

PATRONES DE DISTRIBUCION ESPACIAL DE LOS MACROINVERTEBRADOS
BENTONICOS DE LA CUENCA
DEL RIO AYSÉN (PATAGONIA CHILENA)

*SPATIAL DISTRIBUTION PATTERNS OF BENTHIC
MACROINVERTEBRATES IN THE AYSÉN RIVER BASIN
(CHILEAN PATAGONIA)*

Alejandra Oyanedel¹, Claudio Valdovinos^{1,2}, Marysol Azócar¹, Carolina Moya,
Gabriela Mancilla¹, Pablo Pedreros¹ & Ricardo Figueroa¹

¹Unidad de Sistemas Acuáticos, Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile, Universidad de Concepción. Casilla 160-C, Concepción, Chile. E-mail aoyanede@udec.cl.

²Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia (CIEP), Coyhaique, Chile.

RESUMEN

Se estudiaron las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de la cuenca hidrográfica del río Aysén (44°45' - 46°15' S; 71°00' - 73°00' W). Se muestreó en 14 estaciones que se distribuyeron en las diferentes subcuencas intentado cubrir la mayor variabilidad del paisaje fluvial. Los muestreos de macroinvertebrados se realizaron empleando una red Surber. En cada sitio se cuantificaron parámetros físico-químicos de la columna de agua (pH, conductividad eléctrica, sólidos disueltos, temperatura y oxígeno disuelto), además de parámetros físicos del río (orden del río, pendiente, ancho, profundidad media, velocidad media, tipología de la vegetación ribereña y sustrato). Se identificó un total de 59 taxa, la mayor parte de los cuales correspondió a estados inmaduros de insectos (83%). Dentro de éstos, los grupos más diversos fueron los órdenes Plecoptera (19 taxa), Ephemeroptera (14 taxa) y Trichoptera (10 taxa). Los análisis de clasificación y ordenación de estaciones realizados con los datos de abundancia, permitieron reconocer cinco grupos de estaciones estadísticamente diferenciados ($P < 0,05$). El análisis de regresión múltiple, muestra que la única variable ambiental que explica los patrones biológicos observados, fue el número de Froude, explicando el 45,1 % de la varianza de los datos biológicos (r^2 ajustado 0,451, $p < 0,05$).

PALABRAS CLAVES: Macroinvertebrados bentónicos, hábitat fluvial, Número de Froude, Ríos patagónicos, cuenca del río Aysén.

ABSTRACT

The benthic macroinvertebrate communities of the Aysén River Basin were studied (44°45' - 46°15' S; 71°00' - 73°00' W). The samples were obtained from 14 sites distributed in the different subbasins to cover the largest variability in the fluvial landscape. The samplings of macroinvertebrates were carried out using a Surber sampler. In each place physical-chemical parameters of the water column were quantified (pH, electric conductivity, dissolved solids, temperature and dissolved oxygen). Physical parameters of the river were also considered (order of the river, slope, width, depth, current velocity, riverside typology, riparian vegetation and substratum). A total of 59 taxa were identified, most of which corresponded to immature states of insects (83%). The most diverse groups of insects were Plecoptera (19 taxa), Ephemeroptera (14 taxa) and Trichoptera (10 taxa). The classification and ordination analyses of stations carried out with the abundance data, allowed to recognize five groups of stations statistically different ($P < 0,05$). The multiple regression analysis, showed that the only environmental variable that accounts for the observed biological patterns, was the Froude number, explaining 45,1% the variance of the biological data (r^2 adjusted 0,451, $p < 0,05$).

KEYWORDS: Benthic macroinvertebrates, fluvial habitat, Froude number, Patagonian rivers, Aysén River Basin.

INTRODUCCION

La Patagonia chilena incluye el sistema hídrico más complejo del Sudamérica y uno de los menos intervenidos en el mundo (Carrasco *et al.* 2002). Dentro de este territorio se localiza la Región de Aysén (41° 45' S a 56° 32' S), la cual posee un frágil y valioso patrimonio ambiental constituido por una gran variedad de ecosistemas lóticos, lénticos y estuarinos (ver Cruces *et al.* 1999). En esta zona existen cuatro grandes cuencas hidrográficas con ríos caudalosos trasandinos de régimen mixto (Palena, Cisnes, Aysén y Baker), dos cuencas con alimentación glacial (Pascua y Bravo), y dos extensos campos de hielo (Campo de Hielo Norte y Campo de Hielo Sur). Se estima que dentro de las grandes cuencas de esta región se encuentran algunos de los pocos lugares de la Tierra donde no hay efectos significativos de las actividades antrópicas sobre la biodiversidad, procesos biológicos, hidrológicos, geomorfológicos, y los principales ciclos biogeoquímicos. Desde un punto de vista ecorregional terrestre, la región de Aysén corresponde a un ecotono entre la zona climática templada septentrional y el dominio austral con marcado acento antártico. A esta rigurosidad climática, la cual es creciente de Oeste a Este y de Norte a Sur, se agregan las características de un relieve montañoso abrupto y fragmentado por las glaciaciones pleistocénicas (Naruse & Aniya 1995). En este territorio se localiza la cuenca hidrográfica del río Aysén, la cual dados sus marcados gradientes climáticos, geomorfológicos e hidrológicos, crea un complejo y dinámico mosaico de hábitats, que permite el estudio de los factores que estructuran los patrones espaciales de la biota fluvial. En relación a la biodiversidad de los ecosistemas dulceacuícolas patagónicos, todavía quedan vacíos de conocimiento, lo cual ha quedado en evidencia luego de recientes compilaciones sobre diferentes taxa, *i.e.*, microalgas (Rivera 2006, Parra 2006), macrófitas (Hauenstein 2006), protozoos planctónicos (Woelfl 2006), tecamebianos (Zapata 2006), zooplancton (Villalobos 2006), crustáceos malacostracos (Jara *et al.* 2006), Ephemeroptera (Camousseight 2006), Plecoptera (Vera & Camousseight 2006), Trichoptera (Rojas 2006), Coleoptera (Jerez & Moroni 2006), Bivalvia (Parada & Peredo 2006), Gastropoda (Valdovinos 2006a), Bryozoa (Orellana 2006), peces (Habit *et al.* 2006),

anfibios (Ortiz 2006), aves (Victoriano *et al.* 2006) y parásitos de organismos dulceacuícolas (Olmos & Muñoz 2006). Sin embargo, con los antecedentes existentes se ha podido constatar un elevado endemismo y patrones biogeográficos particulares, en el caso de los macroinvertebrados bentónicos fluviales (*e.g.* Illies 1969, Ringuelet 1961, Valdovinos 2006b). Estos organismos, son elementos fundamentales dentro de las redes tróficas fluviales, debido a que se encuentran representados todos los grupos funcionales tróficos. Con respecto a la ecología de los macroinvertebrados bentónicos patagónicos, éstos han sido estudiados principalmente en ríos argentinos, destacándose las contribuciones de Wais (1987, 1990), Albariño (1997) y Miserendino & Pizzolon (2000). Sin embargo, en territorio chileno, el único estudio existente es el de Campos *et al.* (1984), donde se describe la composición de especies, haciendo énfasis en el orden Plecoptera.

La configuración actual de la cuenca del Río Aysén, producto de la rigurosidad climática y la acción de la glaciares durante el Pleistoceno y los agentes morfogenéticos actuales (ríos, glaciares y viento), han generado un complejo mosaico de hábitats. En este sentido, el objetivo central del presente estudio es analizar los patrones espaciales de los macroinvertebrados bentónicos de esta cuenca y establecer sus posibles factores estructuradores.

MATERIALES Y METODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Se estudiaron las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de la cuenca hidrográfica del río Aysén (44°45' - 46°15' S; 71°00' - 73°00' W). Se muestreó en 14 estaciones que se distribuyeron en las diferentes subcuencas intentado cubrir la mayor variabilidad del paisaje fluvial (fig. 1). Esta cuenca posee una superficie de 11.674 km², de los cuales un 3,8% se encuentra en territorio argentino. El caudal medio del río Aysén en su desembocadura es de 628 m³/s y las crecidas más intensas se producen entre los meses de mayo y diciembre (DGA 2005).

De acuerdo a Fuenzalida (1965), en la cuenca existen cuatro tipos climáticos: a) clima marítimo templado frío y lluvioso, que afecta la vertiente Oeste de la Cordillera Principal, con mínimas invernales

inferiores a 0°C y montos pluviométricos anuales de 3.000 mm; b) clima de hielo por altura en las partes altas de la cordillera, donde la temperatura del mes más cálido es inferior a 0°C; c) clima trasandino con degeneración esteparia, gradualmente seco (2.500 a 400 mm) y con OTA fuertes hacia el Este; y d) clima de estepa frío en la franja oriental, típico de la pampa patagónica, con un corto período cálido - húmedo y frío en invierno.

En relación al relieve, Niemeyer *et al.* (1984) reconocen tres tipos: a) Cordillera Principal, al Oeste, con altitudes entre 1.800 y 2.000 m, y un centro

volcánico del Cenozoico Superior (el volcán Hudson, situado al Sur). Esta morfoestructura se presenta profusamente erosionada por auges y circos glaciares; b) Precordillera, al Este, que corresponde a la zona de transición entre la Cordillera Principal y la zona Extrandina, con altitudes que no sobrepasan los 2.000 m. En esta zona se emplaza una cadena de lagos de origen glacial (*e.g.* Lagos Elizalde, Rengifo, Zenteno, Caro, Atravesado); y c) Zona Extrandina, conformada por llanuras y mesetas con alturas entre 400 y 700 m.

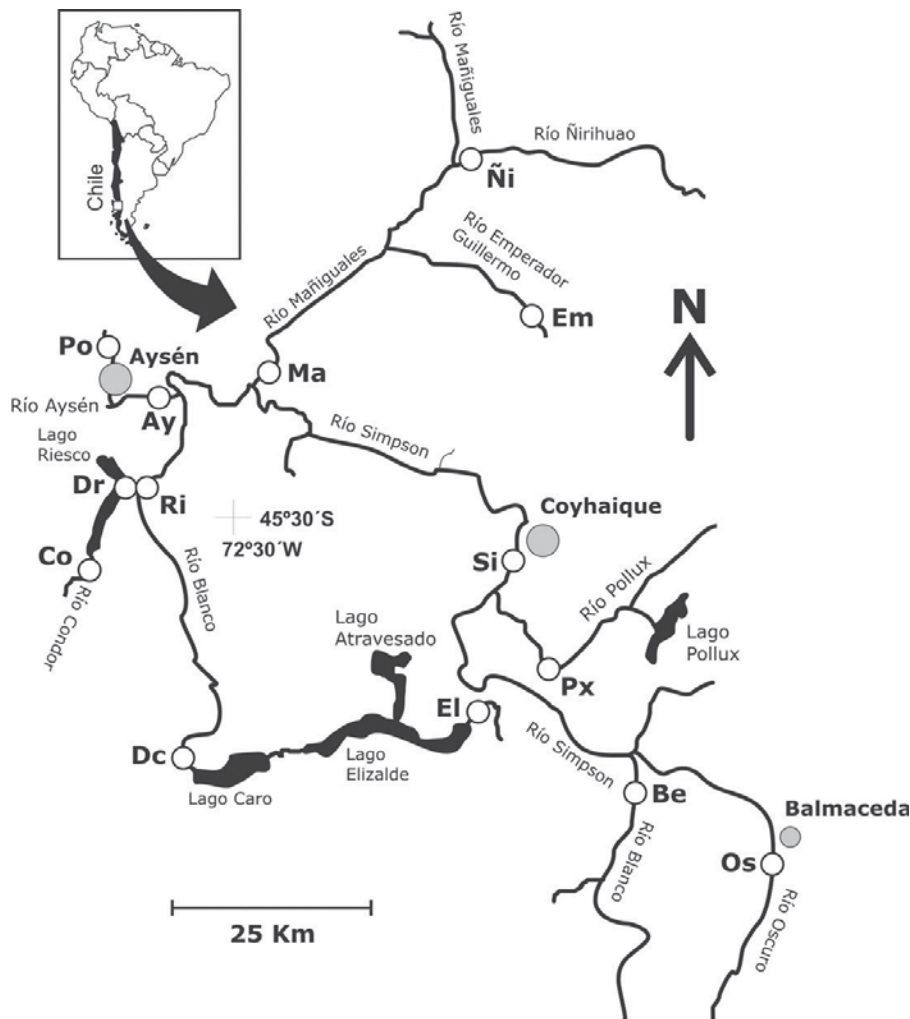


FIGURA 1. Localización de los 14 sitios de muestreo realizados en la Cuenca Hidrográfica del Río Aysén.

FIGURE 1. Locations of the 14 sampling sites in the Aysén River Basin.

CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT FLUVIAL

En cada sitio de muestreo se determinaron *in situ* las siguientes variables: (a) parámetros físico-químicos de la columna de agua: pH, conductividad eléctrica, sólidos disueltos, temperatura (pH/Ce/TDS Hanna) y oxígeno disuelto (oxigenómetro Hanna); (b) Parámetros físicos del río: orden del río, pendiente, ancho del río, profundidad promedio, velocidad media, tipología de la vegetación ribereña, % de sustrato presente, tamaño máximo y medio de bolones. El orden del río se determinó en base a cartas IGM escala 1:50.000, de acuerdo a Strahler (1957). La pendiente se estimó visualmente y se clasificó en cuatro categorías (alta, media, suave y baja). Siguiendo a Statzner *et al.* (1988), la velocidad de la corriente y profundidades promedio de cada punto de muestreo fueron combinadas para calcular el promedio del número de Froude (FROU), que corresponde a la razón entre fuerzas inerciales y gravitacionales. Este es un muy buen indicador del estrés hidráulico para los macroinvertebrados bentónicos: $FROU = U / (g \cdot D)^{0,5}$, donde U = velocidad media de la corriente; g = fuerza gravitacional ($9,8 \text{ m s}^{-2}$) y D = profundidad media del agua.

Se realizó una caracterización visual del sustrato de fondo, categorizándolo en: a) bolones (>20 cm), b) gravas (0,2-20 cm) y c) arenas (<0,2 cm). Los resultados se expresaron como el porcentaje de cobertura en cada punto de muestreo. Con estos datos se calculó un índice de diversidad de sustrato (SUDI), de acuerdo a Castella *et al.* (2001): $SUDI = 1 / (\sum p_i^2)$, donde p_i es la proporción de la i-ésima categoría de sustrato.

MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS

Los muestreos de macroinvertebrados bentónicos (>500 μm), se realizaron en fondos de bolones empleando una red Surber de 900 cm^2 de superficie de muestreo. En cada sitio se obtuvieron seis muestras considerando que con este número se obtiene la saturación en una curva especies/área, en los ríos del centro-sur de Chile (Valdovinos 1998). Las muestras fueron almacenadas en alcohol al 75% y luego trasladadas a laboratorio para la posterior separación e identificación de los organismos hasta el nivel taxonómico más bajo posible, empleando un estereomicroscopio. La identificación de los taxa se realizó siguiendo a McLellan *et al.* (2005), González

(2003), Fernández & Domínguez (2001), Lugo-Ortiz & Mccafferty (1998), Araya *et al.* (1998), Jara (1996), Wais (1987) y Caamaño (1985).

ANÁLISIS DE DATOS

Las estaciones fueron comparadas considerando los datos físicos y químicos del hábitat fluvial, empleando técnicas de ordenación y clasificación, utilizando el programa PRIMER versión 6.1.2 - *Plymouth Routines in Multivariate Ecological Research* (Clarke *et al.* 2005). Los datos fueron primariamente transformados ($\log x+1$) para luego construir una matriz de distancia euclidiana, la cual fue graficada empleando UPGMA como método de agrupamiento. Se realizó la prueba de Simproff sobre el dendrograma para identificar los grupos estadísticamente significativos ($p < 0,05$). Posteriormente, la matriz de distancia Euclidiana fue analizada utilizando escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) como método de ordenación. Además, las estaciones fueron comparadas considerando los datos de densidad de macroinvertebrados bentónicos (valores medios por estación). Estos datos fueron primariamente transformados (raíz cuarta) para luego construir una matriz de similitud de Bray-Curtis, la cual fue graficada empleando UPGMA como método de agrupamiento. Se realizó la prueba de Simproff sobre el dendrograma para identificar los grupos estadísticamente significativos ($p < 0,05$). Luego, la matriz de similitud fue analizada utilizando escalamiento no métrico multidimensional (NMDS) como método de ordenación.

Posteriormente, los valores de las dos primeras dimensiones del NMDS que agrupa las estaciones considerando a los macroinvertebrados bentónicos, fueron comparados con los parámetros ambientales abióticos mediante un análisis de regresión múltiple. Este análisis trata cada parámetro abiótico como una variable dependiente, y las coordenadas de la ordenación en cada eje del NMDS (los cuales son un resumen colectivo de los datos biológicos), como las variables independientes. Los parámetros ambientales analizados fueron: Temperatura, conductividad eléctrica, pH, sólidos disueltos, oxígeno disuelto, número de Froude, ancho del río, profundidad media, velocidad media, diámetro máximo y medio de bolones, proporción de bolones, grava y arena, orden del río, pendiente del cauce e índice de diversidad de sustrato.

Con el objeto de comparar las estaciones sobre la base a sus atributos comunitarios, se determinaron los siguientes parámetros empleando PRIMER versión 6.1.2: riqueza específica, abundancia total, diversidad de Shannon y Equidad.

RESULTADOS

CARACTERIZACIÓN DEL HÁBITAT FLUVIAL

En la Tabla I se presentan los parámetros morfométricos, hidrodinámicos, sedimentológicos, físico-químicos de calidad de agua y caracterización de la vegetación ribereña, de las 14 estaciones de muestreo. Los análisis de clasificación (Fig. 2) y ordenación (Fig. 3) de estaciones realizados con

estos datos, permiten reconocer cuatro grupos estadísticamente significativos ($P < 0,05$), los cuales se separan a una distancia euclidiana mínima de 4,9 (Fig. 2). Estos agrupamientos están determinados fundamentalmente por los parámetros físicos del hábitat, especialmente por la velocidad de la corriente, cobertura de bolones, diámetro medio de los bolones y número de Froude. En general no se observan claras diferencias en los parámetros de calidad de agua entre los grupos de estaciones. Con fines comparativos, en la figura 4 se muestra la relación entre la ordenación de los 14 sitios de muestreo y las variables individuales del hábitat. En esta figura se ha representado sobre cada estación de la ordenación de la figura 3, un círculo cuyo diámetro es proporcional a la magnitud de cada parámetro.

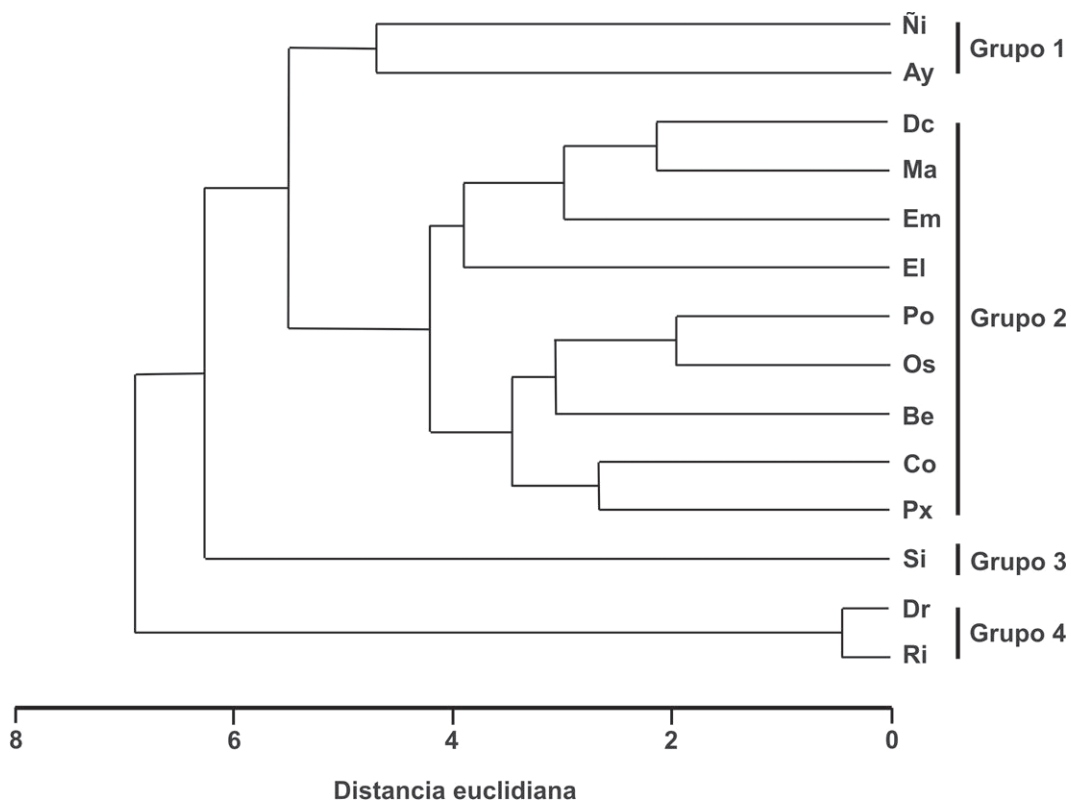


FIGURA 2. Clasificación de los 14 sitios de muestreo, obtenida mediante análisis de conglomerados sobre la base de datos del hábitat fluvial (morfometría, hidrodinámica, sedimentos y calidad de agua; ver Tabla I).

FIGURE 2. Classification of 14 sampling sites using cluster analysis and based on fluvial habitat data (morphometry, hydrodynamics, sedimentology and water chemistry; see Table I).

TABLE I. Parámetros morfométricos, hidrodinámicos, sedimentológicos, físico-químicos de calidad de agua y caracterización de la vegetación ribereña de las estaciones de muestreo. Mm= mimbre, Lg= lenga, Sp= bosque siempreverde, Mt= matorral, Co= coigüe; Pa= pastizal. Si = Río Simpson, El = Afluente del Lago Elizalde, Ri = Río Riesco, Dr = Salida del Lago Riesco, Ay = Río Aysén, Px = Río Pollux, Ma = Río Mañihuales, Os = Río Oscuro, Em = Río Emperador Guillermo, Co = Río Condor, Po = Río Poza, Dc = Salida del Lago Caro, Ni = Río Nirrihuao, Be = Río Blanco Este.

TABLE I. Morphometric, hydrodynamic, sedimentological, physical-chemical quality parameters of water and characterization of the riparian vegetation of sampling stations. Mm = wicker, Lg = lenga, Sp = evergreen forest, Mt = scrub, Co = coigüe; Pa = pasture. Si = Simpson River, El = Elizalde Lake affluent, Ri = Riesco River, Dr = Riesco Lake Outlet, Ay = Aysén River, Px = Pollux River, Ma = Mañihuales River, Os = Oscuro River, Em = Emperador Guillermo River, Co = Condor River, Po = Poza River, Dc = Caro Lake Outlet, Ni = Nirrihuao River, Be = Blanco Este River.

| | Si | El | Ri | Dr | Ay | Px | Ma | Os | Em | Co | Po | Dc | Ni | Be |
|---|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| Morfometría | | | | | | | | | | | | | | |
| Orden | 4 | 3 | 3 | 3 | 5 | 2 | 5 | 1 | 4 | 2 | 1 | 3 | 5 | 3 |
| Pendiente | media | alta | baja | baja | alta | alta | media | media | suave | media | media | suave | alta | media |
| Ancho (m) | 52 | 22 | 45 | 30 | 200 | 4 | 35 | 6 | 20 | 6 | 10 | 40 | 35 | 40 |
| Prof. media (m) | 0,5 | 0,5 | 2,5 | 2,8 | 3,0 | 0,2 | 2,0 | 0,2 | 0,3 | 0,1 | 0,3 | 0,8 | 0,8 | 0,8 |
| Hidrodinámica | | | | | | | | | | | | | | |
| Vel. media (m·s ⁻¹) | 0,4 | 0,3 | 0,15 | 0,14 | 1 | 0,3 | 0,3 | 0,3 | 0,2 | 0,3 | 0,2 | 0,3 | 0,8 | 0,5 |
| Número de Froude | 0,181 | 0,136 | 0,030 | 0,027 | 0,184 | 0,214 | 0,068 | 0,214 | 0,117 | 0,303 | 0,117 | 0,107 | 0,286 | 0,179 |
| Sedimentos | | | | | | | | | | | | | | |
| D. máximo (m) | 0,2 | 1,5 | 0,2 | 0,2 | 2 | 0,5 | 1 | 0,3 | 0,2 | 0,25 | 0,5 | 0,5 | 1,2 | 0,5 |
| D. medio (m) | 0,1 | 0,4 | 0,05 | 0,05 | 0,6 | 0,4 | 0,6 | 0,2 | 0,12 | 0,15 | 0,2 | 0,2 | 0,8 | 0,2 |
| Cobertura bolones (%) | 90 | 90 | 5 | 5 | 90 | 95 | 95 | 95 | 95 | 95 | 95 | 95 | 100 | 95 |
| Cobertura grava (%) | 5 | 10 | 90 | 90 | 10 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 0 | 5 |
| Cobertura arena (%) | 5 | 0 | 5 | 5 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| SUDI | 1,163 | 1,087 | 1,163 | 1,163 | 1,087 | 1,078 | 1,078 | 1,078 | 1,078 | 1,078 | 1,078 | 1,078 | 1,000 | 1,078 |
| Calidad de agua | | | | | | | | | | | | | | |
| Temperatura (°C) | 18,1 | 10 | 14,6 | 14,5 | 12,9 | 11,7 | 10 | 17 | 9,9 | 12,2 | 13,8 | 10,3 | 12,4 | 16,8 |
| Conductividad (µS·cm ⁻¹) | 62 | 40 | 9 | 9 | 15 | 36 | 16 | 65 | 37 | 17 | 49 | 16 | 34 | 49 |
| PH | 8,57 | 8,4 | 7,21 | 7,2 | 7,26 | 7,89 | 7,28 | 8,07 | 7,75 | 7,36 | 7,8 | 7,4 | 7,77 | 7,97 |
| Sólidos disueltos (mg·L ⁻¹) | 31 | 14 | 5 | 5 | 7 | 17 | 8 | 32 | 18 | 8 | 24 | 8 | 17 | 24 |
| Oxígeno (mg·L ⁻¹) | 80 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 | 100 |
| Vegetación ribereña | | | | | | | | | | | | | | |
| Taxa dominante | Mm | Lg | Sp | Sp | Sp | Mt | Co | Co | Pa | Sp | Lg | Co | Co | Lg |
| Grado de conservación | Bajo | Alto | Alto | Alto | Alto | Alto | Alto | Alto | Alto | Alto | Alto | Alto | Alto | Alto |

El términos comparativos, el grupo 1 se diferencia marcadamente de los restantes por su elevada velocidad media (0,8-1,0 m/s), cobertura de bolones (90-100%), granulometría (1,2-2,0 m) y número de Froude (0,18-0,29). En contraste, el grupo 3 es el que presenta los menores valores de velocidad media (0,14-0,15 m/s), cobertura de bolones (5%), granulometría (0,05 m) y número de Froude (0,03). Los grupos 2 y 3 presentan características intermedias en cuanto a estos parámetros. Sin embargo, estos grupos se diferencian entre ellos fundamentalmente porque el grupo 4 tiene una mayor fracción de arena (5%) y un pH más alto (8,6).

MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS

Se identificó un total de 59 taxa (Tabla II), la mayor parte de los cuales correspondieron a estados inmaduros de insectos (83%). Dentro de estos, los grupos más diversos fueron los órdenes Plecoptera (19 taxa), Ephemeroptera (14 taxa) y Trichoptera (10 taxa). Las estaciones que presentaron una mayor

riqueza de taxa fueron Em y Po, con 27 y 24 taxa (Tabla III). Las estaciones menos diversas fueron Dc y Co, con 7 y 8 taxa. En términos de abundancia, las estaciones con mayores valores fueron Ma y Po, con 243 y 175 ind/m², y las con valores más bajos fueron registrados en Dc y Si, con 17 y 24 ind/m² (Tabla III). Los análisis de clasificación (Fig. 5) y ordenación (Fig. 6) de estaciones realizados con los datos de abundancia de la Tabla II, permiten reconocer cinco grupos de estaciones (A-E) estadísticamente significativos (P<0,05). Estos agrupamientos están determinados fundamentalmente por diferencias en la composición y abundancia de determinados taxa. Al respecto, (con fines comparativos) en la figura 7 se muestra, con fines comparativos, la relación entre la ordenación de los 14 sitios de muestreo y los taxa que presentan una mayor frecuencia de ocurrencia. En esta figura se ha representado sobre cada estación de la ordenación de la figura 3, un círculo cuyo diámetro es proporcional a la abundancia de cada taxa.

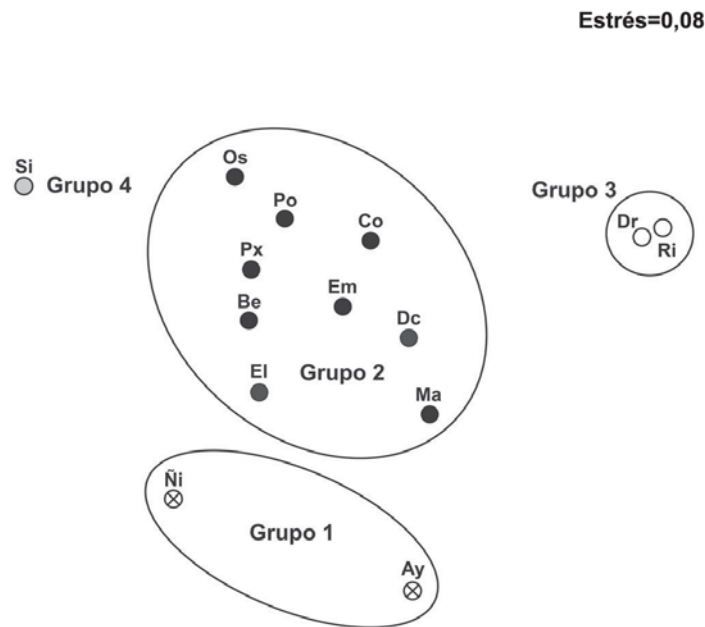


FIGURA 3. Ordenación de los 14 sitios de muestreo, obtenida mediante escalamiento no métrico multidimensional (NMDS), sobre la base de datos del hábitat fluvial (morfometría, hidrodinámica, sedimentos y calidad de agua; ver Tabla I). Los grupos fueron definidos empleando el test Simproff ($p < 0,05$). Los ejes no tienen leyendas por tener una escala relativa.

FIGURE 3. Ordination of 14 sampling sites using non-metric multidimensional scaling (NMDS), based on fluvial habitat data (morphometry, hydrodynamics, sedimentology and water quality; see Table I). The groups were defined using the Simproff test ($p < 0,05$). Axes appear without legend because have relative e scale.

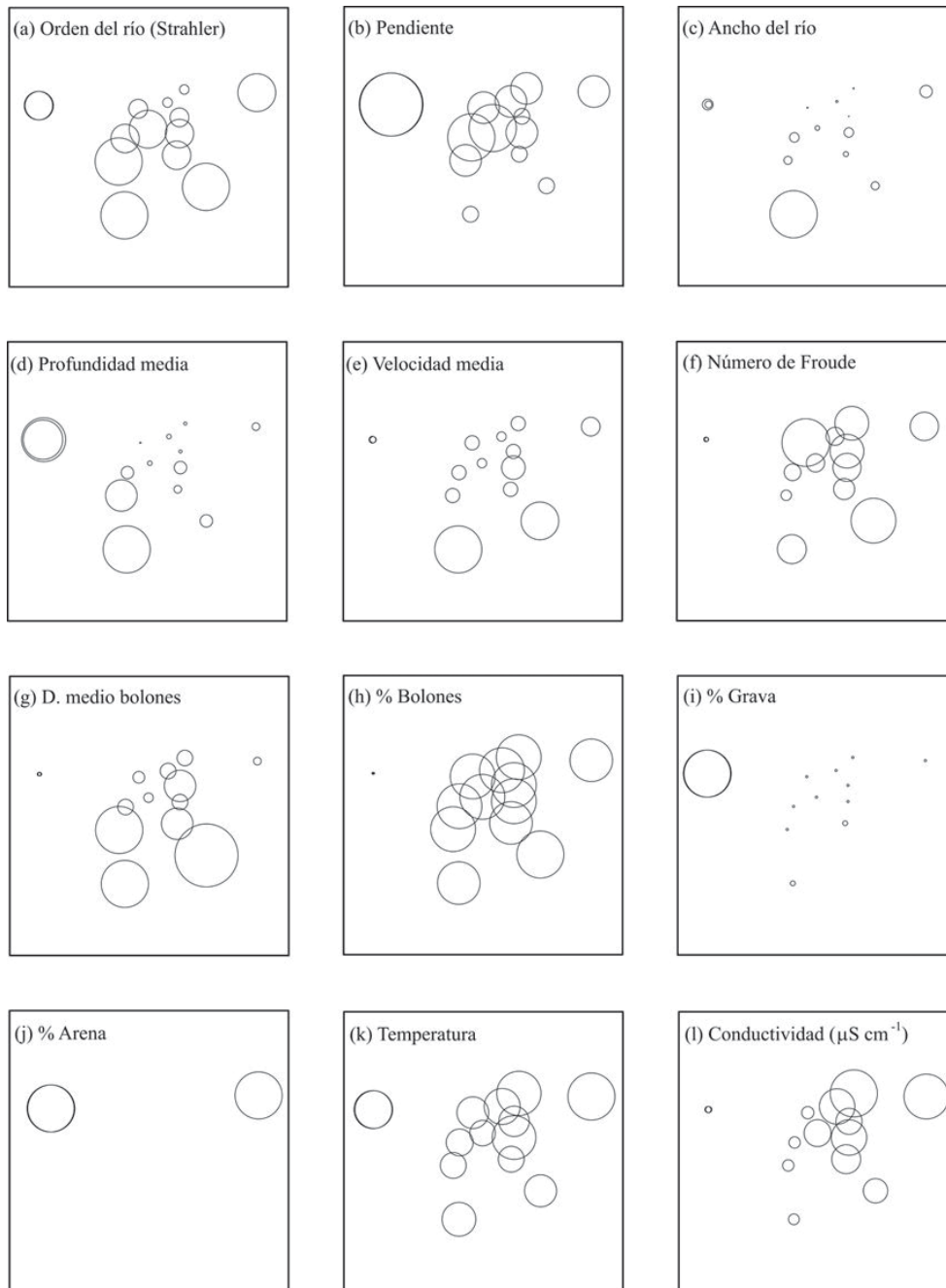


FIGURA 4a-l. Relación entre la ordenación de los 14 sitios de muestreo, obtenida sobre la base de datos del hábitat fluvial y las variables individuales del hábitat. Sobre cada estación de la ordenación de la figura 3 se dibujó un círculo cuyo diámetro es proporcional a la magnitud de cada parámetro.

FIGURE 4a-l. Relation among the ordination of 14 sampling sites obtained on fluvial habitat data, and habitat variables individually. On each sampling site in figure 3 a circle was drawn whose diameter is proportional to the magnitude of each parameter.

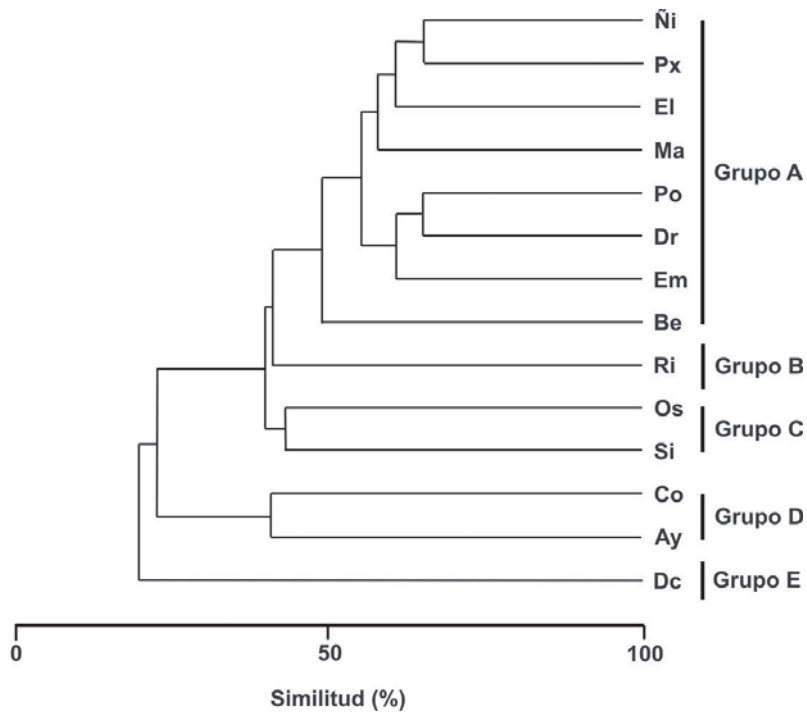


FIGURA 5. Clasificación de los 14 sitios de muestreo, obtenida mediante análisis de conglomerados sobre la base de datos de composición y abundancia de macroinvertebrados bentónicos.

FIGURE 5. Classification of 14 sampling sites realized through cluster analysis of macroinvertebrates composition and abundance data

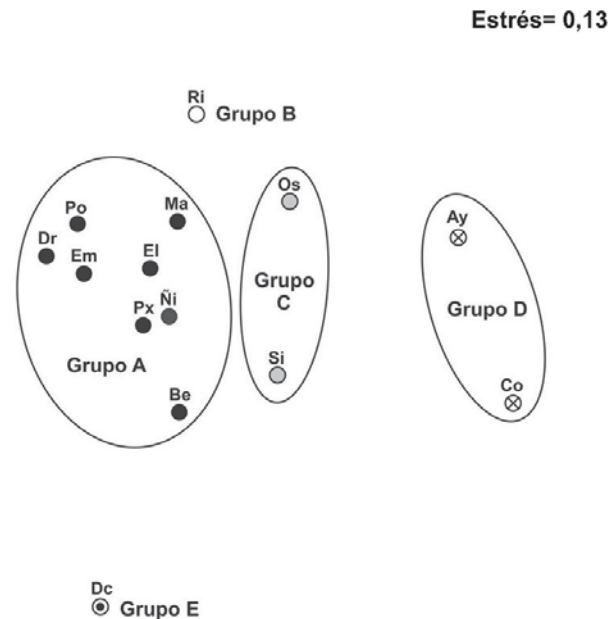


FIGURA 6. Ordenación de los 14 sitios de muestreo, obtenida mediante análisis de conglomerados sobre la base de datos de composición y abundancia de macroinvertebrados bentónicos. Los grupos fueron definidos empleando el test Simproff ($p < 0,05$). Los ejes no tienen leyendas por tener una escala relativa.

FIGURE 6. Ordination of 14 sampling sites, obtained through cluster analysis of macroinvertebrates composition and abundance data. Groups were defined using Simproff Test ($p < 0,05$). Axes appear without legend because have relative scale.

La mayor riqueza específica se registró en el grupo A (15-27 taxa), seguido por el grupo B (21 taxa). Los valores más bajos se observaron en el grupo E (7 taxa). Los grupos C y D presentaron una situación intermedia (8-11 taxa). En cuanto a la abundancia, los valores más elevados se registraron en el grupo B con 343 ind/0,1 m², debido a las elevadas densidades de Simuliidae y Chironomidae (Tabla II). Por el contrario el grupo E presentó una abundancia particularmente baja de 17 ind/0,1 m², siendo los taxa dominantes *Chilina patagonica* y *Meridialaris diguillina*. Los grupos A, C y D mostraron una situación intermedia, con valores comprendidos entre 24 y 343 ind./0,1 m². Los valores de diversidad de Shannon (H') y equidad (J') no mostraron un

patrón claro, presentando ambos un amplio rango de variación entre grupos y dentro de cada grupo.

RELACIONES ENTRE MACROINVERTEBRADOS BENTÓNICOS Y LAS CARACTERÍSTICAS DEL HÁBITAT

El análisis de regresión múltiple (Tabla IV), muestra que la única variable ambiental que explica los patrones biológicos del NMDS de la figura 6, fue el número de Froude, explicando el 45,1 % la varianza de los datos biológicos (r^2 ajustado 0,451; $p < 0,05$). Esta variable del hábitat físico, además se correlaciona de manera significativa con los parámetros comunitarios tales como abundancia ($r^2 = 0,410$; $p < 0,05$), riqueza ($r^2 = 0,449$; $p < 0,05$), diversidad de Shannon ($r^2 = 0,460$; $p < 0,05$) y equidad ($r^2 = 0,499$; $p < 0,05$).

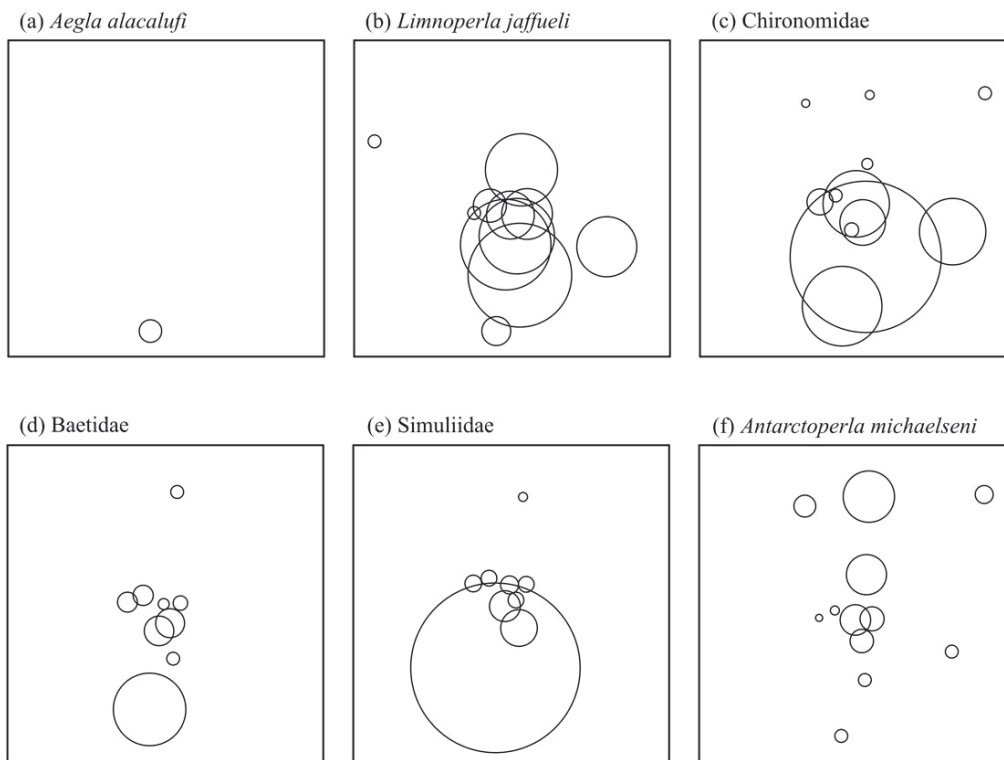


FIGURA 7a-t. Relación entre la ordenación de los sitios de muestreo, obtenida sobre la base de datos de composición y abundancia de macroinvertebrados bentónicos y grupos taxonómicos más frecuentes. Sobre cada estación de la ordenación de la figura 6, se dibujó un círculo cuyo diámetro es proporcional a la abundancia de cada taxa.

FIGURE 7a-t. Relation between ordinations of sampling sites obtained on composition and abundance of macroinvertebrates taxa more frequent. On each sampling site that appear in a circle was drew which diameter is proportional to magnitude of each taxa.

TABLE II. Abundancia de macroinvertebrados bentónicos (N m-2) recolectados en la cuenca hidrográfica del Río Aysén, durante enero de 2006. Si = Río Simpson, El = Afluente del Lago Elizalde, Ri = Río Riesco, Dr = Salida del Lago Riesco, Ay = Río Aysén, Px = Río Pollux, Ma = Río Manihuales, Os = Río Oscuro, Em = Río Emperador Guillermo, Co = Río Condor, Po = Río Poza, Dc = Salida del Lago Caro, Ni = Río Nirrihuo, Be = Río Blanco Este.

TABLE II. Abundance of benthic macroinvertebrates (N m-2) collected in Aysén River Basin, during January 2006. Si = Simpson River, El = Elizalde Lake affluent, Ri = Riesco River, Dr = Riesco Lake Outlet, Ay = Aysén River, Px = Pollux River, Ma = Manihuales River, Os = Oscuro River, Em = Emperador Guillermo River, Co = Condor River, Po = Poza River, Dc = Caro Lake Outlet, Ni = Nirrihuo River, Be = Blanco Este River.

| Taxa | Si | El | Ri | Dr | Ay | Px | Ma | Os | Em | Co | Po | Dc | Ni | Be |
|------------------------------------|-----|----|----|-----|-----|----|-----|-----|-----|----|-----|----|-----|-----|
| Gastropoda | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Chilina patagonica</i> | 126 | - | - | - | - | 10 | - | - | - | - | - | 50 | 5 | - |
| <i>Chilina sp.</i> | - | - | - | - | 10 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Littoridina cumingi</i> | - | - | 10 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Annelida | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Nais sp.</i> | 2 | 25 | 10 | 3 | - | 10 | - | - | 153 | 10 | 26 | 20 | 30 | 63 |
| <i>Messobdella sp.</i> | - | - | - | 10 | - | - | - | - | 10 | - | - | - | - | - |
| Crustacea | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Hyalella araucana</i> | - | - | 40 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Hyalella sp.</i> | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Heterias (Fritziánira) exul</i> | - | - | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Aegla atacalufi</i> | - | - | 3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Coleoptera | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Austrelmis sp.</i> | 10 | - | 10 | 3 | - | 93 | 20 | - | 5 | - | 6 | - | 103 | 28 |
| Plecoptera | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Senzillioides panguipullii</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 6 | - | - | 8 |
| <i>Limnoperla jaffueli</i> | - | 65 | 50 | 153 | 210 | 10 | 630 | - | 335 | - | 478 | 10 | 135 | 305 |
| <i>Notoperlopsis femina</i> | - | - | - | 23 | - | - | - | - | 5 | - | 30 | - | - | - |
| <i>Notoperlopsis sp.</i> | - | - | - | 3 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Gripopterigidae indet. | - | - | - | - | - | - | - | 30 | - | - | - | - | - | 38 |
| <i>Ceratoperla sp.</i> | - | - | 10 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Pelurgoperla personata</i> | - | - | - | 3 | - | - | - | - | 10 | - | - | - | - | - |
| <i>Aubertoperla sp.</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | - |
| Austroperlidae indet. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | - |
| <i>Klapopteryx kuscheli</i> | - | 60 | - | 45 | - | - | - | - | 40 | - | 100 | - | 53 | 3 |
| <i>Klapopteryx armillata</i> | - | - | - | 5 | - | 13 | 10 | - | 63 | - | - | - | 3 | 5 |
| <i>Pictoperla sp.</i> | - | - | - | - | - | 0 | - | - | - | - | - | - | 3 | - |
| <i>Antarctoperla michaelsoni</i> | 28 | 5 | 10 | 35 | 10 | 3 | 10 | 155 | 33 | 20 | - | - | 55 | 95 |
| <i>Antarctoperla andersoni</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 4 | - | - | - | - |

Continuación TABLA II.

| Taxa | Si | El | Ri | Dr | Ay | Px | Ma | Os | Em | Co | Po | Dc | Ni | Be |
|--|----|-----|------|----|-----|-----|------|----|-----|-----|-----|----|-----|----|
| <i>Udamocercia</i> sp. | - | - | 20 | 5 | - | 3 | - | - | - | - | 6 | - | - | - |
| Notonemuridae indet. | - | 15 | - | - | - | - | - | 10 | - | - | - | - | - | - |
| <i>Neofulla</i> sp. | - | - | - | 0 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 20 |
| <i>Austronemura</i> sp. | - | - | - | 3 | - | - | 10 | - | - | - | 98 | - | 3 | - |
| Perlidae indet. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 | - |
| Ephemeroptera | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Penaphlebia</i> sp. | 14 | - | 240 | - | - | - | - | - | 10 | - | - | - | - | - |
| <i>Nousia</i> sp. | - | - | 40 | - | - | - | - | - | - | - | 2 | - | - | - |
| <i>Meridialaris</i> sp. | 36 | 205 | 120 | 63 | - | 330 | 230 | 35 | 643 | - | 720 | - | 385 | 98 |
| <i>Meridialaris diguilina</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 | - | - | 50 | - | - |
| Leptophlebiidae indet. | - | - | - | - | - | - | - | 25 | - | - | 2 | - | - | - |
| <i>Dactylophlebia carnulenta</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - | - | - | - |
| Baetidae indet. | - | 25 | 310 | 13 | - | 23 | 10 | 10 | 50 | - | 52 | - | 8 | - |
| <i>Deceptivosa</i> sp. | - | - | - | - | 10 | 7 | - | 20 | - | 10 | 34 | - | 30 | 13 |
| <i>Andesiops</i> sp. | - | - | - | 25 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Andesiops peruvianus</i> | - | 10 | - | 10 | - | - | - | - | 33 | - | 28 | - | 3 | - |
| <i>Andesiops torrens</i> | - | - | - | - | - | - | - | - | 5 | - | - | - | - | - |
| <i>Baetis</i> sp. | - | - | - | - | 10 | - | - | - | 5 | - | - | - | - | - |
| <i>Moribaetis</i> sp. | - | 20 | - | - | - | 17 | - | - | - | - | - | 10 | - | - |
| <i>Chiloporter</i> sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 | - |
| Trichoptera | | | | | | | | | | | | | | |
| <i>Smicridea</i> (<i>Smicridea</i>) sp. | 18 | - | 410 | - | 10 | - | 10 | - | 15 | - | 4 | - | 3 | - |
| <i>Smicridea</i> (<i>Rhyacophilax</i>) sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | 10 | - | - | - | - | - |
| <i>Dolophilodes</i> (<i>Sortosa</i>) sp. | 2 | 15 | 10 | 5 | - | 30 | 40 | 5 | 30 | - | 16 | - | 58 | - |
| Hydrobiosidae indet. | - | 10 | - | 10 | 10 | - | 10 | - | - | - | - | - | 3 | - |
| <i>Oxyethira</i> sp. | - | - | - | - | 10 | - | - | - | - | 150 | - | - | - | - |
| <i>Hudsonema</i> sp. | - | - | 10 | - | - | - | - | - | - | 190 | - | - | 3 | - |
| <i>Mastigoptila</i> sp. | - | - | - | 8 | - | - | - | - | 10 | 20 | 12 | - | - | - |
| Limnephilidae indet. | - | - | 20 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| <i>Helicopsyche</i> sp. | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - | - |
| <i>Polycentropus</i> sp. centropodidae | - | - | - | - | - | 30 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| Diptera | | | | | | | | | | | | | | |
| Athericidae indet. | 4 | 40 | - | 5 | - | 33 | - | 15 | 30 | - | 24 | 20 | 25 | 90 |
| Blephariceridae indet. | - | 15 | - | 10 | - | 67 | 10 | - | - | - | 30 | - | - | 3 |
| Chironomidae indet. | 4 | 10 | 370 | - | 260 | 40 | 1340 | 5 | 123 | 10 | 12 | - | 260 | 8 |
| Empididae indet. | - | - | - | - | - | - | - | - | 3 | - | - | - | - | - |
| Tipulidae indet. | - | - | 10 | 10 | - | 3 | 10 | - | 3 | - | - | 10 | 5 | 8 |
| Simuliidae indet. | - | 15 | 1680 | 15 | - | 17 | 80 | 5 | 15 | - | 56 | - | 20 | - |

TABLA III. Parámetros de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de la cuenca hidrográfica del Río Aysén, durante enero de 2006. Si = Río Simpson, El = Afluente del Lago Elizalde, Ri = Río Riesco, Dr = Salida del Lago Riesco, Ay = Río Aysén, Px = Río Pollux, Ma = Río Mañihuales, Os = Río Oscuro, Em = Río Emperador Guillermo, Co = Río Condor, Po = Río Poza, Dc = Salida del Lago Caro, Ñi = Río Ñirihua, Be = Río Blanco Este.

TABLE III. Communities parameters of benthic macroinvertebrates in Aysén River Basin, during January 2006. Si = Simpson River, El = Elizalde Lake affluent, Ri = Riesco River, Dr = Riesco Lake Outlet, Ay = Aysén River, Px = Pollux River, Ma = Mañihuales River, Os = Oscuro River, Em = Emperador Guillermo River, Co = Condor River, Po = Poza River, Dc = Caro Lake Outlet, Ñi = Ñirihua River, Be = Blanco Este River.

| Estación | Riqueza específica (S) | Abundancia (N·0,1 m ²) | Diversidad de Shannon (H') | Equidad (J') |
|----------|------------------------|------------------------------------|----------------------------|--------------|
| Si | 10 | 24,40 | 0,68 | 0,68 |
| El | 15 | 53,50 | 0,93 | 0,79 |
| Ri | 21 | 343,00 | 0,78 | 0,59 |
| Dr | 23 | 46,00 | 1,04 | 0,76 |
| Ay | 10 | 55,00 | 0,57 | 0,57 |
| Px | 19 | 74,33 | 0,89 | 0,70 |
| Ma | 15 | 243,00 | 0,58 | 0,49 |
| Os | 11 | 31,50 | 0,76 | 0,73 |
| Em | 27 | 165,00 | 0,91 | 0,64 |
| Co | 8 | 54,00 | 0,67 | 0,74 |
| Po | 24 | 175,00 | 0,82 | 0,60 |
| Dc | 7 | 17,00 | 0,75 | 0,89 |
| Ñi | 23 | 119,25 | 0,92 | 0,67 |
| Be | 16 | 79,00 | 0,87 | 0,72 |

Tabla IV. Regresión múltiple entre las variables del hábitat y los valores de los ejes de los dos primeros ejes del NMDS de la comparación de las estaciones de muestreo en base a los datos de abundancia. * p<0,05; ns = No significativo.

Table IV. Regression between multiple among habitat variables and axis values of first two NMDS axes in sampling stations comparison, based on abundance data. * P <0.05; ns = not significant.

| Variable | r ² ajustado | F | gl | p |
|----------------------------------|-------------------------|-------|------|----|
| Número de Froude | 0,451 | 4,525 | 2,11 | * |
| Temperatura (°C) | 0,062 | 0,365 | 2,11 | ns |
| Conductividad (µS/cm) | 0,002 | 0,148 | 2,11 | ns |
| PH | 0,020 | 0,117 | 2,11 | ns |
| Sólidos disueltos (mg/L) | 0,002 | 0,119 | 2,11 | ns |
| Oxígeno disuelto (mg/L) | 0,052 | 0,304 | 2,11 | ns |
| Ancho (m) | 0,209 | 1,453 | 2,11 | ns |
| Profundidad media (m) | 0,151 | 0,981 | 2,11 | ns |
| Velocidad media (m/s) | 0,242 | 1,757 | 2,11 | ns |
| Diámetro máximo bolones (mm) | 0,074 | 0,440 | 2,11 | ns |
| Diámetro medio de bolones (mm) | -0,156 | 0,122 | 2,11 | ns |
| % Bolones | 0,224 | 1,589 | 2,11 | ns |
| % Grava | 0,231 | 1,653 | 2,11 | ns |
| % Arena | -0,095 | 0,430 | 2,11 | ns |
| Orden | 0,004 | 0,024 | 2,11 | ns |
| Pendiente (%) | 0,130 | 0,826 | 2,11 | ns |
| Índice de diversidad de sustrato | 0,054 | 0,314 | 2,11 | ns |

DISCUSION

La estructura de las comunidades de macroinvertebrados bentónicos de la cuenca del río Aysén estuvo dominada en términos de abundancia, especialmente por los órdenes Diptera, Ephemeroptera y Plecoptera, lo cual es similar a lo reportado previamente para algunas estaciones de la cuenca (Campos *et al.* 1984), y para otros ríos de la Patagonia Argentina (ver Miserendino & Pizzolon 2004, Wais 1987, 1990, Wais & Bonneto 1988). En términos de riqueza de taxa, Campos *et al.* (1984) reportó en la cuenca hidrográfica del río Aysén, la presencia de 12 especies pertenecientes al orden Plecoptera, que es levemente inferior a las 19 reportadas en el presente estudio. Esta situación se debería al hecho que estos autores muestrearon en sólo cuatro estaciones (Ñirehuao, Emperador Guillermo, Simpson bajo y Salto La Virgen), localizadas fundamentalmente en la parte media y baja de la cuenca.

Los resultados obtenidos muestran que la diversidad y la abundancia de macroinvertebrados bentónicos no son homogéneas en la cuenca hidrográfica del río Aysén, variando en función de las características físicas del hábitat fluvial, especialmente de sus parámetros hidráulicos (*e.g.* número de Froude). La distribución de los organismos está fuertemente condicionadas por la compleja geomorfología fluvial de la cuenca, con la presencia de la Cordillera Principal (hacia el Oeste), Precordillera y Zona Extrandina (hacia el Este) (Niemeyer *et al.* 1984).

Existe un gran número de características de los ríos que actúan como factores controladores de los patrones de distribución de los macroinvertebrados bentónicos (Brooks *et al.* 2005). Las características del sustrato, incluyendo su estructura física, contenido orgánico y estabilidad, son rasgos de gran importancia ecológica (Ward *et al.*, 2002). Sin embargo, particular relevancia tienen las características hidráulicas de los ríos, siendo propuestos como uno de los principales determinantes de la organización de las comunidades (Davis & Barmuta 1989, Carling 1992). La influencia de las condiciones hidráulicas sobre los patrones de distribución espacial de los macroinvertebrados bentónicos, ha sido establecido a distintas escalas espaciales y entre ríos de distinto tamaño, como ocurre en el estudio a nivel de cuenca, donde no necesariamente las características de los ríos son

homogéneas (Doysi & Rabeni 2001, Jowett 2003). Los patrones de distribución espacial de la biota de los ríos presentan una elevada complejidad, debido a que los paisajes fluviales incluyen una gran cantidad de series de hábitats y gradientes ambientales (Ward, 1998). Estos tipos de sistemas son altamente dinámicos, manifestando constantemente cambios en los hábitats (Stanford *et al.* 1996, Ward *et al.* 2002), siendo los procesos hidrológicos (*e.g.* pulsos de inundación) y geomorfológicos (*e.g.* sedimentación y erosión), elementos claves en su funcionamiento (Leuven & Poudevigne 2002). Los gradientes ambientales y regimenes de perturbaciones que los caracterizan, los hacen sistemas complejos y diversos, muy sensibles a las actividades humanas (Bornette *et al.* 1998, Ward, 1998).

Se ha destacado la particular importancia de las características físicas del hábitat fluvial en la estructuración de las comunidades (*e.g.* Rempel *et al.* 2000, Brooks *et al.* 2005), siendo considerados los factores hidráulicos los principales responsables en la estructuración de las comunidades a escala de mesohábitat (Growths & Davis 1994, Downes *et al.* 2000). En el presente estudio, la variable hidráulica que mejor explicó los patrones espaciales de los organismos, fue el número de Froude. Este parámetro asociado a la turbulencia, y que integra la profundidad y velocidad de flujo, se correlacionó negativamente con las abundancias y riqueza de macroinvertebrados bentónicos. Estos resultados son consistentes con los reportados en la literatura (*e.g.*, Quinn & Hickey 1994, Brooks *et al.* 2005). De acuerdo a las condiciones hidráulicas que presentan los ríos, existe una amplia gama de hábitats, que pueden ser utilizados por los macroinvertebrados, que va desde aquellos donde la fuerza hidráulica es de baja magnitud con un bajo nivel de oxígeno, hasta los que tienen un alto estrés hidráulico con altos niveles de oxígeno (ver Townsend *et al.* 1977).

Las preferencias por estos hábitats pueden ser vistos como un balance entre los costos de energía que implica mantener la posición en ambientes turbulentos y los beneficios de la constante circulación de oxígeno y alimento (Hynes 1970, Mérigoux & Dolédec 2004). Al respecto, muchos organismos presentan especializaciones morfológicas, como ganchos, branquias ventrales, y un cuerpo comprimido dorsoventralmente para evitar ser desprendidos del sustrato (Statzner &

Holm 1989, Statzner 1988). Otros organismos, construyen sus propios refugios para minimizar su exposición a la corriente, mientras que algunos taxa se concentran en los márgenes laterales del canal, donde la magnitud de las fuerzas hidráulicas son reducidas (Rempel *et al.* 1999).

Es importante destacar que la entrada de detritus alóctono tiene una gran relevancia sobre la estructura de los macroinvertebrados bentónicos fluviales (Velásquez & Miserendino 2003). Esta variable no fue evaluada en el presente estudio, pero deberá ser considerada investigaciones futuras, especialmente con la finalidad de estudiar como varía la organización funcional de los macroinvertebrados en los diferentes sectores de la cuenca.

En el caso de los ríos de las regiones de montaña y/o de latitudes altas como es el caso del área estudiada, la relación entre los regímenes hidrológicos y geomorfológicos está dada por la acción de los glaciares, los ríos y el viento, como agentes de evacuación de sedimentos y transporte de detritus alóctono. Los primeros, aunque realizan un transporte voluminoso, actualmente, limitan sus efectos a los pisos altitudinales superiores, donde construyen morrenas y no participan en la exportación de sedimentos desde la montaña. El viento tampoco es un agente morfogenético relevante. Los ríos, en cambio, son capaces de exportar grandes cantidades de sedimentos y de organizar muchos aspectos funcionales del paisaje fluvial (Ferguson 1984). En estas regiones, se manifiesta una sustitución del flujo glacial por el fluvial, con un régimen hidrológico estacional que registra el piso periglacial y forestal, que opone un periodo de mucha escorrentía debido a la fusión de las nieves (a veces alimentado además por lluvias de verano), a un período de retención nival, durante el cual el escurrimiento es, en parte, restringido por el congelamiento (Coque 1987). Las complejas interacciones que se establecen entre las variables hidrológicas y geomorfológicas dependen fundamentalmente del régimen hidrológico, de los mecanismos de acceso de los sedimentos al cauce, las herencias geomorfológicas del Cuaternario Reciente y de la relación entre producción de sedimentos y capacidad de transporte (Fenn 1987). Debido a los factores y procesos descritos previamente, las cuencas hidrográficas de montañas templadas-frías, son naturalmente inestables y vulnerables.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a la Comisión Nacional de Investigación Científica y Tecnológica, por financiar este estudio a través del proyecto FONDECYT 1050576. Igualmente se agradece el apoyo de los proyectos FONDECYT 1070513 y DIUC-Patagonia (205.310.043-1sp), y al Centro de Investigación en Ecosistemas de la Patagonia (CIEP) de Coyhaique, por las facilidades dadas durante las actividades de terreno.

BIBLIOGRAFIA

- ALBARIÑO, R. 1997. Spatial distribution of Plecoptera from an Andean-Patagonic lotic environment in Argentina. *Revista Brasileira de Biología* 57: 629-636.
- ARAYA, E., R. FIGUEROA & C. VALDOVINOS. 1998. Macroinvertebrados bentónicos de la región del Biobío, VIII región, Chile. Resumen: XX Congreso Nacional de Entomología, Sociedad Chilena de Entomología. Universidad de Concepción. 42 pp.
- BORNETTE, G., C. AMOROS, H. PIEGAY, J. TACHET & T. HEIN. 1998. Ecological complexity of wetlands within a river landscape. *Biological Conservation* 85:35-45.
- BROOKS, A., T. HAEUSLER, I. REINFELDS & S. WILLIAMS. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology* 50:331-344.
- CAAMAÑO, M. 1985. Taxonomía de las ninfas terminales de Plecoptera (Insecta) en tres ritrones preandinos de Riñihue, X región, Chile. Tesis de grado para optar al título de profesor de Biología y Química. Universidad Austral 146 pp.
- CAMOUSSEIGHT, A. 2006. Estado de conocimiento de los efemerópteros de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):50-56.
- CAMPOS, H., J. ARENAS, C. JARA, T. GONSER & R. PRINS. 1984. Macrozoobentos y fauna íctica de las aguas limnéticas de Chiloé y Aysén continentales (Chile). *Medio Ambiente* 7(1):52-64.
- CARLING, P. 1992. The nature of the fluid boundary layer and the selection of parameters for benthic ecology. *Freshwater Biology* 28:273-284.
- CARRASCO, J., G. CASASSA & A. RIVERA. 2002. Meteorological and climatological aspects of the Southern Patagonia Icefield. In: *The Patagonian Icefields: A unique natural laboratory for environmental and climate change studies*. G. Casassa Ed. Kluwer Academic/Plenum Publishers. 29-41.
- CASTELLA, E., H. ADALSTEINSSON, J. BRITAIN, G. GISLASON, A. LEHMANN, V. LENCIONI, B. LODS-CROZET, B.

- MAIOLINI, A. MILNER, J. OLAFSSON, S. SALTVEIT & D. SNOOK. 2001. Macroinvertebrate richness and composition along a latitudinal gradient of European Glacier-Fed streams. *Freshwater biology*, 46: 1811-1831.
- CLARKE, K., R. WARWICK, E. SOMER & R. GORLEY. 2005. Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation. 3rd Edn. Primer, Plymouth. 171 pp.
- COQUE, R. 1987. Geomorfología. Alianza Editorial, Madrid 475 pp.
- CRUCES, P., J. CERDA & M. AHUMADA. 1999. Levantamiento para el ordenamiento de los ecosistemas de Aysén. Servicio Agrícola Ganadero, Santiago. 137 pp.
- DAVIS, J. & L. BARMUTA. 1989. An ecologically useful classification of mean and near-bed in streams and rivers. *Freshwater Biology* 21: 271-282.
- DGA. 2005. Propuesta de norma secundaria de calidad ambiental para la protección de las aguas de la cuenca del río Aysén. Dirección General de Aguas, Chile. 15 pp.
- DOISY, K. & RABENI C. 2001. Flow conditions, benthic food resources, and invertebrate community composition in a low-gradient stream in Missouri. *Journal of the North American Benthological Society* 20:17-32.
- DOWNES, B., J. HINDELL & N. BOND. 2000. What's in a site? Variation in lotic macroinvertebrate density and diversity in a spatially replicated experiment. *Austral Ecology* 25:128-139.
- FENN, C. 1987. Sediment transfer processes in Alpine glacier basins. En Gurnell, A.M. and Clark, M.J. (Eds.) *Glaciofluvial Sediment Transfer: an Alpine Perspective*. Wiley, Chichester. 59-86.
- FERGUSON, R. 1984. Magnitude and modelling of snowmelt runoff in the Cairngorm Mountains, Scotland. *Hydrological Sciences Journal*. 29:49-62.
- FERNÁNDEZ, H. & E. DOMÍNGUEZ. 2001. Guía para la determinación de artrópodos bentónicos sudamericanos. Serie Investigaciones de la UNT. Subserie Ciencias Exactas y Naturales. 450 pp.
- FUENZALIDA, H. 1965. Biogeografía. En: *Geografía Económica de Chile*. Texto Refundido. Corporación de Fomento de la Producción, Santiago. 228-267.
- GONZÁLEZ, E. 2003. The freshwater amphipods *Hyaella* Smith, 1874 in Chile (Crustacea: Amphipoda). *Revista Chilena de Historia Natural* 76:623-637.
- GROWNS, I. & J. DAVIS. 1994. Longitudinal changes in near-bed flows and macroinvertebrates communities in a Western Australian stream. *Journal of North American Benthological Society* 13:417-438.
- HABIT, E., B. DYER & I. VILA. 2006. Estado de conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):100-113.
- HAUENSTEIN, E. 2006. Estado de conocimiento de las macrófitas dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):16-23.
- HYNES, H. 1970. The ecology of stream insects. *Annual Review of Entomology* 15: 25-42.
- ILLIES, J. 1969. Biogeography and ecology of neotropical freshwater insects especially those from running waters. En: *Biogeography and Ecology in South America*. Vol. 2. Fittkau E.J., Illies J., Kling H., Schwabe G.H., Sioli H. (eds). Dr W. Junk: The Hague. 685-708.
- JARA, C. 1996. Taxonomía, sistemática y zoogeografía de las especies chilenas del género *Aegla* Leach (Crustacea: Decapoda: Anomura: Aegliidae). Tesis Doctoral. Universidad de Concepción. 119 pp.
- JARA, C., E. RUDOLPH & E. GONZÁLEZ. 2006. Estado de conocimiento de los crustáceos malacostracos dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):40-49.
- JEREZ, V. & E. MORONI. 2006. Estado de conocimiento de los coleópteros dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):72-81.
- JOWETT, I. 2003. Hydraulic constraints on habitat suitability for benthic invertebrates in gravel-bed rivers. *River Research and Applications* 19:495-507.
- LEUVEN, R. & I. POUDEVIGNE. 2002. Riverine landscape dynamics and ecological risk assessment. *Freshwater Biology* 47: 845-865.
- LUGO-ORTIZ, C. & W. MCCAFFERTY. 1998. Five new genera of Baetidae (Insecta: Ephemeroptera) from South America. *Annales de Limnologie* 34:57-73.
- MCLELLAN, I., M. MERCADO & S. ELLIOTT. 2005. A new species of *Notoperla* (Plecoptera: Gripopterygidae) from Chile. *Illiesia* 1(5):33-39.
- MÉRIGOUX, S. & S. DOLÉDEC. 2004. Hydraulic requirements of stream communities: a case study on invertebrates. *Freshwater Biology* 49: 600-613.
- MISERENDINO, M. & L. PIZZOLON. 2000. Macroinvertebrates of a fluvial system in Patagonia: altitudinal zonation and functional structure. *Archiv für Hydrobiologie* 150: 55-83.
- MISERENDINO, M. & L. PIZZOLON. 2004. Interactive effects of basin features and land-use change on macroinvertebrate communities of headwater streams in the Patagonian Andes. *River Research and Applications* 20: 967-983.
- NARUSE, R. & M. ANIYA. 1995. Synopsis of glacier researches in Patagonia. *Bulletin of Glaciers Research* 13:1-10.
- NIEMEYER, H., J. SKÁRMETA, R. FUENZALIDA & W. ESPINOSA. 1984. Hoja Península de Taitao y Puerto Aysén, Región de Aysén del General Carlos Ibáñez del Campo. Servicio Nacional de Geología y Minería, Carta Geológica de Chile. 60-61.
- OLMOS, V. & G. MUÑOZ. 2006. Estado de conocimiento de los parásitos metazoos de organismos dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):122-139.
- ORELLANA, M. 2006. Estado de conocimiento de los briozoos dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):96-99.

- ORTIZ, J. 2006. Estado de conocimiento de los anfibios de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):114-121.
- PARADA, E & S. PEREDO. 2006. Estado de conocimiento de los bivalvos dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):82-87.
- PARRA, O. 2006. Estado de conocimiento de las microalgas dulceacuícolas de Chile (excepto diatomeas). *Gayana* 70(1):8-15.
- QUINN, J & C. HICKEY. 1994. Hydraulic parameters and benthic invertebrate distributions in two gravel-bed New Zealand rivers. *Freshwater Biology* 32:489-500.
- REMPEL, L., J. RICHARDSON & M. HEALEY. 1999. Flow refugia for benthic macroinvertebrates during flooding of a large river. *Journal of the North American Benthological Society* 18:34-48.
- REMPEL, L., J. RICHARDSON & M. HEALEY. 2000. Macroinvertebrate community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river. *Freshwater Biology* 45: 57-73.
- RINGUELET, R. 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina *Physis* 22: 151-170.
- RIVERA, P. 2006. Estado de conocimiento de las diatomeas dulceacuícolas de Chile. *Gayana* 70(1):1-7.
- ROJAS, F. 2006. Estado de conocimiento de los tricópteros de Chile. *Gayana Zoología* 70(1): 65-71.
- STANFORD, J., J. WARD, W. LISS, C. FRISSELL, R. WILLIAMS, J. LICHATOWICH & C. COUTANT. 1996. A general protocol for restoration of regulated rivers. *Regulated Rivers: Research and Management* 12: 391-413.
- STATZNER, B. & T. HOLM. 1982. Morphological adaptations of benthic invertebrates to stream flow – an old question studied by means of new technique (Laser Doppler Anemometry). *Oecologia* 53:290-292.
- STATZNER, B. 1988. Growth and Reynolds number of lotic macroinvertebrates: a problem for adaptation of shape to drag. *Oikos*. 51:84-87.
- STATZNER, B., J. GORE & V. RESH. 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of the North American Benthological Society* 7:307-360.
- STRAHLER, A. 1957. Quantitative analysis of watershed morphology. *American Geophysical Union* 38: 913-920.
- TOWNSED, C., M. SCARSBROOK & S. DOLÉDEC. 1977. The intermediate disturbance hypothesis, refugia and biodiversity in streams. *Limnology and Oceanography* 42: 938-949.
- VALDOVINOS, C. 1998. Zoobentos. En: O. Parra & E. Habit, Documento de síntesis Estudio de Línea de Base para la evaluación de impacto ambiental del complejo forestal industrial Itata. Centro EULA-Chile. Universidad de Concepción 67-78.
- VALDOVINOS, C. 2006a. Estado de conocimiento de los gastrópodos dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1): 88-95.
- VALDOVINOS, C. 2006b. Invertebrados dulceacuícolas. En: Conama, Eds. Biodiversidad de Chile. Patrimonio y desafíos. Ocho Libros Editores, Santiago de Chile :204-225.
- VELÁZQUEZ, S.M. & M. L. MISERENDINO. 2003. Análisis de la materia orgánica alóctona y organización funcional de macroinvertebrados en relación con el tipo de hábitat en ríos de montaña de la Patagonia. *Ecología Austral*. 13:67-82.
- VERA, A. & A. CAMOUSSEIGHT. 2006. Estado de conocimiento de los plecópteros de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):57-64.
- VICTORIANO, P., A. GONZÁLEZ & R. SCHLATTER. 2006. Estado de conocimiento de las aves de ecosistemas dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):140-162.
- VILLALOBOS, L. 2006. Estado de conocimiento de los crustáceos zooplantónicos dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1):31-39.
- WAIS, I. & A. BONNETO. 1988. Analysis of the allochthonous organic matter and associated macroinvertebrates in some streams of Patagonia (Argentina). *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte der Limnologie* 23: 1455-1459.
- WAIS, I. 1987. Macrozoobenthos of Negro River Basin, Argentine, Patagonia. *Studies on Neotropical Fauna & Environment* 22: 73-91.
- WAIS, I. 1990. A checklist of the benthic macroinvertebrates of the Negro River Basin, Patagonia, Argentina, including an approach to their functional feeding groups. *Acta Limnologica Brasiliensia* 3: 829-845.
- WARD, J. 1998. Riverine landscapes: biodiversity patterns, disturbance regimes, and aquatic conservation. *Biological Conservation* 83: 269-278.
- WARD, J., K. TOCKNER, D. ARSCOTT & C. CLARET. 2002. Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology* 47: 517-539.
- WOELFL, S. 2006. Estado de conocimiento de los protozoos planctónicos dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1): 24-26.
- ZAPATA, J. 2006. Estado de conocimiento de los tecamebianos dulceacuícolas de Chile. *Gayana Zoología* 70(1): 27-30.

Recibido: 22.06.07
Aceptado: 06.12.07