

*Caracterización de las condiciones de base en
arroyos pampeanos poco disturbados en base a
la estructura y el funcionamiento de las
comunidades algales a lo largo de un gradiente
latitudinal*

Lic. Rocío S. Gorbarán

Directoras: María Elicia Mac Donagh y Ana M. Torremorell

Trabajo de tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Naturales

-2024-

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer sinceramente a todas las personas que de diferentes maneras aportaron e hicieron posible la realización de este trabajo:

A mis Directoras Eli y Ana, por guiarme y haberme brindado generosamente su tiempo, dedicación y conocimientos. A ambas por incentivar me a crecer profesionalmente y por su acompañamiento en lo personal.

Eli, gracias por abrirme las puertas de la División Ficología, que fue en estos años mi segunda casa. Gracias por tu paciencia para corregir numerosos borradores y por ayudarme a superar desafíos que fueron apareciendo durante el desarrollo de la tesis.

Ana, gracias por confiar en mí para la realización de este trabajo y por darme la oportunidad de continuar trabajando con el PEPHOn. Gracias por tus correcciones y por tu visión práctica que me ayudó a concretar diferentes partes de la tesis.

Alejandro, gracias por apoyarme y acompañarme durante todos estos años, por no dejarme caer y alentarme a seguir. Gracias por el aguante y la paciencia en estos últimos tiempos.

Teseo, gracias por creer en mí y por ser el mejor hermano mayor que le podría haber tocado a Orión.

Orión, gracias por esperarme siempre con una sonrisa y mejorar mis días.

Quisiera agradecer especialmente a mis padres y hermana por estar siempre para mí y por su apoyo incondicional.

Gracias a María Adela Casco, por su ayuda con las determinaciones taxonómicas, por su generosidad y por nunca perder una oportunidad para transmitirme sus conocimientos.

Gracias a Isabel Delgado, por su ayuda en la delimitación de áreas buffer con QGis y la revisión del resumen en inglés.

Gracias a Ricardo Echenique por abrirme las puertas de su laboratorio y permitirme usar el microscopio invertido.

Gracias al Dr. Adonis Giorgi y a todo el equipo de trabajo del PEPHOn (INEDES-UNLu-CONICET) por sus invaluable aportes que hicieron posible la realización de esta tesis:

A Carolina Vilches, Carolina Rodríguez Castro, Luz Padulles, Marina Tagliaferro por su colaboración en el procesamiento de muestras, determinaciones físico-químicas y por su participación en los muestreos.

A Eduardo Zunino, Sebastián Kravetz, Marita Videla, Damián Ojeda y a los pasantes del PEPHOn por su participación en los muestreos.

A todos mis compañeros de la División, por haberme recibido e integrado como una más, y especialmente a los Jóvenes Ficólogos, siempre dispuestos a dar una mano ya sea en lo académico como en lo personal.

A mis Amigas, gracias por estar en las buenas (para festejar juntas!) y en las malas, por su apoyo y sus palabras de aliento.

A la Facultad de Ciencias Naturales y Museo, y a la División Ficología por brindarme el lugar de trabajo. Gracias por el acompañamiento durante el desarrollo de la carrera de Doctorado en Ciencias Naturales.

A la Universidad Nacional de Luján por proporcionar el espacio, la infraestructura y recursos para la realización de las determinaciones físico-químicas y el procesamiento de las muestras.

A CONICET por el financiamiento de parte de este trabajo mediante una beca doctoral.

El presente trabajo fue financiado con fondos provenientes del subsidio PICT 2014-1018.

A mis hijos, Teseo y Orión

ÍNDICE DE CONTENIDOS

AGRADECIMIENTOS.....	i
RESUMEN	1
ABSTRACT	5
Capítulo 1	9
INTRODUCCIÓN GENERAL	9
OBJETIVO GENERAL.....	16
HIPÓTESIS	16
Capítulo 2	17
MATERIALES Y MÉTODOS	17
ÁREA DE ESTUDIO.....	18
Geología y geomorfología	18
Clima.....	19
Suelo y usos del suelo	19
Vegetación.....	20
Hidrografía.....	21
METODOLOGÍA GENERAL	24
Trabajo de Campo	24
Parámetros físico-químicos	24
Caracterización morfométrica e hidrodinámica de los tramos de estudio	25
Trabajo de Laboratorio	26
Determinaciones de nutrientes y sólidos totales en suspensión	26
Determinación de la concentración de Clorofila α :.....	27
Determinación del Peso seco libre de cenizas (PSLC):	29
Determinación del Peso Seco (PS) de las macrófitas:	29
Cálculo del Índice de Autotrofia (IA):	29
Capítulo 3	31
CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE TRAMOS POCO DISTURBADOS DE ARROYOS PAMPEANOS ..31	
INTRODUCCIÓN	32
MATERIALES Y MÉTODOS	34
Selección de los sitios de estudio	34
Delimitación del área buffer y estimación del porcentaje de uso del suelo a escala de arroyo:	35
Trabajo de campo y de laboratorio	36

Análisis de datos.....	37
RESULTADOS	37
Caracterización de los arroyos de estudio.....	37
Uso del suelo en el área buffer.....	41
Mapeo de macrófitas a escala de tramo	42
Caracterización morfométrica e hidrodinámica	45
Caracterización físico-química.....	45
Análisis de las relaciones entre la latitud y las variables ambientales:	52
Análisis de componentes principales (PCA):	56
DISCUSIÓN.....	58
Capítulo 4	63
EL EPIFITON DE ARROYOS PAMPEANOS POCO DISTURBADOS Y SU RELACION CON EL GRADIENTE LATITUDINAL.....	63
INTRODUCCIÓN	64
MATERIALES Y MÉTODOS	68
Trabajo de campo y de laboratorio	68
Determinaciones de la composición del epifiton:.....	68
Clasificación del epifiton por rasgos y grupos morfológicos-funcionales	69
Análisis de datos.....	71
RESULTADOS	73
Representación espacial de la composición del epifiton empleando distintos enfoques:	84
Análisis de los determinantes ambientales del epifiton de invierno:	87
Análisis de los determinantes ambientales del epifiton de verano:	90
Análisis de los descriptores generales epifiton y su relación con las variables ambientales:	95
DISCUSIÓN.....	97
Capítulo 5	103
EL FITOBENTOS DE ARROYOS POCO DISTURBADOS Y SU RELACIÓN CON EL GRADIENTE LATITUDINAL DE LA REGIÓN PAMPEANA.....	103
INTRODUCCIÓN	104
MATERIALES Y MÉTODOS	107
Trabajo de campo y de laboratorio	107
Determinaciones de la composición del fitobentos:	108
Análisis de datos.....	109
RESULTADOS	111
Análisis de la estructura de la comunidad:	111
Representación espacial de la composición del fitobentos empleando distintos enfoques:	122

Análisis de los descriptores generales fitobentos y su relación con las variables ambientales:.....	124
Análisis de los determinantes ambientales del fitobentos de invierno:	125
Análisis de los determinantes ambientales del fitobentos de verano:	128
DISCUSIÓN.....	131
Capítulo 6	138
INDICADORES ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DEL BIOFILM Y SU RELACIÓN CON EL USO DEL SUELO: EXPERIMENTO <i>IN SITU</i>	138
INTRODUCCIÓN	139
MATERIALES Y MÉTODOS	142
Trabajo de campo y de laboratorio	142
Determinaciones fluorimétricas:.....	143
Determinaciones de biomasa y densidad total de taxa:	144
Determinaciones de la composición del biofilm:	145
Análisis de datos.....	145
RESULTADOS	147
Análisis de componentes principales (PCA):	147
Estructura del biofilm desarrollado sobre los sustratos:.....	150
DISCUSIÓN.....	157
Capítulo 7	161
CONSIDERACIONES FINALES	161
CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LOS TRAMOS DE ESTUDIO	162
LAS COMUNIDADES ALGALES.....	164
EL EPIFITON DE ARROYOS PAMPEANOS POCO DISTURBADOS	165
EL FITOBENTOS DE ARROYOS POCO DISTURBADOS.....	168
EL BIOFILM Y SU RELACIÓN CON EL USO DEL SUELO ALEDAÑO	171
CONCLUSIONES.....	174
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	175
MATERIAL ANEXO.....	193

RESUMEN

Los ríos y arroyos son ecosistemas de importancia vital ya que intervienen en el ciclo del agua, de los nutrientes, y en los intercambios de materia y energía con el medio terrestre circundante. El hombre se beneficia de los recursos que éstos brindan logrando un desarrollo económico y social, por lo cual su conservación es un requisito para el desarrollo sostenible. En la actualidad, la conservación de los ecosistemas fluviales atraviesa grandes desafíos relacionados con lograr el uso racional de los recursos, y a su vez la preservación del ambiente y de la biodiversidad asociada. La condición menos disturbada (*Least Disturbed Condition*) define el estado ecológico de los sitios de arroyos que exhiben los menores signos de actividad humana. Estos sitios se caracterizan por tener las mejores condiciones físicas, químicas y de hábitat biológico disponibles en el paisaje actual, por lo que representan las condiciones de base.

Los arroyos de la región pampeana están sujetos a una creciente presión antrópica dada por los cambios en el uso del suelo. La expansión e intensificación de las actividades agrícolas y ganaderas provocan cambios físicos y químicos en los ecosistemas fluviales, afectando la calidad del agua y la biota. Por este motivo, es relevante hallar sitios de arroyos que presenten condiciones lo menos disturbadas posibles para describir su estructura y funcionamiento, con la finalidad de establecer condiciones de base que posibiliten evaluar posibles cambios ante nuevos disturbios y definir políticas de restauración, rehabilitación o gestión. Uno de los componentes más importantes de los arroyos pampeanos son los productores primarios, ya que constituyen la base de las redes tróficas pudiendo sostener a una gran biomasa de organismos. Gran parte de la producción primaria proviene de las comunidades algales adheridas, las cuales se desarrollan sobre los sustratos disponibles, como los sedimentos del lecho y las macrófitas. En la región pampeana existe un gradiente de disminución de la temperatura y la radiación solar en sentido Norte-Sur. La variación en estos parámetros es importante, pudiendo ser determinante de la estructura y el funcionamiento de las comunidades algales adheridas en sitios de arroyos con bajo nivel de disturbio antrópico.

El objetivo general de la presente tesis fue analizar la estructura y el funcionamiento de las comunidades algales (epifiton, fitobentos y biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales) a lo largo de un gradiente latitudinal en arroyos con el menor grado de disturbio posible para caracterizar las condiciones de base en arroyos pampeanos. Para esto se realizaron dos muestreos, uno en invierno de 2017 y otro en verano de 2018 en 18 tramos de arroyos pertenecientes a distintas cuencas hidrográficas y distribuidos en la región pampeana. Luego, en el verano de 2019 se seleccionaron 8 de estos tramos y se incorporó uno nuevo para la

realización de un experimento de colonización del biofilm *in situ*. La selección de los tramos constó de dos etapas: la primera consistió en el uso de mapas de uso del suelo y cartas topográficas, y la segunda en corroborar *in situ* la adecuación de los tramos preseleccionados a una serie de criterios morfológicos, hidrológicos y de uso del suelo, con el fin de seleccionar sólo aquellos que presentaban una condición lo menos disturbada posible en la región. En cada ocasión de muestreo se tomaron muestras por triplicado de epifiton y por quintuplicado de fitobentos. Se realizó una caracterización ambiental, se determinaron *in situ* variables físico-químicas del agua, la irradiancia en el agua y se tomaron muestras por triplicado para la determinación de nutrientes y sólidos totales en suspensión. Además, se consideraron los parámetros temperatura del aire e irradiancia superficial, estimados como el valor promedio de 60 días previos a los muestreos obtenidos del Atmospheric Science Data Center (NASA) para cada sitio. Para analizar la estructura de las comunidades se adoptaron diferentes enfoques: el tradicional basado en la composición taxonómica, y otro enfoque ecológico basado en los rasgos morfológico-funcionales de los taxa. Este último permite sintetizar la diversidad funcional de las comunidades o de determinados grupos algales como las diatomeas y relacionarla con los gradientes ambientales principales.

El uso del suelo aledaño a escala de tramo fue determinado visualmente considerando un área buffer de al menos 10 m en cada margen y se constató que fuera de tipo extensivo (ganadería o pastizal natural). Sin embargo, al ampliar la escala espacial y analizar el uso del suelo a escala de arroyo se encontró que las principales actividades fueron el cultivo de herbáceas y la ganadería intensiva, dejando de manifiesto la presión antrópica a la que están sujetos estos ambientes. Las variables físico-químicas del agua fueron comparables a las registradas en trabajos previos realizados a escala de la región pampeana en arroyos poco perturbados, y acordes con las del sistema fluvial al que pertenece cada arroyo, indicando un estado eutrófico de los mismos. Si bien las concentraciones de nutrientes halladas fueron elevadas, son menores a las registradas en arroyos donde el uso del suelo aledaño es de tipo intensivo. Por este motivo, se considera que tanto los criterios empleados para la selección como los tramos de arroyos que efectivamente fueron seleccionados resultaron apropiados para cumplir con el objetivo de caracterizar sitios poco disturbados de la región pampeana en el estado actual del paisaje.

En el invierno el epifiton de los arroyos estudiados desarrolló una menor biomasa y estuvo ampliamente representado por diatomeas. Esto podría relacionarse con la capacidad de este grupo de tolerar bajas intensidades lumínicas. Las combinaciones de rasgos morfológico-funcionales dominantes fueron formas unicelulares y filamentosas no adheridas, pero a diferencia del verano también aparecieron formas adheridas como dominantes en algunos

arroyos. Esto, junto con la dominancia del gremio ecológico de diatomeas *High Profile*, podría indicar que las condiciones para el desarrollo son más estables durante esta estación. La comunidad fue autotrófica en ambas estaciones. En el verano se incrementó la biomasa y también el número de tramos de arroyos dominados por cianobacterias. El principal gradiente ambiental al que respondió la estructura de la comunidad en invierno estuvo dado por variables asociadas al gradiente latitudinal, lo cual refleja una mayor influencia de los factores regionales sobre la misma. Mientras que, en el verano -donde se halló una menor relación entre la latitud y las variables ambientales asociadas al gradiente latitudinal- la estructura de la comunidad estuvo fuertemente influenciada por variables de escala local, como las asociadas con las características físico-químicas del agua y el caudal.

El fitobentos se caracterizó por desarrollar una mayor biomasa en el verano. Pero a diferencia del epifiton, esta comunidad fue heterotrófica en ambas estaciones y estuvo principalmente dominada por cianobacterias. Las diatomeas tuvieron la mayor representación en cuanto al número de taxa. Este grupo es capaz de colonizar el sustrato y permanecer en la matriz de la comunidad conforme avanza la microsucesión dado que cuentan con numerosas estrategias para elevar su perfil y adquirir recursos. A diferencia del epifiton, el fitobentos fue mucho más homogéneo entre arroyos y estaciones en cuanto a la dominancia de los rasgos, exhibiendo una dominancia de formas filamentosas no adheridas y escasa representación de formas con algún mecanismo de adhesión al sustrato. Los gremios ecológicos estuvieron ampliamente dominados por el gremio *Motile* en ambas estaciones. Las diatomeas de este gremio, como por ej. las del género *Nitzschia* -abundantes en el fitobentos- se ven favorecidas por las elevadas concentraciones de nutrientes. El principal gradiente ambiental al que respondió la estructura de la comunidad estuvo definido por las variables asociadas al gradiente latitudinal de la región independientemente del enfoque empleado y del período de estudio, con la excepción del análisis basado en gremios ecológicos de invierno. Cabe destacar que otras variables de escala local asociadas con las características físico-químicas del agua fueron importantes estructuradoras de la comunidad y que el tipo de sustrato también fue un factor influyente en los análisis.

Al analizar las posibles diferencias entre uso del suelo agrícola y uso ganadero en arroyos poco disturbados, se encontró que no se hallaron diferencias significativas en cuanto a sus características físicoquímicas. Sin embargo, los indicadores estructurales del biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales: clorofila *a* y peso seco libre de cenizas, y el indicador funcional: capacidad fotosintética máxima (F_v/F_m) fueron más sensibles que las variables físico-químicas y ambientales examinadas, reflejando diferencias significativas entre los usos del suelo

aledaño estudiados. El biofilm se caracterizó por presentar una mayor biomasa en los tramos con uso del suelo correspondiente a pastizales naturales (*Pastizal*). Sin embargo, la capacidad fotosintética máxima reflejó un mejor estado fisiológico de la comunidad en los tramos con uso de suelo ganadero extensivo (*Ganadero*). Esto podría relacionarse con una adaptación de la comunidad dada en parte por cambios en la composición taxonómica. A diferencia del epifiton y del fitobentos, la combinación de rasgos morfológico-funcionales predominantes en la comunidad desarrollada sobre sustratos artificiales fue filamentos con elementos de adhesión al sustrato (*f_med*), características de un estado avanzado de la microsucesión. Sin embargo, al igual que en el fitobentos el gremio ecológico de diatomeas dominante fue *Motile*.

A partir de estos resultados se puede concluir que los tramos de arroyos seleccionados y caracterizados representan la condición menos disturbada en arroyos en la región pampeana. Aunque la permanencia en esta condición deberá ser evaluada a futuro dado que estos sitios podrían estar sujetos a modificaciones como consecuencia de las actividades antrópicas en la región, el presente trabajo sienta las bases como para tener descripciones de los ecosistemas de referencia. En condiciones de bajo disturbio antrópico, la estructura de las comunidades algales adheridas respondió a un gradiente ambiental asociado a la extensión latitudinal de la región de estudio, que estuvo dado por cambios en la temperatura y en la irradiancia. A este gradiente ambiental se le sumaron como determinantes de las comunidades, variables de escala local que difirieron según la comunidad. Los enfoques basados en rasgos morfológicos-funcionales reflejaron adecuadamente la estructura de las comunidades resumiendo la diversidad funcional existente, y su relación con el principal gradiente ambiental. Sin embargo, la variabilidad encontrada entre las estaciones del año en las distintas comunidades no pudo ser completamente explicada considerando uno solo de los enfoques. Por último, los indicadores estructurales y funcionales del biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales resultaron adecuados para describir impactos antrópicos leves asociados con actividades agrícolas y ganaderas extensivas en las proximidades de los arroyos de la región de estudio.

ABSTRACT

Rivers and streams are ecosystems of vital importance since they intervene in the water and nutrient cycle, and in the exchange of matter and energy with the surrounding terrestrial environment. Man benefits from the resources provided by these ecosystems, achieving economic and social development, it is therefore imperative that they are conserved in order to ensure sustainable development. Currently, the conservation of fluvial ecosystems faces great challenges related to the rational use of resources, and the preservation of the environment and associated biodiversity. The *Least Disturbed Condition* defines the ecological state of stream sites that exhibit the minimum signs of human activity. These sites are characterized by having the best physical, chemical and biological habitat conditions currently observed in the landscape, and therefore represent the baseline conditions.

The streams in the Pampas region are subject to increasing anthropic pressure due to changes in land use. The expansion and intensification of agricultural and livestock activities cause physical and chemical changes in fluvial ecosystems, which in turn affect water quality and biota. For this reason, it is relevant to find stream sites that exhibit the least disturbed conditions in order to describe their structure and functioning, for the establishment of the baseline conditions that allow the evaluation of possible changes in the event of new disturbances, and to define restoration, rehabilitation or management policies. One of the most important components of the Pampas streams are the primary producers, as they constitute the base of the trophic networks and can support a large biomass of organisms. A considerable proportion of the primary production comes from the attached algal communities that develop on the available substrates, such as bed sediments and macrophytes. In the Pampas region there is a gradient of decreasing temperature and solar radiation in a North-South direction. The variation in these parameters is important and may be a determining factor in the structure and functioning of the algal communities attached to stream sites with low levels of anthropic disturbance.

The general objective of this thesis was to analyze the structure and functioning of algal communities (epiphyton, phytobenthos and biofilm developed on artificial substrates) along a latitudinal gradient in streams with the least possible degree of disturbance in order to characterize the baseline conditions in the Pampas streams. For this purpose, two sampling campaigns were carried out, one in the winter of 2017 and another in the summer of 2018, in 18 sections of streams belonging to different hydrographic basins and distributed across the Pampas region. Subsequently, in the summer of 2019, 8 of these sections were selected and a

new one was incorporated for conducting an *in situ* biofilm colonization experiment. The selection of the sections consisted of two stages: the first one comprised the use of land use maps and topographic sheets, and the second one involved corroborating *in situ* the suitability of the preselected sections to a series of morphological, hydrological and land use criteria, in order to select only those that showed the least disturbance within the region. For each sampling campaign, samples of epiphyton were taken in triplicate and phytobenthos in quintuplicate. An environmental characterization was carried out, physical-chemical variables of the water and irradiance in the water were determined *in situ*. Samples were taken in triplicate to determine nutrients and total suspended solids. In addition, the parameters of air temperature and surface irradiance were considered, estimated as the average value of 60 days prior to the sampling, obtained from the Atmospheric Science Data Center (NASA) for each site. Different approaches were adopted to analyze the structure of the communities: the traditional one based on taxonomic composition, and another ecological approach based on the morphological-functional traits of the taxa. The latter approach allows to summarize the functional diversity of the communities or of certain algal groups such as diatoms and relate it to the main environmental gradients.

The land use at the reach scale was visually determined, considering a buffer area of at least 10 m on each side, and it was found to be extensive (livestock farming or natural pasture). However, when the spatial scale was expanded and the land use was analyzed at the stream scale, it was found that the main activities were the cultivation of herbaceous crops and intensive livestock farming, revealing the anthropic pressure to which these environments are subject. The physical-chemical variables of water were comparable to those recorded in previous studies of little disturbed streams in the Pampas region, and in accordance with those of the fluvial system to which each stream belongs, indicating a eutrophic state. Although the elevated nutrient concentrations, they remain below the levels observed in streams with intensive land use. For this reason, it is considered that both, the criteria used for the selection and the sections of streams that were actually selected, were appropriate to meet the objective of characterizing little disturbed sites in the Pampas region in the current state of the landscape.

In winter, the epiphyton of the studied streams developed a lower biomass, with a large presence of diatoms. This could be related to the ability of this group to tolerate low light intensities. The combinations of dominant morphological-functional traits were unicellular and non-adherent filamentous forms, but unlike in summer, adherent forms also appeared as dominant in some streams. This, together with the dominance of the ecological guild of diatoms *High Profile*, could indicate that the conditions for development are more stable during this season. The community

was autotrophic in both seasons. In summer, biomass increased and so did the number of stream sections dominated by cyanobacteria. The main environmental gradient to which the community structure responded in winter was given by variables associated with the latitudinal gradient, reflecting a greater influence of regional factors. While in summer - where a weaker relationship was found between latitude and environmental variables associated with the latitudinal gradient - the community structure was strongly influenced by local scale variables, such as those associated with the physical-chemical characteristics of water and flow.

The phytobenthos developed a higher biomass in the summer. But unlike the epiphyton, this community was heterotrophic in both seasons and was mainly dominated by cyanobacteria. Diatoms had the highest representation in terms of the number of taxa. This group is able to colonize the substrate and remain in the community matrix as the microsuccession progresses, due to the numerous strategies to raise their profile and acquire resources. Unlike the epiphyton, the phytobenthos was much more homogeneous between streams and seasons in terms of trait dominance, exhibiting a dominance of non-adhered filamentous forms and a low representation of forms with some mechanism of adhesion to the substrate. The ecological guilds were predominantly dominated by the *Motile* guild in both seasons. Diatoms of this guild, such as those of the genus *Nitzschia* -abundant in the phytobenthos- are favored by high nutrient concentrations. The main environmental gradient to which the community structure responded was defined by the variables associated with the latitudinal gradient of the region, regardless of the approach used and the study period, with the exception of the analysis based on winter ecological guilds. It should be noted that other local-scale variables associated with the physical-chemical characteristics of water were relevant structuring factors of the community and that the type of substrate was also an influential factor in the analyses.

The analysis of possible differences between agricultural and livestock land use in little disturbed streams revealed no significant differences in their physico-chemical characteristics. However, the structural indicators of the biofilm developed on artificial substrates: chlorophyll *a* and ash-free dry weight, and the functional indicator: maximum photosynthetic capacity (F_v/F_m) were more sensitive than the physico-chemical and environmental variables examined, reflecting significant differences between the surrounding land use. The biofilm was characterized by a greater biomass in the sections with land use corresponding to natural grasslands. Nevertheless, the maximum photosynthetic capacity reflected a better physiological state of the community in the sections with extensive livestock land use. This could be related to an adaptation of the community, expressed in part by changes in the taxonomic composition. Unlike the epiphyton and phytobenthos, the predominant combination of morphological-functional traits in the

community developed on artificial substrates was characterized by filaments with elements of adhesion to the substrate, characteristics of an advanced stage of microsuccession. Anyway, like in the case of phytobenthos, the dominant ecological guild of diatoms was *Motile*.

From these results, it can be concluded that the selected and characterized stream sections represent the least disturbed condition in streams of the Pampas region. Although the permanence in this condition should be evaluated in the future, given that these sites could be subject to modifications as a consequence of anthropic activities in the region, the present study establishes a baseline for the descriptions of these little disturbed ecosystems. Under conditions of low anthropic disturbance, the structure of the attached algal communities responded to an environmental gradient associated with the latitudinal extension of the study region, characterized by changes in temperature and irradiance. To this environmental gradient, variables of local scale that differed according to the community were added as determinants of the communities. The approaches based on morphological-functional traits adequately reflected the structure of the communities, summarizing the existing functional diversity, and its relationship with the main environmental gradient. However, the variability found between seasons in the different communities could not be completely explained considering a single approach. Finally, the structural and functional indicators of biofilm developed on artificial substrates were suitable for describing mild anthropic impacts associated with extensive agricultural and livestock activities in the nearby of the streams in the study region.

Capítulo 1
INTRODUCCIÓN GENERAL

Históricamente las poblaciones humanas se han desarrollado en estrecha relación con los ríos y arroyos. Esta relación se intensificó cuando se produjo el cambio en el modo de vida pasando de ser nómadas a sedentarios, y con el desarrollo de las actividades agrícolas. Los hombres hacen uso de los ríos para múltiples propósitos como el abastecimiento de agua para consumo, para el riego de cultivos y la generación de energía, para la obtención de alimentos y el transporte. Los ecosistemas fluviales son esenciales para el bienestar de las sociedades dado que proporcionan servicios ecosistémicos que constituyen la base del desarrollo económico y social (Minaverry & Ferro, 2020). Algunos de los servicios que brindan los ríos y arroyos son: la disponibilidad de agua de calidad (dependiendo del uso que se le quiera dar), la producción de alimentos, el reciclaje de nutrientes (depuración del agua), el transporte y la transformación de materia orgánica, el control de inundaciones, actividades vinculadas al uso recreativo y cultural, entre otros (Elosegi & Sabater, 2009). La problemática vigente en cuanto a la conservación de los ríos se relaciona con lograr el uso racional del recurso, y la preservación de estos ambientes y de la gran biodiversidad que albergan (Sabater & Elosegi, 2013).

A nivel mundial existen distintas legislaciones que regulan las actividades relacionadas a los ecosistemas acuáticos, como por ejemplo Clean Water Act en Estados Unidos (Federal Water Pollution Control Act, 2002), y la Directiva Marco del Agua en la Unión Europea (DMA, 2000). Ambas expresan la necesidad de caracterizar la condición biológica en ausencia de impactos de origen antrópico, es decir en el estado natural, con el objetivo de establecer condiciones de referencia que permitan evaluar posibles cambios en ecosistemas disturbados, y gestionar recursos para la restauración o el mantenimiento de la integridad físico-química y biológica de los mismos.

En la actualidad, hallar sitios prístinos que puedan ser considerados de referencia es muy difícil, ya que la influencia de las actividades antrópicas tiene un alcance global. Stoddard et al., (2006) definieron una serie de conceptos y metodologías para el biomonitoreo de ríos y arroyos, con la finalidad de adoptar una terminología que refleje el grado de disturbio antrópico. La condición menos disturbada (*Least Disturbed Condition*) se refiere al estado ecológico de los sitios de arroyos que exhiben los menores signos de actividad humana en un área en donde las actividades antrópicas sean extensivas. Estos sitios presentan las mejores condiciones físicas, químicas y de hábitat biológico disponibles en el estado actual del paisaje (Feio et al., 2014; Stoddard et al., 2006) y se seleccionan en base a un conjunto de criterios que definen el menor

grado de disturbio antrópico de una región, por lo que representan las condiciones de base que existen en la misma (Hughes et al., 1986; Stoddard et al., 2006).

La región pampeana comprende una extensa planicie ubicada en la zona Centro-Este de la Argentina. Se trata de la región más poblada del país con más de 22 millones de habitantes, según el último censo poblacional (INDEC, 2022). En la actualidad está sujeta a una gran presión antrópica relacionada con los cambios en el uso del suelo. Gran parte de su superficie está transformada por las actividades humanas: sólo un 22% se encuentra en estado natural o seminatural y un 2,7% en estado protegido (Nanni et al., 2020). En particular, la expansión e intensificación de la agricultura, ha provocado un fuerte aumento de las superficies dedicadas a los monocultivos como la soja y un desplazamiento de las actividades ganaderas hacia zonas menos productivas (Nanni et al., 2020; Viglizzo, Ricard, et al., 2011). El uso de cultivos genéticamente modificados trae aparejado la incorporación al ambiente de distintos agroquímicos, como por ejemplo el herbicida glifosato y el AMPA (su principal producto de degradación), los cuales se han detectado en altas concentraciones en el agua y los sedimentos de las lagunas de la región (Castro Berman et al., 2018). Esta situación podría agravarse en los siguientes años, favorecida por las características ambientales y socioeconómicas del país. Piquer-Rodríguez et al. (2018) sostienen que probablemente se produzcan más conversiones de tierras de pastoreo a tierras de cultivo mientras la demanda agrícola siga siendo elevada y tenga una alta rentabilidad. Las actividades agrícolas y ganaderas introducen cambios en las cuencas fluviales como la eliminación de zonas de humedales y de la llanura aluvial, modificaciones en la ribera con la subsecuente fragmentación del hábitat, además de la incorporación de nutrientes, sedimentos y otras sustancias como fertilizantes y pesticidas en el agua. Estas modificaciones físicas y químicas influyen negativamente en la calidad del agua, ya que alteran la capacidad de los sistemas fluviales de procesar los nutrientes (Cunha et al., 2020), además de afectar la calidad del hábitat, a los ensambles biológicos y el funcionamiento general de estos ecosistemas (J. David Allan, 2004; Pozo & Elozegi, 2009). Por este motivo, es relevante hallar sitios de arroyos en esta región que presenten condiciones lo menos disturbadas posibles para describir su estructura y funcionamiento, con la finalidad de establecer condiciones de base que permitan medir el grado de afectación y establecer estándares de calidad ecológica que permitan definir políticas de restauración, rehabilitación o gestión de los ecosistemas acuáticos.

La red de drenaje fluvial de la región pampeana es reducida si se la compara con la gran densidad de cuerpos de agua lénticos existentes. Se considera que es el resultado de un proceso de atrofia de un sistema fluvial mucho más profuso en una época reciente de mayor precipitación meteórica (Frenguelli, 1956). Sin embargo, en algunos sectores del territorio esta red puede

exhibir una mayor densidad de drenaje (0,16 km/km²) (Sala et al., 1998). Teniendo en cuenta las características geomorfológicas (Frenguelli, 1956) y físico-químicas del agua (Feijoó & Lombardo, 2007) pueden distinguirse cuatro sistemas fluviales principales: *rio Salado y sus afluentes, arroyo Vallimanca, ríos y arroyos afluentes del río Paraná y del estuario del Río de la Plata y ríos y arroyos tributarios del Atlántico*. En general, los arroyos de esta región se originan en depresiones someras y son alimentados principalmente por el agua subterránea -exceptuando a los originados en las zonas serranas- (Feijoó & Lombardo, 2007). Se caracterizan por presentar bajas velocidades de la corriente como consecuencia de la escasa pendiente del terreno (Rodrigues Capítulo et al., 2010). La vegetación dominante en las riberas es herbácea, siendo frecuentes y abundantes *Cynodon dactylon* (L.) Pers. y *Eleocharis* spp. aunque también pueden encontrarse algunos árboles nativos como *Celtis ehrenbergiana* (Klotzsch) Liebm. y *Salix humboldtiana* Willd. (Feijoó & Lombardo, 2007; Gantes et al., 2017) y parches de árboles exóticos -por ejemplo, *Gleditsia triacanthos* Linneo (Vilches et al., 2020) y *Morus alba* Linneo (Gantes et al., 2017)-.

Los arroyos pampeanos son ecosistemas altamente productivos, capaces de sostener a una gran biomasa de organismos (Giorgi et al., 2005). La producción primaria es autóctona y está dada en mayor medida por las macrófitas y las comunidades algales que viven adheridas a algún sustrato (perifiton o biofilm), y en menor medida por las algas que viven en suspensión (fitoplancton) (Acuña et al., 2011; Leggieri et al., 2013; Vilches & Giorgi, 2010). La productividad está influenciada en gran medida por la radiación que llega al cuerpo de agua dependiendo de la latitud, la topografía, la sombra de la vegetación ribereña, el material particulado en suspensión y la concentración de nutrientes y de ácidos húmicos (Allan & Castillo, 2007). En estos arroyos la insolación, las concentraciones de nutrientes y la velocidad de la corriente no serían factores limitantes (Giorgi et al., 2000, 2005). En los arroyos de cabecera, las comunidades algales adheridas están ampliamente representadas (Giorgi et al., 2005; Gómez & Licursi, 2001; Licursi, 2005; Vilches & Giorgi, 2010). El *perifiton* o *biofilm* es un ensamble constituido por algas, bacterias, hongos, protozoos y microinvertebrados que están embebidos en una matriz de mucopolisacáridos, y se desarrolla sobre un sustrato en los ecosistemas acuáticos (Mora-Gómez et al., 2016; Sabater et al., 2007; Wetzel, 1983). Los sustratos disponibles en el ambiente pueden ser de distintos tipos y orígenes: materiales autóctonos como rocas, los sedimentos del lecho (limo, arcilla, arena, grava), las macrófitas e incluso animales; o pueden ser alóctonos, como trozos de madera u otros materiales de origen antrópico. El tipo de sustrato influencia la naturaleza y la composición del biofilm dado que los organismos han desarrollado adaptaciones que les permiten explotar los recursos y el hábitat disponible (Burns & Ryder, 2001). La fracción

del biofilm que se desarrolla sobre la superficie de las macrófitas se denomina *epifiton*, mientras que la fracción que se desarrolla sobre el lecho de los arroyos puede denominarse según el tipo de sedimento -por ejemplo, epipelon (limo y arcilla) o epiliton (roca)- o de manera general como *fitobentos*.

Los principales factores que regulan el desarrollo y la composición del biofilm son los regímenes de flujo del cuerpo de agua, la calidad del agua, la temperatura y la densidad y el tipo de herbívoros presentes (Biggs, 2000). La tasa de acumulación de la biomasa está determinada por la tasa de división de las células, la cual es controlada por el suministro de recursos (nutrientes y luz) y la temperatura. El fósforo, el nitrógeno, el dióxido de carbono disuelto en el agua y la luz proporcionan la energía y los componentes básicos necesarios para la fotosíntesis y el crecimiento celular. Mientras que la temperatura influye en las tasas de muchos procesos metabólicos (Biggs, 2000; DeNicola, 1996).

En la región pampeana existe un gradiente latitudinal de disminución de la temperatura y la radiación solar. La variación en estos parámetros entre el extremo Norte y el extremo Sur es importante: en el verano, la temperatura promedio es de 23°C en el Norte y 21°C en el Sur, mientras que en invierno es de 9°C y 7°C, respectivamente. Además, la radiación solar media anual disminuye de 16 MJ/m².día en el extremo Norte a 14 MJ/m².día en el extremo Sur (Murphy, 2008). El efecto de la reducción en la irradiancia sería más notable en los meses de invierno, donde también se reduce la cantidad de horas de luz diarias (Grossi Gallegos et al., 1987; Murphy, 2008). Estas variaciones latitudinales podrían afectar directamente al metabolismo y la producción primaria de los arroyos (Giorgi et al., 2013). Por tal motivo, una de las principales fuentes naturales de variación de la estructura y funcionamiento de las comunidades algales en arroyos poco disturbados de la región sería el gradiente de irradiancia y temperatura.

El monitoreo del estado ecológico de los sistemas fluviales se ha basado tradicionalmente en el uso de medidas como la calidad del agua y/o el análisis de la estructura de la comunidad a través de la composición o la abundancia (Boulton, 1999). Los indicadores funcionales sistémicos miden las tasas de diferentes procesos ecológicos, como la producción primaria o la respiración y dan un panorama general sobre el estado de salud de los ecosistemas acuáticos (Giorgi et al., 2020). Si bien estos procesos han sido rara vez usados en biomonitoreos, los avances tecnológicos permiten incorporarlos en los protocolos de evaluación ambiental (APHA, 2005). La Fluorometría de amplitud modulada (PAM) permite medir la fluorescencia que emiten las moléculas de clorofila *a* de una comunidad autotrófica haciendo posible observar *in vivo* los

cambios fisiológicos y estructurales de la misma de manera rápida y precisa, sin la necesidad de destruir la muestra (Schmitt-Jansen et al., 2008). Dado que esta técnica detecta la respuesta de toda la comunidad hace posible inferir cambios estructurales y funcionales en los ecosistemas (Schmitt-Jansen & Altenburguer, 2008). Los distintos grupos algales tienen óptimos diferentes en los gradientes de temperatura e irradiancia dados por la composición de los pigmentos accesorios y por las características de sus tasas de crecimiento (DeNicola, 1996; Hill, 1996).

El enfoque basado en los rasgos morfo-funcionales que determinan la capacidad de utilizar los recursos, y el análisis de su frecuencia de ocurrencia en distintas condiciones ambientales ha sido usado exitosamente para indicar los principales factores ecológicos que influyen en la diversidad funcional de los ecosistemas acuáticos (Berthon et al., 2011; Kruk et al., 2011; Lange et al., 2016; Wu et al., 2018). Las algas presentan caracteres adaptativos que trascienden la ubicación taxonómica y representan ventajas bajo condiciones específicas del medio (Kruk et al., 2011; Reynolds, 1984, 1997) como el desarrollo de vainas gruesas y coloreadas que las protegen de la radiación UV o la prevalencia de formas pedunculadas y filamentosas bajo condiciones de luz deficientes. de Bello et al. (2010) definen *rasgo funcional* como una característica del organismo que se relaciona con su funcionamiento de manera tal que refleja la adaptación a la variación en el entorno físico y biótico, y determina la respuesta del organismo a las presiones ambientales y sus efectos sobre procesos o servicios ecosistémicos. La aplicación de este enfoque en estudios ambientales posibilita la realización de predicciones acerca de la estructura de las comunidades en base al conocimiento de las condiciones ambientales (Litchman & Klausmeier, 2008; McGill et al., 2006). Las formas de vida y el modo de adhesión son rasgos importantes para el biofilm dado que se relacionan con la adquisición de los recursos (por ejemplo, los nutrientes) y contribuyen a determinar la resiliencia de la comunidad ante las perturbaciones físicas del ambiente (Biggs et al., 1998; Lange et al., 2016). Los gremios ecológicos de diatomeas fueron definidos por Passy (2007) como un ensamble de taxones que coexisten y poseen adaptaciones que les permiten responder de una manera distintiva a los cambios en el ambiente. Esta clasificación agrupa formas de vida morfológicamente diferentes en pocos gremios cohesivos en cuanto a la capacidad de aprovechar y utilizar diferentes regiones del espectro de recursos y perturbaciones del ambiente.

En ambientes lóticos de la región, los antecedentes de su aplicación en las comunidades de algas adheridas incluyen los trabajos de Cibils et al. (2015), quienes consideraron varios rasgos morfo-funcionales del epilíton para evaluar los efectos de la forestación de las riberas sobre la estructura de la comunidad; y los de Nicolosi Gelis et al. (2020 a, b), quienes emplearon los

gremios ecológicos de diatomeas del epipelon como herramienta de monitoreo para evaluar los efectos de los cambios en la calidad del agua en arroyos urbanos, y para evaluar los efectos de la contaminación en la colonización de la comunidad. Finalmente Nicolosi Gelis et al. (2024), evaluaron los efectos de distintas intensidades de uso del suelo agrícola en la colonización de la comunidad desarrollada sobre sustratos artificiales. Se considera que este enfoque sería el más adecuado para evaluar la influencia del gradiente latitudinal en la estructura y el funcionamiento de las comunidades de algas adheridas en los arroyos pampeanos.

Existen numerosos antecedentes del estudio de ríos y arroyos de la región pampeana, en donde por ejemplo se han abordado aspectos relacionados con la calidad del agua, la integridad de las riberas, los cambios en el uso del suelo, la contaminación puntual y difusa; y cómo estas características se relacionan con las distintas comunidades biológicas. Sin embargo, sólo unos pocos trabajos analizaron aspectos de los sistemas fluviales pampeanos a escala regional. Pueden mencionarse el trabajo de Bauer et al. (2002), quienes evaluaron el estatus ecológico en 27 sitios de arroyos pampeanos en base a las características físico-químicas del agua e índices bióticos regionales -Índice de Diatomeas Pampeanas (IDP), Índice Biótico de ríos Pampeanos (IBPAMP); el trabajo de Feijoó & Lombardo (2007), quienes caracterizaron 41 arroyos poco disturbados de la región en cuanto a las características físico-químicas del agua y los ensamblajes de macrófitas; el trabajo de Rosso & Fernández Cirelli (2013), quienes analizaron las condiciones de la ribera, la calidad del agua y el tipo funcional de macrófitas en 31 arroyos de la región expuestos al uso del suelo aledaño intensivo correspondiente a cultivos y ganadería; y el de Amuchástegui et al. (2016), quienes evaluaron la relación entre los atributos de las cuencas (tamaño, morfometría y el uso del suelo) y las características físicas y químicas del agua en 23 arroyos de la región empleando diferentes escalas de análisis (escala de cuenca y de buffer ribereño). Más recientemente Feijoó et al. (2023), analizaron los cambios en características químicas del agua entre los períodos 2003/04 y 2015/16 en 41 arroyos de la región, y el impacto de la geología, el tipo de suelo y el cambio de uso del suelo en las mismas. Sin embargo, en la actualidad no existe un estudio comparativo de las distintas comunidades algales a escala regional. Muchos de los antecedentes en la región consideraron una zona geográfica restringida, o se abocaron al estudio de una sola comunidad. Como estudios comparativos se encuentran el de Solari & Claps (1996) sobre las algas planctónicas y bentónicas en el río Samborombón y el de Casco et al. (2009) quienes hallaron que, en sistemas lénticos, las comunidades algales del plancton, epipelon y epifiton pueden estar equitativamente representadas. Atendiendo específicamente a una comunidad en ambientes lóxicos se encuentran antecedentes del estudio de las algas del epipelon en la cuenca del río Salado (Dos Santos, 2015), y otros en áreas más

restringidas (Delgado et al., 2023; Giorgi et al., 2003; Giorgi & Malacalza, 1994) u otros en áreas más extensas pero abocados al estudio particular de las diatomeas como indicadoras de la calidad del agua (Gómez, 1998, 1999; Gómez & Licursi, 2001; Licursi et al., 2016; Licursi, 2005) y de los efectos de la contaminación sobre arroyos fuertemente impactados (Cocheo et al., 2013, 2021; Gómez et al., 2008; Sierra et al., 2013; Sierra & Gomez, 2007). Por último, el epifiton ha sido estudiado en arroyos poco impactados del noreste de la provincia de Buenos Aires (Claps, 1991; Giorgi et al., 1998; Giorgi & Feijoó, 2010), al menos en uno afectado por contaminación industrial (Giorgi & Malacalza, 2002) y en otros por contaminación difusa (Vilches et al., 2016). Sin embargo, en ninguna de estas publicaciones se ha seguido como eje de análisis el estado ecológico y menos aún su consideración discriminando un gradiente latitudinal.

OBJETIVO GENERAL

Analizar la estructura y el funcionamiento de las comunidades algales (epifiton, fitobentos y biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales) a lo largo de un gradiente latitudinal en arroyos con el menor grado de disturbio posible para caracterizar las condiciones de base actuales en arroyos pampeanos.

HIPÓTESIS

El gradiente ambiental evidenciado a lo largo de la extensión latitudinal de la región es el principal determinante de las variaciones en los parámetros de la estructura y función de las comunidades algales en arroyos pampeanos escasamente disturbados.

En cada capítulo de la presente Tesis, se describen Objetivos específicos, Interrogantes e Hipótesis asociadas.

Capítulo 2
MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

La Ecorregión Pampa abarca una superficie de 398.966 km² y está ubicada en el Centro Este de la Argentina, geográficamente entre el paralelo 30° y el 38° de latitud Sur. Comprende el sur de Santa Fe, el sudeste de Córdoba, el nordeste de La Pampa, gran parte de la provincia de Buenos Aires -con la excepción de su extremo sur- y la mitad austral de Entre Ríos (Matteucci, 2012). El relieve de la región es llano o suavemente ondulado, con planicies deprimidas que pueden anegarse de manera permanente o cíclica y suaves pendientes hacia el Océano Atlántico. También comprende serranías -el Complejo Sierras Bonaerenses formado por las sierras de Tandilia y Ventania-, campos de dunas fosilizadas y arenales. En el presente trabajo se la denomina Región Pampeana y se hace énfasis en las zonas de llanura (con altitudes por debajo de los 200 m sobre el nivel del mar).

Geología y geomorfología

La planicie de acumulación denominada Pampasia se originó por la fractura y el hundimiento de terrenos como resultado de las fuerzas tectónicas provocadas por la apertura del Océano Atlántico y el inicio de la elevación de Los Andes durante el Mesozoico (251 a 145,5 millones de años a.p). Se trata de una región de hundimiento y acumulación con aportes de sedimentos provenientes de la erosión de la cintura serrana peripampásica - sierras del Noroeste, Centrales y bonaerenses-. Este territorio estuvo sujeto a una serie de regresiones e intrusiones marinas, siendo la ingresión más importante la del mar Paranaense, que perduró durante el Mioceno Medio y Tardío (Aceñolaza, 2004). Desde el comienzo del Plioceno los sedimentos terrestres fueron superponiéndose de manera continua pero irregular, dando lugar a una cuenca llana subdividida en numerosas cuencas menores con lagunas, pantanos y amplios cauces. En este período se dieron tres ciclos de sedimentación donde se depositaron primero grandes estratos de sedimentos gruesos y luego estratos delgados de sedimentos finos. En el Holoceno los sedimentos se debieron al aporte eólico de la vegetación de la estepa característica de un clima más seco (Frenguelli, 1936). Estos sedimentos estuvieron sujetos a procesos de erosión eólica e hídrica configurando así la red de drenaje con secuencias fluvio lacustres (Matteucci, 2012).

Desde el punto de vista geológico se distinguen varios estratos siendo el más antiguo el Basamento cristalino constituido por rocas ígneas y metamórficas precámbricas y paleozoicas que afloran en los sistemas serranos (Sala, 1975). En la zona superficial se distinguen dos unidades: el Pampeano y el Postpampeano. El primero se conformó en un periodo pluvial por lo

que está constituido principalmente por limos loessicos, presenta dos estratos el Ensenadense y el Bonaerense y coincide con las zonas de recarga de los acuíferos. El segundo -más moderno- se conformó en un periodo epipluvial por lo que está constituido por depósitos de loess eólicos, presenta dos estratos el Platense y el Lujanense y se asocia al fondo de zonas bajas donde se produce la conducción y descarga de los acuíferos. Ambos estratos se caracterizan por presentar un elevado contenido de carbonato de calcio en forma de bancos de tosquillas y constituyen el fondo de los ríos y arroyos de la región (Andrade, 1986).

Clima

El clima predominante en la región, llamado *templado pampeano*, es templado y húmedo, con la excepción de la zona balnearia del litoral atlántico, donde la influencia oceánica provoca un invierno más duradero y un verano más frío (Aparicio, 1958). La estacionalidad es notoria: en los meses más cálidos -noviembre a marzo- las temperaturas medias oscilan entre 19° y 23°C, mientras que en los meses fríos -mayo a agosto- las temperaturas medias superan los 10°C (Aparicio, 1958). Considerando el valor promedio anual, la temperatura varía entre 14° y 20 °C y decrece hacia el sur de la región (Matteucci, 2012). La humedad promedio es del 70% con valores superiores durante el otoño y los vientos predominantes son el Norte, el Pampero y la Sudestada, con valores máximos en la primavera. Las precipitaciones rondan los 1000 mm en la zona este y disminuyen hacia el oeste, mientras que la evapotranspiración potencial es mayor en el norte y desciende hacia el sur (Aparicio, 1958). Según Nuñez et al. (2005), los déficits hídricos en la región suelen producirse en el verano dado que las temperaturas elevadas favorecen una mayor evapotranspiración, mientras que los excesos son más frecuentes en el invierno cuando la evapotranspiración es menor. Recientemente, Ferrelli et al. (2021), analizaron la tendencia de la precipitación en la región durante el período 1960-2018 y corroboraron la existencia de un patrón espacial heterogéneo, aunque caracterizado por el aumento de la precipitación anual, de los días secos consecutivos y de los eventos de tormentas fuertes.

Suelo y usos del suelo

Los suelos predominantes en la región pampeana son del orden Molisoles Argiudoles de los grupos Haplustoles, los Hapludoles y los Natracuoles. Este orden de suelo presenta un horizonte superficial rico en materia orgánica, con una estructura granular moderada que facilita el movimiento del agua y aire, y con elevada capacidad de intercambio catiónico (Matteucci, 2012). Se trata de suelos que en general son fértiles, con alto contenido de nutrientes y aptos para los cultivos. Estas características junto con el clima templado y húmedo propician que actividades agrícolas sean muy importantes en la región. En las últimas décadas en la Región Pampeana se

ha dado un proceso de intensificación y de expansión de las actividades agrícolas, las cuales producen un aumento de la productividad, modificaciones en los ciclos de la materia, impactos negativos sobre los hábitats y la emisión de gases de efecto invernadero (Viglizzo, Frank, et al., 2011).

Nanni et al. (2020) estudiaron las principales presiones sobre la conservación asociadas al uso del suelo en las ecorregiones de Argentina, y determinaron que en la Región Pampeana el 78% de la superficie está transformada por actividades antrópicas, siendo la más extendida el cultivo con algún tipo de manejo agrícola (77,14%). Estos autores sugieren que la principal presión sobre la conservación de los ecosistemas en esta región se debe a la influencia conjunta de la ganadería comercial y la agricultura.

Vegetación

La vegetación dominante de la provincia Fitogeográfica Pampeana es la estepa o pseudoestepa de gramíneas. Otros tipos de vegetación presentes son las praderas de gramíneas, las estepas de sammófilas, estepas de halófilas, los pajonales y matorrales. Las principales gramíneas son Estipeas, Festuceas y Eragrosteas. Los géneros más frecuentes y ricos en especies son *Stipa*, *Piptochaetium*, *Aristida*, *Melica*, *Briza*, *Bromus*, *Eragrostis* y *Poa*. Durante la primavera suelen desarrollarse hierbas no graminiformes de los géneros *Micropis*, *Berroa*, *Aster*, *Oxalis*, *Adesmia*, entre otras, y especies arbustivas de *Baccharis*, *Heimia* y *Eupatorium*. El clima y el suelo de esta provincia es óptimo para el desarrollo de las gramíneas cuyas raíces ocupan al menos los primeros 80 cm del suelo siendo más competitivas que las plántulas de las especies leñosas (Cabrera, 1976). Oyarzabal et al. (2018) definieron una serie de unidades de vegetación espontánea dentro de esta provincia Fitogeográfica, dentro de las cuales las coincidentes con la región de estudio son: la Pseudoestepa mesofítica de *Bothriochloa lagurioides* y *Nassella* spp. (Pampa Ondulada), la Pseudoestepa de mesófitas con estepa de halófitas (Pampa Interior Plana), la Estepa psamofítica de *Sorghastrum pellitum* y *Elionurus muticus* (Pampa Interior Occidental), las Praderas de higrófitas y halófitas (Pampa Deprimida), y la Pseudoestepa de mesófitas con matorral serrano (Pampa Austral).

En esta ecorregión existen treinta y tres Áreas Valiosas de Pastizal (AVP) -superficie considerable de pastizales naturales en buen estado de conservación-. Éstas ocupan una superficie equivalente al 3,4% de la misma y se encuentran principalmente en sitios de baja o nula aptitud agrícola (Miñarro et al., 2005). Además de estas áreas, existen muy pocos ambientes de pastizal con figuras de protección legal, como por ejemplo el Parque Nacional Campos del Tuyú en la Bahía Samborombón, también declarado Sitio Ramsar (N° 885).

Hidrografía

Como consecuencia de las características morfológicas, genéticas, climatológicas y estructurales del territorio, la red fluvial de la región pampeana es reducida respecto del gran desarrollo de los sistemas lénticos -lagunas, lagos, cañadas y esteros- (Frenguelli, 1956). Las cuencas de drenaje en muchos casos están escasamente definidas con planicies de inundación angostas y limitadas a las inmediaciones cauces (Kruse & Zimmermann, 2002).

Frenguelli (1956) clasificó la red hidrográfica de la región pampeana en 4 sistemas principales: río Salado y sus afluentes; arroyo Vallimanca; ríos y arroyos afluentes del río Paraná y del estuario del Río de la Plata, y ríos y arroyos tributarios del Atlántico. Los dos primeros sistemas se desarrollan a lo largo de depresiones tectónicas cuyo fondo está marcado por el cauce principal. Dentro de estas depresiones los cauces ocupan un valle amplio madurado durante un ciclo erosivo anterior, y describen meandros con terrazas bajas cortadas en los sedimentos lujanenses y platenses que atascaron en el fondo del valle. Las diferencias entre los dos sistemas residen en que el río Salado es más caudaloso que el Vallimanca, el cual discurre por una región más árida. Sala (1975) añade a la descripción de estos 2 sistemas que durante la época de estiaje los caudales son totalmente aportados por las aguas subterráneas con dificultades para el drenaje como consecuencia de la baja pendiente y la poca profundidad de la superficie freática; mientras que en períodos húmedos el agua escurre lentamente cubriendo los cauces mayores, como una lámina de inundación. Los ríos y arroyos afluentes del Paraná y del estuario del Río de la Plata atraviesan transversalmente una zona de mayor levantamiento del terreno por lo que sus cauces son más definidos y generalmente están encajonados entre barrancas. El drenaje de los cauces es rectangular, localmente dendrítico, con un comportamiento respecto al ciclo hidrológico similar a los sistemas anteriormente mencionados aunque con caudales de estiaje suficientes como para mantener y enmarcar las vaguadas (Sala, 1975). Los ríos y arroyos que desembocan en el Atlántico corresponden al sector comprendido entre los dos cordones serranos de la provincia de Buenos Aires, sus cauces son muy poco marcados en los tramos superior y medio (excepto los que nacen de las sierras) y se profundizan en la sección terminal en el espesor de los depósitos platense y lujanense con meandros encajonados entre barrancas.

Los arroyos estudiados en el presente trabajo se pueden clasificar dentro de los sistemas fluviales definidos por Frenguelli (1956), con las excepciones de los arroyos Languyú y Nievas que se ubican en zona central de la provincia de Buenos Aires al norte y noroeste de las serranías de Tandilia -donde no hay un sistema fluvial definido por este autor- y de Mosso y Cipion ubicados al sur de la provincia de Córdoba, los que pertenecen a la cuenca del río Cararañá y

Santa Catalina respectivamente (**tabla 1**). Los sitios de estudio se ubican entre $32^{\circ}50'48.6''$ - $38^{\circ}27'00.7''$ S, y $64^{\circ}34'52.17''$ - $57^{\circ}25'08''$ W (**figura 1**).

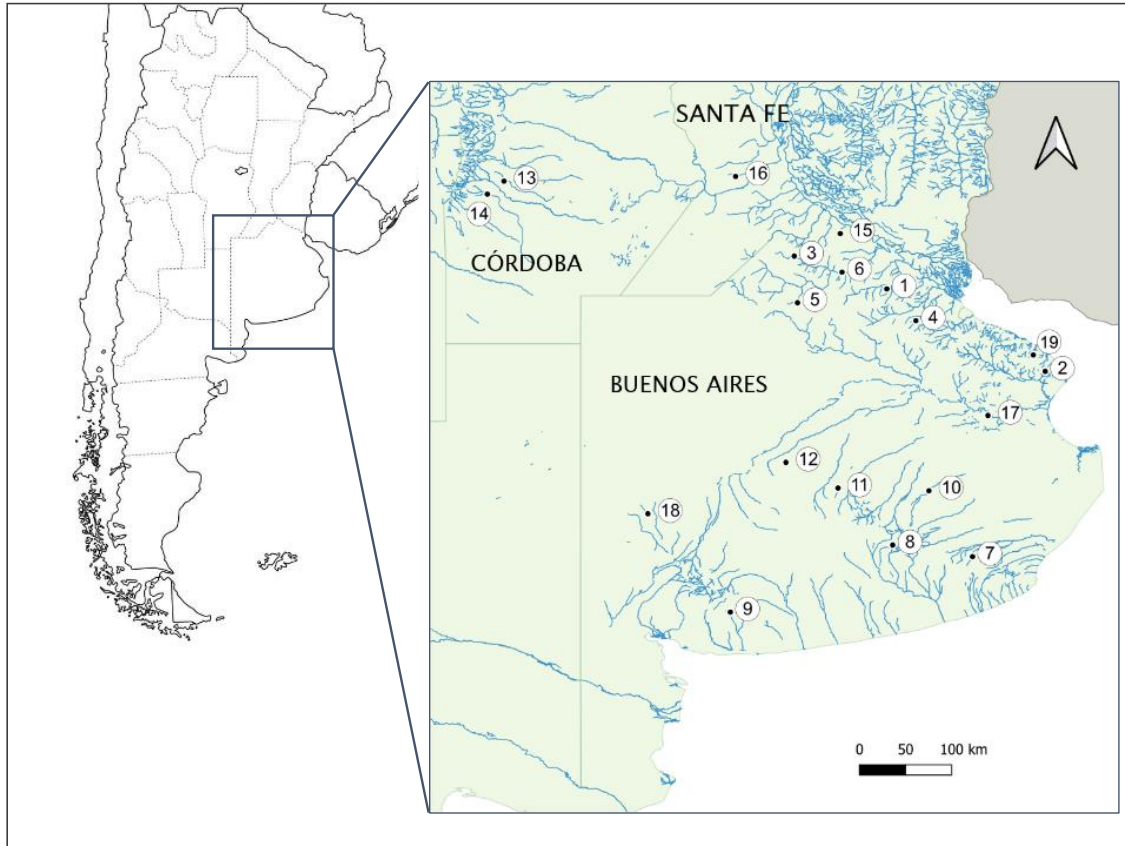


Figura 1. Ubicación de los sitios de estudio en la Región Pampeana. 1: arroyo Vagués, 2: arroyo Todos los Santos, 3: arroyo Botija, 4: arroyo la Choza, 5: arroyo La Verde, 6: arroyo Helves, 7: arroyo Creso, 8: arroyo Beker, 9: arroyo Cortaderas, 10: arroyo Langueyú, 11: Arroyo Nuevas, 12: arroyo Tiempo perdido, 13: arroyo Mosso, 14: arroyo Cipion, 15: arroyo Laprida, 16: arroyo Cañada, 17: arroyo Pila, 18: arroyo Venado, 19: arroyo Buñirigo.

Tabla 1. Clasificación de los arroyos de estudio en los sistemas fluviales de Frenguelli (1956), con las excepciones de Langueyú, Nievas, Mosso y Cipion. Cod: Código numérico asociado a cada arroyo.

Arroyo	Cod.	Sistema fluvial
<i>Vagues</i>	1	Afluentes del río Paraná y del estuario del Río de la Plata
<i>Todos los santos</i>	2	Río Salado y sus afluentes
<i>Botija</i>	3	Afluentes del río Paraná y del estuario del Río de la Plata
<i>La choza</i>	4	Afluentes del río Paraná y del estuario del Río de la Plata
<i>La verde</i>	5	Afluentes del río Paraná y del estuario del Río de la Plata
<i>Helves</i>	6	Afluentes del río Paraná y del estuario del Río de la Plata
<i>Crespo</i>	7	Tributarios del Atlántico
<i>Beker</i>	8	Tributarios del Atlántico
<i>Cortaderas</i>	9	Tributarios del Atlántico
<i>Langueyú</i>	10	Nacientes en Tandil y desembocadura en Bahía de Samborombon
<i>Nievas</i>	11	Nacientes al sureste de la ciudad de Olavarría
<i>Tiempo Perdido</i>	12	Arroyo Vallimanca
<i>Mosso</i>	13	Cuenca del río Carcarañá
<i>Cipion</i>	14	Cuenca del río Santa Catalina
<i>Laprida</i>	15	Afluentes del río Paraná y del estuario del Río de la Plata
<i>Cañada</i>	16	Afluentes del río Paraná y del estuario del Río de la Plata
<i>Pila</i>	17	Río Salado y sus afluentes
<i>Venado</i>	18	Arroyo Vallimanca
<i>Buñirigo</i>	19	Afluentes del río Paraná y del estuario del Río de la Plata

METODOLOGÍA GENERAL

En la presente sección se describen las técnicas generales empleadas para las determinaciones de los parámetros ambientales que serán empleados en los capítulos siguientes. Luego, en cada uno de ellos se detallarán las metodologías y análisis estadísticos específicos empleados en particular para el análisis de los datos.

Trabajo de Campo

Parámetros físico-químicos

Durante los muestreos realizados en el invierno de 2017 y el verano de 2018 se midieron *in situ* la **temperatura del agua** (°C), el **pH**, la **conductividad** ($\mu\text{S}/\text{cm}$) y la **concentración de oxígeno disuelto** (mg/l) en los arroyos de estudio mediante una multisonda Thermo Scientific Orion Star (A329). En el muestreo realizado durante el verano de 2019 se empleó una multisonda de campo Hach (POCKET PRO) y se midieron además la **salinidad** (ppt) y **los sólidos disueltos totales** (ppm). Se realizaron mediciones por duplicado y se estimó el valor promedio de cada parámetro en el campo.

Los cambios en la radiación lumínica en el agua se registraron en forma continua durante 24hs mediante un registrador automático e-button Hobo Pendant (UA-002-64). La irradiancia en el agua (LUX) se estimó calculando el valor promedio entre las horas del mediodía (11 a 14hs) en cada sitio, ya que este fue el período de tiempo en el cual se realizaron los muestreos.

Además, se consideraron los parámetros temperatura del aire (°C) e irradiancia superficial ($(\text{kW}\cdot\text{hr}/\text{m}^2)/\text{d}$), estimados como el valor promedio de 60 días previos a los muestreos. Estos datos fueron obtenidos del Atmospheric Science Data Center (NASA) para cada sitio.

En cada ocasión de estudio se tomaron muestras de agua por triplicado para la determinación de las concentraciones de nutrientes y los sólidos totales en suspensión. Para ello, se emplearon botellas plásticas de 1 litro previamente lavadas con HCl 5 %, que fueron guardadas en frío y oscuridad para el traslado al laboratorio. Una vez allí, las determinaciones se realizaron a la brevedad.

Caracterización morfométrica e hidrodinámica de los tramos de estudio

Para realizar la caracterización de los tramos de estudio se recorrió en cada arroyo un tramo de 100 metros que se usó para el mapeo del sitio. En el tramo se eligió un punto representativo con las márgenes bien delimitadas, con zonas de rápidos y donde el agua corría con flujo más o menos laminar para evitar inconvenientes con las mediciones de los parámetros morfométricos y la velocidad del agua.

Parámetros morfométricos (ancho mojado, profundidad media y profundidad máxima): Se midió el ancho del tramo mojado empleando una cinta métrica, y se realizaron mediciones de la profundidad del cauce cada 20 cm a lo largo del mismo. La profundidad media se estimó como el valor promedio de dichas mediciones y la profundidad máxima correspondió al valor máximo de profundidad registrado.

Velocidad media: Se estimó en el mismo punto del tramo donde se midieron los parámetros morfométricos. Se realizaron mediciones de la velocidad de la corriente cada 20 cm a lo largo del ancho del cauce empleando un correntímetro (GM MFG co NYC). La velocidad media se estimó como el promedio de dichas mediciones.

Determinación del Caudal: Para la estimación de este parámetro se emplearon las mediciones antes descritas de ancho mojado, profundidad y velocidad a intervalos regulares de 20 cm a lo largo del ancho del cauce. Se estimó primero la sección de cada intervalo y luego se multiplicó por la velocidad en el mismo obteniendo así el caudal que circula por dicha subsección. El **caudal total** en el tramo se obtuvo a partir de la sumatoria de los caudales de cada intervalo considerado (A. Elosegi et al., 2009).

Mapeo de macrófitas: Se seleccionó un tramo de 100 metros en cada sitio de estudio y se establecieron transectas cada 5 metros a lo largo del mismo. Entre dos transectas consecutivas se estimó el porcentaje de cobertura de cada grupo funcional de macrófitas, registrando él o los taxones presentes en cada uno de ellos (Feijoó & Menéndez, 2009). Posteriormente, a partir de estos porcentajes se estimó el porcentaje de cobertura total de cada grupo funcional en todo el tramo. Los grupos funcionales considerados fueron: Macrófitas Flotantes, Sumergidas y Emergentes. Las macrófitas flotantes se caracterizan porque no se encuentran adheridas al sustrato, las sumergidas son aquellas que tienen todas sus estructuras vegetativas dentro del agua y las emergentes se mantienen enraizadas al sustrato, pero sus estructuras vegetativas flotan en la superficie (García Murillo et al., 2009).

Trabajo de Laboratorio

Determinaciones de nutrientes y sólidos totales en suspensión

Las muestras de agua fueron filtradas con filtros de fibra de vidrio Munkell® MF/C para las determinaciones de fósforo reactivo soluble, amonio, y nitratos. Los filtros utilizados fueron previamente calcinados y pesados, y se destinaron a la estimación de sólidos totales en suspensión. Todas las determinaciones se realizaron por triplicado. En los casos de los métodos colorimétricos (fosfatos, amonio y nitratos) se empleó un espectrofotómetro UV-visible (Shimadzu, Modelo UV-1800). Para cada técnica se realizó la curva de calibración correspondiente, y tanto para la preparación de las soluciones patrón como para las diluciones se utilizó agua miliQ. La absorbancia propia de la muestra se descontó en la expresión final de los resultados.

Fósforo reactivo soluble: se utilizó el *método del ácido ascórbico* (APHA, 2005). En este método el molibdato amónico y el tartrato reaccionan en medio ácido con el PO_4^{-3} , formando un compuesto que es reducido a azul de molibdeno por el ácido ascórbico. La concentración mínima detectable es 10 $\mu\text{g P/l}$. La absorbancia de la muestra se leyó a 880 nm entre 10 y 30 minutos después de adicionar el reactivo mixto. Las concentraciones resultantes se expresaron $\text{mg P-PO}_4^{-3}/\text{l}$.

Amonio: se estimó por el *método del fenol* (APHA, 2005). Este método se basa en la reacción del amonio con el hipoclorito y el fenol, catalizada por una sal manganosa, la cual forma un compuesto azulado (indofenol). Luego de adicionar los reactivos de Wiener las muestras se incuban por 2 hs. en un baño termostático a 37°C. La absorbancia de la muestra se leyó a 635 nm. Las concentraciones resultantes se expresaron en $\mu\text{g N-NH}_4^+/\text{l}$.

Nitratos: su estimación se realizó a través *del método de la columna reductora* (APHA, 2005) que consiste en estimar inicialmente la cantidad de nitritos de una muestra según el *método de Shinn*, para luego reducir los nitratos presentes en la muestra haciéndola pasar a través de una columna con limaduras de cadmio recubiertas de cobre metálico.

El *método de Shinn* consiste en emplear sulfanilamida en medio ácido. Este reactivo forma con los nitritos del agua un compuesto complejo que se colorea al agregarle N(1-naftil) etilendiamina. La absorbancia de la muestra se leyó a 543 nm 10 minutos después de la adición de los reactivos.

La concentración de nitratos se estima como la diferencia entre las concentraciones de nitritos luego de pasar la muestra por la columna de cadmio y las concentraciones de nitritos de la muestra sin reducir, las cuales se expresaron en mg N-NO₃⁻/l.

Sólidos totales en suspensión: se determinaron filtrando un volumen conocido de la muestra (V) -mínimo 200 ml- con filtros de fibra de vidrio Munkell® MF/C calcinados (en mufla 500°C durante 4 horas) y previamente pesados (PF). Luego el filtro se secó a 60°C hasta peso constante para obtener el peso seco (PS). Los sólidos totales en suspensión (TSS) se calcularon según [1]. Todas las pesadas fueron realizadas con una balanza analítica Mettler +/-0,0001g. Los resultados se expresaron en mg/l (Strickland & Parsons, 1972).

[1]

$$TSS = \frac{(PS - PF)}{V}$$

Determinación de la concentración de Clorofila *a*:

La estimación de la clorofila *a* se realizó mediante el método de Lorenzen (APHA, 2017), teniendo en cuenta las modificaciones de Varela (1981) para el fitobentos. Las alícuotas de las muestras de epifiton y fitobentos -de 50 ml- fueron filtradas con filtros de fibra de vidrio Whatman GF/F (0,7µm de poro) que se conservaron en freezer a -20 °C -entre 1 y 15 días- hasta su análisis. Para la extracción en frío los filtros se colocaron en frascos color caramelo con acetona 90% (v/v) y se conservaron en heladera y en oscuridad durante 24 horas. Luego de este tiempo, se agitaron para completar la extracción y se centrifugaron durante 20 minutos a 700 revoluciones/min. La absorbancia del sobrenadante fue leída en un espectrofotómetro UV-visible (Shimadzu, Modelo UV-1800), en las longitudes de onda de 750 nm y 665 nm, antes y después de acidificar con una gota de ácido clorhídrico 0,03M. El valor registrado a 665 nm es considerado como el pico de absorción de la clorofila *a*, mientras que la lectura a 750 nm permite descontar la turbidez a los valores registrados a 665nm. Las muestras en las cuales la absorbancia a 750 nm fue superior a 0,015, se volvieron a centrifugar para la correcta estimación de la concentración de clorofila (Gómez et al., 2009).

Para la determinación de la concentración de clorofila *a* y feofitina del biofilm, los sustratos artificiales se colocaron en frascos color caramelo con 10 ml de acetona 90% (v/v) y se conservaron en frío y en oscuridad durante 24 horas. Luego de este tiempo, se agitaron para

completar la extracción de la clorofila y se trasvasó la suspensión de acetona a tubos de centrífuga. Los tubos se centrifugaron durante 15 minutos a 2500 revoluciones/min y una temperatura de 4 °C en una centrifuga Eppendorf (5810 R). El resto del procedimiento es igual al anteriormente descrito para las muestras de epifiton y fitobentos.

El cálculo de la cantidad de clorofila *a* presente en las muestras de epifiton [1], fitobentos [2], biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales [3] y de la feofitina [4] se realizó mediante las siguientes fórmulas:

[1]

$$\text{Clorofila } a \left(\frac{\text{mg}}{\text{m}^2} \right) = \frac{26,7 * [(Abs_{665} - Abs_{665\text{ac}}) - (Abs_{750} - Abs_{750\text{ac}})] * V_{\text{extr}}}{Sup * L} * \frac{V_{\text{res}}}{V_{\text{fil}} * B_{\text{macr}}} * PrB_{\text{mac}}$$

$$\text{Clorofila } a \left(\frac{\text{mg}}{\text{g macrófita}} \right) = \frac{26,7 * [(Abs_{665} - Abs_{665\text{ac}}) - (Abs_{750} - Abs_{750\text{ac}})] * V_{\text{extr}}}{L} * \frac{V_{\text{res}}}{V_{\text{fil}} * B_{\text{macr}}}$$

[2]

$$\text{Clorofila } a \left(\frac{\text{g}}{\text{m}^2} \right) = \frac{26,7 * [(Abs_{665} - Abs_{665\text{ac}}) - (Abs_{750} - Abs_{750\text{ac}})] * V_{\text{extr}} * 10}{Sup * L}$$

[3]

$$\text{Clorofila } a \left(\frac{\text{mg}}{\text{m}^2} \right) = \frac{26,7 * [(Abs_{665} - Abs_{665\text{ac}}) - (Abs_{750} - Abs_{750\text{ac}})] * V_{\text{extr}}}{Sup * L}$$

[4]

$$\text{Feofitina} \left(\frac{\text{mg}}{\text{m}^2} \right) = \frac{26,7 * [1,7 * (Abs_{665\text{ac}} - Abs_{750\text{ac}}) - (Abs_{665} - Abs_{750})] * V_{\text{extr}}}{Sup * L}$$

Donde:

Abs₆₆₅: Es la absorbancia de la muestra a 665 nm.

Abs_{665 ac}: Es la absorbancia de la muestra a 665 nm luego de acidificar.

Abs₇₅₀: Es la absorbancia de la muestra a 750 nm.

Abs_{750 ac}: Es la absorbancia de la muestra a 750 nm luego de acidificar.

V_{extr} : Es el volumen de extracción (l).

Sup : Es la superficie del sustrato muestreado (m^2).

L : Longitud de la cubeta del espectrofotómetro (m).

V_{res} : Volumen de resuspensión de la muestra de epifiton (l).

V_{fil} : Volumen filtrado correspondiente al volumen de una alícuota de la muestra (l).

B_{macr} : biomasa de la macrófita (g).

$PrBmacr$: promedio de biomasa de las macrófitas muestreadas en el tramo (g)

10: Factor de conversión a m^2 .

Determinación del Peso seco libre de cenizas (PSLC):

Las alícuotas de las muestras de epifiton y fitobentos -volumen mínimo 50 ml- fueron filtradas con filtros de fibra de vidrio Whatman GF/F (0,7 μm de poro) previamente tarados. Los filtros fueron secados en estufa a 60 °C hasta que su peso fue constante (peso seco) y posteriormente se calcinaron a 500°C durante 4 horas en una mufla FAC obteniéndose el peso seco inorgánico. A partir de la diferencia entre el peso seco y el peso seco inorgánico se estimó el PSLC (Elosegi & Sabater, 2009). Las mediciones se realizaron con una balanza analítica Mettler (H51AR) de precisión 0,00001g.

En las muestras de biofilm, el peso seco fue estimado secando directamente los sustratos artificiales en estufa a 60°C hasta alcanzar el peso constante. El resto del procedimiento es igual al anteriormente detallado para el epifiton y fitobentos.

Determinación del Peso Seco (PS) de las macrófitas:

Los fragmentos de macrófitas se secaron en estufa a 60°C hasta que su peso fue constante obteniéndose el peso seco de las mismas, que fue utilizado para los cálculos de la densidad del epifiton. Las mediciones se realizaron con una balanza analítica Ohaus de precisión 0,001g.

Cálculo del Índice de Autotrofia (IA):

El índice autotrófico estima la naturaleza trófica de la comunidad algal y fue calculado como el cociente entre el PSLC y la concentración de clorofila a de la misma. Los valores del índice mayores a 200 indican la predominancia de organismos heterótrofos en la comunidad (APHA, 2017).

Los procedimientos previamente descriptos se llevaron a cabo en el laboratorio del Programa de Ecología de Protistas y Hongos, y en el laboratorio central de la Universidad Nacional de Luján.

La riqueza de especies (S) y los índices de diversidad de Shannon & Wiener (H') (Shannon & Weaver, 1949) [2] y de equitatividad (J') (Pielou, 1969) [3] de las comunidades algales fueron estimados empleando el software libre PAST 4.11 (Hammer et al., 2001):

[2] **Índice de diversidad (H')**

$$H' = - \sum_{n=1}^i (p_i * \log_2 p_i),$$

$$p_i = \frac{n_i}{N}$$

Donde:

n_i : número de individuos de la especie i

N : número total de individuos de la comunidad

[3] **Índice de equitatividad (J'):**

$$J' = \frac{H'}{\log_2 S}$$

Donde:

H' : Índice de Shannon-Wiener

S : riqueza de especies

Capítulo 3

CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE TRAMOS POCO DISTURBADOS DE ARROYOS PAMPEANOS

INTRODUCCIÓN

Los arroyos de la región pampeana suelen originarse en depresiones someras y discurren por un terreno con escasa pendiente topográfica (0,1-1 m/km). Desde el punto de vista hidrológico, en estos ambientes predominan los movimientos verticales del agua (infiltración y evapotranspiración) respecto de los horizontales (escurrimiento), con una fuerte relación entre el agua superficial y la subterránea (Kruse & Zimmermann, 2002). Tanto la velocidad de la corriente como los caudales suelen ser bajos (Feijoó & Lombardo, 2007; Rodrigues Capítulo et al., 2010). Las concentraciones de nutrientes son naturalmente elevadas por la litología parental (Morrás, 1999) pero también como consecuencia del uso del suelo agrícola en la región (Amuchástegui et al., 2016; Delgado et al., 2023; Feijoó et al., 2023). En la mayoría de los arroyos se desarrollan comunidades de macrófitas que proporcionan sustrato, refugio y alimento para una gran cantidad de organismos como las algas, invertebrados y peces. En estos ambientes caracterizados por la homogeneidad de los materiales del lecho, la heterogeneidad del hábitat está dada por la vegetación acuática, que además es un sustrato que varía a lo largo del tiempo, agregando variabilidad al ambiente (Cortelezzi et al., 2013; Feijoó & Lombardo, 2007; Giorgi et al., 2005). Dado que previamente se ha observado una variación estacional en las características físico-químicas del agua y en otros parámetros en los arroyos pampeanos (Feijoó et al., 1999; Feijoó & Lombardo, 2007) se espera que las variables ambientales consideradas en este trabajo sean diferentes entre el invierno y el verano.

Los arroyos pampeanos brindan importantes servicios ecosistémicos como los procesos de depuración del agua y retención de nutrientes (García et al., 2017), captación de dióxido de carbono y producción de oxígeno (Martí et al., 2020; Vilches & Giorgi, 2010), además de ser corredores de especies y áreas de nidificación, por lo cual se los puede considerar reservorios de biodiversidad (Sabater & Elosegí, 2013).

En la actualidad, incluso los ambientes naturales aislados geográficamente se encuentran sujetos a la influencia global de las actividades humanas -ej. por la presencia de contaminantes atmosféricos-. Por este motivo, resulta difícil hallar sitios prístinos que puedan ser considerados de referencia para la integridad biológica. En tal sentido, Stoddard et al. (2006) definieron una serie de conceptos y metodologías asociadas para ser utilizadas en el biomonitoreo de arroyos. Estos autores definieron la *Condición Menos Disturbada* (Least Disturbed Condition) como el estado ecológico de los sitios de arroyos que están sujetos a la menor cantidad de disturbio

antrópico y que presentan las mejores condiciones físicas, químicas y de hábitat biológico disponibles en el estado actual del paisaje. La selección de dichos sitios se basa en un conjunto de criterios que pueden variar según la región de estudio en relación con las características del paisaje y del uso del suelo (Hughes et al., 1986; Stoddard et al., 2006).

Dado que la región pampeana se encuentra sujeta a un incremento de la presión antrópica como consecuencia de la intensificación en el uso del suelo (Nanni et al., 2020; Piquer-Rodríguez et al., 2018) resulta imperioso hallar sitios de arroyos que presenten condiciones lo menos disturbadas posibles para describir su estructura y funcionamiento.

Los objetivos específicos de este capítulo son:

- ☀ Identificar y caracterizar arroyos pampeanos poco disturbados en cuanto al uso del suelo aledaño y a escala de arroyo.
- ☀ Caracterizar los sitios seleccionados en cuanto a parámetros morfométricos e hidrodinámicos y las variables físico-químicas del agua.
- ☀ Evaluar si existen diferencias entre las estaciones de invierno y verano en cuanto a las variables ambientales.
- ☀ Explorar el ordenamiento de los sitios de estudio en relación con las variables ambientales.

La escala de análisis del primer objetivo es el arroyo (desde las nacientes hasta el punto de muestreo), mientras que los restantes objetivos se analizaron a escala de tramo.

▪ Se plantea responder los siguientes interrogantes:

- ❖ ¿El uso del suelo analizado a escala de arroyo es homogéneo en los arroyos poco disturbados seleccionados?
- ❖ ¿Las variables ambientales difieren entre invierno y verano?
- ❖ ¿Existe una asociación entre las variables ambientales?

MATERIALES Y MÉTODOS

Selección de los sitios de estudio

Los sitios de estudio fueron seleccionados en dos etapas. La primera consistió en el uso de mapas de uso de suelo, cartas topográficas y la herramienta Google Earth para discriminar zonas de la región pampeana en las cuales el uso del suelo era de tipo rural extensivo (pastizales naturales o ganadería no confinada en corrales). En una extensión de aproximadamente 800 km de largo y 400 km de ancho se ubicaron los posibles sitios de estudio teniendo en cuenta la posibilidad de acceso a los mismos (tipo de camino, distancia desde la ruta, etc.). Los tramos de arroyos preseleccionados (pertenecientes a distintas cuencas hidrográficas) se ubicaron a una distancia aproximada de 100 km entre sí para evitar la influencia de la cercanía de los sitios en la composición de la biota. La segunda etapa consistió en corroborar la adecuación de los tramos preseleccionados a los siguientes criterios morfológicos, hidrológicos y de uso del suelo, con el fin de seleccionar sólo aquellos que presentaban una condición lo menos disturbada posible en diferentes escalas de análisis (Feio et al., 2014):

A escala de arroyo

- ❖ Arroyos de cabecera, de orden 1 a 3.
- ❖ Con régimen hidrológico estacional y perennes.
- ❖ Representativos de las condiciones naturales de la llanura de la región pampeana (baja pendiente y velocidad de la corriente) (Feijoó & Lombardo, 2007).

A escala de tramo

- ❖ Representativo de la variabilidad ambiental del arroyo en cuanto a la cobertura de macrófitas, tipos de sustratos, zonas de rápidos y remansos, etc.
- ❖ Con características morfológicas comparables (ancho y profundidad).
- ❖ Sin fuentes de contaminación puntual provenientes de industrias o de asentamientos urbanos, ni alteraciones en el flujo como desviaciones o canales aguas arriba del tramo.
- ❖ Sin modificaciones del cauce de ningún tipo (por ejemplo, canalización, rectificación o perfilado).
- ❖ Con márgenes de paredes rectas y zona aluvial definida (Feijoó et al., 2012; Troitiño et al., 2010).
- ❖ Con áreas de ribera conservadas, sin signos de alteración y con vegetación natural (pastizal), sin vegetación arbórea nativa ni exótica (Troitiño et al., 2010).
- ❖ Con zonas de amortiguación ribereña o buffer de entre 7 y 10 m (Englund et al., 2021; USDA, 2000) a ambos lados del tramo.

- ❖ Con uso del suelo en los alrededores de tipo rural extensivo, preferiblemente ganadero sin acceso del mismo al curso de agua (Giorgi et al., 2014), y sin evidencias de uso recreativo.

A escala de sitio

- ❖ Representativo de la variabilidad ambiental del tramo.
- ❖ Sin alteraciones evidentes del hábitat (por ejemplo, alteraciones físicas del lecho, remoción de macrófitas, etc.).

Como resultado se seleccionaron 18 tramos de 100 m de largo, que fueron muestreados en dos ocasiones, una en invierno 2017 y otra durante el verano de 2018. Además, durante el verano de 2019 se seleccionaron 8 de estos tramos y se incorporó uno nuevo correspondiente al arroyo Buñirigo para la realización de un experimento de colonización del biofilm *in situ*.

Delimitación del área buffer y estimación del porcentaje de uso del suelo a escala de arroyo:

En primer lugar, se realizó la delimitación de un área de corredor ribereño o buffer en torno a los arroyos de estudio desde el punto de muestreo hasta las nacientes. Para esto, se procedió a superponer la capa vectorial elaborada a partir de las coordenadas de puntos GPS tomados a campo con las capas vectoriales *Líneas de agua continental perenne* y *Líneas de agua continental intermitente* provistas por el Instituto Geográfico Nacional (IGN) (<https://www.ign.gob.ar/NuestrasActividades/InformacionGeoespacial/CapasSIG>) empleando el software de acceso libre QGIS (versión 3.16 Hannover) y el sistema de proyección EPSG 5346-POSGAR 2007/ Argentina 4. En algunos casos el tramo aguas arriba del sitio de muestreo no se halló en estas capas, por lo que se realizó la digitalización manual del mismo empleando el software Google Earth. La capa resultante fue exportada a QGIS para su posterior procesamiento. Dado que el uso del suelo a menor escala espacial tiene una gran influencia en la calidad del agua de los arroyos (Monteagudo et al., 2012) especialmente en aquellos de menor orden (Buck et al., 2004), se delimitaron dos áreas de corredor ribereño o buffer: una de 200 metros y otra de 500 metros de extensión lateral aguas arriba de cada sitio de muestreo y hasta las nacientes de cada arroyo. Para esto se empleó la herramienta de Geoproceso *Buffer* provista por QGIS.

En segundo lugar, para determinar los porcentajes de uso del suelo en cada área buffer en los arroyos de estudio, se empleó la capa poligonal *Sistema de uso de la tierra (LUS) Nivel 3 2017*, provista por el Repositorio de datos del Observatorio Nacional de la Degradación de Tierras y Desertificación(ONDTyD)(http://www.desertificacion.gob.ar/repositorio/descarga/descargas_z

[ip.html](#)). Esta capa fue desarrollada a partir del Proyecto Soporte de Decisiones para la incorporación y ampliación del Manejo Sustentable de Tierras (SD MST) coordinado por la FAO. La metodología con la cual se generó y las clasificaciones de uso del suelo que fueron adoptadas para este capítulo se detallan en Bran et al. (2017).

Luego de superponer las capas de los cursos de agua con las áreas buffer previamente delimitadas y con la capa de uso del suelo, se estimaron las áreas de ocupación de cada categoría de uso del suelo empleando la herramienta *Calculadora de campos* mediante la opción *Geometría de Área*. A partir de dichos valores se calculó el correspondiente porcentaje de ocupación de cada uso del suelo en los arroyos de estudio.

Se determinó, además, el orden de los arroyos en los sitios de muestreo según el método de Horton-Strahler (Wetzel & Likens, 2000).

Trabajo de campo y de laboratorio

En cada ocasión de muestreo, los tramos de 100 m de longitud fueron caracterizados mediante la descripción del hábitat considerando: los tipos de sustratos disponibles, la vegetación acuática y de ribera, la estructura del cauce y la heterogeneidad espacial existente. El uso del suelo aledaño se determinó visualmente en ambos márgenes de cada tramo. Se realizó un mapeo de los tipos funcionales de macrófitas y macroalgas (sumergidas, flotantes y emergentes) en transectas trazadas cada 5 metros a lo largo del tramo y se estimó el porcentaje de cobertura vegetal de cada tipo (Feijoó & Menéndez, 2009). La identificación de las macrófitas se realizó según Cabrera & Zardini (1993) hasta el nivel de especie siempre que fue posible.

Se determinaron los parámetros morfométricos ancho mojado, profundidad a intervalos regulares -para definir la sección del tramo- y profundidad máxima. La velocidad promedio y el caudal se determinaron según lo descrito en la sección **Metodología General**.

Se midieron *in situ* las variables físico-químicas: pH, temperatura del agua (°C), concentración de oxígeno disuelto (mg/l), porcentaje de saturación (%) y conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$). Se tomaron muestras de agua por triplicado para la determinación de fósforo reactivo soluble (SRP) (mg/l), nitratos (N-NO_3^-), amonio (N-NH_4^+) ($\mu\text{g}/\text{l}$) y sólidos totales en suspensión (g/l).

Se consideraron los cambios en la radiación lumínica en el agua (LUX) y los parámetros temperatura del aire (°C) e irradiancia superficial ($(\text{kW-hr}/\text{m}^2) / \text{d}$). Los métodos empleados para la obtención de dichos parámetros fueron previamente descritos en la sección **Metodología General**.

Análisis de datos

Para evaluar si las variables físico-químicas, la velocidad de la corriente y el caudal fueron diferentes entre las estaciones de invierno y verano se realizó un test t de Student. Los supuestos de normalidad y homocedasticidad fueron evaluados mediante los test Shapiro-Wilk y Levene respectivamente (Zar, 1999). Los casos en los que no se cumplieron los supuestos necesarios para el análisis paramétrico fueron analizados mediante el test de Mann Whitney-Wilcoxon (Zar, 1999). Además, se analizaron las relaciones entre las variables mediante la correlación de Pearson. Estos análisis se realizaron con el software de acceso libre R 3.6.0, empleando los paquetes stats (R Core Team, 2019), car (Fox & Weisberg, 2019) y coin (Horthon et al., 2006).

Con la finalidad de explorar la relación entre los tramos de los arroyos y las variables ambientales durante cada ocasión de estudio se realizaron análisis de componentes principales (PCA). Se emplearon los valores promedio de réplicas en el caso de los nutrientes, los valores determinados a campo de las variables físico-químicas y las estimaciones promedio de la temperatura del aire, la irradiancia superficial y del agua. Todas las variables (salvo el pH) fueron transformadas mediante la fórmula $\log_{10}(x)$ y estandarizadas por ser dimensionalmente heterogéneas. Estos análisis se realizaron con el software de acceso libre R 3.6.0, empleando los paquetes stats (R Core Team, 2019), corplot (Wei & Simko, 2021) factomineR (Lê et al., 2008) y factoextra.

RESULTADOS

Caracterización de los arroyos de estudio

En las **figuras 1 a 4** pueden observarse las fotos de los tramos de los arroyos seleccionados con su ubicación geográfica, la representación del área buffer de 200 m estimada mediante QGIS y la distancia desde el punto de muestreo hasta las nacientes. El orden de los arroyos en los sitios de muestreo fue 1 en los arroyos Botija (Cod. 3), La Verde (Cod. 5), Helves (Cod. 6), Beker (Cod. 8), Nievas (Cod. 11), Tiempo Perdido (Cod. 12), Mosso (Cod. 13), Laprida (Cod. 15) y Cañada (Cod. 16); orden 2 en los arroyos Vagues (Cod. 1), Todos los Santos (Cod. 2), La Choza (Cod. 4), Crespo (Cod. 7), Cortaderas (Cod. 9), Langueyú (Cod. 10) y Buñirigo (Cod. 19), y orden 3 en Cipion (Cod.



Figura 1. Foto de los tramos de arroyos seleccionados (del 1 al 6) con su ubicación geográfica, la distancia desde el punto de muestreo hasta las nacientes y la representación del área buffer de 200 m estimada.



Figura 2. Foto de los tramos de arroyos seleccionados (del 7 al 12) con su ubicación geográfica, la distancia desde el punto de muestreo hasta las nacientes y la representación del área buffer de 200 m estimada.



Figura 3. Foto de los tramos de arroyos seleccionados (del 13 al 18) con su ubicación geográfica, la distancia desde el punto de muestreo hasta las nacientes y la representación del área buffer de 200 m estimada.



Figura 4. Foto del tramo de arroyo 19 con su ubicación geográfica, la distancia desde el punto de muestreo hasta las nacientes y la representación del área buffer de 200 m estimada.

14). El valor promedio de distancia a las nacientes fue 14912 m y la mediana 9856 m. Los valores mínimo y máximo fueron 213 m y 73074 m en Tiempo Perdido (Cod. 12) y Langueyú (Cod. 10) respectivamente.

Uso del suelo en el área buffer

El uso del suelo en el área buffer de los arroyos estudiados fue predominantemente el *cultivo de herbáceas* tanto a escala de 200 m como de 500 m de extensión lateral -aguas arriba de cada sitio de muestreo y hasta las nacientes de cada arroyo-. La siguiente categoría en orden de dominancia fue la *ganadería intensiva con predominio de bovino para leche* en 4 de los arroyos, en ambas áreas buffer consideradas. Otras categorías con porcentajes mayores al 20 % fueron *ganadería extensiva* en Pila (Cod. 17) y *cultivo de herbáceas o leñosas no forestales* en La Verde (Cod.5). El único arroyo que presentó uso de suelo correspondiente a *áreas urbanas* fue Langueyú (Cod. 10) aunque en un porcentaje menor al 10% (**figura 5**). Cabe destacar que éste fue el arroyo con mayor distancia entre el sitio de muestreo y las nacientes, y que las áreas urbanas se encuentran muy alejadas del sitio de muestreo (en la cabecera del arroyo, aproximadamente a 7 km de distancia). Además, en la inspección visual realizada en cada ocasión de muestreo se constató que el uso del suelo en las inmediaciones de los sitios fuera siempre de tipo extensivo (ganadería o pastizal) con un área buffer de al menos 10 metros a cada lado.

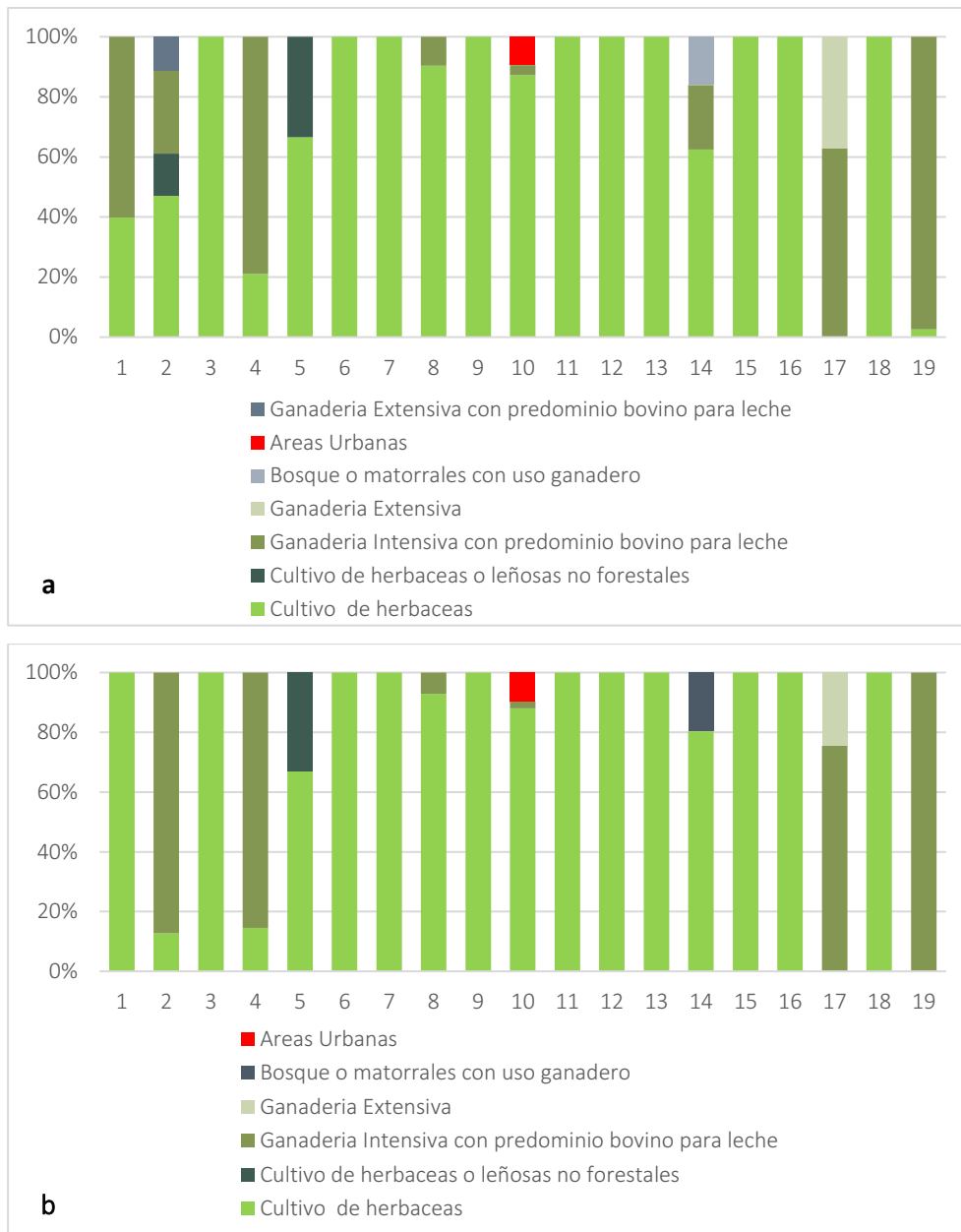


Figura 5. Porcentaje de uso del suelo en los arroyos estudiados: a) en un área buffer de 500 metros y b) en un área buffer de 200 metros, desde el punto de muestreo hasta la naciente.

Mapeo de macrófitas a escala de tramo

Durante el invierno la cobertura de macrófitas en los tramos estudiados fue baja, siendo en la mayoría de ellos inferior al 20 %. El tipo funcional dominante fue *emergente*, en 10 tramos, seguido por *sumergida* en 8. Durante el verano existió un mayor desarrollo de las macrófitas en general, sin embargo, en la mayoría de los tramos -con algunas excepciones- las coberturas no superaron el 40 %. A diferencia del invierno, el tipo funcional dominante fue *sumergida*, en 11 de los tramos, seguido por *emergente* en 5. El tipo funcional *flotante* estuvo representado en 7 de los tramos, pero fue dominante sólo en dos. El taxa dominante con mayor representación fue *Stuckenia striata* en 6 de los tramos durante el invierno y en 4 en el verano (**Tabla 1**).

Tabla 1. Porcentaje de cobertura de los tipos funcionales de macrófitas en los tramos de estudio y taxa dominante. Cod.: Código numérico asociado a cada tramo de arroyo, inv: invierno, ver: verano.

Arroyo	Cod.	Estación	Tipo funcional			Taxa Dominante
			Sumergida	Emergente	Flotante	
Vagues	1	inv	2,00	8,50	0	<i>Eleocharis</i> sp.
		ver	6,90	12,65	0	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.
Todos los Santos	2	inv	3,60	27,10	0	Graminea
		ver	5,80	41,0	25,25	<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P. H. Raven
Botija	3	inv	6,50	1,35	0	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holube
		ver	13,50	3,80	0	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holube
La Choza	4	inv	0	4,30	0	<i>Eleocharis</i> sp.
		ver	3,95	1,10	0	Alga filamentosa
La Verde	5	inv	0,90	0	0	Graminea
		ver	1,98	0	2,15	<i>Lemna</i> sp.
Helves	6	inv	13,80	0	0	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holube
		ver	12,55	6,20	0	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holube
Crespo	7	inv	36,25	2,50	0	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holube
		ver	76,0	8,50	0	<i>Chara</i> sp.
Beker	8	inv	11,50	29,25	0	<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.
		ver	9,05	21,75	0	<i>Nasturtium officinale</i> W. T. Aiton
Cortaderas	9	inv	0	14,63	0	<i>Nasturtium officinale</i> W. T. Aiton
		ver	4,98	10,63	7,53	Graminea
Langueyú	10	inv	0	20,88	0	<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.
		ver	64,0	8,85	25,75	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holube

Tabla 1. Continuación.

Arroyo	Cod.	Estación	Tipo funcional			Taxa Dominante
			Sumergida	Emergente	Flotante	
Nievas	11	inv	34,95	0,58	0	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holube
		ver	34,50	0,85	0	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holube
Tiempo Perdido	12	inv	0	7,0	0	<i>Eleocharis</i> sp.
		ver	0	0	0	-
Mosso	13	inv	0,41	24,74	0	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.
		ver	0	11,10	0	<i>Nasturtium officinale</i> W. T. Aiton
Cipion	14	inv	34,38	0,22	0	<i>Cladophora</i> sp.
		ver	36,60	1,25	0	<i>Cladophora</i> sp.
Laprida	15	inv	1,79	2,03	0	<i>Hydrocotyle ranunculoides</i> L. f.
		ver	2,88	0,16	0,03	<i>Ludwigia peploides</i> (Kunth) P. H. Raven
Cañada	16	inv	11,40	0	0	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holube
		ver	57,20	1,15	1,81	<i>Cladophora</i> sp.
Pila	17	inv	0,70	8,83	0	<i>Cyperus eragrostis</i> Lam.
		ver	-	-	-	-
Venado	18	inv	35,45	0	0	<i>Stuckenia striata</i> (Ruiz & Pav.) Holube
		ver	41,07	3,57	60,71	<i>Spirogyra</i> sp.

Caracterización morfométrica e hidrodinámica

El ancho mojado de los tramos de estudio varió entre 1 y 6,6 metros. La mayoría de ellos son muy someros, con profundidades máximas en torno a los 0,5 m, aunque algunos tuvieron profundidades próximas a 1 m. El rango de variación de la velocidad de la corriente fue 0,007-0,614 m/s en invierno y no detectada a 0,365 m/s en verano. El caudal fue muy variable en invierno con un valor máximo de 1551,56 l/s registrado en Cipion (Cod. 14), aunque en la mayoría de los tramos no superó los 300 l/s. En el verano la mayoría de los caudales fueron inferiores a los 100 l/s (**Tabla 2**).

Caracterización físico-química

Las principales variables físico-químicas e irradiancia superficial y en el agua se resumen en la **Tabla 3**. La temperatura del aire tuvo valores acordes a la variación estacional en la región de estudio, con un valor mínimo de 7,04 °C en invierno y un máximo de 26,3 °C en verano. De igual manera, la irradiancia superficial fue mayor en verano en los tramos de estudio. Los valores mínimos de irradiancia en el agua registrados fueron comparables entre estaciones (en torno a los 2800 LUX), pero tanto el valor promedio como el valor máximo fueron superiores durante el verano. La temperatura del agua fue variable entre tramos, con un mínimo de 8,2 °C en invierno y un máximo de 36,8 °C en verano. Las concentraciones de oxígeno disuelto fueron en general elevadas (superiores a 8 mg/l), con la excepción del arroyo Venado (Cod. 18) en verano, en el cual se registró un valor extremadamente bajo. El pH del agua tuvo valores en torno a 8 y la conductividad fue moderada -con los valores más frecuentes entre 800-1600 $\mu\text{s}/\text{cm}^2$ - en los tramos y en ambas estaciones. Los sólidos totales en suspensión se mantuvieron entre 0,005-0,102 g/l, aunque presentaron un valor extremo de 0,932 mg/l en el verano en Cipion (Cod. 14). El fósforo reactivo soluble fue en general variable, y elevado en el invierno -entre 0,131-0,391 mg/l- con un valor máximo de 0,601 mg/l en Cañada (Cod. 16). Sin embargo, en el verano nueve de los arroyos tuvieron concentraciones inferiores a 0,10 mg/l. La concentración de nitratos también fue variable en ambas estaciones, con valores mínimo y máximo de 0,05-5,103 mg/l y un promedio general de 1,578 mg/l. El amonio -estimado únicamente en invierno- también fue muy variable, su rango de variación estuvo entre 1,33-67,0 $\mu\text{g}/\text{l}$ con un valor extremadamente bajo en Venado (Cod. 18) y otro muy elevado en La Verde (Cod. 5). Excluyendo estos valores, la concentración promedio fue $37,92 \pm 20,83 \mu\text{g}/\text{l}$.

Tabla 2. Características morfométricas e hidrodinámicas de los tramos de estudio: ancho mojado (m), profundidad máxima (m), velocidad media (m/s), caudal (l/s). Cod.: Código numérico asociado a cada tramo de arroyo, inv: invierno, ver: verano

Arroyo	Cod.	Estación	Ancho mojado	Profundidad Máxima	Velocidad media	Caudal
Vagues	1	inv	1,8	0,61	0,117	115,34
		ver	3,6	0,45	0,015	20,07
Todos los santos	2	inv	2,4	0,35	0,007	10,13
		ver	4,0	0,57	0,000	0,00
Botija	3	inv	4,4	0,74	0,126	294,30
		ver	6,6	0,88	0,026	44,01
La choza	4	inv	3,9	0,34	0,180	159,72
		ver	3,2	0,42	0,054	68,99
La verde	5	inv	6,4	0,97	0,193	898,68
		ver	5,3	0,70	0,038	114,22
Helves	6	inv	2,9	0,30	0,398	98,50
		ver	3,4	0,95	0,033	77,94
Crespo	7	inv	6,6	0,55	0,373	618,65
		ver	6,3	0,75	0,070	326,05
Beker	8	inv	1,0	0,30	0,232	74,60
		ver	1,8	0,43	0,095	77,15
Cortaderas	9	inv	1,8	0,42	0,236	141,14
		ver	1,3	0,24	0,128	40,66
Langueyu	10	inv	3,1	0,48	0,360	424,00
		ver	2,4	0,19	0,023	9,38
Nievas	11	inv	4,0	0,48	0,376	550,86
		ver	3,6	0,47	0,265	284,38
Tiempo Perdido	12	inv	5,8	0,17	0,127	84,94
		ver	2,2	0,43	0,009	6,77
Mosso	13	inv	1,3	0,15	0,090	13,05
		ver	1,2	0,67	0,024	17,80
Cipion	14	inv	6,4	0,55	0,614	1551,56
		ver	6,0	0,78	0,305	895,66
Laprida	15	inv	2,6	0,38	0,361	310,88
		ver	2,5	0,16	0,365	93,32
Cañada	16	inv	2,3	0,30	0,468	286,78
		ver	2,8	0,50	0,143	127,38
Pila	17	inv	5,3	0,45	0,227	387,98
		ver				
Venado	18	inv	3,0	0,49	0,145	177,96
		ver	2,7	0,40	0,016	11,17

Tabla 3. Variables físico-químicas, irradiancia superficial y en el agua en los tramos de estudio durante las estaciones estudiadas. Cod.: Código numérico asociado a cada tramo de arroyo, inv: invierno, ver: verano temp_aire: temperatura del aire (°C), irr_sup: irradiancia en la superficie (kWh/m²/día), irr_pr_agua: irradiancia en el agua (LUX), temp_agua: temperatura del agua (°C), OD: oxígeno disuelto (mg/l), cond: conductividad (μS/cm), TSS: sólidos totales en suspensión (g/l), SRP: fósforo reactivo soluble (mg/l), NO3: nitratos (N-NO₃⁻) (mg/l), NH4: amonio (N-NH₄⁺) (μg/l), Prom: promedio, Desv: desvío estandar.

Arroyo	Cod.	Estación	temp_aire	irr_sup	irr_pr_agua	temp_agua	OD	pH	cond	TSS	SRP		NO3		NH4	
											Prom	Desv	Prom	Desv	Prom	Desv
Vagues	1	Inv	15,7	3,398	4106,15	15,7	8,80	7,66	802,5	0,0188	0,2910	0,0169	4,180	2,162	44,69	12,37
		Ver	23,9	6,818	30949,00	22,3	8,51	8,05	1037,0	0,0448	0,0092	0,0020	0,320	0,014	-	-
Todos los santos	2	Inv	15,1	2,970	2746,44	13,8	9,55	7,35	258,3	0,0424	0,1490	0,0310	1,440	0,524	54,44	22,74
		Ver	24,7	7,433	6260,00	27,5	3,80	7,89	849,0	0,0330	0,0095	0,0006	0,050	0,050	-	-
Botija	3	Inv	14,4	2,948	19231,61	12,9	10,74	7,89	1890,0	0,0389	0,3010	0,0077	1,877	1,268	45,46	34,28
		Ver	23,9	7,182	21006,00	26,9	8,58	8,55	2450,0	0,0396	0,0225	0,0215	0,170	0,008	-	-
La choza	4	Inv	12,2	2,890	65751,05	13,7	9,07	7,51	1215,0	0,0118	0,2150	0,0141	2,153	0,505	42,90	10,17
		Ver	23,9	6,960	19193,00	24,4	12,44	8,21	1670,0	0,0121	0,0062	0,0005	0,083	0,005	-	-
La verde	5	Inv	12,1	2,660	41419,72	13,4	10,43	7,68	1466,0	0,0155	0,4750	0,0187	1,563	1,174	681,10	80,12
		ver	24,2	7,123	11960,00	26,8	8,00	8,17	1632,0	0,0227	0,0054	0,0002	0,050	0,000	-	-
Helves	6	inv	12,1	2,497	42950,59	15,3	9,77	8,10	862,1	0,0049	0,5100	0,0191	1,480	0,397	52,90	6,35
		ver	26,3	7,171	57571,00	22,6	10,34	7,64	852,0	0,0148	0,0302	0,0357	0,367	0,005	-	-
Crespo	7	inv	8,3	2,114	2829,43	15,0	7,87	10,14	0,05	2,1140	0,3630	0,0230	3,290	1,767	35,85	1,15
		ver	23,4	7,437	2829,00	21,1	10,33	8,15	1073,0	0,0062	0,2710	0,0068	0,367	0,005	-	-
Beker	8	inv	7,8	1,956	23791,44	10,9	9,78	7,54	757,9	0,1022	0,2220	0,0633	5,103	2,318	54,44	5,70
		ver	24,1	7,455	30072,00	19,1	7,49	7,72	1329,0	0,0469	0,2255	0,0017	0,280	0,057	-	-
Cortaderas	9	inv	7,0	1,894	46921,29	8,2	11,08	7,88	1566,0	0,0581	0,3520	0,0532	1,687	0,385	17,26	4,46
		ver	24,9	7,774	46921,00	22,9	7,62	8,72	1303,0	0,2713	0,4529	0,0051	0,080	0,022	-	-
Langueyu	10	inv	8,8	2,009	34358,56	9,8	10,77	8,20	1183,0	0,0203	0,2100	0,0165	1,597	0,456	36,49	26,29
		ver	24,8	7,422	109381,00	36,8	13,65	8,98	1669,0	0,0074	0,0062	0,0004	-	-	-	-
Nievas	11	inv	8,1	2,146	42081,55	12,8	10,19	8,28	863,8	0,0251	0,1310	0,0489	3,533	0,748	62,38	27,69
		ver	24,9	7,510	88102,00	21,8	8,27	8,07	728,0	0,0314	0,0050	0,0004	2,215	0,085	-	-
Tiempo Perdido	12	inv	8,1	2,155	7766,20	12,6	11,62	8,49	503,3	0,0174	0,0710	0,0120	1,083	0,250	1,62	2,61
		ver	24,9	7,519	51667,00	24,3	7,00	9,13	1265,0	0,1036	0,0162	0,0068	1,323	1,406	-	-
Mosso	13	inv	9,7	2,759	49849,10	18,9	7,43	7,75	842,5	0,0519	0,0380	0,0049	1,220	0,631	25,21	4,18
		ver	24,9	7,248	26734,00	20,0	7,26	7,55	859,0	0,0278	0,1967	0,0074	1,483	0,503	-	-
Cipion	14	inv	9,7	2,626	23496,53	13,5	9,84	8,20	1291,0	0,0155	0,1380	0,0049	2,393	1,168	20,33	8,53
		ver	24,9	7,381	16811,00	25,0	8,37	8,55	1396,0	0,9319	0,3524	0,0211	1,203	0,066	-	-
Laprida	15	inv	11,4	2,416	43162,73	16,9	9,27	7,75	833,9	0,0854	0,2760	0,0032	2,530	0,438	44,44	12,25
		ver	25,7	7,325	48261,00	16,9	9,27	7,75	834,0	0,0263	0,1812	0,0090	3,070	0,192	-	-
Cañada	16	inv	11,8	2,586	14237,13	17,9	8,23	7,42	2314,0	0,0154	0,6010	0,0018	2,937	1,165	67,00	21,87
		ver	25,8	7,344	34560,00	27,4	14,89	8,35	3964,0	0,0020	0,2865	0,0034	1,470	0,078	-	-

Tabla 3. Continuación

Arroyo	Cod.	Estación	temp_aire	irr_sup	irr_pr_agua	temp_agua	OD	pH	cond	TSS	SRP		NO3		NH4	
											Prom	Desv	Prom	Desv	Prom	Desv
Pila	17	inv	10,2	2,096	7124,26	15,3	9,64	8,05	1320,0	0,0380	0,4850	0,0049	1,100	0,128	1,33	1,33
		ver	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Venado	18	inv	7,8	2,246	23575,48	14,3	12,34	8,34	2219,0	0,0131	0,0520	0,0279	1,490	0,284	0,01	0,63
		ver	22,6	7,123	98053,00	22,1	1,94	8,93	2448,0	0,1050	0,1488	0,0316	0,480	0,229	-	-

La temperatura del agua, del aire y la irradiación superficial fueron mayores durante el verano ($p_{temp_agua}<0,01$, $p_{temp_aire}<0,01$ y $p_{tirr_sup}<0,01$), mientras que la irradiación en el agua presentó una gran variabilidad principalmente en esta estación (**figura 6 a,b,c y d**). Las concentraciones de oxígeno disuelto, fósforo reactivo soluble y nitratos fueron significativamente superiores en los arroyos durante el invierno ($p_{od}<0.05$, $p_{srp}<0,01$, $p_{no3}<0,01$) (**figura 6 e, y figura 7 e, f**). Esta tendencia también se observó en la velocidad de la corriente y el caudal ($p_{BAC}<0,01$, $p_{CHL}<0,01$) con una gran variabilidad principalmente en el invierno (**figura 7 c, d**). Por otro lado, el pH, la conductividad y los sólidos totales en suspensión no mostraron diferencias significativas entre estaciones (**figura 6 f, 7 a y b**).

Los resultados de las pruebas de normalidad, homocedasticidad y valor de p de las comparaciones de medias se encuentran en la **Tabla A1** del **Material Anexo**.

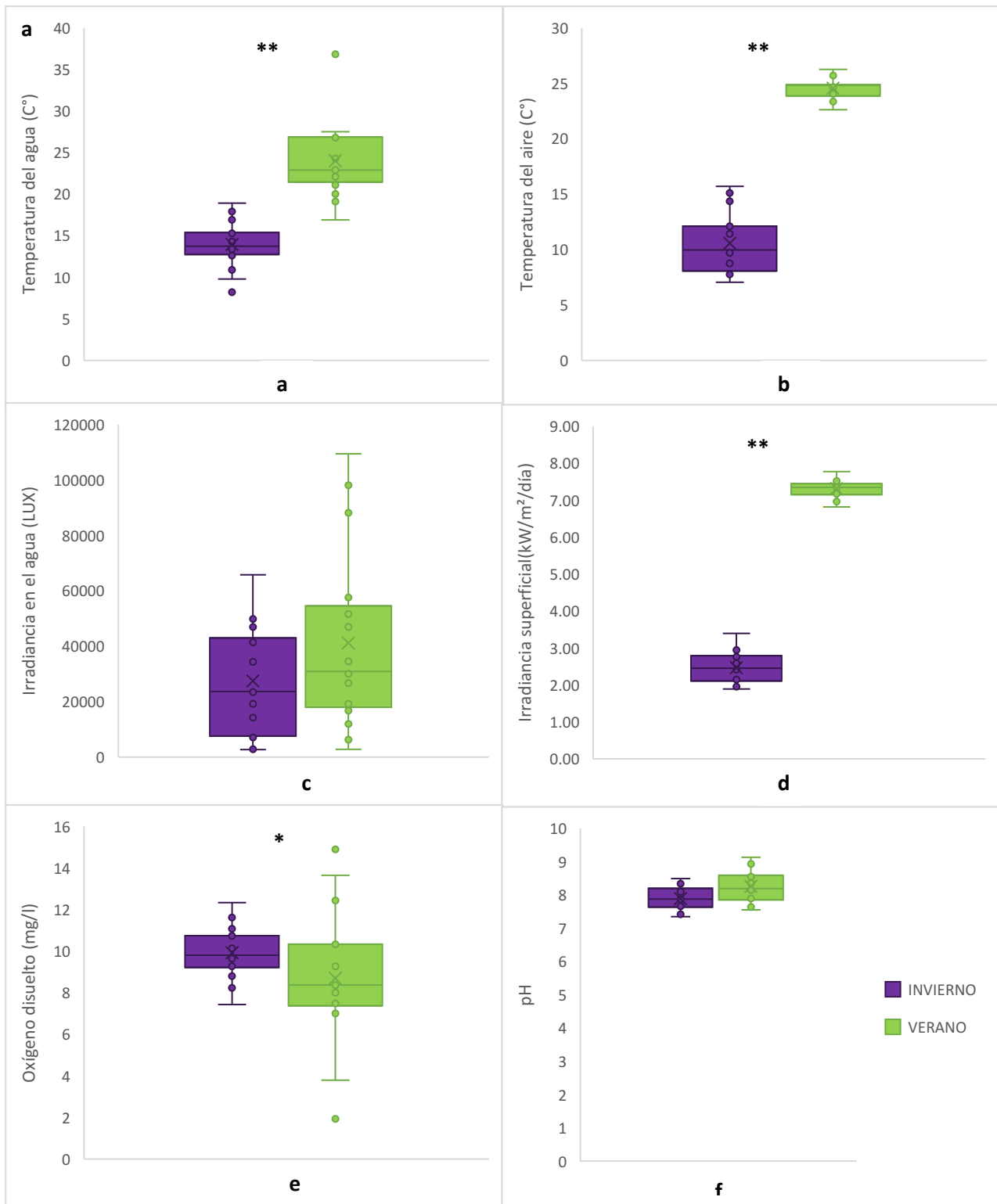


Figura 6. Diagrama de cajas de: a) la temperatura del agua (°C) b), la temperatura del aire (°C), c) irradiancia en el agua (LUX), d) irradiancia superficial (kW/m²/día), e) concentración de oxígeno disuelto (mg/l) y f) pH en los tramos de arroyos de estudio en invierno y verano. Los símbolos *, ** representan diferencias significativas entre las estaciones invierno y verano. *p<0,05 and ** p<0,001

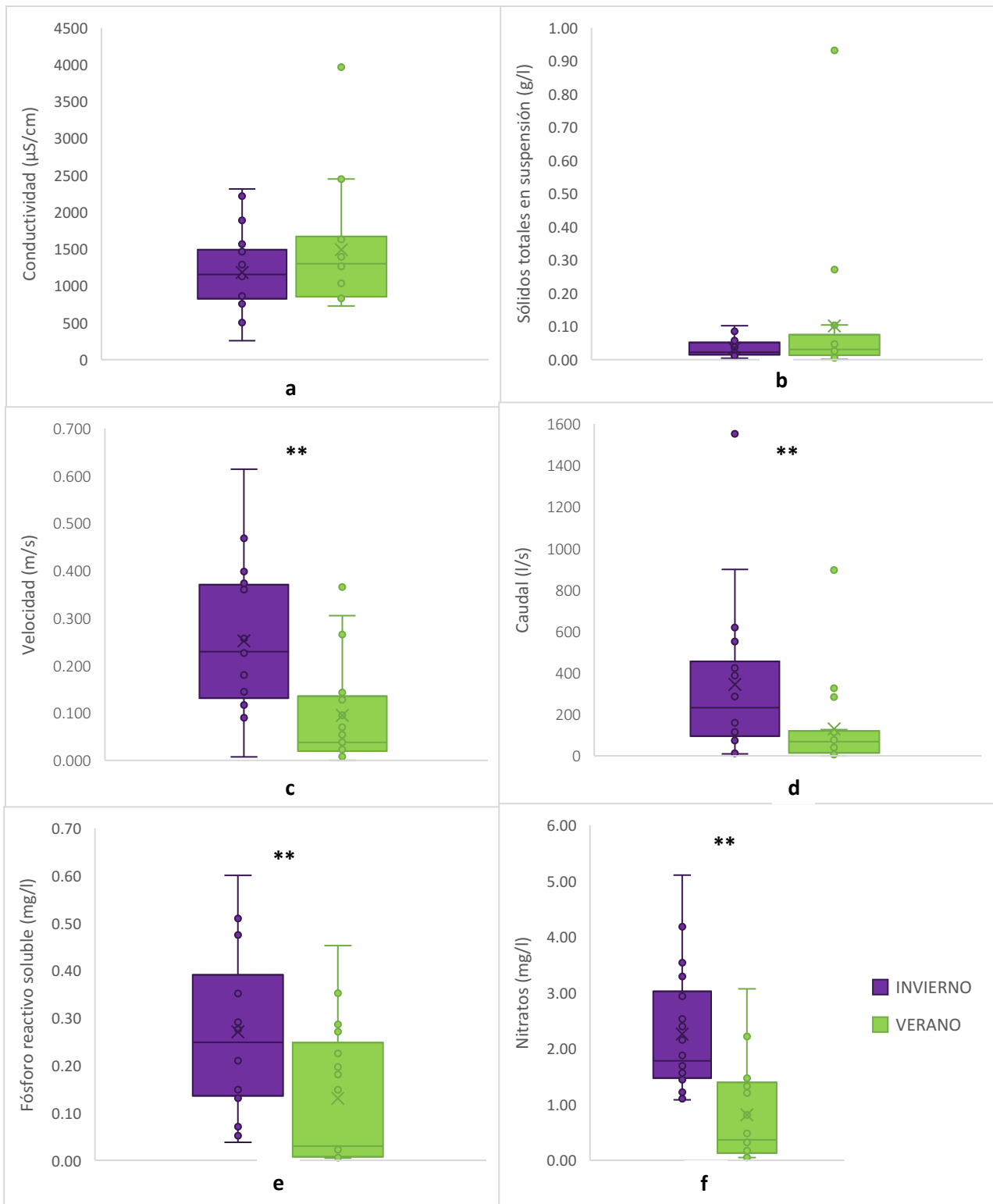


Figura 7. Diagrama de cajas de: a) la conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$), b) sólidos totales en suspensión(g/l), c) velocidad (m/s), d) caudal (l/s), e) fósforo reactivo soluble (mg/l) y f) concentración de nitratos (mg/l) en los tramos de arroyos de estudio en invierno y verano. Los símbolos *, ** representan diferencias significativas entre las estaciones invierno y verano. * $p < 0,05$ and ** $p < 0,001$

Análisis de las relaciones entre la latitud y las variables ambientales:

En el invierno la latitud se correlacionó negativamente con la temperatura del agua ($R=-0,779$, $p>0,001$), con la irradiancia superficial ($R=-0,745$, $p<0,001$) y con la temperatura del aire ($R=-0,681$, $p<0,01$). La irradiancia superficial se correlacionó positivamente con la temperatura del aire ($R=0,880$, $p<0,001$) **figura 8**. En la **figura 9** pueden observarse los gráficos de dispersión y la tendencia lineal entre la latitud y las variables ambientales asociadas al gradiente latitudinal. La temperatura del agua, del aire y la irradiancia superficial decrecen con el aumento de la latitud en los tramos de arroyos estudiados durante el invierno. La irradiancia en el agua exhibe la misma tendencia respecto de la latitud pero con una mayor dispersión en los datos.

Durante el verano la latitud se correlacionó significativamente sólo con la irradiancia superficial ($R=0,514$, $p<0,05$). Las variables ambientales que exhibieron las mayores correlaciones fueron el pH y la temperatura del agua ($R=0,514$, $p<0,05$) **(figura 10)**. En la **figura 11** pueden observarse los gráficos de dispersión y la tendencia lineal entre la latitud y las variables ambientales asociadas al gradiente latitudinal. La tendencia lineal entre la temperatura del agua y la latitud tiene una escasa pendiente, lo cual indica que estas variables están poco asociadas durante el verano. Este mismo patrón se observa entre temperatura del aire y la latitud, mientras que la irradiancia superficial y la irradiancia en el agua se incrementan con el aumento de la latitud en los tramos estudiados. Durante este periodo puede observarse una mayor dispersión en los datos y una menor correlación entre la latitud y las variables ambientales consideradas.

La matriz de correlaciones de Pearson entre las coordenadas geográficas y las variables ambientales, y su significancia se encuentran disponibles en el **Material Anexo (figuras A1 y A2)**.

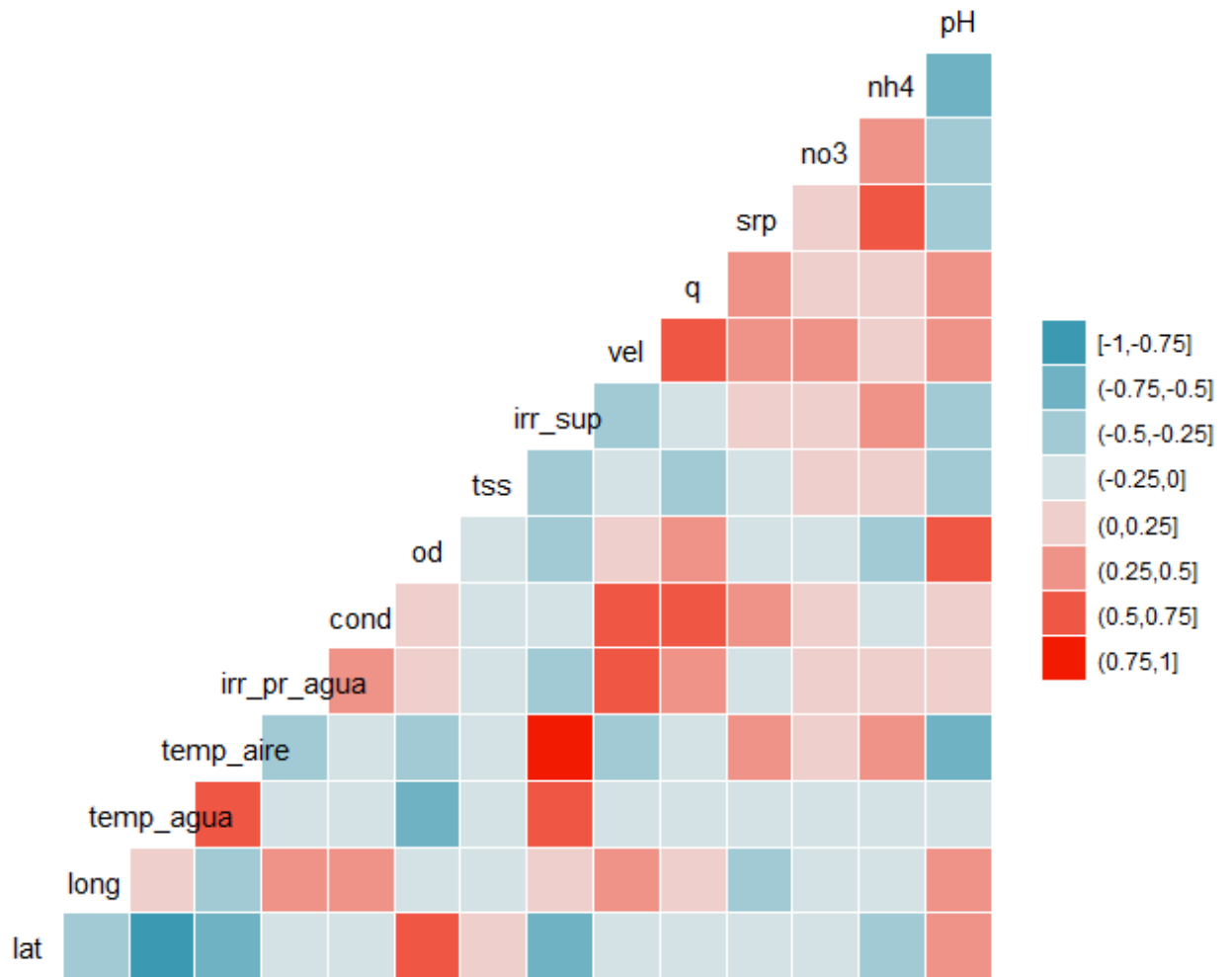


Figura 8. Correlaciones de Pearson entre las coordenadas geográficas y las variables ambientales medidas durante el invierno. Lat: latitud, long: longitud, temp_agua: temperatura del agua, temp_aire: temperatura del aire, irr_pr_agua: irradiancia promedio en el agua, cond: conductividad, od: oxígeno disuelto, tss: sólidos totales en suspensión, irr_sup: irradiancia en la superficie, vel: velocidad, q: caudal, srp: fósforo reactivo soluble, no3: nitratos, nh4: amonio y pH.

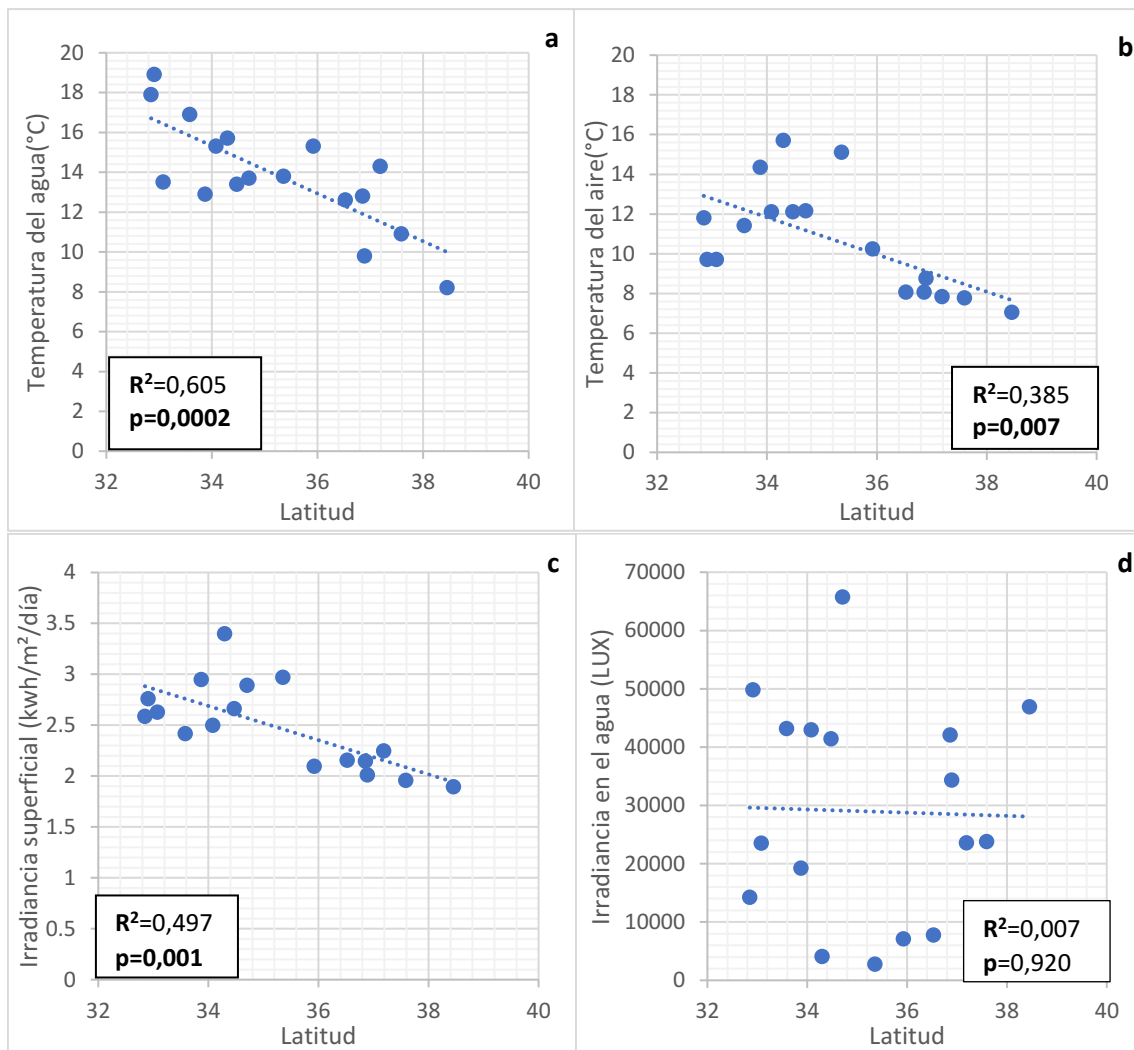


Figura 9. Diagramas de dispersión y tendencia lineal (línea punteada) entre la latitud y a) la temperatura del agua (°C), b) la temperatura del aire (°C), c) la irradiancia superficial (kwh/m²/día) y d) la irradiancia en el agua (LUX) durante el invierno.

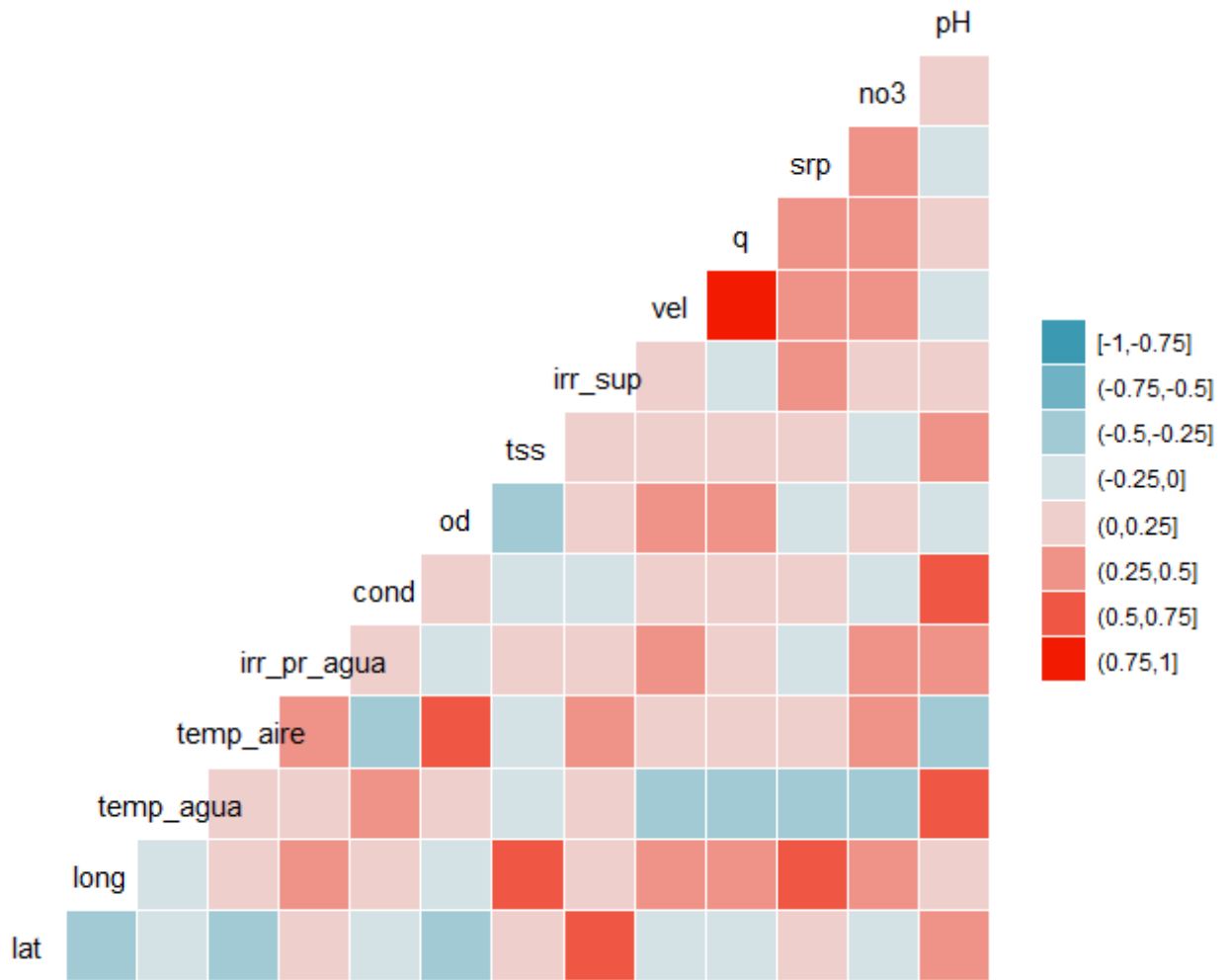


Figura 10. Correlaciones de Pearson entre las coordenadas geográficas y las variables ambientales medidas durante el verano. Lat: latitud, long: longitud, temp_agua: temperatura del agua, temp_aire: temperatura del aire, irr_pr_agua: irradiancia promedio en el agua, cond: conductividad, od: oxígeno disuelto, tss: sólidos totales en suspensión, irr_sup: irradiancia en la superficie, vel: velocidad, q: caudal, srp: fósforo reactivo soluble, no3: nitratos y pH.

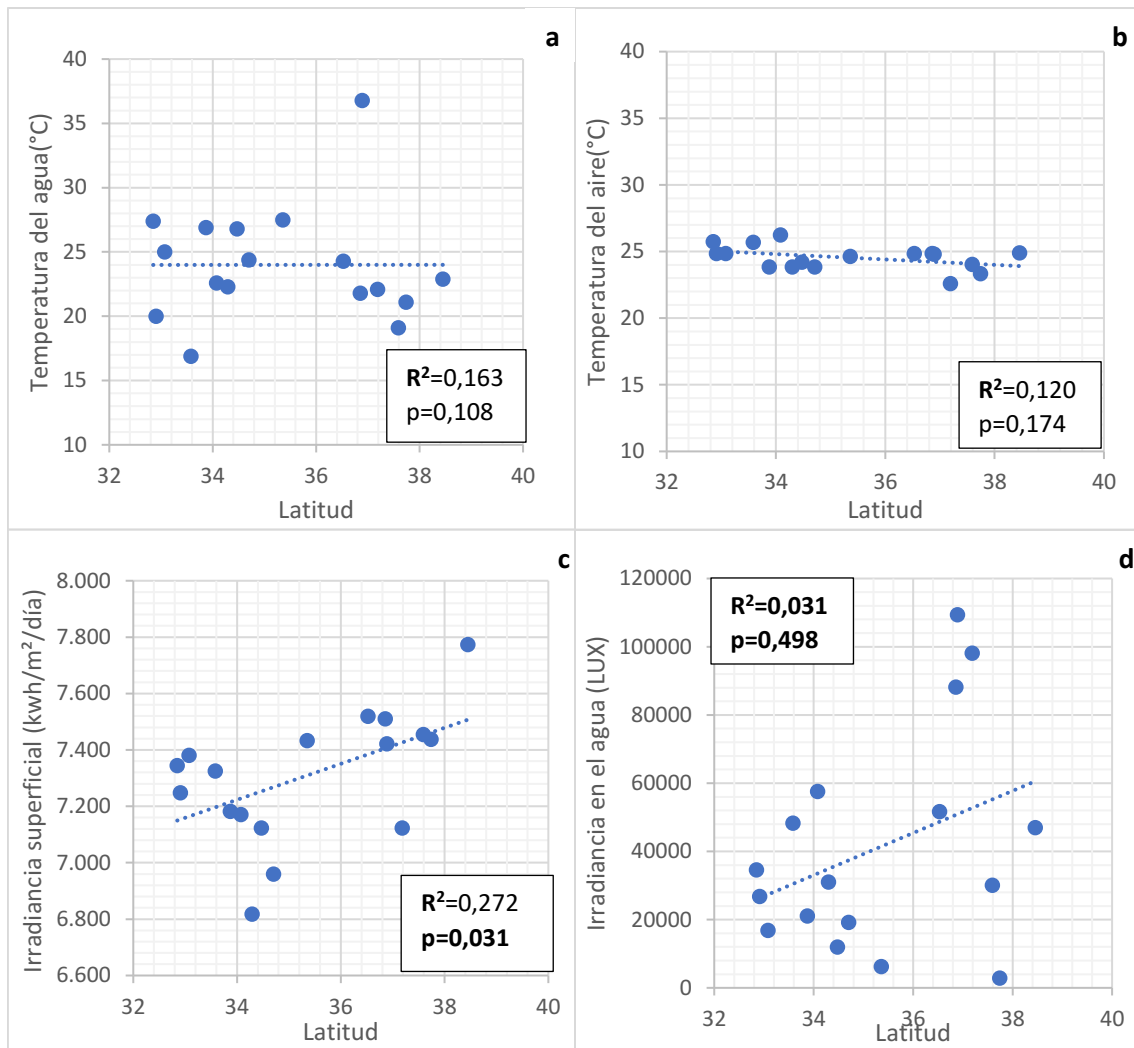


Figura 11. Diagramas de dispersión y tendencia lineal (línea punteada) entre la latitud y a) la temperatura del agua (°C), b) la temperatura del aire (°C), c) la irradiancia superficial (kwh/m²/día) y d) la irradiancia en el agua (LUX) durante el verano.

Análisis de componentes principales (PCA):

La ordenación de los tramos de arroyos en base a las variables ambientales se llevó a cabo mediante un análisis de componentes principales (PCA) realizado para cada estación (invierno y verano) por separado.

Los primeros dos ejes del PCA realizado en base a las muestras de invierno acumularon el 50,1 % de la varianza total. El primer eje se correlacionó fuertemente con la temperatura del aire, la irradiancia superficial (coeficientes: -0,80 y -0,78 respectivamente), el pH y el oxígeno disuelto (coeficientes: 0,75 y 0,72 respectivamente). Las correlaciones de mayor magnitud del segundo eje fueron con el fósforo reactivo soluble (coeficiente: 0,70) y la velocidad de la corriente (coeficiente: 0,67). El primer eje (varianza explicada: 30,7%) separó los tramos de arroyos del norte de la región de estudio, de los del centro y sur con las excepciones de La verde (Cod.5) y

Cipion (Cod. 14). El primer grupo de arroyos se posicionó en el extremo izquierdo del gráfico, asociados a mayores temperaturas del aire y agua, e irradiancia superficial, mientras que el segundo grupo se posicionó a la derecha asociado a mayor pH y concentración de oxígeno disuelto (**figura 12**).

Los primeros dos ejes del PCA realizado en base a las muestras de verano acumularon el 43,9 % de la varianza total. El primer eje se correlacionó fuertemente con la velocidad, el caudal (coeficientes: 0,90; 0,80 respectivamente) y los nitratos (coeficiente: 0,71). Las correlaciones de mayor magnitud del segundo eje fueron con la conductividad (coeficiente: 0,79), el pH (coeficiente: 0,78) y la temperatura del agua (coeficiente: 0,73). El ordenamiento resultante no separó a los arroyos en grupos relacionados con su ubicación geográfica, como en el ordenamiento de invierno. En este caso, los arroyos asociados a mayores temperaturas del aire e irradiancia superficial fueron Crespo (Cod. 7), Beker (Cod. 8), Cortaderas (Cod. 9) y Nievas (Cod. 11) del sur de la región de estudio; Helves (Cod. 6), Mosso (Cod. 13), Cipion (Cod. 14), y Laprida (Cod. 15) del norte (**figura 13**).

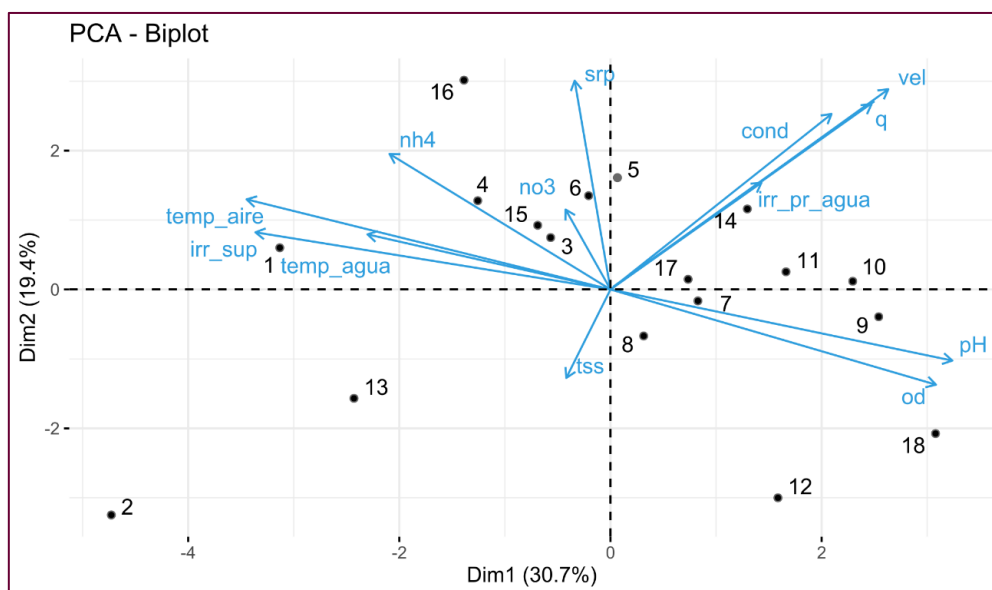


Figura 12. Biplot de los primeros dos componentes del PCA (Dim 1 y Dim 2 respectivamente) en base a las muestras de invierno, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas con flechas celestes y los arroyos estudiados mediante puntos negros numerados según el código en la **Tabla 1**. tss: sólidos totales en suspensión, temp_agua: temperatura del agua, irr_sup: irradiancia superficial, temp_aire: temperatura del aire, nh4: amonio, no3: nitratos, srp: fósforo reactivo soluble, cond: conductividad, vel: velocidad, q: caudal, irr_pr_agua: irradiancia en el agua, od: oxígeno disuelto y pH.

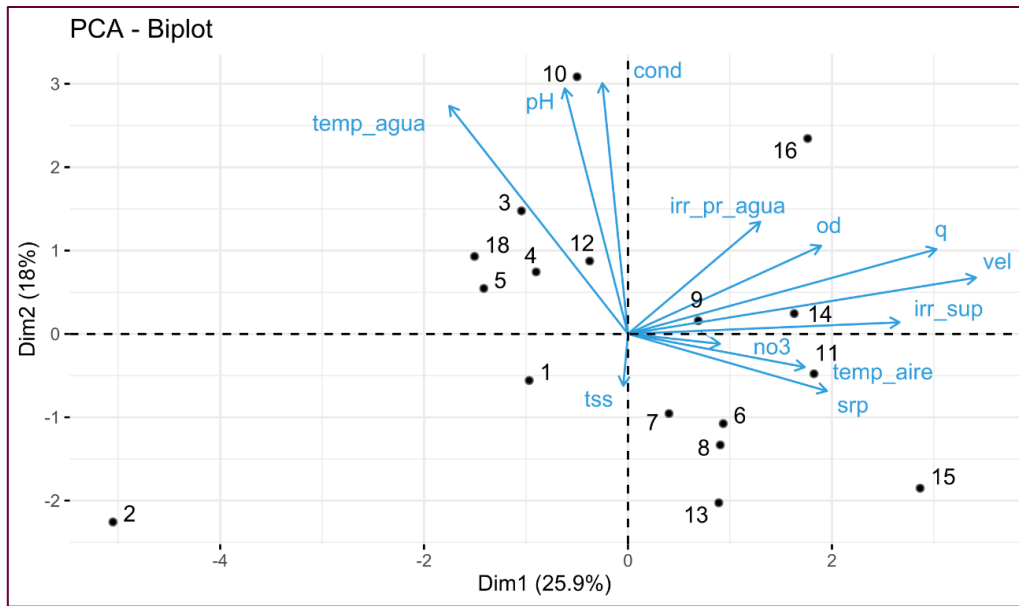


Figura 13. Biplot de los primeros dos componentes del PCA (Dim 1 y Dim 2 respectivamente) en base a las muestras de verano, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales registradas están representadas con flechas celestes y los arroyos estudiados mediante puntos negros numerados según el código en la **Tabla 1**. tss: sólidos totales en suspensión, temp_agua: temperatura del agua, irr_sup: irradiancia superficial, temp_aire: temperatura del aire, no3: nitratos, srp: fósforo reactivo soluble, cond: conductividad, vel: velocidad, q: caudal, od: oxígeno disuelto y pH.

DISCUSIÓN

El uso del suelo predominante en el área buffer trazada en los arroyos fue el *cultivo de herbáceas* tanto en los buffers de 200 como en los de 500 m. Además de esta actividad, otra que fue dominante en algunos de los tramos fue la *ganadería intensiva con predominio bovino para leche*. Sin embargo, la representación de siete categorías de uso del suelo con diferentes porcentajes refleja la heterogeneidad existente entre los arroyos estudiados. Cabe aclarar que esta información fue contrastada con la determinación visual del uso del suelo realizada en cada arroyo y ocasión de estudio, considerando un área buffer de al menos 10 m en cada margen, y que en ningún caso el uso del suelo aledaño a los tramos de 100 metros definidos para este estudio fue de tipo intensivo. Estas actividades se ubicaron a varios kilómetros de distancia en todos los casos. Por este motivo, en los capítulos siguientes se empleó únicamente la información relevada a campo para caracterizar los sitios de estudio en los arroyos y analizar su relación con las comunidades algales. Los presentes resultados son coincidentes con los de Amuchástegui et al. (2016), quienes determinaron el uso del suelo a escala de cuenca y de buffer de 200 y 500 m en 23 arroyos de la región pampeana, y encontraron una predominancia (porcentajes superiores al 50%) en el uso de suelo dedicado a los cultivos en la mayoría de las regiones estudiadas en todas las escalas analizadas. La excepción estuvo dada en la región

correspondiente al Río Salado, donde la vegetación natural y la ganadería fueron importantes. En concordancia con esto, en uno de los tramos que corresponde a la región del Salado -Pila (Cod. 17)- predominó el uso del suelo ganadero (intensivo y extensivo). Mas recientemente Feijoó et al. (2023) compararon los usos del suelo en las cuencas de 41 arroyos de la región pampeana entre los años 2000/01 y 2015/16, y determinaron que el principal cambio en el uso del suelo fue el reemplazo de pasturas naturales por cultivos, y la remoción de vegetación de la ribera por el pastoreo del ganado a escala de tramo en todas las regiones hidrogeográficas consideradas. En el presente trabajo se empleó la clasificación de uso del suelo provista por el Repositorio de datos del Observatorio Nacional de la Degradación de Tierras y Desertificación (ONDyD), donde no se encuentra definida una categoría específica para los pastizales de la región pampeana y la categoría que incluiría a la vegetación natural sería “cultivo de herbáceas”. Si bien la transformación del paisaje en la región es muy importante, existen áreas donde se conserva la vegetación espontánea característica, ya sea por abandono del uso del suelo por parte del hombre (por ejemplo, en las riberas de los arroyos o campos enteros abandonados) o por que se ubican en zonas poco productivas (Cabrera & Zardini, 1993; Oyarzabal et al., 2018). Por este motivo, se consideró incluir a la categoría “pastizal natural” en la inspección visual del uso del suelo aledaño a los tramos de estudio.

Los arroyos de la región pampeana poseen características que posibilitan el desarrollo de densas y diversas comunidades de macrófitas, como por ejemplo, las elevadas concentraciones de nutrientes en el agua, la adecuada insolación de los cauces como consecuencia de la ausencia de bosque de ribera - y la baja velocidad de la corriente. Feijoó & Lombardo (2007) estudiaron los ensambles de macrófitas en 41 arroyos de la región pampeana registrando un total de 32 especies que se agruparon en función del tipo de crecimiento. Estos autores hallaron que los ensambles reflejaban el estado eutrófico de los arroyos y que su distribución se relacionaba con la conductividad y la concentración de nitratos en el agua. En concordancia con los resultados del presente estudio, Feijoó & Lombardo (2007) encontraron que *Stuckenia striata* fue una de las especies con mayor frecuencia de ocurrencia, representando el tipo funcional *sumergida*. Además, registraron la presencia de las macrófitas emergentes *Eleocharis* sp., *Cyperus* sp. e *Hydrocotyle* sp. en la región, las cuales fueron dominantes en algunos de los arroyos del presente estudio durante el invierno. Según Giorgi et al. (2005) en la primavera y el verano el desarrollo de la biomasa de las macrófitas suele ser mayor. Con respecto al porcentaje de cobertura, Cortelezzi et al. (2013) hallaron valores próximos al 50 % en tramos de un arroyo pampeano con uso del suelo rural extensivo con escasa degradación física del hábitat; y entre 30-40 % en tramos con degradación física moderada. Estos valores son consistentes con los resultados presentados

en este trabajo para el verano, donde los porcentajes de cobertura fueron superiores a los del invierno.

Los tramos de arroyos seleccionados se caracterizaron por presentar aguas con pH en torno a 8, concentraciones de oxígeno disuelto elevadas y baja velocidad de la corriente. Los valores de conductividad fueron similares a los valores promedio reportados por Amuchastegui et al. (2016) y por Feijoó & Lombardo (2007) para arroyos de la región pampeana y en general bastante menores que los registrados por Gabellone et al. (2005) en arroyos y ríos de la cuenca del Salado -donde alcanzaron valores de hasta 11200 $\mu\text{S}/\text{cm}$ - .

Las concentraciones de nutrientes fueron muy variables entre sitios y entre las estaciones, siendo superiores durante el invierno. Si se las compara con las concentraciones de nutrientes halladas en arroyos de praderas de otras regiones templadas del mundo resultan elevadas (Dodds & Oakes, 2006; Kemp & Dodds, 2001), y superan los límites que definen el estado eutrófico de ríos y arroyos establecidos por la EPA (Environmental Protection Office Agency of United States) (2000) -concentraciones de fósforo total (TP) superiores a 0,075 mg/l y de nitrógeno total (TN) mayores a 1,5 mg/l-. Estos límites están basados en el trabajo de Dodds et al. (1998) quienes analizaron información de un gran número de arroyos de zonas templadas (en Estados Unidos, Nueva Zelanda y algunos sitios de Europa) pertenecientes tanto a cuencas con bajo impacto antrópico, como cuencas muy modificadas por el hombre. Los arroyos pampeanos han sido clasificados como meso-eutróficos o eutróficos por diversos autores (María Isabel Delgado et al., 2023; Feijoó & Lombardo, 2007; Graziano et al., 2021; Mugni et al., 2005; Torti et al., 2020). Si bien algunos estudios focalizados en un tramo o arroyo particular muestran que la actividad antrópica en la cuenca puede incrementar el estado trófico de un tramo determinado (Mugni et al., 2005; Torti et al., 2020) estudios regionales que relacionaron el uso del suelo con la concentración de nutrientes no hallaron evidencias contundentes de esta influencia (Amuchástegui et al., 2016).

Las concentraciones de nitratos en el agua de los arroyos de la región se asocian principalmente con el uso del suelo agrícola (Amuchástegui et al., 2016), aunque también pueden ser aportados por el agua subterránea (Feijoó et al., 2018). En arroyos poco perturbados, Feijoó & Lombardo (2007) hallaron concentraciones de nitratos con valores que oscilaron entre 0,183-3,082 mg N-NO₃/l en otoño, y 0,802-2,640 mg mg N-NO₃/l en verano, mientras que Feijoó et al. (2023) registraron valores promedio anuales de hasta 7,384 mg N-NO₃/l. Los valores promedio obtenidos en el presente trabajo se mantuvieron dentro de estos rangos alcanzando un valor máximo de 5,103 mg N-NO₃/l.

El amonio es el principal producto final de la descomposición de la materia orgánica realizada por bacterias heterótrofas. En las aguas oxigenadas el amonio es por lo general escaso ya que es oxidado a nitrato por bacterias nitrificantes (Wetzel, 2001). La concentración promedio de amonio en los arroyos del presente estudio (excluyendo valores extremos) fue menor a la hallada por Cunha et al. (2020) ($52,6 \pm 19,4 \mu\text{g/l}$) en arroyos de cabecera con baja intensidad de uso del suelo agrícola de Brasil (zona tropical) y de la llanura pampeana en Buenos Aires, y un poco superior a las concentraciones halladas por Feijoó & Lombardo (2007) en arroyos de la región pampeana durante el otoño ($13,93\text{-}3,42 \mu\text{g/l}$). Sin embargo, las concentraciones determinadas en este estudio son al menos un orden de magnitud menores que las halladas en arroyos con uso del suelo agrícola intensivo tanto en la región pampeana (Arias et al., 2020) como en arroyos de Sudamérica (Cunha et al., 2020).

La concentración promedio de fósforo reactivo soluble en ríos no poluídos del mundo es $0,010 \text{ mg/l}$ (Wetzel, 2001), sin embargo, el ingreso de este nutriente en los cuerpos de agua través de fuentes puntuales y difusas se ha incrementado como consecuencia de actividades del hombre (industriales y domésticas). En zonas donde predomina la agricultura, el fósforo reactivo soluble puede llegar a los arroyos por escorrentía superficial o subsuperficial, como nutriente derivado de los fertilizantes inorgánicos empleados (Delgado et al., 2023; Feijoó et al., 2018) y alcanzar concentraciones extremadamente elevadas en sitios que reciben efluentes de distintos tipos de industrias o directamente de las urbanizaciones (Gorbarán et al., 2022; Sierra et al., 2013). En arroyos poco perturbados, Feijoó & Lombardo (2007) hallaron concentraciones de fósforo reactivo soluble con valores que oscilaron entre $0,054\text{-}0,433 \text{ mg P-PO}_4^{3-}/\text{l}$ en otoño, y $0,052\text{-}0,243 \text{ mg P-PO}_4^{3-}/\text{l}$ en verano. En el presente trabajo el valor máximo fue registrado en Cañada (Cod. 16) -arroyo ubicado en el sur de Santa Fe- y fue superior respecto de los registrados por estos autores en arroyos de la provincia de Buenos Aires. Sin embargo, los valores promedio obtenidos para las estaciones analizadas se mantuvieron dentro de los rangos antes mencionados. Además, se condicen con los valores determinados por Feijoó et al. (2023) en 41 arroyos de la región pampeana en los años 2015/16. Estos autores analizaron las posibles fuentes y factores determinantes del fosfato mediante modelos matemáticos, y sugirieron que toda la cuenca actúa como fuente de este nutriente siendo el pH el principal factor determinante de la variabilidad en la carga de P en los arroyos de la región pampeana.

El elevado contenido de fósforo se explica en general, en relación con el alto porcentaje de este nutriente en forma natural en los suelos de la región pampeana, según pudo demostrar Morrás (1999) realizando análisis de contenido de fósforo en muestras de suelo de principios del siglo XX. Además, Amuchástegui et al. (2016) destacan que hay evidencias paleolimnológicas, basadas

en registros de polen de macrófitas, de que las condiciones naturales de los ecosistemas acuáticos pampeanos serían eutróficas mucho antes del incremento de la agricultura en la región.

A pesar de las elevadas concentraciones basales de nutrientes presentes en los arroyos pampeanos de bajo orden, se ha comprobado recientemente que estos sistemas tienen una alta eficiencia en el procesamiento de nutrientes que está dada por las bajas distancias de asimilación y elevadas velocidades y tasas de asimilación, y por el porcentaje de retención de nutrientes -en particular para amonio y fósforo reactivo soluble-. A diferencia de sistemas muy perturbados, las distancias de asimilación de estos nutrientes son menores de 100 metros y su porcentaje de asimilación es superior al 50 % (García et al., 2017). Algunos de los mecanismos que se han asociado al procesamiento de estos nutrientes son el metabolismo autotrófico, la demanda heterotrófica o la adsorción en los sedimentos (Martí et al., 2020). Estas características ponen de manifiesto la importancia de la conservación de estos ecosistemas y su biota, para la depuración del agua y el ciclado de los nutrientes en un contexto de intensificación del uso del suelo de la región con la consecuente incorporación de nutrientes a los cuerpos de agua tanto de forma puntual como difusas.

Capítulo 4

EL EPIFITON DE ARROYOS PAMPEANOS POCO DISTURBADOS Y SU RELACION CON EL GRADIENTE LATITUDINAL

INTRODUCCIÓN

El biofilm está constituido por microorganismos autótrofos y heterótrofos embebidos en una matriz de mucopolisacáridos que se desarrolla sobre distintas superficies en los ambientes acuáticos (Sabater et al., 2007). Por su gran diversidad biológica y funcional, esta comunidad interviene en procesos ecosistémicos muy importantes como la producción primaria, la respiración y el reciclado de nutrientes, pudiendo además constituir la base de las redes tróficas (Battin et al., 2016; Burns & Ryder, 2001). En particular la fracción del biofilm que se desarrolla sobre la superficie de las macrófitas se denomina epifiton.

En arroyos pampeanos la producción primaria autóctona sostiene a una gran diversidad y biomasa de organismos (Acuña et al., 2011; Giorgi et al., 2005). En arroyos donde no hay un importante desarrollo de macrófitas, las algas adheridas al sedimento pueden constituir la base de las redes tróficas (López van Oosterom et al., 2013; Ocon et al., 2013). Sin embargo en algunas épocas del año, cuando hay más desarrollo de macrófitas, las algas del epifiton son las principales responsables de la producción primaria (Vilches & Giorgi, 2010).

Existen diversos factores ambientales que interactúan modulando el desarrollo y la composición del epifiton. La luz, los nutrientes y la disponibilidad de sustrato son recursos esenciales que influyen principalmente en la estructura, la tasa de crecimiento y la renovación de la comunidad (Stevenson, 1996). La temperatura también es un factor ambiental importante, ya que afecta procesos metabólicos relevantes como la fotosíntesis y la respiración, alterando las tasas de reacciones enzimáticas e influyendo en la tasa de acumulación de la biomasa (Biggs, 2000) y en la composición de la comunidad (DeNicola, 1996). El ambiente lumínico de los ecosistemas lóticos es muy variable ya que la radiación que llega a la comunidad puede verse modificada por la vegetación terrestre, las partículas en suspensión, las sustancias disueltas en el agua y por el propio crecimiento vertical de la comunidad en la matriz del epifiton (Hill, 1996). A su vez, la temperatura del agua varía en escala diaria y estacional según la ubicación geográfica y el clima de la región (Allan & Castillo, 2007).

El sustrato -en este caso las macrófitas- puede influir en la comunidad algal que se desarrolla en su superficie de diferentes maneras. Las macrófitas proporcionan a las algas una posición beneficiosa en la columna de agua para la adquisición de recursos, y además pueden suministrarles nutrientes (Burkholder, 1996; Carignan & Kalff, 1982; Hilt, 2006), aunque esto sería importante principalmente en ambientes oligotróficos (Kairesalo, 1984). Por otro lado, las

macrófitas pueden ejercer efectos negativos sobre el crecimiento del epifiton debido a la liberación de sustancias alelopáticas (Erhard & Gross, 2006; Gross, 2003), sin embargo, las algas epifitas serían menos vulnerables a estas sustancias que las especies fitoplanctónicas (Gross, 2003; Hilt, 2006). Incluso algunos autores sostienen que las macrófitas serían sustratos neutrales, ya que no hallaron diferencias significativas en la biomasa y la producción primaria de la comunidad al comparar plantas naturales y artificiales de morfología similar (Cattaneo & Kalff, 1979).

Las macrófitas constituyen un tipo de sustrato diverso debido a las diferencias en la morfología, las características de la pared celular y los tipos funcionales entre las especies. La complejidad en la arquitectura de las macrófitas puede incrementar la disponibilidad de superficie para la colonización del epifiton (Hao et al., 2017), aunque la disposición de las hojas y los tallos puede generar efectos de sombreado que afecten negativamente al desarrollo de esta comunidad (Pettit et al., 2016). Algunos estudios que compararon el epifiton entre distintas macrófitas identificaron diferencias en parámetros estructurales como la biomasa y la composición taxonómica, que atribuyeron -además de a la variación morfológica- a variables ambientales como la composición química del agua (Cattaneo et al., 1998), las diferencias de manejo entre las cuencas estudiadas (Nemes-Kókai et al., 2024) o la presencia de incrustaciones de carbonato de calcio sobre la superficie de distintas especies de *Chara* (Blindow, 1987). La mayoría de estos estudios se restringe a unas pocas especies de macrófitas y sitios específicos en ambientes lénticos, lo que genera resultados muy variables que dificultan su extrapolación a ambientes lóticos o estudios de escala regional.

Las condiciones particulares de los arroyos pampeanos permiten el desarrollo de densas comunidades de macrófitas, que cumplen un rol estructural en estos ecosistemas, incrementando la heterogeneidad de hábitats para la biota y proporcionando el sustrato necesario para el desarrollo del epifiton (Giorgi et al., 2005). Tal como se mencionó en el **Capítulo 1**, la región pampeana cuenta con una gran extensión latitudinal, en la cual la temperatura y la radiación disminuyen de manera pronunciada a lo largo de un gradiente Norte-Sur. En un estudio de la calidad del agua de los arroyos a escala regional, Feijoó & Lombardo (2007) hallaron que la temperatura del agua variaba entre 12,3°C y 16,7 °C durante el otoño, y 24,6°C y 30,3°C durante el verano. Sin embargo, no existe un registro de radiación incidente en el agua de los arroyos a esta escala, más allá de mediciones en sitios puntuales, como por ejemplo las realizadas en estudios sobre el metabolismo de estos ecosistemas (Acuña et al., 2011; Leggieri et al., 2013), y sobre los efectos de la invasión de la acacia negra (*Gleditsia triacanthos* Linneo) en las macrófitas y la biomasa algal (Giorgi et al. 2014; Vilches et al., 2020).

En resumen, como consecuencia de la variación dada por la extensión latitudinal, la escasa pendiente y la vegetación ribereña de tipo herbáceo, tanto la luz como la temperatura podrían ser los factores determinantes de la estructura del epifiton en arroyos poco disturbados de la región pampeana. Los antecedentes de estudio de esta comunidad en ambientes lóticos incluyen el trabajo de Claps (1991), quien analizó la variación estacional en la composición de especies y densidad de las diatomeas; y los trabajos de Giorgi et al. (1998) y Giorgi & Feijoó (2010), quienes se focalizaron en el análisis de la variación temporal de la biomasa epifítica en arroyos poco impactados del noreste de la provincia de Buenos Aires. Además, existen otros trabajos en los cuales se estudiaron los efectos de la contaminación industrial (Giorgi & Malacalza, 2002), de la contaminación difusa (Vilches et al., 2016), y de la invasión de la acacia negra (*Gleditsia triacanthos* Linneo) sobre la estructura de la comunidad (Vilches et al., 2020).

Los agrupamientos de taxa basados en las características adaptativas han sido empleados en el estudio de las comunidades algales en ambientes de agua dulce porque reflejan los principales factores ecológicos que influyen en la diversidad funcional de los ecosistemas (Berthon et al., 2011; Cibils et al., 2015; Kruk et al., 2011; Lange et al., 2016; Wu et al., 2018). Un rasgo funcional es una propiedad o característica medible a nivel de individuo, que influye en el desempeño de los organismos ya que determina la respuesta a las presiones ambientales y los efectos en los procesos y servicios del ecosistema (de Bello et al., 2010; McGill et al., 2006). Los estudios basados en rasgos funcionales vinculan los rasgos, los gradientes ambientales, las interacciones entre individuos y su performance, permitiendo realizar predicciones acerca de la composición y dinámica de las comunidades en base al conocimiento de las condiciones ambientales (Litchman & Klausmeier, 2008; McGill et al., 2006). Por otro lado, a partir de los rasgos es posible establecer grupos funcionales, que se definen como conjuntos de organismos que comparten atributos y responden de manera similar a los factores ambientales (de Bello et al., 2010; Passy, 2007). Por este motivo, se considera que estos enfoques (rasgos y grupos funcionales) son adecuados para analizar la estructura del epifiton en arroyos pampeanos poco disturbados a lo largo de un gradiente latitudinal y que de esta manera se contribuirá al conocimiento de las condiciones de base en el estado actual del paisaje.

- Los **objetivos específicos** de este capítulo son:
 - ☀ Describir el epifiton de arroyos poco disturbados de la región pampeana mediante parámetros estructurales considerando diferencias entre invierno y verano.
 - ☀ Evaluar la influencia de las condiciones ambientales a lo largo del gradiente latitudinal en la estructura del epifiton.
 - ☀ Analizar la composición del epifiton en base a sus rasgos y grupos morfológico-funcionales.

- Se plantea responder los siguientes interrogantes:
 - ❖ ¿La estructura del epifiton en los arroyos pampeanos responde de manera diferente a las condiciones ambientales en diferentes épocas del año?
 - ❖ ¿Cuál es el principal gradiente ambiental que determina las variaciones en la estructura de la comunidad?
 - ❖ ¿Alguno de los enfoques considerados proporciona más información acerca de la relación entre la comunidad y los determinantes ambientales?

- **Hipótesis:**
 - I. La biomasa del epifiton será mayor durante el verano como consecuencia de una mayor disponibilidad de recursos (luz y sustrato dado por el mayor desarrollo de las macrófitas).
 - II. Las variables ambientales asociadas al gradiente latitudinal serán las principales determinantes de la estructura del epifiton en los arroyos.
 - III. Los enfoques basados en rasgos y grupos morfológicos funcionales serán más informativos respecto del enfoque tradicional basado en la composición de taxa y descriptores estructurales, dado que sintetizan las relaciones entre los individuos de la comunidad y el ambiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo y de laboratorio

En invierno de 2017 y verano de 2018 se realizaron muestreos en los tramos de arroyos seleccionados como representativos de condiciones poco disturbadas de la región pampeana. Los criterios para la selección de estos tramos, su ubicación geográfica y codificación fueron previamente descriptos en el **Capítulo 3**. En cada ocasión se tomaron muestras de epifiton por triplicado, para la estimación de los siguientes parámetros estructurales: concentración de clorofila *a*, peso seco libre de cenizas, densidad total y de grandes grupos taxonómicos, riqueza de especies e índices de diversidad y de equitatividad. Las variables ambientales consideradas fueron: temperatura del agua (°C), temperatura del aire (°C), irradiancia en la superficie (kWh/m²/día), irradiancia en el agua (LUX), conductividad (μS/cm), pH, oxígeno disuelto (mg/l), sólidos totales en suspensión (TSS) (g/l) fósforo reactivo soluble (SRP) (mg/l), nitratos (N-NO₃⁻) (mg/l), amonio (N-NH₄⁺) (μg/l), velocidad(m/s) y caudal (l/s) (métodos previamente descriptos en la sección **Metodología General**).

Para la obtención de las muestras de epifiton se recolectaron trozos de tallos y hojas de macrófitas sumergidas, evitando las superficies no expuestas a la luz y las porciones más jóvenes de las plantas. Se reconocieron las macrófitas con mayor representación en el tramo y se seleccionó una única especie (la dominante o la más colonizada a simple vista). Las secciones recolectadas se colocaron en bolsas plásticas con cierre hermético en agua esterilizada y se trasladaron en condiciones de frío y oscuridad. En el laboratorio, los trozos de macrófitas fueron sonicados durante 3 ciclos de 1 minuto de duración para separar las algas adheridas, utilizando un sonicador ARCANO. En cada arroyo se tomaron 3 réplicas y cada una fue fraccionada en 3 alícuotas: una de ellas destinada a los análisis microscópicos, fue fijada con formol 4% (v/v) y las otras dos, destinadas a la estimación de biomasa. Las alícuotas fueron refrigeradas y mantenidas en oscuridad hasta su procesamiento. La **biomasa del epifiton** se calculó mediante la estimación de la concentración de clorofila *a* y mediante la medición del peso seco libre de cenizas (PSLC). La biomasa y la cantidad de células del epifiton se expresó en función de la biomasa de sustrato que fue calculada a partir del PSLC de la sección de macrófita de la que se extrajo cada muestra. Los métodos para la obtención de cada uno de los parámetros mencionados fueron previamente descriptos en la sección **Metodología General**.

Determinaciones de la composición del epifiton:

El **análisis cualitativo** de las muestras de epifiton se realizó con un microscopio óptico Olympus CX31 a una magnificación de 400X y 600X, entre porta y cubreobjetos. Para la determinación de

los taxa se empleó bibliografía específica de cada grupo taxonómico: Bourrelly (1972); Cox (1996); John et al. (2011); Komarek (2013); Komarek & Anagnostidis (1999, 2005); Kramer & Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991); Metzeltin & Garcia-Rodriguez (2003); Michetti et al., 2010; Printz (1964). Se determinó la composición específica hasta el nivel taxonómico más bajo posible. Además, se reconocieron las formas de vida, el modo de adhesión -en los casos en que fue observable- y características morfológicas para la posterior asignación a las distintas categorías de rasgos y grupos morfológico-funcionales.

La **cuantificación del epifiton** se realizó empleando cámaras de conteo tipo Palmer-Maloney (0,105 ml y 0.5 ml) y Sedgewick-Rafter (1ml), con un microscopio óptico Olympus CX31 a una magnificación de 100X. Se contaron transectas hasta alcanzar una densidad mínima de 300 células o unidades celulares. En el caso de las cianobacterias filamentosas se consideró que 10 μm de longitud equivalen a una unidad celular (Biggs & Kilroy, 2000; Gómez et al., 2009; R. Jan Stevenson & Bahls, 1999). Se realizó el conteo de 3 réplicas de cada arroyo y estación de estudio, y se determinó la densidad total de taxa (número de células/ g de macrófita) y de los grandes grupos taxonómicos. Además, se calcularon la riqueza de especies (S) y los índices de diversidad de Shannon & Wiener (H') (Shannon & Weaver, 1949) y de equitatividad (J') (Pielou, 1969) según lo descrito en la sección **Metodología General**.

La identificación y cuantificación de las muestras de epifiton se realizaron en el laboratorio de la División Ficología "Dr. Sebastián Guarrera" del Museo de La Plata, FCNyM, UNLP.

Clasificación del epifiton por rasgos y grupos morfológicos-funcionales

Las algas del epifiton fueron clasificadas empleando dos aproximaciones diferentes. Por un lado, los taxa pertenecientes a los distintos grupos algales fueron categorizados de acuerdo con los rasgos de mayor importancia ecológica (Formas de vida y Modo de adhesión) para el epifiton según Biggs et al., (1998) y Lange et al., (2016). Las categorías de los rasgos de **Forma de vida** propuestas por Lange et al., (2016) y adoptadas en este trabajo son: Colonial, Filamentosa, Flagelada y Cocal. Las categorías basadas en el **Modo de adhesión** son: *Low*, *Medium* y *High*. La categoría *Low* corresponde a taxa sin elementos de fijación al sustrato, *Medium* a aquellos que se fijan mediante una célula basal especializada o estructuras mucilaginosas y *High* a aquellos fuertemente adheridos al sustrato (por ejemplo, algas postradas o adnatas). Los filamentos no adheridos pueden ser dominantes en arroyos con disponibilidad de nutrientes y condiciones de flujo estable durante el verano y el otoño (Lange et al., 2016). Mientras que, en condiciones de inestabilidad del ambiente -sin limitación de nutrientes- la comunidad puede ser dominada por algas pequeñas y unicelulares, con altas tasas de crecimiento e inmigración (Biggs et al., 1998).

La clasificación fue realizada a partir de la observación directa de los caracteres y complementada con el listado suplementario de Lange et al. (2016) y bibliografía específica de los taxa que no estaban incluidos en el mismo. Dado que la dominancia de los taxa en diferentes condiciones ambientales dependerá de distintas combinaciones de sus rasgos, se combinaron los dos rasgos seleccionados dando lugar a 8 categorías representadas en las muestras (**Tabla 1**). Por otro lado, los taxa fueron asignados a los **Gremios ecológicos** propuestos por Passy (2007) y modificados por Rimet & Bouchez (2012). Este enfoque, que solo considera a las diatomeas consta de cuatro categorías: *Low profile*, *High profile*, *Motile* o *Planktic*. El gremio *Low Profile* está formado por taxa capaces de vivir en ambientes con escasos nutrientes y de tolerar perturbaciones físicas. Las especies se encuentran directamente adheridas al sustrato (postradas, adnatas o erectas de pequeño tamaño), o son de movimiento lento. El gremio *High Profile* está formado por taxa que proliferan en medios ricos en nutrientes, pero son sensibles a las perturbaciones físicas. Incluyen formas pedunculadas erectas de mayor tamaño, colonias filamentosas, ramificadas y especies formadoras de tubo mucilaginoso. El gremio *Motile* está formado por taxa capaces proliferar en medios ricos en nutrientes y desplazarse rápidamente, lo que les permite migrar para hallar condiciones de crecimiento adecuadas. El gremio *Planktic* está formado por especies planctónicas, con adaptaciones morfológicas que les permiten resistir a la sedimentación en ambientes lénticos. Incluye diatomeas con formas aguzadas y céntricas solitarias. Los taxa fueron asignados a cada gremio ecológico empleando las descripciones de Berthon et al. (2011), y los listados suplementarios de Rimet & Bouchez (2012).

Tabla 1. Combinaciones de rasgos morfológicos funcionales presentes en las muestras de epifiton y la codificación empleada en el presente capítulo.

Codificación	Forma de Vida	Modo de Adhesión
<i>c_low</i>	Colonial	Low
<i>c_med</i>	Colonial	Medium
<i>f_low</i>	Filamento	Low
<i>f_med</i>	Filamento	Medium
<i>fla_low</i>	Flagelado	Low
<i>u_low</i>	Unicelular	Low
<i>u_med</i>	Unicelular	Medium
<i>u_high</i>	Unicelular	High

Análisis de datos

Para evaluar si la estructura de la comunidad fue diferente entre las estaciones de invierno y verano se realizaron test t de Student considerando los siguientes parámetros: concentración de clorofila a , PSLC, densidad total y de grandes grupos taxonómicos, riqueza de especies e índices de diversidad y equitatividad. Los supuestos de normalidad y homocedasticidad fueron evaluados mediante los test Shapiro-Wilk y Levene respectivamente (Zar, 1999). Las variables que no cumplieron estas asunciones fueron transformadas mediante las fórmulas: $\log_{10}(x)$ y $\log_{10}(x+1)$. Los casos en los que aun transformando las variables no se cumplieron los supuestos necesarios para el análisis paramétrico fueron analizados mediante el test de MannWhitney-Wilcoxon (Zar, 1999). Estos análisis se realizaron con el software de acceso libre R 3.6.0, empleando los paquetes stats (R Core Team, 2019), car (Fox & Weisberg, 2019) y coin (Horthon et al., 2006).

Con el objetivo de analizar la influencia del tipo funcional de las macrófitas en la composición del epifiton, se realizaron análisis de Escalamiento Multidimensional No Métrico (NMDS) para cada una de las estaciones estudiadas. Para ello, se empleó la matriz de disimilitud de Bray-Curtis, calculada a partir de las densidades relativas de los taxa cuya densidad fue igual o superior al 5 %. Posteriormente, utilizando la misma matriz, se llevó a cabo un Análisis de Similitud (ANOSIM) entre los grupos de muestras definidos según los tipos funcionales de las macrófitas presentes (emergentes, sumergidas y flotantes), con la finalidad de evaluar si existían diferencias significativas en la composición de la comunidad entre ellos. Todos los análisis se realizaron con el software R 3.6.0 y el paquete vegan v2.5-7 (Oksanen et al., 2020).

Con la finalidad de identificar los principales determinantes ambientales de la estructura del epifiton se realizaron análisis de ordenación restringida o de gradiente directo. Las variables abióticas utilizadas fueron: temperatura del agua, temperatura del aire, irradiancia en la superficie, irradiancia en el agua, conductividad, pH, oxígeno disuelto, sólidos totales en suspensión, fósforo reactivo soluble, nitratos, velocidad(m/s) y caudal (l/s). Las variables bióticas consideradas como descriptoras generales del epifiton fueron: densidad total, concentración de clorofila a , peso seco libre de cenizas, riqueza de especies y equitatividad. Además, para analizar las variaciones en la composición del epifiton se utilizaron: la densidad absoluta de cada taxa, las de cada combinación de rasgos morfológico-funcionales y las de los gremios ecológicos de diatomeas. En el caso de las densidades absolutas de taxa, se seleccionaron aquellos taxa cuya densidad relativa fue mayor o igual a 5 %. Mientras que, para las combinaciones de rasgos y los gremios ecológicos se utilizaron las densidades absolutas de la totalidad de los taxa identificados que fueron asignados a estas categorías.

Para elegir el análisis de ordenación restringido más adecuado se evaluó si la respuesta de las variables bióticas era lineal o unimodal mediante el Análisis de Correspondencia Destendenciado (DCA). La máxima longitud del gradiente en los DCA fue menor a 3 unidades de desvío estándar en ambas estaciones (invierno y verano). Esto indica una respuesta de tipo lineal de las variables bióticas, por lo que el análisis de ordenación restringido más adecuado es el Análisis de Redundancia (RDA) (Leps & Smilauer, 2003).

Previo a la realización de los RDA las variables ambientales fueron transformadas a logaritmo - con la excepción del pH- para atenuar la influencia de los valores extremos en la ordenación- y se evaluó el ajuste a la distribución normal mediante el test de Shapiro-Wilks (Zar, 1999). Se analizaron las relaciones entre ellas mediante la correlación de Pearson con la finalidad de excluir del análisis a aquellas que estuvieran muy correlacionadas ($r > 0,85$). Para evitar la multicolinealidad se conservaron aquellas variables con factor de inflación de la varianza < 10 . Las variables bióticas: densidad de taxa, combinaciones de rasgos y gremios ecológicos fueron transformadas usando la transformación Hellinger para evitar problemas tales como el efecto de arco en la ordenación y la elevada correlación por la cantidad de doble ceros en la matriz (Legendre & Gallagher, 2001). Para el análisis de los descriptores generales del epifiton, la densidad total, la concentración de clorofila a , el peso seco libre de cenizas y la riqueza de taxa fueron transformadas a $\log(x+1)$.

El primer paso para realizar los RDA consistió en el análisis de un modelo global que incluyó a todas las variables ambientales o explicatorias y las variables bióticas o respuesta. La significancia del modelo y de los primeros ejes de la ordenación fueron testeadas mediante el test de permutación de Monte Carlo (999 iteraciones). A partir del modelo global significativo se procedió a la selección de las variables explicatorias más relevantes a partir de la selección hacia delante (*forward selection*), con un criterio de detención basado en el nivel de significación y en el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{ADJ}) (Blanchet et al., 2008). A su vez, las variables significativas ($p < 0,05$) y aquellas fuertemente correlacionadas con los primeros ejes fueron incorporadas en un modelo parsimonioso, cuya significancia -al igual que la de los ejes canónicos- se testeó de la misma manera que el modelo global mediante el Test de permutación de Monte Carlo (Borcard et al., 2018). Estos análisis se realizaron con el software de acceso libre R 3.6.0, empleando el paquete vegan v2.5-7 (Oksanen et al., 2020).

RESULTADOS

Análisis de la estructura de la comunidad:

La concentración promedio de clorofila *a* fue mayor en verano que en invierno, con la excepción del sitio Beker (Cod. 8). El valor máximo de clorofila *a* registrado fue 1000,91 mg/g macrófita en el arroyo Crespo (Cod. 7) en el verano, donde también se estimó la mayor desviación estándar. Durante el invierno el rango de variación de este indicador fue menor y se registró el valor mínimo de 2,12 mg/g macrófita en Botija (Cod. 3). El PSLC del epifiton fue mucho más variable entre tramos y estaciones, pero al igual que la clorofila *a*, en la mayoría de los arroyos el valor promedio fue superior durante el verano. Sin embargo, el máximo registrado fue durante el invierno en Vagues (Cod. 1) (1652,92 mg/ g macrófita) (**Tabla 2**). Este indicador de biomasa del epifiton aporta información adicional ya que incluye a la fracción heterotrófica, que podría ser la responsable de la mayor biomasa hallada en algunos tramos durante el invierno.

El índice de autotrofia a escala de microhábitat (estimado a partir de las concentraciones de clorofila *a* y PSLC del epifiton por gramo de macrófita) tuvo valores muy inferiores a 200 en todos los tramos de estudio en invierno y verano, indicando que la comunidad a esta escala fue principalmente autotrófica en ambos períodos. Sin embargo, este mismo índice a escala de tramo (estimado a partir de las concentraciones de clorofila *a* y PSLC del epifiton por metro cuadrado de arroyo) reflejó diferencias tanto entre tramos como entre estaciones. El valor del índice en los tramos fue menor durante el verano respecto del invierno, indicando un incremento de la fracción autotrófica en el período estival, con la excepción de Beker (Cod. 8) y Laprida (Cod. 15). Durante el invierno los únicos tramos donde predominó la fracción autotrófica de la comunidad fueron Laprida (Cod. 15) y Pila (Cod. 17), mientras que en verano lo fueron Botija (Cod. 3), La Choza (Cod. 4), La Verde (Cod. 5), Nievas (Cod. 11) y Cipion (Cod. 14) (**Tabla 3**). La concentración de clorofila *a* y el PSLC del epifiton estimados por metro cuadrado para cada tramo de arroyo en invierno y verano se encuentran en la **Tabla A2** del **Material Anexo**.

El tipo funcional de macrófitas y taxa con mayor representación a escala de tramo de cada arroyo de estudio, la biomasa promedio de las muestras tomadas para el análisis del epifiton durante el invierno y verano se encuentran en la **Tabla A3** del **Material Anexo**.

Tabla 2. Valor promedio y desvío de la concentración de clorofila *a* (mg/ g macrófita), y del peso seco libre de cenizas del epifiton (PSLC) (mg/g macrófita) en cada tramo de arroyo de estudio durante el invierno y verano. Cod.: Código numérico asociado a cada tramo de arroyo.

Arroyo	Cod.	Clorofila <i>a</i> (mg/g macrófita)				PSLC (mg/g macrófita)			
		Invierno		Verano		Invierno		Verano	
		Promedio	Desvío	Promedio	Desvío	Promedio	Desvío	Promedio	Desvío
Vagues	1	9,90	4,87	351,49	163,38	1652,90	2791,75	73,04	45,40
Todos los Santos	2	39,92	57,50	52,59	61,01	263,10	269,69	11,07	8,69
Botija	3	2,12	1,21	498,10	578,88	17,63	4,74	90,76	80,48
La Choza	4	52,64	49,80	733,78	1081,59	43,18	41,47	141,91	192,56
La Verde	5	303,33	224,36	827,41	590,80	274,79	339,13	130,05	104,37
Helves	6	73,49	17,55	446,32	194,92	34,00	16,56	123,16	31,11
Crespo	7	8,49	1,60	1000,91	1530,35	16,02	6,87	292,52	399,26
Beker	8	207,41	186,71	116,15	39,35	135,49	93,75	159,28	100,80
Cortaderas	9	56,56	14,92	219,06	198,26	41,14	15,03	150,52	61,53
Langueyú	10	65,78	31,98	300,83	135,18	33,13	14,14	122,72	43,59
Nievas	11	33,55	12,02	396,05	287,79	25,50	13,11	98,47	95,20
Tiempo Perdido	12	76,57	95,85	440,61	456,98	44,05	35,93	159,75	127,24
Mosso	13	61,92	13,54	109,04	141,89	72,00	42,78	30,18	29,18
Cipion	14	154,48	62,04	342,52	274,70	106,05	66,23	48,26	7,75
Laprida	15	47,93	41,57	924,99	1360,93	8,13	4,22	390,59	573,01
Cañada	16	5,25	2,49	588,35	370,04	1,71	0,59	118,95	92,59
Pila	17	4,58	1,90	4,58	1,90	27,79	7,24	-	-
Venado	18	12,32	8,67	110,13	73,91	3,41	0,23	0,00	0,00

Tabla 3. Índice de Autotrofia estimado a partir de los cocientes entre la concentración de clorofila *a* y el peso seco libre de cenizas del epifiton expresados por gramo de macrófita colonizada y por metro cuadrado de tramo de arroyo para las estaciones de invierno y verano. Cod.: Código numérico asociado al tramo de arroyo.

Arroyo	Cod.	IA (mg/g macrófita)		IA (mg/m² arroyo)	
		Invierno	Verano	Invierno	Verano
<i>Vagues</i>	1	166,91	0,21	166905,36	207,80
<i>Todos los Santos</i>	2	6,59	0,21	6590,98	210,46
<i>Botija</i>	3	8,30	0,18	8302,89	182,20
<i>La Choza</i>	4	0,82	0,19	820,32	193,40
<i>La Verde</i>	5	0,91	0,16	905,93	157,18
<i>Helves</i>	6	0,46	0,28	560,32	275,95
<i>Crespo</i>	7	1,89	0,29	1886,40	292,25
<i>Beker</i>	8	0,65	1,37	653,23	1371,29
<i>Cortaderas</i>	9	0,73	0,69	727,38	687,13
<i>Langueyú</i>	10	0,50	0,41	503,69	337,42
<i>Nievas</i>	11	0,76	0,25	760,16	145,07
<i>Tiempo Perdido</i>	12	0,58	0,36	487,67	362,56
<i>Mosso</i>	13	1,16	0,28	1162,82	276,77
<i>Cipion</i>	14	0,69	0,14	686,49	140,90
<i>Laprida</i>	15	0,17	0,42	169,71	422,27
<i>Cañada</i>	16	0,33	0,20	325,10	202,17
<i>Pila</i>	17	6,07	-	47,45	-
<i>Venado</i>	18	0,28	0,00	276,94	0,00

Como resultado del análisis de las muestras del epifiton de invierno se reconocieron 144 taxones. La mayoría de éstos se hallaron con densidades muy bajas y con escasa representación en el conjunto de las muestras, por lo cual en la **tabla 4** se presenta el listado de los taxa con una abundancia relativa superior al 2%. El grupo taxonómico con mayor representación en cuanto al número de taxa fue Bacillariophyta con 41, seguido por Cianobacteria con 8 y Chlorophyta con 4 taxa. Los taxa con mayor frecuencia de ocurrencia en esta estación fueron las diatomeas *Nitzschia palea*, *Melosira varians*, *Ulnaria ulna*, *Cocconeis placentula*, *Gomphonema parvulum* y la cianobacteria *Jaaginema geitleri*. Las Bacillariophyta fueron dominantes en 14 de los arroyos estudiados, las Cianobacteria dominaron en Vagues (Cod. 1) y Pila (Cod. 17), y tuvieron porcentajes mayores al 30% en Botija (Cod. 3) y Helves (Cod. 6). Las Chlorophyta fueron dominantes en Tiempo Perdido (TP) (Cod. 12) y tuvieron con un porcentaje mayor al 20% en Todos Los Santos (TLS) (Cod. 2) (**figura 1a**).

En las muestras de epifiton de verano se reconocieron 177 taxones, de los cuales 65 tuvieron una abundancia relativa superior al 2% y se presentan en la **tabla 5**. El grupo taxonómico con mayor representación en cuanto al número de taxa fue Bacillariophyta con 29, seguido por Cianobacteria con 20 y Chlorophyta con 15 taxa. Los taxa con mayor frecuencia de ocurrencia en esta estación fueron las diatomeas *Nitzschia palea*, *Navicula veneta*, *Cocconeis placentula*, *Gomphonema parvulum* y la cianobacteria *Jaaginema subtilissimum*. Las Bacillariophyta fueron dominantes en 9 de los arroyos estudiados, las Cianobacteria fueron dominantes en La Choza (Cod. 4), Todos los Santos (TLS) (Cod. 2), Tiempo Perdido (TP) (Cod. 12), Langueyú (Cod. 10) y Venado (Cod. 18), y tuvieron porcentajes mayores al 30% en Cipion (Cod. 14) y Beker (Cod. 8). Las Chlorophyta sólo fueron dominantes en Nievas (Cod. 11), pero tuvieron porcentajes superiores al 20% en Laprida (Cod. 15), Vagues (Cod. 1), Todos los Santos (TLS) (Cod. 2), Tiempo Perdido (TP) (Cod. 12) y Langueyú (Cod. 10) (**figura 1b**).

El listado de los taxa hallados en el epifiton de los arroyos estudiados en invierno y verano, con sus respectivos autores y los acrónimos de aquellos empleados en los análisis multivariados (cuya abundancia relativa fue mayor o igual a 5%) se encuentran en la **Tabla A4** del **Material Anexo**.

Tabla 4. Taxa de algas dominantes (abundancia relativa >2%) presentes en las muestras de epifiton en cada tramo de arroyo de estudio durante el invierno. Cod.: Código numérico asociado a cada tramo de arroyo.

Invierno	Cod.	Tramos de Arroyos																	
		1	2	3	4	5	6	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
Bacillariophyta																			
<i>Achnantheidium aff delicatulum</i>					X														
<i>Cocconeis placentula</i>		X			X	X	X			X		X	X	X	X				
<i>Cymbella aff affinis</i>			X	X	X		X											X	
<i>Cymbella sp.</i>							X												
<i>Denticula elegans</i>															X				
<i>Diatoma vulgaris</i>														X					
<i>Epithemia aff adnata</i>													X						
<i>Fragilariforma virescens</i>			X																
<i>Gomphonema gracile</i>																		X	
<i>Gomphonema minutum</i>														X					
<i>Gomphonema olivaceum</i>			X		X					X					X			X	
<i>Gomphonema parvulum</i>				X							X		X		X			X	
<i>Melosira varians</i>			X		X	X		X						X	X	X	X		
<i>Navicula aff lanceolata</i>				X									X	X					
<i>Navicula aff reinhardtii</i>								X		X									
<i>Navicula aff tripunctata</i>								X											
<i>Navicula gregaria</i>										X				X					
<i>Navicula sp.2</i>																		X	
<i>Navicula sp.3</i>		X				X								X					
<i>Navicula veneta</i>					X	X	X		X	X				X					
<i>Nitzschia aff acicularis</i>				X						X									
<i>Nitzschia aff acula</i>			X																
<i>Nitzschia aff dissipata</i>								X											
<i>Nitzschia aff frustulum</i>								X		X									
<i>Nitzschia aff heufleriana</i>				X		X							X	X					
<i>Nitzschia aff pusilla</i>										X									
<i>Nitzschia aff recta</i>						X				X									
<i>Nitzschia palea</i>		X	X	X		X			X				X					X	
<i>Nitzschia sp.1</i>				X											X			X	
<i>Nitzschia sp.8</i>					X														
<i>Nitzschia sp.10</i>		X																	
Pennada 1																X			
Pennada 2																		X	
<i>Pleurosira laevis</i>																X			
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i>													X						
<i>Rhopalodia aff musculus</i>														X					
<i>Surirella aff minuta</i>								X	X		X								
<i>Synedra aff rumpens</i>																		X	

Tabla 4. Continuación.

Invierno																		
Cod.	1	2	3	4	5	6	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	
Bacillariophyta																		
<i>Synedra</i> sp.1							X	X	X									
<i>Ulnaria acus</i>					X								X			X	X	
<i>Ulnaria ulna</i>		X	X	X	X	X	X		X				X	X		X		
Chlorophyta																		
<i>Monoraphidium dybowskii</i>		X								X	X							
<i>Stigeoclonium tenue</i>											X							
<i>Ulothrix tenerrima</i>		X																
Cyanobacteria																		
<i>Chroococcal</i> sp.1										X					X			
<i>Chroococcal</i> sp.2				X														
<i>Chroococcal</i> sp.3				X														
<i>Aphanothece</i> aff <i>smithii</i>	X																	
<i>Jaaginema geitleri</i>	X		X	X		X								X	X	X		
<i>Jaaginema subtilissimun</i>	X	X	X	X		X								X				X
<i>Merismopedia hyalina</i>										X								
<i>Heteroleibleinia rigidula</i>				X														
Dinophyta																		
<i>Ceratium</i> sp.																X		
Xanthophyta																		
<i>Tribonema minus</i>		X					X											

Tabla 5. Taxa de algas dominantes (abundancia relativa >2%) presentes en las muestras de epifiton en cada tramo de arroyo de estudio durante el verano.

Verano Cod.	Tramos de Arroyos																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	18	
Bacillariophyta																		
<i>Achnanthyidium aff delicatulum</i>													X					
<i>Cocconeis placentula</i>			X			X	X	X	X		X		X			X		
<i>Cyclotella sp.</i>	X				X	X										X	X	
<i>Encyonema aff silesiacum</i>						X												
<i>Gomphonema aff clavatum</i>	X		X			X												
<i>Gomphonema aff minutum</i>								X										
<i>Gomphonema aff olivaceum</i>	X			X		X									X			
<i>Gomphonema parvulum</i>					X		X					X	X	X				
<i>Gyrosigma aff acuminatum</i>			X															
<i>Navicula aff accomoda</i>														X				
<i>Navicula aff lanceolata</i>			X				X			X			X					
<i>Navicula veneta</i>			X										X	X				
<i>Navicula sp.</i>							X											
<i>Nitzschia aff acicularis</i>		X	X		X				X	X								
<i>Nitzschia aff acula</i>		X																
<i>Nitzschia aff closterium</i>										X								
<i>Nitzschia palea</i>	X		X		X	X	X		X		X		X			X	X	
<i>Nitzschia aff pusilla</i>	X					X												
<i>Nitzschia aff recta</i>					X							X		X				
<i>Nitzschia reversa</i>									X									
<i>Nitzschia sp.</i>									X							X		
<i>Nitzschia sp. 9</i>			X															
<i>Pennada 1</i>			X															
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i>													X					
<i>Rhopalodia gibberula</i>																	X	
<i>Rhopalodia gibba</i>		X										X						
<i>Rhopalodia sp.</i>												X						
<i>Ulnaria acus</i>										X		X						
<i>Ulnaria ulna</i>	X	X		X		X	X		X								X	

Tabla 5. Continuación.

Cod.	Verano																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	18	
Chlorophyta																		
<i>Chlamydomonas</i> sp.											X							
<i>Chlorococcal</i> sp. 1		X				X	X											
<i>Chlorococcal</i> sp. 2										X								
<i>Coelastrum</i> aff <i>microporum</i>		X					X											
<i>Coelastrum astroideum</i>							X											
<i>Cosmarium</i> aff <i>dybowskii</i>												X						
<i>Cosmarium</i> sp.												X						
<i>Desmodesmus communis</i>												X						
<i>Monoraphidium circinale</i>										X								
<i>Mougeotia</i> sp.		X								X							X	
<i>Oedogonium</i> sp.	X																	
<i>Scenedesmus</i> sp.										X								
<i>Spirogyra</i> sp.						X									X		X	
<i>Stauridium tetras</i>										X					X			
<i>Ulothrix tenerrima</i>	X			X														
Cyanobacteria																		
<i>Anabaena</i> sp. 1		X								X								
<i>Anabaena</i> sp. 3												X						
<i>Aphanocapsa elachista</i>												X						
<i>Aphanocapsa</i> sp.	X																	
<i>Chroococcus dispersus</i>												X						
<i>Coelosphaerium</i> sp.										X		X						
<i>Colonial 1</i>												X						
<i>Eucapsis starmachii</i>																	X	
<i>Heteroleibleinia rigidula</i>			X			X		X				X	X	X				
<i>Jaaginema geitleri</i>		X				X												
<i>Jaaginema subtilisimum</i>	X	X	X	X	X			X	X	X	X				X		X	
<i>Lyngbya martensiana</i>			X	X														
<i>Merismopedia</i> aff <i>hyalina</i>															X			
<i>Merismopedia punctata</i>				X		X				X							X	
<i>Oscillatoria</i> sp.												X						
<i>Kamptonema chlorinum</i>																	X	
<i>Kamptonema formosum</i>													X					
<i>Phormidium chalybeum</i>										X								
<i>Phormidium</i> sp. 1		X															X	
<i>Phormidium</i> sp. 2			X															
Xanthophyta																		
<i>Tribonema minus</i>		X																

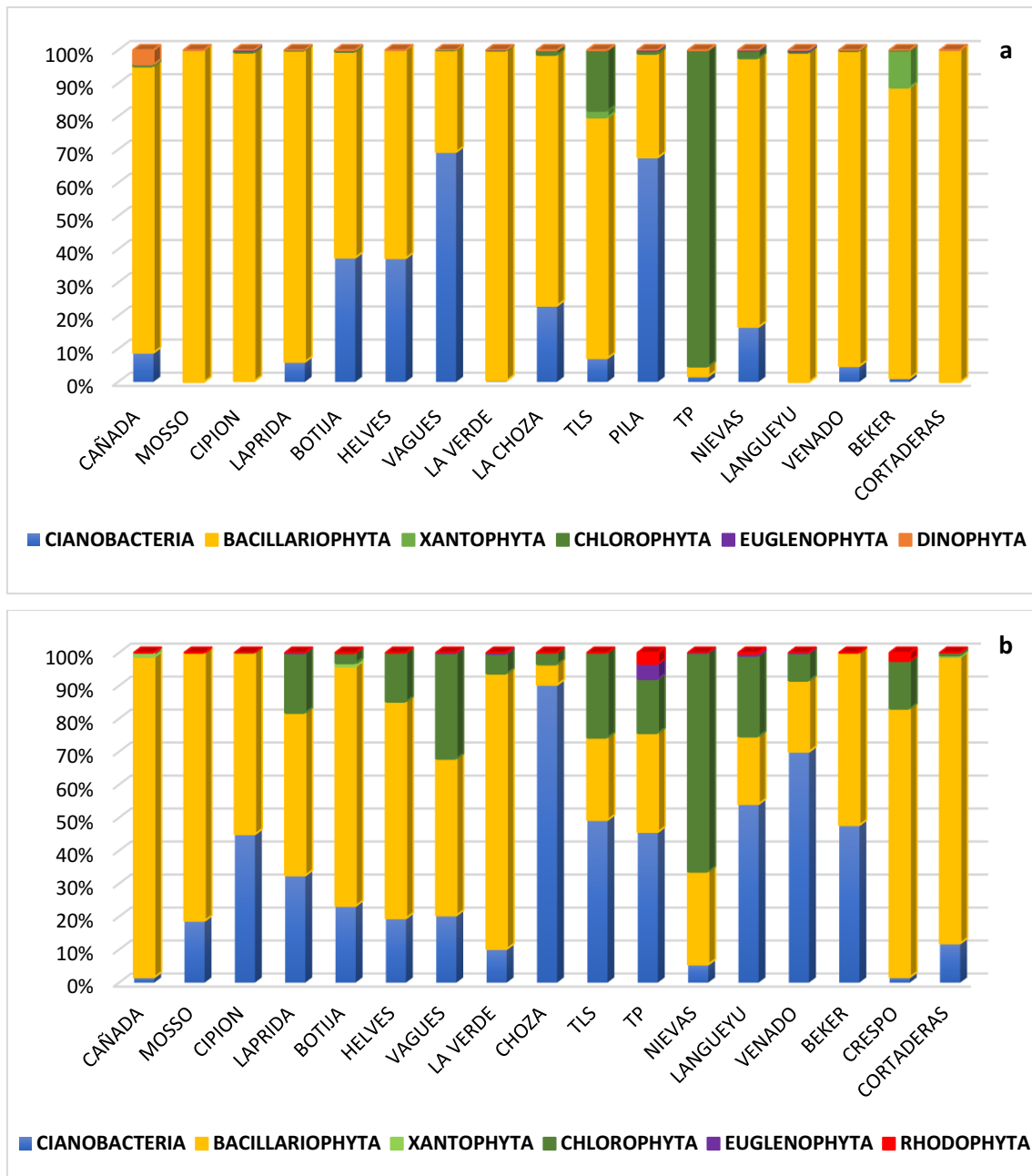


Figura 1. Composición porcentual de los grandes grupos taxonómicos del epifiton en los arroyos ordenados de norte a sur: a) en invierno y b) verano.

El logaritmo de la concentración de clorofila *a* y la densidad total reflejaron una mayor biomasa del epifiton durante el verano ($p_{\text{LOGCLOR}} < 0,01$, $p_{\text{DENT}} < 0,05$) (**figura 2**). Esta tendencia también se observó en la densidad total de los grandes grupos taxonómicos Bacillariophyta, Chlorophyta y Cyanobacteria ($p_{\text{BAC}} < 0,05$, $p_{\text{CHL}} < 0,05$ y $p_{\text{CIANO}} < 0,01$) (**figura 3**). El logaritmo del PSLC fue muy variable durante el invierno, mientras que la riqueza de taxa lo fue durante el verano. Estos indicadores junto con la densidad de Euglenophyta y los índices de diversidad de Shannon (H') y equitatividad de Pielou (J'), no reflejaron diferencias significativas entre las estaciones. Los grupos taxonómicos Xanthophyta, Rhodophyta y Dinophyta estuvieron escasamente

representados en las muestras de epifiton tanto de invierno como de verano, por lo cual no fueron representados gráficamente.

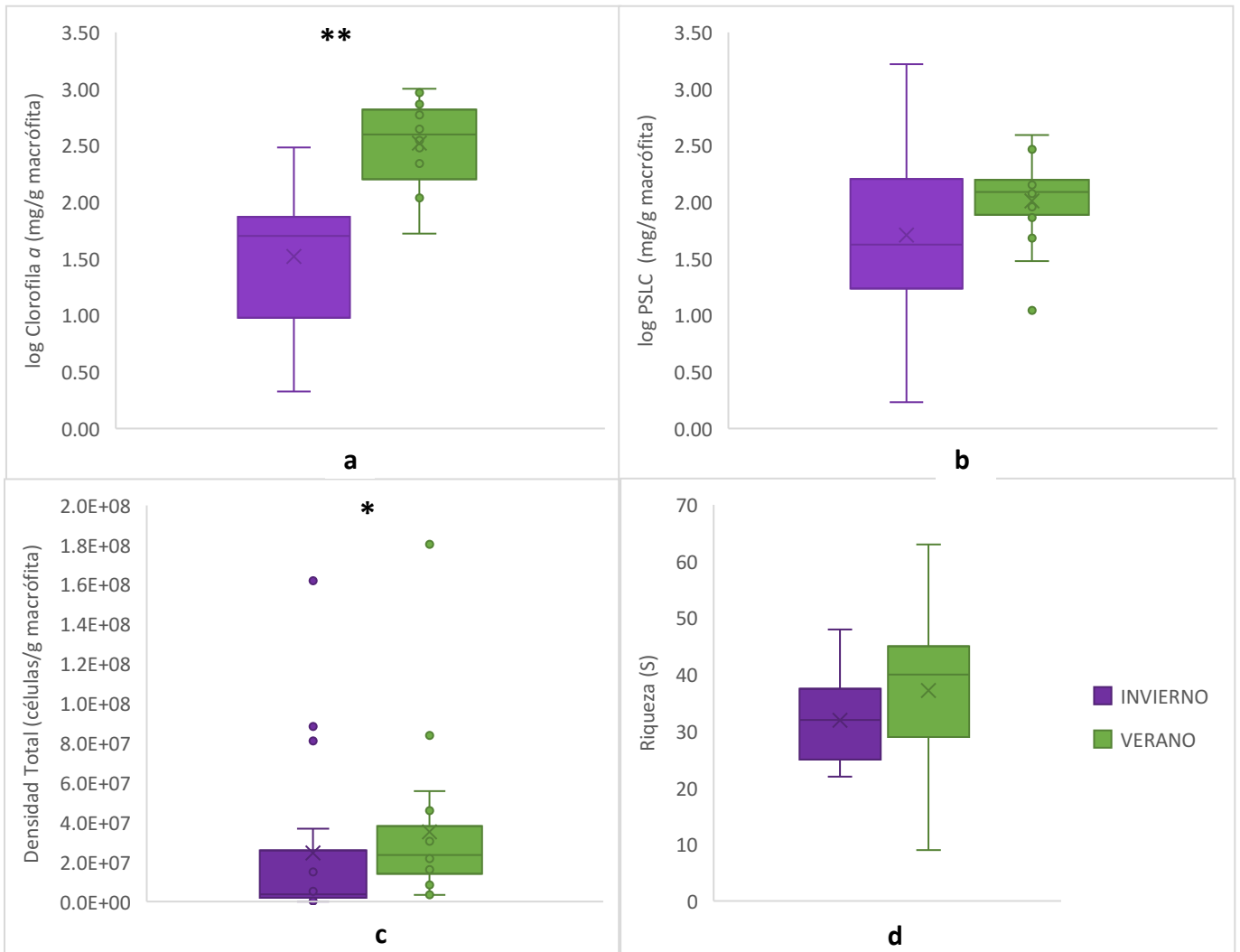


Figura 2. Diagrama de cajas del logaritmo de: a) la concentración de clorofila *a* (mg/g macrofita) b), el peso seco libre de cenizas del epifiton (PSLC) (mg/g macrofita) c) la concentración de la densidad total del epifiton (células/g macrofita) y d) la riqueza (S) (número de taxa totales) en los tramos de arroyos de estudio en invierno y verano. Los símbolos *, ** representan diferencias significativas entre las estaciones invierno y verano. * $p < 0,05$ and ** $p < 0,001$

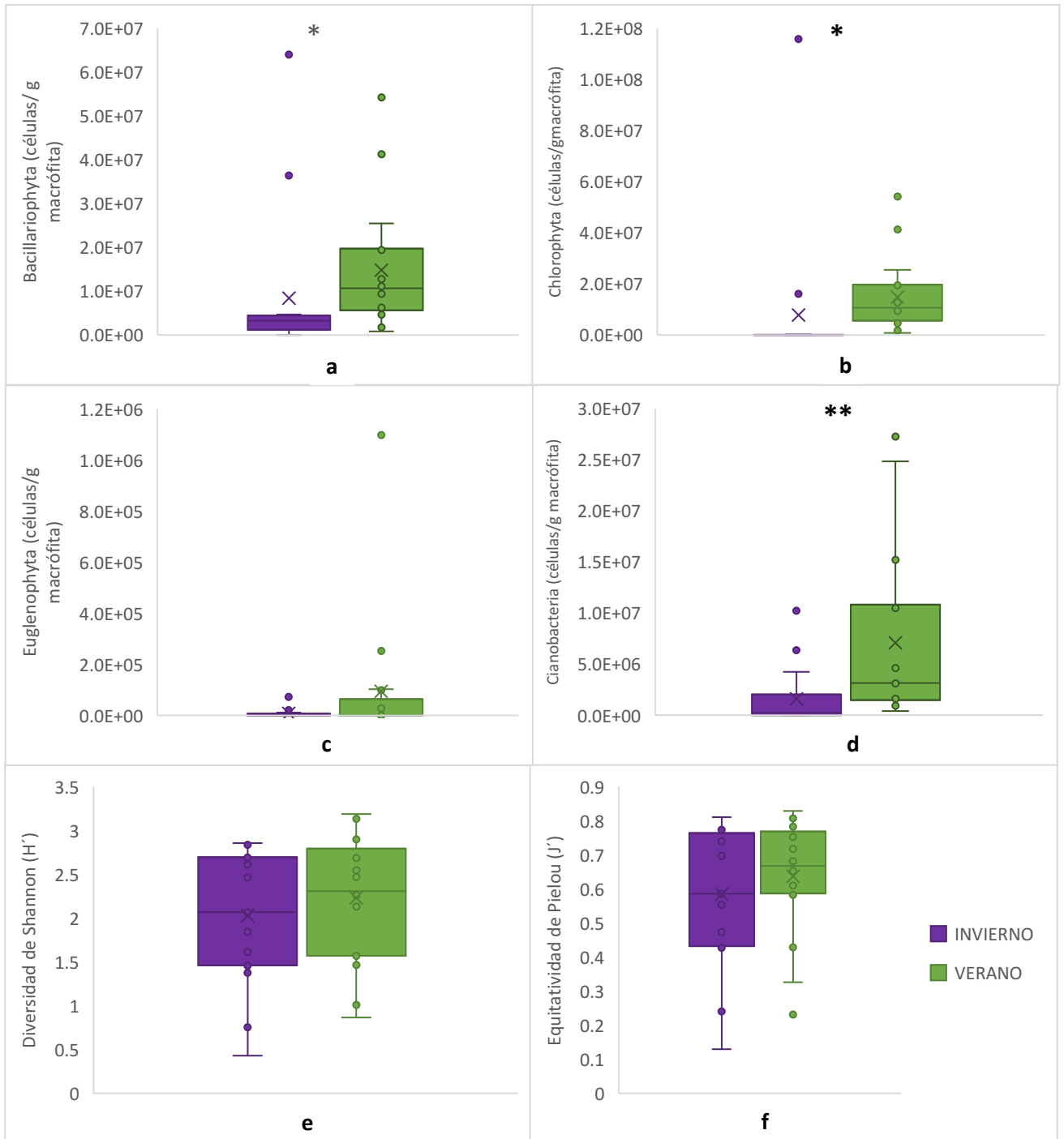


Figura 3. Diagrama de cajas de la densidad total de los grandes grupos taxonómicos del epifiton: a) Bacillariophyta, b) Chlorophyta, c) Euglenophyta, d) Cianobacteria e) y de los Índices de diversidad de Shannon (H') f) y de equitatividad de Pielou (J'), en los tramos de arroyos estudiados en invierno y verano. Los símbolos *, ** representan diferencias significativas entre las estaciones invierno y verano. *p<0,05 and ** p<0,001

Las densidades totales e índices estimados para cada tramo de arroyo por estación, y los resultados de las pruebas de normalidad, homocedasticidad y valor de p de las comparaciones de medias se encuentran en las **Tablas A5 y A6** del **Material Anexo**.

Los resultados del Escalamiento Multidimensional No Métrico NMDS mostraron una distribución similar entre los grupos definidos por los tipos funcionales de las macrofitas (emergentes, sumergidas y flotantes), sin una separación clara en la ordenación, tanto en el invierno como en el verano (**Figuras A3 y A4 en Material Anexo**). Los taxa que se asociaron significativamente a los análisis de ordenación fueron *Cocconeis placentula* (coc_p) y *Nitzschia palea* (nit_p) en el invierno, y *Jaaginema subtilissimum* (jaa_s), *Heteroleibleinia rigidula* (het_r), *Nitzschia aff recta* (nit_rt), *Cyclotella* sp. (cyc_s) y *Mougeotia* sp. (mou_s) en el verano. Sin embargo, el análisis de similitud (ANOSIM), no detectó diferencias significativas entre los grupos emergentes y sumergidas presentes en las muestras de invierno ($R = -0,10$, $p = 0,887$) y entre emergentes, sumergidas y flotantes presentes en las muestras de verano ($R = -0,161$, $p = 0,903$).

Representación espacial de la composición del epifiton empleando distintos enfoques:

Las densidades totales del epifiton durante el invierno variaron entre $7,45 \cdot 10^3$ - $1,62 \cdot 10^8$ células/g de macrofita. El valor mínimo se registró en el arroyo Cañada (Cod. 16) ubicado en el sur de la provincia de Santa Fe, seguido por el arroyo Venado (Cod. 18) en el suroeste de Buenos Aires. Las máximas densidades se hallaron en La Verde (Cod. 5), TLS (Cod. 2) y Tiempo Perdido (Cod. 12) ubicados en el noroeste, noreste y suroeste de la provincia de Buenos Aires (**figura 4a**). Durante el verano el rango de variación de este parámetro fue menor, con densidades entre $3,39 \cdot 10^6$ - $1,80 \cdot 10^8$ células/g macrofita. El valor mínimo se registró en el arroyo Beker (Cod. 8) al sureste de Buenos Aires, y las máximas densidades en los tramos de La Choza (Cod. 4), Laprida (Cod. 15) en el noroeste de Buenos Aires, seguidos por Cañada (Cod. 16) en el sur de Santa Fe (**figura 4b**).

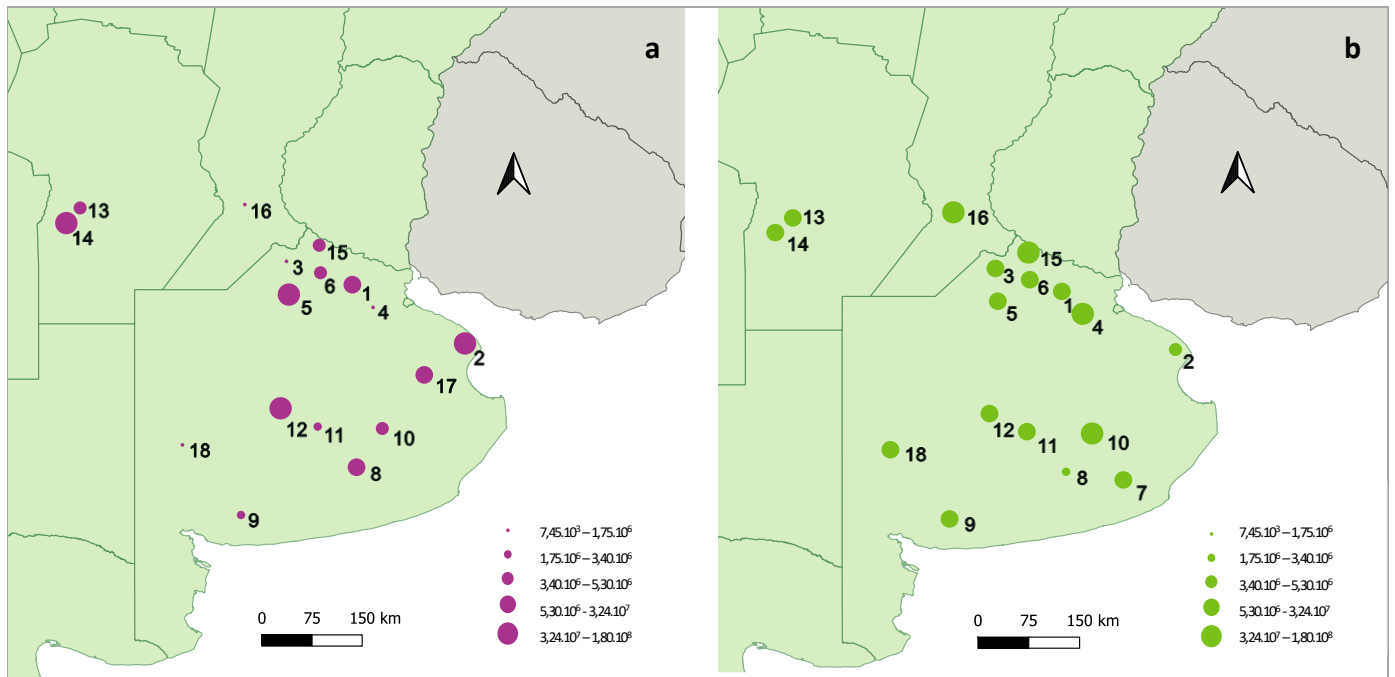


Figura 4. Mapas de densidad total del epifiton de invierno a) y de verano b).

La combinación de rasgos morfológicos funcionales dominante durante el invierno fue u_low en seis tramos de arroyos distribuidos en la provincia de Buenos Aires. Siguiendo en orden de importancia, la combinación f_low fue dominante en cuatro tramos ubicados principalmente en el norte de Buenos Aires. Las combinaciones u_med y u_high fueron dominantes en dos tramos cada una, ubicados en el centro-este de Buenos Aires, y en el sur de Córdoba y Santa Fe respectivamente. El resto de las combinaciones (c_low , c_med y f_med) dominaron en un tramo cada una, y fla_low estuvo escasamente representada durante este período (**figura 5a**).

La combinación de rasgos dominante en el verano fue u_low en ocho tramos de arroyos ubicados en su mayoría en la región norte del área del estudio (sur de Santa Fe y Córdoba, y noroeste de Buenos Aires). Las siguientes combinaciones en orden de importancia fueron f_low y c_low dominantes en cuatro y dos tramos respectivamente, distribuidas en la provincia de Buenos Aires. La combinación fla_low fue dominante en un tramo en el noreste de Buenos Aires y u_high en uno de los tramos del sur de Córdoba. A diferencia del invierno, las combinaciones c_med y f_med estuvieron poco representadas en los tramos durante este período (**figura 5 b**).

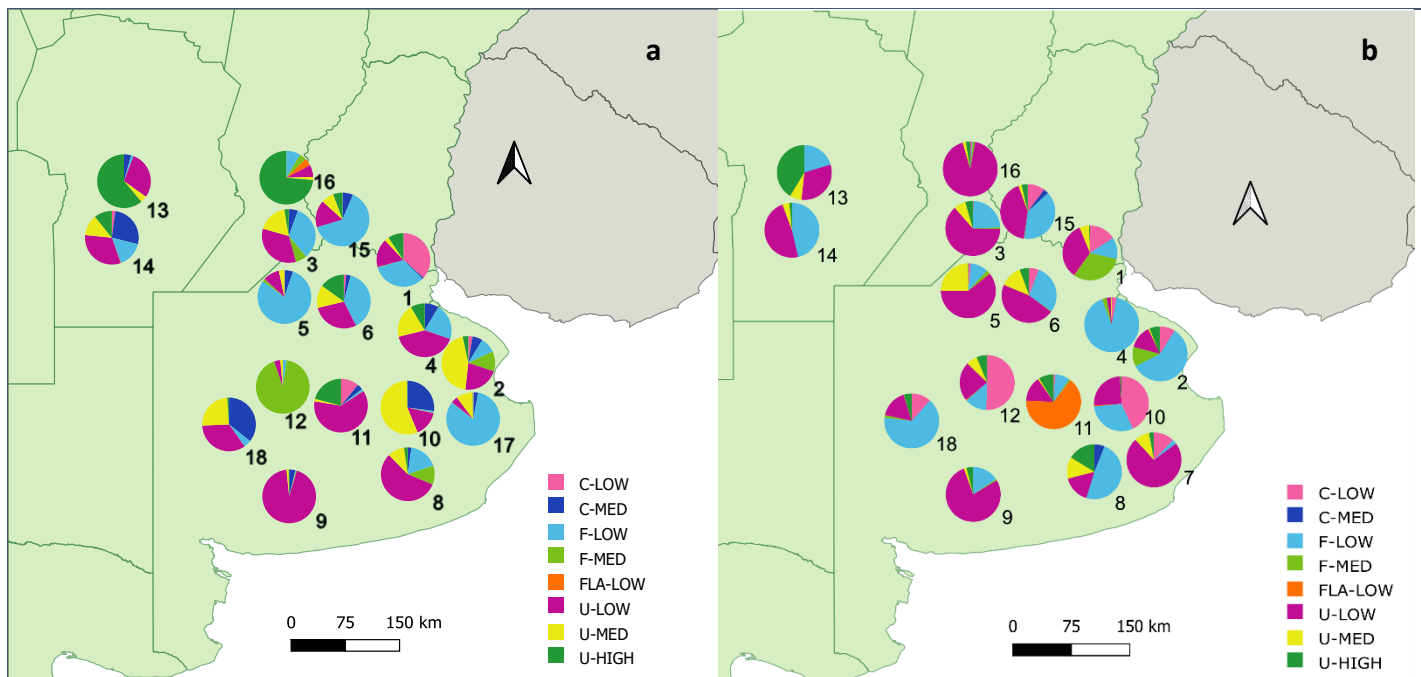


Figura 5. Mapas con las combinaciones de rasgos morfológicos funcionales representados en el epifiton de invierno a) y de verano b).

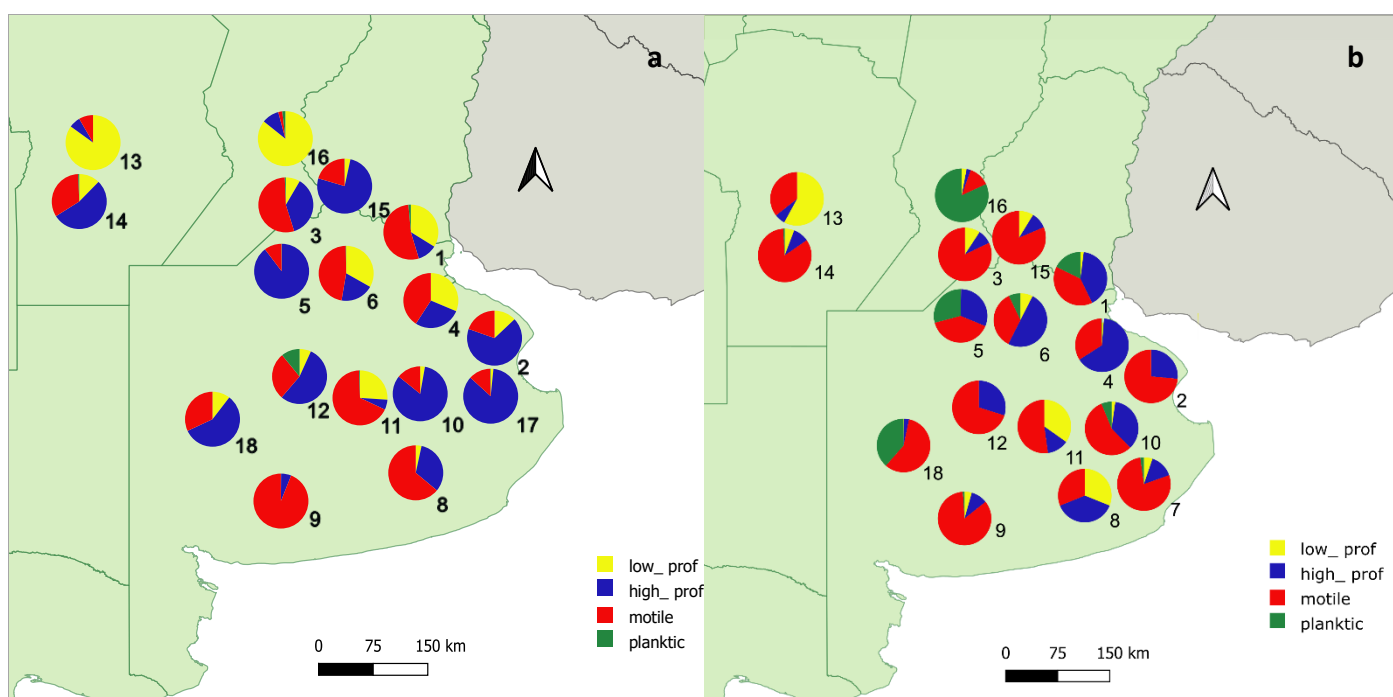


Figura 6. Mapas con los Gremios ecológicos de diatomeas representados en el epifiton de invierno a) y verano b).

Los gremios ecológicos dominantes durante el invierno fueron *High profile* y *Motile*, en ocho y siete tramos de arroyos respectivamente. El gremio *Low profile* fue dominante en dos tramos ubicados en el sur de Córdoba y Santa Fe, mientras que el gremio *Planktic* tuvo escasa representación durante este período (*figura 6a*).

En el verano se mantuvo la dominancia de los gremios *Motile* y *High profile* pero con un mayor número de tramos dominados por el primero y distribuidos en toda la región de estudio. Los gremios *Low profile* y *Planktic* fueron dominantes en un tramo al sur de Córdoba y en tramo del sur de Santa Fe, respectivamente (**figura 6b**).

Análisis de los determinantes ambientales del epifiton de invierno:

El análisis canónico basado en la densidad de taxa dominantes indicó que las variables ambientales explicaron el 50,1% de la variación total de la composición del epifiton de invierno. El modelo parsimonioso seleccionado y los dos primeros ejes canónicos resultaron significativos ($p_{\text{mod}} < 0,001$, $p_{\text{RDA1}} < 0,001$ y $p_{\text{RDA2}} < 0,05$ respectivamente). Las variables que tuvieron una contribución significativa fueron la temperatura del agua, el oxígeno disuelto y la temperatura del aire ($p < 0,01$). El gradiente principal al que responde la distribución de los taxa y de los sitios de estudio está definido por los dos primeros ejes de la ordenación (54% de la variación explicada) que se asocian fuertemente a las variables temperatura del agua, conductividad (RDA 1), temperatura del aire, oxígeno disuelto e irradiancia superficial (RDA 2). El primer eje separó los arroyos ubicados en el noroeste y noreste de la región de estudio de los ubicados en la región central y sur, con la excepción de Pila (Cod. 17). El primer grupo de arroyos se posicionó en el extremo izquierdo del gráfico, asociados a mayores temperaturas tanto del aire como del agua, irradiancia en superficie y conductividad. Los taxa predominantes en los tramos con estas características fueron: las cianobacterias *Jaaginema subtilissimun* (jaa_s) y *Jaaginema geitleri* (jaa_g), y las diatomeas *Cocconeis placentula* (coc_p) y *Epithemia aff adnata* (epi_a). Algunos de los arroyos del segundo grupo (Cod. 2, 12 y 10) se asociaron a mayores concentraciones de oxígeno disuelto, los taxa predominantes allí fueron *Stigeoclonium tenue* (sti_t) y *Ulnaria ulna* (uln_u) (**figura 7**).

El análisis canónico basado en las combinaciones de rasgos indicó que las variables ambientales explicaron un 51,4% de la variación total del epifiton de invierno. El modelo parsimonioso seleccionado y el primer eje canónico resultaron significativos ($p_{\text{mod}} < 0,05$, $p_{\text{RDA1}} < 0,05$), así como las variables temperatura del agua e irradiancia superficial ($p < 0,05$). El gradiente principal al que responde la distribución de combinaciones de rasgos y sitios está definido por los primeros dos ejes de la ordenación (73,23 % de la variación explicada) que se asocian fuertemente a las variables temperatura del agua, SRP (RDA 1), oxígeno disuelto, irradiancia superficial y nitratos (RDA 2). El primer eje separó los arroyos ubicados en el noroeste y noreste de la región de estudio de los ubicados en la región central y sur, con la excepción de Cipion (Cod.14) y Pila (Cod.17). En los tramos asociados a mayores temperaturas del agua e irradiancia superficial

predominaron las categorías *u_high* y *f_low*. A diferencia del análisis anterior, se observa que los nutrientes se asocian con determinadas combinaciones de rasgos (SRP con *f_low* y los nitratos con *u_high*). En la región izquierda de la ordenación, predominaron las categorías de adhesión *medium* (*u_med*, *c_med*, *f_med*) asociadas a mayores concentraciones de oxígeno, y la categoría *u_low* (**figura 8**).

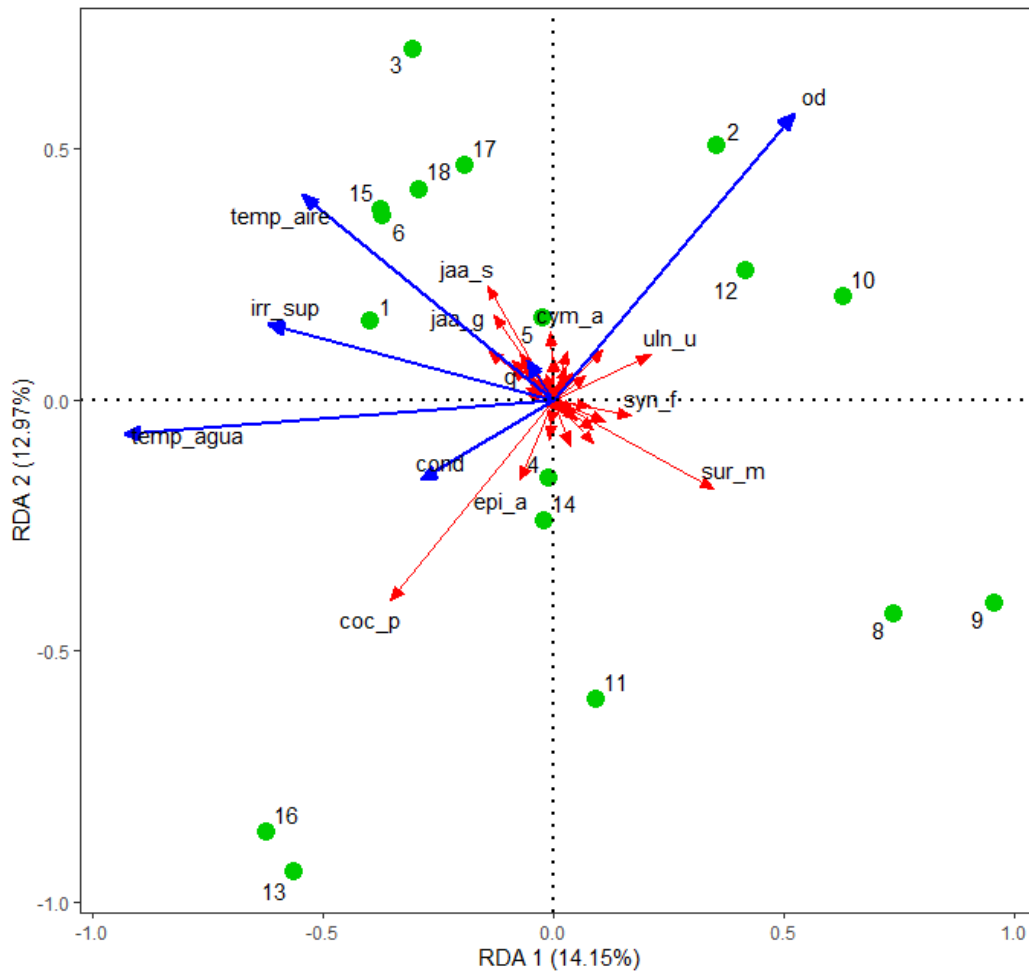


Figura 7. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA basado en las muestras de invierno, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y los taxa dominantes (abundancia relativa >5%) del epifiton de invierno por flechas rojas. epi_a: *Epithemia aff adnata*, coc_p: *Cocconeis placentula*, jaa_s: *Jaaginema subtilissimum*, jaa_g: *Jaaginema geitleri*, sti_t: *Stigeoclonium tenue*, unl_u: *Ulnaria ulna*, cym_a: *Cymbella aff affinis*, syn_f: *Synedra* sp.1, sur_m: *Surirella aff minuta*, cond: conductividad, temp_agua: temperatura del agua, irr_sup: irradiancia en la superficie, temp_aire: temperatura del aire, q: caudal, od: oxígeno disuelto.

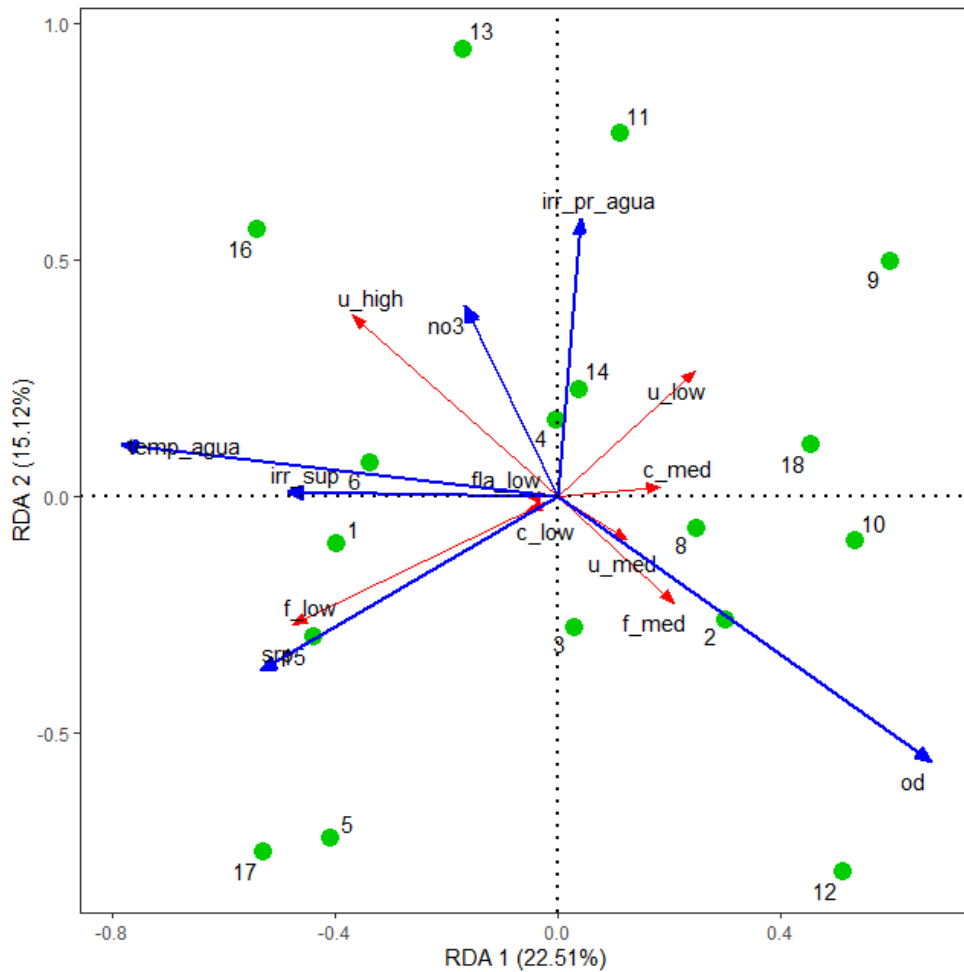


Figura 8. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA basado en las muestras de invierno, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y las combinaciones de rasgos funcionales del epifiton de invierno por flechas rojas. c_low: colonial no adherido, f_low: filamentoso no adherido, fla_low: flagelado no adherido, u_low: unicelular no adherido, c_med: colonial adherido, f_med: filamentoso adherido, u_med: unicelular adherido, u_high: unicelular fuertemente adherido, srp: fósforo reactivo soluble, irr_sup: irradiancia en la superficie, temp_agua: temperatura del agua, no3: nitratos, irr_pr_agua: irradiancia en el agua y od: oxígeno disuelto.

El análisis canónico basado en la composición de gremios ecológicos de diatomeas indicó que las variables ambientales explicaron el 63,79% de la variación total del epifiton de invierno. El modelo parsimonioso y el primer eje canónico resultaron significativos ($p_{\text{mod}} < 0,05$, $p_{\text{RDA1}} < 0,05$), así como las variables temperatura del agua ($p < 0,01$), oxígeno disuelto, pH, y nitratos ($p < 0,05$). La distribución de los gremios ecológicos y de los sitios respondió a un gradiente principal determinado por los primeros dos ejes de la ordenación (95,65% de la variación explicada) que se asocian fuertemente a las variables pH, oxígeno disuelto, nitratos (RDA 1), temperatura del agua e irradiancia superficial (RDA 2). El primer eje separó los arroyos ubicados en el noroeste

y noreste de la región de estudio de los ubicados en la región central y sur, con la excepción de Botija (Cod. 3), Cipion (Cod. 14), Laprida (Cod. 15) y La Verde (Cod. 5). En los tramos asociados a mayores temperaturas del agua e irradiancia superficial predominó el gremio *Low profile* (low_pf). El gremio *Motile* (mot) fue predominante en tramos asociados a mayores concentraciones de nitratos y de oxígeno disuelto, mientras que *High profile* (high_pf) predominó en tramos asociados a bajas concentraciones de nitratos (**figura 9**).

Análisis de los determinantes ambientales del epifiton de verano:

El análisis canónico basado en la densidad de taxa dominantes indicó que las variables ambientales explicaron el 50,94% de la variación total de la composición del epifiton de verano. El modelo parsimonioso seleccionado resultó significativo ($p_{\text{mod}} < 0,05$) y las variables que tuvieron una contribución significativa fueron el caudal y el pH ($p < 0,05$). La distribución de los taxa y de los sitios de estudio respondió a un gradiente principal determinado por los dos primeros ejes de la ordenación (41,88% de la variación explicada) que se asocian fuertemente a las variables irradiancia en el agua, caudal y temperatura del aire (RDA 1), el pH y la irradiancia superficial (RDA 2). El primer eje separó los arroyos ubicados en el noroeste y noreste de la región de estudio de los ubicados en la región central y sur, con la excepción de Vagues (Cod. 1), la Choza (Cod. 4) y Laprida (Cod. 15). El primer grupo de arroyos se posicionó en el extremo izquierdo del gráfico, asociados a mayores temperaturas tanto del aire como del agua, irradiancia en superficie y caudal. Los taxa predominantes en los tramos con estas características fueron: las diatomeas *Cocconeis placentula* (coc_p), *Navicula aff lanceolata* (nav_l), *Nitzschia palea* (nit_p), *Nitzschia aff recta* (nit_rt) y la cianobacteria *Heteroleiblenia rigidula* (het_r); y asociadas a mayores pH predominan *Aphanocapsa elachista* (aph_e) y *Coelosphaerium* sp. (coe_s) (**figura 10**).

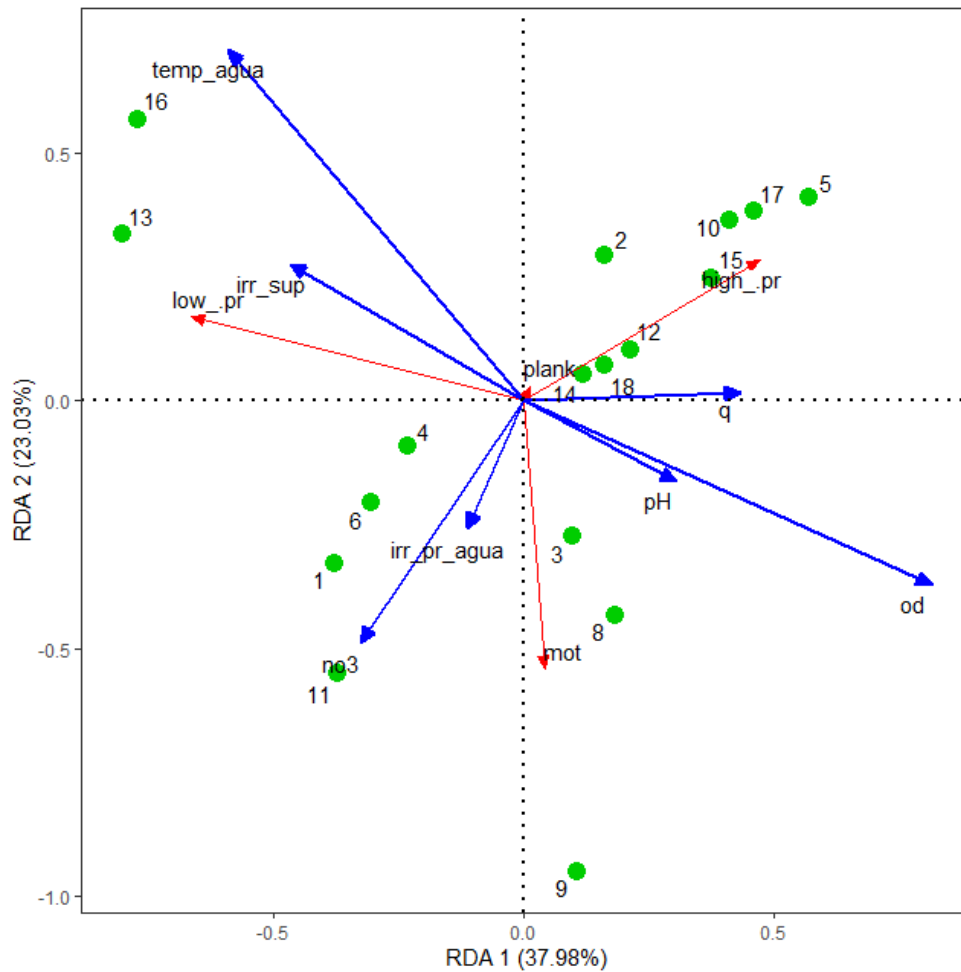


Figura 9. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA basado en las muestras de invierno, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y los gremios ecológicos de diatomeas del epifiton de invierno por flechas rojas. low_pr: *Low profile*, high_pf: *High profile*, plank: *Planktic*, mot: *Motile*, irr_pr_agua: irradiancia en el agua, no3: nitratos, irr_sup: irradiancia en la superficie, temp_agua: temperatura del agua, q: caudal, od: oxígeno disuelto y pH.

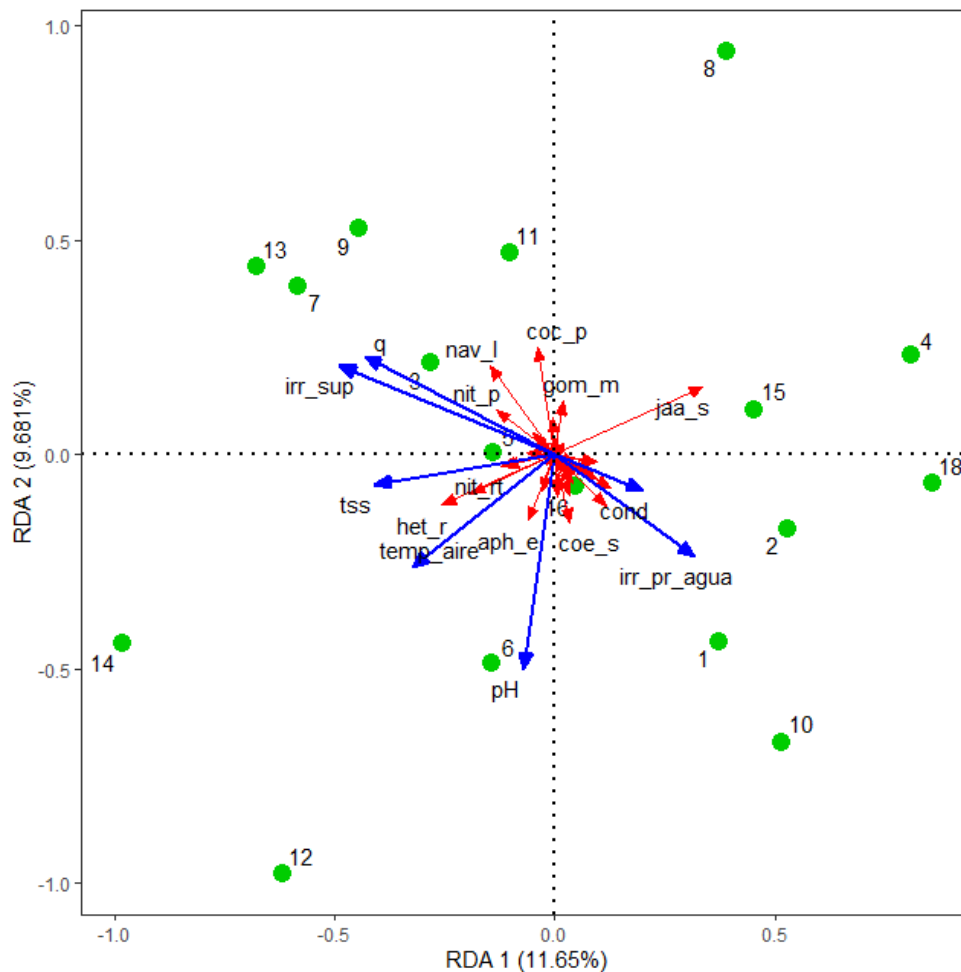


Figura 10. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA basado en las muestras de verano, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y los taxa dominantes (abundancia relativa >5%) del epifiton de verano por flechas roja. aph_e: *Aphanocapsa elachista*, het_r: *Heteroleiblenia rigidula*, nit_rt: *Nitzschia reversa*, nit_p: *Nitzschia palea*, nav_l: *Navicula aff lanceolata*, coc_p: *Cocconeis placentula*, gom_m: *Gomphonema aff minutum*, jaa_s: *Jaaginema subtilisimun*, coe_s: *Coelosphaerium* sp., temp_aire: temperatura del aire, tss: sólidos suspendidos totales, irr_sup: irradiancia en la superficie, q: caudal, cond: conductividad, irr_pr_agua: irradiancia en el agua y pH.

El análisis canónico basado en las combinaciones de rasgos indicó que las variables ambientales explicaron un 48,3% de la variación total del epifiton de verano. El mejor modelo obtenido tuvo una significancia marginal ($p_{mod}=0,057$), y la única variable con contribución significativa fue el SRP ($p<0,05$). El gradiente principal al que respondió la distribución de combinaciones de rasgos y sitios está definido por los primeros dos ejes de la ordenación (69,32 % de la variación explicada) que se asocian fuertemente a las variables caudal, SRP (RDA 1), la irradiancia superficial y nitratos (RDA 2). El primer eje separó los arroyos caracterizados por mayores caudales y concentraciones de fósforo reactivo soluble (del lado izquierdo de la ordenación) que

fueron en su mayoría los arroyos del noroeste y noreste de la región de estudio, con la excepción de Cortaderas (Cod. 9) y Beker (Cod. 8). Asociados a estas variables predominaron todas las categorías de organismos con un modo de vida unicelular (*u_low*, *u_med* y *u_high*). A mayores valores de nitratos y pH predominaron las categorías *fla_low* y *c_low*, mientras que las categorías filamentosas se asociaron a los sólidos totales en suspensión (**figura 11**).

El análisis canónico basado en la composición de gremios ecológicos de diatomeas indicó que las variables ambientales explicaron el 55,3% de la variación total del epifiton de verano. El modelo parsimonioso seleccionado resultó significativo ($p_{\text{mod}} < 0,05$) y el primer eje canónico tuvo una significancia marginal ($p_{\text{RDA1}} = 0,079$). La única variable con contribución significativa fue la conductividad ($p < 0,01$). La distribución de los gremios ecológicos y de los sitios respondió a un gradiente principal determinado por los primeros dos ejes de la ordenación (80,73% de la variación explicada) asociado a las variables conductividad, TSS (RDA 1), pH, velocidad y oxígeno disuelto (RDA 2). En los tramos asociados a mayores sólidos totales en suspensión y pH predominaron los gremios *High profile* y *Motile* (*high_pf*, *mot* respectivamente), mientras que en tramos con mayor irradiancia superficial y velocidad predominó *Low profile* (*low_pf*). El gremio *Planktic* fue predominante en tramos asociados a mayores conductividades (**figura 12**).

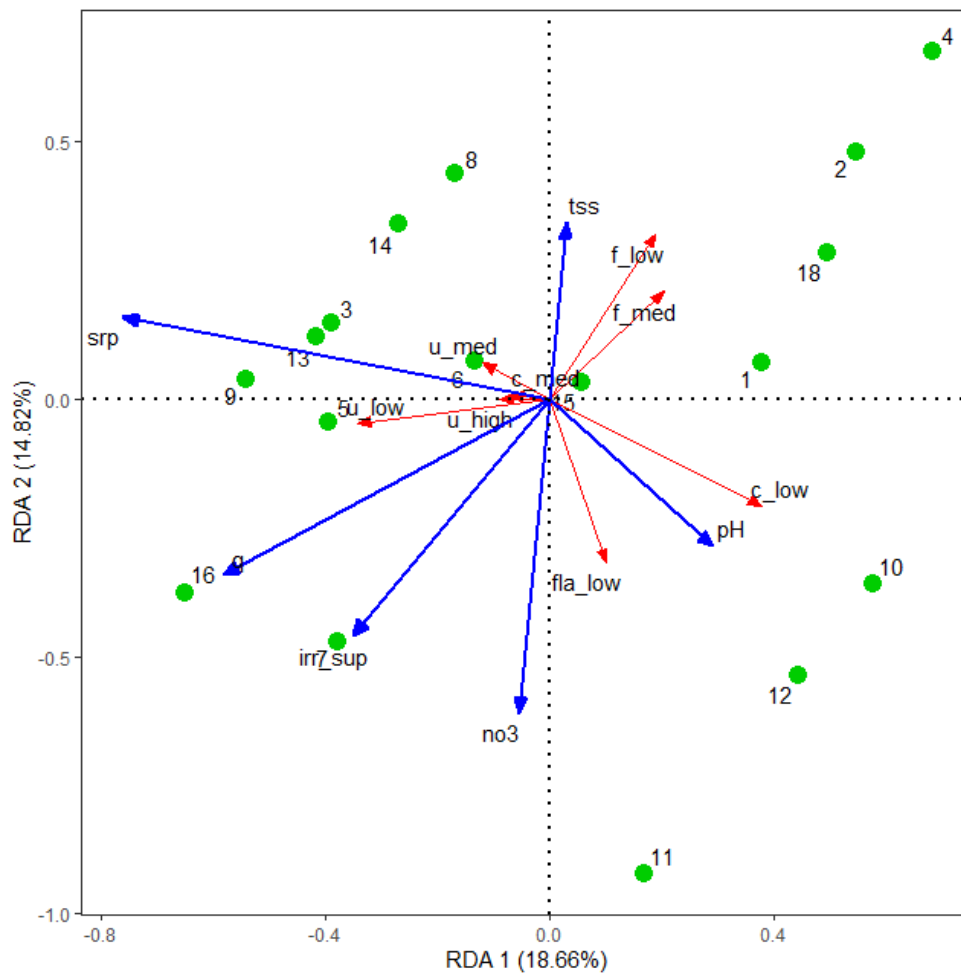


Figura 11. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA basado en las muestras de verano, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y las combinaciones de rasgos funcionales del epifiton de verano por flechas rojas. c_low: colonial no adherido, f_low: filamentoso no adherido, fla_low: flagelado no adherido, u_low: unicelular no adherido, c_med: colonial adherido, f_med: filamentoso adherido, u_med: unicelular adherido, u_high: unicelular fuertemente adherido, no3: nitratos, irr_sup: irradiancia en la superficie, q: caudal, srp: fósforo reactivo soluble, tss: sólidos suspendidos totales y pH.

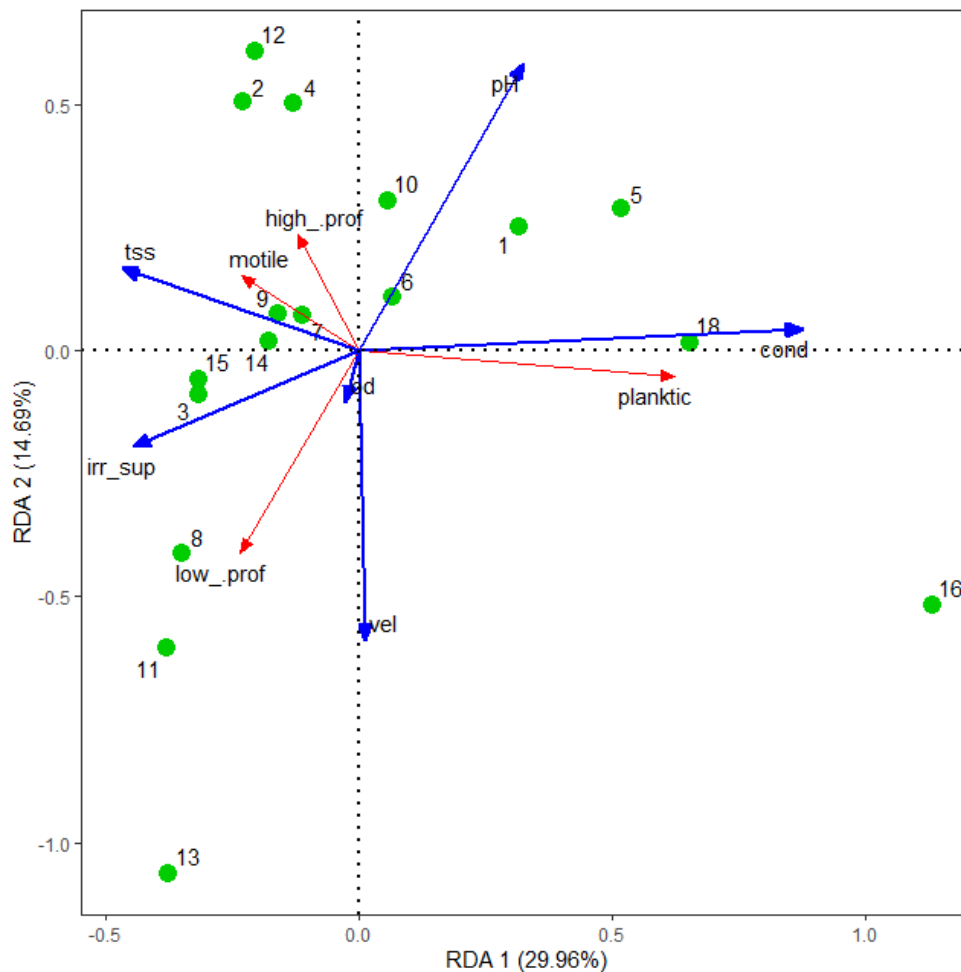


Figura 12. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA basado en las muestras de verano, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y los gremios ecológicos de diatomeas del epifiton de verano por flechas rojas. low_pr: *Low profile*, high_pf: *High profile*, plank: *Planktic*, mot: *Motile*, od: oxígeno disuelto, irr_sup: irradiancia en la superficie, tss: sólidos suspendidos totales, pH, cond: conductividad y vel: velocidad de la corriente.

Análisis de los descriptores generales epifiton y su relación con las variables ambientales:

El análisis canónico basado en los descriptores del epifiton indicó que las variables ambientales explicaron el 44,88% de la variación total de la comunidad en invierno y verano. El modelo parsimonioso seleccionado y el primer eje canónico resultaron significativos ($p_{\text{mod}} < 0,001$, $p_{\text{RDA1}} < 0,001$). Las variables con contribución significativa fueron la irradiancia superficial ($p < 0,001$), la conductividad y el oxígeno disuelto ($p < 0,05$). La distribución de los descriptores respondió a un gradiente principal determinado por los primeros dos ejes de la ordenación (94,97% de la variación explicada) asociado a las variables irradiancia superficial, conductividad

(RDA 1), irradiancia en el agua y oxígeno disuelto (RDA 2). El primer eje separó las muestras de invierno de las de verano (zona izquierda y derecha del plano de ordenación respectivamente) a excepción de 12 i, 14 i y 5 i que se agruparon con las de verano. Los descriptores de biomasa de la comunidad (pslc, denT y clor.a) se encontraron asociados a tramos con mayores irradiancias superficiales y pH, mientras que los descriptores riqueza y equitatividad no presentaron una asociación fuerte a ninguna de estas variables ambientales y se ubicaron en el centro de la ordenación (**figura 13**).

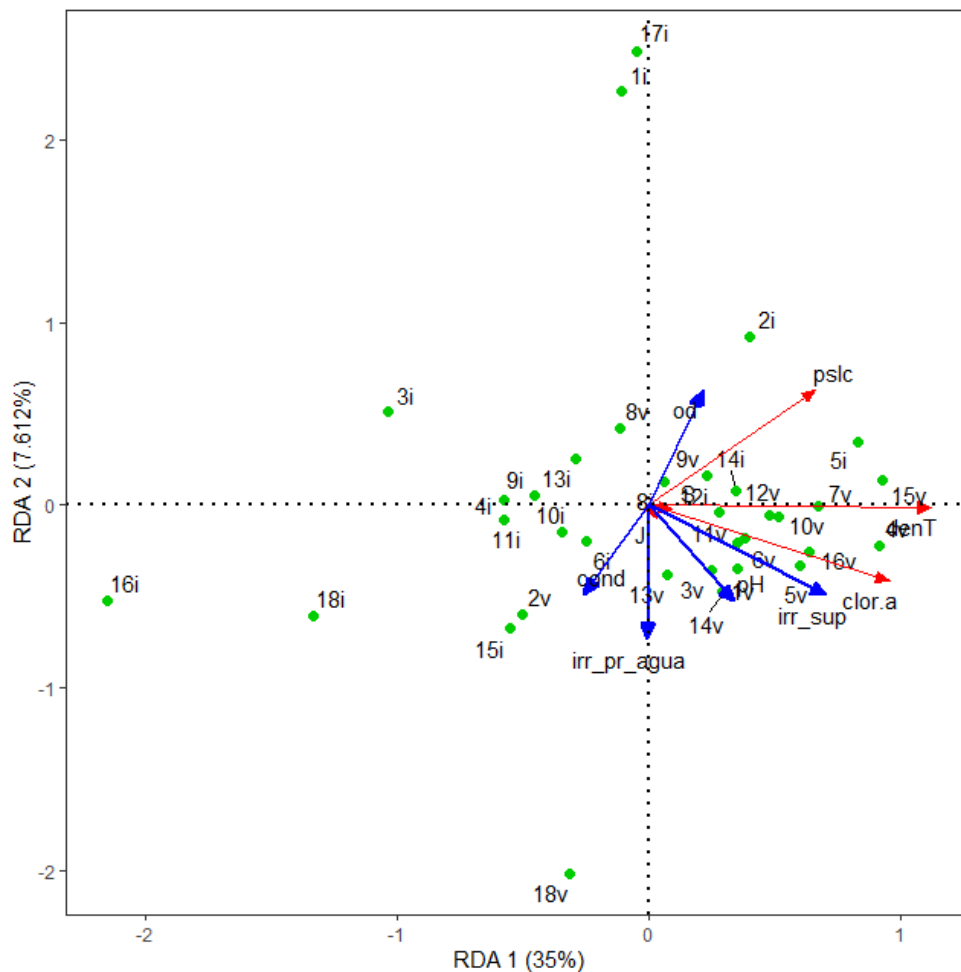


Figura 13. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2** (los índices i y v corresponden al invierno y verano respectivamente), y los descriptores generales del epifiton por flechas rojas. pslc: peso seco libre de cenizas, denT: densidad total, clor.a: concentración de clorofila α , S: riqueza, J: índice de equitatividad, cond: conductividad, od: oxígeno disuelto, irr_sup: irradiancia en la superficie, pH, e irr_pr_agua: irradiancia en el agua.

DISCUSIÓN

La concentración de clorofila *a* y la densidad total fueron significativamente mayores en la comunidad de verano. Estos resultados difieren de los hallados por Giorgi & Feijoó (2010) en un estudio sobre la variación temporal del epifiton desarrollado sobre *Egeria densa* Planch. en un arroyo pampeano. Estos autores encontraron una menor biomasa de la comunidad durante los meses cálidos cuando el desarrollo de las macrófitas (*Egeria densa* y *Lemna gibba*) era mayor, al cual le atribuyen un efecto de sombreado sobre el epifiton. También destacan como factores importantes para el desarrollo de la comunidad a las precipitaciones, la velocidad del agua y la temperatura. Con respecto al desarrollo de las macrófitas en los tramos de estudio, durante el verano el porcentaje de cobertura fue mayor que en el invierno -con pocas excepciones-, proveyendo sustrato suficiente para el mayor desarrollo del epifiton. A su vez, las coberturas fueron en general menores al 40%, con escasa representación del tipo funcional flotante, esto habría evitado un posible efecto de sombreado por parte de las macrófitas posibilitando el desarrollo de la comunidad. Además, la mayor biomasa hallada en verano podría relacionarse con una mayor irradiancia incidente, en concordancia con los resultados de Steinman et al. (1989), quienes determinaron mayores biomásas en las comunidades expuestas a luz intermedia y elevada entre los días 27 y 43 de un experimento de colonización donde evaluaron los efectos de la irradiancia y la herbivoría. Estos resultados apoyan la **Hipótesis I**, dado que los indicadores de la biomasa y la densidad total de la comunidad reflejaron un mayor desarrollo de la misma durante el verano.

La variabilidad existente en la composición específica de las macrófitas en arroyos de la región pampeana ha sido documentada por Feijoó & Lombardo (2007). En el presente estudio, las macrófitas dominantes fueron algunas de las registradas previamente en este relevamiento. Si bien las macrófitas dominantes fueron variables entre arroyos y estaciones, su diversidad morfológica -resumida en el tipo funcional- no fue un factor determinante de la composición taxonómica del epifiton en ninguna de las estaciones consideradas. En la mayoría de los estudios en los cuales se evalúa la influencia de la arquitectura de las macrófitas en la estructura del epifiton son estudios de escala local, en general en ambientes lénticos y que analizan solo unas pocas especies de macrófitas. En cambio, en estudios regionales como este, es más frecuente atribuir las diferencias en la composición del epifiton a características físico-químicas del agua o la pertenencia a diferentes cuencas hidrográficas (Blindow, 1987; Cattaneo & Kalff, 1979; Hao et al., 2017; Nemes-Kókai et al., 2024; Pettit et al., 2016).

El índice de autotrofia a escala de tramo reflejó que la comunidad fue predominantemente autotrófica en verano, a diferencia del invierno, donde la mayoría de los tramos presentan valores elevados indicativos de heterotrofia. Según Giorgi & Feijoó (2010), las precipitaciones fuertes y el incremento de la velocidad de la corriente serían factores influyentes en el predominio del componente heterotrófico de la comunidad en arroyos pampeanos, ya que promueven la deposición de materia orgánica detrítica sobre las mismas macrófitas. Las densidades de los grandes grupos taxonómicos Bacillariophyta, Chlorophyta y Cianobacteria fueron significativamente mayores en el verano. Con respecto a la composición de los grandes grupos taxonómicos, los presentes resultados coinciden con los de Vilches et al. (2016), quienes hallaron que durante el verano el epifiton de arroyos pampeanos estaba dominado por cianobacterias con una contribución importante de clorofitas y diatomeas, mientras que en el otoño e invierno dominaban casi exclusivamente las diatomeas. Steinman et al. (1989) hallaron que tanto el pastoreo como las bajas irradiancias pueden modificar la estructura de las comunidades adheridas dando lugar a la dominancia de diatomeas. Según Hill (1996), este grupo taxonómico estaría mejor adaptado que las clorofitas a los ambientes con bajas irradiancias.

La variabilidad morfológica de las algas que viven en asociación a un sustrato es amplia. Los taxa pertenecientes a distintas divisiones algales comparten muchas de las formas de crecimiento, pudiendo ser unicelulares, coloniales o filamentosos. A su vez, cada una de estas formas puede tener representantes móviles o no móviles, y estos últimos pueden estar adheridos al sustrato de manera directa o inmersas en la matriz formada por otros organismos adheridos (Stevenson, 1996). La forma de vida y el modo de adhesión al sustrato se consideran rasgos fundamentales para el epifiton dado que influyen directamente en la performance de los organismos (McGill et al., 2006) contribuyendo a su capacidad de permanecer en el ambiente y recuperarse de las perturbaciones físicas y del pastoreo (Biggs et al., 1998; Lange et al., 2016).

Los resultados del presente trabajo son coincidentes con las predicciones de Biggs et al., (1998) para ambientes con cierta inestabilidad física, pero sin limitación de nutrientes, donde se observa la dominancia de algas unicelulares con altas tasas de crecimiento e inmigración, capaces de colonizar rápidamente el sustrato luego de una perturbación. La combinación de rasgos morfológicos funcionales *u_low* fue dominante en la mayoría de los tramos estudiados, tanto en invierno como en verano, sugiriendo que en ambas estaciones las condiciones fueron inestables para el establecimiento de comunidades algales con diferentes estratos. La combinación siguiente en orden de dominancia fue *f_low* (sólo en 4 tramos) tanto en invierno como en verano. Según Lange et al. (2016), este tipo de morfologías es dominante en

condiciones ambientales de flujo estable, -ya que no poseen ningún mecanismo de adhesión al sustrato- y disponibilidad de nutrientes, pudiendo desarrollar una gran biomasa.

Durante el invierno, cinco de los tramos estuvieron dominados por combinaciones de rasgos que presentaban algún tipo de adhesión al sustrato (*u_med*, *u_high*, *c_med* y *f_med*), mientras que en el verano la mayoría de los tramos estuvo dominado por formas sin mecanismo de adhesión exhibiendo una distribución más homogénea de combinaciones de rasgos. A pesar de que la tendencia general fue la dominancia de formas no adheridas, lo cual estaría relacionado con la baja velocidad de la corriente característica de los arroyos pampeanos, algunos tramos exhibieron patrones que podrían asociarse a otras características locales de los mismos.

Un gremio ecológico es un conjunto de taxa que coexisten y poseen adaptaciones que les permiten responder de una manera determinada a los cambios en el ambiente. Passy (2007) definió a los gremios ecológicos de diatomeas en base a su capacidad de utilizar los recursos y de resistir a las perturbaciones físicas: *Low profile* es dominante en condiciones de escasez de nutrientes y elevada velocidad de la corriente; *High profile* domina ambientes ricos en nutrientes y con baja velocidad de la corriente; y *Motile* ambientes ricos en nutrientes y en un rango de velocidades de la corriente. Esta autora analizó el gradiente aguas arriba- aguas abajo en dos ríos con diferentes características-uno de Bulgaria y otro de Estados Unidos- y encontró que los gremios ecológicos eran hábitat-específicos, siendo *High profile* el dominante en el epifiton. Los resultados del presente trabajo concuerdan con los de Passy (2007), dado que los gremios ecológicos de diatomeas dominantes en la mayoría de los tramos fueron *High profile* en el invierno y *Motile* en el verano. Las elevadas concentraciones de nutrientes naturales y la baja velocidad de la corriente característicos de los arroyos pampeanos posibilitarían la dominancia de estos dos gremios. También son consistentes con el trabajo de Nicolosi Gelis et al.(2020), quienes hallaron una mayor abundancia del gremio *High profile* en el epipelon de sitios poco impactados de arroyos pampeanos. Además, estos autores encontraron que la proporción de *High profile* se incrementó luego de un experimento de traslocación en el cual se mejoró la calidad del agua a la que se exponía la comunidad. Las diatomeas del gremio *Motile* - al igual que las *High profile*- son poco tolerantes al disturbio físico (Passy, 2007), pero poseen la ventaja de poder desplazarse rápidamente sobre el sustrato y migrar a microambientes con mejores condiciones para su desarrollo (Johnson et al., 1997), esto les permitiría ser dominantes en sitios con impacto urbano (Nicolosi Gelis et al., 2020) y en condiciones de polución orgánica (Berthon et al., 2011).

El gradiente ambiental al que respondió la estructura del epifiton de invierno estuvo definido por la temperatura del agua, independientemente del enfoque empleado para su análisis. Esta variable fue acompañada por la temperatura del aire -en el análisis basado en taxa-, y por la irradiancia superficial -en el análisis basado en combinaciones de rasgos-, otras variables asociadas al gradiente latitudinal de la región de estudio. Mientras que en el análisis basado en gremios ecológicos las variables acompañantes fueron el oxígeno disuelto, el pH y los nitratos. El efecto de la reducción en la irradiancia sobre la fotosíntesis durante el invierno sería más pronunciado que en el verano, dado que también se reduce el fotoperiodo (Grossi Gallegos et al., 1987; Murphy, 2008), esto podría explicar la importancia de este factor asociado al gradiente latitudinal en los análisis basados en combinaciones de rasgos y descriptores generales del epifiton. La fotosíntesis responde cuantitativamente a los cambios en la luz y su variación ambiental se relaciona con cambios en la fisonomía, el crecimiento y la estructura de la comunidad (Hill, 1996). Jasper & Bothwell (1986) en un estudio experimental, hallaron que los niveles de luz óptimos para la fotosíntesis del biofilm eran variables entre las estaciones y sugirieron que al final del invierno y al principio de la primavera las comunidades pueden estar sujetas a la inhibición de la fotosíntesis.

Los gradientes ambientales a los que respondió la estructura del epifiton de verano fueron variables respecto de los factores influyentes según la clasificación empleada, siendo los más importantes el caudal y el pH -en el análisis basado en taxa-, el fósforo reactivo soluble -en el análisis basado en combinaciones de rasgos- y la conductividad -en el análisis basado en gremios ecológicos-. La irradiancia superficial aparece en los modelos contribuyendo a la significancia global, pero no fue significativa. En esta estación se observó una mayor variabilidad en los diagramas de dispersión entre la latitud y las variables ambientales asociadas -temperatura del agua, irradiancia en el agua e irradiancia superficial-, lo cual podría relacionarse con una mayor influencia sobre estas variables de factores locales como la vegetación riparia, cobertura de macrófitas, la materia orgánica coloreada disuelta (CDOM) y el material particulado en suspensión (Kirk, 2011). Vilches et al., (2020), registraron una reducción de la luz incidente en arroyos de la región pampeana cuyas riberas estaban invadidas por acacia negra (*Gleditsia triacanthos* Linneo) en primavera y verano cuando el porcentaje de canopeo es mayor. En los arroyos estudiados, a pesar de la ausencia de especies arbóreas, el canopeo podría influir en la radiación incidente dado que en algunos de ellos el pastizal ribereño alcanzaba alturas considerables.

Los resultados obtenidos apoyan parcialmente a la **Hipótesis II**, dado que la temperatura del agua -íntimamente relacionada al gradiente latitudinal en el invierno-, fue determinante de la

estructura de la comunidad independientemente del enfoque empleado para el análisis durante el invierno. Mientras que, en el verano la única variable asociada al gradiente latitudinal que fue incorporada a los modelos fue la irradiancia superficial, la cual contribuyó a la significación global de los mismos, pero no fue determinante para la comunidad en ninguno de ellos. Teniendo en consideración el análisis canónico de los descriptores generales del epifiton durante los dos periodos de muestreo, el principal gradiente al que respondió la comunidad quedó definido por la irradiancia superficial y el oxígeno disuelto en concordancia con los análisis de invierno, pero también fue importante la conductividad, una variable relevante para la comunidad durante el verano.

Los análisis canónicos de la comunidad de invierno tuvieron un mejor ajuste -en cuanto a la significancia global, de los ejes canónicos y variables incorporadas- que los de verano, independientemente del enfoque empleado. El análisis basado en las combinaciones de rasgos de invierno explicó un porcentaje mayor de la variación total de la comunidad con respecto a los análisis basados en la densidad de taxa. En este modelo, dos variables relacionadas al gradiente latitudinal resultaron significativas: la temperatura del agua y la irradiancia superficial. Estas variables se asociaron con las categorías *u_high* y *f_low*, las cuales fueron a su vez dominantes en la comunidad y posibilitaron la separación de los arroyos según su ubicación geográfica. El análisis basado en los gremios ecológicos de diatomeas fue superior a los anteriores en cuanto al porcentaje de variación total de la comunidad explicado. A pesar de esto, este enfoque podría ser insuficiente para reflejar la relación entre la comunidad y los principales determinantes ambientales dado que el epifiton de los arroyos estudiados no estuvo siempre dominado por diatomeas. En concordancia con los resultados del presente trabajo, Vilches et al., (2016) hallaron que las cianobacterias dominan el epifiton de arroyos pampeanos principalmente durante el verano, con contribuciones importantes de las clorofitas. La inclusión de otros grupos algales en los monitoreos biológicos puede proporcionar información complementaria a la brindada por el estudio de la composición de diatomeas (Kelly & Whitton, 1998), ya que éstos se correlacionan fuertemente con las condiciones físicas del hábitat como la temperatura del agua y el canopeo vegetal, además de las concentraciones de nutrientes (Stancheva et al., 2012). Se considera que restringir el análisis a un sólo grupo taxonómico podría llevar a una pérdida de información relevante (Tapolczai et al., 2016), y que el enfoque basado en la combinación de rasgos es más representativo de la comunidad en los distintos arroyos ya que trasciende a los grupos taxonómicos y se relaciona fuertemente con los gradientes ambientales (Burliga et al., 2004; Lange et al., 2016).

Los resultados obtenidos apoyan parcialmente la **Hipótesis III**, ya que los enfoques basados en las combinaciones de rasgos y en los gremios ecológicos fueron los más informativos de la comunidad en invierno, pero durante el verano, el modelo basado en las combinaciones de rasgos tuvo una significancia marginal. Por otro lado, el análisis basado en los descriptores generales explicó una cantidad considerable de la variación de la comunidad en ambas estaciones y resultó altamente significativo, lo cual indicaría que parámetros como la concentración de clorofila a , el PSLC y la densidad total de taxa reflejan apropiadamente las relaciones entre la estructura de la comunidad y el gradiente ambiental predominante de la región de estudio.

Capítulo 5

EL FITOBENTOS DE ARROYOS POCO DISTURBADOS Y SU RELACIÓN CON EL GRADIENTE LATITUDINAL DE LA REGIÓN PAMPEANA

INTRODUCCIÓN

El bentos está constituido por organismos que se desarrollan y viven en el fondo de los cuerpos de agua. Éstos pueden desplazarse sobre el lecho o entre las partículas del mismo, y vivir enterrados o adheridos a su superficie (Ringuelet, 1962). El término fitobentos, adoptado en este capítulo, hace referencia a la fracción de la comunidad bentónica que incluye a las algas. En los arroyos de la llanura pampeana los sustratos predominantes en los cuales se desarrolla el fitobentos son la tosca, el limo y la arcilla (Feijoó & Lombardo, 2007; Giorgi et al., 2005).

Los factores ambientales con mayor influencia en el desarrollo de la biomasa y en la composición del fitobentos de los ambientes lóticos son: la disponibilidad de nutrientes (Biggs, 1996; Gómez & Licursi, 2001; Potapova & Charles, 2005), la velocidad de la corriente (Giorgi et al., 2005; Giorgi, 1998; Steinman & McIntire, 1986), la luz incidente (Hill, 1996; Lange et al., 2011; Steinman & McIntire, 1987) y la temperatura del agua (DeNicola, 1996; Stancheva et al., 2012). Por otro lado, en arroyos someros y sin bosques de ribera, como es el caso de los arroyos de la región pampeana, la estructura del fitobentos puede estar condicionada por la biomasa y la cobertura de las macrófitas. En estos ambientes las macrófitas pueden ejercer un efecto de sombreado además de competir por los nutrientes disponibles en el agua y de proporcionar refugio para los herbívoros que se alimentan del fitobentos en algunas épocas del año (Giorgi et al., 2005).

El tipo de sustrato también condiciona la composición de especies y la abundancia de las mismas (Burkholder, 1996; Sabater et al., 1998; Yang & Flower, 2012). Sin embargo, cuando se realizan análisis a escala ecorregional algunos indicadores del fitobentos -por ejemplo, los basados en la autoecología de los taxa- reflejan consistentemente el gradiente ambiental subyacente a la estructura de los ensamblajes, independientemente del sustrato a partir del cual se tome la muestra (Potapova & Charles, 2005).

Existen numerosos antecedentes del estudio del fitobentos en sistemas lóticos de la región pampeana. En particular se pueden mencionar los que analizan algunos de los factores determinantes de la comunidad en arroyos poco impactados de la cuenca del río Luján (Giorgi et al., 2005; Giorgi et al., 1998, 2003; Giorgi & Malacalza, 1994); el estudio de Sierra (2009), que analiza la relación entre parámetros estructurales y funcionales de la comunidad y la calidad del agua; y los estudios extensivos a escala de cuenca realizados en el río Salado (Dos Santos, 2015) y en el arroyo El Pescado (Delgado et al., 2023). Algunos trabajos se enfocan particularmente en

los ensambles de diatomeas epipélicas (Hassan et al., 2009), y en su rol como indicadoras de las condiciones ambientales (Gómez, 1998, 1999; Gómez & Licursi, 2001; Licursi et al., 2016; Licursi, 2005); mientras que otros consideran a toda la comunidad y analizan los efectos de la contaminación en arroyos con distintos niveles de impacto antrópico (Cochero et al., 2013; Gómez et al., 2008; Sierra & Gomez, 2007; Sierra et al., 2013). La comunidad fitobentónica refleja consistentemente las diferencias en las características hidrológicas, físicas y químicas de los ambientes lóticos a escala de cuenca (Dos Santos, 2015) y también a escala regional (Potapova & Charles, 2005). Sin embargo, no existen antecedentes en la zona de estudio de trabajos que evalúen los factores determinantes de la estructura del fitobentos teniendo en cuenta variables asociadas a escala regional. En arroyos pampeanos poco disturbados, donde las concentraciones de nutrientes son naturalmente elevadas y la velocidad de la corriente es baja como consecuencia de la escasa pendiente del paisaje (Rodrigues Capítulo et al., 2010), las variaciones en la luz y en la temperatura asociadas con el gradiente latitudinal de la región podrían ser factores determinantes para la estructura del fitobentos. Por este motivo, se considera adecuado analizar la influencia de las variables ambientales asociadas al gradiente latitudinal de la región pampeana en la estructura de la comunidad en arroyos que presentan las condiciones menos disturbadas posibles en el estado actual del paisaje.

- Los *objetivos específicos* de este capítulo son:
 - ☀ Describir el fitobentos desarrollado sobre los sustratos naturales hallados en los lechos de arroyos poco disturbados de la región pampeana mediante parámetros estructurales considerando diferencias entre invierno y verano.
 - ☀ Evaluar la influencia de las condiciones ambientales a lo largo del gradiente latitudinal regional en la estructura del fitobentos.
 - ☀ Analizar la composición de la comunidad en base a sus rasgos y grupos morfológico-funcionales.

- Se plantea responder los siguientes interrogantes:
 - ❖ ¿La estructura del fitobentos en los arroyos pampeanos responde de manera diferente a las condiciones ambientales en diferentes épocas del año?
 - ❖ ¿Cuáles son los rasgos y grupos morfológico-funcionales dominantes en el fitobentos desarrollado sobre sustratos naturales en los tramos estudiados?
 - ❖ ¿Cuál es el principal gradiente ambiental que determina las variaciones en la estructura de la comunidad?

- ❖ ¿Alguno de los enfoques considerados proporciona más información acerca de la relación entre la comunidad y los determinantes ambientales?

- **Hipótesis:**

- IV. La biomasa del fitobentos será mayor durante el invierno como consecuencia de una mayor disponibilidad de recursos -luz y nutrientes- dado que en esta época del año el desarrollo de las macrófitas es menor y como consecuencia será menor la atenuación de la luz por sombreado y la competencia por los nutrientes.
- V. Las variables ambientales asociadas al gradiente latitudinal serán las principales determinantes de la estructura del fitobentos en los arroyos pampeanos poco disturbados.
- VI. Los enfoques basados en rasgos y grupos morfológicos funcionales serán más informativos respecto del enfoque tradicional basado en la composición de taxa y descriptores estructurales, dado que sintetizan las relaciones entre los individuos de la comunidad y el ambiente.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo y de laboratorio

En invierno de 2017 y verano de 2018 se realizaron muestreos en los tramos de arroyos seleccionados como representativos de condiciones poco disturbadas de la región pampeana. Los criterios para la selección de estos tramos, su ubicación geográfica y codificación fueron previamente descriptos en el **Capítulo 3**. En cada ocasión se tomaron cinco muestras de fitobentos, para la estimación de los siguientes parámetros estructurales: concentración de clorofila-a, peso seco libre de cenizas, densidad total y de grandes grupos taxonómicos, riqueza de especies e índices de diversidad y de equitatividad. Las variables ambientales consideradas fueron: temperatura del agua (°C), temperatura del aire (°C), irradiancia en la superficie (kWh/m²/día), irradiancia en el agua (LUX), conductividad (μS/cm), pH, oxígeno disuelto (mg/l), sólidos totales en suspensión (TSS) (g/l), fósforo reactivo soluble (SRP) (mg/l), nitratos (N-NO₃⁻) (mg/l), nitritos (N-NO₂⁻) (mg/l), amonio (N-NH₄⁺) (μg/l), velocidad (m/s) y caudal (l/s) (métodos previamente descriptos en la sección **Metodología General**).

Para la obtención de las muestras de fitobentos se recolectaron 5 minicorers (área=3,14 cm²) (Biggs & Kilroy, 2000) representando al sustrato predominante en cada tramo y en cada ocasión de muestreo (**tabla 1**). Las muestras obtenidas se homogeneizaron y se fraccionaron separando 3 alícuotas: una de ellas destinada a los análisis microscópicos fue fijada con formol 4% (v/v) y las otras dos, destinadas a la estimación de biomasa fueron refrigeradas y mantenidas en oscuridad hasta su procesamiento. La **biomasa del fitobentos** se calculó mediante la estimación de la concentración de clorofila *a* y mediante la medición del peso seco libre de cenizas (PSLC). La biomasa y la densidad total de la comunidad se expresaron en función de la superficie de sustrato. Estos parámetros fueron estimados según lo descripto previamente en la sección **Metodología General**.

Tabla 1. Tipo de sustrato en cada tramo de arroyo estudiado durante el invierno y verano.

<i>Arroyo</i>	Tipo de sustrato		
	Cod.	Invierno	Verano
<i>Vagues</i>	1	tosca	limo
<i>Todos los Santos</i>	2	tosca y limo	tosca y limo
<i>Botija</i>	3	limo	tosca
<i>La Choza</i>	4	tosca	tosca
<i>La Verde</i>	5	tosca y limo	limo
<i>Helves</i>	6	tosca	tosca
<i>Crespo</i>	7	tosca	tosca
<i>Beker</i>	8	limo	limo
<i>Cortaderas</i>	9	limo y tosca	limo
<i>Langueyú</i>	10	tosca	tosca y limo
<i>Nievas</i>	11	limo	tosca
<i>Tiempo Perdido</i>	12	tosca	tosca
<i>Mosso</i>	13	limo	limo
<i>Cipion</i>	14	arena y tosca	tosca
<i>Laprida</i>	15	tosca	tosca
<i>Cañada</i>	16	arcilla y tosca	tosca
<i>Pila</i>	17	limo y tosca	-
<i>Venado</i>	18	arena y tosca	arena

Determinaciones de la composición del fitobentos:

El **análisis cualitativo** de las muestras de fitobentos se realizó con un microscopio óptico Olympus CX31 a una magnificación de 400X y 600X, entre porta y cubreobjetos. Para la determinación de los taxa se empleó bibliografía específica de cada grupo taxonómico: Bourrelly (1972); Cox (1996); John et al. (2011); Komarek (2013); Komarek & Anagnostidis (1999, 2005); Kramer & Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991); Metzeltin & Garcia-Rodriguez (2003); Michetti et al., (2010); Printz (1964). Se determinó la composición específica hasta el nivel taxonómico más bajo posible. Además, se reconocieron las formas de vida, el modo de adhesión -en los casos en que fue observable- y características morfológicas para la posterior asignación a las distintas categorías de rasgos y grupos morfológico-funcionales.

La **cuantificación del fitobentos** se realizó empleando cámaras de conteo tipo Palmer-Maloney (0,105 ml y 0,5 ml), con un microscopio óptico Olympus CX31 a una magnificación de 100X. Las muestras con excesiva cantidad de material orgánico y/o inorgánico fueron diluidas y luego homogeneizadas para facilitar su observación al microscopio (Gómez et al., 2009). Se contaron transectas hasta alcanzar una densidad mínima de 300 células o unidades celulares, en los casos

en los cuales las densidades celulares eran muy bajas se optó por estandarizar el esfuerzo de conteo en base al número de cámaras cuantificadas. En el caso de las cianobacterias filamentosas se consideró que 10 μm de longitud equivalen a una unidad celular (Biggs & Kilroy, 2000; Gómez et al., 2009; Stevenson & Bahls, 1999). Se realizó el conteo de 3 réplicas de cada arroyo y estación de estudio, y se determinó la densidad total de taxa (número de células/ m^2 de sustrato) y de los grandes grupos taxonómicos. Los taxa identificados fueron clasificados utilizando agrupamientos basados en combinaciones de rasgos morfológicos-funcionales y gremios ecológicos de diatomeas. Se emplearon las mismas categorías consideradas para el epifiton y previamente descritas en el **Capítulo 4**. Además, se calcularon los índices de diversidad de Shannon & Wiener (H') (Shannon & Weaver, 1949) y de equitatividad (J') (Pielou, 1969), y la riqueza de especies (S) como se describe previamente en la sección **Metodología General**.

La identificación y cuantificación de las muestras de biofilm se realizaron en el laboratorio de la División Ficología “Dr. Sebastián Guarrera” del Museo de La Plata, FCNyM, UNLP.

Análisis de datos

Para evaluar si la estructura de la comunidad fue diferente entre las estaciones de invierno y verano se realizaron test t de Student considerando los siguientes parámetros: concentración de clorofila a , PSLC, densidad total y de grandes grupos taxonómicos, riqueza de especies e índices de diversidad y equitatividad. Los supuestos de normalidad y homocedasticidad fueron evaluados mediante los test Shapiro-Wilk y Levene respectivamente (Zar, 1999). Las variables que no cumplieron estas asunciones fueron transformadas mediante las fórmulas: $\log_{10}(x)$ y $\log_{10}(x+1)$. Los casos en los que aun transformando las variables no se cumplieron los supuestos necesarios para el análisis paramétrico fueron analizados mediante el test de Mann Whitney-Wilcoxon (Zar, 1999). Estos análisis se realizaron con el software de acceso libre R 3.6.0, empleando los paquetes stats (R Core Team, 2019), car (Fox & Weisberg, 2019) y coin (Horthon et al., 2006).

Con la finalidad de identificar los principales determinantes ambientales de la estructura del fitobentos se realizaron análisis de ordenación restringida o de gradiente directo. Las variables abióticas utilizadas fueron: temperatura del agua, temperatura del aire, irradiancia en la superficie, irradiancia en el agua, conductividad, pH, oxígeno disuelto, sólidos totales en suspensión, fósforo reactivo soluble, nitratos, velocidad (m/s), caudal (l/s) y el tipo de sustrato. Las variables bióticas consideradas como descriptoras estructurales generales del fitobentos fueron: densidad total, concentración de clorofila a , peso seco libre de cenizas, riqueza de

especies y equitatividad. Además, para analizar las variaciones en la composición del fitobentos se utilizaron: la densidad absoluta de cada taxa, las de cada combinación de rasgos morfológico-funcionales y las de los gremios ecológicos de diatomeas. En el caso de las densidades absolutas de taxa, se seleccionaron aquellos taxa cuya densidad relativa fue mayor o igual a 5 %. Mientras que, para las combinaciones de rasgos y los gremios ecológicos se utilizaron las densidades absolutas de la totalidad de los taxa identificados que fueron asignados a estas categorías.

Para elegir el análisis de ordenación restringido más adecuado se evaluó si la respuesta de las variables bióticas era lineal o unimodal mediante el Análisis de Correspondencia Destendenciado (DCA). La máxima longitud del gradiente en los DCA realizados en base a las densidades absolutas de los taxa de invierno y verano superó las 4 unidades de desvío estándar. Esto indica que la respuesta de las variables bióticas analizadas es de tipo unimodal, por lo que el análisis de ordenación restringido más adecuado es el Análisis de Correspondencia Canónica (CCA) (Leps & Smilauer, 2003). La máxima longitud del gradiente en los DCA realizados en base a los descriptores generales de la comunidad, combinaciones de rasgos morfológico-funcionales y gremios ecológicos de diatomeas fue menor a 3 unidades de desvío estándar. Esto indica una respuesta de tipo lineal de las variables bióticas, por lo que el análisis de ordenación restringido más adecuado es el Análisis de Redundancia (RDA) (Leps & Smilauer, 2003).

Previo a la realización de los análisis de ordenación restringida, las variables ambientales cuantitativas fueron transformadas a logaritmo -con la excepción del pH- para atenuar la influencia de los valores extremos en la ordenación- y se evaluó el ajuste a la distribución normal de las mismas mediante el test de Shapiro-Wilk (Zar, 1999)-. Las relaciones entre las variables se evaluaron mediante la correlación de Pearson con la finalidad de excluir del análisis a aquellas que estuvieran muy correlacionadas ($r > 0,85$). Para evitar la multicolinealidad se conservaron sólo aquellas variables con factor de inflación de la varianza < 10 . La variable cualitativa tipo de sustrato fue transformada en las variables *dummy* binarias: tosca, arena y limo (Borcard et al., 2018). Las variables bióticas: combinaciones de rasgos morfológicos-funcionales y gremios ecológicos fueron transformadas usando la transformación Hellinger para evitar problemas tales como el efecto de arco en la ordenación y la elevada correlación por la cantidad de doble ceros en la matriz (Legendre & Gallagher, 2001). Para el análisis de los descriptores generales del fitobentos, la densidad total, la concentración de clorofila a , el peso seco libre de cenizas y la riqueza de taxa fueron transformadas a $\log(x+1)$.

El primer paso para realizar los CCA y RDA consistió en el análisis de un modelo global que incluyó a todas las variables ambientales o explicatorias y las variables bióticas o respuesta. La

significancia del modelo y de los primeros ejes de la ordenación fueron testeados mediante el test de permutación de Monte Carlo (999 iteraciones). A partir del modelo global significativo se procedió a la selección de las variables explicatorias más relevantes a partir de la selección hacia delante (*forward selection*), con un criterio de detención basado en el nivel de significación y en el coeficiente de determinación ajustado (R^2_{ADJ}) (Blanchet et al., 2008). A su vez, las variables significativas ($p < 0,05$) y aquellas fuertemente correlacionadas con los primeros ejes fueron incorporadas en un modelo parsimonioso, cuya significancia -al igual que la de los ejes canónicos- se testeó de la misma manera que el modelo global mediante el Test de permutación de Monte Carlo (999 iteraciones) (Borcard et al., 2018). Estos análisis se realizaron con el software de acceso libre R 3.6.0, empleando el paquete *vegan* v2.5-7 (Oksanen et al., 2020).

RESULTADOS

Análisis de la estructura de la comunidad:

La concentración promedio de clorofila *a* del fitobentos fue mayor en verano que en invierno, con la excepción de los arroyos Helves (Cod. 5), Cipion (Cod. 14) y Venado (Cod. 18). Los valores máximo y mínimo se registraron durante el verano en los arroyos La Choza (Cod. 4) (304,98 mg/m²) y Mosso (Cod. 13) (5,56 mg/m²) respectivamente. En este último arroyo las concentraciones estimadas fueron bajas en ambas estaciones (7,54 mg/m² en invierno y 5,56 mg/m² en verano). El PSLC fue mucho más variable entre tramos y estaciones, pero al igual que la clorofila *a* fue superior en la mayoría de los arroyos durante el verano. El valor máximo estimado fue 6085,31 g/m² en Beker (Cod. 8) en verano, mientras que el mínimo fue de 270,34 g/m² y se registró en La Choza (Cod. 4) en el invierno (**Tabla 2**).

El índice de autotrofia (IA) tuvo valores muy superiores a 200 en ambas estaciones y en todos los arroyos, indicando que la comunidad fue predominantemente heterotrófica en las dos estaciones del año (**Tabla 3**).

En las muestras de fitobentos de invierno se reconocieron 133 taxa. Dado que la mayoría tuvieron escasa representación en el conjunto de las muestras, en la **tabla 4** se presenta el listado de los 75 taxa que tuvieron una abundancia relativa superior al 2%. El grupo taxonómico con mayor representación en cuanto al número de taxa fue Bacillariophyta con 47, seguido por Cianobacteria con 23 y Chlorophyta con 5. Los taxa con mayor frecuencia de ocurrencia en las muestras fueron las cianobacterias *Jaaginema subtilissimum*, *Kamptonema chlorinum* y *Leptolyngbya* sp. 2; y las diatomeas *Melosira varians*, *Cocconeis placentula*, *Ulnaria ulna* y *Denticula elegans*. Las Cianobacteria fueron dominantes en 10 de los arroyos, mientras que las Bacillariophyta dominaron en 7 (considerando como dominante un porcentaje de abundancia

superior al 50%). Las Chlorophyta alcanzaron un porcentaje máximo de 25% en Cipion (Cod. 14) (**figura 1a**).

En las muestras de fitobentos de verano se reconocieron 180 taxa, de los cuales 59 tuvieron una abundancia relativa superior al 2% y se presentan en la **tabla 5**. El grupo taxonómico con mayor representación en cuanto al número de taxa fue Bacillariophyta con 31, seguido por Cianobacteria con 24 y Chlorophyta con 3 taxa. Los taxa con mayor frecuencia de ocurrencia en las muestras fueron las cianobacterias *Leptolyngbya* sp. 2, *Kamptonema formosum*, *Jaaginema subtilissimum*, *Lyngbya martensiana* y *Leptolyngbya* sp. 1; y las diatomeas *Cocconeis placentula*, *Denticula elegans* y *Melosira varians*. Las Cianobacteria fueron dominantes en 12 de los arroyos, mientras que las Bacillariophyta dominaron 5. Las Chlorophyta alcanzaron un porcentaje máximo de 21% en Tiempo Perdido (Cod. 12) (**figura 1b**).

El listado de los taxa hallados en el fitobentos de los arroyos estudiados en invierno y verano, con sus respectivos autores y los acrónimos de aquellos empleados en los análisis multivariados (cuya abundancia relativa fue mayor o igual a 5%) se encuentran en la **Tabla A7** del **Material Anexo**.

Tabla 2. Valor promedio y desvío estándar de la concentración de clorofila *a* (mg/m²), y del peso seco libre de cenizas del fitobentos (PSLC) (mg/m²) en cada tramo de arroyo de estudio durante el invierno y verano. Cod.: Código numérico asociado a cada tramo de arroyo.

<i>Arroyo</i>	Cod.	Clorofila <i>a</i> (mg/m²)				PSLC (g/m²)			
		Invierno		Verano		Invierno		Verano	
		Promedio	Desvío	Promedio	Desvío	Promedio	Desvío	Promedio	Desvío
<i>Vagues</i>	1	10,12	13,61	58,11	23,81	822,17	436,38	2287,02	384,59
<i>Todos los Santos</i>	2	15,28	5,53	35,71	14,73	2403,27	1664,42	1919,33	369,01
<i>Botija</i>	3	32,54	28,51	64,34	55,50	302,83	116,81	1523,56	535,23
<i>La Chozza</i>	4	152,58	53,38	304,98	223,98	270,34	65,50	938,59	174,80
<i>La Verde</i>	5	218,05	142,86	223,35	132,09	2793,38	2644,13	975,42	120,37
<i>Helves</i>	6	153,77	91,61	95,80	59,43	1738,04	223,16	2312,90	229,77
<i>Crespo</i>	7	56,74	55,46	57,25	29,36	1769,10	661,59	1052,21	451,58
<i>Beker</i>	8	16,67	1,57	18,71	2,25	1444,12	441,75	6085,31	6241,96
<i>Cortaderas</i>	9	5,75	5,33	25,79	21,35	1326,88	184,28	4023,98	2396,35
<i>Langueyú</i>	10	10,32	1,24	68,31	34,20	864,21	408,03	699,31	163,25
<i>Nievas</i>	11	48,61	41,22	61,22	35,14	1932,31	1603,21	1319,18	205,32
<i>Tiempo Perdido</i>	12	16,27	12,94	41,10	32,49	1335,55	824,73	1257,31	465,08
<i>Mosso</i>	13	7,54	6,98	5,56	2,09	2095,28	288,54	3206,71	1169,04
<i>Cipion</i>	14	107,54	80,83	16,86	7,15	797,53	268,16	935,70	429,99
<i>Laprida</i>	15	72,22	97,78	82,74	121,66	718,57	548,25	1557,98	3977,61
<i>Cañada</i>	16	43,45	18,51	58,53	13,53	1073,40	154,55	4752,65	4590,23
<i>Pila</i>	17	97,62	39,34	-	-	883,95	104,60	-	-
<i>Venado</i>	18	60,12	27,89	17,46	12,15	677,64	645,08	1024,77	347,78

Tabla 3. Índice de Autotrofia (IA) estimado a partir de los cocientes entre la concentración de clorofila *a* (mg/m²) y el peso seco libre de cenizas (mg/m²) del fitobentos para las estaciones de invierno y verano. Cod.: Código numérico asociado al tramo de arroyo.

IA			
Arroyo	Cod.	Invierno	Verano
<i>Vagues</i>	1	81252,07	39360,00
<i>Todos los Santos</i>	2	157309,20	53742,69
<i>Botija</i>	3	9306,82	23679,47
<i>La Chozza</i>	4	1771,81	3077,54
<i>La Verde</i>	5	12810,75	4367,23
<i>Helves</i>	6	11303,17	24142,32
<i>Crespo</i>	7	31176,46	18377,74
<i>Beker</i>	8	86649,13	325295,94
<i>Cortaderas</i>	9	230608,79	156010,44
<i>Langueyú</i>	10	83763,68	10237,45
<i>Nievas</i>	11	39751,35	21547,13
<i>Tiempo Perdido</i>	12	82089,43	30592,48
<i>Mosso</i>	13	277907,29	577222,77
<i>Cipion</i>	14	7416,29	55483,04
<i>Laprida</i>	15	9949,65	18830,73
<i>Cañada</i>	16	24703,47	81199,95
<i>Pila</i>	17	9055,29	-
<i>Venado</i>	18	11271,99	58692,91

Tabla 4. Taxa de algas dominantes (abundancia relativa >2%) presentes en las muestras de fitobentos en cada tramo de arroyo de estudio durante el invierno. Cod.: Código numérico asociado a cada tramo de arroyo.

Invierno Cod.	Tramos de Arroyos																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Bacillariophyta																		
<i>Achnantheidium aff delicatulum</i>								X										
<i>Amphora libyca</i>	X									X								
<i>Amphora ovalis</i>												X						X
<i>Bacillaria paxillifera</i>					X													
<i>Cocconeis placentula</i>								X	X	X		X	X					
<i>Craticula aff ambigua</i>										X								X
<i>Cyclotella sp.</i>										X								
<i>Cymbella sp.</i>							X											
<i>Denticula elegans</i>	X					X			X			X			X			
<i>Diadesmis sp.</i>		X										X						
<i>Diatoma vulgaris</i>														X				
<i>Epithemia adnata</i>		X																
<i>Gomphonema gracile</i>		X																
<i>Gomphonema olivaceum</i>	X		X							X								
<i>Gomphonema parvulum</i>								X	X					X				
<i>Gyrosigma aff acuminatum</i>											X							
<i>Hantzschia amphioxys</i>																X		
<i>Melosira sp.</i>		X																
<i>Melosira varians</i>	X	X			X					X	X	X			X			
<i>Navicula aff lanceolata</i>							X							X				
<i>Navicula aff tripunctata</i>								X				X						
<i>Navicula gregaria</i>								X										
<i>Navicula sp. 4</i>							X											
<i>Navicula sp. 5</i>					X													
<i>Navicula veneta</i>						X			X		X		X					
<i>Nitzschia aff amphibia</i>				X	X													X
<i>Nitzschia aff heufleriana</i>				X														
<i>Nitzschia aff intermedia</i>				X														
<i>Nitzschia aff recta</i>										X								
<i>Nitzschia aff sigma</i>																		X
<i>Nitzschia palea</i>								X										
<i>Nitzschia sp.2</i>	X														X			
<i>Nitzschia sp.1</i>					X	X												
<i>Pennada 1</i>																		X
<i>Pennada 2</i>							X											X
<i>Pinnularia aff maior</i>										X								
<i>Pinnularia aff microstauron</i>													X					
<i>Pinnularia sp.</i>										X								
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i>																		

Tabla 4. Continuación.

Cod.	Tramos de Arroyos																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Bacillariophyta																		
<i>Rhopalodia aff musculus</i>													X					X
<i>Rhopalodia aff operculata</i>													X					
<i>Rhopalodia gibba</i>		X																X
<i>Rhopalodia gibberula</i>													X					
<i>Surirella aff ovalis</i>					X			X										X
<i>Surirella sp.</i>	X																	X
<i>Tryblionella acuminata</i>																		X
<i>Ulnaria ulna</i>	X	X			X					X								X
Chlorophyta																		
<i>Cladophora sp.</i>														X				
Filamentosa 1		X																
Filamentosa 2												X						
<i>Oedogonium sp.</i>				X														
Ulothrical												X						
Cianobacteria																		
Colonial 1														X				
Colonial 2														X				
Colonial 3										X								
Colonial 4												X						
Filamentosa 1		X																
Filamentosa 2							X											
Filamentosa 3					X				X		X							
<i>Heteroleibleinia kuetzingii</i>			X															X
<i>Heteroleibleinia rigidula</i>			X	X	X													
<i>Jaaginema subtilissimum</i>	X	X			X					X		X	X					X
<i>Kamptonema chlorinum</i>	X	X						X		X	X							
<i>Kamptonema formosum</i>					X					X						X	X	
<i>Leptolyngbya sp.1</i>		X	X		X										X			
<i>Leptolyngbya sp.2</i>		X						X				X					X	X
<i>Lyngbya martensiana</i>			X	X	X						X							
<i>Oscillatoria sp.</i>								X					X	X				
<i>Oscillatoria tenuis</i>																X		
<i>Phormidium sp. 1</i>				X														
<i>Phormidium sp.2</i>	X											X	X					
<i>Phormidium sp. 3</i>				X											X			
<i>Pseudanabaena sp.</i>	X																	
<i>Trichocoleus sp.1</i>															X			
<i>Trichocoleus sp.2</i>	X																	

Tabla 5. Taxa de algas dominantes (abundancia relativa >2%) presentes en las muestras de fitobentos en cada tramo de arroyo de estudio durante el verano.

Verano Cod.	Tramos de Arroyos																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	18	
Bacillariophyta																		
<i>Amphora libyca</i>	X											X						
<i>Amphora ovalis</i>			X						X									
<i>Cocconeis placentula</i>	X						X	X	X		X		X	X		X	X	
<i>Cyclotella</i> sp.					X											X	X	
<i>Cymbella</i> aff <i>affinis</i>			X			X												
<i>Denticula elegans</i>			X	X		X			X				X		X	X		
<i>Gomphonema gracile</i>	X						X											
<i>Gomphonema olivaceum</i>						X				X								
<i>Gomphonema parvulum</i>									X								X	
<i>Melosira varians</i>	X						X	X	X	X	X							
<i>Navicula</i> aff <i>accomoda</i>													X					
<i>Navicula</i> aff <i>lanceolata</i>											X		X					
<i>Navicula</i> aff <i>tripunctata</i>						X	X	X										
<i>Navicula</i> sp. 6											X							
<i>Navicula veneta</i>			X										X	X		X		
<i>Nitzschia</i> aff <i>frustulum</i>														X		X		
<i>Nitzschia</i> aff <i>hantzschiana</i>													X					
<i>Nitzschia</i> aff <i>umbonata</i>																X		
<i>Nitzschia palea</i>			X	X		X								X				
<i>Nitzschia</i> sp.1																	X	
Pennada 1																	X	
<i>Pinnularia</i> aff <i>microstauron</i>													X					
<i>Pleurosira laevis</i>							X											
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i>							X						X	X				
<i>Rhopalodia</i> aff <i>operculata</i>													X					
<i>Rhopalodia</i> sp.									X				X				X	
<i>Rhopalodia gibba</i>		X															X	
<i>Rhopalodia gibberula</i>									X				X					
<i>Surirella</i> aff <i>ovalis</i>	X								X							X		
<i>Surirella</i> aff <i>robusta</i>										X								
<i>Ulnaria ulna</i>	X						X	X	X									
Chlorophyta																		
<i>Coelastrum</i> sp.													X					
Colonial 1													X					
<i>Desmodesmus opoliensis</i> var. <i>mononensis</i>													X					

Tabla 5. Continuación.

Verano Cod.	Tramos de Arroyos																	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	18	
Cianobacteria																		
<i>Anabaena</i> sp.		X											X					
<i>Aphanocapsa elachista</i>												X						
Colonial 5																	X	
Colonial 6														X				
Filamentosa 4							X											
<i>Heteroleiblenia kuetzingii</i>											X				X			
<i>Heteroleiblenia rigidula</i>																X		
<i>Jaaginema geitleri</i>					X				X									
<i>Jaaginema subtilissimum</i>	X	X		X			X		X					X				
<i>Kamptonema chlorinum</i>												X						
<i>Kamptonema formosum</i>					X	X			X	X	X						X	
<i>Leiblenia epifitica</i>															X			
<i>Leptolyngbya</i> sp.1		X			X		X					X					X	
<i>Leptolyngbya</i> sp. 2	X	X	X		X			X		X	X	X			X	X		
<i>Lyngbya martensiana</i>	X			X									X		X		X	
<i>Merismopedia punctata</i>												X						
<i>Microcoleus</i> sp.						X												
<i>Nodularia spumigena</i>										X								
<i>Oscillatoria</i> sp.			X															
<i>Oscillatoria tenuis</i>											X							
<i>Phormidium</i> sp. 1										X								
<i>Phormidium</i> sp. 2			X			X							X				X	
<i>Phormidium</i> sp. 3														X				
<i>Phormidium</i> sp. 4		X																
Euglenophyta																		
Euglenofita enquistada							X											

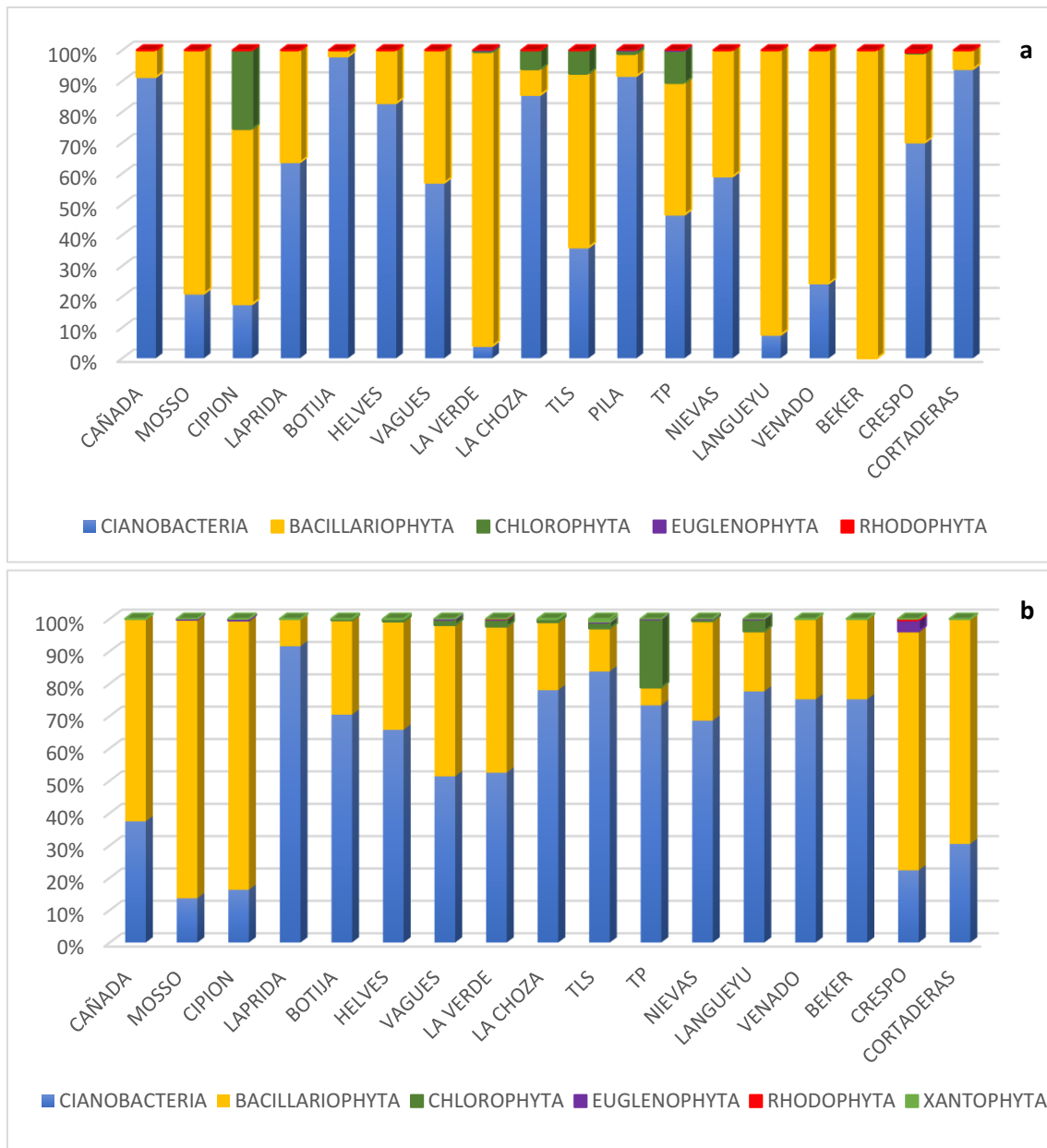


Figura 1. Composición porcentual de los grandes grupos taxonómicos del fitobentos en los arroyos ordenados de norte a sur: a) en invierno y b) verano.

La densidad total promedio reflejó un mayor desarrollo del fitobentos durante el verano ($p_{denT} < 0,001$) (**figura 2 c**). Esta tendencia también se observa en la densidad total de los grandes grupos taxonómicos, aunque las diferencias fueron significativas sólo en Cianobacteria y Euglenophyta ($p_{Cya} < 0,001$, $p_{Eugle} < 0,05$), y no en el caso de las Bacillariophyta y las Chlorophyta (**figura 3 a, b, c y d**). Además, la riqueza de especies (S) fue superior durante el verano ($p_s < 0,05$) (**figura 2 d**). El logaritmo de la concentración de clorofila a y del PSLC, junto con la densidad de Chlorophyta, y los índices de diversidad de Shannon (H') y equitatividad de Pielou (J') no reflejaron diferencias significativas entre las estaciones (**figuras 2 a y b; y figura 3 b, e y f**). Los grupos taxonómicos

Xanthophyta y Rhodophyta estuvieron escasamente representados en las muestras del fitobentos tanto de invierno como de verano, por lo cual no fueron representados gráficamente.

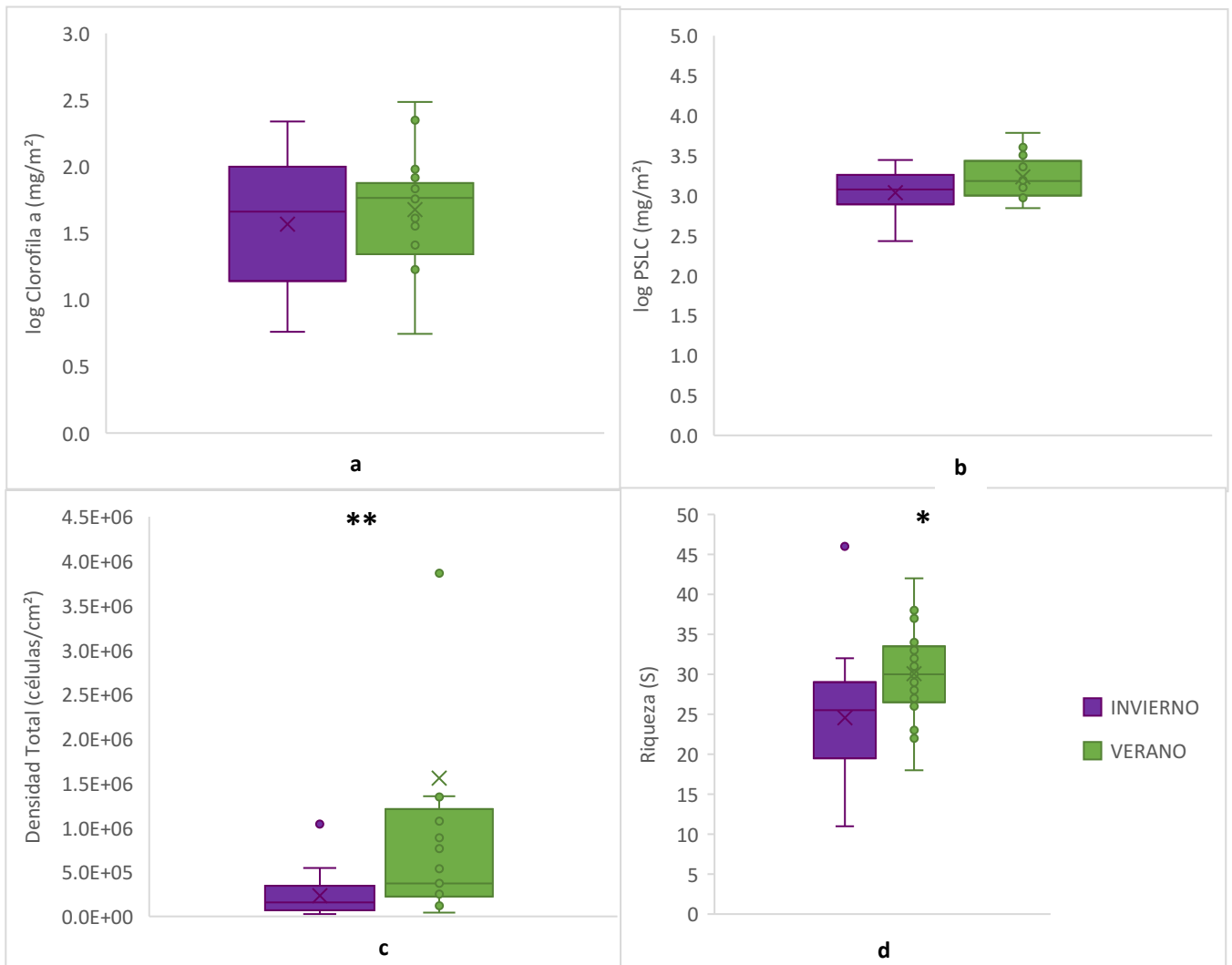


Figura 2. Diagrama de cajas del logaritmo de: a) la concentración de clorofila *a* (mg/m²); b) el peso seco libre de cenizas del fitobentos (PSLC) (mg/m²); c) densidad total del fitobentos (células/cm²) y d) la riqueza (S) (número de taxa totales) en los tramos de arroyos de estudio en invierno y verano. Los símbolos *, ** representan diferencias significativas entre las estaciones invierno y verano. *p<0,05 and ** p<0,001

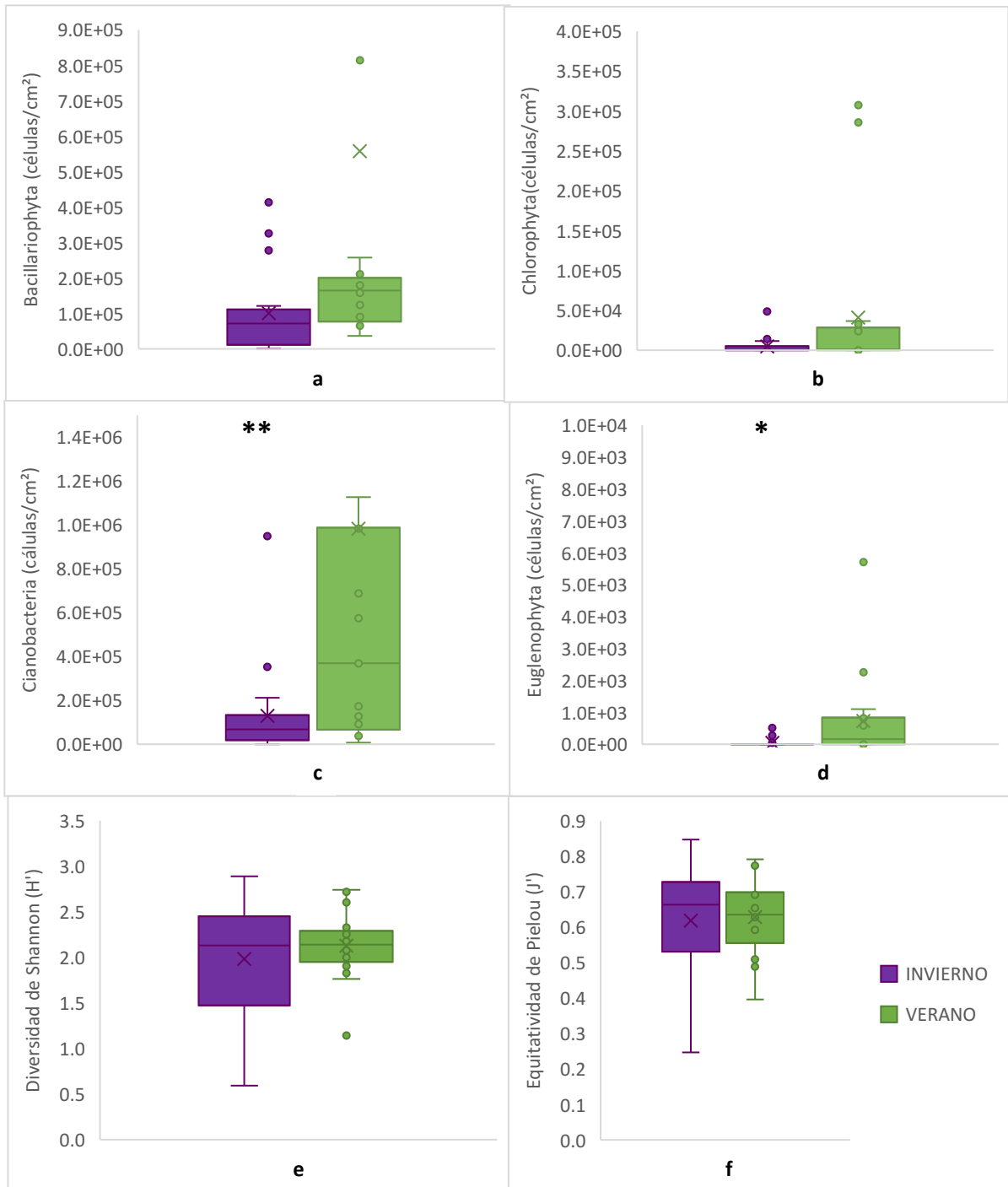


Figura 3. Diagrama de cajas de la densidad total de los grandes grupos taxonómicos del fitobentos: a) Bacillariophyta, b) Chlorophyta, c) Cianobacteria, d) Euglenophyta, e) y de los Índices de diversidad de Shannon (H') f) y de equitatividad de Pielou (J'), en los tramos de arroyos estudiados en invierno y verano. Los símbolos *, ** representan diferencias significativas entre las estaciones invierno y verano. *p<0,05, ** p<0,001

Las densidades totales e índices estimados para cada tramo de arroyo por estación, y los resultados de las pruebas de normalidad, homocedasticidad y valor de p de las comparaciones de medias se encuentran en las **tablas A8 y A9** del **Material Anexo**.

Representación espacial de la composición del fitobentos empleando distintos enfoques:

Las densidades totales del fitobentos durante el invierno variaron entre $2,82 \cdot 10^4$ y $1,04 \cdot 10^6$ células/cm². El valor mínimo se registró en el arroyo Crespo (Cod. 7) ubicado en el sureste de la provincia de Buenos Aires, seguido por el arroyo Botija (Cod. 3) en el noroeste de la misma. Las máximas densidades se hallaron en Pila (Cod. 17), Venado (Cod. 17), Helves (Cod. 6) distribuidos en la provincia de Buenos Aires, y Mosso (Cod. 13) en el sur de Córdoba (**figura 4a**).

En cambio, el rango de variación de las densidades totales del fitobentos durante el verano fue mayor, con mínimos de $4,39 \cdot 10^4$ y máximos de $1,46 \cdot 10^7$ células/cm². El valor mínimo se registró en Cipion (Cod. 14) al sur de Córdoba, y las máximas densidades en los tramos de La Verde (Cod. 5), La Choza (Cod. 4), Tiempo Perdido (Cod. 12) y Todos los santos (Cod. 2) distribuidos en la provincia de Buenos Aires (**figura 4b**).

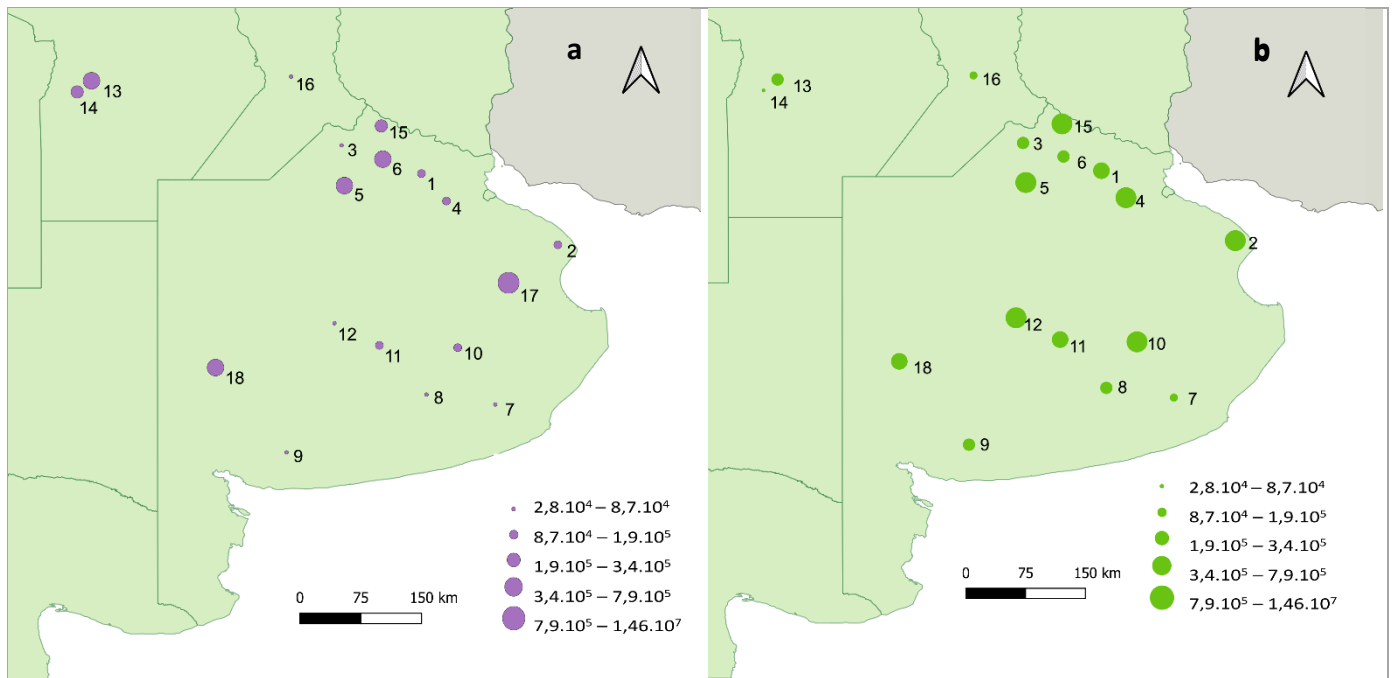


Figura 4. Mapas de densidad total del fitobentos de invierno a) y de verano b).

La combinación de rasgos morfológicos funcionales dominante durante el invierno fue *f_low* en diez tramos de arroyos distribuidos en la zona norte y centro de Buenos Aires y el sur de Santa Fe. Siguiendo en orden de importancia, la combinación *u_low* fue dominante en cinco tramos ubicados principalmente en el sur de Buenos Aires y uno en Córdoba. La combinación *f_med* fue dominante en dos tramos y *u_high* en uno en el sur de Córdoba. El resto de las combinaciones (*c_low*, *c_med* y *u_med* y *fla_low*) estuvieron escasamente representadas (**figura 5a**).

La combinación de rasgos dominante en el verano fue *f_low* en doce tramos de arroyos distribuidos en la provincia de Buenos Aires. La combinación *u_low* fue dominante en tres tramos ubicados dos en el sur de Córdoba y uno en el sur de Santa Fe; y *f_med* en dos tramos en el norte de Buenos Aires. El resto de las combinaciones (*c_low*, *c_med*, *u_med*, *u_high* y *fla_low*) estuvieron escasamente representadas, con la excepción de *u_high* en unos de los tramos del sur de Córdoba, y *c_low* en uno de Buenos Aires (*figura 5 b*).

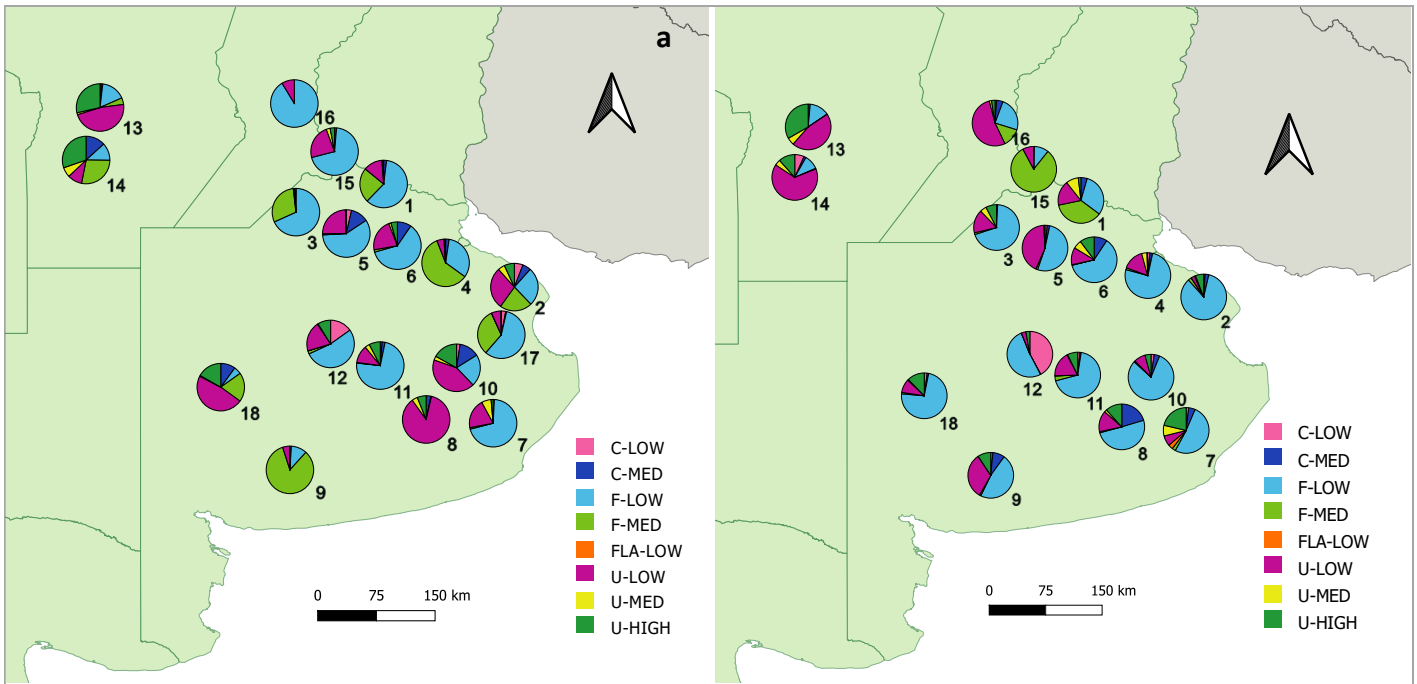


Figura 5. Mapas con las combinaciones de rasgos morfológicos funcionales representados en el fitobentos de invierno a) y de verano b).

El gremio ecológico dominante durante el invierno fue *Motile*, en trece de los tramos estudiados. *High profile* fue dominante en dos tramos ubicados uno en el norte y el otro en el centro de la provincia de Buenos Aires y *Low profile* en un tramo en el sur de Córdoba. El gremio *Planktic* tuvo escasa representación durante este período con la excepción del arroyo Pila (Cod. 17) (*figura 6a*).

En el verano se mantuvo la dominancia del gremio *Motile* en doce de los tramos distribuidos en toda la región de estudio. *High profile* fue dominante en tres tramos, dos en el sur y uno en el norte de Buenos Aires. *Low profile* y *Planktic* fueron dominantes en un tramo cada uno en el norte y centro de la provincia de Buenos Aires respectivamente (*figura 6b*).

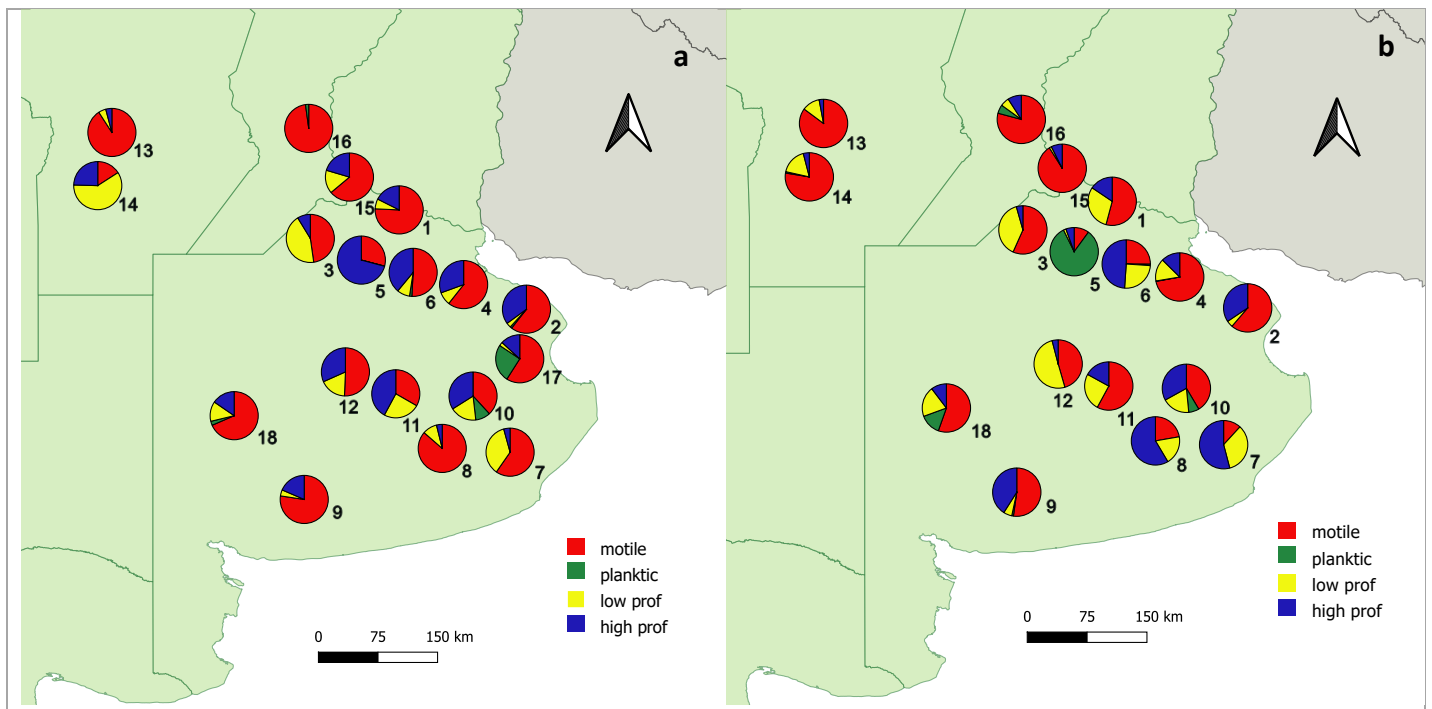


Figura 6. Mapas con los Gremios ecológicos de diatomeas representados en el fitobentos de invierno a) y verano b).

Análisis de los descriptores generales fitobentos y su relación con las variables ambientales:

El RDA basado en los descriptores generales del fitobentos indicó que las variables ambientales explicaron el 38,3% de la variación total de la comunidad considerando los datos de invierno y verano. El modelo parsimonioso seleccionado y el primer eje canónico resultaron significativos ($p_{\text{mod}} < 0,01$, $p_{\text{RDA1}} < 0,01$). Las variables con contribución significativa fueron el fósforo reactivo soluble ($p < 0,001$) y los nitratos ($p < 0,05$). La distribución de los descriptores respondió a un gradiente principal determinado por los primeros dos ejes de la ordenación (95,2% de la variación explicada) asociado a las variables fósforo reactivo soluble, nitratos, temperatura del agua (RDA 1), caudal, tosca y limo (RDA 2). El primer eje separó las muestras de invierno de las de verano (zona izquierda y derecha del plano de ordenación, respectivamente) a excepción de 5 i, 6 i, 15 i, 17 i y 18 i que se agruparon con las de verano. Los descriptores generales de la comunidad, densidad total, clorofila *a* y riqueza de especies, se encontraron asociados a tramos con mayores temperaturas del agua. El PSLC quedó asociado a sitios donde el sustrato fue el limo. La equitatividad no presentó una asociación fuerte a ninguna de las variables ambientales ubicándose en el centro de la ordenación (**figura 8**).

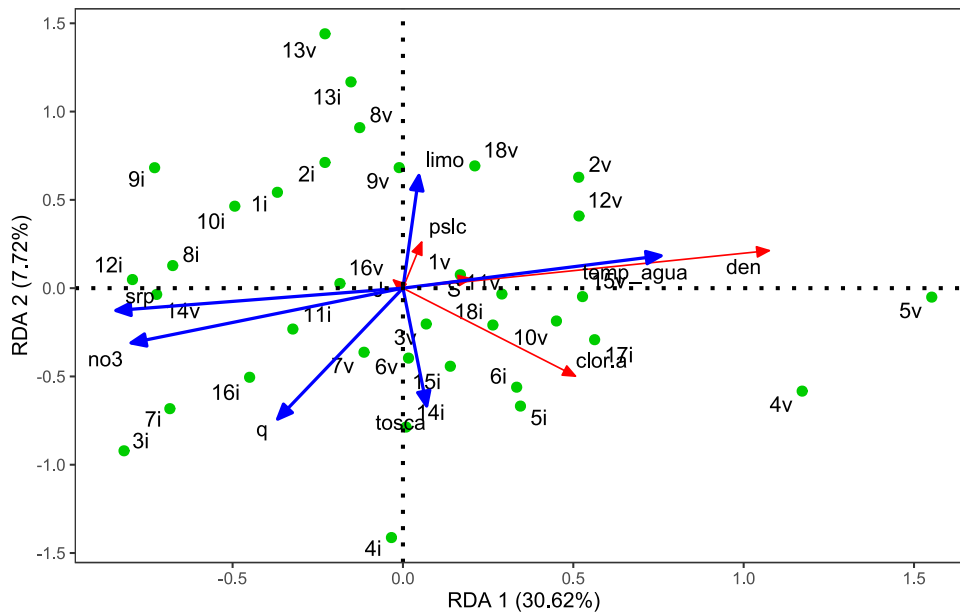


Figura 8. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2** (los índices i y v corresponden al invierno y verano respectivamente), y los descriptores generales del fitobentos por flechas rojas. pslc: peso seco libre de cenizas, den: densidad total, clor.a: concentración de clorofila *a*, S: riqueza, J: índice de equitatividad, q: caudal, no3: nitratos, srp: fósforo reactivo soluble, limo, temp_agua: temperatura del agua, y tosca.

Análisis de los determinantes ambientales del fitobentos de invierno:

El CCA basado en la densidad de taxa dominantes indicó que las variables ambientales seleccionadas explicaron el 47,3% de la variación total de la composición del fitobentos de invierno. El modelo parsimonioso seleccionado resultó significativo ($p_{\text{mod}} < 0,05$). Las variables que tuvieron una contribución significativa fueron la irradiancia en la superficie y los nitratos ($p < 0,01$); el fósforo reactivo soluble, la conductividad y la velocidad ($p < 0,05$). El gradiente principal al que responde la distribución de los taxa y de los sitios de estudio está definido por los dos primeros ejes de la ordenación (38.4% de la variación explicada) que se asocian fuertemente a las variables irradiancia superficial, nitratos, fósforo reactivo soluble (CCA 1 y CCA2) y velocidad (CCA 2). La mayoría de los arroyos del noroeste y noreste (Cod. 1, 3, 4, 13, 14, 15) de la región de estudio se posicionaron en el extremo inferior izquierdo del gráfico, asociados a mayor irradiancia en superficie, nitratos y velocidad de la corriente. Los taxa predominantes en los tramos con estas características fueron: las cianobacterias *Kamptonema chorum* (kam_c), del género *Phormidium* (pho_1, pho_3), del género *Oscillatoria* (osc_1, osc_2), del género *Tricholeus* (tri_1, tri_2), *Heteroleiblenia kuetzingii* (het_k) y las diatomeas *Cocconeis placentula* (coc_p), *Diatoma vulgaris* (dia_v), del género *Navicula* (nav_l, nav_t), del

género *Hantzschia* (han_a); y las clorofitas *Oedogonium* sp. (oed_sp) y *Cladophora* sp. (cla_sp). Los arroyos del centro y sur de la región de estudio (Cod. 2,7,9,12 y 17,18) se posicionaron en la zona superior del gráfico de ordenación asociados a mayores pH y sólidos totales en suspensión. Los taxa predominantes allí fueron las diatomeas del género *Nitzschia* (nit_a, nit_p, nit_s), *Cyclotella* sp. (cyc_sp), *Epithemia adnata* (epi_a), *Rhopalodia gibba* (rho_gib), *Craticula* aff *ambigua* (cra_a), las cianobacterias *Kamptomena formosum* (kam_f), *Leptolyngbya* sp. (lep_2), *Lyngbya* sp. (lyn_f) y las clorofitas filamentosas fil_cl1, fil_cl2 (**figura 9**).

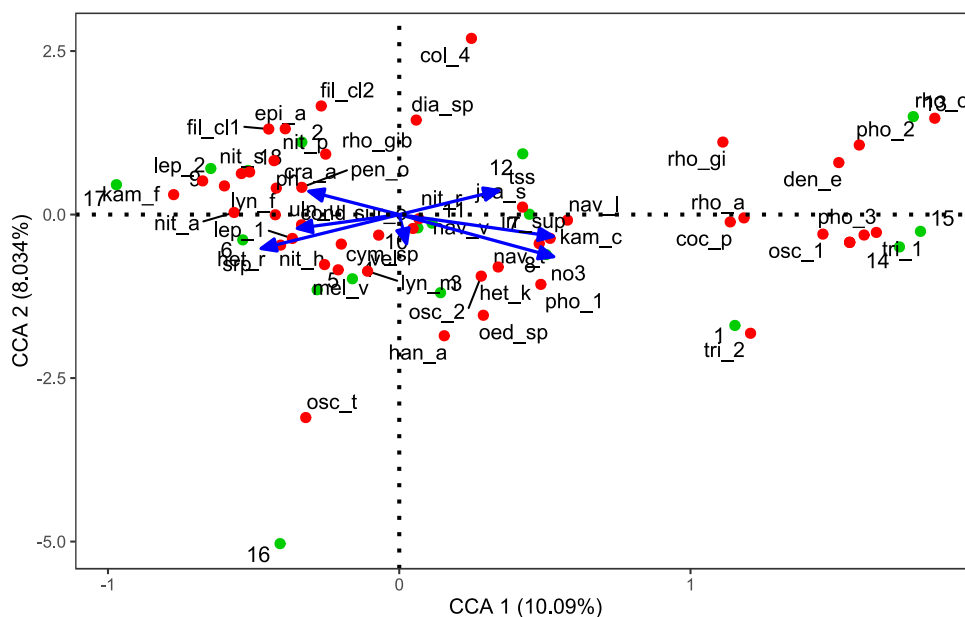


Figura 9. Triplot de los componentes 1 y 2 (CCA 1 y CCA 2 respectivamente) del análisis de correspondencia canónica basado en las muestras de invierno, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y los taxa dominantes (abundancia relativa >5%) del fitobentos de invierno por puntos rojos. Los acrónimos con los nombres de los taxones se encuentran en la **Tabla A7 (Material Anexo)**. srp: fósforo reactivo soluble, cond: conductividad, pH, tss: sólidos totales en suspensión, irr_sup: irradiancia en la superficie, no3: nitratos y vel: velocidad.

El RDA basado en las combinaciones de rasgos indicó que las variables ambientales explicaron un 58,3% de la variación total del fitobentos de invierno. El modelo parsimonioso seleccionado y el primer eje canónico resultaron significativos ($p_{mod} < 0,01$, $p_{RDA1} < 0,05$), así como las variables fósforo reactivo soluble ($p < 0,01$), temperatura del agua ($p < 0,05$) y arena ($p < 0,05$). El gradiente principal al que responde la distribución de combinaciones de rasgos y sitios está definido por los primeros dos ejes de la ordenación (83,7% de la variación explicada) que se asocian fuertemente a las variables arena, temperatura del agua, caudal (RDA 1), fósforo reactivo soluble y nitratos (RDA 2). El sustrato arena estuvo presente sólo en dos de los tramos

estudiados y se asoció fuertemente a ellos (Cod. 14 y Cod. 18). La combinación f_low quedó asociada a una mayor temperatura del agua y concentración de fósforo reactivo soluble. El resto de las combinaciones de rasgos con mediana o sin adhesión al sustrato quedaron del lado izquierdo de la ordenación, junto con u_high asociadas a la variable arena (**figura 10**).

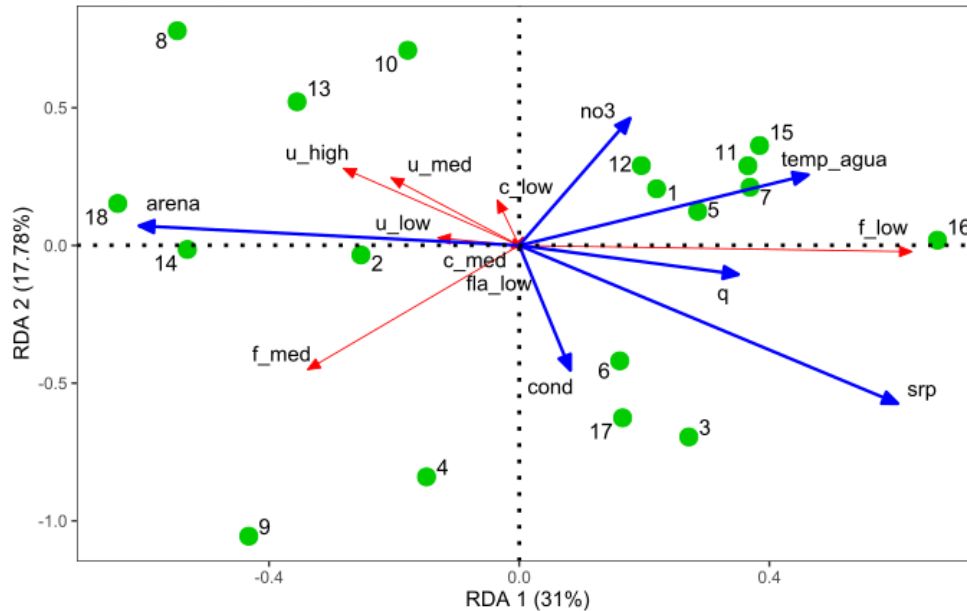


Figura 10. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA basado en las muestras de invierno, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y las combinaciones de rasgos funcionales del fitobentos de invierno por flechas rojas. c_low : colonial no adherido, f_low : filamentoso no adherido, fla_low : flagelado no adherido, u_low : unicelular no adherido, c_med : colonial adherido, f_med : filamentoso adherido, u_med : unicelular adherido, u_high : unicelular fuertemente adherido, arena, no3: nitratos, temp_agua: temperatura del agua, q: caudal, srp: fósforo reactivo soluble y cond: conductividad.

El RDA basado en la composición de gremios ecológicos de diatomeas indicó que las variables ambientales explicaron el 57,8% de la variación total del fitobentos de invierno. El modelo parsimonioso y el primer eje canónico resultaron significativos ($p_{mod} < 0,05$, $p_{RDA1} < 0,01$), así como las variables caudal ($p < 0,001$), fósforo reactivo soluble ($p < 0,05$), conductividad ($p < 0,05$) y tosca ($p < 0,05$). La distribución de los gremios ecológicos y de los sitios respondió a un gradiente principal determinado por los primeros dos ejes de la ordenación (95,9% de la variación explicada) que se asocian fuertemente a las variables caudal, fósforo reactivo soluble, conductividad (RDA 1), tosca y limo (RDA 2). En los tramos con tosca como sustrato predominó el gremio *High Profile*, mientras que *Low profile* se asoció a mayores caudales. En tramos con

mayor conductividad y fósforo reactivo soluble predominó *Motile*; y Planktic se asoció a sitios con limo como sustrato (**figura 11**).

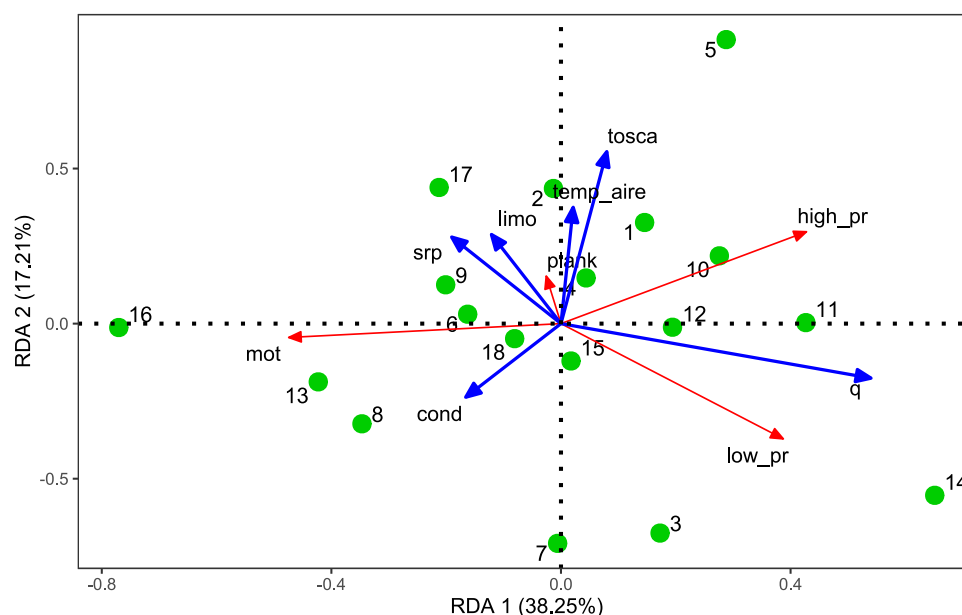


Figura 11. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA basado en las muestras de invierno, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y los gremios ecológicos de diatomeas del fitobentos de invierno por flechas rojas. low_pr: *Low profile*, high_pr: *High profile*, plank: *Planktic*, mot: *Motile*, cond: conductividad, srp: fósforo reactivo soluble, limo, temp_aire: temperatura del aire, tosca y q: caudal.

Análisis de los determinantes ambientales del fitobentos de verano:

El CCA basado en la densidad de taxa dominantes indicó que las variables ambientales explicaron el 55,1% de la variación total de la composición del fitobentos de verano. El modelo parsimonioso, y los primeros dos ejes canónicos resultaron significativos ($p_{mod} < 0,001$, $p_{RDA1} < 0,001$, $p_{RDA2} < 0,05$), así como las variables temperatura del agua ($p < 0,001$), limo y pH ($p < 0,01$), temperatura del aire y oxígeno disuelto ($p < 0,05$). La distribución de los taxa y de los sitios de estudio respondió a un gradiente principal determinado por los dos primeros ejes de la ordenación (54,38 % de la variación explicada) que se asocian fuertemente a las variables temperatura del agua y limo (CCA 1) y a temperatura del aire y fósforo reactivo soluble (CCA 2), respectivamente. El primer eje separó los arroyos ubicados en el noroeste y noreste de la región de estudio de los ubicados en la región central y sur, con la excepción de Vagues (Cod. 1) y La Verde (Cod. 5). El primer grupo de arroyos se posicionó en lado izquierdo del gráfico, asociados a mayores temperaturas del aire, oxígeno disuelto y fósforo reactivo soluble. Los taxa predominantes en los tramos con estas características fueron: las diatomeas *Cocconeis*

placentula (coc_p), *Navicula veneta* (nav_v), *Ulnaria ulna* (uln_u), *Denticula elegans* (den_e), *Melosira varians* (mel_v), del género *Rhopalodia* (rho_o, rho_gi), del género *Nitzschia* (nit_p, nit_fr), *Surirella ovalis* (sur_g), *Cymbella* sp. (cym_sp) y las cianobacterias filamentosas *Jaaginema subtilisimun* (jaa_s), *Lyngbya martensiana* (lyn_m), *Heteroleiblenia rigidula* (het_r) y *Oscillatoria* sp. (osc_1) y la colonia col_6. Los arroyos ubicados en el centro y sur de la región de estudio se ubicaron en la región inferior derecha del gráfico de ordenación asociados al sustrato limo, los taxa predominantes allí fueron: las cianobacterias *Kamptonema chorinum* (kam_c), del género *Leptolyngbya* (lep_1, lep_2), *Jaaginema geitleri* (jaa_g), *Phormidium* sp. (pho_4), *Anabaena* sp. (ana_6), *Merismopedia punctata* (mer_p) y las clorofitas coloniales *Desmodesmus opoliensis* (des_o) y *Coelastrum* sp. (coe_sp) (**figura 12**).

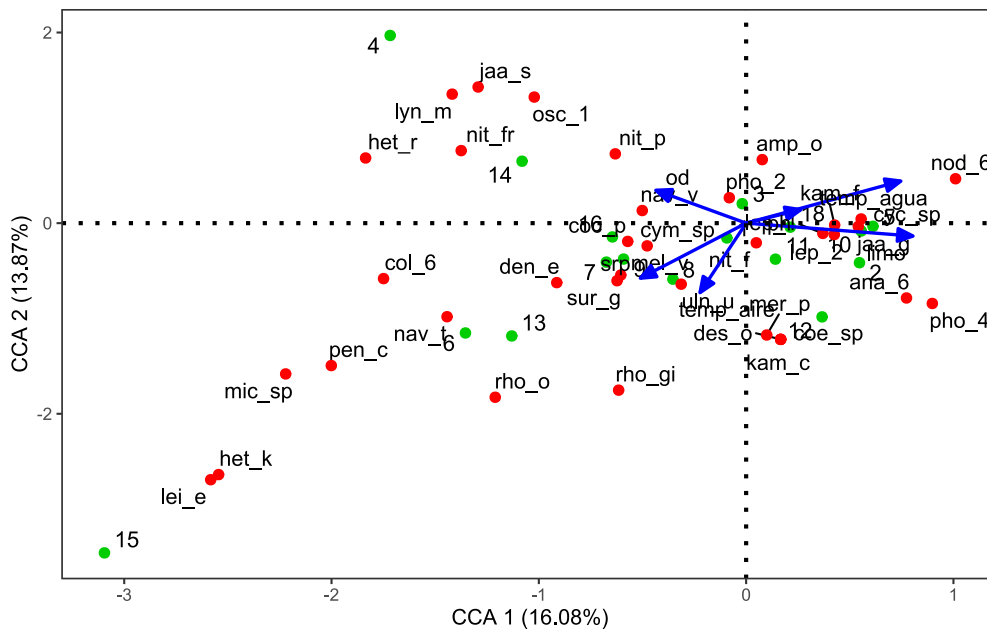


Figura 12. Triplot de los componentes 1 y 2 (CCA 1 y CCA 2 respectivamente) del análisis de correspondencia canónica basado en las muestras de verano, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y los taxa dominantes (abundancia relativa >5%) del fitobentos de verano por puntos rojos. Los acrónimos con los nombres de los taxones se encuentran en la **Tabla A7 (Material Anexo)**. temp_aire: temperatura del aire, srp: fósforo reactivo soluble, od: oxígeno disuelto, pH, temp_agua: temperatura del agua, limo.

El RDA basado en las combinaciones de rasgos indicó que las variables ambientales explicaron un 52,5% de la variación total del fitobentos de verano. El modelo parsimonioso y el primer eje canónico resultaron significativos ($p_{\text{mod}} < 0,001$, $p_{\text{RDA1}} < 0,01$), así como las variables fósforo reactivo soluble ($p < 0,01$), temperatura del aire ($p < 0,05$) y pH ($p < 0,05$). El gradiente principal al que respondió la distribución de combinaciones de rasgos y sitios está definido por los primeros

dos ejes de la ordenación (81,6 % de la variación explicada) que se asocian fuertemente a las variables limo, temperatura del aire, tosca (RDA 1) y fósforo reactivo soluble (RDA 2). El primer eje separó los arroyos caracterizados por mayor temperatura del agua y concentración de fósforo reactivo soluble (del lado izquierdo de la ordenación) que fueron en su mayoría los arroyos del noroeste y noreste de la región de estudio, con la excepción de Vagues (Cod. 1), Botija (Cod. 3) y La Choza (Cod. 4). Asociados a estas variables predominaron las combinaciones de rasgos f_{med} , u_{low} y u_{med} . Mientras que f_{low} , c_{low} y fla_{low} se asociaron a sitios con mayor pH y limo como sustrato (**figura 13**).

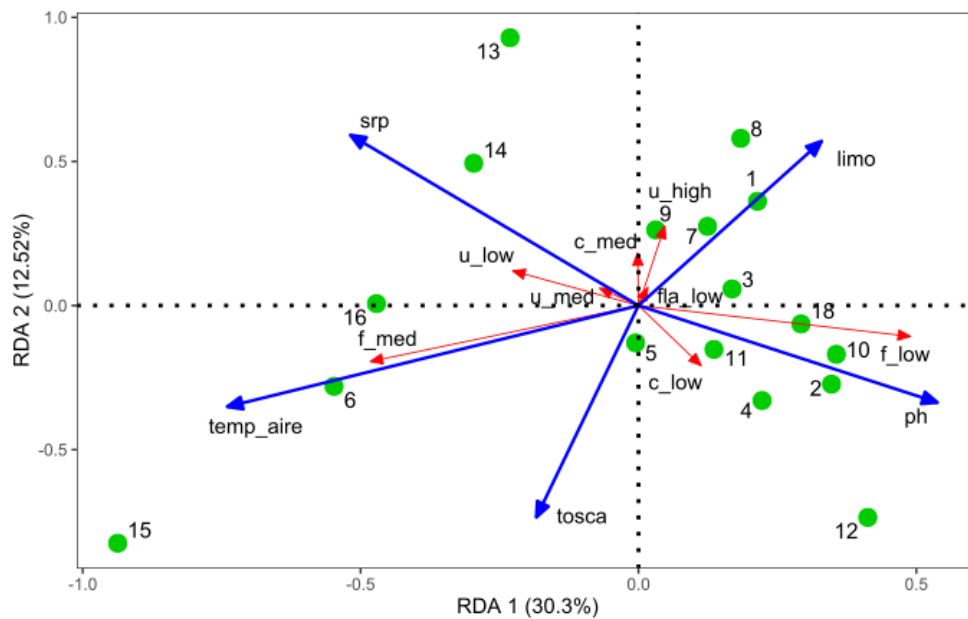


Figura 13. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA basado en las muestras de verano, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y las combinaciones de rasgos funcionales del fitobentos de verano por flechas rojas. c_{low} : colonial no adherido, f_{low} : filamentoso no adherido, fla_{low} : flagelado no adherido, u_{low} : unicelular no adherido, c_{med} : colonial adherido, f_{med} : filamentoso adherido, u_{med} : unicelular adherido, u_{high} : unicelular fuertemente adherido, $tosca$, $temp_{aire}$: temperatura del aire, srp : fósforo reactivo soluble, limo, y pH.

El RDA basado en la composición de gremios ecológicos de diatomeas indicó que las variables ambientales explicaron el 39,3% de la variación total del fitobentos de verano. El modelo parsimonioso seleccionado resultó significativo ($p_{mod} < 0,05$). La única variable con contribución significativa fue la temperatura del agua ($p < 0,05$). La distribución de los gremios ecológicos y de los sitios respondió a un gradiente principal determinado por los primeros dos ejes de la ordenación (87,2% de la variación explicada) asociado a las variables $tosca$, temperatura del

agua (RDA 1) y limo (RDA 2). En los tramos asociados a mayores temperaturas del aire y agua predominaron los gremios *Motile* y *Planktic* respectivamente, mientras que en tramos con sustrato limo predominó *High profile*. *Low profile* no presentó una asociación fuerte a ninguna de las variables ambientales ubicándose en el centro de la ordenación (**figura 14**).

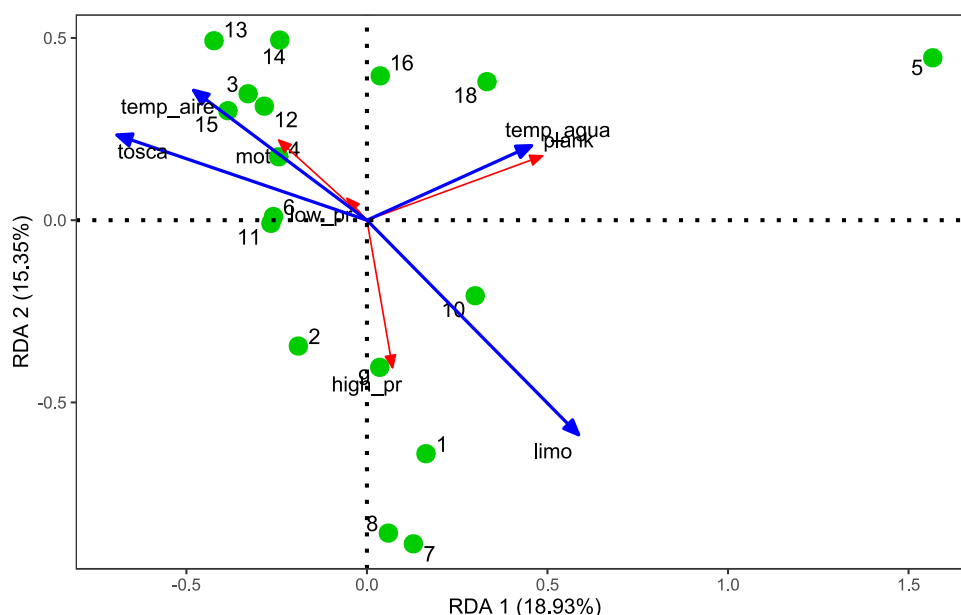


Figura 14. Triplot de los componentes 1 y 2 (RDA 1 y RDA 2 respectivamente) del análisis de RDA basado en las muestras de verano, con el porcentaje de varianza total explicada entre paréntesis. Las variables ambientales están representadas por flechas azules, los arroyos estudiados mediante los puntos verdes numerados según el código indicado en la **Tabla 2**, y los gremios ecológicos de diatomeas del fitobentos de verano por flechas rojas. low_pr: *Low profile*, high_pr: *High profile*, plank: *Planktic*, mot: *Motile*, tosca, temp_aire: temperatura del aire, temp_agua: temperatura del agua y limo.

DISCUSIÓN

Los descriptores generales del fitobentos reflejaron un mayor desarrollo de la comunidad durante el verano, aunque las diferencias no fueron significativas en todos los parámetros considerados. La densidad total de taxa y la riqueza de especies del fitobentos en los tramos estudiados fueron significativamente superiores durante el verano. En contraste con estos resultados, Claps (1996) halló que las mayores densidades, riqueza de especies y diversidad específica del fitobentos se produjeron durante el otoño e invierno en distintas secciones del río Samborombón, y atribuyeron estos resultados a que durante el verano la temperatura del agua en la zona litoral -de donde se extrajeron las muestras- es mayor a la de la columna de agua y perjudica el metabolismo de las algas que se desarrollan en el lecho. Los arroyos de la región pampeana se caracterizan por ser someros y con escasa profundidad (Feijoó & Lombardo, 2007; Rodríguez Capítulo et al., 2010) -especialmente los de bajo orden como los tramos considerados

en este estudio- por lo que no habría una marcada diferencia de temperaturas entre la columna y la zona litoral en los tramos considerados en este estudio. Los resultados también difieren de los hallados por Giorgi *et al.* (2005), en un estudio sobre los productores primarios en un arroyo pampeano poco disturbado. Estos autores registraron una menor biomasa del fitobentos durante los meses de verano respecto del otoño e invierno, y lo atribuyeron a la disminución en la penetración de la luz en el agua ocasionada por el gran desarrollo de la macrófita flotante *Lemna gibba* (L.). A su vez, Giorgi (1998), en su tesis sobre los factores reguladores del fitobentos de arroyos de llanura, sostiene que el desarrollo de esta comunidad se ve favorecido en zonas de baja corriente, y con altas temperaturas, pero que es afectado negativamente por el aumento de las macrófitas y los herbívoros asociados en el verano. Las macrófitas podrían afectar al desarrollo de esta comunidad de diferentes maneras, ya sea por sombreado, por competencia por los nutrientes o por fenómenos de alelopatía (Burkholder, 1996).

Los resultados obtenidos permiten rechazar la **Hipótesis IV**, dado que la biomasa del fitobentos no fue mayor durante el invierno. Como ya se mencionó anteriormente, en los tramos de los arroyos estudiados la cobertura de macrófitas fue baja -menor al 40% en la mayoría de ellos- tanto en invierno como en verano. Por este motivo, se considera que la influencia del grado de desarrollo de las macrófitas en los tramos no sería determinante de la estructura de la comunidad.

El índice de autotrofia reflejó que la comunidad fue predominantemente heterotrófica tanto en invierno como en verano en todos los arroyos. Sin embargo, las concentraciones de clorofila *a* registradas en los tramos de estudio fueron comparables a las halladas por Sierra & Gomez (2007) y por Cortezzi *et al.* (2013) en el fitobentos del arroyo El Pescado, considerado de referencia por presentar bajo nivel de presión antrópica. Sin embargo, Delgado *et al.* (2023) hallaron concentraciones de clorofila *a* muy superiores a las registradas en el presente trabajo en distintos sitios de este mismo arroyo durante el verano, concluyendo que tanto la clorofila fitobentónica como la concentración de nitrógeno se han incrementado en el tiempo, en relación a los cambios en el uso del suelo en esta cuenca. Las máximas concentraciones de clorofila *a* estimadas en este trabajo fueron comparables a las halladas por Dos Santos (2015) en la cuenca superior del río Salado. Estos resultados indicarían que, a pesar de la gran proporción de la fracción heterotrófica en la comunidad, las algas del fitobentos de los arroyos estudiados tendrían las condiciones adecuadas para su desarrollo durante las estaciones consideradas.

Con respecto a la composición de los grandes grupos taxonómicos, se halló que las cianobacterias y las diatomeas fueron dominantes en la mayoría de los tramos, y que durante el verano la dominancia de las cianobacterias fue más marcada. Estos resultados son

consistentes con los hallados por Sierra & Gomez (2007) y Sierra et al., (2013) en arroyos con distinto grado de presión antrópica en la región pampeana; y por Claps (1996) en el río Samborombón. Además, el gran desarrollo de *Cladophora* sp. hallado en el arroyo Cipion (Cod. 14) durante el invierno es coincidente con los hallazgos de Giorgi et al. (2005) en uno de sus sitios de estudio durante el invierno tardío. Al igual que proponen estos autores, su presencia en este arroyo podría relacionarse con la velocidad de la corriente, ya que este tramo alcanzó el mayor valor registrado durante el invierno.

La morfología de las algas que se desarrollan en asociación a un sustrato es muy diversa. Tanto la forma de vida como el modo en el cual se asocian al sustrato son rasgos fundamentales para la performance de los organismos (McGill et al., 2006), dado que se vinculan a su permanencia en el ambiente y a la resiliencia ante perturbaciones como las crecidas y el pastoreo (Biggs et al., 1998; Lange et al., 2016).

La categoría dominante de rasgos morfológico funcionales del fitobentos fue *f_low* tanto en invierno como en verano. Estos resultados reflejan cierta homogeneidad de la comunidad en los tramos estudiados y son consistentes con las predicciones de Biggs et al. (1998) para ambientes sin limitación de nutrientes (mesotróficos o eutróficos) y en los cuales las condiciones de flujo son estables. En estas condiciones, las algas filamentosas sin mecanismos de adhesión al sustrato serían más competitivas y capaces de desarrollar una gran biomasa. A su vez, Lange et al. (2016) en un trabajo en el cual analizaron muestras de fitobentos de arroyos en Nueva Zelanda, encontraron que las algas filamentosas fueron dominantes en sitios en los cuales los nutrientes no eran limitantes y no existían alteraciones hidrológicas en el cauce. La siguiente categoría en orden de dominancia en los tramos de estudio fue *u_low*, representada principalmente por diatomeas. La predominancia de las formas no adheridas estaría relacionada con la escasa pendiente del terreno y la baja velocidad de la corriente característica de la región de estudio. Las combinaciones de rasgos con algún mecanismo de adhesión al sustrato fueron escasas en general, con las excepciones de las categorías *f_med* y *u_high* predominantes en un par de tramos tanto en invierno como en verano. En estos casos, se puede considerar que la comunidad estaría respondiendo a algún otro factor local como por ejemplo el tipo de sustrato.

Según Passy (2007) los gremios ecológicos de diatomeas son hábitat-específicos. En el caso de los arroyos estudiados en esta tesis, el fitobentos estuvo dominado por el gremio ecológico *Motile*, tanto en invierno como en verano. Las diatomeas de este gremio tienen preferencia por los sustratos blandos (epipelon), son capaces de realizar movimientos rápidos y de permanecer en un rango de velocidades de la corriente, siendo características de ambientes ricos en

nutrientes (Passy, 2007; Rimet & Bouchez, 2012). Además, tienen la ventaja de poder migrar sobre la superficie del sustrato hacia zonas con mejores condiciones para su desarrollo (Johnson et al., 1997). En concordancia, Nicolosi Gelis et al. (2020) hallaron una mayor abundancia del gremio *Motile* en el epipelon de sitios poco impactados de arroyos pampeanos con un incremento en la proporción del gremio *High Profile* en los mismos. En el presente trabajo se hallaron tramos donde el gremio *High profile* fue dominante. El motivo de estas diferencias podría relacionarse con que en este trabajo se incluyeron muestras provenientes de diferentes sustratos dentro de un mismo tramo. En tal sentido, Potapova & Charles (2005) en su trabajo sobre la elección del sustrato para la evaluación de la calidad del agua en base al fitobentos hallaron diferencias en la abundancia de las diatomeas móviles entre sustratos duros y blandos en un análisis a escala nacional. Además, registraron que las diatomeas de los géneros *Navicula* y *Nitzschia* -móviles- fueron los taxa con mayor valor indicador en las muestras provenientes de sustratos blandos, mientras que los géneros *Gomphonema*, *Rhoicosphenia* y *Cocconeis* (entre otros) -adheridos al sustrato- lo fueron para las muestras de sustratos duros.

Al igual que los rasgos morfológico funcionales, los gremios ecológicos reflejaron cierta homogeneidad en la estructura de la comunidad en los tramos durante el periodo de estudio. Sin embargo, durante el verano se incrementó la representación del gremio *Low profile* tanto en el número de tramos como en el porcentaje. Berthon et al. (2011) en un estudio sobre la utilización de rasgos de las diatomeas bénticas para analizar la calidad de los ambientes acuáticos en ríos del sudeste de Francia, hallaron que este gremio era más abundante en sitios con bajo nivel trófico y escasa polución orgánica. Los taxa de este gremio incluyen adaptaciones que les permiten resistir a disturbios, como el incremento en la velocidad de la corriente (Passy, 2007; Rimet & Bouchez, 2012). En tal sentido, en arroyos poco disturbados de la región pampeana el gremio *Low profile* podría tener ventaja frente a situaciones breves de incremento de caudal y velocidad de la corriente, como las que se producen con los eventos de precipitaciones abundantes en el verano. Por otro lado, en algunos sitios en particular, como en La Verde (Cod 5), se halló la predominancia del gremio *Planktic*, representado exclusivamente por *Cyclotella* sp. Este gremio fue propuesto por Rimet & Bouchez (2012) e incluye taxa que poseen adaptaciones a ambientes lénticos, con morfologías que les permiten resistir la sedimentación. En este arroyo en particular es posible que estas algas típicamente planctónicas se hayan depositado en el lecho.

El análisis canónico de los descriptores generales (densidad total, clorofila *a*, PSLC riqueza y equitatividad) deja de manifiesto la variabilidad estacional de la comunidad ya que el primer eje de la ordenación separa las muestras de invierno de las de verano. El gradiente principal al

que respondió la estructura del fitobentos se asocia a las concentraciones de nutrientes- fósforo reactivo soluble y nitratos- y a la temperatura del agua. En concordancia con los resultados del presente trabajo, Sierra (2009) halló variabilidad estacional en la concentración de clorofila *a*, pero no en el PSLC del epipelón de un arroyo pampeano sujeto a distintos usos del suelo, siendo ambos descriptores asociados a las concentraciones de nutrientes de los sitios de estudio. Los presentes resultados contrastan con los hallados por Giorgi et al. (2005), quienes no encontraron una marcada respuesta estacional del fitobentos y lo atribuyeron a la existencia de condiciones locales favorables para el desarrollo de la comunidad durante todo el año, aunque destacan que la biomasa hallada fue menor respecto de la citada para otros arroyos no forestados del mundo. Estos autores hallaron que la velocidad de la corriente fue el principal determinante de la estructura del fitobentos al comparar sitios de rápidos y de remansos en dos sitios de un arroyo pampeano. En concordancia, los resultados indican que el caudal de los arroyos -estimado a partir de la velocidad de la corriente- fue una variable influyente para la comunidad en las estaciones consideradas.

El gradiente principal al que respondió la estructura del fitobentos de invierno estuvo definido por la concentración de fósforo reactivo soluble independientemente del enfoque empleado para su análisis. Los compuestos que contienen fósforo son esenciales para el metabolismo algal, dado que intervienen en procesos clave tales como la transformación energética que tiene lugar en la fotosíntesis. En particular, uno de los compuestos más importantes para el crecimiento de las algas es el fosfato inorgánico ionizado (Wetzel, 2001). Si bien las concentraciones de nutrientes en los arroyos de la región suelen superar los valores que se consideran umbral para el desarrollo de picos de abundancia de las algas -30 µg/L de fósforo total y 300 µg/L de nitrógeno total-, el propio desarrollo de la comunidad puede agotar el suministro de alguno de ellos haciendo que se vuelva deficitario y por lo tanto limitante para el crecimiento del fitobentos (R. J. Stevenson & Esselman, 2013). Por otro lado, el gradiente principal al que respondió la estructura del fitobentos de invierno estuvo además definido por la irradiancia superficial- en el análisis basado en taxa, y por la temperatura del agua -en el análisis basado en rasgos-, ambas variables asociadas al gradiente latitudinal de la región pampeana. Estas variables disminuyen en sentido Norte-Sur en la región de estudio y su efecto sobre la comunidad sería más marcado en invierno dado que además de la irradiancia se reducen la cantidad de horas diarias de luz (Grossi Gallegos et al., 1987; Murphy, 2008).

Los gradientes ambientales a los que respondió la estructura del fitobentos de verano estuvieron definidos por la temperatura del agua -en los análisis basados en taxa y gremios ecológicos- o por la temperatura del aire y el pH – en los análisis basados en taxa y rasgos-. En tal sentido,

Vermaat & Hootsmans, (1994) en un estudio experimental del biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales hallaron que el efecto de la temperatura del agua sobre las curvas de crecimiento y la composición específica de la comunidad era más significativo que los cambios en la irradiancia. Estos autores atribuyen sus resultados a la aclimatación del aparato fotosintético de la comunidad a las distintas irradiancias empleadas en el experimento. El resto de las variables con contribución significativa fueron diferentes según la clasificación empleada: el oxígeno disuelto y limo -en el análisis basado en taxa- y el fósforo reactivo soluble-en el análisis basado en rasgos-.

Las variables asociadas al tipo de sustrato aparecen como importantes para la significación de los modelos globales independientemente de la clasificación empleada para el análisis. Esto queda de manifiesto principalmente en los análisis de verano, pero también al considerar los descriptores generales de la comunidad. Potapova & Charles (2005), en un estudio en el cual se analizaron muestras de fitobentos de sustratos duros (rocas y madera) y blandos (arena y limo) provenientes de 9 ecorregiones de Estados Unidos hallaron que los ensamblajes de ambos tipos de sustratos -a pesar de diferir en la composición de especies- se relacionaron fuertemente con las variables ambientales y químicas del agua, reflejando el mismo gradiente ambiental dentro de cada ecorregión. Los autores atribuyen estos resultados a que el análisis fue realizado a una escala mayor que la local, donde el rol del sustrato pasa a ser menos determinante de la variabilidad de la comunidad con respecto a otros factores como las diferencias en características hidrológicas, físicas y químicas de los arroyos.

Los resultados presentados en este capítulo apoyan la **Hipótesis V** dado que las variables asociadas al gradiente latitudinal de la región -irradiancia superficial, temperatura del agua y temperatura del aire- fueron determinantes para la estructura de la comunidad independientemente del enfoque empleado y del período de estudio, con la única excepción del análisis basado en gremios ecológicos de invierno. Cabe destacar que los gradientes ambientales a los que respondió la comunidad incluyeron a otras variables determinantes de escala local, que fueron diferentes entre estaciones, siendo las concentraciones de fósforo reactivo soluble, la velocidad de la corriente y el caudal más importantes durante el invierno y el pH en el verano. Además, el tipo de sustrato también fue un factor influyente, contribuyendo a la significación global de la mayoría de los modelos analizados.

La **Hipótesis VI** es parcialmente apoyada por los resultados obtenidos dado que los enfoques basados en las combinaciones de rasgos y en los gremios ecológicos fueron los más informativos de la comunidad en invierno, mientras que, en el verano lo fue el enfoque basado en taxa. Por

otro lado, el análisis basado en los descriptores generales explicó una cantidad considerable de la variación de la comunidad en ambas estaciones y resultó significativo, lo cual indicaría que parámetros como la concentración de clorofila a , el PSLC y la densidad total de taxa reflejan apropiadamente las relaciones entre la estructura de la comunidad y el gradiente ambiental predominante de la región de estudio.

Capítulo 6

INDICADORES ESTRUCTURALES Y FUNCIONALES DEL BIOFILM Y SU RELACIÓN CON EL USO DEL SUELO: EXPERIMENTO *IN SITU*

INTRODUCCIÓN

Los indicadores biológicos sintetizan información del medio en el que se encuentran y constituyen herramientas útiles para la interpretación y la gestión de los ambientes fluviales, ya que complementan la información obtenida a partir de los análisis de calidad del agua (Eduardo Domínguez et al., 2020). El biofilm ha sido ampliamente utilizado como indicador en el monitoreo de ríos y arroyos en distintos lugares del mundo (Biggs, 1989; Burns & Ryder, 2001; Montuelle et al., 2010; Vilches et al., 2013; Wu et al., 2017). Su capacidad de reflejar los cambios que se producen en los ecosistemas fluviales se asocia a características relevantes como el pequeño tamaño de los organismos, sus rápidas tasas de crecimiento y cortos tiempos generacionales, su capacidad de interactuar con las sustancias disueltas que ingresan en el agua dado que la comunidad como un todo es sésil, y la riqueza de especies y diversidad de estrategias fisiológicas que presentan (Burns & Ryder, 2001; Sabater et al., 2007). En la región pampeana el biofilm ha probado ser un buen indicador de la contaminación provocada por las actividades antrópicas, como por ejemplo la asociada a los cambios en uso del suelo. Tanto los descriptores estructurales como los funcionales de la comunidad reflejan los efectos que producen dichas modificaciones sobre los ecosistemas fluviales (Cochero et al., 2021; Gorbarán et al., 2022; Nicolosi Gelis et al., 2024; Sierra & Gomez, 2007; Vilches et al., 2013; Vilches et al., 2016). La agricultura y la ganadería son las actividades predominantes en la región, y en la actualidad están sujetas a un proceso de intensificación que incrementa tanto su extensión en el territorio como sus efectos sobre los ambientes naturales (Nanni et al., 2020; Viglizzo, Ricard, et al., 2011). Algunas de las modificaciones que producen estas actividades en los ecosistemas fluviales son el deterioro del hábitat mediante la reducción de la llanura de inundación, la alteración de las riberas y erosión del lecho; y la incorporación de sustancias particuladas y disueltas, como nutrientes y agroquímicos (Pozo & Elosegui, 2009) provocando un deterioro en la calidad del agua (Cunha et al., 2020; Paná et al., 2024) y afectando a las comunidades biológicas que se desarrollan allí. Como consecuencia de la incorporación de nutrientes producto de las actividades agrícolas el biofilm puede experimentar un aumento de la biomasa y la productividad junto con cambios en la composición de especies (Allan, 2004; Licursi et al., 2016), los rasgos funcionales, los gremios ecológicos de diatomeas y la riqueza funcional de la comunidad (Nicolosi Gelis et al., 2024; Stenger-Kovács et al., 2020).

Los parámetros del biofilm típicamente empleados en los monitoreos incluyen descriptores estructurales como la biomasa, la diversidad y la composición de especies (Biggs, 2000). Más

recientemente, se han empleado descriptores funcionales del biofilm para evaluar los efectos de variaciones en la disponibilidad de nutrientes y de la luz (Proia et al., 2012), y el efecto de distintos contaminantes (por ej. pesticidas y antibióticos) en los ecosistemas acuáticos (Guasch et al., 2016; Ponsatí et al., 2016; Valdés et al., 2021). Los indicadores funcionales miden las tasas de diferentes procesos ecológicos como la producción primaria, el metabolismo o la descomposición y reflejan el estado general de salud del ecosistema. Además, poseen la ventaja respecto de otros indicadores biológicos de no depender de la distribución geográfica de las especies indicadoras, pudiendo ser aplicados en diferentes regiones y ambientes (Giorgi et al., 2020). Si bien los indicadores funcionales no son empleados con frecuencia en los monitoreos biológicos, los avances tecnológicos permiten incorporarlos en los protocolos de evaluación ambiental (APHA, 2005).

La medición de fluorescencia de la clorofila *a* mediante pulsos de luz modulada (Fluorimetría PAM) permite la observación *in vivo* de los cambios fisiológicos y estructurales de una comunidad autotrófica de forma rápida y precisa (Schmitt-Jansen et al., 2008). Esta técnica posibilita la detección de una respuesta integral de todos los organismos fotosintéticos de la muestra y permite estudiar cambios estructurales y funcionales en los ecosistemas (Schmitt-Jansen & Altenburguer, 2008). La medición de la fluorescencia de la clorofila *a* y los parámetros derivados ha sido ampliamente utilizada en ecotoxicología para analizar el efecto de los metales (Corcoll et al., 2011; Serra et al., 2009; Tlili et al., 2011), herbicidas (Feckler et al., 2018; Pesce et al., 2010), contaminantes emergentes (Ricart et al., 2010), de la interacción entre fosfatos y arseniatos en el agua (Rodríguez Castro et al., 2015), y de efluentes de plantas de tratamiento de aguas residuales (Sabater-Liesa et al., 2019) sobre el biofilm. Además, Ponsatí et al. (2016) emplearon esta herramienta para analizar la importancia relativa de los usos del suelo y de los contaminantes químicos (nutrientes y contaminantes emergentes) en distintas cuencas del Mediterráneo. En la región pampeana esta metodología ha sido utilizada para evaluar la calidad del agua en arroyos afectados por contaminación difusa con fósforo en presencia crónica de arsénico (Rodríguez Castro, 2015) y para evaluar los efectos del uso del suelo urbano (Gorbarán et al., 2022), pero aún no ha sido empleada para describir la estructura y el funcionamiento del biofilm en arroyos poco disturbados con usos de suelo aledaño de tipo rural extensivo.

El sustrato sobre el que se desarrolla la comunidad constituye un microhábitat que es física y químicamente distinto a la columna de agua, ya que puede acumular y concentrar sustancias orgánicas e inorgánicas, y en algunos casos proveer de nutrientes a la comunidad (Burkholder, 1996; Cattaneo & Kalff, 1979). En los arroyos pampeanos los sustratos naturales en los cuales se desarrolla el biofilm son diversos: sedimentos finos como el limo y la arcilla, sedimentos duros

como la tosca, y blandos como las macrófitas y macroalgas (Feijoó & Lombardo, 2007). El tipo de sustrato, su microtopografía, la permanencia del mismo en el ambiente y el tiempo disponible para la colonización modifican la abundancia y la composición de algas del biofilm (Burkholder, 1996; Sabater et al., 1998; Yang & Flower, 2012). A pesar de que tiene algunas limitaciones, el uso de sustratos artificiales con un tiempo de colonización predeterminado reduce la heterogeneidad natural existente en los sitios de estudio y permite su estandarización (Burns & Ryder, 2001; Cattaneo & Almireault, 1992; Stevenson et al., 2010). Por este motivo se considera adecuada su implementación para evaluar la existencia de patrones en la estructura y el funcionamiento del biofilm en relación con el uso del suelo aledaño.

▪ Los objetivos específicos de este capítulo son:

- ☀ Analizar la relación entre los descriptores de la comunidad, las variables ambientales y los tramos de arroyos estudiados.
- ☀ Describir el biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales en arroyos pampeanos poco disturbados.
- ☀ Evaluar si la estructura y el funcionamiento de la comunidad se ven afectados por el uso del suelo aledaño.

▪ Se plantea responder los siguientes interrogantes:

- ❖ ¿Existe una asociación entre los descriptores de la comunidad, las variables ambientales y el uso del suelo aledaño en los tramos de arroyos estudiados?
- ❖ ¿Cuáles son los rasgos y grupos morfológico-funcionales dominantes en el biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales?
- ❖ ¿Existen diferencias en cuanto a las variables físico-químicas, la concentración de nutrientes y la velocidad del agua en los tramos de estudio con distinto uso del suelo aledaño?
- ❖ ¿Los descriptores estructurales y funcionales del biofilm son diferentes en arroyos con distinto uso de suelo aledaño?

▪ Hipótesis:

Dado que los tramos de arroyos del presente estudio fueron seleccionados siguiendo una serie de criterios asociados al mejor estado actual del paisaje, y se los considera como poco disturbados, se espera que no exista un efecto del uso del suelo aledaño sobre la comunidad.

VII. Los descriptores estructurales y funcionales del biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales no reflejarán diferencias entre los tramos de arroyos poco disturbados con diferente uso del suelo aledaño.

MATERIALES Y MÉTODOS

Trabajo de campo y de laboratorio

Se realizaron muestreos durante el verano de 2019 en nueve tramos de arroyos considerados como representativos de condiciones poco disturbadas de la región pampeana. Los criterios para la selección y su ubicación geográfica fueron previamente descriptos en el **Capítulo 3**. Cada tramo fue caracterizado mediante la estimación del ancho mojado, la profundidad máxima, la profundidad de visión del disco de Secchi, la velocidad de la corriente (m/s), el porcentaje de cobertura y el tipo funcional de macrófitas. Se midieron *in situ* las siguientes variables físico-químicas: temperatura del agua (°C), conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$), salinidad (ppt), sólidos disueltos totales (ppm) y pH empleando una multisonda de campo Hach (POCKET PRO). Se tomaron muestras de agua por triplicado para la determinación de fósforo reactivo soluble (SRP) (mg/l), nitratos (N-NO_3^-) y amonio (N-NH_4^+) ($\mu\text{g}/\text{l}$) (métodos previamente descriptos en la sección **Metodología General**). Se consideró, además, la irradiancia superficial ($(\text{kW-hr}/\text{m}^2)/\text{d}$) obtenida para cada tramo a partir del Atmospheric Science Data Center (NASA).

El uso del suelo aledaño fue determinado mediante inspección visual en ambos márgenes del tramo de 100 metros de longitud y se clasificó a los sitios en dos categorías de uso del suelo: *Ganadero* y *Pastizal* (**tabla 1**). Cabe destacar que si bien se seleccionaron tramos de arroyos que previamente habían sido muestreados (con la excepción de Buñirigo), el uso del suelo determinado en esta instancia no siempre fue el mismo que el determinado previamente (muestreos de 2017 y 2018). Esta información fue contrastada con la obtenida mediante el análisis de información geográfica sobre la capa denominada *Sistema de uso de la tierra (LUS)*, cuya fuente es el Observatorio Nacional de la Degradación de Tierras y Desertificación dependiente del Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Nación. Para este análisis se empleó el software de uso libre QGIS (3.16 Hannover).

Se utilizaron 40 sustratos artificiales (vidrios esmerilados de 1 cm^2 de superficie) distribuidos en cuatro bloques de cemento en cada tramo de arroyo, para llevar a cabo la determinación de parámetros estructurales y funcionales del biofilm. Los bloques se ubicaron en el lecho de los arroyos, con los sustratos en dirección paralela al flujo de la corriente para evitar que éstos queden cubiertos por sedimento. Además, se procuró que la altura de la columna de agua por encima de la superficie de los bloques no fuera superior a los 15 o 20 cm, de manera que la luz

llegue adecuadamente a los sustratos. Luego de 40 días de colonización se extrajeron los bloques y se retiraron cuidadosamente los sustratos, que fueron transportados al laboratorio en recipientes herméticos, en condiciones de frío y oscuridad según el protocolo de Stevenson & Bahls (1999) (*figura 1*).

Tabla 1. Uso del suelo asignado a cada tramo de arroyo y la codificación empleada en el presente capítulo.

<i>Tramo de Arroyo</i>	<i>Uso del suelo</i>	<i>Codificación</i>
<i>Vagues</i>	Ganadero	g1
<i>Todos los Santos</i>	Ganadero	g2
<i>Botija</i>	Ganadero	g3
<i>La Choza</i>	Pastizal	p4
<i>La Verde</i>	Ganadero	g5
<i>Helves</i>	Pastizal	p6
<i>Langueyú</i>	Ganadero	g10
<i>Nievas</i>	Pastizal	p11
<i>Buñirigo</i>	Pastizal	p19



Figura 1. Fotografías del experimento de colonización del biofilm: a) bloque de cemento sumergido en el arroyo Botija, b) extracción del bloque luego del período de colonización, c) sustratos dispuestos en recipientes para su transporte al laboratorio.

Determinaciones fluorimétricas:

En el laboratorio, los sustratos fueron incubados en total oscuridad por veinte minutos para medir la fluorescencia basal o mínima (F_0) de la comunidad. Este parámetro es directamente proporcional al contenido de clorofila *a* de la muestra, por lo que se considera un indicador de la biomasa de la comunidad (Rysgaard et al., 2001). Luego se expusieron a pulsos de luz saturante ($8000 \mu\text{mol fotones}/\text{m}^2 \cdot \text{s}$) dando como resultado la emisión máxima de fluorescencia (F_m).

Posteriormente, se incubaron en luz actínica (120 μmol fotones/ $\text{m}^2\cdot\text{s}$) por 15 minutos para inducir el “Efecto de Kautsky” (Kautsky & Hirsch, 1931) en el que la fluorescencia desciende hasta un estado estacionario (F_t). Se aplicaron nuevamente tres pulsos de luz saturante obteniendo la fluorescencia máxima en luz (F_m'). A partir de estas mediciones se calculan los parámetros fotosintéticos: Capacidad fotosintética máxima [1], que representa el máximo potencial fotosintético y la Eficiencia fotosintética (ϕPSII) [2], que representa la eficiencia de transporte de electrones a un estado de equilibrio (Genty et al., 1989; Maxwell & Johnson, 2000). Tanto los parámetros medidos como los estimados se presentan en unidades arbitrarias (UA).

[1]

$$\frac{F_v}{F_m} = \left(\frac{F_m - F_0}{F_m} \right)$$

Dónde:

F_v : $F_m - F_0$

F_0 : Fluorescencia Basal o Mínima

F_m : Fluorescencia Máxima

[2]

$$\phi\text{PSII} = \left(\frac{F_m' - F_t}{F_m'} \right)$$

Dónde:

F_m' : Fluorescencia Máxima post iluminación actínica

F_t : Fluorescencia en estado estacionario

Determinaciones de biomasa y densidad total de taxa:

Dado que la técnica de fluorometría es rápida y no destructiva, una vez realizadas las mediciones necesarias, los sustratos fueron empleados para determinar otros descriptores de la estructura de la comunidad: concentración de clorofila a , peso seco libre de cenizas (PSLC) y densidad total de taxa. Los sustratos destinados a la estimación de la concentración de clorofila a y el PSLC fueron conservados en el freezer a -20°C -durante 15 días- hasta su procesamiento. Los sustratos destinados a los análisis microscópicos fueron raspados con un cepillo de cerdas suaves para retirar el biofilm adherido, que fue resuspendido en 3 ml de agua desinfectada y fijado con

formol al 4% (v/v). Los métodos para las determinaciones de la concentración de clorofila a, PSLC y la estimación del índice de autotrofia fueron descritos previamente en la sección **Metodología General**.

Los procedimientos previamente descritos se llevaron a cabo en el laboratorio del Programa de Ecología de Protistas y Hongos, y en el laboratorio central de la Universidad Nacional de Luján.

Determinaciones de la composición del biofilm:

El **análisis cualitativo** de las muestras de biofilm se realizó con un microscopio óptico Olympus CX31 a una magnificación de 400X y 600X, entre porta y cubreobjetos. Para la determinación de los taxa se empleó bibliografía específica de cada grupo taxonómico: Bourrelly (1972); Cox (1996); John et al. (2011); Komarek (2013); Komarek & Anagnostidis (1999, 2005); Kramer & Lange-Bertalot (1986, 1988, 1991); Metzeltin & Garcia-Rodriguez (2003); Michetti et al., 2010; Printz (1964). Se determinó la composición específica hasta el nivel taxonómico más bajo posible. Además, se reconocieron las formas de vida, el modo de adhesión -en los casos en que fue observable- y características morfológicas para la posterior asignación a las distintas categorías de rasgos y grupos morfológico-funcionales.

La **cuantificación del biofilm** se realizó empleando cámaras de conteo tipo Palmer-Maloney (0,105 ml y 0.5 ml), con un microscopio óptico Olympus CX31 a una magnificación de 100X. Se contaron transectas hasta alcanzar una densidad mínima de 300 células o unidades celulares. En el caso de las cianobacterias filamentosas se consideró que 10 μm de longitud equivalen a una unidad celular (Biggs & Kilroy, 2000; Gómez et al., 2009; Stevenson & Bahls, 1999). Se determinó la densidad total de taxa (número de células/ m^2 de sustrato) y de los grandes grupos taxonómicos y la riqueza de especies (S).

Los taxa identificados fueron clasificados utilizando agrupamientos basados en combinaciones de rasgos morfológicos-funcionales y gremios ecológicos de diatomeas. Se emplearon las mismas categorías consideradas para el epifiton y previamente descritas en la **tabla 1 del Capítulo 4**.

La identificación y cuantificación de las muestras se realizaron en el laboratorio de la División Ficología "Dr. Sebastián Guarrera" del Museo de La Plata, FCNyM, UNLP.

Análisis de datos

Para analizar la relación entre los descriptores de la comunidad, las variables físico-químicas y los tramos de arroyos estudiados se realizó un análisis de componentes principales (PCA). Las variables fueron transformadas con la fórmula $\log_{10}(x)$ (con la excepción del pH y el porcentaje

de diatomeas) y estandarizadas. Estos análisis se realizaron con el software de acceso libre R 3.6.0 en RStudio (1.4.1106), empleando los paquetes FactoMineR (Lê et al., 2008) y vegan (Oksanen et al., 2020).

Para evaluar si las variables físico-químicas y la velocidad de la corriente fueron diferentes entre los tramos de pastizal y los ganaderos se realizó un test t de Student. Los supuestos de normalidad y homocedasticidad fueron evaluados mediante los test Shapiro-Wilk y Levene respectivamente (Zar, 1999). Las variables que no cumplieron estas asunciones fueron transformadas mediante la fórmula $\log_{10}(x)$. Los casos en los que aun transformando las variables no se cumplieron los supuestos necesarios para el análisis paramétrico fueron analizados mediante el test de Mann Whitney-Wilcoxon (Zar, 1999). Además, se analizaron las relaciones entre todas las variables determinadas (tanto las bióticas como las abióticas) mediante la correlación de Pearson. Las variables bióticas que no se ajustaron a una distribución normal fueron transformadas mediante la fórmula $\log_{10}(x)$, y los porcentajes de diatomeas y no diatomeas fueron convertidos a proporciones y luego transformados con la fórmula $\arcsen(x)$. Para estos análisis se emplearon los paquetes stats (R Core Team, 2019), car (Fox & Weisberg, 2019) y coin (Horthon et al., 2006).

La relación entre los parámetros bióticos: clorofila a , PSLC, F_0 y Capacidad fotosintética máxima (F_v/F_m) y el uso del suelo aledaño (pastizal o ganadero) se analizaron mediante modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) dependiendo de la distribución de la variable respuesta. Dado que el diseño empleado para el experimento de colonización fue de tipo anidado se incluyeron las variables “arroyo” y “bloque” como factores aleatorios en los modelos (**figura 1**). Para determinar si estos factores tenían efectos significativos sobre las variables respuesta se evaluó su significancia en el proceso de selección de modelos. De la misma manera se evaluó la existencia de efectos aditivos y de interacción entre las variables explicatorias temperatura, irradiancia y usos del suelo. Para confirmar el valor explicativo de los factores fijos se realizó la prueba de cociente de verosimilitud (Likelihood ratio test LRT), la cual permite comparar modelos anidados con distinta estructura fija. En los casos en los cuales se encontró más de un modelo explicativo válido, se procedió a comparar los valores de AIC (Criterio de Información de Akaike) que mide la bondad del ajuste y la complejidad de cada modelo. Se considera que el modelo con menor AIC es el que mejor describe estadísticamente a los datos (Zuur et al., 2009). Estos análisis fueron realizados con los paquetes lme4 (Bates et al., 2015), lmeTest (Kuznetsova et al., 2017), glmmTMB (Brooks et al., 2017) y DHARMA (Hartig, 2022).



Figura 1. Esquema representativo del diseño de muestreo empleado para el experimento de colonización del biofilm.

RESULTADOS

Análisis de componentes principales (PCA):

Los primeros dos componentes del PCA acumulan el 63,4% de la varianza total de las muestras (**figura 2**). El primer componente (35,8% de varianza explicada) se correlacionó positivamente con la conductividad, el PSLC y la clorofila *a* (coeficientes: 0,93, 0,74, 0,67, respectivamente) y negativamente con la Capacidad fotosintética máxima (coeficiente: -0,73). El segundo componente (27,6% de varianza explicada) se correlacionó positivamente con el fósforo reactivo soluble y los nitratos (coeficientes: 0,73 y 0,71, respectivamente) y negativamente con la clorofila *a* y el porcentaje de algas no diatomeas (coeficientes: -0,62 y -0,58, respectivamente). El ordenamiento de los tramos estudiados con respecto a las variables incluidas en este análisis refleja un agrupamiento de los tramos *Ganaderos* (g1, g2, g5 y g10) en la región superior del gráfico definida por el segundo componente principal -con la excepción de g3-. Estos tramos se asocian a mayores valores de nutrientes (nitratos, fósforo reactivo soluble). Los tramos de *Pastizal* (p4, p6, p11 y p19) se ubicaron en la región inferior del gráfico asociados a mayores concentraciones de clorofila *a*, PSLC y porcentaje de algas no diatomeas reflejando una mayor biomasa de la comunidad.

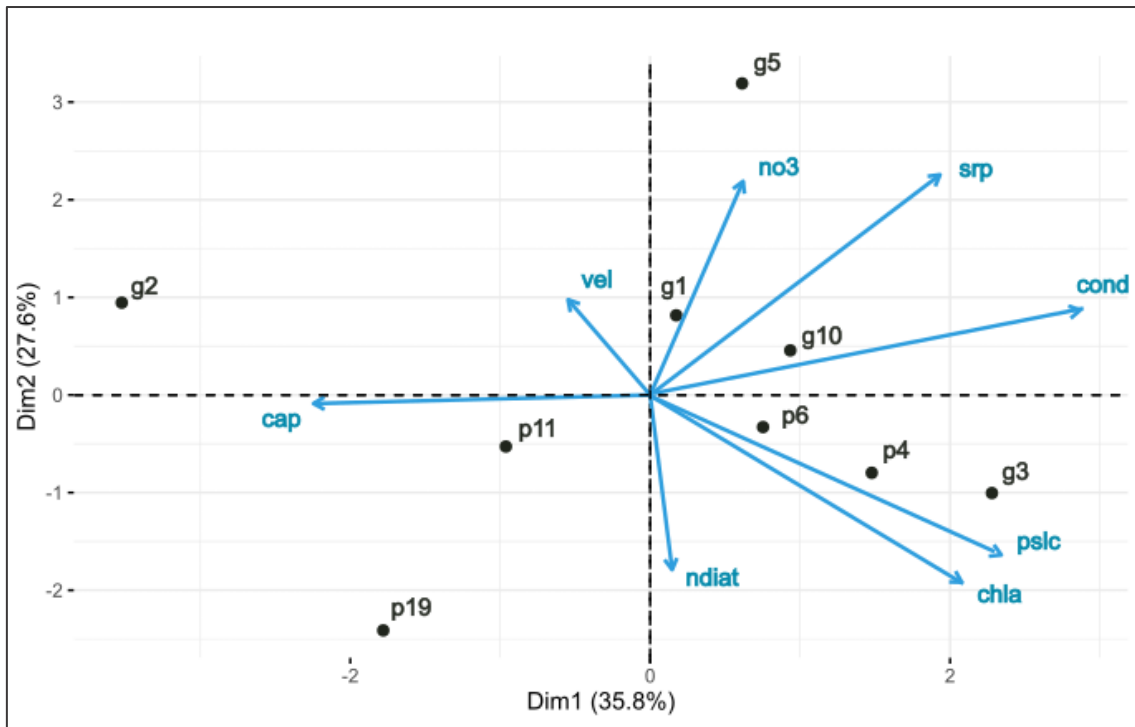


Figura 2. Biplot de los componentes 1 y 2 (Dim 1 y Dim 2 respectivamente) del análisis de componentes principales, con el porcentaje de varianza explicada entre paréntesis. Las variables están representadas por flechas celestes, los arroyos estudiados mediante los puntos negros numerados según el código indicado en la **Tabla 1**. cap: capacidad fotosintética máxima, vel: velocidad de la corriente, no3: nitratos, srp: fósforo reactivo soluble, cond: conductividad, pslc: peso seco libre de cenizas, chla: concentración de clorofila α , ndiat: porcentaje de algas no diatomeas.

Los parámetros físico-químicos, las concentraciones de nutrientes y la velocidad de la corriente de los tramos de arroyos con diferente uso del suelo no fueron significativamente diferentes de acuerdo con los test t de Student y Mann Whitney. Sin embargo, el valor promedio del SRP fue superior en los tramos *Ganaderos* y la velocidad de la corriente lo fue en los tramos de *Pastizal*. Esta tendencia también se observó para la concentración promedio de amonio, pero este parámetro se vio influenciado por un valor extremo registrado en el arroyo La Choza (**tabla 2**). Los parámetros funcionales F_v/F_m y ϕ_{PSII} reflejaron un mejor estado fisiológico de la comunidad en los tramos *Ganaderos*, en los cuales también fue mayor la riqueza de especies.

Tabla 2. Valor promedio y desvío de las variables físico-químicas, concentraciones de nutrientes y velocidad de la corriente en los tramos de arroyos con uso de suelo *Pastizal* y *Ganadero*.

Uso del suelo	<i>Pastizal</i>		<i>Ganadero</i>	
N	4		5	
	Promedio	Desvío	Promedio	Desvío
Temperatura (°C)	26,15	2,66	28,68	2,31
Irradiancia superficial ((kW-hr/m ²)/d)	6,91	0,29	6,82	0,13
pH	8,17	0,40	8,37	0,49
Conductividad (μS/cm)	788,25	321,29	1073,80	426,76
Salinidad (ppt)	0,401	0,160	0,536	0,222
Sólidos disueltos totales (ppm)	573,25	229,87	761,40	304,48
Secchi (cm)	37,25	13,40	31,00	11,58
Fósforo reactivo soluble (mg/l)	0,078	0,075	0,195	0,222
Amonio (μg/l)	313,28	584,33	52,69	27,23
Nitratos (mg/l)	2,84	1,97	2,50	1,33
Velocidad (m/s)	0,438	0,392	0,171	0,141

Tabla 3. Valor promedio y desvío de los parámetros estructurales y funcionales del biofilm de tramos con uso de suelo *Pastizal* y *Ganadero*.

Uso del suelo	<i>Pastizal</i>		<i>Ganadero</i>	
N	4		5	
	Promedio	Desvío	Promedio	Desvío
Fv/Fm (UA)	0,370	0,081	0,443	0,109
φPSII (UA)	0,322	0,123	0,401	0,069
f0 (UA)	317	166	164	150
PSLC (g/m ²)	71,31	19,59	39,35	27,54
Chl a (mg/m ²)	66,98	23,33	49,49	52,24
Feofitina (mg/m ²)	353,30	224,16	201,64	270,05
IA	1086	85	1060	630
Densidad total (cel/m ²)	2,46E+09	1,42E+09	1,27E+09	1,72E+09
Riqueza	24	10	34	11
Porcentaje de Diatomeas	10,55	10,28	24,72	25,57
Porcentaje de No diatomeas	89,45	10,27	75,17	25,81

Sin embargo, los parámetros estructurales (f0, PSLC, Chl a y densidad total) reflejan un mayor desarrollo de las comunidades en los tramos de *Pastizal*. El índice de Autotrofia indica que las comunidades desarrolladas en ambos tipos de uso del suelo son predominantemente heterotróficas, aunque en los tramos *Ganaderos* hay una mayor variabilidad. El porcentaje de algas no diatomeas fue ligeramente superior en los tramos de *Pastizal*, aunque en los *Ganaderos* se observa una mayor variabilidad (el coeficiente de variación de este parámetro -estimado el

cociente entre la media y el desvío estándar- en los tramos *Ganaderos* fue de 0,34, mientras que en los de *Pastizal* fue 0,11) (**tabla 3**).

Estructura del biofilm desarrollado sobre los sustratos:

Como resultado del análisis florístico de los sustratos se reconocieron 110 taxones. El listado de taxa con abundancia superior al 2% por tramo de estudio se encuentra detallado en la **Tabla 4**. El grupo taxonómico con mayor riqueza de taxa fue Bacillariophyta con 51, seguido por Chlorophyta con 33, Cianobacteria con 21, Euglenophyta con 3 y los grupos Xanthophyta y Rhodophyta tuvieron 1 taxón cada una. Sin embargo, el porcentaje de algas no diatomeas fue superior al 75% en 8 de los sitios de estudio. La única excepción se registró en el sitio g5 donde predominaron las diatomeas con un 69,8% de la densidad total (**figura 3**).

La densidad total de algas desarrolladas sobre los sustratos artificiales fue muy variable entre los tramos de estudio. El valor máximo fue $43,1 \cdot 10^8$ células/m² en el sitio g3 y el valor mínimo de $3,17 \cdot 10^8$ células/m² en el sitio g5, ambos con uso de suelo *Ganadero*. Tanto en los tramos de *Pastizal* como en los *Ganaderos* puede observarse una tendencia a la reducción de la densidad total en sentido Norte-Sur (**figura 4**).

Tabla 4. Taxa de algas dominantes (abundancia relativa >2%) presentes en las muestras de biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales en cada tramo de arroyo de estudio. Cod.: Código numérico asociado a cada tramo de arroyo.

	Tramos de Arroyos									
	Cod.	1	2	3	4	5	6	10	11	19
Bacillariophyta										
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg							X		X	
<i>Denticula elegans</i> Kützing				X			X			
<i>Epithemia gibba</i> (Ehrenberg) Kützing		X								X
<i>Epithemia sorex</i> Kützing		X								X
<i>Gyrosigma</i> aff <i>acuminatum</i>						X				
<i>Navicula</i> sp.1 Bory						X				
<i>Navicula veneta</i> Kützing						X		X		
<i>Nitzschia</i> aff <i>amphibia</i>						X				
<i>Nitzschia</i> aff <i>recta</i>						X				
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W.Smith						X		X		
<i>Nitzschia</i> sp.1 Hassall						X				
<i>Nitzschia</i> sp.2 Hassall						X				
Chlorophyta										
<i>Desmodesmus communis</i> (E.Hegewald) E.Hegewald								X		
<i>Filamentosa</i> 1		X								
<i>Monoraphidium circinale</i> (Nygaard) Nygaard						X				
<i>Oedogonium</i> sp.Link ex Hirn		X								
<i>Scenedesmus</i> aff <i>linearis</i>								X		
<i>Stigeoclonium tenue</i> (C.Agardh) Kützing	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Cyanobacteria										
<i>Anabaena</i> sp. Bory ex Bornet & Flahault										X
<i>Anabaena</i> sp. 3 Bory ex Bornet & Flahault		X						X		X
<i>Calothrix</i> sp. 1 C.Agardh ex Bornet & Flahault		X								
<i>Calothrix</i> sp. 2 C.Agardh ex Bornet & Flahault										X
<i>Chroococcus dispersus</i> (Keissler) Lemmermann					X		X			
<i>ColoniaL</i> 1			X							
<i>ColoniaL</i> 2									X	
<i>ColoniaL</i> 3	X	X		X					X	
<i>Heteroleibleinia kuetzingii</i> (Schmidle) Compère	X	X	X	X	X	X	X	X		
<i>Lyngbya martensiana</i> Meneghini ex Gomont			X	X						
<i>Merismopedia tranquilla</i> (Ehrenberg) Trevisan				X	X					
<i>Oscillatoria</i> aff <i>subbrevis</i>			X				X			
<i>Kamptonema chlorinum</i> (Kützing ex Gomont) Strunecký, Komárek & J.Smarda								X		
<i>Kamptonema formosum</i> (Bory ex Gomont) Strunecký, Komárek & J.Smarda								X		
Xanthophyta										
<i>Tribonema minus</i> (Wille) Hazen										X
Rhodophyta										
<i>Audouinella pygmaea</i> (Kützing) Weber Bosse									X	

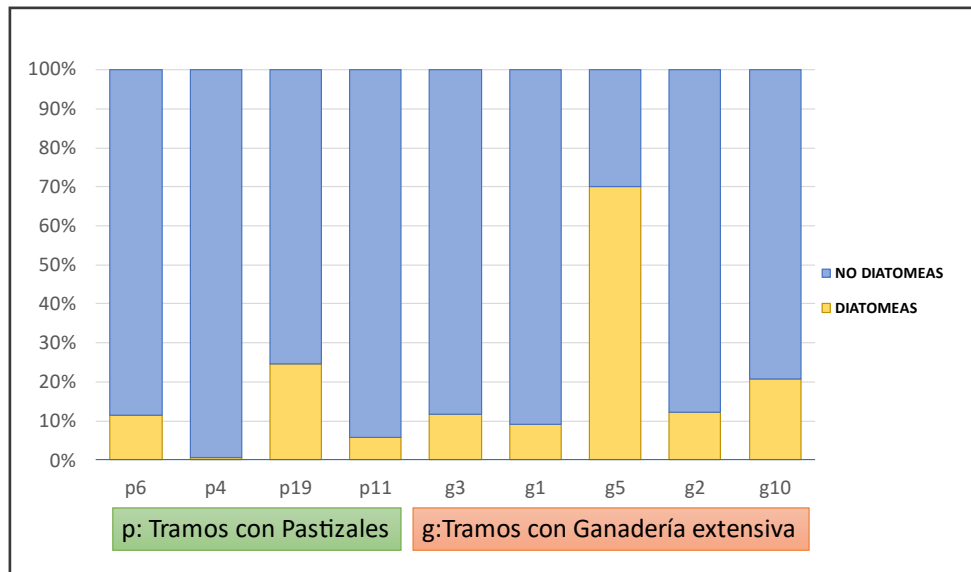


Figura 3. Porcentaje de algas diatomeas y no diatomeas del biofilm según el uso del suelo. Los tramos de estudio dentro de cada tipo de uso se presentan ordenados de izquierda a derecha según su variación latitudinal de Norte a Sur.

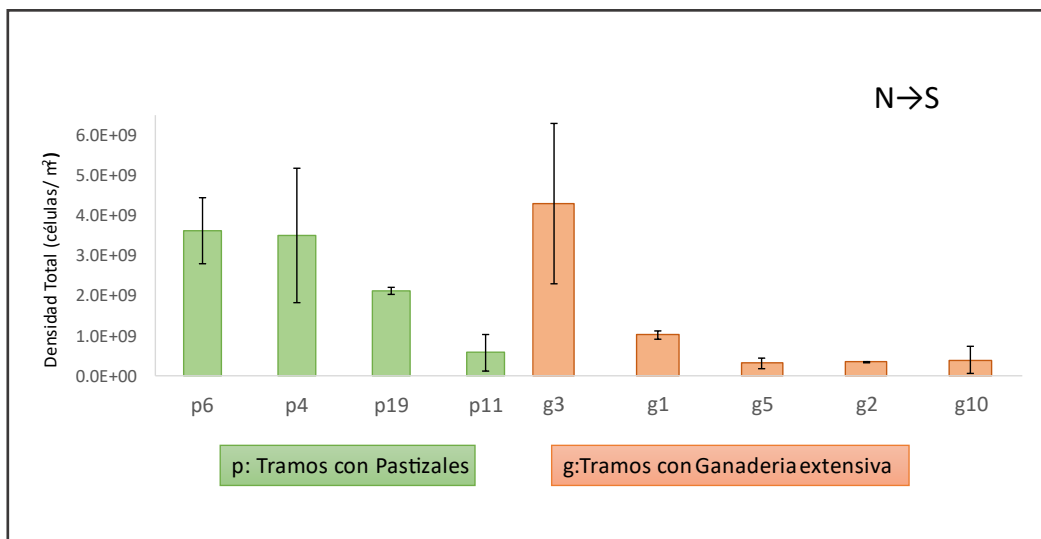


Figura 4. Densidad total (células/m²) y desvío estándar del biofilm según el uso del suelo. Los tramos de estudio dentro de cada tipo de uso se presentan ordenados de izquierda a derecha según su variación latitudinal de Norte a Sur en los tramos según el uso del suelo ordenados latitudinalmente de Norte a Sur.

La combinación de rasgos morfológico-funcionales dominante en 8 de los tramos fue f_{med} , representada mayormente por *Stigeoclonium tenue* y *Heteroleiblenia kuetzingii*. La combinación u_{low} fue dominante en el sitio g5 y estuvo representada por taxa de los géneros *Nitzschia*, *Navicula* y *Monoraphidium*. Las siguientes combinaciones en orden de importancia fueron c_{low} y f_{low} , representadas por taxa de los géneros *Merismopedia*, *Aphanotece* y *Desmodesmus*, y

de los géneros *Anabaena*, *Phormidium*, *Jaaginema*, *Lyngbya* y *Spirogyra* respectivamente. Ambos grupos alcanzaron porcentajes de hasta el 30% en 3 de tramos cada una (**figura 5 a**).

El gremio ecológico de diatomeas dominante en 6 de los tramos fue *Motile*, representado por los géneros *Nitzschia*, *Navicula*, *Denticula*, *Rhopalodia* y *Epithemia*. En los otros tramos - caracterizados por la presencia y dominancia de la macrófita *Stuckenia striata* (Ruiz & Pav.) Holube- dominaron *High Profile* y *Low Profile* representados por los géneros *Gomphonema* y *Ulnaria*, y por *Cocconeis* y *Rhoicosphenia* respectivamente (**figura 5 b**).

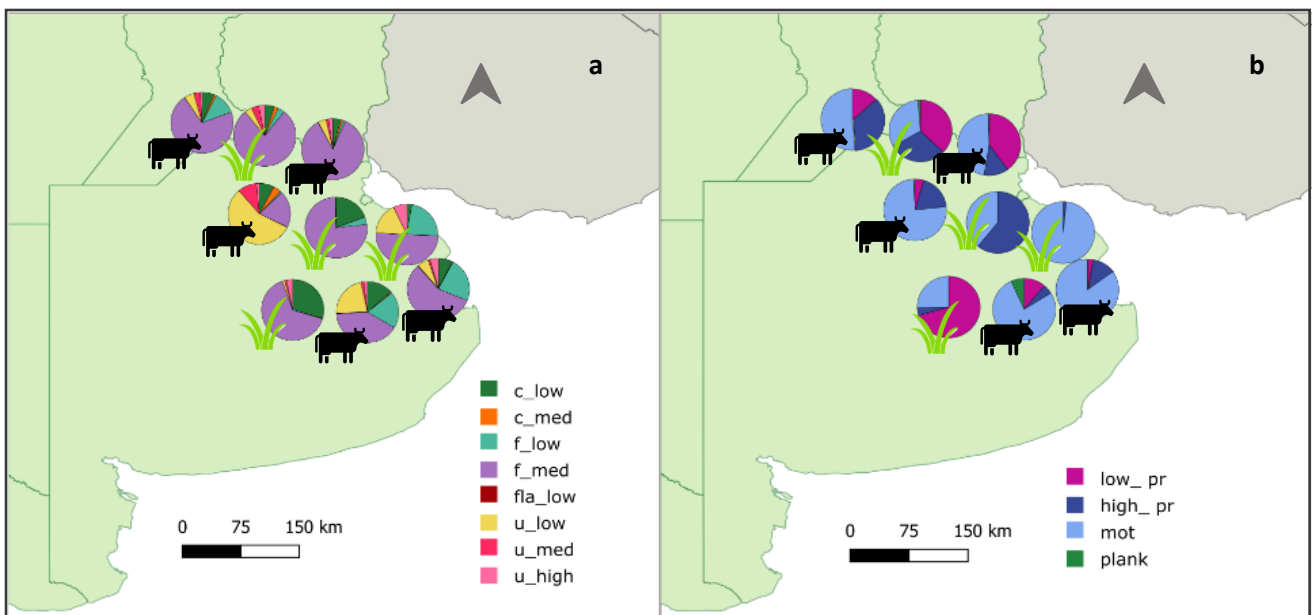


Figura 5. Mapas de la zona de estudio con: a) las combinaciones de rasgos morfológicos funcionales y b) los gremios ecológicos de diatomeas. El uso del suelo se señala en cada sitio con íconos correspondientes a los usos Ganadero y de Pastizal.

Los parámetros estructurales de la comunidad presentaron correlaciones elevadas entre ellos. La clorofila *a* se correlacionó significativamente con la feofitina ($R=0,961$, $p<0,001$), con la densidad total ($R=0,896$, $p<0,01$), con la f_0 ($R=0,869$, $p<0,01$), y con el PSLC ($R=0,835$, $p<0,01$). La f_0 se correlacionó significativamente con la feofitina ($R=0,912$, $p<0,001$) y con la densidad total ($R=0,888$, $p<0,01$); Además, la densidad total se correlacionó con la feofitina ($R=-0,944$, $p<0,001$), y la proporción de no diatomeas con la riqueza ($R=-0,803$, $p<0,01$).

Las variables físico-químicas y ambientales también presentaron algunas correlaciones elevadas: la conductividad se correlacionó significativamente con la salinidad ($R=0,988$, $p<0,01$), con los sólidos disueltos totales ($R=0,988$, $p<0,001$), con el fósforo reactivo soluble ($R=0,765$, $p<0,05$) y el pH ($R=0,883$, $p<0,001$). El fósforo reactivo soluble y el pH se correlacionaron significativamente con la salinidad ($R=0,763$, $p<0,05$ y $R=0,898$, $p<0,01$ respectivamente) y

también con los sólidos disueltos totales ($R=0,764$, $p<0,05$ y $R= 0,903$, $p<0,001$ respectivamente). Además, la temperatura del agua se correlacionó significativamente con la irradiancia superficial ($R=-0,750$, $p<0,05$) (**figura 6**). Las correlaciones estimadas y su significancia pueden encontrarse en el **Material Anexo (figuras A5 y A6)**.

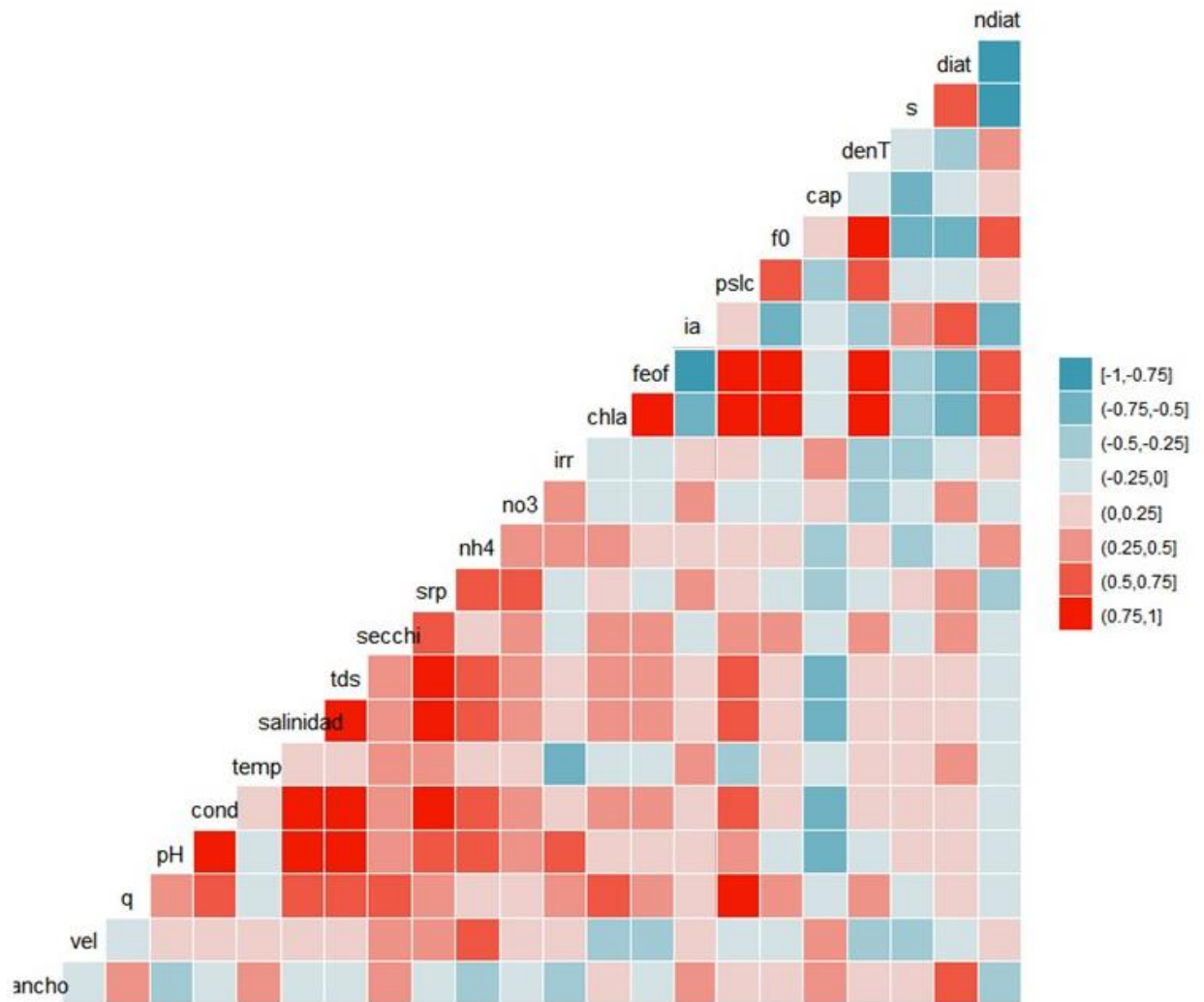


Figura 6. Correlaciones de Pearson entre las variables morfométricas, físico-químicas y biológicas determinadas. vel: velocidad, q: caudal, , cond: conductividad, temp: temperatura del agua, tds: sólidos totales disueltos, secchi: profundidad del disco de Secchi, srp: fósforo reactivo soluble, nh4: amonio, no3: nitratos, irr: irradiancia en la superficie, chla: clorofila *a*, feof: feofitina, ia: índice de autotofía, pslc: peso seco libre de cenizas, f0: fluorescencia basal, cap: capacidad fotosintética máxima, denT: densidad total, s: riqueza, diat: porcentaje de diatomeas, ndiat: porcentaje de no diatomeas.

Los modelos lineales generalizados mixtos (GLMM) seleccionados para analizar la relación entre los parámetros bióticos y el uso del suelo se resumen en la **Tabla 4**.

Tabla 4. Resumen de los modelos lineales generalizados mixtos seleccionados para analizar la relación entre los parámetros bióticos y el uso del suelo aledaño en los arroyos estudiados. Se muestra el valor del estadístico de prueba y la significancia del modelo, los factores aleatorios y su significación. * significativo, ns: no significativo

Variables Respuesta	Variable explicatoria	Factores Aleatorios	
		Arroyo	Bloque
	Uso del suelo		
Fv/Fm	Chi ² = 9,34, p= 0,002	ns	*
Clorofila <i>a</i>	F _{1,6} = 8,16, p= 0,029	*	ns
PSLC	F _{1,6} = 11,83, p= 0,014	*	ns

La Capacidad fotosintética máxima (Fv/Fm) fue significativamente mayor en los tramos *Ganaderos*, reflejando un mejor estado fisiológico de la comunidad en los mismos, con efecto aleatorio de los bloques (**figura 7 a**). Los valores estimados con un intervalo de confianza del 95% fueron 0,50 (0,44-0,56) UA para el uso del suelo *Ganadero* y 0,36 (0,30-0,42) UA para el uso *Pastizal*. Tanto la clorofila *a* como el PSLC fueron significativamente mayores en los tramos de *Pastizal*, indicando una mayor biomasa en los mismos, con efecto aleatorio de los arroyos (**figuras 7 b y 7 c** respectivamente). La clorofila *a* estimada con un intervalo de confianza del 95% fue 66,98 (47,54-86,42) mg/m² para el uso del suelo *Pastizal* y 26,92 (7,47-46,36) mg/m² para el uso *Ganadero*. El PSLC estimado con un intervalo de confianza del 95% fue 71,31 (54,08-88,53) g/m² para el uso del suelo *Pastizal* y 28,56 (11,33-45,78) g/m² para el uso *Ganadero*.

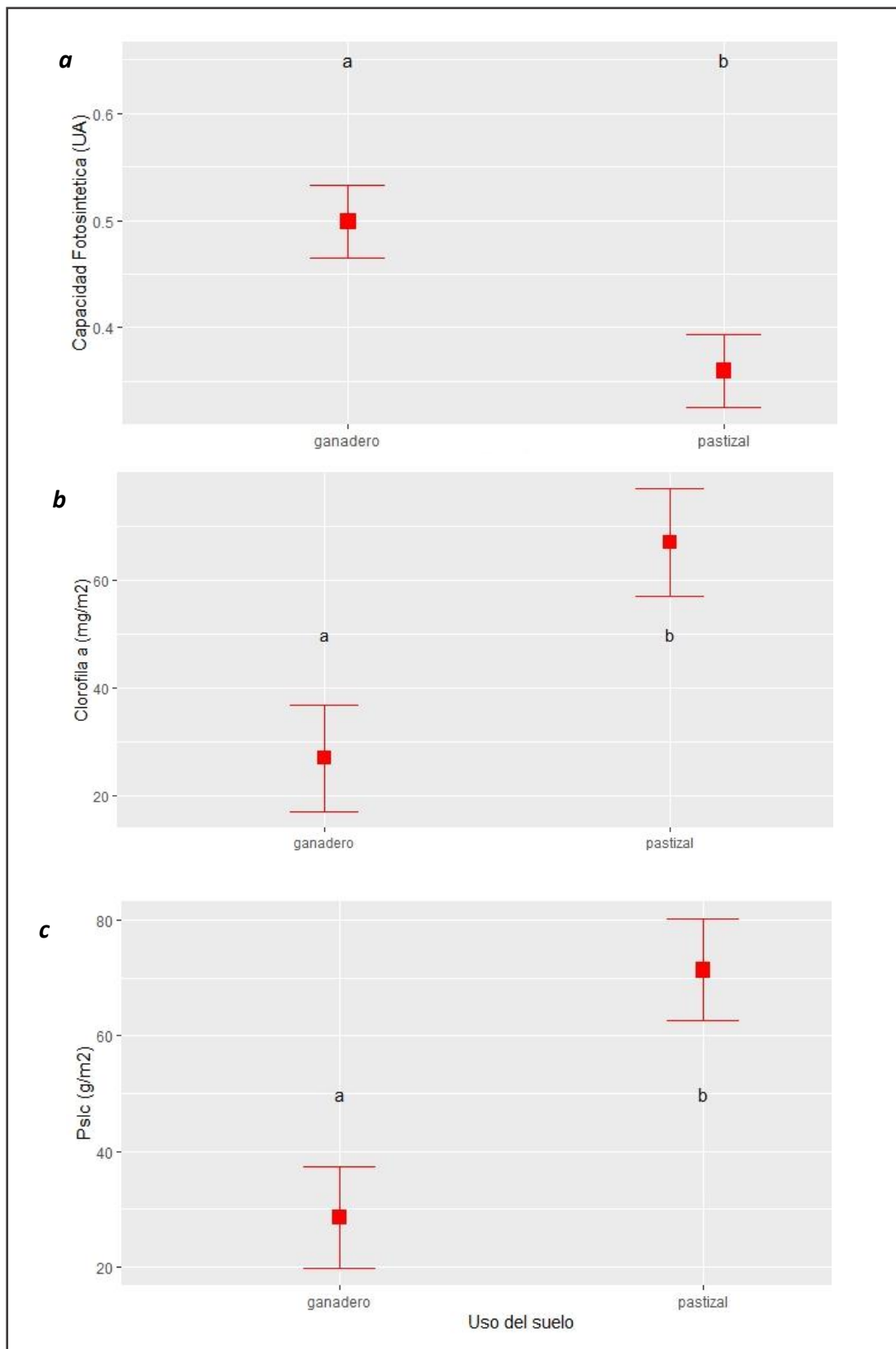


Figura 7. Predicciones de los modelos: *a)* Capacidad fotosintética máxima (Fv/Fm) (UA), *b)* clorofila a (mg/m²) y *c)* PSLC (g/m²) del biofilm (media y error estándar) en tramos con uso de suelo Ganadero y Pastizal. Las diferencias significativas entre categorías se indican con las letras a y b.

DISCUSIÓN

El análisis de componentes principales permitió el agrupamiento de tramos en relación con el uso del suelo a lo largo de un gradiente en el cual tanto los indicadores de la comunidad como la conductividad y las concentraciones de nutrientes (fósforo reactivo soluble y nitratos) fueron determinantes. Estos resultados son consistentes con los de Vilches et al. (2013), quienes concluyen que la concentración de clorofila *a* del biofilm, junto con el SRP y la conductividad del agua fueron los parámetros más importantes para evaluar los efectos de la contaminación difusa provocada por las actividades rurales de diferente intensidad.

La densidad total de algas fue mayor en los tramos con uso de suelo de *Pastizal* -con la excepción de uno de los tramos *Ganaderos*-, este mayor desarrollo de la comunidad es consistente con lo reflejado por los indicadores de biomasa examinados en el presente capítulo (f0. clorofila *a* y PSLC). Vilches et al. (2013), hallaron menores concentraciones de clorofila *a* en el biofilm de tramos con elevada intensidad de uso de suelo ganadero con respecto al de tramos con uso de suelo agrícola de distintas intensidades y a un tramo ganadero extensivo. Los autores atribuyen la falta de diferencias entre tramos agrícolas con distintas intensidades de uso del suelo al hecho de que todos tienen la misma labranza del suelo que consiste en la siembra directa, el uso de fertilizantes y herbicidas. Mientras que, en los tramos de alta intensidad ganadera la elevada concentración de ácidos húmicos sería un factor influyente en la respuesta de la comunidad (Vilches et al., 2014), aunque este parámetro no fue medido en el presente trabajo. Con respecto a la composición taxonómica, en el presente estudio las algas no diatomeas fueron dominantes en la mayoría de los tramos independientemente del uso del suelo aledaño. Este resultado coincide con el de Vilches et al. (2013), quienes hallaron una predominancia de Cianobacteria y una menor proporción de diatomeas en la comunidad desarrollada sobre sustratos artificiales en tramos de arroyos con diferente uso de suelo rural en el verano, a diferencia de las muestras de otoño y primavera donde las diatomeas eran dominantes. Además, Vilches et al. (2016) determinaron una mayor concentración de clorofila *a* en el epifiton de arroyos con uso del suelo agrícola y lo asociaron a una diferenciación en la composición taxonómica de la comunidad con respecto a tramos con uso ganadero.

Las combinaciones de rasgos morfológico-funcionales predominantes en el biofilm se asocian a comunidades maduras desarrolladas sobre sustratos duros. En la mayoría de los tramos la categoría *f_med* (filamentos con elementos de adhesión al sustrato) fue dominante y estuvo principalmente representada por *Stigeoclonium tenue* y *Heteroleiblemia kuetzingii*. Las algas de mayor estatura respecto a la superficie del sustrato -ej. filamentos con elementos de adhesión y

formas pedunculadas- caracterizan un estado avanzado de la microsucesión del biofilm (Hoagland et al., 1982; Johnson et al., 1997), indicando que el tiempo de colonización empleado fue suficiente para el desarrollo de la comunidad en los tramos estudiados. Las categorías que incluyen formas sin elementos de adhesión (*u_low*, *c_low* y *f_low*) también fueron importantes en algunos de los tramos (con porcentajes de hasta el 30%). Estos organismos pueden encontrarse en diferentes posiciones dentro de la matriz del biofilm, ya sea en la base o proyectados por encima de su superficie, como por ejemplo las formas filamentosas y algunas colonias. Estas categorías incluyen a las diatomeas, dentro de las cuales existen especies que son tolerantes a las bajas irradiancias que alcanzan la superficie del sustrato cuando existe un gran desarrollo de la comunidad, y otras que tienen la posibilidad de moverse dentro de la matriz y se pueden encontrar en diversos estadios de la microsucesión (Johnson et al., 1997). Si bien la secuencia de eventos de la microsucesión es recurrente, pueden existir diferencias en el grado de desarrollo y la composición de la comunidad tanto entre las estaciones del año como entre cuerpos de agua con características similares (Hoagland et al., 1982).

Las diatomeas del gremio ecológico *Motile* fueron dominantes en la mayoría de los tramos. Estos taxa pueden desplazarse para aprovechar condiciones más favorables en diferentes regiones de la matriz (Passy, 2007). Por ejemplo, la diatomea móvil *Nitzschia palea* es capaz de permanecer en los distintos estratos del biofilm a lo largo de su desarrollo y migrar verticalmente entre ellos. Esta estrategia de supervivencia permite aprovechar los recursos de la región superior y persistir en la región basal en caso de sufrir perturbaciones como el pastoreo o eventos de crecidas (Johnson et al., 1997). De forma consistente con los resultados de este capítulo, Licursi et al. (2016) hallaron que el enriquecimiento por nutrientes producto de las actividades rurales en los arroyos de la región pampeana provocó cambios en los ensamblajes de diatomeas del epilimnion y favoreció a las diatomeas móviles principalmente del género *Nitzschia*.

En los tramos de *Pastizal* hubo un mayor desarrollo de la comunidad evidenciado por los indicadores de biomasa clorofila *a* y PSLC. Los tramos con uso de suelo ganadero extensivo considerados en este trabajo no tenían acceso del ganado -ni en el tramo seleccionado ni en las inmediaciones-. Sin embargo, es posible que aguas arriba de los mismos se produzca el acceso de las vacas, el cual genera una serie de disturbios en el cauce como por ejemplo el pisoteo y destrucción de la ribera, el desmoronamiento de márgenes con interrupciones en el cauce y el ingreso de sustancias como las heces de los animales que provocan además modificaciones en las características físico-químicas del agua (Giorgi et al., 2014; Rosso & Fernández Cirelli, 2013). Las intrusiones del ganado en los arroyos pueden ocasionar un deterioro en la calidad del agua asociado con el aumento en las concentraciones de nutrientes, la contaminación fecal, la erosión

de sedimentos desde la ribera, la resuspensión de sedimentos del lecho y el incremento de la turbidez (Vidon et al., 2008). El efecto del aumento en las concentraciones de nutrientes disueltas en el agua sobre las comunidades algales podría ser contrarrestado por una disminución en la disponibilidad de luz en el lecho debida principalmente a un incremento en la turbidez, la cual afecta la producción primaria y la composición del biofilm (Julian et al., 2008). En este estudio, no pudo establecerse la causa de la menor biomasa hallada en los tramos con uso de suelo ganadero extensivo, dado que no existieron diferencias significativas en los parámetros ambientales analizados. Sin embargo, estos tramos podrían tener mayores concentraciones de ácidos húmicos y/o partículas en suspensión por efecto de la erosión del suelo a causa del pastoreo, viéndose afectada la cantidad y calidad de la luz que llega a la comunidad. Si bien no se determinó de manera directa la turbidez en el agua, la profundidad de Secchi fue menor en los tramos *Ganaderos*, pudiendo ser el factor responsable del menor desarrollo de la comunidad.

A pesar de esto, la Capacidad fotosintética máxima (Fv/Fm) reflejó un mejor estado fisiológico del biofilm en los tramos *Ganaderos*. La fotosíntesis y la fluorescencia que emite la clorofila *a* son afectadas por diversas variables físicas y químicas del ambiente como por ejemplo cambios en la intensidad de la luz, deficiencias nutricionales, presencia de metales pesados y otros contaminantes emergentes (Moreno et al., 2008). La menor capacidad fotosintética hallada en los tramos de *Pastizal* podría estar relacionada con parámetros que no fueron analizados en el presente estudio, tales como la presencia de contaminantes asociados a los usos del suelo previos, que pueden permanecer en el ambiente y afectar a la fisiología de la comunidad. Rodríguez Castro et al. (2015) en un experimento de mesocosmos donde analizaron la interacción del fosfato y el arseniato sobre el desarrollo del biofilm, hallaron mayores valores de capacidad fotosintética máxima en los tratamientos con concentraciones no limitantes de fosfato. Estos autores detectaron los efectos del arsénico sobre los parámetros fotosintéticos de la comunidad sólo en condiciones limitantes de fosfato (10 µg/L PO₄³⁻) y atribuyen estos resultados a la adaptación de la comunidad luego de la exposición crónica a estas sustancias, dada en parte por cambios en la composición taxonómica. En los tramos de estudio con uso del suelo *Ganadero*, el valor promedio de SRP fue superior, esto junto con la mayor riqueza de especies encontradas podría indicar la adaptación de la comunidad a dichas condiciones. Sin embargo, los valores de Fv/Fm registrados en los tramos de estudio fueron menores que los hallados por Gorbarán et al. (2022) durante el otoño en sitios de arroyos pampeanos ubicados aguas arriba de urbanizaciones, con usos del suelo ganadero extensivo y agrícola. Estas diferencias podrían asociarse con las variaciones ambientales producidas por la estacionalidad,

dado que las colonizaciones fueron realizadas en diferentes épocas del año, y con diferencias en la composición de la comunidad.

En concordancia con los resultados de Vilches et al. (2011), quienes estudiaron la calidad del agua en arroyos de la cuenca del río Reconquista con uso del suelo rural, se encontró que las condiciones físico-químicas fueron homogéneas entre los tramos. De los presentes resultados surge que los indicadores clorofila a , PSLC y la Capacidad fotosintética máxima (Fv/Fm) fueron más sensibles que las variables físico-químicas y ambientales examinadas, reflejando diferencias estadísticamente significativas entre los usos del suelo aledaño estudiados, lo cual permite rechazar la **Hipótesis VII** planteada.

Los indicadores de biomasa y funcionamiento del aparato fotosintético del biofilm resultaron adecuados para describir impactos antrópicos leves asociados con actividades agrícolas y ganaderas extensivas en las proximidades de los arroyos de la región de estudio considerados como lo menos disturbados posible. Las diferencias en las variables físico-químicas y ambientales examinadas en los tramos con distinto uso del suelo no fueron de gran magnitud ni estadísticamente significativas. Por tal motivo, podría ser de utilidad en próximos estudios la incorporación de otras variables asociadas a estas actividades como los ácidos húmicos, los sólidos totales en suspensión, la turbidez y la concentración de oxígeno disuelto, y también la determinación de metales y otros contaminantes (pesticidas) que puedan estar presentes relacionados a usos del suelo pasado o a usos del suelo aguas arriba de los tramos analizados.

Capítulo 7
CONSIDERACIONES FINALES

La presente Tesis Doctoral tuvo como objetivo analizar la estructura y el funcionamiento de las comunidades algales adheridas (epifiton, fitobentos y biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales) en arroyos poco disturbados de la región pampeana con el propósito de caracterizar las condiciones de base en los mismos. El planteamiento general del cual se partió fue que, en tramos de arroyos escasamente perturbados por actividades antrópicas, el principal gradiente ambiental al que responderían la estructura y el funcionamiento de las comunidades algales sería el dado por las variaciones en la temperatura y la irradiancia de la región de estudio. Para llevar a cabo los análisis se adoptaron el enfoque tradicional basado en la composición taxonómica, y un enfoque ecológico basado en los rasgos morfológico-funcionales de los taxa. Este último posee la ventaja respecto de la aproximación tradicional de que permite sintetizar la diversidad funcional de las comunidades -evitando la redundancia entre las especies- y relacionarla con los gradientes ambientales principales (Tapolczai et al., 2016).

CARACTERIZACIÓN AMBIENTAL DE LOS TRAMOS DE ESTUDIO

El uso del suelo aledaño a escala de tramo en los arroyos con un bajo nivel de disturbio antrópico en la región de estudio fue de tipo extensivo (ganadería o pastizal natural). Sin embargo, los resultados del análisis del uso del suelo a escala de arroyo indicaron que las principales actividades fueron el cultivo de herbáceas y la ganadería intensiva con predominio de bovino para leche, independientemente del ancho de buffer analizado (200 y 500 m). Estos resultados se condicen con los hallados por Amuchástegui et al. (2016) y ponen de manifiesto la creciente presión de estas actividades sobre los arroyos de la región. En el muestreo realizado durante el verano de 2019 pudimos observar cómo fueron cambiando las condiciones en algunos de los tramos previamente seleccionados y los arroyos de las zonas aledañas, en muchos de los cuales las áreas de buffer que antes se habían observado, se habían reducido. Las modificaciones antrópicas a escala de paisaje ponen en riesgo la integridad ecológica de los ecosistemas fluviales, dado que impactan el hábitat, la calidad del agua y los ensamblajes biológicos a través de numerosas vías (Allan, 2004).

Las variables físico-químicas del agua determinadas en este estudio fueron comparables a las registradas en trabajos previos realizados a escala de la región pampeana en arroyos poco perturbados, y acordes con las del sistema fluvial al que pertenece cada arroyo (Feijoó et al., 2023; Feijoó & Lombardo, 2007). La mayoría de ellas fueron significativamente diferentes en las estaciones del año analizadas (con la excepción del pH, la conductividad y los sólidos totales en

suspensión). En el invierno se determinaron mayores concentraciones de oxígeno disuelto, fósforo reactivo soluble y nitratos. Además, se registraron mayores velocidades de la corriente y caudales asociados, a pesar de que las mayores precipitaciones suelen darse al final del verano y principios del otoño (Rodríguez Capítulo et al., 2010). Durante los últimos meses del 2017 y los primeros meses de 2018 se produjo una severa sequía (SMN, 2018) que coincidió con los muestreos de verano -de hecho uno de los arroyos seleccionados no pudo muestrearse porque estaba seco-. Los déficits hídricos en la región pueden repercutir en la recarga de los acuíferos afectando el aporte de agua subterránea a los cauces y el mantenimiento de los caudales base (Delgado et al., 2023). En el verano, las variables asociadas al gradiente latitudinal de la región (temperatura del aire, temperatura del agua e irradiación superficial) registraron valores mayores.

En general, las concentraciones de nutrientes halladas en los tramos de estudio fueron elevadas si se las compara con arroyos de praderas de otras regiones templadas (Dodds & Oakes, 2006; Kemp & Dodds, 2001), pudiendo clasificarlos como eutróficos según la EPA (2000). A pesar de que el uso de suelo a escala de cuenca puede relacionarse con un incremento en el estado trófico de los arroyos (Mugni et al., 2005; Torti et al., 2020), estudios regionales no hallaron evidencias contundentes de esta influencia. Según Amuchástegui et al. (2016) la condición de eutrofia en los arroyos pampeanos podría ser previa a la expansión de la agricultura en la región, dado que habría evidencia palinológica que lo sustenta. Además, estos autores no hallaron una relación clara entre las concentraciones de fósforo reactivo soluble y el uso de suelo agrícola o ganadero, por lo que sostienen que la mayor parte de este nutriente deriva del material parental de la región, en concordancia con las observaciones de Morrás (1999). Si bien las concentraciones de nutrientes halladas en los tramos de arroyos del presente estudio fueron elevadas, son menores a las registradas por diversos autores en arroyos donde el uso del suelo aledaño era agrícola o ganadero de tipo intensivo (Arias et al., 2020; Delgado et al., 2023; Mugni et al., 2005). Por este motivo, se considera que tanto los criterios empleados para la selección como los tramos de arroyos que efectivamente fueron seleccionados resultaron apropiados para cumplir con el objetivo de caracterizar sitios poco disturbados de la región pampeana en el estado actual del paisaje.

Los resultados del análisis de componentes principales (PCA) del invierno reflejan el ordenamiento de los tramos de estudio en relación a su ubicación geográfica, siendo las variables más importantes las asociadas al gradiente latitudinal de la región (temperatura del aire e irradiación superficial). En el análisis de verano no se observó el mismo patrón de ordenamiento de los tramos, y las variables más importantes fueron la velocidad de la corriente, el caudal y la

concentración de nitratos. A su vez, este último explicó un porcentaje menor de la varianza total de los datos respecto del análisis de invierno, sugiriendo que en el verano parte de la variación no sería explicada por las variables consideradas en este estudio.

Al analizar la relación entre la latitud y las variables asociadas al gradiente latitudinal de la región en el invierno se hallaron correlaciones significativas y negativas con la temperatura del agua, la irradiancia superficial y la temperatura del aire. Estas variables decrecen con el aumento de la latitud de los arroyos estudiados. La irradiancia en el agua exhibió un patrón similar pero la correlación no fue significativa. En el verano, la latitud sólo se correlacionó positiva y significativamente con la irradiancia superficial, aunque el coeficiente de correlación fue menor respecto del de invierno. Al analizar los gráficos de dispersión se observaron tendencias lineales con escasa pendiente entre la latitud y las temperaturas del agua y del aire, lo cual sugiere que estas variables están poco asociadas en el verano. En particular, la temperatura del agua en ríos y arroyos varía de manera diaria y estacional como consecuencia del clima de una región, pero también es influida por la extensión de la vegetación de la ribera y la importancia relativa de los aportes de agua subterránea (Allan & Castillo, 2007). Sin embargo, tanto la irradiancia superficial como la irradiancia en el agua exhibieron un aumento a mayores latitudes de los arroyos estudiados. Durante este periodo se registró una mayor dispersión de los datos y una menor correlación entre la latitud y las variables ambientales asociadas. Esto podría relacionarse con una mayor influencia sobre estas variables de factores de escala local como los ya mencionados, y además con la materia orgánica coloreada disuelta (CDOM) y el material particulado en suspensión (Kirk, 2011).

LAS COMUNIDADES ALGALES

Como ya se ha mencionado en este trabajo, el rol que cumplen las comunidades de algas adheridas es esencial para el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos y se vincula con su capacidad de ofrecer servicios ecosistémicos a la sociedad. Algunos de los procesos ecosistémicos relevantes en los cuales participan las algas son el ciclado de los nutrientes y la autodepuración, lo cual se vincula directamente con la calidad del agua en los arroyos (Martí et al., 2020). El desarrollo de estas comunidades está modulado por la interacción de diversos factores ambientales, entre los cuales la luz, la temperatura, las concentraciones de nutrientes, y la disponibilidad de sustrato son los principales (Biggs, 1996). Además, los disturbios en el ambiente -tales como la inestabilidad del sustrato, el aumento en la velocidad de la corriente o de los sólidos en suspensión- y el pastoreo por parte de herbívoros ocasionan la pérdida de biomasa de la comunidad. Biggs (2000) postula que estos factores locales son el resultado de una jerarquía de controladores ambientales, entre los cuales las variables principales del hábitat:

la geología y el clima de la cuenca, junto con las actividades antrópicas definen el contexto general del paisaje. En un nivel inferior de esta jerarquía se encuentran las variables secundarias: la calidad del agua y la hidrología, que controlan aspectos del hábitat de influencia más inmediata para la comunidad, como los regímenes de caudal, las concentraciones de nutrientes disponibles, la temperatura, y la densidad y el tipo de herbívoros.

Las particulares características de los arroyos pampeanos -que incluyen las elevadas concentraciones de nutrientes basales, la adecuada insolación del lecho por la ausencia de bosque de ribera y la baja velocidad de la corriente- posibilitan un gran desarrollo de las comunidades de algas adheridas en los diferentes sustratos disponibles -como las macrófitas y los sedimentos del lecho- (Giorgi et al., 2005). A pesar de que en general estos arroyos no están sombreados por la vegetación de ribera, existen otros factores que afectan la luz que llega a los distintos sustratos, como las partículas en suspensión, las sustancias disueltas en el agua y el propio crecimiento vertical de la comunidad en la matriz, generando un ambiente lumínico altamente variable (Hill, 1996). Además, a escala de la región pampeana la irradiancia y la temperatura son variables a lo largo de un gradiente latitudinal que disminuye en sentido Norte-Sur. Por tal motivo, se considera que una de las principales fuentes naturales de variación de la estructura y funcionamiento de las comunidades algales en arroyos poco disturbados de la región sería el gradiente de irradiancia y temperatura.

EL EPIFITON DE ARROYOS PAMPEANOS POCO DISTURBADOS

La biomasa del epifiton fue mayor en el verano, en concordancia con lo planteado en la **Hipótesis I** del **Capítulo 4**. Las concentraciones de nutrientes no habrían sido limitantes para el desarrollo de la comunidad, a pesar de ser menores a las halladas en el invierno. Las velocidades de la corriente y los caudales también fueron menores, lo cual podría indicar niveles bajos de disturbio. Las variaciones de caudal producidas por grandes crecidas y el aumento de los sólidos en suspensión pueden provocar el desprendimiento de la comunidad (Allan & Castillo, 2007). Con respecto al sustrato, si bien el desarrollo de las macrófitas fue mayor en el verano, su cobertura no fue demasiado elevada (en general menor al 40%) por lo cual el efecto de sombreado sería bajo. Otro factor influyente en la biomasa del epifiton es la herbivoría, que no fue estudiada en este trabajo. Giorgi (1998) sostiene que en arroyos donde hay gran desarrollo de macrófitas se refuerza el control biológico sobre las comunidades adheridas, en parte por la interacción con los herbívoros asociados, mientras que cuando no hay tanto desarrollo de macrófitas predominarían los factores físicos de control, como la temperatura y las variaciones de caudal. El mayor desarrollo del epifiton encontrado en el verano podría relacionarse con una

mayor irradiancia incidente, incluso aunque en esta época la comunidad pueda estar sometida a una mayor presión por herbivoría (Steinman et al., 1989).

La composición taxonómica del epifiton también fue variable entre el invierno y el verano. Si bien las Bacillariophyta fueron el grupo taxonómico con mayor representación en cuanto al número de taxones en ambas estaciones y las comunidades de invierno estuvieron dominadas principalmente por ellas, en el verano se incrementó el número de arroyos en los cuales dominaron las Cyanobacteria e incluso en uno dominaron las Chlorophyta. También se incrementaron los porcentajes de representación de estos dos grupos en los tramos donde dominaban las diatomeas. Estos resultados coinciden con los de Vilches et al. (2016), quienes hallaron que durante el verano el epifiton de arroyos pampeanos estaba dominado por cianobacterias con una contribución importante de clorofitas y diatomeas, mientras que en el otoño e invierno dominaban casi exclusivamente las diatomeas. La predominancia de diatomeas en el invierno podría asociarse con bajas irradiancias y moderada presión de pastoreo (Steinman et al., 1989), dado que este grupo taxonómico es capaz de tolerar menores intensidades lumínicas (Hill, 1996). Esta característica junto con la capacidad de desplazarse (las formas móviles) y de elevarse en la matriz mediante el desarrollo de pedúnculos y de colonias filamentosas podría explicar su dominancia en algunos arroyos en el verano, cuando la biomasa de toda la comunidad es mayor y se incrementa la competencia por los recursos.

La forma de vida y el modo de adhesión al sustrato se consideran rasgos de suma importancia para el epifiton ya que contribuyen a su capacidad de permanecer en el ambiente y recuperarse de las perturbaciones físicas y del pastoreo (Biggs et al., 1998; Lange et al., 2016). Las combinaciones de rasgos morfológico-funcionales dominantes en ambas estaciones fueron *u_low* seguido por *f_low*. En concordancia con lo propuesto por Biggs et al. (1998) las formas unicelulares con altas tasas de crecimiento e inmigración serían dominantes en ambientes con algún tipo de inestabilidad física, pero sin limitación de nutrientes. Mientras que, las formas filamentosas podrían ser dominantes en condiciones flujo estable y elevadas concentraciones de nutrientes, ya que los pueden aprovechar rápidamente y desarrollar una gran biomasa (Lange et al., 2016). En ambos casos, los nutrientes no serían una limitante para el desarrollo de la comunidad y las diferencias radicarían en la exposición o no a disturbios físicos que imposibiliten el desarrollo de una comunidad con múltiples estratos y diferentes tipos de asociación al sustrato. La predominancia de las formas sin elementos de adhesión al sustrato podría relacionarse con las bajas velocidades de la corriente que son características de estos arroyos durante todo el año. Sin embargo, en el invierno a diferencia del verano, algunos arroyos estuvieron dominados por combinaciones de rasgos que presentaban algún tipo de adhesión al

sustrato (u_{med} , u_{high} , c_{med} y f_{med}). Esto podría estar indicando que, durante el invierno, las condiciones serían propicias para el establecimiento de comunidades maduras con múltiples estratos.

Dada la amplia representación de las diatomeas en el epifiton de los arroyos de estudio, también se emplearon los gremios ecológicos propuestos por Passy (2007) y modificados por Rimet & Bouchez (2012) para caracterizar a la comunidad. Los gremios ecológicos de diatomeas dominantes en la mayoría de los arroyos fueron *High profile* y *Motile*. Las elevadas concentraciones de nutrientes naturales y la baja velocidad de la corriente característicos de los arroyos pampeanos posibilitarían la dominancia de estos dos gremios. Las diatomeas del gremio *Motile* -al igual que las *High profile*- son poco tolerantes al disturbio físico (Passy, 2007), pero poseen la ventaja de poder desplazarse rápidamente sobre el sustrato y migrar a microambientes con mejores condiciones para su desarrollo (Johnson et al., 1997).

El gradiente ambiental al que respondió la estructura del epifiton de invierno estuvo definido por la temperatura del agua, independientemente del enfoque empleado para su análisis. Mientras que, en el verano la comunidad se relacionó con factores ambientales que fueron diferentes según la clasificación empleada, siendo los más importantes el caudal y el pH -en el análisis basado en taxa-, el fósforo reactivo soluble -en el análisis basado en combinaciones de rasgos- y la conductividad -en el análisis basado en gremios ecológicos-. Estos resultados apoyan parcialmente la **Hipótesis II** del **Capítulo 4**. En el invierno la temperatura del agua junto con otras variables asociadas al gradiente latitudinal de la región en los diferentes análisis (temperatura del aire e irradiancia superficial) fueron determinantes de la estructura de la comunidad. La disminución en la irradiancia que ocurre durante esta época sería importante para la comunidad dado que afecta directamente a la fotosíntesis, generando cambios en su estructura (Hill, 1996; Jasper & Bothwell, 1986). Esto podría explicar la importancia de este factor asociado al gradiente latitudinal en los análisis basados en combinaciones de rasgos y descriptores generales del epifiton. En el verano, se halló una menor relación entre la latitud y las variables ambientales asociadas al gradiente -temperatura del agua, irradiancia en el agua e irradiancia superficial-, lo cual podría deberse a una mayor influencia de factores locales sobre dichas variables (Kirk, 2011). En esta estación, la estructura de la comunidad estaría fuertemente influenciada por variables de escala local, como las asociadas con las características físico-químicas del agua y el caudal. En el análisis de los descriptores generales del epifiton en las dos estaciones de muestreo, queda de manifiesto la importancia tanto de las variables de escala regional (la irradiancia superficial) como de escala local (oxígeno disuelto y conductividad) como determinantes de la estructura de la comunidad en arroyos poco disturbados.

En general, los análisis canónicos de la comunidad de invierno tuvieron un mejor ajuste que los de verano, independientemente del enfoque empleado. En esta estación, los enfoques basados en las combinaciones de rasgos y en los gremios ecológicos de diatomeas fueron los más informativos, reflejando adecuadamente la relación entre la estructura de la comunidad y las variables asociadas al gradiente latitudinal de la región. En el verano, el modelo basado en las combinaciones de rasgos tuvo una significancia marginal, siendo más adecuados para la descripción de la comunidad los enfoques basados en la abundancia de taxa y en los gremios ecológicos de diatomeas. Estos resultados apoyan parcialmente la **Hipótesis III**, planteada en el **Capítulo 4**. Además, el análisis basado en los descriptores generales explicó una cantidad considerable de la variación de la comunidad en ambas estaciones y resultó altamente significativo, lo cual indicaría que parámetros como la concentración de clorofila a , el PSLC y la densidad total de taxa reflejan apropiadamente las relaciones entre la estructura de la comunidad y el gradiente ambiental predominante de la región de estudio.

EL FITOBENTOS DE ARROYOS POCO DISTURBADOS

Al igual que el epifiton, el fitobentos de los arroyos estudiados tuvo un mayor desarrollo en el verano. Pero a diferencia de esta comunidad, fue predominantemente heterotrófico y los parámetros que reflejaron diferencias significativas entre las estaciones no fueron los indicadores de biomasa (clorofila a y el PSLC), sino la densidad total de taxa y la riqueza de especies. Estos resultados contrastan con los obtenidos por otros autores en arroyos de la región, los cuales hallaron un menor desarrollo de la comunidad en el verano y lo atribuyeron en algunos casos a la influencia de factores físicos como la temperatura del agua (Claps, 1996) y la velocidad de la corriente, y biológicos como el desarrollo de macrófitas y la herbivoría (Giorgi et al., 2005; Giorgi, 1998). Las macrófitas pueden afectar al desarrollo de esta comunidad de diferentes maneras, ya sea por sombreado, por competencia por los nutrientes o por fenómenos de alelopatía (Burkholder, 1996). Sin embargo, como su desarrollo no fue muy extenso ni en invierno ni en verano se considera que la influencia de las mismas no sería determinante de la estructura del fitobentos. Los resultados obtenidos permiten rechazar la **Hipótesis IV** del **Capítulo 5**.

Los tipos de sustratos hallados en los arroyos de estudio fueron tosca, limo, arena y arcilla. En algunos casos las muestras provenían de un sólo tipo de sustrato, y en otros se encontraron combinaciones de los mismos (por ejemplo, tosca y limo, arena y tosca). Además, los tipos de sustratos muestreados fueron los que se hallaban colonizados por las algas en cada ocasión de estudio, por este motivo en algunos arroyos el sustrato fue diferente entre las estaciones. Si bien en la mayoría de los arroyos y estaciones analizadas el sustrato predominante fue la tosca y sus

combinaciones, este factor podría explicar algo de la variabilidad hallada en la comunidad, dado que el tipo de sustrato influye en la composición de especies y la abundancia de las mismas (Burkholder, 1996; Sabater et al., 1998; Yang & Flower, 2012). Esta variable a su vez fue importante en los análisis multivariados, independientemente del enfoque empleado y la estación.

El fitobentos de arroyos de la región pampeana suele estar dominado por Bacillariophyta y Cianobacteria (Claps, 1996; Sierra et al., 2013; Sierra & Gomez, 2007). La comunidad hallada en los arroyos del presente estudio se caracterizó por la dominancia de estos grupos con un mayor número de taxa pertenecientes a Bacillariophyta en ambas estaciones, pero con un incremento del número de arroyos dominados por Cianobacteria en el verano. La dominancia de las diatomeas podría relacionarse con su capacidad de tolerar bajas intensidades lumínicas (Hill, 1996) y las numerosas estrategias con las que cuentan para elevar su perfil y adquirir los recursos necesarios. Mientras que, la dominancia de la cianobacterias en el verano podría relacionarse con su mayor tolerancia a las altas temperaturas del agua (DeNicola, 1996).

Biggs et al. (1998) y Lange et al. (2016) predicen la dominancia de algas filamentosas no adheridas en ambientes sin limitaciones de nutrientes e hidrológicamente estables. En estas condiciones, las algas filamentosas serían más competitivas y capaces de desarrollar una gran biomasa. Consistentemente, el fitobentos de los arroyos estudiados estuvo dominado por la combinación de rasgos *f_low*, seguida, pero en menor medida por *u_low*. A diferencia del epifiton, el fitobentos fue mucho más homogéneo entre arroyos y estaciones en cuanto a la dominancia de los rasgos, exhibiendo una escasa representación de formas con algún mecanismo de adhesión (con las excepciones de las categorías *f_med* y *u_high* que dominaron en un par de arroyos). Esto podría relacionarse con que el sustrato del fitobentos es mucho menos variable que el del epifiton. La predominancia de formas no adheridas podría relacionarse con la baja velocidad de la corriente, y con condiciones de mayor estabilidad en el lecho de los arroyos.

Al igual que los rasgos morfológico-funcionales, los gremios ecológicos reflejaron cierta homogeneidad en la estructura de la comunidad durante el periodo de estudio, dado que estuvieron ampliamente dominados por el gremio *Motile*. Si bien las diatomeas de este gremio tienen preferencia por los sustratos blandos (Passy, 2007), éstos no fueron predominantes en los arroyos estudiados. Este gremio está formado por diatomeas que son capaces de realizar movimientos rápidos y de permanecer en un rango de velocidades de la corriente, siendo características de ambientes ricos en nutrientes (Passy, 2007; Rimet & Bouchez, 2012). Las

elevadas concentraciones de nutrientes favorecen a las diatomeas móviles, como por ejemplo a las del género *Nitzschia* (Licursi et al., 2016; Nicolosi Gelis, Cochero, Donadelli, et al., 2020), las cuales fueron abundantes en el fitobentos de los arroyos estudiados. Sin embargo, durante el verano se incrementó la representación del gremio *Low profile*, el cual se asocia con sitios de bajo nivel trófico y escasa polución orgánica (Berthon et al.,2011). Las diatomeas de este gremio incluyen adaptaciones que les permiten resistir a disturbios, como el incremento en la velocidad de la corriente (Passy, 2007; Rimet & Bouchez, 2012). En tal sentido, en arroyos poco disturbados de la región pampeana el gremio *Low profile* podría tener ventaja frente a situaciones breves de incremento de caudal y velocidad de la corriente, como las que pueden producirse con los eventos de precipitaciones abundantes en distintos momentos del año.

El gradiente ambiental al que respondió la estructura del fitobentos estuvo definido por las variables asociadas al gradiente latitudinal de la región -irradiancia superficial, temperatura del agua y temperatura del aire- independientemente del enfoque empleado y del período de estudio, con la única excepción del análisis basado en gremios ecológicos de invierno. Estos resultados apoyan la **Hipótesis V**, del **Capítulo 5**. De manera similar a lo hallado en los análisis del epifiton, la luz y la temperatura serían los determinantes principales de la comunidad. Aunque en este caso, la influencia de estas variables quedó de manifiesto tanto en los análisis de invierno como en los de verano. De todas maneras, cabe destacar que otras variables de escala local fueron importantes estructuradoras de la comunidad, como la concentración de fósforo reactivo soluble, la velocidad de la corriente y el caudal en el invierno y el pH en el verano. Además, el tipo de sustrato también fue un factor influyente, contribuyendo a la significación global de la mayoría de los modelos analizados. El análisis de los descriptores generales del fitobentos en las dos estaciones de muestreo refleja la variabilidad estacional de la comunidad y la importancia tanto de las variables de escala regional (temperatura del agua) como de escala local (concentraciones de fósforo reactivo soluble y nitratos) como determinantes de la estructura de la comunidad en arroyos poco disturbados.

Los enfoques basados en las combinaciones de rasgos y en los gremios ecológicos fueron los más informativos de la comunidad en invierno, mientras que, en el verano lo fue el enfoque basado en taxa. El análisis de los gremios de diatomeas en el verano fue el menos explicativo con sólo una de las variables incluidas significativa (la temperatura del agua). Estos resultados apoyan parcialmente la **Hipótesis VI**, del **Capítulo 5**. A diferencia del epifiton, si bien el análisis de los descriptores generales del fitobentos fue significativo, al compararlo con los modelos de análisis realizados en invierno y en verano, explicó un porcentaje bastante menor de la variación de la comunidad, lo cual indicaría que los enfoques basados en la composición taxonómica y en los

rasgos morfológico-funcionales son más apropiados para describir la relación con el gradiente ambiental principal en el fitobentos.

EL BIOFILM Y SU RELACIÓN CON EL USO DEL SUELO ALEDAÑO

Las actividades antrópicas provocan la incorporación de sustancias particuladas y disueltas, como nutrientes y agroquímicos en los arroyos (Dodds & Oakes, 2006; Pozo & Elosegui, 2009) y provocan un deterioro en la calidad del agua (Cunha et al., 2020; Paná et al., 2024) afectando a las comunidades biológicas. Las actividades rurales como la agricultura y la ganadería en la región pampeana han llevado a una homogenización de las características físico-químicas del agua en los arroyos (Vilches et al., 2011). Esto queda de manifiesto en los arroyos del presente estudio dado que no se hallaron diferencias significativas entre los tramos con diferente uso del suelo. Este resultado era esperable dado que los tramos de arroyos fueron seleccionados por ser los menos disturbados disponibles, y que los usos del suelo aledaño eran de tipo extensivo, con un un corredor buffer de al menos 10 metros a lo largo de cada margen. Sin embargo, los indicadores estructurales: clorofila *a* y PSLC, y el indicador funcional: Capacidad fotosintética máxima (F_v/F_m) de la comunidad fueron más sensibles que las variables físico-químicas y ambientales examinadas, reflejando diferencias estadísticamente significativas entre los usos del suelo aledaño estudiados, permitiendo rechazar la **Hipótesis VII** planteada.

El biofilm desarrollado sobre los sustratos artificiales se caracterizó por presentar una mayor biomasa (clorofila *a* y PSLC) en los tramos de arroyos con uso del suelo aledaño correspondiente a pastizales naturales (*Pastizal*). Sin embargo, uno de los parámetros fotosintéticos derivados de la fluorescencia que emite la clorofila *a* (la capacidad fotosintética máxima), reflejó un mejor estado fisiológico de la comunidad desarrollada en los tramos con uso de suelo ganadero extensivo (*Ganadero*). El menor desarrollo de la comunidad en los tramos *Ganaderos* podría relacionarse con los impactos que tiene esta actividad en las cuencas, más allá de que a escala local no se hallaron alteraciones ni físicas ni químicas en el cauce. Es posible que una mayor turbidez, concentraciones de ácidos húmicos y/o sólidos en suspensión asociados con la erosión del suelo por el pastoreo, modifiquen la calidad y la cantidad de luz que alcanza el lecho y afecten al biofilm (Julian et al., 2008; Vilches et al., 2014). Si bien estas variables no fueron incluidas en el presente estudio, la profundidad de Secchi fue menor en los tramos *Ganaderos*, pudiendo ser la reducción de la luz responsable del menor desarrollo de la comunidad. Las diferencias halladas en cuanto a la capacidad fotosintética máxima podrían relacionarse con una adaptación de la comunidad a dichas condiciones, dada en parte por cambios en la composición taxonómica (Rodríguez Castro et al., 2015).

En cuanto a la composición taxonómica, el biofilm estuvo dominado por algas no diatomeas en la mayoría de los tramos de estudio, en concordancia con los resultados de Vilches et al. (2013) en el biofilm durante el verano. La excepción fue la dominancia de diatomeas en uno de los tramos con uso *Ganadero*. A diferencia del epifiton y del fitobentos, la combinación de rasgos morfológico-funcionales predominantes en la comunidad desarrollada sobre sustratos artificiales fue *f_med* (filamentos con elementos de adhesión al sustrato). Las algas de mayor estatura respecto a la superficie del sustrato -ej. filamentos con elementos de adhesión y formas pedunculadas- caracterizan un estado avanzado de la microsucesión del biofilm (Hoagland et al., 1982; Johnson et al., 1997), indicando que el tiempo de colonización empleado fue suficiente para el desarrollo de la comunidad en los tramos estudiados. Sin embargo, al igual que en el fitobentos el gremio ecológico de diatomeas dominante fue *Motile*. Como ya ha sido mencionado antes, las diatomeas de este gremio pueden desplazarse para aprovechar condiciones más favorables en diferentes regiones de la matriz y se asocian a arroyos con elevadas concentraciones de nutrientes (Licursi et al., 2016; Passy, 2007).

Esta investigación constituye un primer paso en el estudio de las comunidades algales adheridas a diferentes sustratos naturales en tramos de arroyos poco disturbados de la región pampeana, contribuyendo a la comprensión de la relación entre la estructura de estas comunidades y las variables ambientales asociadas al gradiente latitudinal. En particular, el análisis del epifiton en los arroyos representa la primera aproximación realizada a escala regional en el país.

La caracterización de tramos de arroyos poco disturbados mediante parámetros físicos, químicos, biológicos y de hábitat adquiere una gran relevancia en el contexto actual de transformación territorial, impulsada por la intensificación de actividades antrópicas en la región de estudio. La información de base generada podría ser útil para evaluar los posibles efectos de los cambios en el uso del suelo y gestionar los recursos necesarios para la restauración o el mantenimiento de la integridad físico-química y biológica de los arroyos pampeanos. Desde una perspectiva socioeconómica, estos conocimientos pueden resultar significativos para las autoridades locales responsables de la gestión del agua en la región ya que establecen las bases para la comparación con otros arroyos disturbados.

Asimismo, sería recomendable en el futuro fortalecer los esfuerzos de monitoreo de estos y otros tramos de arroyos de mayor orden para aumentar la representatividad de los resultados. Asimismo, debería considerarse la inclusión de nuevas variables de estudio, como la determinación de microplásticos, contaminantes emergentes, metales pesados y pesticidas en

el sedimento. Estas sustancias, pueden permanecer en el ambiente durante largos periodos y tener un impacto significativo en los ecosistemas acuáticos.

CONCLUSIONES

- ❖ En base a las variables físicas, químicas y de hábitat analizadas, los tramos de arroyos seleccionados y caracterizados en el presente estudio representan sitios poco disturbados de arroyos en la región pampeana. Para comprobar que efectivamente el uso del suelo a escala de arroyo no degrada la calidad ecológica de los tramos sería necesario corroborar la ausencia de contaminantes de origen antrópico, como por ejemplo metales pesados y pesticidas que podrían llegar al tramo por deriva.
- ❖ En condiciones de bajo disturbio antrópico, la estructura de las comunidades algales adheridas responde a un gradiente ambiental asociado a la extensión latitudinal de la región de estudio, que está dado por cambios en la temperatura y en la irradiancia. A este gradiente ambiental se le suman como determinantes de las comunidades variables de escala local como las concentraciones de nutrientes, la conductividad, la velocidad de la corriente, el caudal y el tipo de sustrato.
- ❖ Los enfoques basados en rasgos morfológicos-funcionales reflejaron adecuadamente la estructura de las comunidades resumiendo la diversidad funcional existente, y su relación con el principal gradiente ambiental. Sin embargo, la variabilidad encontrada entre las estaciones en las distintas comunidades no puede ser completamente explicada considerando uno solo de los enfoques, siendo la composición taxonómica y los descriptores generales importantes ya que brindan información complementaria.
- ❖ Los indicadores de biomasa clorofila *a* y el peso seco libre de cenizas, y la capacidad fotosintética máxima (F_v/F_m) del biofilm desarrollado sobre sustratos artificiales son indicadores adecuados para describir impactos antrópicos leves asociados con actividades agrícolas y ganaderas extensivas en las proximidades de los arroyos de la región de estudio.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Aceñolaza, F. G. (2004). Paleobiogeografía de la Región Mesopotámica Abstract. *INSUGEO Miscelánea*, 12(12), 25–30.
http://dgisrv15.unt.edu.ar/fcsnat/insugeo/miscelanea_12/pdf/03.pdf
- Acuña, V., Vilches, C., & Giorgi, A. (2011). As productive and slow as a stream can be—the metabolism of a Pampean stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(1), 71–83.
- Allan, J. D., & Castillo, M. M. (2007). *Stream Ecology. Structure and function of running waters* (Second Ed.). Springer.
- Allan, J. David. (2004). Landscapes and riverscapes: The influence of land use on stream ecosystems. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 35(2002), 257–284.
<https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.35.120202.110122>
- Amuchástegui, G., di Franco, L., & Feijoó, C. (2016). Catchment morphometric characteristics, land use and water chemistry in Pampean streams: a regional approach. *Hydrobiologia*, 767(1), 65–79. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2478-8>
- Andrade, M. I. (1986). *Factores de deterioro ambiental en la cuenca del Río Luján*. Instituto de Geografía. Facultad de Filosofía y Letras. Universidad de Buenos Aires.
- Aparicio, F. (1958). *La Argentina suma de geografía*. Ediciones Peuser.
- APHA. (2005). *Standard methods for the examination of water and wastewater* (21st ed.). American Public Health Association.
- APHA. (2017). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater* (23rd ed.). American Public Health Association.
- Arias, M., Scalise, A., Solis, M., Paracampo, A., Indaco, M., Fanelli, S., Mugni, H., Bonetto, C., & Arias, M. (2020). Horticulture affects macroinvertebrate assemblages in adjacent streams (Buenos Aires, Argentina). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2020-Janua(421). <https://doi.org/10.1051/kmae/2019048>
- Federal Water Pollution Control Act, 107 (2002).
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2015). Fitting Linear Mixed-Effects Models Using lme4. *Journal of Statistical Software*, 67(1), 1–48.
<https://doi.org/10.18637/jss.v067.i01>.
- Battin, T. J., Besemer, K., Bengtsson, M. M., Romani, A. M., & Packmann, A. I. (2016). The ecology and biogeochemistry of stream biofilms. *Nature Reviews Microbiology*, 14(4), 251–263. <https://doi.org/10.1038/nrmicro.2016.15>
- Bauer, D. E., Donadelli, J., Gómez, N., Licursi, M., Ocón, C., Paggi, A. C., Capítulo, A. R., & Tangorra, M. (2002). Ecological status of the Pampean plain streams and rivers (Argentina). *SIL Proceedings, 1922-2010*, 28(1), 259–262.
<https://doi.org/10.1080/03680770.2001.11902584>
- Berthon, V., Bouchez, A., & Rimet, F. (2011). Using diatom life-forms and ecological guilds to assess organic pollution and trophic level in rivers: A case study of rivers in south-eastern France. *Hydrobiologia*, 673(1), 259–271. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0786-1>
- Biggs, B. J. (1989). Biomonitoring of organic pollution using periphyton, South Branch, Canterbury, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 23(2), 263–274.

- Biggs, B. J. (1996). Patterns in Benthic Algae of Streams. In R. J. Stevenson, M. Bothwell, & R. Lowe (Eds.), *Algal Ecology Freshwater Bentic Ecosystems*. Academic press.
- Biggs, B. J. (2000). *New Zealand Periphyton Guideline: Detecting, Monitoring and Managing Enrichment of Streams. A report prepared for Ministry for the Environment by NIWA.* papers3://publication/uuid/2F984327-3112-4E6A-BADE-43336030D43F
- Biggs, B. J., & Kilroy, C. (2000). *Stream Periphyton Monitoring Manual*. NIWA.
- Biggs, B. J., Stevenson, R. J., & Lowe, R. L. (1998). A habitat matrix conceptual model for stream periphyton. *Archiv Fur Hydrobiologie*, *143*(1), 21–56. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/143/1998/21>
- Blanchet, F. G., Legendre, P., & Borcard, D. (2008). FORWARD SELECTION OF EXPLANATORY VARIABLES. *Ecology*, *89*(9), 2623–2632. <https://doi.org/10.1890/07-0986.1>
- Blindow, I. (1987). The composition and density of epiphyton on several species of submerged macrophytes-The neutral substrate hypothesis tested-. *Algae*, *29*, 157–168.
- Borcard, D., Gillet, F., & Legendre, P. (2018). Numerical Ecology with R, Second Edition. In *John Wiley & Sons, Inc.* (Second). Springer International Publishing. <https://doi.org/https://doi.org/10.1007/978-3-319-71404-2>
- Boulton, A. (1999). An overview of river health assessment: philosophies, practice, problems and prognosis. *Freshwater Biology*, *41*, 469–476.
- Bourrelly, P. (1972). *Les algues d'eau douce. Initiation á la systématique. Tome I: Les Algues Vertes*. Boubée & Cia.
- Bran, D., Garcia, C., & Corso, M. L. (2017). *Memoria y Productos de la Comisión Ad hoc para el Mapeo de Sistemas de Uso de Tierras (LUS) y la Degradación de Tierras (DT)*. <https://repositorio.inta.gov.ar/handle/20.500.12123/4229>
- Brooks, M. E., Kristensen, K., van Benthem, K. J., Magnusson, A., Berg, C. W., Nielsen, A., Skaug, H. J., Maechler, M., & Bolker, B. M. (2017). glmmTMB Balances Speed and Flexibility Among Packages for Zero-inflated Generalized Linear Mixed Modeling. *The R Journal*, *9*(2), 378–400. <https://doi.org/10.32614/RJ-2017-066>.
- Buck, O., Niyogi, D. K., & Townsend, C. R. (2004). Scale-dependence of land use effects on water quality of streams in agricultural catchments. *Environmental Pollution*, *130*(2), 287–299. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2003.10.018>
- Burkholder, J. M. (1996). Interactions of Benthic Algae with Their Substrata. In R. J. Stevenson, I. M. Bothwell, & R. L. Lowe (Eds.), *Algal ecology: freshwater benthic ecosystems* (p. 740). Academic press.
- Burliga, A. L. M., Schwarzbald, A., Lobo, E. A., & Pillar, V. D. (2004). Functional types in epilithon algae communities of the Maquiné River, Rio Grande do Sul, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, *16*(26), 369–380.
- Burns, B. A., & Ryder, D. S. (2001). Potential for biofilms as biological indicators in Australian riverine systems. *Ecological Management & Restoration*, *2*(1), 53–63.
- Cabrera, A. L. (1976). Regiones fitogeográficas argentinas. In *Enciclopedia argentina de jardinería y agricultura* (pp. 1–85).
- Cabrera, A. L., & Zardini, E. M. (1993). *Manual de la flora de los alrededores de Buenos Aires*. ACME.

- Carignan, R., & Kalff, J. (1982). Phosphorus release by submerged macrophytes: Significance to epiphyton and phytoplankton. *Limnology and Oceanography*, 27(3), 419–427. <https://doi.org/10.4319/lo.1982.27.3.0419>
- Casco, M. A., Mac Donagh, M. E., Cano, M. G., Solari, L., M.C., C., & N., G. (2009). Phytoplankton and epipelon responses in clear and turbid phases in a seepage lake (Buenos Aires, Argentina). *Int Rev Hydrobiol*, 94, 153–168.
- Castro Berman, M., Marino, D. J. G., Quiroga, M. V., & Zagarese, H. (2018). Occurrence and levels of glyphosate and AMPA in shallow lakes from the Pampean and Patagonian regions of Argentina. *Chemosphere*, 200, 513–522. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2018.02.103>
- Cattaneo, A., & Almireault, M. C. (1992). How artificial are artificial substrata for periphyton? *Journal of the North American Benthological Society*, 11(2), 244–256.
- Cattaneo, A., & Kalff, J. (1979). Primary production of algae growing on natural and artificial aquatic plants: A study of interactions between epiphytes and their substrate. *Limnology and Oceanography*, 24(6), 1031–1037.
- Cibils, L., Principe, R., Márquez, J., Gari, N., & Albariño, R. (2015). Functional diversity of algal communities from headwater grassland streams: How does it change following afforestation? *Aquatic Ecology*, 49(4), 453–466. <https://doi.org/10.1007/s10452-015-9538-z>
- Claps, C. (1991). Diatom communities on aquatic macrophytes of pampasic lotic environments (Argentina). *Acta Hydrobiol.*, 33, 195–208.
- Claps, M. C. (1996). Structure and dynamics of epipellic algae from a plain river (Samborombón River, Buenos Aires, Argentina). *Archiv Fur Hydrobiologie*, 137(2), 251–263.
- Cochero, J., Gelis, M. M. N., Donadelli, J., & Gómez, N. (2021). Translocation of epipellic biofilms and their short-term responses to urbanization impacts in nutrient rich streams. *Anais Da Academia Brasileira de Ciencias*, 93, 1–14. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202120210379>
- Cochero, J., Romani, A. M., & Gómez, N. (2013). Delayed response of microbial epipellic biofilm to nutrient addition in a Pampean stream. *Aquatic Microbial Ecology*, 69(2), 145–155. <https://doi.org/10.3354/ame01630>
- Corcoll, N., Bonet, B., Leira, M., & Guasch, H. (2011). Chl-a fluorescence parameters as biomarkers of metal toxicity in fluvial biofilms: An experimental study. *Hydrobiologia*, 673(1), 119–136. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0763-8>
- Cortelezzi, A., Sierra, M. V., Gómez, N., Marinelli, C., & Rodrigues Capítulo, A. (2013). Macrophytes, epipellic biofilm, and invertebrates as biotic indicators of physical habitat degradation of lowland streams (Argentina). *Environmental Monitoring and Assessment*, 185(7), 5801–5815. <https://doi.org/10.1007/s10661-012-2985-2>
- Cox, E. J. (1996). *Identification of freshwater diatoms from live material*. Chapman & Hall.
- Cunha, D. G. F., Finkler, N. R., Gómez, N., Cochero, J., Donadelli, J. L., Saltarelli, W. A., Calijuri, M. do C., Miwa, A. C. P., Tromboni, F., Dodds, W. K., Boëchat, I. G., Gücker, B., & Thomas, S. A. (2020). Agriculture influences ammonium and soluble reactive phosphorus retention in South American headwater streams. *Ecohydrology*, 13(2), 0–3. <https://doi.org/10.1002/eco.2184>

- de Bello, F., Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J., Bardgett, R., Berg, M., Cipriotti, P., Feld, C. K., Hering, D., da Silva, P. M., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A., & Harrison, P. A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, *19*(10), 2873–2893. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- de Bello, Francesco, Lavorel, S., Díaz, S., Harrington, R., Cornelissen, J. H. C., Bardgett, R. D., Berg, M. P., Cipriotti, P., Feld, C. K., Hering, D., Martins da Silva, P., Potts, S. G., Sandin, L., Sousa, J. P., Storkey, J., Wardle, D. A., & Harrison, P. A. (2010). Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, *19*(10), 2873–2893. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9850-9>
- Delgado, M I, Besteiro, S., E, M. D. M., Casco, M. A., Gorbarán, R., C, D. L., Lacunza, E., Consoli, P., Angheben, E., & Carol, E. (2023). Impacto del déficit hídrico en un arroyo efluente de la región pampeana. *XXVII CONGRESO NACIONAL DEL AGUA*.
- Delgado, María Isabel, Mac Donagh, M. E., Casco, M. A., Tanjal, C., & Carol, E. (2023). Nutrient dynamics in water resources of productive flatland territories in the Pampean region of Argentina: evaluation at a watershed scale. *Environmental Monitoring and Assessment*, *195*(1), 1–15. <https://doi.org/10.1007/s10661-022-10838-7>
- DeNicola, D. (1996). Periphyton Responses to Temperature at Different Ecological Levels. In R. J. Stevenson, M. Bothwell, & R. L. Lowe (Eds.), *Algal Ecology Freshwater Benthic Ecosystems* (pp. 149–181).
- DMA. (2000). *Directive 2000/60/EC of the European parliament and of the Council of 23 October 2000 establishing a framework for Community action in the field of water policy. OJ L 327, 22/12/2000.*
- Dodds, W. K., Jones, J. R., & Welch, E. B. (1998). Suggested classification of stream trophic state: Distributions of temperate stream types by chlorophyll, total nitrogen, and phosphorus. *Water Research*, *32*(5), 1455–1462. [https://doi.org/10.1016/S0043-1354\(97\)00370-9](https://doi.org/10.1016/S0043-1354(97)00370-9)
- Dodds, W., & Oakes, R. (2006). Controls on nutrients across a prairie stream watershed: Land use and riparian cover effects. *Environmental Management*, *37*(5), 634–646. <https://doi.org/10.1007/s00267-004-0072-3>
- Domínguez, Eduardo, Giorgi, A., & Gómez, N. (2020). La bioindicación en el monitoreo y evaluación de los sistemas fluviales de la Argentina. In *Ministerio de Ambiente y Desarrollo Sostenible, CONICET, REM.AQUA* (Vol. 1). Eudeba. <https://remaqua.conicet.gov.ar/wp-content/uploads/sites/138/2020/11/Libro-Parte-I-páginas-1-98.pdf>
- Dos Santos, A. (2015). *Estudio del fitobenton del río Salado (Buenos Aires) en vinculación a obras hidráulicas realizadas en la cuenca*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- Elosegi, A., Butturini, A., & Armengol, J. (2009). El caudal circulante. In A. Elosegui & S. Sabater (Eds.), *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (pp. 51–69).
- Elosegi, Arturo, & Sabater, S. (Eds.). (2009). *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. Rubes.
- Englund, O., Börjesson, P., Mola-Yudego, B., Berndes, G., Dimitriou, I., Cederberg, C., & Scarlat, N. (2021). Strategic deployment of riparian buffers and windbreaks in Europe can co-deliver biomass and environmental benefits. *Communications Earth and Environment*, *2*(1), 1–18. <https://doi.org/10.1038/s43247-021-00247-y>

- EPA. (2000). *Nutrient criteria technical guidance manual. Rivers and streams*. EPA-822-B-00-002.
- Erhard, D., & Gross, E. M. (2006). Allelopathic activity of *Elodea canadensis* and *Elodea nuttallii* against epiphytes and phytoplankton. *Aquatic Botany*, 85(3), 203–211. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.04.002>
- Feckler, A., Rakovic, J., Kahlert, M., Tröger, R., & Bundschuh, M. (2018). Blinded by the light: Increased chlorophyll fluorescence of herbicide-exposed periphyton masks unfavorable structural responses during exposure and recovery. *Aquatic Toxicology*, 203(August), 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2018.08.015>
- Feijoó, C., Gantes, P., Giorgi, A., & Rosso, J. J. (2012). Valoración De La Calidad De Ribera En Un Arroyo. *Biología Acuática*, 27, 113–128.
- Feijoó, C., Giorgi, A., García, M. E., & Momo, F. (1999). Temporal and spatial variability in streams of a pampean basin. *Hydrobiologia*, 394, 41–52. *Hydrobiologia*, 394, 41–52.
- Feijoó, C., Hegoburu, C., Messetta, M. L., Guerra-López, J., Rigacci, L., Anselmo, J., Di Franco, L., & Marcé, R. (2023). Acidification and increase of phosphorus levels in Pampean streams after 12 years of agricultural intensification. *Aquatic Sciences*, 85(3). <https://doi.org/10.1007/s00027-023-00983-7>
- Feijoó, C., & Lombardo, R. (2007). Baseline water quality and macrophyte assemblages in Pampean streams: A regional approach. *Water Research*, 41(7), 1399–1410. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2006.08.026>
- Feijoó, C., & Menéndez, M. (2009). La biota de los ríos: los macrófitos. In A. Elosegui & S. Sabater (Eds.), *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (pp. 243–252.). Fundación BBVA, España.
- Feijoó, C., Messetta, M. L., Hegoburu, C., Gómez Vázquez, A., Guerra-López, J., Mas-Pla, J., Rigacci, L., García, V., & Butturini, A. (2018). Retention and release of nutrients and dissolved organic carbon in a nutrient-rich stream: A mass balance approach. *Journal of Hydrology*, 566(September), 795–806. <https://doi.org/10.1016/j.jhydrol.2018.09.051>
- Feio, M. J., Aguiar, F. C., Almeida, S. F. P., Ferreira, J., Ferreira, M. T., Elias, C., Serra, S. R. Q., Buffagni, A., Cambra, J., Chauvin, C., Delmas, F., Dörflinger, G., Erba, S., Flor, N., Ferréol, M., Germ, M., Mancini, L., Manolaki, P., Marcheggiani, S., ... Vieira, C. (2014). Least Disturbed Condition for European Mediterranean rivers. *Science of the Total Environment*, 476–477, 745–756. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.05.056>
- Ferrelli, F., Brendel, A. S., Piccolo, M. C., & Perillo, G. M. (2021). Evaluación de la tendencia de la precipitación en la región pampeana (Argentina) durante el período 1960-2018. *Raega - O Espaço Geográfico Em Análise*. <https://revistas.ufpr.br/raega/article/view/69962/>
- Fox, J., & Weisberg, S. (2019). *An {R} Companion to Applied Regression, Third Edition*. Thousand Oaks CA: Sage. <https://socialsciences.mcmaster.ca/jfox/Books/Companion/>
- Frenguelli, J. (1936). La serie geológica de la República Argentina en sus relaciones con la antigüedad del hombre. In R. Levene (Ed.), *Historia de la Nación Argentina (Desde los orígenes hasta la organización definitiva en 1862), Tiempos prehistóricos y protohistóricos* (pp. 97–120). Imprenta de la Universidad de Buenos Aires.
- Frenguelli, J. (1956). *Rasgos generales de la hidrogeografía de la provincia de Buenos Aires*.
- Gabellone, N. A., Claps, M. C., Solari, L. C., & Neschuk, N. C. (2005). Nutrients, conductivity and

- plankton in a landscape approach to a Pampean saline lowland river (Salado River, Argentina). *Biogeochemistry*, 75(3), 455–477. <https://doi.org/10.1007/s10533-005-3273-9>
- Gantes, P., Falco, L., & Sánchez Caro, A. (2017). Diversidad de la vegetación y características morfoedáficas de las riberas de arroyos pampeanos. *Ecología Austral*, 27(1), 085–093. <https://doi.org/10.25260/ea.17.27.1.0.308>
- García Murillo, P., Fernández Zamudio, R., & Cirujano Bracamonte, S. (2009). *Habitantes del agua. Macrófitos*. Agencia Andaluza del agua.
- García, V. J., Gantes, P., Giménez, L., Hegoburu, C., Ferreiro, N., Sabater, F., & Feijoó, C. (2017). High nutrient retention in chronically nutrient-rich lowland streams. *Freshwater Science*, 36(1), 26–40. <https://doi.org/10.1086/690598>
- Genty, B., Briantais, J. M., & Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, 990, 87–92.
- Giorgi, A. (1998). *Factores reguladores del fitobentos de arroyos de llanura*. Universidad Nacional de Luján.
- Giorgi, A., Feijoó, C., & Tell, G. (2005). Primary producers in a Pampean stream: Temporal variation and structuring role. *Biodiversity and Conservation*, 14(7), 1699–1718. <https://doi.org/10.1007/s10531-004-0694-z>
- Giorgi, A., García, M. E., Feijoó, C., Cuevas, W., & Gómez Vázquez, A. (2000). Estudio comparativo de los principales arroyos afluentes del río Luján. In J. E. Péfaur (Ed.), *Ecología Latinoamericana. Actas del III Congreso Latinoamericano de Ecología* (pp. 99–105). Publ. Univ. Los Andes- Cons. Publ- CDCHT.
- Giorgi, A., Rosso, J. J., & Zunino, E. (2014). Efectos De La Exclusión De Ganado Sobre La Calidad Ambiental De Un Arroyo Pampeano. *Biología Acuática*, 30, 133–140. http://sedici.unlp.edu.ar/bitstream/handle/10915/53018/Documento_completo.pdf-PDFA.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Giorgi, A., Vilches, C., Rodriguez Castro, M. C., Zunino, E., Debandi, J., Kravetz, S., & Torremorell, A. (2013). Efecto de la invasión de Acacia negra (*Gleditsia triacanthos* L. (Fabaceae) sobre la temperatura, luz y metabolismo de un arroyo pampeano. *Acta Biológica Colombiana*, 19(1), 99–106.
- Giorgi, Adonis. (1998). *Factores reguladores del fitobentos de arroyos de llanura*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- Giorgi, Adonis, & Feijoó, C. (2010). Variación temporal de la biomasa del perifiton de *Egeria densa* Planch. en un arroyo pampeano. *Limnetica*, 29(2), 269–278. <https://doi.org/10.23818/limn.29.22>
- Giorgi, Adonis, Feijoó, C., Calviño, P., & Duttweiler, F. (1998). Annual variation of periphyton biomass in two plain streams with different macrophyte abundance. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26, 1698–1701.
- Giorgi, Adonis, & Malacalza, L. (1994). Biomass variation of microphytobenthos in a plain stream. *Internationale Vereinigung Für Theoretische Und Angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 25(3), 1883–1887.
- Giorgi, Adonis, & Malacalza, L. (2002). Effect of an industrial discharge on water quality and

- periphyton structure in a pampean stream. *Environmental Monitoring and Assessment*, 75(2), 107–119. <https://doi.org/10.1023/A:1014474128740>
- Giorgi, Adonis, Malacalza, L., & Casco, M. A. (2003). Fitobentos en rápidos y remansos de un arroyo pampeano. *Boletín de La Asociación Argentina de Botánica*, 38(1–2), 165–174.
- Giorgi, Adonis, Vilches, C., Torremorell, A., & Albariño, R. (2020). Indicadores ecosistémicos: metabolismo y descomposición. In Eduardo Domínguez, A. Giorgi, & N. Gómez (Eds.), *La bioindicación en el monitoreo y evaluación de los sistemas fluviales de la Argentina* (pp. 203–211).
- Gómez, N. (1998). Use of epipellic diatoms for evaluation of water quality in the Matanza-Riachuelo (Argentina), a pampean plain river. *Water Research*, 32, 2029–2034.
- Gómez, N. (1999). Epipellic diatoms from the Matanza-Riachuelo river (Argentina), a highly polluted basin from the pampean plain: biotic indices and multivariate analysis. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 2, 301–309.
- Gómez, N., Donato, J. C., Giorgi, A., Guasch, H., Mateo, P., & Sabater, S. (2009). La biota de los ríos: los microorganismos autótrofos. In Arturo Elosegui & S. Sabater (Eds.), *Conceptos y técnicas en ecología fluvial* (pp. 219–242). Fundación BBVA.
- Gómez, N., & Licursi, M. (2001). The Pampean Diatom Index (IDP) for assessment of rivers and streams in Argentina. *Aquatic Ecology*, 35(2), 173–181. <https://doi.org/10.1023/A:1011415209445>
- Gómez, N., Sierra, M. V., Cortelezzi, A., & Rodrigues Capítulo, A. (2008). Effects of discharges from the textile industry on the biotic integrity of benthic assemblages. *Ecotoxicology and Environmental Safety*, 69(3), 472–479. <https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2007.03.007>
- Gorbarán, R., Vilches, C., Rodríguez Castro, M. C., Giorgi, A., & Torremorell, A. (2022). Structural parameters of biofilm and bacterioplankton are better indicators of urbanization than photosynthetic functional parameters in low-order streams. *Hydrobiologia*, 850(3), 607–625. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05110-5>
- Gorbarán, Rocío, Vilches, C., Rodríguez Castro, M. C., Giorgi, A., & Torremorell, A. (2022). Structural parameters of biofilm and bacterioplankton are better indicators of urbanization than photosynthetic functional parameters in low-order streams. *Hydrobiologia*, 850(3), 607–625. <https://doi.org/10.1007/s10750-022-05110-5>
- Graziano, M., Giorgi, A., & Feijoó, C. (2021). Multiple stressors and social-ecological traps in Pampean streams (Argentina): A conceptual model. *Science of the Total Environment*, 765, 142785.
- Gross, E. M. (2003). Allelopathy of Aquatic Autotrophs. *Critical Reviews in Plant Sciences*, 22(3–4), 313–339. <https://doi.org/10.1080/713610859>
- Grossi Gallegos, J., Atienza, G., & Garcia, M. (1987). Cartas de radiación solar global diaria para la región meridional de América del Sur. *II Congreso Interamericano de Meteorología*, 11.
- Guasch, H., Artigas, J., Bonet, B., Bonnineau, C., Canals, O., Corcoll, N., ..., & Serra, A. (2016). The use of biofilms to assess the effects of chemicals on freshwater ecosystems. In Anna M. Romani, H. Guasch, & M. D. Balaguer (Eds.), *Aquatic biofilms: ecology, water quality and wastewater treatment* (pp. 125–144). Caister Academic Press.
- Hammer, O., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1–9.

https://paleo.carleton.ca/2001_1/past/past.pdf

- Hao, B., Wu, H., Cao, Y., Xing, W., Jeppesen, E., & Li, W. (2017). Comparison of periphyton communities on natural and artificial macrophytes with contrasting morphological structures. *Freshwater Biology*, 62(10), 1783–1793. <https://doi.org/10.1111/fwb.12991>
- Hartig, F. (2022). *DHARMA: Residual Diagnostics for Hierarchical (Multi-Level / Mixed) Regression Models*. <http://florianhartig.github.io/DHARMA/>.
- Hassan, G. S., Tietze, E., & de Francesco, C. G. (2009). Modern diatom assemblages in surface sediments from shallow lakes and streams in southern Pampas (Argentina). *Aquatic Sciences*, 71(4), 487–499. <https://doi.org/10.1007/s00027-009-0104-4>
- Hill, W. (1996). Effects of Light. In R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, & R. L. Lowe (Eds.), *Algal Ecology Freshwater Benthic Ecosystems* (pp. 121–144).
- Hilt, S. (2006). Allelopathic inhibition of epiphytes by submerged macrophytes. *Aquatic Botany*, 85(3), 252–256. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.05.004>
- Hoagland, K. D., Roemer, S. C., & Rosowski, J. R. (1982). Colonization and Community Structure of Two Periphyton Assemblages, with Emphasis on the Diatoms (Bacillariophyceae). *American Journal of Botany*, 69(2), 188. <https://doi.org/10.2307/2443006>
- Horthon, T., Hornik, K., van de Wiel, M. A., & Zeileis, A. (2006). A Lego system for conditional inference. *The American Statistician*, 60(3), 257–263. <https://doi.org/doi:10.1198/000313006X118430>
- Hughes, R. M., Larsen, D. P., & Omernik, J. M. (1986). Regional reference sites: a method for assessing stream potentials. *Environmental Management*, 10(5), 629–635. <https://doi.org/10.1007/BF01866767>
- INDEC. (2022). *Censo Nacional de Población, Hogares y Viviendas 2022*. Instituto Nacional de Estadística y Censos. <https://censo.gob.ar/>
- Jasper, S., & Bothwell, M. (1986). Photosynthetic Characteristics of Lotic Periphyton. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43(10), 1960–1969. <https://doi.org/https://doi.org/10.1139/f86-241>
- John, D., Whitton, B., & Brook, A. (2011). *Freshwater algal flora of the British Isles: an identification guide to freshwater and terrestrial algae*. Cambridge University Press.
- Johnson, R. E., Tuchman, N. C., & Peterson, C. G. (1997). Changes in the vertical microdistribution of diatoms within a developing periphyton mat. *Journal of the North American Benthological Society*, 16(3), 503–519. <https://doi.org/10.2307/1468140>
- Julian, J. P., Stanley, E. H., & Doyle, M. W. (2008). Basin-scale consequences of agricultural land use on benthic light availability and primary production along a sixth-order temperate river. *Ecosystems*, 11(7), 1091–1105. <https://doi.org/10.1007/s10021-008-9181-9>
- Kairesalo, T. (1984). The Seasonal Succession of Epiphytic Communities within an Equisetum fluvatile L. Stand in Lake Paajarvi, Southern Finland. *Internationale Revue Der Gesamten Hydrobiologie*, 4, 475–505.
- Kautsky, H., & Hirsch, A. (1931). Neue Versuche Zur Kohlensäure Assimilation. *Naturwissenschaften*, 19, 964.
- Kelly, M. G., & Whitton, B. A. (1998). Biological monitoring of eutrophication in rivers. *Hydrobiologia*, 384(0), 55–67. <https://doi.org/10.1023/A:1003400910730>

- Kemp, M., & Dodds, W. (2001). Spatial and temporal patterns of nitrogen concentrations in pristine and agriculturally-influenced prairie streams. *Biogeochemistry*, 53(3), 125–141. pdf
- Kirk, J. T. (2011). *Light and photosynthesis in aquatic ecosystems* (Third edit). Cambridge University Press.
- Komárek, J. (2013). *Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 19/3: Cyanoprokaryota 3rd part: Heterocytous Genera*. Springer-verlag.
- Komárek, J., & Anagnostidis, K. (1999). *Süßwasswasserflora von Mitteleuropa, Cyanoprokaryota 1: Chroococcales*. Gustav Fischer Verlag.
- Komárek, J., & Anagnostidis, K. (2005). *Süßwasswasserflora von Mitteleuropa, Cyanoprokaryota 2: Oscillatoriales*. Elsevier GMHB.
- Kramer, K., & Lange-Bertalot, H. (1986). *Süßwasswasserflora von Mitteleuropa, Bacillariophyceae 1: Naviculaceae*. Gustav Fischer Verlag.
- Kramer, K., & Lange-Bertalot, H. (1988). *Süßwasswasserflora von Mitteleuropa, Bacillariophyceae 2: Bacillariaceae, Epithemiaceae, Surirellaceae*. Gustav Fischer Verlag.
- Kramer, K., & Lange-Bertalot, H. (1991). *Süßwasswasserflora von Mitteleuropa, Bacillariophyceae 3: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae*. Gustav Fischer Verlag.
- Kruk, C., Peeters, E. T. H. M., Van Nes, E. H., Huszar, V. L. M., Costa, L. S., & Scheffer, M. (2011). Phytoplankton community composition can be predicted best in terms of morphological groups. *Limnology and Oceanography*, 56(1), 110–118. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.1.0110>
- Kruse, E., & Zimmermann, E. D. (2002). Hidrogeología de grandes llanuras. Particularidades en la llanura pampeana (Argentina). *Groundwater and Human Development*, 2(1), 2025–2038.
- Kuznetsova, A., Brockhoff, P. B., & Christensen, R. H. (2017). lmerTest Package: Tests in Linear Mixed Effects Models. *Journal of Statistical Software*, 82(13), 1–26. <https://doi.org/10.18637/jss.v082.i13>.
- Lange, K., Liess, A., Piggott, J. J., Townsend, C. R., & Matthaei, C. D. (2011). Light, nutrients and grazing interact to determine stream diatom community composition and functional group structure. *Freshwater Biology*, 56(2), 264–278. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2010.02492.x>
- Lange, K., Townsend, C. R., & Matthaei, C. D. (2016). A trait-based framework for stream algal communities. *Ecology and Evolution*, 6(1), 23–36. <https://doi.org/10.1002/ece3.1822>
- Lê, S., Josse, J., & Husson, F. (2008). FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *Journal of Statistical Software*, 25(1 SE-Articles), 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>
- Legendre, P., & Gallagher, E. D. (2001). Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, 129(2), 271–280. <https://doi.org/10.1007/s004420100716>
- Leggieri, L., Feijoó, C., Giorgi, A., Ferreiro, N., & Acuña, V. (2013). Seasonal weather effects on hydrology drive the metabolism of non-forest lowland streams. *Hydrobiologia*, 716(1), 47–58. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1543-4>
- Leps, J., & Smilauer, P. (2003). Multivariate analysis of ecological data Using CANOCO. In

- Licursi, M., Gómez, N., & Sabater, S. (2016). Effects of nutrient enrichment on epipellic diatom assemblages in a nutrient-rich lowland stream, Pampa Region, Argentina. *Hydrobiologia*, 766(1), 135–150. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2450-7>
- Licursi, Magdalena. (2005). *Efectos de las perturbaciones antropogénicas sobre la taxocenosis de diatomeas bentónicas en sistemas lóticos pampeanos*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Universidad Nacional de La Plata.
- Litchman, E., & Klausmeier, C. A. (2008). Trait-based community ecology of phytoplankton. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 615–639. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173549>
- López van Oosterom, M. V., Ocón, C. S., Brancolini, F., Maroñas, M. E., Sendra, E. D., & Rodrigues Capítulo, A. (2013). Trophic relationships between macroinvertebrates and fish in a pampean lowland stream (Argentina). *Iheringia. Série Zoologia*, 103, 57–65.
- Martí, E., Feijoó, C., Vilches, C., Ferreiro, N., Gantes, P., Ranieri, C., Torremorell, A., Rodríguez Castro, M. C., Gultemiriam, M., Giorgi, A., & Sabater, F. (2020). Diel variation of nutrient retention is associated with metabolism for ammonium but not phosphorus in a lowland stream. *Freshwater Science*, 39(2), 268–280. <https://doi.org/10.1086/708933>
- Matteucci, S. (2012). Ecorregión Pampa. In J. Morello, S. Matteucci, & A. Rodriguez (Eds.), *Ecorregiones y Complejos Ecosistemicos Argentinos* (1°, pp. 391–495). Orientacion Gráfica Editora.
- Maxwell, K., & Johnson, G. (2000). Chlorophyll fluorescence- a practical guide. *Journal of Experimental Botany*, 51(345), 659–668.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, 21(4), 178–185. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.02.002>
- Metzeltin, D., & Garcia-Rodriguez, F. (2003). *Las diatomeas Uruguayas*. DIRAC Ediciones.
- Michetti, K. M., Leonardi, P. I., & Cáceres, E. J. (2010). Morphology, cytology and taxonomic remarks of four species of Stigeoclonium (Chaetophorales, Chlorophyceae) from Argentina. *Phycological Research*, 58(1), 35–43. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1440-1835.2009.00556.x>
- Miñarro, F., Beade, M., & Bilenca, D. (2005). Las Áreas Valiosas de Pastizal, Un paso hacia una visión Ecorregional de la conservación de Los Pastizales Pampeanos. In *La situación ambiental argentina* (pp. 269–273).
- Minaverri, C. M., & Ferro, M. D. (2020). Panorama normativo hídrico de la Argentina: El enfoque ecosistémico y su aproximación para la incorporación del concepto de bioindicadores en el ámbito legal. In E. Domínguez, A. Giorgi, & N. Gómez (Eds.), *La bioindicación en el monitoreo y evaluación de los sistemas fluviales de la Argentina: bases para el análisis de la integridad ecológica* (pp. 241–258). Eudeba.
- Monteagudo, L., Moreno, J. L., & Picazo, F. (2012). River eutrophication: Irrigated vs. non-irrigated agriculture through different spatial scales. *Water Research*, 46(8), 2759–2771. <https://doi.org/10.1016/j.watres.2012.02.035>
- Montuelle, B., Dorigo, U., Bérard, A., Volat, B., Bouchez, A., Tlili, A., Gouy, V., & Pesce, S.

- (2010). The periphyton as a multimetric bioindicator for assessing the impact of land use on rivers: An overview of the Ardières-Morcille experimental watershed (France). *Hydrobiologia*, 657(1), 123–141. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0105-2>
- Mora-Gómez, J., Freixa, A., Perujo, N., & Barral-Fraga, L. (2016). Limits of the biofilm concept and types of aquatic biofilms. In A.M. Romaní, H. Guasch, & M. D. Balaguer (Eds.), *Aquatic Biofilms. Ecology, Water Quality And Wastewater Treatment* (pp. 3–30). Caister Academic Press.
- Moreno, S. G., Vela, H. P., & Alvarez, M. O. S. (2008). LA FLUORESCENCIA DE LA CLOROFILA a COMO EFECTOS TÓXICOS EN EL APARATO FOTOSINTÉTICO DE PLANTAS Y ALGAS *. *Reb*, 27(4), 119–129.
- Morrás, H. J. M. (1999). Geochemical differentiation of Quaternary sediments from the Pampean region based on soil phosphorus contents as detected in the early 20th century. *Quaternary International*, 62(1), 57–67. [https://doi.org/10.1016/S1040-6182\(99\)00023-3](https://doi.org/10.1016/S1040-6182(99)00023-3)
- Mugni, H., Jergentz, S., Schulz, R., Maine, A., & Bonetto, C. (2005). Phosphate and nitrogen compounds in streams of Pampean Plain areas under intensive cultivation (Buenos Aires, Argentina). In L. Serrano & H. L. Golterman (Eds.), *Phosphates in Sediments* (pp. 163–170). Backhuys Publishers.
- Murphy, G. (2008). *Atlas Agroclimático de la Argentina*. FAUBA.
- Nanni, A. S., Píquer-Rodríguez, M., Rodríguez, D., Nuñez-Regueiro, M., Periago, M. E., Aguiar, S., Ballari, S., Blundo, C., Enrique, D., Di Blanco, Y., Eljall, A., Grau, H. R., Herrera, L., Huertas Herrera, A., Izquierdo, A. E., Lescano, J., Macchi, L., Mazzini, F., Milkovic, M., ... Gasparri, N. I. (2020). Presiones sobre la conservación asociadas al uso de la tierra en las ecorregiones terrestres de la Argentina. *Ecología Austral*, 30, 304–320.
- Nemes-Kókai, Z., Borics, G., Csépes, E., Lukács, Á., Török, P., T-Krasznai, E., Bácsi, I., & B-Béres, V. (2024). Role of microhabitats in shaping diversity of periphytic diatom assemblages. *Hydrobiologia*, 851(4), 959–972. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05336-x>
- Nicolosi Gelis, M., Cocheró, J., Donadelli, J., & Gómez, N. (2020). Exploring the use of nuclear alterations, motility and ecological guilds in epipelagic diatoms as biomonitoring tools for water quality improvement in urban impacted lowland streams. *Ecological Indicators*, 110(June 2019), 105951. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2019.105951>
- Nicolosi Gelis, M., Cocheró, J., Mujica, M., Donadelli, J., Astoviza, M., & Gómez, N. (2024). Agricultural land-use effects on the colonization dynamics of the benthic diatom assemblage of lowland streams. *Limnology*. <https://doi.org/10.1007/s10201-023-00738-1>
- Nicolosi Gelis, M., Cocheró, J., Sathicq, M. B., & Gómez, N. (2020). Effect of pollution on early diatom colonisation on artificial substrata in urban lowland streams. *Marine and Freshwater Research*, 72(3), 365–375. <https://doi.org/10.1071/MF19293>
- Nuñez, N., Saulo, C., González, M., Penalba, O., Bertoni, J. C., Catalini, C., Risiga, A., Taboada, M., Damiano, F., Juan, A., González, S., & Natenzón, C. (2005). *Informe final. B2: Vulnerabilidad de la Pampa Bonaerense*.
- Ocon, C. S., López Van Oosterom, M. V., Muñoz, I., & Rodrigues Capitulo, A. (2013). Macroinvertebrate trophic responses to nutrient addition in a temperate stream in South America. *Fundamental And Applied Limnology*, 182/1, 17–30.
- Oksanen, J., Blanchet, F. G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., Mcglinn, D., Minchin, P. R., O'hara, R. B., Simpson, G. L., Solymos, P., Henry, M., Stevens, H., Szoecs, E., & Maintainer,

- H. W. (2020). *Package "vegan" Community Ecology Package Version 2.5-7*.
- 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. <https://doi.org/10.25260/ea.18.28.1.0.399>
- Paná, S., Marinelli, M. V., Bonansea, M., Ferral, A., Valente, D., Camacho Valdez, V., & Petrosillo, I. (2024). The multiscale nexus among land use-land cover changes and water quality in the Suquía River Basin, a semi-arid region of Argentina. *Scientific Reports*, *14*(1), 1–14. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-53604-0>
- Passy, S. I. (2007). Diatom ecological guilds display distinct and predictable behavior along nutrient and disturbance gradients in running waters. *Aquatic Botany*, *86*(2), 171–178. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2006.09.018>
- Pesce, S., Lissalde, S., Lavieille, D., Margoum, C., Mazzella, N., Roubéix, V., & Montuelle, B. (2010). Evaluation of single and joint toxic effects of diuron and its main metabolites on natural phototrophic biofilms using a pollution-induced community tolerance (PICT) approach. *Aquatic Toxicology*, *99*(4), 492–499. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2010.06.006>
- Pettit, N. E., Ward, D. P., Adame, M. F., Valdez, D., & Bunn, S. E. (2016). Influence of aquatic plant architecture on epiphyte biomass on a tropical river floodplain. *Aquatic Botany*, *129*, 35–43. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2015.12.001>
- Pielou, E. C. (1969). *An Introduction to Mathematical Ecology*. Wiley-Interscience.
- Piquer-Rodríguez, M., Butsic, V., Gärtner, P., Macchi, L., Baumann, M., Gavier Pizarro, G., Volante, J. N., Gasparri, I. N., & Kuemmerle, T. (2018). Drivers of agricultural land-use change in the Argentine Pampas and Chaco regions. *Applied Geography*, *91*(June 2017), 111–122. <https://doi.org/10.1016/j.apgeog.2018.01.004>
- Ponsatí, L., Corcoll, N., Petrović, M., Picó, Y., Ginebreda, A., Tornés, E., Guasch, H., Barceló, D., & Sabater, S. (2016). Multiple-stressor effects on river biofilms under different hydrological conditions. *Freshwater Biology*, *61*(12), 2102–2115. <https://doi.org/10.1111/fwb.12764>
- Potapova, M., & Charles, D. F. (2005). Choice of substrate in algae-based water-quality assessment. *Journal of the North American Benthological Society*, *24*(2), 415–427. <https://doi.org/10.1899/03-111.1>
- Pozo, J., & Elosegi, A. (2009). El marco físico: la cuenca. Pp. 39–49 en: In A. Elosegui & S. Sabater (Eds.), *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. (pp. 39–49). Fundación BBVA, España.
- Printz, H. (1964). Die Chaetophorales der Binnengewässer - Eine systematische Übersicht. *Hydrobiologia*, *24*(1–2), 1–376. <https://doi.org/10.1007/BF00170411>
- Proia, L., Romani, A., & Sabater, S. (2012). Nutrients and light effects on stream biofilms: a combined assessment with CLSM, structural and functional parameters. *Hydrobiologia*, *695*, 281–291.
- R Core Team. (2019). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.r-project.org/>
- Reynolds, C. S. (1984). Functional morphology and the adaptative strategies of freshwater

- phytoplankton. In C. D. Sandgren (Ed.), *Growth and reproductive strategies of freshwater phytoplankton* (pp. 388–433).
- Reynolds, C. S. (1997). *Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory*. Ecology Institute.
- Ricart, M., Guasch, H., Alberch, M., Barceló, D., Bonnineau, C., Geiszingerb, A., Farré, M. la, Ferrer, J., Ricciardi, F., Romani, A. M., Morin, S., Proia, L., Sala, L., Sureda, D., & Sabater, S. (2010). Triclosan persistence through wastewater treatment plants and its potential: Toxic effects on river biofilms. *Aquatic Toxicology*, *100*(4), 346–353. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2010.08.010>
- Rimet, F., & Bouchez, A. (2012). Life-forms, cell-sizes and ecological guilds of diatoms in European rivers. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, *406*, 1–12. <https://doi.org/10.1051/kmae/2012018>
- Ringuelet, R. A. (1962). *Ecología acuática continental*. Eudeba.
- Rodrigues Capítulo, A., Gómez, N., Giorgi, A., & Feijoó, C. (2010). Global changes in pampean lowland streams (Argentina): Implications for biodiversity and functioning. *Hydrobiologia*, *657*(1), 53–70. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0319-3>
- Rodriguez Castro, M. C. (2015). *Capacidad de depuración de sustancias bioaprovechables en arroyos de llanura y su relación con el arsénico*. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.
- Rodriguez Castro, M. C., Urrea, G., & Guasch, H. (2015). Influence of the interaction between phosphate and arsenate on periphyton's growth and its nutrient uptake capacity. *Science of the Total Environment*, *503–504*, 122–132. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.06.094>
- Rosso, J. J., & Fernández Cirelli, A. (2013). Effects of land use on environmental conditions and macrophytes in prairie lotic ecosystems. *Limnologia*, *43*(1), 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2012.06.001>
- Rysgaard, S., Kühl, M., Glud, R. N., & Hansen, J. W. (2001). Biomass, production and horizontal patchiness of sea ice algae in a high-Arctic fjord (Young Sound, NE Greenland). *Marine Ecology Progress Series*, *223*, 15–26.
- Sabater-Liesa, L., Montemurro, N., Font, C., Ginebreda, A., González-Trujillo, J. D., Mingorance, N., Pérez, S., & Barceló, D. (2019). The response patterns of stream biofilms to urban sewage change with exposure time and dilution. *Science of the Total Environment*, *674*, 401–411. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.04.178>
- Sabater, S., Guasch, H., Ricart, M., Romani, A., Vidal, G., Klünder, C., & Schmitt-Jansen, M. (2007). Monitoring the effect of chemicals on biological communities. the biofilm as an interface. *Analytical and Bioanalytical Chemistry*, *387*(4), 1425–1434. <https://doi.org/10.1007/s00216-006-1051-8>
- Sabater, Sergi, & Elosegi, A. (Eds.). (2013). *River Conservation Challenges and Opportunities*. Fundacion BBVA.
- Sabater, Sergi, Gregory, S. V., & Sedell, J. R. (1998). *COMMUNITY DYNAMICS AND METABOLISM OF BENTHIC ALGAE COLONIZING WOOD AND ROCK SUBSTRATA IN A FOREST STREAM 1* *only available substrata for algal and microbial col- onization in the Cascade Mountain streams . The large biomass of the old-growth coniferous fo.* *567*, 561–567.

- Sala, J. M. (1975). Recursos Hídricos (especial mención de las aguas subterráneas). In *Relatorio Geología de la Provincia de Buenos Aires. IV Congreso Geológico Argentino* (pp. 169–193).
- Sala, J. M., Kruse, E., Rojo, A., Laurencena, P., & Varela, P. (1998). Condiciones hidrológicas en la Provincia de Buenos Aires y su problemática. *Catedra de Hidrología General, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, UNLP, Publicación Especial*.
- Schmitt-Jansen, M., & Altenburguer, R. (2008). Community-level microalgal toxicity assessment by multiwavelength-excitation PAM fluorometry. *Aquatic Toxicology*, *86*(1), 49–58.
- Schmitt-Jansen, M., Veit, U., Dudel, G., & Altenburguer, R. (2008). An ecological perspective in aquatic ecotoxicology: Approaches and challenges. *Basic and Applied Ecology*, *9*(4), 337–345.
- Serra, A., Corcoll, N., & Guasch, H. (2009). Copper accumulation and toxicity in fluvial periphyton: The influence of exposure history. *Chemosphere*, *74*(5), 633–641. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2008.10.036>
- Shannon, C., & Weaver, W. (1949). *The Mathematical Theory of Communication*. University Illinois Press. Urbana.
- Sierra, Maria Victoria. (2009). *Microbentos de sistemas lóticos pampeanos y su relación con la calidad del agua. Respuestas funcionales y estructurales*. Facultad de Ciencias Naturales y Museo. Unversidad Nacional de La Plata.
- Sierra, Maria Victoria, & Gomez, N. (2007). Structural characteristics and oxygen consumption of the epipellic biofilm in three lowland streams exposed to different land uses. *Water, Air, and Soil Pollution*, *186*(1–4), 115–127. <https://doi.org/10.1007/s11270-007-9469-y>
- Sierra, María Victoria, Gómez, N., Marano, A. V., & Di Siervi, M. A. (2013). Caracterización funcional y estructural del biofilm epipélico en relación al aumento de la urbanización en un arroyo de la Llanura Pampeana (Argentina). *Ecología Austral*, *23*(2), 108–118. <https://doi.org/10.25260/ea.13.23.2.0.1166>
- SMN. (2018). *nforme especial de la sequía 2017-2018 en la región Pampeana*. https://www.smn.gob.ar/sites/default/files/Informe_sequia_regiónpampeana.pdf
- Solari, L. C., & Claps, M. C. (1996). Planktonic and benthic algae of a pampean river (Argentina): Comparative analysis. *Annales de Limnologie*, *32*(2), 89–95. <https://doi.org/10.1051/limn/1996011>
- Stancheva, R., Fetscher, A. E., & Sheath, R. G. (2012). A novel quantification method for stream-inhabiting, non-diatom benthic algae, and its application in bioassessment. *Hydrobiologia*, *684*(1), 225–239. <https://doi.org/10.1007/s10750-011-0986-8>
- Steinman, A. D., & McIntire, C. D. (1986). Effects of current and light energy on the structure of periphyton assemblages in laboratory streams. *Journal of Phycology*, *22*, 352–361.
- Steinman, A. D., & McIntire, C. D. (1987). Effects of irradiance on the community structure and biomass of algal assemblages in laboratory streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, *44*, 1640–1648.
- Steinman, A., McIntire, C. D., Gregory, S., & Lamberti, G. (1989). Effects of irradiance and grazing on lotic algal assemblages. *Journal of Phycology*, *25*, 478–485.
- Stenger-Kovács, C., Lengyel, E., Sebestyén, V., & Szabó, B. (2020). Effects of land use on streams: traditional and functional analyses of benthic diatoms. *Hydrobiologia*, *847*(13), 2933–2946. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04294-y>

- Stevenson, R. J. (1996). An Introduction to Algal Ecology in Freshwater Benthic Habitats. In R. J. Stevenson, M. L. Bothwell, & R. L. Lowe (Eds.), *Algal Ecology Freshwater Benthic Ecosystems* (pp. 3–30).
- Stevenson, R. J., & Esselman, P. C. (2013). Nutrient pollution: a problem with solutions. In S. Sabater & A. Elosegui (Eds.), *River Conservation: Challenges and Opportunities* (pp. 77–102). Fundación BBVA, España.
- Stevenson, R. Jan, & Bahls, L. (1999). Periphyton protocols. In M. T. Barbour, J. Gerritsen, B. D. Snyder, & J. B. Stribling (Eds.), *Rapid Bioassessment Protocols for Use in Streams and Wadeable Rivers: Periphyton, Benthic Macroinvertebrates and Fish*. U.S. Environmental Protection Agency, Office of Water.
- Stevenson, R. Jan, Pan, Y., & van Dam, H. (2010). Assessing environmental conditions in rivers and streams with diatoms. *The Diatoms: Applications for the Environmental and Earth Sciences, Second Edition*, 57–85. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511763175.005>
- Stoddard, J. L., Larsen, P., Hawkins, C. P., Johnson, R. K., & Norris, R. H. (2006). Setting expectations for the ecological condition of running waters: the concept of reference condition Recommended Citation. *Ecological Applications*, 16, 1267–1276. https://digitalcommons.usu.edu/wats_facpub
- Strickland, J. D., & Parsons, T. R. (1972). *A practical handbook of seawater analysis*.
- Tapolczai, K., Bouchez, A., Stenger-Kovács, C., Padisák, J., & Rimet, F. (2016). Trait-based ecological classifications for benthic algae: review and perspectives. *Hydrobiologia*, 776. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2736-4>
- Tell, G., & Conforti, V. (1986). *Euglenophyta pigmentadas de la Argentina* (J. Cramer (Ed.)). Bibliotheca Phycologica.
- Tlili, A., Maréchal, M., Bérard, A., Volat, B., & Montuelle, B. (2011). Enhanced co-tolerance and co-sensitivity from long-term metal exposures of heterotrophic and autotrophic components of fluvial biofilms. *Science of the Total Environment*, 409(20), 4335–4343. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2011.07.026>
- Torti, M. J., Portela, S. I., & Andriulo, A. E. (2020). Phosphorus and nitrogen fractions during base flow conditions of a pampean stream and their relationship with land use. *Ecologia Austral*, 30(3), 331–343. <https://doi.org/10.25260/EA.20.30.3.0.1073>
- Troitiño, E., Costa, M. C., Ferrari, L., & Giorgi, A. (2010). La conservación de las zonas ribereñas de arroyos pampeanos. *I Congreso Internacional de Hidrología de Llanuras*, 1256–1263.
- USDA. (2000). *Conservation Buffers to Reduce Pesticide Losses*. Natural Resources Conservation Service. USA.
- Valdés, M. E., Santos, L. H. M. L. M., Rodríguez Castro, M. C., Giorgi, A., Barceló, D., Rodríguez-Mozaz, S., & Amé, M. V. (2021). Distribution of antibiotics in water, sediments and biofilm in an urban river (Córdoba, Argentina, LA). *Environmental Pollution*, 269. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2020.116133>
- Varela, M. (1981). El problema de la determinación de clorofila a en el fitomicrobentos: discusión sobre la metodología. *Oecologia Aquatica*, 5, 7–19.
- Vermaat, J. E., & Hootsmans, M. J. M. (1994). Periphyton dynamics in a temperature-light gradient. *Lake Veluwe, a Macrophyte-Dominated System under Eutrophication Stress*, 193–212. https://doi.org/10.1007/978-94-011-2032-6_12

- Vidon, P., Campbell, M. A., & Gray, M. (2008). Unrestricted cattle access to streams and water quality in till landscape of the Midwest. *Agricultural Water Management*, 95(3), 322–330. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2007.10.017>
- Viglizzo, E. F., Frank, F. C., Carreño, L. V., Jobbágy, E. G., Pereyra, H., Clatt, J., Pincén, D., & Ricard, M. F. (2011). Ecological and environmental footprint of 50 years of agricultural expansion in Argentina. *Global Change Biology*, 17(2), 959–973. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02293.x>
- Viglizzo, E. F., Ricard, M. F., Jobbágy, E. G., Frank, F. C., & Carreño, L. V. (2011). Assessing the cross-scale impact of 50 years of agricultural transformation in Argentina. *Field Crops Research*, 124(2), 186–194. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2011.05.014>
- Vilches, C., Casco, M. A., & Giorgi, A. (2016). El perifiton como indicador de contaminación difusa: el caso de la cuenca superior del río Reconquista (Buenos Aires, Argentina). *Boletín de La Sociedad Argentina de Botánica*, 51(4), 579–595. <https://doi.org/10.31055/1851.2372.v51.n4.16335>
- Vilches, C., & Giorgi, A. (2010). Metabolism in a macrophyte-rich stream exposed to flooding. *Hydrobiologia*, 654(1), 57–65. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0368-7>
- Vilches, C., Giorgi, A., & Casco, M. A. (2013). Periphyton responses to non-point pollution in naturally eutrophic conditions in Pampean streams. *Fundamental and Applied Limnology*, 183(1), 63–74. <https://doi.org/10.1127/1863-9135/2013/0415>
- Vilches, C., Giorgi, A., Mastrángelo, M., & Ferrari, L. (2011). Non-point contamination homogenizes the water quality of pampean streams. *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology*, 87(2), 147–151. <https://doi.org/10.1007/s00128-011-0312-1>
- Vilches, C., Torremorell, A., Rodriguez Castro, M. C., & Giorgi, A. (2020). Effects of the Invasion of Honey Locust (*Gleditsia triacanthos* L.) on Macrophytes and Algae of Pampean Streams (Argentina). *Wetlands*, 40(2), 321–331. <https://doi.org/10.1007/s13157-019-01179-2>
- Vilches, Carolina, Giorgi, A., Rodriguez Castro, M., & Casco, M. A. (2014). Periphyton responses to non-point pollution in eutrophic-humic environments: An experimental study. *International Journal of Environmental Research*, 8(3), 523–530.
- Wei, T., & Simko, V. (2021). *R package "corrplot": Visualization of a Correlation Matrix (Version 0.91)*. <https://github.com/taiyun/corrplot>
- Wetzel, R. (1983). Periphyton of Freshwater Ecosystems. *Proceedings of the First International Workshop on Periphyton of Freshwater Ecosystems Held in Växjö, Sweden*.
- Wetzel, R. (2001). *Limnology Lake and River Ecosystems* (Third). Academic Press,.
- Wetzel, R., & Likens, G. (2000). *Limnological analyses*. Springer Science & Business Media.
- Wu, N., Dong, X., Liu, Y., Wang, C., Baattrup-Pedersen, A., & Riis, T. (2017). Using river microalgae as indicators for freshwater biomonitoring: Review of published research and future directions. *Ecological Indicators*, 81, 124–131. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2017.05.066>
- Wu, N., Qu, Y., Guse, B., Makarevičiūtė, K., To, S., Riis, T., & Fohrer, N. (2018). Hydrological and environmental variables outperform spatial factors in structuring species, trait composition, and beta diversity of pelagic algae. *Ecology and Evolution*, 8(5), 2947–2961. <https://doi.org/10.1002/ece3.3903>

- Yang, H., & Flower, R. J. (2012). Effects of light and substrate on the benthic diatoms in an oligotrophic lake: A comparison between natural and artificial substrates. *Journal of Phycology*, 48(5), 1166–1177. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01201.x>
- Zar, J. H. (1999). *Biostatistical analysis* (5th ed.). Prentice Hall.
<https://doi.org/10.1080/00927879008823943>
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A., & Smith, G. M. (2009). *Mixed effects models and extensions in ecology with R*. Springer.

MATERIAL ANEXO

Capítulo 3: “Caracterización ambiental de tramos poco disturbados de arroyos pampeanos”

- ☀ **TABLA A1.** Pruebas de normalidad Shapiro-Wilk, de homecedasticidad de Levene y comparación de medias paramétrica (Test de T) y no paramétrica (Mann-Whitney) entre las estaciones de invierno y verano de las variables físico-químicas, la velocidad de la corriente, el caudal y las concentraciones de fósforo reactivo soluble y de nitratos.
- ☀ **FIGURA A1.** Correlaciones de Pearson entre las coordenadas geográficas y las variables ambientales durante el invierno, distribución de cada variable (diagonal) y diagramas de dispersión entre pares de variables (región inferior izquierda).
- ☀ **FIGURA A2.** Correlaciones de Pearson entre las coordenadas geográficas y las variables ambientales durante el verano, distribución de cada variable (diagonal) y diagramas de dispersión entre pares de variables (región inferior izquierda).

Capítulo 4: “El epifiton de arroyos pampeanos poco disturbados y su relación con el gradiente latitudinal de la region pampeana”

- ☀ **TABLA A2.** Clorofila y PSLC estimados por metro cuadrado para cada tramo de arroyo por estación.
- ☀ **TABLA A3.** Tipo funcional de macrófitas y taxa dominantes a escala de tramo de cada arroyo de estudio, biomasa promedio (g peso seco) y desvío estándar de las muestras tomadas para el análisis del epifiton durante el invierno y verano.
- ☀ **TABLA A4.** Listado de taxa dominantes (abundancia relativa >2%) presentes en las muestras de epifiton en invierno y verano. Se presentan los acrónimos de los taxa con abundancia mayor o igual al 5% que fueron empleados en los análisis multivariados.
- ☀ **TABLA A5.** Densidad total, riqueza e índices de diversidad y equitatividad para cada tramo de arroyo por estación.
- ☀ **TABLA A6.** Pruebas de normalidad Shapiro-Wilk, de homecedasticidad de Levene y comparación de medias paramétrica (Test de T) y no paramétrica (Mann-Whitney) entre las estaciones de invierno y verano de las variables densidad total, densidades de los grandes grupos taxonómicos e índices de riqueza, diversidad y equitatividad del epifiton.
- ☀ **FIGURA A3.** Biplot del NMDS basado en la densidad relativa del epifiton de invierno, con las muestras coloreadas según el tipo funcional de macrófita de la cual provienen.
- ☀ **FIGURA A4.** Biplot del NMDS basado en la densidad relativa del epifiton de verano, con las muestras coloreadas según el tipo funcional de macrófita de la cual provienen.

Capítulo 5: “El fitobentos de arroyos poco disturbados y su relación con el gradiente latitudinal de la región pampeana”

- ☀ **TABLA A7.** Listado de taxa dominantes (abundancia relativa >2%) presentes en las muestras de fitobentos en invierno y verano. Se presentan los acrónimos de los taxa con abundancia mayor o igual al 5% que fueron empleados en los análisis multivariados.
- ☀ **TABLA A8.** Densidad total, riqueza e índices de diversidad y equitatividad del fitobentos para cada tramo de arroyo por estación.
- ☀ **TABLA A9.** Pruebas de normalidad Shapiro-Wilk, de homecedasticidad de Levene y comparación de medias paramétrica (Test de T) y no paramétrica (Mann-Whitney) entre las estaciones de invierno y verano de las variables densidad total, densidades de los grandes grupos taxonómicos e índices de riqueza, diversidad y equitatividad del fitobentos.

Capítulo 6: “Indicadores estructurales y funcionales del biofilm y su relación con el uso del suelo: experimento in situ”

- ☀ **FIGURA A5.** Correlaciones de Pearson de las variables físico-químicas y ambientales, distribución de cada variable (diagonal) y diagramas de dispersión entre pares de variables (región inferior izquierda).
- ☀ **FIGURA A6.** Correlaciones de Pearson de los parámetros estructurales del biofilm, durante el verano, distribución de cada variable (diagonal) y diagramas de dispersión entre pares de variables (región inferior izquierda).

Tabla A1. Comparación de medias entre las estaciones de invierno y verano de las variables físico-químicas, la velocidad de la corriente, el caudal, las concentraciones de fósforo reactivo soluble y de nitratos. Resultados de las pruebas de normalidad Shapiro-Wilks, de homocedasticidad de Levene, y de la comparación de medias paramétrica (Test de T) y no paramétrica (Mann-Whitney) en el caso de no cumplir con los supuestos necesarios.

Variable	Normalidad	Homocedasticidad	Comparación de medias
<i>Temperatura del agua</i>	0,178	0,195	2,05E-9**
<i>Temperatura del aire</i>	nn	nh	4,41E-10**
<i>Irradiancia en el agua</i>	nn	0,209	0,258
<i>Irradiancia superficial</i>	nn	nh	4,41E-10**
<i>Oxígeno disuelto</i>	0,059	nh	0,049*
<i>pH</i>	0,217	0,165	0,012
<i>Conductividad</i>	nn	0,526	0,245
<i>Sólidos totales en suspensión</i>	nn	0,212	0,678
<i>Velocidad</i>	nn	0,161	0,001**
<i>Caudal</i>	nn	0,124	0,005**
<i>Fósforo reactivo soluble</i>	nn	0,695	0,006**
<i>Nitratos</i>	nn	0,419	6,52E-5**

Los símbolos *, ** representan diferencias significativas entre las estaciones invierno y verano.

*p<0,05 and ** p<0,001, nn: distribución no normal, nh: no homocedástico

Tabla A2. Valor promedio y desvío estándar de la concentración de clorofila a (mg/m^2) y del peso seco libre de cenizas del epifiton (PSLC) (mg/m^2) de los tramos de arroyos estudiados durante el invierno y verano.

Arroyo	Clorofila (mg/m^2)				PSLC (mg/m^2)			
	Invierno		Verano		Invierno		Verano	
	Promedio	Desvío	Promedio	Desvío	Promedio	Desvío	Promedio	Desvío
<i>Vagues</i>	1,12	0,55	18,36	8,53	186626,28	315211,38	3815,13	2371,27
<i>Todos los Santos</i>	29,03	41,81	3,66	4,24	191311,56	196102,23	769,37	604,13
<i>Botija</i>	0,50	0,29	71,77	83,41	4160,63	1117,37	13076,32	11595,36
<i>La Choza</i>	8,70	8,23	31,99	47,16	7138,48	6855,58	6187,38	8395,68
<i>La Verde</i>	7,56	5,59	49,19	35,12	6849,27	8452,82	7731,55	6204,79
<i>Helves</i>	7,19	1,72	51,98	22,70	4029,21	1962,72	14343,17	3622,77
<i>Crespo</i>	0,84	0,16	414,35	633,52	1577,94	677,18	121093,19	165280,20
<i>Beker</i>	6,10	5,49	19,83	6,72	3982,24	2755,33	27188,64	17206,93
<i>Cortaderas</i>	0,52	0,14	26,43	23,92	378,85	138,44	18162,60	7424,80
<i>Langueyú</i>	3,69	1,79	45,14	20,28	1857,61	792,92	15230,07	6338,15
<i>Nievas</i>	3,43	1,23	52,95	38,48	2604,26	1338,48	7681,18	8099,90
<i>Tiempo Perdido</i>	4,27	5,35	0,06	0,06	2083,28	1699,35	19,97	15,90
<i>Mosso</i>	2,54	0,56	5,41	7,04	2954,88	1755,60	1498,18	1448,59
<i>Cipion</i>	14,89	5,98	49,37	39,60	10220,29	6382,63	6957,01	1116,50
<i>Laprida</i>	3,22	2,79	194,58	286,28	546,23	283,14	82164,19	120536,65
<i>Cañada</i>	0,67	0,32	114,78	72,19	217,35	74,98	23205,26	18062,93
<i>Pila</i>	4,58	1,90	-	-	217,35	74,98	-	-
<i>Venado</i>	0,30	0,21	7,24	4,86	83,49	5,63	0,00	0,00

Tabla A3. Tipo funcional de macrófitas y taxa con mayor representación a escala de tramo de cada arroyo de estudio, biomasa promedio (g peso seco) y desvío estándar de las muestras tomadas para el análisis del epifiton durante el invierno y verano.

INVIERNO				Biomasa promedio (g de peso seco)	Desvío estándar
Arroyo	Cod.	Tipo Funcional	Taxa dominantes		
<i>Vagues</i>	1	Emergentes	Eleocharis sp., Alternanthera sp. Hydrocotile ranunculoides	0,121	0,017
<i>Todos los Santos</i>	2	Emergentes	Graminea, Ludwigia sp., Gymnocoronis sp., Eleocharis sp.	0,281	0,113
<i>Botija</i>	3	Sumergidas	Stuckenia sp.	1,318	0,456
<i>La Choza</i>	4	Emergentes	Eleocharis sp., Bacopa sp., Ludwigia sp.	0,140	0,071
<i>La Verde</i>	5	Sumergidas	Graminea, Stuckenia sp.	0,151	0,190
<i>Helves</i>	6	Sumergidas	Stuckenia sp., Alga filamentosa	0,108	0,139
<i>Crespo</i>	7	Sumergidas	Stuckenia sp.	0,259	0,128
<i>Beker</i>	8	Emergentes	Nasturtium sp., Hydrocotile sp., Cyperus sp.	0,371	0,131
<i>Cortaderas</i>	9	Emergentes	Eleocharis sp., Nasturtium sp., Hydrocotile sp., Cyperus sp.	0,255	0,069
<i>Langueyú</i>	10	Emergentes	Cyperus sp., Eleocharis sp., Hydrocotile sp.	0,122	0,036
<i>Nievas</i>	11	Sumergidas	Stuckenia sp.	0,398	0,085
<i>Tiempo Perdido</i>	12	Emergentes	Eleocharis sp.	0,081	0,116
<i>Mosso</i>	13	Emergentes	Hydrocotile ranunculoides, Nasturtium sp.	0,288	0,086
<i>Cipion</i>	14	Sumergidas	Cladophora sp., Alga filamentosa, Stuckenia sp.	0,206	0,103
<i>Laprida</i>	15	Emergentes	Cyperus sp., Hydrocotile sp.	1,486	1,377
<i>Cañada</i>	16	Sumergidas	Stuckenia sp., Alga filamentosa	1,385	0,246
<i>Pila</i>	17	Emergentes	Cyperus sp., Bacopa sp., Eleocharis sp.	0,804	0,008
<i>Venado</i>	18	Sumergidas	Stuckenia sp., Miriophyllum sp.	1,319	0,130

Tabla A3. Continuación.

VERANO				Biomasa promedio (g de peso seco)	Desvío estándar
Arroyo	Cod.	Grupo Funcional	Taxa dominantes		
<i>Vagues</i>	1	Emergentes	Hydrocotile ranunculoides, Graminea, Senecio sp.	0,212	0,053
<i>Todos los Santos</i>	2	Emergentes	Ludwigia sp., Alternantera sp., Hydrocotile sp.	0,333	0,146
<i>Botija</i>	3	Sumergidas	Stuckenia sp.	0,177	0,100
<i>La Choza</i>	4	Sumergidas	Alga filamentosa	0,245	0,074
<i>La Verde</i>	5	Flotantes	Lemna	0,218	0,122
<i>Helves</i>	6	Sumergidas	Stuckenia sp., Elodea sp.	0,230	0,120
<i>Crespo</i>	7	Sumergidas	Charofita, Stuckenia sp.	0,152	0,117
<i>Beker</i>	8	Emergentes	Hydrocotile sp., Nasturtium sp.	0,107	0,042
<i>Cortaderas</i>	9	Emergentes	Graminea, Hydrocotile sp.	0,173	0,034
<i>Langueyú</i>	10	Sumergidas	Stuckenia sp., Miriophyllum sp.	0,196	0,121
<i>Nievas</i>	11	Sumergidas	Stuckenia sp., Cladophora sp.	0,405	0,142
<i>Tiempo Perdido</i>	12	Sumergidas	Graminea	0,037	0,027
<i>Mosso</i>	13	Emergentes	Nasturtium sp, Hydrocotile sp.	0,075	0,015
<i>Cipion</i>	14	Sumergidas	Cladophora sp., Stuckenia sp.	0,044	0,024
<i>Laprida</i>	15	Sumergidas	Cladophora sp., Spirogyra sp.	0,082	0,045
<i>Cañada</i>	16	Sumergidas	Cladophora sp., Stuckenia sp.	0,078	0,035
<i>Venado</i>	18	Sumergidas	Stuckenia sp., Miriophyllum sp.	0,536	0,118

Tabla A4. Listado de taxa dominantes (abundancia relativa >2%) presentes en las muestras de epifiton en invierno y verano. Se presentan los acrónimos de los taxa con abundancia mayor o igual al 5% que fueron empleados en los análisis multivariados.

	Abreviatura	Invierno	Verano
Bacillariophyta			
<i>Achnantheidium aff delicatum</i>	ach_d	X	X
<i>Cocconeis placentula Ehrenberg</i>	coc_p	X	X
<i>Cyclotella sp. (Kützing) Brébisson</i>	cyc_s		X
<i>Cymbella aff affinis</i>	cym_a	X	
<i>Cymbella sp. C.Agardh</i>		X	
<i>Denticula elegans Kützing</i>	den_a	X	
<i>Diatoma vulgare Bory</i>	dia_v	X	
<i>Encyonema aff silesiacum</i>			X
<i>Epithemia adnata (Kützing) Brébisson</i>	epi_a	X	
<i>Fragilariforma virescens (Ralfs) D.M.Williams & Round</i>		X	
<i>Gomphonema aff clavatum</i>	gom_c		X
<i>Gomphonema minutum (C.Agardh) C.Agardh</i>	gom_m	X	X
<i>Gomphonema gracile Ehrenberg</i>	gom_g	X	
<i>Gomphonella olivacea (Hornem.) Rabh.</i>	gom_o	X	X
<i>Gomphonema parvulum (Kützing) Kützing</i>	gom_p	X	X
<i>Gyrosigma aff acuminatum</i>			X
<i>Melosira varians C.Agardh</i>		X	
<i>Navicula gregaria Donkin</i>	nav_g	X	
<i>Navicula aff accomoda</i>	nav_a		X
<i>Navicula aff lanceolata</i>	nav_l	X	X
<i>Navicula aff reinhardtii</i>	nav_r	X	
<i>Navicula aff tripunctata</i>		X	
<i>Navicula veneta Kützing</i>		X	X
<i>Navicula sp.4 Bory</i>			X
<i>Navicula sp.2 Bory</i>	nav_2	X	
<i>Navicula sp.3 Bory</i>	nav_3	X	
<i>Nitzschia aff acicularis</i>	nit_a	X	X
<i>Nitzschia aff acula</i>		X	X
<i>Nitzschia aff amphibia</i>			X
<i>Nitzschia aff closterium</i>	nit_c		X
<i>Nitzschia aff dissipata</i>	nit_d	X	
<i>Nitzschia aff frustulum</i>	nit_f	X	
<i>Nitzschia aff heufferiana</i>	nit_h	X	
<i>Nitzschia palea (Kützing) W.Smith</i>	nit_p	X	X
<i>Nitzschia aff pusilla</i>	nit_pu	X	X
<i>Nitzschia aff recta</i>	nit_rt	X	X
<i>Nitzschia reversa W.Smith</i>	nit_rv		X
<i>Nitzschia sp. 10 Hassall</i>			X
<i>Nitzschia sp. 8 Hassall</i>		X	
<i>Nitzschia sp. 9 Hassall</i>	nit_s		X

Tabla A4. Continuación.

	Abreviatura	Invierno	Verano
Bacillariophyta			
<i>Nitzschia</i> sp. 11 Hassall		X	
<i>Nitzschia</i> sp.1 Hassall	nit_1	X	
Pennada 3		X	
Pennada 1		X	X
<i>Pleurosira laevis</i> (Ehrenberg) Compère		X	
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C.Agardh) Lange-Bertalot	rho_a	X	X
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenberg) O.Müller			X
<i>Rhopalodia</i> aff <i>musculus</i>		X	
<i>Epithemia gibba</i> (Ehrenberg) Kützing			X
<i>Rhopalodia</i> sp. O.Müller			X
<i>Surirella</i> aff <i>minuta</i>	sur_m	X	
<i>Synedra</i> aff <i>rumpens</i>		X	
<i>Synedra</i> sp. Ehrenberg	syn_f	X	
<i>Ulnaria acus</i> (Kützing) Aboal	uln_u	X	X
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	uln_a	X	X
Chlorophyta			
<i>Chlamydomonas</i> sp. Ehrenberg	chla_s		X
<i>Chlorococcal</i> sp. 1	chlo_s		X
<i>Chlorococcal</i> sp. 2			X
<i>Coelastrum</i> aff <i>microporum</i>			X
<i>Coelastrum astroideum</i> De Notaris	coe_a		X
<i>Cosmarium</i> aff <i>dybowskii</i>			X
<i>Cosmarium</i> sp. Corda ex Ralfs			X
<i>Desmodesmus communis</i> (E.Hegewald) E.Hegewald	des_c		X
<i>Monoraphidium circinale</i> (Nygaard) Nygaard			X
<i>Monoraphidium dybowskii</i> (Wofoszyńska) Hindák & Komárkova Legnerová	mon_d	X	
<i>Mougeotia</i> sp.	mou_s		X
<i>Oedogonium</i> sp.Link ex Hirn	oed_s		X
<i>Scenedesmus</i> sp. Meyen			X
<i>Spirogyra</i> sp.Link	spi_s		X
<i>Stauridium tetras</i> (Ehrenberg) E.Hegewald	sta_t		X
<i>Stigeoclonium tenue</i> (C.Agardh) Kützing	sti_t	X	
<i>Ulothrix tenerrima</i> (Kützing) Kützing	ulo_t	X	X
Cianobacteria			
<i>Anabaena</i> sp. 1 Bory ex Bornet & Flahault	ana_s		X
<i>Anabaena</i> sp. 3 Bory ex Bornet & Flahault			X
<i>Aphanocapsa elachista</i> West & G.S.West	aph_e		X
<i>Aphanocapsa</i> sp. Nägeli	aph_s		X
<i>Aphanothece</i> aff <i>smithii</i>		X	
<i>Chroococcal</i> sp. 3		X	
<i>Chroococcal</i> sp.1		X	
<i>Chroococcal</i> sp.2		X	

Tabla A4. Continuación.

Cianobacteria	Abreviatura	Invierno	Verano
<i>Chroococcus dispersus</i> (Keissler) Lemmermann			X
<i>Coelosphaerium</i> sp. Nägeli			X
<i>Colonial</i> 1			X
<i>Eucapsis starmachii</i> Komárek & Hindák			X
<i>Heteroleibleinia rigidula</i> (Kützing ex Hansgirg) L.Hoffmann	het_r	X	X
<i>Jaaginema geitleri</i> (Frémy) Anagnostidis & Komárek	jaa_s	X	X
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek	jaa_g	X	X
<i>Lynngbya martensiana</i> Meneghini ex Gomont	lyn_m		X
<i>Merismopedia hyalina</i> (Ehrenberg) Kützing	mer_h	X	x
<i>Merismopedia tranquilla</i> (Ehrenberg) Trevisan	mer_p		X
<i>Oscillatoria</i> sp. Vaucher ex Gomont			X
<i>Phormidium chalybeum</i> (Mertens ex Gomont) Anagnostidis & Komárek	pho_c		X
<i>Kamptonema chlorinum</i> (Kützing ex Gomont) Strunecký, Komárek & J.Smarda			X
<i>Kamptonema formosum</i> (Bory ex Gomont) Strunecký, Komárek & J.Smarda			X
<i>Phormidium</i> sp. 1 Kützing ex Gomont			X
<i>Phormidium</i> sp. 2 Kützing ex Gomont			X
Dinophyta			
<i>Ceratium</i> sp. F.Schrank		X	
Xanthophyta			
<i>Tribonema minus</i> (Wille) Hazen	tri_m		X

Tabla A5. Densidad promedio (células/g macrófita), Riqueza (S), Índice de Shannon (H) e Índice de Equitatividad (J) del epifiton estimados para los tramos de arroyos estudiados durante el invierno y verano.

Arroyo	Densidad (células/g macrófita)		Riqueza (S)		Índice de Sannon (H)		Equitatividad (J)	
	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano
<i>Vagues</i>	6,13E+06	2,35E+07	34	35	2,067	2,685	0,5861	0,7552
<i>Todos los Santos</i>	8,83E+07	3,42E+06	48	31	2,699	2,688	0,6971	0,7826
<i>Botija</i>	1,67E+06	8,45E+06	38	52	2,747	3,189	0,7552	0,8071
<i>La Choza</i>	1,05E+06	1,80E+08	34	42	2,857	0,867	0,8103	0,231
<i>La Verde</i>	1,62E+08	3,05E+07	44	40	1,615	2,148	0,4268	0,5822
<i>Helves</i>	5,30E+06	1,62E+07	38	46	2,692	3,133	0,7401	0,8183
<i>Crespo</i>		2,39E+07	-	44	-	2,309	-	0,6101
<i>Beker</i>	5,39E+06	3,39E+06	32	9	2,682	1,467	0,7738	0,6676
<i>Cortaderas</i>	2,11E+06	1,19E+07	23	44	0,7549	2,47	0,2408	0,6527
<i>Langueyú</i>	3,66E+06	4,59E+07	25	63	1,885	2,972	0,5857	0,717
<i>Nievas</i>	2,11E+06	1,79E+07	34	39	2,612	1,57	0,7407	0,4285
<i>Tiempo Perdido</i>	8,11E+07	2,39E+07	28	33	0,4309	2,898	0,1293	0,8289
<i>Mosso</i>	3,44E+06	2,46E+07	22	17	1,464	2,132	0,4736	0,7526
<i>Cipion</i>	3,68E+07	2,33E+07	37	27	2,837	1,57	0,7856	0,3261
<i>Laprida</i>	3,42E+06	8,38E+07	28	42	1,846	2,548	0,5538	0,6819
<i>Cañada</i>	7,45E+03	5,59E+07	25	22	1,378	1,008	0,431	0,5909
<i>Pila</i>	1,51E+07		29	-	1,457	-	0,4326	-
<i>Venado</i>	2,34E+05	2,17E+07	24	46	2,463	2,261	0,775	0,5906

Tabla A6. Comparación de medias entre las estaciones de invierno y verano de las variables densidad total, densidades de los grandes grupos taxonómicos e índices de riqueza, diversidad y equitatividad del epifiton. Resultados de las pruebas de normalidad Shapiro-Wilks, de homecedasticidad de Levene, y de la comparación de medias paramétrica (Test de T) y no paramétrica (Mann-Whitney) en el caso de no cumplir con los supuestos necesarios luego de transformar los datos. Las variables clorofila a y PSLC fueron transformadas usando las funciones $\log_{10}(x)$ y $\log_{10}(x+1)$ respectivamente.

Variable	Normalidad	Homocedasticidad	Comparación de medias
<i>Log Clorofila a</i>	6,64E-02	0,127	0,001**
<i>Log PSLC</i>	2,45E-01	0,240	4,94E-01
<i>Densidad Total</i>	2,08E-04	0,920	0,016*
<i>Densidad de grandes grupos Taxonómicos:</i>			
<i>Bacillariophyta</i>	<i>nn</i>	0,167	0,01*
<i>Chlorophyta</i>	<i>nn</i>	0,487	0.01*
<i>Cianophyta</i>	<i>nn</i>	0,440	0.0004**
<i>Euglenophyta</i>	<i>nn</i>	0,532	0.292
<i>Xanthophyta</i>	<i>nn</i>	0,191	0,484
<i>Rhodophyta</i>	<i>nn</i>	0,112	0,485
<i>Índices:</i>			
<i>Riqueza (S)</i>	9,79E-01	0,133	0,164
<i>Diversidad (H')</i>	5,20E-02	0,615	0,429
<i>Equitatividad (J')</i>	<i>nn</i>	0,322	0,459

Los simbolos *, ** representan diferencias significativas entre las estaciones invierno y verano.

* $p < 0,05$ and ** $p < 0,001$, *nn*: distribución no normal

Tabla A7. Listado de taxa dominantes (abundancia relativa >2%) presentes en las muestras de fitobentos en invierno y verano. Se presentan los acrónimos de los taxa con abundancia mayor o igual al 5% que fueron empleados en los análisis multivariados.

	Abreviatura	Invierno	Verano
Bacillariophyta			
<i>Achnantheidium aff delicatum</i>		X	
<i>Amphora libyca</i> Ehrenberg		X	X
<i>Amphora ovalis</i> (Kützing) Kützing	amp_o	X	X
<i>Bacillaria paxillifera</i> (O.F.Müller) T.Marsson		X	
<i>Cocconeis placentula</i> Ehrenberg	coc_p	X	X
<i>Craticula aff ambigua</i>	cla_sp	X	
<i>Cyclotella sp.</i> (Kützing) Brébisson	cyc_sp	X	X
<i>Cymbella aff affinis</i>			X
<i>Cymbella sp.</i> C.Agardh	cym_sp	X	
<i>Denticula elegans</i> Kützing	den_e	X	X
<i>Diadsmis sp.</i> Kützing	dia_sp	X	
<i>Diatoma vulgare</i> Bory	dia_v	X	
<i>Epithemia adnata</i> (Kützing) Brébisson	epi_a	X	
<i>Gomphonema gracile</i> Ehrenberg		X	X
<i>Gomphonella olivacea</i> (Hornem.) Rabh.		X	X
<i>Gomphonema parvulum</i> (Kützing) Kützing		X	X
<i>Gyrosigma aff acuminatum</i>		X	
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenberg) Grunow	han_a	X	
<i>Melosira aff nummuloides</i>		X	
<i>Melosira varians</i> C.Agardh	mel_v	X	X
<i>Navicula aff accomoda</i>			X
<i>Navicula aff lanceolata</i>	nav_l	X	X
<i>Navicula aff tripunctata</i>	nav_t	X	X
<i>Navicula gregaria</i> Donkin		X	
<i>Navicula sp. 4</i> Bory		X	
<i>Navicula sp. 5</i> Bory		X	
<i>Navicula sp. 6</i> Bory			X
<i>Navicula veneta</i> Kützing	nav_v	X	X
<i>Nitzschia aff amphibia</i>	nit_a	X	
<i>Nitzschia aff frustulum</i>	nit_fr		X
<i>Nitzschia aff hantzschiana</i>			X
<i>Nitzschia aff heufleriana</i>		X	
<i>Nitzschia aff intermedia</i>		X	
<i>Nitzschia aff recta</i>	nit_r	X	
<i>Nitzschia aff sigma</i>	nit_s	X	
<i>Nitzschia aff umbonata</i>			X
<i>Nitzschia palea</i> (Kützing) W.Smith	nit_p	X	X
<i>Nitzschia sp.1</i> Hassall	nit_f	X	X
<i>Nitzschia sp.2</i> Hassall		X	
<i>Pennada 1</i>	pen_o	X	X

Tabla A7. Continuación.

	Abreviatura	Invierno	Verano
Bacillariophyta			
Pennada 2	pen_c	X	
<i>Pinnularia</i> aff <i>maior</i>		X	
<i>Pinnularia</i> aff <i>microstauron</i>		X	X
<i>Pinnularia</i> sp. Ehrenberg		X	
<i>Pleurosira laevis</i> (Ehrenberg) Compère			X
<i>Rhoicosphenia abbreviata</i> (C.Agardh) Lange-Bertalot	rho_a	X	
<i>Rhopalodia</i> aff <i>musculus</i>		X	
<i>Rhopalodia</i> aff <i>operculata</i>	rho_o	X	X
<i>Rhopalodia</i> sp. O.Müller			X
<i>Epithemia gibba</i> (Ehrenberg) Kützing	rho_gib	X	X
<i>Rhopalodia gibberula</i> (Ehrenberg) O.Müller	rho_gi	X	X
<i>Surirella</i> aff <i>ovalis</i>	sur_o	X	X
<i>Surirella</i> aff <i>robusta</i>			X
<i>Surirella</i> sp. Turpin	sur_g	X	
<i>Tryblionella acuminata</i> W.Smith		X	
<i>Ulnaria ulna</i> (Nitzsch) Compère	uln_u	X	X
Chlorophyta			
<i>Cladophora</i> sp. Kützing	cla_sp	X	
<i>Coelastrum</i> sp. Nägeli	coe_sp		X
Colonial 1			X
<i>Desmodesmus opoliensis</i> var. <i>mononensis</i> (Chodat) E.Hegewald	des_o		X
Filamentosa 1	fil_cl1	X	
Filamentosa 2	fil_cl2	X	
<i>Oedogonium</i> sp.Link ex Hirn	oed_sp	X	
Ulothrical		X	
Cianobacteria			
<i>Anabaena</i> sp. Bory ex Bornet & Flahault	ana_6		X
<i>Aphanocapsa elachista</i> West & G.S.West			X
Colonial 1		X	
Colonial 2	col_2	X	
Colonial 3		X	
Colonial 4	col_4	X	
Colonial 5			X
Colonial 6	col_6		X
Filamentosa 3	lyn_f	X	
Filamentosa 4			X
Filamentosa 1		X	
Filamentosa 2	osc_2	X	
<i>Heteroleiblenia kuetzingii</i> (Schmidle) Compère	het_k	X	X
<i>Heteroleiblenia rigidula</i> (Kützing ex Hansgirg) L.Hoffmann	het_r	X	X
<i>Jaaginema geitleri</i> (Frémy) Anagnostidis & Komárek	jaa_g		X
<i>Jaaginema subtilissimum</i> (Kützing ex Forti) Anagnostidis & Komárek	jaa_s	X	X

Tabla A7. Continuación.

Cianobacteria	Abreviatura	Invierno	Verano
<i>Kamptonema chlorinum</i> (Kützing ex Gomont) Strunecký, Komárek & J.Smarda	kam_c	X	X
<i>Kamptonema formosum</i> (Bory ex Gomont) Strunecký, Komárek & J.Smarda	kam_f	X	X
<i>Leibleinia epiphytica</i> (Hieronymus) Compère	lei_e		X
<i>Leptolyngbya</i> sp.1 Anagnostidis & Komárek	lep_1	X	X
<i>Leptolyngbya</i> sp.2 Anagnostidis & Komárek	lep_2	X	X
<i>Lynngbya martensiana</i> Meneghini ex Gomont	lyn_m	X	X
<i>Merismopedia tranquilla</i> (Ehrenberg) Trevisan	mer_p		X
<i>Microcoleus</i> sp. Desmazières ex Gomont	mic_sp		X
<i>Nodularia spumigena</i> Mertens ex Bornet & Flahault	nod_6		X
<i>Oscillatoria</i> sp. Vaucher ex Gomont	osc_1	X	X
<i>Oscillatoria tenuis</i> C.Agardh ex Gomont	osc_t	X	X
<i>Phormidium</i> sp. 1 Kützing ex Gomont	pho_1	X	X
<i>Phormidium</i> sp. 2 Kützing ex Gomont	pho_2	X	X
<i>Phormidium</i> sp. 3 Kützing ex Gomont	pho_3	X	X
<i>Phormidium</i> sp. 4 Kützing ex Gomont	pho_4		X
<i>Pseudanabaena</i> sp. Lauterborn		X	
<i>Trichocoleus</i> sp.1 Anagnostidis	tri_1	X	
<i>Trichocoleus</i> sp.2 Anagnostidis	tri_2	X	
Euglenophyta			X
Euglenofita enquistada			X

Tabla A8. Densidad promedio (células/m²), Riqueza (S), Índice de Shannon (H) e Índice de Equitatividad (J) del fitobentos estimados para los tramos de arroyos estudiados durante el invierno y verano.

Arroyo	Cod.	Densidad (células/m ²)		Riqueza (S)		Índice de Sannon (H')		Equitatividad (J')	
		Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano	Invierno	Verano
Vagues	1	164698	373697	29	31	2.417	2.247	0,7177	0,6544
Todos los Santos	2	185622	1345822	46	37	2.888	2.138	0,7543	0,5922
Botija	3	28892	270403	13	28	1.459	1.999	0,5688	0,5999
La Choza	4	155026	3864102	18	42	1.626	1.827	0,5625	0,4887
La Verde	5	341946	14633172	32	42	1.904	1.903	0,5495	0,5092
Helves	6	425629	194139	23	23	2.067	2	0,6594	0,6379
Crespo	7	28195	167703	22	26	1.476	2.253	0,4774	0,6914
Beker	8	52558	252573	20	22	2.001	2.077	0,6681	0,672
Cortaderas	9	75221	303682	12	31	0,7574	2,72	0,3048	0,792
Langueyú	10	112580	886063	27	30	2.793	1.763	0,8474	0,5185
Nievas	11	89590	538118	29	34	2,32	2.131	0,6891	0,6043
Tiempo Perdido	12	35722	1354403	25	29	2.546	2,14	0,7909	0,6354
Mosso	13	351958	298632	27	33	2.197	2,74	0,6667	0,7836
Cipion	14	190863	43852	23	27	2.252	2.328	0,7184	0,7064
Laprida	15	333226	1073853	28	18	2,2	1.144	0,6604	0,396
Cañada	16	75568	121441	11	29	0,5918	2.604	0,2468	0,7734
Pila	17	1034520		31	-	1.443	-	0,4203	-
Venado	18	546740	763561	27	32	2.764	2,177	0,8386	0,628

Tabla A9. Comparación de medias entre las estaciones de invierno y verano de las variables densidad total, densidades de los grandes grupos taxonómicos e índices de riqueza, diversidad y equitatividad del fitobentos. Resultados de las pruebas de normalidad Shapiro-Wilks, de homecedasticidad de Levene, y de la comparación de medias paramétrica (Test de T) y no paramétrica (Mann-Whitney) en el caso de no cumplir con los supuestos necesarios luego de transformar los datos. Las variables clorofila a y PSLC fueron transformadas usando las funciones $\log_{10}(x)$ y $\log_{10}(x+1)$ respectivamente.

Variable	Normalidad	Homocedasticidad	Comparación de medias
<i>Log Clorofila a</i>	0,454	0,262	0,490
<i>Log PSLC</i>	0,655	0,961	0,4904
<i>Densidad Total</i>	nn	0,154	0,005**
<i>Densidad de grandes grupos Taxonómicos:</i>			
<i>Bacillariophyta</i>	nn	0,295	0,015*
<i>Chlorophyta</i>	nn	0,126	0,308
<i>Cyanophyta</i>	nn	0,072	0,006**
<i>Euglenophyta</i>	nn	nh	0,011*
<i>Xanthophyta</i>	nn	0,311	0,486
<i>Rhodophyta</i>	nn	0,304	0,353
<i>Índices:</i>			
<i>Riqueza (S)</i>	0,582	0,333	0,032*
<i>Diversidad (H')</i>	nn	0,052	0,832
<i>Equitatividad (J')</i>	0,148	0,199	0,847

Los simbolos *, ** representan diferencias significativas entre las estaciones invierno y verano.

* $p < 0,05$ and ** $p < 0,001$, nn: distribución no normal, nh: no homocedastico

Figura A1. Correlaciones de Pearson entre las coordenadas geográficas y las variables ambientales durante el invierno, distribución de cada variable (diagonal) y diagramas de dispersión entre pares de variables (región inferior izquierda). lat: latitud, long: longitud, temp_agua: temperatura del agua, temp_aire: temperatura el aire, cond: conductividad, od: oxígeno disuelto, tss: sólidos totales en suspensión, irr_sup: irradiancia superficial, vel: velocidad, q: caudal, srp: fósforo reactivo soluble, no3: nitratos, pH. La significancia se indica mediante los símbolos: * $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** < 0.001 .

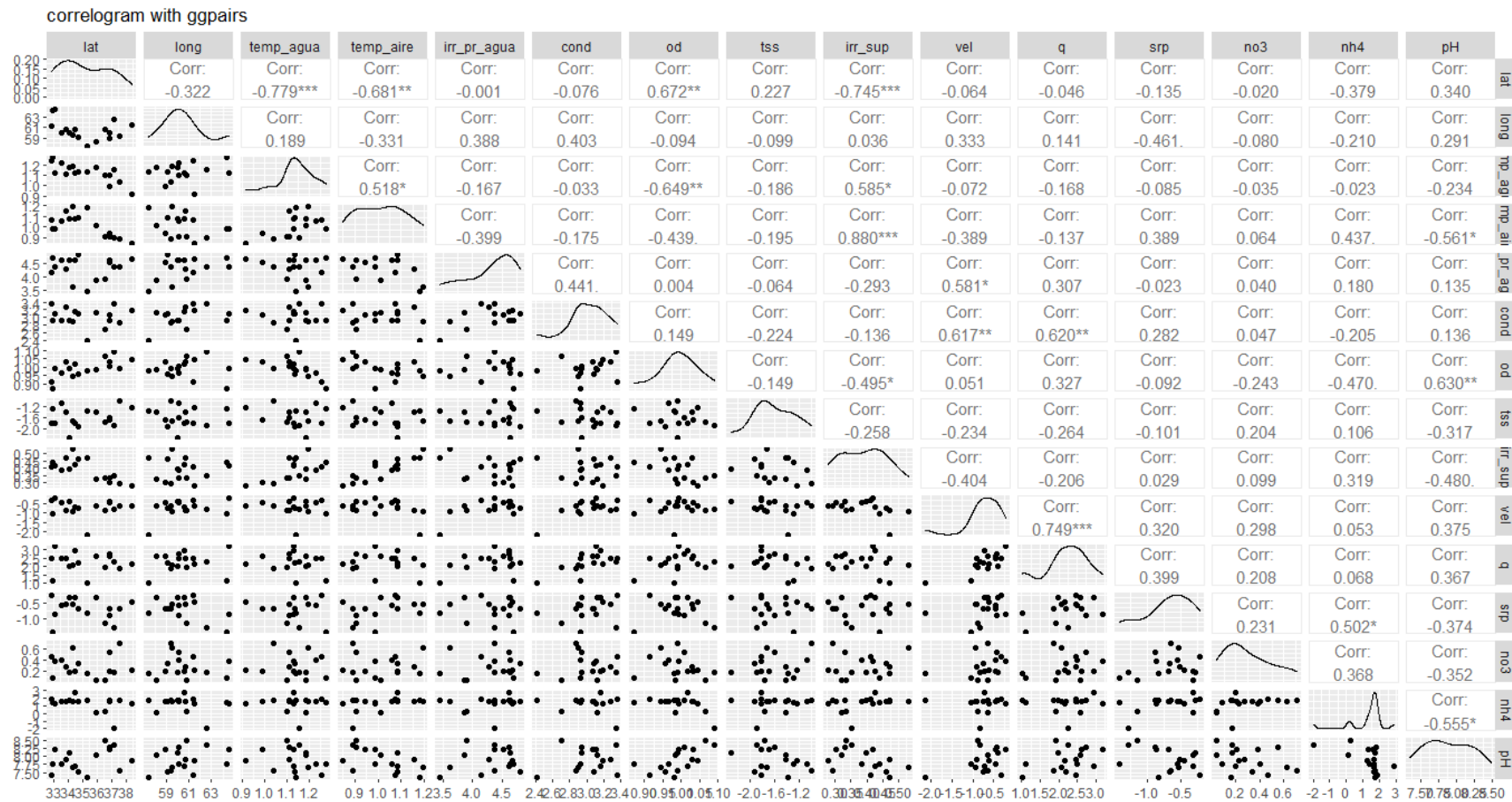


Figura A3. Biplot de los primeros dos componentes del análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS 1 y NMDS2) basado en la densidad relativa del epifiton de invierno. Las muestras están numeradas según el arroyo al que pertenecen. Los puntos de color turquesa representan muestras tomadas a partir de macrófitas emergentes y los de color rosado a partir de macrófitas sumergidas. Los taxa estadísticamente significativos para el análisis se representan con flechas negras. nit_p: *Nitzschia palea*, coc_p: *Cocconeis placentula*.

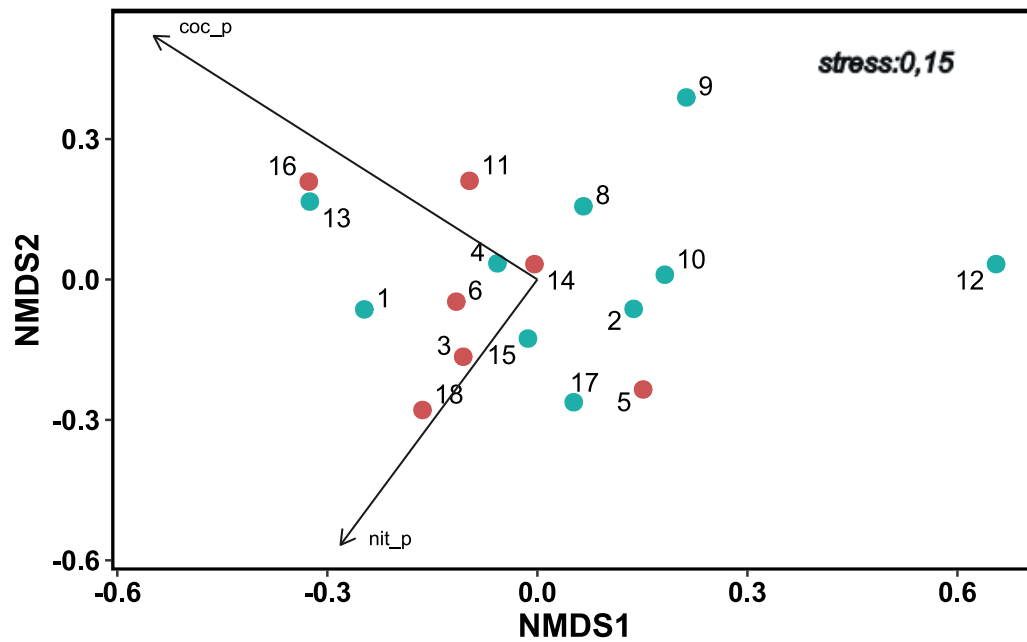


Figura A4. Biplot de los primeros dos componentes del análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS 1 y NMDS2) basado en la densidad relativa del epifiton de verano. Las muestras están numeradas según el arroyo al que pertenecen. Los puntos de color turquesa representan muestras tomadas a partir de macrófitas emergentes, los de color rosado a partir de macrófitas sumergidas y los de color violeta a partir de macrófitas flotantes. Los taxa estadísticamente significativos para el análisis se representan con flechas negras. jaa_s: *Jaaginema subtilisimum*, het_r: *Heteroleibleinia rigidula*, nit_rt: *Nitzschia aff recta*, mou_s: *Mougeotia* sp. y cyc_s: *Cyclotella* sp.

