

UCH-FC  
MSB-B  
C 145  
C. 1

**VARIABLES HIDROLOGICAS, OFERTA DE ALIMENTO Y  
ESTRUCTURA DE GRUPOS FUNCIONALES BENTONICOS EN  
RIOS DE REGIMEN NIVAL (RIO MAIPO SUPERIOR)**

**Tesis**

**Entregada a la**

**Universidad de Chile**

**en cumplimiento parcial de los requisitos**

**para optar al grado de**

**Magister en Ciencias con mención en Biología**

**Facultad de Ciencias**

**por**

**RAUL SAMUEL CALDICHOURY RODRIGUEZ**

**Agosto, 1995**



**Director de Tesis: Prof. Irma Vila Pinto.**

FACULTAD DE CIENCIAS  
UNIVERSIDAD DE CHILE.

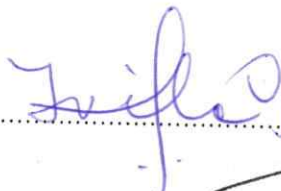
INFORME DE APROBACION  
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Comisión de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magister presentada por el candidato

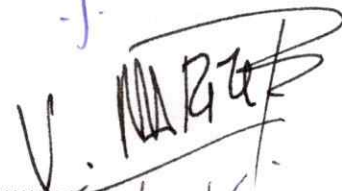
**RAUL SAMUEL CALDICHOURY RODRIGUEZ**

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la Tesis como requisito para optar al grado de Magister en Ciencias con Mención en ecología, en el Examen de defensa de tesis rendido el día 19 de Diciembre de 1995.

Director de Tesis:

Prof. Irma Vila Pinto. 

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dr. Victor Marin B. 

Dr. Vivian Montecinos B. 

Dr. Hermann Mühlhauser S. 



## **AGRADECIMIENTOS.**

*Mi eterna gratitud a mis padres, a Paulina y a mis amigos.*

*Mis más sinceros agradecimientos a la profesora Irma Vila, al profesor Victor Marin, a Leopoldo Fuentes, Manuel Contreras, Hernán Thielemann, Marta Cariceo y Vilma Barrera.*

*Además, debo agradecer profundamente al Programa de Becas de Postgrado del Departamento de Postgrado y Postítulo de la Universidad de Chile del cual fui beneficiario durante el año 1994, y que permitió solventar gran parte de los gastos de la presente tesis.*



*A MIS SERES QUERIDOS*



## INDICE DE MATERIAS.

	Página
<b>Lista de Tablas</b> .....	iv
<b>Lista de Figuras</b> .....	v
<b>Lista de Abreviaturas</b> .....	vii
<b>Resumen</b> .....	viii
<b>Abstract</b> .....	ix
 <b>INTRODUCCION.</b>	
<b>La Perspectiva Funcional en los Estudios de Sistemas Lóticos</b> .....	1
<b>La Componente Detrítica en Ecosistemas Fluviales</b> .....	3
<b>El Rol de los Factores Abióticos en Sistemas Lóticos</b> .....	5
<b>Planteamiento del Problema</b> .....	9
<b>Objetivos</b> .....	13
<b>Hipótesis</b> .....	14
 <b>MATERIALES Y METODOS</b>	
<b>Area de Estudio</b> .....	17
<b>Muestreo y Análisis</b> .....	21
<b>Generalidades Respecto a la Metodología</b> .....	26
<b>Análisis de los Datos</b> .....	27



## **RESULTADOS**

<b>1. La Jerarquía de la Red de Drenaje, la Variabilidad del Caudal y Factores Asociados.....</b>	<b>28</b>
<b>2. Relaciones Entre el Caudal y la Oferta de Alimento .....</b>	<b>33</b>
<b>3. Relaciones Oferta de Alimento y Biomasa de Grupos Funcionales.....</b>	<b>38</b>
<b>4. Estructura de Grupos Funcionales y Oferta de Alimento en Períodos Hidrológicos Distintos.....</b>	<b>46</b>
 <b>DISCUSION.</b>	
<b>1. Características del Régimen de Crecidas. ....</b>	<b>54</b>
<b>2. Relaciones entre el Caudal, la Oferta de Alimento y la Biomasa de Grupos Funcionales.....</b>	<b>56</b>
<b>3. Estructura de Grupos Funcionales y Oferta de Alimento.....</b>	<b>58</b>
 <b>CONCLUSION.....</b>	 <b>64</b>
<b>REFERENCIAS.....</b>	<b>66</b>
<b>ANEXO 1.....</b>	<b>73</b>

## LISTA DE TABLAS.

<b>Tabla 1.</b> Características físicas generales de los ríos estudiados.....	20
<b>Tabla 2.</b> Rasgos funcionales de los consumidores invertebrados.....	25
<b>Tabla 3.</b> Coeficiente de Variación para el caudal .....	30
<b>Tabla 4.</b> Promedio, desviación estándar y abundancia relativa para la biomasa de grupos funcionales y alimentos, en período de aguas medias bajas y aguas medias altas.....	49
<b>Tabla 5.</b> Análisis de varianza para la biomasa de organismos respecto a los períodos hidrológicos y al grupo funcional.....	52
<b>Tabla 6.</b> Análisis de varianza para la concentración de materia orgánica respecto a los períodos hidrológicos y a los distintos tipos de alimentos.....	53

## LISTA DE FIGURAS.

<b>Figura 1.</b> Relación conceptual entre la magnitud de la corriente y el cambio progresivo en los atributos estructurales y funcionales de la comunidades lóaticas.....	12
<b>Figura 2.</b> Localización geográfica del área de estudio. Red de drenaje principal, distribución de subcuencas y ubicación de los puntos de muestreo.....	19
<b>Figura 3.</b> Tendencia general para la magnitud media del caudal y la desviación estándar en los dos períodos hidrológicos considerados.....	31
<b>Figura 4.</b> Correlación entre el Caudal y la cantidad de Sólidos Totales Suspendedos.....	32
<b>Figura 5.</b> Relación MOPT/Q y Perifiton/Q.....	34
<b>Figura 6.</b> Relación Presas/Q y MOPS/Q.....	36
<b>Figura 7.</b> Relación Presas/U*3 y MOPS/U*3.....	37
<b>Figura 8.</b> Relación Col.Filtradores/ MOPF.....	39
<b>Figura 9.</b> Relación Col. de Fondo/MOPS y Col.de Fondo/Q.....	40
<b>Figura 10.</b> Relación Fragmentadores/MOPG y Fragmentadores /Q.....	42
<b>Figura 11.</b> Relación Pastoreadores/Perifiton y Pastoreadores/Q.....	43
<b>Figura 12.</b> Relación Predadores/Presas.....	45
<b>Figura 13</b> Cambios estacionales en la estructura de la comunidad de grupos funcionales y abundancias relativas de alimentos para distintos tamaños de ríos.....	50-51



## **LISTA DE ABREVIATURAS**

**AMB** Aguas Medias Bajas

**AMA** Aguas Medias Altas

**MOPG** Materia Orgánica Particulada Gruesa

**MOPS** Materia Orgánica Particulada en los Sedimentos

**MOPF** Materia Orgánica Particulada Fina

**PSLC** Peso Seco Libre de Cenizas

## ABSTRACT

The spatial and temporal variations of river macroinvertebrates community have been related to the availability of different feeding resources.

This thesis shows that natural disturbances, associated to the hydrological regime of torrential rivers, is an important control mechanism in regulating the trophic structure and the food supply for these systems.

The study was conducted in high andean rivers with different order rank (order 2 to 5). Sampling was done during a high hydrological period between stages of medium high and medium low flow. (June-December).

General trends in relation with the structure of functional groups and food offer indicate autotrophic systems in the low order rivers with an important dominance of grazer groups and periphyton . Higher order ones present a dominance of detritivorous groups and sediment particulate matter.

Results shows that the changes of the functional groups have a better correlation with variations in discharge than with variations of food biomass. Similarly, flow changes significantly explain changes of food items considered.

## INTRODUCCION

### La Perspectiva Funcional en los Estudios de Sistemas Lóticos.

El funcionamiento de los ecosistemas depende, entre otros, de las tasas y escalas espacio-temporales de los procesos que ocurren en su interior. Estos procesos están gobernados por flujos de materia y energía que el sistema intercambia con el medio externo. La energía que ingresa al ecosistema acuático lo hace ya sea como radiación (dirigida a la producción autóctona) o detritos orgánicos. La diferenciación temporal y espacial en ambas formas del ingreso de la energía generan distintas estructuras y formas de funcionamiento del ecosistema.

La pregunta de como los ecosistemas fluviales varían su estructura y función desde las nacientes a las desembocaduras, ha sido fundamental en el avance de la ecología de aguas corrientes.

Uno de los avances más significativos en relación con el estudio de estos temas, ha sido la incorporación de la perspectiva de cuenca y de los conceptos hidrogeomorfológicos. Estas nuevas perspectivas y en especial el "Concepto de Río Continuo" (River Continuum Concept. Vannote et al. 1980) modifican, entre otros aspectos, la concepción de zonación longitudinal en ríos, describiendo la estructura y función de las comunidades biológicas a lo largo de un río en relación al ambiente abiótico.

La mayoría de las consideraciones de este concepto involucran en gran medida el ámbito de la ecología de ríos, en especial : a. los análogos biológicos para el equilibrio energético y los

patrones de entropía del sistema físico. **b.** El reemplazo continuo de especies a lo largo del año y la maximización del consumo energético.

Vannote et al. (1980) postulan que la tendencia del río, como ente físico, a maximizar la eficiencia en la utilización de la energía y la tendencia opuesta hacia una tasa uniforme del uso de la energía (condiciones de equilibrio dinámico del canal. Statzner y Higler, 1985), tendrían un análogo biológico relacionado primero, con la tendencia de la comunidad de hacer un uso eficiente de las entradas de energía (alimento), y segundo con la tendencia opuesta a un procesamiento uniforme de la energía a través del año (disminución de las fluctuaciones en el flujo de la energía en el ecosistema, y flujo uniforme durante el año).

Aún cuando las consideraciones anteriores tienen un importante componente energético, pocos trabajos acerca de la teoría del Río Continuo incluyen aspectos sobre la geomorfología del canal, las propiedades del flujo cercanas al fondo y su relación con la ecología de los invertebrados acuáticos (Statzner et al, 1988).

Con respecto a los patrones de entropía, la teoría del Río Continuo postula que la organización biológica en ríos se adecúa estructural y funcionalmente a los patrones de disipación de la energía cinética del sistema físico. Aguas abajo hay una considerable ganancia de esta variable. La razón entre la producción y respiración de la comunidad (P/R) y la diversidad de especies (ambas formas de evaluar la entropía del sistema: termodinámica y relacionada a la teoría de la información, respectivamente) experimentan aumentos y disminuciones en este mismo sentido; tal vez se esperaría que las comunidades biológicas se ajustaran a los patrones de entropía del sistema físico a través de un consumo y procesamiento

de la energía que resulte en tendencias uniformes en la entropía biológica en cada sección del río.

La secuencia temporal del reemplazo de especies, dentro del concepto de Río Continuo, permitiría la distribución de la utilización de los ingresos energéticos en el tiempo, lo que significa una maximización en el consumo de energía o una minimización en la exportación de compuestos orgánicos. Sin embargo, Wallace et al. (1986) demostraron que esta exportación de compuestos orgánicos se reduce en condiciones normales de descarga si la fauna de macroinvertebrados es extraída del río.

### La Componente Detrítica en Ecosistemas Fluviales.

Algunos autores sustentan la generalización que los sistemas de aguas corrientes en las zonas templadas son dependientes, en cuanto al suministro de energía, del ingreso de compuestos de carbono reducido desde lugares adyacentes al cuerpo de agua (materiales alóctonos. Fisher y Likens, 1973. Cummins, 1972. Naiman y Sedell, 1979, 1980). Debido a esta razón los ríos son ambientes, principalmente, heterotróficos, es decir, la respiración de la comunidad excede la producción fotosintética en el sistema, por ejemplo, en cuencas con cabeceras boscosas donde la producción de detritos es mayor que aguas abajo, la contribución de la comunidad asociada al detrito, respecto al metabolismo total de la comunidad, es también mayor.

El ingreso de detritos, es decir, todo el material particulado ( $>0.5 \mu\text{m}$  de diámetro), junto con la microbiota asociada (hongos, bacterias, protozoos, y otros invertebrados (Cummins et al.

1979), y su posterior transporte aguas abajo, constituye una componente fundamental de los ecosistemas lóticos, y no ha sido adecuadamente caracterizada en cuanto a las proporciones relativas de los distintos tamaños, su relación con el tamaño del río o su relación con los factores físicos que afectan sus concentraciones y patrones de variación (Naiman y Sedell, 1979; Hawkins y Sedell, 1981; Corners y Naimann, 1984; Moser, 1994). Una compleja configuración de interacciones bióticas y abióticas, incluidas en el procesamiento del detrito, lo fraccionan en distintos compartimientos de acuerdo a su tamaño. Las acciones mecánicas sobre el fraccionamiento de las partículas es un factor de primera importancia especialmente, en ríos de carácter torrencial (Kodama, 1992).

El régimen hidrológico, la morfología y las zonas vegetacionales en la cuenca, junto a procesos bióticos, determinan la cantidad y calidad de la materia orgánica en el río (Meyer et al., 1988; Cummins et al., 1989; Wallace et al., 1991).

La distinción entre la biomasa de microbios y las fracciones no vivas del detrito es teóricamente interesante, sin embargo, es operacionalmente dificultosa. La relación entre la fauna microbiana y los sustratos orgánicos es tan intensa, que su separación eficiente ha probado ser extremadamente difícil (Cummins & Klug, 1979).

El proceso de colonización microbiana ha sido llamado "preparación" ("conditioning", Boling et al., 1975), y ha demostrado tener una relación directa con la "preferencia" por grupos detritívoros (Kostalos, 1971; Mackay, 1972).

Dos amplias categorías de detritos han sido definidas (Boling et al., 1975; Sedell et al., 1978), MOPG y MOPF (materia orgánica particulada gruesa  $> 1$  mm, y fina  $< 1$  mm -  $0.5 \mu\text{m}$ ). La

fracción gruesa incluye restos leñosos, hojas, flores y yemas . La fracción fina, en cambio, incluye fragmentos de plantas leñosas y no leñosas, deposiciones de invertebrados acuáticos, materiales amorfos derivados de la floculación de la materia orgánica disuelta, células microbianas libres, algas perifíticas y partículas minerales con películas orgánicas adsorbidas (Cummins & Klug, 1979).

Debido a este amplio espectro de fuentes de MOPF (partículas orgánicas de distinta calidad); la colonización de este material por bacterias puede ser un proceso bastante heterogéneo, además de ser la causa que la relación entre tamaño de la partícula y actividad bacteriana no sea siempre observada en sistemas fluviales; en general a mayor tamaño del detrito procesado dentro del río, más refractario es éste para el metabolismo microbiano y animal (Suberkropp et al., 1976). Un mayor porcentaje de lignina y nitrógeno húmico en los materiales gruesos y finos, los hace ser más refractarios para los organismos descomponedores, dentro de los sistemas fluviales. Por esta razón las partículas pequeñas tendrían un mayor tiempo de residencia en el sistema, estando sujetas a reacciones de condensación y descomposición selectiva de las fracciones más lábiles, dejando los materiales más refractarios como la lignina.

### **La Importancia de los Factores Abióticos en Sistemas Lóticos.**

Los ríos constituyen sistemas de aguas corrientes en los cuales el movimiento longitudinal de las aguas es la característica fundamental que los diferencia de los sistemas lénticos, y a su vez es el responsable del transporte de materiales desde las nacientes hasta las

desembocaduras (flujo de materia y energía). Por ejemplo, uno de los resultados más concluyentes de los estudios sobre balance de materia orgánica, ya sea aplicado a pequeños cursos de agua o a cuencas, es que los mayores cambios en el almacenaje de materia orgánica están bajo control hidráulico, el que a su vez constituye una de las principales fuentes de perturbaciones en los sistemas de aguas corrientes. Sólo una pequeña parte es atribuible a procesos biológicos, en especial producción primaria, respiración microbiana y asimilación animal (Cummins, 1988).

La importancia tanto de la variabilidad ambiental como de la intensidad y frecuencia de las perturbaciones, ha sido ampliamente reconocida en ecología (Fisher y Grimm, 1988. Wallace et al., 1986. Robinson y Minshall, 1986), como los factores más relevantes en la estructura de las comunidades de ambientes lóticos.

La interacción entre estos factores y las diferentes adaptaciones de los organismos, serían los responsables de las velocidades de recolonización en estos sistemas. La hipótesis de perturbaciones intermedias (Connell, 1978) se ha sugerido como una de las posibles explicaciones para entender los cambios en riqueza y diversidad de los ríos (Ward & Stanford, 1983 a). Las perturbaciones físicas como por ejemplo un incremento en la descarga, se postulan como factores de enorme influencia para las comunidades de ríos y arroyos. Aún cuando es claro que severas perturbaciones físicas reducen la diversidad, los efectos de perturbaciones menores no son claras. Death y Winterbourn (1994) encontraron altas correlaciones entre la estabilidad del ambiente y la diversidad de invertebrados bentónicos, sin embargo, los dos componentes de la diversidad (riqueza y abundancia), respondían



Poff & Ward (1989)

diferencialmente con las perturbaciones; la riqueza de especies es mayor en sitios muy estables, en cambio su abundancia es mayor en sitios de estabilidad intermedia. En este sentido, el caudal constituye uno de los atributos físicos más importantes de los ecosistemas fluviales (Hynes, 1970), por cuanto ejerce un control sobre muchos de los atributos estructurales de los ríos: como el volumen del hábitat, velocidad carga de materiales transportados y estabilidad del sustrato (Poff & Ward, 1989). En especial, la velocidad y el caudal son citados como factores que afectan los patrones de deriva de los macroinvertebrados, y contribuyen significativamente al transporte del seston (O'Hop y Wallace, 1983).

Se ha establecido que el patrón de variación temporal del caudal, es el factor más relevante para explicar los cambios en riqueza y diversidad en la mayoría de las comunidades de sistemas lóticos (Vannote et al., 1980, Ward & Stanford, 1983, Bounard et al., 1987). Consideraciones sobre aspectos de hidrodinámica, específicamente los relacionados con las propiedades físicas del flujo cerca del fondo de la corriente y las fuerzas actuantes a esta profundidad, han demostrado tener un importante poder explicativo para entender los patrones de distribución de los invertebrados bentónicos ("concepto de stress hidráulico". Statzner, 1981a.)

Poff & Ward (1989) proponen concretamente que una mayor frecuencia de crecidas en ríos es correspondiente con una serie de patrones comunitarios. Por ejemplo, en comunidades de invertebrados bentónicos, debería encontrarse: a. una baja riqueza de especies (relativas a un

“pool” regional), b. estructuras comunitarias dominadas por factores abióticos y c. tamaños corporales pequeños de los invertebrados.

Se ha demostrado (Resh et al., 1990) que la densidad de individuos (densidad crítica), parece ser un factor clave para que la herbivoría, predación o competencia actúen; esta situación explicaría que en ríos sujetos a considerables fluctuaciones hidrológicas (especialmente ríos de zonas templadas) las interacciones bióticas aparecen como poco importantes.

En lo que respecta al rol de las interacciones bióticas, estas han demostrado tener poca relevancia en comparación con los factores abióticos, como factores explicativos para los cambios en la estructura comunitaria de ambientes fluviales. Sin embargo, en estudios de laboratorio se han detectado efectos significativos, especialmente, la acción de herbívoros sobre algas (Hill y Knight, 1987; Colleti et al., 1987; Lamberti et al., 1987; Steinman et al., 1987a, 1987b), y los efectos clave de depredadores (Merritt y Wotton, 1988; Rutherford y Mackay, 1986).

## Planteamiento del Problema.

\* Los ecosistemas fluviales constituyen sistemas abiertos que, fundamentalmente a través de la cuenca hidrográfica que los sustenta, intercambian la materia y energía que permite su funcionamiento (Fisher & Likens, 1973).

En un perfil longitudinal de un río, las variables geomorfológicas e hidrológicas presentan un gradiente desde su nacimiento a tramos medios y bajos. Este gradiente incluye variables tales como, caudal, morfología, ancho y profundidad del lecho, carga de detritos en transporte, tamaños del material particulado y temperatura del agua, entre otros. La organización de las comunidades lólicas, específicamente la de macroinvertebrados bentónicos, responden estructural y funcionalmente a estos cambios en las variables físicas (Maximización del Uso de la Energía. Hipótesis del Río Continuo, Vannote et al., 1980).

Estos cambios en la estructura y función de las comunidades (entendidas como un conjunto de organismos genética y taxonómicamente distintos, diferenciados en grupos que comparten los mismos roles funcionales a nivel de sistema), se producen en virtud de variaciones en los tipos y en la localización del recurso alimento, hecho que se refleja en distintas adaptaciones morfo-conductuales en la adquisición del alimento de los macroinvertebrados de aguas corrientes (Vannote et al., 1980). Tanto las adaptaciones como los tipos de alimentos son incluidos en las siguientes asociaciones funcionales de invertebrados (Cummins, 1988):

a. Materia orgánica particulada gruesa asociada con fragmentadores (invertebrados con partes bucales masticadoras y raspadoras).

b. Materia orgánica particulada fina asociada con colectores ( invertebrados que remueven partículas desde la carga suspendida o desde otro sustrato).

c. Perifiton asociado con pastoreadores (invertebrados con adaptaciones morfo-conductuales para remover algas adheridas y comunidades microbianas asociadas a los detritos).

d. Presas relacionadas con predadores (invertebrados especializados en la captura de presas vivas).

Para entender tanto las estrategias biológicas como la dinámica del río se requiere considerar el gradiente de factores físicos formados por la red de drenaje, especialmente en cuanto a sus influencias sobre: el ingreso de energía y en el transporte, almacenaje y uso de la materia orgánica por grupos funcionales de macroinvertebrados bentónicos.

Las variaciones estacionales en el flujo de la energía serían minimizadas a través de variaciones estacionales en el ingreso de la energía (detritos y producción autotrófica) y a través de cambios en la expresión temporal de grupos funcionales de macroinvertebrados.

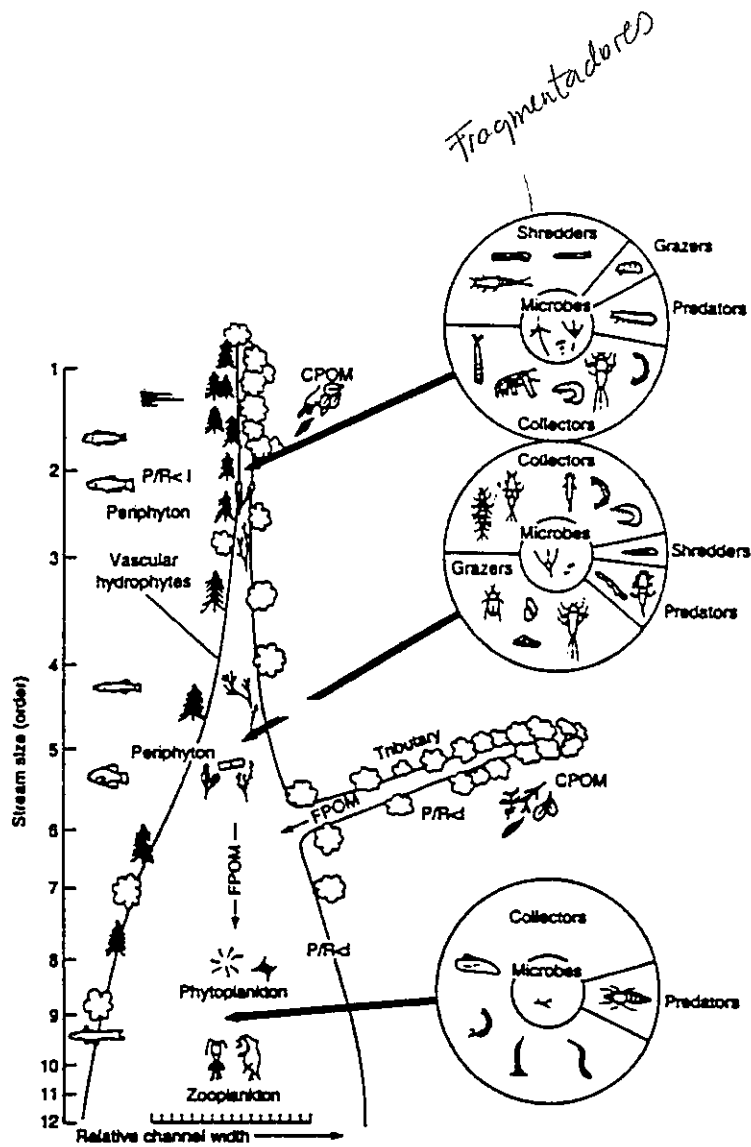
De esta manera, distintos tipos de ríos, es decir, ríos de cabecera, de tramos medios y grandes ríos, debieran presentar, siguiendo las consideraciones del Río Continuo, ofertas alimentarias distintas, situación que debiera expresarse en cambios espaciales y temporales en las dominancias de grupos funcionales.

En esta hipótesis del Río Continuo (figura 1) las comunidades se agrupan en distintos tipos de ambientes:

1. **Ríos de cabecera** (orden 1-3) : Comunidades basadas principalmente en el ingreso de material detrítico desde el ambiente terrestre. Abundan los grupos funcionales de fragmentadores y colectores, asociados al material orgánico grueso y fino respectivamente.

2. **Ríos de tramos medios** (orden 4-6) : Ambientes con un importante aporte de materiales desde aguas arriba. Disminuye la importancia del aporte desde fuentes inmediatas y aumenta la producción de perifiton debido a la disminución del sombreado. Las comunidades están dominadas por grupos pastoreadores y colectores filtradores, relacionados con la alimentación sobre las comunidades algales de las rocas y con los aportes de materiales finos desde aguas arriba.

3. **Grandes ríos** (órdenes >6) : Ambientes donde la producción primaria está asociada al fitoplancton y no a comunidades bentónicas. Aportes importantes de material particulado y disuelto desde aguas arriba. Comunidades bentónicas dominadas por filtradores pelágicos y colectores de fondo.



Shredders: Fragmentadores; Grazers (Scrapers): Pastoreadores; Collectors: Colectores (Filtradores y de Fondo); Predators: Predadores.

Figura 1. Relación conceptual entre la magnitud de la corriente y el cambio progresivo en los atributos estructurales y funcionales de las comunidades lóicas (Vannote et al., 1980).

## **Objetivos:**

### **Generales**

1. Estudiar la relación entre los cambios en el caudal, la variación en la disponibilidad de distintos tipos de alimento y los cambios en la biomasa de grupos funcionales, en una comunidad de macroinvertebrados bentónicos, pertenecientes a 4 ríos de distinto orden jerárquico (tamaño), en los Andes de Chile central.
2. Caracterizar los cambios en la estructura de grupos funcionales y la oferta alimentaria existente, para los períodos de aguas medias bajas y aguas medias altas, en estos 4 ríos andinos.

### **Específicos**

Para conseguir los objetivos generales se plantean los siguientes objetivos específicos :

1. Establecer la variabilidad del caudal durante el periodo de muestreo para cada uno de los ríos estudiados.
2. Relacionar la magnitud del caudal con las concentraciones de los alimentos consumidos por los grupos funcionales de macroinvertebrados bentónicos.
3. Relacionar las abundancias en el alimento con las abundancias del grupo funcional asociado.
4. Establecer los cambios en la estructura de grupos funcionales y oferta de alimento, para cada uno de los periodos hidrológicos considerados en esta tesis.

## **Hipótesis.**

Este trabajo tiene como marco teórico la Hipótesis del Río Continuo, la que ha sido aplicada en este caso, a 4 ríos andinos de Chile central. Estos ríos pueden ser caracterizados por los siguientes rasgos físicos:

1. Régimen de alimentación nivo-pluvial con predominancia de la componente nival, es decir, crecidas importantes durante la primavera y comienzos del verano (Septiembre- Diciembre).
2. Aguas con elevadas concentraciones de sólidos totales suspendidos.
3. Flujos con características turbulentas y crecidas torrenciales.
4. Fuertes gradientes fluviales.
5. Cabeceras de cuencas con escasa o nula cobertura de vegetación y presencia de mantos de hielo y nieve invernales o permanentes. Aguas abajo las coberturas vegetales aumentan, especialmente en los fondos de valle.
6. Lechos rugosos, con granulometría compuesta de bloques y ripios dentro de una matriz esencialmente arenosa.
7. Comunidades vegetales terrestres dominadas por plantas de hoja dura, poco "palatables" y en general con bajo valor energético (Wilfredo Vera, com. pers.).





c. Tanto la fauna bentónica como el material particulado asociado a los sedimentos, son afectados en términos negativos por las condiciones de la corriente, incluyendo la **turbulencia** a nivel del fondo de la corriente, especialmente respecto a los efectos mecánicos del flujo de agua (arrastre), sobre los organismos.

De esta manera, la complejidad del flujo cercano al fondo y los efectos de fuerzas hidrodinámicas actuantes tanto a nivel de la columna como en la superficie del sustrato corresponden a fuerzas directas con efectos sobre la distribución y remoción de partículas orgánicas y organismos bentónicos.

La línea segmentada dentro del modelo propuesto, plantea la siguiente pregunta: ¿ si no existe relación entre una cierta oferta de alimento y la biomasa del grupo funcional asociado a ese alimento entonces el caudal puede estar afectando directamente no sólo sobre la biomasa de dicho grupo, sino también a su estructura.

De esta manera, el patrón de distribución de la estructura de grupos funcionales respondería a los cambios en las condiciones de descarga más que a las variaciones en la oferta de alimento.

Este hecho se debería, fundamentalmente, a que en este tipo de cursos de agua el régimen de alimentación de los ríos, y el carácter torrencial del escurrimiento, constituyen perturbaciones abióticas que explican los cambios en las comunidades de macroinvertebrados bentónicos en mayor medida que las interacciones funcionales entre estas comunidades y la oferta de alimento.

## MATERIALES Y METODOS.

### Area de Estudio.

La investigación se desarrolló en la Hoya del Río Maipo en la subcuenca Maipo en las Melosas (Fig. 2). Se muestrearon cuatro cursos de agua de distintos ordenes jerárquicos\*, agrupados en ríos de cabecera (orden 2 y 3) y de tramos medios (orden 4 y 5), durante 8 campañas de terreno entre los meses de Junio a Diciembre del año 1994. (tabla 1). Debido a dificultades en la definición de los puntos de muestreo y acceso, se realizaron solo 5 campañas de muestreo a la estación Río Maipo en Las Melosas.

Los aspectos ambientales más relevantes dentro de los que se inscribe la zona de estudio indican que aproximadamente entre los 33° y 38° lat. sur, las cuencas hidrográficas se clasifican dentro de la llamada zona de ríos de torrente de régimen mixto en la zona sub-húmeda de Chile (Niemeyer y Cereceda, 1984).

Según Börgel (1965) constituye la región de las cuencas y del llano central fluvio-glacio-volcánico. Uno de los cuadros geomorfológicos más importantes de esta región lo constituye la Cordillera de los Andes, caracterizada por una abundante retención nival y abundantes recubrimientos glacio - volcánicos en los valles altos. Alcanza además, importantes

---

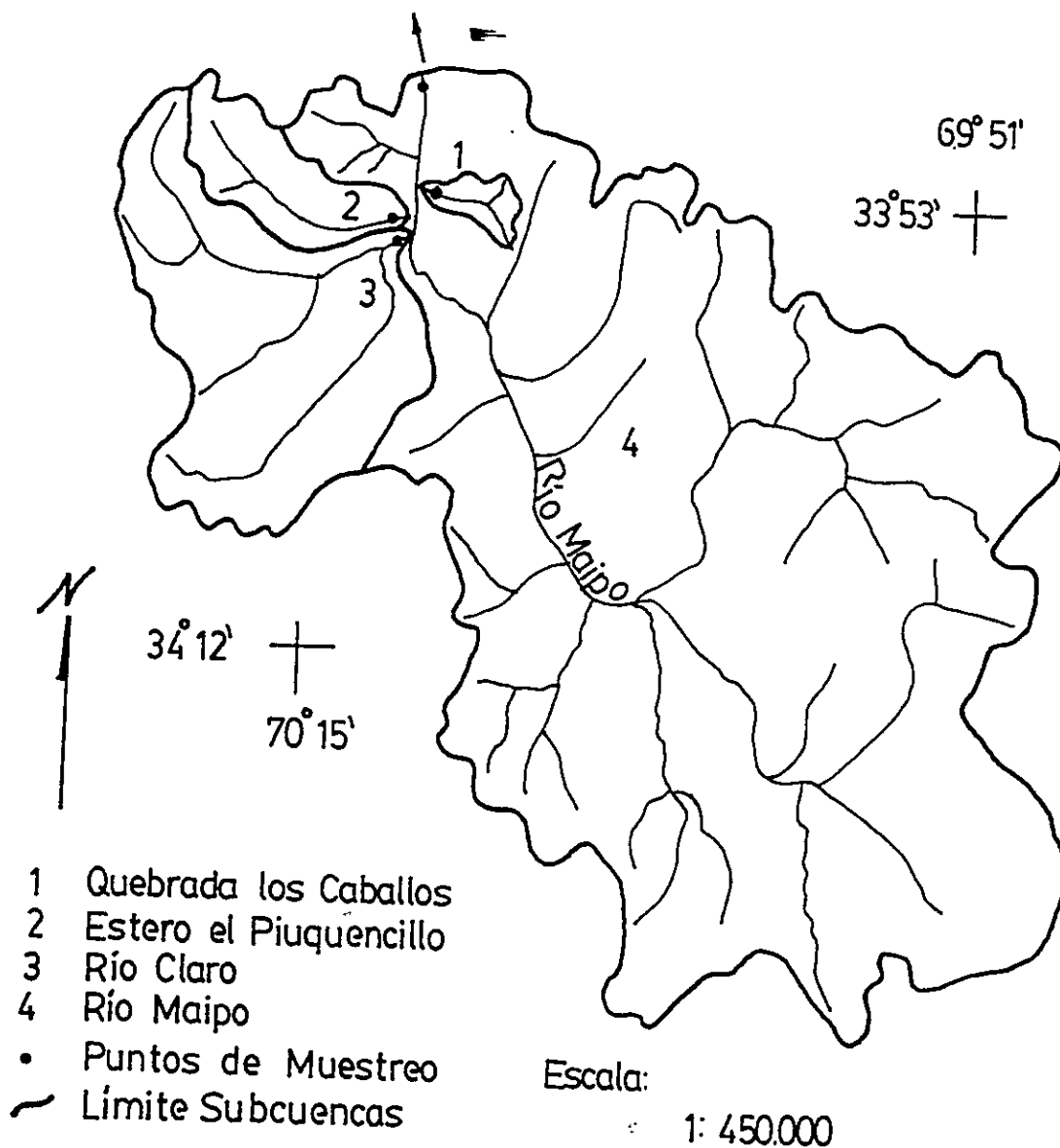
\* La jerarquía de drenes (cualquier curso de agua) dentro de una red de drenaje, se genera a partir de un ordenamiento de estos de acuerdo a sus tributarios. Strahler (1952), propuso que los cursos de agua que no reciben afluentes tienen un orden 1 ; la confluencia de dos drenes de orden 1, forman un orden 2; la confluencia de dos drenes de orden 2 forman uno de orden 3, y así sucesivamente. Un curso de agua de orden n, no es afectado por la entrada de un tributario de orden menor que n.

alturas en sus valles occidentales, comunmente las cumbres sobrepasan los 5.500 m.s.n.m. Este hecho determina una consistente precipitación nivosa en invierno, conjuntamente con importantes cumbres englaciadas. Esta alimentación unida a las intensas temperaturas de primavera y verano permiten el comportamiento mixto (nivo-pluvial) de estos ríos.

Las notables diferencias de pendiente en un corto tramo, le confieren a estos ríos un caracter torrencial. En lo que respecta a las características fitogeográficas en el área de estudio se pueden distinguir los siguientes pisos vegetacionales (Quintanilla, 1987):

- a. Matorral claro esclerófilo mesomórfico (< 600 m.s.n.m.).
- b. Bosque esclerófilo siempreverde (600 - 1000 m.s.n.m.).
- c. Matorral andino espinoso y acojinado (> 2000 m.s.n.m.).
- d. Comunidades de gramíneas y hierbas bajas (> 2000 m.s.n.m.).

Por otro lado, los rasgos geológicos denotan la notable importancia del volcanismo. En términos regionales sobresalen las rocas volcánicas andesíticas y riolíticas pertenecientes a las siguientes formaciones: Farellones, Abanico, Colorado, Río Damas. De igual manera existen sedimentos marinos (sector de Lo Valdes, en el Cajón del Maipo), y en menor importancia rocas intrusivas.



**Figura 2:** Localización geográfica del área de estudio. Red de drenaje principal, distribución de las subcuencas y ubicación de los puntos de muestreo.

	Q. los Caballos	Est. el Pluquencillo	Río Claro	Río Maipo
<b>Orden</b>	<b>2</b>	<b>3</b>	<b>4</b>	<b>5</b>
<b>Area cuenca (km<sup>2</sup>)</b>	<b>5,2</b>	<b>50</b>	<b>214</b>	<b>1479</b>
<b>Pendiente (%)</b>	<b>25</b>	<b>14</b>	<b>5</b>	<b>0.4</b>
<b>Ancho Medio (m) (x - s)</b>	<b>2,8-0,5</b>	<b>6,2-1,7</b>	<b>9,3-2,4</b>	<b>25-10</b>
<b>h(max) -h(min) (m.s.n.m.)</b>	<b>3.200-1.450</b>	<b>3.200-1.550</b>	<b>3.600-1.550</b>	<b>6.108-1.400</b>
<b>Vel. media(m/seg) (x - s)</b>	<b>0,77-0,29</b>	<b>1,1-0,5</b>	<b>1,1-0,5</b>	<b>1,6-0,6</b>
<b>Caudal medio (m<sup>3</sup>/seg) (x - s)</b>	<b>0,3-0,2</b>	<b>3,1-2,7</b>	<b>9,6-8,8</b>	<b>51-31,7</b>

**Tabla 1. Características del Medio Físico en los Ríos Estudiados**

## Muestreo y Análisis.

**Agua:** Para establecer los contenidos de material particulado en transporte se tomaron cuatro réplicas por cada río muestreado en cada una de las campañas de terreno. Los volúmenes colectados fueron de 3 litros por réplica para los ríos de orden 2, 3, 4 y un litro para el caso del río Maipo (orden 5). Se tomaron volúmenes desiguales para efectos de las cantidades de material filtrado.

Cada muestra se separó en tres fracciones:

1. Materia Orgánica Particulada Gruesa (MOPG ; >1mm de diámetro de la partícula).
2. Materia Orgánica Particulada Fina (MOPF ; 1mm-53  $\mu$ m).
3. Materia Orgánica Particulada Ultrafina (MOPU ; 53  $\mu$ m-0.45  $\mu$ m).

En lo que respecta al análisis se incluyó en la categoría fino todo el material entre 1mm-0.45 $\mu$ m.

La separación de las distintas fracciones de material particulado se realizó mediante filtros y mallas. Todo el material filtrado por tamaños se llevó a filtros de nitrato de celulosa de 0.45  $\mu$ m de tamaño de poro. Se secó en estufa a 85° C por tres días a peso constante, para posteriormente ser calcinado en mufla a 450°C durante dos horas. Los contenidos de material orgánico e inorgánico se obtuvieron por diferencia de peso entre la muestra seca y la calcinada. Las unidades finales de medida para los contenidos de materia orgánica fueron g. PSLC/m<sup>3</sup> (PSLC, Peso Seco Libre de Cenizas).

**Sedimento:** Se tomaron cuatro réplicas para cada río muestreado por cada una de las campañas de terreno. Para estimar los contenidos de materia orgánica en los sedimentos (MOPS), se extrajo de cada muestra una submuestra de  $\pm 1$  g. de material. Se secó a  $85^{\circ}\text{C}$  durante tres días a peso constante, y posteriormente se calcinó en mufla a  $450^{\circ}\text{C}$  durante dos horas.

El material orgánico se estimó por diferencia de peso entre el peso seco de la muestra y la calcinación. Las unidades de medida de la materia orgánica fueron g. PSLC/m<sup>2</sup>.

**Perifiton:** Se tomaron cuatro réplicas de perifiton por río muestreado en cada campaña. Se realizó un muestreo aleatorio para definir las rocas muestreadas. Se colectó 100 cm<sup>2</sup> de superficie de roca. La separación de los contenidos orgánicos de los inorgánicos para cada muestra se realizaron de la misma forma que los anteriores análisis. Las unidades de medida para la materia orgánica fueron g. PSLC/m<sup>2</sup>.

**Bentos:** Se tomaron cuatro muestras con red Surber (35 x 35 cm) en cada río por cada una de las campañas realizadas. Se fijaron las muestras con formalina al 10% para su posterior identificación en laboratorio. Para aumentar la eficiencia en la captura se diseñó un copo receptor en la red, provisto de una malla de 120  $\mu\text{m}$  de abertura, lo que permitió capturar organismos sobre ese tamaño.



La pertenencia a grupos funcionales de cada una de las entidades taxonómicas se realizó mediante literatura ( Usinger, 1963; Merritt & Cummins, 1988; Cummins y Wilzbach, 1985) (ver Anexo 1). Además se realizaron experiencias de disección y análisis de contenidos estomacales de algunas de las muestras. Los organismos colectados se agruparon en los siguientes grupos funcionales:

Pastoreadores (Scrappers), Colectores de fondo (Gathering collectors), Colectores Filtrantes (Filtering Collectors), Fragmentadores (Schredders) y Predadores. La tabla 2 muestra las distintas categorías de grupos funcionales de macroinvertebrados y alimentos asociados.

Para la estimación de la biomasa de presas se utilizó un criterio de tamaño, específicamente siguiendo las investigaciones que sugieren (Sheldon, 1969) que los predadores invertebrados son selectivos al tamaño de la presa, es decir, escogen presas menores que ellos mismos. Las preferencias de los predadores invertebrados decrece con un aumento del tamaño de la presa, al menos hasta un tamaño en que la captura y manipulación se dificulten (Allen et al., 1987).

La unidad final de medida de las colectas de grupos funcionales fué gr/m<sup>2</sup>.

**Hidrología:** Se realizaron tres medidas instantáneas de velocidad con molinete de bolsillo.

Se obtuvo una media de éstas para estimar el caudal en m<sup>3</sup>/seg. Se midió además ancho de la sección y profundidad de la capa de agua en medidas cada 1 metro o 50 cm.

La pendiente de la sección muestreada se calculó mediante la carta topográfica escala 1:50.000. Con el propósito de describir las características del flujo para las áreas de muestreo (turbulencia cercana al fondo) se utilizó la velocidad de quiebre; principalmente debido a la

relación existente entre las características del flujo y las condiciones de alimentación y comportamiento de los organismos lóticos. Debido a la dificultad para obtener en ríos naturales, medidas directas de estas características del flujo, se estimaron mediante un índice propuesto por Statzner et al. (1988).

$$U^3 = U / 5.75 \log (12 D/kv)$$

Donde :

$U^3$  = Velocidad de quiebre (cm/s)

U = Velocidad media de la corriente (cm/seg)

D = Profundidad media del agua (cm)

kv = Rugosidad del sustrato (cm)

La rugosidad del sustrato (kv) fué calculada de la siguiente manera (Statzner et al., 1988):

$$kv = (5 C1 + 3 C2 + C3) / 9$$

Donde: 1 = tipo de sustrato más abundante.

2 = segundo tipo de sustrato más abundante.

3 = tercer tipo de sustrato más abundante.

Los valores para C, están referidos al tamaño del tipo de sustrato y corresponden a :

C = 4 para k4 (> 30 cm)

C = 3 para k3 (< 30 cm - 3 cm)

C = 2 para k2 (< 3 cm - 0,3 cm)

C = 1 para k1 (< 0,3 cm)

Función	Recurso Alimenticio	Mecanismo de alimentación
Fragmentadores	MOPG no lefosa, principalmente hojas y microbiota asociada (hongos)	masticación
Colector Filtrador (partículas en suspensión)	MOPF y microbiota, especialmente bacterias y perifiton a la deriva en la columna.	colecta de partículas, especialmente mediante aparatos filtradores, redes y secreciones
Colector de Fondo (partículas depositadas)	MOPF y microbiota asociada especialmente bacterias y películas orgánicas	colecta depósitos superficiales ramonea en materiales amorfos, se entierran en sedimentos finos
Pastoreador	Perifiton, especialmente, diatomeas y partículas orgánicas	Adaptaciones para raspar y ramonear
Predador	presas	mordedores y penetradores

**Tabla 2.** Funcionalidad de consumidores invertebrados en aguas corrientes, según Cummins y Klug, 1979.

## **Generalidades Respecto a la Metodología:**

Para tener una mejor interpretación de los alcances de los resultados obtenidos, es necesario mencionar y discutir algunos de los procedimientos metodológicos utilizados.

Los muestreos de caudal realizados, corresponden a datos puntuales, cuyos resultados se consideran representativos para cada uno de los dos periodos considerados en el estudio (AMB-AMA). No se consideran, por esta razón, los posibles efectos sobre el caudal, de lluvias de gran intensidad durante el periodo de aguas medias bajas.

Por otro lado, el método de pérdida de peso por calcinación de muestras sólidas como una medida del contenido de compuestos orgánicos en dicha muestra, podría tener como uno de los principales factores de error el hecho que en la calcinación se queme carbono inorgánico contándolo como orgánico, y agua cristalizada, lo cual puede inducir a error. Del mismo modo, se pueden estar descontando los esqueletos y cubiertas de invertebrados, los que serían usados potencialmente como recursos energéticos en la oferta alimentaria a nivel de microelementos, por ejemplo, carbonatos.

En lo que respecta a las colectas, el diseño de la red Surber utilizada, incluía un tamaño de malla externa de 0,5 mm., es decir, se podían capturar organismos superiores o iguales a este tamaño, lo que significa una subestimación de la biomasa bentónica. La implementación de un copo recetor con malla de 120  $\mu\text{m}$ ., permitió aumentar la eficiencia en la captura.

## **Análisis de los Datos.**

Tanto los datos de biomasa de grupos funcionales como las abundancias de alimento no cumplían con los requisitos de homogeneidad de varianza para utilizar estadística paramétrica, por lo tanto, se realizaron tests no paramétricos (Siegel y Castellan, 1988; Zhar, 1984), específicamente en lo que corresponde a los test de correlación y a los análisis de varianza, estos últimos corresponden a una extensión del test de Kruskal-Wallis para un sólo factor.

Los datos de las correlaciones correspondieron a promedios por cada salida a terreno tanto para los distintos tipos de alimentos como para cada grupo funcional. Se utilizó el Coeficiente de Correlación Ranqueado de Spearman ( $r_s$ ), estableciendo la significancia de la correlación con una distribución de Z.

Para establecer el porcentaje de similitud en las abundancias relativas de alimento, entre los dos períodos hidrológicos considerados, se utilizó el Índice de Similitud de Horn (Ro. Krebs, 1988). Se calcularon, además, porcentajes de similitud interna a cada uno de los dos periodos hidrológicos, como una medida de establecer la variabilidad interna de cada uno de estos.

Se realizaron análisis de varianza no paramétricos de 2 factores para establecer la significancia de las diferencias en la abundancia de grupos funcionales y en las abundancias de los distintos tipos de alimentos ofertados. Esto se hizo respecto a los períodos hidrológicos en cada uno de los ríos.

## **RESULTADOS.**

### **1. La Jerarquía de la red de Drenaje , la Variabilidad del Caudal y Factores Asociados.**

El orden de los cursos de agua dentro de una jerarquía de drenes (cursos de agua de distintos tamaños) está en directa relación a la magnitud del caudal.

En la figura 3 se muestra la tendencia creciente del caudal a medida que aumenta el tamaño o el orden del río.

En ríos con alimentación por deshielo, como es el caso de los ríos en estudio, se distinguen 2 periodos hidrológicos, aguas medias bajas (AMB) y aguas medias altas (AMA), diferenciados por la magnitud y la variabilidad de la descarga. En el primer período la alimentación es esencialmente pluvial, en el segundo en cambio, el deshielo constituye la principal fuente de abastecimiento.

Estos periodos presentan una variabilidad distinta del caudal. La descarga durante aguas bajas es menos variable en comparación con el periodo de aguas altas. Durante la crecida, en cambio, el caudal fluctúa rápidamente siempre en una tendencia creciente. En la mayoría de los sistemas fluviales, esta velocidad de respuesta del caudal a un episodio de deshielo está inversamente relacionada al tamaño de la cuenca.

Es necesario mencionar, sin embargo, los efectos sobre el escurrimiento de lluvias de alta intensidad. Años anormalmente lluviosos pueden generar crecidas importantes especialmente durante el periodo de aguas bajas.

En general, la duración del período de crecidas es mayor en los ríos grandes ya que el pico de crecida se alcanza más tarde. Cuencas con mayores superficies dentro de este tipo de ambientes, tienen en general mayores y más duraderas fuentes de abastecimiento.

Como una medida de independizar la desviación estándar de la media del caudal para cada río, se calculó un coeficiente de variación (CV, tabla 3), tanto para cada periodo hidrológico como para el total de variación que presentó cada río muestreado.

Los valores obtenidos indican que los ríos de orden 3 y 4 presentan los mayores porcentajes de variación en el caudal tanto para AMB, AMA como en los totales durante el período de muestreo. Los valores presentan un incremento con el aumento del orden o tamaño del río, hasta el orden 4. A partir del orden 5, los valores decaen. (situación general para los períodos y totales)

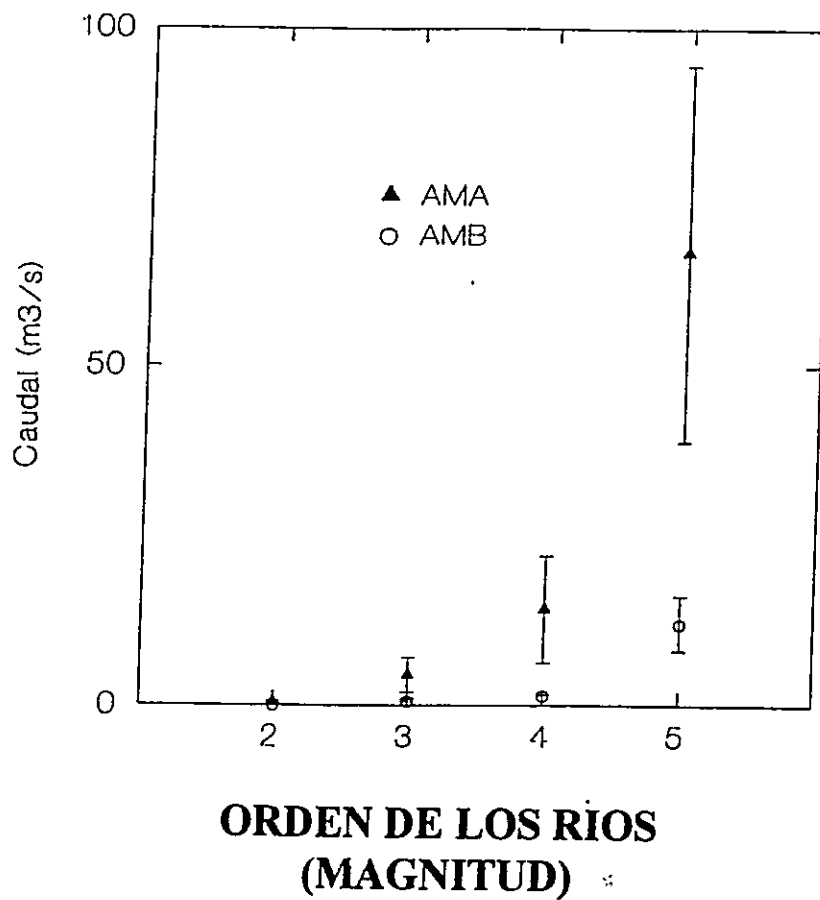
En lo que respecta a los factores asociados, el caudal es una variable que depende de la velocidad de la corriente, por lo tanto, predice las características del flujo cercanas al fondo (**stress velocity**; Statzner, 1988), en especial la turbulencia (ambas son función de la velocidad). Para establecer la relación entre el caudal y las condiciones de arrastre-turbidez, se correlacionó el volumen de la descarga con la cantidad de sólidos totales suspendidos (STS) (figura 4).

El valor de las correlaciones indica que para este tipo de ríos, la magnitud del caudal es una variable predictora del arrastre de materiales a la corriente de agua y por lo tanto de su turbidez.

	AMB CV(%)	AMA CV(%)	Total CV(%)
Orden 2	13	40	59
Orden 3	28	58	87
Orden 4	25	56	93
Orden 5	7	47	66

**Tabla 3** : Coeficiente de variación (CV) para el caudal durante aguas medias bajas (AMB), aguas medias altas (AMA) y para los totales durante el periodo de muestreo.





**Figura 3** : Tendencia general para la magnitud media del caudal y su desviación estándar, en los dos periodos hidrológicos considerados: aguas medias bajas (AMB) y aguas medias altas (AMA).

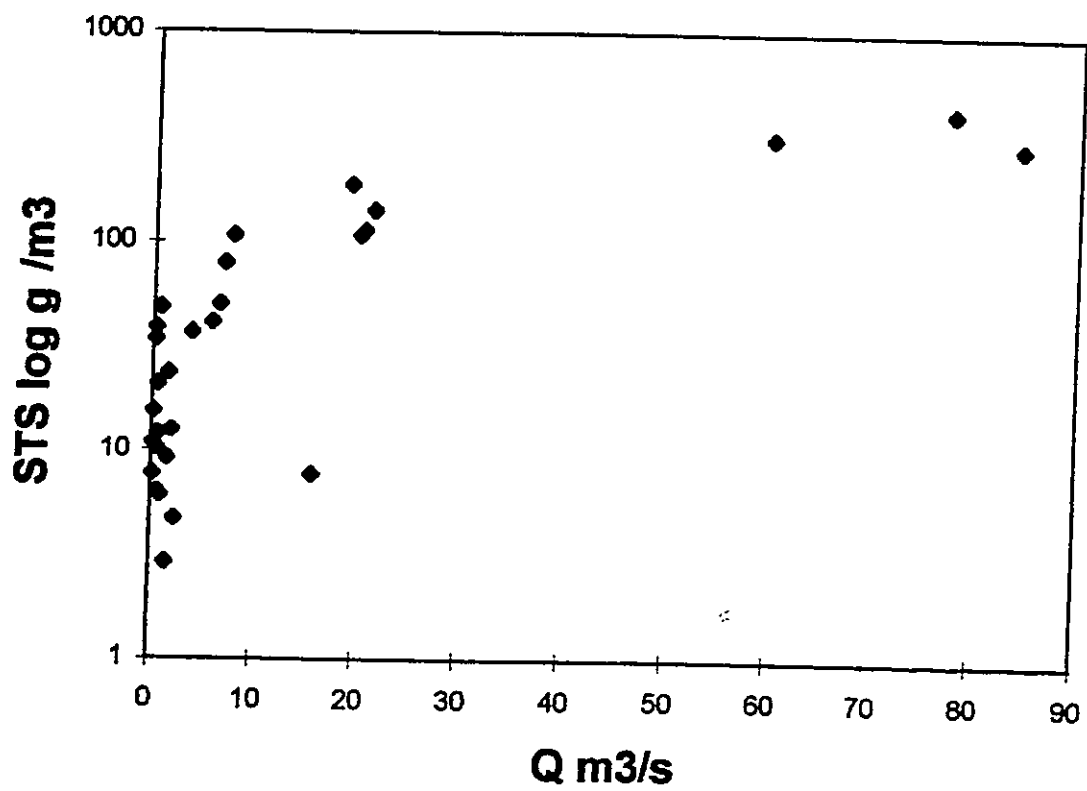


Figura 4 : a. Correlación entre el caudal (Q) y la cantidad de Sólidos Totales Suspendidos (STS) ( $r_s = 0.94$  ;  $n = 29$  ;  $p < 0.001$ ).

## 2. Relaciones entre el Caudal y la Oferta de Alimento.

La hipótesis de que el caudal constituye la variable fundamental que permite explicar los cambios en la abundancia de los distintos alimentos ofertados, se evalúa a través de correlaciones entre distintas magnitudes de descarga y la concentración de los distintos tipos de alimentos.

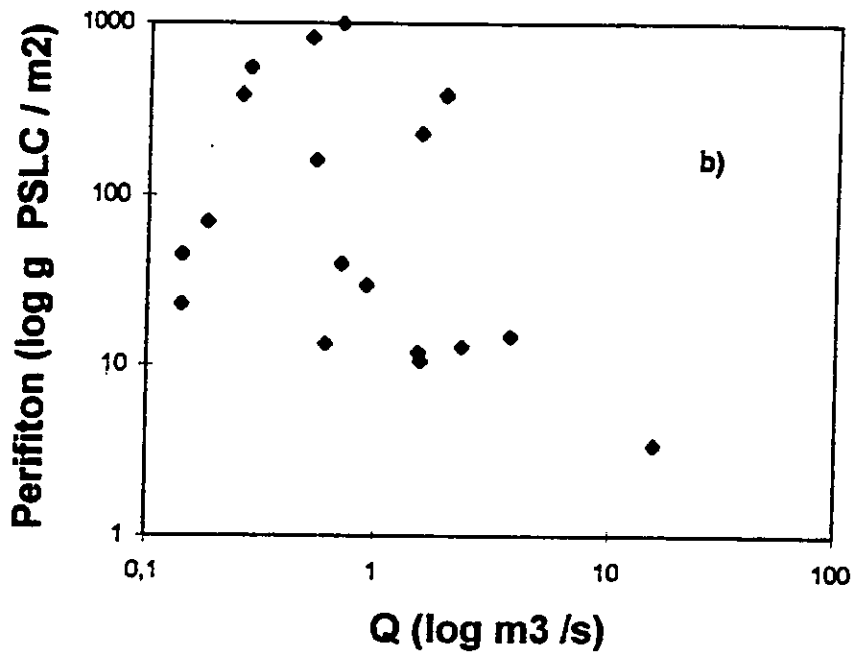
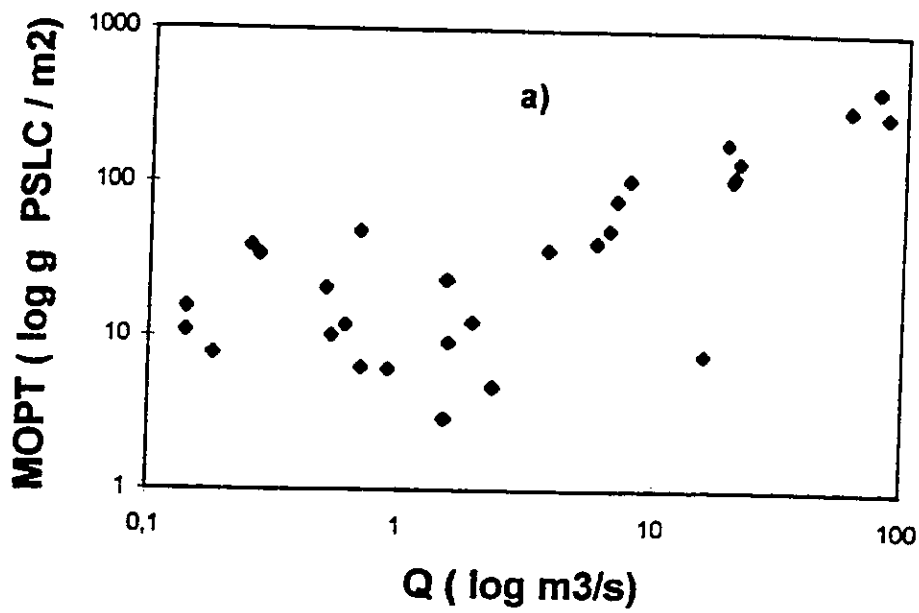
En la figura 5 se observa la relación entre el caudal y las concentraciones de material orgánico particulado en transporte (MOPT). Este último es esencialmente la respuesta a procesos de arrastre de materiales alóctonos y resuspensión del sedimentado debido a la turbulencia y al aumento del nivel de las aguas.

En la correlación realizada se agrupa en una sola categoría tanto el MOPF como el MOPG, debido, fundamentalmente, a la escasa contribución de este último dentro del total de materiales en transporte. (tabla 4, página 39).

La relación entre la magnitud de la descarga o caudal, y la biomasa de perifiton se grafica en la figura 5. Una posible explicación para la interacción entre ambos, se produce a través del aumento de la turbidez (sólidos totales suspendidos) como consecuencia de la crecida del caudal, situación que disminuye la transparencia de la columna de agua y por lo tanto la penetración de la luz.

El resultado del análisis indica que el caudal presenta correlaciones significativas con la abundancia de presas pero no con la cantidad de materia orgánica en los sedimentos (Presas:

$r_s = -0.55$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.005$ . MOPS:  $r_s = -0.32$ ;  $n = 29$ ; ns) (figura 6). Al realizar



**Figura 5.** Relaciones entre distintos niveles de descarga (Q) con la biomasa de MOPT (a) ( $r_s = 0.86$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.001$ ) y con la biomasa de perifiton sobre las rocas (b) ( $r_s = - 0.82$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.001$ ).

nuevamente el análisis, esta vez con la velocidad de quiebre (**figura 7**), aumenta su poder explicativo respecto a los cambios tanto en la biomasa de presas como en las concentraciones de MOPS. ( Presas :  $r_s = -0.89$  ;  $n = 29$  ;  $p < 0.001$ . MOPS :  $r_s = -0.47$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.05$ ).

El signo negativo de estas correlaciones indica los posibles efectos del arrastre de la corriente de agua, respecto a los materiales particulados y organismos bentónicos.

En lo que respecta a las relaciones del caudal con presas y con el MOPS, el mecanismo propuesto para explicar los cambios en la abundancia de este tipo de particulado, es la turbulencia.

Dado que el caudal y la velocidad de quiebre son función de la velocidad, entonces, el caudal debiera ser un buen predictor de las características del flujo a nivel del fondo del río.

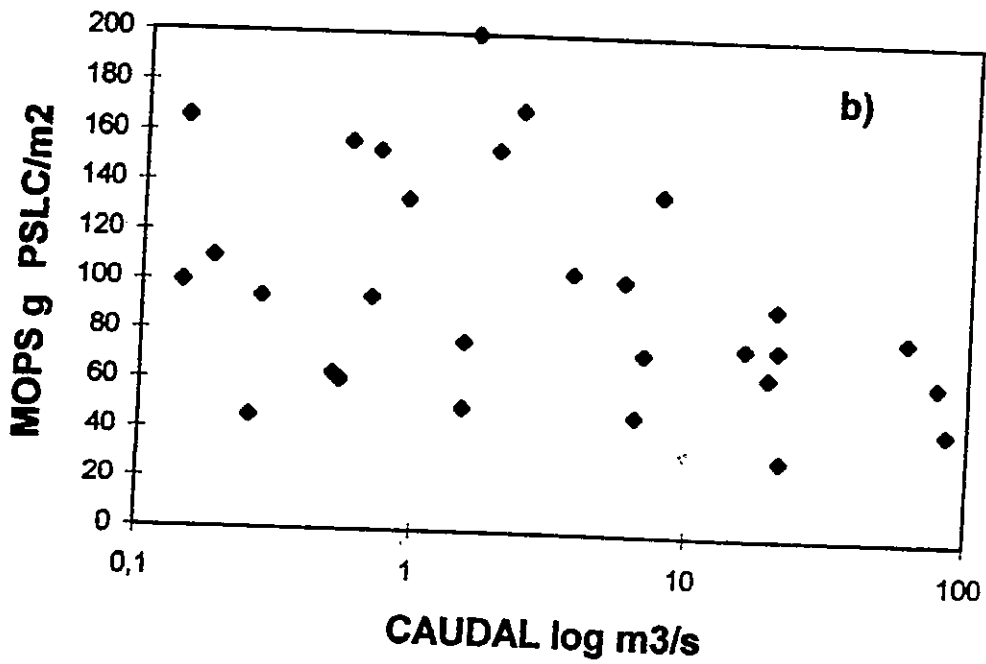
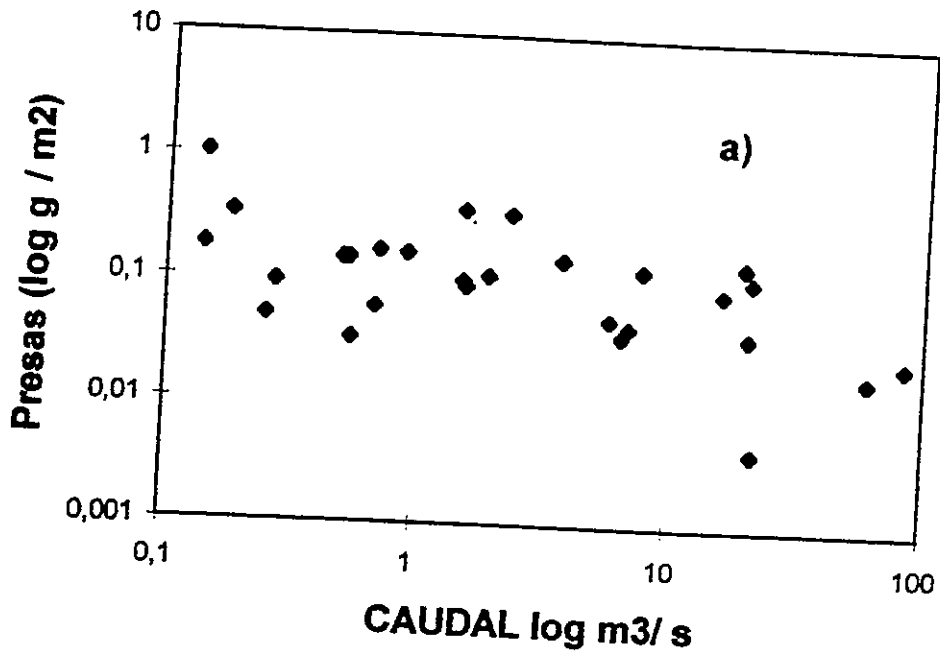


Figura 6. Relaciones entre la magnitud del caudal (Q), la biomasa de presas (a) y la biomasa de MOPS (b) ( Presas:  $r_s = -0.55$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.005$ . MOPS:  $r_s = -0.32$ ;  $n = 29$ ; ns)

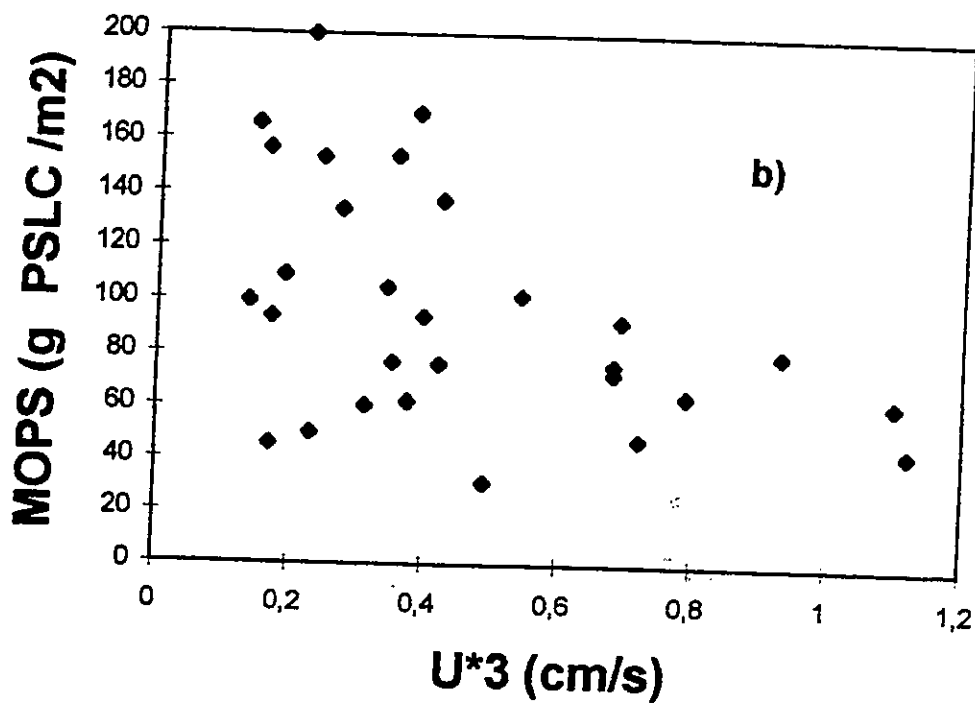
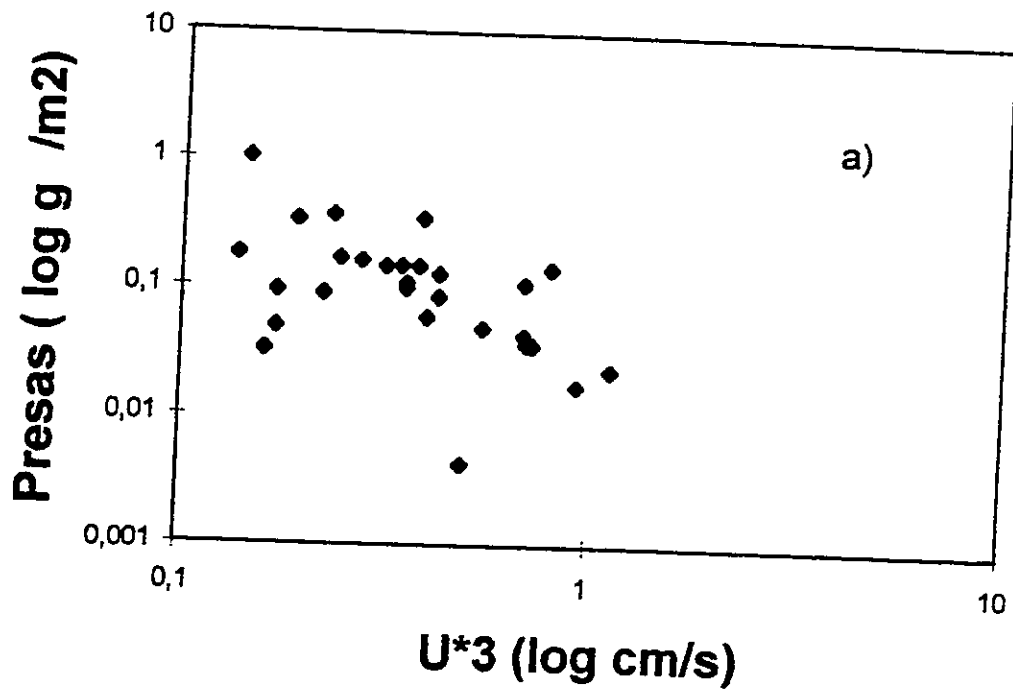


Figura 7: Relaciones entre la velocidad de quiebre ( $U^*3$ ) con la biomasa de presas (a) y con la abundancia de MOPS (b) (Presas:  $r_s = -0.89$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.001$ , MOPS:  $r_s = -0.47$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.05$ ).

### 3. Relaciones entre la Oferta de Alimento y la Biomasa de Grupos Funcionales.

El modelo del **Río Continuo** respecto a la estructura de grupos funcionales, puede ser mejor evaluado si se examinan las relaciones entre las concentraciones de alimento y la biomasa de grupos funcionales.

Para tal efecto se graficó la biomasa de los distintos grupos funcionales encontrados y las concentraciones de su fuente alimenticia más probable ( Cummins y Klug, 1979).

**Colectores Filtradores /MOPF** : Ambas variables presentan una correlación significativa ( $r_s = 0.5$  ;  $n = 29$  ;  $p < 0.05$ ) (figura 8).

Futuras investigaciones podrán dar cuenta respecto al valor nutricional de este tipo de material, así como también la riqueza de los microorganismos asociados a este. Si la mayoría del particulado fino en estos ríos está compuesto de partículas refractarias con bajos valores alimenticios, entonces, grandes diferencias en cantidad sólo corresponderán a pequeñas diferencias en la disponibilidad real de alimento.

**Colectores de Fondo / MOPS** : No se encontró correlación significativa entre la biomasa de colectores de fondo y el MOPS ( $r_s = 0.24$  ;  $n = 29$  ; ns). (figura 9).

Una de las posibles explicaciones para la falta de correlación entre ambas variables es que



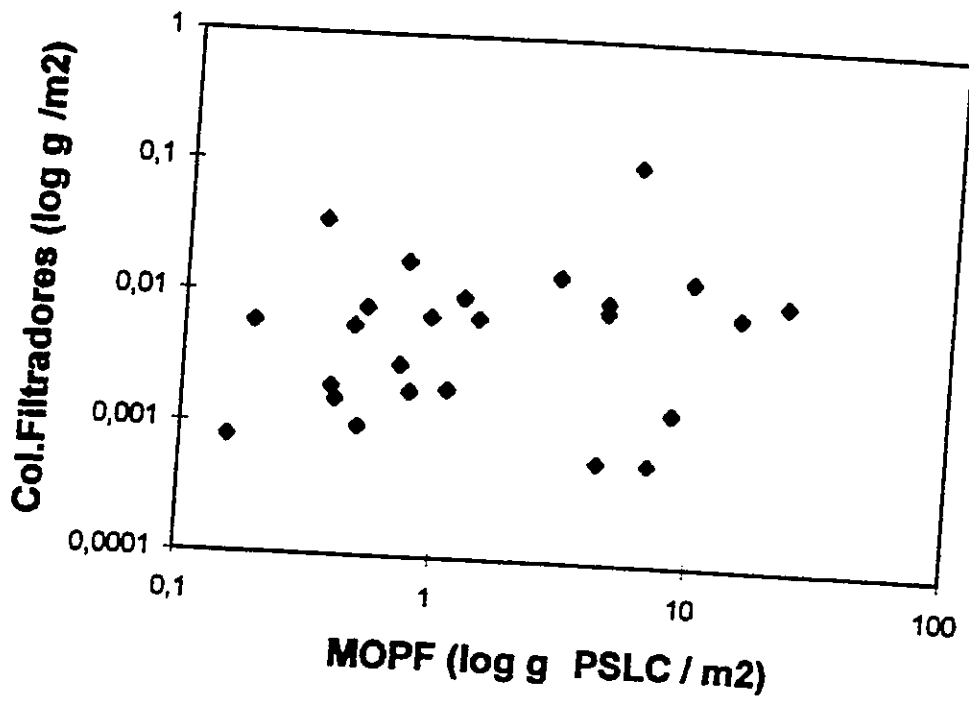
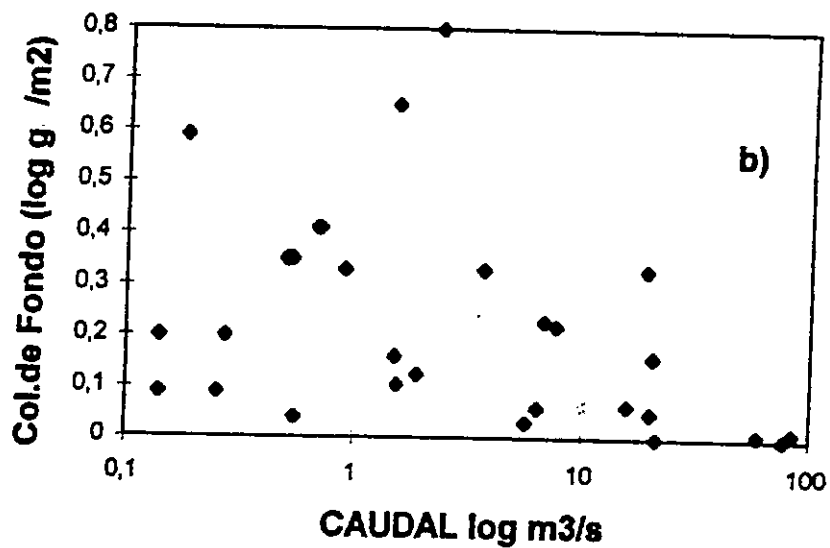
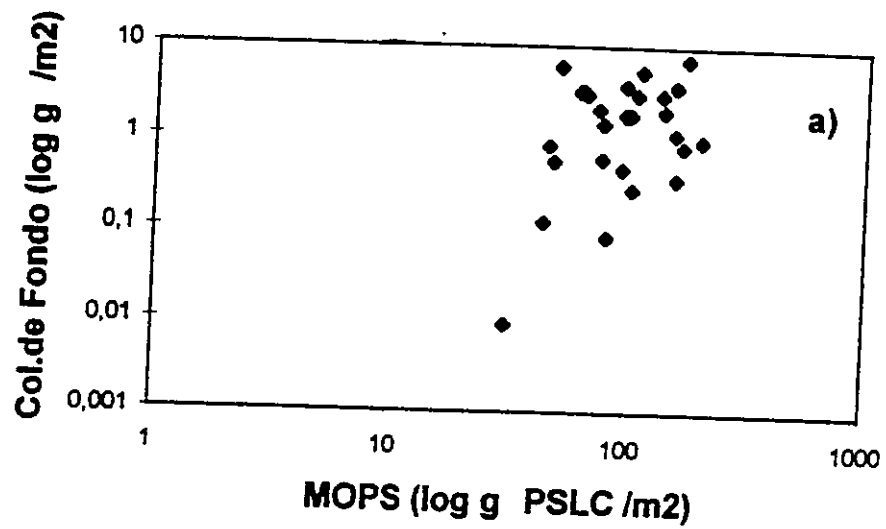


Figura 8: Relaciones entre la biomasa de colectores filtradores y las concentraciones de MOPF en transporte. ( $r_s = 0.5$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.05$ ).



**Figura 9.** a. Relaciones entre la biomasa de colectores de fondo y las concentraciones de MOPS ( $r_s = 0.24$  ;  $n=29$  ; ns). b. Relaciones entre la biomasa de colectores de fondo y caudal (Q). ( $r_s = -0.5$  ;  $n=29$  ;  $p < 0.05$ ).

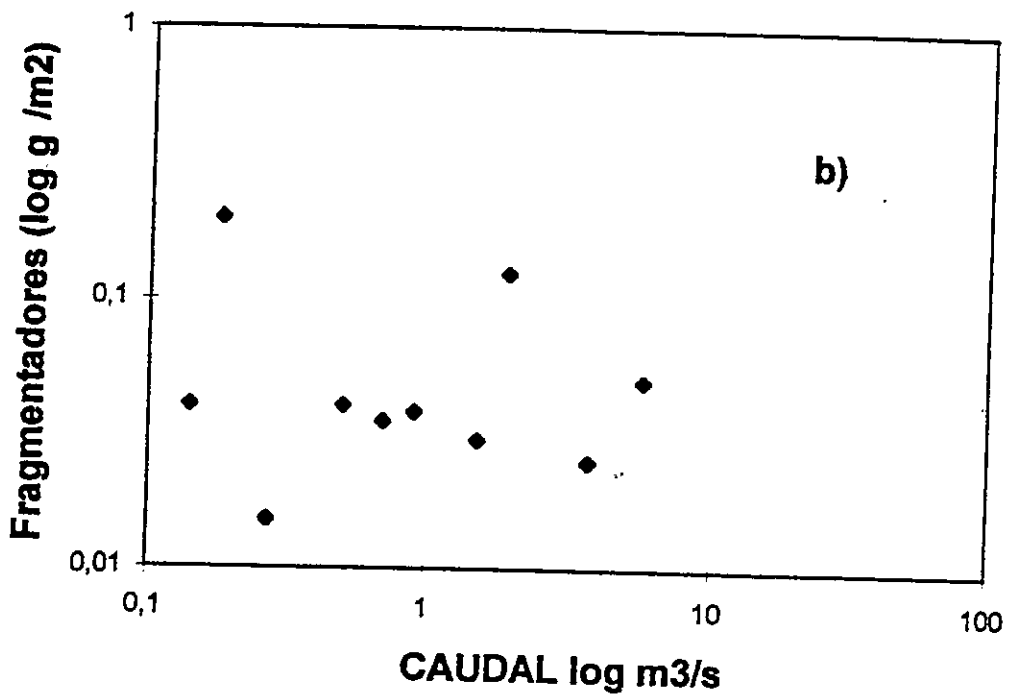
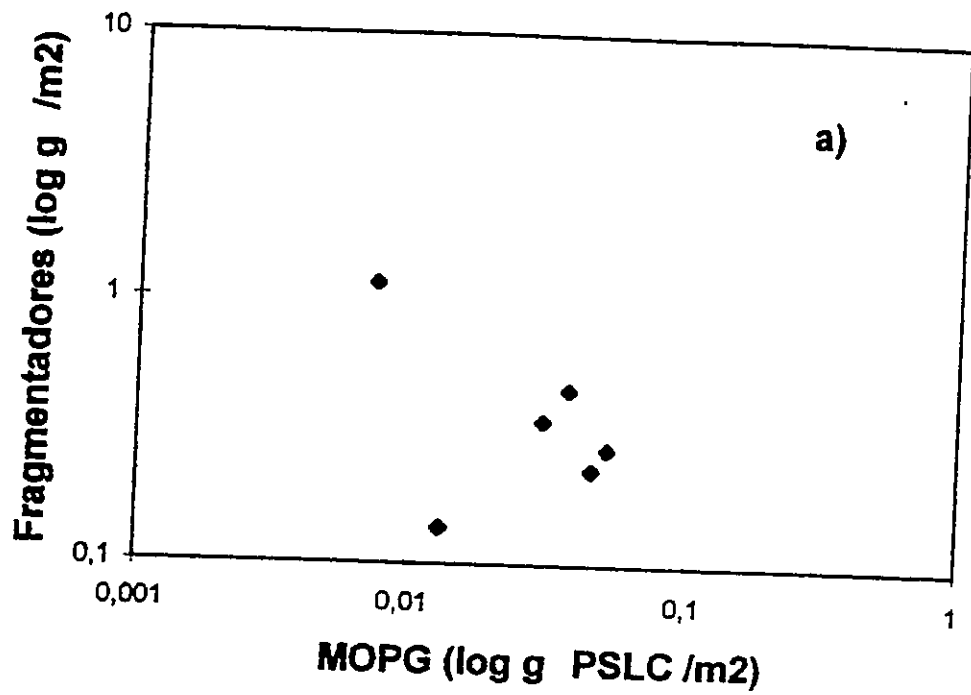
los cambios en las abundancias de colectores de fondo responden a los cambios en caudal (modelo propuesto en la hipótesis). Las correlaciones de colectores de fondo y caudal presentaron un  $r_s = -0.5$  ( $n=29$ ;  $p < 0.05$ ). (figura 9).

Posiblemente, entonces, cambios en las abundancias de colectores de fondo están más relacionados a variaciones en el caudal que a la oferta de alimento. Este hecho es esperable ya que el MOPS es en general un recurso abundante (tabla 4), pese a que se está suponiendo distribución y calidad uniforme del MOPS.

**Fragmentadores / MOPG :** No se encontró una correlación significativa para ambas variables ( $r_s = -0.24$ ;  $n=29$ ; ns).(figura 10).

Una posible explicación para esta falta de correlación sería que, como en el caso anterior, los cambios en las abundancias de fragmentadores responden dentro del lapso de tiempo considerado, y como un hecho generalizado para este tipo de ríos, a variables posiblemente de carácter hidrológico. La figura 10 muestra la correlación entre biomasa del grupo de fragmentadores y el caudal. Al correlacionarlas, el valor de  $r_s$  se hace significativo ( $r_s = -0.43$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.05$ ).

**Pastoreadores / Perifiton :** La abundancia de pastoreadores no se correlacionó significativamente con la biomasa de perifiton ( $r_s = 0.26$ ;  $n = 29$ ; ns). (figura 11).



**Figura 10. a.** Relaciones entre la biomasa de fragmentadores y MOPG ( $r_s = -0.24$ ;  $n=29$ ; ns). **b.** Relaciones entre la biomasa de fragmentadores y el caudal (Q). ( $r_s = -0.43$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.05$ ).

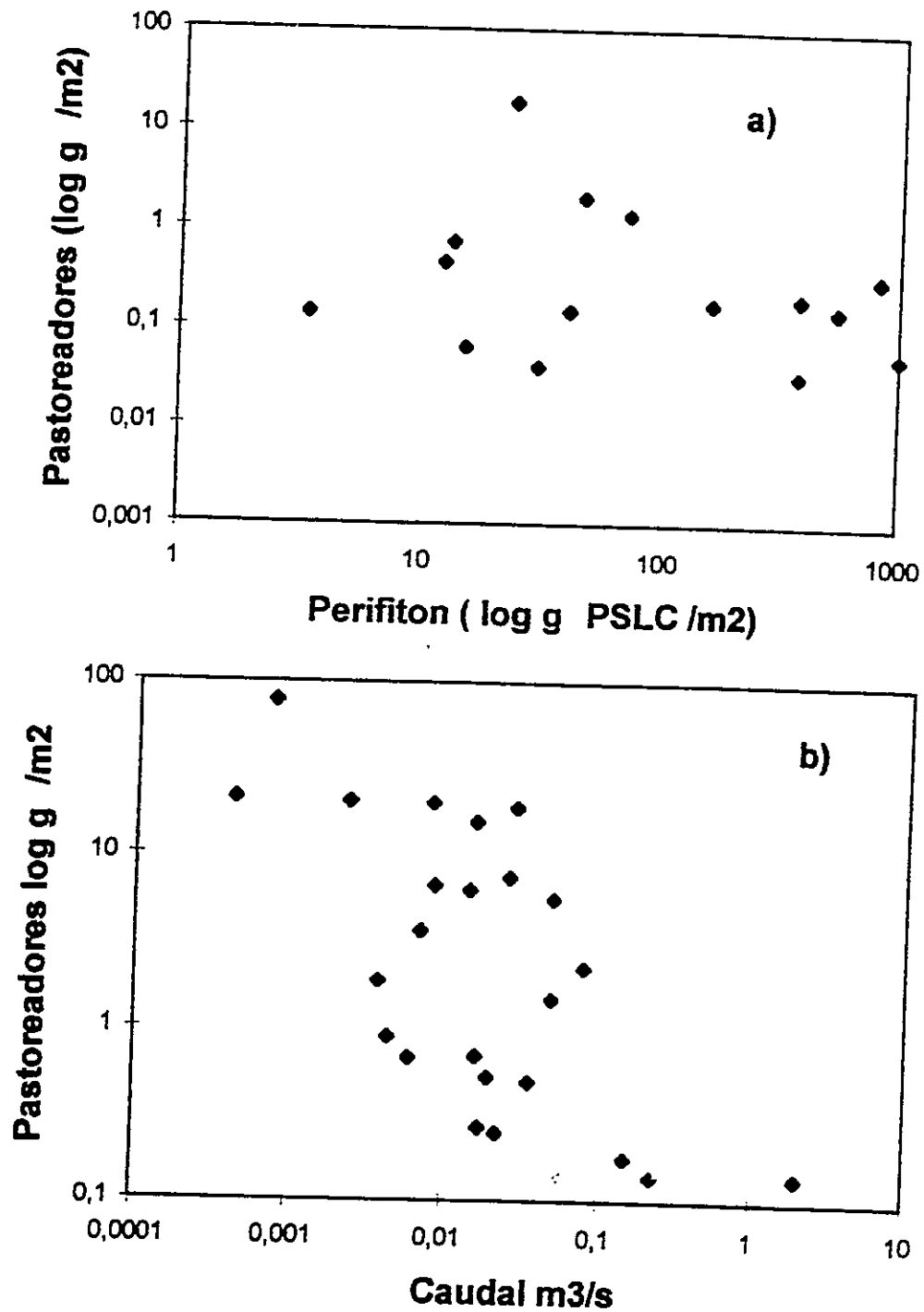


Figura 11. a. Relación entre la biomasa de pastoreadores y perifiton ( $r_s = 0.26$ ;  $n = 29$ ; ns). b Relaciones entre la biomasa de pastoreadores y el caudal (Q). ( $r_s = -0.54$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.05$ ).

Al correlacionar las abundancias de pastoreadores con el caudal la correlación se hace significativa (  $r_s = -0.54$  ;  $n = 29$  ;  $p < 0.05$  ). (figura 11).

Un rasgo característico de las correlaciones del caudal con elementos del hábitat bentónico es su signo negativo, mientras que estas mismas correlaciones con elementos del seston tienen un signo positivo, en especial con el material orgánico particulado en transporte.

**Predadores / Presas** : Se obtuvo una correlación significativa entre la biomasa de depredadores invertebrados y la biomasa de todos los otros invertebrados (  $r_s = 0.63$  ;  $n = 29$  ;  $p < 0.05$  ). (figura 12).

Aspectos relativos a la selectividad al tamaño de la presa (eficiencia en la captura y manipulación) no fueron incluidas al momento de realizar las correlaciones, razón por la cual, se podrían esperar mejores correlaciones al tomar en consideración estos aspectos. Consideraciones de este tipo quedaron fuera de los objetivos de la tesis por cuanto implicaban necesariamente experiencias controladas.

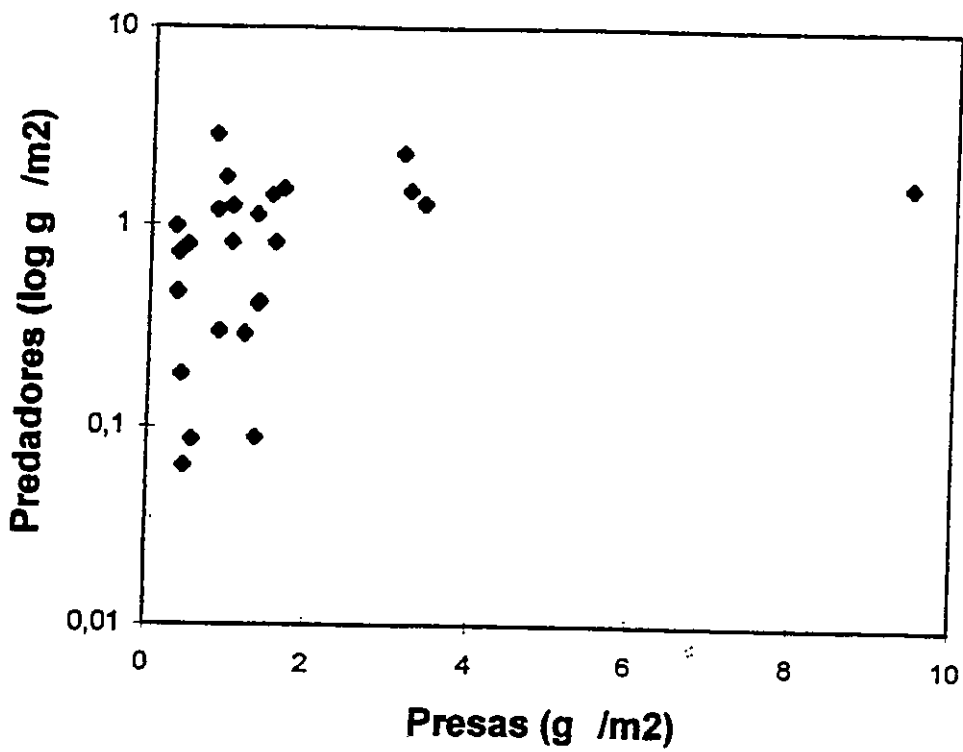


Figura 12. Relación entre la biomasa de predadores y la biomasa de presas. ( $r_s = 0.63$ ;  $n = 29$ ;  $p < 0.05$ ).

#### **4. Estructura de Grupos Funcionales y Oferta de Alimento en Períodos Hidrológicos Distintos.**

Debido a que existen diferencias en el caudal entre el período de aguas medias bajas (AMB) y aguas medias altas (AMA) (figura 3), que estas diferencias tienden a aumentar con el tamaño del río, y teniendo en consideración las correlaciones significativas encontradas entre el caudal-turbulencia, las concentraciones de alimentos y la biomasa de grupos funcionales, se analizaron los datos diferenciando ambos períodos para cada río.

En este capítulo se analizarán los cambios en las concentraciones de alimento y biomasa de grupos funcionales al comparar los dos períodos hidrológicos considerados, además de los posibles efectos de este cambio en la descarga sobre la estructura del alimento y de los grupos funcionales.

La figura 13 y tabla 4 muestra las abundancias de grupos funcionales y alimentos para cada río durante el período de aguas bajas y altas respectivamente (AMB-AMA).

Los análisis de varianza realizados (tabla 5) indican que para los ríos de orden 2, 3 y 5 la interacción entre los factores período y grupo funcional es significativa, es decir, existen estructuras comunitarias de grupos funcionales, distintas entre ambos períodos hidrológicos (figura 13).

En la Quebrada los Caballos el cambio más importante en términos de abundancia corresponde al grupo de pastoreadores y colectores de fondo. Los primeros representan un 58 % de la biomasa total durante AMB y sólo un 7 % durante AMA. Los segundos representan un 21 % durante AMB y más de un 80 % durante AMA.



En el estero el Piuquencillo, en cambio, la mayor variación en biomasa respecto al total de la comunidad de grupos funcionales, está representada por el grupo de predadores y colectores de fondo. Los primeros representan un 24 % durante AMB y un 43 % durante AMA. Los colectores, en cambio, representan un 54 % de la biomasa total en AMB y un 37 % durante AMA.

Finalmente, en el río Maipo el cambio entre el periodo de aguas bajas y aguas altas se corresponde con un cambio entre una estructura comunitaria representada en un 63 % y 22 % por predadores y colectores filtradores durante AMB, a una estructura representada por colectores de fondo (50 %) y colectores filtradores (50%).

En el río Claro, en cambio, las abundancias relativas de grupos funcionales no varían significativamente, es decir, presenta una estructura comunitaria de grupos funcionales parecida para ambos periodos. Este hecho es importante ya que es el río con mayores variaciones anuales en la descarga.

En este último río, la estructura comunitaria está representada por colectores de fondo en un 70 % y predadores en un 20 %, como los grupos más importantes respecto de la biomasa total.

En cuanto a las concentraciones de alimentos, se realizó el mismo tipo de análisis de varianza no paramétrico utilizado para la biomasa de grupos funcionales.

La tabla 6 indica que no hay diferencias significativas en las concentraciones de alimentos al comparar los periodos hidrológicos en los ríos de orden 2, 4, y 5 (figura 13).

Respecto a la Quebrada los Caballos, es necesario mencionar que debido al importante aumento (aproximadamente 700 %) en la concentración de perifiton al pasar de un periodo al otro, el análisis de varianza no detecta este cambio debido a que los valores están ranqueados, situación que constituye en un importante factor a considerar al utilizar este análisis, especialmente, cuando existen diferencias considerables en el orden de magnitud de los valores a analizar, como es el caso de las concentraciones de los distintos tipos de alimentos considerados en este trabajo (tabla 4).

En el río Claro el MOPS representa un 90 % y 94 % de la concentración de alimento total durante AMB y AMA, respectivamente. Del mismo modo, en el río Maipo, este mismo alimento representa entre un 88 % y un 99 % de la concentración total, para los mismos periodos.

El estero el Piuquencillo presenta una situación parecida a la Quebrada los Caballos, con la diferencia de que el aumento de perifiton durante AMB respecto a la concentración promedio de AMA, son menores que en este último río. Los cambios más importantes en las concentraciones de alimento están representados por perifiton y MOPS. El primero cambia de un 15 % a un 56 % de la concentración total. El segundo cambia de un 83 % a un 18 % de la concentración total.

QUEBRADA LOS CABALLOS (ORDEN 2)							EST. EL PIUQUENCILLO (ORDEN 3)						
AMB			AMA				AMB			AMA			
G. FUNCIONAL	x	s	%	x	s	%	x	s	%	x	s	%	
FRAGMENTADOR	0,08	0,15	5,6	0,01	0,04	3,7	0,02	0,04	5	0,02	0,06	9,1	
PASTOREADOR	0,78	1,25	57,9	0,02	0,02	7	0,07	0,02	14,6	0,02	0,03	6,8	
COL. FILTRADOR	0	0	0	0,01	0,01	1,8	0,01	0,01	1,3	0	0,01	1,6	
COL. FONDO	0,29	0,31	21,5	0,22	0,16	81,5	0,26	0,25	54,2	0,08	0,08	37,7	
PREDADOR	0,2	0,06	14,9	0,02	0,04	6,7	0,12	0,08	24,2	0,09	0,1	43,6	
Total	0,27	0,6	100	0,06	0,11	100	0,08	0,15	100	0,06	0,8	100	

AMB			AMA				AMB			AMA			
x	s	%	x	s	%	x	s	%	x	s	%		
MOPG	0	0	0	0	0,01	0	0,06	0,07	0	0,13	0,23	0	
PERIFITON	46	23,5	26,1	582	335,9	88,9	27,8	13,4	15,6	122	175,3	56,5	
MOPF	0,49	0,1	0,28	0,66	0,3	0,1	0,7	0,45	0	2,6	1,9	0,88	
MOPS	125	35,9	70,9	71,4	21,6	10,9	148	12	83,3	90,7	40,3	18,7	
PRESAS	4,7	4,2	2,7	0,92	0,43	0,14	1,12	0,7	0,6	0,62	0,31	0,1	
Total	36,3	62,4	100	128,6	269,5	100	36,5	69,6	100	43,2	90,2	100	

RIO CLARO (ORDEN 4)							RIO MAIPO (ORDEN 5)						
AMB			AMA				AMB			AMA			
G. FUNCIONAL	x	s	%	x	s	%	x	s	%	x	s	%	
FRAGMENTADOR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
PASTOREADOR	0,04	0,09	5,6	0,01	0,03	4,4	0	0	0	0	0	0	
COL. FILTRADOR	0,02	0,03	2,4	0,01	0,02	2,8	0,11	0,09	22,4	0,01	0,01	50	
COL. FONDO	0,52	0,55	72,2	0,22	0,17	68,8	0,07	0,04	13,3	0,01	0,01	50	
PREDADOR	0,14	0,07	19,4	0,07	0,07	22,8	0,31	0,29	83,3	0	0	0	
Total	0,14	0,3	100	0,08	0,11	100	0,01	0,17	100	0,002	0,008	100	

AMB			AMA				AMB			AMA			
x	s	%	x	s	%	x	s	%	x	s	%		
MOPG	0	0	0	0,05	0,04	0	0	0	0	0,16	0,13	0,29	
PERIFITON	11,9	1,15	7,7	0	0	0	3,4	0	3,9	0	0	0	
MOPF	0,07	0,56	0,48	4,9	3,4	4,9	5,6	0,07	6,5	0,07	0,24	0	
MOPS	140	79,4	90,3	95,1	28,3	94,2	76,5	0,07	88,6	54,6	21,6	99,5	
PRESAS	2,5	1,4	1,6	1	0,4	1	0,79	0,07	0,9	0,1	0,1	0,2	
Total	31,0	64,0	100	20,2	40,0	100	17,2	33,2	100	14,5	23,5	100	

Tabla 4. Promedio ( $\bar{x}$ ), desviación estándar (s) y abundancia relativa (%) para la biomasa de grupos funcionales (g. indiv./ m<sup>2</sup>) y alimentos (g. Mat.Org./ m<sup>2</sup>), en periodo de aguas medias bajas (AMB) y aguas media altas (AMA).

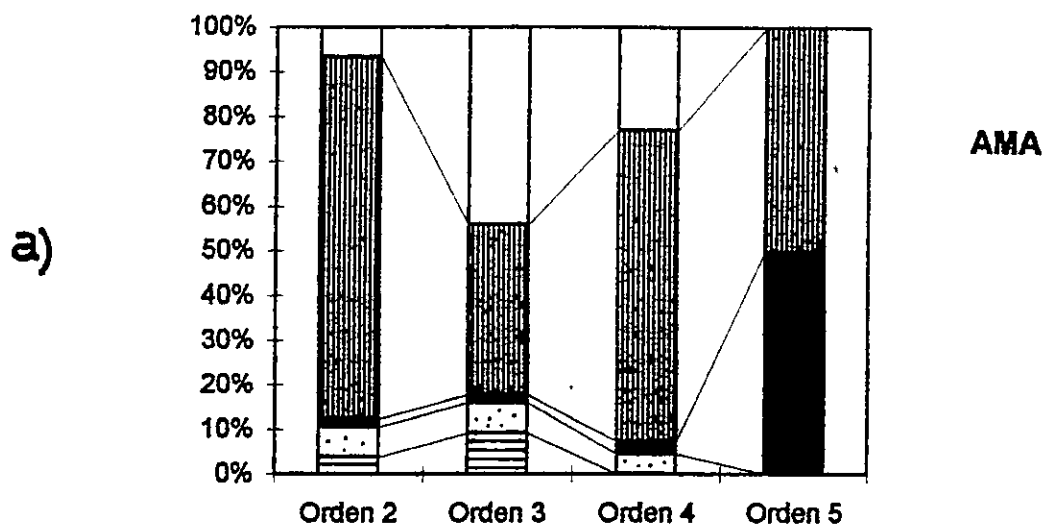
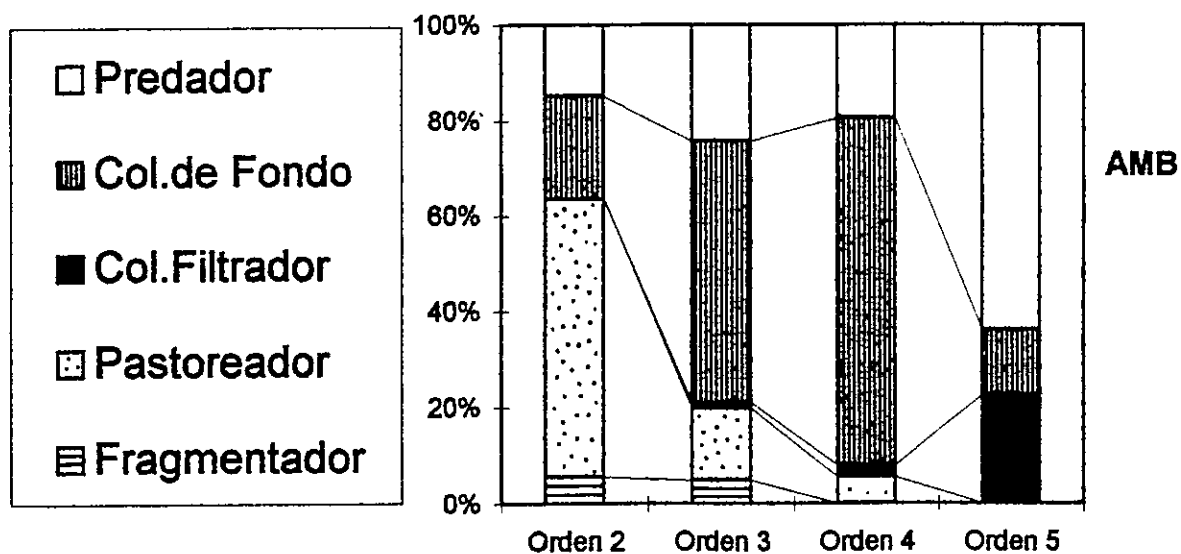


Figura 13. Cambios estacionales (AMB-AMA) en la estructura de la comunidad de grupos funcionales de macroinvertebrados bentónicos (a) y en la abundancia relativa de alimentos (b), para distintos tamaños de ríos.

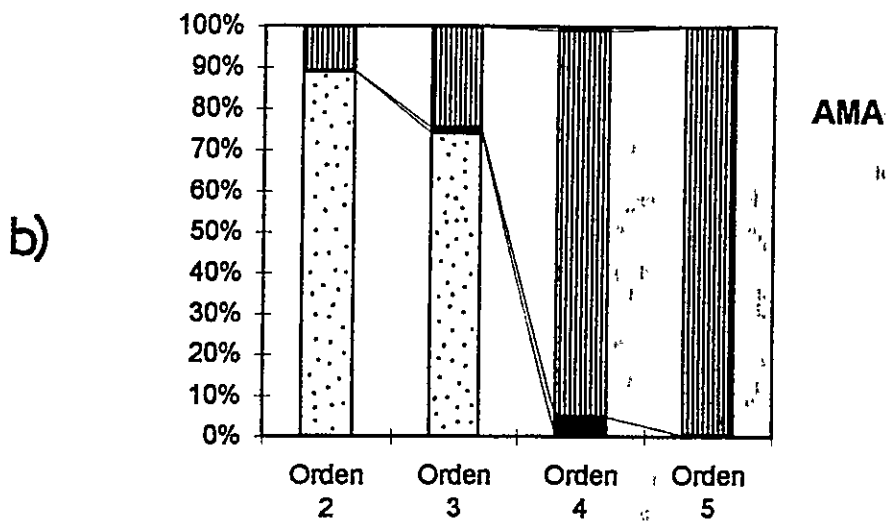
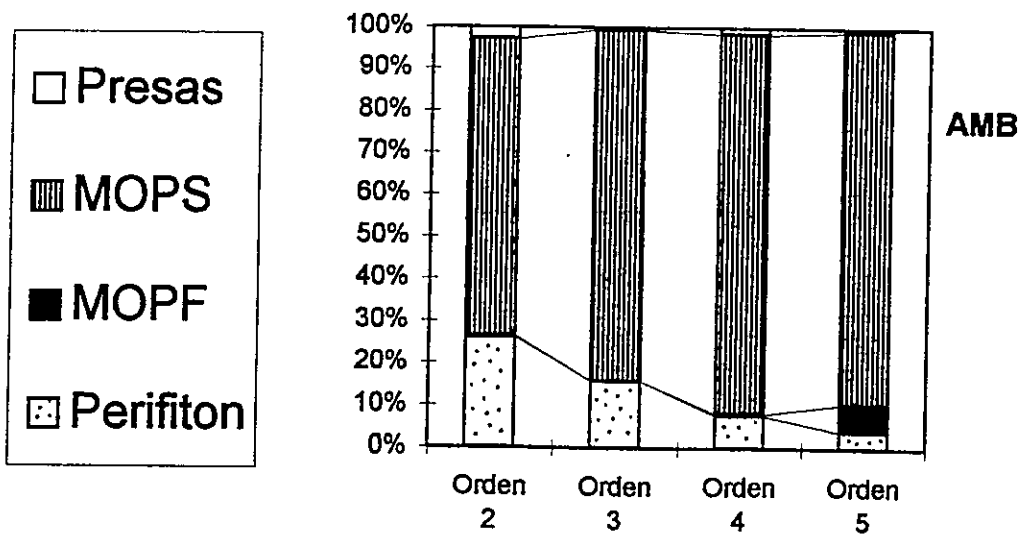


Figura 13. Continuación.

Quebrada los Caballos (orden 2)					
Fuente de Variación	SC	CM	gl	H	p
Celdas	5317,5	138,3	39		
Fact.A (Periodos)	722,5		1	5,3	p<0,025
Fact.B (Grupos Func.)	3027,1		4	22,2	p<0,001
Int.AB	1567,9		4	11,5	p<0,025
Estero el Pluquencillo (orden 3)					
Fuente de Variación	SC	CM	gl	H	p
Celdas	5324	138,5	39		
Fact.A (Periodos)	22,5		1	0,16	ns p>0,5
Fact.B (Grupos Func.)	3650,3		4	28,7	p<0,001
Int.AB	1851,2		4	12,1	p<0,001
Río Claro (orden 4)					
Fuente de Variación	SC	CM	gl	H	p
Celdas	5286,5	135,6	39		
Fact.A (Periodos)	24		1	0,17	ns p>0,5
Fact.B (Grupos Func.)	4334		4	15,5	p<0,005
Int.AB	928		4	6,8	ns p>0,1
Río Maipo (orden 5)					
Fuente de Variación	SC	CM	gl	H	p
Celdas	64428	1651,9	39		
Fact.A (Periodos)	774,4		1	0,5	ns p=0,5
Fact.B (Grupos Func.)	1771,8		4	1,1	ns p<1
Int.AB	61879,8		4	37,5	p<0,001

Tabla 5 Análisis de Varianza para la biomasa de organismos respecto a los periodos hidrológicos y al grupo funcional.

Quebrada los Cabellos (orden 2)					
Fuente de Variación	SC	CM	gl	H	p
Celdas	2237,5	77,1	28		
Fact.A (Periodos)	0,8		1	0,01	ns p>0,9
Fact.B (alimento)	2020,3		4	28,2	p<0,001
Int.AB	218,4		4	2,8	ns p> 0,5
Estero el Piquencillo (orden 3)					
Fuente de Variación	SC	CM	gl	H	p
Celdas	2248,5	77,5	28		
Fact.A (Periodos)	0,8		1	0,01	ns p>0,9
Fact.B (alimento)	1471,8		4	19,1	p<0,001
Int.AB	773,9		4	10	p<0,05
Río Claro (orden 4)					
Fuente de Variación	SC	CM	gl	H	p
Celdas	2237	77,1	39		
Fact.A (Periodos)	79,9		1	1	ns p>0,5
Fact.B (alimento)	1443,8		4	18,7	p<0,001
Int.AB	718,4		4	9,3	ns p>0,05
Río Maipo (orden 5)					
Fuente de Variación	SC	CM	gl	H	p
Celdas	654,5	34,4	19		
Fact.A (Periodos)	0,2		1	0	ns p>0,9
Fact.B (alimento)	521,4		4	15,1	p<0,005
Int.AB	132,9		4	3,9	ns p> 0,25

Tabla 6. Análisis de Varianza para las concentraciones de materia orgánica respecto a los periodos hidrológicos y a los distintos tipos de alimentos.

## **DISCUSION.**

### **1. Características del Régimen de Crecidas.**

Los resultados indican que en ríos con régimen hidráulico de torrente, como es el caso de los ríos en estudio, la crecida está asociada a aumentos en la cantidad de sólidos suspendidos y turbulencia (especialmente por el aumento en la velocidad de la corriente). De igual manera ocurren importantes movimientos de los materiales a nivel del fondo especialmente gravas gruesas y bloques, proponiéndose este movimiento como un factor relevante en la reducción de las poblaciones de macroinvertebrados (Maier, 1994).

Los resultados encontrados indican que el aumento de sólidos totales suspendidos con la crecida, va asociado con un aumento en el transporte de seston (MOPT. Particulado orgánico vivo y no vivo). Respecto a este aumento en los materiales orgánicos, Webster et al.(1987), destacaron la importancia de los efectos erosivos del agua que ocurren con el aumento del ancho del cauce durante la crecida del caudal.

Los tramos cordilleranos de este tipo de ríos, tienen valles estrechos, lo que significa que cualquier incremento de caudal está asociado a erosiones laterales. Estos materiales erosionados tienen poca compactación, ya que constituyen materiales de origen coluvial, acumulados debido a la acción mixta de la gravedad y del escurrimiento. La alternancia de erosión y acumulación que ocurre como respuesta al ciclo de crecidas, conjuntamente con la estrechez de los valles que no permite retomar cauces laterales de crecidas, son factores importantes responsables de que las riveras sean sectores poco estables desde el



punto de vista de los materiales, y por esta razón constituyen importantes fuentes de materiales a los cauces.

Durante el periodo de caudales medios bajos se produciría la acumulación y preparación de los materiales orgánicos de origen alóctono, luego, las concentraciones de seston transportadas durante la crecida dependerían en gran medida de las disponibilidades de este material.

La crecida como fenómeno natural en ríos con predominio del régimen nival, no solo está asociada a aumentos del MOP. Tate (1990) concluyó que la descarga constituía el factor más importante para explicar la dinámica de nutrientes en ríos, especialmente del fósforo y nitrógeno, demostrando la relevancia que tienen las partículas alóctonas y el material resuspendido en esta dinámica.

Respecto a las características del flujo, la acción combinada de la velocidad y la granulometría gruesa de los materiales del lecho, constituyen la condición para que el flujo turbulento sea un fenómeno permanente en este tipo de ríos cordilleranos, condición que además provoca una constante resuspensión de materiales. Flujos menos turbulentos se desarrollan durante AMB debido a una menor velocidad de la corriente, lo que significa mayores condiciones para la sedimentación de materiales en el fondo.

La variabilidad de los caudales, está asociada al tamaño de los ríos hasta cierta magnitud de la red de drenaje. Los resultados indican que el orden fluvial en que se produce la máxima variabilidad del caudal es el orden 4.

## **2. Relación entre el Caudal, la Oferta de Alimento y la Biomasa de Grupos Funcionales.**

Las perturbaciones físicas en ríos, especialmente crecidas y desbordes, tienen gran importancia sobre la biota y función del sistema acuático. (Reice 1985, Resh et al., 1988).

Estas alteraciones en la descarga afectan directamente a las comunidades de macroinvertebrados ya sea aumentando la deriva o alterando el suministro de alimento (Robinson y Minshall, 1986).

Las correlaciones encontradas entre la magnitud del caudal y la concentración de alimento indican que la descarga explica en forma importante las variaciones de los contenidos de material particulado en transporte. Los efectos de la crecida del caudal sobre la cantidad de sólidos totales suspendidos en la columna de agua (aumentos en la turbidez), constituye posiblemente el mecanismo mediante el cual se explica la disminución en la biomasa de perifiton sobre las rocas. Los efectos de una mayor o menor presión de pastoreo sobre estos cambios en la biomasa de perifiton se ven disminuidos por cuanto ambas variables no se correlacionan en forma significativa. Al respecto Bunn y Davis (1990), encontraron que no sólo se reducía la producción primaria durante crecidas violentas sino que se producía un empobrecimiento en la diversidad faunística, especialmente en la comunidad de macroinvertebrados.

La velocidad de quiebre tiene mayor poder explicativo que el caudal respecto a los cambios en la biomasa de presas y a las concentraciones de MOPS. Ambas variables

están respondiendo en mayor medida a las condiciones específicas de turbulencia a nivel del fondo del lecho. No sólo la sujeción y desprendimiento de los organismos acuáticos, sino también la adherencia de comunidades algales sobre rocas, están afectados por la fuerza de la turbulencia (Statzner et al., 1988).

Aún cuando la velocidad de quiebre tiene una alta correlación con la biomasa de presas, consideradas éstas como el total de grupos funcionales no predadores, los valores de las correlaciones respecto a cada grupo funcional por separado son mayoritariamente no significativas (estas correlaciones no se muestran en los resultados y se mencionan sólo con motivos referenciales), situación explicada posiblemente por distribuciones espaciales particulares a cada grupo.

Las bajas correlaciones encontradas entre la biomasa de grupos funcionales y las concentraciones de alimentos tiene importantes consecuencias funcionales en el ecosistema. Posiblemente el alimento no sea un recurso limitante para los grupos funcionales respecto a la concentración total de éste disponible, o los cambios en la abundancia de estos últimos respondan a factores asociados a la descarga, entendida esta como un fenómeno complejo no sólo como un aumento en la cantidad de agua.

Las consecuencias funcionales de las bajas correlaciones entre la biomasa de grupos funcionales y las concentraciones de alimentos, no cuestionan las proposiciones del Río Continuo respecto a la maximización en la utilización de la energía a través del reemplazo continuo de especies (tasa uniforme anual en el uso de la energía), debido

fundamentalmente, a que tal afirmación requeriría considerar aspectos relacionados con la calidad (valor nutricional) y disponibilidad del alimento para los consumidores.

Efectivamente, las bajas correlaciones plantean un problema de eficiencia del sistema para procesar el particulado orgánico. Los resultados indican que especialmente durante el periodo de crecidas, en el cual la biomasa total de grupos funcionales disminuye, se produce la mayor diferencia entre las concentraciones de alimento y la biomasa de grupos funcionales procesadores de este, lo que podría estar indicando ambientes poco eficientes en el procesamiento de la materia orgánica, al menos en lo que a comunidades de macroinvertebrados respecta. Por el contrario, la acción de la microbiota asociada al detrito, podría estar dando cuenta de una parte de los procesos de degradación. La situación anterior sugiere la presencia en este tipo de sistemas lóticos, de largas espirales de nutrientes.(Newbold et al., 1982) , es decir, habría una componente longitudinal considerable en el procesamiento del material orgánico.

### **3. Estructura de Grupos Funcionales y Oferta de Alimento.**

Los resultados indican que en los ríos de órdenes 2, 3, y 5, la estructura de grupos funcionales varía respecto a los periodos hidrológicos, por lo tanto, hay diferencias significativas al interior de cada río en las abundancias de estos distintos grupos.

Debido a la variabilidad que presentan estas estructuras, no es posible hablar de una estructura de grupos funcionales representativa para cada tamaño de río. Dada esta

condición, la hipótesis del río continuo pierde su significado en la medida que las variaciones en la estructura de grupos funcionales ocurren al interior de cada río, por lo que se dificulta proponer la existencia de variaciones longitudinales en esta estructura.

El río Claro, en cambio, no presenta diferencias significativas en la estructura comunitaria, aún cuando, es el río con mayor variabilidad del caudal. En base a los resultados, esto significa que a niveles intermedios y bajos de variabilidad del caudal se producirían los mayores cambios (significativos) en las estructuras comunitarias de grupos funcionales.

El cambio entre AMB y AMA, tiene como una consecuencia importante la disminución de la biomasa total de grupos funcionales en cada uno de los ríos estudiados, lo que debiera manifestarse en un incremento considerable en la deriva de organismos aguas abajo.

Al comparar la biomasa total de grupos funcionales, durante AMB, para cada río estudiado, se aprecia que, las mayores diferencias se observan entre el río de orden 2 y el de orden 5. Los otros dos ríos restantes manifiestan valores intermedios a los anteriores. La situación durante AMA, respecto a los valores medios para la biomasa total de grupos funcionales, presenta en general promedios más parecidos que durante AMB, especialmente, para los ríos de orden 2, 3, y 4. De alguna manera el período de crecidas genera por un lado una disminución generalizada de la biomasa total de grupos funcionales respecto a AMB y, por otro lado, tiende a homogeneizar estos valores totales.

En cuanto a las concentraciones de alimento, los resultados indican que no existen diferencias significativas para los ríos de orden 4 y 5. Las mayores abundancias de alimentos en estos ríos están representadas, esencialmente, por material particulado en los sedimentos.

En razón a las dificultades del análisis para detectar las diferencias en las abundancias de alimento en el dren de orden 2, las cuales fueron mencionadas en los resultados, podemos indicar que efectivamente existen diferencias significativas en las abundancias de alimento en los ríos de orden 2 y 3. En estos ríos los alimentos más representativos corresponden a MOPS durante AMB y perifiton durante AMA.

Con este tipo de resultados, es posible mencionar respecto a lo observado que en los drenes inferiores (órdenes 2 y 3) el cambio entre la condición de aguas medias bajas a la de aguas medias altas están asociados a cambios estructurales importantes respecto a las abundancias de grupos funcionales y alimentos, en el dren de orden 4 los periodos hidrológicos no presentan cambios estructurales significativos en ninguna de las dos variables. Finalmente en el río de orden 5 la estructura comunitaria difiere significativamente entre periodos, no así las abundancias de alimento

Respecto a las concentraciones totales de alimento estas aumentan entre AMB y AMA, en los ríos de orden 2 y 3, y disminuyen en los drenes de orden 4 y 5.

El aumento está explicado, fundamentalmente, por el incremento en la biomasa de perifiton el que ocurre durante el periodo de aguas altas. En estos drenes se mantienen las aguas transparentes durante un mayor tiempo que en los ríos de ordenes 4 y 5 (menor

cantidad de partículas suspendidas). En general, estas cuencas de órdenes inferiores reciben menos cantidad de materiales transportados desde aguas arriba por corresponder a redes de drenaje menos desarrolladas.

En lo que respecta a la disminución en la concentración total de alimento en los drenes de ordenes 4 y 5, está explicada, por los posibles efectos de la crecida del caudal, sobre la pérdida generalizada en la concentración de la mayoría de los distintos tipos de alimento, esencialmente por la disminución en las concentraciones de MOPS.

Efectivamente, la condición turbulenta de este tipo de ríos se traduce en un aumento de la dificultad de sedimentación de las partículas sobre el lecho del río. Los resultados indican que aunque se desprende durante AMA, una parte considerable de las comunidades algales que constituyen el perifiton en los ríos de orden 4 y 5, no se traduce en incrementos en el MOPS.

Sólo en el río de orden 4 este incremento observado en el material orgánico particulado fino en transporte (MOPF), podría estar representado en un porcentaje considerable por elementos constituyentes del perifiton, además de materiales inorgánicos arrastrados por la corriente. Lohman et al. (1992), propone con respecto a lo anterior, que una importante cantidad del material particulado que es arrastrado durante un episodio de crecida, resulta del corte y exportación de filamentos algales hacia aguas abajo.

Tanto la disminución en la biomasa de perifiton que presentan los tramos de mayor orden de los ríos, como el aumento de la cantidad de sólidos totales suspendidos durante la crecida, debiera expresarse por un incremento generalizado aguas abajo de MOPF, sin

embargo, el río Maipo (orden 5) que constituye el colector final para los ríos estudiados presenta una disminución en la concentración de este material. Una posible explicación es que hasta los tramos de orden 4 de los ríos, la contribución del perifiton al MOPF sea importante, al pasar a los tramos de ordenes mayores la contribución de partículas inorgánicas sea la más importante. Aún cuando estos tramos mayores presentan, como una consecuencia de un mayor tamaño de la cuenca, mayor cantidad de sólidos totales suspendidos, el contenido de partículas orgánicas es bajo en comparación con los tramos de los ríos de menor orden.

La situación anterior permite suponer que estos ríos de cabecera representan importantes fuentes de abastecimiento de organismos y material particulado a las secciones aguas abajo. Efectivamente, estos cursos de agua, pueden aportar en forma considerable con los procesos de recolonización de las secciones de orden superior.

La alta dominancia en términos espaciales y temporales (tabla 4) de los grupos detritívoros, es una evidencia de que una importante cantidad de la energía base de estos sistemas está constituida por ingresos alóctonos y autóctonos, en especial el primero considerando la importante erosión lateral en estos ríos. Simulaciones teóricas, sugieren que mallas tróficas dominadas por una gran cantidad de detritos, aumentan la resistencia y resiliencia de las comunidades, frente a perturbaciones (De Angelis, 1992). En estas condiciones, proporciones considerables del total de materia orgánica en el sistema son mantenidas como particulado en los sedimentos, incluso durante el período de crecidas, lo que permite suponer recolonizaciones rápidas especialmente de los grupos colectores.



Respecto a lo anterior, Closs y Lake (1994), proponen que la recolonización de la comunidad por grupos predadores estaría retardada respecto a la de los grupos detritívoros, hecho significativo para este estudio, dada la importancia de los grupos predadores respecto a la abundancia total de grupos funcionales en cada uno de los ríos.

## CONCLUSION.

De acuerdo a los resultados obtenidos, existe evidencia para indicar efectos significativos del caudal sobre los cambios observados en la biomasa de grupos funcionales para este tipo de ríos. Estos cambios no estarían relacionados con variaciones en las ofertas alimenticias.

Respecto al modelo, hay una relación significativa entre el caudal y la concentración de alimento, y una relación, en general, no significativa entre esta concentración y la biomasa de grupos funcionales. El caudal como variable compleja, tiene mayor poder explicativo que la velocidad de quiebre (condiciones específicas de turbulencia) en cuanto a estos cambios en la biomasa de grupos funcionales.

En cuanto a las relaciones de abundancia de grupos funcionales y alimentos, los resultados indican que cambian en forma significativa con los períodos en los drenes inferiores (orden 2 y 3), lo que indica que la condición trófica y la funcionalidad del sistema es diferente según se trate de *nichos Bajos* AMB o AMA. Por el contrario, en el dren de orden *nichos altos* 4 las relaciones de abundancia son más conservativas no encontrándose cambios significativos. Finalmente en el dren de orden 5 la funcionalidad de la comunidad es diferente para cada período, aún cuando las relaciones de abundancia de los diferentes tipos de alimentos no difieren en forma importante.

Un importante porcentaje de la comunidad y de las ofertas de alimentos corresponden a grupos procesadores de detritos y material particulado, respectivamente, lo que es una

evidencia del importante rol de los fenómenos de arrastre de materiales debido a la naturaleza torrencial de los ríos de este tipo de ambientes.

De igual manera, los posibles efectos negativos del caudal sobre la biomasa de grupos funcionales, hecho observado en la transición aguas medias bajas y aguas medias altas, indicaría una pérdida de materia orgánica no procesada, al menos por grupos de macroinvertebrados, la que es transportada aguas abajo.

Las características de los ríos estudiados apoyan las proposiciones sobre el rol determinante de los factores abióticos en la función de los ecosistemas lóticos.

Los datos aportados por esta tesis respaldan en forma importante el modelo propuesto en la hipótesis, especialmente la capacidad del caudal como variable compleja, para explicar los cambios en la abundancia de alimentos. Su importancia en cuanto a factor modificador y predictor de las abundancias y de la estructura de grupos funcionales, debe ser revisado en futuras investigaciones, aun cuando los datos indican en forma preliminar que puede ser el factor mas relevante e influir directamente (y no a través del alimento) en las diferencias en la estructuras comunitarias encontrados en cada río.

## REFERENCIAS.

- Allen, J.D., A.S. Flecker, N.L. McClintock. 1987. Prey size selection by carnivorous stoneflies. *Limnol. Oceanogr.* 32 (4): 864-872.
- Börger, R. 1965. Mapa Geomorfológico de Chile. Inst. Geografía Univ. de Chile.
- Boling, R., E.D. Goodman, J.A. Van Sickle, J.O. Zimmer, K.W. Cummins, R.C. Petersen y S.R. Reice. 1975. Toward a model of detritus processing in a woodland stream. *Ecology* 56: 141-151.
- Bounard, M., Tachet, H., Roux, A. 1987. The effects of seasonal and hydrological influences on the macroinvertebrates of the Rhone River, France. 2. ecological aspects. *Arch. Hydrobiol. (Suppl.)* 76:25-51.
- Bunn, S.E. Davies, P.M. 1990. Why is the stream fauna of south-western Australia so impoverished? - *Hydrobiologia* 194:169-176.
- Closs, G.P., Lake, P.S. 1994. Spatial and temporal variation in the structure of an intermittent-stream food web. *Ecological Monographs.* 64(1): 1-21.
- Colleti, P.J., Blinn, D.W., Pickard, A. y Wagner, V.T. 1987. Influence of different densities of mayfly grazer *Heptagenia criddlei* on lotic diatom communities. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 6(4): 270-280.
- Connell, J.H. 1978. Diversity in tropical rain forest and coral reefs. *Science.* 199: 1302-1310.
- Conners, M.E., Naimann, R.J. 1984. Particulate allochthonous inputs: Relationship with stream size in an undisturbed watershed. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 41: 1473-1484.
- Cummins, K.W. 1972. Structure and function of stream ecosystems. *BioScience* 24:631-641.

- Cummins, K.W., M.J.Klug. 1979.** Feeding ecology of stream invertebrates. *Ann.Rev.Ecol.Syst.* 10:147-172.
- Cummins, K.W., M.A., Witzbach. 1985.** Field procedures for analysis of functional feeding groups of stream macroinvertebrates. appalachian Environmental Laboratory. University of maryland. Contribution 1611.
- Cummins, K.W. 1988.** The Estudy of Stream Ecosystems: A Functional View. En Concepts of Ecosystem Ecology. L.Pomeroy y J.Alberts. Editores.
- Cummins, K.W., Witzbach, M.A., Gates, D.M., Perry, J.B., Talaferro, W.B. 1989.** Shredders and riparian vegetation. *Bioscience.* 39: 24-30.
- Death, R.G., Winterbourn, M.J. 1994.** Diversity patterns in stream benthic invertebrate communities: the influence of habitat stability. *Ecology.* 76 (5) : 1446-1460.
- DeAngelis, D.L. 1992.** Dynamic of nutrient cycling and food webs. Chapman and Hall, London, England.
- Elliott, J.M. 1983.** Some methods for the Statistical Analysis of samples of benthic invertebrate. Freshwater Biological Association. Sci.Publ. N° 25.
- Fisher, S.G., Linkens, G.E. 1973.** Energy flow in Bear Brook. New Hampshire: An integrative approach to stream ecosystem metabolism. *Ecol.Monographs.* 43: 421-439.
- Fisher, S.G. y Grimm, N.B. 1988.** Disturbance as a determinant of structure in a Sonorant Desert stream ecosystem. *Verh.internat.verein.limnol.* 23: 1183-1189.

- Hawkins, Ch.P., Sedell, J.R. .1981.** Longitudinal and seasonal changes in functional organization of macroinvertebrate communities in four Oregon streams. *Ecology*. 62(2): 387-397.
- Hill, W.R., y Knight, A.W..1987.** Experimental analysis of the grazing interaction between a mayfly and stream algae. *Ecology*. 68: 1955-1965.
- Hynes, H.B. 1970.** The ecology of running waters. Liverpool University Press & University of Toronto Press. Liverpool.
- Kodama, Y. 1992.** Effects of abrasion on down-stream gravel-size reduction in the watercourse, River, Japan. Environmental Research Center Papers 15.
- Kostaslos, M.S..1971.** A study of the detritus pathway: the role of detritus and the associated microbiota in the nutrition of *Gammarus minus* (Say) (Amphipoda: Gammaridae). PhD Thesis. Univ. Pittsburgh.
- Krebs Ch.J. 1988.** Ecological methodology. Univ. of British Columbia. Harper Collins Publishers.
- Lamberti, G.A., Feminella, J.W. y Resh, V.H. 1987.** Herbivory and intraespecific competition in a stream caddisfly population. *Oecologia*. 73: 75-81.
- Lohman, K., Jones, J.R., Perkins, B.D..1992.** Effects of nutrient enrichment and flood frequency on periphyton biomass in northern Ozrk streams. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 49:1198-1205.

- Mackay, R.J.** 1972. The life history and ecology of *Pycnopsyche gentilis* (McLachlan), *P. luculenta* (Betten) and *P. scabrippenis* (Rambur), (Trichoptera: limnephilidae); in West Creek Mount St.Hilarie, Quebec. PhD Thesis. McGill Univ.103p.
- Maier, K.J.** 1994. Effects of spates on the benthic macroinvertebrate community of a prealpine river (First results) .Verh.Internat.Verein.Limnol.25:1605-1608.
- Merrit, R.W., Cummins, K.W. (edit)**1988. An introduction to North American Aquatic Insecta. Kendall-Hunt, Dubuque, Iowa, 441.
- Merrit, R.W. v Wootton, R.S.** 1988. The life story and behaviour of *Limnophora riparia* (Diptera: Muscidae) a predator of larval black flies. J.M.Am.Benthol.Soc. 7:1-12.
- Meyer, J.L., Mcdowell, W.H., Bott, T.L., Elwood, J.W., Ishizaki, C., Melack, J.M., Peckarsky, B.L., Peterson, B.J., Rublee, P.A.** 1988. Elemental dynamics in stream. J.N.Amer.Benthol.Soc. 7-410-432.
- Moser, H.** 1994. Factors influencing the surface input of organic matter into an alpine woodland stream. Verh.Internat.Verein.Limnol. 25 : 1641-1645.
- Naiman, R.J., J.R. Sedell.**1979. Characterization of particulate organic matter transported by some Cascade Mountain streams. J.Fish.Res.Board Can..36:17-31.
- Naiman, R.J., v Sedell, J.R.** 1980. Relationships between metabolic parameters and stream order in Oregon. Can.J.Aquat.Sci. 37:834-847.
- Newbold, J.D., O'Neill, R.V., Elwood, J.W., Van Winkle, W.** 1982. Nutrient spiralling in streams: implications for nutrient limitation and invertebrate activity.Amer.Natur.120:628-652.

- Niemyer, H., Cereceda, P. 1984.** Hidrografia Tomo VIII. Instituto Geográfico Militar. 320.
- O'Hop, J. y Wallace, B. 1983.** Invertebrate drift, discharge, and sediment relations in a southern Apalachian head water stream. *Hydrobiologia* 98: 71-84.
- Poff, N.L., y Ward, J.V. 1989.** Implications of streamflow variability and predictability for lotic community structure: A regional analysis of streamflow patterns. *Can.J.Fish.Aquat.Sci.* 46: 1805-1818.
- Quintanilla, V.1987.** Biogeografía. Tomo IX. Instituto Geografico Militar.
- Reice, S.R. 1985.** Experimental disturbance and the maintenance of species diversity in a stream community. *Oecologia* 67: 90-97.
- Resh, V.H., Brown, A.V., Covich, A.P., Gurtz, M.E., Li, H.W., Minshall, G.W., Reice, S.R., Sheldon A.L., Wallace, J.B., Wissmar, R.C. 1988.** The role of disturbance in stream ecology. *J.N.Amer.Benthol.Soc.* 7:433-455.
- Resh, V.H., Barnes, J.R. Craig, D.A. 1990.** Distribution and ecology of benthic macroinvertebrates in the Opunohu River catchment, Moorea, French Polynesia- *Ann Limnol.* 26 (2-3) 195-214.
- Robinson, C.T., Minshall, G.W. 1986.** Effects of disturbance frequency on stream benthic community structure in relation to canopy cover and season. *J. N. Amer. Benthol. Soc.* 5:237-248.
- Rutherford, J.E., Mackay, R.J. 1986.** Pattern of pupal mortality in field populations of *Hydropsiche* and *Cheumatopsyche* (Tricoptera: Hydropsychidae) *Freshwat.Biol.* 16:337-350.



- Sedell, J.R., R.J. Naiman, K.W. Cummins, G.W. Minshall, R.L. Vannote. 1978.**  
Transport of particulate organic material in streams as a function of physical processes.  
Verh.Int.Ver.Limnol. 20:1366-1375.
- Sheldon, A.L.1969.** Size relationship of *Acroneuria californica* (Perlidae, Plecoptera) and its prey. Hydrobiologia. 34:85-94.
- Siegel, S., Castellan, Jr.N.J. 1988.** Nonparametric statistics for the Behavioral Sciences.  
McGraw-Hill. Book Company. Sec.Edition.
- Statzner, B.1981 a.** A method to estimate the population size of benthic macroinvertebrates in streams. Oecologia. 51:157-161.
- Statzner, B., v Higler, 1985.** Questions and comments on The River Continuum Concept.  
Can.J.Aquat. Sci. 42:1038-1044.
- Statzner, B., Gore, J.A., Resh, V.H. 1988.** Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. J.N.Am.Benthol.Soc. 7(4) : 307-360.
- Steinman, A.D., McIntire, C.D., Gregory, S.V., Lamberti, G.a., Ashkenas, L.R.1987a.**  
Effects of herbivore type and density on taxonomic structure and physiognomy of algal assemblages in laboratory streams. J.N.Am. Benthol.Soc. 6(4): 175-197.
- Steinman, A.D., McIntire, C.D., Lowry, R.R. 1987b.** Effects of herbivory type and density on chemical composition of algal assemblages in laboratory streams. J.N.Am.Benthol. Soc. 6(3): 189-197.
- Strahler A.N. 1957.** Quantitative analysis of watershed geomorphology. Transactions of the Americans Geophysics Union 38: 913-920.

- Suberkropp, K., G.L. Godshalk, M.J.Klug. 1976.** Changes in the chemical composition of leaves during processing in a woodland stream. *Ecology* 57: 720-727.
- Tate C.M. 1990.** Patterns and controls of nitrogen in tallgrass prairie streams. *Ecology* 71: 2007-2018.
- Usinger, R.L. 1963.** Aquatic insects of California. University of California Press. Berkeley and Los Angeles.
- Vannote, R. L., G.W. Minshall, K.W. Cummins, J.R. Sedell, y C.E.Cushing.1980.** The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and aquatic Science* 37:130-137
- Wallace, J.B., Vogel, D., Cuffney, T.F.1986** Recovery of a headwater stream from an insecticide induced community disturbance. *J.N.Am.Benthol.Soc.* 5(2):115-126
- Wallace, J.B., Cuffney, T.F., Goldowitz, B.S., Chung, K., Lughart, G.J. 1991.** Long term studies of the influence of invertebrate manipulations and drought on particulate organic matter export from head-water streams. *Verh.Internat.Verein.Limnol.* 24: 1976-1980.
- Ward, J.W., Stanford, J.A. 1983 a.** The intermediate disturbance hypotesis: an explanation for biotic diversity pattern in lotic ecosystems. In  *dynamics of lotic ecosystems* (T.D Fontaine & S.M.Bartell, eds) 347-356. *Ann.Arbor.Scienc.Publ.* Ann.Arbor. Mishigan.
- Webster, J.R., Benfield, E.F., Golladay, S.W., Hill, B.H., Hornick, L.E., Kazmierczak, R.F., Perry, W.B. 1987.** Experimental studies of physical factors affecting seston transport in streams. *Limnol.Oceanogr.* 32 (4): 848-863.
- Zhar, J.H. 1984.** *Biostatistical Analysis.* Prentice Hall, Inc. Englewood, N.J.

## ANEXO 1

### Clasificación Funcional de las Familias de Macroinvertebrados Bentónicos

Orden	Familia	Género	Grupo Funcional
Ephemeroptera	Leptophlebiidae		Col. Fondo
	Baetidae		Col. Fondo
Trichoptera	Hydrobiosidae	Cailloma	Predadores
	Hydropsychidae	Rheochorema	Predadores
	Limnephilidae	Homophylax	Col. Filtrador Fragmentador
Diptera	Athericidae		Predadores
	Chironomidae		Col. Fondo
	Empididae		Predadores
	Simuliidae		Col. Filtrador
	Muscidae		Predadores
Plecoptera	Blephacerae		Pastoreadores
	Gryopterygidae		Pastoreadores
Coleoptera	Perliidae		Predadores
	Elmidae		Col. Fondo
Megaloptera	Corydalidae		Predadores