

Informe final publicable de proyecto

¿El sustento trófico de nuestros arroyos de cabecera subtropicales está dado por las vías autotróficas o heterotróficas?: caso de estudio Arroyo Maldonado.

Código de proyecto ANII: FCE_3_2022_1_172523

Fecha de cierre de proyecto: 01/10/2025

BARRIOS BARRIOS, Margenny Coromoto (Responsable Técnico - Científico)

MEERHOFF SCAFFO, Mariana (Investigador)

MONTOYA, José Vicente (Investigador)

RÍOS TOUMA, Blanca Patricia (Investigador)

SUÁREZ DE LEÓN, Bárbara Andreina (Investigador)

TEIXEIRA DE MELLO RAMIREZ RAMÍREZ, Franco Andrés (Investigador)

TESITORE MANA, Giancarlo (Investigador)

URTADO MORALES, Lucía Belen (Investigador)

BURWOOD NIEVES, Maite (Investigador)

FONTES MESA, María Eugenia (Investigador)

GONZÁLEZ BERGONZONI, Iván (Investigador)

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. CENTRO UNIVERSITARIO REGIONAL ESTE (Institución Proponente) \\\

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. CENTRO UNIVERSITARIO REGIÓN LITORAL NORTE \\\

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. CENTRO UNIVERSITARIO REGIONAL ESTE

Resumen del proyecto

El funcionamiento de los ecosistemas de arroyos es explicado por diversos marcos conceptuales con diverso grado de apoyo empírico. En este sentido, "el concepto río como un continuo", propone que la hojarasca que cae de los árboles es la principal fuente de alimento para los animales en los pequeños arroyos. Por otro lado, el "modelo de productividad ribereña, MPR" sugiere que las algas acuáticas, aunque menos abundantes, pueden ser un recurso alimenticio más importante en comparación con la hojarasca terrestre. La importancia de cada una de estas fuentes de alimento (hojarasca del bosque vs. algas acuáticas) depende de factores como la cantidad de árboles que cubren el arroyo, la diversidad y calidad nutritiva de estos recursos y la capacidad de la fauna acuática (invertebrados, peces y renacuajos) para consumirla y asimilarla. En este estudio investigamos cuál de los dos modelos predomina en las nacientes del Arroyo Maldonado, que tiene vegetación arbórea en sus orillas, comparando invierno y verano. Los resultados mostraron que, aunque la hojarasca era el recurso más abundante en todas partes, su calidad nutricional fue menor que la de las algas. Las hojas fueron la principal fuente de alimento para macroinvertebrados detritívoros en ambas estaciones; sin embargo, las algas fueron más importantes como sustento para otros grupos de macroinvertebrados y peces. Este caso de estudio sugiere que nuestros arroyos se adaptarían más a las predicciones del MPR, ya que ambos recursos fueron fundamentales para sostener las comunidades acuáticas. Además, encontramos que los bosques no solo contribuyen al aporte de recursos, sino que también mantienen las condiciones del hábitat más heterogéneas y limitan el acceso de contaminantes al agua, garantizando el funcionamiento ecosistémico. Se sugieren medidas de conservación y restauración de los bosques ribereños con el fin de garantizar la salud de los sistemas fluviales, particularmente en sus nacientes.

Ciencias Naturales y Exactas / Ciencias de la Tierra y relacionadas con el Medio Ambiente / Oceanografía, Hidrología, Recursos Acuáticos / Ecosistemas fluviales

Palabras clave: recursos basales / redes tróficas / teorías de funcionamiento fluvial /

Antecedentes, problema de investigación, objetivos y justificación.

El funcionamiento de los arroyos y su conexión con los ecosistemas terrestres depende en gran parte de los flujos de organismos, energía y nutrientes (1). Uno de los principales modelos que explican el funcionamiento de los ecosistemas fluviales es el concepto del "Río como un Continuo" (RCC, 2), que señala que en arroyos angostos o de cabecera con gran cobertura del dosel del bosque ribereño, la entrada de radiación solar en el cauce es limitada y, como consecuencia, la incorporación de hojarasca alóctona constituye el principal subsidio energético para las tramas tróficas acuáticas.

En los arroyos más extensos, hay más radiación solar, lo que aumenta la productividad primaria autóctona (PPA) debido al crecimiento de algas del perifiton y plantas acuáticas. Estas algas son el principal recurso base de las cadenas alimenticias acuáticas (2;3). Por el contrario, el "Modelo de Productividad Ribereña" (MPR, 4) postula que los recursos basales autóctonos contribuyen en mayor proporción a la biomasa de la red trófica acuática, a pesar de que la hojarasca se encuentre en mayor proporción en los arroyos de cabecera con denso dosel. Así, el MPR señala que la importancia relativa de un determinado recurso en la biomasa de los consumidores no solo depende de su abundancia o disponibilidad en el sistema, como plantea el RCC, sino que además depende de la calidad nutricional de este (expresado en parte por la relación C:N), siendo mayor en los recursos autóctonos (bajo C:N) en comparación con los alóctonos (alto C:N) (1;4).

Este debate entre modelos de funcionamiento se mantiene en la actualidad debido a los resultados contrastantes, incluso dentro de una misma región bioclimática (1). Por ejemplo, en algunos arroyos de regiones templadas, los recursos alóctonos contribuyen en mayor proporción a la biomasa de la red trófica (5;6). Esto sugiere que la disponibilidad de este recurso es más importante que su calidad nutricional para su asimilación (5). Mientras que en otros arroyos templados y en la mayor parte de los estudios en arroyos tropicales, la PPA puede adquirir mayor importancia en la trama trófica, aun cuando este recurso se encuentre en menor proporción con respecto a la hojarasca (5;7;8;9;10). Una de las razones se debe a que, en el caso de las zonas tropicales, la hojarasca posee mayor variabilidad en cuanto a su calidad y en muchos casos es altamente recalcitrante (11), donde se reporta una menor diversidad de fragmentadores (12).

Los resultados contrastantes entre las regiones también pueden deberse a que pocos trabajos contemplan la variabilidad temporal en la disponibilidad de los tipos de recursos (1;5;9;10). Por ejemplo, en áreas templadas se han observado cambios en la cantidad de diferentes recursos que aportan a la biomasa de los consumidores. En verano, el aumento de la temperatura y la radiación solar favorece el crecimiento de algas, que juegan un papel más importante en las tramas tróficas. En las estaciones más frías, la hojarasca terrestre origina mayormente la biomasa de los consumidores cuando la PPA y la demanda metabólica de estos son menores. Esto refuerza la necesidad de seguir investigando y contrastando ambas teorías, sobre todo en las regiones donde la información sobre el funcionamiento de arroyos de cabecera es escasa.

Otro aspecto importante que puede determinar la importancia de los tipos de recursos en la red trófica es la capacidad de los consumidores para utilizar diferentes fuentes alimentarias (6). Esta capacidad puede relacionarse con los rasgos funcionales, los cuales definen la capacidad de búsqueda y uso de los tipos de recursos (14). Por ejemplo, la construcción de refugios de algunos tricópteros (15) y una mayor locomoción les permite explorar una mayor cantidad de microhábitats en busca de recursos de mayor calidad y evadir depredadores (14;16). Por lo tanto, la relación de rasgos funcionales de los consumidores con la capacidad de utilizar los diferentes tipos de recursos puede ser un aspecto importante en este tipo de estudios y debe ser tomada en cuenta junto con los efectos de la disponibilidad y calidad de los mismos (14;15;17).

En el caso de los arroyos de cabecera subtropicales, como los de Uruguay, se conoce muy poco la importancia de los recursos autóctonos y alóctonos en la biomasa de los consumidores (18;19,20). También se desconoce cómo la variabilidad en la disponibilidad y calidad de los recursos cambia entre diferentes estaciones del año. Además, los factores relacionados con rasgos funcionales son muy poco considerados en este tipo de estudios, a pesar de que pueden aportar información importante sobre el comportamiento de las comunidades de macroinvertebrados y peces ante los tipos de recursos disponibles, así como también sobre las interacciones bióticas entre estos organismos (14;15).

En el contexto internacional, los estudios que analizan la importancia de los diferentes tipos de recursos basales en la red trófica acuática han sido desarrollados mayormente para otras latitudes con resultados contrastantes (5;7;8;9;10). Estas diferencias se relacionan con la variabilidad climática y la heterogeneidad geomorfológica (21), a los diferentes patrones de la vegetación ribereña (ej. pastos versus bosques), así como a la gran diversidad de especies vegetales con características fisicoquímicas particulares. Estas últimas juegan un rol importante en la selección y asimilación en la biomasa de los consumidores acuáticos (22). Los estudios existentes en relación con la importancia de los recursos, tanto en Uruguay como en otros países de la región, se han centrado en grandes ríos (20,23), y en pequeños arroyos se ha reportado la poca participación de los macroinvertebrados fragmentadores en la descomposición de la hojarasca, lo cual puede estar relacionado con la baja calidad nutricional de esta y a una posible preferencia por recursos autóctonos (24;25). Otros estudios donde las nacientes están desprovistas de bosque muestran que los PPA tienen mayor importancia en las tramas tróficas, mientras que en sus tramos medios, la hojarasca alóctona adquiere mayor importancia debido al arrastre desde aguas arriba y a la presencia de cobertura boscosa en estos tramos (26).

En los arroyos subtropicales con presencia de cobertura de bosque, no existe información sobre la importancia de los tipos de recursos basales en las redes tróficas y los factores involucrados. Los arroyos subtropicales se encuentran dentro del bioma de pradera, donde la vegetación predominante consiste en especies herbáceas y gramíneas, y sus nacientes poseen vegetación ribereña con especies leñosas arbustivas y arbóreas (27;28). Así mismo, en los últimos años, se ha visto un incremento del área boscosa en las zonas de sierras donde se ubican las nacientes de la cuenca del Arroyo Maldonado (29;30;31). Estos arroyos también se caracterizan por presentar cauces con sustratos heterogéneos y baja cantidad de sedimentos, de modo que su estudio puede ayudar a generar condiciones de referencia en los programas de biomonitorio en el país. Esta combinación de factores fue ideal para el desarrollo de este estudio, ya que permitió que los análisis de isótopos estables pudieran discriminar entre los recursos alóctonos y autóctonos con mayor precisión, en comparación con los arroyos con altas cantidades de sedimento y un mayor grado de deterioro.

Esta investigación pretendió entender cómo algunas de las teorías propuestas de funcionamiento de arroyos (RCC y MPR) se ajustan más a nuestros arroyos y en comprender la importancia de los distintos recursos basales (autóctono vs. alóctono) en la biomasa de los consumidores (macroinvertebrados y peces) en arroyos de cabecera subtropicales con densa cobertura ribereña. En este caso, la investigación se enfocó en estudiar cómo varían la disponibilidad y calidad nutricional de diferentes fuentes de alimento entre invierno y verano, y su importancia en las tramas tróficas acuáticas. También se consideró evaluar la capacidad de los organismos para explorar y utilizar los recursos, lo cual se realizó mediante rasgos funcionales de los consumidores, especialmente en macroinvertebrados acuáticos.

Los arroyos subtropicales presentan una estacionalidad marcada con amplitud de temperatura, sobre todo entre invierno y verano (32), y muchas de nuestras especies leñosas ribereñas presentan follaje semipersistente con aumento de una pérdida importante de hojas entre otoño e invierno (33). Por lo tanto, seleccionamos estas dos estaciones contrastantes para comparar los efectos de la disponibilidad y calidad nutricional de los diferentes recursos basales en la red trófica. Los resultados de esta investigación proporcionan la base para la construcción de modelos predictivos de respuesta de la red trófica ante diversos escenarios de cambio global (ej., cambios en la disponibilidad de recursos causados por la pérdida del bosque, estrés por la temperatura, déficit hídrico).

Por otro lado, este tipo de estudios podrá ayudar a contrastar el funcionamiento con arroyos donde se haya eliminado el bosque ribereño y permitirá establecer las bases para crear protocolos de monitoreo basados en procesos funcionales (34). Normalmente, los protocolos de monitoreo se han centrado en describir el hábitat y sus organismos. Sin embargo, la perspectiva funcional ofrece una visión más completa para entender la dinámica del sistema ante los estresores antropogénicos. Estos enfoques aún carecen de métodos estandarizados dada la variabilidad en el funcionamiento de los arroyos según la región bioclimática, por lo que es urgente conocer el comportamiento de nuestros arroyos para ser aplicados en planes de gestión y manejo adaptativo.

Objetivo general

Determinar la importancia relativa de los recursos basales alóctonos y autóctonos en el sustento de la red trófica en arroyos de cabecera con densa cobertura del dosel ribereño. Se analizó la influencia de la disponibilidad y calidad de los recursos basales, así como los rasgos funcionales de las comunidades de macroinvertebrados y peces en invierno y verano.

Objetivos específicos.

1. Evaluar la variabilidad en la disponibilidad y la calidad nutricional de recursos de origen alóctono y autóctono entre las estaciones de invierno y verano.

2. Determinar los rasgos funcionales de las comunidades de macroinvertebrados y peces que conforman la red trófica en invierno y verano.
3. Determinar la contribución de los diferentes tipos de recursos basales alóctonos y autóctonos en la biomasa de las tramas tróficas de macroinvertebrados y peces, en las estaciones de invierno y verano.

Metodología/Diseño del estudio

Área de estudio.

La cuenca del Arroyo Maldonado se ubica en los departamentos de Maldonado y Lavalleja, en el sureste de Uruguay. El clima es templado cálido, caracterizado por veranos calurosos y húmedos e inviernos de frescos a suaves (Cfa, sensu Köppen-Geiger), con una temperatura media anual que oscila entre 16 °C y 20 °C y una precipitación promedio de entre 1100 y 1400 mm al año. La temperatura es marcadamente estacional y las precipitaciones se distribuyen uniformemente a lo largo del año, pero presentan una gran variabilidad interanual.

El curso del Arroyo Maldonado discurre por el sistema de sierras de Caracoles, y sus cabeceras se encuentran en las zonas de mayor altitud del país (Cerro Catedral, 513 m.s.n.m.) (35). Los usos dentro de la cuenca, se destinan a la ganadería extensiva y, en menor proporción, a la forestación con eucaliptos y la agricultura (36). Sin embargo, el estado de conservación de la cuenca alta y media es saludable en términos de calidad del agua y biota acuática (23), a pesar del impacto histórico de la introducción de ganado con la colonización europea (36;37).

En Uruguay, los arroyos con presencia de bosque ribereño se limitan mayormente a zonas de nacientes y en parches en tramos medios. Así mismo, en las dos últimas décadas, se ha registrado un aumento del área de cobertura de los mismos, debido a la disminución de la extracción para la elaboración de carbón (30;31;37). Así mismo, los bosques están restringidos a condiciones particulares como cursos de agua, colinas y quebradas o ciertos tipos de suelo (29;31;38;39). Estos bosques están compuestos mayormente por especies paranaenses representadas en un gradiente latitudinal dentro del país, con una tendencia a mayor riqueza en las Quebradas del Norte y Sierras del Este (28;29;31;40), siendo este último sitio donde se distribuyen los arroyos del presente estudio.

Los arroyos seleccionados (n = 7) se encuentran en microcuencas independientes en las zonas de cabeceras del Arroyo Maldonado. Estos sitios presentan una alta cobertura del bosque con variaciones en la cobertura del dosel sobre los cuerpos de agua. Los criterios de selección de estos sitios se basaron en arroyos con condiciones de buena calidad del agua, buen estado de conservación del hábitat acuático y ribereño (ver Obj. Esp. 1) y un área del bosque de la microcuenca mayor a 73 ha. También la accesibilidad a los arroyos fue un factor importante en la selección.

Objetivo específico 1

Estado de conservación del hábitat ribereño: Se evaluó la conservación del bosque ribereño usando el índice de calidad de riberas (RQI; 32,33), ajustado a las condiciones de arroyos y bosques ribereños del país (41). Este índice integra aspectos estructurales y de funcionamiento del bosque (ej., continuidad longitudinal del bosque, composición y estructura de la vegetación, la regeneración natural de la vegetación leñosa y otras métricas). A cada uno de estos aspectos se le da un valor de entre 0 y 10, siendo 10 el valor asociado a la mejor condición de cada métrica. La sumatoria de estos valores da como resultado un valor final que describe el estado de la ribera y su condición ecológica (Tabla 1).

1.2 Composición de las especies leñosas que componen el bosque ribereño: Se realizó un relevamiento cuantitativo y cualitativo de la abundancia y la riqueza de especies (S) leñosas. Para ello, se utilizó y adaptó el método de punto centro cuadrado (PCC) o cuadrantes centrados (42). Este método consistió en

ubicar tres transectos de 20m perpendiculares y a ambos lados de la longitud del arroyo (n= 3 transectos por sitio). Se colocaron transectos al azar a ambos lados del arroyo y dentro de un transecto de 50 metros a lo largo de este, donde se tomaron muestras de los elementos acuáticos (recursos basales, macroinvertebrados y peces).

En cada transecto, se ubicaron tres puntos y en cada uno se trazaron cuadrantes de 0.5 m² (Norte, Sur, Este, Oeste) separados a 10 metros aproximadamente de cada uno y ubicados en el borde del arroyo, en la mitad y al final de la línea de transecto. En cada cuadrante, se registró un individuo vegetal leñoso (usualmente con DAP \geq 2.5 cm) más cercano al punto central. A cada individuo, se tomaron medidas de diámetro a la altura de pecho (DAP), altura y la distancia al punto central. Se tomaron muestras de vegetación utilizando un descopador y tijeras de podar. Las muestras fueron prensadas, secadas y finalmente herborizadas con el fin de obtener un catálogo de las especies y un herbario de referencia. Se estimó el índice de Valor de Importancia (IVI) que sintetiza los parámetros de dominancia, densidad y frecuencia de una especie; dichos parámetros se presentan en la Tabla 2.

Análisis estadísticos: Se analizaron los valores de densidad relativa de especies leñosas usando un clúster jerárquico basado en la distancia de similitud de Bray-Curtis y el método de Ward. En este método, cada muestra (arroyo) crea su propio clúster y busca fusionar los clústeres que minimicen el incremento en la suma total de varianzas. También se calculó la correlación cofenética, que mide cuánto se mantienen las distancias originales en el dendrograma resultante.

1.3. Área del bosque ribereño y cobertura del dosel sobre el arroyo: Se emplearon técnicas de Sistema de Información Geográfica para estimar parámetros del paisaje, como el área de las microcuencas para cada sitio (área total (ha) desde el punto de muestreo y aguas arriba) y su porcentaje de cobertura de la vegetación ribereña y del uso de suelo. También se estimó para cada punto de muestreo la distancia longitudinal del cauce con respecto a la naciente más lejana, la pendiente de la cuenca, densidad de drenajes y porcentaje de usos del suelo con fines productivos. Para ello, se utilizaron las capas de vegetación extraídas de la plataforma <https://uruguay.mapbiomas.org/> y se procesaron con el uso del software QGIS (43).

En el cauce, se estimará el porcentaje de cobertura del dosel sobre el arroyo por medio de fotografías tomadas sobre el nivel del arroyo hacia el dosel utilizando la aplicación GLAMA (Gap Light Analysis Mobile App; 44;45).

1.4. Muestreos del hábitat acuático: Los muestreos se realizaron solo una vez en las dos estaciones con temperatura y radiación (horas luz) contrastantes (invierno de 2023 y verano de 2024). En cada arroyo, se tomó un tramo de 50 metros donde se midieron las características fisicoquímicas del agua (oxígeno, sólidos disueltos, conductividad, temperatura, pH y nutrientes). En este segmento, se trazó una línea perpendicular al cauce cada 10 metros, donde se determina su ancho total. Además, se marcó un cuadrante de 25 x 25 cm cada 25 cm, donde se estimaron los componentes del microhábitat: tipos de sustrato, profundidad del agua y cobertura de macrófitas (46). El estudio de las características del microhábitat permite separar el efecto local de los efectos a mayor escala (cobertura del bosque y del dosel).

Análisis estadísticos: Se realizaron dos análisis de componentes principales (PCA) para observar si existen gradientes de los sitios entre 1) las variables fisicoquímicas del agua, la riqueza de especies leñosas y el IQR, y 2) entre el hábitat local. Previo a la realización de los PCA, se seleccionaron las variables a utilizar en base a un análisis de correlación múltiple. Luego, se aplicó una prueba de esfericidad de Bartlett a dichas variables para evaluar si la matriz de correlación de los datos es adecuada para el PCA.

1.5. Muestreos de recursos basales: En cada línea perpendicular (transectas cada 10m) utilizada para describir el ambiente dentro del arroyo, se seleccionó al azar uno de los cuadrantes de 25x25 cm donde se

ubicó una red Surber y se colectaron los recursos basales (macrófitas y hojarasca y otros restos vegetales como materia orgánica particulada gruesa-MOPG) para determinar su biomasa (47-49) y, mediante el uso de un BenthosTorch® (40), se estimó la biomasa de los componentes del perifiton (algas verdes, diatomeas y cianobacterias). En total, se extrajeron 6 muestras con la red Surber por arroyo (6 réplicas/arroyo * 2 estaciones, n = 84 en total). Los recursos colectados fueron identificados taxonómicamente (macrófitas y, en lo posible, hojarasca, basándolos en el herbario de referencia).

Para el análisis de isótopos estables, se colectaron estos tres tipos de recursos en puntos aleatorios dentro de la transecta de 50 m. Se identificó cada tipo de recurso (hojarasca y macrófitas), las muestras fueron secadas (60°C) y luego se tomaron muestras del material seco para dichos análisis (Obj. Esp. 3). En el caso del perifiton, se seleccionaron 4 piedras al azar y se raspó el perifiton. Este fue depositado en frascos de 100 ml y en el laboratorio, se filtró el material; en lo posible, se retiró partículas de detritos o invertebrados y fue secado a 60 °C para obtener muestras para análisis de isótopos estables. Para la MOPF en suspensión, se usó un volumen específico y se filtró con filtros de fibra de vidrio Whatman (GF/F) (21). Se midió el PSLC del material recolectado. También se filtró agua utilizando redes de fitoplancton y zooplancton para obtener MOPF. Este material fue secado (60 °C) para obtener muestras de isótopos estables. Se examinó la MOPF bajo un microscopio para ver su composición y así identificar si había más algas o material particulado de origen terrestre en la muestra. Esto ayudó a clasificarla como fuente autóctona o alóctona.

Objetivo específico 2.

2.1 Muestreo de la comunidad de macroinvertebrados y peces: La comunidad de macroinvertebrados se colectó dentro de la red Surber al momento de muestrear los recursos basales (50). El material colectado fue transportado en frío al laboratorio, donde los macroinvertebrados fueron contados, medidos e identificados taxonómicamente, y por medio de modelos de regresión se estimó la biomasa (51). En el tramo de 50m, se muestrearon los peces (también renacuajos) mediante pesca eléctrica (50 pulsos) (52). Los peces recolectados fueron eutanasiados con una solución de eugenol, siguiendo los procedimientos aprobados por la CHEA (53), y se conservaron en formol (10% de concentración) después de retirar tejido para los análisis de isótopos (d13C, d15N). En el laboratorio, se realizaron la identificación taxonómica, conteo, determinación de tallas y biomasa de peces (54). Para ambas comunidades se determinó, mediante la revisión bibliográfica, los rasgos funcionales (55;56). Cada grupo fue codificado según su relación con cada rasgo (de 0 a 3). Para los macroinvertebrados, se usó la frecuencia promedio de la relación de cada subgrupo para cada rasgo para crear el índice de diversidad funcional (17). En el caso de los peces, solo se estimaron los rasgos tróficos funcionales por especie, ya que no se pudo calcular la diversidad funcional debido a que, en varios sitios, solo se registró una o dos especies de peces.

Objetivo específico 3.

3.1 Estructura trófica de las comunidades acuáticas: Se realizaron análisis de isótopos estables (d13C y d15N) a una muestra representativa de las especies de macroinvertebrados y peces (57;58), y de todas las fuentes autóctonas y alóctonas. La contribución de los diferentes recursos a la red se analizó por medio de modelos de mezcla bayesianos. Estos modelos utilizan el porcentaje de isótopos pesados y livianos de d13C y d15N de los consumidores y recursos basales, así como los valores de fraccionamientos tróficos observados en la literatura (58). Estos análisis se realizaron usando los paquetes MixSIAR, SIBER y tRophic Position en el software R. Para corroborar el consumo directo de fuentes autóctonas y alóctonas, se realizaron análisis de contenido estomacal en las especies más representativas de macroinvertebrados (particularmente fragmentadores) y en todas las especies de peces y renacuajos.

Resultados, análisis y discusión

Objetivo específico 1

1.1 Estado de conservación del hábitat ribereño

El RQI indicó que la mayoría de los sitios tienen una condición ecológica regular, con varios atributos degradados o amenazados (Tabla 3).

Solo un arroyo (A3) mostró un estado pobre, aunque se aclara que se muestreó en su tramo más degradado y que aguas arriba/abajo tiene mejor cobertura.

1.2 Composición de las especies leñosas que componen el bosque ribereño:

Se identificaron 16 familias y 27 especies de plantas leñosas, de las cuales tres de ellas aún están en revisión para su identificación (Sp20, Sp3 y Sp9).

El arroyo A2 tuvo la mayor riqueza de especies ($S=18$), mientras que el A3 la menor ($S=8$).

La familia Myrtaceae fue la más diversa.

La Aruera (*Lithraea brasiliensis*) fue la ecológicamente más importante (mayor IVI) en casi todos los sitios, ya que además de ser una de las más dominantes, también obtuvo los valores más altos de densidad y frecuencia.

Otras especies clave en función de su dominancia o densidad fueron el arrayán- *Blepharocalyx salicifolius*, el canelón- *Myrsine coriacea*, el blanquillo- *Sebastiania commersoniana* y el coronilla- *Scutia buxifolia* (Tabla 4; Figura 2).

Se identificaron dos grupos principales de arroyos en función de la comunidad del bosque: Grupo 1: Arroyos A4, A2, A1 y A3 (siendo A1 y A3 los más similares). Grupo 2: Arroyos A7, A5 y A6 (A5 y A6 más similares). La diferencia entre estos grupos, y la mayor distancia de sitios como A4, A2 y A7 dentro de ellos, se explica por la presencia exclusiva o la alta densidad de especies particulares en cada arroyo. Por ejemplo, A2 se distingue por especies como *Baccharis dracunculifolia*, *Myrsine coriacea*, *Myrsine laetevirens* y las aún no identificadas. A7 se caracteriza por una alta cantidad de *Sebastiania commersoniana* (Figura 3).

1.3 Área del bosque ribereño y cobertura del dosel sobre el arroyo:

La cobertura de bosques cerrados con especies de árboles y arbustos fue, en la mayoría de los casos, elevada en comparación con otros usos del suelo y se muestra un gradiente cubriendo entre un 72.2 y un 22.6 % del área total de las microcuencas por sitio (Tabla 2; Figura 4).

Se pudo observar que existe un gradiente de cobertura del dosel del bosque sobre los cuerpos de agua (Figura 5) con poca variación entre las estaciones, aunque se observan mayores valores en verano. Este gradiente del dosel no se corresponde con el de cobertura total del bosque (Figura 6), lo cual se debe a que en los tramos muestreados, presentaron parches sin cobertura del dosel (Tabla 3; Figura 5).

Los valores promedio de cobertura del dosel en invierno estuvieron entre 0-78.3%, mientras que en verano estuvieron entre 3-87.6%. Esto podría relacionarse con la presencia de especies con follaje semipersistente, el cual incrementa la tendencia a la pérdida de hojas en periodos de bajas temperaturas.

1.4. Caracterización del hábitat acuático:

1.4.1. Parámetros físico-químicos del agua:

Fósforo total (PT): Los valores fueron generalmente bajos (5.9-56.6 $\mu\text{g/L}$ en invierno y 9.3-49.9 $\mu\text{g/L}$ en verano). Solo los sitios A4 (invierno) y A5 (ambas estaciones) superaron el límite permitido de 25 $\mu\text{g/L}$ (DINACEA, Decreto 253-79, Ley de código de agua) (Tabla 4).

En cuanto a los valores de nitrógeno total (NT), nitrógeno total disuelto (NTD) y nitrato ($\text{NO}_3\text{-N}$), los de invierno estuvieron dentro de un rango de 297.7 - 458.9 $\mu\text{g/L}$, 248.1 - 458.9 $\mu\text{g/L}$ y 135.1-303.1 $\mu\text{g/L}$, respectivamente. Para verano, los valores estuvieron entre 297.7-459 $\mu\text{g/L}$, 272.9-434.2 $\mu\text{g/L}$ y 191.1-33.1, respectivamente. Todas las concentraciones de nitrato ($\text{NO}_3\text{-N}$) estuvieron dentro del rango aceptable por la ley (hasta 1000 $\mu\text{g/L}$) (Tabla 4).

Amonio (NH₄-N): Presentó concentraciones bajas en ambas estaciones con rangos entre 1.3-18.9 µg/L en invierno y entre 0-9.1 µg/L en verano (Tabla 4).

pH: Todos los valores se mantuvieron dentro del rango legal aceptable de la ley de código de aguas (6.5-8.5), con valores entre 7.46 y 8.54 en invierno y 6.63 y 8.52 en verano (Tabla 4).

Oxígeno disuelto (OD): Aunque la mayoría de los valores (invierno: 10.1 - 10.8 y verano: 4.1 - 26.3 mg/L) estuvieron por encima del mínimo aceptable (5 mg/L), varios sitios en verano presentaron valores por debajo de este estándar (desde 4.1 mg/L) (Tabla 4).

El análisis de gradientes ambientales (PCAs) reveló:

Diferencias estacionales entre invierno y verano debido a cambios en las variables del agua y del bosque ribereño a escala de tramo.

Verano: Aumento de nutrientes (NO₃-N y PO₄-P) y conductividad.

Invierno: Aumento de oxígeno disuelto (OD) y amonio (NH₄-N) (Figura 7a).

El sitio A2 se destacó por tener una mayor conservación del bosque ribereño y la mayor riqueza de especies leñosas (Figura 7a).

Aunque los sitios fueron en general similares, hubo más diferencias en verano, debido a un aumento en la cantidad de macrófitas, especialmente en los sitios con poca cobertura del dosel (A3). En invierno, predominaron el detrito vegetal y la biomasa de algas (cianobacterias y diatomeas) (Figura 7b).

1.5. Disponibilidad de recursos basales:

Material alóctono (hojarasca):

La biomasa de hojarasca fue mucho mayor que la de los productores primarios acuáticos (PPA) (Figura 8).

No hubo diferencias significativas entre invierno y verano ni un patrón claro en la biomasa de los recursos en función de la cobertura del bosque o del dosel ribereño.

Composición del material alóctono: Se observó una mayor biomasa de hojarasca, seguida por material leñoso (ramas y corteza), raíces y semillas/frutos (Figura 9).

Composición de hojarasca: Se identificaron 30 especies, predominantemente árboles y arbustos, y algunas especies herbáceas y epífitas. En el caso del análisis de su biomasa, se encontró que hubo una alta variabilidad entre las especies, los sitios y las estaciones.

Las especies con mayor biomasa (superior a 50 g/m²; Figura 10) fueron: *Allophylus edulis* (Chal-chal), *Xylosma tweediana* (Espina corona), *Myrsine coriacea* (Canelón colorado), *Myrsine laetevirens* (Canelón), *Eugenia uruguayensis* (Guayabo blanco), *Salix humboldtiana* (Sauce criollo), *L. brasiliensis* (Aruera), *Daphnopsis racemosa* (Envira) y la Carne de vaca.

Comunidad de perifiton (Figura 11):

Algas verdes: Mayor crecimiento en sitios con menos cobertura ribereña (A3, A4), especialmente en verano.

Cianobacterias: Crecimiento uniforme, sin diferencias entre cobertura o estaciones.

Diatomeas: Fueron el grupo más abundante. Presentaron mayor biomasa en invierno y en sitios con mayor cobertura del bosque.

Seston:

A pesar de que no se cuantificó la cantidad de seston, se analizó cualitativamente su composición en dos fracciones (20 y 50 µm), de las cuales solo se consideró la más pequeña (20 µm) como recurso basal, ya que estuvo compuesta por detrito fino (o materia orgánica particulada fina) y algas.

La fracción más grande (50 µm) estuvo compuesta por una mezcla de detrito y macroinvertebrados y fue descartada para el análisis de isótopos.

Calidad nutricional (relación C:N) del stock de recursos (Figura 12):

Los recursos alóctonos presentaron una relación C:N mucho más alta (menos nutritiva) que los PPA.

La hojarasca mostró una mejora en su calidad (disminución de C:N) en invierno.

Los PPA y el seston tuvieron las relaciones C:N más bajas (más nutritivas), especialmente en verano.

Objetivo específico 2.

2.1 Caracterización de la comunidad de macroinvertebrados:

Composición general:

Se identificaron 74 familias, principalmente de insectos, seguidos de crustáceos, moluscos y anélidos.

La composición varió significativamente entre verano e invierno (PERMANOVA = $F = 2.09$, $p = 0.005$), pero no mostró un patrón claro relacionado con la cobertura del bosque ribereño (Figura 13).

Diversidad taxonómica y funcional:

No hubo diferencias significativas en la diversidad taxonómica o funcional entre arroyos o estaciones (Figura 14).

Se observó una tendencia a una mayor abundancia en sitios con menor cobertura de dosel (A3, A4), posiblemente por un aumento de la productividad y recursos de mejor calidad (PPA).

Fragmentadores (consumidores de hojarasca):

Se identificaron 9 familias de fragmentadores. Sin embargo, algunas de ellas (Aeglidae, Hyalellidae) presentaron hábitos más amplios, ya que también pueden alimentarse de algas y algunos macroinvertebrados (ver análisis de contenido estomacal).

Hubo una alta variabilidad en su abundancia entre sitios y estaciones (Figura 15a). Por ejemplo, los más abundantes en verano fueron Hyalellidae y Aeglidae, mientras que Gripopterygidae fue muy abundante y solo estuvo presente en invierno.

Otras familias (Tipulidae, Ptilodactylidae, Odontoceridae, Asellidae) estuvieron presentes solo en invierno y en muy bajas abundancias.

Se observó una tendencia a una mayor biomasa y tallas más grandes en invierno, especialmente en Aeglidae y Calamoceratidae (Figura 15b,c).

2.2 Comunidad de peces:

La biomasa total de peces fue más alta en los sitios con cobertura media del bosque ribereño (A3) (Figura 16a).

Los peces de mayor tamaño se encontraron en sitios con alta y media cobertura del bosque.

Las especies con mayor biomasa total fueron: *Cnesterodon decemmaculatus*, *Bryconamericus iheringii* y *Heptacterus mustelinus* (la especie de mayor tamaño) (Figura 16b).

Las especies menos abundantes (ej., *Ancistrus taunayi*, *Characidium rachovii*, *Astyanax laticeps* y *Rineloricaria longiscauda*) se encontraron principalmente en sitios con cobertura moderada del bosque (Figura 17).

Objetivo específico 3.

3.1 Estructura trófica de las comunidades de macroinvertebrados fragmentadores (Figura 18):

Dieta principal: Se observó un mayor consumo de hojarasca terrestre (MOPG) y detrito fino (MOPF) (resultado de la fragmentación de la hojarasca).

Dieta oportunista: Algunos fragmentadores no fueron consumidores exclusivos de hojarasca, ya que también se alimentan de algas. Fragmentadores como Aeglidae e Hyalellidae también se alimentan de insectos (Diptera y Ephemeroptera), zooplancton (Copepoda) e incluso restos de peces (escamas).

Variación estacional: En invierno aumentó el consumo de hojarasca en todos los taxones, probablemente debido a la mayor disponibilidad de este recurso y su mejor calidad nutricional (medida por la disminución de la relación C:N).

3.2. Estructura trófica de las comunidades de vertebrados (renacuajos y peces) (Figura 19).

Diversidad estacional: La dieta de los peces y renacuajos fue más diversa en verano en comparación con el invierno.

Invierno: La alimentación se basó principalmente en materia particulada fina, macroinvertebrados acuáticos y material terrestre.

Verano: Aumentó el consumo de material vegetal e insectos terrestres, plancton (fitoplancton y zooplancton) y detrito fino.

3.3 Análisis de las señales isotópicas de los recursos basales y de los consumidores de la trama trófica.

Recursos basales (Figura 20):

Las señales isotópicas de C fueron diferentes solo entre la hojarasca, el perifiton y el seston. Otros componentes alóctonos (leñosos, semillas y raíces) fueron similares a las macrófitas, musgos y algas filamentosas. Por lo tanto, se usaron los recursos que no se mezclan en las señales de C (hojarasca, seston y perifiton), ya que ayudan a comparar mejor si la biomasa de los consumidores es de origen foráneo o local. Además, estos fueron los recursos basales que se encontraron en las dietas tanto de peces como de invertebrados.

3.4 Proporción de la contribución de los recursos basales a la biomasa de los consumidores

Los biplots de isótopos estables (Figura 21), tras considerar el fraccionamiento trófico, mostraron que muchos de los consumidores en invierno (Figura 21a) presentaron señales isotópicas similares a las de la hojarasca, en lugar de las de las algas. Sin embargo, la mayoría de los peces tienden a acercarse más al perifiton y seston. Por el contrario, en verano (Figura 21b) no hay una separación muy clara en los peces, pero una más cerca de las señales isotópicas del perifiton y el seston; mientras que muchos invertebrados, en especial los fragmentadores, tienden a acercarse más a la hojarasca.

Los modelos de mezcla bayesianos (Figura 22) muestran que todos los peces presentan altos niveles de autoctonía en invierno y en verano, sobre todo los grupos detritívoros (ej., *A. taunayi* y *Rineloricaria longiscauda*). En el caso de los macroinvertebrados, estos mostraron un mayor nivel de autoctonía en verano e invierno, a excepción de los fragmentadores detritívoros y herbívoros + detritívoros.

Conclusiones y recomendaciones

Estado de conservación del hábitat ribereño

El RQI indicó que la mayoría de los sitios tienen una condición ecológica regular, con varios atributos degradados o amenazados. Esto demuestra la vulnerabilidad de los bosques a las intervenciones antrópicas sostenidas o incrementadas durante 300 años (ej., introducción de ganado en la cuenca, aumento del área de forestación con *Eucalyptus* e invasión de especies exóticas, (60) y al cambio climático que promueve modificaciones que facilitan cambios en la composición de especies y un aumento de los procesos erosivos y permeabilidad del suelo promovidos por cambios en los patrones de lluvias y de temperatura. Dichas alteraciones se traducen muchas veces en pérdida de la heterogeneidad del hábitat acuático por el aumento de ingresos de sedimentos, menor cobertura del dosel y reducción de entrada de material alóctono de especies nativas que contribuye con los subsidios energéticos en las tramas tróficas acuáticas.

Recomendación: Debido a que los parches remanentes de bosques nativos se encuentran en situación crítica, se recomiendan medidas de conservación urgentes, como generar áreas buffer sin ingreso permanente de ganado, permitiendo una recuperación o restauración pasiva. También se recomiendan medidas de restauración y monitoreo de las coberturas boscosas y la evaluación visual de sus atributos para evaluar el proceso de recuperación.

Composición de las especies leñosas que componen el bosque ribereño:

Nuestros resultados sobre estudios de diversidad de bosques contribuyen a generar información sobre los bosques serranos, los cuales se encuentran en un área de transición entre la zona subtropical y templada, y donde los estudios son más escasos (29;36).

La alta riqueza dentro de la familia se observó en varios estudios de bosques serranos de Uruguay (29;31).

Una de las especies más importantes fue la aruera (*L. brasiliensis*) debido a sus valores del IVI, densidad y frecuencia. Esta especie se caracteriza por tener altas concentraciones de ácidos tánicos y compuestos fenoles y flavonoides que pueden afectar las tasas de consumo y asimilación de la hojarasca por parte de macroinvertebrados fragmentadores (61).

El estudio indica la presencia de invasión de especies exóticas como el *Ligustrum lucidum* (ligustro); que pueden tener implicaciones en el funcionamiento ecosistémico. En otras regiones se ha evidenciado que algunas plantas invasoras en las riberas pueden promover cambios en la entrada de recursos alóctonos que pueden afectar la fauna acuática (62;63).

Recomendaciones: Fortalecer el monitoreo de bosques y evaluar posibles estrategias de erradicación de especies exóticas, impulsar la restauración y reintroducción de especies nativas y evaluar el impacto de especies exóticas y de nativas con altos contenidos de metabolitos secundarios (compuestos defensivos que pueden hacer a los recursos menos palatables) sobre la descomposición y sobre su consumo y asimilación por macroinvertebrados fragmentadores.

Área del bosque ribereño y cobertura del dosel sobre el arroyo:

A pesar de que la calidad del área ribereña se encuentra en una condición regular, la cobertura de bosques cerrados con especies de árboles y arbustos fue, en la mayoría de los casos, elevada en comparación con otros usos del suelo. Esto representa un valor importante a conservar y resalta la necesidad de priorizar estas áreas para conservación y monitoreo.

Las diferencias en la cobertura del dosel ribereño sobre los cauces entre las estaciones invierno-verano sugieren una relación entre la diversidad de especies reportadas con follaje semipersistente (ej., *E. uruguayensis*) (64).

En general, se observó una alta cobertura del dosel con presencia de claros o entradas de luz sobre el cuerpo de agua. Por lo que, además del aporte de hojarasca desde los arroyos, este ingreso de luz permite el crecimiento del perifiton en los sedimentos y aumenta la heterogeneidad en los tipos de recursos.

Parámetros físico-químicos del agua:

La calidad del agua fue en general buena, con excepciones puntuales de altas concentraciones de fósforo y bajo oxígeno disuelto en verano. No obstante, dichos cambios estacionales pueden estar relacionados con un efecto de aumento de la temperatura y disminución del caudal (65).

La presencia de bosque ribereño como zona buffer es una barrera que limita la escorrentía y entradas de nutrientes desde las zonas productivas hasta los arroyos.

Características del hábitat acuático:

La limitada variabilidad en las características del hábitat local, junto con la presencia de diversos sustratos, plantas acuáticas y cobertura del dosel, indica que las nacientes de la cuenca disponen de hábitats heterogéneos y estables, lo que representa un valor ecológico importante para la conservación y el mantenimiento de la biodiversidad.

Disponibilidad de recursos basales:

La alta disponibilidad de hojarasca en todos los sitios, incluso en aquellos con baja cobertura del dosel ribereño, indica que la mayor parte del material alóctono proviene no solo de la caída directa desde el

dosel, sino también del arrastre lateral y del aporte desde tramos aguas arriba, lo que asegura un suministro constante de nutrientes y recursos para el sistema.

Recomendaciones: Se recomienda analizar la dinámica espacio-temporal de la hojarasca desde las nacientes hasta su trayecto aguas abajo, con el fin de identificar patrones de almacenamiento o deposición y transformación (9;66). Asimismo, resulta prioritario realizar experimentos de descomposición con las especies de mayor biomasa, como chalchal, espina corona, canelón, guayabo del país, sauce criollo y aruera, ya que su descomposición influye directamente en la disponibilidad de nutrientes y en la alimentación de los macroinvertebrados fragmentadores, potencialmente impactando la función ecológica de los arroyos.

Diversidad taxonómica y funcional de macroinvertebrados y peces:

No hubo diferencias significativas en la diversidad taxonómica o funcional de la comunidad de macroinvertebrados entre arroyos o estaciones. La presencia de fragmentadores sugiere que el recurso alóctono es utilizado e incorporado en las tramas tróficas. No obstante, estos también son capaces de incorporar otros tipos de recursos (ej., PPA e incluso otros invertebrados).

Asimismo, se encontró una mayor riqueza y mayores tallas de organismos fragmentadores en invierno, lo que sugiere que puede existir un mayor aprovechamiento del material alóctono en esta estación. Esto puede estar relacionado, por un lado, con la composición específica de hojarasca que entra a los arroyos y a un posible mayor acondicionamiento por parte de la comunidad microbiana en invierno. Algunos trabajos han reportado que hay una mayor actividad de hifomicetos acuáticos en invierno, los cuales facilitan el acondicionamiento de la hojarasca y su posterior utilización por los fragmentadores (ej., 67). Otro aspecto relacionado puede ser la sincronización de fases del ciclo de vida de algunos macroinvertebrados (mayormente insectos) con la época de mayor stock de hojarasca disponible. Este último aspecto es poco conocido en los arroyos subtropicales y se recomienda profundizar su estudio.

Las comunidades de peces resultaron muy simplificadas en términos de diversidad taxonómica e incluso con menos de dos especies para algunos sitios, por lo que impidió calcular índices de diversidad funcional. Esto puede deberse a barreras naturales y la poca dispersión de las especies en sectores de la cuenca alta, ya que se registra un aumento del número de especies aguas abajo (datos aún no publicados).

El sitio A3 presentó la mayor abundancia y riqueza de peces, asociado a una cobertura ribereña moderada y a un mayor desarrollo de algas verdes, lo que sugiere que una PPA más elevada favorece la biomasa de peces en arroyos de nacientes. No obstante, los peces con mayor talla estuvieron presentes en sitios con mayor cobertura ribereña, donde se alimentan mayormente de macroinvertebrados (ej., *H. mustelinus*). Otros estudios sugieren que cuando hay una menor productividad primaria de los arroyos, estos suelen tener dietas más generalistas, alimentándose de detrito y macroinvertebrados (19;20;68).

Recomendaciones: Analizar patrones de diversidad funcional a lo largo del gradiente longitudinal de la cuenca y relacionarlos con la dinámica y recambio de los recursos.

Dieta de macroinvertebrados, renacuajos y peces y su relación con la incorporación en la biomasa.

En el análisis de contenidos estomacales se encontró una alta cantidad de detrito en los macroinvertebrados fragmentadores y renacuajos; muchos de estos tienen la capacidad de variar su dieta con otros ítems alimenticios como PPA y macroinvertebrados, en especial en la estación verano. Esto puede estar asociado a la baja calidad de la hojarasca en términos de C:N comparado con los PPA. Además, un mayor crecimiento de algas verdes en verano puede promover cambios en la dieta de los organismos.

También se notó una gran inclusión de la PPA en varios grupos de macroinvertebrados, mientras que en los detritívoros, las hojas secas siguieron siendo el recurso más importante en ambas estaciones. Esta

diversificación en la dieta y asimilación de los diferentes recursos indica que la hojarasca es un recurso clave, aunque, según el Modelo de Productividad Ribereña, la PPA local puede ser más importante a pesar de encontrarse en menor proporción. Esto también sugiere que la comunidad de macroinvertebrados ha sufrido cambios funcionales entre los taxones para ajustarse a la disponibilidad y diversidad de recursos. En el caso de los peces, también se observó una variabilidad en la dieta entre las especies y la hojarasca fue parte importante en la dieta. No obstante, los análisis de isótopos estables revelaron que la biomasa de los peces está mayormente conformada por los PPA, lo cual está asociado a que son recursos de mayor calidad que suplen mejor sus requerimientos nutricionales.

La cobertura ribereña y del dosel sobre los cauces promueve hábitats más heterogéneos y aporta un importante subsidio energético a través de la hojarasca. Esta es utilizada por los organismos acuáticos con variaciones estacionales en algunos consumidores. No obstante, la presencia de otros recursos resulta indispensable, ya que los análisis de isótopos indican una diversidad en la asimilación por diferentes recursos, evidenciando un alto patrón de omnivoría consistente con hallazgos reportados en otros estudios (19;20;26).

Recomendaciones: Realizar experimentos de preferencias alimentarias de organismos clave que utilicen la hojarasca como principal recurso para entender sus necesidades energéticas y comportamientos como tasas de crecimiento y asimilación.

Los resultados muestran que, aunque muchos sitios presentan una condición ecológica regular y ciertas amenazas sobre los bosques ribereños, estos ecosistemas mantienen hábitats heterogéneos y un aporte constante de recursos alóctonos y autóctonos que sostienen la estructura y función de las comunidades acuáticas.

La disponibilidad de hojarasca y producción primaria autóctona varía estacionalmente, lo cual se relaciona con los análisis de contenidos estomacales por parte de la fauna acuática, en especial los macroinvertebrados. En este caso, observamos que los fragmentadores consumen mayormente hojarasca en ambas estaciones, mientras que otros grupos de macroinvertebrados incorporan PPA en verano, aprovechando su mayor calidad nutricional.

Los modelos de mezcla bayesianos confirman que todos los peces y los renacuajos muestran una alta incorporación de PPA en su biomasa en invierno y, en verano, aunque también incorporan recursos alóctonos, especialmente los detritívoros. En macroinvertebrados, la preferencia por el uso de recursos autóctonos predominó en ambas estaciones, excepto en fragmentadores (estrictos detritívoros y omnívoros), que incorporan mayormente hojarasca.

Estos resultados se ajustan al Modelo de Productividad Ribereña (MPR), que destaca la importancia de la calidad en lugar de la cantidad de los recursos. También coinciden con la teoría del río continuo (RCC) en arroyos de cabecera para el grupo de fragmentadores.

Los patrones de diversidad funcional y omnivoría observados reflejan ajustes funcionales de las comunidades de macroinvertebrados frente a la disponibilidad de recursos. Estos hallazgos permiten definir recomendaciones concretas para la conservación y gestión: fortalecer el monitoreo y restauración de bosques ribereños, controlar especies exóticas, evaluar la dinámica espacio-temporal de la hojarasca y su descomposición, y estudiar preferencias alimentarias de organismos clave para optimizar la función ecológica de los arroyos.

Referencias bibliográficas

1. Marcarelli, et al. 2011. Quantity and quality: unifying food web and ecosystem perspectives on the role of resource subsidies in freshwaters. *Ecology*, 92(6):1215-1225.
2. Vannote et al. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(1):130-137.
3. Bell et al. 2013. Distribution of invertebrates within beds of two morphologically contrasting stream macrophyte species. *Fundamental and Applied Limnology*, 183(4):309-321.
4. Thorp & Delong. 2002. Dominance of autochthonous autotrophic carbon in food webs of heterotrophic rivers. *Oikos*, 96:543-550.
5. González-Bergonzoni et al. 2018. Riparian forest modifies fuelling sources for stream food webs but not food-chain length in lowland streams of Denmark. *Hydrobiologia*, 805(1):291-310.
6. Collins et al. 2016. The importance of terrestrial subsidies in stream food webs varies along a stream size gradient. *Oikos*, 125:674–85.
7. Moulton. 2006. Why the world is green, the waters are blue and food webs in small streams in the Atlantic rain- forest are predominantly driven by microalgae? *Oecologia Australis*, 10:78–89.
8. Lau et al. 2009. Are autochthonous foods more important than allochthonous resources to benthic consumers in tropical headwater streams? *Journal of the North American Benthological Society*, 28:426–439.
9. Neres & Lima et al. 2017. Allochthonous and autochthonous carbon flows in food webs of tropical forest streams. *Freshwater Biology*, 62(6):1012-1023.
10. Tonin et al. 2017. Plant litter dynamics in the forest-stream interface: precipitation is a major control across tropical biomes. *Scientific Reports*, 7(1):10799.
11. Boyero et al. 2017. Riparian plant litter quality increases with latitude. *Scientific Reports*, 7(1):1-10.
12. Boyero et al. 2011. Global patterns of distribution in stream detritivores: implications for biodiversity loss in changing climates.
13. Junker & Cross. 2014. Seasonality in the trophic basis of a temperate stream invertebrate assemblage: importance of temperature and food quality. *Limnology and Oceanography*, 59:507–518.
14. Thorp. 2015. Functional relationships of freshwater invertebrates. In Thorp and Covich's *Freshwater Invertebrates* (pp. 65-82).
15. Marczak et al. 2007. Metanalysis: trophic level, habitat, and productivity shape the food web effects of resource subsidies. *Ecology*, 88(1):140-148.
16. McNeely et al. 2007. Grazer traits, competition, and carbon sources to a headwater stream food web. *Ecology*, 88(2):391-401.
17. Saulino et al. 2020. Aquatic Insect Herbivore Functional Community Traits Respond to a Different Niche Between a Riparian and Sugar Cane Leaf Litter Processing. *Neotropical Entomology*, 49(1):33-39.
18. Acuña et al. 2011. As productive and slow as a stream can be the metabolism of a Pampean stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 30(1):71-83.
19. González-Bergonzoni, et al. 2016. Potential drivers of seasonal shifts in fish omnivory in a subtropical stream. *Hydrobiologia*, 768(1):183-196.
20. González-Bergonzoni, et al. 2019. Origin of fish biomass in a diverse subtropical river: An allochthonic-supported biomass increase following flood pulses. *Ecosystems*, 22(8):1736-1753.
21. Boulton et al. 2008. Are tropical streams ecologically different from temperate streams?. In *Tropical stream ecology* (pp. 257-284).

22. Boyero et al. 2009. Are tropical streams really different? *Journal of the North American Benthological Society*,28(2):397-403.
23. Garcia. et al. 2017. Hydrologic pulsing promotes spatial connectivity and food web subsidies in a subtropical coastal ecosystem. *Marine Ecology Progress*,567:17-28.
24. Burwood 2019. Descomposición de materia orgánica como potencial herramienta de biomonitorio en arroyos forestados de Uruguay. Tesis de maestría. Programa de Ciencias Ambientales.
25. Barrios et al. 2022. Riparian cover buffers the effects of abiotic and biotic predictors of leaf decomposition in subtropical streams. *Aquatic Sciences*, 84(4), 55.
26. González-Bergonzoni et al. sometido. Longitudinal declines in autochthony and food web length: why do ecological frameworks fail to predict trophic webs in river of the Pampa biome? *Ecosystems*.
27. Piaggio & Delfino. 2009. Florística y fitosociología de un bosque fluvial en Minas de Corrales, Rivera, Uruguay. *Iheringia*,64(1):45-51.
28. Haretche et al. 2012. Woody flora of Uruguay: inventory and application within the Pampean region. *Acta Botanica Brasilica*,26(3):537-552.
29. Toranza, et al. 2019. Spatial Distribution and Tree Cover of Hillside and Ravine Forests in Uruguay: the Challenges of Mapping Patchy Ecosystems. *Agrociencia Uruguay*, 23(2);135-146.
30. Bernardi et al. 2019. Forests expand as livestock pressure declines in subtropical South America. *Ecology and Society*,24(2).
31. Toranza et al. 2024. Environmental drivers of tree species richness in the southernmost portion of the Paranaense forests. *Ecological Processes*, 13(1), 42.
32. Goyenola et al. 2015. Monitoring strategies of stream phosphorus under contrasting climate-driven flow regimes. *Hydrological Earth System Sciences*,9:4099–4111.
33. González, 2003. Ritmos de follaje y floración de algunas plantas leñosas nativas. *Agrociencia*, 7(2):27-38
34. Von Schiller et al. 2017. River ecosystem processes: A synthesis of approaches, criteria of use and sensitivity to environmental stressors. *Science of the Total Environment*,596:465-480.
35. Grattarola et al. 2020. Biodiversidata: a novel dataset for the vascular plant species diversity in Uruguay. *Biodivers Data J*.8:e56850.
36. Bernardi et al. 2016. Why are forests so scarce in subtropical South America? The shaping roles of climate, fire and livestock. *Forest Ecology and Management*,363,212-217.
37. Gautreau 2010. Rethinking the dynamics of woody vegetation in Uruguayan campos, 1800–2000. *Journal of Historical Geography* 36. 194–204
38. Brussa & Grela. 2007. Flora arbórea del Uruguay con énfasis en las especies de Rivera y Tacuarembó. COFUSA, Montevideo.544 pp.
39. Betancourt, 2021. Evaluación del riesgo de los principales ecosistemas boscosos de Uruguay. Programa de Maestría en Ciencias Ambientales. Universidad de la República, Uruguay
40. Mary-Lauyé et al. 2023. Baseline assessment of the hydrological network and land use in riparian buffers 821 822 of Pampean streams of Uruguay. *Environmental Monitoring Assessment* 195.
41. González del Tánago et al. 2006. Índice RQI para la valoración de las riberas fluviales en el contexto de la directiva marco del agua. *Ingeniería Civil*,143:97-108.
42. Cooper 1957. The variable plot method for estimating shrub density. *Journal of Range Management*,10(3),111-115.
43. QGIS. 2025. QGIS Geographic Information System. QGIS Association.<http://www.qgis.org>
44. Tichý 2016. Field test of canopy cover estimation by hemispherical photographs taken with a smartphone. *Journal of vegetation science*,27(2):427-435.
45. Bianchi et al. 2017. Rapid assessment of forest canopy and light regime using smartphone hemispherical photography. *Ecology and evolution*, 7(24):10556-10566.
46. Friberg et al. 2005. The new Danish stream monitoring programme (NOVANA)—Preparing monitoring

- activities for the water framework directive. *Environmental Monitoring and Assessment*, 111(1-3):27-42.
47. Pozo et al. 2005. Coarse benthic organic matter. In: Graça, et al.: *Methods to Study Litter Decomposition*. Springer, (pp. 25-31).
48. Kahlert et al. 2014. Comparing new and conventional methods to estimate benthic algal biomass and composition in freshwaters. *Environmental Science: Processes & Impacts*, 16(11):2627-2634.
49. Alberts et al. 2018. Response to basal resources by stream macroinvertebrates is shaped by watershed urbanization, riparian canopy cover, and season. *Freshwater Science*, 37(3): 640-652.
50. Ramírez. 2010. Capítulo 2: Métodos de recolección. *Revista de Biología Tropical*, 58,:41-50.
51. Gualdoni et al. 2013. Relaciones longitud-biomasa en macroinvertebrados bentónicos de un arroyo serrano del sur de Córdoba, Argentina. *Ecología Austral*, 23(3).
52. Teixeira-de-Mello et al. 2014. Monitoring fish communities in wadeable lowland streams: comparing the efficiency of electrofishing methods at contrasting fish assemblages. *Environmental monitoring and assessment*, 186(3):1665-1677.
53. Teixeira-de-Mello et al. 2014. Colecta y manejo de peces en el ambiente: énfasis en peces de aguas continentales. En: *Experimentación con animales no tradicionales en Uruguay*.
54. Muñoz et al. 2009. Relaciones tróficas en el ecosistema fluvial, Capítulo 19. En: Elosegui. (Ed.). *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. (pp 345-366).
55. Bonada et al. 2007. Taxonomic and biological trait differences of stream macroinvertebrate communities between mediterranean and temperate regions: implications for future climatic scenarios. *Global Change Biology*, 13(8):1658-1671.
56. Monroy, et al. 2017. Structural and functional recovery of macroinvertebrate communities and leaf litter decomposition after a marked drought: Does vegetation type matter?. *Science of The Total Environment*, 599:1241-1250.
57. Levin & Currin. 2012. *Stable Isotope Protocols: Sampling and Sample Processing*. Scripps Institution of Oceanography, San Diego.
58. Parnell et al. 2010. Source partitioning using stable isotopes: coping with too much variation. *PloSone*, 5(3).
60. Baez & Páruelo. 2020. Land use/land cover change (2000–2014) in the Rio de la Plata grasslands: an analysis based on MODIS NDVI time series. *Remote sensing*, 12(3),381.
61. Wood et al. 2012. Feeding rates of *Balloniscus sellowii* (Crustacea, Isopoda, Oniscidea): the effect of leaf litter decomposition and its relation to the phenolic and flavonoid content. *ZooKeys*, (176),231.
62. Mineau et al. 2012. An invasive riparian tree reduces stream ecosystem efficiency via a recalcitrant organic matter subsidy. *Ecology*, 93:501–1508.
63. Robertson et al. 2019. Effects of Riparian Invasive Nonindigenous Plants on Freshwater Quantity and Ecological Functioning in Mesic Temperate Landscapes. *Natural Areas Journal*, 39(1),22–32.
64. Chabot & Hicks. 1982. The Ecology of Leaf Life Spans. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 13,229-259
65. LaBeau et al. 2015 The importance of considering shifts in seasonal changes in discharges when predicting future phosphorus loads in streams. *Biogeochemistry* 126,153–172.
66. Rezende et al. 2016. Organic matter dynamics in a tropical gallery forest in a grassland landscape. *Biotropica*, 48(3):301–310
67. Ferreira & Chauvet 2011. Synergistic effects of water temperature and dissolved nutrients on litter decomposition and associated fungi. *Global Change Biology*, 17(1),551 564.
68. Teixeira-de Mello et al. 2016. Influence of riparian forests on fish assemblages in temperate lowland streams. *Environmental Biology of Fishes*, 99(1),133-144.

