Macroinvertebrados acuáticos de las vegas de la Puna argentina

Nieto, Carolina[1]; Fátima Romero[2]; Celina Reynaga[1]; Verónica Manzo[1]
[1] Instituto de Biodiversidad Neotropical (IBN), CONICET – Universidad Nacional de Tucumán. CC 34, (4107) Yerba Buena, Tucumán. macarolina_nieto@yahoo.com.ar
[2] Fundación Miguel Lillo. Miguel Lillo 251, (4000) S. M. Tucumán.

➤ **Resumen** — Los ecosistemas acuáticos de vegas de la Puna combinan ambientes lóticos y lénticos, ocasionando una fauna particular en donde conviven organismos comúnmente presentes en los ríos y aquellos dominantes en lagos o lagunas. Entre los veranos del 2013-2015 se muestrearon 21 vegas distribuidas en la Puna de Salta y Catamarca, se analizaron los parámetros físico-químicos del agua, y las comunidades acuáticas presentes en estos ambientes. Las vegas presentaron importantes variaciones de sus características físico-químicas (temperatura del agua: 4,5-22ºC; oxígeno disuelto: 5-19 mg/l; pH: 2,9-9,4; conductividad: 690-1380 µS/cm, etc.). La comunidad de invertebrados acuáticos se caracterizó por presentar un predominio de estadios inmaduros de insectos registrándose seis órdenes de Insecta con 21 familias. También se registraron Annelida, Crustacea, Mollusca, Collembola y Acari. Las vegas que presentaron mayor heterogeneidad de hábitats registraron mayor riqueza taxonómica. En comparación con las comunidades de invertebrados bentónicos de otras ecorregiones de Argentina, la Puna presenta una riqueza menor de familias. Esto podría deberse a que es considerado un ambiente extremo para el desarrollo de la mayoría de los organismos, ya que presenta una marcada amplitud térmica, fuertes vientos, elevada radiación, y bajas presiones parciales de oxígeno y dióxido de carbono. Se definieron ocho rasgos biológicos con sus respectivas modalidades para los macroinvertebrados de la Puna. En el modelo resultante se obtuvieron cuatro tipos funcionales organizados de acuerdo a la combinación de un gradiente altitudinal y longitudinal.
Palabras clave: Ecosistemas acuáticos; grupos funcionales; Neotropical.

➤ **Abstract** — "Aquatic Macroinvertebrates of Argentinean Puna peatbogs". At the Puna, lotic and lentic ecosystems are combined, resulting in a particular fauna where river-frequent specimens and lake/pond specimens co-exist. During the summers of 2013-2015, 21 peatbogs from the Puna of Salta and Catamarca were sampled. During these collections water physico-chemical characteristics and the macro-invertebrates community was analyzed. The peatbogs had significant physico-chemical variations (temperature: 4.5-22ºC; dissolved oxygen: 5-19 mg/l; pH: 2.9-9.4; conductivity: 690-1380 µS/cm, etc.). The aquatic invertebrate community was mainly composed of immature insects. Six orders of insects with 21 families were reported. Annelids, Crustaceans, Molluscs, Collembola, and Acari were also collected. The peatbogs with higher diversity of habitats were more entomologically. However, the Puna region is entomologically less diverse than other Argentinean eco-regions. The Puna has extreme temperatures as well as strong winds, high solar radiation, low oxygen partial pressures and carbon dioxide. All these characteristics make this environment extreme for most species. Eight biological traits and different discrete modalities were defined for the Puna macro-invertebrates. The analysis obtained four functional types that are organized according to the combination of an altitudinal and longitudinal gradient.
Keywords: Aquatic ecosystems; functional groups; Neotropical.

INTRODUCCIÓN

Los macroinvertebrados son los organismos dominantes dentro de los ecosistemas acuáticos. Forman parte de casi todos los procesos ecológicos que en ellos ocurren y son un enlace importante para mover la energía entre los distintos niveles tróficos (Hanson *et al*., 2010). Controlan la productividad primaria, consumiendo gran cantidad de algas, eliminando tejido poco productivo y mineralizando los nutrientes (Wallace y Webster, 1996; Allan y Castillo, 2007). A

Recibido: 00/00/00 – Aceptado: 00/00/00

su vez, al servir de alimento, transfieren la energía hacia los consumidores superiores de las redes tróficas (vertebrados acuáticos, *e.g.*, peces, aves) (Rodrígues-Capítulo *et al*., 2009). En Argentina, los estudios de macroinvertebrados acuáticos que habitan a más de 2000 m de altura son escasos (Nieto *et al*., 2016) y están enfocados en grupos taxonómicos particulares; por ejemplo, los Chironomidae fueron estudiados a lo largo de gradientes altitudinales en Mendoza y Tucumán (Scheibler *et al*., 2008; Tejerina y Malizia, 2012), y en ríos de la Puna de Catamarca (Rodríguez Garay y Paggi, 2015).

Entre los taxones más comunes de macroinvertebrados acuáticos se incluyen los insectos, crustáceos, anélidos, moluscos, nematodos, planarias, briozoos y cnidarios. Sus ciclos de vida pueden ser totalmente acuáticos o combinarse con el medio aéreo, siendo de este modo un elemento conector entre la dinámica acuática y la terrestre (Junk y Wantzen, 2004).

Los ecosistemas acuáticos de la Puna incluyen una amplia variedad de ambientes (Izquierdo *et al*., este volumen), incluyendo lagos y lagunas generalmente salinos de distinto tamaño, manantiales termales y ríos de montaña que en muchos casos se asocian a grandes humedales o vegas (Maldonado *et al*., 2011). En la Puna, estos ecosistemas pueden agruparse en dos tipos, los lénticos (aguas quietas) y los lóticos (aguas corrientes), presentando características físicas muy diferentes, tales como velocidad de flujo, turbulencia, sustrato del fondo, etc. Esta combinación poco frecuente de ambientes resulta en una fauna particular en donde conviven organismos comúnmente presentes en los ríos y aquellos dominantes en lagos o lagunas.

Los sistemas hidrográficos de la Puna constituyen parches de hábitats acuáticos dentro de un paisaje desértico (Ruthsatz, 2012). Las lluvias son escasas y se concentran entre octubre y marzo provocando una gran variación estacional en los caudales hídricos. Estos procesos darían como resultado ambientes inestables, con baja predictibilidad y alta fragilidad frente a la acción antrópica (González Achem *et al*., 2014).

CARACTERIZACIÓN FÍSICO-QUÍMICA DE LOS AMBIENTES ESTUDIADOS

Los cuerpos de agua de vegas de la Puna presentan importantes variaciones de sus características físico-químicas (caudal, temperatura, oxígeno disuelto, pH, conductividad, etc.). Algunos investigadores atribuyen parte de estas características a la altitud (Jacobsen *et al*., 1997; Jacobsen, 2004) y en consecuencia a la baja temperatura y concentración de oxígeno (Jacobsen *et al*., 2003; Jacobsen y Marín, 2007).

A partir de muestreos realizados en los veranos 2013-2015 que incluyeron 21 vegas de la Puna distribuidas en Salta y Catamarca, se observó que el agua presentó en general una gran variación térmica (Tabla 1), oscilando entre valores muy bajos como los 4,5 °C, registrado en las vegas de mayor altitud (*e.g.*, Acay Sur, Salta) y valores superiores a los 22 °C registrados (*e.g*., Laguna Blanca, Río Río, Aguas Calientes, Pasto Ventura, Catamarca) posiblemente relacionadas a aguas termales.

Los rangos de pH registrados en las distintas vegas fueron también muy amplios; aquéllas que presentaron suelos orgánicos tuvieron mayor acidez, mientras que las vegas con suelos minerales presentaron un pH neutro o alcalino. Las vegas Tocomar, Chorrillos, Condor Huasi y uno de los puntos de muestreo en las vegas Acay Sur y Norte, en Salta, y Laguna Blanca y dos puntos de muestreo de Pasto Ventura en Catamarca presentaron aguas de características ácidas con pH que oscilaron entre 2,89 y 6,89. Las restantes se caracterizaron por presentar aguas más alcalinas con valores oscilando entre 7,05 hasta 9,37, registrando el valor más alto en uno de los sitios de muestreo de Pasto Ventura (Catamarca).

La disponibilidad de oxígeno para la vida acuática depende de muchos factores, entre ellos altitud, temperatura, turbulencia y salinidad. En las vegas muestreadas la disponibilidad de oxígeno disuelto (OD) para los organismos acuáticos fue alta debido principalmente a la alta turbulencia de los ríos, llegando incluso a niveles de saturación. Todas

Tabla1. Rango de las variables físico-químicas registradas en cada estación de muestreo. Los puntos de muestreo (*) estuvieron sujetos al área total de la vega considerada.

Vegas	Puntos de muestreo*	Altitud (msnm)	Temperatura (ºC)	Ph	Conductividad (μs/cm)	Turbidez	Oxígeno disuelto (mg/1)	Sólidos totales disueltos (mg/1)
Tocomar	5	4320-4356	17,9-20,6	3,8-4,9	176-343	1,4-37,3	4,5-15,7	0,1-0,2
Chorrillos	2	4427-4458	7,8-13,4	5,5-6,0	130-123	0,3-2,1	5,5-6,6	0,1-0,2
Incachule	2	4444-4453	16,2-17,6	7,1-7,2	104-432	2,1-4,6	6,9-9,7	0,3-0,7
Aguas Calientes	6	4112-4139	15,4-25,1	7,6-8,0	291-346	1,4-21,7	7,1-9,0	0,2-0,3
Pastos Grandes	4	3937-4048	16,2-23,7	7,3-7,6	139-244	0,6-5,9	7,6-9,6	0,1-0,2
Salinas Pastos Grandes	3	3780-3795	16,3	7,8	605	5,4	9,9	0,4
Cóndor huasi	3	3944-3988	18,8	6,71	349	4,7	s/d	0,2
Quirón	2	3916-3927	6,8-11,8	7,1-7,3	593-696	1,8-20,7	6,6-8,4	0,4-0,5
Olacapato Chico	3	4079-4084	7,9-13,1	7,5-8,2	99-131	3,4-20,6	11,1-13,2	0,1-0,2
Catua arriba	2	3998-4008	14,2-11,1	8,1-8,1	1030-1380	54,7-54,9	11,6-11, 8	0,7-0,9
Catua abajo	2	3978-3981	13,1-14,8	7,8-7,8	0-456	69,4-116	8,5-11	0-0,3
Acay sur	3	4742-4753	4,5-8,9	6,9-7,7	42-66	0-3,6	7,9-7,9	0,1
Acay norte	3	4668-4731	6,8-17,3	6,9-7,1	31-550	0-12,1	5,3-9,3	0,0-0,1
Laguna blanca	5	3283-3314	18,1-26,5	5,9-6,7	0	9,5-378	5,9-6,7	0-0,1
Río Río	6	3643-3646	14,5-25,5	7,5-9,9	0-1,51	2-31,6	6,4-18,9	0,1-1,0
Aguas calientes	2	3815-3816	22,6-24,4	8,2-8,8	0	17,0-29,3	6,5-7,2	0,4
Pastos ventura	7	3828-3908	10,6-21,3	2,9-9,4	0	0,9-460	5,9-11,5	0-0,3
Corral blanco	6	3279-3310	11,3-21,2	7,5-8,1	0	0-1,9	6,3-7,6	0,2-0,3
Alto el peñón	2	4116-4117	16,8-18,9	7,2-7,4	0	0-4,7	6,4-7,4	0,2
Laguna del Medio norte	3	4243-4248	10,7-17,2	6,7-8,1	0	0	6,9-7,9	0,1-0,2
Laguna del Medio sur	2	4229-4230	14,0-18,1	7,5-7,8	0	0	4,8-6,7	0-0,29

las vegas muestreadas presentaron valores superiores a 5 mg/l, un valor considerado apto para asegurar el funcionamiento de las comunidades acuáticas (Chapman, 1996), aunque los requerimientos varían entre especies. Por ejemplo, muchas especies de crustáceos pueden vivir con concentraciones de oxígeno disuelto entre 0,1 y 2,0 mg/l y una gran variedad de microorganismos (bacterias, hongos y protozoarios) son anaerobios facultativos, mientras que los plecópteros y algunos efemerópteros son los más sensibles a la disminución de oxígeno disuelto. La concentración de las sales disueltas en el agua (salinidad) depende en gran medida de la litología de las rocas por donde discurre (González Achem *et al*., 2015) y puede ser medida de manera indirecta a través de la conductividad eléctrica. En las vegas estudiadas, se registraron valores de conductividad correspondientes a aguas no salinas y con salinidad media según la clasificación de Rodier (1989). La conductividad promedio fue de 690 μS/cm, con un rango de variación entre 0 y 1380 μS/cm. Los valores más bajos fueron registrados en la vega Pasto Ventura (Catamarca) y el mayor valor en Catua Arriba (Salta).

En las distintas vegas estudiadas se registraron bajos valores de sólidos totales disueltos y turbidez, lo cual indica poca erosión fluvial y arrastre de partículas de suelo. Dichos valores (menores de 500 mg/l) indican aguas limpias y libres de sólidos, aptas para la vida acuática.

COMPOSICIÓN DE LA COMUNIDAD

La comunidad de invertebrados acuáticos encontrados en los humedales de la Puna se caracteriza por presentar un predominio de estadios inmaduros de insectos acuáticos, que incluyen seis órdenes con 21 familias presentes en la mayoría de las vegas estudiadas (Figura 1). También se han registrado taxones no Insecta como Annelida, Crustacea, Mollusca, Collembola y Acari (Tabla 2) que en algunas vegas de Catamarca (*e.g.*, La-

Tabla 2. Taxones de invertebrados registrados en 21 vegas de la Puna. Se señala la abundancia total registrada para cada uno, así como la frecuencia de ocurrencia en todas las vegas muestreadas. Los datos de Diptera fueron tomados de Rodríguez Garay y Paggi (2015).

Taxón	Familia / Subfamilia / Género / Especie	Abundancia total	Frecuencia de ocurrencia
INSECTA			
Ephemeroptera	Baetidae		
	Andesiops peruvianus	1393	10
	Leptophlebiidae		
	Massartellopsis irarrazavali	63	7
Plecoptera	Gripopterygidae	10	2
	Claudioperla tigrina		
	Claudioperla rosalesi		
	Perlidae		
	Anacroneuria sp.	12	1
Trichoptera	Hydrobiosidae	41	4
	Cailloma sp.		
	Hydroptilidae	182	5
	Metrichia sp.		
	Oxyethira sp.		
	Limnephilidae	107	12
	Antarctoecia sp.		
	Odontoceridae	3	1
	Glossossomatidae	10	2
Odonata	Coenagrionidae		
	Protallagma titicacae	324	8
	Aeshnidae		
	Rhionaeschna variegata	3	1
Heteroptera	Corixidae	281	12
	Trichocorixa sp.		
Coleptera	Staphylinidae	3	3
	Hydrophilidae	87	11
	Tropisternus sp. (adulto)		
	Tropisternus sp. (larva)		
	Hydrophilidae		
	Elmidae		
	Austrelmis (larva)	514	15
	Austrelmis (adulto)	922	15
	Dytiscidae	80	7
	Dytiscidae (adulto)		
	Scirtidae	1	1
Diptera	Simuliidae	903	13
	Simulium sp.		
	Chironomidae		
	Orthocladiinae	229	16
	Stictocladius prati		
	Allocladius quadrus		
	Chironominae	69	12
	Podonominae	236	16
	Podonomus fastigians		
	Podonomus setosus		
	Podonomus regalis		
	Dolichopodidae	26	6
	Empididae		
	Ephydridae	7	1
	Stratiomyidae	4	3
	Syrphidae	2	2
	Muscidae	1	1

Tabla 2 (cont.).

Taxón	Familia / Subfamilia / Género / Especie	Abundancia total	Frecuencia de ocurrencia
	Limnophora sp.	9	4
	Ceratopogonidae	8	3
	Tabanidae	14	4
	Culicidae	1	1
	Tipulidae	2	1
NO INSECTA			
Collembola		3	1
Amphipoda	Hyalellidae		
	Hyalella sp.	2260	19
Mollusca	Gastropoda	9	2
	Bivalvia	115	4
Annelida	Glossiphoniidae	201	17
	Oligochaeta	119	10
Acari	Hydrachnidia	21	8

guna Blanca, Pastos Ventura) llegan a constituir una parte importante de la comunidad.

En general estos invertebrados están adaptados a ambientes de aguas corrientes o reófilos de aguas frías (estenotermos fríos) y baja mineralización ya que son afectados por la salinidad del agua, la altitud y la heterogeneidad del hábitat (Jacobsen *et al*., 1997; Jacobsen, 2004). Este último aspecto surge a partir de las características propias de estos humedales que se caracterizan por presentar un microrelieve ondulado con una red intrincada de canales o cursos de agua corriente, asociado a la dominancia de especies herbá-

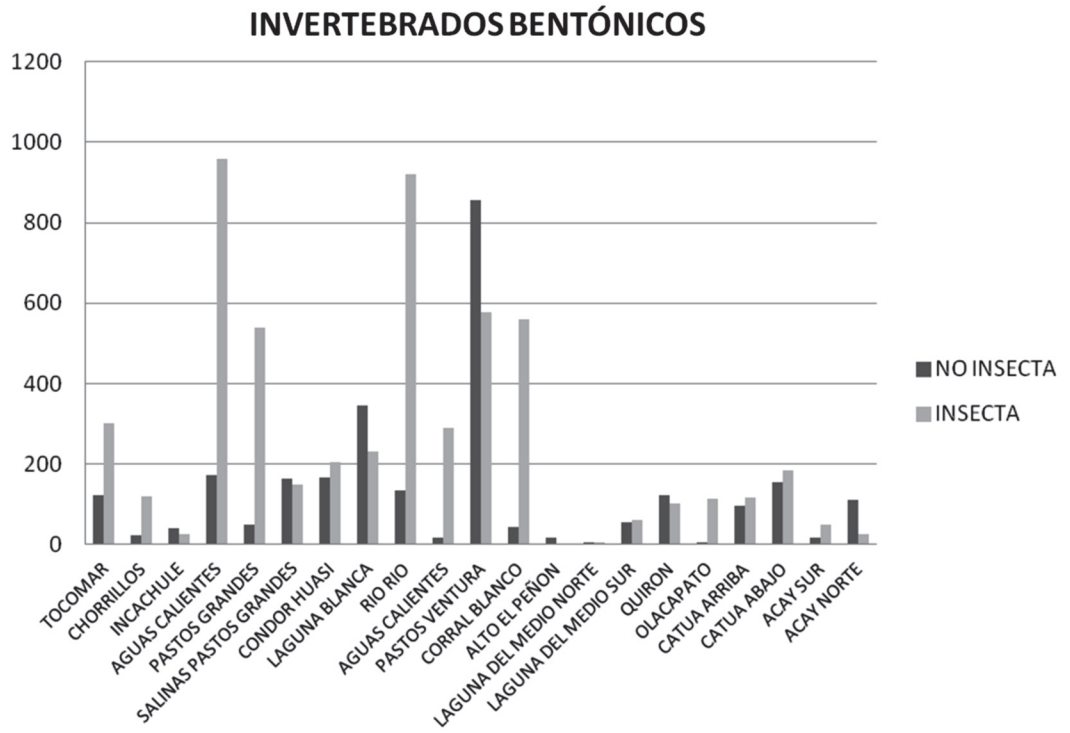

Figura 1. Abundancia de invertebrados bentónicos en cada una de las vegas estudiadas.

ceas en "cojines"compactos (Izquierdo *et al.*, este volumen).

Estos ambientes están asociados a vertientes superficiales o subsuperficiales que generan cursos de agua corriente permanente, con relativamente alta concentración de oxígeno y baja salinidad. Estas características permiten la existencia de un hábitat complejo donde pueden encontrarse aguas quietas o lénticas (charcas, lagunas, pozones) y ambientes de aguas corrientes o lóticas (arroyos y ríos). Esta diversidad de hábitats es un factor clave ya que posibilita una alta disponibilidad de alimentos y refugio a los distintos integrantes de las comunidades biológicas. Consistentemente, nuestros resultados reflejan mayor riqueza taxonómica en las vegas que presentan mayor heterogeneidad de hábitats (Figura 2) como Aguas Calientes (Salta), Río Río y Corral Blanco (Catamarca).

En este sistema complejo, los invertebrados acuáticos se encuentran asociados a ciertos sectores o hábitats específicos; por ejemplo, los relacionados con el sustrato del fondo o lecho (comunidad bentónica), los que están presentes en la columna de agua (planctónicos y nadadores o necton) y los que se encuentran asociados a la vegetación sumergida, marginal o emergente. En general la comunidad mejor representada es la relacionada al sustrato del fondo o comunidad bentónica. Le siguen en importancia los odonatos, hemípteros y algunos coleópteros, que habitualmente se encuentran en charcos, pozones y pequeñas lagunas.

Los insectos acuáticos son claramente dominantes en la composición de la comunidad de invertebrados de las distintas vegas (Figura 3). Los órdenes Diptera, Coleoptera y Trichoptera son los mejores representados con 12, 6 y 5 familias respectivamente (Tabla 3), siendo las familias Chironomidae, Simuliidae, Elmidae y Limnephilidae las más abundantes. Si bien Hemiptera estuvo representada solamente por la familia Corixidae

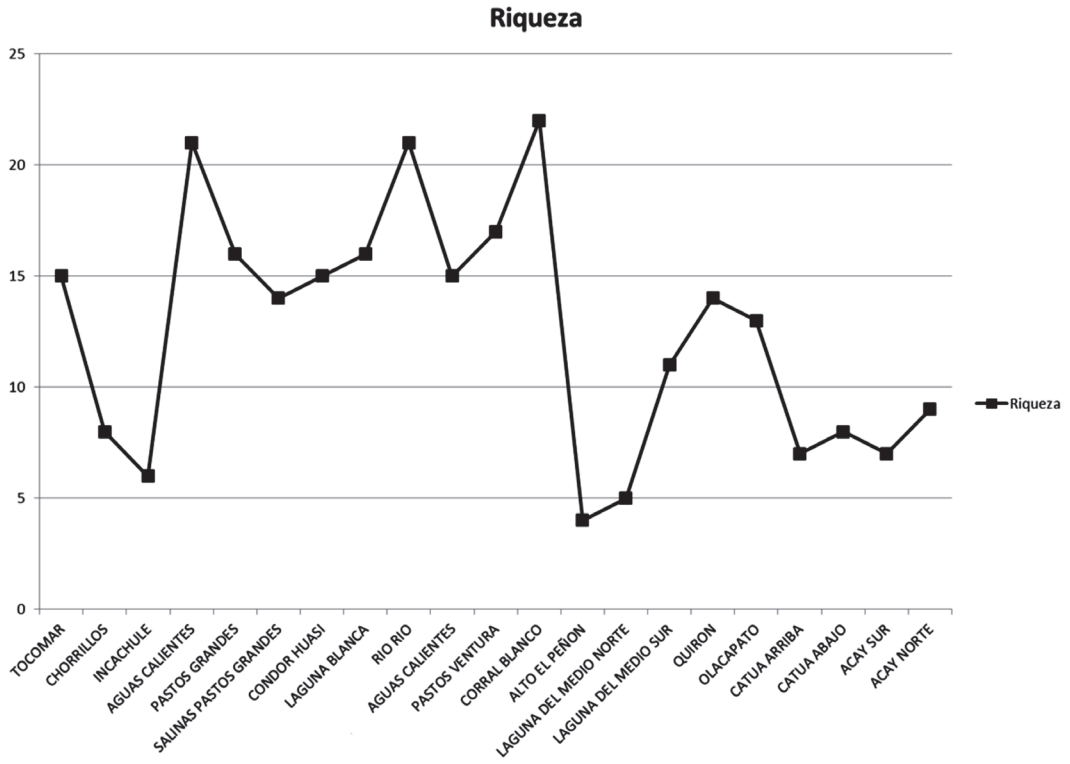

Figura 2. Valores de riqueza registrada en cada una de las vegas muestreadas.

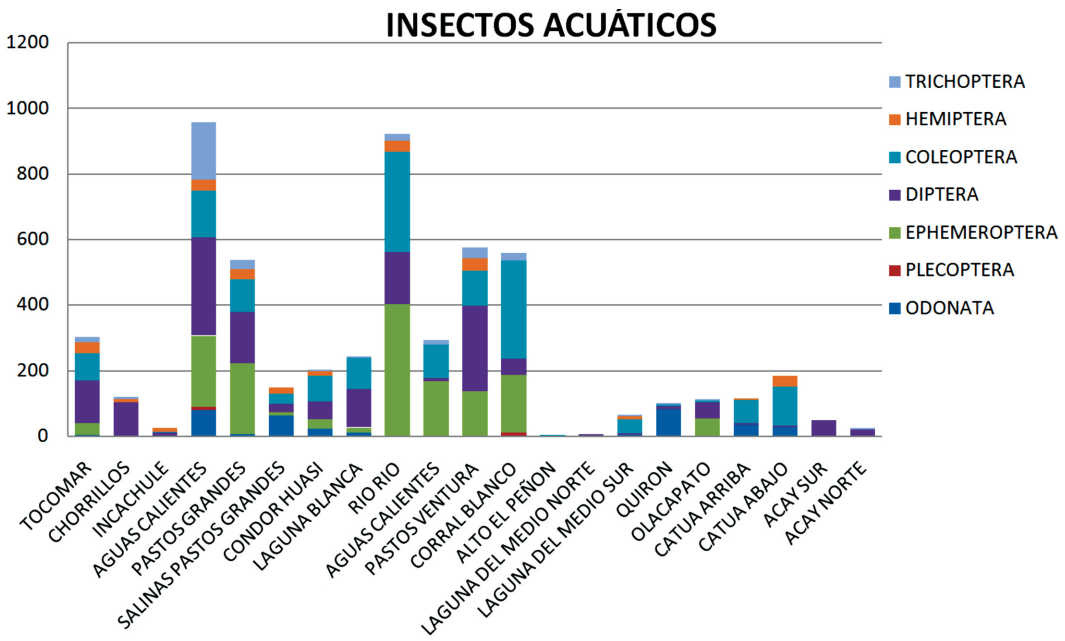

Figura 3. Abundancia de insectos acuáticos en las diferentes vegas muestreadas.

registró una alta frecuencia, al igual que la familia Baetidae (Ephemeroptera). Dentro de los órdenes Coleoptera y Trichoptera, cada uno representado con cinco familias, solamente una, Elmidae en el primero y Limnephilidae en el segundo, fueron frecuentes mientras que las restantes tienen una presencia más o menos ocasional en hábitats muy limitados y localizados. Las familias Chironomidae (Diptera) y Elmidae (Coleoptera) fueron las más frecuentes registrándose en 16 y 15 vegas respectivamente, mientras que *Andesiops* (Baetidae) fue el género más abundante entre los insectos con 1393 individuos.

Entre los taxones no Insecta, Amphipoda e Hirudinea fueron los más frecuentes (Figura 4). Los Amphipoda son un orden de

Tabla 3. Riqueza de familias de los distintos órdenes en cada una de las ecorregiones presentes en el Noroeste Argentino. Los datos de: Yungas, tomados de Von Ellenrieder (2007) y Molineri *et al*. (2009); Monte: Grosso *et al*. (1999), Tripole *et al*. (2008) y Scheibler *et al*. (2014); Prepuna: Peralta y Romero (2011); y Puna: Rodríguez Garay y Paggi (2015) y este trabajo. No Insecta incluye: Collembola, Nematoda, Annelida, Mollusca, Crustacea, Acari y Oligochaeta; n/r indica taxón no registrado.

Grupo taxonómico	Yungas	Monte	Prepuna	Puna
Odonata (libélulas)	6	5	1	2
Plecoptera (mosca de las piedras)	1	2	1	2
Ephemeroptera (efímeras)	5	3	3	2
Trichoptera (frigáneas)	11	9	3	5
Megaloptera (patudo)	1	1	n/r	n/r
Heteroptera (chinches)	7	4	n/r	1
Coleoptera (escarabajos)	14	7	3	4
Diptera (moscas y mosquitos)	12	13	8	12
Lepidoptera (polillas)	1	1	n/r	n/r
No Insecta	30	21	15	6
Riqueza	**88**	**66**	**34**	**34**

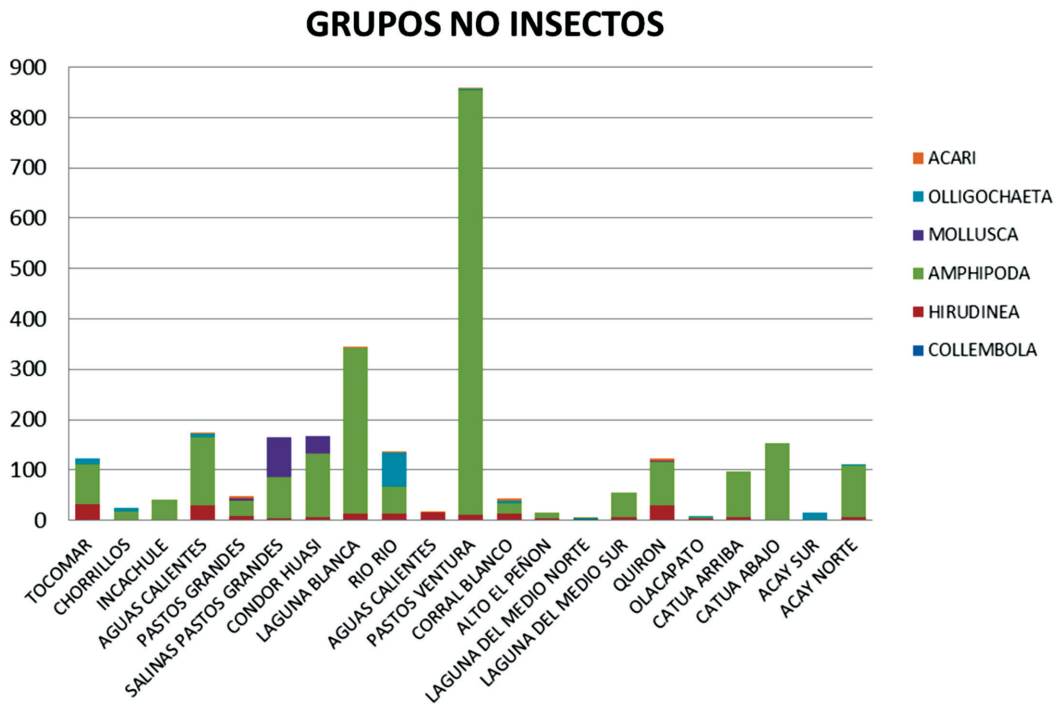

Figura 4. Abundancia de taxones no Insecta en las distintas vegas muestreadas.

pequeños crustáceos mientras que los Hirudinea se encuentran dentro de los anélidos y son comúnmente conocidos como sanguijuelas. El género *Hyalella* sp. (Hyalellidae, Amphipoda) fue el más abundante y frecuente, con 2260 individuos registrados en 19 de las 21 vegas muestreadas, mientras que la familia Glossiphonidae (Hirudinea) fue registrada en 17 vegas.

DIFERENCIAS Y SIMILITUDES CON OTRAS ECORREGIONES

El conocimiento taxonómico de la fauna de invertebrados acuáticos de la Puna es escaso. Para realizar una comparación con otras ecorregiones realizamos un análisis restringido hasta el nivel de familias. En la Tabla 3 se presenta una comparación entre la riqueza de familias de invertebrados registrados para la Puna con registros realizados en otras ecorregiones del noroeste argentino (Grosso *et al.*, 1999; Von Ellenrieder, 2007; Molineri *et al.*, 2009; Tripole *et al.*, 2008; Peralta y Romero, 2011; Scheibler *et al.*, 2014; Rodríguez Garay y Paggi, 2015). En general se observa que las comunidades de invertebrados bentónicos tienen menor riqueza de familias en la Puna. La mayoría de los órdenes de Insecta presentan mayor diversidad de familias en la ecorregión de las Yungas, y otros taxones desaparecen con la altitud como Lepidoptera y Megaloptera. Solamente Plecoptera y Diptera no manifiestaron esta tendencia; en el primero aparece la familia Gripopterigydae que es característica de zonas de mayor altitud (Gibon y Molina, 2013); mientras que en Diptera, aunque se encontró el mismo número de familias, hay un cambio en la dominancia a nivel genérico y de algunas subfamilias. Por ejemplo en la Puna son más frecuentes las especies que sólo pueden soportar una variación pequeña de la temperatura del agua (estenotermas frías), tal es el caso de las subfamilias de Chironomidae: Orthocladiinae, Podominae y Diamesinae (Jacobsen *et al.*, 1997; Scheibler *et al.*, 2008).

RASGOS DE VIDA DE MACROINVERTEBRADOS

El Concepto del *Habitat Templet* (Townsend y Hildrew, 1994) asume que el hábitat provee el molde en el cual la evolución forja las características morfológicas y las "estrategias de historia de vida", filtrando sólo aquellas características que faciliten la supervivencia en dicho hábitat. Los procesos que estructuran las comunidades en los sistemas lóticos ocurren en diferentes escalas espaciales y temporales y pueden deberse a factores bióticos (interacciones biológicas) o abióticos (características ambientales). Los agentes estresantes más importantes en estos ambientes corresponden a los cambios de caudal, salinidad, temperatura, sólidos suspendidos y contaminación química u orgánica.

Aunque cada especie es única, es posible reconocer "estrategias de vida" comunes entre grupos de especies, de tal forma que puede predecirse la combinación particular de rasgos de los organismos que viven de una manera determinada (Odum y Barrett, 2006). Los rasgos biológicos refieren a las combinaciones de adaptaciones de los organismos seleccionadas como respuesta a los agentes estresantes percibidos en el ambiente. Un rasgo puede mostrar diferentes expresiones o atributos, los cuales se pueden medir con varios niveles de resolución y expresarse en categorías o rangos. Una combinación específica de atributos define un tipo funcional, los cuales son grupos de especies que comparten adaptaciones con una función específica. La identificación y evaluación de estos tipos funcionales es importante para describir los mecanismos bajo los cuales la comunidad responde a diferentes factores ambientales. La presencia y abundancia de distintos tipos funcionales contribuye al entendimiento de la función de un ecosistema y puede servir como herramienta para predecir respuestas de los ecosistemas a cambios introducidos por el hombre (Petchey y Gaston, 2006). Por lo tanto, mediante el análisis simultáneo de un conjunto de rasgos se pueden construir modelos para caracterizar o predecir la estructura de una comunidad lótica ante la variación de características ambientales (Schröder, 2006).

El concepto de los rasgos biológicos ha sido usado en ecología de ríos para describir situaciones en las que la comunidad lótica permanece sin cambios luego de la acción de múltiples agentes estresantes (resistencia) o retornan rápidamente a su estado inicial luego de la misma (resiliencia). Por ejemplo, en el caso de la resistencia a las fluctuaciones del flujo, los organismos pueden evitar ser removidos a través del uso de diferentes mecanismos de adhesión (ganchos o ventosas) o presentando formas del cuerpo de tipo hidrodinámicas, aplanadas o flexibles. Los rasgos relacionados con la tolerancia fisiológica pueden otorgar resistencia frente a las fluctuaciones de temperatura o química del agua (Townsend y Hildrew, 1994). Los rasgos que confieren resiliencia a los organismos están vinculados con un rápido crecimiento poblacional y/o alta movilidad que facilita la búsqueda de refugios y la recolonización.

La definición de los rasgos biológicos de los organismos consiste en la identificación de las características que representa alguna significación ecológica. Para el estudio de los macroinvertebrados de vegas de la Puna, definimos ocho rasgos biológicos con sus respectivas modalidades (Tabla 4). El modelo resultante del análisis de rasgos biológicos nos permitió definir cuatro tipos funcionales que se organizan de acuerdo a la combinación de un gradiente altitudinal y otro longitudinal. A mayor altitud disminuye el oxígeno disuelto, la temperatura y el pH, mientras que en un gradiente de Oeste a Este se registra un aumento de flujo y sólidos suspendidos que definen los filtros que estructuran las comunidades de macroinvertebrados acuáticos de las vegas de Puna (Figura 5). A mayor altitud y hacia el Oeste encontramos organismos que combinan rasgos de tamaño medio (10-15 mm), que respiran por branquias o plastrón, poseen estuches o exoesqueleto rígido y alimentación de tipo trituradora (*Hyalella*, *Austrelmis*, *Antarctoecia*). A mayor altitud pero hacia el Este los organismos se caracterizan por presentar los mayores tamaños (> 20 mm), respiración

Tabla 4. Rasgos biológicos con sus respectivas modalidades definidos para macroinvertebrados de vegas de Puna.

Rasgo	Modalidad
Tamaño máximo del cuerpo (mm)	< 5
	5-10
	10-15
	15-20
	> 20
Forma del cuerpo	Cilíndrica
	Aplanada
Flexibilidad del cuerpo (grados)	Ninguna (< 10)
	Baja (10-45)
	Alta (> 45)
Dureza del exoesqueleto	Baja
	Moderada (esclerosado o con estuche de seda)
	Alta
Hábitos alimentarios	Colector-recolector
	Colector-filtrador
	Triturador
	Raspador
	Depredador
	Suctor
Respiración	Tegumento
	Branquias
	Plastrón
	Espiráculo
Locomoción	Nadador en superficie
	Caminador
	Excavador
	Adheridos al sustrato
Adaptaciones para enfrentar la corriente	Ventosas
	Glándulas de la seda
	Estuche mineral
	Uñas tarsales o anales
	Sin adaptaciones

por tegumento o espiráculos, sin adaptaciones para enfrentar el arrastre por flujo y con predominio de alimentación de tipo recolectora y raspadora (Diptera). Los organismos que se encuentran a menor altitud y hacia el Oeste presentan una combinación de rasgos que incluye tamaños menores de 5 mm, con moderada esclerotización del cuerpo, con mecanismos para enfrentar el arrastre como presencia de uñas tarsales y forma de cuerpo hidrodinámicas, con alimentación de tipo depredadora (*Protallagma*, Hydrachnidia, *Lancetes*). Los rasgos que predominan a menor altitud y hacia el Este corresponden a tamaño pequeño entre 5 y 10 mm, aplanados, cuerpos blandos, respiración por tegumento y mecanismos de alimentación recolector, filtrador o suctor (*Simulium*, *Glossiphoniidae*, *Tropisternus*, *Andesiops peruvianus*).

MACROINVERTEBRADOS ACUÁTICOS EN AMBIENTES EXTREMOS

En términos generales se dice que un ambiente es extremo si sus condiciones se alejan o son muy diferentes a las que vive la mayoría de las formas de vida en la Tierra. La Puna, con su marcada amplitud térmica diaria y estacional, temperaturas mínimas muy bajas, fuertes vientos, elevada radiación solar, bajas presiones parciales de oxígeno y dióxido de carbono, puede ser considerada como un ambiente extremo para el desarrollo de la mayoría de los organismos (Murray y Goldberg, 2013). Los ambientes acuáticos se ven influidos por estas condiciones que se suman a las del propio medio (e.g., alta salinidad o acidez) que se generan como consecuencia de las características geológi-

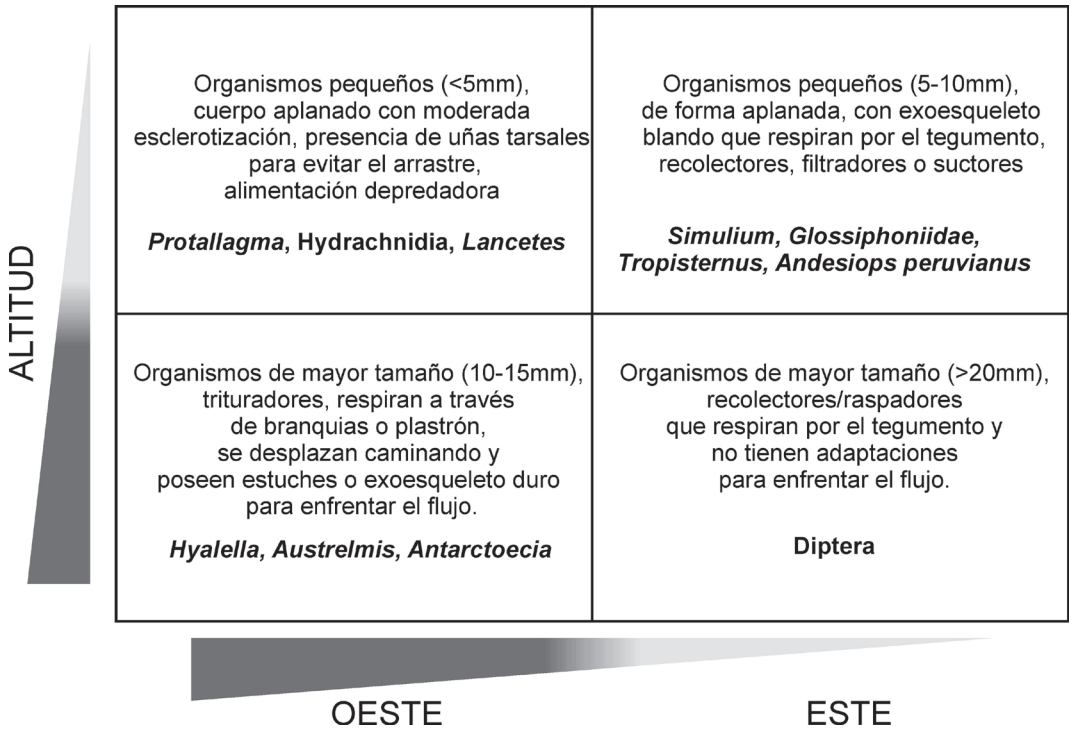

Figura 5. Modelo de "*Habitat Templet*" definido para las vegas de Puna. Los cuatro tipos funcionales quedan definidos por una combinación de filtros relacionados con un gradiente altitudinal y un gradiente longitudinal (oeste-este).

cas de la región o de actividades humanas como agricultura, ganadería, urbanización o minería. El comportamiento y fisiología de los artrópodos y macroinvertebrados acuáticos son muy variables y las generalizaciones difíciles de realizar. Para los artrópodos terrestres en ambientes altoandinos, como algunas especies de langostas, escarabajos o mariposas, se observó una prolongación del periodo larval a más de un año, la concentración de la actividad reproductiva en la corta estación de crecimiento y una disminución o eliminación de la longitud del estado adulto (Ferreyra *et al*., 2005). También se observan adaptaciones morfológicas como la disminución del tamaño corporal y la presencia de melanismo que les permiten filtrar los rayos UV nocivos y aumentar el metabolismo, adaptaciones comportamentales tales como la migración vertical dentro del suelo, la permanencia bajo la capa de nieve donde pueden mantenerse activos y la exposición del cuerpo al sol durante la época fría para aumentar la temperatura (Ferreyra *et al*., 2005). Estas mismas estrategias, o alguna de ellas, podrían desarrollarse en los grupos acuáticos, aunque prácticamente no hay estudios al respecto. Existen en cambio algunos estudios sobre la comunidad de macroinvertebrados acuáticos en zonas de la Puna en Catamarca (Grosso *et al*., 1999) o Jujuy (Murray y Goldberg, 2013) donde las condiciones del Ph son extremas (pH > 3). En ambos casos los dípteros de la familia Chironomidae, fueron los organismos dominantes; ciertos escarabajos de la familia Dytiscidae y algunas chinches de agua del orden Hemiptera, resultaron también ser muy tolerantes a condiciones de alta acidez. En estos ambientes, suelen encontrarse oligoquetos ya que al no estar en la columna de agua, sino en los sedimentos que actúan como *buffer*, resultan más tolerantes a la acidificación (Tripole *et al*., 2008). Si consideramos las condiciones particulares de la Puna, sin los extremos de acidez, salinidad

o temperaturas que se pueden dar por condiciones muy específicas (*e.g.*, actividad geotermal, minera) se evidencian cambios en la comunidad de macroinvertebrados (Tabla 3) en comparación con otras ecorregiones. Cambios tales como una disminución en la abundancia y riqueza de ciertos grupos y un reemplazo por otras especies quizás más tolerantes a las condiciones particulares del ambiente puneño.

AGRADECIMIENTOS

Las autoras agradecen a Carlos Molineri, cuyos comentarios y observaciones contribuyeron a mejorar este manuscrito. A José Rodríguez por su invaluable contribución en la realización de los muestreos. A CONICET (Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas) y FML (Fundación Miguel Lillo) por el apoyo económico. Este estudio fue financiado por los proyectos: PICT 1565, PIP 0330, PIUNT cn-G516, y PICT 1910.

LITERATURA CITADA

Allan J. D., Castillo M. M. 2007. Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters. Springer Science y Business Media, 435 pp.

Chapman D. V. 1996. Water Quality Assessments: a Guide to the Use of Biota, Sediments, and Water in Environmental Monitoring. Second Edition. UNESCO, WHO and UNEP by Chapman y Hall, London, 609 pp.

Ferreyra M. V., Grigera D., Úbeda C. 2005. Conservación de los ecosistemas de alta montaña: la zona atoandina del Parque Nacional Nahuel Huapi (Argentina). Anales Instituto Patagónico, 33: 41-58.

Gibon F. M., Molina C. 2013.Contribution to the knowledge of the Andean stonefly genus *Claudioperla illies*, with description of new apterous and micropterous species (Plecoptera: Gripopterygidae). Neotropical Entomology, 42 (2): 170-177.

González Achem A. L., Rolandi M. L., Fernández H. R. 2015. Saline waters and macroinvertebrates in subtropical Andean streams. Ecología Austral, 25: 26-36.

González Achem A. L., Seeligmann C., Alderete M. 2014. Variaciones espaciotemporales de la flora diatomológica en Laguna de Los Pozuelos (Jujuy, Argentina). Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica, 49: 177-193.

Grosso L. E., Peralta M., Romero F. 1999. Invertebrados acuáticos de los ríos Choya, Potrero, Quebrada Minas, Candado, Blanco y Andalgalá. En: E. Lavilla y J. González (Eds), Biodiversidad de Agua Rica (Catamarca,Argentina). BHP COPPER y Fundacion Miguel Lillo, Argentina, pp. 135-156.

Hanson P., Springer M., Ramírez A. 2010. Capítulo 1: Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. Revista de Biología Tropical, 58: 3-37.

Jacobsen D. 2004. Contrasting patterns in local and zonal richness of stream invertebrates along an Andean altitudinal gradient. Freshwater Biology, 49: 1293-1305.

Jacobsen, D., Marín, R. 2007. Bolivian Altiplano streams with low richness of macroinvertebrates and large diel fluctuations in temperature and dissolved oxygen. Aquatic Ecology, 42: 643-656.

Jacobsen, D., Rostgaard, S., Vasconez, J. J. 2003. Are macroinvertebrates in high altitude streams affected by oxygen deficiency? Freshwater Biology, 48: 2025-2032.

Jacobsen, D., Schultz, R., Encalada, A. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. Freshwater Biology, 38: 247-261.

Junk, W. J., Wantzen, K. M. 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications-an update. Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries. Actas: 117-149. Food and Agriculture Organization and Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific.

Maldonado M., Maldonado-Ocampo J. A., Ortega H., Encalada A. C., Carvajal-Vallejos F. M., Rivadeneira J. F., Acosta F., Jacobsen D., Crespo A., Rivera-Rondón C. A. 2011. Biodiversity in Aquatic Systems of the Tropical Andes. En: S.K. Herzog, R. Martínez, P. M. Jorgensen, y H. Tiessen (Eds), Climate Change and Biodiversity in the Tropical Andes: 276-294. São José dos Campos: Inter-American Institute for Global Change Research (SCOPE).

Molineri C., Romero F., Fernández H. R. 2009. Diversidad y conservación de invertebrados acuáticos. En: Brown, A., Blendinger, P., Lomáscolo, T.y García Bes, P. (Eds.), Selva Pedemontana de

las Yungas: Historia natural, Ecología y manejo de un ecosistema en peligro. Ediciones del Subtrópico. Fundación Proyungas. Tucumán, pp. 121-149.

Murray J., Goldberg J. 2013. ¿Viviendo al límite? Organismos extremófilos en aguas ácidas de la Mina Pan de Azúcar, Jujuy. Temas de Biología y Geología del NOA, 3: 14-19.

Nieto C., Malizia A., Carilla J., Izquierdo A., Rodríguez J., Cuello S., Zannier M., Grau H. R. 2016. Patrones espaciales en comunidades de macroinvertebrados acuáticos de la Puna Argentina. Revista de Biología Tropical/International Journal of Tropical Biology and Conservation, 64: 747-762.

Odum E. P., Barrett G. W. 2006. Fundamentos de Ecología. 5ta edición. Cengage Learning, 598 pp.

Peralta M., Romero F. 2011. Macroinvertebrados acuáticos de la caverna puente del diablo. Argentina Subterránea, 11: 8-9.

Petchey O. L., Gaston K. J. 2006. Functional diversity: back to basics and looking forward. Ecology Letters, 9: 741-758.

Rodier J. 1989. Análisis de las Aguas. Aguas Naturales, Aguas residuales, Aguas de mar. Omega.

Rodrígues-Capítulo A., Muñoz I., Bonada N., Gaudes A., Tomanova S. 2009. La biota de los ríos: los invertebrados. En: Elosegi, A. y Sabater, S. (Eds), Conceptos y Técnicas en Ecología Fluvial. Fundación BBVA, Bilbao, pp. 253-270.

Rodríguez Garay G. N., Paggi A. C. 2015. Chironomidae (Diptera) en cursos de agua de Puna y Chaco Serrano de Catamarca (Argentina): primeros registros y distribución de géneros y especies. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina, 74: 15-25.

Ruthsatz B. 2012. Vegetación y ecología de los bofedales altoandinos de Bolivia. Phytocoenologia, 42: 133-179.

Scheibler E. E., Pozo V., Paggi A. C. 2008. Distribución espacio-temporal de larvas de Chironomidae (Diptera) en un arroyo andino (Uspallata, Mendoza, Argentina). Revista de la Sociedad Entomológica Argentina, 67: 45-58.

Scheibler E. E., Roig-Juñent S. A., Claps M. C. 2014. Chironomid (Insecta: Diptera) assemblages along an Andean altitudinal gradient. Aquatic Biology, 20 (2): 169-184.

Schröder B. 2006. Pattern, process, and function in landscape ecology and catchment hydrology – how can quantitative landscape ecology support predictions in ungauged basins? Hydrology and Earth System Sciences, 10: 967-979.

Tejerina E. G., Malizia A. 2012. Chironomidae (Diptera) larvae assemblages differ along an altitudinal gradient and temporal periods in a subtropical montane stream in northwest Argentina. Hydrobiologia, 686: 41-54.

Tripole S., Vallania E. A., Corigliano M. del C. 2008. Benthic macroinvertebrate tolerance to water acidity in the Grande river sub-basin (San Luis, Argentina). Limnetica, 27: 29-38.

Townsend C. R., Hildrew A. G. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. Freshwater Biology, 31: 265-275.

Von Ellenrieder N. 2007. Composition and structure of aquatic insect assemblages of Yungas mountain cloud forest streams in NW Argentina. Revista de la Sociedad Entomológica Argentina, 66: 57-76.

Wallace J. B., Webster J. R. 1996. The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. Annual Review of Entomology, 41: 115-139.