

**CONDICIONES HIDRÁULICAS E INVERTEBRADOS
BENTÓNICOS EN CAUCES FLUVIALES CON FONDO
ARENOSO. INFLUENCIA DE LA HIDRODINÁMICA Y
MORFOLOGÍA DE DUNAS Y MEANDROS.**

Por

Martín César María Blettler

Tesis remitida a la comisión de posgrado de la

FACULTAD DE BIOQUÍMICA Y CIENCIAS BIOLÓGICAS

Como parte de los requisitos para la obtención del grado de
Doctor en Ciencias Biológicas

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

Director: Ing. Mario Luis Amsler (UNL-CONICET)

Co-director: Prof. Inés Delia Ezcurra de Drago (UNL-CONICET)

Febrero 2010

Santa Fe, Argentina

A mi madre

Agradecimientos

Deseo aquí hacer público mi más sincera gratitud a todos aquellos quienes contribuyeron y posibilitaron la concreción de la presente tesis.

En primera instancia deseo agradecer a mi director y co-directora de tesis, Mario L. Amsler e Inés D. Ezcurra de Drago, respectivamente. Destaco de ellos su profunda dedicación y ética profesional. Sus ininterrumpidos aportes, enseñanzas, dedicación y paciencia son invaluable y han sido claves para la realización de esta tesis. Ellos en todo momento han priorizado mi formación científica, incluso anteponiéndola a sus propias necesidades profesionales. Soy consciente que los anteriores valores profesionales y humanos no son fáciles de hallar.

A mis colegas de laboratorio Edmundo Drago y Aldo Paira por sus valiosos aportes y apoyo. Toda duda o necesidad siempre fue escuchada y considerada por ellos con la mayor seriedad y ansias por resolverla. He tenido el privilegio de trabajar con ellos.

Destaco la buena voluntad y el aporte creativo de quienes participamos activamente de cada muestreo. Mi gratitud a Ramón Regner, Esteban Creus, Eduardo Lordi y Analía Cabrera. A Lionel Mehaudy por la determinación de variables físicas en laboratorio y a Ulisis Molet por la separación de los organismos del bentos.

Agradezco a la directora del Instituto Nacional de Limnología Mercedes Marchese por facilitarme datos previamente obtenidos en dicho instituto y por ser una de las personas que apoyó y estimuló mis primeros pasos en investigación.

Mi agradecimiento a los Drs. Alexander Sukhodolov, Ingo Schnauder y Klement Tockner del Leibnitz Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries, Berlín, por contribuir a mi formación durante el período compartido con ellos.

Agradezco al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET, Argentina) quien brindo el sustento económico durante los 5 años de realización de esta tesis. De similar modo al Deutscher Akademischer Austausch Dienst (DAAD, Alemania) por el sustento monetario durante mi estancia externa.

A la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Litoral, y al pos-grado en Ciencias Biológicas de la misma Facultad. En adición, a la directora del Posgrado de la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas Adriana Ortolani.

Finalmente, quiero agradecer a mi madre por el continuo e incondicional apoyo en cada emprendimiento de mi vida. También a mis hermanos y amigos por el apoyo y los buenos momentos de recreación pos laboratorio.

*We do not endure this world,
that is the reason why we do science,
to invent another one.*

(Chichipeo Willson)

Índice

CAPITULO 1

Eco-hidrología y Eco-hidráulica: revisión y definición de la base conceptual.

1.1. Eco-hidrología

1.1.1. Contexto histórico

1.1.2. ¿Eco-hidrología o hidro-ecología?

1.1.3. Eco-hidrología: proliferación de definiciones

1.1.4. Eco-hidrología: ¿un nuevo paradigma?

1.1.5. Principales contribuciones

1.1.6. Futuro

1.2. Eco-hidráulica

1.2.1. Definición

1.2.2. Contexto histórico

1.2.3. Futuro

1.3. Eco-hidráulica e invertebrados bentónicos

1.3.1. Motivación

1.4. Objetivos

1.4.1. Objetivos generales

1.4.2. Objetivos específicos

1.5. Hipótesis

CAPITULO 2

Efectos de las condiciones hidráulicas sobre la densidad de *Narapa bonettoi* (Oligochaeta: Narapidae) en el sistema del río Paraná. Revisión y re-análisis de datos existentes.

2.1. Introducción al capítulo

2.2. Métodos

- 2.2.1. Área de estudio
- 2.2.2. Muestreo
- 2.2.3. Análisis de laboratorio
- 2.2.4. Selección y tratamientos de las variables hidráulicas.
- 2.2.5. Análisis estadístico
- 2.3. Resultados
- 2.4. Discusión
- 2.5. Apéndice

CAPITULO 3

Aspectos metodológicos: actividades de campo.

- 3.1. Introducción al capítulo
- 3.2. Métodos
 - 3.2.1. Área de estudio
 - 3.2.2. Posicionamiento sobre las dunas
 - 3.2.2.1. Dunas 1 y 2 (río Paraná)
 - 3.2.2.2. Dunas 3 y 4 (río Paraná)
 - 3.2.2.3. Micro-forma de fondo (río Spree)
 - 3.2.3. Número mínimo de muestras y relación densidad – volumen
 - 3.2.4. Análisis estadístico
- 3.3. Resultados
- 3.4. Discusión

CAPITULO 4

Influencia de las dunas sobre la distribución de los macro-invertebrados bentónicos en el cauce principal del río Paraná Medio.

SUB-CAPITULO 4.1

Influencia de las dunas sobre la distribución de los macro-invertebrados bentónicos en el cauce principal del río Paraná Medio. Análisis en cresta y valle.

4.1.1. Introducción al capítulo

4.1.2. Métodos

4.1.2.1. Área de estudio

4.1.2.2. Muestreo

4.1.2.3. Selección y tratamiento de las variables hidráulicas

4.1.2.4. Análisis estadístico

4.1.3. Resultados

4.1.4. Discusión

SUB-CAPITULO 4.2

Influencia de las dunas sobre la distribución de los macro-invertebrados bentónicos en el cauce principal del río Paraná Medio. Análisis en cara de aguas arriba, cresta y valle.

4.2.1. Introducción al capítulo

4.2.2. Métodos

4.2.2.1. Área de estudio

4.2.2.2. Muestreo y mediciones

4.2.2.3. Selección y tratamiento de las variables hidráulicas

4.2.2.4. Análisis estadístico

4.2.3. Resultados

4.2.4. Discusión

4.2.5. Apéndice

4.2.5.1. Estimación de la tensión de corte en la región del valle de las dunas de 3 y 4.

4.2.5.1.1. Cara de aguas abajo, sin separación de flujo (duna 3).

4.2.5.1.2. Cara de aguas abajo con separación de flujo (duna 4).

4.2.5.2. Ubicación del origen virtual de los perfiles de velocidad sobre dunas 3 y 4.

CAPITULO 5

Distribución de la comunidad bentónica sobre pequeñas formas de fondo en meandros en ríos de primeros órdenes (río Spree, Alemania).

5.1. Introducción al capítulo

5.2. Métodos

5.2.1. Tramo de estudio

5.2.2. Muestreo bentónico

5.2.3. Mediciones morfológicas e hidráulicas

5.3. Resultados

5.4. Discusión y conclusiones

5.4.1. A escala de meso-hábitat (rápido -hoya -transición)

5.4.2. A escala de micro-hábitat (forma de fondo)

5.5. Apéndice

5.5.1. *Dikerogammarus haemobaphes*

5.5.2. *Chelicorophium curvispinum*

CAPITULO 6

Influencia de la hidrodinámica y morfología de meandros sobre la distribución del bentos en el río Paraguay Inferior (Argentina - Paraguay).

6.1. Introducción al capítulo

6.2. Métodos

6.2.1. Sitios de muestreo

6.2.2. Muestreos y mediciones

6.2.3. Selección y tratamiento de las variables hidráulicas

6.2.4. Análisis estadístico

6.3. Resultados

6.4. Discusión

6.4.1. Dimensión longitudinal: faja central de la corriente

6.4.2. Dimensión transversal: márgenes, ecotono y centro

6.4.3. Análisis de ciertas estaciones particulares

CAPITULO 7

Adaptaciones morfológicas a la corriente.

7.1. Introducción al capítulo

7.2. Estrategias evolutivas observadas

7.2.1. Reducción del tamaño corporal

7.2.2. Lastrado

7.2.2.1. Fijación o lastrado por adhesión

7.2.2.2. Lastrado por ingestión

CAPITULO 8

Conclusiones finales

Referencias bibliográficas

Resumen

La presente tesis se enmarca dentro de la sub-disciplina eco-hidráulica, la cual a su vez se desprende de la disciplina científica eco-hidrología, siendo considerada la primera como el vínculo interdisciplinario entre la ciencia hidráulica, geomorfológica y ecológica. Estudios eco-hidráulicos (de cualquier índole) en grandes ríos han sido escasamente desarrollados. Uno de los motivos de esto podría ser las dificultades metodológicas propias de realizar mediciones hidráulicas sobre este tipo de ambientes. En este sentido, fue necesario aquí diseñar nuevas metodologías de posicionamiento sobre los distintos sectores morfológicos de dunas y meandros basada en la combinación de tecnologías acústicas y satelitales.

Las dunas y los meandros son estructuras morfo- dinámicas comúnmente presentes en cauces aluviales que influyen significativamente sobre la estructura del flujo y, en consecuencia, ejercen un fuerte control sobre el transporte y deposición de sedimentos. En general estas estructuras ha sido objeto de numerosas investigaciones llevadas a cabo por medio de experimentos en laboratorio, simulaciones numéricas basadas en diversos enfoques teóricos, o mediciones en pequeñas corrientes. Sin embargo, en grandes ríos no se ha logrado aun una clara comprensión de las interacciones entre éstas y su entorno hidráulico. Respecto al conocimiento de la incidencia de factores morfo- hidrodinámicos sobre la distribución de la fauna de macro-invertebrados bentónicos, éste es completamente inexistente en grandes ríos y escasamente desarrollado en corrientes pequeñas.

Esta tesis se realizó sobre una selección de diferentes ríos del hidrosistema del río Paraná, haciendo especial énfasis en el río Paraná Medio y Paraguay Inferior. Por otro lado, se consideró también el estudio de un río europeo de bajo orden, con el objetivo de iniciar la interpretación de los efectos de escala espacial sobre la distribución de los organismos bentónicos considerando las características hidráulicas propias de ríos tan diversos. Adicionalmente, se plantea el dilema evolutivo acerca de cómo los invertebrados bentónicos enfrentan (o evitan) las fuertes corrientes fluviales donde habitan.

Finalmente, con toda la información cuali-cuantitativa recopilada se logró establecer el grado de incidencia de los parámetros hidráulicos del escurrimiento y morfológicos en la distribución espacial de especies de macro-invertebrados bentónicos.

Abstract

This thesis can be considered into of the eco- hydraulics sub- discipline, which comes from the eco- hydrology scientific discipline. The eco- hydraulics has been considered the interdisciplinary link between hydraulics, geomorphology and ecology science. Eco- hydraulic studies are poorly developed in large rivers. One reason for that could be the methodological problems associated with to make hydraulic measurements in this type of environment. In this sense, it was necessary here to design new vessel positioning methods in order to assure the correct position over the different sectors of dunes and meanders. These methods were based over a combination of acoustic and satellite technologies.

The dunes and meanders are morpho- dynamic structures commonly found in alluvial channels which influence the flow structure and, therefore, exert strong control over transport and sediment deposition. In general these structures have been the subject of numerous investigations carried out in laboratories, trough numerical simulations, or direct measurements in small streams. However, in large rivers has not been achieved yet a clear understanding of the interactions between hydraulic and dunes or meanders. The knowledge of the incidence of morpho- hydrodynamic factors on the distribution of the benthic fauna is null in large rivers and poorly developed in small streams.

This thesis was carried out on different rivers in the Paraná River hydro- system, focusing on the Middle Paraná and Lower Paraguay rivers. On the other hand, in order to initiating the interpretation of the effects of spatial scale on the benthic organisms distribution (considering the morpho- hydraulic characteristics), it was also studied a European small river. Additionally, an evolutionary question arises herein: how do benthic invertebrates cope (or avoid) with the strong flows prevailing in large rivers?

Finally, with all the qualitative and quantitative information collected in this study was possible to establish the incidence level of the hydraulic and morphological characteristics on the spatial distribution of benthic macro-invertebrates species.

Eco-hidrología y Eco-hidráulica: revisión y definición de la base conceptual.

1.1. Eco-hidrología

1.1.1. Contexto histórico

Mientras que es poco claro quién y cuándo usa por primera vez el término “eco-hidrología” (o su similar “hidro-ecología”), investigaciones en la interface hidrología-ecología tiene una tradición relativamente larga, comenzando por trabajos seminales sobre vegetación e hidrología (ej. Hack y Goodlett, 1960; Penman, 1963; Eagleson, 1978) o sobre peces e hidrología (Baxter 1961). Estos estudios fueron continuados por otros autores sobre aguas subterráneas (Pedroli, 1990), humedales (Wassen y Grootjans, 1996), y cuencas y cauces de ríos naturales e impactados (ej. Hynes, 1970; Armitage, 1977; Ward y Stanford, 1979; Petts, 1984). Estas investigaciones, así como otras, con objetivos similares, no mencionan explícitamente el término eco-hidrología (o hidro-ecología), sin embargo se las puede considerar enmarcadas dentro de esta temática.

El uso del término eco-hidrología como tal, se incrementa marcadamente a principios de 1990 (Hannah, 2004). La demora en la aparición del término así como de su uso puede deberse a razones tales como la carencia de comunicación entre especialistas (hidráulicos y ecólogos), así como la precaución de no verse incluidos en una potencial “moda científica”. Aun Kundzewicz (2002) sugiere que el término no surge por una necesidad en sí, sino simplemente por una moda general de combinar el prefijo “eco” con otros términos.

Mientras que, en general, los hidrólogos han sido activamente receptivos de este nuevo concepto, los biólogos han sido más reacios a su aplicación o quizás se han visto inconscientemente involucrados dentro de esta nueva disciplina científica sin percibirla como tal (ej. Bond, 2003; Hannah, 2004). Hasta 2002 el 71% de las publicaciones sobre la temática fueron realizadas por especialistas en las ciencias hídricas y tan sólo el 23% restante por biólogos. Esto no es del todo sorprendente, considerando que la eco-hidrología surge de la disciplina hidrológica y no de la ecológica (Bond 2003).

En los comienzos de la adopción del citado término las investigaciones eco-hidrológicas no mostraron una clara integración entre ambas disciplinas (ver Hannah *et al.*, 2004). Ello se debe a que la mayoría fueron realizados por grupos de investigación pertenecientes a las ciencias geográficas e ingenierías hídricas o pertenecientes a las ciencias biológicas y ecológicas, pero no se originaron grupos de investigación interdisciplinarios que realmente trabajen juntos. Posteriormente este inconveniente fue subsanado al formarse grupos interdisciplinarios (ej. Godillot *et al.*, 2001; Wheaton, 2004; Rivers-Moore *et al.*, 2007; entre otros).

1.1.2. ¿Eco-hidrología o hidro-ecología?

En relación con la interpretación etimológica, la eco-hidrología vincula la ecología (ciencia que estudia e interpreta las interrelaciones de los organismos vivos entre sí y su ambiente) y la hidrología (la ciencia del ciclo hidrológico, propiedades, distribución y circulación del agua en el ambiente). En un sentido gramatical estricto, el prefijo “eco” en el término “eco-hidrología” es un modificador de la palabra básica hidrología, es decir dice más acerca de la hidrología que de la ecología, o dicho de otra manera hace referencia al impacto de la ecología en la hidrología. De la misma manera, el prefijo “hidro” en el término “hidro-ecología” puede ser interpretado como modificador de la palabra básica ecología, y se podría interpretar que da más noción acerca de la ecología que de los aspectos hídricos, representando el impacto de la hidrología sobre la ecología. Esta regla gramatical no siempre es considerada al aplicar un término u otro, puesto que generalmente los ecólogos prefieren usar la palabra eco-hidrología mientras que los hidrólogos por el contrario optan en general por hidro-ecología, quizás simplemente porque el prefijo pareciera darle más importancia a la palabra que representa por ubicarse anteponiéndose a ésta que modifica. Por otra parte, el

prefijo “eco” ha sido corrientemente usado en una multiplicidad de términos haciendo referencia a los más diversos estudios relacionados con el medioambiente.

Dunbar y Acreman (2001), Kundzewicz (2002), y Hannah et al. (2004) discuten extensamente sobre la naturaleza de ambos términos (eco-hidrología e hidro-ecología) y concluyen que tanto el significado como el alcance de ambos términos es similar, por lo que queda a criterio de cada autor el uso de uno u otro término.

1.1.3. Eco-hidrología: proliferación de definiciones

Surgieron múltiples intentos por definir esta nueva disciplina. Cada definición ha sido y es válida en el contexto original en el que surgió, sin embargo debería considerarse y adoptarse sólo una de ellas que contemple la multiplicidad de casos donde pueda ser aplicada. La siguiente es una lista de las definiciones más comúnmente usadas:

1- Una de las primeras definiciones de la disciplina fue dada por Wassen y Grootjans (1996). Estos autores definieron a la eco-hidrología como una aplicación dirigida a un mejor entendimiento de los factores hidrológicos que determinan el natural desarrollo de los ecosistemas de humedales, especialmente en relación a su uso en materia de restauración y preservación.

2- Posteriormente, Baird y Wilby (1999) reconocen los problemas asociados con las limitantes determinadas por la definición de Wassen y Grootjans (1996) y amplían el contexto ambiental, incluyendo interacciones eco-hidrológicas en selvas, ríos, lagos, humedales y ambientes acuáticos temporales. Sin embargo no hacen referencia a la fauna, un componente importante en los ecosistemas, restringiendo su definición a la flora.

3- Otra definición es la aportada por Zalewski *et al.* (1997) y Zalewski *et al.* (2000), quienes sintetizan a la eco-hidrología como el estudio de las interrelaciones funcionales entre la hidrología y la biota a escala de cuenca. Esta es una definición que reconoce y da énfasis a la interacción entre la hidrología y la ecología, haciendo hincapié en la interdependencia de los procesos hidrológicos y ecológicos. Se origina dentro del contexto del *International Hydrological Program* (IHP) y ha sido aplicada en referencia al manejo de recursos hídricos y preservación de su fauna asociada (Zalewski, 2002; Zalewski y Robarts, 2003).

4- Según Rodríguez-Iturbe (2000) es la disciplina que busca describir los mecanismos hidrológicos subyacentes a los patrones y procesos ecológicos. Rodríguez-Iturbe

explicita que la conexión entre la dinámica acuática (balance hídrico) y el rol de las plantas es el objetivo fundamental de la eco-hidrología. Considera, además, que la eco-hidrología debería tener un rol central dentro de la hidrología.

5- Acreman (2001) y Dunbar y Acreman (2001) en un intento por salvar las diferencias y limitantes de las anteriores definiciones, consideran a la eco-hidrología como el vínculo del conocimiento desde la ciencia hidrológica, hidráulica, geomorfológica y biológica/ecológica para predecir la respuesta de la biota acuática continental y los ecosistemas a las variaciones de factores abióticos, considerando una escala espacio-temporal. Esta definición incluye el estudio de cambios en los ecosistemas acuáticos como resultado de variaciones del régimen fluvial, morfología del cauce y calidad de aguas. En este sentido, estos autores consideran a esta disciplina como una ciencia necesariamente interdisciplinaria.

6- Según Kundzewicz (2002) y Zalewski (2002), actualizando este último su propia definición, es la superposición entre las disciplinas hidrológica y ecológica o, dicho de otra manera, el impacto de la hidrología sobre los ecosistemas y viceversa.

7- Finalmente, la *Geography, Earth, and Environmental Sciences School* (GEES; 2006) define a la eco-hidrología como el estudio de la naturaleza bidireccional de las interacciones hidrológicas-ecológicas, incluyendo mecanismos de retroalimentación en un amplio rango a escala temporal y espacial.

Hasta el momento no hay una definición consensuada. Reconociendo el potencial problema que puede originar una definición demasiado restringida o, por el contrario, demasiado amplia, parece ser más apropiado optar por una definición que haga hincapié en la naturaleza bi-direccional y recíproca de las interacciones hidrológicas-ecológicas y la importante retroalimentación que ejerce una disciplina sobre la otra. Fundamentalmente la real (y nada simple de lograr) integración entre ambas disciplinas es lo que le otorgaría propiedades emergentes únicas y suficientes como para que el resultado cobre la jerarquía de “nuevo paradigma”, y de esta manera no ser la simple superposición de una disciplina sobre la otra.

1.1.4. Eco-hidrología: ¿un nuevo paradigma?

Autores como Zalewski (2002), Zalewski y Robarts (2003), y Bond (2003) la han descrito como un “nuevo paradigma”, en *statu nascendi* (Kundzewicz, 2002), o una “disciplina emergente” (Bond 2003) en la interface entre la hidrología y la ecología.

Sin embargo algunas otras posturas son radicalmente opuestas y limitan su rol, e incluso le niegan el carácter novedoso, que también deben ser consideradas. Según Bonell (2002) a partir de la llamada *International Hydrological Decade* (IHD; UNESCO, 1965-1974) las contribuciones realizadas por otras disciplinas ambientales tales como la física, geología, biología, geofísica y edafología a la hidrología formaron una perspectiva paisajística integradora mucho antes de que el término eco-hidrología como tal tenga predominancia. Esta visión conservadora lleva a este autor a afirmar que la eco-hidrología no es una consideración estrictamente nueva.

Por otro lado, ha sido cuestionada la capacidad de esta disciplina de enfatizar la interdependencia entre la ecología y la hidrología. Por ejemplo, Nuttle (2002) no la considera capaz de cumplir con este doble rol. Este autor la considera como una sub-disciplina *compartida* por la ecología y la hidrología, sin que ésta ofrezca ningún cambio paradigmático ni nada nuevo o revolucionario. Más aun, critica la definición de Zalewski (2000) por considerar que la eco-hidrología tiene cabida en el campo del manejo de recursos hídricos o en el del estudio de la interacción entre los procesos hidrológicos y ecológicos, pero no en ambas disciplinas como propone Zalewski en su definición. Incluso, la postura crítica de Nuttle lo lleva a afirmar también que el nombre de esta disciplina es, en cierta forma, etimológicamente incorrecto. El prefijo eco claramente hace referencia a la palabra ecología, sin embargo este autor manifiesta que esta disciplina no realiza ninguna contribución dentro de algunas áreas de la ecología tales como ecología de poblaciones. Actualmente, sin embargo, no es complejo demostrar lo contrario y contradecir a este autor. Para esto sólo basta hacer referencia a estudios efectuados por autores tales como Fisher *et al.* (2006), Rivers-Moore *et al.* (2007), entre otros. Estos últimos autores, a través de sus investigaciones, han demostrado el carácter interdisciplinario e independiente de esta disciplina. Este punto no solo queda de manifiesto a través de estos autores. A continuación se demuestra, con ejemplos claros dados por las más importantes contribuciones, la condición emergente de la eco-hidrología.

1.1.5. Principales contribuciones

Investigaciones eco-hidrológicas destacables surgen en Holanda en la década de 1980 y 1990 (ej. Pedroli, 1990; Garritsen, 1993). En 1991 la *Dutch Association for Landscape Ecology* (WLO) organiza la reunión: *Hydro-ecological prediction methods for policy and management* (ej. Hooghart y Posthumus, 1993). Wassen y Grootjans (1996) editan un número especial dedicado a la eco-hidrología en la conocida revista holandesa *Vegetatio*. Estos autores hacen especial referencia a cómo los factores hidrológicos determinan el desarrollo natural de los ecosistemas acuáticos, particularmente en humedales.

Zalewski (Polonia), Harper (UK) y Robarts (Canadá) en 2001, fundan una revista exclusivamente dedicada a esta emergente disciplina llamada *Ecohydrobiology and Hydroecology* fomentando fuertemente el uso de estos términos y otorgando un decidido impulso al desarrollo de esta área de investigación.

El *International Hydrological Program* (IHP) de la UNESCO dirigido por Zalewski ha dado lugar a numerosas publicaciones claves en la materia, y a un número especial dedicado enteramente a esta disciplina publicado en la revista *Ecological Engineering* editado por el mismo Zalewski (2000).

Otros grupos independientes de expertos han hecho importantes contribuciones incluyendo tres destacados libros, incorporando el término eco-hidrología (o hidro-ecología) en sus títulos (Baird y Wilby, 1999; Acreman, 2001; Wood et al., 2007), dictando conferencias y publicando en revistas especializadas sobre esta temática. Particularmente, el libro de Baird y Wilby titulado *Eco-hydrology: plants and water in terrestrial and aquatic environments* resultó ser una indiscutible contribución al esclarecimiento y desarrollo del área, mientras que el de Wood et al. titulado *Hydroecology and Ecohydrology: Past, Present and Future* popularizó notoriamente el término.

Una vasta literatura acerca de investigaciones en este campo ha producido numerosos modelos conceptuales enfatizando la importancia de los procesos hidro- geo- morfológicos para mantener la biodiversidad y auto-sustentabilidad de los ecosistemas acuáticos (Levy et al 2000; Ward y Tockner 2001 y Montgomery y Bolton 2003).

La eco-hidrología ya forma parte de la agenda de investigación de instituciones y proyectos tales como: HELP (*Hydrology for Environment, Life and Policy*) de la UNESCO-IHP, BAHC (*Biospheric Aspects of Hydrological Cycle*) del IGBP (*International Geosphere-*

Biosphere Programme), ICASVR (*International Commission on Atmosphere-Soil-Vegetation Relationships*) del IAHS, y SWAT (*Soil-Water-Atmosphere Transfer*), por mencionar algunos ejemplos.

Como puede apreciarse, muchos prestigiosos investigadores e instituciones evidentemente no coinciden con la postura conservadora de Nuttle (2002) anteriormente descrita.

1.1.6. Futuro

Eco-hidrología es una nueva disciplina que ofrece nuevos desafíos científicos y mucho espacio para la dinámica de su desarrollo (Kundzewicz, 2002). La autodefinition de la bióloga Bond (2003) como una “*hybrid scientist*”, una especie de “*eco-partner*” en estrecha colaboración interdisciplinaria con hidrólogos, sintetiza la filosofía que encierra el concepto de eco-hidrología y el futuro de las investigaciones en este campo. Así, la eco-hidrología debería aceptarse en su carácter emergente mostrando ser mucho más que la simple suma de las dos disciplinas que la componen. Así, Rodríguez-Iturbe (2000) vaticinó para la eco-hidrología una intensa actividad en las próximas décadas.

El nombre (eco-hidrología), la definición del concepto y los alcances del mismo deben unificarse con el fin de evitar dificultades potenciales como podrían ser investigaciones sobre temáticas o problemas ya resueltos por otros grupos de investigadores que no fueron conocidos, justamente, por los consecuentes inconvenientes de usar nombres diferentes, solaparse con otras áreas de estudio, etc. Considerando que en este campo emergente de la ciencia los hidrólogos han tenido más participación activa que los ecólogos (como fue mencionado anteriormente), es tiempo de que los ecólogos incrementen sus intervenciones en discusiones tendientes a definir su campo de acción y oportunidades.

1.2. Eco-hidráulica

1.2.1. Definición

“Eco-hidráulica” es una nueva sub-disciplina que se desprende de la eco-hidrología (Hannah *et al.*, 2004). Se la define como el estudio de los vínculos entre los procesos

hidráulicos y la respuesta ecológica a éstos en ríos, estuarios y humedales (CER, 2006). Esta sub-disciplina permite a través de un análisis hidráulico detallado determinar los requerimientos ambientales específicos de la biota, relacionándola con la presencia y abundancia de organismos y así comprender fenómenos ecológicos a nivel de meso y micro-escala (Herrick y Suen, 2003). Esta consideración, sin embargo, debe ser continuamente validada. Para tal fin las condiciones hidráulicas, la capacidad sensorial y otros factores fisiológicos, morfológicos y comportamentales de los organismos deben ser considerados en conjunto a modo de poder relacionar las distintas especies a las distintas condiciones hidráulicas (Railback y Harvey, 2002).

La eco-hidrología tiende a enfatizar grandes escalas temporales y espaciales mientras que la eco-hidráulica es mucho más específica en su concepción espacial (Clifford et al., 2008; Poff, 2004). Por tal motivo la eco-hidráulica es adecuada para analizar hábitats físicos por ejemplo a nivel de tramo (para el caso de estudios en ríos) con escalas temporales de unos 10^0 a 10^1 años. El ámbito de la eco-hidrología es más extenso alcanzando el nivel de cuenca fluvial con escalas temporales de entre 10^1 y 10^2 años (Wheaton, 2004). Dadas estas escalas, esta última normalmente requiere de información de índole más cualitativa. Estos criterios son adecuados para comprender al ecosistema como un todo pero no tienen resoluciones apropiadas para explicar fenómenos que ocurren a escalas menores y que involucran un análisis más fino.

La eco-hidráulica es mucho más cuantitativa y reduccionista. Quizás esto explique por qué aunque la eco-hidráulica esté muy relacionada con el tipo de sustrato y morfología de los ríos, en sus análisis son usualmente ignorados datos e información respecto de la dinámica geomorfológica, (es decir cambios geomorfológicos perceptibles y por ende mensurables a escalas espacio-temporales mayores) (Wheaton, 2004). Esta situación podría subsanarse si, además, se consideran cambios geomorfológicos a pequeña escala (por ejemplo, las altamente dinámicas dunas y otras formas de fondo). Esta sub-disciplina se centra fundamentalmente en la medición de variables físicas (velocidad de la corriente, profundidad, granulometría del sustrato, etc.) a nivel de meso y micro-escala y, al igual que la eco-hidrología, hace fuerte hincapié en la real integración entre equipos de ingenieros y ecólogos.

1.2.2. Contexto histórico

A pesar de que Hannah et al. (2004) la considera una sub-disciplina de reciente aparición, el término eco-hidráulica ya fue acuñado en la década de 1970 en Japón por Hino (1977). Hino desde el campo de la ingeniería hidráulica, propone este término para denotar la fusión de tópicos tales como la influencia de la vegetación acuática sobre las condiciones del escurrimiento, aspectos hidráulicos de la fotosíntesis y auto-restauración de ríos. Este autor abre un nuevo panorama apartándose de las investigaciones hidráulicas tradicionales y ubicándose en la interface de la ecología. Lamentablemente algunos de sus trabajos pasaron casi inadvertidos durante las décadas posteriores.

Actualmente son muchas las contribuciones realizadas sobre esta sub-disciplina. En 1996 la *International Association for Hydraulic Research* destacó la necesidad de crear un foro donde biólogos, hidrólogos, geomorfólogos, micro-biólogos, ecólogos, matemáticos e ingenieros hidráulicos puedan intercambiar ideas e información, autoproclamándose científicos eco-hidráulicos.

1.2.3. Futuro

Esta nueva sub-disciplina está dirigida a vincular el aprovechamiento de los recursos acuáticos con las consideraciones ecológicas, de esta manera se podría promover la restauración de esos ambientes con la perspectiva de un desarrollo sustentable. Multidisciplinaria en esencia, está basada sobre el mutuo respeto de los valores intrínsecos involucrados en cada disciplina promoviendo incluso eventuales atributos complementarios y la extensión de los alcances de leyes y conceptos particulares, especialmente por parte de ingenieros y ecólogos. Leclerc (2002) demarca las principales líneas de investigación y objetivos de la eco-hidráulica en el contexto de usos múltiples del agua en relación con la mejora de los recursos hídricos y planes de manejo a través de los factores físicos (hidráulicos) que determinan los hábitats acuáticos. La eco-hidráulica representaría la última frontera para el desarrollo y aplicación de modelos.

En la presente tesis se adopta el término eco-hidrología en lugar de hidro-ecología. A lo largo de sus capítulos, se pretende demostrar que ésta es una nueva disciplina científica que implica un cambio paradigmático en las ciencias hídricas al establecer una real fusión

entre la ecología e hidrología, con una nueva metodología y filosofía de estudio e interpretación de los ambientes acuáticos. Atributos similares se esperan demostrar para el término eco-hidráulica.

Se advierte que si bien la definición propuesta por Zalewski es muy utilizada, por ser este uno de los mayores propulsores de esta disciplina, se adopta la definición de eco-hidrología propuesta por Acreman (2001) por considerarse más acorde al perfil de la tesis. Las ciencias hidrología, hidráulica y geomorfología se fusionan con la ecología de ambientes acuáticos continentales en un sistema retroalimentado.

El uso del término eco-hidrología (en vez de hidro-ecología) obedece a razones de preponderancia en el uso del primero sobre el otro, sin que ello signifique otorgar más importancia a una disciplina por sobre la otra. Usar el término eco-hidrología, además, facilita la interpretación del término eco-hidráulica como una sub-disciplina de aquella.

En definitiva, la eco-hidráulica es el hilo conductor y término clave que sintetiza todo el desarrollo de la tesis. La definición de Herricks y Suen (2003) será considerada intrínsecamente cada vez que se haga mención a esta sub-disciplina científica.

1.3. Eco-hidráulica e invertebrados bentónicos

1.3.1. Motivación

A pesar de la creciente atención que ha recibido la eco-hidráulica, aún se encuentra en un estado primigenio de desarrollo. En efecto, Zalewski y Robarts (2003) la consideran en una etapa “infantil” de evolución. Esto probablemente se deba a la poca atención que han puesto los ecólogos sobre la hidráulica y los procesos morfo- dinámicos o por la escasa consideración de parte de los hidráulicos respecto de los procesos y patrones bióticos y la influencia de éstos sobre el ambiente físico (Kemp et al., 2000).

Con referencia al bentos, cambios en las condiciones hidro- morfo- dinámicas influyen directa o indirectamente a esta comunidad tanto a escala de organismos individuales como de ensambles. Dentro de los estudios direccionados para examinar la relativa influencia de los diferentes factores físicos (y químicos) sobre la estructura del bentos, se reconoce que las condiciones del sustrato y de la hidráulica, constituyen los dos

principales factores que afectan la composición de dicha fauna, su abundancia y su distribución (Statzner y Higler, 1986; Statzner *et al.*, 1988; Cobb *et al.*, 1992; Quinn y Hickey, 1994). Estudios sobre la relación entre las variaciones de las condiciones hidrodinámicas y el bentos incluyen múltiples aspectos tales como la configuración del flujo alrededor del cuerpo de los invertebrados (Ambühl 1959; Chance y Craig 1986; Statzner y Holm 1989; Statzner *et al.*, 1991; Schmedtje *et al.*, 1991; Hart *et al.*, 1996; Callaghan *et al.*, 2007), requerimientos y tolerancia ante determinadas condiciones del escurrimiento (Rempel *et al.*, 2000; Kawamura *et al.*, 2003; Doledec *et al.*, 2007; Rivers-Moore *et al.*, 2007), condiciones hidráulicas cercanas al fondo y micro-distribución de las diferentes especies (Statzner, 1981; Davis, 1986; Lancaster y Hildrew, 1993; Grown y Davis, 1994; Merigoux y Doledec, 2004), deriva de invertebrados en relación a las variaciones hidrodinámicas (Statzner, 1987; Borchardt, 1993; Brittain y Eikeland, 1988), etc.

Si bien la temática específica referida a la eco- hidráulica y el bentos en parte ha sido desarrollada previamente por los autores anteriormente citados, hay muchos aspectos específicos que no han sido considerados. Respecto de la eco- hidráulica y el bentos en relación a grandes ríos, es posible afirmar que no ha sido considerada objeto de investigación, a excepción de escasos estudios medianamente enfocados en esta temática.

1.4. Objetivos

Considerando los antecedentes descriptos, se exponen a continuación los objetivos que guiaron la presente investigación.

1.4.1. *Objetivo general*

Establecer el grado de incidencia de los parámetros hidráulicos del escurrimiento en la distribución espacial de especies de macro- invertebrados bentónicos, en ríos con lecho arenoso y con formas de fondo, con especial referencia a cursos fluviales del hidrosistema del Río Paraná.

1.4.2. Objetivos específicos

- i. Alcanzar un conocimiento preliminar acerca de la influencia de las condiciones hidráulicas de fondo en comparación con otras variables ambientales sobre los invertebrados del bentos, re-analizando datos existentes en ríos con lecho arenoso (la mayoría en el río Paraná, tributarios y cursos secundarios de su llanura aluvial).
- ii. Abordar, mediante muestreos especialmente diseñados, aspectos inéditos de la interacción entre la hidráulica de corrientes con fondos arenosos y la estructura y distribución del bentos, tales como:
 - a. características hidráulicas prevalecientes en dunas del río Paraná Medio y la distribución espacial de la comunidad de macro- invertebrados que las habitan.
 - b. influencia conjunta de los procesos hidro- y morfo- dinámicos sobre patrones ecológicos de invertebrados bentónicos en meandros sobre el río Paraguay Inferior.
- iii. abordar este mismo problema a diferentes escalas, es decir buscar patrones y similitudes (o diferencias) entre estos procesos hidro- morfo -dinámicos y los organismos implicados en diferentes sistemas fluviales.
- iv. describir tipos diferentes de adaptaciones morfológicas y de comportamiento, en caso de encontrarse, de los organismos bentónicos a las diversas condiciones de la corriente.

1.5. Hipótesis general

Los procesos hidrodinámicos que interactúan con la morfología a micro escala (dunas) y a escalas mayores (forma de la sección transversal y patrón en planta) de un cauce fluvial con fondo arenoso, influyen significativamente la distribución espacial y estrategias evolutivas del ensamble bentónico.

Efectos de las condiciones hidráulicas sobre la densidad de *Narapa bonettoi* (Oligochaeta: Narapidae) en el sistema del río Paraná.

Revisión y re-análisis de datos existentes.

2.1. Introducción

Las complejas interacciones entre los parámetros hidráulicos dificultan la comprensión del efecto que cada uno ejerce sobre la comunidad de invertebrados bentónicos. Tampoco es sencillo determinar la incidencia conjunta de la hidráulica y del sustrato dado su interdependencia. Es bien sabido que la composición y tamaño de los granos de fondo en un cauce influyen la distribución de muchas especies bentónicas (Gurtz y Wallace, 1984; Takeda et al., 2001; entre muchos otros) y que, a su vez, la granulometría de los sedimentos del lecho está estrechamente relacionada a las condiciones hidráulicas del fondo. Se ha demostrado en experimentos de laboratorio el uso de diferentes hábitats por parte de la comunidad bentónica según las condiciones hidráulicas particulares del fondo (por ejemplo Horne et al., 1992). La asociación de los diferentes taxa a un tamaño particular de grano y a las diferentes situaciones hidráulicas del lecho también ha sido documentada en ambientes fluviales naturales (Fuller y Rand, 1990; Holomuzki y Messier, 1993; Quinn y Hickey, 1994; Hart et al., 1996, Rempel et al., 2000).

Los grandes ríos han pasado casi desapercibidos en lo referente a estudios eco-hidráulicos. Se ha argumentado al respecto que las elevadas profundidades propias de ellos son hábitats poco propicios para el desarrollo del bentos dado que las altas velocidades de la corriente y el transporte de sedimentos demandarían por parte de dichos invertebrados un alto consumo de energía (Church, 1992). Sin embargo, grandes ríos como el Paraná y el Paraguay

en Sudamérica, albergan densas poblaciones de invertebrados bentónicos, conocidas en detalle, que habitan el lecho activo (Bertoldi de Pomar et al., 1986; Drago et al., 2003; Ezcurra de Drago, 1980; Ezcurra de Drago et al., 2004, 2007; Marchese y Ezcurra de Drago, 1983, 1992; Marchese et al., 2002, 2005; Takeda, 1999; Montanholi-Martins y Takeda, 1999; Takeda y Fujita, 2004). Estos organismos habitan en el cauce principal del río Paraná, así como en los cauces secundarios de mayor jerarquía, y constituyen un ensamble integrado por las especies *Narapa bonettoi* (Oligochaeta), *Myoretronectes paranaensis*, *Itaspiella Paraná* (Turbellaria), *Haplotaxis aedeochaeta* (Oligochaeta) y *Tobrilus* sp (Nematoda). *N. bonettoi* (Oligochaeta: Narapidae; Righi y Varela, 1983) es un pequeño Oligochaeta sin setas, dominante en el ensamble, que vive en los intersticios entre los granos de arena en estos grandes sistemas fluviales, soportando una intensa dinámica de erosión y depositación (ver Apéndice 1). Su presencia se ha registrado en los cuerpos de agua lóticos de baja conductividad, con alta velocidad de la corriente, elevada profundidad y con sedimentos arenosos móviles y presencia de dunas en el fondo con escaso contenido de materia orgánica. *N. bonettoi* no solo predomina sino que es a menudo la única especie bentónica presente en el lecho activo del cauce principal del río Paraná y los principales cauces secundarios de su llanura aluvial (Ezcurra de Drago, 1980; Ezcurra de Drago et al. 2007; Marchese, 1981, 1984, 1987, 1994; Marchese y Ezcurra de Drago, 1983, 1992; Righi y Varela, 1983). A pesar de algunos intentos dirigidos a identificar los requisitos ecológicos de *N. bonettoi* (Marchese, 1987, 1994; Takeda et al., 2001), las condiciones hidráulicas de fondo que priman sobre el sustrato que habita no fueron consideradas. Los atributos hidráulicos de la corriente cercanos al fondo pueden describirse a través de algunas variables, tales como la velocidad de corte, la tensión de corte y el número de Reynolds de fricción. Los datos necesarios para calcular estos parámetros son escasos en estudios sobre invertebrados bentónicos que habitan en el fondo móvil de muchos grandes ríos, probablemente por las dificultades que acarrea su estimación. Esta es una de las causas del desarrollo casi nulo de la eco- hidráulica en el estudio del bentos en grandes escalas espaciales.

En el presente capítulo se compilan, depuran y efectúan nuevos análisis del bentos bajo el paradigma eco- hidrológico (específicamente desde un punto de vista eco- hidráulico). El trabajo se efectuó con información hidro- sedimentológica (velocidad de corriente, profundidad, tipo de sustrato, etc) y biológica (densidad, dominancia, diversidad,

etc.) de una gran variedad de ríos pertenecientes a la cuenca del río Paraná plasmada en estudios bentónicos realizados en el INALI (Instituto Nacional de Limnología, Argentina) a lo largo de más de 25 años sobre estos ambientes. Esta estrategia está enmarcada dentro de la propuesta de Statzner et al. (1988) quienes sugieren re-evaluar información existente calculando variables hidráulicas más complejas (velocidad de corte, tensión de corte, etc) a partir de otras más simples habitualmente medidas en los muestreos específicos (velocidad de la corriente, granulometría del sustrato, etc.), con el fin de aumentar el conocimiento acerca de la influencia de la hidráulica sobre la densidad y distribución de los organismos bentónicos. El objetivo del capítulo se centra en investigar la influencia de las condiciones hidráulicas de fondo y otras variables ambientales sobre la densidad de *N. bonettoi*, especie clave del ensamble, según lo mencionado, en ríos pertenecientes a la cuenca del río Paraná.

2.2. Métodos

2.2.1. Área de estudio

Las muestras utilizadas para el nuevo análisis planteado proceden de los tramos superior y medio del río Paraná y del río Paraguay Superior e Inferior (Figura 1). El río Paraná es el segundo río más grande de América del Sur si se considera su cuenca de aporte ($2,8 \times 10^6 \text{ km}^2$), el segundo más largo (4400 km desde la cabecera del río Grande en Brasil al Río de La Plata), y el tercero más grande, considerando su caudal de descarga media al océano ($21000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). El río Paraná Medio, en su cauce principal, presenta un fondo móvil predominantemente arenoso, con formaciones de bancos e islas y en donde se han registrado dunas de hasta 12 m de altura (Drago, 1977). Los sedimentos de fondo están compuestos por partículas de arena (con porcentajes medios superiores al 98%) transportadas principalmente por saltación y suspensión (Drago y Amsler, 1998).

Geomorfológicamente, el cauce principal del Paraná y sus diferentes cauces secundarios son jerárquicamente diferenciables. Los cauces de mayor jerarquía generalmente fluyen paralelamente al cauce principal, la mayoría de las veces en conexión con aquel y son de fondo móvil arenoso (ríos Colastiné, San Gerónimo y Coronda). Por otro lado, los cauces secundarios de menor jerarquía son más estrechos, menos profundos, tienen una ubicación

sub-paralela o perpendicular respecto al cauce principal, están indirectamente relacionados con éste y su fondo no es tan activo (ríos San Javier, Santa Rosa, Chipá, Colastinecito, Mendieta, Conchillas y Correntoso) (Marchese y Ezcurra de Drago, 1992; Drago et al., 2003). Los afluentes de la margen derecha del Paraná Medio en la provincia de Santa Fe (ríos Los Amores, Del Rey, Ombú, Malabrigo y Salado del Norte) tienen aguas salinas debido a las características hidro- geológicas de sus cuencas (Bojanich y Risiga, 1981; Filí, 1986). Por otro lado, los afluentes de la margen izquierda, en las provincias de Corrientes y Entre Ríos (ríos Santa Lucía, Corrientes, Guayquiraró y Feliciano) fluyen a través de estratos de areniscas de la formación Ituzaingó (Gentile y Rimoldi, 1979).

Se han tomado muestras de fondo de estos ríos en 42 sitios diferentes entre los años 1978 y 1988. Estas incluyen puntos de muestreo en 8 secciones transversales del cauce principal (entre las ciudades de Goya y Diamante, Argentina), 9 puntos en cauces secundarios, 9 en los afluentes de ambos márgenes y 16 en secciones transversales del sistema del río Saladillo. Los afluentes fueron muestreados cerca de la desembocadura del río Paraná.

También se incluyeron muestras del bentos del río Iguazú, obtenidas en el Parque Nacional Cataratas (Argentina). Este es un río de orden 7 (Strahler, 1957) que tiene sus nacientes en Brasil cerca de la ciudad de Curitiba, con una longitud de 1320 km y un área de captación de 62000 km². Las estaciones de muestreo se encuentran 18 km y 16 km aguas arriba de las Cataratas del Iguazú (Pozo Preto y Corredera Las Tacuaras, respectivamente) y a 4,5 kilómetros aguas abajo de las Cataratas (Puerto Macuco). A lo largo de este tramo, el cauce tiene una sección transversal en forma de "v" y un fondo con afloramientos basálticos, rocas, gravas y parches de arena de distinta granulometría. Los ríos Ñandú, Ibicuy y Tacuara son tributarios del Iguazú que también fueron muestreados (Marchese et al., datos no publ.). Las mediciones y muestras a lo largo del río Iguazú se obtuvieron entre julio de 2000 y octubre de 2001.

El río Paraguay es el principal afluente del río Paraná y uno de los más grandes de América del Sur. Se alimenta y drena el gran humedal del Pantanal (Brasil, Paraguay y Bolivia) y se extiende desde su cabecera, sobre la meseta al norte de la ciudad de Cáceres, en Mato Grosso (Brasil) hasta su confluencia con el río Paraná, cerca de la ciudad de Corrientes (Argentina) a lo largo de casi 2800 km. La superficie de su cuenca de drenaje es de 1095000

km². Las muestras de bentos se obtuvieron en el Alto Río Paraguay a lo largo de 200 km entre la ciudad de Cáceres y la bifurcación con el cauce del Bracinho en la isla de Taiamã. En ese tramo presenta un patrón en planta meandroso que se extiende desde la llanura de inundación del río Sepotuba y alcanza la desembocadura del río Jaurú. En este punto comienza un tramo recto y moderadamente trenzado hasta las colinas de Morro Pelado. Luego, un sector de transición con meandros irregulares caracteriza el cauce principal el cual, en la bifurcación con el río Bracinho, se torna un ambiente fluvio-lacustre, incluida la isla de Taiamã. En este trecho, el canal principal muestra irregularidades y meandros tortuosos alternados (Wantzen et al., 2005). Las mediciones y muestras de bentos a lo largo del tramo superior fueron obtenidas en noviembre de 2000, con condiciones hidrológicas de aguas bajas.

El río Paraguay Inferior comienza a unos 50 km aguas abajo de la ciudad de Asunción (Paraguay) y se extiende hasta su confluencia con el río Paraná, aproximadamente unos 200 km aguas arriba de la ciudad de Corrientes (Argentina). El cauce principal posee un ancho y profundidad media de 575 m y 9 m respectivamente, y un caudal medio de 4000 m³ s⁻¹. Su patrón en planta es meandriforme con una gran llanura de inundación de origen fluvial. Tres importantes afluentes desembocan en el tramo inferior: ríos Bermejo, Pilcomayo y Tebicuary. El río Bermejo, que tiene su origen en las laderas de la Cordillera de los Andes, tiene una fuerte influencia sobre el río Paraguay debido a la gran cantidad de sólidos en suspensión que transporta y descarga anualmente sobre este último (Drago, 1990). El Paraguay Inferior fue estudiado a lo largo de 331 kilómetros, desde 6 km aguas abajo de la ciudad de Asunción hasta la confluencia con el río Paraná. Las márgenes del cauce principal muestran la típica variabilidad morfológica de los meandros fluviales, con su borde interior suave y con mayores profundidades sobre la margen de la curva externa de cada meandro.

En definitiva, los datos utilizados en esta parte del estudio comprenden información que abarca un extenso eje longitudinal fluvial (aproximadamente 1780 km), lo cual implica un extenso examen de la distribución de *N. bonettoi* entre las latitudes 16° 07' S a 32 ° 04' S (Figura 1).

2.2.2. Muestreo

Las muestras se obtuvieron con una draga de cucharas marca Tamura, que posee una superficie de muestreo de 319 cm² (ver Figura 3C, Capítulo 3). En cada punto de muestreo, se extrajeron 3 muestras (repeticiones), que se filtraron a través de un tamiz de 200 μm y se fijaron en formaldehído al 5% en campo. Otra muestra de sedimentos de fondo para su análisis granulométrico y determinación de materia orgánica (por ignición) fue tomada en forma simultánea. A su vez, se midieron los siguientes parámetros: conductividad (μS cm⁻¹), pH, oxígeno disuelto (mg l⁻¹), temperatura (° C), transparencia (disco de Secchi; m), profundidad (m), y velocidad de corriente superficial (m s⁻¹). Para estas últimas mediciones se utilizó una sonda WTW serie 300, un turbidímetro HACH, correntómetros y flotadores. En síntesis, las variables registradas fueron las clásicas determinadas en cualquier estudio de este tipo en el mundo.

Es importante señalar la simultaneidad en los muestreos de bentos y la medición de las variables físicas (especialmente la profundidad y velocidad superficial de la corriente), es decir, los parámetros que representan las condiciones imperantes del flujo en cada lugar de muestreo.

Se contó con un total de 562 puntos de muestreo (1686 muestras, considerando cada réplica). Para su estudio se calcularon los valores de variables hidráulicas más complejas (detalladas más adelante en el texto) a partir variables simples y habitualmente registradas (velocidad de la corriente, etc). Estos resultados se usaron para describir el medio físico donde cada muestra fue tomada, pareándolos a los respectivos resultados que ya se habían obtenido de densidad de *Narapa bonettoi*. El número de puntos fue menor en el caso de ciertos análisis que requieren valores de determinadas variables que no siempre fueron medidas (por ejemplo, el diámetro medio, d_{50} , de arena del fondo). En Tabla 1 se ofrece un resumen de las variables registradas y sus valores extremos, considerando el total de las muestras obtenidas de los diferentes ríos estudiados.

Se advierte que el mayor número de ríos estudiados corresponde a grandes corrientes fluviales con tamaño pequeño de los sedimentos de fondo (d_{50} inferior a 1 mm) y con profundidades mayores a 2 m.

2.2.3. Análisis de laboratorio.

En el laboratorio, los invertebrados fueron separados del sedimento de cada muestra bajo microscopio y almacenados en etanol al 70%. Todos los individuos de *N. bonettoi* fueron identificados y contados. A través un análisis clásico de sedimentos fluviales, fue determinado el total (%) de arena, limo y arcilla de los sedimentos (tamizado en seco, escala de Wentworth). En el 32% del total de las muestras de material de fondo se contó con la información del d_{50} de la distribución granulométrica de tamaños.

2.2.4. Selección y tratamientos de las variables hidráulicas.

En relación a la caracterización del "flujo o de la hidráulica del escurrimiento" en cada punto de muestreo, se ha propuesto para pequeñas corrientes (Statzner y Higler, 1986; Statzner et al., 1988 y Carling, 1992) que deberían incluirse estimaciones de variables tales como velocidad de la corriente, profundidad, rugosidad del sustrato, pendiente de la superficie de agua, número de Froude, número de Reynolds, número de Reynolds de fricción, velocidad de corte, tensión de corte, espesor de la subcapa viscosa y radio hidráulico.

Al examinar estos parámetros a la luz de algunos principios básicos de la hidráulica de canales abiertos (ver algunos de los conocidos libros de texto sobre este tema, por ejemplo Chow, 1959; Henderson, 1966), es posible demostrar que los efectos de algunos de ellos, tales como profundidad (h) y la pendiente local (S), están consideradas dentro de la tensión de corte (τ_0). Véase el Apéndice 1 para la definición de los símbolos. Además, teniendo en cuenta que la rugosidad del sustrato es directamente proporcional a la mediana de la distribución del tamaño de los granos de sedimentos (d_{50}) y sus cambios no son demasiado pronunciados en grandes ríos, la tensión de corte de fondo es también en general una buena medida de la variación de la velocidad de la corriente.

Asimismo, el número de Froude (F_r) y el número de Reynolds (R_e) no cambian significativamente con el caudal en grandes ríos (F_r y R_e están en el orden de 0,1 y 10×10^6 , respectivamente, en el río Paraná) debido a la relativamente limitada diferencia entre los caudales máximos y mínimos en comparación con pequeños ríos. Por otra parte, los números de Froude y Reynolds describen, por definición, las características globales de la corriente en

una determinada sección transversal o vertical, por lo que poco aportan respecto a las “condiciones del flujo cercanas al fondo”. Este punto es una cuestión crucial a los efectos de este estudio, como se explicará más adelante. En cuanto al radio hidráulico (R) ésta es otra medida asociada a la sección transversal completa de un cauce, que equivale a la profundidad media cuando la relación ancho/profundidad es grande (aproximadamente > 10) como ocurre en la mayoría de los grandes ríos naturales. Por último, el número de Reynolds de fricción (R_*) es una variable adimensional que describe las condiciones del flujo en torno a las partículas de los sedimentos transportados cerca del fondo en ríos aluviales (Yalin, 1977). Por definición, este número incluye los efectos de la tensión de corte (a través de la velocidad de corte, U_*), la rugosidad del substrato, y la viscosidad del fluido. Determinados límites del número de Reynolds de fricción, fijados según los valores de las variables que lo definen permiten conocer la importancia de las fuerzas viscosas sobre el movimiento de los granos en contacto con el fondo en un flujo turbulento (Yalin, 1977). Teniendo en cuenta su significado físico, R_* debería ser un parámetro importante para conocer la incidencia de la hidráulica de la corriente sobre la comunidad bentónica en ríos, siempre que su valor sea representativo de las “condiciones del escurrimiento que rodean al punto de muestreo”. Para cumplir con este requisito, es necesario conocer el valor local de la velocidad de corte (o de la tensión de corte) en el punto de muestreo, lo cual en grandes ríos implica un problema de difícil resolución puesto que se debería estimar la pendiente local de la superficie del agua. Es bien sabido que ésta varía en cada punto debido a la tridimensionalidad del flujo en corrientes naturales.

Sobre la base de los argumentos expuestos, las características hidráulicas en este estudio se han descrito en base a la tensión de corte de fondo (o su equivalente la velocidad de corte) y el número de Reynolds de fricción. Estas variables se han calculado bajo ciertos supuestos (justificados más adelante en el texto).

Para estimar la velocidad de corte (U_*) se utilizó la “ley del defecto de velocidad” (Schlichting, 1979) expresada en función de la velocidad superficial de la corriente registrada en cada punto de muestreo y una estimación de la velocidad media en la vertical (\bar{U}):

$$U_* = \frac{\bar{U} - U_{\max}}{5.75 \log 0.4} \quad (1)$$

El empleo de la ecuación (1) implica aceptar la validez de la distribución logarítmica de velocidades en la vertical en cada punto de muestreo. Para estas condiciones se demuestra que \bar{U} se verifica a una distancia de 0,40 h desde el fondo. Además, y quizás la cuestión más importante, radica en que la ecuación (1) se cumple en “flujos turbulentos, permanentes y uniformes” en torno al lugar donde fue tomada cada muestra. La suposición de flujo turbulento es ampliamente aceptada en corrientes naturales. La permanencia del escurrimiento en ríos, a su vez, puede ser aproximada cuando los cambios del nivel del agua son muy graduales, una condición que se observa frecuentemente en las grandes corrientes aluviales, incluso durante una onda de creciente (van den Berg y de Vries, 1979). Nótese en Tabla 1 que la mayoría de los ríos estudiados cumplen con esta condición de escala espacial. La suposición de flujo uniforme, en cambio, no puede ser verificada en cada punto de muestreo. Sin embargo, la coherencia de los resultados presentados y discutidos a continuación sería una evidencia indirecta de que la condición de flujo uniforme se habría cumplido razonablemente.

Sobre este particular, Amsler y Schreider (1986, 1992) y Trento et al. (1990) demuestran la validez de aproximar la distribución vertical de la velocidad en grandes corrientes fluviales a una función logarítmica como la implícita en la ecuación (1). Estos autores ajustaron con éxito tal tipo de función derivada de la "ley de la pared" (Schlichting, 1979) a un gran número de perfiles verticales de velocidad medidos en una amplia variedad de condiciones de flujo y fondo en el río Paraná.

El valor de \bar{U} en la ecuación (1) fue calculado multiplicando U_{\max} por el coeficiente 0,86, recomendado en mediciones hidrográficas para obtener la velocidad media en una vertical, cuando U_{\max} se mide con flotadores superficiales (WMO, 1974), como en los muestreos disponibles. En definitiva se advierte que el cálculo de U_* :

$$U_* = \sqrt{\frac{\tau_0}{\rho}} = \sqrt{ghS} \quad (2)$$

donde, ρ : densidad del agua; g : aceleración de la gravedad; y S : pendiente de fricción.

con la ecuación (1) permite estimar su valor en torno al punto de muestreo (bajo los supuestos anteriores), evitando el cálculo de la pendiente local. En las ecuaciones (1) y (2) se ve claramente la dependencia entre U_* (τ_0) y la velocidad de la corriente (\bar{U}), comentado anteriormente. Todas las variables hidráulicas utilizadas en el estudio se resumen en Tabla 2.

2.2.5. Análisis estadístico

Se confeccionaron gráficos de dispersión de la densidad de *N. bonettoi* con cada una de las variables físicas que caracterizan el ambiente, con el fin de obtener una primera valoración del rango de tolerancia de la especie a las diferentes variables. Su influencia cuantitativa sobre la densidad de la especie se analizó a través del análisis de correlación de Spearman. Dado que los datos originales no alcanzaron una distribución normal, en todos los análisis fueron utilizados métodos estadísticos no paramétricos.

Con el fin de detectar tendencias en la distribución de la especie se construyeron gráficos adicionales con las medianas de las densidades de *N. bonettoi* en función de las variables ambientales más significativas. Las medianas se determinaron en intervalos de clases arbitrarios en los que se dividió el rango de variación de las variables seleccionadas. En cada caso se verificó que el número de datos en los intervalos de clase sean similares. Casi todos los gráficos se representaron en coordenadas log-log o semi-log con el objetivo de permitir una mejor visualización de la dispersión de los datos.

2.3. Resultados

Se obtuvieron correlaciones significativas entre la densidad de *N. bonettoi* y todas las variables ambientales consideradas en el estudio con la única excepción de la temperatura (Tabla 3). Las variables con las más altas correlaciones positivas fueron % de arena, la velocidad de la corriente, la velocidad de corte, la tensión de corte, y el número de Reynolds de fricción. Las más altas correlaciones negativas se obtuvieron con limo, arcilla, la conductividad del agua y la materia orgánica de los sedimentos de fondo.

La distribución de *N. bonettoi* respecto de los porcentajes de arena se muestra en la Figura 2. La especie ha sido registrada incluso con muy bajos porcentajes de arena, pero con densidades también muy bajas y en forma esporádica. Es posible encontrar la especie con

concentraciones de arena inferiores al 50% (algunas estaciones de muestreo de los ríos Colastiné, Paraná y San Javier) pero con densidades no mayores a 1000 ind. m⁻². Con porcentajes entre el 50 y el 90% de arena (algunas de las estaciones de muestreo de los ríos Correntoso, Iguazú y Paraná), la densidad de *N. bonettoi* fue inferior a 6000 ind. m⁻² (Figura 2A). Analizando la Figura 2B (mediana de la densidad), la asociación entre las más altas densidades de la especie y los porcentajes de arena (90 a 100%) se ve claramente. Es importante señalar que, aún con un alto contenido de arena, fueron registradas un gran número de muestras con 0 número de individuos, un hecho observado con todas las variables estudiadas y que será analizado más adelante en el texto.

N. bonettoi se encontró dentro del rango total de los valores de d_{50} registrados (0,00004 a 0,00035 m) (Figura 3A), es decir desde limo grueso hasta arena media. Las medianas revelan una tendencia en "forma de campana" (Figura 3B), con las densidades más altas registradas para los tamaños de arena de 0,0003 m aproximadamente.

N. bonettoi se registró dentro de una amplia gama de valores de tensiones de corte, aunque con bajos valores (de menos de 0,015 kg m⁻²) las densidades fueron inferiores a 1000 ind. m⁻² (Figura 4A). La Figura 4B muestra una clara tendencia en "forma de campana" de la densidad de la especie y τ_0 , con los máximos valores de densidad para una tensión de corte de entre 0,6 y 0,8 kg m⁻².

N. bonettoi se encontró dentro de un rango de valores de R_* de entre 0,34 y 95,18 (Figura 5A). En la Figura 5B se aprecia nuevamente una tendencia en "forma de campana", es decir las más altas densidades de la especie se registran entre los valores de R_* de 40 y 50. La densidad de *N. bonettoi* tendría una tendencia decreciente más allá de este último valor.

Respecto a la influencia de la conductividad del agua, *N. bonettoi* fue registrado con valores de entre 30 y 750 $\mu\text{S cm}^{-1}$. Las más altas densidades fueron registradas entre 30 y 200 $\mu\text{S cm}^{-1}$ aproximadamente. Entre 340 y 750 $\mu\text{S cm}^{-1}$, la especie se registró sólo en cuatro estaciones de muestreo (ríos Corrientes y San Javier), aunque siempre con densidades inferiores a 1000 ind. m⁻² (Figura 6A). La Figura 6B muestra una tendencia decreciente de *N. bonettoi* a medida que aumentan los valores de conductividad, con una ausencia de la especie a partir de los 750 $\mu\text{S cm}^{-1}$ en adelante. Algunos tributarios de la margen derecha del Río Paraná en la provincia de Santa Fe (ríos Del Rey, Los amores, Malabrigo, Ombú y Salado del

Norte) y dos tributarios de su margen izquierda (ríos Feliciano y Guayquiraró), mostraron los mayores valores de conductividad eléctrica del agua, sin que la especie este presente.

El contenido de materia orgánica de los sedimentos de fondo, donde se encuentra *N. bonettoi* osciló entre 0.002 y 5 gC %. Entre 1,63 a 5,29 gC % las densidades fueron siempre menores a 1000 ind. m⁻² (Figura 7A). Los valores óptimos para la presencia de *N. bonettoi* oscilaron entre 0,002 y 0,16 (gC %). Las densidades más altas se verificaron dentro de este rango, disminuyendo notablemente superado el valor máximo citado (Figura 7B).

La densidad de la especie en estudio no mostró una clara tendencia con las siguientes variables: temperatura, transparencia, pH, oxígeno disuelto y profundidad. La especie tolera la gama total de temperaturas del agua registrada (13 a 31,7 °C) (Figura 8A), de valores de transparencia (desde unos pocos centímetros hasta 4 m, si bien las densidades más altas se encontraron entre 0,15 m y 1 m de disco de Secchi) (Figura 8B), y de profundidades (entre 0,3 y 29 m), registrados en este estudio. El rango de pH donde se encontró la especie osciló entre 6,5 y 7,8, no registrándose con valores de pH inferiores a 6.4 y superiores a 7.9. En cuanto a las concentraciones de oxígeno disuelto en que la especie estuvo presente, variaron entre 3,2 y 11,5 mg l⁻¹ (Figura 8D). *N. bonettoi* no fue registrado con caudales inferiores a 26 m³ s⁻¹ (su presencia se registró para valores de entre 27 y 22341 m³ s⁻¹) (Figura 8F). Como τ_0 ha sido obtenido a partir de la velocidad de corte (U_*) dada por la ecuación (2), el gráfico de dispersión de U_* (Figura 8G) es similar al correspondiente a τ_0 (Figura 4A). Los valores extremos, en términos de U_* , donde *N. bonettoi* fue registrado fueron de 0,0006 y 0,1083 m s⁻¹, aunque su densidad nunca fue mayor que 1000 ind. m² para velocidades de corte inferiores a 0,011 m s⁻¹ ($\tau_0 \approx 0,015$ kg m⁻²). Del mismo modo, el rango óptimo de U_* es de entre 0,077 m s⁻¹ ($\tau_0 \approx 0,6$ kg m⁻²) y 0.089 m s⁻¹ ($\tau_0 \approx 0,8$ kg m⁻²) (ver Figura 4B). Por último, de considerarse que *N. bonettoi* estuvo presente en toda la gama de velocidades de corriente medida, desde 0,01 a 1,77 m s⁻², sin embargo su densidad fue siempre menor de 300 ind. m⁻² con valores de corriente inferior a 0,2 m s⁻¹ (Figura 8H).

En todos los gráficos de dispersión de las Figuras 2 a 8, hay una cantidad considerable de casos con densidades nulas de *N. bonettoi* dentro del rango óptimo de distribución de la especie para cada variable correspondiente. El número de muestras con 0 individuos de *N. bonettoi* es de 388, es decir, el 69% del total de las muestras disponibles

(562). Por medio de un cuidadoso análisis de los resultados presentados, surgieron una serie de posibles explicaciones para este hecho que se resumen en la Tabla 4. La ausencia de la especie fue justificada si el valor de al menos una de las variables ambientales más importantes se encontraba fuera del rango donde *N. bonettoi* registró más de 1000 ind. m⁻². En otras palabras, la especie podría estar presente fuera de esos rangos, pero en casos excepcionales y con densidades muy bajas. Nótese en la Tabla 4 que en sólo 63 muestras (16,2%) de un total de 388 no se encontró una posible explicación que justifique la ausencia de *N. bonettoi*.

2.4. Discusión

Las más altas correlaciones respecto a la densidad de *N. bonettoi* se obtuvieron con las variables hidráulicas (número de Reynolds de fricción y tensión de corte de fondo), el tipo de sustrato (arena, limo, arcilla) y la cantidad de materia orgánica en los sedimentos. Estos resultados coinciden con estudios anteriores que demuestran que la distribución de organismos bentónicos está fuertemente influenciada por las condiciones hidráulicas de su entorno (Davis, 1986; Statzner y Higler, 1986; Statzner et al., 1988; Wetmore et al., 1990; Lancaster y Hildrew, 1993; Gowns & Davis, 1994; Hart et al., 1996; Quinn y Hickey, 1994; Rempel et al. 2000). En esos estudios se comprobó que cambios en las condiciones hidráulicas de un determinado hábitat debido a modificaciones en el caudal, fueron acompañados por variaciones en la distribución de las distintas especies. A su vez Orth y Maughan (1983) en un pequeño río de la zona boscosa de América del Norte, Rempel et al. (2000) en el río Fraser (Canadá), y Brooks et al. (2005) en el río Kangaroo (Nueva Gales del Sur), encontraron que las mayores densidades totales se correspondieron con las menores profundidades, donde se verificaron bajos valores de las principales variables hidráulicas. En el presente estudio, las densidades de *N. bonettoi* se asocian con las variables hidráulicas siguiendo una tendencia en "forma de campana", es decir, habría un rango óptimo de estas variables donde las densidades de la especie son las más altas. Para menores o mayores valores fuera de este rango la densidad tiende a disminuir. Una explicación para este hecho se relaciona con el comportamiento de la especie, que habita los intersticios existentes entre los

granos de arena del fondo (Takeda et al., 2001). Cuando la tensión de corte (o velocidad de la corriente) disminuye, los granos de arena más finos en suspensión se depositan gradualmente y a determinados valores críticos ($\bar{U} = 0,10$ a $0,20 \text{ m s}^{-1}$) se produce una masiva sedimentación de limo y arcilla debido a fenómenos de floculación (Mangini et al., 2003). Nótese en la Figura 4A y B la notable disminución de la densidad de *N. bonettoi* para valores de τ_0 correspondientes a aquellos valores límites de la velocidad de la corriente. La sedimentación de los sedimentos más finos (normalmente asociada a las partículas de materia orgánica fina) supone un obstáculo para el movimiento de la especie entre los intersticios de los granos de arena. Esto obstaculiza e impide su desarrollo como se ha demostrado en estudios anteriores (Ezcurra de Drago et al., 2004, 2007; Marchese y Ezcurra de Drago, 1992; Marchese, 1987, 1994; Marchese et al., 2002, 2005). En el otro extremo, con altos valores de τ_0 (más de $0,8 \text{ kg m}^{-2}$, Figura 4B) las fuertes tensiones de corte del fondo pueden barrer los organismos bentónicos, poniéndolos en suspensión en la columna de agua. Hipótesis alternativas en estas condiciones hidráulicas, podrían ser: i) *N. bonettoi* comienza un movimiento descendente dentro del sustrato por entre los espacios intersticiales, ii) la destrucción de individuos debido al creciente número de colisiones con las partículas de arena en movimiento cerca del fondo, y iii) todos los hipotéticos hechos anteriores actuando simultáneamente. La posibilidad que la población persista durante fuertes perturbaciones hidráulicas requiere que la mayoría de los individuos puedan refugiarse (Lancaster y Belyea, 1997) lo cual se compatibilizaría con la idea de los movimientos verticales por parte de esta especie. Sin embargo, poco se sabe acerca de un comportamiento de este tipo de *N. bonettoi* o si tales movimientos están realmente influenciados por las variables hidráulicas. Algunos estudios muestran movimientos descendentes por parte de ciertas especies de invertebrados bentónicos hasta las aguas subterráneas (por ejemplo Hynes, 1983). Borchardt (1993) registró estos movimientos en *Gammarus pulex* y *Ephemerella ignita* en experimentos en los que se simulaba incrementos en el caudal, considerando que son realizados a fin de evitar ser barridos por las altas tensiones.

Las relaciones entre el tamaño de grano de arena (d_{50}) y la tensión de corte (τ_0) con la mediana de la densidad de *N. bonettoi* (Figuras 3B y 4B) son similares ya que a bajos valores de τ_0 (o velocidad de la corriente) es de esperar que el fondo esté compuesto de

partículas de arena fina, como se explicó anteriormente. En este sentido, debería ocurrir lo contrario, es decir, el sedimento arenoso debería engrosarse con altos valores de τ_0 . Con una clara preferencia por un sustrato completamente arenoso (Figuras 2A y B) (este tópico se trata en detalle más adelante), la tendencia de *N. bonettoi* con el d_{50} revela que la especie preferiría tamaños de grano de arena de alrededor de 300 μm . Este patrón no concuerda exactamente con los resultados reportados por Takeda et al. (2001) en el Río Paraná Superior. Estos autores informaron que los tamaños de grano grueso (500 - 1000 μm) constituyen la granulometría de sedimentos óptima para organismos intersticiales como *N. bonettoi*. En este sentido, Marchese (1984) señala que tamaños finos de grano deberían asociarse a una disminución de la densidad de esta especie en el río Paraná Medio. Por lo tanto, Marchese et al. (2005) tienden a relacionar la presencia de *N. bonettoi* con sedimentos principalmente compuestos de arena gruesa en el Río Paraguay Superior. Por otra parte, Bonetto et al. (1985) registraron las más altas densidades de *N. bonettoi* con un tamaño medio de arena en algunos cauces del río Paraná Medio, a semejanza de los resultados expuestos aquí. Una posible explicación para las diferencias encontradas por los diferentes autores sobre este tema, deben contemplar el hecho de que en cada caso la especie se estudió en un determinado cauce y lugar, si bien todos pertenecientes al hidrosistema del Paraná. De ello se desprende que *N. bonettoi* podría estar presente en densidades acordes con el tamaño de arenas en cada uno de los hábitats. Este estudio, que involucra un gran número de diferentes ambientes lóticos arenosos pertenecientes al mismo hidrosistema, sería más representativo en lo referente a la preferencia general del tamaño de grano de arena de fondo de *N. bonettoi*, así como de otras variables ambientales.

El número de Reynolds de fricción tuvo la mayor correlación lineal y positiva con la densidad de *N. bonettoi* (Tabla 3), a pesar que se evidencia una tendencia decreciente a partir de los valores máximos de este parámetro (Figura 5B). Según las explicaciones brindadas, R_* es una medida adecuada de la influencia de la turbulencia sobre las partículas del fondo. Teniendo en cuenta este hecho y considerando la tendencia mostrada en la Figura 5B, es posible plantear que *N. bonettoi* tendría una mayor preferencia por valores de turbulencia correspondientes a un fondo hidráulicamente en transición ($\sim 40 < R_* < \sim 50$), los cuales corresponden a valores de τ_0 (o U_*) entre ~ 0.6 y $\sim 0.8 \text{ kg m}^{-2}$ y tamaños de granos de

alrededor de 300 μm . La tendencia a la disminución de la densidad a partir de los valores más grandes de R_* sería una prueba de que la especie no es compatible con un flujo turbulento completamente desarrollado ($R_* \gtrsim 70$ de acuerdo con la teoría de la capa límite turbulenta). En apoyo a esta observación cabe señalar que para macroinvertebrados bentónicos típicos de ríos de bajos órdenes y alta pendiente con grandes tamaños de partículas (en el orden de las gravas y aún más grandes) y con valores de R_* más allá del umbral de 70, fueron registradas correlaciones significativas pero negativas (Brooks et al., 2005) entre la densidad bentónica y R_* . A la luz de los resultados presentados, se podría hipotetizar que en los cauces analizados no fue hallada toda la gama posible de valores de R_* como para captar claramente el sector de la curva de campana donde las correlaciones entre la densidad y R_* deben ser negativas, es decir donde la especie no soportaría el alto “estrés” hidráulico y simplemente no podría estar presente (densidad nula).

Es importante destacar, asimismo, que las variables hidráulicas τ_0 , U_* y \bar{U} ($= 0.86 U_{\text{max}}$) se correlacionan todas con la densidad de *N. bonettoi*, con coeficientes relativamente altos y similares ($R = 0,46$; Tabla 3), lo cual no es sorprendente teniendo en cuenta la interdependencia entre ellas (véase la ecuación (1) y la Tabla 2). Esta condición debe tenerse en cuenta a la hora de seleccionar las variables hidráulicas que se procura correlacionar con una especie dada. La interrelación entre las correlaciones con la tensión de corte y la velocidad de corte ya fue señalada por Statzner et al. (1988). La tendencia seguida por la distribución de la densidad de la especie respecto de R_* es también consecuencia de las tendencias de las variables que definen R_* , esto es τ_0 y d_{50} (Figuras 3B y 4B), sin por esto ser redundante.

La influencia de las características del sustrato sobre la distribución de los invertebrados bentónicos es ampliamente conocida (Rempel et al., 2000; entre muchos otros). Respecto de *N. bonettoi*, los resultados presentados en este estudio son coincidentes con investigaciones previas realizados sobre este tópico. En este caso, la densidad de la especie se encuentra altamente correlacionada con los porcentajes de arena del sedimento, tal ya como se ha indicado (Varela et al., 1982; Varela et al., 1983; Bonetto et al., 1985; Drago et al., 2003; Ezcurra de Drago, 1980; Ezcurra de Drago et al., 2004, 2007; Marchese, 1987, 1994;

Marchese y Ezcurra de Drago, 1992; Marchese et al., 2002; Takeda et al., 2001). El fondo activo de los ríos Paraná, Iguazú, Paraguay Superior, Jaurú y Correntoso se caracterizaron por las más altas densidades de *N. bonettoi*, lo cual es comprensible ya que estos ríos tienen sedimentos francamente arenosos. La tendencia de las medianas (Figura 2B) muestra una clara preferencia por parte de la especie hacia porcentajes de arena mayores a ~90%. Este estudio, sin embargo, permite ampliar los límites de tolerancia de *N. bonettoi* hacia porcentajes de arena menores, aunque con bajas densidades. Naturalmente, la ampliación de estos límites también es válida para aumentos en los porcentajes de limo y arcilla en los sedimentos de fondo. A tono con ello, se encontró una importante y significativa relación negativa entre las citadas partículas finas y *N. bonettoi* ($R = -0,57$ y $-0,47$, respectivamente), también registrada por Marchese (1987) en el cauce principal y secundarios de la llanura aluvial del río Paraná Medio. En consecuencia, es posible encontrar a *N. bonettoi* con densidades de hasta 1000 ind. m^{-2} con porcentajes de arena inferior a 50% (Figura 2A).

Dado que en los ríos estudiados con fondo arenoso móvil normalmente están cubiertos con dunas (Drago, 1977), es posible que la distribución contagiosa de *N. bonettoi* (Marchese, 1994) esté relacionada con la dinámica de estas formas de fondo debido a la escasa movilidad de estos macroinvertebrados. A nivel de hipótesis se postula que las diferentes condiciones hidráulicas de fondo sobre la cara de aguas arriba, cresta y valle de las diferentes dunas sea un factor influyente en la distribución de *N. bonettoi*.

Si los resultados hasta ahora obtenidos con las variables hidráulicas y sedimentológicas son considerados como un todo, las evidencias sugieren que las más bajas densidades de *N. bonettoi* están asociadas a la rama izquierda de la tendencia en forma de campana debido a los tamaños finos de las partículas (o su equivalente: bajos porcentajes de arena) lo cual distorsiona el entorno óptimo intersticial (vinculado a un determinado tamaño de las partículas de arena) para la especie. Del otro lado, sobre la rama derecha, los altos niveles de turbulencia podrían dar cuenta de la baja densidad, aún con adecuados porcentajes de arena sobre el fondo. En estos casos, esta hipótesis podría explicar la ausencia de organismos considerando los efectos de elevados τ_0 .

La relación entre la profundidad y la densidad de *N. bonettoi* fue relativamente baja, lo que significa que esta variable no tendría una influencia apreciable sobre la densidad. Este hecho coincide con los resultados presentados por Bonetto et al. (1985) y Takeda et al.

(2001). La correlación positiva con el caudal ($R = 0,34$) también fue informada por Marchese (1987, 1994). Una tendencia opuesta, sin embargo, fue notificada por Takeda et al. (2001), quienes describieron un decrecimiento en la densidad de *N. bonettoi* (de 106000 a 6000 ind. m^{-2} aproximadamente) en el período de aguas altas. Esta variable debe ser considerada como un parámetro que describe el grueso de la corriente en una sección dada y por lo tanto no representa las condiciones del escurrimiento en el lugar exacto del muestreo. Este hecho podría explicar los resultados disímiles informados por los diferentes autores.

Frutiger y Schib (1993) al igual que Grown y Davis (1994) sugieren que, además del hecho de que las condiciones del escurrimiento son determinantes de la densidad de las especies bentónicas, los parámetros químicos también pueden tener crucial importancia ecológica. La relación registrada entre la conductividad del agua y la densidad de *N. bonettoi* ($R = -0,38$) se compatibiliza con esta afirmación. De acuerdo a los resultados obtenidos, *N. bonettoi* sólo podría estar presente con valores de conductividad inferiores a $\sim 750 \mu S. cm^{-1}$ (Figura 6A y B). Un comportamiento similar fue observado por Marchese y Ezcurra de Drago (1992) en el río Paraná Medio. Los ríos Salado del Norte, Malabrigo, Ombú, Del Rey, Saladillo y Los Amores (afluentes de la margen derecha) y los ríos Feliciano y Guayquiraró (afluentes de la margen izquierda), tienen elevados valores de conductividad y, como era de esperarse, la especie no fue registrada en estos cauces.

Es bien sabido que la presencia de *N. bonettoi* no se registra en ambientes con alto contenido de materia orgánica en sedimentos (MOS). De hecho, la especie muestra una clara preferencia por sedimentos francamente arenosos y con baja concentración de materia orgánica (Marchese y Ezcurra de Drago, 1992; Marchese, 1994; Brandimarte y Shimizu, 1996; Moretto et al., 2003; Ezcurra de Drago et al., 2004, 2007; entre otros). La relación negativa entre la densidad de *N. bonettoi* y la MOS se muestra en la Figura 7B. Esta figura también muestra la concentración óptima de MOS para el desarrollo de *N. bonettoi*. Las correlaciones negativas registradas para MOS, limo y arcilla con la densidad de la especie están asociadas, ya que los sedimentos finos normalmente implican un alto contenido de MOS.

Los valores de pH mostraron una correlación baja y negativa ($R = -0,14$) con *N. bonettoi*, en desacuerdo con el resultado obtenido por Marchese (1994).

Es ampliamente aceptado que la temperatura del agua es un factor importante que controla la densidad de la fauna bentónica de los ambientes templados (Bournaud et al., 1987; entre otros). Este no fue el caso en este estudio ni en otras investigaciones realizados en ambientes tropicales, subtropicales húmedos y templados húmedos de Sudamérica (Bonetto et al., 1985; Marchese, 1994; Takeda et al., 2001; Moretto et al., 2003). De hecho, en este estudio no fue registrada ninguna relación significativa entre la densidad de *N. bonettoi* y la temperatura, al menos no para el rango de temperaturas abarcado en este estudio ($T_{\min} = 13 \text{ }^{\circ}\text{C}$, $T_{\max} = 39 \text{ }^{\circ}\text{C}$). Por lo que se deduce que esta especie se encuentra plenamente adaptada a ese rango de temperatura, sin que cambios dentro de ese rango le signifiquen un problema.

Por último, el hecho de que la ausencia de *N. bonettoi* (densidad cero) no pudo ser explicada sólo en el 16,2% de los casos, sería otra prueba de que las variables seleccionadas y listadas en Tabla 4 son probablemente las más significativas para describir las exigencias ecológicas de la especie estudiada. Además, los resultados generales sugieren que las variaciones en la densidad están influenciadas más fuertemente por factores abióticos que bióticos, es decir, la distribución espacial de *N. bonettoi* en grandes ríos del hidrosistema del Paraná se rige principalmente por las condiciones hidráulicas del escurrimiento y tipo y granulometría de los sedimentos de fondo.

En base a los resultados discutidos, en Tabla 5 se presenta un listado preliminar de los rangos óptimos de las principales variables que afectan la distribución de *N. bonettoi*. Si futuras mediciones pertinentes de estas variables se registraran dentro de los rangos determinados en dicha tabla como óptimos (o de tolerancia) de la especie en forma simultánea y en un determinado ambiente lótico, debería esperarse la presencia de *N. bonettoi* con densidades considerables.

Respecto de las variables hidráulicas, y a modo de conclusión general, su representatividad de las condiciones de la corriente cercanas al fondo (alrededor del punto de muestreo) es una cuestión fundamental si se pretenden obtener resultados significativos. Se destaca la importancia de este punto puesto que el presente estudio se realizó a partir de la recopilación de un gran volumen de información disponible, en el cual se obtuvieron los valores de las principales variables hidráulicas a partir de ecuaciones que, aunque basadas en

rigurosos principios de la hidrodinámica, involucran supuestos concernientes al tipo de corriente en el que pueden ser aplicados.

Se ha demostrado, finalmente, que la sugerencia realizada por Statzner et al. (1988) referente a examinar y re-analizar toda la información previamente recopilada en otros estudios, e incluso por otros autores, respecto de la comunidad bentónica (normalmente consistente en la densidad de especies, características del sustrato, profundidad y velocidad en el punto de muestreo) a la luz de los conceptos de la mecánica de la corriente en un río con el fin de ampliar y profundizar el conocimiento alcanzado, es sumamente válida a la luz de los resultados logrados.

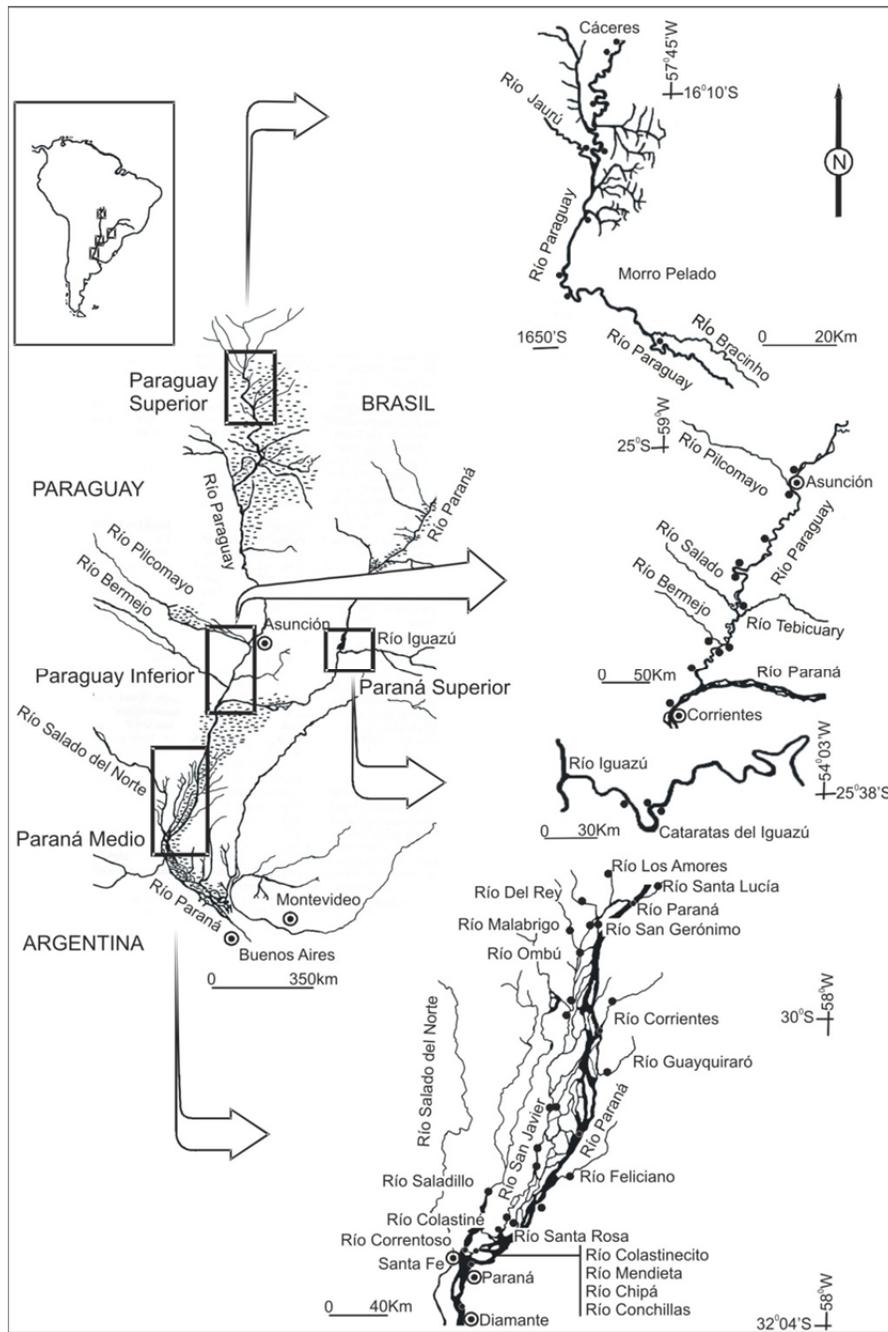


Figura 1. Ubicación de las estaciones de muestreo. Tres réplicas por cada una de las 562 estaciones de muestreo de un total de 27 ríos estudiados.

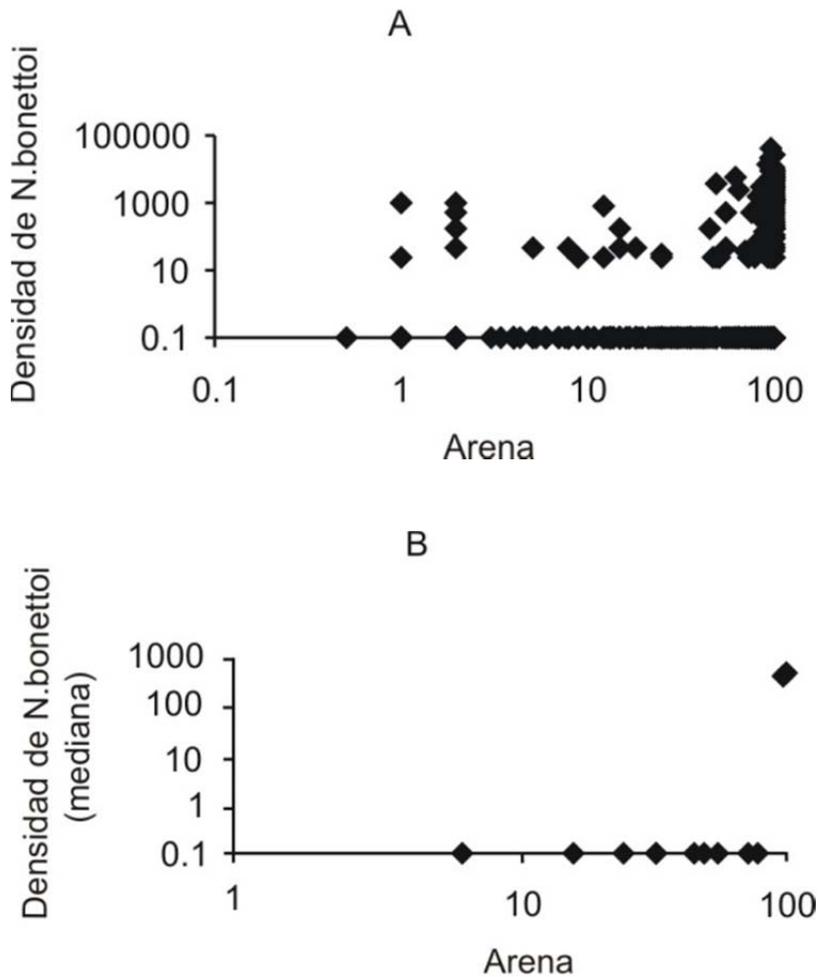


Figura 2. Distribución en coordenadas logarítmicas de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y arena (%) en todos los ríos estudiados (Paraná Medio, Paraguay Superior, Paraguay Inferior, Bermejo, Chipá, Conchilla, Colastiné, Coronda, Correntoso, Corrientes, Del Rey, Feliciano, Guayquiraró, Ibicuy, Iguazú, Jaurú, Los Amores, Malabrigo, Mendieta, Ñandú, Ombú, Saladillo, Salado del Norte, San Gerónimo, San Javier, Santa Lucía, Santa Rosa, Tacuara). B. Medianas de distribución de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y arena (%) en los mismos ríos. Nota: con el objetivo de incluir todos los datos disponibles en el gráfico de ejes logarítmicos, cada uno de los puntos con 0 ind m⁻² de *N. bonettoi* han sido representados con el valor Y = 0,1. Esto mismo también fue adoptado y aplicado para el resto de las variables en estudio.

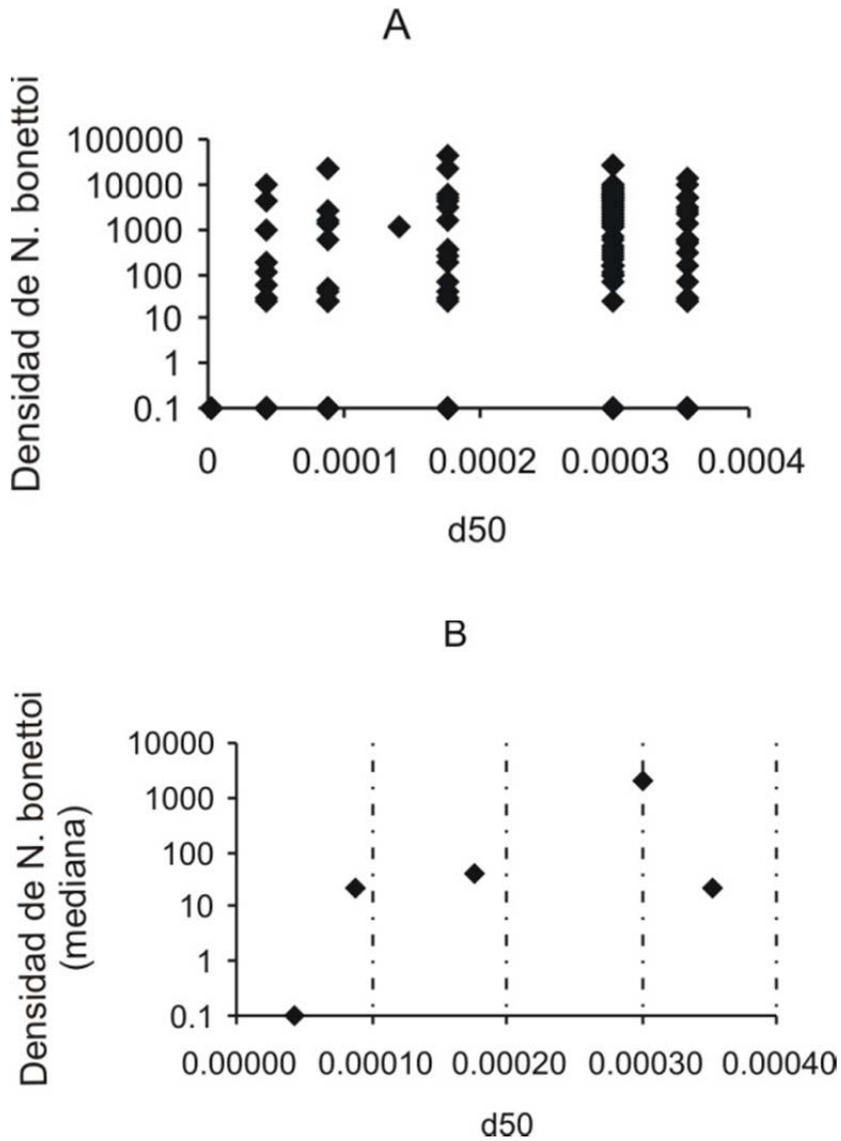


Figura 3A. Distribución en coordenadas semi- log de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y d_{50} (m) en algunos de los ríos estudiados (Correntoso, Ibicuy, Iguazú, Jaurú, Ñandú, Paraná Medio, Paraguay Superior, Tacuara). B. Distribución de las medianas de *N. bonettoi* representada en coordenadas semi- log (ind. m⁻²) y d_{50} (m) en los mismos ríos.

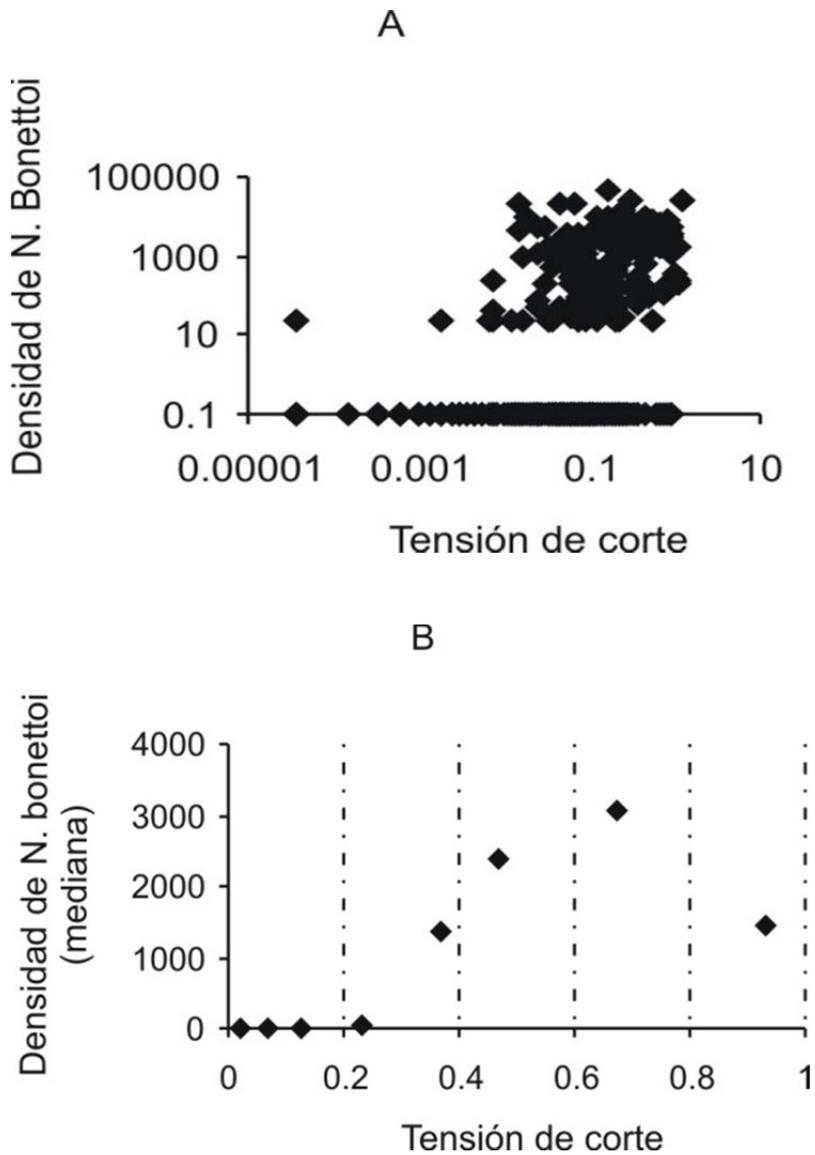


Figura 4A. Distribución en coordenadas logarítmicas de la densidad de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y la tensión de corte de fondo (kg m⁻²) en todos los ríos estudiados (Paraná Medio, Paraguay Superior, Paraguay Inferior, Bermejo, Chipá, Conchilla, Colastiné, Coronda, Correntoso, Corrientes, Del Rey, Feliciano, Guayquiraró, Ibicuy, Iguazú, Jaurú, Los amores, Malabrigo, Mendieta, Ñandú, Ombú, Saladillo, Salado del Norte, San Gerónimo, San Javier, Santa Lucía, Santa Rosa y Tacuara). B. Distribución de las medianas de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y la tensión de corte (kg m⁻²) en los mismos ríos.

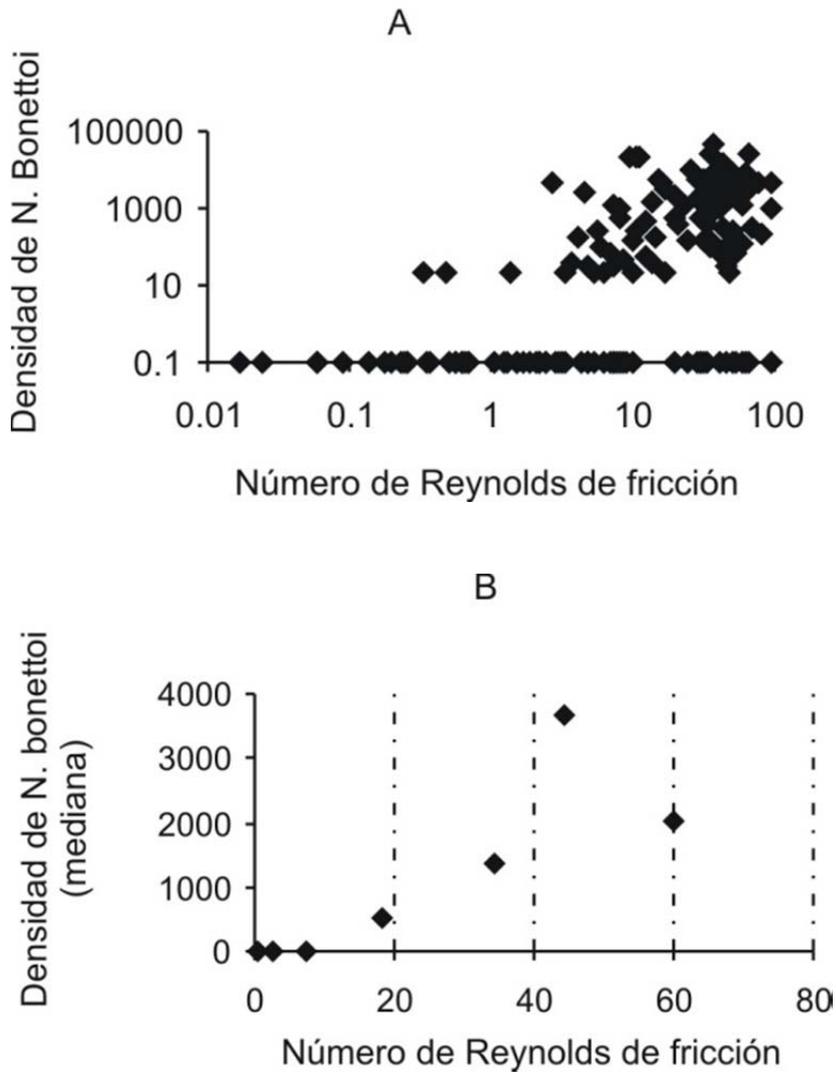


Figura 5A. Distribución en coordenadas logarítmicas de la densidad de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y el número de Reynolds de fricción en algunos de los ríos estudiados (Correntoso, Ibicuy, Iguazú, Jaurú, Ñandú, Paraná Medio, Tacuara y Paraguay Superior). B. Distribución de las medianas de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y el número de Reynolds de fricción en los mismos ríos.

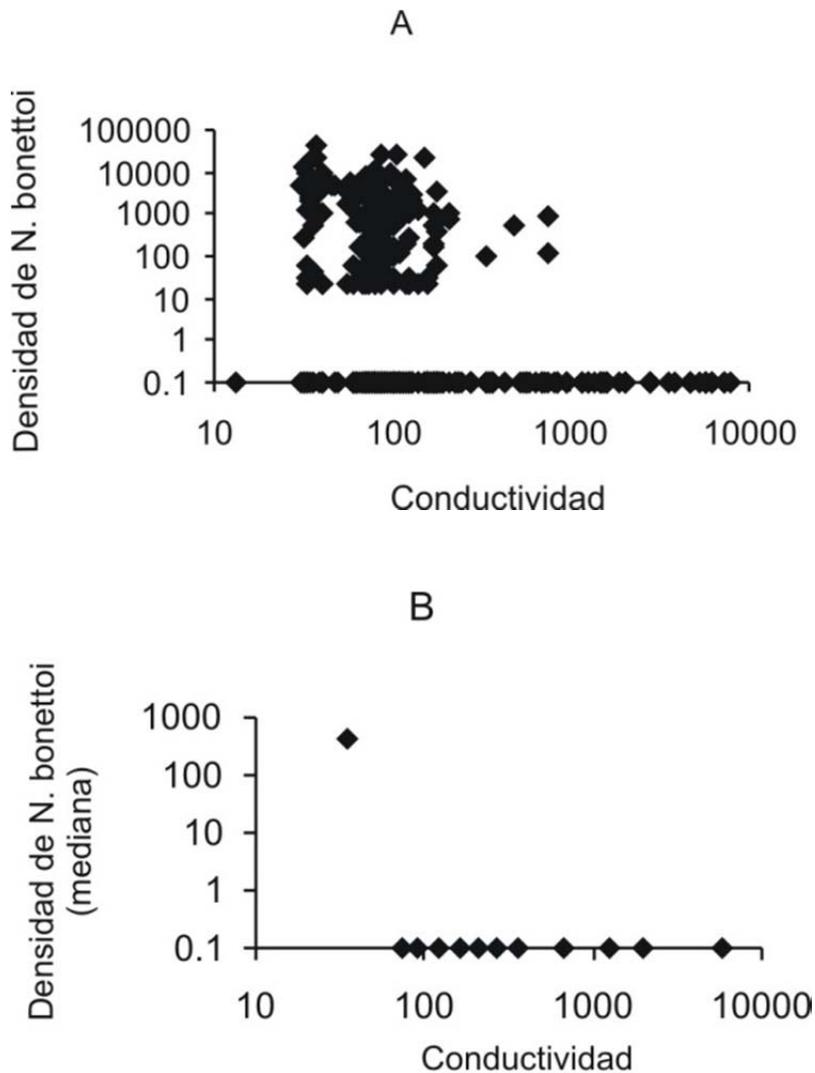


Figura 6A. Distribución en coordenadas logarítmicas de la densidad de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y la conductividad del agua (µS cm⁻¹) en todos los ríos estudiados (Paraná Medio, Paraguay Superior, Paraguay Inferior, Bermejo, Chipá, Conchilla, Colastiné, Coronda, Correntoso, Corrientes, Del Rey, Feliciano, Guayquiraró, Ibicuy, Iguazú, Jaurú, Los amores, Malabrigo, Mendieta, Ñandú, Ombú, Saladillo, Salado del Norte, San Gerónimo, San Javier, Santa Lucía, Santa Rosa y Tacuara). B. Distribución de las medianas de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y la conductividad del agua (µS cm⁻¹) en los mismos ríos.

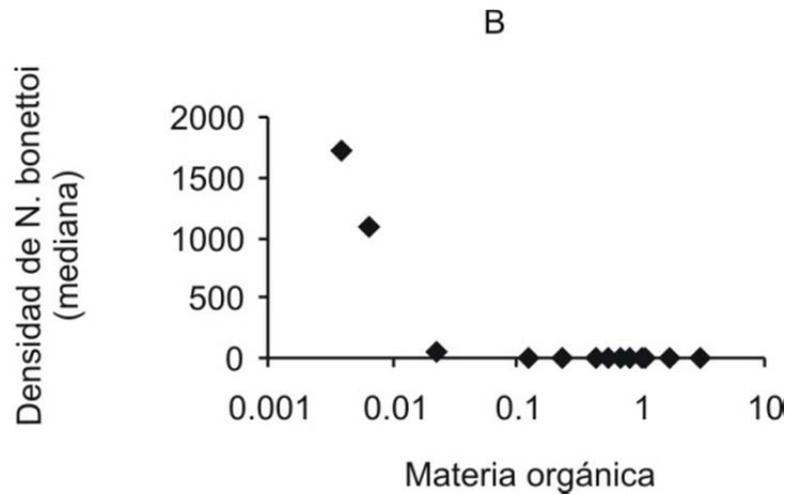
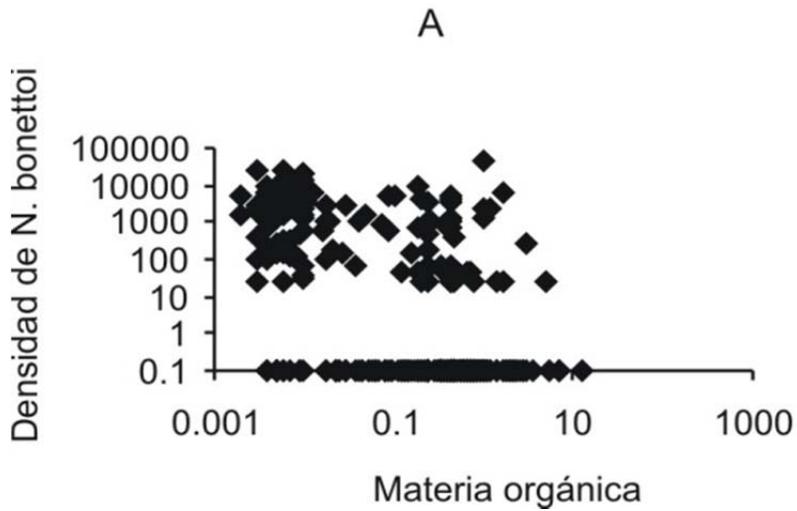


Figura 7A. Distribución en coordenadas logarítmicas de la densidad de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y la materia orgánica de sedimentos (gC%) en todos los ríos estudiados (Paraná Medio, Paraguay Superior, Paraguay Inferior, Bermejo, Chipá, Conchilla, Colastiné, Coronda, Correntoso, Corrientes, Del Rey, Feliciano, Guayquiraró, Ibicuy, Iguazú, Jaurú, Los amores, Malabrigo, Mendieta, Ñandú, Ombú, Saladillo, Salado del Norte, San Gerónimo, San Javier, Santa Lucía, Santa Rosa y Tacuara). B. Distribución de las medianas de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y la materia orgánica (gC %) en los mismos ríos.

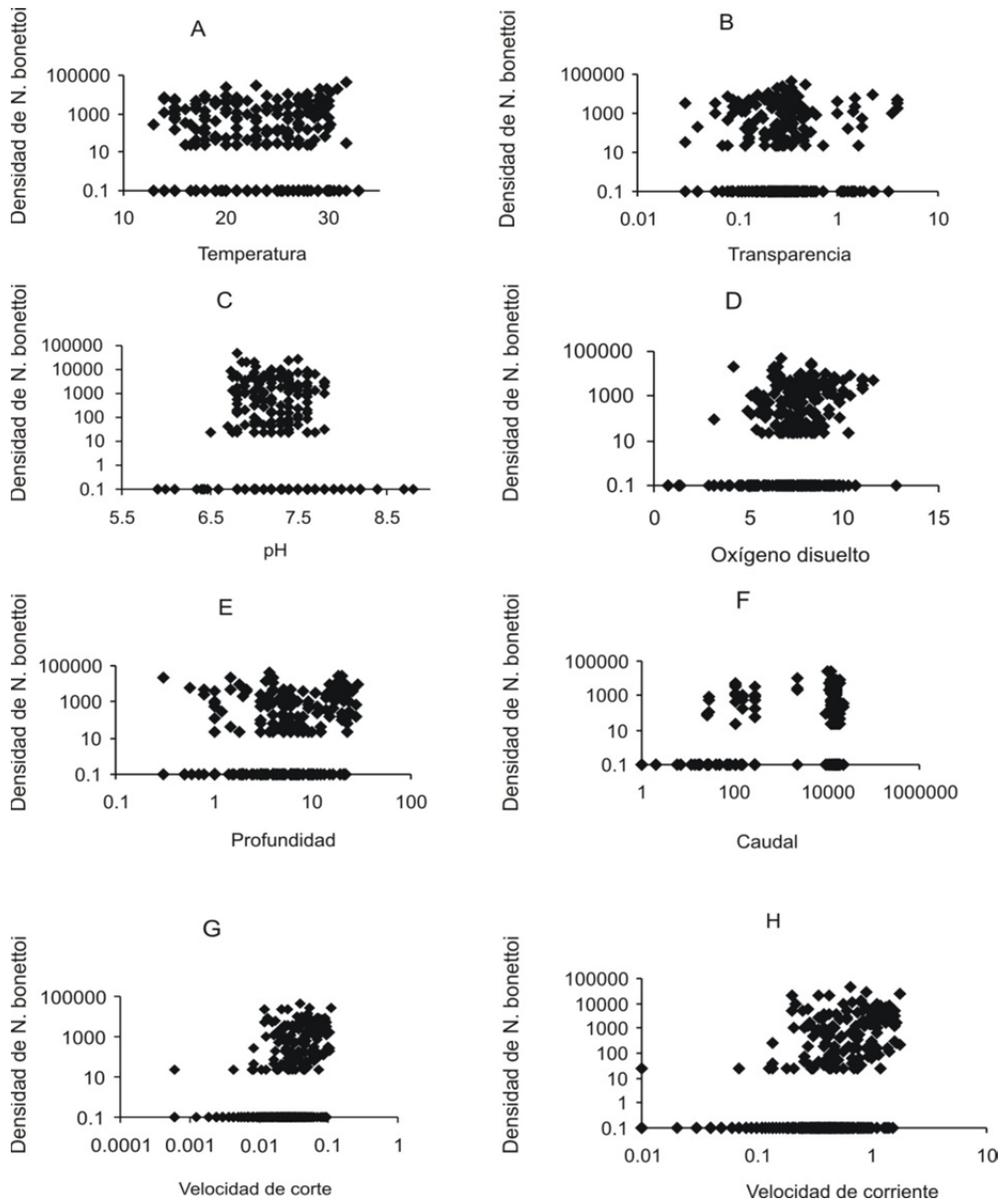


Figura 8. Distribución en coordenadas logarítmicas de la densidad de *N. bonettoi* (ind. m⁻²) y A: temperatura (° C), B: transparencia (m), C: pH, D: oxígeno disuelto (mg l⁻¹), E: profundidad (m), F: caudal (m³ s⁻¹), G: velocidad de corte (m s⁻¹), y H: velocidad de la corriente (m s⁻¹) en todos los ríos estudiados (Paraná Medio, Paraguay Inferior, Bermejo, Chipa, Conchilla, Colastiné, Coronda, Correntoso, Corrientes, Del Rey, Feliciano, Guayquiraró, Ibicuy, Iguazú, Jaurú, Los amores, Malabrigo, Mendieta, Ñandú, Ombú, Saladillo, Salado del Norte, San Gerónimo, San Javier, Santa Lucía, Santa Rosa y Tacuara). Nota: los ríos Ibicuy, Iguazú, Jaurú y Paraguay Superior no fueron incluidos en la Figura F debido a la falta de datos de sus caudales.

Tabla 1. Rango de valores de todas las variables consideradas.

Variables	Unidad	Máximo	Mínimo
Arena	%	100	1
d_{50}	m	0.0007	0.000002
Velocidad de la corriente	$m s^{-1}$	1.77	0.01
Caudal*	$m^3 s^{-1}$	22341	1
Profundidad*	m	29	0.3
Materia orgánica en sedimentos	gC %	12.6	0.002
Transparencia	m	4	0.03
Temperatura	°C	33	13
pH	ninguna	8.8	5.9
Conductividad	$\mu S cm^{-1}$	7800	30
Oxígeno disuelto	$mg l^{-1}$	12.8	0.7

* Porcentaje de ríos con:
 Profundidad < 1m: 12 %; < 2m: 24 %
 Caudal < $10 m^3 s^{-1}$: 9 %; < $50 m^3 s^{-1}$: 23 %

Tabla 2. Resumen de las variables hidráulicas medidas o calculadas en este estudio: h = profundidad; w = ancho del cauce; ν = viscosidad cinemática del agua ($\text{m}^2 \text{s}^{-1}$).

Nombre	Símbolo	Unidad	Fórmula	Descripción
Velocidad superficial de la corriente	U_{\max}	m s^{-1}	medida directa	Velocidad medida sobre la superficie del agua
Velocidad media	\bar{U}	m s^{-1}	U_{\max}	Velocidad media en la vertical
Velocidad de corte	U_*	m s^{-1}	$U_* = \frac{\bar{U} - U_{\max}}{5.75 \log 0.4}$	Medida de la turbulencia cerca del fondo
Tensión de corte	τ_0	Kg m^{-2}	$\tau_0 = U_*^2 \rho$	Tensión de corte de fondo derivada de la velocidad de corte
Numero de fricción de Reynolds	R_*	ninguna	$R_* = \frac{U_* 2d 50}{\nu}$	Medida del flujo turbulento alrededor de la particular de sedimento (*)
Caudal	Q	$\text{m}^3 \text{s}^{-1}$	Q	Caudal en una dada sección calculado desde una curva, cuando posible

* R_* calculados desde la expresión sugerida por Yalin (1992).

Tabla 3. Correlaciones de Spearman entre las variables ambientales consideradas y la densidad de *N. bonettoi*.

Variables	R Spearman	t(N-2)	p	n
arena	0.56	16.3	< 0.00	562
limo	-0.57	-16.7	< 0.00	562
arcilla	-0.47	-12.6	< 0.00	562
d_{50}	0.22	3.03	< 0.00	181
velocidad de la corriente	0.46	12.1	< 0.00	531
profundidad	0.33	8.16	< 0.00	531
velocidad de corte	0.46	12.1	< 0.00	531
tensión de corte	0.46	12.1	< 0.00	531
número de Reynolds de fricción	0.61	10.4	< 0.00	181
caudal	0.32	6.9	< 0.00	414
transparencia	0.16	3.75	< 0.00	531
Temperatura	-0.02	-0.48	0.6	531
pH	-0.14	-3.39	< 0.00	531
conductividad del agua	-0.38	-9.7	< 0.00	531
oxígeno disuelto	0.10	2.48	0.01	531
materia orgánica en sedimentos	-0.53	-13.7	< 0.00	467

Tabla 4. Casos donde la densidad de *N. bonettoi* es de 0 ind. m⁻² y ocurrencia (señalado con X) de alguna de las principales variables fuera del rango de valores para el cual la densidad de la especie es mayor que 1000 ind. m⁻². K = conductividad del agua; MOS = materia orgánica en los sedimentos.

Río	Muestras Nb 0	Arena (<50%)	K (>209)	MOS (>1.63)	τ_0 (<0.015)	R_* (<5)	Muestras Nb 0 (sin explicación)
Bermejo	1	X					0
Chipá	2	X					0
Colastiné	16	X					4
Conchilla	3	X					1
Coronda	4	X	X				0
Correntoso	61	X	X		X	X	7
Corrientes	1		X		X		0
Del rey	4		X	X	X		0
Feliciano	4		X		X		0
Guayquiraró	4		X		X		0
Ibicuy	2	X		X	X	X	0
Iguazú	5	X		X	X	X	1
Los amores	4	X	X		X		0
Malabrigo	4	X	X		X		0
Mendieta	21	X					7
Ñandú	2	X		X		X	0
Ombú	4	X	X		X		0
Paraguay (Inf.)	17	X					12
Paraguay (Sup.)	6			X			1
Paraná	108	X			X	X	16
Saladillo	13	X	X	X	X		0
Salado del Norte	31	X	X	X	X		0
San Gerónimo	1						1
San Javier	60	X	X		X		12
Santa Lucía	4		X		X		0
Santa Rosa	4	X	X				1
Tacuara	2	X		X		X	0
Total	388						63

Tabla 5. Listado de los rangos óptimos de las principales variables determinantes de la presencia de *N. bonettoi*.

Variables	Rango	Unidad
Arena	90 - 100	%
d_{50}	170 - 300	μm
Materia orgánica en sedimentos	0.002 - 0.16	gC %
Tensión de corte	0.6 - 0.8	kg m^{-2}
Numero de Reynolds de fricción	30 - 50	ninguna
Conductividad del agua	< 750	$\mu\text{S cm}^{-1}$

2.5. Apéndice

Características morfológicas básicas de *N. bonettoi* (Figura A1) y definición de los símbolos empleados en el Capítulo 2 (Tabla A1).

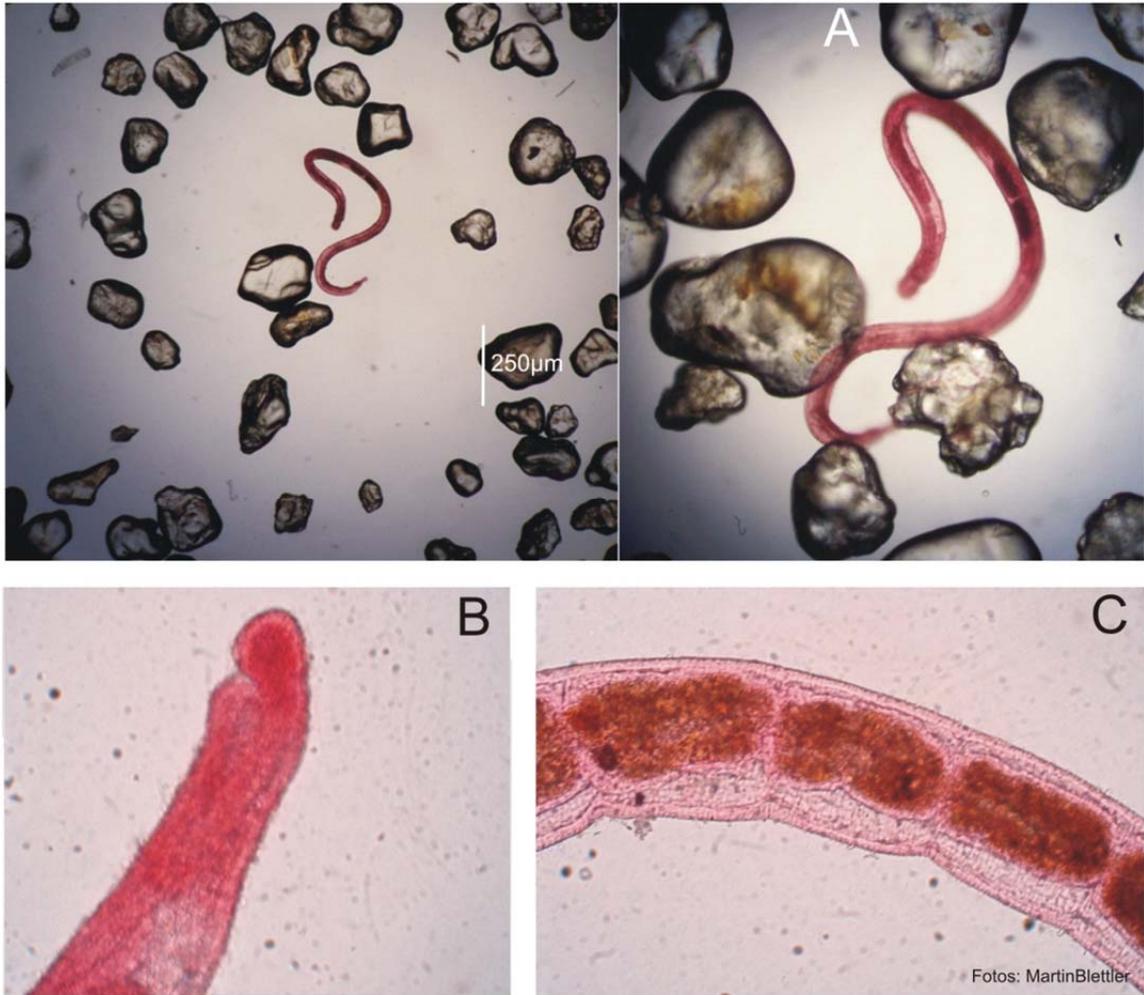


Figura A1. Principales características morfológicas de *Narapa bonettoi*. B: detalle de la parte anterior (cabeza, boca, prostomio). C: detalle del sistema digestivo.

Tabla A1. Definición de todos los símbolos empleados en el manuscrito.

d_{50}	Díámetro medio de la partícula
F_r	Número de Froude
g	Aceleración de la gravedad
h	Profundidad
Q	Caudal
R	Radio hidráulico
R_e	Número de Reynolds
R_*	Número de Reynolds de fricción
S	Pendiente de la superficie
U	Velocidad de la corriente
U_{\max}	Velocidad máxima en la vertical
\bar{U}	Velocidad media en la vertical
U_*	Velocidad de corte
ρ	Densidad del agua
τ_0	Tensión de corte
ν	Viscosidad cinemática del agua

Aspectos metodológicos: actividades de campo.

3.1. Introducción

Básicamente los aspectos metodológicos de esta tesis pueden ser divididos en dos grupos: i, aquellos referidos al muestreo en campo (tratados en el presente capítulo) y ii, aquellos otros referidos al tratamiento de los datos en laboratorio (tratados parcialmente en este capítulo y oportunamente desarrollados en los capítulos subsiguientes; ver Figura 1). Con la finalidad de asegurar la representatividad y exactitud de los muestreos bentónicos y mediciones hidráulicas en campo, una serie de procedimientos fueron desarrollados conjuntamente con ajustes de metodologías existentes.

Los tópicos y problemas relacionados con las metodologías en campo utilizadas en este estudio, que merecen un análisis particularmente cuidadoso considerando su originalidad, son tratados a continuación:

- Los estudios de campo sobre hidrodinámica y morfología de dunas en grandes ríos son notoriamente escasos dadas las dificultades inherentes para la obtención de datos en esos cursos naturales (Grinvald y Nikora, 1988; Trento et al., 1990; Amsler y Schreider, 1992; Kostaschuk y Villard, 1996). Algunas excepciones lo constituyen Smith y McLean (1977) y Perillo y Ludwick (1984). Uno de los inconvenientes, es el correcto posicionamiento de la embarcación sobre cada sector de la duna (cara de aguas arriba, cresta, cara de aguas abajo y valle) o a lo largo de una trayectoria longitudinal dada. Es imprescindible un posicionamiento preciso para maniobrar y situar la embarcación si se requieren óptimas mediciones hidráulicas y muestreos de sedimentos representativos de las condiciones locales (en un punto) de un cauce dado. Para el caso de muestreos biológicos, se lograría con ello una reducción de la varianza, incrementando la exactitud de las estimaciones poblacionales.

- Los mapas batimétricos son herramientas de gran importancia para el conocimiento de las características morfológicas del fondo. Para su obtención se utilizan eco-batímetros con GPS acoplado. Esta es una tecnología de uso relativamente reciente en grandes ríos, de forma que son escasos en la literatura detalles metodológicos al respecto de su uso. Unas de las pocas referencias la constituye Alvares et al. (2000a, 2000b) y Meurer (2003). Aunque estos autores realizaron mapas batimétricos extensos sobre albuferas y reservorios respectivamente, si bien complejos, no fueron realizados con el grado de detalle requerido para este estudio.

- La determinación del mínimo número de muestras bentónicas necesarias para alcanzar los objetivos ecológicos específicos, sin por ello perder precisión, es otro aspecto que ha sido objeto de debate en muchos estudios (ejemplos más recientes: Somers et al., 1998; Doberstein et al., 2000; King y Richardson, 2002).

- A pesar de su frecuente uso, poco se sabe acerca de la cantidad mínima necesaria de sedimento captado por la draga Tamura a los fines de validar la muestra (por validar se entiende que la muestra contenga una cantidad suficiente para que la fauna se encuentre bien representada). La disminución en la cantidad de sedimento extraído (o del área del fondo muestreada) es el resultado de inconvenientes propios de la técnica de muestreo, en alguna medida insalvables en grandes ríos, y de la eficacia del mismo instrumento de muestreo (insuficiente estanquidad de la draga, etc.). Por ejemplo, algunos invertebrados pueden no ser capturados debido a que la draga no cae perfectamente vertical sobre el fondo, lo cual obviamente reduce el área muestreada. El ángulo de inclinación puede variar por la influencia de una fuerte corriente o la caída sobre una superficie muy inclinada del fondo al tomar la muestra (ej. cara de aguas abajo de una pequeña duna superpuesta). Esto hace necesario conocer la cantidad mínima necesaria para validar la muestra.

Si el muestreo es razonablemente eficiente, la variación poblacional entre muestras se deberá principalmente a la propia distribución espacial de los invertebrados sobre el fondo (Elliott, 1977). Debido a que la dispersión de muchas especies de macroinvertebrados es frecuentemente contagiosa, una gran variación también surgiría por razones naturales en la distribución poblacional. La solución más sencilla para este problema es aumentar el número de muestras, algo obviamente costoso sino imposible en estudios como los planteados en esta tesis (Elliott, 1977). Lógicamente, la situación ideal es reducir el esfuerzo de muestreo sin

por esto aumentar la incertidumbre del resultado. Por lo tanto, es necesario conocer con precisión el número de muestras y el volumen de sedimento mínimos que deben tomarse para lograr resultados fiables, considerando la distribución natural de la comunidad y las escalas espaciales involucradas.

Teniendo en cuenta todo lo anteriormente expuesto, en este capítulo se describe y justifica lo realizado para alcanzar los siguientes objetivos: i) el diseño de una metodología suficientemente precisa para garantizar el correcto posicionamiento de la embarcación, y consecuentes mediciones y muestreos, sobre diferentes áreas de una duna en un gran río; ii) alternativamente se plantea el mismo objetivo pero para pequeñas forma de fondo en ríos de primeros ordenes; iii) la estimación del número mínimo de muestras (N mínimo) considerando los distintos sectores de una duna en un gran río; y iv) el análisis de la posible relación entre la densidad bentónica registrada y la cantidad de arena (volumen) captada por la draga en cada muestra.

3.2. Métodos

3.2.1. Área de estudio

La puesta a punto del muestreo y las mediciones de campo fueron realizados sobre el cauce principal del río Paraná Medio, frente a la ciudad de Paraná (Figura 2A). Para el primero de los objetivos planteados, i), se seleccionaron 4 dunas situadas sobre el sector derecho de la faja central del cauce activo (ver sus dimensiones en Tabla 1). Estas dunas se identificaron con números en forma consecutiva. Las dunas 2 y 3 se ubicaron sobre la región del thalweg en la faja central con condiciones hidráulicas consecuentemente más intensas que incrementan las dificultades propias de las maniobras de la embarcación y el anclado de la misma. Los objetivos iii) y iv) fueron alcanzados con material de dunas 1 (fuera del thalweg) y 2 (thalweg).

Para el objetivo ii) se seleccionó una micro-forma de fondo sobre el meandro Neubrück cerca de la ciudad homónima, a 70 km al este de Berlín (Alemania).

3.2.2. Posicionamiento sobre las dunas.

Se utilizaron dos metodologías y herramientas diferentes para realizar el relevamiento batimétrico y posicionamiento sobre los distintos sectores de las dunas. La primera de ellas se aplicó sobre las dunas 1 y 2 (en cresta y valle), y la segunda sobre las dunas 3 y 4 (en cara de aguas arriba, cresta y valle).

3.2.2.1. Dunas 1 y 2 (río Paraná)

Toda la operatoria, desde la selección de la duna hasta la toma de muestras, se efectuó con la embarcación en movimiento con un equipo manual Garmin GPS III (precisión de $\pm 10\text{m}$) y una ecosonda graficadora Raytheon de 208kHz (Figura 3A). Se definieron en primer lugar perfiles longitudinales en la zona siguiendo líneas de corriente determinadas por flotadores (cruces de deriva; ver Figura 2) y tomando la posición con el GPS a intervalos arbitrarios pero regulares. Esos perfiles (Figura 2B; ejemplo de perfil longitudinal) sirvieron para seleccionar las dunas de medición y muestreo. El posicionamiento sobre las mismas (cresta y valle en este caso) se efectuó con las coordenadas previamente grabadas en el GPS y las profundidades y registros dados por la ecosonda (ver mapa batimétrico de dunas 1 y 2 en Sub-capítulo 4.1, Figura 2). Luego con la embarcación en movimiento (en deriva) ubicada sobre la trayectoria grabada de los flotadores la draga (marca Tamura, ver Figura 3C) se mantuvo sumergida (a unos pocos metros del fondo) hasta estar correctamente posicionados donde se la dejó caer, activándose su mecanismo de opresión correctamente. Se tomaron 10 muestras de material de fondo en cresta y valle de cada una de las dunas. El momento de obtención de cada muestra era indicado por el operador del GPS y el ecosonda en función de las coordenadas y profundidades ya conocidas en cresta y valle. Con el fin de homogeneizar el tiempo y esfuerzo propios de cada dragada, para toda la operatoria se utilizó un guinche y sistema de poleas activados por un motor a bordo a explosión. Estas muestras fueron utilizadas para determinar el N mínimo de muestras (réplicas) y la posible relación (correlación) entre la densidad bentónica y el volumen de arena (objetivos iii y iv; tratados más adelante en el texto).

3.2.2.2. Dunas 3 y 4 (río Paraná)

En el mismo tramo, se efectuaron mediciones similares sobre las dunas 3 y 4 pero con la embarcación anclada y mediante una metodología perfeccionada y equipamiento de posicionamiento y registro batimétrico más modernos. En este caso se utilizó un ecosonda digital con GPS acoplado Furuno GP-1650WF (Figura 3A) alimentado con un generador a bordo (Figura 3B). Este equipo posee un transductor con una frecuencia de pulsos regulable de 50 o 200kHz. Un gradiente de colores responde a la intensidad de la reflexión de la señal emitida por el transductor, lo cual está vinculado con el tipo de material que compone el fondo. Toda la recolección de los puntos batimétricos georeferenciados se realizó a 200kHz, frecuencia más adecuada para la detección de las condiciones de fondo (Meurer, 2003). Se utilizó un mapa del sector del cauce a estudiar previamente georeferenciado (usando el software GPS TrackMaker) para lograr un control claro de la posición de la embarcación.

Como en el caso anterior, para la selección de las dunas se definieron trayectorias longitudinales mediante flotadores pero, en esta ocasión, toda la información batimétrica y de posición en planta (ejes X - Y- Z), fue registrada a tiempo real en un ordenador portátil a bordo mediante el software Fugawi Marine versión 4.5. De este modo se logró control simultáneo de las coordenadas geográficas (en el ordenador, Figura 2A) y profundidad (en el ordenador, Figura 2B; y en la pantalla de la ecosonda, Figura 2C). En esta última se visualiza además la posición exacta en la columna de agua de cualquier instrumental que se esté usando simultáneamente. Por ejemplo, en la Figura 2C se aprecia la posición del molinete hidrométrico a una dada profundidad y la trayectoria de la caída de la draga, incluso es posible distinguir el disturbio que ésta ocasiona al impactar sobre el fondo (rectángulo punteado). Con el gráfico de los perfiles longitudinales grabados en el ordenador se seleccionaron las dunas de medición y luego se ancló la embarcación sobre los sectores de las formas de fondo previstos para los registros (cara aguas arriba, cresta y valle). Las coordenadas X - Y junto con las profundidades de cada uno de estos sitios, guiaron las maniobras de anclado. Con el objetivo de facilitar el anclado (y desanclado) un sistema eléctrico de lanzado y retracción del ancla fue adaptado a la embarcación en proa. Todas las mediciones de los perfiles verticales de velocidad y muestreos biológicos fueron llevadas a cabo simultáneamente sobre ambas bandas de la embarcación. La medición de los perfiles de

velocidad se realizó usando un molinete hidrométrico Ott de hélice acoplado a un cuenta vueltas A. Ott Z210 (Figura 3D).

Con el objetivo de lograr una visualización en 3 dimensiones de las dunas 3 y 4, se realizaron registros sobre ellas conformando una especie de “trama” para de esta manera recopilar la mayor cantidad de datos posible (X, Y, Z) (Figura 4). A estos se le sumó toda la información resultante de las maniobras de selección de la duna, anclado, muestreo y mediciones (ver mapa batimétrico de dunas 3 y 4 en Sub-capítulo 4.2, Figura 2 y 3). De hecho, la lectura de datos batimétricos y de posición nunca fue interrumpida. Posteriormente, estos datos fueron exportados desde el software Fugawi al software Surfer 8.0, permitiendo graficar tridimensionalmente cada duna y el lugar preciso donde se efectuaron cada medición hidráulica y muestra bentónica con un grado razonable de confiabilidad. Cada una de las dunas representadas en 3-D (ver Figura 3, Capítulo 4.2) surge del tratamiento de 5000 - 7000 datos X, Y, Z. Debe destacarse que fue necesaria una cuidadosa depuración de estos datos antes de su uso. Con esto se consiguió eliminar todo error en profundidad (producto de velocidades de navegación demasiado altas, maniobras de viraje demasiado pronunciadas, ocasionales macrófitas o restos de vegetación que pudieron obstruir momentáneamente el transductor, etc) o datos no relevantes (datos demasiado alejados del área puntual de estudio).

En las Figuras 5 y 6 es posible distinguir el lugar preciso de obtención de cada muestra bentónica y de sedimentos en las dunas 1 y 2 y dunas 3 y 4, respectivamente.

3.2.2.3. *Micro-forma de fondo (río Spree)*

Al igual que en grandes dunas, un punto clave en el procedimiento del muestreo de pequeñas formas de fondo es lograr el correcto posicionamiento sobre cada estación de muestreo a los fines de asegurarse que las 4 réplicas sean efectivamente tomadas en el lugar exacto donde fueron planificadas (en este caso, cara aguas arriba, cresta y cara de aguas abajo de la forma de fondo). Para lograr esto, primeramente se emplazó en el sitio seleccionado una línea guía (cable de acero) sobre la forma de fondo. Este cable fue marcado cada 10cm y referenciado en el espacio en concordancia con los datos previamente obtenidos a partir del uso de una Estación Total. Dicho cable guía fue fijado al sitio mediante estacas subacuáticas y cables tensores desde éstas, ubicándose a una distancia de 30cm aproximadamente por sobre la superficie del agua. Posteriormente la embarcación usada (tipo

catamarán de 5m de eslora) se ubicó por sobre este cable guía (entre casco y casco) de manera tal de usarlo de tutela durante el muestreo bentónico y durante las mediciones hidráulicas y morfológicas (Figura 7). El muestreo bentónico fue además realizado por buceo usando un muestreador Surber (abertura de malla de 200 μ m).

Como fue dicho, todas las mediciones morfológicas e hidráulicas fueron realizadas en estricta correspondencia espacial y temporal al muestreo bentónico. Las mediciones de cada vertical de velocidad fueron realizadas usando un *acoustic doppler velocimeter* (ADV) marca Vectrino, con una exactitud de $\pm 1\text{mm s}^{-1}$ (Figura 8). El principio básico de funcionamiento del ADV es por medio de un pulso acústico transmitido desde el transductor central (ver detalle inferior Figura 8A y B), el cual rebota sobre las partículas naturales en suspensión y es captado por 4 diferentes receptores. A través de esto, el software calcula la velocidad de la corriente en los ejes X-Y-Z. Un punto clave es asegurarse la horizontalidad e impedir la oscilación lateral del transductor del ADV una vez instalado sobre la embarcación, puesto que estos movimientos podrían afectar considerablemente las mediciones. Esto se logró a través del montaje y fijado del ADV sobre un soporte de aluminio perfectamente horizontal previamente construido para tal fin, siendo posible su calibración por medio de un sistema de roscas, guías y niveles. A su vez este soporte fue montado sobre un puente de aluminio entre casco y casco del catamarán (Figura 8C).

Los datos fueron recolectados por medio del software Vectrino y tratados usando el software Explore ADV-MFC. Empleando este último es posible chequear los datos en el campo a los fines de asegurarse la correcta toma y almacenaje de éstos. Un total de 15-20 puntos de velocidad fueron medidos en las verticales, escasamente separadas en los primeros centímetros desde el fondo (cada 0.05m). Cada punto de velocidad fue registrado a un intervalo de 240s. La Figura 8D muestra un ejemplo de los resultados de la medición de dos puntos de velocidad en una vertical sobre la cresta de una forma de fondo. El primer gráfico representa un punto cercano al fondo (a 0.05m) y el segundo (abajo) un punto cercano a la superficie (a 1.5m desde el fondo). En azul se representa la velocidad en X, en verde en Y y en rojo en Z. Se puede apreciar claramente la relativa similitud en los valores de velocidad en las tres componentes del punto cercano al fondo y la gran diferencia (aumento, por lo tanto separación) de la velocidad en X en el punto cercano a la superficie, como era de esperarse.

Detalles de la morfología de fondo del tramo estudiado fueron relevados de un modo altamente preciso reconfigurando y reorientando el cabezal del mismo ADV a los fines de recolectar datos batimétricos siguiendo el mismo cable guía. Las mediciones fueron realizadas cada 5cm de longitud y a 10MHz.

3.2.3. Número mínimo de muestras y relación densidad – volumen.

Con el objetivo de determinar la exactitud en la técnica de muestreo se obtuvieron diez réplicas con la draga Tamura por cada estación de muestreo (cresta y valle) en cada una de las dos dunas 1 y 2. Es decir, se tomaron un total de 40 muestras bentónicas. Estas mismas muestras se utilizaron para analizar la potencial relación densidad bentónica- volumen de sedimento captado por la draga.

3.2.4. Análisis estadístico

Los datos fueron transformados logarítmicamente [$\log_{10}(x + 1)$] con el fin de lograr su distribución normal. Una vez alcanzado eso, fue posible utilizar una estadística paramétrica en todos los casos.

El número mínimo de muestras se calculó de acuerdo con Wetzel y Likens (1991):

$$N_{\min} = \frac{S^2}{\bar{x}(0.1)} \quad (1)$$

donde:

S^2 : varianza de la muestra.

\bar{x} : media aritmética de la muestra.

0.1 : error medio adoptado (10%).

La relación cuantitativa entre la densidad de especies bentónicas y el peso de la arena captada en una misma muestra, fue analizada a través de correlaciones de Pearson.

3.3. Resultados

Con respecto a la precisión del posicionamiento de la embarcación, aparentemente el procedimiento empleado con ellos (embarcación en movimiento o anclada), influiría en el posicionamiento transversal de los puntos de medición o muestreo. Obsérvese en la Figura 5 que la dispersión de las 10 muestras biológicas en cada sector de las dunas (dunas 1 y 2) es de alrededor de 50 m, de todos modos muy pequeña (2,5-3%) si se la compara con el ancho total de la sección de estudio (≈ 2000 m). Parecería que con la embarcación anclada esa dispersión sería menor (1.75%; dunas 3 y 4), aunque debe considerarse que en este último caso se tomaron solo 5 muestras de fondo en cada sector de las dunas estudiadas, originando una dispersión transversal máxima de 35 m (Figura 6). La separación transversal entre las dunas 1 y 2 fue de $\approx 21,5\%$ y de las dunas 3 y 4 de $\approx 32,5\%$ del ancho total, mucho mayor que los referidos 2.5-3% y 1.75%, respectivamente. Por este motivo es de esperar que las condiciones hidráulicas y sedimentológicas varíen entre dunas pero no entre muestras de una misma duna, haciendo confiable el muestreo.

La varianza y el N mínimo fueron mayores en la duna 2 (thalweg; Tabla 2). Con un error medio del 10%, sólo una réplica (0,6 a 0,9) debería ser suficiente en la duna 1 mientras que un mínimo de cuatro réplicas (3,3 a 3,7) son necesarias en la duna 2, para obtener un muestreo fiable de la comunidad bentónica.

Respecto al peso medio del sedimento (arena) captado por la draga en cada duna, los valores más elevados ocurrieron sobre la duna 1 y se registró una correlación de Pearson significativa entre este parámetro y las correspondientes densidades de macroinvertebrados ($r=0,51$; $p=0,04$) (Tabla 3). Sin embargo cuando las muestras fueron agrupadas de acuerdo a las estaciones de muestreo los resultados fueron dispares, siendo la relación entre la densidad y el peso de la arena significativa sólo en el valle de la duna 1 ($r=0,81$; $p=0,01$). En esta misma tabla también se puede apreciar el valor del d_{50} en cada estación de muestreo y duna. Este valor es menor en la duna del thalweg, lo cual podría relacionarse a su vez con una mayor posibilidad de infiltrarse y perderse por entre las propias ranuras de la draga dado que el sistema no es perfectamente estanco. Por lo tanto, este sedimento más fino podría ser aun más difícil de ser captado, relacionándose con los menores pesos registrados sobre la duna 2 (Tabla3).

3.4. Discusión

Al considerarse las distancias entre dunas respecto del ancho total en el tramo estudiado, es razonable pensar que existan posibilidades de variaciones hidráulicas y sedimentológicas transversal. Sin embargo, la posibilidad de fuertes gradientes transversales de los parámetros hidráulicos y sedimentológicos de fondo en una distancia tan corta como aquella originada entre las sucesivas réplicas (tanto para las 10 captadas en dunas 1 y 2, como para las 5 en dunas 3 y 4) no es significativa en grandes ríos como el Paraná (van den Berg y De Vries, 1979). En sintonía con esta observación, Toniolo et al. (1999), basándose en la similitud de las condiciones hidráulicas transversales, determinaron para el río Paraná en su tramo medio que en anchos de su zona del thalweg (entre 300 y 600m) las características del escurrimiento no varían significativamente. Ello ratifica que la separación entre réplicas no es significativa en lo referido a las condiciones locales del escurrimiento. En consecuencia, los resultados alcanzados empleando procedimientos de posicionamiento y toma de muestras de diferente precisión, sugieren que es posible lograr representatividad de los atributos de la comunidad estudiados y de su interacción con las variables locales de la corriente.

Estimar la población de los macroinvertebrados bentónicos a una gran escala espacial no es una tarea sencilla debido a la alta variabilidad intrínseca en la distribución y también por causa de los costos involucrados en la obtención, procesamiento y análisis taxonómico de las muestras (ej. Downing, 1979). La discriminación de diferentes zonas del fondo mediante un apropiado registro de variables hidráulicas como la profundidad y geometría de las formas de fondo, parece ser una manera eficaz de reducir la varianza y obtener estimaciones fiables de la población bentónica, reduciendo el número mínimo de réplicas necesarias. Los resultados del análisis del N mínimo demuestran claramente cuán variable puede ser este número según las diferentes condiciones de fondo. Con un error medio del 10%, en la duna 2 (sobre el thalweg) es necesario obtener un mínimo de 3-4 réplicas (quizás 4 sea aun mejor), mientras que en la duna 1 (fuera del thalweg) una sola réplica debería ser suficiente (Tabla 2). Un error del 10% puede considerarse una precisión muy buena si se tiene en cuenta que Elliott (1977) sugiere un error medio de 20% como óptimo en estudios bentónicos. Esta determinación del N mínimo fue considerada para el resto de los estudios realizados dentro

de la presente tesis, siendo considerado un mínimo de tres y cuatro réplicas según la logística lo permita.

En síntesis, un conocimiento adecuado y la “sectorización” del área del fondo con presencia de dunas llevarían a una reducción del esfuerzo de muestreo y una disminución de los costos correspondientes. Programas de biomonitoreos bentónicos, por ejemplo, podrían beneficiarse de estos resultados. También son de valor suficiente para justificar nuevos estudios orientados a caracterizar los diferentes hábitats hidráulicos en la franja central de grandes ríos como el Paraná.

El análisis realizado con el objetivo de estudiar la eventual relación entre la cantidad de arena de cada muestra y la densidad del bentos no aportó resultados concluyentes. Debido, probablemente, a que la draga utilizada no es un instrumento completamente estanco sino que una cierta cantidad de arena de cada muestra es lavada (y perdida) al levantarse la draga hasta la superficie del agua, lo cual sería una función de la profundidad en el sitio de muestreo (nótese en la Tabla 3 los menores pesos de las muestras captadas en el thalweg). Además, como se ha mencionado, las irregularidades propias del fondo pueden influir sobre la cantidad de sedimento que pueda efectivamente captar la draga. En este sentido, una correlación positiva entre el peso de la arena de cada muestra y las correspondientes densidades bentónicas sería una evidencia de una posible incidencia de los factores mencionados. Sin embargo, las correlaciones de Pearson (densidad-sedimento) solo fueron significativas y positivas para las muestras totales tomadas en la duna 1 ($r = 0,45$; $p = 0,01$) y aun más para aquellas tomada en el valle de dicha duna ($r = 0,81$; $p = 0,01$; Tabla 3). El menor peso de las muestras en el thalweg probablemente ha contribuido a que el número de réplicas necesarias en este sector sea mayor.

Tanto la metodología desarrollada para el correcto posicionamiento sobre grandes dunas como aquella lograda sobre micro-formas de fondo mostraron ser eficaces considerando la relación costo-beneficio. Esto es, se pudieron obtener resultados óptimos (disminución de la variabilidad bentónica, disminución del espacio entre réplicas, etc) y a relativamente bajo costo operativo (en términos de tiempo, dinero, etc). La combinación del uso de tecnologías acústicas (ecosonda) y satelitales (GPS) demostró su utilidad y eficacia para identificar las estructuras morfológicas de fondo y realizar mediciones hidráulicas

rápida y confiablemente. También se mostró que, en algunos casos, sólo un número mínimo de muestras es suficiente para obtener resultados consistentes.

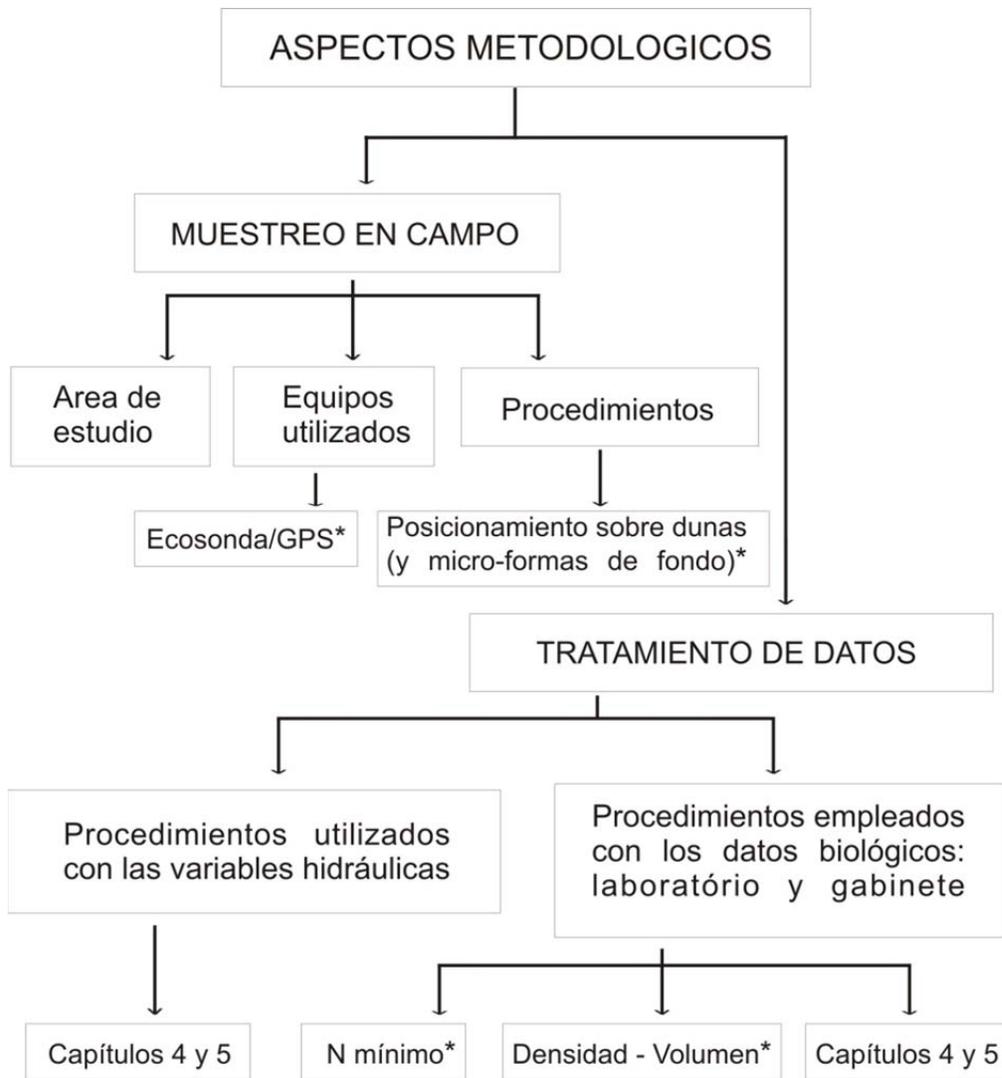


Figura 1. Esquema de los diferentes aspectos metodológicos (muestreo en campo y tratamiento de datos) considerados en esta tesis. Nota: *indica los tópicos especialmente tratados en el presente capítulo.

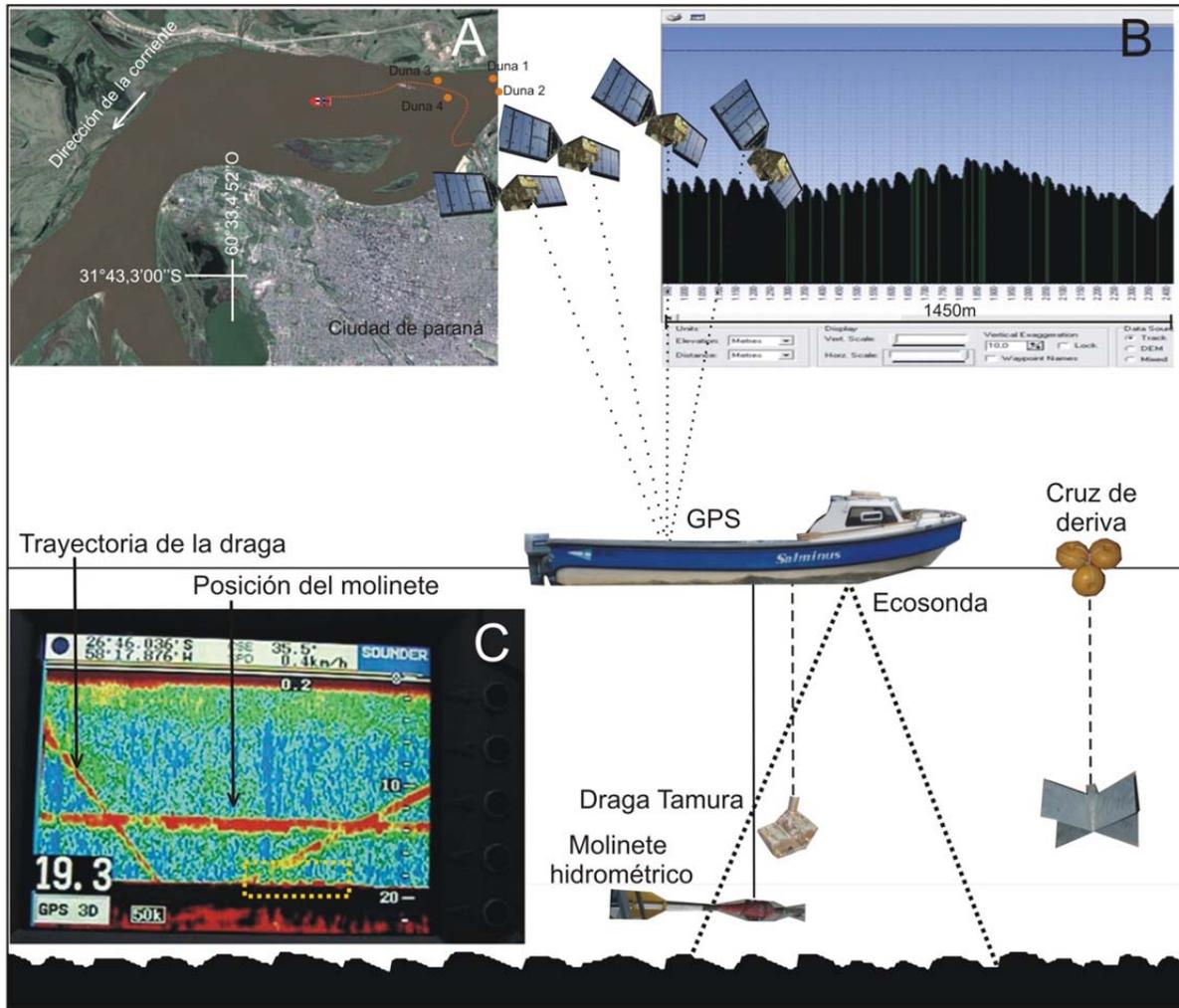


Figura 2. Área de estudio y diagrama de la operatoria durante el posicionamiento de la embarcación sobre las dunas, mediciones y muestreos en los ríos Paraná y Paraguay. Se representa también la embarcación, molinete hidrométrico, draga y cruces de deriva (con flotadores). A: localización de las estaciones de muestreo. B: gráfica de un perfil longitudinal sobre el ordenador en el tramo de estudio. C: visualización del fondo y la instrumentación en la columna de agua a tiempo real sobre la pantalla de la ecosonda.

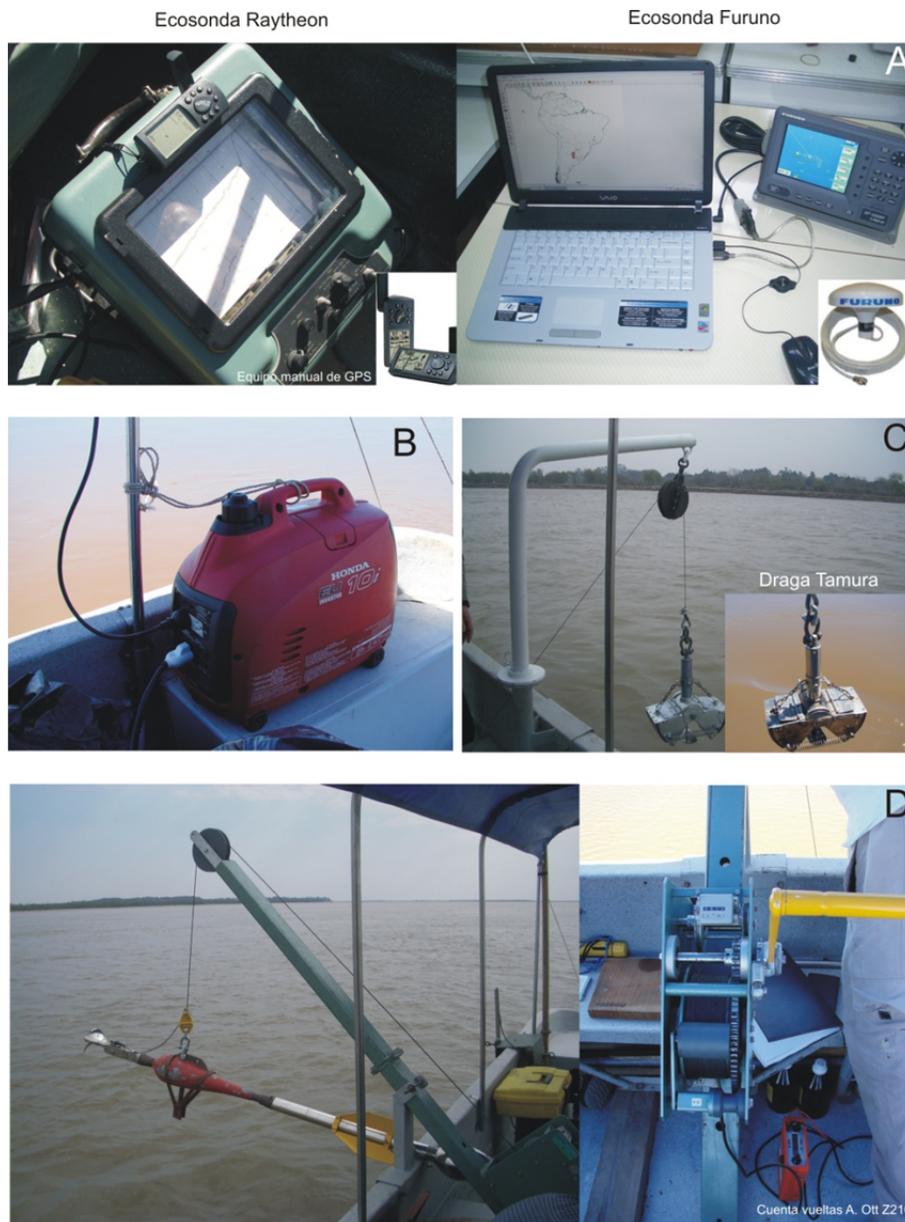


Figura 3. A: ecosonda graficadora Raytheon 208kHz y equipo GPS Garmin (izquierda), y ecosonda digital Furuno GP-1650WF 50-200kHz con GPS acoplado y ordenador portátil (derecha). B: generador eléctrico. C: draga Tamura y sistema de guinche y poleas movido por un motor a explosión. D: molinete hidrométrico Ott de hélice y cuenta vueltas A. Ott Z210.