

Descomposición y colonización por invertebrados de hojas de *Salix humboldtiana* en la llanura aluvial del río Paraná Medio

by

S. Capello, M. Marchese & I. Ezcurra de Drago

Soledad Capello & M.Sc. Mercedes Marchese, Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-UNL), José Maciá 1933 (3016) Santo Tomé, Santa Fe, Argentina. Facultad de Humanidades y Ciencias (UNL), Ciudad Universitaria (3000) Santa Fe, Argentina; e-mail: solecapello@gigared.com

Prof. Dr. Inés Ezcurra de Drago, Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-UNL), José Maciá 1933 (3016) Santo Tomé, Santa Fe, Argentina; e-mail: inesezcurra@arnet.com.ar

(Accepted for publication: July, 2004).

Decomposition and invertebrate colonization of *Salix humboldtiana* leaf litter on the Middle Paraná River floodplain

Abstract

The decomposition of *Salix humboldtiana* leaf litter and its colonization by invertebrates were studied in a secondary channel of the Middle Paraná River. Leaves were collected at abscission and 6 g dry weight were placed in 5 mm mesh nylon bags. Samplings were carried out between May and September 2002 and three replicates were collected after 7, 14, 28, 56 and 112 days. The decay coefficient calculated over 112 days of decomposition was 0.0119 d^{-1} . Invertebrate densities increased with the progressive decomposition of the leaves, reaching the maximum after 112 days (485 ind. g^{-1} leaf dry mass). Species richness varied between 44 and 74 taxa, dominated by crustaceans, chironomids and oligochaetes. There was a negative correlation between the remaining dry weight and invertebrate colonization. Collector-filterers were dominant over time, miners declined at the end of colonization interval and shredders were scarce.

Keywords: *Salix humboldtiana*, decomposition, colonization, freshwater invertebrates.

Resumo

Foi analisada a descomposição e a colonização de folhas por invertebrados em um canal secundário da planície aluvial do médio rio Paraná. As folhas de *Salix humboldtiana* foram coletadas em pé das árvores e secadas ao ar livre e 6 g de folhas foram colocadas logo após a coleta em sacolas de nylon flexível com 5 mm de abertura de malha. As amostragens foram realizadas entre maio e setembro de 2002, coletando-se 3 réplicas depois de 7, 14, 28, 56 e 112 dias. O coeficiente de decomposição calculado para 112 dias foi de 0.0119 d^{-1} . A densidade de invertebrados foi aumentando com a progressiva decomposição das folhas, alcançando o máximo após 112 dias (485 ind. g^{-1} massa seca de folhas). A riqueza das espécies variou entre 44 e 74 taxons, dominando os Crustacea, Chironomidae e Oligochaeta. Obteve-se uma correlação negativa entre o peso seco das folhas remanescentes e os invertebrados. Os coletores-filtradores encontrados dominaram durante todo o experimento, os minadores diminuíram no final do período de coloni-

zação e os trituradores encontrados foram muito escassos.

Introducción

En ríos la importancia del aporte de materia orgánica alóctona procedente de la vegetación riparia como recurso alimentario es ampliamente conocida (EGGLISHAW 1964; WEBSTER & BENFIELD 1986; CUMMINS et al. 1989; RICHARDSON 1991), y es considerada como la principal fuente de energía en los cursos forestados de primeros órdenes (VANNOTE et al. 1980, entre otros). Es una importante fuente de alimento, participando en la transferencia de materia y energía de los sistemas lóticos, además de ofrecer un hábitat a distintos macroinvertebrados (WEBSTER & BENFIELD 1986).

Las distintas especies de hojas difieren en sus tasas de descomposición, por lo tanto habría una oferta alimentaria por un largo periodo (PETERSEN & CUMMINS 1974). Estos autores clasifican al detritus en distintas categorías (rápido, medio y lento) según el coeficiente de descomposición (-k) y sugieren que cada tipo de detritus alcanza un máximo de palatabilidad después de un largo periodo en el río.

No obstante, esta categorización es cuestionada debido a su simplicidad, ya que la tasa de descomposición para la mayoría de las especies varía en relación con distintos factores ambientales como la temperatura del agua, disponibilidad de nutrientes, pH, oxígeno disuelto, composición de la biota, etc. (CHAUVET et al. 1993; IRONS et al. 1994; ACEÑOLAZA 2001).

Un factor considerado como determinante en el procesamiento del detritus en ambientes acuáticos es la actividad de los trituradores. Por lo tanto, la descomposición es más rápida en los ríos donde existen invertebrados de este grupo funcional (SIMON & BENFIELD 2001). Al respecto, mientras hay numerosas investigaciones que corroboran esto en ambientes de la región Holártica, la importancia de los trituradores en los ambientes de la región tropical es aún cuestionada (MARCHANT et al. 1985; PRINGLE & RAMÍREZ 1998), debido a que dicho grupo funcional está escasamente representado.

Asimismo, en el bentos de los ambientes tanto lóticos como leníticos de la llanura aluvial del río Paraná Medio prácticamente no existen, por ejemplo, integrantes de los taxa típicamente trituradores como los plecópteros y dípteros tipúlidos entre otros y sólo algunos de ellos están representados en el pleuston (MARCHESE et al. 2002). Estudios sobre colonización en hojas de vegetación riparia han registrado pocos trituradores entre los colonizadores en Brasil (WANTZEN 2003), Costa Rica (ROSEMOND et al. 1998) y Hong Kong (DUDGEON & WU 1999).

La escasez de los trituradores en los trópicos se explica, en parte, por las elevadas temperaturas, la que incrementa la actividad microbiana. En un modelo conceptual, IRONS et al. (1994), proponen que tanto en los ríos tropicales como en los de las zonas templadas, la descomposición se debe principalmente a la acción de los hongos y bacterias, no obstante, éstos serían menos importantes a altas latitudes donde los trituradores son dominantes.

IRONS et al. (1994) sugieren, además, que la fragmentación de las hojas puede ser un mecanismo trófico que han desarrollado muy pocos invertebrados acuáticos, principalmente aquellos evolutivamente adaptados a ambientes de zonas templadas, por lo que son escasos en las regiones cálidas sólo por razones fisiológicas. Otra hipótesis es que sustancias químicas (fenoles, taninos, etc.) actúan como agentes defensivos que impiden la colonización de invertebrados en países tropicales (WANTZEN et al. 2002). Sin

embargo, la abundancia del detritus alóctono y autóctono en el caso de grandes ríos con llanura aluvial como es el río Paraná, permite inferir que al menos algunas especies de invertebrados estarían adaptadas para explotar la necromasa vegetal.

En Europa y América del Norte existen numerosos estudios sobre descomposición y colonización por invertebrados en distintas especies vegetales, tales como *Quercus* spp., *Eucalyptus* sp. y *Salix* spp. (CHAUVET et al. 1993; SCHULZE & WALKER 1997; MURPHY & GILLER 2000; MAAMRI et al. 2001; HIEBER & GESSNER 2002; BALDY et al. 2002, entre otros).

Los objetivos de este trabajo fueron determinar el tiempo de descomposición de las hojas de *Salix humboldtiana* (sauce) en un cauce secundario del río Paraná y analizar el proceso de colonización, reemplazo de especies de invertebrados y grupos funcionales tróficos a lo largo del proceso de descomposición de las hojas.

Área de estudio

El río Paraná es el segundo río más largo de América del Sur con una amplia llanura aluvial que incluye una gran variedad de hábitats tales como cauces secundarios de distinta jerarquía, lagunas aisladas y de distinto grado de conexión y la zona de transición acuática-terrestre (ATTZ). *Salix humboldtiana* (sauce) conjuntamente con *Tessaria integrifolia* (aliso) son árboles pioneros que forman densos bosques riparios, fuertemente heliófilos y de rápido crecimiento, adaptados a sobrevivir a períodos de inundación. Por lo tanto, dada la importancia del ingreso de materia orgánica que aportan la caída de las hojas no sólo en la ATTZ sino también en los cauces de la llanura aluvial del río Paraná Medio, se seleccionó para este estudio a *S. humboldtiana*. Las experiencias de descomposición y colonización se llevaron a cabo en el río Tiradero Viejo (31°40'S y 60°33'N), cauce secundario del río Paraná Medio (Fig. 1). Este cauce conecta el cauce principal del río Paraná con el río Colastiné, cauce secundario de mayor caudal en la región. En otros ambientes de la llanura aluvial del río Paraná Medio, se realizaron estudios sobre la descomposición de macrófitas, tales como *Typha latifolia* (BRUQUETAS DE ZOZAYA & NEIFF, 1991), *Eichhornia crassipes*, *Panicum prionitis*, *Paspalum repens* (HAMMERLY et al. 1989) mientras que en árboles sólo en *Tessaria integrifolia* (NEIFF & POI DE NEIFF 1990) y *Copernicia alba* (palmera no registrada a esta latitud) (POI DE NEIFF & CASCO 2001), no existiendo información sobre *Salix humboldtiana*, a pesar de ser una especie muy representativa en la llanura aluvial del río Paraná.

Materiales y métodos

Las hojas de sauce fueron recolectadas de árboles en pie y secadas al aire libre, luego se colocaron 6 g de hojas en bolsas de nylon flexible de 10 cm de ancho, 30 cm de largo y 5 mm de abertura de malla (según WW-DECOEX, <http://www.mpil-ploen.mpg.de/mpiltnw1.htm>). Estas bolsas se ubicaron el 16 de mayo de 2002 en la ribera derecha del río y se recolectaron 3 réplicas a los 7, 14, 28, 56 y 112 días, respectivamente. Se registró velocidad de la corriente (con flotadores), pH (con peachímetro HELLIGER), oxígeno disuelto (con oxímetro YSI), temperatura del agua (con termómetro estándar) y granometría de los sedimentos de fondo (según escala de WENTWORTH).

En el laboratorio, las hojas fueron extraídas de las bolsas y lavadas filtrándose el detritus y los organismos retenidos en el interior de cada una a través de un tamiz de 200 µm. Luego las hojas y la materia orgánica particulada retenida (FPOM + CPOM) se secaron en estufa a 65 °C durante 24 horas y se pesaron en una electrobalanza. Posteriormente, sólo la materia orgánica particulada se llevó a mufla a 550 °C durante 2 horas para obtener el contenido en materia orgánica por incineración (AFDM). Esta

materia orgánica particulada es en mayor parte originada por la descomposición de las hojas, pero también las bolsas pueden actuar como trampas de sedimentación de FPOM y UFPOM. Los organismos se extrajeron bajo microscopio estereoscópico previamente teñidos con eritrosina para facilitar su observación y fueron conservados en alcohol al 70 %. Se analizó cuali y cuantitativamente el total de los organismos en cada una de las réplicas, obteniéndose el valor de la media (ind. g⁻¹ dM hoja) y el desvío estándar. Se analizó densidad, riqueza de especies y diversidad específica (SHANNON-WIENER). Se calculó el coeficiente de correlación de PEARSON entre los datos de AFDM y la abundancia de los invertebrados y entre densidad, riqueza de especies, diversidad y peso seco de las hojas.

Se aplicó el índice de disimilitud de BRAY CURTIS entre los datos de densidad de cada muestreo y se obtuvo el dendrograma por el método de ligamiento promedio de pares no ponderados (UPGMA) para el estudio de sucesión. Se aplicó análisis de componentes principales (PCA) para la ordenación de las especies de invertebrados en relación al tiempo de descomposición de las hojas.

Se determinaron los grupos funcionales en relación a la clasificación de MERRIT & CUMMINS (1996) mientras que la categoría trófica de las larvas de *Berosus* sp. se determinó según KESLER (1981) y la de las larvas de Orthocladiinae mediante la clasificación de CRANSTON et al. (1983), COFFMAN & FERRINGTON (1984), BERG (1995) y POI DE NEIFF (1990).

Se calculó el coeficiente de descomposición para las hojas de *Salix humboldtiana* según el modelo exponencial de PETERSEN & CUMMINS (1974).

$$W_t = W_0 e^{-kt}$$

Donde W_t es el peso después de t días, W_0 es el peso inicial y k es el coeficiente de descomposición.

Resultados

Las características físico y químicas del ambiente donde se realizó la experiencia se expresan en la Tabla 1 y el muestreo correspondió a un período de estiaje del río (Fig. 2).

La velocidad de la corriente en el punto de muestreo presentó un valor promedio 0.61 m·s⁻¹ (+/- 0.2) y la composición granulométrica de los sedimentos del fondo fue de 38.07 % de arena 44.30 % de limo y 27.63 % de arcilla.

La pérdida del peso seco de las hojas de *Salix humboldtiana* fue rápida en los primeros 7 días de la experiencia, llegando a perder un 31.4 % del peso total (Fig. 3). El k (coeficiente de descomposición) calculado a los 112 días fue de 0.0119 d⁻¹. En relación a este coeficiente, se necesitarían 58 y 252 días para el 50 y 95 % de descomposición de las hojas, respectivamente.

Para la aplicación del índice de correlación de Pearson entre la densidad de las especies y el peso seco remanente de las hojas se utilizaron sólo las especies registradas en un valor mayor al 1 % en algunos de los muestreos. De las 22 especies que alcanzaron dicho porcentaje, sólo *Rheotanytarsus* sp. 1 (Chironomidae) presentó una correlación significativa negativa con el peso de las hojas ($r = -0.915$; $p = 0.03$). El resto de las especies no presentó ninguna correlación significativa. También se efectuó un análisis de correlación de Pearson entre la densidad total, riqueza de especies, diversidad específica y peso seco remanente de las hojas. Se obtuvo una correlación negativa ($r = -0.902$; $p = 0.036$) entre la densidad de invertebrados y el peso seco de las hojas. El resto de los atributos, tales como la riqueza y diversidad de especies no presentaron correlaciones significativas con el peso de las hojas en descomposición y tampoco entre los valores de materia orgánica particulada (AFDM) y la densidad de organismos.

El mayor porcentaje de materia orgánica particulada (28 %) se obtuvo a los 7 días de exposición de las hojas en el río. A los 14 días disminuyó considerablemente y luego durante toda la experiencia se mantuvo sin grandes diferencias (Fig. 4).

La densidad de invertebrados que colonizaron las hojas fue aumentando progresiva-

mente, obteniéndose los valores máximos a los 112 días de exposición (485 ind. g⁻¹ dM hoja) (Fig. 5), coincidiendo con el mayor porcentaje de descomposición de las hojas (63 %). Por otro lado, el número de individuos por bolsa fue mayor a los 28 días obteniéndose un promedio de 978 ind. bolsa⁻¹ (± 88.38). La riqueza de especies osciló entre 44 (a los 112 días) y 74 entidades taxonómicas, alcanzando el mayor valor a los 56 días, observándose un aumento gradual del número de especies hasta los 56 días y luego descendió abruptamente (Fig. 6).

La diversidad específica (índice de SHANNON-WIENER) varió entre 1.77 (112 días) y 4.60 (14 días), obteniéndose valores similares durante los primeros 56 días y luego descendió (Fig. 7).

Los grupos colonizadores fueron principalmente crustáceos, quironómidos y oligoquetos naídidos. Se observó un reemplazo de especies (Tabla 2), disminuyendo los crustáceos, gasterópodos (*Heleobia parchappei*, *Heleobia guaranítica*, *Gundlachia moricandi*), quironómidos (*Polypedilum* spp., *Endotribelos* spp. y *Ablabesmyia* spp.) y oligoquetos naídidos (*Pristina* spp. y *Dero* spp.) e incrementando el número de bivalvos (*Limnoperna fortunei*), efemerópteros (*Baetidae* y *Caenidae*), tricópteros, quironómidos (*Rheotanytarsus* spp. y *Thienemaniella* sp.) y oligoquetos tubificidos (*Bothrioneurum americanum*, *Paranadrilus descolei*, *Limnodrilus* spp.). Los turbelarios, nemátodos e hirudíneos colonizaron rápidamente y se mantuvieron en bajas densidades.

Se pudo observar que los taxa fueron variando su proporción en el transcurso de la experiencia. Al comienzo, se encontraron insectos (33 % de la densidad total, principalmente quironómidos), siguiéndole, copépodos (19 %), oligoquetos (16 %) y moluscos (14 %). A los 14 días, hubo un incremento de los insectos (34 %), oligoquetos (28 %) y ostrácodos (14 %). A los 21 días, se registró una disminución de los insectos (27 %) y oligoquetos (22 %), mientras que aumentaron los ostrácodos (20 %) y moluscos (18 %). A los 56 días, los moluscos fueron dominantes (31 %) y continuaron disminuyendo los insectos (20 %) y oligoquetos (21 %). Esto mismo sucedió a los 112 días cuando el 78 % de la muestra estaba representada por moluscos (*Limnoperna fortunei*) y el 15 % por insectos (en su gran mayoría efemerópteros) (Fig. 8).

De la aplicación del índice de BRAY-CURTIS a la densidad de las especies o morfoespecies registradas en cada muestreo, se observó una alta similitud entre las etapas intermedias de colonización, diferenciándose considerablemente el último muestreo de los otros. (Fig. 9).

En relación a los grupos funcionales, se observó un incremento de colectores-filtradores (principalmente *Limnoperna fortunei*) llegando a representar el 78 % del total de la muestra, al final de la experiencia. También se evidenció una disminución de los colectores-recolectores y minadores a los 112 días (*Polypedilum* spp. y *Endotribelos* spp.). Los depredadores fueron representados en bajo porcentaje a lo largo de todo el período estudiado y es de destacar un porcentaje mínimo (0.82 %) de trituradores (Fig. 10).

Para determinar las asociaciones de especies más representativas de cada etapa de colonización, se utilizó un análisis de componentes principales, obteniéndose con los dos primeros ejes una explicación del 87.28 % de la varianza. El eje I (63.11 %, eigenvalue = 2.07) presentó una correlación positiva con Ostracoda sp. 3 ($r = 0.87$; $p = 0.05$), *Polypedilum* spp. ($r = 0.86$; $p = 0.06$) y con *Endotribelos* spp. ($r = 0.93$; $p = 0.02$), y negativa con *Limnoperna fortunei* ($r = -0.89$; $p = 0.04$), *Baetidae* ($r = -0.95$; $p = 0.01$), *Caenidae* ($r = -0.89$; $p = 0.03$) y *Thienemanniella* sp. 3 ($r = -0.89$; $p = 0.03$). El eje 2

(24.17 %, eigenvalue = 0.79) se correlacionó positivamente con Cyclopoida ($r = 0.87$; $p = 0.05$) y con *Chironomus gr. decorus* ($r = 0.86$; $p = 0.06$). En la ordenación de las fechas de muestreo en el plano definido por los ejes 1 y 2 se observa claramente la separación del último muestreo a los 112 días y en menor medida el primer muestreo a los 7 días del resto (Fig. 11). Se puede observar que *Thienemaniella* sp. es la más representativa a los 7 días, *Endotribelos* sp. a los 14 días, *Trieminentia corderoi*, *Polypedilum* sp. y Turbellaria a los 28 días, Nematoda, *Pristina leidy*, *Aulodrilus pigueti* y Ostracoda sp. 2 a los 56 días y *Limnoperna fortunei*, Baetidae, Caenidae y *Rheotanytarsus* sp. a los 112 días (Fig.11).

Discusión

La tasa de descomposición de las hojas varía considerablemente por acción de distintos factores y por la metodología utilizada (SCHULZE & WALKER 1997), lo que hace difícil la comparación de resultados obtenidos en diferentes ambientes. Es así que se presenta una gran variación de coeficientes obtenidos en distintas especies de *Salix*. En Australia, por ejemplo, SCHULZE & WALKER (1997) obtuvieron valores en *Salix babylonica* que oscilaron entre k : -0.0641 y -0.0470, en un rango de temperatura (de 14 a 17 °C) con distinta abertura de malla. En España, CASAS & GESSNER (1999) registraron en *Salix atrocinerea* un k : -0.0034 a 12-15 °C. Por otro lado, en Suiza, HIEBER & GESSNER (2002) obtuvieron un k : -0.0270 en *Salix fragilis* a 0-4 °C. El coeficiente de descomposición obtenido a los 112 días en este trabajo con *Salix humboldtiana* fue de k : -0.0119 a 12.5-20 °C, por lo que resulta inferior a otras especies de *Salix* excepto *Salix atrocinerea*.

En relación a la descomposición de plantas en el río Paraná, los resultados obtenidos señalan que el coeficiente de *Salix humboldtiana* es inferior al dado por NEIFF & POI DE NEIFF (1990) para hojas de *Tessaria integrifolia* ($k = -0.034$) y superior al de *Copernicia alba* (k : -0.0064 y -0.0074), según POI DE NEIFF & CASCO (2001). Por otro lado, las macrófitas acuáticas presentan mayor tasa de descomposición, *Paspalum repens* (k : -0.0182 y -0.0643), *Eichhornia crassipes* (k : -0.0120 y -0.0425) y *Panicum prionitis* (k : -0.0357 y -0.0682) (HAMMERLY et al. 1989), *Panicum elephantipes* (k : -0.0085) y *Polygonum acuminatum* (k : -0.017), (POI DE NEIFF & BRUQUETAS DE ZOZAYA 1991).

En relación al modelo cíclico de invasión y exclusión (APM) de ARMESTO et al. (1991) que postula que a lo largo de la sucesión hay periodos de alta y baja heterogeneidad espacial que se van alternando se observó en la experiencia realizada que la menor heterogeneidad se verifica al comienzo y al final de la misma y el de mayor heterogeneidad y establecimiento de especies a los 28 y 56 días. La menor heterogeneidad al inicio de la experiencia se debe a que es un sustrato nuevo para ser colonizado, por lo que las hojas presentan mayor uniformidad. Luego por el proceso de descomposición tanto microbiana como por parte de los invertebrados, se manifiesta un aumento en la heterogeneidad espacial dada por fragmentos y por pequeños parches de colonización de los organismos citados, y al final de la experiencia se puede observar nuevamente una homogeneidad dada por la uniformidad que presenta el tamaño de partículas de materia orgánica debido al alto grado de descomposición de las hojas. La mayor diversidad se alcanza también cuando la descomposición se encuentra en etapas intermedias de la sucesión lo que coincide con la hipótesis del disturbio intermedio (CONNEL 1978).

La mayor densidad de invertebrados por gramo remanente de hojas se registró a los 112 días de exposición, lo que coincide con el mayor porcentaje de descomposición de las hojas (63 %). Esto concuerda con SCHULZE & WALKER (1997) que encontraron en hojas de *Salix babylonica* la mayor densidad de invertebrados cuando las hojas habían perdido el 66 % de biomasa y con lo registrado por NEIFF & POI DE NEIFF (1990) en *Tessaria integrifolia* y por POI DE NEIFF & BRUQUETAS DE ZOZAYA (1991) en *Panicum elephantipes* y *Polygonum acuminatum*. Por lo tanto, Es de esperar un aumento de densidad de invertebrados detritívoros en etapas avanzadas de descomposición por el aumento de materia orgánica particulada fina.

PETERSEN (1984) postuló que las hojas que se descomponen más rápidamente soportan mayores densidades de colonizadores. Sin embargo, *Tessaria integrifolia* se descompone mas rápidamente que *Salix humboldtiana* y se registró menor densidad de invertebrados (NEIFF & POI DE NEIFF 1990) (46 vs. 485 ind. g⁻¹ dM hoja, respectivamente). Esto se debe a que en este estudio, la mayor densidad no sólo fue alcanzada por los colectores-recolectores sino también por los filtradores como *Limnoperna fortunei*. No obstante, la alta densidad alcanzada por este bivalvo a los 112 días se debe a que la abertura de las bolsas permitió el ingreso del último estadio larval (plantígradas) y se implantaron por medio de su biso sobre las hojas. De esta forma, utilizaron las hojas de descomposición como sustrato y además las bolsas constituyeron un refugio contra sus posibles depredadores (especialmente peces; MONTALTO et al. 1999). Es importante destacar, que a pesar de la gran densidad registrada de *L. fortunei*, por su tipo de alimentación, no interviene en el proceso de descomposición de las hojas, pero sí utiliza como recurso a la materia orgánica particulada ultrafina originada. Además, los grupos dominantes estuvieron representados en general por organismos de menor tamaño, lo que permite una mayor densidad que además contribuiría a la mineralización de la materia orgánica.

Las hojas en los ríos pueden ofrecer un sustrato, ser una trampa para la materia orgánica particulada y, también actuar como una fuente de carbono y nutrientes (MATHURIAU & CHAUVET 2002). Según los datos registrados en este estudio, hay una gran dominancia de los organismos que son colectores en general, es decir, que se alimentan de FPOM. Estos invertebrados, que no participan directamente en la rápida descomposición de las hojas, utilizan el detritus y los fragmentos más pequeños como sustrato y fuente de alimento (MATHURIAU & CHAUVET 2002). Los trituradores, que fueron escasamente registrados durante la experiencia (con un máximo de 0.82 % a los 112 días), son considerados como determinantes en la tasa de descomposición de detritus vegetal alóctono en ríos de las regiones templadas (VANNOTE et al. 1980), mientras que hay evidencia de pocos taxa trituradores en regiones tropicales (WALKER 1987; ROSEMOND et al. 1998; NEIFF & POI DE NEIFF 1990; DUDGEON & WU 1999; MATHURIAU & CHAUVET 2002). En estas regiones, la actividad microbiana es más rápida e importante que en las regiones templadas y podría ser una explicación de la escasez de trituradores en los trópicos (HILL et al. 1992; IRONS et al. 1994). En el presente estudio debe destacarse la importancia de invertebrados minadores (*Polypedilum* spp. y *Endotribelos* spp.) y perforadores (nematodos) que utilizaron el mesófilo de la hoja y aceleraron el proceso de descomposición. Por lo tanto, estos grupos funcionales pueden cumplir una función similar a la de los trituradores registrados en los ríos de primeros órdenes de regiones templadas. Al respecto, ROSEMOND et al. (1998) y HENDERSON & WALKER (1986) destacan el efecto que tienen algunos quironómidos

sobre las hojas, que si bien no son trituradores, estarían participando en la fragmentación del material vegetal. Por la dominancia de quironómidos y nematodos en los ambientes de la llanura aluvial del río Paraná Medio, se infiere que estos organismos aceleran los procesos de descomposición de los vegetales de la ATTZ durante la fase de aguas altas del río.

Agradecimientos

Al Dr. K.M. Wantzen por las sugerencias recibidas como Director del Proyecto WWDECOEX (World--Wide Aquatic Leaf DECOmposition Experiment). Al Sr. R. Regner y E. Lordi por la asistencia en los trabajos de campo. Los autores agradecen muy especialmente a los revisores por su sugerencias que permitieron mejorar sustancialmente el trabajo.

Referencias bibliográficas

- ACEÑOLAZA, P. (2001): Descomposición de materia orgánica en el pre-delta del río Paraná: influencia de la calidad de agua.- Bol. Soc. Arg. Bot. **36**: 69.
- ARMESTO, J.J., PICKETT, S.T.A. & M.J.MC DONNELL (1991): Spatial heterogeneity during succession: a cyclic model of invasion and exclusion. - In: KOLASA, J. & S.T.A. PICKETT (eds.): Ecological heterogeneity: 256-269. Springer, New York.
- BALDY, V., CHAUVET, E., CHARCOSSET, J.Y. & M.O. GESSNER (2002): Microbial dynamics associated with leaves decomposing in the maistem and floodplain pond of a large river. - Aquatic Microbial Ecology **28**: 25-36.
- BERG, M.B. (1995): Larval food and feeding behaviour. - In: ARMITAGE, P., CRANSTON, P.S. & L.C. PINDER (eds.): The Chironomidae. The biology and ecology of non-biting midges: 16-168. Chapman & Hall, London.
- BRUQUETAS DE ZOZAYA, I. & J.J. NEIFF (1991): Decomposition and colonization by invertebrates of *Typha latifolia* L. litter in Chaco cattail swamp (Argentina). - Aquatic Botany **40**: 185-193.
- CASAS, J.J. & M.O. GESSNER (1999): Leaf litter breakdown in a Mediterranean stream characterized by travertine precipitation. - Freshwater Biology **41**: 781-793.
- CHAUVET, E., GIANI, N. & M.O. GESSNER (1993): Breakdown and invertebrate colonization of leaf litter in two contrasting streams: significance of oligochaetes in a large river. - Can. J. Fish. Aquat. Sci. **50**: 488-495.
- COFFMAN, W. & L.C. FERRINGTON (1984): Chironomidae. - In: MERRIT, R.W. & K.W. CUMMINS (eds.): An introduction to the aquatic insects: 551-652. 2nd edition, Kendal/Hunt, Iowa.
- CONNELL, J.H. (1978): Diversity in tropical rainforests and coral reefs. - Science **199**: 1302-1310.
- CRANSTON, P.S., OLIVER, D.R. & O.A. SAETHER (1983): The larvae of Orthoclaadiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region: keys and diagnoses. - Ent. Scand. Suppl. **19**: 149-291.
- CUMMINS, K.W., WILZBACH, M.A., GATES, D.M., PERRY, J.B. & W.B. TALIAFERRO (1989): Shredders and riparian vegetation. - Bioscience **39**: 24-30.
- DUDGEON, D. & K.K. WU (1999): Leaf litter in a tropical stream: food or substrate for macroinvertebrates? - Arch. Hydrobiol. **146**: 65-82.
- EGGLISHAW, H.J. (1964): The distributional relationship between the bottom fauna and plant detritus in streams. - J. Animal Ecol. **33**: 463-476.
- HAMMERLY, J., LEGUIZAMÓN, M., MAINE, M.A., SCHIVER, D. & M.J. PIZARRO (1989): Decomposition rate of plant material in the Paraná Medio River. - Hydrobiologia **183**: 179-184.
- HENDERSON, P.A. & I. WALKER (1986): On the leaf litter community of the Amazonian blackwater stream Tarumazinho. - J. Trop. Ecol. **2**: 1-17.
- HIEBER, M. & M.O. GESSNER (2002): Contribution of stream detritivores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. - Ecology **83**(4): 1026-1038.
- HILL, B.H., GARDNER, T.J., EKISOLA, O.F. & G.M. HENEBRY (1992): Microbial use of leaf litter in prairie streams. - J. N. Am. Benthol. Soc. **11**(1): 11-19.

- IRONS, J.G. III, OSWOOD, M.W., STOUT, R.J. & C.M. PRINGLE (1994): Latitudinal patterns in leaf breakdown: is temperature really important? - *Freshwat. Biol.* **32**: 401-411.
- KESLER, D.H. (1981): Grazing rate determination of *Corynoneura scutellata* WINNERTZ (Chironomidae: Diptera). - *Hydrobiologia* **80**: 63-66.
- MAAMRI, A., BÄRLOCHER, F., PATTEE, E. & H. CHERGUI (2001): Fungal and bacterial colonisation of *Salix pedicellata* leaves decaying in permanent and intermittent streams in Eastern Morocco. - *Int. Rev. Hydrobiol.* **86**(3): 337-348.
- MARCHANT, R., METZELING, L., GRAESSER, A. & P. SUTER (1985): The organisation of macroinvertebrate communities in the major tributaries of the La Trobe River. - *Freshwat. Biol.* **15**: 315-331.
- MARCHESE, M., EZCURRA DE DRAGO, I. & E. DRAGO (2002): Benthic macroinvertebrates and physical habitat relationships in the Paraná River-floodplain system. - In: McCLAIN, M. (ed.): The ecohydrology of South American rivers and wetlands. International Association of Hydrological Sciences. Special publication **6**: 111-132.
- MATHURIAU, C. & E. CHAUVET (2002): Breakdown of leaf litter in a Neotropical stream. - *J. N. Am. Benthol. Soc.* **21**(3): 384-396.
- MERRITT, R.W. & K.W. CUMMINS (1996): An introduction to the aquatic insects of North America. - Kendall/Hunt, Dubuque.
- MONTALTO, L., OLIVEROS, O.B., EZCURRA DE DRAGO, I. & L.D. DEMONTE (1999): Peces del río Paraná Medio predadores de una especie invasora: *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae). - *FABICIB*, **3**: 85-101.
- MURPHY, J.F. & P.S. GILLER (2000): Seasonal dynamics of macroinvertebrate assemblages in the benthos and associated with detritus packs in two low-order streams with different riparian vegetation. - *Freshwat. Biol.* **43**: 617-631.
- NEIFF, J.J. & A. POI DE NEIFF (1990): Litterfall, leaf decomposition and litter colonization of *Tessaria integrifolia* (Compositae) in the Paraná River floodplain. - *Hydrobiologia* **203**: 45-52.
- PETERSEN, R.C. (1984): Detritus decomposition in endogenous and exogenous rivers of a tropical wetland. - *Verh. Int. Ver. Limnol.* **22**: 1926 - 1931.
- PETERSEN, R.C. & K.W. CUMMINS (1974): Leaf processing in a woodland stream. - *Freshwat. Biol.* **4**: 343-368.
- POI DE NEIFF, A. (1990): Caracterización funcional de los invertebrados en ríos de llanura del Chaco Oriental. - *Rev. Bras. Biol.* **50**: 875-882.
- POI DE NEIFF, A. & S.L. CASCO (2001): Caída de hojas, descomposición y colonización por invertebrados en palmares de la planicie de inundación del río Paraná (Chaco, Argentina). - *Interciencia* **26**(11): 567-571.
- POI DE NEIFF, A. & Y. BRUQUETAS DE ZOZAYA (1991): Colonización por invertebrados de macrófitos emergentes durante su descomposición en el río Paraná. - *Rev. Hydrobiol. Trop.* **24**(3): 209-216.
- PRINGLE, D.M. & A. RAMIREZ (1998): Use of both benthic and drift sampling techniques to assess tropical stream invertebrate communities along an altitudinal gradient, Costa Rica. - *Freshwat. Biol.* **39**: 359-373.
- RICHARDSON, J.S. (1991): Seasonal food limitation of detritivores in a montane stream: an experimental test. - *Ecology* **72**: 873-887.
- ROSEMOND, A.D., PRINGLE, D.M. & A. RAMIREZ (1998): Macroconsumer effects on insect detritivores and detritus processing in a tropical stream. - *Freshwat. Biol.* **39**: 515-523.
- SCHULZE, D. & K. WALKER (1997): Riparian eucalyptus and willows and their significance for aquatic invertebrates in their River Murray, South Australia. - *Regul. Rivers: Res. Mgmt.* **13**: 557-577.
- SIMON, K.S. & E.F. BENFIELD (2001): Leaf and wood breakdown in cave streams. - *J. N. Am. Benthol. Soc.* **20** (4): 550-563.
- VANNOTE, R.L., MINSHALL, G.W., CUMMINS, K.W., SEDELL, J.R. & C.E. CUSHING (1980): The river continuum concept. - *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**: 130-137.
- WALKER, I. (1987): The biology of streams as part of Amazonian forest ecology. - *Experientia* **43**: 279-287.

- WANTZEN, K.M. (2003): Cerrado streams - characteristics of a threatened freshwater ecosystem type of on the Tertiary of Central South America. - *Amazoniana* **17**(3/4): 481-502.
- WANTZEN, K.M., WAGNER, R., SUETFELD, R. & W.J. JUNK (2002): How do plant-herbivore interactions of tree influence coarse detritus processing by shredders in aquatic ecosystems of different latitudes? - *Verh. Internat. Verein. Limnol.* **28**: 1-7.
- WEBSTER, J.R. & E.F. BENFIELD (1986): Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. - *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **17**: 567-594.

Tabla 1: Parámetros físico-químicos del río Tiradero Viejo (cauce secundario del río Paraná) en cada muestreo.

	2002				
	23 mayo	30 mayo	13 junio	10 julio	9 setiembre
Profundidad (m)	1,4	1,4	1,55	0,95	0,65
Transparencia (cm)	23	26	53	47	27
Temperatura (°C)	20	19	15	12,5	18
Conductividad (µS cm ¹)	75	70	80	100	100
pH	7,2	7,2	7,2	7,2	7,2
O ₂ (mg l ⁻¹)	4,5	7	5,8	3,7	10,94

Tabla 2: Lista de especies o morfoespecies registradas y grupos funcionales: CrA: colector-recolector alguivoro; CrD: colector-recolector detritívoro; Cf: colector-filtrador; R: raspador; T: triturador; M: minador; D: depredador; P: perforador.
* = 1-10, **= 10-100, ***>100 ind. g⁻¹ dM hoja.

TAXA	Días de exposición de las hojas en el agua					GGF
	7	14	28	58	112	
Turbellaria	*	*	**	*	*	D
Nematoda	*	*	**	*	*	P
Aphanoneura			*			D
Oligochaeta						
Opistocystidae						
<i>Trieminentia corderoi</i>		*	*	*		CrA
Naididae						
<i>Chaetogaster diastrophus</i>			*			D
<i>Chaetogaster diaphanus</i>	*	*		*		D
<i>Amphichaeta leydigii</i>		*				CrA
<i>Pristina leidyi</i>	*	**	**	**	*	CrA
<i>P. aequiseta</i>	*	*	*	*		CrA
<i>P. macrochaeta</i>		*				CrA
<i>P. proboscidea</i>		*				CrA
<i>P. biserrata</i>		*				CrA
<i>P. americana</i>	*	*	*	*	*	CrA
<i>P. menoni</i>	*	*	*	*		CrA
<i>P. osborni</i>		*	*	*	*	CrA
<i>P. minuta</i>			*			CrA
<i>P. sima</i>			*			CrA
<i>P. longisoma</i>		*				CrA
<i>Stylaria fossularis</i>	*		*	*		CrA
<i>Dero (D.) obtusa</i>	*	*	*	*		CrA
<i>D. (D.) sawayai</i>	*	*	*	*	*	CrA
<i>D. (D.) botrytis</i>			*	*		CrA
<i>D. (D.) multibranchiata</i>	*	*	*	*		CrA
<i>D. (D.) evelinae</i>	*					CrA
<i>D. (D.) nivea</i>	*	*	*	*		CrA
<i>D. (D.) magna</i>		*				CrA
<i>D. (A.) furcatus</i>	*	*	*	*		CrA
<i>D. (A.) costatus</i>		*				CrA
<i>D. (A.) lodeni</i>					*	CrA
<i>Dero sp.</i>	*	*	*	*	*	CrA
<i>Allonais paraguayensis</i>			*			CrA
<i>Slavina appendiculata</i>			*	*	*	CrA
<i>S. isochaeta</i>		*	*	*	*	CrA
<i>S. evelinae</i>			*	*	*	CrA
<i>Nais communis</i>	*	*	*	*	*	CrA
<i>Stephensoniana trivandrana</i>	*	*		*		CrA
Tubificidae						
<i>Limnodrilus udekemianus</i>		*	*	*		CrD

Tabla 2: Continuacion

TAXA	7	14	28	58	112	GGF
<i>L. hoffmeisteri</i>		*		*		CrD
<i>Aulodrilus pigueti</i>	*	*	*	**		CrD
<i>Bothrioneurum americanum</i>					*	CrD
<i>Paranadrilus descolei</i>		*	*	*	*	CrD
Tubificido inmaduro		*		*	*	CrD
Hirudinea			*	*	*	D
Crustacea						
Cladocera		*		*	*	Cf
Copepoda						
Cyclopoida	**	*	*	*	*	Cf
Harpacticoida	*	*	*	*	*	Cf
Ostracoda						
Ostracoda sp1	*	*	*	*	*	Cf
Ostracoda sp2	*	**	**	**	*	Cf
Ostracoda sp3	*	*	*	*	*	Cf
Amphipoda						
<i>Hyallela curvispina</i>	*	*	*	*		T
Hydracarina		*			*	CrD
Mollusca						
Bivalvia						
<i>Limnoperna fortunei</i>	**	**	**	***	***	Cf
<i>Eupera</i> sp.			*	*		Cf
Gastropoda						
<i>Asolene pullchella</i>	*	*	*	*	*	R
<i>Heleobia guaranitica</i>	*	*	*	*	*	R
<i>H. parchappei</i>			*	*		R
<i>Gundlachia moricandi</i>	*	*	*	*		R
Planorbidae	*	*	*	*	*	R
Insecta						
Collembolla						
Entomobryidae	*					CrD
Ephemeroptera						
Baetidae	*	*	*		**	CrD
Leptophlebiidae				*		CrD
<i>Campsurus</i> sp.	*	*	*			CrD
Leptohyphidae				*		CrD
Caenidae	*	*	*	*	**	CrD
Odonata						
<i>Phyllocicla</i> sp.			*			D
<i>Myathiria</i> sp.			*			D
<i>Neoneura</i> sp.			*			D
Coleoptera						
Dytiscidae		*				D
<i>Berosus</i> sp.				*		D
Trichoptera						

Tabla 2: Continuacion

TAXA	7	14	28	58	112	GGF
Leptoceridae		*				T
Polycentropodidae	*	*	*	*	*	Cf
Hydroptilidae					*	P
Trichoptera sp.1					*	
Diptera						
Chironomidae						
<i>Coelotanypus</i> sp.		*	*	*		D
<i>Ablabesmyia</i> (Karelia)	*	*	*	*	*	D
<i>Ablabesmyia</i> sp.	*	*	*	*	*	D
<i>Labrundinia</i> sp.	*	*				D
<i>Larsia</i> sp.			*			D
<i>Thienemannimyia</i> (Grupo)	*					D
<i>Djalmabatista</i> sp.		*				D
<i>Beardius</i> sp.				*		CrD
<i>Chironomus</i> grupo <i>decorus</i>	*	*	*	*		CrD
<i>Cryptochironomus</i> sp.1				*		CrD
<i>Cryptochironomus</i> sp.2	*	*	*	*		CrD
<i>Dicrotendipes</i> sp.				*		CrD
<i>Harnischia</i> sp.	*	*	*			CrD
<i>Parachironomus</i> sp.1	*		*			CrD
<i>Parachironomus</i> sp.3	*					CrD
<i>Parachironomus</i> sp.4	*					CrD
<i>Paralauterboniella</i> sp.	*	*	*	*		CrD
<i>Polypedilum</i> sp.	**	**	**	**	**	M
? <i>Saetheria</i> sp.		*		*		CrD
<i>Endotribelos</i> sp.1	*		*	*		M
<i>Endotribelos</i> sp.2	*	**	**	**	*	M
<i>Endotribelos</i> sp.3	*	*	*	*		M
<i>Phanopsectra</i> sp.	*					CrD
<i>Fissimentum dessicatum</i>		*				CrD
? <i>Cladotanytarsus</i> sp.			*			CrD
<i>Nimbocera paulensis</i>	*			*		Cf
<i>Rheotanytarsus</i> sp.1	*		*	*	*	Cf
<i>Rheotanytarsus</i> sp.2	*					Cf
<i>Tanytarsus</i> sp.			*	*	*	Cf
<i>Tanytarsini</i> Gen. A sp.2	*	*	*	*		Cf
<i>Tanytarsini</i> Gen. D	*		*	*	*	Cf
<i>Eukiefferiella</i> sp.				*		R
<i>Corynoneura</i> sp.			*			R
<i>Thienemanniella</i> sp.2	*					R
<i>Thienemanniella</i> sp.3	*	*	*	*	*	R
? <i>Gymnometriocnemus</i> sp.				*		R
<i>Nanocladius</i> sp.				*		R
Ceratopogonidae				*		CrD
? Limnobiidae				*		

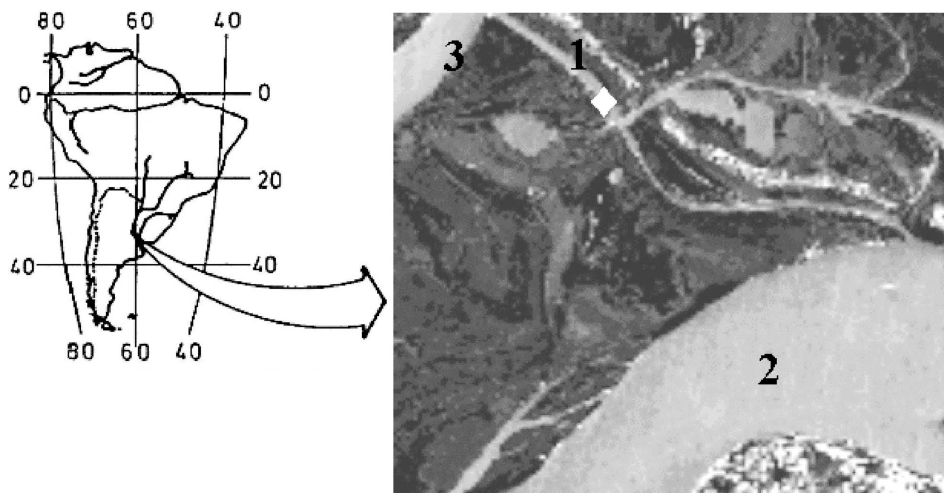


Fig. 1:
Ubicación del área de estudio. 1: río Tiradero Viejo, 2: río Paraná, 3: río Colastiné. ♦: Lugar donde se realizaron las experiencias.

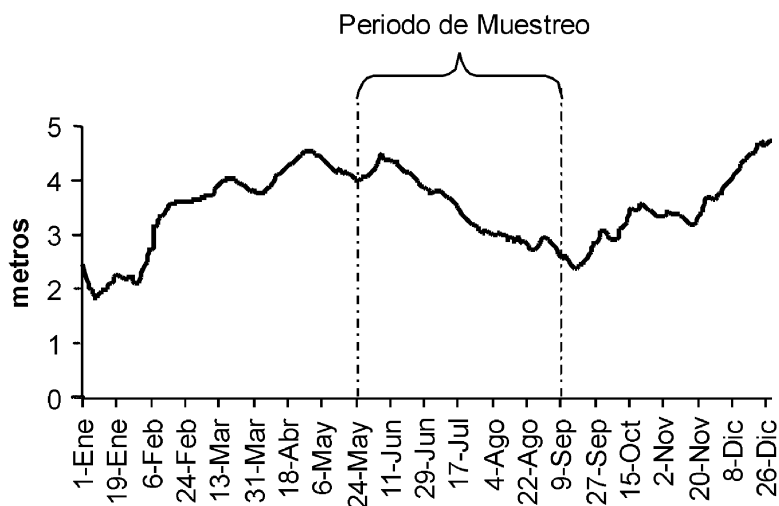


Fig. 2:
Limnigrama del río Paraná en el Puerto de Santa Fe (año 2002).

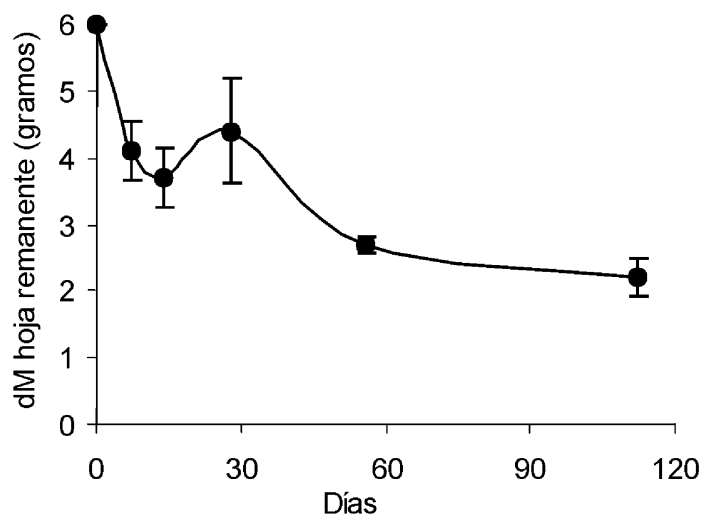


Fig. 3:
Disminución del peso seco promedio de las hojas de *Salix humboldtiana* en el periodo de descomposición. Las barras indican desvío estándar.

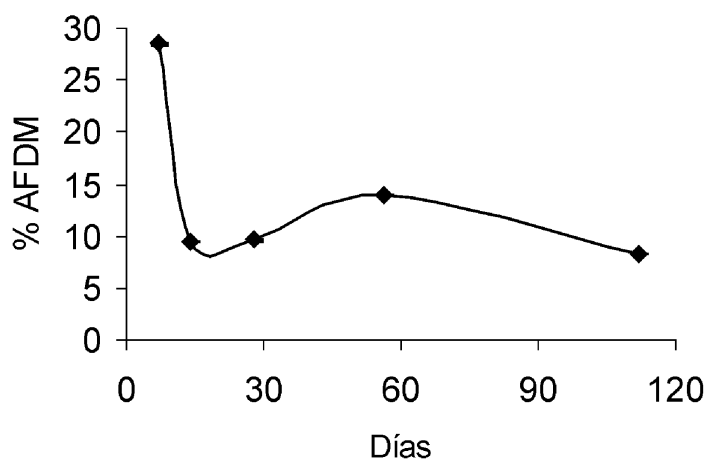


Fig. 4:
Porcentaje promedio de materia orgánica particulada (AFDM) retenida en tamiz de 200 µm y secado en mufla durante 2 h a 550 °C. No se observan las barras que indican el desvío estandar porque es <0.1.

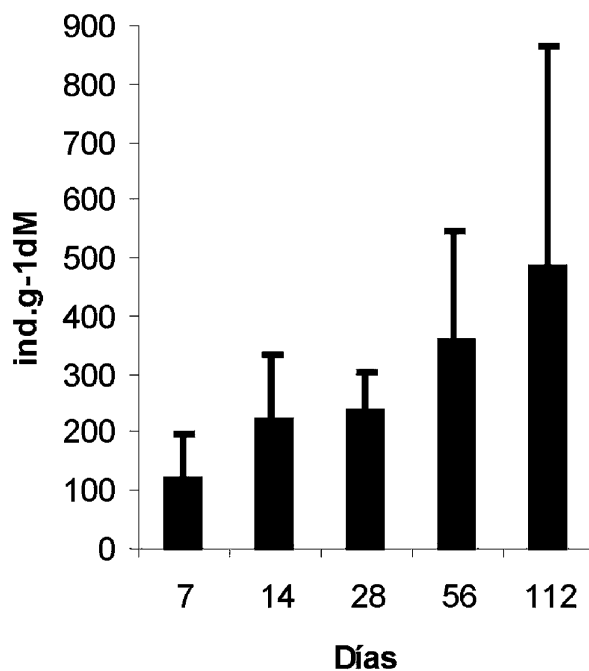


Fig. 5:

Densidad promedio de invertebrados colonizadores en las hojas en descomposición. Las barras indican la desviación estándar.

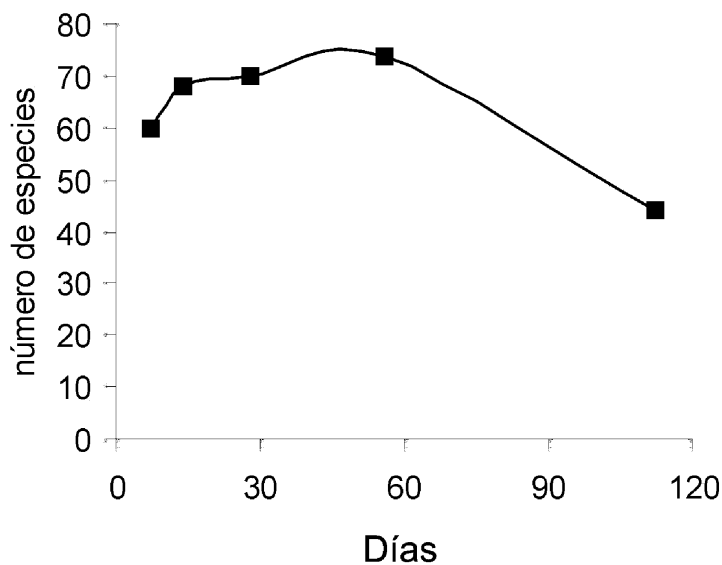


Fig. 6:

Número de especies promedio registradas en las hojas de *Salix humboldtiana* durante el proceso de descomposición.

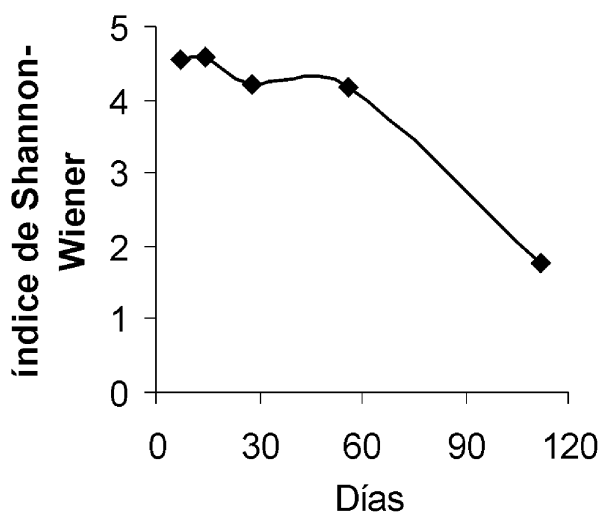


Fig. 7:
Diversidad específica (índice de SHANNON-WIENER) registradas en las hojas de *Salix humboldtiana* durante el proceso de descomposición.

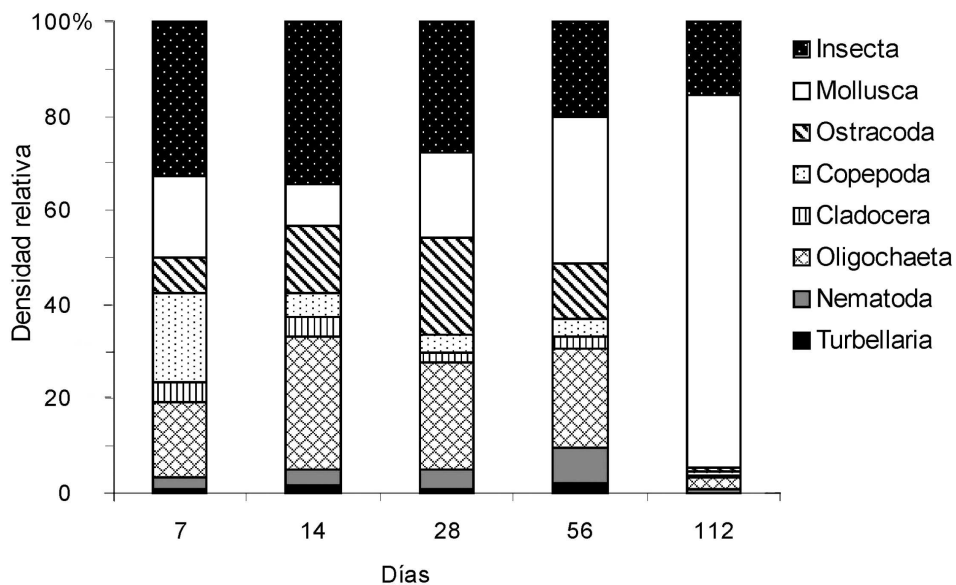


Fig. 8:
Densidad relativa de los taxa obtenidos durante la descomposición de las hojas de *Salix humboldtiana*.

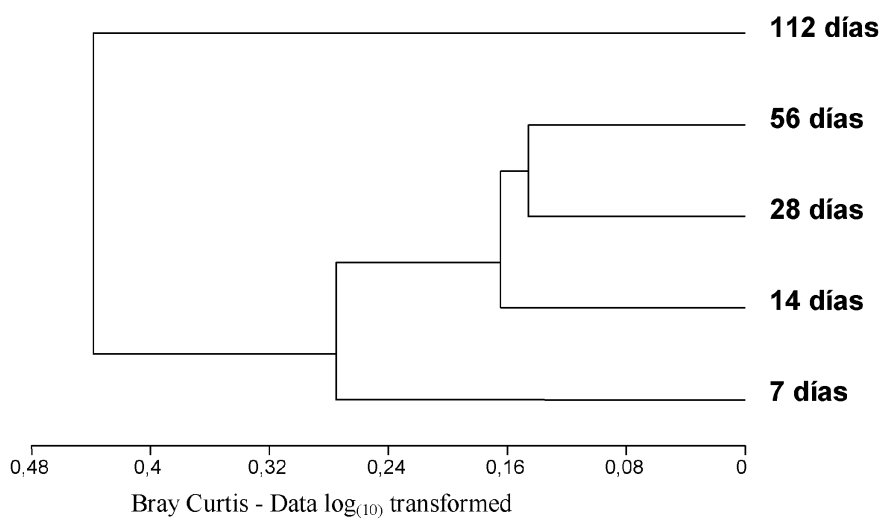


Fig. 9:
Cluster obtenido mediante la aplicación del índice de BRAY-CURTIS en base a los datos de densidad de especies o morfoespecies en cada muestreo.

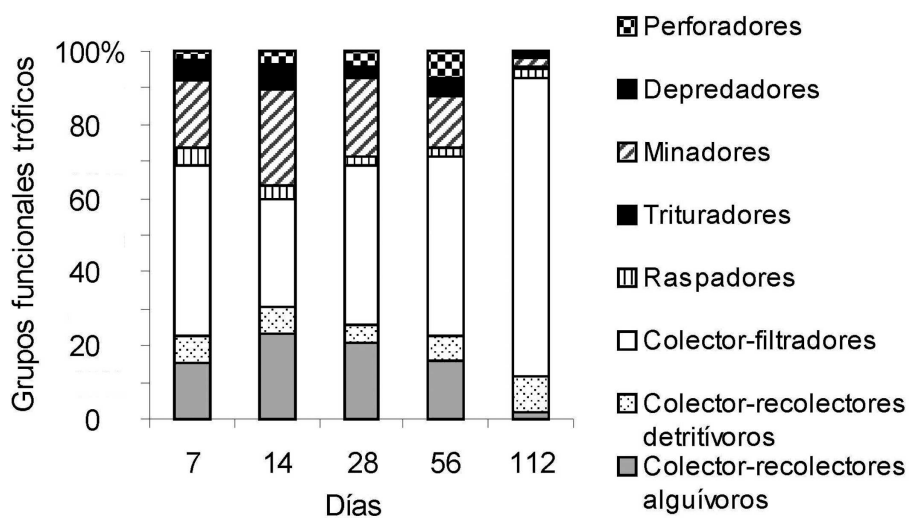


Fig. 10:
Grupos funcionales en los diferentes periodos de descomposición de las hojas de *Salix humboldtiana*.

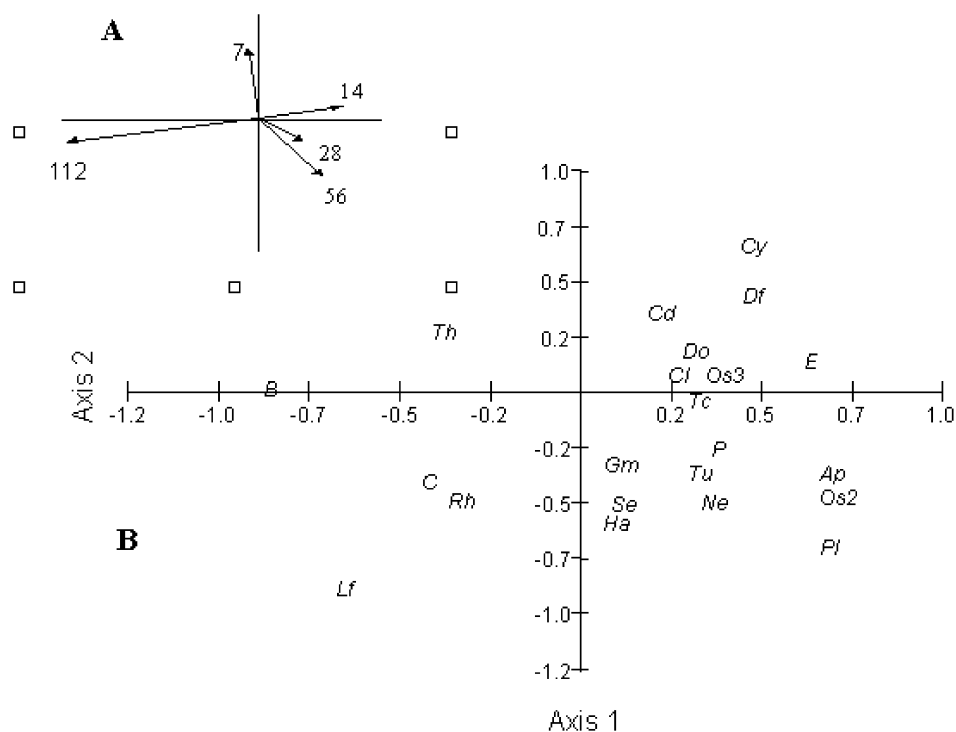


Fig. 11:

A: Ordenación de las fechas de muestreo (en días) y B: taxa de acuerdo a la aplicación del análisis de componentes principales a la densidad de las especies más representativas.

Tu: Turbellaria, **Ne:** Nematoda, **Tc:** *Trieminentia corderoi*, **Pl:** *Pristina leidy*, **Pm:** *P. macrochaeta*, **Do:** *Dero (D.) obtusa*, **Ds:** *Dero (D.) sawayai*, **Df:** *Dero (A.) furcatus*, **Se:** *Slavina evelinae*, **Ap:** *Aulodrilus pigueti*, **Cl:** Cladocera, **Cy:** Cyclopoidea, **Ha:** Harpacticoidea, **Os1:** Ostracoda sp. 1, **Os2:** Ostracoda sp. 2, **Os3:** Ostracoda sp. 3, **Lf:** *Limnoperna fortunei*, **Gm:** *Gundlachia moricandi*, **B:** Baetidae, **C:** Caenidae, **Ak:** *Ablabesmyia* (Karellia), **A:** *Ablabesmyia* sp., **Cd:** *Chironomus gr decorus*, **P:** *Polypedilum* sp., **E:** *Endotribelos* sp. 2, **Rh:** *Rheotanytarsus* sp. 1, **Th:** *Thienemanniella* sp. 3.

