

media, en comparación con  $\tau_*$  que requiere conocer  $\tau_0$  (ver Tabla 1). Por otro lado, el  $n$  de Manning, vastamente empleado en la hidráulica convencional, representa la resistencia que ofrece el fondo al escurrimiento.

En la Figura 4 se presentan los perfiles de velocidad ajustados en aquellas estaciones donde fue posible realizar un ajuste confiable (NII, NC, NID, CII, CC, CID, SC, SID), previamente definido el origen virtual (mayor  $r^2$  de la regresión, ver Capítulo 4). Sobre la base de la pendiente  $a$  de estas curvas fueron calculados los valores de las tensiones de corte de fondo (Tabla 1).

#### 6.2.4. Análisis estadístico

Fue necesario normalizar las distribuciones mediante una transformación logarítmica de los datos ( $\log_{10}(x + 1)$ ; Shapiro y Wilk, 1965). A los fines de conocer la variabilidad de los datos se estimó el coeficiente de variación ( $Cv$ ) de la densidad de los invertebrados en cada estación de muestreo usando la siguiente ecuación:

$$Cv = \frac{\sigma}{\bar{x}} \quad (1)$$

Donde  $\sigma$  = desviación típica, y  $\bar{x}$  = media aritmética.

Para determinar si existen diferencias significativas entre las medias aritméticas de la densidad del bentos, fue realizado un análisis de ANOVA de una vía (diferencias significativas =  $p < 0,05$ ) entre los puntos de mayor abundancia de cada transecto (NII; CID; SID; análisis longitudinal) y entre todos los puntos de cada transecto (análisis transversal). Se utilizó la prueba *post-hoc* de Fisher para identificar cuáles de los diferentes tratamientos de la ANOVA son significativamente diferentes.

Con el objetivo de buscar el o los autovectores que maximicen la dispersión (inercia) entre las diferentes estaciones estudiadas y así conocer cuáles tienen más similitudes entre sí, se realizó un Análisis de Correspondencia Detendenciado (ACD; Hill & Gauch, 1980). Usando esta técnica de ordenación Fue posible corregir el denominado “efecto herradura”.

Para este análisis de ordenación se utilizó el programa informático Multi-Variate Statistical Package (MVSP) versión 3.1.

### 6.3. Resultados

Fueron identificadas un total de 37 especies y morfoespecies en todo el meandro. Los grupos taxonómicos encontrados, en orden de importancia según su densidad, fueron Oligochaeta, Mollusca Bivalvia, Turbellaria, Copepoda, Diptera Chironomidae, Nematoda, Hydrozoa, Diptera Tanypodinae, Diptera Ceratopogonidae, Acari, y Lepidoptera. La comunidad de la faja central de los tres transeptos (II; C; ID, a excepción de SII) presentó un ensamble compuesto principalmente por las siguientes especies: *Narapa bonettoi* (Oligochaeta), *Myoretronectes paranaensis* (Turbellaria) y *Tobrilus* sp (Nematoda), todas especies de pequeño tamaño corporal y muy numerosas. En cambio, sobre ambas márgenes (RI, RD) la composición bentónica fue completamente diferente, estando compuesta principalmente por especies tales como *Paranadrilus descolei*, *Prístina americana*, *Limnodrilus hoffmeisteri* (Oligochaeta) y *Cordylophora caspia* (Hydrozoa).

La densidad media del bentos, considerando las 15 estaciones estudiadas, osciló entre 48 (SII) y 96786 ind. m<sup>-2</sup> (SID), con un valor promedio de 20883 ind. m<sup>-2</sup> en el transecto Norte, 5636 ind. m<sup>-2</sup> en el Centro, y 20279 ind. m<sup>-2</sup> en el transecto Sur (Tabla 2). Los valores de diversidad (Shannon), equitatividad y riqueza de especies fueron similares en cada transecto (Tabla 2). Cuando se consideran y comparan todas las estaciones de ambas márgenes del meandro (RI, RD) con aquellas de la faja central (II, C, ID, a excepción de SII) surgen diferencias claras respecto de la densidad media (4633 y 25769 ind m<sup>-2</sup> respectivamente) y de la diversidad, equitatividad y riqueza de especies entre ambos sectores (Tabla 2).

Los valores de las variables hidráulicas, porcentaje de arena del sustrato y materia orgánica en sedimento obtenidos en las diferentes estaciones se presentan en la Tabla 3. Se destacaron los bajos valores de arena registrados sobre las márgenes (y en la estación SII).

Las diferentes relaciones entre la densidad de la fauna bentónica y las variables hidráulicas ( $\tau_0$ ,  $\tau_*$  y  $\tau_{*U}$ ) y de la mediana de la distribución de tamaños del sustrato ( $d_{50}$ ) en la llamada “faja central” del cauce se presentan en la Figura 5. Esta faja corresponde a la

zona donde se registra un mayor caudal y contiene al thalweg (trayectoria de las mayores profundidades) del río. En este caso estaría comprendida por las estaciones de muestreo NII, NC, CID y SID (ver Figura 5). Los valores de esas variables hidráulicas se encuentran inversamente relacionados a la densidad, es decir, condiciones hidráulicas más intensas implican menores densidades bentónicas. Por otro lado, una situación opuesta se registra con el  $d_{50}$  (la densidad aumenta conforme aumenta el diámetro medio del grano de arena).

Los resultados de ANOVA revelaron una diferencia estadísticamente significativa entre las estaciones de mayores densidades de cada transecto (NII, CID, SID) en un sentido longitudinal. El test de Fisher reveló que dicha diferencia existe entre SID y CID (Figura 6 y Tabla 4).

También fueron exploradas las posibles diferencias entre los valores de la densidad bentónica media en un sentido transversal (RI, II, C, ID, RD) de cada transecto (N, C, S; Figura 7 y Tabla 5). El transecto Norte mostró diferencias entre los puntos sobre la margen derecha (ID, RD) y el resto de las verticales. Con respecto al transecto Centro, éste básicamente reveló diferencias entre ambas márgenes y resto de las verticales. Específicamente, estas diferencias fueron entre RI e II, RI e ID, y entre RD e ID. Por otro lado, en el transecto Sur es posible apreciar una clara y significativa diferencia tanto entre ID e II como entre éstas dos y el resto de las estaciones. Ambas márgenes (RI, RD) y el centro (C) son estadísticamente similares en cuanto a su densidad.

Los resultados del cálculo del  $C_v$  mostraron los mayores valores sobre el transecto del Centro en todos los casos, con un valor máximo de 1.25 en ID (Figura 8). El transecto Norte mostró una alta variabilidad (0.99) sobre el punto RI, el resto de los puntos fueron relativamente homogéneos. El transecto Sur, en cambio, presentó el menor  $C_v$  (0.19) en la estación de máxima densidad bentónica (ID).

La Figura 9 muestra la relación entre el porcentaje total de arena (A) y porcentaje de arena muy fina (B) del sedimento de fondo y la densidad bentónica. Es posible apreciar, en términos generales, una marcada disminución de la densidad en función de la disminución del porcentaje de arena presente, esto es sobre ambas márgenes del río en cada transecto (excepto en NRI). Los menores porcentajes de arena muy fina se registraron, también en términos generales, sobre las estaciones de la faja central donde fueron registradas las mayores densidades bentónicas (ensamble *N. bonettoi*, *M. paranaensis* y *Tobrilus* sp).

La concentración de los sedimentos gruesos (arenas) en suspensión está representada en la Figura 10. Es posible apreciar un claro aumento de los sedimentos en suspensión en el transecto Central respecto de los otros dos (Norte y Sur), especialmente sobre el fondo. Esta diferencia es aún más acentuada sobre la estación del pozo de erosión del meandro (CID).

El primer eje del Análisis de Correspondencia Detendenciado (ACD) explica el 41,1% de la inercia, mientras que el segundo eje explica el 17,6%, y entre ambos ejes el 58,7% (Figura 11 y Tabla 6). En términos generales las estaciones de la faja central (II, C, ID) permanecieron separadas de aquellas de las márgenes (RI, RD). Este análisis evidencia no solo las diferencias entre los distintos grupos de estaciones a nivel de densidad sino también a nivel de composición de especies, puesto que el ensamble registrado en las estaciones centrales con fondo arenoso (en general especies más pequeñas y numerosas, como ya fue dicho) es completamente diferente al de las estaciones marginales (especies generalmente de mayor tamaño y presentes en baja densidad). Cabe destacar que para realizar este análisis y con el objetivo de simplificar su interpretación no se consideraron las especies de invertebrados menos importantes en cuanto a su densidad (menos de 500 ind. m<sup>-2</sup>), seleccionándose 19 especies del total.

Los resultados de las mediciones de las variables ambientales conductividad, pH, temperatura del agua, oxígeno disuelto, transparencia, sólidos disueltos totales, alcalinidad total, Bicarbonatos, Carbonatos, Cloruros, dureza total, Calcio, Magnesio, Potasio, Silicio y Sodio no arrojaron resultados tendientes a explicar variaciones en la distribución del bentos ya que no se detectaron diferencias significativas entre las distintas estaciones. La finalidad de conocer los valores de estas variables fue caracterizar el ambiente general y calidad de agua a los fines de garantizar que no estén fuera del rango ecológico aceptable. Los valores de esas variables se encuentran dentro de los límites naturales (ver Tabla 7).

## 6.4. Discusión

### 6.4.1. Dimensión longitudinal: faja central de la corriente.

El siguiente análisis se efectuó en el sentido longitudinal de la corriente siguiendo la faja central (región del thalweg; específicamente estaciones NII, NC, CID, SID) y

considerando el típico ensamble de individuos bentónicos de esa faja referido anteriormente y presente en este sector del meandro.

Como ya fue mencionado (ver Resultados), sobre las estaciones de la faja central (II, C, ID, excepto SII) se registró el típico ensamble bentónico registrada por otros autores sobre el fondo activo del cauce principal del río Paraguay (Ezcurra de Drago et al., 2004) y del río Paraná (Marchese y Ezcurra de Drago, 1992; Takeda, 1999; Takeda y Fujita, 2004; Marchese et al., 2002, 2005; entre otros). Existen registros de este ensamble a lo largo de aproximadamente 3500 kilómetros de longitud en el sistema Paraguay-Paraná (Brandimarte et al., 1999; Montanholi-Martins y Takeda, 1999; Shimizu et al., 1997; Varela, et al., 1982; entre otros).

Según los resultados de este estudio la distribución de los organismos bentónicos está también influenciada por las condiciones hidráulicas de su entorno tal como se ha demostrado en los Capítulos 2 y 4. Esto es, cambios en las condiciones hidráulicas del hábitat son acompañadas por variaciones en la distribución de las distintas especies. En el presente estudio se introduce por primera vez el uso de otras dos variables morfo-hidráulicas: el número de movilidad basado en la velocidad media (llamado aquí “número de movilidad-velocidad”) y el  $n$  de Manning. Para el caso del primero resultó como era esperable una variable significativa si se pretende explicar las variaciones en la distribución del bentos en la faja central ( $r^2= 0.77$ ). Por su parte, si bien el  $n$  de Manning acompaña algunas de las variaciones en la densidad del bentos (la densidad disminuye cuando el valor de éste aumenta) no se encontró una buena correlación entre ambas variables ( $r^2= 0.26$ ). Aunque  $\tau_{*U}$  es equivalente al  $\tau_*$ , presentaría una ventaja práctica respecto del segundo dado que no requiere la necesidad del cálculo previo del  $\tau_0$  para conocer su valor. El valor de  $\bar{U}$  es suficiente para su estimación, con la consecuente ganancia en simplicidad, y probablemente confiabilidad.

Las principales variables hidráulicas mencionadas ( $U_*$ ,  $\tau_0$ ,  $\tau_*$  y  $\tau_{*U}$ ) permitieron determinar que el mayor estrés hidráulico sobre el fondo (mayores valores de éstas variables) ocurre en el pozo de erosión del meandro (estación CID), con máximas profundidades y una marcada disminución de la densidad bentónica (Tabla 3, Figura 5A, B, C y 6). Este pozo de meandro es por sí mismo una zona que se diferencia notoriamente por sus condiciones

hidráulicas, geomorfológicas y, como lo demuestra este estudio, ecológicas, del resto de las estaciones de la faja central de corriente del meandro.

Cuando se analiza la Figura 10 es posible apreciar un aumento significativo en la concentración de sedimentos gruesos (arenas) en suspensión sobre el pozo de erosión. Este aumento se corresponde con los altos valores de las variables hidráulicas ahí registradas (Tabla 3). Es destacable que, al contrario de lo que ocurre en las transectas Norte y Sur sobre la zona de la faja central, en la transecta Centro los sedimentos en suspensión registrados a una profundidad media sobre la columna de agua son aún mayores cerca de la margen derecha (CRD). Este hecho podría ser consecuencia de las fuerzas centrífugas asociadas a la generación de las conocidas corrientes secundarias existentes en los meandros fluviales y co-responsable de erosiones sobre las márgenes cóncavas. Cuando los valores de  $\tau_*$  y  $d_{50}$  (presente en  $D_*$ ) se grafican en el ábaco que indica la iniciación del movimiento y de la suspensión (Van Rijn, 1993; Figura 12) es posible comprobar que las condiciones sobre el fondo en el pozo de meandro son lo suficientemente intensas como para mantener las partículas de fondo claramente en suspensión. En esta figura puede apreciarse que se ha graficado el correspondiente punto referido al pozo de erosión (CID) del meandro.  $D_*$  es un parámetro de la partícula que se define como:

$$D_* = d_{50} \left[ \frac{(s-1)g}{\nu^2} \right]^{1/3} \quad (2)$$

donde:  $s = \frac{\gamma_s}{\gamma} = 2.65$ ;  $\nu$ : viscosidad cinemática del agua ( $m^2/s$ ); y  $g$ : aceleración de la gravedad.

Este hecho tiene una gran relevancia ecológica puesto que afectaría directamente las posibilidades de colonización y establecimiento de los organismos bentónicos. Según se hipotetiza en Capítulo 4.1, en zonas de alta turbulencia (y suspensión de sedimentos) las continuas coaliciones entre granos de arena en movimiento podrían ocasionar el daño y consecuente muerte de los invertebrados que ahí se encuentren, explicando de esta manera las bajas densidades registradas en el pozo de erosión (Figura 5 y 6) y haciendo de éste una zona hostil para la colonización por parte del ensamble bentónico.

El hecho de que en un gran río como el Paraguay se registrase sobre las transectas Norte y Sur una mayor densidad y sobre la transecta Centro (hoya del meandro) una menor densidad bentónica, se contradice con lo encontrado en el meandro del río Spree (Capítulo 5). Sin embargo, es destacable que en ambos casos la distribución de la fauna bentónica (a pesar de pertenecer a grupos taxonómicos completamente diferentes) está en estrecha relación con las condiciones hidráulicas que en cada caso se registraron. Es decir, los organismos bentónicos en ambos meandros prefieren habitar zonas con condiciones hidráulicas menos intensas.

Por otro lado, el alto  $C_v$  registrado sobre el pozo de erosión constituye un índice de la heterogeneidad en la distribución de los invertebrados en esta zona del meandro (Figura 8), lo cual reafirma indirectamente lo anteriormente expuesto referido a las dificultades inherentes para la colonización de este sector.

Llama la atención el escaso tamaño medio de los granos de arena ( $d_{50}$ ) sobre esta zona del pozo (175  $\mu\text{m}$ ), considerando la alta perturbación sobre el fondo. Las arenas finas dominan esta zona del meandro (CID= 58%) en comparación con los bajos porcentajes registrados en la faja central de corriente de las transectas Norte y Sur (NII= 25%; NC= 20%; y SID= 8%). Este predominio de arenas finas podría también contribuir a explicar las menores densidades del ensamble bentónico registradas en este pozo de erosión. En el Capítulo 2 se determinó que la curva del rango óptimo del tamaño de los granos de arena que posibilitan la colonización por parte de la especie dominante de este ensamble (*N. bonettoi*) se encuentra dentro de los 170-300  $\mu\text{m}$ . Como se puede apreciar, el valor del  $d_{50}$  registrado en el pozo de erosión se encuentra justo en el rango inferior de esta curva. Con respecto a este aspecto cabe destacar que en Capítulo 2 se establece el rango óptimo solo para esa especie, marcadamente dominante y representativa del ensamble bentónico de la faja central del cauce activo. Para poder comparar aquí con los resultados de todo el ensamble, primeramente se necesita establecer si en él la especie *N. bonettoi* de hecho es realmente representativa en densidad de todo el ensamble. Esto se consiguió analizando las densidades relativas de cada estación de muestreo considerando primeramente todo el ensamble (como en Tabla 2) y luego solo de *N. bonettoi*. Los resultados corroboraron las mismas tendencias y densidades relativas registradas en ambos casos (Tabla 2), abalando el análisis comparativo realizado anteriormente. Surge entonces el interrogante de cuál de los dos factores

analizados, el fuerte “estrés hidráulico” o el bajo tamaño de las partículas de fondo, ambos desfavorables para la presencia de los organismos del ensamble, es el mayor responsable de las bajas densidades registradas en el pozo, respecto a las otras dos transectas. Una respuesta definitiva no es posible aún establecer con la información disponible, si bien las condiciones hidráulicas extremadamente desfavorables, y que el tamaño de la partícula no es el óptimo pero tampoco excluyente, tienden a inclinar la balanza hacia el factor hidráulico.

#### 6.4.2. Dimensión transversal: márgenes, ecotono y centro.

Un punto a destacar en un análisis transversal es la mayor diversidad, equitatividad y riqueza registradas en las estaciones marginales respecto de las de la faja central, en contraposición a una disminución de los valores de densidad en esas estaciones ribereñas (Tabla 2). Esta relación ya fue señalada por Marchese y Ezcurra de Drago (1992), Marchese et al. (2002) en el río Paraná y por Ezcurra de Drago et al. (2004) en el río Paraguay Inferior, entre otros autores y corroborada en este estudio. Como fue mencionado en Resultados, sobre las estaciones marginales la composición bentónica fue completamente diferente a aquella sobre la faja central, estando compuesta principalmente por especies tales como *Paranadrilus descolei*, *Prístina americana*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Brinkhurstia americana*, *Rhyacodrilus sp.* (Oligochaeta) y *Cordylophora caspia* (Hydrozoa). Ezcurra de Drago et al. (2004) registraron estas mismas especies sobre estaciones marginales, e incluso en lagos de la llanura aluvial del río Paraguay Inferior.

En términos globales la transecta del Centro es considerablemente diferente respecto a las otras dos tanto a nivel morfo-hidráulico como ecológico (particularmente sobre el pozo de erosión, como fue discutido anteriormente). Las máximas profundidades fueron registradas sobre esta transecta (19,3m en CID; Tabla 3; Figura 3). Sobre la margen izquierda (interna) de la transecta Central se desarrolla un banco de punta y sobre la margen derecha el pozo de erosión señalado (Figura 3B). La propia curvatura del cauce origina la reducción en la capacidad del transporte sobre la margen izquierda y el consecuente desarrollo del banco de punta. Estas estructuras morfológicas son características de este sector de los meandros (Yen y Yen, 1971; entre muchos otros). La erosión de los sedimentos no cohesivos causada por la corriente sobre la margen cóncava tiende a provocar la migración del meandro en esa margen. Esta erosión es de una magnitud tal que puede ensanchar el cauce y depositar los



sedimentos erosionados sobre la margen opuesta desarrollando el banco de punta (Parker y Eke, 2009) con la consecuente eventual redistribución de los invertebrados bentónicos. La sección transversal del cauce en la zona del pozo de erosión está estrechada lateralmente por el desarrollo de la barra de punta (Knighton, 1984; Carson, 1986).

Al analizarse la distribución bentónica sobre la transecta Sur, es posible apreciar las grandes diferencias entre la estación SII y SID, sin embargo no fueron registradas diferencias significativas entre las estaciones marginales (SRD, SRI) y Central (Figura 7). Dado que sobre las estaciones marginales no fue posible realizar estimaciones confiables de las principales variables hidráulicas de fondo (el perfil de distribución de velocidades no es logarítmico), se efectuó una estimación gruesa de las condiciones de la corriente a través del valor de la velocidad media ( $\bar{U}$ ). Esta variable es muy baja sobre ambas márgenes (0.23 y 0.26 m s<sup>-1</sup>, izquierda y derecha respectivamente) y algo más elevada sobre la estación del Centro (0.34 m s<sup>-1</sup>; Tabla 3). Sin embargo, un análisis más detallado revela que la similitud entre estas tres últimas estaciones es solo aparente, y a nivel de densidad total puesto que las especies que las componen son completamente diferentes. Las estaciones marginales están dominadas por especies tales como *Limnoperna fortunei*, *Axarus* sp, *Polypedilum* sp, *Fissimentum* sp y *C. Caspia* (especies característicamente marginales). Por otro lado, sobre la estación Central dominan dos especies, *N. bonettoi* y *L. fortunei*. El caso de *L. fortunei* (o mejillón dorado) merece un tratamiento especial puesto que esta especie está presente tanto en las estaciones de las márgenes como centrales y de posición intermedias dado que es altamente invasora y capaz de colonizar diferentes tipos de ambientes. Fue registrada por Ezcurra de Drago et al. (2004) y otros autores sobre este mismo río. Como todas las especies invasoras, *L. fortunei* es capaz de colonizar diferentes tipos de ambientes y de sustratos, sin embargo, en términos generales podría establecerse una mayor presencia de esta especie sobre las márgenes del meandro. Debido al desarrollo del biso, puede establecerse en sedimentos netamente arcillosos de las márgenes, donde se registran organismos de hasta 17 mm de longitud. Sobre el lecho activo se la ha registrado sobre granos de arena atrapados mediante hilos del biso primario (ver Figura 1 del Capítulo 7). En dicho lugar los ejemplares son muy pequeños, correspondiendo a los primeros estadios post-larvales (de sólo 1,2 mm de longitud). Esta especie ya ha sido registrada en el río Paraguay Inferior (Ezcurra de Drago et al., 2004) y Paraguay Superior a la altura de Pantanal (Darrigran et al. 2003; Oliveira et al.,

2006). Cabe señalar que al presente, *L. fortunei* se encuentra presente en todo el eje potámico Paraguay-Paraná (Darrigran et al. 2006; Ezcurra de Drago et al. 2006, 2007)

#### 6.4.3. Análisis de ciertas estaciones particulares

El perfil de velocidades medido sobre la estación CC muestra la presencia del fenómeno llamado “efecto estela” (Figura 4). Ello significa que muy probablemente este perfil de velocidad se midió sobre el comienzo de la cara de aguas arriba (Trento et al., 1990) de una duna presente sobre el meandro. Cabe señalar que si bien el perfil longitudinal no registra dunas sobre la transecta Central (Figura 2), éste solo muestra lo registrado sobre la trayectoria que pasa entre las estaciones CRD y CID (pozo de meandro). Sobre la cara de aguas arriba de las dunas se originan una serie de fenómenos que intensifican la turbulencia ocasionando en ocasiones un quiebre en el perfil logarítmico de velocidades (ver Capítulo 4.2). Por este motivo, en esta estación las variables hidráulicas de fondo se determinaron considerando las ocho primeras mediciones puntuales de velocidad desde el fondo, dado que éstas representarían las reales condiciones hidráulicas de fondo. La alta y fluctuante turbulencia que caracteriza la cara de aguas arriba de las dunas (Raudkivi, 1963; Kostaschuk, 2000) podría explicar la baja densidad bentónica registrada en esta estación cuando es comparada con la estación lindante (CII; Tabla 2; ver además Capítulo anterior). Por otro lado, las también bajas densidades registradas en CII se hacen difíciles de explicar considerando las aparentemente óptimas condiciones hidráulicas y del sedimento (ver Tabla 3). Sin embargo, factores no contemplados en este estudio (por ejemplo turbulencias localizadas y ocasionales dadas por el paso de alguna embarcación o hechos similares) podrían relacionarse con este hecho.

La estación SII, al contrario de NII y CII, llamativamente no presentó un perfil de velocidades logarítmico ni un porcentaje de arena lo suficientemente alto. Por lo tanto variables hidráulicas y morfológicas de fondo tales como la tensión de corte, ambos tipos de número de movilidad, y el  $n$  de Manning no pudieron ser estimadas en esta estación (ver Tabla 3), en contraposición a lo ocurrido en sus contrapartes mencionadas (NII y CII). Al analizar la Figura 3 se puede apreciar que la estación SII se ubica sobre una elevación o montículo sedimentológicamente compuesto de un 54% de arenas muy finas, un 30% de limo y un 16% de arcilla. Esta distribución en la composición sedimentológica es similar a aquella

registrada sobre ambas márgenes del meandro aunque algo menos pronunciada, por lo tanto cabría centrar en este hecho la razón por la cual el ensamble de especies bentónicas presente en todas las otras estaciones Intermedias (NII, NID, CII, CID y SID) no está presente en SII dando cuenta también de la mínima densidad registrada.

Finalmente se puede mencionar que en ríos de primeros ordenes Hynes (1970), Minshall (1984), Minshall y Minshall (1977) y Townsend (1989) entre otros, determinaron la importancia de la velocidad de la corriente y tipos de sustrato en la micro-distribución de los macroinvertebrados bentónicos. Estos autores determinaron la influencia de la velocidad de la corriente y la heterogeneidad del tamaño de las partículas de fondo sobre los macroinvertebrados en ollas y rápidos. Posteriormente otros autores (ver Marchese et al., 2002) identificaron patrones de variaciones ecológicas en grandes ríos y cauces secundarios en la llanura de inundación del río Paraná siguiendo un gradiente espacial que va desde las arenas gruesas (faja central) hasta los sedimentos limo-arcillosos (márgenes). Estos patrones son comparables, dentro de un rango de tamaño de las partículas, con aquellos encontrados en ríos de bajo orden por numerosos autores como Minshall (1988), Doeg et al. (1989), y Jorde y Bratrich (1998). Este estudio ratifica lo encontrado sobre el sistema del río Paraná en cuanto a los patrones generales de distribución lateral de los invertebrados, a lo cual se superpone una heterogeneidad resultado de componentes morfológicas e hidráulicas sobre meandros tal lo explicado en esta discusión.

A modo de conclusión se puede decir que es posible discriminar diferentes ambientes (meso-hábitats) dentro de un meandro. Es decir, el ambiente del pozo de erosión del meandro es un sector con condiciones morfo-hidráulicas más fuertes que lo hace un ambiente poco propicio para los invertebrados bentónicos. Al igual que en los estudio previos sobre dunas (ver Capítulos anteriores), se puede concluir que la distribución de macro-invertebrados bentónicos varían según las diferentes escalas espaciales sobre el fondo arenoso de grandes ríos y debería considerarse un enfoque a meso-escala (ubicación sobre el meandro) si se pretende el entendimiento de la vinculación de los procesos hidro-morfo-dinámicos con los organismos bentónicos. Considerando que los patrones de diversidad fluvial solo pueden ser abordados y entendidos a través del estudio a diferentes escalas espaciales (Tockner y Ward, 1999), esta investigación representa la primera en su tipo que vincula con éxito los procesos morfo- hidrodinámicos sobre meandros de grandes ríos con patrones ecológicos de

invertebrados bentónicos, identificando nuevos hábitats dentro del cauce activo mayor de este tipo de corrientes.

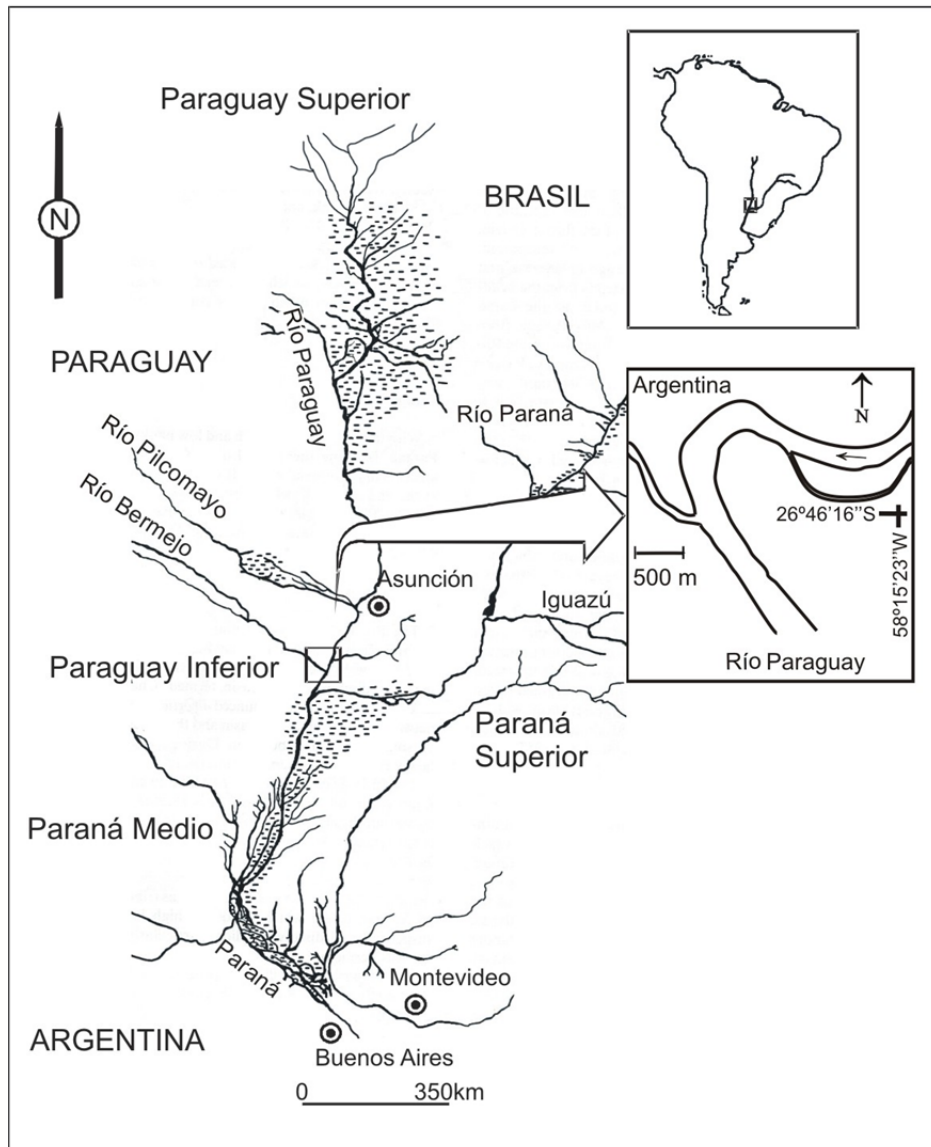


Figura 1. Localización del meandro Payaguá.

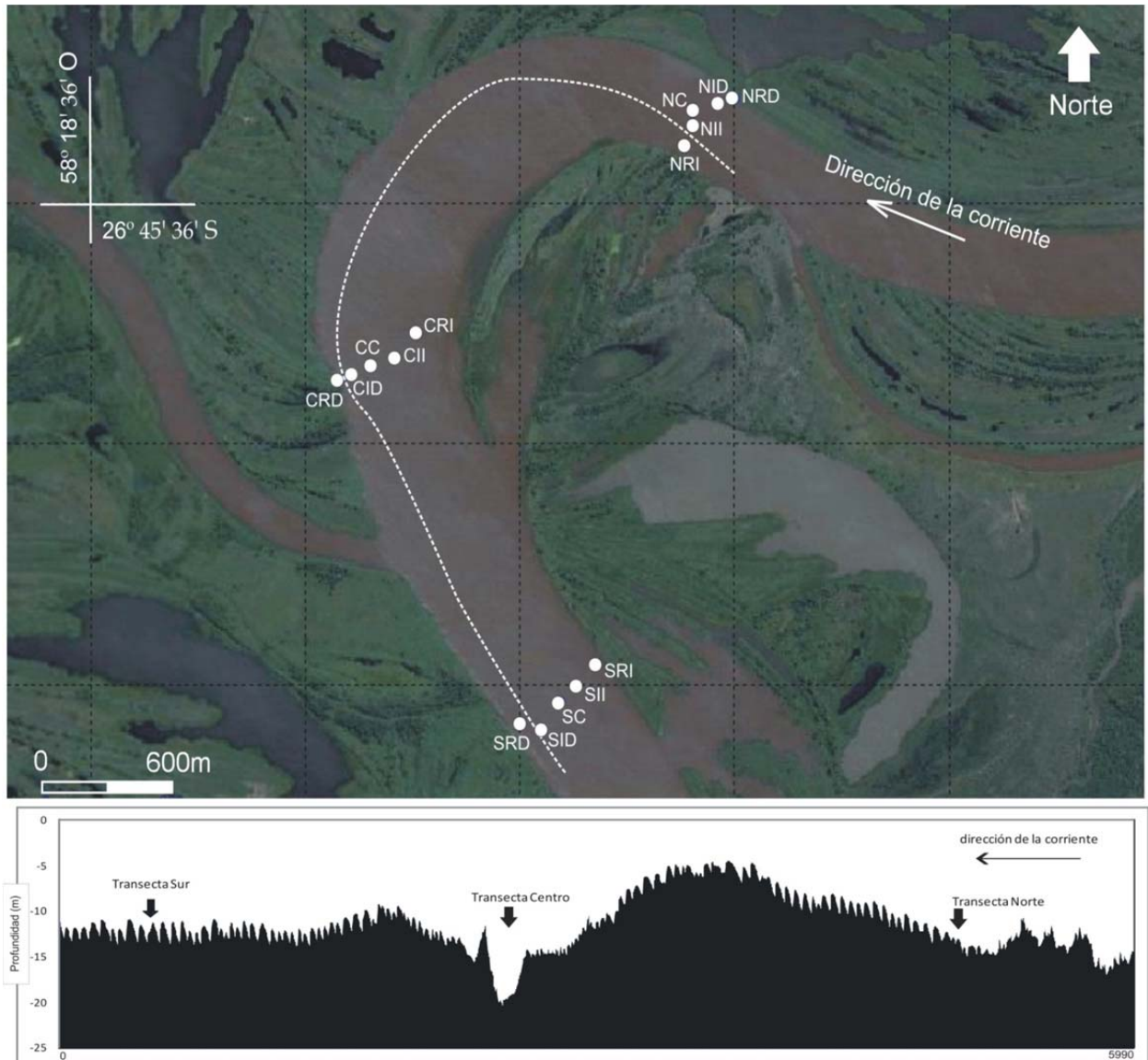


Figura 2. Ubicación de las estaciones de muestreo, perfiles batimétricos transversales (A) y longitudinales (B) en el meandro Payaguá.

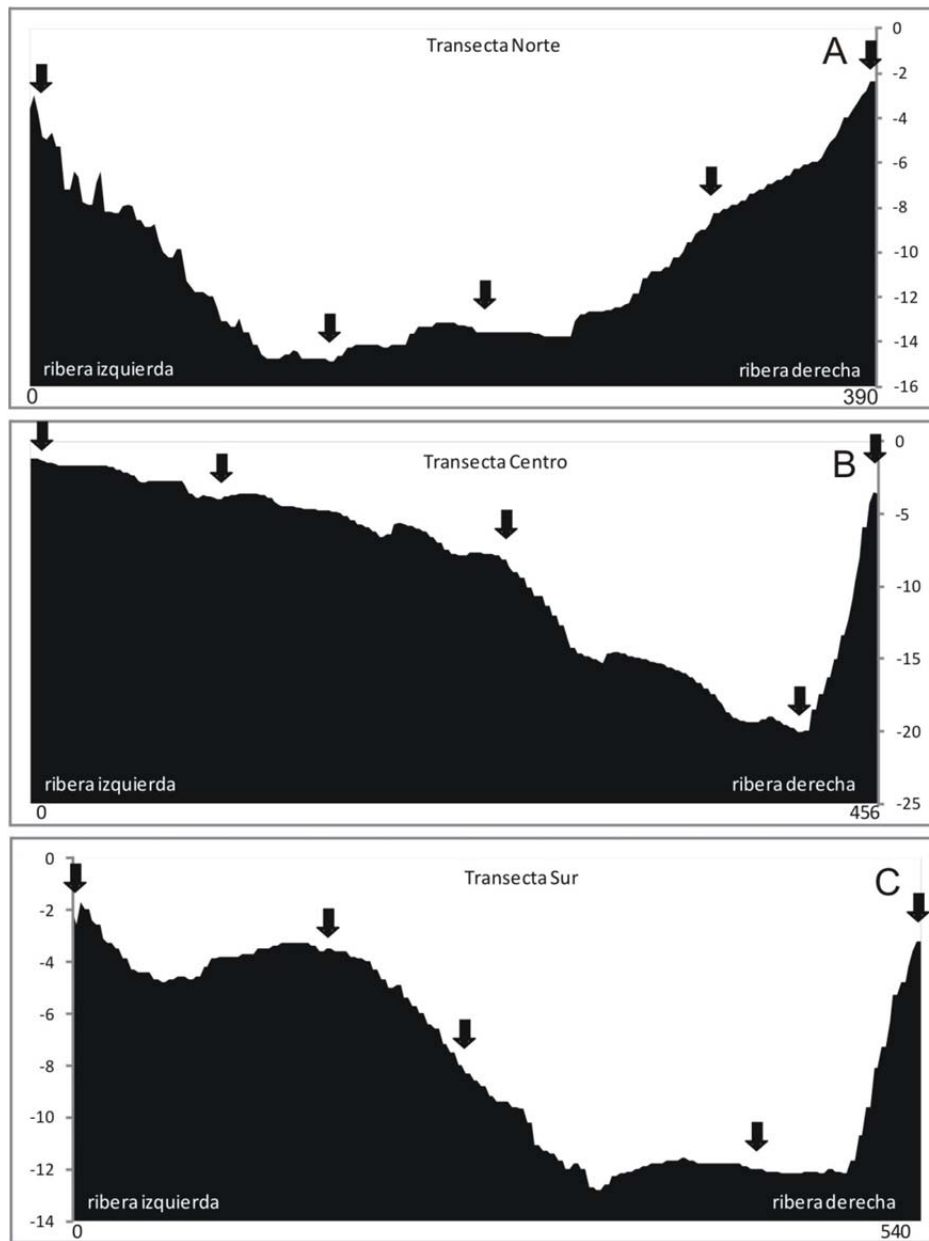


Figura 3. Perfiles batimétricos de las secciones muestreadas en el meandro Payaguá (A, B y C) y ubicación de las estaciones de muestreo (flechas) en cada una.

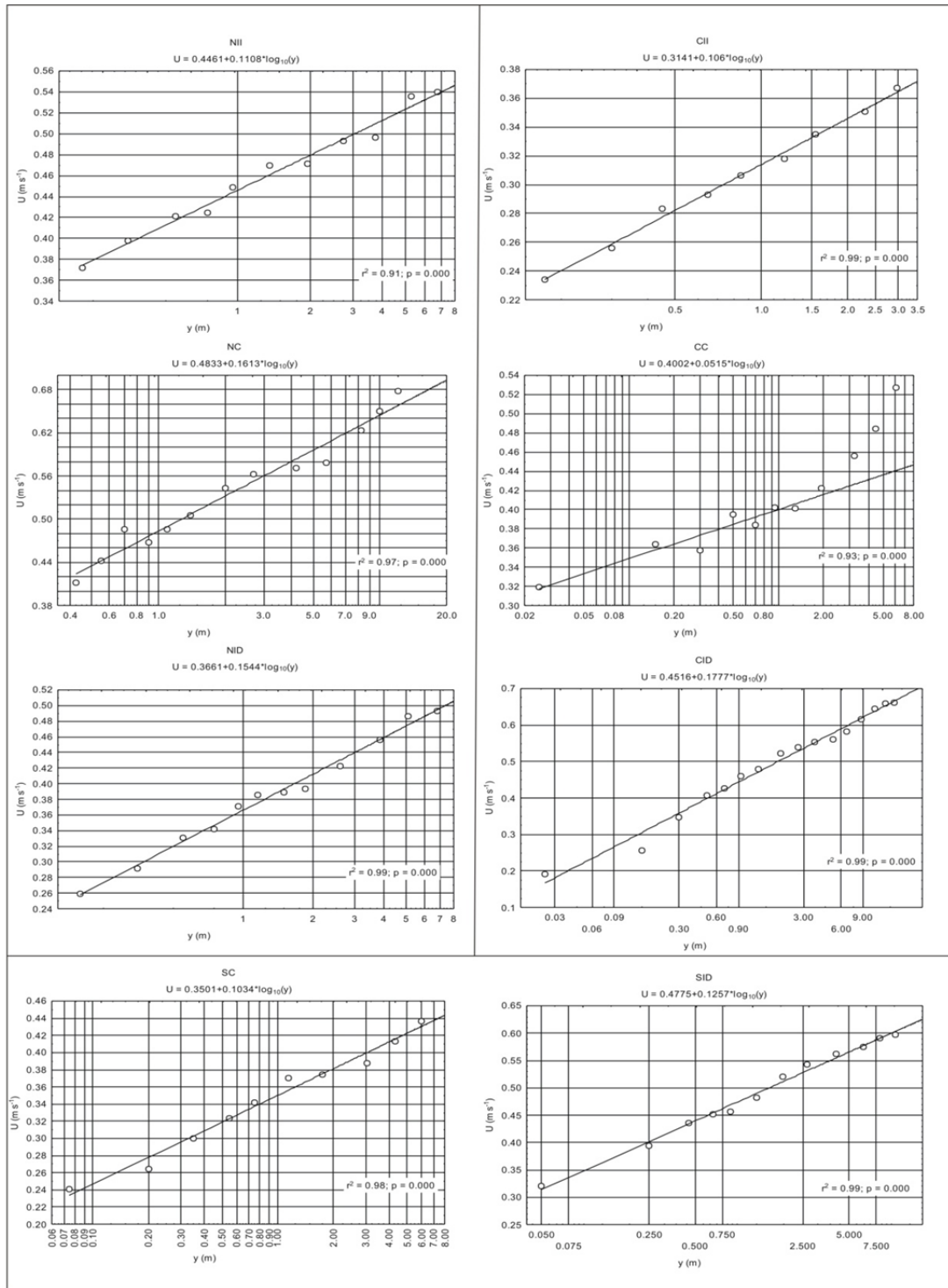


Figura 4. Perfiles de velocidad medidos en el meandro en estudio en las estaciones donde fue posible ajustar una relación semi-logarítmica confiable para determinar las tensiones de corte de fondo ( $\tau_0$ ).



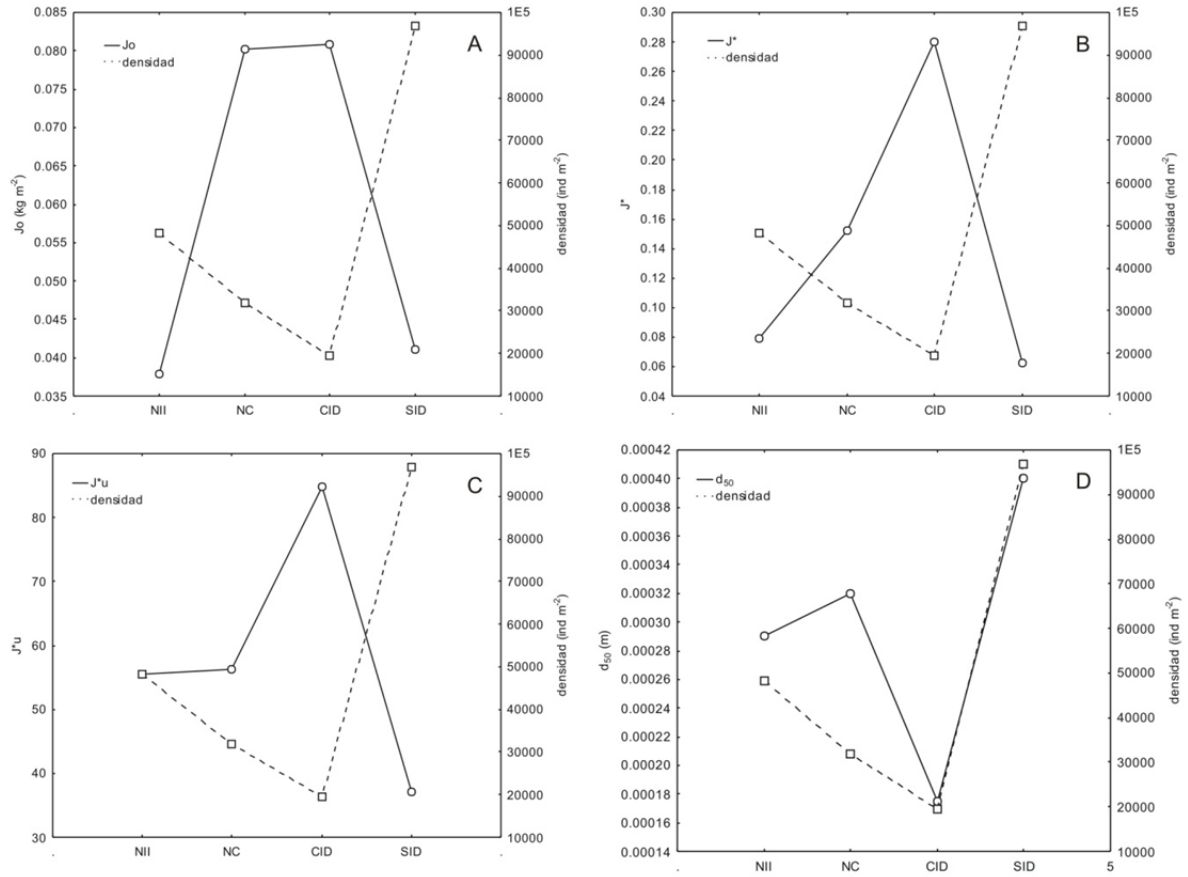


Figura 5. Relaciones entre la densidad del bentos en las estaciones de la faja central del cauce y las correspondientes variables hidráulicas  $\tau_0$  (A),  $\tau_*$  (B),  $\tau^*u$  (C) y la mediana  $d_{50}$  de la distribución de tamaños del sedimento de fondo (D).

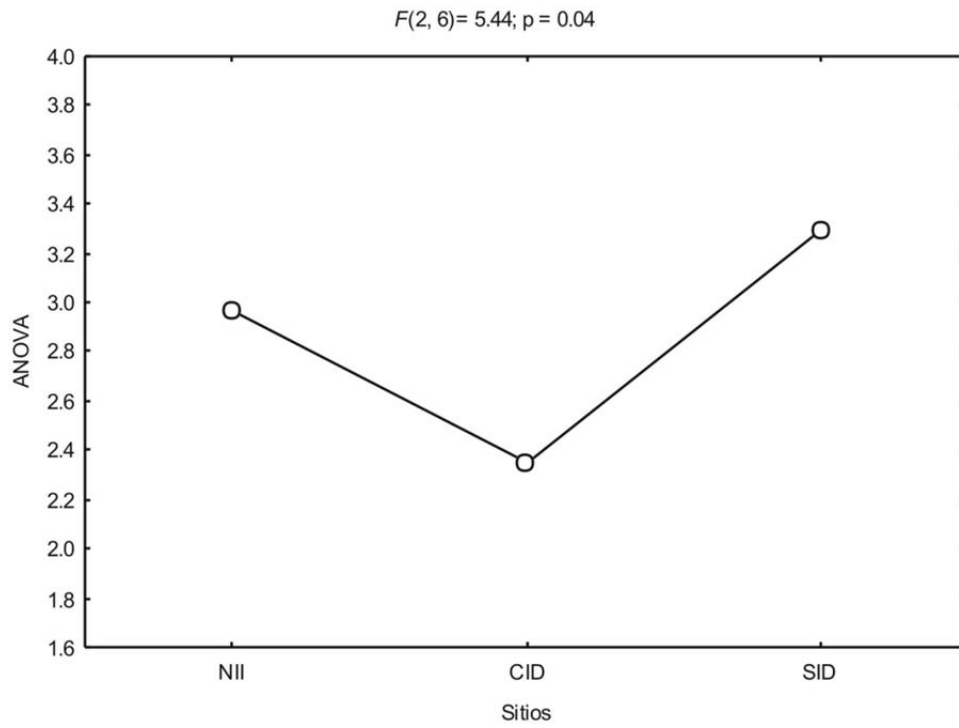


Figura 6. Resultados del ANOVA aplicado a las estaciones con mayores densidades de cada transecta del meandro.

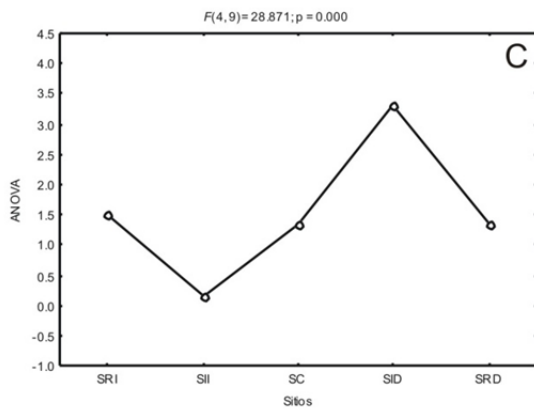
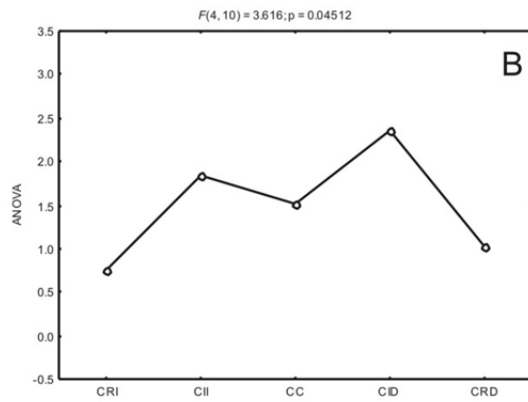
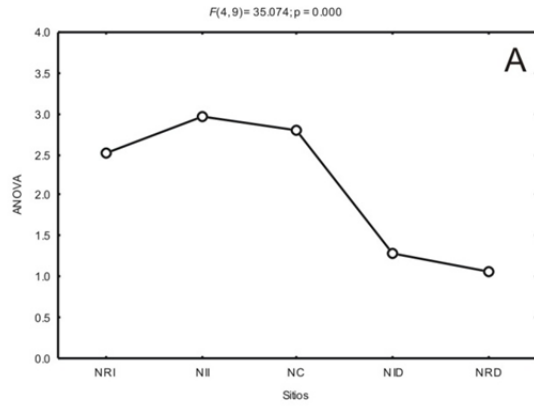


Figura 7. Resultados del ANOVA aplicado entre las estaciones de cada transecta del meandro considerando: Norte (A), Centro (B) y Sur (C).

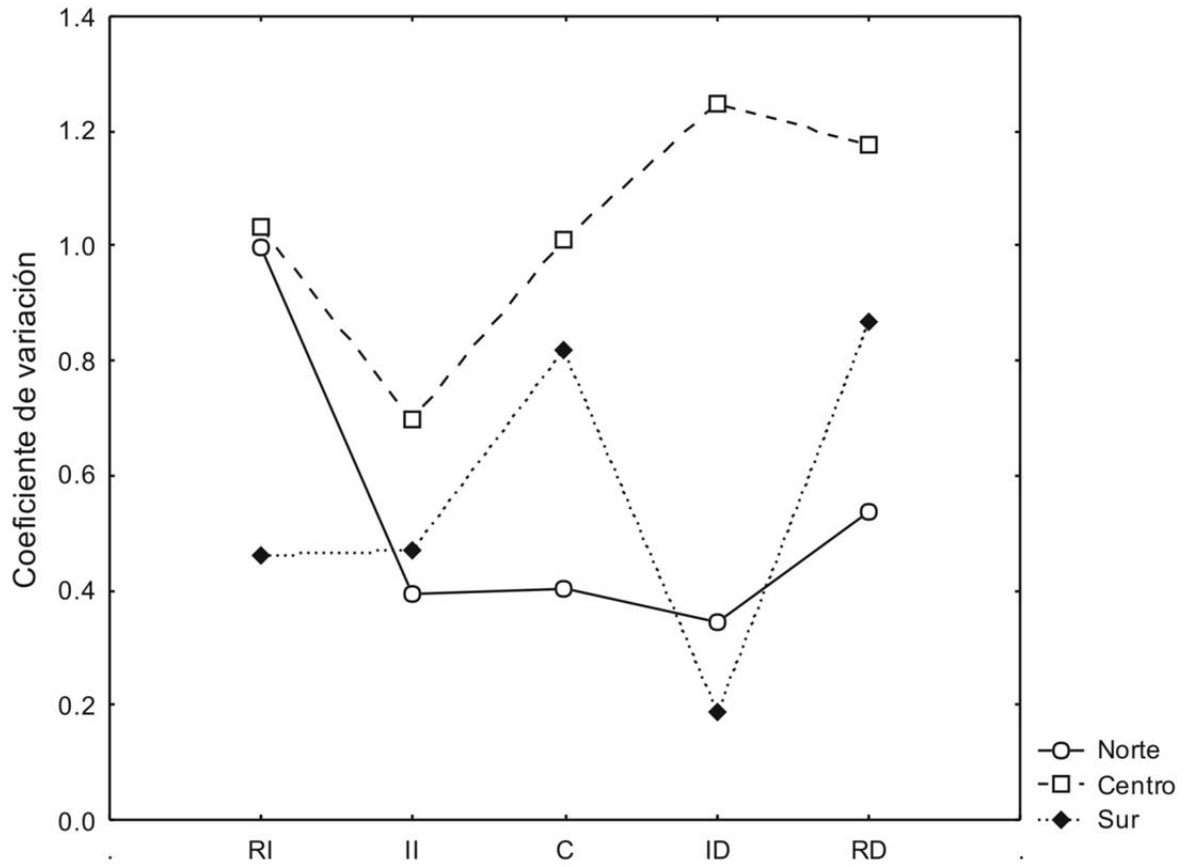


Figura 8. Valores del coeficiente de variación ( $C_v$ ) de las densidades bentónicas en cada estación de muestreo consideradas en las transectas (Norte, Centro y Sur) del meandro.

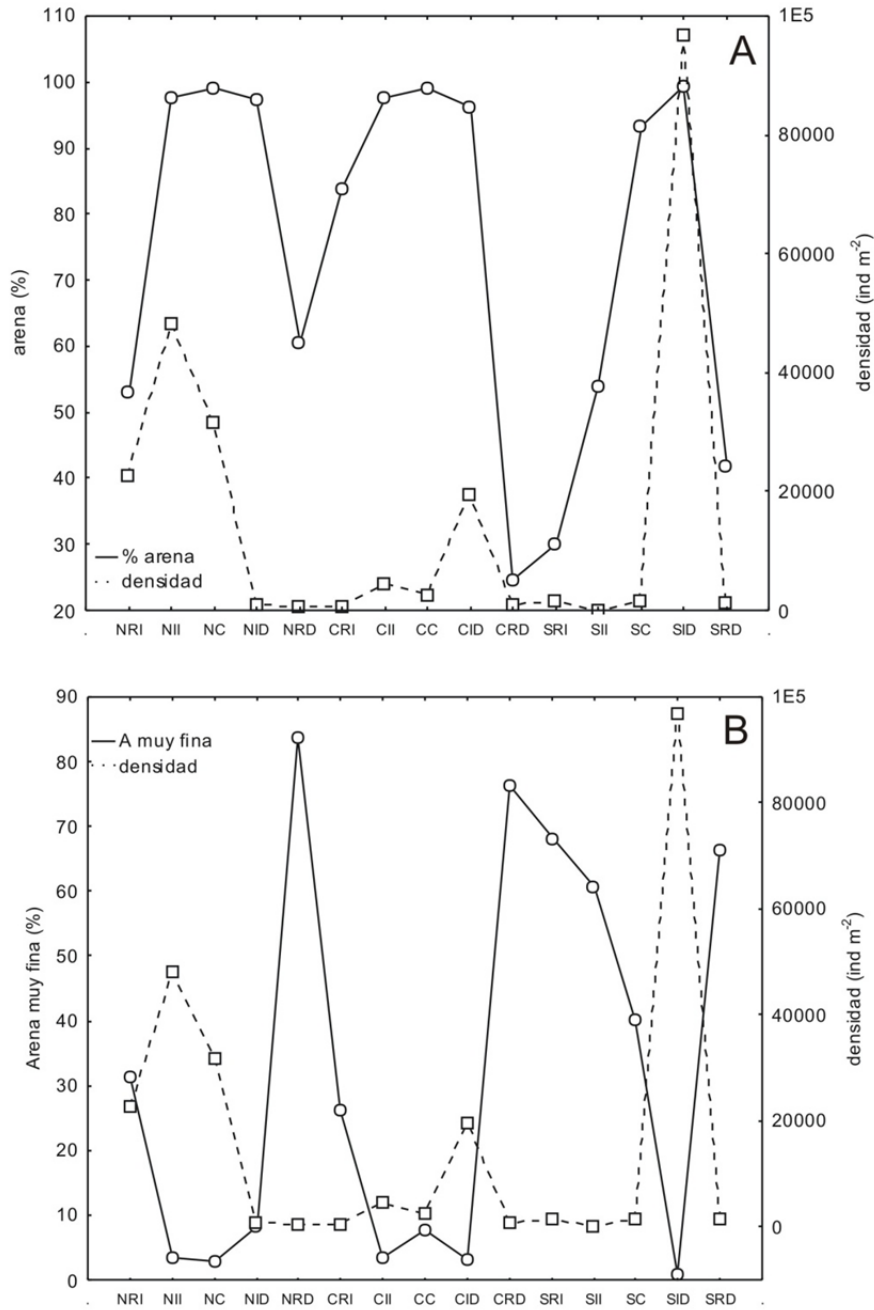


Figura 9. Relación entre el porcentaje total de arena (A) y el de arena muy fina ( $0.062\text{mm} < d < 0.150\text{mm}$ ;  $d$ = diámetro de sedimento) (B), con la densidad bentónica total en las estaciones muestreadas del meandro.

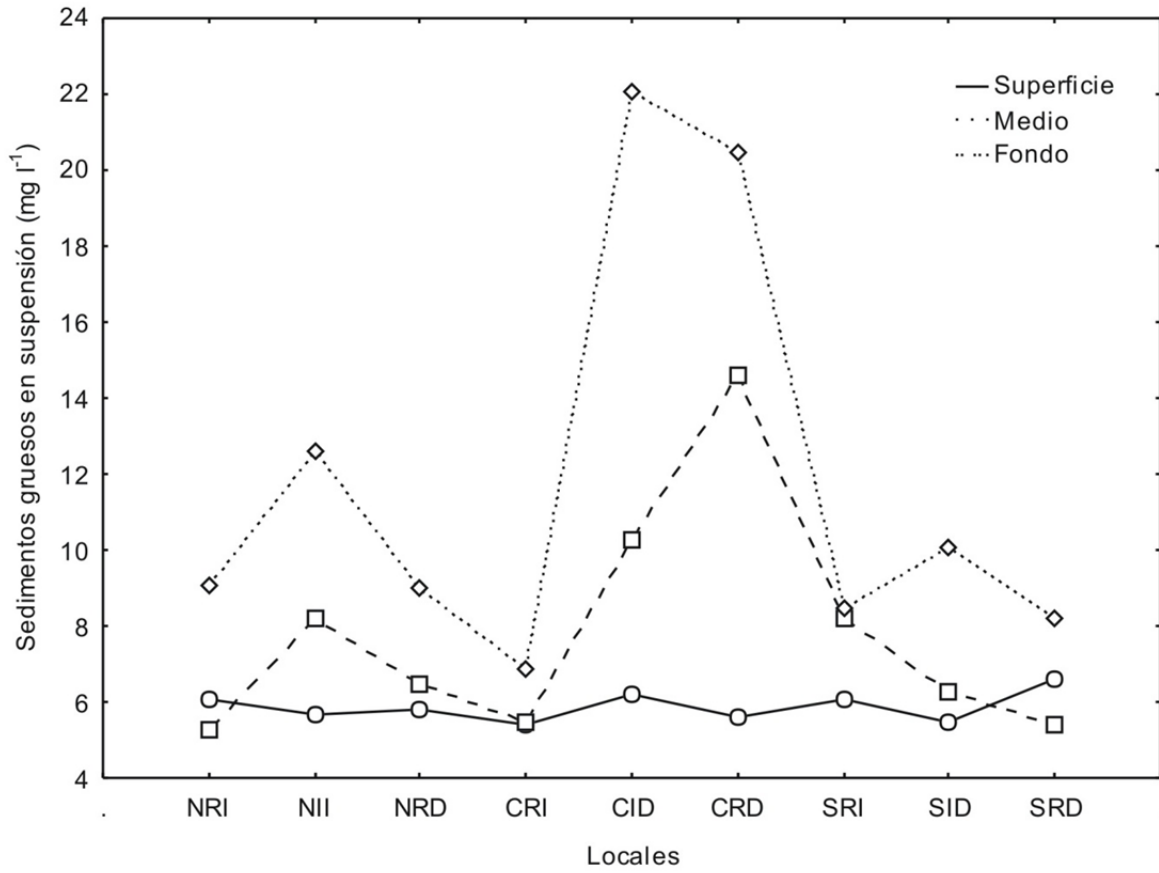


Figura 10. Fracción de arena en suspensión ( $d > 0.062\text{mm}$ ) en las estaciones de muestreo del meandro.

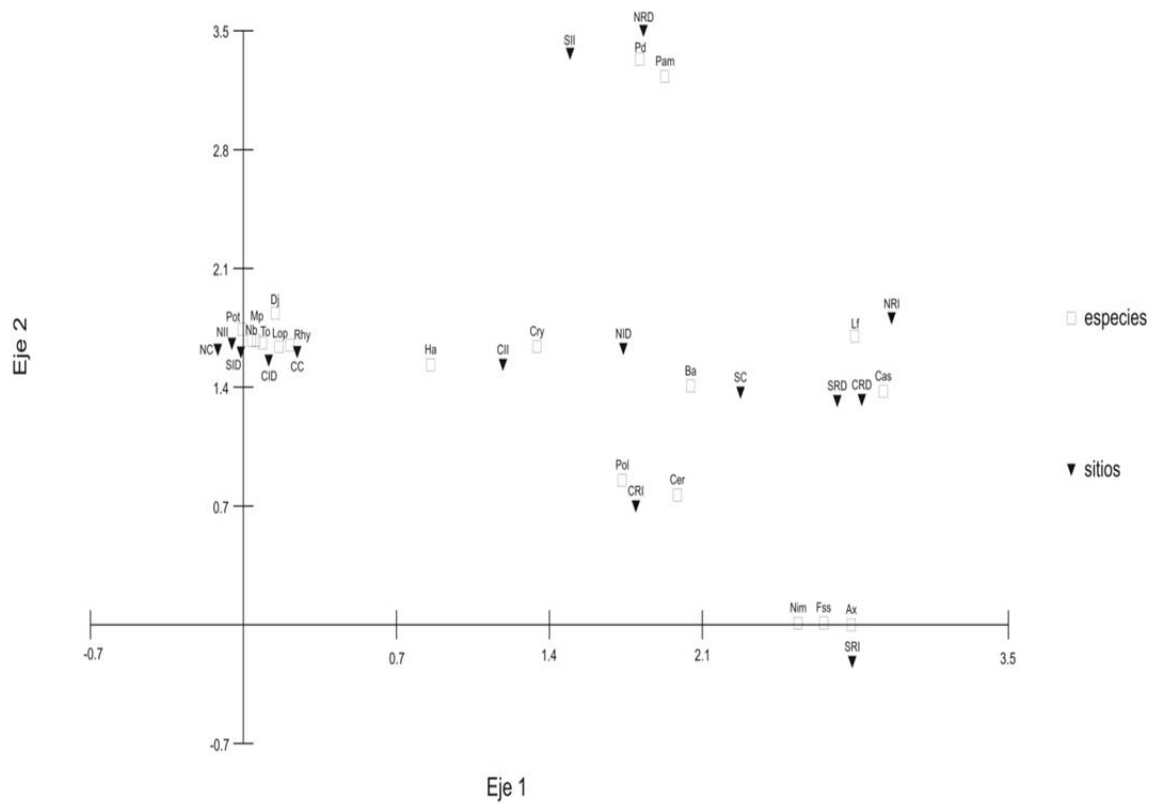


Figura 11. Análisis de Correspondencia Detendenciado (ACD) para las 19 especies más importantes (ver Tabla 6) para cada estación muestreada.

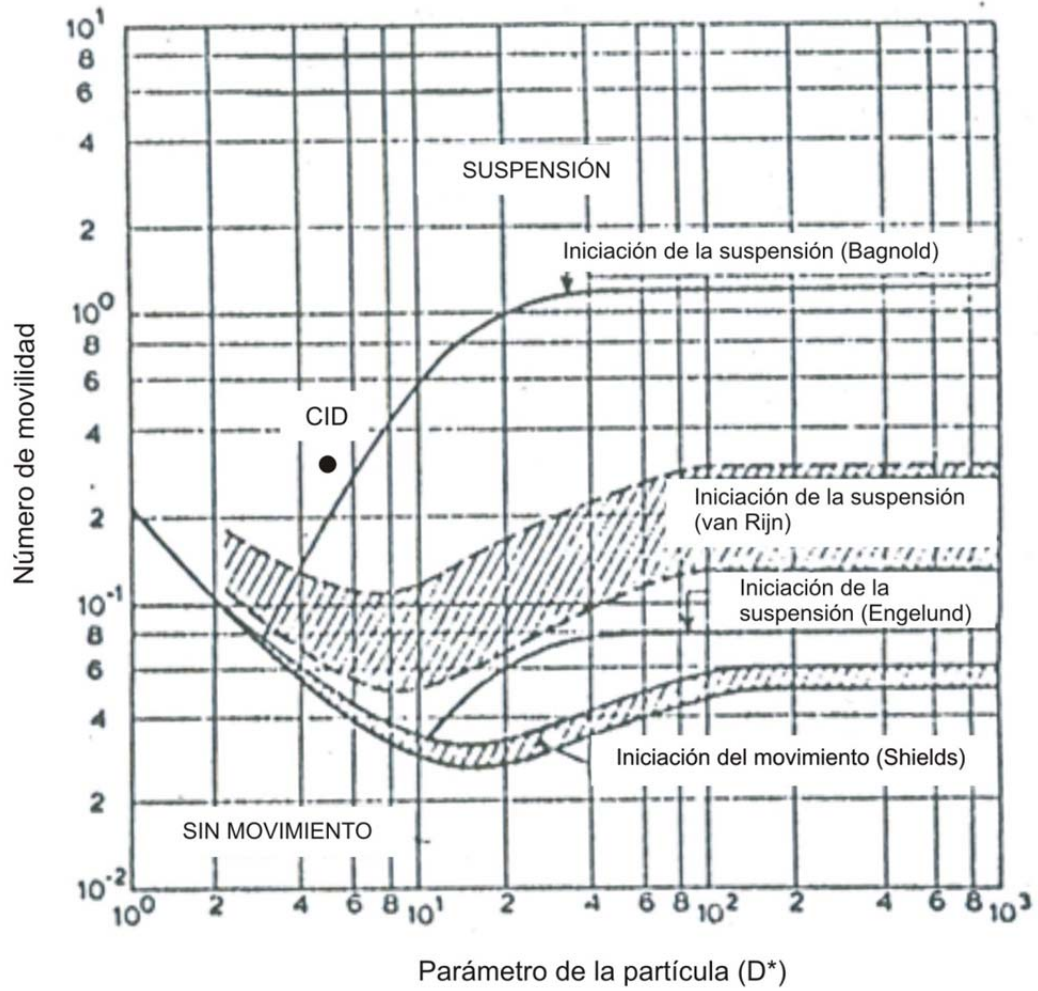


Figura 12. Gráfico para establecer la iniciación del movimiento y suspensión de una partícula de tamaño  $d_{50}$  (van Rijn, 1993). Nota: se ha incluido el punto correspondiente al pozo de erosión (CID) del meandro.



Tabla 1. Detalle de las variables hidráulicas consideradas e el análisis.

Nombre	Símbolo	Unidad	Fórmula	Descripción
<b>Velocidad de la corriente</b>	$U$	$m\ s^{-1}$	Medición directa	Velocidad medida en cada punto del perfil de velocidades.
<b>Profundidad</b>	$h$	m	Medición directa	Profundidad local
<b><math>n</math> de Manning</b>	$n$	$\frac{S}{m^{1/3}}$	$n = \left[ \frac{\tau_0}{\gamma (\bar{U}^2 / h^{1/3})} \right]^{0.5}$	Coficiente de resistencia.
<b>Velocidad de corte</b>	$U_*$	$m\ s^{-1}$	$U_* = a / 5.75$	Estimación de la intensidad de la turbulencia media cerca del fondo.
<b>Tensión de corte</b>	$\tau_0$	$kg\ m^{-2}$	$\tau_0 = U_*^2 \rho$	Tensión de corte del fondo.
<b>Número de movilidad</b>	$\tau_*$	ninguna	$\tau_* = \frac{\tau_0}{(\gamma_s - \gamma_w) d_{50}}$	Relación adimensional entre las fuerzas activas y pasivas actuando sobre las partículas del fondo.
<b>Número de movilidad velocidad</b>	$\tau_{*U}$	ninguna	$\tau_* = \frac{\bar{U}^2}{g(s-1)d_{50}}$	Versión de $\tau_*$ considerando $\bar{U}$ en lugar de $\tau_0$

donde:  $s = \frac{\gamma_s}{\gamma}$

Tabla 2. Densidad bentónica (ind. m<sup>2</sup>) en cada punto de cada transecta (Norte, Centro, Sur) en el meandro Payaguá e índice de diversidad, equitatividad y riqueza de especies.

Estaciones	Densidad bentónica media (ind. m <sup>2</sup> )	Densidad N. bonettoi (ind. m <sup>2</sup> )	Índice diversidad	Equitatividad	Riqueza de especies
<b>Norte</b>	20883	14929	0.39	0.30	20
<b>Centro</b>	5636	4749	0.3	0.22	23
<b>Sur</b>	20279	16828	0.31	0.22	25
<b>Faja central</b>	25769	20210	0.23	0.27	19
<b>Márgenes</b>	4633	107	0.5	0.5	30
<b>Norte Ribera Izquierda</b>	22847	289			
<b>Norte Intermedio Izquierda</b>	48216	43332			
<b>Norte Centro</b>	31764	30205			
<b>Norte Intermedio Derecha</b>	964	771			
<b>Norte Ribera Derecha</b>	627	48			
<b>Centro Ribera Izquierda</b>	498	241			
<b>Centro Intermedio Izquierda</b>	4643	3647			
<b>Centro Centro</b>	2651	2298			
<b>Centro Intermedio Derecha</b>	19569	17545			
<b>Centro Ribera Derecha</b>	819	16			
<b>Sur Ribera Izquierda</b>	1671	0			
<b>Sur Intermedio Izquierda</b>	48	16			
<b>Sur Centro</b>	1558	434			
<b>Sur Intermedio Derecha</b>	96786	83643			
<b>Sur Ribera Derecha</b>	1334	48			

Tabla 3. Materia orgánica en sedimento, porcentaje de arena y variables hidráulicas en cada estación de muestreo del meandro Payaguá. La totalidad de las variables hidráulicas se presentan en aquellas estaciones donde fue posible obtener valores de  $\tau_0$  (ver Figura 4).

	Materia orgánica (gC%)	Arena (%)	Prof. (m)	Velocidad media ( $m s^{-1}$ )	Tensión de corte ( $Kg m^{-2}$ )	$d_{50}$ (m)	Número de movilidad	Número de movilidad velocidad	n de Manning
<b>NRI</b>	0.48	53.2	3.4	0.38	0.018	-	-	-	-
<b>NII</b>	0.15	97.6	14.7	0.51	0.038	0.00029	0.079	55.5	0.017
<b>NC</b>	0.13	99.1	13.1	0.54	0.080	0.00032	0.152	56.3	0.024
<b>NID</b>	0.28	97.3	8.1	0.38	0.074	0.00017	0.262	52.5	0.031
<b>NRD</b>	1.30	60.6	1.3	0.32	-	-	-	-	-
<b>CRI</b>	0.71	83.9	1.5	0.08	-	-	-	-	-
<b>CII</b>	0.13	97.5	3.9	0.3	0.035	0.00028	0.075	19.9	0.024
<b>CC</b>	0.17	99.2	7.9	0.41	0.008	0.00019	0.026	54.8	0.009
<b>CID</b>	0.10	96.2	19.3	0.5	0.081	0.000175	0.28	84.9	0.02
<b>CRD</b>	2.98	24.6	1.3	0.44	-	-	-	-	-
<b>SRI</b>	2.25	30.2	1.8	0.23	0.003	-	-	-	-
<b>SII</b>	1.29	54.0	3.4	0.33	-	-	-	-	-
<b>SC</b>	0.24	93.2	7.8	0.34	0.033	0.000135	0.148	52.9	0.023
<b>SID</b>	0.16	99.3	11.7	0.5	0.041	0.0004	0.062	37.1	0.018
<b>SRD</b>	1.86	41.8	1.5	0.26	-	-	-	-	-

Tabla 4. Test de Fisher aplicado a las estaciones con mayores densidades en cada transecta del meandro (ver Figura 6).

Test pos-hoc LSD Fischer			
	<b>NII</b>	<b>CID</b>	<b>SID</b>
<b>NII</b>	-	0.076	0.308
<b>CID</b>	0.076	-	<b>0.017</b>
<b>SID</b>	0.308	<b>0.017</b>	-

Tabla 5. Test de Fisher aplicado a las estaciones de cada transecta (Norte, Centro, Sur) del meandro (ver Figura 7).

Test pos-hoc LSD Fischer					
<b>Norte</b>					
	<b>NRI</b>	<b>NII</b>	<b>NC</b>	<b>NID</b>	<b>NRD</b>
<b>NRI</b>	-	0.090	0.279	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>
<b>NII</b>	0.090	-	0.424	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>
<b>NC</b>	0.279	0.424	-	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>
<b>NID</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	-	0.321
<b>NRD</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	0.321	-

Test pos-hoc LSD Fischer					
<b>Centro</b>					
	<b>CRI</b>	<b>CII</b>	<b>CC</b>	<b>CID</b>	<b>CRD</b>
<b>CRI</b>	-	<b>0.044</b>	0.140	<b>0.007</b>	0.586
<b>CII</b>	<b>0.044</b>	-	0.497	0.314	0.112
<b>CC</b>	0.140	0.497	-	0.108	0.323
<b>CID</b>	<b>0.007</b>	0.314	0.108	-	<b>0.018</b>
<b>CRD</b>	0.586	0.112	0.323	<b>0.018</b>	-

Test pos-hoc LSD Fischer					
<b>Sur</b>					
	<b>SRI</b>	<b>SII</b>	<b>SC</b>	<b>SID</b>	<b>SRD</b>
<b>SRI</b>	-	<b>0.001</b>	0.530	<b>0.000</b>	0.531
<b>SII</b>	<b>0.001</b>	-	<b>0.004</b>	<b>0.000</b>	<b>0.004</b>
<b>SC</b>	0.530	<b>0.004</b>	-	<b>0.000</b>	0.998
<b>SID</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	<b>0.000</b>	-	<b>0.000</b>
<b>SRD</b>	0.531	<b>0.004</b>	0.998	<b>0.000</b>	-

Tabla 6. Resultados del Análisis de Correspondencia Detendenciado (ACD) para 19 especies de invertebrados bentónicos.

<b>ACD casos</b>		
	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>
<b>Norte Ribera Izquierda</b>	2.960	1.802
<b>Norte Intermedio Izquierda</b>	-0.046	1.664
<b>Norte Centro</b>	-0.061	1.679
<b>Norte Intermedio Derecha</b>	1.735	1.623
<b>Norte Ribera Derecha</b>	1.827	3.494
<b>Centro Ribera Izquierda</b>	1.792	0.696
<b>Centro Intermedio Izquierda</b>	1.185	1.529
<b>Centro Centro</b>	0.246	1.604
<b>Centro Intermedio Derecha</b>	0.116	1.686
<b>Centro Ribera Derecha</b>	2.824	1.322
<b>Sur Ribera Izquierda</b>	2.781	-0.219
<b>Sur Intermedio Izquierda</b>	1.492	3.359
<b>Sur Centro</b>	2.271	1.365
<b>Sur Intermedio Derecha</b>	-0.003	1.685
<b>Sur Ribera Derecha</b>	2.712	1.315
<b>ACD variables</b>		
	<b>Eje 1</b>	<b>Eje 2</b>
<b>Nb</b> (N. bonettoi)	0.037	1.673
<b>Mp</b> (M. paranaensis)	0.058	1.671
<b>To</b> (Tobrilus sp)	0.088	1.658
<b>Lf</b> (L. fortunei)	2.792	1.698
<b>Ax</b> (Axarus sp)	2.776	0.000
<b>Cry</b> (Cryptochironomus sp)	1.341	1.638
<b>Pol</b> (Polypedilum sp)	1.730	0.850
<b>Fss</b> (Fissimentum sp)	2.650	0.011
<b>Nim</b> (Nimbocera sp)	2.533	0.010
<b>Lop</b> (Lopescladius sp)	0.147	1.636
<b>Dj</b> (Djalmabatista sp)	0.145	1.833
<b>Cer</b> (Ceratopogonidae sp)	1.982	0.764
<b>Pot</b> (Potamocaris sp)	0.000	1.685
<b>Rhy</b> (Rhyacodrilus sp)	0.212	1.645
<b>Ba</b> (B. americanus)	2.042	1.404
<b>Ha</b> (A. aedochaeta)	0.855	1.530
<b>Pd</b> (P. descolei)	1.810	3.361
<b>Pam</b> (P. americana)	1.925	3.253
<b>Cas</b> (C. Caspia)	2.922	1.374

Tabla 7. Parámetros físicos y químicos del agua del río Paraguay en el meandro Payaguá al momento del muestreo.

<b>Variable</b>	<b>Unidad</b>	<b>Valor</b>
conductividad	$\mu\text{S cm}^{-1}$	157
pH	-	7.1
temperatura del agua	$^{\circ}\text{C}$	25.3
oxígeno disuelto	$\text{mg l}^{-1}$	7.1
transparencia	m	0.45
sólidos disueltos totales	ppm	78
alcalinidad total	$\text{mg CO}_3 \text{ Ca l}^{-1}$	35
bicarbonatos	$\text{mg CO}_3 \text{ Ca l}^{-1}$	35
carbonatos	$\text{mg CO}_3 \text{ Ca l}^{-1}$	no detectados
cloruros	$\text{mg l}^{-1}$	19
dureza total	$\text{mg CO}_3 \text{ Ca l}^{-1}$	33
calcio	$\text{mg l}^{-1}$	5.3
magnesio	$\text{mg l}^{-1}$	3.7
potasio	$\text{mg l}^{-1}$	2.2
silicio	$\text{mg l}^{-1}$	no detectado
sodio	$\text{mg l}^{-1}$	16

### Adaptaciones morfológicas a la corriente.

#### 7.1. Introducción

A lo largo del siglo pasado, muchos ecólogos fluviales han tratado recurrentemente de responder una misma pregunta: ¿de qué manera o cómo los invertebrados bentónicos enfrentan las fuertes corrientes fluviales prevalecientes?. La transferencia de conceptos (desde la mecánica de fluidos por ejemplo) y las innovaciones tecnológicas han permitido ampliar algunos puntos de vista acerca de las adaptaciones de los invertebrados a la corriente, generando a su vez nuevos interrogantes. Sin embargo, los ecólogos están todavía lejos de una respuesta definitiva, más aún si se considera que las condiciones hidráulicas cercanas al fondo en una corriente natural (y turbulenta) son extremadamente complejas y variadas por lo que la creación de adaptaciones por parte de las especies para cada una de ellas sería biológicamente imposible. La pregunta en cuestión ha sido y es tema de fuertes debates en investigaciones de ríos de primeros órdenes, con el agregado que en grandes ríos no ha sido planteada o debatida de una manera concisa considerando su importancia.

Numerosos autores han descripto diferentes tipos de adaptaciones basándose en observaciones realizadas en ríos de bajo orden, en general ríos europeos y de montaña. Así, ya Steinmann (1907) vinculó observaciones de organismos con cuerpos dorso-ventralmente aplanados con una mayor capacidad para enfrentar el flujo dado que, a igual área que enfrenta la corriente, un cuerpo aplanado proporciona una adherencia mayor que uno cilíndrico. Otra adaptación a la corriente descrita por este mismo autor es la reducción del tamaño del cuerpo, lo cual fue interpretado como un medio para protegerse de la corriente al refugiarse en pequeñas grietas o detrás de las salientes de las piedras. Steinmann proporcionó



múltiples ejemplos a través de diversos grupos sistemáticos (por ejemplo moluscos, ácaros, efemerópteros, tricópteros y plecópteros), sustentando la idea de que los invertebrados de ambientes lóticos son más pequeños que sus contrapartes de lagos y lagunas. Además este autor proporcionó una serie de ejemplos de otras adaptaciones morfológicas. Dentro de éstas menciona ciertas estructuras que permiten la fijación temporal o permanente (por ejemplo ventosas, seda, etc) o para mejorar el agarre (por ejemplo garras), la reducción de ciertas estructuras natatorias (por ejemplo pelos y cerdas de natación) o el incremento del peso del organismo (por ejemplo adhiriendo grava a modo de lastre). Así, a través de una combinación de estos diversos elementos, Steinmann define un marco general para el posterior debate sobre las adaptaciones de los invertebrados a la corriente.

En concordancia con Steinmann, Dodds y Hisaw (1924) notaron que ciertas especies de invertebrados pueden habitar tanto en lagos como en ambientes lóticos, pero que estas últimas son más pequeñas en tamaño, lo que consecuentemente reduciría la resistencia a la corriente.

Por otro lado, si bien Hubault (1927) no acordó plenamente con las ideas y descripciones realizadas por Steinmann, sí lo hizo en dos puntos: la reducción de los pelos de natación y el uso de lastre (por parte de algunas larvas de Trichoptera) son claras adaptaciones a la corriente. Estas especies de Trichoptera viven dentro de pequeños capullos en forma de tubo que ellas mismas fabrican a base de seda, a la que adhieren granos de arena u otro material que garantice un incremento en el peso del individuo.

Hora (1930) llegó a la conclusión de que distintas formas corporales de invertebrados habitan diferentes ambientes físicos, en una especie de “sutil acuerdo” entre el diseño corpóreo y las condiciones hidrodinámicas. Señaló, además, que el principal medio por el cual los organismos reducen el natural arrastre de la corriente es reduciendo el tamaño del cuerpo: un cuerpo pequeño e hidrodinámico puede enfrentarse y permanecer en la corriente.

Así, para la década de 1930, estaba claro que los invertebrados de ambientes lóticos hacen frente a la corriente al menos reduciendo el tamaño corporal y simplificando la forma del cuerpo, aplanándose dorso-ventralmente como modo de reducir la presión de arrastre (*pressure drag*). Estas adaptaciones, sin embargo no fueron necesariamente reconocidas a nivel generalizado como adaptaciones al flujo.

En este punto es conveniente realizar una aclaración conceptual: fuerza ascendente o de “alzamiento” y fuerza de “arrastré” (*lift* y *drag force* en inglés). Un fluido que pasa por sobre la superficie de un cuerpo ejerce una fuerza sobre éste. El alzamiento se define como la componente de esta fuerza que es perpendicular a la dirección del flujo en contraste con la de arrastre que se define como la fuerza del fluido paralela a la dirección del flujo. Statzner y Holm (1989) concluyen que diferentes diseños corporales con diferente Número de Reynolds (*Re*) reducirán o aumentarán la fuerza de fricción sobre el organismo a consecuencia de aumentar o disminuir, según el caso, la presión de arrastre. En todas las condiciones posibles de *Re*, la separación del flujo consecuentemente disminuirá la renovación del agua cerca del cuerpo (lo cual perjudicará la respiración del organismo), sin embargo por otro lado disminuirá también el riesgo de que la superficie del cuerpo sea golpeada y desgastada por los sedimentos transportados en suspensión (ver Gore, 1983). Esto crea un dilema evolutivo puesto que la adaptación simultánea o secuencial a todas estas condiciones y limitaciones es físicamente imposible, según Statzner (2008) quien realiza una muy buena revisión enfocada justamente en este dilema.

Las observaciones y deducciones expuestas anteriormente fueron realizadas y desarrolladas sobre pequeñas corrientes (ríos de bajo orden de Francia, Alemania y otras partes de Europa, e inclusive bajo condiciones de laboratorio). En general en esos ambientes las especies bentónicas son de considerable tamaño y típicamente habitan una capa de la columna de agua inmediata al fondo (los primeros milímetros y aun centímetros). De hecho, esto mismo pudo ser verificado sobre el río Spree (Alemania, ver Capítulo 5) donde las especies dominantes (*D. haemobaphes* y *C. curvispinum*; 5-10 mm aproximadamente y de cuerpo muy robusto; ver Figura A1 del Capítulo 5) habitan inmediatamente por sobre el fondo, no entre los intersticios de los granos de arena. Sin embargo, estas condiciones no se verifican en grandes corrientes, donde las tensiones de corte de fondo son muy elevadas, las especies de invertebrados muy pequeñas (*N. bonettoi*; 2-3mm aproximadamente y cuerpo cilíndrico de gusano) y habitan los espacios intersticiales entre los granos de arena. Por lo tanto es dudoso aplicar en forma directa varias de aquellas ideas y conceptos, previamente detallados, a los grandes ríos, en general con fondos de arena media o fina (Latrubesse, 2008), en especial los sudamericanos. El elevado estrés hidráulico de fondo de grandes ríos como el Paraná o el Paraguay, cuyos niveles máximos se registran sobre la cresta de las

grandes dunas (ver por ejemplo Tabla 3, Capítulo 4.2) imposibilitaría que las especies bentónicas habiten aquella capa de agua inmediata al fondo. De ser así, se verían obligadas a enfrentar en forma directa las altas tensiones de corte a las que se verían sometidas y a la correspondiente agitación turbulenta.

Esta circunstancia, en principio, conduce al planteo de que el enfrentamiento directo con las fuertes corrientes prevalecientes en grandes ríos sería un “batalla evolutiva” prácticamente perdida, considerando además el pequeño tamaño corporal y bajo peso específico de las especies bentónicas presentes en la faja central de los citados ríos. Naturalmente, su mera presencia sugiere que las estrategias y dilemas evolutivos deben ser diferentes (o como mínimo “selectivos”) en grandes ríos respecto de ríos de bajo orden. Por lo tanto son necesarias nuevas observaciones e hipótesis si se pretende resolver la pregunta inicial en este tipo de ambientes: ¿de qué manera o cómo los invertebrados bentónicos enfrentan las fuertes corrientes fluviales prevalecientes?.

Se discuten a continuación ciertas adaptaciones evolutivas de algunas especies bentónicas para sobrevivir en un medio acuático altamente turbulento y con pronunciadas tensiones de corte en el cauce principal como los grandes ríos Paraná y Paraguay. Las hipótesis y conjeturas que se plantean surgen de observaciones directas sobre invertebrados (bajo microscopio óptico) realizadas sobre los mencionados ríos. Se pretende con ello brindar las primeras observaciones, a grandes escalas hidráulicas, para futuros estudios en una temática muy poco desarrollada e interesante. Se observaron especies bentónicas sobre la faja central del cauce que podrían incrementar su propio peso mediante la ingesta de partículas de arena o adhiriéndolas al cuerpo, como una de las estrategias para tolerar la corriente.

## 7.2. Estrategias evolutivas observadas.

### 7.2.1. Reducción del tamaño corporal.

En comparación con los organismos presentes en las márgenes del río, sobre la faja central del Paraná y Paraguay se aprecia una marcada dominancia de individuos de muy pequeño tamaño, siendo éstos de diferentes especies respecto de los primeros. Esta

observación no es nueva y ya fue informada por otros autores (Marchese y Ezcurra de Drago, 1992; Marchese et al., 2002; entre otros). Considerando que el fondo de estos ríos en la faja central es francamente arenoso, la reducción del tamaño podría estar ligada a la posibilidad por parte de estos invertebrados de pequeño tamaño de refugiarse de la corriente entre los intersticios de los granos de arena. El tamaño de la especie dominante *N. bonettoi* (descrita en el Capítulo 2, ver Figura A1) es lo suficientemente pequeño como para cobijarse entre dichos intersticios considerando que el tamaño medio de las partículas de arena típicos de esos ríos es de 250-350 $\mu$ m, aproximadamente. Por lo tanto, es de suponer que la estrategia adaptativa de esta especie se focaliza en evitar (en parte) y no enfrentar directamente a la corriente, a diferencia de muchas de sus pares de ríos de bajo orden. Esta aparentemente sutil diferencia pasa a ser clave. Un escaso tamaño corpóreo proporcionaría habilidad suficiente para moverse por entre las primeras capas de granos de arena, sin llegar a aislarse de la corriente pero a su vez tampoco exponiéndose al flujo directo (como, por ejemplo, sí lo hacen las especies dominantes del río (ver Capítulo 5).

#### 7.2.2. *Lastrado.*

Algunas especies bentónicas de la faja central de estos grandes ríos podrían también recurrir a un aumento de su propio peso mediante la ingesta de partículas de arena o adhiriéndolas al cuerpo a modo de lastre.

##### 7.2.2.1. *Fijación o lastrado por adhesión.*

Algunas especies bentónicas podrían adherirse a cuerpos externos fijos (fijación) o simplemente incrementar su peso específico mediante la adhesión externa de granos de arena y de esta manera evitar o por lo menos moderar su movimiento. Un ejemplo de esto lo constituye *Limnoperla fortunei* (Bivalvia, Mytilidae). Algunas características generales de esta especie ya fueron mencionadas en el Capítulo 6 de esta tesis. Este organismo tiene la capacidad de adherirse a objetos externos mediante el tendido de filamentos del biso y un sistema de agarre en el extremo de éstos consistente en un disco o placa de adhesión (Figura 1).

#### 7.2.2.2. Lastrado por ingestión.

En el río Paraguay Inferior se efectuaron observaciones de este fenómeno que se detallan a continuación. Concretamente, se observó esta modalidad en el género *Djalmabatista* sp. (Chironomidae, Tanypodinae). Esta especie posee una protuberancia, aquí llamada “bolsa dorsal” dado que no ha sido nombrada ni descrita previamente por los taxónomos, la cual en ciertas ocasiones se registró colmada de pequeños granos de arena (Figura 2A) y en otras ocasiones vacía (Figura 2B). Se plantea aquí a nivel de hipótesis que éste es un sistema de lastrado de la especie por medio de la ingesta voluntaria como estrategia adaptativa a las fuerzas de la corriente. Debe considerarse que las larvas de Tanypodinae son carnívoras (Roback y Tennessen, 1978) y que sólo en algunos casos podrían incluir en su dieta diatomeas y desmidiaceas, pero no organismos extremadamente pequeños como bacterias. Esta aclaración es importante ya que debilita la idea alternativa de que esta ingesta de granos tenga por objetivo final alimentarse de una hipotética capa bacteriana que rodearía los granos. De hecho, Berg (1995) describe que este género es comúnmente predador de otras especies similares de macroinvertebrados. Todos los registros de presencia de la especie fueron realizados sobre la faja central de los ríos Paraguay y Paraná con condiciones de fondo francamente arenosas y altas tensiones de corte. Debe considerarse que en la “permuta” evolutiva (*trade-off* en inglés) la posibilidad por parte de esta especie de incrementar su peso específico mediante el lastrado previamente detallado sería en detrimento de su capacidad de respuesta a la huida ante un potencial predador. También, en una situación opuesta, la consecuente reducción de la movilidad podría limitar la agilidad y por lo tanto la capacidad de predación. Esto lleva a plantear la hipótesis que la especie debe controlar voluntariamente su lastrado (ver Figura 2A y B) a los fines de sólo hacerlo cuando lo considere necesario según las condiciones ambientales. Una observación similar fue realizada en *Pristina longidentata* con la diferencia de que los granos de arena no parece que sean almacenados en un receptáculo, sino que se encuentran distribuidos por todo el sistema digestivo del organismo (Figura 3).

Retomando el caso de *Djalmabatista* sp., como puntapié inicial de futuras investigaciones y como fue dicho, hay motivos para especular que la estrategia evolutiva de esta especie no sería realmente tendiente a enfrentar la corriente y así evitar la deriva involuntaria (como ha sido descrito en general para especies de gran tamaño en ríos de bajo

orden; Statzner y Holm, 1989; entre muchos otros), sino que se la podría considerar como una forma de ganar control sobre un eventual desplazamiento voluntario corriente abajo y, en cierta forma, dominarlo. Es decir, enfrentar las altas tensiones de corte propias de los grandes ríos incrementando el peso tan sólo con algunos granos de arena no parece ser una posibilidad razonable, considerando la alta capacidad de movilidad y transporte de los granos de fondo por parte de estas corrientes (suficiente para originar dunas de varios metros de altura y elevadas tasas de material de fondo en suspensión, como fue discutido en el Capítulo 4). Frente a estas condiciones, parece más probable que estos organismos incrementen su peso sólo lo suficiente para moverse pasivamente distancias relativamente cortas y en forma controlada, cerca del fondo y sin necesidad de entrar en suspensión (probablemente por los fenómenos de rodamiento, deslizamiento o incluso saltación). Si estos organismos entrasen en suspensión sería probable que retomen el fondo en condiciones desfavorables, puesto que podrían sedimentar en las márgenes con bajas velocidades de la corriente justamente en donde lo hacen los sedimentos finos (limos y arcillas), que a su vez, crean situaciones de fondo impropias para el desarrollo de esta especie. En este punto es posible establecer una analogía para ilustrar estas conjeturas: al igual que un globo aerostático controla su flotación y deriva mediante la liberación o no de lastre (modificando su peso específico), esta especie podría hacer en cierta manera lo mismo con granos de arena y en un medio líquido.

Por lo tanto la pregunta inicial que motiva este capítulo (¿de qué manera o cómo los invertebrados bentónicos enfrentan las fuertes corrientes fluviales prevalecientes?) debería modificarse para grandes ríos y dar lugar a: ¿de qué manera o cómo los invertebrados bentónicos evitan o armonizan sus ciclos vitales con las fuertes corrientes fluviales prevalecientes?.

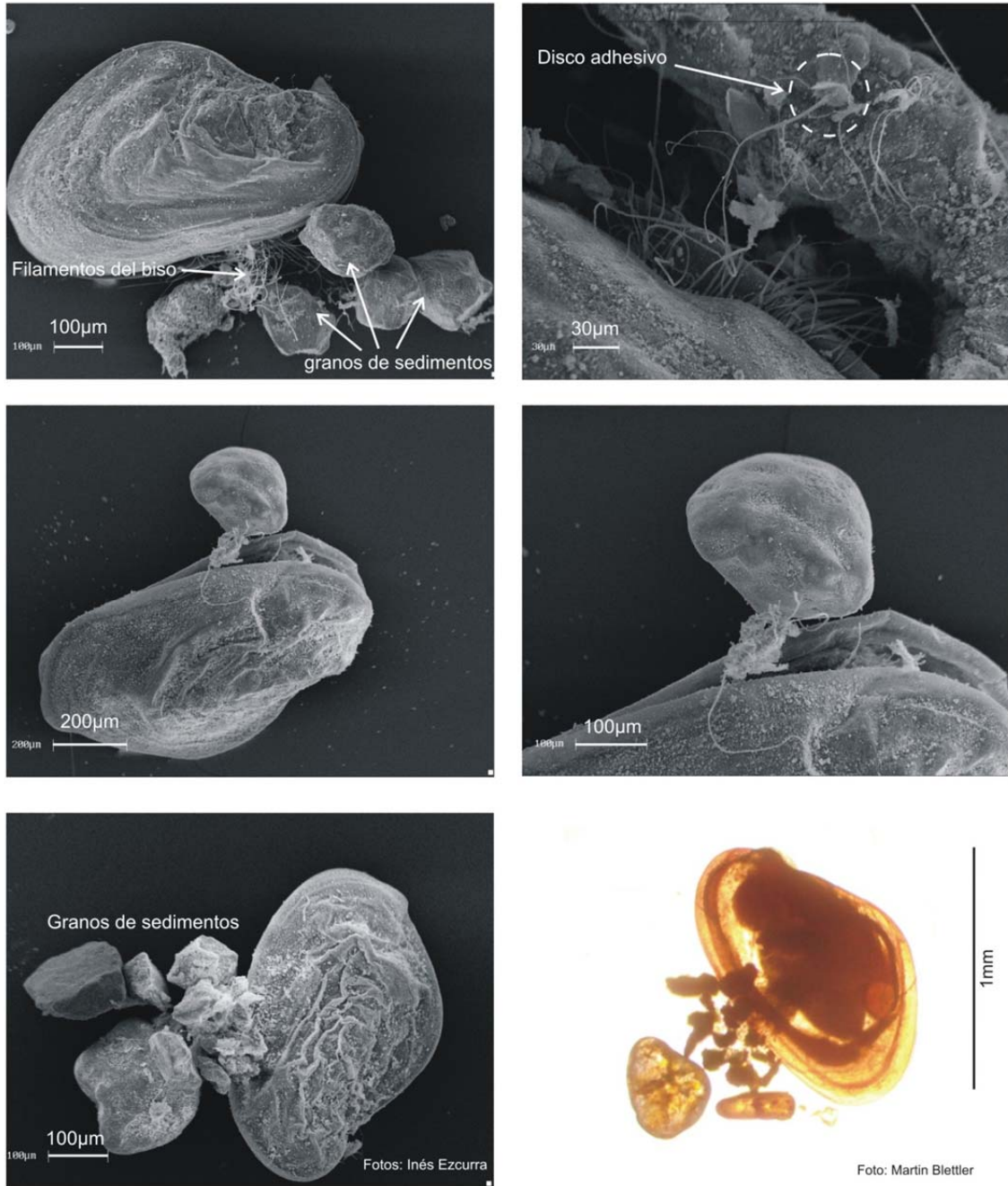


Figura 1. *Limnoperna fortunei*. Estrategias adaptativa a la corriente dada por la fijación a granos de arena mediante filamentos del bisco. Se puede apreciar el detalle del disco adhesivo mediante el cual se fijan a los granos.

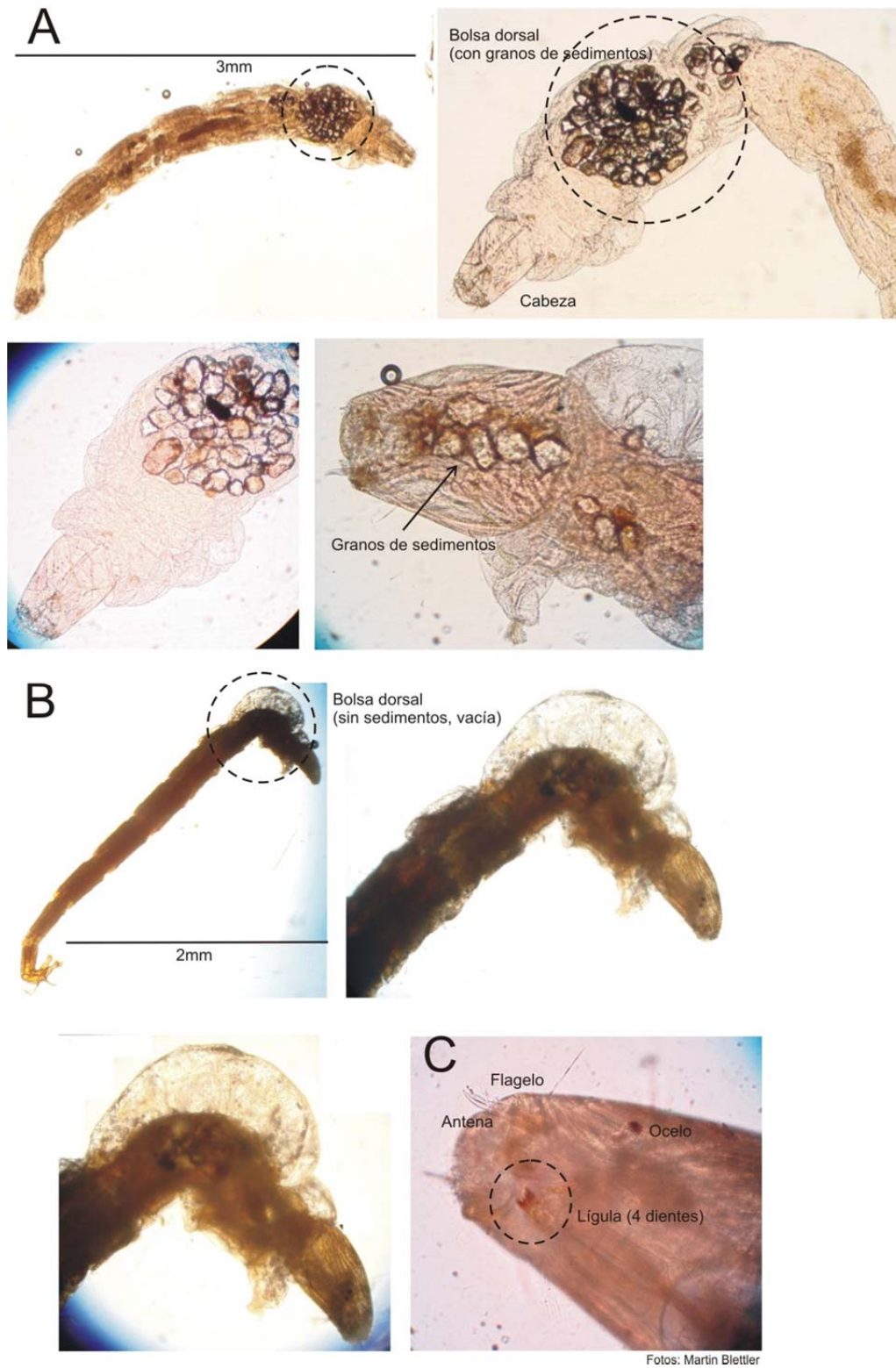


Figura 2. *Djalmabatista* sp. Incremento del peso del organismo a través del lastrado mediante la ingesta de partículas de arena. A, “bolsa dorsal” colmada de granos. B, “bolsa dorsal” vacía. C, detalle de la cabeza y algunas características taxonómicas importantes.



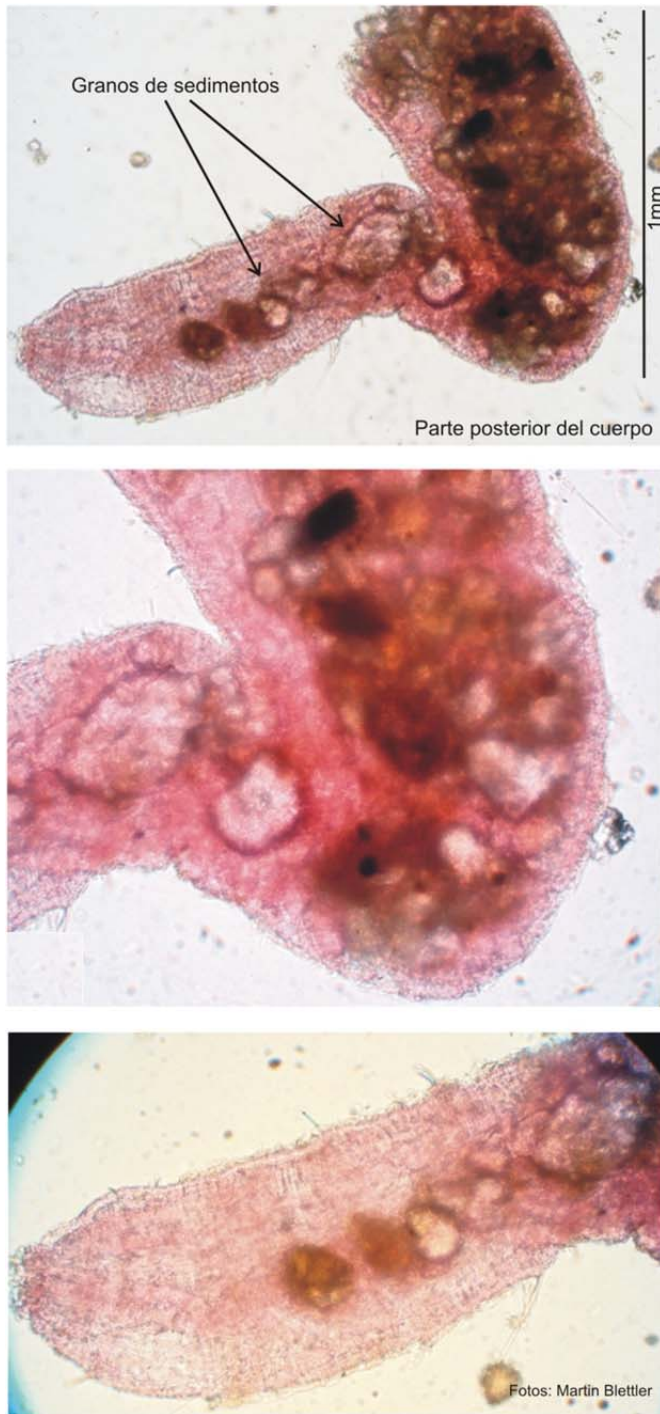


Figura 3. *Pristina longidentata*. Incremento del peso del organismo a través de la ingesta de granos de arena. Nótese que estos granos se encuentran distribuidos por todo el sistema digestivo del animal.

### Conclusiones finales

#### *Generales*

- En esta tesis se acepta la hipótesis general de trabajo debido a que se demuestra la importancia de los factores hidráulicos cercanos al fondo sobre la densidad y distribución espacial de la fauna bentónica tanto a nivel general, en un gran ecosistema (Capítulo 2), como en dunas aluviales (Capítulos 4 y 5) y meandros (Capítulo 5 y 6). Se ha verificado, asimismo, que la importancia de esos factores es sobresaliente en la interacción evolutiva especie-sustrato-corriente (Capítulo 7). Si bien la influencia de la hidráulica sobre diversos atributos del bentos era conocida (en pequeñas corrientes), ella se verifica y precisa aquí a grandes escalas espaciales, tema no investigado hasta el momento.
- La investigación se enmarca claramente dentro de la eco-hidráulica, sub-disciplina de la eco-hidrología puesto que relaciona, a través de análisis hidráulicos detallados, la presencia y abundancia de organismos a fin de comprender fenómenos ecológicos a nivel de meso y micro-escala (Capítulo 1). Además, se amplía el concepto incorporando factores y procesos morfológicos fluviales (Capítulo 4, 5 y 6) y del comportamiento de los organismos (Capítulo 7). Ello sustenta el carácter interdisciplinario de la eco-hidráulica y la afirma, más allá de su condición de sub-disciplina emergente (en *statu nascendi*), como ha sido caracterizada.

#### *Metodológicas*

- Se ha demostrado que la sugerencia realizada por Statzner et al. (1988) referente a examinar y reanalizar toda la información previamente recopilada en otros estudios, e incluso por otros autores, respecto de la comunidad bentónica en ríos a la luz de los

conceptos rigurosos de la mecánica de fluidos con el fin de ampliar y profundizar el conocimiento alcanzado, es sumamente válida considerando los resultados logrados en el Capítulo 2.

- Garantizar la representatividad de las condiciones de la corriente cercanas al fondo alrededor del punto de muestreo, es una cuestión clave si se pretenden obtener resultados significativos.
- Vinculado con la anterior, la metodología desarrollada para el correcto posicionamiento sobre grandes dunas en grandes corrientes fluviales (Capítulo 3) demostró ser muy eficaz. La combinación del uso de tecnologías acústicas (ecosonda) y satelitales (GPS) demostró su utilidad y eficacia para identificar las estructuras morfológicas de fondo y así poder realizar mediciones hidráulicas y muestreos bentónicos confiables.
- Los resultados del análisis del número mínimo ( $N_{\min}$ ) de muestras indican cuán variable puede ser este número según las diferentes condiciones morfo- hidráulicas del fondo. Con un error medio del 10%, es necesario obtener un mínimo de 3-4 réplicas en dunas sobre el thalweg, mientras que en aquellas fuera de éste una sola réplica debe ser suficiente.

*A nivel de cuenca (o hidrosistema)*

- Se demuestra por primera vez que la distribución espacial de los organismos del bentos en grandes ríos del hidrosistema del río Paraná está fuertemente afectada por la intensidad de la corriente cerca del fondo. Esto surge a partir de la estimación de variables hidráulicas tales como la tensión de corte de fondo (o su equivalente la velocidad de corte) y el número de Reynolds de fricción.
- Lo anterior se estableció en base al extenso re-análisis de los datos tomados durante más de 25 años procedentes de 27 ríos diferentes del hidrosistema del río Paraná (Capítulo 2), que permitió establecer límites parciales (baja densidad) y totales (densidad cero), así como los rangos óptimos de distribución de la especie clave y dominante del bentos de cauces con fondos arenosos de este hidrosistema (*N. bonettoi*), considerando además

diversas variables ambientales (las hidráulicas citadas, sedimentológicas y químicas). Es decir, se consiguió determinar con precisión los requerimientos ecológicos de esta especie. Estos resultados permitieron guiar los sucesivos muestreos de detalle sobre dunas y meandros de modo de realizarlos en áreas químicamente favorables, es decir dentro del rango óptimo establecido, lo que permitió “aislar” el efecto de la hidráulica y del sedimento respecto de otros factores tales como conductividad, pH, oxígeno disuelto, temperatura y transparencia del agua.

- La densidad de *N. bonettoi* (y en general, por extrapolación, de todo el ensamble bentónico) se asocia con las variables hidráulicas siguiendo una tendencia en "forma de campana", es decir, existe un rango óptimo de estas variables donde la densidad de la especie es más elevada. Las más bajas densidades están asociadas a la rama izquierda de esta distribución debido a los tamaños finos de las partículas lo cual distorsiona el entorno óptimo intersticial (vinculado a un determinado tamaño de las partículas de arena) para las especies. Del otro lado, sobre la rama derecha, los altos niveles de turbulencia dan cuenta de la baja densidad, aún con adecuados porcentajes de arena sobre el fondo. Estos tipos de distribución han sido frecuentemente descriptos en diversos estudios ecológicos.
- Algunas de las variables hidráulicas que resultan significativas para explicar la distribución bentónica en ríos de bajo orden no aportan mayor información en estudios eco-hidráulicos en grandes ríos (por ejemplo, el número de Froude, número de Reynolds y el radio hidráulico), puesto que son representativas de las condiciones globales de la corriente (a nivel de sección) y dicen poco acerca de sus características cerca del fondo (del punto de muestreo).
- Por tratarse el Capítulo 2 de resultados obtenidos a partir de información de estudios previos, no fue posible precisar el lugar exacto sobre el fondo donde fue recolectada cada muestra bentónica. En consecuencia, y considerando la aparentemente inexplicable ausencia de *N. bonettoi* en el 16% de los casos mencionados en ese capítulo, podría conjeturarse que ella sea, en parte, consecuencia de una casual caída de la draga sobre la

cara de aguas arriba de una eventual duna sobre el thalweg, donde las condiciones turbulentas son extremadamente elevadas y la densidad bentónica prácticamente nula (Capítulo 4.2).

*Efectos de escala (cauce principal y dunas)*

- Las distribuciones de macroinvertebrados bentónicos varían según las diferentes escalas espaciales sobre el fondo arenoso del cauce activo en grandes ríos. Por este motivo, es necesario considerar enfoques a nivel de meso-escala (ubicación de las dunas) y a micro-escala (ubicación sobre la duna) si se pretende el entendimiento de la vinculación de los procesos hidro- morfo- dinámicos con los organismos bentónicos.
- Existe una clara preferencia de parte de los macroinvertebrados bentónicos del cauce activo en grandes ríos por habitar aquellos lugares donde las condiciones hidráulicas son menos rigurosas.
- Las dunas del cauce activo del río Paraná se comportan como biotopos hidráulicos (según la definición propuesta por Wadeson, 1994) a escala de meso-hábitat, donde las densidades bentónicas varían principalmente según la ubicación de las dunas en el cauce.
- A nivel de esa escala, las dunas situadas en la región del thalweg están sometidas a las más altas tensiones de corte y números de movilidad, respecto de las dunas que se encuentran fuera de esta área. En consecuencia, se registran densidades de macroinvertebrados bentónicos considerablemente más bajas sobre las primeras.
- También se registran diferencias en la densidad bentónica a escala de micro-hábitat, es decir, a lo largo de las dunas. Las condiciones hidráulicas varían entre la cara de aguas arriba, cresta y valle de cada duna. Las densidades más altas son encontradas en los valles, donde las tensiones corte son menores, especialmente cuando se produce separación del flujo (dunas fuera del thalweg y con ángulos relativamente mayores de inclinación de la cara de aguas abajo). Las más bajas densidades (incluyendo valores nulos) se registran al inicio de la cara de aguas arriba, donde resultados de

investigaciones disponibles sugieren que las fluctuaciones turbulentas son las más grandes, lo que lleva a una gran perturbación de los sedimentos de fondo.

- Se han registrado pequeñas dunas superpuestas a lo largo de las dunas del cauce activo del Paraná Medio, incluso en el valle de las dunas sobre el thalweg. Estas pequeñas dunas pueden formar micro-hábitats de escalas espaciales aún más pequeñas que podrían influir sobre la distribución del bentos.
- La importancia de los efectos 3D sobre la morfología de las grandes dunas en el flujo cercano al fondo y en el comportamiento y adaptaciones de los organismos frente a estas condiciones hidráulicas, son factores adicionales no considerados aquí.
- Las condiciones hidráulicas sobre la cresta de la forma de fondo del río Spree (un río europeo de bajo orden y artificialmente regulado), son menos acentuadas y levemente diferentes de las registradas sobre la cara de aguas arriba y aguas abajo. Ello podría explicar la mayor densidad bentónica (si bien estadísticamente no significativa), allí encontrada. Cabe señalar que la duna en cuestión del Spree es diferente de las del Paraná en el sentido de su simetría, con baja altura en relación con su longitud y ángulos muy reducidos en ambas caras de aguas arriba y abajo, todo lo cual podría atribuirse a la condición regulada del río.
- Poco se sabe acerca del comportamiento de los macroinvertebrados bentónicos cuando están expuestos a las fuertes corrientes cercanas al fondo en grandes ríos, especialmente en los micro-hábitat más perturbados. Se proponen las siguientes cuatro hipótesis sobre este particular: i, la fauna bentónica comienza un movimiento descendente en el sustrato entre los espacios intersticiales; ii, destrucción de los individuos debido a las crecientes colisiones entre partículas de arena cerca del fondo; iii, el barrido y consecuente deriva de los organismos bentónicos (puesta en suspensión) debido a las altas fuerzas turbulentas que actúan sobre el fondo; y finalmente iv, la ocurrencia simultánea de los hechos anteriores.

### *Meandros y bentos*

- En el meandro estudiado del río Paraguay el mayor estrés hidráulico sobre el fondo ocurre en el pozo de erosión, con máximas profundidades y una marcada disminución de la densidad bentónica. El aumento significativo en la concentración de sedimentos gruesos en suspensión (arenas), sobre este pozo de erosión contribuye a explicar la baja densidad del bentos registrada allí si se considera que en estas zonas las continuas coaliciones entre granos de arena en movimiento podrían ocasionar el daño y consecuente muerte de los invertebrados presentes en ese sitio (ver Capítulo 4.2, hipótesis ii).
- A diferencia del Paraguay, en el meandro del río Spree, el sector de la hoya registra los menores valores de velocidad del escurrimiento lo cual podría atribuirse a las condiciones particulares del flujo de esta corriente europea, fuertemente antropizada. Como consecuencia, las más altas densidades de invertebrados ocurren sobre esta zona del meandro.
- Se advierte que a pesar de los resultados contrapuestos encontrados en las dunas del río Paraná y meandro del Paraguay (grandes escalas espaciales), con las correspondientes unidades morfológicas del Spree (río pequeño y regulado), es destacable que en ambos casos la distribución de la fauna bentónica (a pesar de pertenecer a grupos taxonómicos diferentes) está en similar relación con las condiciones hidráulicas imperantes en cada caso. Es decir, los organismos bentónicos en los dos tipos de corrientes prefieren habitar zonas con condiciones hidráulicas menos rigurosas. Esto no es un hecho menor, por el contrario representa el registro de unos de los primeros patrones eco-hidráulicos de distribución de la comunidad bentónica observado tanto en grandes ríos sudamericanos como en un río europeo de bajo orden (Capítulos 5 y 6).

### *Adaptaciones morfológicas*

- La reducción del tamaño corporal, junto con un incremento en el peso del organismo (por ingestión o adhesión de partículas de sedimento) parecen ser las estrategias adaptativas dominantes en grandes corrientes (junto con las acciones implícitas en las hipótesis mencionadas más arriba). Si bien estas estrategias tendientes a *evitar* la corriente son

hasta el momento las únicas observadas en grandes ríos, la mayoría de los estudios realizados en ríos de bajo orden detallan estrategias de los organismos para *enfrentar* la corriente (ver Capítulo 7).

#### *Líneas de investigación futura*

- Precisar el papel de las pequeñas dunas superpuestas en las grandes dunas sobre la distribución del bentos. Las nuevas tecnologías para el posicionamiento de embarcaciones en grandes corrientes, junto con avances teóricos en dinámica de dunas, son claves para posibilitar este tipo de indagaciones.
- Similares avances metodológicos y teóricos contribuirían también a echar luz sobre los eventuales efectos 3D del flujo en los organismos del fondo.
- Verificación de la/s hipótesis más probable/s de las planteadas en cuanto al comportamiento de los macro-invertebrados del bentos frente a fuertes corrientes del fondo.
- Definición con mayor precisión si la adaptación morfológica de ingesta de granos, definida así en este estudio, es exclusiva para la corriente o actúa eventualmente como recurso alimentario (o para ambas cuestiones a la vez).
- Por último, futuros estudios de biomonitoreos (incluyendo el desarrollo de modelos e índices bióticos) en grandes ríos deberían beneficiarse con la información expuesta aquí considerando que ésta caracteriza el entorno físico natural del bentos en este tipo de ambientes, información imprescindible en ese tipo de investigaciones.



## Referencias bibliográficas

- Acreman, M.C. (2001) *Hydro-Ecology: Linking Hydrology and Aquatic Ecology*, International Association of Hydrological Sciences (IAHS), Publication n° 266, IAHS Press: Wallingford, p.162.
- Alarcón, J.J.; Szupiany, R.; Montagnini, M.D.; Gaudin, H.; Prendes, H.H.; y Amsler, M. *Evaluación del transporte de sedimentos en el tramo medio del río Paraná*. I Simposio Regional sobre Hidráulica de Ríos. 2003. Ezeiza, Argentina.
- Alvarez, M.T.; Fernandez, S.; Mariano, A.C.; Pimenta, M.T.; Calrão, B.; y Gonzaga, A. (2000b) *Monitorização batimétrica de Albufeiras: aspectos metodológicos*. Lisboa, disponible en: [http://snir.inag.pt/snirh/estudos\\_proj/portugues/docs](http://snir.inag.pt/snirh/estudos_proj/portugues/docs).
- Alvarez, M.T.; Fernandez, S.; Mariano, A.C.; y Pimenta, M.T. (2000a) *Monitorização batimétrica para gestão de Albufeiras: estudo piloto*. Lisboa, disponible en: [http://snir.inag.pt/snirh/estudos\\_proj/portugues/docs](http://snir.inag.pt/snirh/estudos_proj/portugues/docs).
- Ambühl, H. (1959) *Die Bedeutung der Strömung als ökologischer Faktor*. Schweiz. Zeitschrift Hydrobiologie, 21: 133-264.
- Amsler, M.; and Prendes, H.H. (2000) *Transporte de sedimentos y procesos fluviales asociados (Capítulo 5)*. En: *El río Paraná en su tramos medio. Contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura* (Eds.: Paoli C.; & Schreider, M.) Tomo 1: 233-306. Centro de publicación, Universidad Nacional del Litoral. Santa Fe. Argentina.
- Amsler, M.; and Schreider, M. (1999) *Dunes height prediction at floods in the Paraná River, Argentina*. En: *River Sedimentation - Theory and Applications* (Eds.: Jayawardena, A.W.; Lee, J.H.W.; and Wang, Z.Y.), A.A. Balkena. Rotterdam, 615-620.
- Amsler, M.; and Schreider, M. *Aspectos hidráulicos de la superposición de formas de fondo en el río Paraná (Argentina)*. XV Congreso Latinoamericano de Hidráulica. Soc. Colombiana de ingenieros, Asociación Internacional de Investigaciones Hidráulicas. Cartagena: Colombia, 1992. 3: 39-48.

- Amsler, M.; y Gaudin, H. *Influencia de la superimposición de dunas e el transporte de la carga de fondo en el río Paraná*. XV Congreso Nacional del Agua. 1994. La Plata. Argentina.
- Amsler, M.; y Schreider, M. *Perfiles observados de velocidad y resistencia total al escurrimiento en una Sección del río Paraná*. XII Congreso Latinoamericano de Hidráulica (IAHR). San Pablo: Brasil, 1986. 3: 276-293.
- Armitage, P.D. (1977) *Development of the macro-invertebrate fauna of Cow Green Reservoir (Upper Teesdale) in the first 5 years of its existence*. *Freshwater Biol.*, 7: 441-454.
- Armitage, P.D.; Pardo, I.; y Brownm, A. (1995) *Temporal constancy of faunal assemblages in mesohabitats-application to management*. *Arch. Hydrobiol.*, 133: 367-387.
- Armitage, P.D.; y Pardo, I. (1995) *Impact assessment of regulation at the reach level using macroinvertebrate information from mesohabitats*. *Regul. Rivers: Res. Manage.*, 10: 147-158.
- Baird, A.J.; & Wilby, R.L. (1999) *Eco-Hydrology: Plants and Water in Terrestrial and Aquatic Environments*. Routledge: London. p.402.
- Barkdoll, B.D.; Ettema, R.; and Odgaard, A.J. (1999) *Sediment Control at Lateral Diversions: Limits and Enhancements to Vane Use*. *J. Hydr. Eng. Div-ASCE*, 125: 862-870.
- Baxter, G. (1961) *River utilisation and the preservation of migratory fish lite*. *Proc. Instn. Civil Engrs.*, 18: 225-244.
- Berg, H.B. (1995) *Larval food and feeding behaviour*. En: *The Chironomidae: biology and ecology of nonbiting midges* (Eds.: Armitage, P.D.; Cranston, P.S.; & Pinder, L.C.V.) Chapman & Hall, London, p.571.
- Bertoldi de Pomar, H.; Copes, C.; Ezcurra de Drago, I.; and Marchese, M. (1986) *Características limnológicas del Río Paraná y sus principales tributarios en el tramo Goya-Diamante. Los sedimentos y su fauna*. *Revista asociación Ciencias Naturales del Litoral*, 17: 79-97.
- Best, J.L. (2005) *The fluid dynamics of river dunes: A review and some future research directions*. *J. Geophys. Res.*, doi: 10.1029/2004JF000218.

- Best, J.L.; y Kostaschuk, R.A. (2002) *An experimental study of turbulent flow over a low-angle dune*. J. Geophys. Res., doi: 10.1029/2000JC000294.
- Bij de Vaate, A.; Jazdzewski, K.; Ketelaars, H.A.M.; Gollasch, S.; and Van der Velde, G. (2002) *Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 59: 1159-1174.
- Bojanich, E.; y Risiga, A. (1981) *Aguas subterráneas de la provincia de Santa Fe*. GAEA, Ser. Especial, 9: 71-101.
- Bond, B. (2003) *Hydrology and ecology meet-and the meeting is good*. Hydrol. Process., 17: 2087–2089.
- Bonell, M. (2002) *Ecohydrology: a completely new idea?* Hydrol. Sci. J., 47: 809–810.
- Bonetto, A.A.; Varela, M.E.; y Bechara, J.A. (1985) *El bentos del Paraná Medio en el tramo Corrientes-Esquina*. Ecosur, 12: 37-57.
- Borchardt, D. (1993) *Effects of flow and refugia on drift loss of benthic macroinvertebrates: implications for habitat restoration in lowland streams*. Freshwater Biol., 29: 221-227.
- Bournaud, M. ; Tachet, H. ; y Roux, A.L. (1987) *The effects of seasonal and hydrological influences on the macroinvertebrates of the Rhône River, France II. Ecological Aspects*. Arch. Hydrobiol. Supplement, 76: 25-51.
- Boyero, L. (2005) *Multiscale variation in the functional composition of stream macroinvertebrate communities in low-order mountain streams*. Limnetica, 24: 245-250.
- Boyero, L.; y Bosch, J. (2004) *The effect of riffle-scale environmental variability on macroinvertebrate assemblages in a tropical stream*. Hydrobiologia, 524: 125-132.
- Brandimarte, A.; y Shimizu, G.Y. (1996) *Temporal and spatial variations in littoral benthic communities of Paraibuna reservoir (São Paulo, Brazil)*. Trop. Ecol., 37: 215-222.
- Brandimarte, A.L.; Anaya, M.; & Shimizu, G.Y. (1999) *Comunidade de Invertebrados Bentônicos nas Fases Pré-e-Pós Enchimento em Reservatórios: Um Estudo de Caso no Reservatório de Aproveitamento Múltiplo do Rio-Guaçu (SP)*. En: *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais, FUNDIBIO/FAPESP* (Ed.: Henry, R.). Botucatu, Brasil: 375-408.

- Bridge, J.S. (2003) *Rivers and Floodplains: Forms, Processes and Sedimentary Record*. Blackwell Science Ltd, Oxford, UK. p.491.
- Brinkhurst, R.O.; and Marchese, M.R. (1992) *Guide to the freshwater aquatic Oligochaeta of South and Central America*. Asociación Ciencias naturales del Litoral, Colección CLIMAX No 6, Santo Tomé, Argentina: 1-179.
- Brittain, J.E.; & Eikeland, T. (1988) *Invertebrate drift - A review*. Hydrobiologia, 166:77-93.
- Brooks, A.J.; Haeusler, T.; Reinfelds, I.; & Williams, S. 2005. *Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles*. Freshwater Biol., 50: 331-344.
- Callaghan, F.M.; Cooper, G.G.; Nikora, V.I.; Lamouroux, N.; Statzner, B.; Sagnes, P.; Radford, J.; Malet, E.; Biggs, B.J.F. (2007) *A submersible device for measuring drag forces on aquatic plants and other organisms*. New Zeal. J. Mar. Fresh., 41: 119-127.
- Carling, P.A. (1992) *The nature of the fluid boundary layer and the selection of parameters for benthic ecology*. Freshwater Biol., 28: 273-284.
- Carling, P.A.; Williams, J.J.; Gözl, E.; and Kelsey, A.D. (2000) *The morphodynamics of fluvial sand dunes in the River Rhine, near Mainz, Germany. II. Hydrodynamics and sediment transport*. Sedimentology, 47: 253-278.
- Carson, M.A. (1986) *Characteristics of high-energy meander-ing rivers: the Canterbury Plains, New Zealand*. Geol. Soc. Am. Bull., 97: 886-895.
- CER; Center for Ecohydraulics Research (2006) *Ecohydraulics definition*, disponible on-line en <http://www.uidaho.edu/ecohydraulics/ecohydraulics.shtml>.
- Chance, M.M.; & Craig, D.A. (1986) *Hydrodynamics and behaviour of Simuliidae larvae (Diptera)*. Can. J. Zool. 64: 1295-1309.
- Chow, V.T. (1959) *Open-channel hydraulics*. McGraw Hill, Kogakusha Ltd. Tokio, Japan. p.680.
- Church, M. (1992) Channel morphology and typology. In The Rivers Handbook. Calow P, Petts GE (eds). Blackwell Scientific Publications: Oxford, UK, 126-143.
- Clifford, N. J.; Acreman, M. C.; Booker, D. J. (2008) *Hydrological and hydraulic aspects of restoration uncertainty for ecological purposes*. En: *River restoration* (Eds: Darby, S.; Sear, D) John Wiley & Sons Ltd, 105-138.

- Cobb, D.G.; Galloway, T.D.; Flannagan, J.F. (1992) *Effects of discharge and substrate stability on density and species composition of stream insects*. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 49: 1788-1795.
- Darby, S.E.; & Delbono, I. (2002) *A model of equilibrium bed topography for meander bends with erodible banks*, Earth Surf. Proc. Land., 27: 1057-1085.
- Darby, S.E.; Alabyan, A.M.; & Van de Wiel, M.J. (2002) *Numerical simulation of bank erosion and channel migration in meandering rivers*. Water Resour. Res., doi:10.1029/2001WR000602.
- Darby, S.E.; Gessler, D.; & Thorne, C.R. (2000) *Computer program for stability analysis of steep, cohesive riverbanks*. Earth Surf. Proc. Land., 25: 175-190.
- Darrigran G, Damborenea MC, Penchaszadeh P, Taraborelli, C (2003) *Reproductive stabilization of Limnoperna fortunei (Bivalvia Mytilidae) after ten years of invasion in the Americas*. J. Shellfish Res. 22(1): 141-146.
- Davis, J.A. (1986) *Boundary layers, flow micro-environments and stream benthos*. En: *Limnology in Australia* (Eds: DeDecker, P; Williams, W.D.) Commonwealth Scientific and Industrial Research Organization, Melbourne, Australia, 293-312.
- Demuren, A.O.; and Rodi, W. (1986) *Calculation of flow and pollutant dispersion in meandering channels*. J. Fluid Mech., 172: 63-92.
- Doberstein, C.P.; Karr, J.R.; y Conquest, L.L. (2000) *The effect of fixed-count subsampling on macroinvertebrate biomonitoring in small streams*. Freshwater Biol., 44: 355-371.
- Dodds, G.S.; and Hisaw, F.L. (1924) *Ecological studies of aquatic insects. Adaptations of mayfly nymphs to swift streams*. Ecology, 5: 137-148.
- Doeg, T.J.; Marchant, R.; Douglas, M.; & Lake, P.S. (1989) *Experimental colonization of sand, gravel and stones by macroinvertebrates in the Acheron River, southeastern Australia*. Freshwater Biol., 22:57-64.
- Doledec, S.; Lamouroux, N.; Fuchs, U.; & Merigoux, S. (2007) *Modelling the hydraulic preferences of benthic macroinvertebrates in small European streams*. Freshwater Biol., 52: 145-164.
- Downes, B.J.; Lake, P.S.; & Schreiber, E. (1993) *Spatial variation in the distribution of stream invertebrates: implications of patchiness for models of community organization*. Freshwater Biol., 30:119-132.

- Downing, J.A. (1979) *Aggregation, transformation, and design of sampling programs*. Board Can. Journal of Fisheries, 36: 1454-1463.
- Drago, E.C. (1977) *Campaña "Keratella I" a lo largo del Río Paraná Medio. II: Formas del lecho en su cauce principal*. Revista Asociación Ciencias Naturales del Litoral 8: 57-62.
- Drago, E.C. (1990) *Geomorphology of large alluvial rivers: lower Paraguay and middle Paraná*. Interciencia, 15: 378-387.
- Drago, E.C.; and Amsler, M.L. (1998) *Bed sediment characteristics in the Paraná and Paraguay rivers*. Water Int., 23: 174-183.
- Drago, E.C.; Ezcurra de Drago, I.; Oliveros, O.; y Paira, A.R. (2003) *Aquatic habitats, fish and invertebrate assemblages of the middle Paraná river*. Amazoniana, 17: 291-341.
- Duc, B.M.; Wenka, T.A.; & Rodi, W. (2004) *Numerical modeling of bed deformation in laboratory channels*. J. Hydr. Eng. Div-ASCE, 130: 894-904.
- Dunbar, M.J.; & Acreman, M.C. (2001) *Applied hydro-ecological sciences for the twenty-first century*. En: *Hydro-Ecology: Linking Hydrology and Aquatic Ecology*, (Eds: Acreman, M.C.) IAHS Publication no. 266. IAHS Press: Wallingford; 1-17.
- Eagleson, P.S. (1978) *Climate, soil and vegetation. Introduction to water balance dynamics*. Water Resour. Res., 14: 705-712.
- Elliot, J.M. (1977) *Statistical analysis of samples of benthic invertebrates*. Freshwater Biological Association. Scientific Publication No. 25. Second Edition, p. 157.
- Engel, P. (1981) *Length of flow separation over dunes*. J. Hydr. Eng. Div-ASCE, 107: 1133-1143.
- Engelund, F. (1967) *Closure to hydraulic resistance of alluvial streams*. J. Hydr. Eng. Div.-ASCE. 93: 287-296.
- Engelund, F.; and Fredsøe, J. (1976) *A sediment transport model for straight alluvial channel*. Nord. Hydrol., 7: 293-306.
- Ezcurra de Drago, I. (1980) *Campaña limnológica Keratella I en el río Paraná Medio. Complejo bentónico del río y ambientes leníticos asociados*. Ecología, 4: 89-101.
- Ezcurra de Drago, I.; Marchese, M.; & Wantzen, M. (2004) *Benthos of a large neotropical river: spatial patterns and species assemblages in the Lower Paraguay and its floodplains*. Arch. Hydrobiol., 160: 347-374.

- Ezcurra de Drago, I., L. Montalto y O. B. Oliveros (2006) *Desarrollo y ecología larval de Limnoperna fortunei (Dunker, 1857)*. En: *Bioinvasión del Mejillón Dorado en el continente americano*. Editorial de la Universidad de La Plata (Eds.: Darrigran, G y C. Damborenea). La Plata, prov. de Buenos Aires, Argentina, p.219.
- Ezcurra de Drago, I.; Marchese, M.; y Montalto, L. (2007) *Benthic Invertebrates*. En: *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, H.C.; y Parma, M.J.) Springer-Verlag Berlín, Alemania, p.382.
- Fili, M.F. (1986) *Geohydrology of the region affected by the Paraná Medio. Multipurpose Developmental*. Proc. Fifth Int. Cong. Int. Assoc. Eng. Geol. 1417-1422.
- Fischer, H.; Sukhodolov, A.; Wilczek, S.; & Engelhardt, C. (2003) *Effects of flow dynamics and sediment movement on microbial activity in a lowland river*. River Res. Appl., 19: 473-482.
- Fisher, S.G.; Heffernan, J.B.; Sponseller; Welter, J. (2006) *Functional ecomorphology: Feedbacks between form and function in fluvial landscape ecosystems*. Geomorphology, 89: 84-96.
- Frothingham, K.M.; and Rhoads, B.L. (2003) *Three-dimensional flow structure and channel change in an asymmetrical compound meander loop, Embarras River, Illinois*. Earth Surf. Proc. Land., 28: 625-644.
- Frutiger, A.; y Schib, J.L. (1993) *Limitations of FST hemispheres in lotic benthos research*. Freshwater Biol., 30: 463-474.
- Fuller, R.L.; y Rand, P.S. (1990) *Influence of substrate type on vulnerability of prey to predacious aquatic insects*. J. N. Am. Benthol. Soc., 9: 1-8.
- Gabel, S.L. (1993) *Geometry and kinematics of dunes during steady and unsteady flows in the Calamus River, Nebraska, USA*. Sedimentology, 40: 237-269.
- García, M.H. (2008) *Sediment transport and morphodynamics*. En: *Sedimentation Engineering. Manuals and Reports on Engineering Practice No 110* (Eds.: M. Garcia), ASCE, Reston, Va, USA. p.1132.
- Garritsen, A.C. (1993) *Linking hydrological and ecological models*. En: *The Use of Hydro-ecological Models in the Netherlands* (Eds: Mooghar, C.T.; & Posthumus, C.) Proceedings and Information n°. 47, TNO Committee on Hydrological Research, Delft, The Netherlands, 67-79.

- GEES; Geography, Earth, and Environmental Sciences (2006) *Hydroecology definition* University of Birmingham, disponible on-line en <http://www.gees.bham.ac.uk/research/hydroecology/>.
- Gentile, C.A.; y Rimoldi, H.V. *Mesopotamia*. II Simposio de Geología Regional Argentina. Academia Nacional de Ciencias, Córdoba: Argentina, 1979, 185-223.
- Giacosa, R.E.; Paoli, C.U.; y Cacik, P. (2000) *Conocimiento del régimen hidrológico*. En: *El río Paraná en su tramo medio. Contribución al conocimiento y prácticas ingenieriles en un gran río de llanura* (Eds.: Paoli, C.; y Schreider, M.I.) Volumen 1. Centro de Publicaciones. Universidad Nacional del Litoral. Santa Fe. Argentina. p.301.
- Godillot, R.; and Caussade, B. (2001) *Interplay between turbulence and periphyton in rough open-channel flow*, J. Hydraul. Res., 39: 227-239.
- Gore, J.A. (1983) *Considerations of size related flow preferences among macroinvertebrates used in instream flow studies*. En: *Developments in ecology and environmental quality, Vol. II*. (Ed.: Shoval, H.J.) Balaban Internat. Publ., Jerusalem: 389-398.
- Grinvald, D.I.; and Nikora, V.I. (1988) *River Turbulence*. Hydrometeoizdat: Leningrad (USSR), p.152.
- Growns, I.O.; y Davis, J.A. (1994) *Longitudinal changes in near-bed flows and macroinvertebrate communities in a Western Australian stream*. J. N. Am. Benthol. Soc., 13: 417-438.
- Gurtz, M.E.; y Wallace, J.B. (1984) *Substrate-mediated response of stream invertebrates to disturbance*. Ecology, 65: 1556-1569.
- Hack, J.T.; & Goodlett, J.C. (1960) *Geomorphology and forest ecology of a mountain region in the central Appalachians*. United States Geological Survey Professional Papers, USA, p.347.
- Hannah, D.M.; Wood, P.J.; and Sadler, J.P. (2004) *Ecohydrology and hydroecology: A 'new paradigm'?* Hydrol. Process. 18: 3439-3445.
- Harper, D.M.; Smith, C.D.; Barham, P.; & Howells, R. (1995) *The ecological basis for management of the natural river environment*. En: *The Ecological Basis for River Management* (Eds.: Harper, D.M.; & Ferguson, A.J.D), John Wiley & Sons, Chichester, 219-238.



- Harper, D.M.; Smith, C.D.; Kemp, J.L.; & Crosa, G.A. (1998) *The use of 'functional habitats' in the conservation, management and rehabilitation of rivers*. En: *Advances in River Bottom Ecology* (Eds.: Bretschko, G.; & Helesic, J.). Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 315-326.
- Hart, D.D.; Clark, B.D.; and Jasentuliyana; A. (1996) *Fine-scale field measurement of benthic flow environments inhabited by stream invertebrates*. *Limnol. Oceanogr.*, 41: 297-308.
- Henderson, F. M. (1966) *Open channel Flow*. Mac Millan Publishing Co. Inc., New York: United States, p.522.
- Herricks, E.; and Suen, J. *Ecological Design in Taiwan's Rivers: Performance Expectations. Considering Hydrologic Variability*. International Workshop on Ecohydraulics and Eco-rivers Engineering. 2003. Taipei, Taiwan.
- Hill, M.; & H. Gauch. (1980) *Detrended correspondence analysis. An improved ordination technique*. *Vegetatio*, 42:47-58.
- Hino, M. (1977) *Eco-hydraulics, an attempt*. Tech. Report no. 22, Department of Civil Engineering, Tokyo Institute of Hydrology, 29-59.
- Holomuzki, J.; y Messier, S.H. (1993) *Habitat selection by the stream mayfly Paraleptophlebia guttata*. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 12: 126-135.
- Hooghart, J. C.; & Posthumus, C.W.S. (1993) *The Use of Hydro-ecological Models in the Netherlands*. Proceedings and Information no. 47, TNO Committee on Hydrological Research, Delft, The Netherlands.
- Hora, S.L. (1930) *Ecology, bionomics and evolution of the torrential fauna, with special reference to the organs of attachment*. *Phil. Trans. R. Soc. London Ser. B*, 218: 171-282.
- Horne, P.A.; Bennison, G.; y Davis, J. (1992) *The water velocity preferences of Austrosimulium furiosum and Simulium ornatipes (Diptera: Simuliidae) larvae, and the implications for micro-habitat partitioning*. *Hydrobiologia*, 230: 31-36.
- Hubault, E. (1927) *Contribution à l'étude des invertébrés torrenticoles*. *Bull. Biol. France Belg. Suppl.* 9: 1-390.
- Hynes, H.B.N. (1970) *The Ecology of Running Waters*. Liverpool University Press: Liverpool, UK. p.555.

- Hynes, H.B.N. (1983) *Groundwater and stream ecology*. Hydrobiologia, 100: 93-99.
- Ikeda, S.; Parker, G.; & Sawai, K. (1981) *Bend theory of river meanders. Part 1. Linear development*. J. Fluid Mech., 112, 363-377.
- Ikeda, S.; Yamasaka, M.; & Kennedy, J.F. (1990) *Three-dimensional fully-developed shallow-water flow in mildly curved bends*. Fluid Dynamics Research 6, JSFM, North-Holland, 155-173.
- Jackson, R.G. (1976), *Sedimentological and fluid-dynamic implications of the turbulent bursting phenomenon in geophysical flows*. J. Fluid Mechanics, 77: 531-560.
- Johannesson, H.; & Parker, G. (1989) *Velocity redistribution in meandering rivers*. J. Hydr. Eng. Div-ASCE, 115: 1019-1039.
- Jorde, K.; & Bratrich, C. (1998) *River bed morphology and flow regulation in diverted stream effects on bottom shear patterns and hydraulic habitat*. En: *Advances in River Bottom Ecology* (Eds.: Bretschko, G.; & Helesic, J.) Backhuys Publishers, Leiden, Netherlands, 47-63.
- Jowett, I.G. (2003) *Hydraulic constraints on habitat suitability for benthic invertebrates in gravel-bed rivers*. River Res. Appl., 19: 495-507.
- Kadota, A.; and Nezu, I. (1999) *Three-dimensional structure of space-time correlation on coherent vortices generated behind dune crest*. J. Hydraul. Res., 37: 59-80.
- Kawamura, S.; Hasegawa, K.; & Yuping, Z. *Hydraulic environment feature of step-pool systems and habitat of benthos. A case in the Gunbetsu river*. Symposium on River, Coastal and Estuarine Morphodynamics. 2003. Barcelona.
- Kemp, J.L.; Harper, D.M. and Crosa, G.A. (2000) *The habitat-scale ecohydraulics of rivers*. Ecol. Eng., 16: 17-29.
- King, R.S.; y Richardson, C.J. (2002) *Evaluating subsampling approaches and macroinvertebrate taxonomic resolution for wetland bioassessment*. J. N. Am. Benthol. Soc., 21: 150-171.
- Kititsyna, L.A. (1980) *Ecological and physiological peculiarities of Dikerogammarus haemobaphes (Eichw.) in the region of the Tripolye State Supercentral Electric Station heated water discharge*. Hidrobiologicheskij Zhurnal, 16: 77-85.
- Knighton, D. (1984) *Fluvial forms and processes*. Baltimore, Maryland. Edward Arnold, p.218.

- Kostaschuk, R.A. (2000) *A field study of turbulence and sediment dynamics over subaqueous dunes with flow separation*. *Sedimentology*, 47: 519-531.
- Kostaschuk, R.A.; & Villard, P.V. (1996) *Flow and sediment transport over large subaqueous dunes: Fraser River, Canada*. *Sedimentology*, 43: 849-863.
- Kostaschuk, R.A.; Villard, P.W.; and Best, J. (2004) *Measuring velocity and shear stress over dunes with an acoustic Doppler profiler*. *J. Hydraul. Res.*, 130: 932-936.
- Kovach, K. (2002) *Multivariate Statistical Package (MVSP 3.1)*. Kovach Computing Services. Wales, UK.
- Kundzewicz, Z.W. (2002) *Ecohydrology-seeking consensus on interpretation of the notion*. *Hydrolog. Sci. J.*, 47: 799-804.
- Lancaster, J.; & Belyea, L.R. (1997) *Nested hierarchies and scale-dependence of mechanisms of flow refugium use*. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 16: 221-238.
- Lancaster, J.; & Hildrew, A.G. (1993) *Characterizing in stream flow refugia*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 1663-1675.
- Lancaster, J.; y Belyea, L.R. (1997) *Nested hierarchies and scale-dependence of mechanisms of flow refugium use*. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 16: 221-238.
- Lancaster, J.; y Hildrew, A.G. (1993) *Characterizing in stream flow refugia*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 50: 1663-1675.
- Latrubesse, E.M. (2008) *Patterns of anabranching channels: the ultimate end-meander adjustment of mega rivers*. *Geomorphology*, doi:10.1016/j.geomorph.2008.05.035.
- Leclerc, M. *Ecohydraulics, last frontier for fluvial hydraulics: research challenges and multidisciplinary perspectives*. Proceedings of RiverFlow 2002 Conference, Louvain-la-Neuve, Belgium.
- Leliavsky, S. (1964) *Introducción a la hidráulica fluvial*. Ediciones Omega, S.A. Barcelona. España, p.155.
- Leschziner, M.; & Rodi, W. (1981) *Calculation of strongly curved open channel flow*. *J. Hydr. Eng. Div-ASCE*, 107: 1111-1112.
- Levy, J.K., Hipel K.W.; & Kilgour, D.M. (2000) *Using environmental indicators to quantify the robustness of policy alternatives to uncertainty*, *Ecol. Model.*, 130: 79–86.

- Li, J.; Herlihy, A.; Gerth, W.; Kauffman, P.; Gregory, S.; Urquhart, S.; & Larsen, D.P. (2001) *Variability in stream macroinvertebrates at multiple spatial scales*. *Freshwater Biol.*, 46: 87-97.
- Lyn, D.A. (2008) *Turbulence models for sediment transport engineering*. En: *Sedimentation Engineering: 763-825. ASCE Manuals and Reports on Engineering Practice No 110* (Eds.: M.H. Garcia). Reston, Va, USA.
- Mangini, S.; Prendes, H.H.; Amsler, M.L.; y Huespe, J. (2003) *Importancia de la floculación en la sedimentación de la carga de lavado en ambientes del río Paraná, Argentina*. *Ing. Hidr. en México*, 18: 55-69.
- Marchese, M. (1981) *Contribución al conocimiento del complejo bentónico del río Paraná medio*. *Ecología*, 6: 55-65.
- Marchese, M. (1984) *Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del Río Paraná*. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 15: 157-174.
- Marchese, M. (1987) *The ecology of some benthic Oligochaeta from the Paraná River*. *Hydrobiologia*, 155: 209-214.
- Marchese, M. (1994) *Population dynamics of Narapa bonettoi Righi and Varela, 1983 (Oligochaeta: Narapidae) from the main channel of the Middle Paraná River, Argentina*. *Hydrobiologia*, 278: 303-308.
- Marchese, M.; y Ezcurra de Drago, I. (1983) *Zoobentos de los principales tributarios del Río Paraná medio en el tramo Goya-Diamante. Su relación con el cauce principal y cauces secundarios*. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral*, 14: 95-109.
- Marchese, M.; & Ezcurra de Drago, I. (1992) *Benthos of the lotic environments in the Middle Paraná River system: Transverse zonation*. *Hydrobiologia*, 237: 1-13.
- Marchese, M.; Ezcurra de Drago, I.; & Drago, E. (2002) *Benthic macroinvertebrates and physical Habitat relationship in the Paraná flood-plain system*. *The Ecohydrology of South American Rivers and wetlands. IAHS Special Publication*, 7: 111-132.
- Marchese, M.; Wantzen, M.; y Ezcurra de Drago, I. (2005) *Benthic invertebrate assemblages and species diversity patterns of the Upper Paraguay River*. *River Res. Appl.*, 21: 485-499.

- Mattar, M. (2002) *Estructura del flujo medio y de la turbulencia inducida por formas de fondo superimpuestas a dunas bidimensionales*. MSc. Tesis. Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas, Universidad Nacional del Litoral. p.187.
- McGarigal, K.; Cushman, S.; and Stanfford, S. (2000) *Multivariate statistics for wildlife and ecology research*. Springer, New York. p.279.
- McLean, S.R.; and Smith, J.D. (1979) *Turbulence measurement in the boundary layer over a sand wave field*. J. Geophys. Res., 84: 7791-7808.
- McLean, S.R.; and Smith, J.D. (1986) *A model for flow over two- dimensional bed forms*. J. Hydraul. Eng., 112: 300-317.
- McLean, S.R.; Nelson, J.M.; & Wolfe, S.R. (1994) *Turbulence structure over two-dimensional bedforms: implications for sediment transport*. J. Geophys. Res., 99: 729-747.
- Merigoux, S.; & Doledec, S. (2004) *Hydraulic requirements of stream communities: a case study on invertebrates*. Freshwater Biol., 49: 600-613.
- Meurer, M. *Mapeamento batimétrico de reservatórios de geração de energia elétrica*. X Simpósio Brasileiro de Geografia Física Aplicada. Rio de Janeiro. Revista GEOUERJ (Número Especial). 2003. Rio de Janeiro: UERJ, Brasil.
- Meyer-Peter, E.; and Muller, R. (1948) *Formulas for bed-load transport*. Report on Second Meeting of International Association for Hydraulic Research, 39-64.
- Minshall, G.W. (1984) *Aquatic insect-substratum relationships*. En: *The Ecology of Aquatic Insects* (Eds.: Resh, V.H.; & Rosenberg, D.M.), Praeger Special Studies, Praeger Scientific New York, 358-400.
- Minshall, G.M.; & Minshall, J.N. (1977) *Microdistribution of benthic invertebrates in a rocky mountain (USA) stream*. Hydrobiologia, 55: 231-249.
- Minshall, G.W. (1988) *Stream ecosystem theory: a global perspective*. J. N. Am. Benthol. Soc. 7: 263-288.
- Montanholi-Martins, M.C.; & Takeda, A.M. (1999) *Communities of benthic Oligochaetes in relation to sediment structure in the Upper Paraná River, Brazil*. Stud. Neotrop. Fauna Environ., 34: 52-58.
- Montgomery, D. R.; & Bolton, S. (2003). *Hydrogeomorphic variability and river restoration*, En *Strategies for Restoring River Ecosystems: Sources of Variability and Uncertainty*

- in Natural and Managed Systems*, (Eds: Wissmar, R.C.; Bisson, P. A., & Duke, M.), American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, p.39–80.
- Moretto, Y.; Higuti J.; y Takeda, A.M. (2003) *Spatial variation of the benthic community in the Corumbá reservoirs, Goiás, Brazil*. Acta Sci. Biol. Sci., 25: 23-30.
- Naot, D.; and Rodi, W. (1982) *Calculation of secondary currents in channel flow*. J. Hydr. Eng. Div-ASCE, 108: 948-968.
- Nelson, J.M.; and Smith, J.D. (1989) *Mechanics of flow over ripples and dunes*. J. Geophys. Res., 94: 8146-8162.
- Nelson, J.M.; McLean, S.R.; & Wolfe, S.R. (1993) *Mean flow and turbulence over two-dimensional bedforms*. Water Resour. Res., 29: 3935-3953.
- Nezu, I.; & Nakagawa (1993) *Turbulence in open channel flows*. IAHR Monograph Series. Balkema AA. Rotterdam. p.614.
- Nikolaevich, N.; Sukhodolov, A.; & Engelhardt, C. (2004) *Assaying historical maps and relict channel forms for the analysis of channel processes (on example of the Spree River in Germany)*. En: *RiverFlow 2004* (Eds.: Greco, M.; Carravetta, A. & Della Morte), A. Balkema, Vol. 1, 181-189.
- Nikora, V.I.; Sukhodolov, A.N.; and Rowinski, P.M. (1997) *Statistical sand waves dynamics in the one-directional water flows*. J. Fluid Mech., 351: 17-39.
- Noreña, C. (1995) *Studies on the Systematic and Ecology of Turbellaria (Platyhelminthes) on the Flood Plain of the Paraná (Argentina). Part II: Taxonomy and Ecology of the Turbellaria*. Arch. Hydrob. Suppl.,107: 211-262.
- Noreña, C.; Damborenea, C. and Brusa, F. (2005) *New freshwater interstitial Otoplanidae (Platyhelminthes: Proseriata) from the Paraná and Uruguay rivers, South America*. J. Nat. Hist., 39: 1457-1468.
- Nuttle, W.K. (2002) *Is ecohydrology one idea or many?* Hydrological Sciences Journal 47: 805–807.
- Odgaard, J.A. (1984) *Bank erosion contribution to stream sediment load*. IIHR Report n° 280, Iowa Institute of Hydraulic Research, Iowa, USA.
- Odgaard, J.A. (1986) *Meander flow model*. I: Development. J. Hydr. Eng. Div-ASCE, 112: 1117-1136.

- Odgaard, J.A. (1989) *River-meander model*. I: Development. J. Hydr. Eng. Div-ASCE, 115: 1433- 1450.
- Ogink, H.J.M. (1988) *Hydraulic roughness of bedforms*, Rep. M2017, Delft Hydraul., Delft, Netherlands.
- Ogink, H.J.M. (1989) *Hydraulic roughness of single and compound bed forms*. Delft hydraulics. Part XI. Report on model investigations. M 1314-XI / Q786.
- Oliveira MD, Takeda AM, Barros LF, Barbosa DS, Resende EK (2006) Invasion by *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia Mytilidae) of the Pantanal wetland, Brazil. Biol. Invasions, 8: 97-104.
- Olsen, N.R.B. (2003) *Three-dimensional CFD modeling of self-forming meandering channel*. J. Hydr. Eng. Div-ASCE, 129: 366-372.
- Orth, D.J.; y Maughan, E. (1983) *Microhabitat preferences of benthic fauna in a woodland stream*. Hydrobiologia, 106: 157-168.
- Padmore, C.L. (1997) *Biotopes and their hydraulics: a method for defining the physical component of freshwater quality*. En *Freshwater Quality: Defining the Indefinable?* (Eds.: Boon, P.J.; & Howell, D.L.), Her Majesty's Stationery Office, London: 251-257.
- Padmore, C.L. (1998) *The role of physical biotopes in determining the conservation status and flow requirements of British rivers*. Aquat. Ecosyst., 1: 25-35.
- Pardo, I.; & Armitage, P.D. (1997) *Species assemblages as descriptors of mesohabitats*. Hydrobiologia, 344: 111-128.
- Parker, G.; & Eke, E.C. *Steady, uniform bend flow over an erodible bed with transverse bedload flux: A window to the process of meander migration*. River, Coastal and Estuarine Morphodynamics: RCEM, 2009, Santa Fe, Argentina.
- Parker, G.; and Johannesson, H. (1989) *Observations on several recent theories of resonance and overdeepening in meandering channels*. En: *River meandering* (Eds.: Ikeda, S.; and Parker, G.) Water Resources Monograph 12, American Geophysical Union: 379-416.
- Parker, G.; Sawai, K.; & Ikeda, S. (1982) *Bend theory of river meanders. Part 2. Nonlinear deformation of finite-amplitude bends*. J. Fluid Mech., 115: 303-314.

- Parsons, D.R.; Best, J.L.; Orfeo, O.R.; Hardy, J.; Kostaschuk, R. and Lane, S.N. (2005) *Morphology and flow fields of three-dimensional dunes, Rio Paraná, Argentina: Results from simultaneous multibeam echo sounding and acoustic Doppler current profiling*. J. Geophys. Res., doi:10.1029/2004JF000231.
- Pedroli, G.B.M. (1990) *Ecohydrological parameters indicating different types of shallow groundwater*. Hydrolog. Sci. J., 120: 381–404.
- Penman, H.L. (1963) *Vegetation and Hydrology*. Commonwealth Agricultural Bureaux: Farnham Royal. UK. p.124.
- Perillo, G.M.E. y Ludwick, J.C. (1984) *Turbulence measurements over a sand wave in lower Chesapeake Bay, Virginia, USA*. Marine Geology 59(1/4): 283-304.
- Perry, A.E.; and Joubert, P.N. (1963) *Rough-wall boundary layers in adverse pressure gradients*. J. Fluid Mech., 17: 193-211.
- Petts, G.E. (1984) *Impounded Rivers. Perspectives for ecological management*. Chichester: John Wiley. UK. p.326.
- Poff, N.L. *Natural flow regime as paradigm for river restoration a hydroecological context for ecohydraulics?*, En *Fifth International Symposium on Ecohydraulics: Aquatic Habitats: Analysis and Restoration* (Eds. Garcia D.; & Martinez, P.V), Vol. 1, IAHR-AIRH, 2004. Madrid, Spain.
- Quinn, J.M.; y Hickey, C.W. (1994) *Hydraulic parameters and benthic invertebrate distributions in two gravel-bed New Zealand rivers*. Freshwater Biol., 32: 489-500.
- Railsback, S.F.; and Harvey, B.C. (2002) *Analysis of habitat selection rules using an individual-based model*. Ecology, 83: 1817-1830.
- Ramonell, C.G.; y Amsler, M.L. (2005) *Avulsión y rectificación de meandros en planicie de bajo gradiente: condiciones para su predicción*. Ingeniería del Agua, 12: 231-248.
- Raudkivi, A.J. (1963) *Study of sediment ripple formation*. J. Hydr. Eng. Div-ASCE, 89: 15-33.
- Rempel, L.L.; Richard, J.S.; and Healey, M.C. (2000) *Macroinvertebrates community structure along gradients of hydraulic and sedimentary conditions in a large gravel-bed river*. Freshwater Biol., 45: 57-73.
- Reynolds, A.J. (1974) *Turbulent flows in engineering*. J. Wiley & Sons. London, p.462.



- Rhoads, B.L.; & Sukhodolov, A.N. (2001) *Field investigation of three- dimensional flow structure at stream confluences: Thermal mixing and time-averaged velocities*, Water Resour. Res., 37: 2393-2410.
- Righi, G.; y Varela, M.E. (1983) *Narapa bonettoi, gen. nov. sp. nov. (Oligochaeta, Narapidae, fam. nov.). de agua doce da Argentina*. Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral 14: 7-15.
- Rivers-Moore, N.A.; De Moor F.C.; Morris, C. & O'keeffe, J. (2007) *Effect of flow variability modification and hydraulics on invertebrate communities in the great fish river (Eastern Cape Province, South Africa), with particular reference to critical hydraulic thresholds limiting larval densities of Simulium chutteri lewis (diptera, Simuliidae)*. River Res. Appl., 23, 201-222.
- Roback, S.S.; and Tennessen, K. (1978) *The Immature Stages of Djalmabatista pulcher [Procladius (Calotanypus) pulcher (Joh.)]*. Proc. Acad. Nat. Phila., 130: 11-20.
- Rodriguez-Iturbe, I. (2000) *Ecohydrology: a hydrologic perspective of climate–soil–vegetation dynamics*. Water Resour. Res., 36: 3–9.
- Rouse, H. (1950) *Fundamental principles of flow*. En: *Engineering Hydraulics* (Eds.: Rouse H), 1-135. J. Wiley & Sons. New York.
- Rüther, N.; & Olsen, N.R.B. (2005) *Three-dimensional modeling of sediment transport in a narrow 90 degrees channel bend*. J. Hydr. Eng. Div-ASCE, 131: 917-920.
- Schleuter, M.; Schleuter, A.; Potel, S. and Banning, M. (1994) *Dikerogammarus haemobaphes (Eichwald 1841) (Gammaridae) aus der Donau erreicht über den Main-Donau-Kanal den Main*. Lauterbornia, 19: 155-159.
- Schlichting, H. (1979) *Boundary-layer theory*. McGraw-Hill Book Co. New York: USA, p.817.
- Schmedtje, U.; Kohmann, F.; and Statzner, B. (1991) *Stream pattern comparison - applying FST-emispheres in determining instream flow requirements in diverted streams*. Verhandlungen der Internationalen Gesellschaft für Theoretische und Angewandte Limnologie, 24: 1869-1871.
- Schöll, F.; Becker, C.; and Tittizer, T. (1995) *Das Makrozoobenthos des schiffbaren Rheins von Basel bis Emmerich 1986-1995*. Lauterbornia, 21: 115-137.

- Serra, S.; and Vionnet, C. (2006) *Migration of large dunes during extreme flood events of the Paraná River, Argentina*. En: *River, Coastal and Estuarine Morphodynamics: RCEM* (Eds.: G. Parker; and Garcia, M.H.), Taylor and Francis Group, London, 2: 897: 902.
- Shapiro, S.S.; & Wilk, M.B. (1965) *An analysis of variance test for normality (complete samples)*. *Biometrika*, 52: 591-611.
- Shimizu, G.Y.; Brandimarte, A.L.; Torloni, C.E.; Ghimaraes, C.; Canapell, D.; Moreira, J.A.; Girardi, L.; Reis, A.M.G.; Celeste, M.F.; Anaya, M.; Fontana P.; & Santos, P.P. (1997) *Diagnóstico Rísico, Químico e Biológico do Ríó Mogi-Guaçu no trecho do futuro empreendimento - aproveitamento múltiplo Mogi-Guaçu: relatório ambiental*. Companhia Elétrica de Sao Paulo, São Paulo, Brasil, p.53.
- Smith, C.D.; Harper, D.M.; & Barham, P.J. (1991) *Physical environment for river invertebrate communities*. National Rivers Authority, Anglian Region.
- Smith, J.D.; and McLean, S.R. (1977) *Spatially averaged flow over a wavy surface*. *J. Geophys. Res.*, 82: 1735-1746.
- Sokal, R.R.; & Rohlf, F.J. (1981) *Biometry*. 2nd ed. San Francisco, Freeman. p.815.
- Somers, K.M.; Reid, R.A.; y David, S.M. (1998) *Rapid biological assessments: how many animals are enough?* *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 17: 348-358.
- Statzner, B. (1981) *The relation between hydraulic stress and micro-distribution of benthic macroinvertebrates in a lowland running water-system, the schierenseebrooks (North Germany)*. *Arch. Hydrobiol.*, 91: 192-218.
- Statzner, B. (1987) *Characteristics of lotic ecosystems and consequences for future research directions*. En: *Potentials and limitations in ecosystem analysis*. (Eds: Schulze, E.D.; & Zwölfer, H.) Springer, Berlin, 365-390.
- Statzner, B. (2008) *How Views about Flow Adaptations of Benthic Stream Invertebrates Changed over the Last Century*. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 93: 593-605.
- Statzner, B.; and Higler, B. (1986) *Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns*. *Freshwater Biol.* 16: 127-139.
- Statzner, B.; and Holm, T. F. (1989) *Morphological adaptation of shape to flow: microcurrents around lotic macroinvertebrates with known Reynolds numbers at quasi-natural flow conditions*. *Oecologia*, 78: 145-157.

- Statzner, B.; Gore, J.A.; & Resh, V.H. (1988) *Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications*. J. N. Am. Benthol. Soc., 7: 307-360.
- Statzner, B.; Gore, J.A.; and Resh, V.H. (1988) *Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications*. J. N. Am. Benthol. Soc. 7: 307-360.
- Statzner, B.; Kohmann, F.; and Hildrew, A.G. (1991) *Calibration of FST-hemispheres against bottom shear stress in a laboratory flume*. Freshwater Biol., 26: 227-231.
- Steinmann, P. (1907) *Die Tierwelt der Gebirgsbäche*. Ann. Biol. Lacustre 2: 30-150.
- Strahler, A.N. (1957) *Quantitative analysis of watershed geomorphology*. Trans. Am. Geophys. Union, 38: 913-920.
- Sukhodolov, A.; and Rhoads, B.L. (2001) *Field investigation of three-dimensional flow structure at stream confluences: 2. Turbulence*. Water Resour. Res. 37: 2411-2424.
- Sukhodolov, A.N.; Fedele, J.J.; and Rhoads, B.L. (2006) *Structure of flow over alluvial bedforms: an experiment on linking field and laboratory methods*. Earth Surf. Process., 31: 1292-1310.
- Takeda, A.M. (1999) *Oligochaete community of alluvial upper Paraná River, Brazil: spatial and temporal distribution (1987–1988)*. Hydrobiologia, 412: 35-42.
- Takeda, A.M.; Callisto, M.; & Barbosa, F. (2000) *Zoobenthos Survey of the Pantanal, Mato Grosso Do Sul, Brasil*. En: *A biological assessment of the aquatic ecosystems of the Pantanal, Mato Grosso do Sul, Brazil* (Eds.: Willink, P.W.; Chernoff, B.; Alonso, L.E.; Montambault, J.R.; & Lourival, R.) RAP Bulletin of Biological Assessment 18. Conservation International. Washington, DC, USA, 168-174.
- Takeda, A.M.; Stevaux, J.C.; y Fujita, D.S. (2001) *Effect of hydraulics, bed load grain size and water factors on habitat and abundance of Narapa bonettoi Righi & Varela, 1983 of the Upper Paraná River, Brazil*. Hydrobiologia, 463: 241-248.
- Takeda, A.M.; & Fujita, D.S. (2004) *Benthic invertebrates*. En: *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspect, ecology and conservation* (Eds.: Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A.; & Hanh, N.S.) Backhuys Publ., Netherlands, 191-208.
- Tockner, K.; & Ward, J.V. (1999) *Biodiversity along riparian corridors. Large Rivers*, Arch. Hydrobi. Supplement, 115/3: 293-310.

- Toniolo, H.; Amsler, M.; and Ramonell C. *Prediction of the thalweg aspect ratio at a large alluvial river. The Paraná River (Argentina)*. XXVIII IAHR Congress. Graz. 1999. Australia, August (CD-Room).
- Townsend, C.R. (1989) *The patch dynamics concept of stream community ecology*. J. N. Amer. Benthol. Soc. 8: 36-50.
- Townsend, C.R.; Arbuttle, C.J.; Crowl, T.A.; & Scarsbrook, M.R. (1997) *The relationship between land use and physicochemistry, food resources and macroinvertebrate communities in tributaries of the Taieri River, New Zealand: a hierarchically scaled approach*. Freshwater Biol., 37: 177-191.
- Trento, A.; Amsler, M.L.; and Pujol, A. *Perfiles observados de velocidad en un tramo del río Paraná - Análisis teórico*. XIV Congreso Latinoamericano de Hidráulica. Div. Reg. Latin. de la Asoc. Int. De Inv. Hidráulicas. Montevideo: Uruguay, 1990, 3: 1109-1121.
- Trivinho-Strixino, S.; and Strixino, G. (1995) *Larvas de Chironomidae (Diptera) do Estado de São Paulo – Guia de identificação e diagnose dos gêneros*. - Universidade Federal de São Carlos, PPG-ERN, São Carlos, Brasil, p.1-229.
- van den Berg, J.; y de Vries, M. (1979) *Principles of river engineering*. Pitman Publishing Ltd. London: England, p.509.
- Van Riel, M.C.; Van der Velde, G.; Rajagopal, S.; Marguillier, S.; Dehairs, F. and bij de Vaate, A. (2006) *Trophic relationships in the Rhine food web during invasion and after establishment of the Ponto-Caspian invader Dikerogammarus villosus*. Hydrobiologia, 565: 39-58.
- van Rijn, L. (1993) *Principles of Sediment Transport in Rivers, Estuaries and Coastal Seas*, Aqua, Amsterdam, Países bajos, p.512.
- Varela, M.; Andreani, N.; y Bechara, J. (1982) *Relevamiento estructural de la fauna bentónica y sus variaciones longitudinales y en la sección*. Estudios ecológicos en el área de embalse del Paraná Medio. Tomo II, CECOAL: Argentina; 294-314.
- Varela, M.; Bechara, J.; y Andreani, N. (1983) *Introducción al estudio del bentos del Alto Paraná*. Ecosur, 10: 103-126.
- Wadson, R.A. (1994) *A geomorphological approach to the identification and classification of instream flow environment*. South. Afr. J. Aquat. Sci., 20: 38-61.

- Wadeson, R.A.; & Rowntree, K.M. (1998) *Application of the hydraulic biotype concept to the classification of instream habitats*. *Aquat. Ecosyst. Health Manage.*, 1: 143-157.
- Wantzen, K.M.; Drago, E.; y Da Silva, C.J. (2005) *Aquatic habitats of the Upper Paraguay River Floodplain System and parts of the Pantanal (Brazil)*. *Ecohydrology and Hydrobiology*, 5: 107-130.
- Ward, J.V.; & Stanford, J.A. (1979) *The Ecology of Regulated Streams*. Plenum: New York. p.398.
- Ward, J.V.; & Tockner, K. (2001) *Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology*, *Freshwater Biol.*, 46: 807–819.
- Wassen, M.J.; & Grootjans, A.P. (1996) *Ecohydrology: an interdisciplinary approach for wetland management and restoration*. *Vegetatio*, 126: 1-4.
- Wetmore, S.H.; Mackay, R.J.; y Newbury, R.W. (1990) *Characterization of the hydraulic habitat of brachycentrus-occidentalis a filter-feeding caddisfly*. *J. N. Am. Benthol. Soc.*, 9: 157-169.
- Wetzel, R.G.; & Likens, G.E. (1991) *Limnological Analyses*. 2<sup>nd</sup> edition. Springer-Verlag, New York, USA, p.391.
- Wheaton, J.M. (2004) *The Significance of Ecohydraulic and geomorphic uncertainties in river restoration*. PhD thesis. School of Geography. University of Southampton, UK.
- WMO; World Meteorological Organization (1974) *Guide to Hydrological Practices*. WMO n° 168. Third edition. Geneva: Switzerland. p.1969.
- Wood, P.J.; Hannah, D.M., & Sadler, J.P. (2007) *Hydroecology and ecohydrology: Past, present and future*. Wiley, Chichester, p.460.
- Wu, W.M.; Rodi, W.; & Wenka, T. (2000) *3-D numerical modeling of flow and sediment transport in open channels*. *J. Hydr. Eng. Div-ASCE*, 126: 4-15.
- Wundsch, H.H. (1912) *Eine neue Species des Genus Corophium Latr. aus dem Müggelsee bei Berlin*. *Zoologische Anzeiger*, 39: 729-738.
- Yalin, M.S. (1977) *Mechanics of sediment transport*. Pergamon Press. 2<sup>nd</sup> Edition. Oxford: England, p.298.
- Yen, C.; and Yen, B.C. (1971) *Water surface configuration in channel bends*. *J. Hydr. Eng. Div-ASCE*, 97: 303-321.
- Zalewski, M. (2000) *Ecohydrology: the scientific background to use ecosystem properties as management tools toward sustainability of water resources*. *Ecol. Eng.*, 16: 1–8.

- Zalewski, M. (2002) *Ecohydrology: the use of ecological and hydrological processes for sustainable management of water resources*. Hydrolog. Sci. J., 47: 823–832.
- Zalewski, M.; and Robarts, R. (2003) *Ecohydrology: a new paradigm for integrated water resources management*. SIL News, 40: 1-5.
- Zalewski, M.; Janauer, G.A.; & Jolankaj, G. (1997) *Ecohydrology: a new paradigm for the sustainable use of aquatic resources*. UNESCO IHP Technical Documents in Hydrology no. 7, IHP-V, UNESCO, Paris, France.