



ARTÍCULO DE REVISIÓN

Biodiversidad y estructura comunitaria de ríos en las zonas árida, semiárida y mediterránea-norte de Chile

Biodiversity and community structure of rivers from the arid, semi-arid and north-mediterranean zones of Chile

ALEJANDRO PALMA, JAVIER GONZÁLEZ-BARRIENTOS, CLAUDIO A. REYES & RODRIGO RAMOS-JILIBERTO*

Centro Nacional del Medio Ambiente, Fundación de la Universidad de Chile, Av. Larraín 9975, La Reina, Santiago, Chile

*Autor correspondiente: ramos.jiliberto@gmail.com

RESUMEN

En este trabajo se recopila y analiza la información disponible contenida en estudios científicos y técnicos a fin de determinar la composición taxonómica y la estructura trófica de comunidades de ríos pertenecientes a cinco cuencas hidrográficas de Chile, ubicadas en un gradiente ambiental árido-mediterráneo. Las cuencas fueron: Loa, Huasco, Limarí, Cachapoal y Mataquito. Se consideraron los cuatro grupos taxonómicos más importantes: peces, macroinvertebrados bentónicos, macrófitas y diatomeas bentónicas. Se logró determinar la estructura taxonómica y trófica para 10 comunidades pertenecientes a las cuencas estudiadas. Los análisis indicaron que: (a) cada cuenca muestra una estructura taxonómica característica; (b) no se aprecian patrones de aumento o disminución de diversidad en el sentido del gradiente árido-mediterráneo, existiendo solo un patrón en el gradiente aguas abajo-arriba dentro de un sistema; (c) el grupo de los macroinvertebrados bentónicos muestra una composición taxonómica particular y diferenciable para las zonas árida, semiárida y mediterránea; (d) la composición taxonómica de cada grupo resultó significativamente anidada entre ríos y (e) se identificaron cinco tipos de mallas tróficas para el total de sistemas comunitarios estudiados, representadas por grupos funcionales y sus relaciones alimentarias. Investigaciones futuras deben orientarse a aumentar la resolución taxonómica de la representación de las mallas tróficas e incorporar otros aspectos funcionales relevantes.

Palabras clave: ecología acuática, ecosistemas lóticos, grupo funcional, limnología, redes tróficas.

ABSTRACT

In this work the available information from scientific and technical studies is compiled and analyzed, to determine the taxonomic composition and trophic structure of river communities belonging to five hydrological basins of Chile, located within an arid-Mediterranean environmental gradient. The basins were: Loa, Huasco, Limarí, Cachapoal y Mataquito. The four most important taxonomic groups were considered: fish, benthic macroinvertebrates, macrophytes and benthic diatoms. The taxonomic and trophic structures of 10 communities from the studied basins were determined. The analyses indicated that: (a) each basin shows a characteristic taxonomic structure; (b) no patterns were found of increase or decrease in diversity along the arid-Mediterranean gradient, only finding a pattern along the upstream-downstream gradient within a system; (c) benthic macroinvertebrates shows a taxonomic particular and differentiable composition for the zones arid, semi-arid and Mediterranean; (d) the taxonomic composition of each group was found to be significantly nested between rivers, and (e) five types of food webs were identified for the total of studied community systems, represented by functional groups and their feeding relationships. Future research should be oriented towards increasing the taxonomic resolution of the food webs and incorporate other relevant functional features.

Key words: aquatic ecology, food webs, functional group, limnology, lotic ecosystems.

INTRODUCCIÓN

La biodiversidad refiere a la variedad de formas de vida, en todos los niveles de organización biológica. La sociedad contemporánea en su conjunto tiende a convenir que la protección de la biodiversidad frente a amenazas naturales

o antropogénicas es una tarea positiva y conveniente. Es decir, la sociedad otorga un valor a la biodiversidad, particularmente a aquella que albergan los ecosistemas naturales. Las razones pueden extenderse desde aquellas de índole ética (la biodiversidad posee un valor intrínseco, independiente de su utilidad)

hasta puramente pragmáticas (la biodiversidad sostiene bienes y servicios útiles para la vida humana).

En Chile en particular, los ecosistemas de aguas corrientes han recibido una atención comparativamente menor que sus contrapartes lacustres, marinas o terrestres (Boyero 2002, Palma & Figueroa 2008) y, dentro de ellos, los sistemas fluviales de regiones áridas y semiáridas están entre los menos estudiados

en el planeta. En Chile, la mayor parte de las investigaciones sobre comunidades acuáticas se ha realizado en las zonas centro y sur del país, mientras que en las zonas áridas y semiáridas las investigaciones son escasas y se limitan en su mayor parte a estudios de impacto ambiental puntuales realizados por consultores. Los ecosistemas acuáticos de estas zonas están sujetos a numerosas actividades antrópicas donde, a modo de ejemplo, la

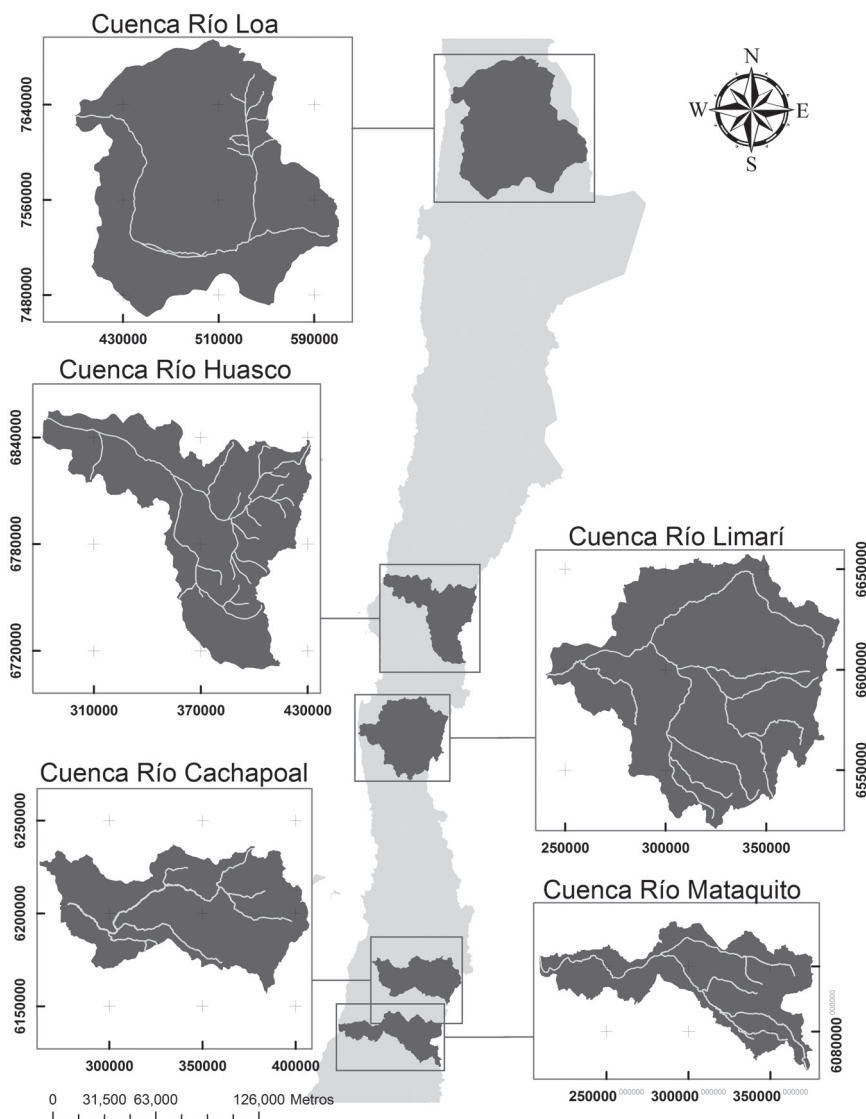


Fig. 1: Localización de las cuencas Loa, Huasco, Limarí, Cachapoal y Mataquito. Se detalla también la localización de los ríos Limarí, Hurtado, Grande, Huatulame (cuenca del Limarí) y Mataquito, Teno, Lontué (Cuenca del Mataquito).

Location of Loa, Huasco, Limarí, Cachapoal and Mataquito basins. It is also detailed the location of rivers Limarí, Hurtado, Grande, Huatulame (Limarí basin) and Mataquito, Teno, Lontué (Mataquito basin).

minería es una conocida fuente de consumo y potencial contaminación del agua. Estos sistemas adquieren importancia ambiental y social debido a su fragilidad (Vörösmarty et al. 2010), derivada de la creciente escasez de disponibilidad de agua y de la alteración de sus caudales (Larrain & Poo 2010), pronunciada en este país por el ejercicio de la propiedad privada de los derechos de uso del agua que rige desde 1981 (Romero et al. 2012).

Desde una perspectiva científica, el adecuado manejo de los ecosistemas y la protección, conservación o restauración de la biodiversidad descansa en el entendimiento de los procesos que la modulan. Desde un punto de vista sistémico, estos procesos dependen de los componentes del sistema biológico focal y de la naturaleza y fuerza de las relaciones entre dichos componentes. Consecuentemente, el primer paso orientado a la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas y su componente biológico (comunidades) es conocer la identidad de sus componentes dominantes (especies) y las relaciones ecológicas entre ellos (interacciones); es decir, conocer su estructura.

En este estudio se recopiló y analizó la información disponible contenida en estudios científicos y técnicos, con el fin de presentar y sintetizar el estado actual del conocimiento de la biodiversidad a nivel comunitario de los sistemas fluviales pertenecientes a cinco cuencas hidrográficas distribuidas en un gradiente ambiental desde el clima árido al mediterráneo, entre la zona norte y centro de Chile. Esto comprende las cuencas del Loa (árido), Huasco, Limarí (semiáridos), Cachapoal y Mataquito (mediterráneos) (Fig. 1). En particular, (i) se construyó un registro integrado de los ensambles de especies o familias pertenecientes a los grupos taxonómicos más documentados para estos ambientes: peces, macroinvertebrados bentónicos, macrófitas y diatomeas; (ii) se evaluó la similitud de la estructura taxonómica entre las cuencas estudiadas, (iii) se agruparon los taxa registrados dentro de grupos funcionales, y (iv) se establecieron las relaciones de alimentación entre los grupos funcionales de acuerdo a la información publicada, obteniéndose las mallas tróficas correspondientes.

MÉTODOS

Fuentes de información

Se realizó una recopilación de estudios que contienen registros de especies acuáticas en las cuencas de interés, utilizando: (a) la base de datos del Sistema Nacional de Información Ambiental SINIA (<http://www.sinia.cl>), la cual es una fuente de información ambiental oficial administrada por el Ministerio del Medio Ambiente del Gobierno de Chile; (b) la totalidad de los estudios ejecutados por el Centro Nacional del Medio Ambiente CENMA (<http://www.cenma.cl>), fundación privada dependiente de la Universidad de Chile orientada a apoyar la gestión ambiental del Estado de Chile; (c) estudios proporcionados directamente por el Centro de Estudios Avanzados en Zonas Áridas CEAZA (<http://www.ceaza.cl>), organismo de investigación especializado en el estudio de los ecosistemas de las zonas áridas de Chile; (d) estudios proporcionados directamente por la División de Estudios del Ministerio del Medio Ambiente del Gobierno de Chile MMA (<http://www.mma.gob.cl>); (e) el buscador Google (Académico y normal) y (d) las bases de datos bibliográficas SciELO (<http://www.scielo.org>) e ISI Web of Science (<http://thomsonreuters.com>).

Biodiversidad y estructura comunitaria

Con la bibliografía disponible se generó un listado de los taxa registrados para cada cuenca, de acuerdo a los cuatro grupos taxonómicos más estudiados: peces, macroinvertebrados bentónicos, macrófitas y diatomeas. Como indicadores cuantitativos de la biodiversidad se utilizaron la riqueza de especies (S) y el índice de diversidad de Shannon (H) (Shannon & Weaver 1949) para: (a) cada una de las cuencas y (b) las sub-cuencas donde la información lo permitió. Asimismo, se evaluó la similitud de la composición taxonómica mediante un análisis de conglomerados jerárquicos, utilizando el método UPGMA y la medida de distancia de Bray-Curtis (Bray & Curtis 1957, Vivanco 1999). Se realizaron 10000 réplicas de bootstrap con el objetivo de comprobar si las agrupaciones obtenidas son consistentes. El porcentaje de réplicas que soporta cada nodo se representan en el dendrograma. Los análisis se realizaron en el programa estadístico PAST (Hammer et al. 2001). Además, se realizó un análisis de anidamiento a fin de establecer si la composición taxonómica de los sistemas más pobres en especies son subconjuntos de la composición de los sistemas más ricos. El análisis se realizó utilizando el índice NODF (Almeida-Neto et al. 2008) para columnas (es decir, entre ríos) y la significación estadística del anidamiento se estableció comparando el valor del índice de anidamiento con los valores para 1000 matrices aleatorias construidas mediante dos diferentes modelos nulos. El primer modelo nulo (ER) asigna presencias aleatoriamente entre los sistemas de estudio. El segundo modelo nulo (CE) es más conservador y asigna la presencia de una especie en un sitio con probabilidad proporcional a la riqueza específica del sitio y al número de sitios en que la especie fue observada. Los cálculos de anidamiento se realizaron con el programa ANINHADO (Guimaraes & Guimaraes 2006). Mediante correlaciones no paramétricas (Spearman) se evaluó el grado de asociación entre la jerarquía de anidamiento de los sitios y algunas variables ambientales disponibles para cada estación de muestreo: altitud, latitud, orden del río.

Cada una de las especies (o familias) se adscribió a un grupo funcional, considerando sus estructuras

TABLA 1

Organismos focales y su clasificación funcional.

Focal organisms and their functional classification.

Ensamble	Dieta	Grupo funcional	Abreviación
Peces	Crustáceos, Moluscos, Insectos, Anélidos, Macrófitas, Diatomeas	Omnívoros	OMN
	Crustáceos, Moluscos, Insectos, Anélidos	Carnívoros	CAR
	Fitoplancton, Macrófitas, Diatomeas	Herbívoros	HER
Macroinvertebrados bentónicos	Insectos, Crustáceos	Depredadores	DEP
	Detritos, restos de Macrófitas	Fragmentadores	FRA
	Diatomeas, Detritos	Ramoneadores	RAM
	Detritos finos	Recolectores	REC
	Detritos finos suspendidos	Filtradores	FIL
Macrófitas	-	Macrófitas	MAC
Diatomeas	-	Perifiton	DIA

TABLA 2

Listado de fuentes de información consultadas y número de estudios utilizados. La descripción de las fuentes utilizadas se encuentra en la sección de métodos.

List of checked information sources and number of studies used. The description of the sources used is listed in methods section.

Fuente de información	N° de estudios encontrados	Referencias
MMA	5	1-5
SINIA	1	6
CEAZA	2	7-8
CENMA	2	9-10
Google	6	11-16
SciELO - ISI	0	-

(1) UCT (2008a); (2) UCT (2008b); (3) CREA (2007); (4) EULA (2008); (5) CONAMA-Aretech Geonova Consultores (2009); (6) Pacific Hydro Chile S.A. (2010); (7) ULS (2002); (8) CEA (2005); (9) MOP-DGA (2010a); (10) MOP-DGA (2010b); (11) MOP-DGA (2004a); (12) MOP-DGA (2004b); (13) MOP-DGA (2004c); (14) MOP-DGA (2004d); (15) Pramar Ambiental Consultores (2009); (16) EULA (2011).

y hábitos alimentarios (Tabla 1). Los peces se subdividieron en 3 grupos funcionales de acuerdo a Ruiz & Marchant (2004), los macroinvertebrados bentónicos

se subdividieron en 5 grupos funcionales de acuerdo a Merrit & Cummins (1996), mientras que diatomeas y macrófitas conformaron un único grupo funcional.

TABLA 3

Riqueza de especies (S) y diversidad de Shannon (H) por cada grupo taxonómico para las cuencas estudiadas.

Species richness (S) and Shannon's diversity (H) for each taxonomic group for the studied basins.

Taxa/Cuenca	Loa	Huasco	Limarí	Mataquito	Cachapoal
Peces					
S	5	7	8	5	8
H	1.609	1.946	2.079	1.609	2.079
Macroinvertebrados					
S	15	10	46	30	20
H	2.708	2.303	3.829	3.401	2.996
Macrófitas					
S	4	31	20	58	36
H	1.386	3.434	2.996	4.06	3.584
Diatomeas					
S	51	38	102	94	39
H	3.932	3.638	4.625	4.543	3.664

En base a los hábitos dietarios reportados para los organismos de cada grupo funcional se establecieron las relaciones tróficas entre grupos funcionales como componentes de cada comunidad (Tabla 1). Con esta información se construyeron mallas tróficas resueltas a nivel de grupos funcionales, como representación de la estructura comunitaria de cada sistema. Finalmente se realizó un análisis de las propiedades topológicas básicas de las redes (ver Newman 2010), mediante el cálculo de dos índices de centralidad (centralidad de grado y centralidad de autovector) y tres índices globales de las redes (tamaño, número de interacciones y conectancia).

RESULTADOS

Se obtuvo un número total de 16 estudios a partir de los cuales se confeccionaron los listados de especies para cada cuenca (Tabla 2). En base a la información obtenida, se logró describir un total de 10 sistemas fluviales: 4 sistemas para la cuenca del Limarí (ríos Hurtado, Grande, Huatulame y Limarí), 3 sistemas para la cuenca del Mataquito (ríos Teno, Lontué y Mataquito) y una comunidad representativa para cada una de las cuencas del Loa, Huasco y Cachapoal (Fig. 1).

Biodiversidad

La resolución taxonómica encontrada en los estudios revisados para peces, macrófitas y diatomeas fue mayoritariamente a nivel de especies. El grupo de macroinvertebrados

bentónicos fue descrito siempre a nivel de familias. La diversidad para cada cuenca y por grupo taxonómico se muestra en Tabla 3, mientras que la Tabla 4 entrega la diversidad aguas abajo y aguas arriba para dos cuencas: Limarí y Mataquito. El listado de especies y su clasificación de acuerdo a su función trófica se encuentra en el Material Complementario (Tabla C1). Las diatomeas fueron el grupo con mayor riqueza total (182 taxa) seguido por las macrófitas (119 taxa), macroinvertebrados (57 taxa) y peces (20 taxa). Las dos medidas de diversidad (riqueza específica y diversidad de Shannon) resultaron fuertemente correlacionadas en todos los casos (r de Pearson > 0.92).

El análisis de conglomerados (Fig. 2) muestra que cada grupo taxonómico agrupa de manera distinta a las cuencas en estudio, sugiriendo patrones de distribución característicos a cada uno de ellos, sin encontrarse una regularidad consistente para todos los taxa. Sin embargo, los conglomerados obtenidos en base a los macroinvertebrados (Fig. 2b) son congruentes con el gradiente ambiental estudiado. La composición de macroinvertebrados separa los sistemas fluviales áridos (Loa) respecto de los semiáridos (Huatulame, Limarí, Grande, Hurtado) y los mediterráneos (Teno, Lontué, Mataquito, Cachapoal). La única excepción fue

TABLA 4

Riqueza de especies (S) y diversidad de Shannon (H) por cada grupo taxonómico para los ríos de las cuencas Limarí (Limarí, Hurtado, Grande, Huatulame) y Mataquito (Mataquito, Teno, Lontué). Los ríos Limarí y Mataquito se ubican aguas abajo en sus cuencas respectivas (ver Fig. 1).

Species richness (S) and Shannon's diversity (H) for each taxonomic group for rivers of the Limari basin (Limari, Hurtado, Grande, Huatulame) and Mataquito basin (Mataquito, Teno, Lontué). Limari and Mataquito rivers locate downstream in their respective basins (see Fig. 1).

Taxa/Río	Limarí	Huatulame	Hurtado	Grande	Mataquito	Teno	Lontué
Peces							
S	5	2	3	4	3	2	4
H	1.609	0.6931	1.099	1.386	1.099	0.6931	1.386
Macroinvertebrados							
S	28	25	35	31	18	20	27
H	3.332	3.219	3.555	3.434	2.89	2.996	3.296
Macrófitas							
S	15	5	4	7	56	5	4
H	2.708	1.609	1.386	1.946	4.025	1.609	1.386
Diatomeas							
S	67	37	44	50	64	46	47
H	4.205	3.611	3.784	3.912	4.159	3.829	3.85

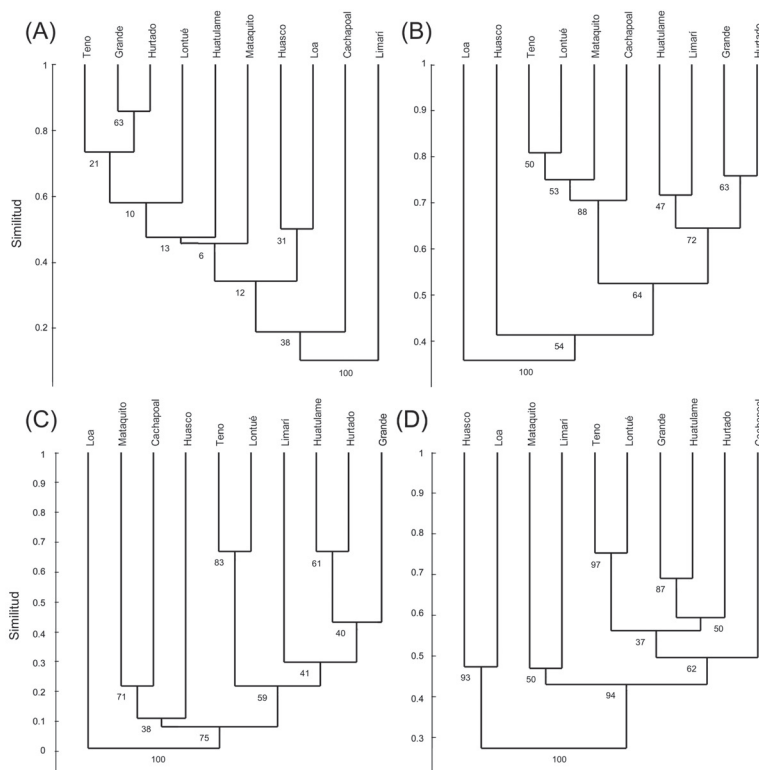


Fig. 2: Análisis de Bray-Curtis (UPGMA) para caracterizar la estructura de similitud en composición taxonómica de las cuencas. a) peces, b) macroinvertebrados bentónicos, c) macrófitas, d) diatomeas.

Bray-Curtis analysis (UPGMA) for characterizing the taxonomic similitude structure of the basins. a) fish, b) benthic macroinvertebrates, c) macrophytes, d) diatoms.

Huasco, que se dispone separado del conjunto (Fig. 2b). Los conglomerados obtenidos a partir de los otros taxa muestran cierto nivel de coincidencia en que tanto Grande y Hurtado como Tenó y Lontué permanecen cercanos en composición taxonómica, y en que Loa y Huasco permanecen diferenciados del conjunto.

La composición taxonómica dentro de cada uno de los cuatro grupos analizados resultó ser significativamente anidada (Tabla 5). Es decir, para cada grupo, la composición taxonómica de los ríos más pobres en especies es subconjunto de la composición de ríos más ricos. La jerarquía de anidamiento de los sitios fue diferente para cada uno de los cuatro grupos taxonómicos, sin obtenerse correlaciones significativas entre ningún par de rankings de anidamiento. Sin embargo, la jerarquía de anidamiento de macrófitas se asoció inversamente al orden del río (r de Spearman = 0.80, $P < 0.01$), mientras que la jerarquía de anidamiento de macroinvertebrados bentónicos se asoció inversamente a la altitud (r de Spearman = 0.79, $P < 0.01$). Es decir, la composición de macrófitas de ríos de menor orden es subconjunto de la composición de ríos de mayor orden, mientras que la composición de macroinvertebrados de ríos de menor altitud es subconjunto de la composición de ríos de mayor altitud.

Estructura comunitaria

Se encontraron un total de 5 tipos de estructuras comunitarias, para el conjunto

analizado de 10 sistemas fluviales: (I) río Loa (cuenca del Loa), con ausencia de macroinvertebrados bentónicos filtradores y fragmentadores (Fig. 3); (II) río Huasco (cuenca del Huasco), con ausencia de peces

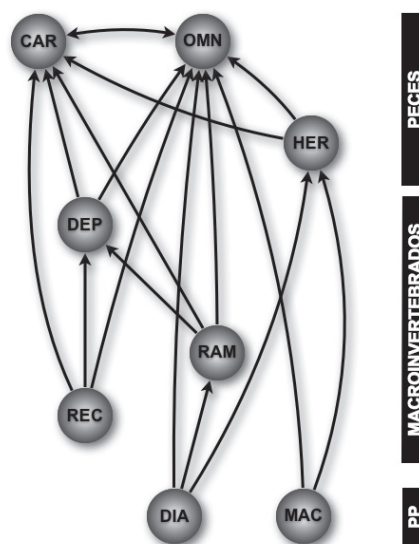


Fig. 3: Malla trófica determinada para el río Loa (cuenca del Loa). Los nodos (círculos) representan grupos funcionales. Las flechas indican interacciones tróficas entre grupos funcionales, apuntando hacia el consumidor. Note la ausencia de fragmentadores y filtradores.

Food web determined for Loa River (Loa basin). Nodes (circles) represent functional groups. Arrows show trophic interactions between functional groups, pointing towards the consumer. Note the absence of shredders and filtering collectors.

TABLA 5

Resultados del análisis de anidamiento de la composición taxonómica entre ríos. Para el cálculo se utilizó el índice NODF de anidamiento para columnas. La significación estadística del anidamiento se obtuvo desde 1000 matrices aleatorias construidas en base a dos modelos nulos alternativos: ER y CE (ver Métodos para una explicación más detallada).

Results of nestedness analysis of the taxonomic composition among rivers. The calculations were made using the index NODF of nestedness for columns. The statistical significance of nestedness was obtained from 1000 random matrices built by two alternative null models: ER and CE (see Methods for a more detailed explanation).

	NODF	P(ER)	P(CE)
Peces	44.26	< 0.001	< 0.05
Macroinvertebrados bentónicos	64.58	< 0.001	< 0.001
Macrófitas	29.01	< 0.001	< 0.001
Diatomeas	47.88	< 0.001	< 0.001

herbívoros y macroinvertebrados bentónicos fragmentadores (Fig. 4); (III) el río Huatulame (cuenca del Limarí), con ausencia de tres grupos: peces herbívoros y omnívoros, y macroinvertebrados bentónicos fragmentadores (Fig. 5); (IV) la estructura compartida por los ríos Hurtado, Grande (cuenca del Limarí), Teno, Lontue y Mataquito (cuenca del Mataquito), con ausencia de peces herbívoros y omnívoros (Fig. 6); (V) la estructura compartida por el río Limarí (cuenca del Limarí) y el Cachapoal (cuenca del Cachapoal), con ausencia sólo de peces herbívoros (Fig. 7). Un análisis topológico básico de estas cinco estructuras de redes se presenta en Tabla 6. Las métricas de centralidad ofrecen medidas de importancia de cada nodo para el mantenimiento de la estructura de su red, en base a la conectividad de estos con sus vecinos. Las dos métricas de centralidad utilizadas (centralidad de grado y centralidad de

vector propio, ver Newman 2010) indican que peces omnívoros (OMN) y carnívoros (CAR), así como macroinvertebrados depredadores (DEP) son los grupos funcionales con mayor importancia estructural dada su mayor conectividad. Las redes tipo III y IV no presentaron peces omnívoros. En estos casos, el tercer grupo en orden de importancia fue el de macroinvertebrados recolectores (REC) para la red III y los ramoneadores (RAM) y fragmentadores (FRA) para la red IV (Tabla 6). Por otro lado, métricas globales básicas de red indicaron que la red I presentó el mayor nivel de conectancia ($C = 0.27$), mientras que la red V presentó el mayor tamaño ($S = 9$). Opuestamente, las redes III y IV presentaron el menor tamaño y conectancia respectivamente.

DISCUSIÓN

En los sistemas fluviales, los ensambles de peces, macroinvertebrados bentónicos,

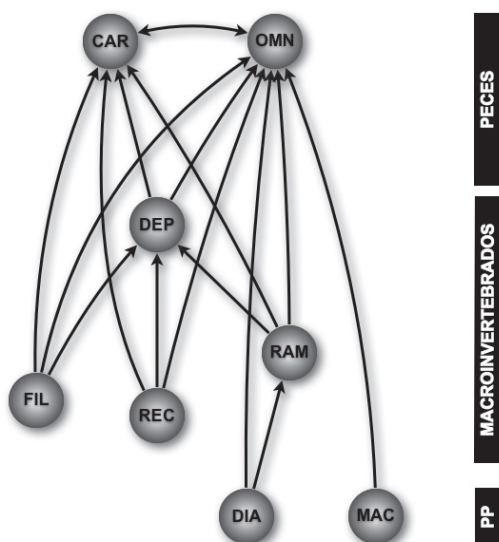


Fig. 4: Malla trófica determinada para el río Huasco (cuenca del Huasco). Los nodos (círculos) representan grupos funcionales. Las flechas indican interacciones tróficas entre grupos funcionales, apuntando hacia el consumidor. Note la ausencia de herbívoros y fragmentadores.

Food web determined for Huasco River (Huasco basin). Nodes (circles) represent functional groups. Arrows show trophic interactions between functional groups, pointing towards the consumer. Note the absence of herbivores and shredders.

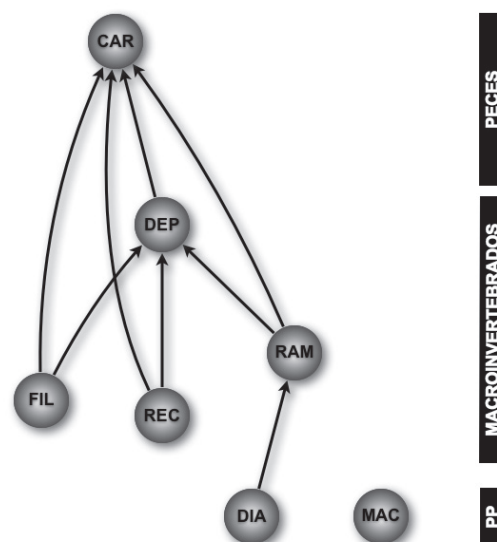


Fig. 5: Malla trófica determinada para el río Huatulame (cuenca del Limarí). Los nodos (círculos) representan grupos funcionales. Las flechas indican interacciones tróficas entre grupos funcionales, apuntando hacia el consumidor. Note la ausencia de herbívoros, omnívoros y fragmentadores.

Food web determined for Huatulame River (Limarí basin). Nodes (circles) represent functional groups. Arrows show trophic interactions between functional groups, pointing towards the consumer. Note the absence of herbivores, omnivores and shredders.

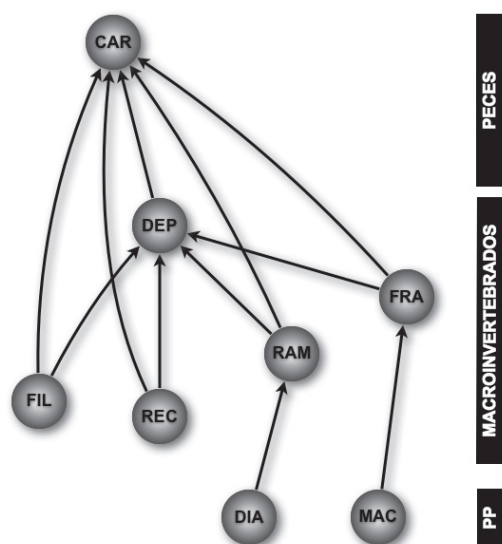


Fig. 6: Malla trófica determinada para los ríos Hurtado, Grande (cuenca del Limarí) y Teno, Lontué y Mataquito (cuenca del Mataquito). Los nodos (círculos) representan grupos funcionales. Las flechas indican interacciones tróficas entre grupos funcionales, apuntando hacia el consumidor. Note la ausencia de herbívoros y omnívoros.

Food web determined for rivers Hurtado, Grande (Limarí basin) and Teno, Lontué and Mataquito (Mataquito basin). Nodes (circles) represent functional groups. Arrows show trophic interactions between functional groups, pointing towards the consumer. Note the absence of herbivores and omnivores.

macrófitas y fitobentos son los más estudiados y los que se asume son responsables de gran parte del flujo de energía en estos ecosistemas (Margalef 1983). Por ello, la mayor parte de los registros taxonómicos existentes para los ríos estudiados corresponden a estos cuatro grupos.

Nuestros resultados muestran importantes diferencias entre cuencas, tanto en su composición taxonómica como en su diversidad de especies. Adicionalmente, la composición taxonómica de los ríos para cada uno de los cuatro grupos estudiados mostró estar significativamente anidada, indicando que la diversidad de ríos pobres en especies es un subconjunto de aquella de ríos ricos. El grupo de los macroinvertebrados bentónicos mostró diferencias en la composición taxonómica agrupando los sistemas de estudio por cuencas y por zonas (árida, semiárida, mediterránea, sector alto del río y sector medio-bajo). Por otra parte, para las cuencas del Limarí y Mataquito

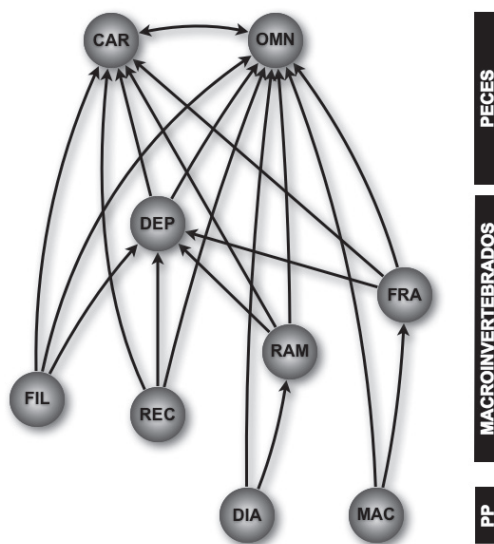


Fig. 7: Malla trófica determinada para los ríos Limarí (cuenca del Limarí), y Cachapoal (cuenca del Cachapoal). Los nodos (círculos) representan grupos funcionales. Las flechas indican interacciones tróficas entre grupos funcionales, apuntando hacia el consumidor. Note la ausencia de herbívoros.

Food web determined for rivers Limarí (Limarí basin) and Cachapoal (Cachapoal basin). Nodes (circles) represent functional groups. Arrows show trophic interactions between functional groups, pointing towards the consumer. Note the absence of herbivores.

se encontró un patrón de aumento de riqueza y diversidad específicas desde las partes altas de las cuencas hacia la desembocadura, para tres de los cuatro grupos taxonómicos estudiados: peces, macrófitas y diatomeas. Por el contrario, el grupo de los macroinvertebrados mostró una leve tendencia a presentar mayor riqueza aguas arriba. El cambio en diversidad observado entre sectores altos y bajos, se corresponde con lo esperado por modelos conceptuales establecidos (Vanotte et al. 1980, Allan 1995), e indican la importancia de los sectores altos y tributarios de las cuencas para la diversidad de macroinvertebrados, y de las partes bajas y caudales principales para la de los otros grupos. Esto resulta importante de considerar para la gestión de los sistemas hídricos locales, especialmente si se considera el alto valor atribuido a los macroinvertebrados bentónicos en la participación de los flujos de energía de estos sistemas (Cummins, 1973, 1974, 1992, 2002, Wallace et al. 1997).

TABLA 6

Métricas topológicas para los cinco tipos (I-V, ver Figs. 3-7) de mallas tróficas obtenidos. Las métricas de centralidad (para cada grupo funcional) calculadas fueron centralidad de grado (CG) y centralidad de vector propio (CVP). Las métricas globales de red fueron tamaño de la red (S), número de interacciones (L) y conectancia de la red ($C = S/L^2$).

Topological metrics for the five types (I-V, see Figs. 3-7) of food webs obtained. Calculated centrality metrics (for each functional group) were degree centrality (CG) and eigenvector centrality (CVP). Global network metrics were network size (S), number of interactions (L) and network connectance ($C = S/L^2$).

Métricas de centralidad										
	I		II		III		IV		V	
	CG	CVP	CG	CVP	CG	CVP	CG	CVP	CG	CVP
CAR	6	0.4802	6	0.4689	4	0.5376	5	0.5304	7	0.4761
OMN	8	0.5407	8	0.5476	-	-	-	-	9	0.5176
HER	4	0.2963	-	-	-	-	-	-	-	-
DEP	4	0.3369	5	0.4083	4	0.5376	5	0.5304	6	0.3941
FIL	-	-	3	0.3088	2	0.3528	2	0.3087	3	0.2611
REC	3	0.2804	3	0.2072	2	0.3953	2	0.3087	3	0.2611
RAM	4	0.3302	4	0.3510	3	0.3528	3	0.3373	4	0.2896
FRA	-	-	-	-	-	-	3	0.3373	4	0.2896
DIA	3	0.2411	2	0.1948	1	0.1297	1	0.0982	2	0.1518
MAC	2	0.1729	1	0.1187	0	0	1	0.0982	2	0.1518

Métricas de red					
	I	II	III	IV	V
S	8	8	7	8	9
L	17	16	8	11	20
C	0.2656	0.2500	0.1633	0.1719	0.2469

Por otra parte, el valor de la biodiversidad no solo responde al número de especies que posee un sistema sino también a la identidad de las especies que están presentes, siendo de especial importancia aquellas que se encuentran en categorías de riesgo. En este sentido, de los cuatro grupos evaluados solo los peces presentan un estado de conservación reconocido en las zonas de estudio (Campos et al. 1998). Así, es posible identificar cuatro aspectos relevantes de las cuencas en estudio en relación a las especies que albergan: (a) la cuenca del Loa presenta un alto valor para la conservación puesto que es la única donde se encuentra la especie en peligro de extinción *Basilichthys semotilus* (Cope, 1874); (b) la cuenca del Huasco alberga la especie en peligro de extinción *Basilichthys microlepidotus* (Jenyns, 1842); (c) la cuenca del Mataquito es la única de la zona mediterránea-norte donde se encuentra la especie en peligro de extinción *Diplomystes*

chilensis (Molina, 1782); y (d) las cuencas del Loa y Limarí solo presentan una especie de pez nativo mientras que las del Huasco, Cachapoal y Mataquito poseen un mayor número de especies icticas nativas que introducidas.

En base a la información disponible analizada, se logró describir la estructura trófica de 10 comunidades pertenecientes a cinco cuencas chilenas. Ninguna de las comunidades presentó la totalidad de los grupos tróficos existentes, evidenciándose a lo menos la falta de alguno de ellos para peces y/o macroinvertebrados bentónicos. Nuestra descripción de las mallas tróficas de los sistemas fluviales estudiados es del nivel de resolución que permite nuestro estado de conocimiento. Esto es, se pudo presentar la estructura de las comunidades conformadas por grupos tróficos funcionales y sus relaciones de alimentación, donde se representa qué grupo consume a qué

grupo. Esta descripción omite, por falta de conocimiento acumulado, relaciones entre especies biológicas, magnitudes de interacción y abundancias, entre otros aspectos. Si bien la información obtenida es insuficiente como representación acabada de la estructura comunitaria en las cuencas analizadas, sí nos brinda una aproximación fundamental para comenzar a comprender la forma en que se organizan las comunidades fluviales de Chile, y su funcionamiento en términos ecológicos. La clasificación de las especies en grupos tróficos se realiza sobre la base del reconocimiento de mecanismos comunes o similares de adquisición de recursos, lo cual se refleja en rasgos morfológicos y conductuales. La ventaja de este procedimiento es doble: (a) reduce los componentes de estudio desde una amplia variedad de taxa a un pequeño número de grupos de organismos que pueden ser estudiados en conjunto de acuerdo a su función trófica, y (b) permite establecer fácilmente, en base al conocimiento biológico acumulado, las relaciones tróficas entre los componentes de la comunidad sin necesidad de conocer la dieta específica realizada de cada especie; la cual es variable, tanto a través del contexto comunitario en que se encuentran las especies, como a través del tiempo y del espacio dentro de una comunidad específica. Si bien la agregación de taxa para la construcción de mallas tróficas podría afectar la representación de la estructura de la comunidad de interés y consecuentemente las proyecciones de su dinámica (Abarca-Arenas & Ulanowicz 2002, Jordan 2003, Thompson et al. 2012), también hay consenso en que no existen redes que incluyan todas las especies y sus interacciones. En este sentido, las mallas tróficas (u otro tipo de red de interacciones ecológicas) se han construido de manera consistente con el estado de conocimiento pertinente y de modo que puedan ser comparables entre sí, con el objetivo de arrojar luz sobre el problema particular que se desee resolver (Jordan 2003). Las relaciones encontradas en este estudio representan una descripción básica, inicial y comparable orientada a revelar la estructura de las comunidades fluviales de una zona del planeta en que el conocimiento ha sido escasamente desarrollado y de difícil acceso. Este conocimiento puede servir de base para comprender el funcionamiento de

estos sistemas, cuya integridad es materia de preocupación científica y social.

Para los sistemas aquí estudiados, se esperaría que la biodiversidad responda al menos a dos tipos de gradiente ambiental. Por un lado, las cuencas debieran mostrarse como unidades donde las estructuras comunitarias de cada una de ellas sean similares dentro de sí o, al menos, cuencas perteneciente a una misma zona climática debieran mostrar más similitud entre sí que con cuencas de otras zonas (e.g., Palmer et al. 1996 a escala regional, Fernández et al. 2001 a escala local). Por otro lado, se espera que la estructura comunitaria esté relacionada con el continuo de los ríos desde la cabecera hasta su desembocadura (Vannote et al. 1980), existiendo un recambio de grupos tróficos entre los sectores altos y bajos, donde los primeros debieran poseer la totalidad de grupos funcionales de macroinvertebrados, diferenciándose de los sectores bajos donde faltarían algunos grupos (e.g., fragmentadores y ramoneadores). Sin embargo nuestros resultados no se ajustan completamente a estas predicciones. Por un lado, es posible apreciar que las cuencas del Loa (árido) y Huasco (semiárido) muestran una estructura propia y diferenciable del resto. Aquí, la ausencia de macroinvertebrados fragmentadores sugiere que estos sistemas poseen escasa materia orgánica particulada gruesa, lo cual es esperable para sistemas áridos y semiáridos producto de la escasa vegetación de ribera (Vidal-Abarca et al. 2004). Sin embargo en la cuenca del Limarí (semiárida) esto solo se observa para el río Huatulame, mientras los demás ríos comparten la estructura comunitaria con ríos de las cuencas del Mataquito y Cachapoal (mediterráneas). Lo anterior evidencia que las cuencas del Huasco y Limarí a pesar de encontrarse en un mismo tipo de clima semiárido, poseen estructuras taxonómicas distintas, siendo la última similar a cuencas mediterráneas. Por otro lado, en nuestros resultados tampoco es posible observar las predicciones propuestas por Vannote et al. (1980) debido a que todos los grupos tróficos funcionales de macroinvertebrados se encuentran tanto en la parte alta como baja de los sistemas estudiados, donde la principal diferencia responde a la ausencia del grupo de peces omnívoros para la parte alta de la cuenca del Limarí y el Mataquito.

Lo anterior sugiere que los ríos estudiados se comportan de manera distinta a los sistemas de otras regiones y marca la importancia de estudiar detenidamente la presencia, distribución, abundancia y función de los peces omnívoros y herbívoros así como de macroinvertebrados fragmentadores, dado que son estos componentes los principales responsables de las diferencias en las estructuras comunitarias observadas. En este contexto, la ausencia de peces exclusivamente herbívoros en algunas de las comunidades descritas resulta interesante de ser corroborado y explicado científicamente dado que, aunque existe una rica vegetación acuática (macrófitas y diatomeas) en todas las cuencas, la estrategia dietaria predominante de los peces registrados es de carnívoro u omnívoro, donde incluso estos últimos parecen preferir presas de origen animal o fitoplanctónica antes que fitobentos o macrófitas (Ruiz & Marchant 2004).

El análisis de información realizado para la ejecución de este estudio confirma que el conocimiento de la biodiversidad y la ecología de sistemas fluviales en Chile es a la vez limitado y disperso. Limitado, tanto a causa del reducido número de científicos con líneas de investigación activas en el campo de la ecología y biodiversidad fluvial, como también debido a las restricciones al estudio de los ríos impuestas por la geografía del territorio chileno. Por otro lado es disperso, debido a que buena parte de la información reportada está disponible en literatura "gris" y primordialmente en informes técnicos de estudios ambientales. Estas razones se cruzan con la dificultad inherente de la caracterización de la biodiversidad acuática, derivada del gran número de especies e interacciones y su variabilidad espacial y temporal. Esta situación respecto del estado del conocimiento de la biodiversidad acuática en Chile contrasta con la necesidad de conocer detalladamente los sistemas fluviales locales, debido a: (a) la reducción de la disponibilidad y la calidad de las aguas superficiales continentales a nivel global, (b) la riqueza hidrológica del país, (c) la naturaleza de los ríos locales (i.e. extensión y pendiente), fundamentalmente sus flujos elevados derivados de las fuertes pendientes que resultan en altas tasas de renovación, (d) la creciente preocupación social respecto al agua como recurso (escasez

y regulación del acceso y uso). Sugerimos que investigaciones futuras en esta línea deben orientarse a completar y mejorar la información presentada en este artículo, aumentando la resolución taxonómica de la representación de las mallas tróficas e incorporando aspectos funcionales relevantes, como magnitudes de interacción, tamaños corporales y variación de abundancias poblacionales. De esta manera, se aportaría conocimiento sobre la estructura y funcionamiento de los sistemas fluviales a escala local y regional, lo cual permitiría además el establecimiento fundado de acciones más eficientes de manejo y protección de los sistemas acuáticos.

AGRADECIMIENTOS: Los autores agradecen al Ministerio del Medio Ambiente (MMA) por facilitar el uso de información base para esta publicación, en especial a Silvia Benítez por todo su apoyo profesional. A los árbitros que revisaron críticamente este manuscrito aportando valiosas sugerencias y a Valentina Escanilla por el apoyo en la elaboración de este trabajo. R.R-J agradece el financiamiento parcial de proyecto FONDECYT 1120958.

MATERIAL COMPLEMENTARIO

La clasificación taxonómica y grupos tróficos funcionales presentes en las cuencas estudiadas se encuentra disponible como Material Complementario online en http://rchn.biologiachile.cl/pdfs/2013/1/MC_Palma_et_al_2013.pdf

LITERATURA CITADA

- ABARCA-ARENAS LG & RE ULANOWICZ (2002) The effects of taxonomic aggregation on network analysis. *Ecological Modelling* 149: 285-286.
- ALLAN JD (1995) *Stream ecology: structure and function of running waters*. Chapman & Hall. Londres, Reino Unido.
- ALMEIDA-NETO M, P GUIMARAES, PR GUIMARAES, RD LOYOLA & W ULRICH (2008) A consistent metric for nestedness analysis in ecological systems: reconciling concept and measurement. *Oikos* 117: 1227-1239.
- BOYERO L (2002) Insect biodiversity in freshwater ecosystems: is there any latitudinal gradient? *Marine and Freshwater Research* 53: 753-755.
- BRAY JR & JT CURTIS (1957) An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. *Ecological Monographs* 27: 325-349.
- CAMPOS H, G DAZAROLA, B DYER, L FUENTES, J GAVILÁN, et al. (1998) Categorías de conservación de peces nativos de aguas continentales de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 47: 101-122.
- CEA (2005) Evaluación de la condición ambiental de los ecosistemas acuáticos y humedales de los ríos Estrecho, Chollay, los Barriales. Informe técnico para Barrick Gold. Consultor Centro de Ecología Aplicada (CEA), Santiago, Chile.

- CONAMA-ARETECH GEONOVA CONSULTORES (2009) Estudio complementario de variables biológicas para las NSCA – Informe Final. Sección 6: Adaptación índice biótico para cuencas pilotos: Río Limarí y Lago Llanquihue (Chile). Informe técnico, Santiago, Chile.
- CUMMINS KW (1973) Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* 18: 183-203.
- CUMMINS KW (1974) Structure and function of stream ecosystems. *Bioscience* 24: 631-641.
- CUMMINS KW (1992) Invertebrates. In: Calow P & G Petts (eds) *The rivers handbook. Hydrological and Ecological Principles*: 234-250. Blackwell Scientific Publ. Oxford.
- CUMMINS KW (2002) Riparian-stream linkage paradigm. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 28: 49-58.
- CREA (2007). Caracterización ambiental de la porción terminal del río Mataquito Región del Maule. Planta Celulosa Licancel. Centro Regional de Estudios Ambientales. Universidad Católica de la Santísima Concepción, Concepción, Chile.
- EULA (2008) Información Flora y Fauna acuática de la cuenca y Ecotoxicológica. Proyecto: Diagnóstico Indicadores Biológicos en la cuenca del Rapel. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- EULA (2011) Diagnóstico y plan de gestión para la calidad del agua del embalse Rapel. Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- FERNÁNDEZ HR, F ROMERO, M PERALTA & L GROSSO (2001) La diversidad del zoobentos en ríos de montaña del noroeste de Argentina: comparación entre seis ríos. *Ecología Austral* 11: 9-16.
- GUIMARAES PR & P GUIMARAES (2006) Improving the analyses of nestedness for large sets of matrices. *Environmental Modelling and Software* 21: 1512-1513.
- HAMMER Ø, DAT HARPER & PD RYAN (2001) PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electrónica* 4: 1-9.
- JORDAN F (2003) Comparability: the key to the applicability of food web research. *Applied Ecology and Environmental Research* 1: 1-18.
- LARRAIN S & P POO (eds) (2010) Conflictos por el Agua en Chile: entre los derechos humanos y las reglas del mercado. Ediciones Chile Sustentable, Santiago, Chile.
- MARGALEF R (1983) *Limnología*. Ediciones Omega S.A, Barcelona.
- MERRITT RW & KW CUMMINS (1996) An introduction to the aquatic insects of North America. Kendall/Hunt, Dubuque, Iowa.
- MOP DGA (2004a) Diagnóstico y clasificación de los cursos y cuerpos de aguas según objetivos de calidad: cuenca del río Loa. Cade Idepe Consultores Chile. (En línea) URL: http://www.sinia.cl/1292/articles-31018_Loa.pdf (accedido octubre 30, 2012).
- MOP DGA (2004b) Diagnóstico y clasificación de los cursos y cuerpos de aguas según objetivos de calidad: cuenca del río Limarí. Cade Idepe Consultores Chile. (En línea) URL: http://www.sinia.cl/1292/articles-31018_Limarí.pdf (accedido octubre 30, 2012).
- MOP DGA (2004c) Diagnóstico y clasificación de los cursos y cuerpos de aguas según objetivos de calidad: cuenca del río Rapel. Cade Idepe Consultores Chile. (En línea) URL: http://www.sinia.cl/1292/articles-31018_Rapel.pdf (accedido octubre 30, 2012).
- MOP DGA (2004d) Diagnóstico y clasificación de los cursos y cuerpos de aguas según objetivos de calidad: cuenca del río Huasco. Cade Idepe Consultores Chile. (En línea) URL: http://www.sinia.cl/1292/articles-31018_Huasco.pdf (accedido octubre 30, 2012).
- MOP DGA (2010a) Análisis de la composición físico química de los sedimentos fluviales y su relación con la disponibilidad de metales en agua: cuenca del río Cachapoal. Consultor CENMA. (Chile) (En línea) URL: <http://documentos.dga.cl/CQA5191v5.pdf> (accedido octubre 30, 2012).
- MOP DGA (2010b) Propuesta de utilización de biocriterios para la implementación y monitoreo de la norma secundaria de calidad ambiental: resultados cuencas de los ríos Limarí y Mataquito. Consultor CENMA. (Chile) (En línea) URL: <http://documentos.dga.cl/CQA5230v2.pdf> (accedido octubre 30, 2012).
- NEWMAN MEJ (2010) *Networks. An introduction*. Oxford University Press, Oxford, UK.
- PACIFIC HYDRO CHILE SA (2010) Estudio Impacto Ambiental Proyecto Hidroeléctrico Nido de Águila. (Chile) (En línea) URL: https://www.e-seia.cl/archivos/EIA_Nido_-_Cap_4_-_Linea_de_Base.pdf (accedido octubre 30, 2012).
- PALMA A & R FIGUEROA (2008) Latitudinal diversity of Plecoptera (Insecta) on local and global scales. *Illiesia* 4: 81-90.
- PALMER MA, JD ALLAN & CA BUTMAN (1996) Dispersal as a regional process affecting the local dynamics of marine and stream benthic invertebrates. *Trends in Ecology and Evolution* 11: 322-326.
- PEARSON RG & L BOYERO (2009) Gradients in regional diversity of freshwater taxa. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 504-514.
- PRAMAR AMBIENTAL CONSULTORES (2009) Estudio de Impacto Ambiental Pampa Hermosa. (Chile) (En línea) URL: <https://www.e-seia.cl/archivos/20080802.163911.zip> (accedido octubre 30, 2012).
- ROMERO H, M MÉNDEZ, P SMITH & M MENDONÇA (2012) Enfoque ecológico-social de la variabilidad climática, extracciones de agua y demandas territoriales en las cuencas del desierto de Atacama. *Revista Geonorte Chile* 4: 261-287.
- RUIZ VH & M MARCHANT (2004) *Ictiofauna de aguas continentales chilenas*. Primera edición, Ediciones Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- SHANNON C & W WEAVER (1949) *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana, Illinois.
- THOMPSON RM, JA DUNNE & G WOODWARD (2012) Freshwater food webs: Towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics. *Freshwater Biology* 57: 1329-1341.
- UCT (2008a) (Febrero). Evaluación de Impacto Ambiental Generado por la Presencia de Contaminantes en el río Mataquito. Universidad Católica de Temuco (Chile).
- UCT (2008b) (Abril). Evaluación de Impacto Ambiental Generado por la Presencia de Contaminantes en el río Mataquito. Universidad Católica de Temuco (Chile).

- ULS (2002) Monitoreo y actualización de línea base de recursos bióticos proyecto Pascua Lama: Fauna Acuática. Universidad de La Serena (Chile).
- VANNOTE RL, GW MINSHALL, KW CUMMINS, JR SEDELL & CE CUSHING (1980) The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- VIDAL-ABARCA MR, R GÓMEZ & ML SUÁREZ (2004) Los ríos de las regiones semiáridas. *Ecosistemas* 2004/1. 15 pp (en línea) URL: <http://www.acet.org/ecosistemas/041/revision4.htm> (accedido febrero 10, 2012).
- VIVANCO M (1999) Análisis estadístico multivariable. Primera edición, Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- VÖRÖSMARTY CJ, PB MCINTYRE, MO GESSNER, D DUDGEON, A PRUSEVICH, et al. (2010) Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature* 467: 555-561.
- WALLACE J, S EGGERT, J MEYER & J WEBSTER (1997) Multiple trophic levels of a forest stream linked to terrestrial litter inputs. *Science* 277: 102-104.

Responsabilidad editorial: Patricio A. Camus

Recibido el 20 de junio de 2012; aceptado el 10 de diciembre de 2012