

Análisis de la materia orgánica alóctona y organización funcional de macroinvertebrados en relación con el tipo de hábitat en ríos de montaña de Patagonia

STELLA M VELÁSQUEZ & M LAURA MISERENDINO ✉

Laboratorio de Ecología Acuática. UNPAT. Sede Esquel. Sarmiento 849. (9200) Esquel. Chubut. ARGENTINA

RESUMEN. El propósito de este trabajo fue examinar la composición, estructura y los grupos funcionales de macroinvertebrados en distintos tipos de hábitat de ríos de montaña en Patagonia. Los ríos estudiados fueron Blanco, Baguilt, Los Rifleros y Nant y Fall; en cada uno de ellos se seleccionó un sector representativo que se muestreó en aguas altas y en aguas bajas. Se tomaron muestras de macroinvertebrados y de materia orgánica particulada gruesa y fina en siete tipos de hábitat: bloque, guijón, guijarro y grava (en áreas de rápidos), y arena, paquetes de hojas y macrófitas (en pozas). En cada hábitat se colectaron tres muestras de macroinvertebrados, en cada río y en cada fecha. Los hábitats en rápidos presentaron mayor densidad y biomasa de macroinvertebrados respecto a los hábitats en pozas. El grupo funcional dominante fue el de colectores-recolectores, seguido por los colectores-filtradores. Los desmenuzadores presentaron mayor densidad en bloques y gravas durante todo el estudio. Los filtradores exhibieron mayor dominancia en macrófitas y gravas, y su biomasa fue mayor en bloques, macrófitas, guijones y guijarros. Los raspadores dominaron en bloques, guijarros y guijones, aunque su biomasa fue mayor en gravas. En los paquetes de hojas co-dominaron los desmenuzadores y los colectores-recolectores, mientras que en las arenas los colectores-recolectores fueron básicamente el único grupo funcional representado. La materia orgánica particulada gruesa en rápidos estuvo asociada principalmente a sustratos de tamaño medio, mientras que la materia orgánica particulada fina estuvo asociada a grava y paquetes de hojas en pozas. Los resultados sugieren que la estructura y la organización funcional de la comunidad de macroinvertebrados son distintivas a escala de hábitat en ríos de bajo orden en Patagonia y, en su mayoría, dependerían de la calidad y disponibilidad de los recursos orgánicos alóctonos. [Palabras claves: rápidos, pozas, paquetes de hojas, plantas acuáticas, abundancia, biomasa, grupos funcionales, materia orgánica, macroinvertebrados.]

ABSTRACT. **Allochthonous organic matter and functional organization of macroinvertebrates at habitat scale in Patagonian mountain rivers.** In this paper we examined the composition, structure and functional feeding groups of invertebrates in different habitats of four Patagonian mountain rivers (Blanco, Baguilt, Los Rifleros and Nant y Fall). At each river, a representative sector was selected and sampled during high and low water periods. Samples of macroinvertebrates, coarse particulate organic matter and fine particulate organic matter were obtained. Seven habitat types were analyzed: boulder, cobble, pebble, and gravel (in riffle areas), and sand, leaf-packs, and macrophytes (in pools). At each habitat, three samples were collected per river and date. Riffle areas had higher density and biomass of macroinvertebrates than pools. Collector-

gatherers were the dominant functional group followed by collector-filterers. Shredders showed high density in boulder and gravel during the study. Filterers were dominant in macrophytes and gravel, and their biomass was high in boulder, macrophytes, cobble and pebble. Scrapers were common in boulder, pebble and cobble, but showed high biomass in gravel. Both shredders and collector-gatherers co-dominated in leaf-packs. Collector-gatherers were the only functional feeding group represented in sand. The coarse particulate organic matter in riffles was associated mainly with habitats of medium size substrates, while fine particulate organic matter was related to gravel and leaf-pack habitats. Local geomorphology and related physical parameters influenced the distribution and biomass of organic matter. The results suggest that community structure and functional organization are distinctive at habitat scale in low order streams of Patagonia, and they depend on the quality and availability of allochthonous organic resources. [Keywords: riffles, pools, leaf pack, aquatic plants, abundance, biomass, functional groups, organic matter, macroinvertebrates.]

INTRODUCCIÓN

Varios factores afectan la distribución y abundancia de los macroinvertebrados bentónicos. Las características del sustrato, incluyendo su estructura física, contenido orgánico y estabilidad, son a menudo los rasgos de mayor importancia ecológica (Ward 1992). La riqueza y productividad de los macroinvertebrados en los ríos depende en gran medida de la heterogeneidad de hábitat a nivel del sustrato. El lecho de los ríos está dominado frecuentemente por material fino orgánico utilizable por varias especies de insectos acuáticos, por lo que es altamente productivo (Parker 1989). Sin embargo, también las macrófitas y los troncos actúan como sustratos potencialmente estables para la colonización de invertebrados (Collier et al. 1998). Para algunos autores, las plantas acuáticas son las que soportan una mayor riqueza en comparación a los demás tipos de sustrato (Armitage et al. 1995); para otros, los guijones son los hábitats que muestran mayor número de especies (Marchant 1988; Moog & Janecek 1991; Marchant & Barmuta 1994).

En los ríos de montaña se distinguen zonas de erosión (rápidos), de transición (correderas) y de deposición (pozas) (Allan 1995). Las áreas de rápidos proveen de un mosaico de hábitats generado

por el gradiente de velocidad y caudal del agua, mientras que en las pozas se acumula material fino durante los períodos de menor descarga (Cummins 1972, 1974). Sin embargo, la materia orgánica proveniente de la vegetación ribereña atrapada en zonas de rápidos, especialmente las hojas, es un recurso energético rápidamente explotado por las comunidades bentónicas (Dudgeon & Wu 1999). Estos hábitats tendrían una mayor diversidad y abundancia de macroinvertebrados en contraste con los hábitats de pozas (Ramírez & Pringle 1998). Para Buffagni & Comin (2000), las zonas de correderas presentarían una mayor riqueza específica y diversidad que las zonas de deposición.

La importancia de la entrada del detrito alóctono y su influencia en la estructura de la comunidad bentónica ha sido expuesta tempranamente en los trabajos de Vanotte et al. (1980). Los macroinvertebrados presentan distintas especializaciones asociadas con la adquisición de alimento, que permiten clasificarlos en grupos funcionales o gremios tróficos, pudiendo explotar una variedad de recursos orgánicos (Merritt & Cummins 1978; Cummins & Klug 1979; Dudgeon 1989, 1992). En Patagonia se han realizado varios trabajos que analizan la composición y abundancia de los macroinvertebrados bentónicos en ríos (Wais 1987, 1990; Albariño 1997),

incluyendo estudios de distribución espacial de grupos funcionales a escala de cuenca y de paisaje (Miserendino & Pizzolón 2000; Miserendino 2001a). Wais & Bonetto (1988) han sugerido que los sistemas de ríos caracterizados por una gran cantidad de materia orgánica particulada gruesa presentan alta similitud en su composición de macroinvertebrados. Sin embargo, no existen trabajos previos que exploren cuál es la organización funcional de macroinvertebrados y cómo se distribuye la materia orgánica particulada a una escala de hábitat en los ríos de Patagonia. El propósito de este trabajo es describir la estructura trófica de la comunidad de invertebrados bentónicos en ríos cordilleranos de bajo orden a escala de hábitat y analizar su relación con la cantidad y el tipo de detrito alóctono.

ÁREA DE ESTUDIO

Este estudio se realizó en cuatro ríos (Blanco, Baguilt, Rifleros y Nant y Fall) localizados en el noroeste de Chubut, pertenecientes a la cuenca del Futaleufú-Yelcho (Figura 1). Los ríos están ubicados en la Región Fitogeográfica de los Bosques Meridionales; son bosques predominantemente deciduos de zona templada (Cabrera 1971). Las principales especies arbóreas riparias son *Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endel.) Kraser (lenga), *Nothofagus antarctica* (Forst. f.) Oerst. (ñire) y *Nothofagus dombeyi* (Mirb) (coihue), con una presencia menor de *Austrocedrus chilensis* (D. Don) (ciprés de la cordillera). En algunos sectores de los ríos Rifleros y Nant y Fall hay predominio de *Salix fragilis* L.

En toda la región la influencia del Pacífico se hace sentir a través del aporte de altos índices pluviométricos (1230 mm/año), abundante nubosidad (58% anual) y temperaturas rigurosas, con un promedio de 2.9 °C en invierno y de 18.4

°C en verano (Coronato & del Valle 1988; Jobbágy et al. 1995).

Los ríos de la zona experimentan dos períodos de crecida o caudal máximo: uno coincidente con las precipitaciones de invierno y otro con el deshielo en primavera. Los sitios seleccionados son tramos de piedemonte (400 m.s.n.m.) que exhiben sustratos predominantemente rocosos. Los suelos prevaletientes en el área son Andisoles, suelos de origen volcánico o de materiales volcanoclásticos cuya fracción coloidal está dominada por un corto rango de minerales o AL-humus. También predominan en la zona los Mollisoles, suelos comúnmente de color oscuro (del Valle 1998).

MÉTODOS

Cuantificación de hábitat y toma de muestras

El estudio constó de dos muestreos, uno durante el período de aguas altas (noviembre de 1999) y otro durante el estiaje (marzo de 2000). En cada sector se examinaron hábitats en áreas de deposición y de rápidos. En la zona deposicional se distinguieron arenas, paquetes de hojas y macrófitas, y en el área de rápidos se distinguieron bloques, guijones, guijarros y gravas. Los paquetes de hojas ("leaf-pack") son acumulaciones de hojas, pequeñas ramas, corteza y material procedente de la vegetación riparia que, en ríos de bajo orden, están depositados generalmente en pozones o atrapados en rápidos. La proporción relativa de cada hábitat fue valorada en cada tramo mediante una grilla similar a la utilizada por Ramírez et al. (1998) en ríos de bajo orden. La grilla tenía 4 m de longitud por la anchura del río, y fue dividida en 16 secciones iguales. Se relevaron visualmente dentro de cada una de las divisiones de la grilla los distintos hábitats, expresando la proporción relativa como porcentaje. Se

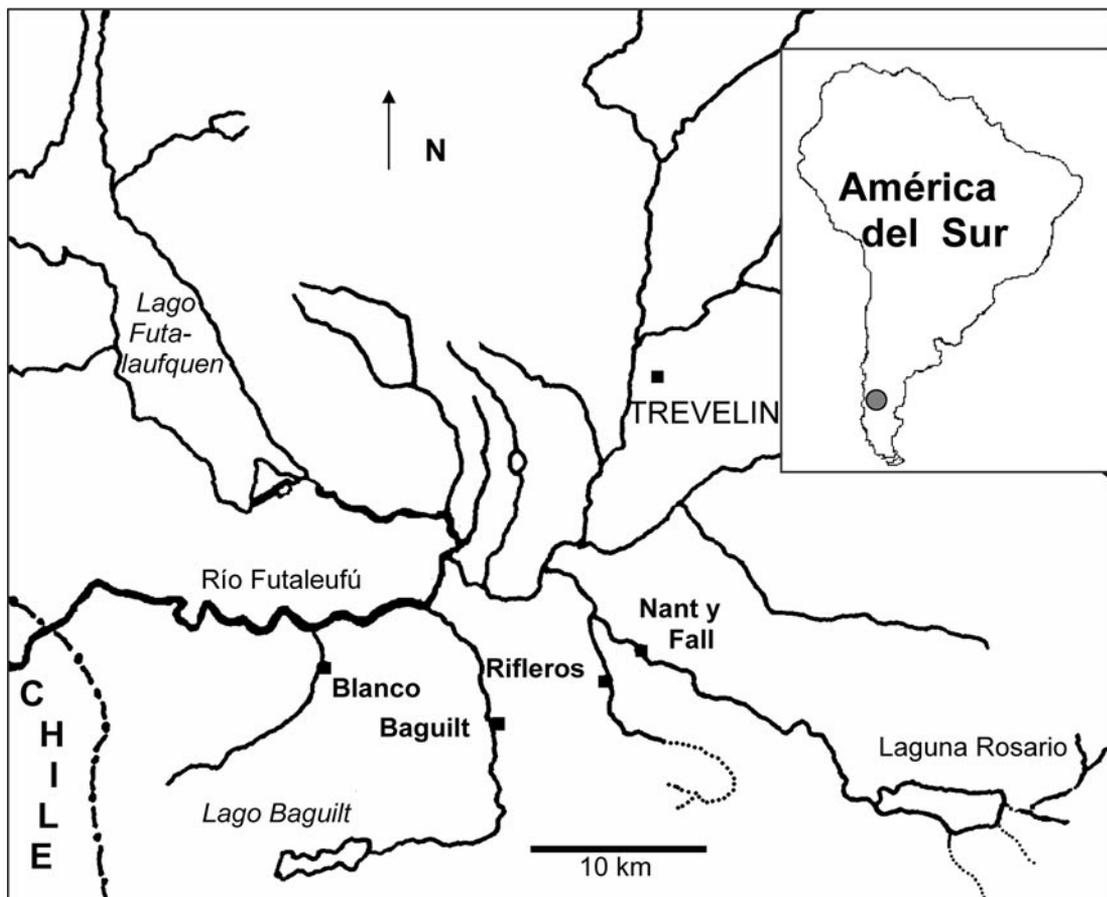


Figura 1. Localización de las estaciones de muestreo en la baja cuenca del río Futaleufú, provincia de Chubut, Argentina.

Figure 1. Location of sampling sites in the lower basin of Futaleufú River, Chubut Province, Argentina.

registró la temperatura del agua y del aire en el momento de muestreo con termómetro de mercurio (-10-60 °C). Se calculó la velocidad del agua como el promedio de tres tiradas de un flotador (Gordon et al. 1994). La profundidad promedio del cauce se midió utilizando una varilla graduada.

Las muestras de macroinvertebrados y de materia orgánica particulada se colectaron simultáneamente con una red Surber (Winget & Mangum 1979) de 250 μm de poro y de 0.09 m^2 de superficie. Se tomaron tres réplicas en cada tipo de hábitat encontrado en cada sector de río, en dos fechas diferentes (noviembre y marzo) en los cuatro ríos.

Debido al método usado para evaluar el porcentaje de hábitats en cada tramo de río, la representatividad de cada tipo de hábitat fue diferente, en especial en el sector seleccionado del río Blanco en el cual no se halló área deposicional. En consecuencia, el número de total de muestras considerado en este estudio fue de 78. Las muestras se fijaron in situ con formol (4%) y, posteriormente, se procedió a separar los organismos y la materia orgánica en el laboratorio. Los invertebrados se preservaron en alcohol 70%. Los organismos fueron identificados hasta el menor nivel taxonómico posible de acuerdo a la información existente para cada grupo (Benedetto 1974; Domínguez et al. 1994; Angrisano 1995;

Angrisano & Tremouilles 1995; Bachmann 1995). Se calculó la densidad y la biomasa de macroinvertebrados analizando la totalidad de los individuos en cada réplica. Para el cálculo de biomasa se utilizaron los modelos de regresión entre la longitud total y el peso seco de Miserendino (2001b).

Grupos funcionales y materia orgánica

Los organismos fueron clasificados en los siguientes grupos funcionales: desmenuzadores, raspadores, colectores-recolectores, colectores-filtradores y depredadores (sensu Merritt & Cummins 1978). La materia orgánica particulada obtenida de cada muestra fue procesada y separada usando un tamiz de 1000 μm , quedando entonces una fracción de 250-1000 μm o materia orgánica particulada fina y otra >1000 μm o materia orgánica particulada gruesa. Adicionalmente, esta última fue manualmente separada y clasificada en los siguientes ítems: material leñoso (pequeñas ramas, corteza), hojas deciduas (principalmente enteras) y otros (fragmentos de hojas, semillas, frutos, raíces, gramilla). La materia orgánica béntica total considerada es la sumatoria de la materia orgánica particulada fina y la materia orgánica particulada gruesa en cada una de las réplicas.

Los componentes de la materia orgánica fueron secados en estufa a 105 °C durante 4 h (Voelz & Ward 1990) y luego pesados en balanza electrónica Shimatzu (precisión 0.5 mg). Este mismo tratamiento se aplicó a las plantas acuáticas colectadas en pozones para calcular biomasa seca. Si bien las macrófitas son poco explotadas en sí mismas por los herbívoros, sirven de soporte y refugio para macroinvertebrados. Por esta razón fueron cuantificadas en este estudio.

Análisis estadísticos

Se ponderó la significación de las diferencias de densidad y biomasa total

de macroinvertebrados y de densidad y biomasa de los distintos grupos funcionales por hábitat, río y fecha, mediante Análisis de Varianza de tres factores. Previo al análisis se normalizó la distribución de los datos originales utilizando la transformación $\log(x + 1)$ (Ludwing & Reynolds 1988). Se calcularon los F parciales en los modelos obtenidos para los efectos río, hábitat y estación, y para las interacciones río x estación y hábitat x estación. Para ponderar la significación de las diferencias halladas se utilizó la Prueba de Tukey (Elliot 1971). Se examinaron las relaciones entre grupos funcionales y las fracciones de materia orgánica y biomasa de macrófitas mediante un Análisis de Correlación por Rangos de Spearman. En este análisis se utilizaron datos de densidad y biomasa de grupos funcionales de todas las muestras ($n = 78$).

RESULTADOS

Características físicas

La composición de hábitats fue diferente entre sitios (Tabla 1). En el río Blanco el hábitat más común en rápidos fueron los bloques, mientras que en el río Baguilt fueron los guijarros y los paquetes de hojas. En el río Los Rifleros se observó predominancia del hábitat arena en áreas de deposición y en el Nant y Fall guijarros y grava (Tabla 1). El tramo de río de mayor anchura fue registrado en el Blanco. La temperatura del agua varió entre 5 °C en el Blanco y 14.5 °C en Los Rifleros. La velocidad mínima del agua durante el período de estudio se detectó en el río Blanco (25 cm/seg) y la máxima en el río Nant y Fall (86 cm/seg). Solo se registraron plantas acuáticas y briófitas en el Nant y Fall.

Análisis de la comunidad béntica

La comunidad de macroinvertebrados bénticos estuvo dominada por larvas

Tabla 1. Porcentaje de los distintos tipos de sustrato y características físicas y biológicas de los cuatro ríos estudiados en la baja cuenca del río Futaleufú.

Table 1. Percentage of substrate types, and physical and biological features of the four studied rivers in the lower basin of Futaleufú River.

	Ríos			
	Blanco	Baguilt	Los rifleros	Nant y fall
Tipos de sustrato (%)				
Área de rápidos				
Bloques (> 256 mm)	50.00	-	25.00	-
Guijones (64-256 mm)	31.25	25.00	25.00	-
Guijarros (64-16 mm)	18.75	43.75	18.75	31.25
Grava (16-8 mm)	-	-	-	37.50
Área Depositional				
Arena (1-2 mm)	-	-	31.25	-
Paquetes de hojas	-	31.25	-	-
Macrófitas	-	-	-	31.25
Características				
Orden lótico	2	3	3	3
T° del agua, Nov-Mar (°C)	5-11	7-12.5	8-14.5	9-11
Velocidad, Nov-Mar (cm/s)	25-56	46-81	38-85	79-86
Ancho del lecho mojado (m)	17.10	8.25	8.00	10.25
Ancho del lecho seco (m)	37.20	12.50	11.50	13.50
Vegetación acuática	No	No	No	<i>Myriophyllum</i> sp. Bríofitas

de Insecta, cuyos órdenes Plecoptera, Ephemeroptera, Trichoptera, Diptera y Coleoptera constituyeron más del 70% de las especies, siendo Diptera el grupo más abundante. El resto de la comunidad estuvo representada por Mollusca, Amphipoda y Annelida (Tabla 2).

Chilenoperla puerilis, *Limnoperla jaffueli* (Grypoterygidae), *Brachisetodes major* (Leptoceridae) y *Paratrichocladius* spp. (Chironomidae) fueron los taxa numéricamente dominantes en el río Blanco, mientras que *Meridialaris* spp. (Leptophlebiidae) y *Paratrichocladius* spp. fueron los más representativos en el río Baguilt. En ambos ríos la especie con mayor biomasa total fue *B. major*. *Simulium* sp. (Simuliidae), *Smicridea annulicornis* (Hydropsychidae) y *Parasericostoma ovale* (Sericostomatidae) dominaron en el río Los Rifleros. *Simulium* sp., *Paratrichocladius* spp. y *Hexatoma* sp. (Tipulidae) representaron conjuntamente más del 50% de la abundancia total en Nant y Fall. Tanto en Rifleros como en Nant y Fall, *Parasericostoma ovale* fue la especie que contribuyó con más biomasa (Tabla 2).

Se observaron diferencias significativas en los valores de densidad total y biomasa total de macroinvertebrados y en los valores de biomasa y grupos funcionales entre los ríos (Tabla 2 y 3). La densidad total promedio registrada en el río Nant y Fall fue significativamente mayor a la de Rifleros y Blanco, mientras que la biomasa total promedio fue mayor en Nant y Fall y Rifleros que en el río Blanco.

La densidad y la biomasa total de macroinvertebrados en rápidos en los ríos estudiados fueron significativamente mayores a las registradas en pozas ($F_{1,64} = 9.78$, $P < 0.002$ para densidad; $F_{1,64} = 11.11$, $P < 0.001$ para biomasa). Sin embargo, los sustratos duros, los paquetes de hojas y las macrófitas no presentaron diferencias significativas de densidad entre sí, pero sí respecto de la arena, cuyos valores fueron menores. Los hábitats grava y bloque tuvieron mayor biomasa total que la arena. Si bien las diferencias en densidad y biomasa total entre los ríos fueron significativas, no lo fueron entre fechas y tampoco lo fueron las interacciones hábitat x fecha y río x

Tabla 2. Porcentaje de la abundancia total (A) y de la biomasa total (B) que representan las especies de macroinvertebrados de cada grupo funcional en los cuatro ríos estudiados en la baja cuenca del río Futaleufú. P: Plecoptera, T: Trichoptera, E: Ephemeroptera, D: Diptera, C: Coleoptera, Cr: Crustacea, O: Oligochaeta; M: Mollusca.

Table 2. Percentage of the total abundance (A) and of the total biomass (B) for each species of macroinvertebrates belonging to functional feeding groups in the four studied rivers in the lower basin of Futaleufú River. See letter codes in the legend above.

	Ríos							
	Blanco		Baguilt		Los rifleros		Nant y Fall	
	A	B	A	B	A	B	A	B
Desmenuzadores								
<i>Klapopteryx kuscheli</i> Illies (P)	0.3	1.57	0.9	8.14	0	0	0	0
<i>Parasericostoma ovale</i> Schmid (T)	0	0	0.9	2.30	14.3	55.41	8.6	44.41
<i>Brachisetodes major</i> Schmid (T)	15.9	67.28	9.2	28.31	0.7	2.79	1.0	11.38
<i>Nectopsyche unispina</i> Flint (T)	0	0	0	0	0.1	1.83	0.1	0.06
<i>Austrelmis</i> sp. (C)	0.9	0	3.5	0.92	5.8	0.87	0.3	0.14
<i>Senzilloides panguipulli</i> Navás (P)	2.6	0.47	0	0	0	0	0	0
<i>Antactoperla</i> spp. (P)	0	0	0.1	0.07	0	0	0	0
% Total	19.7	69.30	14.6	39.70	20.9	60.90	10	56.00
Colectores-Recolectores								
<i>Paratrichocladius</i> spp. (D)	20.7	0.40	13.7	0.67	6.9	0.65	20.8	0.63
<i>Baetis</i> spp. (E)	4.5	0.23	4.1	0.09	4.6	0.31	0.9	1.59
<i>Hyalella curvispina</i> Shoemaker (Cr)	0	0	0	0	0	0	7.9	0.06
<i>Meridialaris</i> spp. (E)	11.5	0.64	26.3	0.02	12.6	0.02	7.9	0.03
<i>Nousia</i> sp. (E)	0.9	0.11	2.0	1.09	0.1	1.41	1.6	0.55
<i>Penaphlebia chilensis</i> Eaton (E)	0	0	5.1	0.05	1.0	0.20	0.6	0.93
<i>Eiseniella aff. tetraedra</i> Savigny (O)	0	0	3.9	2.24	2.6	0.89	4.1	2.45
<i>Lumbriculidae</i> sp. (O)	0	0	3.5	1.98	4.4	0.44	2.2	1.20
% Total	37.6	1.38	58.6	6.14	32.2	3.92	46.0	7.44
Colectores-Filtradores								
<i>Simulium</i> sp. (D)	0.7	0.13	0.9	5.10	20.8	12.84	31.8	8.25
<i>Smicridea</i> sp. (T)	0.2	0.33	9.6	1.72	15.8	1.77	1.0	0.04
<i>Pelurgoperla personata</i> Illies (P)	1.0	1.63	0.2	0.66	0	0	0	0
% Total	1.9	2.09	10.7	7.48	36.6	14.61	32.8	8.29
Predadores								
<i>Neatopsyche chilensis</i> Schmid (T)	0	0	1.2	6.13	2.3	0.28	0.1	0.11
<i>Rheochorema</i> sp. (T)	0	0	0	0	0	0	0.1	0.13
<i>Pictetoperla gayi</i> Pictet (P)	0	0	0.5	0.20	0	0	0	0
<i>Dasyoma</i> sp. (D)	4.5	11.51	3.1	9.55	0.2	0.06	0.1	0.14
<i>Empididae</i> sp. (D)	0	0	0.1	1.31	0.1	0.01	0	0
<i>Chilopteryx eatoni</i> Lestage (M)	0.4	8.76	2.0	1.90	0	0	0	0
<i>Hexatoma</i> sp. (D)	0.3	0.15	1.4	0.16	3.4	0.07	14.5	0.04
% Total	5.2	20.42	7.1	13.12	3.7	0.14	14.7	0.31
Raspadores								
<i>Araucanioperla bulocki</i> Navás (P)	0	0	0	0	0.6	0.04	0	0
<i>Aubertoperla illiesi</i> Illies (P)	4.0	3.35	6.5	1.20	0.1	0.01	0.1	0.04
<i>Chilenoperla puerilis</i> Illies (P)	13.1	1.81	0	0	0.1	0.07	0.1	0.07
<i>Limnoperla jaffueli</i> Navás (P)	16.1	0.89	0.5	0.09	0.2	0.04	0.1	0.13
<i>Notoperlopsis femina</i> Illies (P)	1.5	0.08	2.3	0.05	0.4	0.03	0.2	0.04
<i>Rhithroperla rossi</i> Froehlich (P)	0	0	0	0	0.1	0.03	0	0
<i>Edwardsina (edwardsina)</i> sp. (D)	0	0	0.1	1.31	0	0	0	0
<i>Chilina patagonica</i> Sowerby (M)	0.1	0.63	0.2	24.74	2.3	19.93	1.4	27.57
% Total	34.8	6.76	9.6	27.39	3.8	20.15	1.9	27.85

fecha (Tabla 3).

En la totalidad del estudio, el grupo funcional dominante en términos de abundancia fue el de colectores-recolectores, seguido por el de colectores-

filtradores. Sin embargo, en términos de biomasa, los desmenuzadores fueron importantes en todos los ríos (Tabla 2, Figura 2 y 3).

Excepto para los colectores-recolectores,

Tabla 3. Resultados de los Análisis de Varianza de tres factores (hábitat, río y fecha) realizados sobre los datos de densidad y biomasa total y de densidad y biomasa de los distintos grupos funcionales de macroinvertebrados de los ríos estudiados en la baja cuenca del río Futaleufú. En las comparaciones entre tipos de hábitat, éstos están ordenados de mayor a menor en función del promedio. Los hábitats con la misma letra no difieren significativamente. M: macrófitas, A: arenas, H: paquetes de hojas, Gr: gravas, B: bloques, Gui: guijones, Gj: guijarros. *: $P < 0.01$, **: $P < 0.001$.

Table 3. Results of three-factor (habitat, river and date) Analysis of Variance models on total density and biomass, and density and biomass of functional feeding groups of macroinvertebrates in the four studied rivers in the lower basin of Futaleufú River. In among-habitat comparisons, habitats are listed in descending series based on means. Habitats with the same letter are not significant different. M: macrophytes, A: sand, H: leaf-packs, Gr: gravel, B: boulder, Gui: cobble, Gj: pebble. *: $P < 0.01$, **: $P < 0.001$.

	Hábitat ($F_{6,52}$)	Río ($F_{4,15}$)	Fecha ($F_{1,52}$)	Hábitat x Fecha ($F_{6,52}$)	Río x Fecha ($F_{3,52}$)	Comparación entre hábitats
Densidad total	7.03 **	4.15 *	1.86	1.10	1.21	M ^a Gr ^a B ^a G ^j a Gui ^a H ^a A ^b
Biomasa total	4.60 **	3.92 *	3.92	1.79	0.03	Gr ^a B ^a G ^j ab Gui ^{ab} H ^{ab} M ^{ab} A ^b
Densidad						
Raspadores	10.28 **	10.00 **	0.01	2.20 *	8.48 **	Gui ^a B ^a G ^j a H ^{ab} Gr ^b M ^b A ^b
Desmenuzadores	6.19 **	0.23	0.84	2.72 *	8.72 **	B ^a Gr ^{ab} H ^{ab} Gui ^{ab} G ^j ab M ^{bc} A ^c
Colectores-recolectores	1.56	3.10 *	0.98	1.32	2.85 *	
Colectores-filtradores	3.29 *	9.80 **	13.66 **	2.64 *	9.31 **	M ^a Gr ^a G ^j a Gui ^{ab} B ^{ab} H ^{ab} A ^b
Predadores	2.47 *	2.26	1.85	0.21	0.44	Gui ^a Gr ^{ab} M ^{ab} B ^{ab} G ^j ab H ^{ab} A ^b
Biomasa						
Raspadores	5.08 **	0.79	0.92	1.20	3.19 *	Gr ^a B ^a G ^j a Gui ^a H ^{ab} M ^{ab} A ^b
Desmenuzadores	4.01 **	5.92 **	0.62	2.84 *	2.29	Gr ^a B ^a H ^a G ^j a Gui ^a M ^{ab} A ^b
Colectores-recolectores	2.87	8.92 **	0.01	0.65	1.19	
Colectores-filtradores	5.23 **	18.10 **	0.46	1.42	5.17 **	B ^a M ^a Gui ^a G ^j a H ^{ab} Gr ^{ab} A ^b
Predadores	11.63 **	35.11 **	9.95 **	1.29	4.17 *	Gui ^a B ^{ab} G ^j ab H ^{bc} Gr ^c M ^c A ^c

se observaron diferencias significativas de biomasa y densidad entre tipos de hábitat en todos los grupos funcionales (Figura 2). En este análisis, los valores de todos los ríos fueron promediados. Los raspadores presentaron mayor biomasa en sustratos duros (gravas, bloques, guijarros y guijones), mientras que los desmenuzadores tuvieron mayor biomasa en sustratos duros y en paquetes de hojas; sin embargo, en todos los casos las diferencias fueron

significativamente mayores solo respecto de la arena. La biomasa de predadores fue significativamente mayor en guijones, bloques y guijarros respecto de gravas, macrófitas y arenas. Los colectores-recolectores presentaron alta biomasa en todos los hábitats excepto en arenas, pero las diferencias no fueron significativas. Los filtradores presentaron una biomasa significativamente mayor en bloques, guijones, guijarros y macrófitas respecto de la arena. El mismo análisis realizado con

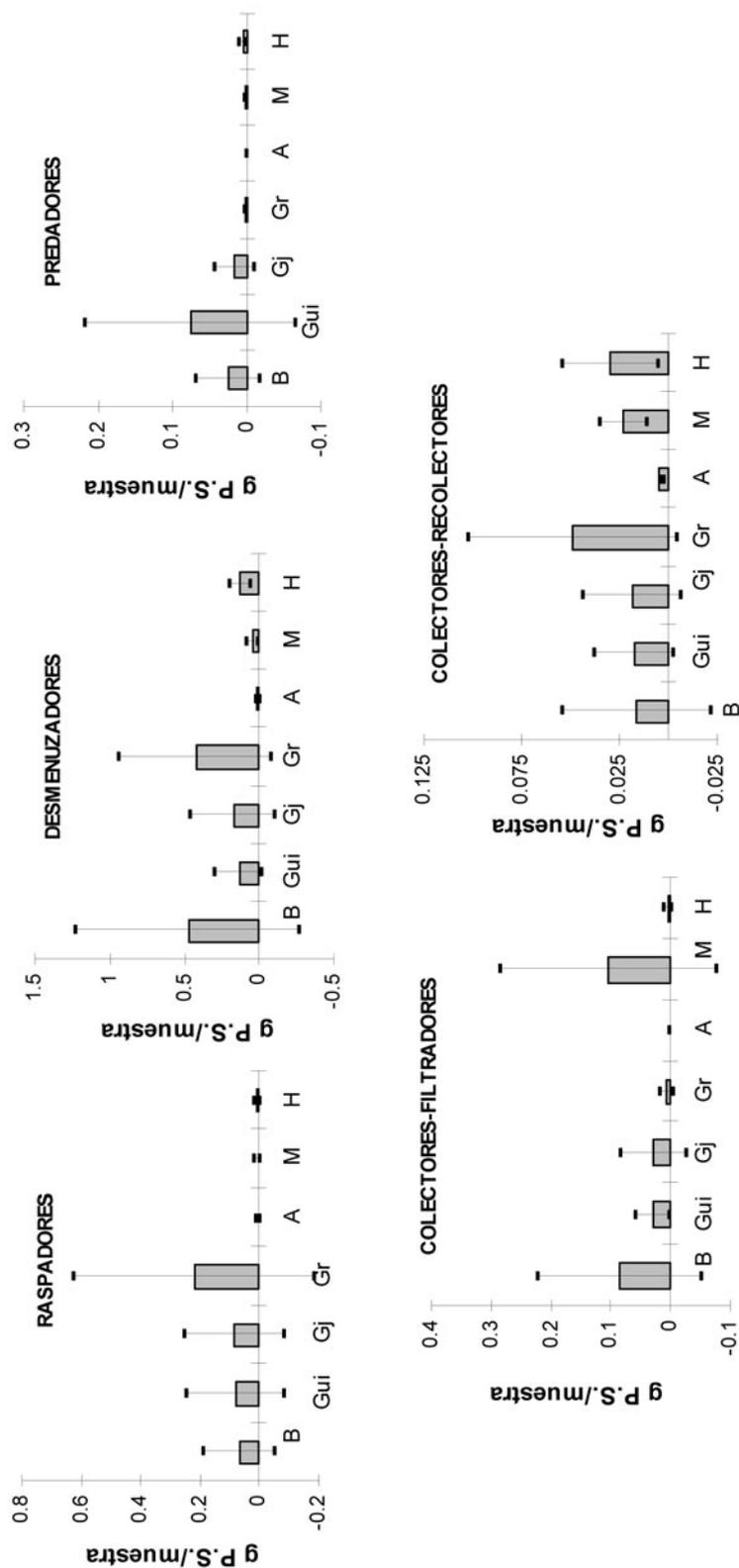


Figura 2. Biomasa total promedio (\pm DE) de los grupos funcionales de macroinvertebrados en los distintos tipos de hábitat de los ríos estudiados en la baja cuenca del río Futaleufú. Los códigos de los hábitats son los mismos que en la Tabla 3. $n = 6$ para gravas, $n = 12$ para bloques, $n = 18$ para guijarros y $n = 24$ para guijarros.

Figure 2. Mean total biomass (\pm SD) of functional feeding groups of macroinvertebrates at different habitat types in the four studied rivers in the lower basin of Futaleufú River. Habitat codes are the same as in Table 3. $n = 6$ for gravel, $n = 12$ for boulder, $n = 18$ for cobble, and $n = 24$ for pebble.

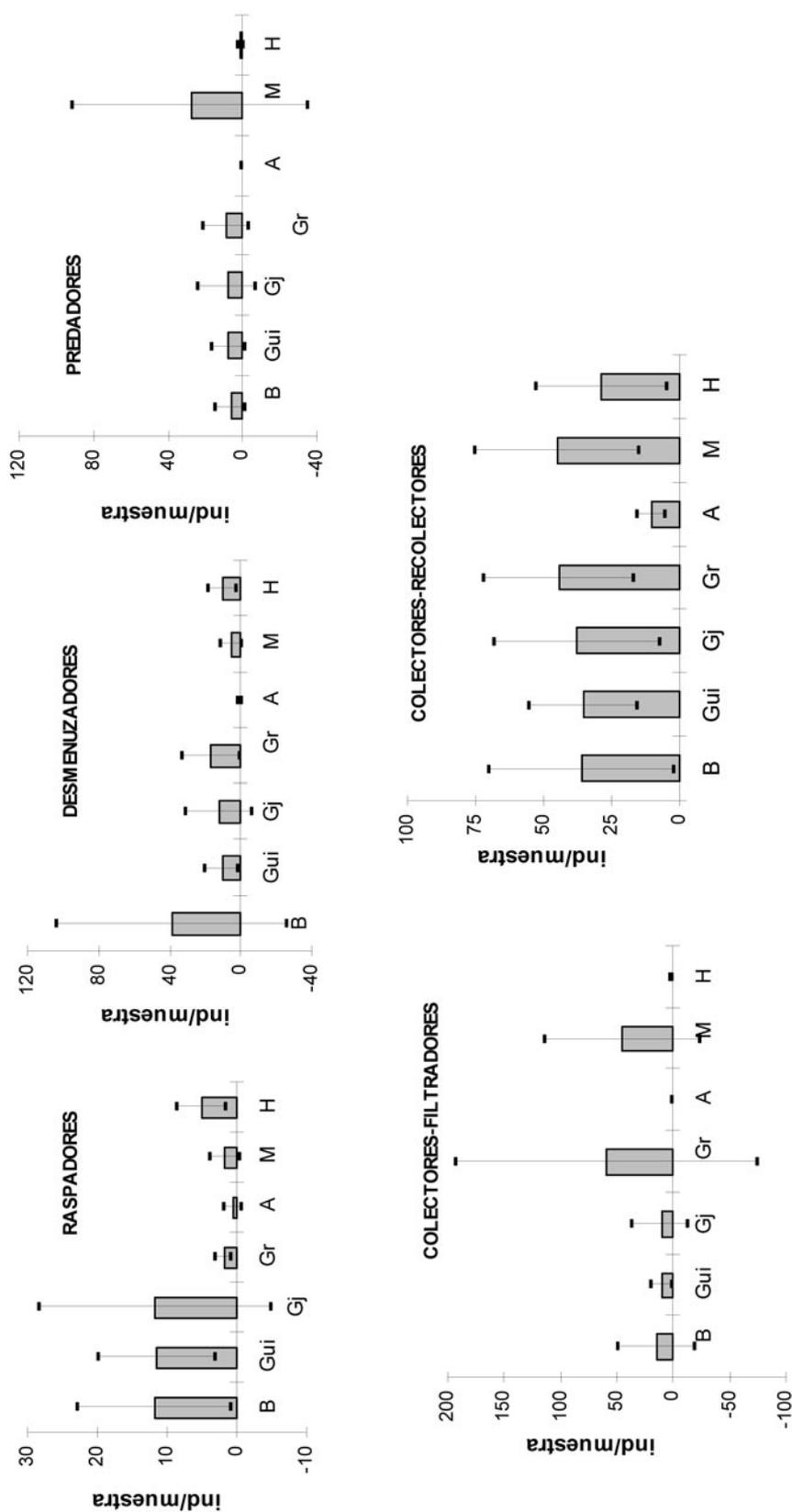


Figura 3. Densidad total promedio (\pm DE) de los grupos funcionales de macroinvertebrados en los distintos tipos de hábitat de los ríos estudiados en la baja cuenca del río Futaleufú. Los códigos de los hábitats son los mismos que en la Tabla 3; los tamaños de muestra son los mismos que en la Figura 2.

Figure 3. Mean total density (\pm SD) of functional feeding groups of macroinvertebrates at different habitat types in the four studied rivers in the lower basin of Futaleufú River. Habitat codes are the same as in Table 3; sample sizes are the same as in Figure 2.

valores de densidad mostró las mismas tendencias, con ligeros apartamientos en los raspadores, los desmenuzadores y los predadores. Los colectores-recolectores y los colectores-filtradores mostraron una dominancia numérica en gravas y macrófitas (Figura 3).

La densidad total promedio de colectores-filtradores y la biomasa total promedio de predadores fueron mayores en noviembre que en marzo (Tabla 3). La densidad y la biomasa de desmenuzadores mostraron una interacción hábitat x fecha significativa. La misma interacción fue significativa para los colectores-filtradores y los raspadores, pero solo en los valores de densidad. Los desmenuzadores aumentaron en biomasa y densidad en gravas, disminuyendo en las macrófitas en la estación seca.

La densidad de los filtradores se incrementó significativamente durante el período de aguas altas en sustratos duros (bloques, guijones, gravas) y en las macrófitas. Los raspadores aumentaron significativamente su densidad en bloques y disminuyeron en macrófitas durante el estiaje.

Todas las fracciones de materia orgánica particulada fina y gruesa estuvieron mejor representadas en el hábitat paquete de hojas. Las gravas en áreas de rápidos también mostraron una materia orgánica particulada fina detectable. Aunque en menor cantidad, la fracción "otros" se registró en los hábitats bloques, guijones, guijarros y arenas. Los hábitats bloques, guijarros y guijones presentaron una cantidad similar de material leñoso y hojas enteras (Figura 4). Se observaron

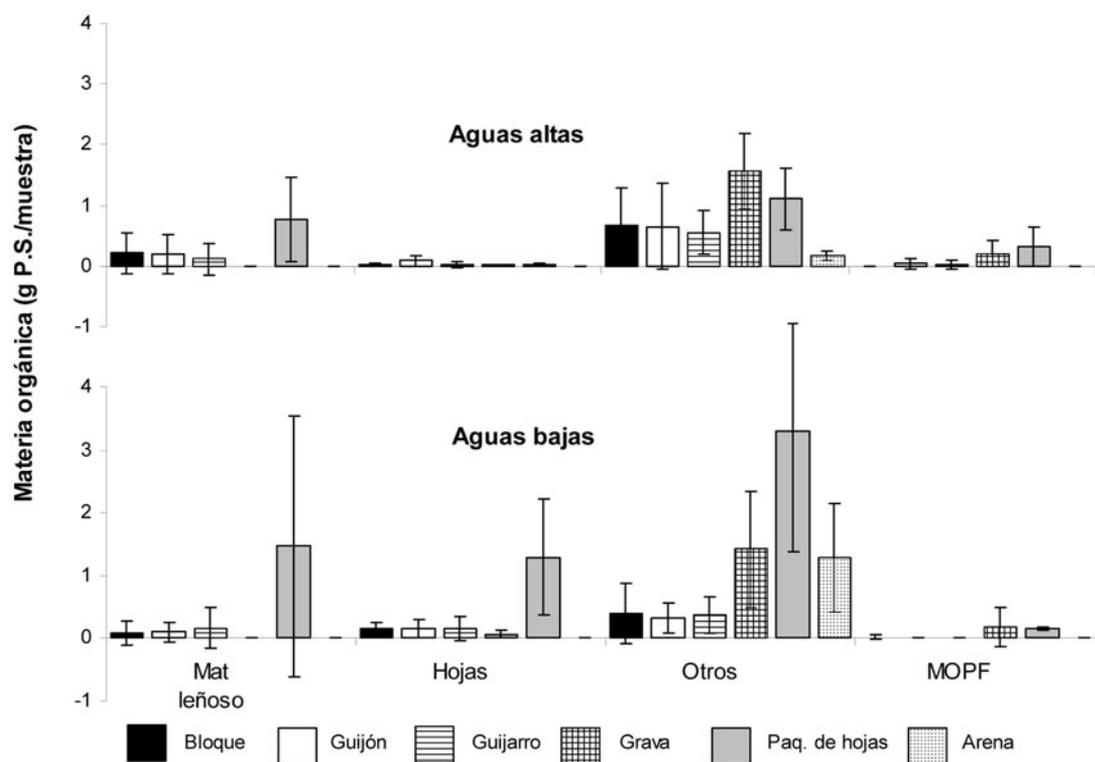


Figura 4. Biomasa promedio (\pm DE) de las distintas fracciones de materia orgánica particulada por muestra en cada tipo de hábitat durante el período de aguas altas y bajas en los ríos estudiados en la baja cuenca del río Futaleufú. MOPF: materia orgánica particulada fina.

Figure 4. Mean biomass (\pm SD) of the different fractions of particulate organic matter per sample for each habitat type during high and low water periods in the four studied rivers in the lower basin of Futaleufú River. MOPF: fine particulate or ganic matter.

diferencias estacionales en la cantidad de detrito orgánico entre tipos de hábitats; los paquetes de hojas presentaron mayor biomasa de material leñoso, hojas enteras y de la fracción "otros" durante el período de aguas bajas. La biomasa de hojas enteras fue mayor en todos los tipos de hábitats durante el estiaje, mientras que la biomasa de la fracción "otros" fue mayor en sustratos duros en aguas altas.

Relaciones entre grupos funcionales y materia orgánica

Se identificaron relaciones significativas entre la densidad y la biomasa de algunos grupos funcionales y las diferentes fracciones de materia orgánica (Tabla 4). La densidad y la biomasa de los desmenuzadores se correlacionaron positivamente con el ítem "otros" y con el total de materia orgánica béntica, mientras que la densidad y la biomasa de los raspadores se correlacionaron negativamente con la biomasa de macrófitas. Se observó una correlación significativa entre la biomasa de colectores-recolectores y la materia orgánica particulada fina.

DISCUSIÓN

Los hábitats en rápidos soportaron mayor abundancia y biomasa de macroinvertebrados que los de las áreas de deposición. Estos resultados son consistentes con las observaciones realizadas en hábitats de ríos de zonas templadas (Brown & Brussock 1991). Algunos autores encontraron que los hábitats paquetes de hojas y guijarros en rápidos presentan mayor abundancia y biomasa de macroinvertebrados (Ramírez & Pringle 1998; Whitley & Rabeni 2000). En este estudio los paquetes de hojas fueron detectados mayormente en pozones y no en rápidos; sin embargo, se registraron cantidades importantes de detrito y material fragmentado en bloques, guijones y guijarros. Para Ward (1992), la alta abundancia relativa y riqueza taxonómica reportadas en guijones revelarían la estabilidad y diversidad de microhábitats en estos sustratos. Los guijones están frecuentemente compuestos por muchos tamaños de partículas, proveen superficie para el asentamiento de algas y presentan intersticios que atrapan

Tabla 4. Correlaciones entre la densidad y biomasa de los grupos funcionales de macroinvertebrados y la biomasa de las distintas fracciones de materia orgánica por muestra en los ríos estudiados en la baja cuenca del río Futaleufú. MOB: materia orgánica béntica, MOPF: materia orgánica particulada fina. *: $P < 0.05$, **: $P < 0.005$, ns: no significativo.

Table 4. Results of the correlation between density and biomass of functional feeding groups of macroinvertebrates and biomass of the different fractions of particulate organic matter per sample in the four studied rivers in the lower basin of Futaleufú River. MOB: benthic organic matter, MOPF: fine particulate organic matter. *: $P < 0.05$, **: $P < 0.005$, ns: not significant.

	Material leñoso	Hojas enteras	Otros	MOB	Macrófitas	MOPF
Densidad						
Desmenuzadores	ns	ns	0.30 **	0.24 *	ns	ns
Raspadores	ns	ns	ns	ns	0.23 *	ns
Predadores	0.23 *	ns	ns	ns	ns	ns
Colectores-filtradores	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Colectores-recolectores	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Biomasa						
Desmenuzadores	ns	ns	0.35 **	0.35 **	ns	ns
Raspadores	ns	ns	ns	ns	0.26 *	ns
Predadores	0.39 **	0.40 **	ns	ns	ns	ns
Colectores-filtradores	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Colectores-recolectores	ns	ns	ns	ns	ns	0.36 **

diversas fracciones de materia orgánica (Wright et al. 1983; Minshall 1984).

Los detritos orgánicos de los ecosistemas lóticos están compuestos primariamente de restos vegetales provenientes de plantas acuáticas que se producen in situ o de material que proviene de la vegetación riparia (Allan 1995). La caracterización de la materia orgánica particulada gruesa permitió detectar dominancia de materiales alóctonos, lo que es esperable para ríos de órdenes lóticos bajos a medios (Vanotte et al. 1980; Voelz & Ward 1990). Además, la cantidad de materia orgánica particulada gruesa y fina reportada en este trabajo es similar a la estimada para ríos de similar jerarquía (Zalewski et al. 1998).

La densidad de colectores-recolectores fue muy importante en todos los hábitats estudiados, al igual que en otros ríos de montaña en el área (Miserendino & Pizzolón 2000). La dominancia de colectores-recolectores tanto en áreas de pozones como de correderas parece ser un rasgo común en varios ambientes de zonas templadas (Wohl et al. 1995; Lemly & Hilderbrand 2000). Algunos autores encontraron una alta proporción de colectores-recolectores aun en ríos con gran cantidad de paquetes de hojas y de otros materiales orgánicos (Ramírez & Pringle 1998).

Los desmenuzadores dominaron en densidad y biomasa en bloques y gravas y se incrementaron significativamente en estas últimas hacia el verano. Los sustratos rocosos suelen atrapar la materia orgánica particulada gruesa en sus distintas fracciones, incluso varios meses después de la abscisión foliar. El aumento de desmenuzadores en gravas en verano no respondió necesariamente a un aumento de la materia orgánica particulada gruesa, dado que ninguna de las fracciones de ésta aumentó significativamente en este sustrato en aguas bajas. Esto posiblemente refleja una

mayor calidad de los detritos orgánicos atrapados en gravas; a mayor temperatura existiría una mayor actividad biológica en los microorganismos colonizadores de los fragmentos de hojas y del material orgánico ripario. Esto es consistente con trabajos previos que sugieren que algunas especies de desmenuzadores explotarían el momento de estiaje, dado que se dan simultáneamente condiciones de estabilidad hidrológica y altas temperaturas (Miserendino & Pizzolón 2000).

Buffagni & Comin (2000) encontraron que los desmenuzadores y los predadores fueron más representativos en áreas de deposición, mientras que los colectores-recolectores tuvieron poca participación. Sin embargo, en el análisis no incorporaron la densidad de quironómidos, por lo cual el valor total de colectores-recolectores para ese hábitat estuvo subestimado. En este trabajo se observó que las zonas de deposición estuvieron dominadas por colectores-recolectores, filtradores y predadores, y que en las zonas de correderas co-dominaron colectores-recolectores y desmenuzadores, algo similar a lo reportado por Angradi (1996) en arroyos de bajo orden localizados en bosques deciduos.

La hidrología del río y el régimen de descarga son factores determinantes de la distribución y depósito de los detritos orgánicos en los lechos de los ríos. Existe mayor concentración de materia orgánica particulada en guijarros durante períodos de mínima descarga respecto a los de mayor descarga (Habdija et al. 1998). En este trabajo, los hábitats paquetes de hojas exhibieron mayor biomasa de todas las fracciones de la materia orgánica particulada gruesa durante el estiaje, lo que estaría indicando una mayor retención en los hábitats de pozones en aguas bajas. La materia orgánica particulada gruesa estuvo

principalmente asociada a sustratos de tamaño medio (gravas, guijones y guijarros) en rápidos, mientras que la materia orgánica particulada fina estuvo asociada a grava en rápidos y paquetes de hojas en pozas. Similarmente, Wohl et al. (1995) registraron mayor acumulación de madera y hojas en áreas deposicionales y más cantidad de materia orgánica particulada gruesa procesada o fraccionada en sustratos rocosos en rápidos.

Los resultados del Análisis de Correlación sugieren que los desmenuzadores se incrementaron con la fracción fragmentada de detrito orgánico (ítem "otros") y con el total de materia orgánica béntica más que con la cantidad de madera y hojas enteras. Sin embargo, otros autores obtuvieron una fuerte correlación entre desmenuzadores y biomasa de hojas, madera y materia orgánica particulada gruesa (Wohl et al. 1995; Stone & Wallace 1998). Los resultados de este estudio indican que el recurso seleccionado por los desmenuzadores fue el material fraccionado y acondicionado, más que las hojas enteras que probablemente estarían en proceso de acondicionamiento.

Se observó que la biomasa de recolectores se incrementó con la materia orgánica particulada fina, pero no se encontró ninguna relación para los filtradores. Los recolectores se distinguen de los filtradores porque explotan materia orgánica particulada fina de depósito en lugar de materia en transporte, recurso que no fue cuantificado en este estudio. Sin embargo, la dominancia de filtradores sobre guijones en rápidos respondería a sus requerimientos de altas velocidades de corriente, lo que favorece la suspensión y transporte de la materia orgánica particulada fina (Wallace et al. 1992). Además, el incremento observado de filtradores en todos los ríos y sobre sustratos duros durante el período

de aguas altas reflejaría un aumento del material fino en transporte. Los raspadores dominaron en sustratos duros y se incrementaron significativamente en bloques durante el período de aguas bajas. Esto es consistente con observaciones previas realizadas en sectores de ríos de bajo orden no densamente cubiertos por dosel (Armitage et al. 1995; Miserendino & Pizzolón 2000). En los ríos de cordillera en la Patagonia es en verano cuando aumenta la transparencia de las aguas, dada la baja frecuencia de las precipitaciones. Estas condiciones de estabilidad hidrológica coinciden con el período de mayor incidencia solar, lo que estimularía la producción autotrófica beneficiando a los herbívoros que se alimentan sobre algas epilíticas.

La evaluación de la producción a escala de hábitat en ambientes acuáticos permite especificar cuáles hábitats ofrecen las mejores condiciones para el desarrollo de una especie particular, lo que tiene implicancia directa en las estrategias de conservación y mantenimiento de la biodiversidad (Angradi 1996; Buffagni & Comin 2000). Este estudio permitió identificar y cuantificar distintos tipos de hábitats en áreas deposicionales y de erosión en tramos de ríos de montaña de Patagonia. En estos ambientes, las áreas de rápidos serían más productivas que las áreas de deposición. Los hábitats relevados presentarían su propia estructura trófica y su integridad ecológica estaría relacionada con la cantidad y calidad del detrito orgánico disponible. Los ríos son altamente interactivos con el paisaje circundante, y la diversidad y abundancia de macroinvertebrados aumenta con la estabilidad y la presencia de detritos orgánicos (Minshall 1984; Ward 1992). En arroyos y ríos patagónicos localizados en áreas sometidas a actividades forestales, una apropiada estrategia de conservación para la biota acuática sería el mantenimiento de franjas de vegetación

riparia inalterada (zonas "buffer"). Estas franjas riparias mantendrían el vínculo natural entre el ecosistema terrestre y el acuático, permitiendo el ciclo natural de ingreso de detrito vegetal, beneficiando así a las comunidades de invertebrados y peces nativos (Stone & Wallace 1998; Rowe et al. 2002).

AGRADECIMIENTOS

Por el apoyo brindado las autoras desean agradecer al MSc. L. Pizzolón, director del Laboratorio de Ecología Acuática (UNPAT, Sede Esquel), y a dos árbitros anónimos cuyas constructivas críticas permitieron mejorar sustancialmente el manuscrito.

BIBLIOGRAFÍA

- ALBARIÑO, RJ. 1997. Spatial distribution of Plecoptera from an Andean-Patagonic lotic environment in Argentina. *Rev. Brasil. Biol.* **57**:629-636.
- ALLAN, D. 1995. *Stream ecology. Structure and function of running waters*. Chapman & Hall. Londres.
- ANGRADI, TR. 1996. Inter-habitat variation in benthic community structure, function, and organic matter storage in 3 Appalachian headwater streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **15**:42-63.
- ANGRISANO, EB. 1995. Insecta Trichoptera. Pp. 1199-1242 en: EC Lopretto & G Tell (eds). *Ecosistemas de aguas continentales*. Ed. Hemisferio Sur. La Plata.
- ANGRISANO, EB & ER TREMOUILLES. 1995. Insecta Diptera. Pp. 1243-1265 en: EC Lopretto & G Tell (eds). *Ecosistemas de aguas continentales*. Ed. Hemisferio Sur. La Plata.
- ARMITAGE, PD; I PARDO & A BROWN. 1995. Temporal constancy of faunal assemblages in 'mesohabitats' - Application to management? *Arch. Hydrobiol.* **133**:367-387.
- BACHMANN, A. 1995. Insecta Coleoptera. Pp. 1133-1198 en: EC Lopretto & G Tell (eds). *Ecosistemas de aguas continentales*. Ed. Hemisferio Sur. La Plata.
- BENEDETTO, L. 1974. Clave para la determinación de los plecópteros sudamericanos. *Stud. Neotrop. Fauna E.* **9**: 141-170.
- BROWN, AV & PP BRUSSOCK. 1991. Comparison of benthic invertebrates between riffles and pools. *Hydrobiologia* **220**:99-108.
- BUFFAGNI, A & E COMIN. 2000. Secondary production of benthic communities at the habitat scale as a tool to assess ecological integrity in mountain stream. *Hydrobiologia* **422**:183-195.
- CABRERA, AL. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* **14**:1-42.
- COLLIER, KR; J WILCOCK & AS MEREDITH. 1998. Influence of substrate type and physico-chemical conditions on macroinvertebrate faunas and biotic indices of some lowland Waikato, New Zealand, streams. *N. Zeal. J. Mar. Freshwat. Res.* **32**:1-19.
- CORONATO, FR & HF DEL VALLE. 1988. *Caracterización hídrica de las cuencas hidrográficas de la provincia del Chubut*. Publicación Técnica, CENPAT-CONICET. Puerto Madryn.
- CUMMINS, KW. 1972. What is a river?: a zoological description. Pp. 33-52 en: RT Oglesby; CA Carlson & JA McCann (eds). *River ecology and man*. Academic Press. New York.
- CUMMINS, KW. 1974. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* **24**:631-641.
- CUMMINS, KW & MJ KLUG. 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **10**:147-172.
- DOMÍNGUEZ, E; MD HUBBARD & ML PESCADOR. 1994. Los Ephemeroptera de Argentina. *Fauna de agua dulce de la República Argentina* **33**:1-142.
- DUDGEON, D. 1989. The influence of riparian vegetation on the functional organization of four Hong Kong stream communities. *Hydrobiologia* **179**:183-194.
- DUDGEON, D. 1992. *Patterns and processes in stream ecology: a synoptic review of Hong Kong running waters*. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. Stuttgart.
- DUDGEON, D & KY WU. 1999. Leaf litter in a tropical stream: food or substrate for macroinvertebrates? *Arch. Hydrobiol.* **146**: 65-82.
- ELLIOT, JM. 1971. *Some methods for statistical analysis of samples of benthic invertebrates*. Freshwater Biological Association. The Ferry House.
- GORDON, ND; TA McMAHON & BL FINLAYSON. 1994. *Stream hydrology, an introduction for ecologists*. Wiley & Sons. New York.
- HABDIJA, I; I RADANOVIĆ & B PRIME-HABDIJA. 1998. Seasonal changes in the trophic structure of macroinvertebrates on the cobble substrate. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **26**:1037-1040.
- JOBBÁGY, EG; JM PAURELO & R LEÓN. 1995. Estimación del régimen de precipitación a partir de la distancia a la cordillera en el noroeste de la Patagonia. *Ecología Austral* **5**: 49-53.

- LEMLY, AD & RH HILDERBRAND. 2000. Influence of large woody debris on stream insect communities and benthic detritus. *Hydrobiologia* **421**:179-185.
- LUDWING, JA & JF REYNOLDS. 1988. *Statistical ecology: a primer on methods and computing*. Wiley-Interscience. New York.
- MARCHANT, R. 1988. Seasonal and longitudinal patterns in the macroinvertebrate communities of cobbles from the upper La Tobe River, Victoria, Australia. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **23**:1389-1393.
- MARCHANT, R & L BARMUTTA. 1994. The ordination of macroinvertebrate communities from stream in Victoria, Australia. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **25**: 1835-1836.
- MERRITT, RW & KW CUMMINS. 1978. *An introduction to the aquatic insects of North America*. Kendall-Hunt. Dubuque.
- MINSHALL, GW. 1984. Aquatic insect-substratum relationship. Pp. 358-400 en: VH Resh & DM Rosenberg (eds). *The ecology of aquatic insects*. Praeger. New York.
- MISERENDINO, ML. 2001a. Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams. *Hydrobiologia* **444**:147-158.
- MISERENDINO, ML. 2001b. Length-mass relationships for macroinvertebrates in freshwater environments of Patagonia (Argentina). *Ecología Austral* **11**:3-8.
- MISERENDINO, ML & LA PIZZOLÓN. 2000. Macroinvertebrates of a fluvial system in Patagonia: altitudinal zonation and functional structure. *Arch. Hydrobiol.* **150**: 55-83.
- MOOG, O & BFU JANECEK. 1991. River flow, substrate type and *Hydrurus* density as major determinants of macroinvertebrate abundance, composition and distribution. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **24**:1888-1896.
- PARKER, M. 1989. Effect of substrate composition on detritus accumulation and macroinvertebrate distribution in a southern Nevada desert stream. *Southwest. Nat.* **34**:181-187.
- RAMÍREZ, A; P PAABY; CM PRINGLE & G AGÜERO. 1998. Effect of habitat type on benthic macroinvertebrates in two lowland tropical stream, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* **46**:201-213.
- RAMÍREZ, A & CM PRINGLE. 1998. Structure and production of a benthic insect assemblage in a Neotropical stream. *J. N. Am. Benthol. Soc.* **17**:443-461.
- ROWE, DK; J SMITH; J QUINN & I BOOTHROYD. 2002. Effect of logging with and without riparian strips on fish species abundance, mean size, and the structure of native fish assemblages in Coromandel, New Zealand, streams. *N. Zeal. J. Mar. Freshwat. Res.* **36**: 67-79.
- STONE, MK & B WALLACE. 1998. Long-term recovery of a mountain stream from clear-cut logging: the effects of forest succession on benthic invertebrate community structure. *Freshwater Biol.* **39**:151-169.
- DEL VALLE, HF. 1998. Patagonian soils: a regional synthesis. *Ecología Austral* **8**:103-123.
- VANOTTE, RL; GW MINSHALL; KW CUMMINS; JR SEDELL & CE CUSHING. 1980. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**:130-137.
- VOELZ, NJ & J WARD. 1990. Macroinvertebrate responses along a complex regulated stream environmental gradient. *Regul. Rivers Res. Manage.* **5**:365-374.
- WAIS, IR. 1987. Macrozoobenthos of Negro River Basin, Argentine Patagonia. *Stud. Neotrop. Fauna E.* **22**:73-91.
- WAIS, IR. 1990. A checklist of the benthic macroinvertebrates of the Negro River Basin, Patagonia, Argentina, including an approach to their functional feeding groups. *Acta Limnol. Brasil.* **3**:829-845.
- WAIS, IR & A BONETTO. 1988. Analysis of the allochthonous organic matter and associated macroinvertebrates in some streams of Patagonia (Argentina). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **23**:1455-1459.
- WALLACE, JB; JR WEBSTER & RL LOWE. 1992. High-gradients streams of the Appalachians. Pp. 133-191 en: CT Hackney; M Adams & WA Martin (eds). *Biodiversity of southeastern United States*. John Wiley & Sons. New York.
- WARD, JV. 1992. *Aquatic insect ecology*. John Wiley & Sons. New York.
- WHITLEGDGE, GW & CF RABENI. 2000. Benthic community metabolism in three habitats in an Ozark stream. *Hydrobiologia* **437**:165-170.
- WINGET, RN & FA MANGUM. 1979. *Biotic condition index: integrated biological, physical and chemical stream parameters for management*. Special Report, USDA Forest Service, Intermountain Region. Ogden.
- WOHL, DL; JB WALLACE & J MEYER. 1995. Benthic macroinvertebrate community structure function and production with respect to habitat type, reach, and drainage basin in the southern Appalachians (U.S.A.). *Freshwater Biol.* **34**:447-464.
- WRIGHT, JF; PD CAMERON; AC WIGHAM & AD BERRIE. 1983. A quantitative study of the macroinvertebrate fauna of 5 biotopes in the river Lambourn, Berkshire, England. *Arch. Hydrobiol.* **96**:271-292.
- ZALEWSKI, M; B BIS; M LAPINSKA; P FRANKIEWICZ & W PUCHALSKI. 1998. The importance of the riparian ecotone and river hydraulic for sustainable basin-scale restoration scenarios. *Aquatic Conserv. Mar. Freshwat. Ecosyst.* **8**:287-307.