykiss* en el arroyo El Carrizal de las Burras puede sostenerse debido a que ambas especies presentan cambios estacionales en las estrategias alimentarias pasando desde generalistas a especialistas y por otra parte a las limitantes espaciales y tróficas del arroyo y su escaso caudal que influyen en el tamaño alcanzado por las truchas. Las truchas presentaron mayor amplitud en la dieta y más diversidad en otoño, consumiendo principalmente larvas de Chironomidae, Formicidae y especializándose en Acrididae. En primavera y verano la dieta fue generalista con una alta frecuencia de ocurrencia de *Austrelmis* y larvas de Elmidae. Por otra parte *H. macraei* se comportó como una especie especialista en el consumo de larvas de Chironomidae en primavera y otoño, cambiando a generalista en verano.

Las presas terrestres aparecieron principalmente en verano y fueron un importante subsidio para las truchas, ya que la abundancia de presas acuáticas disminuye. Además, en verano los excavadores como Lumbriculidae aumentan su aporte a pesar de la baja abundancia en el medio, respecto de esta observación quizá la abundancia pueda estar sesgada por el tipo de arte de muestreo, ya que la red Surber, puede inducir subestimaciones cuantitativas para el caso de organismos infaunales.

También se registró en el ambiente una baja abundancia de organismos nadadores, varias presas que pertenecen a este grupo, que fueron reconocidos en otros estudios

como importantes en la dieta de las truchas, esta situación es posiblemente la responsable del límite de crecimiento en este arroyo.

Además, se comprobó una segregación en el tamaño de las presas consumidas por ambas especies, por ejemplo *O. mykiss* consume las larvas de Elmidae de mayor tamaño.

Respecto de la Hipótesis 1 dirigida a que ambas especies presentan una estrategia alimentaria generalista, se cumple cuando el análisis fue realizado de la población en su conjunto, sin tener en cuenta la época del año. Sin embargo, cuando se incluye este último factor los resultados se modifican para ambas especies.

En cuanto a la Hipótesis 2 referida a que el número total, la frecuencia de ocurrencia y el volumen de los ítems presas en los estómagos, la riqueza y la diversidad varían de acuerdo al desarrollo ontogénico, el sexo y las estaciones del año, en ambas especies, se comprobó que la superposición en la dieta fue significativa y con cambios estacionales. Se observó similitud en el consumo de algunas presas, *H. macraei* ingiere los ítems presas de menor tamaño respecto a los de la trucha arco iris, lo que indica una posible interacción negativa entre ambas especies por el costo energético que puede implicar estas diferencias.

La presencia de las truchas produjo el desplazamiento de los bagres de torrente y los llevó a desarrollar una dieta de menor calidad basada principalmente en dos ítems, generando un panorama muy peligroso, ya que la afectación de cualquiera de estas dos especies podría limitar la condición y la estabilidad de las poblaciones.

La masiva introducción de truchas en los ambientes lóticos de la provincia de San Juan, no permitió encontrar ningún arroyo prístino para utilizarlo como testigo y que de esta manera permitiera evaluar el impacto de la introducción. Sin embargo, los resultados generados en este trabajo se convierten en herramientas útiles para evitar introducciones en ambientes con especies vulnerables, con alta variabilidad de caudales y persistencia de caudales mínimos.

Bibliografía citada

- Acosta, J. C., Laspiur, A., Blanco, G., & Villavicencio, H. J. (2016). Ictiofauna de San Juan: Diversidad y distribución. En E. G. Martínez Carretero, *San Juan Ambiental* (págs. 237-257). Mendoza: El autor.
- Administración de Parques Nacionales. (2009). *Plan de Manejo Parque Nacional El Leoncito*.
- Administración de Parques Nacionales. (2008). *Plan de manejo Parque Nacional San Guillermo y Propuesta de Manejo Integrado de la Reserva de Biosfera*. San Juan.
- Adriaens, D., Baskin, J. N., & Coppens, H. (2010). Evolutionary morphology of trichomycterid catfishes: about hanging on and digging in. En J. S. Nelson, H. P. Schultze, & M. V. Wilson, *Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts* (págs. 337-362). Munich: Verlag Dr. Friedrich Pfeil.
- Amundsen, P. A., Gabler, H. M., & Staldvik, F. J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology*, 48, 607-614.
- Arismendi, I., González, J., & Penaluna, B. (2011 a). Piscivory and diet overlap between two non-native fishes in southern Chilean streams. *Austral Ecology*, 37(3), 346–354.
- Arismendi, I., Penaluna, B., & Soto, D. (2011 b). Body condition indices as a rapid assessment of the abundance of introduced salmonids in oligotrophic lakes of southern Chile. *Lake and Reservoir Management*, 27(1), 61–69.
- Arismendi, I., Soto, D., Penaluna, B., Jara, C., León-Muñoz, J. (2009). Aquaculture, non-native salmonid invasions and associated declines of native fishes in Northern Patagonian lakes. *Freshwater Biology*, 54(5), 1135–1147.
- Arismendi, I.; Penaluna, B. E.; Dunham, J. B.; García de Leaniz, C.; Soto, D.; Fleming, I. A.; Gomez-Uchida, D.; Gajardo, G.; Vargas, P. V. (2014). Differential invasion success of salmonids in southern Chile: patterns and hypotheses. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24, 919–941.
- Arratia, G., & Menu-Marque, S. (1981). Revision of the freshwater catfishes of the genus *Hatcheria* (Siluriformes, Trichomycteridae) with commentaries on ecology and biogeography. *Zoologischer Anzeiger*, 1/2, 88–111.
- Baeza Sanz, D., & García del Jalón, D. (1997). Caracterización del régimen de caudales en ríos de la cuenca del Tajo atendiendo a criterios biológicos. *Limnetica*, 13(1), 69–78.
- Baeza Sanz, D., Martínez-Capel, F., & García de Jalón Lastra, D. (2003). Variabilidad temporal de caudales: Aplicación a la gestión de ríos regulados. *Ingeniería del agua*, 10 (4), 469–478.

- Baigún, C. R., & Quirós, R. (1985). *Introducción de peces exóticos en la República Argentina. Informe técnico N°2*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero.
- Barnham, C., & Baxter, A. (1998). *Condition Factor, K, for Salmonid Fish*. State of Victoria, Department of Primary Industries.
- Barriga, J. P., & Battini, M. A. (2009). Ecological significances of ontogenetic shifts in the stream-dwelling catfish, *Hatcheria macraei* (Siluriformes, Trichomycteridae), in a Patagonian river. *Ecology of Freshwater Fish*, 18, 395–405.
- Barriga, J. P., Chiarello-Sosa, J. M., Juncos, R., & Battini, M. A. (2014). Photo-identification and the effects of tagging on the Patagonian catfish *Hatcheria macraei*. *Environmental Biology of Fishes*, 97(11).
- Barriga, J. P., Espinós, N. A., & Chiarello-Sosa, J. M. (2013). The importance of substrate size and interstitial space in the microhabitat selection by the stream-dwelling catfish *Hatcheria macraei* (Actinopterygii, Trichomycteridae). *Hydrobiologia*, 705, 191–206.
- Barros, S., & de Gonzo, G. (2016). Poblaciones naturalizadas de truchas arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) en la Puna de Argentina: bases ecológicas para su manejo. *MEMORIAS: Manejo de Fauna Silvestre en Amazonía y Latinoamérica*, 116-126.
- Baxter, C., Fausch, K., Murakami, M., & Chapman, P. (2004). Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology*, 85(10), 2656–2663.
- Bello, M., & Ubeda, C. (1998). Estado de conservación de los peces de agua dulce de la Patagonia Argentina. Aplicación de una metodología objetiva. *Gayana. Zoología*, 62(1), 4-60.
- Bisson, P. A. (1978). Diel food selection by two sizes of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 971-975.
- Blackwell, B., Brown, M., & Willis, D. (2000). Relative Weight (W_r) Status and Current Use in Fisheries Assessment and Management. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 8(1), 1-44.
- Brenner, T. (1994). *Las pesquerías de Aguas Continentales Frías en América Latina. COPESCAL Documento ocasional N°7*. Roma: FAO.
- Brown, H. P. (1987). Biology of the riffle beetles. *Annual Review of Entomology*, 253-73.
- Buria, L., Albariño, R., Modenutti, B., & Balseiro, E. (2009). Temporal variations in the diet of the exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in an Andean-Patagonian canopied stream. *Revista Chilena de Historia Natural*, 82, 3-15.
- Buria, L., Albariño, R., Díaz Villanueva, V., Modenutti, B., & Balseiro, E. (2007). Impact of exotic rainbow trout on the benthic macroinvertebrate community from

- Andean-Patagonian headwater streams. *Fundamental and Applied Limnology. Archiv für Hydrobiologie*, 168(2), 145–154.
- Caballé, M., & Furque, G. (1986). *Estudio geológico del sector oriental de la cordillera frontal entre los ríos Manrique y Calingasta, San Juan*. La Plata: Tesis doctoral, Doctorado en Ciencias Naturales Facultad de Ciencias Naturales y Museo Universidad Nacional de La Plata – Argentina.
- Cabrera, A. (1971). *Fitogeografía de la República Argentina* (Vol. 14). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica.
- Campos, H., Ruiz, V., Gavilán, J., & Alay, F. (1993). Peces del Río Bío-Bío. (C. Universidad de Concepción, Ed.) *Serie Publicaciones de Divulgación EULA*, 1-100.
- Candiotto, A., Bo, T., & Fenoglio, S. (2011). Biological and ecological data on an established. *Fundamental and Applied Limnology / Archiv für Hydrobiologie*, 67-76.
- Carpenter, S., & Kitchell, J. (1993). *The Trophic Cascade in Lake Ecosystems*. Great Britain: Cambridge University Press.
- Casatti, L. (2003). Biology of a Catfish, *Trichomycterus* sp. (Pisces, Siluriformes), in a Pristine Stream in the Morro do Diabo State Park, Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(2), 105–110.
- Chebez, J., López, H., & Athor, J. (2009). Peces de agua dulce amenazados de Argentina. En J. Chebez, *Otros que se van. Fauna argentina amenazada* (págs. 32-54). Buenos Aires, Argentina: Albatros.
- Chiarello-Sosa, J. M., Battini, M. A., & Barriga, J. P. (2016). Reproductive strategy of the Patagonian catfish *Hatcheria macraei*. *Journal of Fish Biology*, 89(3), 1–18.
- Cifuentes, R., González, J., Montoya, G., Jara, A., Ortiz, N., Piedra, P., & Habit, E. (2012). Relación longitud-peso y factor de condición de los peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana (Concepción)*, 75(2), 101-110.
- Clarke, K. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117–143.
- Crawford, S. S., Muir, A. M. (2007). Global introductions of salmon and trout in the genus *Oncorhynchus*. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(3), 313–344.
- Cummins, K. W. (1967). *Calorific equivalents for studies in ecological energetic*. Pittsburgh, Pennsylvania: University of Pittsburgh.
- Dalmaso, A., & Márquez, J. (2018). Relevamiento de la vegetación del área de Castaño Nuevo–Villa Corral, Calingasta, provincia de San Juan, Argentina. *Chloris Chilensis*, 21(1).
- Di Prinzio, C. Y., & Casaux, R. J. (2012). Dietary overlap among native and non-native fish in Patagonian low-order streams. *Annales De Limnologie-International Journal of Limnology*, 48, 21–30.

- Di Prinzio, C., Miserendino, M., & Casaux, R. (2013). Feeding strategy of the nonnative rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, in low-order Patagonian streams. *Fisheries Management and Ecology*, 20(5), 414–425.
- Di Prinzio, C., Omad, G., Miserendino, M., & Casaux, R. (2015). Selective foraging by non-native rainbow trout on invertebrates in Patagonian streams in Argentina. *Zoological Studies*, 54(29), 1-14.
- Domínguez, E.; Fernández, R. H. (Eds). (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología*. Tucumán: Fundación Miguel Lillo.
- Dyer, B. S. (2000). Systematic Review and Biogeography of the Freshwater Fishes of Chile. *Estud Oceanol*(19), 77–98.
- Edwards, E., & Huryn, A. (1995). Annual contribution of terrestrial invertebrates to a New Zealand trout stream. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 29(4), 467-477.
- Elliott, J. M. (2008). The ecology of rifle beetles (Coleoptera: Elmidae). *Freshwater reviews*, 1(2), 189-203.
- Epler, J. H. (2001). *Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North and South Carolina*. North Carolina, North Carolina Department of Environmental and Natural Resources, Division of Water Quality.
- Estes, J. A.; Terborgh, J.; Brashares, J. S.; Power, M. E.; Berger, J.; Bond, W. J.; Carpenter, S. R.; Essington, Timothy E. ; Holt, Robert D. ; Jackson, Jeremy B. C.; Marquis, Robert J. ; Oksanen, Lauri ; Oksanen, Tarja ; Paine, Robert T.; Pickett, Ellen K. ; Ripple, William J. ; Sandin, Stuart A.; Scheffer, Marten ; Schoener, Thomas W. ; Shurin, Jonathan B. ; Sinclair, Anthony R. E.; Soulé, Michael E. ; Virtanen, Risto; Wardle, David A. (2011). Trophic Downgrading of Planet Earth. *SCIENCE*, 301-306.
- Fava, G., Acosta, J., Laspiur, J., & Moreno, V. (2012). Avifauna del Valle de Calingasta y sus alrededores, provincia de San Juan, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana*, 56(1–2), 66–81.
- Fernández, L., Sanabria, E., Quiroga, L., & Vari, R. P. (2014). A new species of *Silvinichthys* (Siluriformes, Trichomycteridae) lacking pelvic fins from mid–elevation localities of the southern Andes, with comment on the genus. *Journal of Fish Biology*, 84, 372–382.
- Ferriz, R. A. (1994). Alimentación de *Oliveichthys viedmensis* (Mac Donagh, 1931) y *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) (Teleostei: Siluriformes) en el Río Limay, Alicurá, Argentina. *Naturalia Patagónica*, 2(1-2), 83-88.
- Ferriz, R. A. (2012). Dieta de *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) (Teleostei, Siluriformes, Trichomycteridae) en el río Chubut, Argentina. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 40(1), 248-252.

- Ferriz, R. A., & Iwaszkiw, J. M. (2016). Alimentación de *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) en el Arroyo Sacanana, Chubut , Argentina. *Historia Natural Tercera Serie*, 6(2), 79-85.
- Fittkau, E. J. (1986). Conocimiento actual sobre la colonización de la región tropical sudamericana por insectos acuáticos y su historia evolutiva, con especial referencia a los quironómidos. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso (Chile)*, 17, 97-103.
- Fochetti, R., Amici, I., & Argano, R. (2003). Seasonal changes and selectivity in the diet of brown trout in the River Nera (Central Italy). *Journal of Freshwater Ecology*, 18(3), 437-444.
- Fricke , R., Eschmeyer , W. N., & van der Laan, R. (12 de 2018). *Catalog of Fishes: Genera, Species, References*. Obtenido de California Academy of Sciences: <http://researcharchive.calacademy.org/research/ichthyology/catalog/fishcatmain.asp>
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: History, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4), 241–253.
- Gabrielyan, B. (2001). An annotated checklist of freshwater fishes of Armenia. *Naga The ICLARM Quarterly*, 24, 23-29.
- García, P. E., & Añón Suárez, D. A. (2007). Community structure and phenology of chironomids (Insecta: Chironomidae) in a Patagonian Andean stream. *Limnologica*, 37(1), 109–117.
- Garvey, J. E., & Whiles, M. R. (2017). *Trophic Ecology*. Boca Raton: CRC Press Taylor & Francis Group.
- Global Invasive Species Database*. (2015). Recuperado el 22 de 7 de 2020, de <http://www.iucngisd.org/gisd/species.php?sc=103>
- Godoy, M. (2003). *Truchicultura*. Ayacucho – Perú: Producciones GAMA.
- Gordon, N., McMahon, T. A., & Finlayson, B. L. (1992). *Stream hydrology: an introduction for ecologists*. New York, Estados Unidos: Wiley & Sons.
- Griffith, M. B., Hill, B. H., McCormick, F.H., Kaufmann, P. R., Herlihy, A. T., Selle, A. R. (2004). Comparative application of indices of biotic integrity based on periphyton, macroinvertebrates, and fish to southern Rocky Mountain streams. *Ecological Indicators*, 1-20.
- Gross, M. R. (1987). Evolution of diadromy in fishes. *American Fisheries Society Symposium*, 1, 14– 25.
- Group, I. S. (2016). *The IUCN Red List of Threatened Species*. Recuperado el 12 de 2020, de Pleurodema somuncurensis.
- Gulseth, O. A., & Nilssen, K. J. (1999). Growth Benefit from Habitat Change by Juvenile High-Arctic Char. *Transactions of the American Fisheries Society*, 128(4), 593-602.

- Gupta, P., & Pant, M. (1983). Seasonal variation in the energy content of benthic macroinvertebrates of Lake Nainital, India. *Hydrobiologia*(99), 19-22.
- Habit, E., Dyer, B., & Vila, I. (2006). Estado de conocimiento de los peces dulceacuicolas de Chile. *Gayana*, 100-113.
- Habit, E., González, J., Ortiz-Sendoval, J., Elgueta, A., & Sobenes, C. (2015). Efectos de la invasión de salmónidos en ríos y lagos de Chile. *Ecosistemas*, 24(1), 43-51.
- Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Belk, M. C., Cussac, V. E., Gonzalez, J., Colin, N. (2010). Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography*, 19, 697-710.
- Habit, E., Victoriano, P., & Campos, H. (2005). Ecología trófica y aspectos reproductivos de *Trichomycterus areolatus* (Pisces, Trichomycteridae) en ambientes lóticos artificiales. *Revista de Biología Tropical*, 53(1-2), 195-210.
- Hamada, N, Nessimian, L. J., Barbosa Querino, R. (Eds.). (2014). *Insetos acuáticos na Amazônia brasileira : taxonomia, biologia e ecologia*. Manaus: INPA.
- Hanson, P., Springer, M., & Ramirez, A. (2010). Capítulo 1. Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Revista de Biología Tropical*, 58 (4), 3-37.
- Herbst, D. B., Silldorff , E. L., & Scott, D. C. (2009). The influence of introduced trout on the benthic communities of paired headwater streams in the Sierra Nevada of California. *Freshwater Biology*, 1324-1342.
- James, A. S., & Reis, R. E. (2011). *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. Los Angeles , London: Editorial U. O. C. PRESS.
- Juncos, R., Milano, D., Macchi, P. J., & Vigliano, P. (2014). Niche segregation facilitates coexistence between native and introduced fishes in a deep Patagonian lake. *Hydrobiologia*, 747(1), 53-67.
- Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. (1989). The Flood Pulse Concept in RiverFloodplain Systems. En D. Dodge , *Proceedings of International Large River Symposium* (págs. 110-127). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 106.
- Kacoliris, F., Buria, L., Crichigno, S., Velasco, M., Úbeda, C., & Cussac, V. (2015). *Evaluación del estado de conservación de la mojarra desnuda (Gymnocharacinus bergii) en el arroyo Valcheta, Río Negro, Argentina*. Río Negro: Informe Técnico. Secretaría de Ambiente y Desarrollo Sustentable de Río Negro.
- Karkanis, C., & Rossello, E. A. (2004). Geología y controles estructurales de las áreas de alteración del portezuelo de las Burras (Cordillera Frontal, San Juan). *Revista de la Asociación Geológica Argentina*, 59(1), 3-13.

- Keeley, E. R., & Grant, J. W. A. (2001). Prey size of salmonid fishes in streams, lakes, and oceans. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(6), 1122-1132.
- Keeley, E. R., Parkinson, E. A., & Taylor, E. B. (2005). Ecotypic differentiation of native rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) populations from British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 1523–1539.
- Kiesling, R. (1994). *Flora de San Juan República Argentina Vol. I*. Buenos Aires: Vazquez Mazzini Ed. Buenos Aires.
- Kiesling, R. (2003). *Flora de San Juan, República Argentina. Vol. II. Dicotiledóneas Dialipétalas (Segunda parte): Oxalidáceas a Umbelíferas*. Buenos Aires, Argentina: Estudio Sigma.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2008). Fish invasions in the world's river systems: When natural processes are blurred by human activities. *PLOS Biology*, 6(2), 404–410.
- Liotta, J. (2005). Distribución geográfica de los peces de aguas continentales de la República Argentina. *ProBiota, FCNyM, UNLP, Serie Documentos*. 3(1), 653.
- López, H. L., Menni, R. C., Donato, M., & Miquelarena, A. M. (2008). Biogeographical revision of Argentina (Andean and Neotropical Regions): an analysis using freshwater fishes. *Journal of Biogeography*, 35(9), 1564-1579.
- López, H., Miquelarena, A., & Menni, R. (2003). Lista comentada de los peces continentales de la Argentina. *ProBiota*, 5, 1–90.
- Macchi, P. J., Cussac, V. E., Alonso, M. F., & Denegri, M. (1999). Predation relationship between introduced salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in northern Patagonia. *Ecology of Freshwater Fish*, 8, 227-236.
- Malard, F., Uehlinger, U., Zah, R., & Tockner, K. (2006). Flood-pulse and riverscape dynamics in a braided glacial river. *Ecology*, 87 (3), 704–716.
- Manly, B. F., McDonald, L. L., Thomas, D. L., McDonald, T. L., & Erickson, W. P. (1993). *Resource Selection by Animals. Statistical Design and Analysis for Field Studies*. United States of America Visit: Kluwer Academic Publishers.
- Manoni, R. A., Garelis, P. A., Tripole, E. S., & Vallania, E. A. (2009). Diet and feeding preferences of *Trichomycterus corduvensis* Weyenbergh, 1877 (Siluriformes, Trichomycteridae) in two rivers of the Quinto River basin (San Luis, Argentina). *Acta Limnologica Brasiliensia*, 21(2), 161-167.
- Martín-Torrijos, L., Sandoval-Sierra, J. V., Muñoz, J., Diéguez-Urbeondo, J., Bosch, J., & Guayasamin, J. (2016). Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) threaten Andean amphibians. *Neotropical Biodiversity*, 2(1), 26–36.
- McCullagh, P., & Nelder FRS, J. A. (1989). *Generalized Linear Models 2nd. ed.* New York: Chapman & Hall.

- McIntosh, A. R. (2000). Habitat- and size-related variations in exotic trout impacts on native galaxiid fishes in New Zealand stream. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 57, 2140–2151.
- Medina, A. I., Scheibler, E. E., & Paggi, A. C. (2008). Distribución de Chironomidae (Diptera) en dos sistemas fluviales ritrónicos (Andino-serrano) de Argentina. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 67(1-2), 69-79.
- Menni, R. C. (2004). *Peces y ambientes en la Argentina continental*. Buenos Aires, Argentina. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales.
- Milana, J. P. (1998). Predicción de caudales de ríos alimentados por deshielo mediante balances de energía: Aplicación en los Andes Centrales, Argentina. *Asociación Argentina de Sedimentología*, 5(2), 53–69.
- Millán, A. (2004). Macroinvertebrados acuáticos de la rambla de Tabernas: endemismos e indicadores bióticos. En J. Mota, J. Cabello, M. I. Cerrillo, & M. L. Rodríguez-Tamayo, *Subdesiertos de Almería: naturaleza de cine* (págs. 273-288). Almería: Consejería de Medio Ambiente. Junta de Andalucía.
- Miserendino, M. L. (1995). Composición y distribución del macrozoobentos de un sistema lotico andino-patagónico. *Ecología Austral*, 5(2), 133–142.
- Miserendino, M. L., & Pizzolon, L. A. (2003). Distribution of macroinvertebrate assemblages in the Azul-Quemquemtreu river basin, Patagonia, Argentina. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 37(3), 525–539.
- Mittelbach, G. G., & Persson, L. (1998). The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(6), 1454–1465.
- Molineri, C. (2008). Impact of rainbow trout on aquatic invertebrate communities in subtropical mountain streams of northwest Argentina. *Ecología Austral*, 18, 101-117.
- Nakano, S., Kawaguchi, Y., Taniguchi, Y., Miyasaka, H., Shibata, Y., Urabe, H., Kuhara, N. (1999). Selective foraging on terrestrial invertebrates by rainbow trout in a forested headwater stream in northern Japan. *Ecological Research*, 14(4), 351-360.
- Navarro-Llácer, C., Baeza, D., & de las Heras, J. (2010). Assessment of regulated rivers with indices based on macroinvertebrates, fish and riparian forest in the southeast of Spain. *Ecological Indicators*, 10(5), 935–942.
- Oliver, D. R. (1971). Life history of the Chironomidae. *Annual Review of Entomology*, 16, 211-230.
- Ortiz, S. G., Acosta, J. C., & Murúa, F. (2003). Fauna de vertebrados y actividad minera: estudio de línea de base en la cuenca del río Castaño, San Juan, Argentina. *Multequina*, 12, 23-35.
- Oyarzabal, M., Clavijo, J., Oakley, L., Biganzoli, F., Tognetti, P., Barberis, I., Maturo, H. M., Aragón, R., Campanello, P. I., Prado, D., Oesterheld, M., León, R. J. C.

- (2018). Unidades de vegetación de la Argentina. *Ecología Austral*, 28(1), 040–063.
- Pace, M. L., Cole, J. J., & Carpenter, S. R. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution*, 14(12), 483-488.
- Page, L. M., & Burr, B. M. (1991). *A field guide to freshwater fishes of North America north of Mexico*. Boston: Houghton Mifflin Company.
- Paggi, A. (1999). Los Chironomidae como indicadores de calidad de ambientes dulceacuícolas. *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 202-207.
- Palma, A., Figueroa, R., Ruiz, V. H., Araya, E., & Berrios, P. (2002). Composición de la dieta de *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum 1792) (Pisces: Salmonidae) en un sistema fluvial de baja Intervencion antropica: Estero Nonguen, VIII región. *Gayana*, 66(2), 129-139.
- Pascual, M., & Ciancio, J. E. (2007). Introduced anadromous salmonids in Patagonia: Risks, uses and a conservation paradox. En T. M. Bert, *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities* (págs. 333-353). Florida, U.S.A: Springer.
- Pascual, M., Macchi, P., Urbanski, J., Marcos, F., Rossi, C. R., Novara, M., & Arciprete, P. D. (2002). Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence presence – absence data. *Biological Invasions*, 4(1), 101-113.
- Penaluna, B. E., Arismendi, I., & Soto, D. (2009). Evidence of interactive segregation between introduced trout and native fishes in Northern Patagonian Rivers, Chile. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138(4), 839-845.
- Peña Guzmán, L. E. (1998). *Introducción al estudio de los insectos de Chile*. Santiago de Chile: Editorial Universitaria, S.A.
- Pereyra, B. R. (1996). *Mapa climático de San Juan. Inventario de recursos de la Región Andina Argentina Sistema Físico Ambiental de Cuyo – Provincia de Mendoza*. Junta de Andalucía, Gobierno y Universidades de la Región Andina Argentina.
- Poblete, A. G., Atencio, M. A., Monroy, P. B., & Vera, M. J. (2017). Análisis de la temporada nival 2015 que marcó un punto de inflexión en la sequía en los andes áridos iniciada en 2010. *Revista de Geografía*, 21, 3-17.
- Poblete, G., Valdez, V. M., & Atencio, M. A. (2016). Factores y agentes dinámicos que generaron la temporada nival 2015 interrumpiendo la sequía 2010-2014, en los andes áridos. *Rev. Geográfica Digital. IGUNNE. Facultad de Humanidades. UNNE*, 25, 1–12.
- Power, M. E. (1992). Habitat Heterogeneity and the functional significance of fish in river food webs. *Ecology*, 73(5), 1675–1688.
- Preisser, E. (2008). Trophic Structure. En S. E. Jørgensen, & B. D. Fath, *Encyclopedia of Ecology* (págs. 3608-3616). Elsevier Science.

- Rader, R. B. (1997). A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54, 1211–1234.
- Rahel, F. J. (2002). Homogenization of freshwater faunas. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 33, 291–315.
- Reshetnikov, Y. S., Bogutskaya, N. G., Vasil'eva, E., Dorofeeva, E. A., Naseka, A., Popova, O. A., Savvaitova, K. A., Sideleva V. G., Sokolov, L. I. (1997). An annotated check-list of the freshwater fishes of Russia. *Journal of Ichthyology*, 37, 687–736.
- Ringuelet, R. A., Arámburu, A. A., & Alonso de Arámburu, A. S. (1967). *Los peces argentinos de agua dulce*. Buenos Aires: Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires.
- Roig, F., Costa, G., Castro, M., Ferri-Hidalgo, L., & Zalazar, L. (2018). *Informe de la subcuenca de la cordillera Ansilta Cuenca del río San Juan Provincia de San Juan*. In *Inventario Nacional de Glaciares*. Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable Presidencia de la Nación.
- Ross, H. H. (1982). *Introducción a la entomología general y aplicada*. Barcelona, España: Ediciones Omega, S.A.
- Ruiz-Campos, G., Camarena-Rosales, F., González-Acosta, A. F., Maeda-Martínez, A. M., García de León, F. J., Varela-Romero, A., Andreu-Soler, A. (2014). Estatus actual de conservación de seis especies de peces dulceacuícolas de la península de Baja California, México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*, 85(4), 1235-1248.
- Salas-Benavides, J., & López-Macías, J. N. (2012). Evaluación de la ginogénesis de trucha arcoiris (*O. mykiss*), utilizando choque térmico de 27°C a diferentes periodos de exposición, en el centro ambiental gairapungo (Nariño). *Veterinaria y Zootecnia*, 6 (2), 32–44.
- Scheibler, E. E., & Debandi, G. O. (2008). Spatial and temporal patterns in the aquatic insect community of a high altitude Andean stream (Mendoza, Argentina). *Aquatic Insects*, 30(2), 145–161.
- Scheibler, E. E., Claps, C. M., & Roig-Juñent, S. A. (2014). Temporal and altitudinal variations in benthic macroinvertebrate assemblages in an Andean river basin of Argentina. *Journal of Limnology*, 73(1), 92–108.
- Scheibler, E. E., Pozo, V., & Paggi, A. C. (2008). Distribución espacio-temporal de larvas de Chironomidae (Diptera) en un arroyo andino (Uspallata, Mendoza, Argentina). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 65, 45–58.
- Schoener, T. (1974). Resource partitioning in ecological communities. *Science*, 185(4145), 27–39.

- Simon, K. S., & Townsend, C. R. (2003). Impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organisation, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology*, 48, 982–994.
- Sloat, M. R., & Reeves, G. H. (2014). Individual condition, standard metabolic rate, and rearing temperature influence steelhead and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) life histories. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 71(4), 491-501.
- Sloat, M. R., Fraser, D. J., Dunham, J. B., Falke, J., Jordan, C. E., McMillan, J. R., Ohms, H. A. (2014). Ecological and evolutionary patterns of freshwater maturation in Pacific and Atlantic salmonines. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24(3), 689–707.
- Soto, D., Solar, I., & Arismendi, I. (2002). *Estudio del ciclo reproductivo de las principales especies objetivo de la pesca deportiva en la X Región. Informe final*. Universidad Austral de Chile Facultad de Pesquerías y Oceanografía Laboratorio de Ecología Acuática.
- Strahler, A. N. (1957). Quantitative analysis of watershed geomorphology. *Transactions of the American Geophysical Union*, 38(6), 913–920.
- Tagliaferro, M., Arismendi, I., Lancelotti, J., & Pascual, M. (2015). A natural experiment of dietary overlap between introduced Rainbow Trout (*Oncorhynchus mykiss*) and native Puyen (*Galaxias maculatus*) in the Santa Cruz River, Patagonia. *Environmental Biology of Fishes*, 98(5), 1311-1325.
- Tagliaferro, M., Kelly, S. P., & Pascual, M. (2020). First study of food webs in a large glacial river: the trophic role of invasive trout. *Neotropical Ichthyology*, 1-25.
- Terborgh, J., & Estes, J. (2010). *Trophic cascades : predators, prey, and the changing dynamics of nature*. Washington, DC: Island Press.
- Toledo, M. I., Vivar, V., & Muga, C. (1994). Ciclo gonadal de hembras reproductoras de trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) en la piscicultura de Río Blanco, Los Andes, Chile. *Investigaciones Marinas*, 22, 39-43.
- Townsend, C. R. (2003). Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conservation Biology*, 17(1), 38-47.
- UNEP. (2007). *Global outlook for ice and snow*. Nairobi: UNEP.
- Unmack, P. J., Barriga, J. P., Battini, M. A., Habit, E. M., & Johnson, J. B. . (2012). Phylogeography of the catfish *Hatcheria macraei* reveals a negligible role of drainage divides in structuring populations. *Molecular Ecology*, 21, 942-959.
- UNOPS, P. (2016). *Estudio sobre la calidad de los cuerpos de agua en el área de influencia de la mina Veladero, posterior al incidente ambiental del 13/09/15 "Informe ECCA"*.

- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., Cushing, C. E. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(1), 130–137.
- Velásquez, S. M., & Miserendino, M. L. (2003). Analisis de la materia organica aloctona y organizacion funcional de macroinvertebrados en relacion con el tipo de habitat en rios de montaña de Patagonia. *Ecologia Austral*, 13(1), 67–82.
- Vera Arabe, A., Oyague Passuni, E., Castañeda Córdova, L., & Quinteros Carlos, Z. (2013). Hábitos alimentarios del bagre “life” *Trichomycterus punctulatus* (valenciennes, 1846) (Actinopterygii, Siluriformes) en el río Pisco, Perú. *Ecología Aplicada*, 12(2), 121-131.
- Vigliano, P. H.; Beauchamp, D. A.; Milano, D.; Macchi, P. J.; Alonso, M. F.; García Asorey, M. I.; Denegri, M. A.; Ciancio, J. E.; Rechencq, M.; Barriga, J. P.; (2009). Quantifying predation on galaxiids and other native organisms by introduced rainbow trout in an ultraoligotrophic lake in northern Patagonia, Argentina: A bioenergetics modeling approach. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138, 1405-1419.
- Weiher, E., & Keddy, P. (1999). *Ecological Assembly Rules Perspectives, advances, retreats*. Cambridge: Cambridge University Press.
- White, D. S. (1989). Defense mechanisms in riffle beetles (Coleoptera: Dryopoidea). *Annals of the Entomological Society of America*, 82(2), 237-241.
- Willson, M. F. (1997). *Variation in salmonid life histories: patterns and perspectives*. Department of Agriculture, Forest Service, Pacific Northwest Research Station, Portland.
- Winemiller, K. O. (2005). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(4), 872– 885.
- Zanotto-Arpellino, J. P., Principe, R. E., Oberto, A. M., & Gualdoni, C. M. (2015). Variación espacio-temporal de Chironomidae (Diptera) bentónicos y derivantes en un arroyo serrano en Córdoba, Argentina. *Iheringia, Sér. Zool.*, 105(1), 41-52.

Anexo fotográfico



Recolección de datos del cauce del arroyo.



Presa de origen terrestre: Tephitridae, *Camponotus* sp.



Presas acuática: Odonata, Chironomidae, Elmidae