

Figura 4. Diagrama de los recorridos realizados durante el relevamiento de datos batimétricos y de posición espacial sobre las dunas 3 y 4. Para el uso de estos datos en la construcción de los gráficos 3D, el área total fue reducida a los fines de abarcar el área más densamente relevada (específicamente sobre el sector donde se obtuvieron las muestras), aumentando notoriamente la precisión de los resultados. Las líneas transversales al recorrido representan cada punto X-Y-Z relevado (cada 2 segundos), en muchos casos superpuestos entre sí.

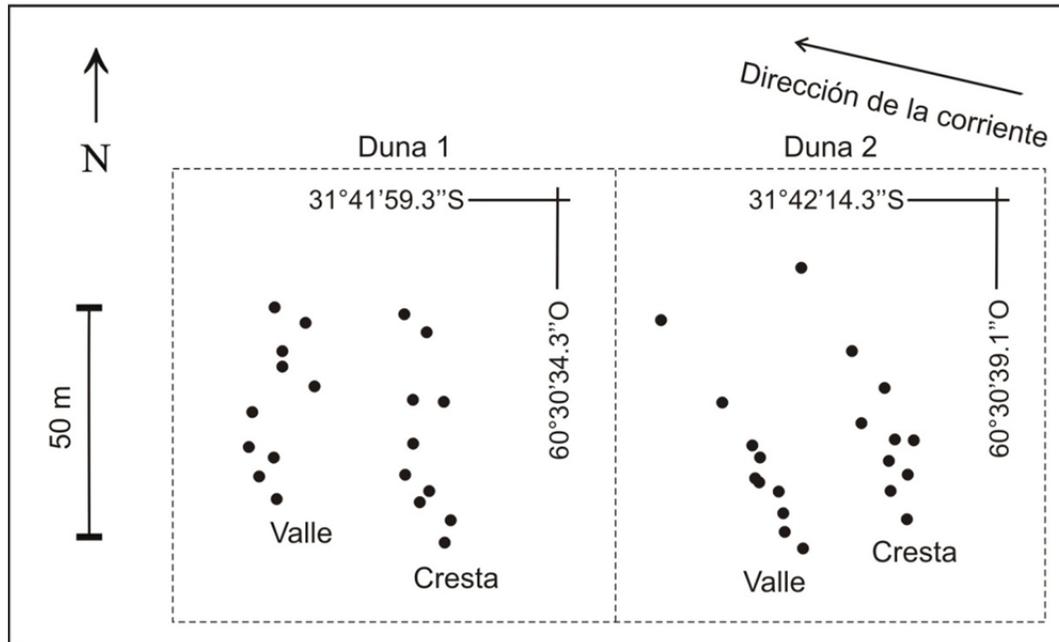


Figura 5. Detalle de la distribución de las muestras bentónicas y de sedimentos en cada sector estudiado de dunas 1 y 2.

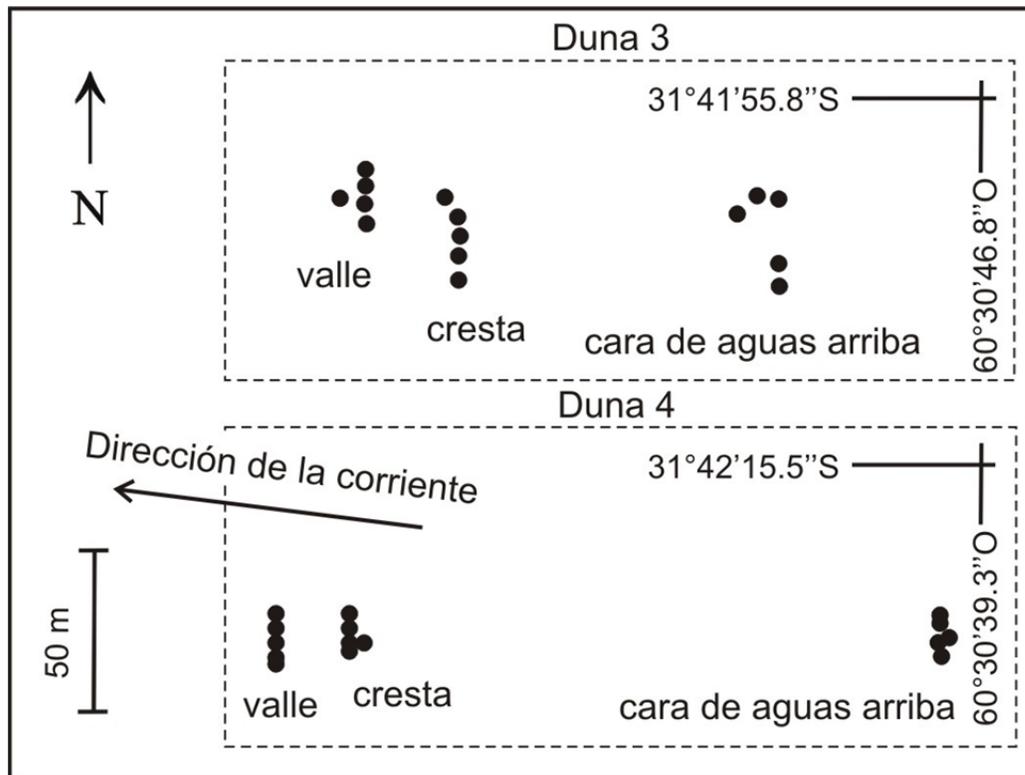


Figura 6. Detalle de la distribución de las muestras bentónicas y de sedimentos en cada sector estudiado de dunas 3 y 4.



Figura 7. Detalles del procedimiento y materiales usados sobre micro-formas de fondo. A: sitio del emplazamiento del cable guía sobre la forma de fondo, estacas subacuáticas, tensores y embarcación usada (tipo catamarán). B: equipo de buceo empleado para el emplazamiento mencionado y durante el muestreo bentónico. C: muestreador Surber.

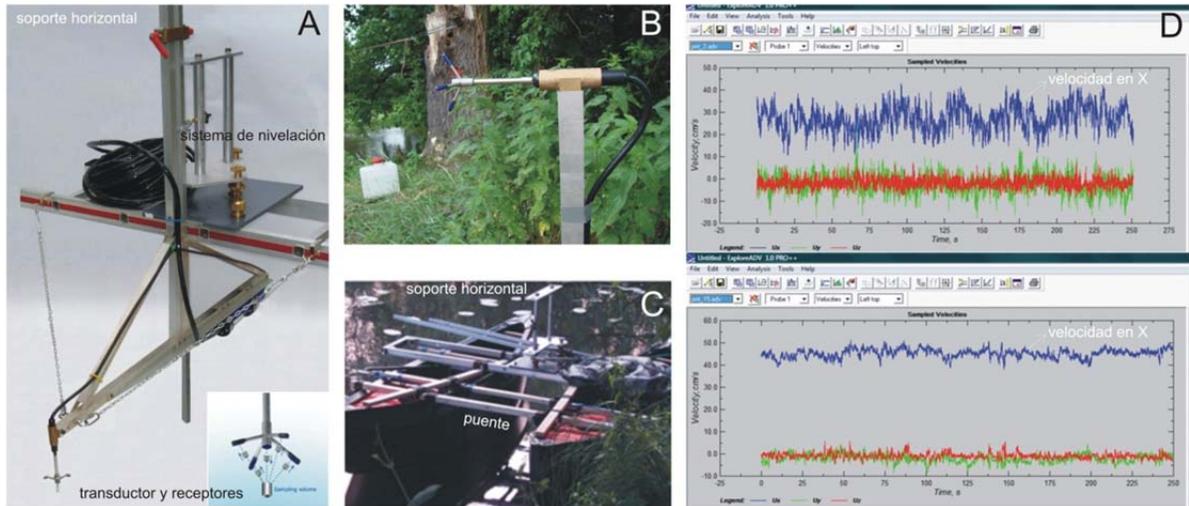


Figura 8. Tecnología empleada en la medición de la velocidad de corriente y batimetría de fondo en el río Spree. A: plataforma de acople del ADV a la embarcación. B: cabezal del ADV (transductor y receptores). C: sistema de acople y plataforma de apoyo del ADV a la embarcación. D: gráficos obtenidos mediante el uso del software Explore ADV-MFC mostrando las tres velocidades registradas en dos puntos, uno cerca del fondo (arriba) y el otro cerca de la superficie (abajo en el gráfico).

Tabla 1. Resumen de las principales dimensiones de dunas 1, 2, 3 y 4.

	longitud (m)	altura (m)
Duna 1	122	2.3
Duna 2 (thalweg)	120	1.3
Duna 3 (thalweg)	230	2.15
Duna 4	340	2.2

Tabla 2. Estadística descriptiva de la densidad de los macroinvertebrados y estimación del N mínimo.

Estación de muestreo	N	Media (ind m⁻²)	Mínimo (ind m⁻²)	Máximo (ind m⁻²)	Varianza [log₁₀ (x+1)]	N mínimo [log₁₀ (x+1)]
Duna 1 + Duna 2	40	1661.6	0	11656	0.842677	3.2
Duna 1	20	3092.2	217	11656	0.246867	0.7
Duna 2	20	231	0	744	0.651362	3.2
Duna 1 Cresta	10	2300.2	372	7812	0.200282	0.6
Duna 1 Valle	10	3884.3	217	11656	0.299314	0.9
Duna 2 Cresta	10	235.6	0	744	0.705810	3.7
Duna 2 Valle	10	226.3	0	713	0.669130	3.3

Tabla 3. Correlación de Pearson entre el peso de la arena (gr) captado en cada muestra y la densidad de los macroinvertebrados (ind m^{-2}) y valores del tamaño medio de los granos de arena (d_{50}).

Estación de muestreo	Peso medio de la arena (gr)	Peso mínimo	Peso máximo	r	p	d_{50} (μm)
Duna 1	487	195	944	0.51	0.04	361
Duna 2	315	152	588	0.07	0.8	285
Duna 1 Cresta	444	194	796	-0.03	0.93	373
Duna 1 Valle	530	250	944	0.81	0.01	350
Duna 2 Cresta	260	152	378	0.46	0.3	300
Duna 2 Valle	364	186	588	-0.27	0.5	270

Capítulo 4

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

Subcapítulo 4.1

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

4.1.1. Introducción

Numerosas contribuciones en las últimas décadas se han ocupado de establecer una base teórica referida a los diferentes hábitats fluviales, proponiendo diversos sistemas de clasificación basados en los diferentes tipos de flujo (Padmore, 1998), sustrato (Armitage y Pardo, 1995) o características biológicas de las especies (Harper et al., 1995). A su vez, diversas unidades de hábitat han sido clasificadas de acuerdo a su escala espacial en: microhábitat (Orth y Maughan, 1983), hábitat funcional (Harper et al., 1995), mesohabitat (Armitage y Pardo, 1995) y biotopo (Padmore, 1997). En este contexto y buscando integrar el entorno hidráulico al ecológico surge el término “biotopo hidráulico” (Wadeson, 1994), el cual se ha definido como el espacio o entorno dentro de la corriente caracterizado por

atributos hidráulicos específicos y diferenciables que proporcionan el ambiente abiótico necesario para que una determinada comunidad biótica lo habite. Basándose en esta definición y considerando a las características de la corriente como una determinante clave en la organización de la comunidad bentónica (ej. Statzner et al., 1988; Carling, 1992; Jowett, 2003), las dunas del fondo activo del río Paraná Medio son consideradas eventualmente como biotopos hidráulico.

Las dunas son formas de fondo comúnmente presentes en cauces aluviales que influyen significativamente sobre la estructura de flujo medio y turbulento y, en consecuencia, ejercen un fuerte control sobre el transporte y deposición de sedimentos. Sin embargo, el conocimiento de su incidencia sobre la distribución de la fauna de macroinvertebrados bentónica es completamente inexistente. Las principales características del flujo sobre las dunas, derivadas fundamentalmente de experimentos de laboratorio, son: 1) un flujo acelerado y altamente turbulento sobre la cara de aguas arriba, 2) separación del flujo, o desaceleración del mismo, desde la cresta hasta el valle (Nelson et al., 1993, McLean et al., 1994; Best y Kostaschuk, 2002), 3) re-enganche del flujo 4-6 veces la altura de la duna aguas abajo (Engel, 1981), 4) una capa de corte entre la zona de separación y el flujo por encima de ella, la cual se expande a medida que escurre aguas abajo, y 5) una capa límite interna la cual se desarrolla a partir del re-enganche, debajo de la estela y a lo largo de cara de aguas arriba de la duna siguiente. Debe considerarse que para el caso de ríos naturales algunas de estas características puede no estar presentes, por ejemplo la zona de separación y el punto de re-enganche (Ogink, 1989; Amsler y Schreider, 1992; Amsler y Gaudin, 1994). Por otra lado, en grandes ríos como el río Paraná se observa el fenómeno de superposición de pequeñas dunas (altura= 0,3 m; longitud= 8 m, aproximadamente) sobre las grandes dunas (Amsler y Prendes, 2000).

Teniendo en cuenta todo lo anterior los objetivos de este estudio fueron: 1) relacionar las diferentes características hidráulicas prevalecientes en la cresta y valle de dos dunas estudiadas sobre el canal principal del río Paraná Medio con la distribución espacial del ensamble de macroinvertebrados que las habitan, y de este modo 2) determinar si efectivamente las dunas de la faja central del cauce se comportan como biotopos hidráulicos. La hipótesis central de este capítulo es que las dunas, consideradas como biotopos

hidráulicos, influyen la distribución de los macroinvertebrados dadas las diferencias en las condiciones hidráulicas a lo largo de sus perfiles longitudinales.

4.1.2. Métodos

4.1.2.1. Área de estudio

El muestreo y las mediciones de campo fueron realizados sobre el cauce principal del río Paraná Medio, entre la ciudad de Santa Fe y Paraná (Argentina). El río Paraná es el segundo río más grande de Sudamérica considerando el área de su cuenca ($2,8 \times 10^6 \text{ km}^2$), el segundo más largo (4400 km desde la cabecera del Río Grande en Brasil hasta el Río de la Plata) y el tercero considerando su caudal medio al océano ($21000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$). Este río está caracterizado por un fondo móvil predominantemente arenoso donde los tamaños de arena fina y media prevalecer, transportados principalmente por saltación o en suspensión (Drago y Amsler, 1998; Alarcón et al., 2003).

Se muestrearon dos dunas situadas sobre el sector derecho de la faja central del canal activo (Figura 1). Una de ellas, la duna 1 ($31^\circ 41' 59.3'' \text{ S}$ y $60^\circ 30' 34.3'' \text{ O}$) es de 2,3 m de altura y 122 m de longitud, con un ángulo de la pendiente de la cara de aguas abajo de 16° (Figura 2A). La duna 2 ($31^\circ 42' 14.3'' \text{ S}$ y $60^\circ 30' 39.1'' \text{ O}$) es de 1,3 m de altura y 120 m de largo, con un ángulo de la pendiente de la cara de aguas abajo de 3° . Ésta última está localizada sobre la faja del thalweg (Figura 2B). Ambas dunas se caracterizaron por la superposición de pequeñas dunas sobre ellas. Específicamente, en la duna 2 estas pequeñas dunas superpuestas están bien definidas y presentes aún en la cresta así como en el valle de la gran duna, a diferencia de la duna 1 donde sólo aparecen en la cresta.

4.1.2.2. Muestreo

El estudio de campo fue realizado en octubre de 2005 durante la fase de estiaje. Las muestras bentónicas se obtuvieron en dos sitios (cresta y valle) de cada duna. Con el objetivo de garantizar la exactitud y confiabilidad del muestreo diez réplicas fueron tomadas con una draga modelo Tamura (319 cm^2) por cada estación de muestreo en cada una de las dos dunas seleccionadas. Es decir, se tomaron un total de 40 muestras. Las muestras fueron fijadas en el

campo en formaldehído al 5% y filtradas con un tamiz de 200 μm de abertura de malla. En el laboratorio los invertebrados fueron separados del sedimento a mano bajo un microscopio estereoscópico 10x y almacenados en solución de etanol al 70%. Todos los organismos bentónicos fueron identificados y contados a fin de calcular densidad, abundancia e índice de diversidad de Shannon. Muestras adicionales de sedimentos fueron obtenidas para realizar un análisis granulométrico (por tamizado en seco) y contenido de materia orgánica en sedimentos (pérdida de peso de materia seca por ignición) en los mismos sitios.

Un punto clave a considerar durante el muestreo fue la correcta localización de la embarcación a los fines de asegurar que las 10 muestras consideradas sean efectivamente tomadas en cada cresta (y valle) de las dunas seleccionadas. Este correcto posicionamiento sobre la duna fue alcanzado mediante el uso de un equipo GPS (Garmin GPS *Personal Navigator*) complementándolo con continuos controles de profundidad con un equipo de eco sonda Raytheon en el momento que cada muestra fue tomada (Figura 1, véanse detalles de la posición de cada muestra en el recuadro inferior). Esta metodología de muestreo fue oportunamente descripta, testeada y validada en el Capítulo 3. Simultáneamente a la toma de las muestras bentónicas, fue medida la profundidad (m) y la velocidad de la corriente en superficie (m s^{-1}), es decir, los parámetros que representan las condiciones locales de la corriente en cada sitio de muestreo.

Adicionalmente, los siguientes parámetros fueron medidos: conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$), pH y temperatura ($^{\circ}\text{C}$) con sonda de mano HACH, oxígeno disuelto (mg l^{-1}) con una sonda de mano serie WTW 300, y transparencia con disco de Secchi (m). Flotadores (cruces de deriva) se utilizaron para registrar la dirección de la corriente y velocidad superficial.

4.1.2.3. Selección y tratamiento de las variables hidráulicas.

Parámetros hidráulicos clásicos y relativamente simples de registrar se utilizaron para calcular otras variables hidráulicas basándose en las bien establecidas leyes de la hidrodinámica, a fin de definir los distintos tipos de hábitats hidráulicos del fondo. El mismo criterio se aplicó con éxito en otros estudios recientes (Growth y Davis, 1994; Wadson y Rowntree, 1998 y Brooks et al., 2005). Así, la caracterización del sistema hidráulico del río en cada punto de muestreo se obtuvo a través de mediciones directas de la velocidad superficial de la corriente (U_{max}), profundidad local (h) y una estimación indirecta de la

altura de la rugosidad del fondo (k_s). Estos parámetros básicos, providenciaron la información necesaria para el cálculo de parámetros hidráulicos relativamente más complejos tales como la velocidad de corte (U_*), tensión de corte (τ_0) y el número de movilidad (τ_*) (Tabla 1 y Tabla A1).

Aunque algunos autores (Statzner y Higler, 1986; Statzner et al., 1988 y Carling, 1992) sugieren también el uso de otras variables hidráulicas, como el número de Froude (F_r), número de Reynolds (R_e) y el radio hidráulico (R) en los estudios bentónicos, estos parámetros no fueron consideradas en el presente estudio debido a las siguientes razones: el número de Froude y Reynolds describen, por definición, las características del grueso del flujo en una sección o vertical determinada, por lo tanto, estos parámetros dicen poco acerca de las condiciones locales del flujo cercanas al fondo en un punto dado. Siguiendo un razonamiento similar, el radio hidráulico es otra de las medidas asociadas a la sección completa del cauce, el cual equivale o es similar a la profundidad media cuando la relación ancho/profundidad es grande (>10), como lo es en la mayoría de los grandes ríos naturales como el Paraná. Al examinar los parámetros hidráulicos utilizados en este estudio a la luz de algunos de los principios básicos en hidráulica de cauces abiertos (ver algunos de los libros de texto más conocido sobre este tema, por ejemplo, Chow, 1959; Henderson, 1966), es posible demostrar que la efectos de algunos de ellos, tales como la profundidad y la pendiente de fricción local, están considerados intrínsecamente en la tensión de corte de fondo (y la velocidad de corte). Respecto al número de movilidad, este es una variable hidráulica adimensional que considera la relación entre las fuerzas activas de la corriente tratando de mover las partículas del fondo y el peso de estas mismas partículas y otros factores que se oponen a este movimiento, es decir, las fuerzas pasivas. Así, este número es una medida de la intensidad del transporte de los granos de sedimento del fondo (Yalin, 1977). Teniendo en cuenta que la mediana de la distribución de los tamaños de los granos de sedimentos del fondo (d_{50}) y τ_0 son incluidos dentro de τ_* (Tabla 1), esta variable debería ser un importante parámetro para conocer la incidencia del transporte de sedimentos de fondo sobre la comunidad bentónica en un cauce natural dado, siempre que su valor sea representativo de las condiciones de flujo en torno al punto de muestreo. Para cumplir con este requisito, es necesario conocer la tensión de corte local que actúa sobre el punto de

muestreo, lo que en los grandes ríos implica un verdadero problema ya que para esto la pendiente de fricción debe ser estimada. Como es bien sabido, ésta varía en cada punto debido al carácter tridimensional de los grandes ríos. El problema puede ser evitado considerando la relación entre τ_0 y U_* :

$$U_* = \sqrt{\frac{\tau_0}{\rho}} = \sqrt{\frac{\gamma_w h S}{\rho}} = \sqrt{ghS} \quad (1)$$

donde: γ_w y ρ : peso específico y densidad del agua respectivamente; g : aceleración de la gravedad; S : pendiente de fricción.

Para estimar la tensión de corte del fondo fue usada la siguiente ecuación:

$$U_* = \frac{U_{\max}}{5.75 \log_{10} \frac{h}{k_s} + 8.5} \quad (2)$$

donde: U_{\max} : velocidad máxima en una dada vertical.

El uso de las ecuaciones (1) y (2) implica que el perfil de distribuciones logarítmicas de velocidades (Schlichting, 1979; Yalin, 1977) es válido en cada vertical del muestreo. Además, y quizás la cuestión más importante, es que la condición anterior se verifica si el flujo es turbulento, permanente y uniforme alrededor del sitio de muestreo. El supuesto de un flujo turbulento es ampliamente aceptado en ríos naturales, ya que normalmente el número de Reynolds, R_e , está muy por encima de ~2500 (del orden de $5-10 \times 10^6$ en el caso del río Paraná). La permanencia del escurrimiento en ríos se puede aproximar si los cambios del nivel del agua son muy graduales, una condición frecuentemente observados en los grandes ríos, incluso durante el aumento o bajante de una creciente (van den Berg y de Vries, 1979). El río Paraná cumple con esas condiciones hidrodinámicas, aunque la asunción de un flujo uniforme puede no ser verificada en cada punto del muestreo. Sin embargo, cambios longitudinales en la profundidad promedio de la corriente (y velocidad) a

lo largo de los perfiles registrados son insignificantes como para suponer que la condición de flujo uniforme es razonablemente cumplida. Debe destacarse que Amsler y Schreider (1986, 1992) y Trento et al. (1990) demostraron la validez de aproximar la distribución vertical de la velocidad en el río Paraná mediante una función logarítmica como la implícita en la ecuación (2). Estos autores ajustaron exitosamente la función logarítmica derivada de la "ley de la pared" (Schlichting, 1979) a un gran número de perfiles vertical de velocidad medidos dentro de una amplia variedad de condiciones de flujo y de fondo en el río Paraná. Sin embargo, ciertos problemas surgen cuando la ecuación (2) es aplicada para estimar la tensión de corte local sobre la cara de aguas abajo o en el valle de una duna. A lo largo de esta parte de la duna, el flujo es perturbado debido a la deformación de las líneas de corriente (con o sin separación del flujo), de este modo las condiciones de donde la ecuación (2) se deriva no se cumplen. Es bien sabido (ver Van Rijn, 1993, Nelson et al., 1993) que la velocidad de la corriente se reduce drásticamente en la parte inferior de estos sitios de las dunas debido al repentino incremento en la profundidad (la reducción incluye la posibilidad del desarrollo de un flujo inverso, en el caso que exista una marcada separación). Es necesario el desarrollo de modelos más complejos que aquel que la ecuación (2) representa para describir las características del flujo dentro de esas zonas (García, 2008; Lyn, 2008). De todos modos, la tensión de corte de fondo es considerablemente menor en la región del valle respecto de la cresta de las dunas. Las mediciones directas de estas tensiones a lo largo de la cara de aguas abajo, y a través de las dunas, son extremadamente escasas en la literatura y proceden de experimentos en laboratorio. Estudios de campo en esta misma temática son inexistentes.

Considerando todo lo anterior, fue aplicado un exitoso procedimiento desarrollado con el fin de obtener información cuantitativa y aproximada (ver más adelante, Apéndice del Sub-Capítulo 4.2) de las condiciones hidráulicas en el valle de dunas con un muy bajo ángulo de inclinación de la cara de aguas abajo (lo que impide la separación de flujo; duna 2) y, por otro lado, en el valle de dunas con separación (situadas fuera de la región del thalweg; duna 1).

Respecto del valor de la altura de la rugosidad, k_s , a ser utilizado en la ecuación (2), Amsler y Schreider (1992) demostraron que en promedio éste es equivalente a la mitad de la

altura de las pequeñas dunas superpuestas. Estos autores arriban a esta conclusión basándose también en los detallados perfiles de velocidad medidos en el río Paraná.

4.1.2.4. Análisis estadístico

La distribución de los datos de la densidad bentónica no fue normal, por esta razón fueron logarítmicamente transformados [$\log_{10}(x + 1)$] y re-testeados (Shapiro y Wilk, 1965) hasta alcanzar la normalidad. La homogeneidad de la varianza también fue testada (F_{\max} , Sokal y Rohlf, 1981).

Para determinar si existen diferencias significativas entre las medias aritméticas de la densidad del bentos, fue realizado un análisis de ANOVA de una vía (diferencias significativas = $p < 0,05$). Pruebas *post-hoc* de Fisher fueron utilizadas para explorar entre cuales de los diferentes tratamientos de la ANOVA hubo diferencias significativas.

Un Análisis multivariado de Componentes Principales (ACP) de las variables físicas fue realizado para resumir la variación total de los datos e identificar los principales gradientes ambientales. Las variables físicas también fueron transformadas logarítmicamente [$\log_{10}(x + 1)$]. La distribución y estructura de la comunidad respecto de las variables ambientales fue analizada a través de un Análisis de Correspondencia Canónica (ACC). Para estos análisis se utilizó el programa informático *Multi-Variate Statistical Package* (MVSP) versión 3.1 (Kovach, 2002).

4.1.3. Resultados

Fueron identificados un total de 16 especies y morfoespecies. Los grupos taxonómicos encontrados fueron Turbellaria, Nematoda, Oligochaeta, Collembola, Diptera Chironomidae y Ceratopogonidae, y Mollusca Bivalvia. La comunidad presentó un ensamble compuesto principalmente por las siguientes especies: *Narapa bonettoi* (Oligochaeta), *Myoretronectes paranaensis* (Turbellaria), *Tobrilus* sp (Nematoda) y *Itaspiella paraná* (Turbellaria). La densidad total de invertebrados bentónicos considerando todas las muestras varió entre 0 y 11656 ind. m² y la densidad media considerando las estaciones de muestreo varió entre 3884 ind. m² (valle de la duna 1) a 226 ind. m² (valle de la duna 2) (Tabla 2). La

duna 1 presentó el mayor valor de la densidad media (3092 ind. m²), y la duna 2 el menor (231 ind. m²). La varianza fue mayor en la duna 2 (Tabla 2).

El índice de diversidad de Shannon varió entre 0,18 en la cresta de la duna 1 y 0,44 en el valle de la duna 2 (Tabla 3). En general, en la duna 1 fue mayor la riqueza de especies y menor tanto la equitatividad como la diversidad.

Los valores de las variables hidráulicas y del substrato obtenidos a lo largo de los perfiles longitudinales de las dunas se presentan en la Tabla 4. La mayor intensidad de las condiciones del flujo sobre el fondo claramente ocurrió en la duna 2. Un análisis preliminar de la Tabla 4 mostró que las diferencias en los valores de las variables hidráulicas entre cada una de las dunas son más grandes que aquellas entre la cresta y el valle de una de las dunas.

Los resultados de ANOVA revelaron una diferencia importante entre las densidades bentónicas medias entre las dunas estudiadas, mientras que las variaciones de las densidades entre las crestas y los valles correspondientes no fueron significativas. La aplicación del test *post-hoc* LSD de Fisher corroboró esta sentencia.

El primer eje de la ACP explica el 61,6% de las variaciones de las variables físicas, mientras que el segundo eje explica el 28,6% y entre ambos ejes la explicación es del 90,2%. En este análisis, las dunas permanecieron separadas lo que sugiere que la variación fue mayor entre las dunas que a lo largo de cada una de ellas (Tabla 5, ver *case scores*). La duna 2 fue caracterizada por valores más elevados del número de la movilidad, tensión de corte, velocidad de la corriente y profundidad (eje 1). Por el contrario, la duna 1 presentó los menores valores de las variables hidráulicas (Tabla 5, ver *eigenvectors*, y Figura. 4).

El Análisis de Correspondencia Canónica (ACC) puso claramente de manifiesto una preferencia por parte de los macroinvertebrados bentónicos por la duna con las condiciones hidráulicas menos intensas (U_{\max} , τ_0 y τ_*) (Figura 5). Los dos primeros ejes de la ACC explicaron el 75,3% de la varianza y los *scores* del eje 1 explicaron el 44,8% de la varianza (*eigenvalue* = 0,005) separando, este eje 1, los sitios de acuerdo a un gradiente. Un extremo de este gradiente es representado por los sitios con más intensas condiciones hidráulicas y en el otro extremo de este gradiente los sitios con las condiciones hidráulicas menos intenso y más alta concentración de limos y materia orgánica y su fauna asociada.

4.1.4. Discusión

En este estudio se registró la típica composición de la comunidad bentónica que habita el fondo activo del cauce principal del Paraná (ver Ezcurra de Drago, 1980; Ezcurra de Drago et al., 2004; Marchese y Ezcurra de Drago, 1992; Marchese et al., 2002, 2005; Takeda, 1999; Montanholi-Martins y Takeda, 1999; Takeda y Fujita, 2004).

Si bien no existen en la literatura estudios sobre las relaciones entre las variables hidráulicas que predominan a lo largo de perfiles sobre dunas de grandes ríos y la distribución de los macroinvertebrados bentónicos, merecen ser mencionadas algunas investigaciones realizadas en rápidos de pequeños ríos en donde se han obtenido resultados significativos y de alguna manera similares a los de este estudio aunque solo en cuanto a la influencia de la hidráulica sobre la distribución de los macroinvertebrados (ej. Orth y Maughan, 1983; Boyero y Bosch, 2004, Brooks et al., 2005). En este punto es conveniente acudir a conceptos que relacionan la ciencia hidráulica y ecológica de los hábitats, es decir, relacionar “hábitat funcional” (Smith et al., 1991; Harper et al., 1998) o “mesohabitats” (Armitage et al., 1995; Pardo y Armitage, 1997) con “biotopos hidráulico” (Wadeson, 1994). La necesidad de vincular y aplicar estos conceptos refuerza la idea que los ecólogos necesitan información morfológica e hidráulica para explicar adecuadamente la distribución de la fauna. Kemp et al. (2000) proporcionaron algunas de las primeras evidencias acerca de los biotopos hidráulico y su significancia ecológica en cuatro diferentes cuencas. Siguiendo estas ideas y de acuerdo a los resultados propios de este estudio, cada duna puede ser vista y comprendida como un biotopo hidráulico según la ya mencionada definición propuesta por Wadeson. En este sentido, los resultados muestran que existen diferentes biotopos hidráulico con diferentes condiciones hidráulicas (Figuras 3 y 4) y, en consecuencia, una distribución bentónica estratificada aún dentro la franja central del cauce del río Paraná Medio (Figura 5). Los resultados del ACC mostraron una clara preferencia de parte de los macroinvertebrados por los lugares donde las condiciones hidráulicas son menos intensas, como es el caso de la duna 1. Según las Tablas 2 y 5, las densidades más altas se registraron sobre la duna 1, es decir, la duna que representa el biotopo hidráulico con los menores valores de U_* , τ_0 y τ_* .

La más baja riqueza de especies se registró en las dunas 2 (Tabla 3), donde a su vez se registraron las más intensas condiciones hidráulicas de fondo (Tabla 4). Estas acentuadas condiciones hidráulicas podrían reducir el número de especies que allí habitan y también

limitar la densidad de la especie dominante (*N. bonettoi*) lo que explicaría los valores máximos de la diversidad y equitatividad respecto de la duna 1. Se infiere que *N. bonettoi* no soportaría altos niveles de turbulencia como los registrados en la duna 2.

El arrastrado o barrido de los organismos bentónicos y su posterior puesta en suspensión debido a la alta intensidad de las condiciones hidráulicas de fondo en la duna 2, podría ser una posible explicación para la menor densidad allí registrada. Considerando esto, se sugieren las siguientes hipótesis alternativas de esta idea: i) la fauna bentónica comienza a migrar hacia abajo entre los espacios intersticiales del sustrato arenoso, ii) la destrucción de los individuos debido a las alta intensidad de las colisiones entre partículas de arena sobre el fondo (posibilidad estrechamente vinculada con los altos valores de τ_* , variable que determina la cantidad de arena transportada cerca del fondo), y iii) las dos hipótesis anteriores actuando simultáneamente. El hecho de que a pesar de los fuertes disturbios hidráulicos exista una población de invertebrados permanente requiere que muchos de los individuos habiten zonas relativamente protegidas (Lancaster y Belyea, 1997), lo que apoyaría la idea de movimientos verticales (i) aunque estos no deberían ser de más de unos pocos centímetros puesto que la draga no tiene capacidad de agarre suficiente mas allá de eso. Sin embargo, es muy poco aún lo sabido sobre el comportamiento de los macroinvertebrados bentónicos en la franja central de los grandes ríos y las relaciones íntimas entre su movimiento y la oscilación de las variables ambientales.

Un análisis morfológico detallado de cada duna reveló que el número y la altura de las pequeñas dunas superpuestas son mayores sobre la duna 2 que sobre la 1 (Figura 2). Esta notable característica podría estar relacionada con la mayor variabilidad de la densidad bentónica en la duna 2 respecto de la 1 (Tabla 2). Nótese que la mayor intensidad de las variables hidráulicas sobre la duna 2 implica que las fluctuaciones turbulentas sobre el fondo son más violentas que en la duna 1, algo íntimamente relacionado con la rugosidad del fondo, es decir, con las pequeñas dunas superpuestas (Amsler y Schreiser, 1992; Nezu y Nakagawa, 1993).

En resumen, dos biotopos hidráulicamente (y morfológicamente) diferenciables (dunas 1 y 2) con diferente densidad, riqueza y equitatividad de especies bentónicas pueden ser identificados en la faja central del río Paraná, a través de directas mediciones físicas y estimaciones de ciertas variables hidráulicas de fondo. Diferencias en las condiciones

hidráulicas de fondo derivadas de una combinación de variables tales como velocidad de la corriente, profundidad y rugosidad del sustrato juegan un importante papel en la distribución espacial de los macroinvertebrados sobre las dunas que habitan. Este es un resultado muy significativo considerando que se refiere a la distribución bentónica en la franja central de un gran río, a una escala de mesohabitat, y en un área del conocimiento actualmente muy poco desarrollada.

Es un punto crucial para este tipo de estudios considerar la representatividad de las condiciones de la corriente de fondo entorno al punto de muestreo, si es que se pretenden obtener resultados consistentes como los presentadas anteriormente. Esta representatividad de las condiciones de flujo entorno al punto de muestreo se logró a través de una adecuada metodología de campo (detallada en Capítulo 3), permitiendo el cálculo de determinados parámetros hidráulicos a través de ecuaciones basadas en rigurosos principios de la hidrodinámica, como fue oportunamente explicado. Si bien esto implica la presunción de algunos supuestos sobre las características del flujo alrededor del punto de muestreo, éstos normalmente se cumplen en grandes ríos (gran escala espacial) tal fue el caso en este estudio. La combinación del uso de tecnologías acústicas (ecosonda) y satelitales (GPS) mostró ser esencial y suficiente para identificar las estructuras morfológicas de fondo y realizar mediciones hidráulicas confiables.

Por último, los resultados obtenidos en este capítulo deberían ser considerados en cierta forma de carácter preliminar, a pesar de su coherencia, dado que se originan del primer estudio eco- hidráulico sobre dunas de grandes ríos del que se tenga conocimiento y forman parte de un estudio más amplio, el cual se desarrolla y profundiza en los siguiente capítulo de esta tesis.

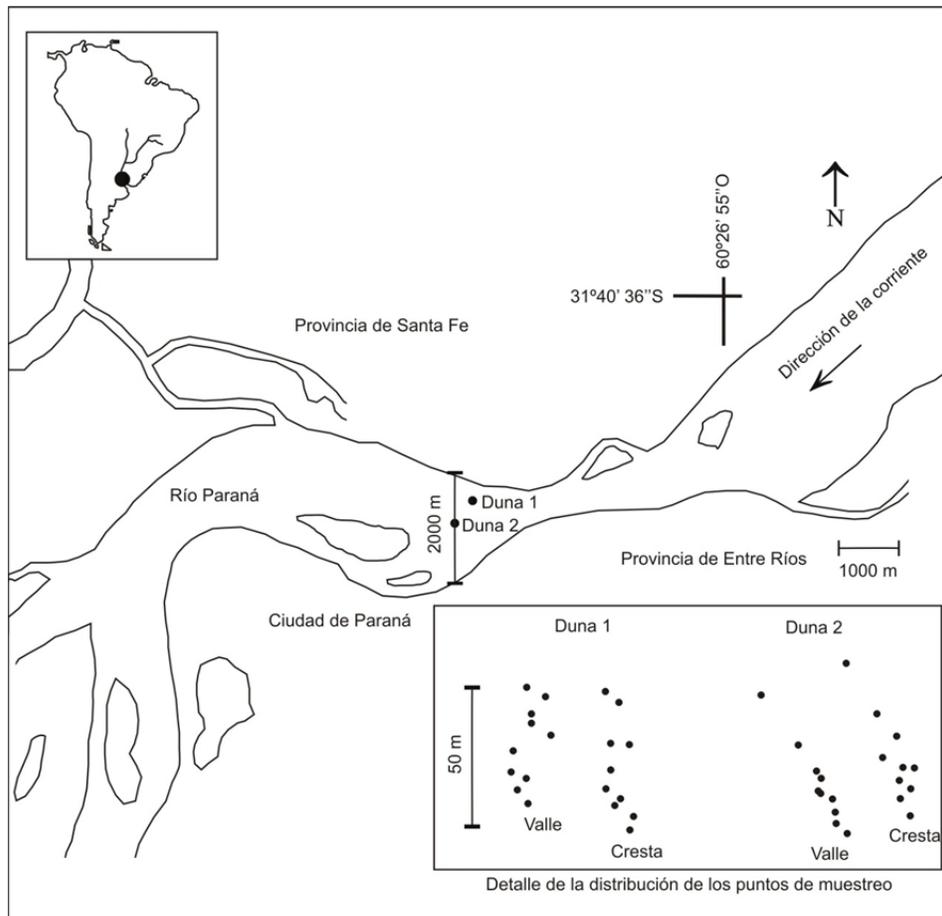


Figura 1. Localización y detalle de las estaciones de muestreo.

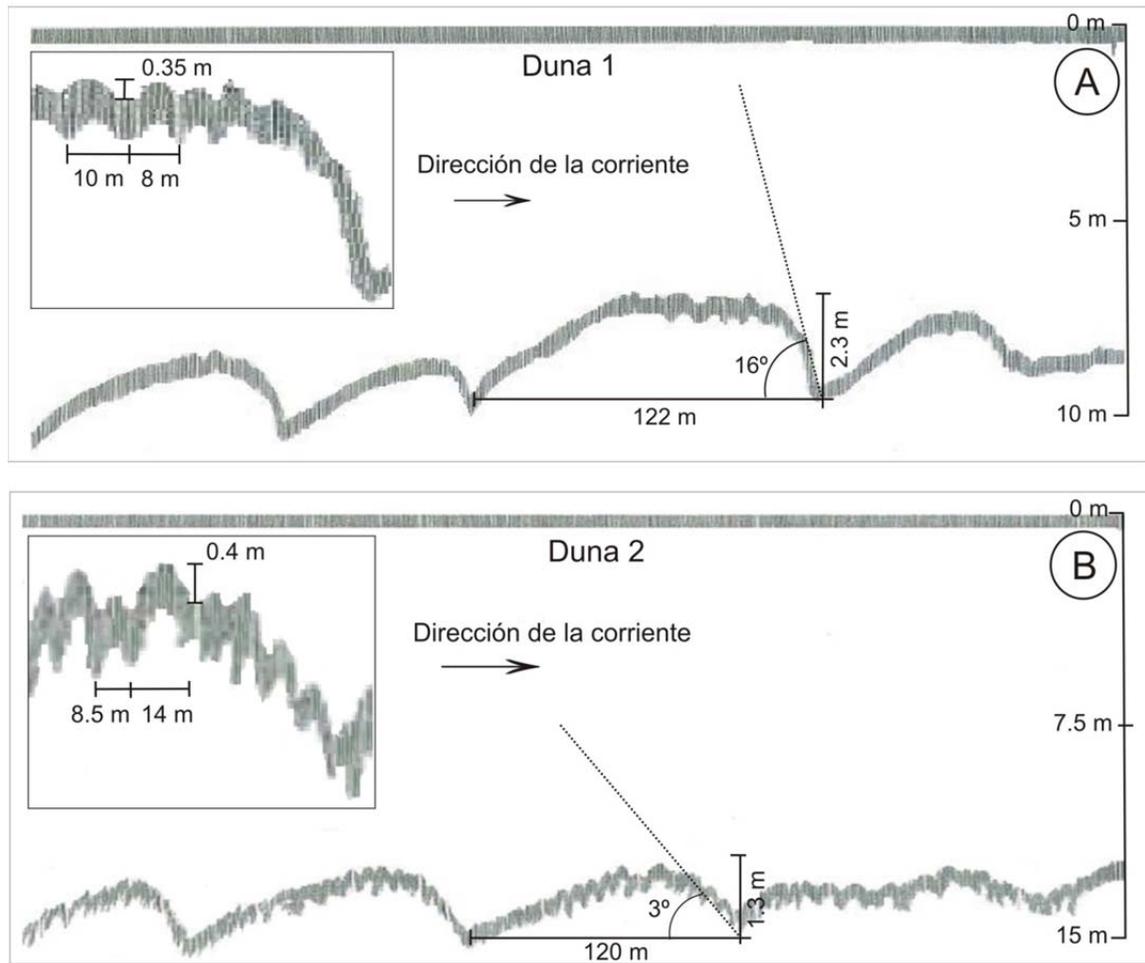


Figura 2. Resultados gráficos del eco-sondeo mostrando las dunas y las pequeñas dunas superpuestas (ver detalle en los recuadros). Cauce principal del río Paraná. A: duna 1. B: duna 2.

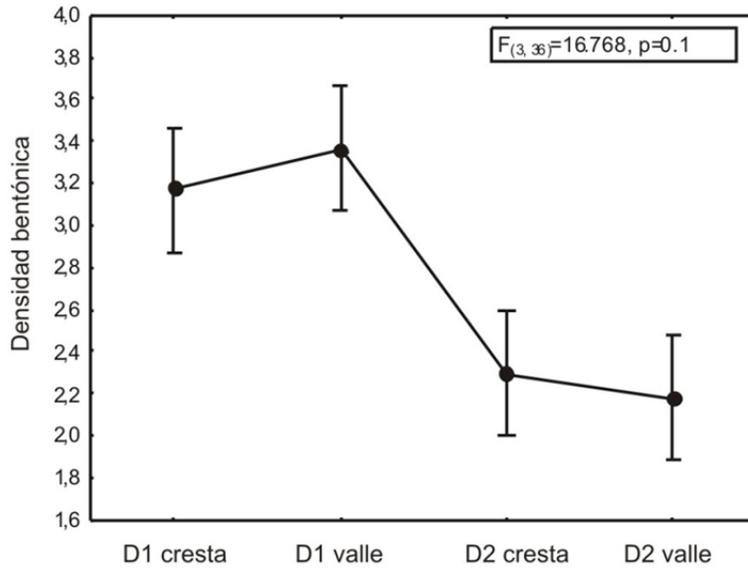


Figura 3. Resultados de ANOVA (circulo= media; barras verticales= 0.95 intervalo de confianza).

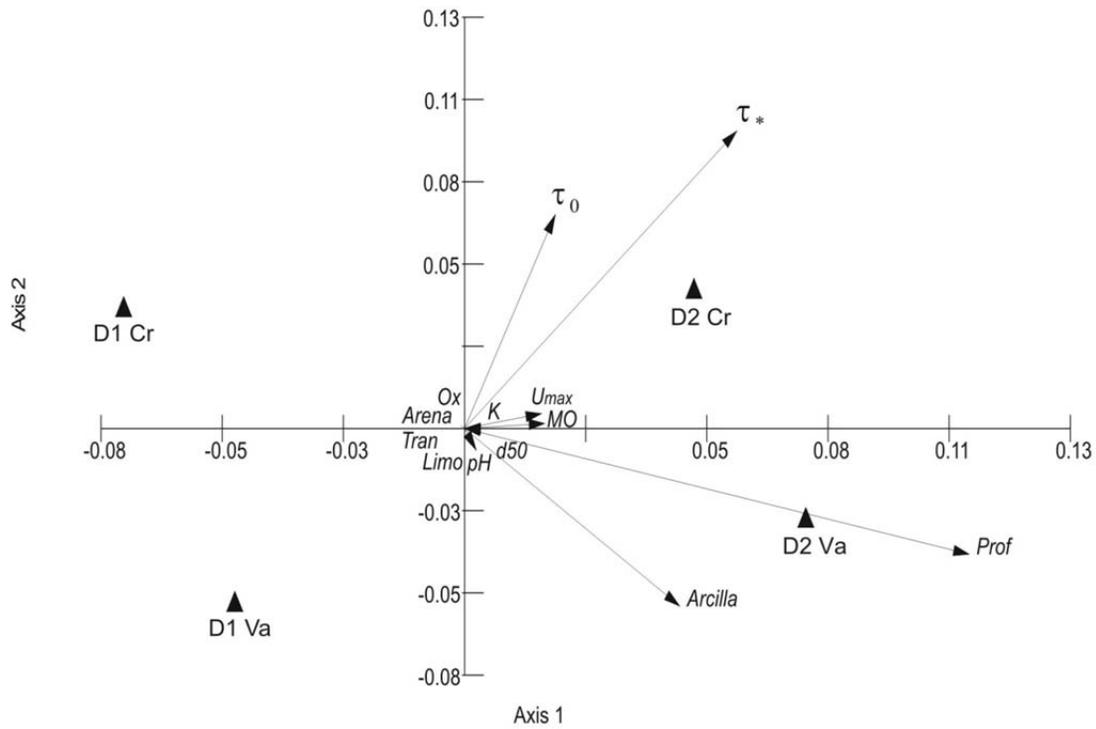


Figura 4. Distribución de los *scores* del Análisis de Componentes Principales (ACP) considerando las variables físicas (hidráulica y sustrato) registradas sobre las dunas estudiadas (cresta y valle). Donde: D1 Cr: cresta de la duna 1; D1 Va: valle de la duna 1; D2 Cr: cresta de la duna 2; D2 Va: valle de la duna 2; Prof: profundidad; K: conductividad, MO: materia orgánica; Ox: oxígeno disuelto; Tran: transparencia (véase Tabla A1 del Apéndice para los otros símbolos).

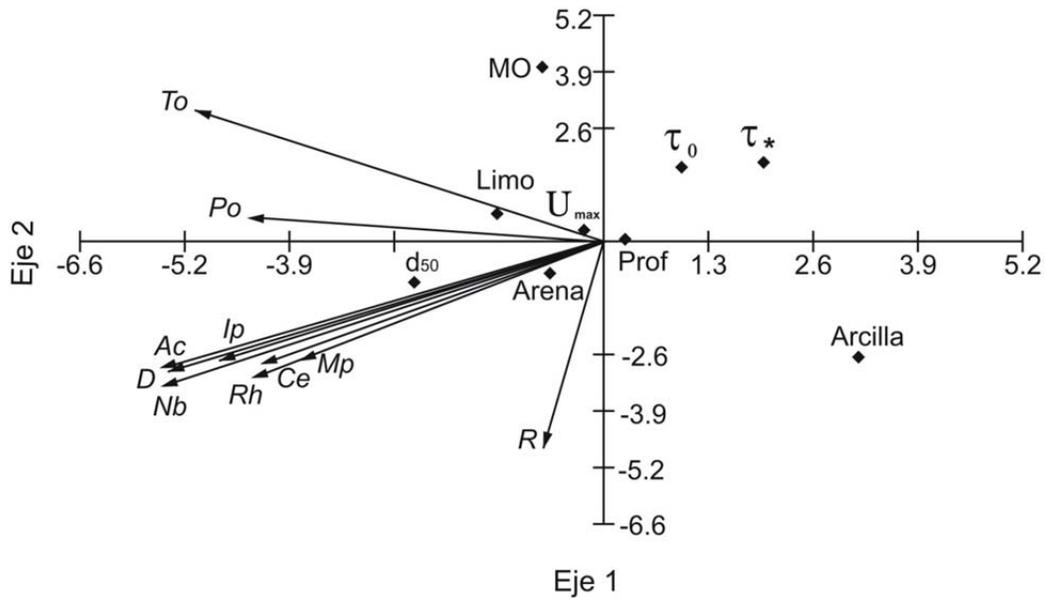


Figura 5. Distribución de las variables físicas (hidráulicas y del substrato) y los invertebrados según las diferentes estaciones de muestreo a lo largo de los dos primeros ejes del Análisis de Correspondencia Canónica (ACC), considerando conjuntamente cresta y valle de cada duna). Donde: To: *Tobrilus* sp.; Po: *Potamocaris* sp I; Ip: *Itaspiella Paraná*; Ac: *Hydracarina* sp. I; Nb: *Narapa bonettoi*; Rh: *Rhyacodrilus* sp I; Ce: *Ceratopogonidae* sp. I; Mp: *Myoretronectes paranaensis*; D: diversidad y R: riqueza (vea la Figura 4 para los otros símbolos).

Tabla 1. Resumen de variables hidráulicas medidas y calculadas en el estudio.

Nombre	Símbolo	Unidad	Fórmula	Descripción
Velocidad de corriente superficial	U_{\max}	m s^{-1}	Medición directa	Velocidad medida sobre la superficie del agua.
Velocidad de corte	U_*	m s^{-1}	$U_* = \frac{U_{\max}}{5.75 \log_{10} \frac{h}{k_s} + 8.5}$	Estimativa de la intensidad de la turbulencia cercana al fondo.
Tensión de corte	τ_0	Kg m^{-2}	$\tau_0 = U_*^2 \rho$	Tensión de corte derivada de la velocidad de corte.
Número de movilidad	τ_*	Ninguna	$\tau_* = \frac{\tau_0}{(\gamma_s - \gamma_w) d_{50}}$	Relación adimensional entre las fuerzas activas y pasivas actuando sobre las partículas del fondo.
Altura de rugosidad de fondo	k_s	m	Medición indirecta	Altura de la rugosidad total en el punto de muestreo.

Tabla 2. Estadística descriptiva de la densidad de los macroinvertebrados.

Estación de muestreo	N	Media (ind m⁻²)	Mínimo (ind m⁻²)	Máximo (ind m⁻²)	Varianza [log₁₀(x+1)]
Duna 1 + Duna 2	40	1661.6	0	11656	0.842677
Duna 1	20	3092.2	217	11656	0.246867
Duna 2	20	231	0	744	0.651362
Duna 1 Cresta	10	2300.2	372	7812	0.200282
Duna 1 Valle	10	3884.3	217	11656	0.299314
Duna 2 Cresta	10	235.6	0	744	0.705810
Duna 2 Valle	10	226.3	0	713	0.669130

Tabla 3. Índice de Shannon (H), equitatividad y riqueza de especies en cada estación de muestreo.

Método de Shannon	Índice H	Equitatividad	Riqueza
Duna 1 Cresta	0.18	0.211	7
Duna 1 Valle	0.20	0.199	10
Duna 2 Cresta	0.33	0.552	4
Duna 2 Valle	0.44	0.487	8

Tabla 4. Variables hidráulicas y del sustrato medidas y calculadas en el estudio.

	Velocidad máxima (m s ⁻²)	Profundidad (m)	Rugosidad del sustrato (m)	Velocidad de corte (m s ⁻¹)	Tensión de corte (Kg m ⁻²)	d ₅₀ (m)	Número de movilidad
D 1 Cresta	1.29	7.3	0.125	0.070	0.4998	0.00037	0.807
D 1 Valle	1.29	9.6	0.025	0.047	0.23	0.00035	0.399
D 2 Cresta	1.44	12.1	0.18	0.076	0.5891	0.0003	1.190
D 2 Valle	1.44	13.4	0.14	0.064	0.42	0.00027	0.943

Temperatura del agua: 22.3 °C.

Tabla 5. Resultados del ACP para los dos primeros ejes.

<i>ACP case scores</i>		
Casos	Eje 1	Eje 2
Duna 1 Cresta	-0.07	-0.04
Duna 1 Valle	-0.05	-0.05
Duna 2 Cresta	0.05	0.04
Duna 2 Valle	0.07	-0.03
<i>ACP eigenvectors</i>		
Variables	Eje 1	Eje 2
Velocidad de corriente máxima	0.13	0.03
Profundidad	0.80	-0.29
Tensión de corte	0.14	0.50
Diámetro medio de la partícula	0	0
Número de movilidad	0.43	0.70
Materia orgánica	0.13	0.01
Arena	-0.01	0.01
Limo	0.01	-0.05
Arcilla	0.34	-0.41
Conductividad	0.00	0.00
pH	0.00	0.00
Oxígeno disuelto	0.00	0.00
Transparencia	0.00	0.00

Anexo 1. Anotación del capítulo.

d_{50}	Diámetro medio de la partícula
F_r	Número de Froude
g	Aceleración de la gravedad
h	Profundidad
k_s	Altura de la rugosidad del substrato total
R	Radio hidráulico
R_e	Número de Reynolds
S	Pendiente de fricción
U_{\max}	Velocidad máxima en una dada vertical
U_*	Velocidad de corte
ρ	Densidad del agua
γ_s	Peso específico del sedimento
γ_w	Peso específico del agua
τ_0	Tensión de corte de fondo
τ_*	Número de movilidad

Subcapítulo 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

En el Capítulo 2 se ha demostrado, en base a información disponible, cómo las condiciones hidráulicas cercanas al fondo influyen fuertemente sobre la distribución de la principal especie de la fauna bentónica en el hidro-sistema del río Paraná (*N. bonettoi*). En el Capítulo 4.1 el análisis realizado se profundiza incorporando el efecto que ejercen las formas de fondo (dunas) sobre esa distribución en todo el ensamble bentónico. Para ello, como fue explicado, se hace uso del concepto de “biotopo hidráulico” (Wadeson, 1994) y se demostró que las dunas del fondo activo en el río Paraná Medio pueden ser conceptualmente pensadas y tratadas como “biotopos hidráulicos” diferenciables. El presente Capítulo retoma y amplía la temática de la distribución de la fauna bentónica sobre dunas del cauce activo del río Paraná Medio en un sentido hidráulico más estricto, incorporando nuevas metodologías y tecnologías de estudio (ver Capítulo 3).

Respecto al estudio hidrodinámico y morfológico sobre grandes dunas se puede agregar que si bien las dunas fluviales han recibido una considerable atención en investigaciones experimentales y teóricas a lo largo del último medio siglo, no se ha logrado aun una clara comprensión de las interacciones entre estas formas de fondo y su entorno hidráulico en ríos naturales. Las investigaciones de campo dentro de este tópico son limitadas

en número, así como en la especificidad de las mediciones, debido a las dificultades inherentes para obtener datos detallados sobre las características de la corriente de fondo en cauces fluviales naturales (McLean y Smith, 1979; Grinvald y Nikora, 1988; Kostaschuk y Villard, 1996; Best, 2005). En cuanto a la incidencia de las dunas fluviales sobre la distribución bentónica solo se encuentran en la bibliografía algunas pocas investigaciones realizadas a lo largo de dunas sobre ríos de bajo orden y en relación a la actividad bacteriana (por ejemplo, Fischer et al., 2003).

Teniendo en cuenta las consideraciones citadas, concretamente en esta parte de la investigación se indagaron las eventuales relaciones entre la estructura del flujo sobre la cara de aguas arriba, cresta y valle de dunas presentes en el cauce principal del río Paraná, con la distribución espacial de la comunidad de macroinvertebrados que las habitan. Si la distribución de los organismos bentónicos sobre las dunas está correlacionada con las variables hidráulicas que caracterizan los distintos sitios mencionados de estas formas de fondo, ello constituiría una fuerte evidencia de la conexión entre estos hábitats y la dinámica localizada de la corriente sobre el fondo. Además, se confirmaría que las dunas deben considerarse como biotopos hidráulicos. La investigación es innovadora ya que involucra mediciones de perfiles verticales de velocidad sobre las dunas estudiadas, los cuales proporcionan la información necesaria para caracterizar hidráulicamente cada sector de éstas en un gran río y su influencia sobre la distribución del bentos.

4.2.2. Métodos

4.2.2.1. Área de estudio

El muestreo y las correspondientes mediciones de campo fueron realizados sobre el río Paraná Medio, entre las ciudades de Santa Fe y Paraná (Argentina; Figura 1). Características generales del área de estudio ya fueron descriptas anteriormente en el Subcapítulo 4.1. Las principales dimensiones de las dunas estudiadas fueron: altura, 2,15 m (duna 3) y 2,2 m (duna 4); longitud, 230 m (duna 3) y 340 m (duna 4), con una pendiente media en la cara de aguas abajo (entre cresta y valle) de 5,5° (duna 3) y 13,5 ° (duna 4; Figura

2). Cabe aclarar que la denominación “3” y “4” de las dunas obedece a la secuencia en que fueron estudiadas anteriormente en el mismo sitio (dunas 1 y 2 en primer lugar, ver Capítulo 4.1). La duna 3 se ubica sobre el thalweg del cauce (31° 41' 55.8" S; 60° 30' 46.8" O), mientras que la duna 4 está situada fuera de éste (31° 42' 15.5" S; 60° 30' 39.3" O). Ambas se caracterizan por la presencia de pequeñas dunas superpuestas sobre ellas.

4.2.2.2. *Muestreos y mediciones*

Los muestreos y mediciones se realizaron en agosto de 2007 en situación de estiaje. Las muestras de bentos fueron tomadas en tres sitios (cara de aguas arriba, cresta y valle) de cada duna. Cabe señalar que las extraídas sobre la cara de aguas arriba fueron realmente obtenidas en el sector inicial de esta cara. Las razones para la selección de estos sitios de muestreo a lo largo de las dunas se explican a continuación.

En base a los resultados detallados en el Capítulo 3, se tomaron cuatro muestras (réplicas) en cada estación de muestreo lo cual asegura una estimación fiable de los atributos de la comunidad bentónica. Las muestras se obtuvieron con la draga Tamura (descrita en Capítulo 3), se filtraron con un tamiz de 200 μ m y fijaron en formaldehído al 5% en campo. Los invertebrados fueron separados del sedimento, colectados a mano en el laboratorio bajo lupa 10x y almacenados en una solución de etanol al 70% siguiendo el procedimiento normal y previamente mencionado en el Sub-capítulo 4.1. Todos los organismos bentónicos fueron identificados y contabilizados a los fines de estimar densidad (ind m⁻²), diversidad de Weanner y Shannon (H), y riqueza de especies. La determinación de su taxonomía se realizó a nivel de especie (para Turbellaria según Noreña, 1995 y Noreña et al. 2005; para Oligochaeta, Brinkhurst y Marchese, 1992; y para Diptera Chironomidae, Trivinho-Strixino y Strixino, 1995). Para algunos taxa se hicieron las determinaciones solo a nivel de género y morfoespecies.

Se extrajeron también muestras adicionales de sedimentos en los mismos sitios para su análisis granulométrico (por tamizado en seco) y para establecer el contenido de materia orgánica (por ignición y posterior peso en seco de las cenizas).

Nuevamente un punto clave en el procedimiento de muestreo lo constituye el posicionamiento de la embarcación a fin de asegurar que las 4 muestras fuesen tomadas con precisión sobre cada sector estudiado de cada una de las dunas seleccionadas. Esto se

consiguió a través del uso de una ecosonda Furuno GP-1650WF acoplada a un GPS que permitieron el control de las coordenadas geográficas y profundidad al momento de la obtención de cada una de las muestras. Esto no solo permitió la visualización a tiempo real de las dunas y el lugar de caída de cada draga, sino que también posibilitó la posterior realización de gráficos 3D donde fue plasmada esta información (Figura 3A, B, C y D), siguiendo los pasos debidamente explicados en el Capítulo 3. Previamente, se relevaron los detalles de la topografía del fondo con la misma ecosonda a lo largo de trayectorias de líneas de corriente indicadas por flotadores (cruces de deriva).

En cada punto de muestreo y simultáneamente con el muestreo de bentos, se midieron la profundidad y perfiles verticales de velocidad de la corriente con la embarcación anclada. Para medir la velocidad se utilizó un molinete hidrométrico de hélice y eléctrico. En cada vertical se registró la velocidad en 12-20 puntos con un menor espaciado de los mismos en los primeros metros desde el fondo. Cada medición puntual corresponde a la velocidad media de la corriente en un intervalo de 100s (Figura 4A y B). La profundidad de la medición se corrigió en base al ángulo del cable que sostiene el molinete mediante el procedimiento sugerido en WMO (1974).

Se registraron también los siguientes parámetros habituales en este tipo de estudios: conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$), pH, temperatura ($^{\circ}\text{C}$), oxígeno disuelto (mg l^{-1}) y transparencia (m) con los mismos instrumentos mencionados en el Capítulo 4.1.

4.2.2.3. Selección y tratamiento de las variables hidráulicas.

La caracterización de las condiciones hidráulica de fondo en cada punto muestreado del tramo estudiado se logró a través de la medición directa de los perfiles de velocidad, profundidad (h), distribución de los diámetros medios de los sedimentos de fondo (d_{50}), dimensiones de las pequeñas dunas superpuestas (altura y longitud), y ángulos de la pendiente de la cara de aguas abajo de la gran duna. Estos parámetros son la base cuantitativa necesaria para el cálculo de variables hidráulicas como la tensión de corte (τ_0), o su equivalente la velocidad de corte (U_*), y número de movilidad (τ_*), sobre la base de leyes hidrodinámicas bien establecidas. Considerando que el diámetro medio del sedimento (d_{50}) y τ_0 están incluidos dentro de τ_* (Tabla 1), esta variable es un parámetro importante si se

pretende conocer la incidencia del transporte de sedimentos de fondo sobre la comunidad bentónica en cauces naturales como fue demostrado en el Sub-capítulo 4.1, siempre que su valor sea representativo de las condiciones hidráulicas alrededor del punto de muestreo.

La selección de esas variables hidráulicas (Tabla 1) ha sido convenientemente justificada en el Capítulos 2 y Sub-capítulo 4.1. Allí también se ha explicado la inconveniencia de utilizar otros parámetros como los números de Froude y Reynolds y el radio hidráulico en estudios de este tipo relacionados con el bentos.

La estimación en cauces naturales de los valores locales de τ_0 (o U_*) no es una tarea fácil. En general, el problema puede ser abordado a través de la conocida relación basada en la “ley de la pared” (van Rijn, 1993):

$$u = a \log \frac{y}{Z_0} \quad (1)$$

la cual se puede expresar de un modo más simple como (Kostaschuk et al., 2004):

$$u = a \log y + b \quad (2)$$

donde, u : velocidad de la corriente a una distancia, y , desde el fondo; Z_0 : $k_s/30$ para un flujo turbulento rugoso; k_s : altura de rugosidad; b : coeficiente de intercepción y; a : pendiente de la regresión entre la velocidad de corriente en cada punto de la vertical y $\log y$. Teóricamente (Schlichting, 1979; Yalin, 1977), la ecuación (1) es válida con $a = 5.75U_*$ en cauces de corriente turbulenta, permanente y uniforme a lo largo de un fondo plano.

En un sentido estricto, en un fondo ondulado debido a la presencia de formas de fondo (dunas) la corriente puede ser perturbada de tal manera que no se desarrolle un perfil completamente logarítmico de velocidades en la vertical. Sin embargo, numerosas investigaciones llevadas a cabo durante las últimas décadas, la mayoría de ellas sobre la base de experimentos de laboratorio, demostraron que funciones logarítmicas como la ecuación (1) serían válidas, con ciertas restricciones, para describir la velocidad a lo largo de la cara de aguas arriba de las dunas (véase Smith y McLean, 1977; Nelson et al., 1993; entre otros).

Además, se comprobó que son comunes perfiles de velocidad completamente logarítmicos en la región casi horizontal sobre las cresta de las dunas. La variación gradual de las características del flujo a lo largo de la cara de aguas arriba en grandes dunas naturales como las del Paraná, contribuiría a validar la utilización de la aproximación de funciones logarítmicas para describir algunos de los perfiles de velocidad locales en esa zona.

En este sentido, Amsler y Schreider (1986, 1992) y Trento et al. (1990) demostraron la validez de aproximar la distribución vertical de velocidades de corriente mediante una función semi-log como la ecuación (1) en grandes ríos como el Paraná. Estos autores ajustaron exitosamente la expresión general deducida a partir de la “ley de la pared” (de la cual se deriva la ecuación 1) a un gran número de perfiles de velocidades medidas en el cauce principal de ese río para un amplio rango de condiciones hidráulicas y de rugosidad del fondo. La mayoría de estos perfiles verticales, sin embargo, se ajustaron a la distribución teórica en las crestas o en la cara de aguas arriba de las grandes dunas. Los problemas surgen cuando la ecuación (1) se pretende aplicar para estimar la tensión de corte sobre la cara de aguas abajo o el valle de esas formas de fondo. En estos sectores, la corriente se perturba (exista o no separación de flujo) de tal modo que la condición de uniformidad de la corriente bajo la cual la ecuación (1) se deriva, no se cumple. Es bien sabido (Van Rijn, 1993; Nelson et al. 1993) que en el valle de las dunas se produce una drástica reducción de las velocidades cercanas al fondo debido al incremento relativamente brusco de la profundidad. Para describir las características hidráulicas de esta zona se requieren modelos mucho más complejos que el representado por la ecuación (1) (García, 2008; Lyn, 2008). De cualquier modo queda claro que la velocidad de corriente de fondo sobre estas áreas es considerablemente menor comparada con la que se verifica en la cresta de las dunas. Son muy escasas las mediciones directas informadas en la literatura de las tensiones a lo largo de la cara de aguas abajo y del valle de dunas y proceden de experimentos de laboratorio. Teniendo en cuenta este hecho, para este estudio se diseñó un procedimiento destinado a obtener aproximaciones cuantitativas sobre las condiciones hidráulicas en el valle de la duna 3 ubicada en la región del thalweg (relación entre las tensiones de fondo sobre la cresta/tensiones de fondo sobre el valle). Con el mismo propósito, en la duna 4 se utilizaron datos de laboratorio provenientes de diversas fuentes. Los detalles se presentan en el Apéndice de este capítulo.

Para aplicar la ecuación (2), es necesario (o recomendable) primeramente definir el origen de los perfiles de velocidad, el denominado "fondo hidráulico" (u "origen virtual"), ya que la pendiente a y, por tanto la exactitud en la estimación de τ_0 (o U_*), está fuertemente influenciada por ese origen (Perry y Joubert, 1963). Se puede demostrar que la localización del fondo hidráulico es especialmente importante en corrientes turbulentas rugosas. Para el caso del río Paraná, Amsler y Schreider (1992) mostraron que las pequeñas dunas superpuestas (ver Figura 2) actúan como elementos de rugosidad que determinan que el flujo global se comporte como turbulento rugoso. Sobre esta base y en función de la granulometría y geometría de las pequeñas dunas superpuestas en un lugar determinado, el origen virtual debería ubicarse en algún punto entre el valle y la cresta de esas pequeñas dunas. Dado que no existe ningún método teórico para establecer con precisión ese origen en grandes ríos, se lo aproximó utilizando un procedimiento *ad hoc* propuesto por Perry y Joubert (1963). Se trata de un método de prueba y error que define el fondo hidráulico como el correspondiente al mejor ajuste de la regresión (mayor r^2) entre la velocidad puntual (u) y la distancia desde el fondo definida como $\log(y \pm \Delta e)$, siendo: Δe : una fracción de los elementos de rugosidad con una altura e . En este caso, el valor de e fue aproximado al promedio de altura de las pequeñas dunas superpuestas que rodean cada perfil vertical de velocidades. De este modo, se determinó el fondo virtual para los cuatro perfiles de velocidades en los cuales es válida la ecuación (2), es decir cara de aguas arriba y cresta de ambas dunas. Por otro lado, los datos originales de los perfiles de velocidad fueron suavizados mediante un procedimiento expeditivo (véase el Apéndice de este capítulo) previamente a la determinación del origen virtual.

En Figura 5A, B, C y D se presentan los ajustes de la ecuación (2) para los perfiles de velocidad medidos sobre la cara de aguas arriba y la cresta de las dunas 3 y 4 una vez definido el origen virtual. Sobre la base de la pendiente a de estas curvas fueron calculados los valores de las tensiones de corte de fondo (presentados más adelante en Tabla 3).

4.2.2.4. Análisis estadístico

Los datos de las densidades bentónicas fueron transformados a su forma logarítmica [$\log_{10}(x + 1)$] a los fines de obtener una distribución normal de los mismos (Shapiro y Wilk, 1965) y la homogeneidad de varianza (F_{max} ; Sokal y Rohlf, 1981). Sin embargo no se

verificó la normalidad buscada, por lo que fue necesario utilizar análisis estadísticos no paramétricos en el tratamiento de los datos. Es así que se aplicó el análisis de U de Mann-Whitney (significancia $<0,05$) para determinar las diferencias entre las medianas de la densidad bentónica de las dunas estudiadas.

El Análisis de los Componentes Principales (PCA, por sus siglas en inglés) de las variables físicas es un análisis común en investigaciones ecológicas (ver McGarigal et al., 2000). Aquí se lo utilizó para reducir la variabilidad total de los datos e identificar los principales gradientes ambientales. Para esto se utilizó el software estadístico Multi-Variate Statistical Package (MVSP), versión 3.1 (Kovach, 2002).

4.2.3. Resultados

Considerando los sitios de muestreo en conjunto, se registraron sólo 8 especies y morfoespecies: *Narapa bonettoi* y *Dero nivea* (Oligoquetos); *Myoretronectes paranaensis*, *Itaspiella Paraná* (Turbellaria); *Tobrilus* sp. (Nematoda); *Polypedilum* sp. y *Tanypodinae* sp. (Chironomids) y *Acari* sp.

Las densidades totales de todas las muestras variaron entre 0 y 7020 ind. m^{-2} , con promedios en las estaciones de muestreo que van de 0 ind m^{-2} (cara de aguas arriba de la duna 3) a 3383 ind. m^{-2} (valle de la duna 4; Tabla 2). Los valores de las densidades registradas en la dunas 3 fueron claramente más bajos comparados con aquellos de la duna 4. El índice de diversidad de Shannon varió entre 0 (cara de aguas arriba de la duna 3) y 0,95 (cresta de la dunas 4; Tabla 2).

Los valores de materia orgánica en sedimentos, conductividad, pH, temperatura, oxígeno disuelto y transparencia no variaron significativamente entre las dunas.

El análisis U de Mann-Whitney ($p= 0,0001$) reveló una diferencia estadísticamente significativa entre la mediana de las densidades bentónicas de las dunas estudiadas. La Figura 6 muestra que las densidades bentónicas a lo largo de la dunas 4 son claramente superiores que aquellas registradas sobre la duna 3. Se aprecian además altas densidades sobre el valle de la duna 4.

Los resultados de las variables hidráulicas y del sustrato medidos a lo largo de los perfiles de cada duna son presentados en la Tabla 3. Las más elevadas tensiones de corte se registraron sobre la duna 3 (thalweg).

El primer eje del PCA explica el 74,6% (autovalor= 3,73) de las variaciones físicas, mientras que el segundo eje (o eje ortogonal) el 16,2% (autovalor= 0,81). Es decir, ambos ejes explican el 90,9% de la variación en su conjunto. Las dunas se mantuvieron claramente separadas una de otra, sugiriendo una mayor variabilidad física entre ellas que a lo largo de los perfiles de cada una de éstas (Tabla 4 y Figura 7). Las variables velocidad de la corriente, tensión de corte y número de movilidad están fuertemente asociados con el eje 1, siendo la profundidad la variable más significativa asociada inversamente con el eje 2 (ver Tabla 4). El eje 1 está positivamente correlacionado con la duna 3, especialmente con la cresta (Tabla 4). El eje 2 se relaciona positivamente con la duna 4, donde las variables hidráulicas son menos intensas. Específicamente el valle de la duna 4 está correlacionado negativamente con el eje 1. Las otras variables relacionadas con la calidad del agua no fueron incluidas en el PCA debido a su muy baja variabilidad, tanto entre las dunas como a lo largo de éstas.

4.2.4. Discusión

En este estudio se encontró la típica comunidad bentónica registrada por otros autores sobre el fondo activo del cauce principal del río Paraná (Marchese y Ezcurra de Drago, 1992; Takeda, 1999; Ezcurra de Drago et al., 2004; Takeda y Fujita, 2004; Marchese et al., 2002, 2005). A escala de mesohabitat, y a través del análisis U de Mann-Whitney, se demostró estadísticamente una clara y significativa preferencia por parte de los macroinvertebrados por la duna 4 (situado fuera de la región del thalweg), donde las condiciones hidráulicas son menos intensas. Las densidades más altas se registraron a todo lo largo de esta duna, esto es el biotopo hidráulico con los menores valores de U_* (o τ_0) y τ_* . Por el contrario, a lo largo de la duna 3 (en el thalweg), donde la intensidad de las variables hidráulicas es más pronunciada, se registraron las más bajas densidades bénticas con un mínimo de 0 organismos sobre la cara de aguas arriba de la duna (Tablas 2 y 3; Figuras 6). Considerando únicamente la intensidad (mayor y menor) de las principales variables hidráulicas, los

resultados anteriores se corresponden con los informados por Orth y Maughan (1983) en un río de bajo orden 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), aunque dichos ríos no son comparables con el Paraná ni con las dunas que caracterizan a éste. En este sentido, sí es posible comparar los resultados obtenidos aquí con aquellos detallados en el Capítulo 4.1, a nivel de meso-hábitat. Para esto es importante estandarizar las metodologías usadas en ambos muestreos. Considerando esto, los resultados de las principales variables hidráulicas sobre las dunas 3 y 4 fueron recalculadas utilizando la misma metodología empleada en las dunas 1 y 2 en ese momento (octubre de 2005), a los fines de facilitar la comparación entre ambos muestreos. Se comprobó que la intensidad de las variables hidráulicas (y sedimentológicas) fueron similares en ambos muestreos considerando la posición de cada duna, es decir fueron similarmente elevadas entre las dunas 2 y 3 (en el thalweg) así como relativamente bajas entre las 1 y 4 (fuera del thalweg). La densidad bentónica también mantuvo claras similitudes en ambos muestreos en valores relativos en lo que se refiere a la preferencia de parte de los organismos del fondo por las dunas situadas en lugares con condiciones hidráulicas menos acentuadas (fuera del thalweg; Tabla 5). Estos resultados corroboran firmemente los resultados y conclusiones presentados en el Capítulo 4.1. Esto es, los biotopos con condiciones hidráulicas menos estresantes sobre la faja central del río Paraná (dunas situadas fuera del thalweg) son preferidos por las especies bentónicas para su colonización.

Por otro lado, y en un análisis más fino, es posible apreciar que las densidades bentónicas absolutas fueron mayores en las dunas estudiadas en 2005 (ver Tabla 5). Este hecho tendría su explicación en la abundancia de la especie dominante, *Narapa bonettoi*, en el cauce activo y en su ciclo biológico estacional. Como ha sido mencionado en capítulos previos, *N. bonettoi* es a menudo, además de dominante, la única especie bentónica presente en el cauce principal del río Paraná Medio (Bertoldi de Pomar et al., 1986; Marchese, 1987; Marchese y Ezcurra de Drago, 1992). Esta especie predomina claramente en las dunas 1 y 4, pero esta dominancia ya no es tan clara en las dunas 2 e inexistente en la duna 3, cuando las condiciones hidráulicas son más fuertes (ver Tabla 5). En cuanto a los patrones estacionales en la abundancia de estos organismos, Marchese (1994) reveló que son más abundantes durante la primavera y el verano debido a su estrategia reproductiva: en septiembre predominan especímenes maduros lo cual produce una mayor actividad reproductiva en los

meses siguientes. Por lo tanto, este factor ecológico explicaría las diferencias en el valor absoluto de la densidad (mayor en octubre de 2005) que se encuentran en ambos muestreos, a pesar de las condiciones hidráulicas similares. Sin embargo, la influencia de las variables hidráulicas persiste, puesto que las menores densidades fueron registradas en la región del thalweg en los dos casos mencionados, con el mínimo referido en la duna 3, donde las fuerzas hidráulicas son lo suficientemente grandes como para evitar que *N. bonettoi* sea dominante.

Como observación final en relación a esta comparación, cabe destacar que los resultados generales a escala de meso-hábitat, como se muestra en la Tabla 5, revelan la existencia de biotopos hidráulicos diferenciados con distintas geometrías y condiciones de la corriente (Figuras 2 y 3). En consecuencia, la aparente homogeneidad de la franja central del cauce principal del río Paraná presenta una distribución bentónica claramente estratificada (como fue sugerido en el Capítulo 4.1).

Boyero (2005) demostró que la variación en la composición funcional también se produce a pequeña escala, en hoyas y rápidos de ríos meandriformes e incluso dentro de los rápidos. En este sentido, la incidencia de las características de la dinámica de la corriente sobre los invertebrados bentónicos a la escala de dunas (cara de aguas arriba, valle y cresta) en grandes ríos podría ser pensada como un análisis a escala de micro-hábitat. Un examen a este nivel, sin embargo, requiere de ciertos conocimientos acerca de las características hidráulicas en estos micro-hábitats como paso previo para conocer e interpretar su influencia sobre los organismos que los habitan. Las principales características del flujo a lo largo de un perfil de duna, fueron conocidas fundamentalmente a través de experimentos en laboratorio. Aquellas que prevalecen sobre la cara de aguas abajo son descriptas brevemente en relación con la validez de la ecuación (1) (ver Apéndice de este capítulo).

En lo referente al tópico de los patrones del escurrimiento a lo largo de la cara de aguas arriba este es el que más ha recibido atención desde el estudio pionero de Raudkivi (1963). Precisamente este autor demostró experimentalmente que la tensión de corte de fondo media es baja en la zona de separación del flujo y alta cerca de la cresta de la duna. Además, Raudkivi analizó la zona del llamado punto de re-enganche (*reattachment point* en inglés) situada en la parte inicial de la cara de aguas arriba a una distancia de 5 a 8 H, siendo H la altura de la duna. En esa región, donde la línea de corriente que se separa del fondo en la

cresta alcanza el lecho nuevamente, la agitación turbulenta es muy alta a pesar del bajo valor de la tensión de corte.

Estos primeros resultados fueron comprobados y definidos sus alcances por una serie de investigaciones posteriores en experimentos de laboratorio, modelaciones numéricas y hasta en mediciones de campo (McLean y Smith, 1986; Nelson y Smith, 1989; Nelson et al., 1993; Kadota y Nezu, 1999; Kostaschuk, 2000; entre otros). En estas investigaciones se plantean y verifican teorías detalladas sobre flujos turbulentos a lo largo de un perfil de duna. En general se acepta que se produce una aceleración del flujo sobre una capa límite que comienza a desarrollarse en la parte inferior de la cara de aguas arriba. Esta capa límite interacciona con la zona de estela (*wake region* en inglés) existente sobre ella y resultado de la influencia sobre el escurrimiento de las dunas de aguas arriba. Dada la evidencia acumulada, este patrón del flujo es esperable con o sin separación de la corriente en la cara de aguas abajo. A continuación se detallan algunas características principales del modelo de flujo descrito de interés para este estudio:

- i. La zona de máximas tensiones de corte ubicada sobre la cresta de las formas de fondo según los experimentos de Raudkivi, se mueve en dirección de aguas arriba cuando el empinamiento de las dunas (H/λ : relación altura/longitud de duna) es menor que 0,1 (Nelson y Smith, 1989) (en este estudio, duna 3 = 0,009; duna 4 = 0,007) y con una rugosidad creciente en la cara de aguas arriba, por ejemplo debido a la existencia de pequeñas dunas superpuestas (McLean y Smith, 1986).
- ii. En un sector al inicio de la cara de aguas arriba la intensidad de la turbulencia alcanza su máximo valor debido a una serie de mecanismos como la advección de flujo turbulento desde la zona de estela hacia el fondo. Aguas abajo de ese sector la intensidad disminuye debido, esencialmente, a los efectos de la aceleración de la capa límite (Nelson et al., 1993). La región de gran agitación turbulenta fue medida sobre dunas naturales por Kostaschuk (2000). Este autor también sostiene que esa zona está presente sobre grandes dunas con bajo ángulo de inclinación en su cara de aguas abajo y sin separación del flujo, situación muy común en grandes ríos (Kostaschuk y Villard, 1996).
- iii. Recientes avances logrados en el conocimiento de las estructuras coherentes de la turbulencia sobre dunas de laboratorio revelaron una compleja y refinada estructura de

vórtices (“*Kolk-boil*” *eddies*, en inglés) generados inmediatamente aguas abajo de la zona de separación al inicio de la cara de aguas arriba (Kadota y Nezu, 1999).

iv. Nelson et al., (1993) sugieren que debido a la alta intensidad de la turbulencia el flujo de sedimentos será máximo al inicio de la cara de aguas arriba. En el mismo sentido Kostaschuk (2000) hace referencia a la estructura turbulenta sobre esta región para justificar las altas concentraciones de arena en suspensión en mediciones realizadas sobre dunas del río Fraser (Canadá). La vinculación de estos hechos conjuntamente con los vórtices *Kolk-boils* estudiados por Kadota y Nezu (1999), es un lógico corolario. De hecho, estos vórtices serían un mecanismo de transporte de altas concentraciones de arena desde el fondo, exactamente desde la parte inicial de la cara de aguas arriba de las dunas, hasta la superficie del agua, como fue propuesto por Jackson (1976).

Si bien se requieren más investigaciones para profundizar en la comprensión de la intrincada interacción entre los diferentes procesos implícitos en i a iv, parece claro que el inicio de la cara de aguas arriba de las dunas es una región sometida a una alta agitación turbulenta que afecta fuertemente las partículas de sedimento de fondo, facilitando su suspensión. Esta agitación turbulenta no necesariamente coexiste con altos valores medios de la tensión de corte, ya que ello dependería de la pendiente de la cara de aguas arriba de la duna y su rugosidad. La tensión de corte sobre la cresta mantiene relativamente altos valores pero con una decreciente intensidad de la turbulencia cerca del fondo, debido al flujo convergente que controla el desarrollo de una capa límite interna con flujo acelerado. Nótese que en las dunas 3 y 4 (Tabla 3) los mayores valores de la tensión de corte fueron registrados sobre la cresta. En estos sitios, las densidades bentónicas son relativamente mayores que al inicio de la cara de aguas arriba (Tabla 2, Figura 6) en concordancia con la perturbación relativamente menos intensa del fondo debido a la disminución en la intensidad de la turbulencia hacia la cresta, a pesar de los altos valores registrados de tensión de corte.

Como fue dicho, las más bajas densidad bentónicas fueron encontradas al inicio de la cara de aguas arriba de las dunas 3 y 4. Ello se explicaría por las fuertes perturbaciones del lecho producidas por las altas intensidades de la turbulencia comentadas, sobre esos sectores en las dunas. En pocas palabras, aguas abajo cerca del punto de reenganche se originan grandes fluctuaciones de la velocidad de fondo (y presión) que originan una fuerte movilidad

(y puesta en suspensión) de las partículas de sedimento del lecho, determinando que estos sitios sean poco propicios para el desarrollo de las especies de invertebrados bentónicos.

Las más elevadas densidades de la fauna bentónica fueron registradas en la región del valle de las dunas (Tabla 2). Lo mismo puede decirse de las dunas 1 y 2 del muestreo realizado en el 2005 (Tabla 5). Ello se corresponde con los más bajos valores de las tensiones de corte de fondo en comparación con los de la cresta. Las especies de invertebrados tienen preferencia por estos lugares puesto que ofrecen refugio y mayores recursos alimenticios. Es bien sabido que la acumulación de materia orgánica aguas abajo de la cresta de las dunas se ve facilitada por las favorables condiciones de flujo, especialmente cuando se produce separación. Por lo tanto, no sorprenden las más altas densidades del bentos sobre las dunas 4 y 1, ambas fuera de la región del thalweg y donde la probabilidad de separación es alta debido a los valores relativamente mayores de la pendiente de las caras de aguas abajo (ver Figura 2 y 3). El valor del ángulo de la pendiente es un parámetro fundamental que controla la separación de un flujo. En virtud de esta condición, Rouse (1950) estableció que con pendientes menores a unos 4° no existe separación del flujo. Este sería el caso de la duna 3 (y también de la 2), con muy bajos ángulos de inclinación sobre la cara de aguas abajo y, por lo tanto, con una reducida posibilidad de recirculación sobre el valle. La presencia de pequeñas dunas superpuestas a lo largo de la cara de aguas arriba de la duna 3 y en la región de su valle (ausentes en la duna 4) es un fenómeno difícil de explicar con separación del flujo. Este tipo de superposición de pequeñas dunas en el valle de las grandes dunas es frecuente en dunas naturales (Ogink, 1988; Amsler y Schreider, 1992; Gabel, 1993; Amsler y Prendes, 2000; Carling et al., 2000; Sukhodolov et al., 2006) y una probable consecuencia de los altos valores de tensión de corte, lo cual incrementa el porcentaje de material de fondo en suspensión en comparación con la carga de fondo (Amsler y Schreider, 1999; Sukhodolov et al., 2006). Los mayores valores de tensión de corte y número de movilidad sobre la línea del thalweg, donde se sitúan las dunas 3 (y 2), explican las menores densidades bentónica sobre el valle y las diferencias respecto de las crestas en comparación con los valores respectivos de las dunas 4 (y 1) (Tablas 2, 3 y 5).

La importancia de las pequeñas dunas superpuestas para la fauna bentónica es prácticamente desconocida. Estas pequeñas dunas cubren toda la extensión de la superficie de las grandes dunas (con excepción de la zona del valle sobre la duna 4). Como ha sido

señalado por diferentes autores, estas pequeñas dunas tienen diferentes velocidades de propagación en comparación con aquellas de las grandes dunas (Amsler y Gaudin, 1994; Nikora et al., 1997), pueden ejercer una gran influencia sobre el transporte de la carga de fondo (Amsler y Gaudin, 1994; Serra y Viomet, 2006) así como sobre la resistencia a la corriente, ya que su existencia genera una rugosidad de fondo extra (McLean y Smith, 1986; Ogink, 1989; Amsler y Schreider, 1992). A pesar de estas contribuciones, la dinámica de las pequeñas dunas superpuestas es un tema en el campo de las formas de fondo aluviales donde se necesitan más contribuciones (Best, 2005; Parsons et al., 2005). Teniendo debidamente en cuenta este contexto, estas pequeñas dunas superpuestas deberían ser consideradas en futuros estudios bentónicos como otro tipo de micro-hábitat, aunque de escala más pequeña que los tratados hasta ahora.

Según los pocos datos disponibles, las pequeñas dunas que migran sobre las grandes son más empinadas y por lo tanto normalmente existe separación del flujo sobre ellas, aunque en las grandes no se produzca. En estas condiciones, los sedimentos son transportados desde la cara de aguas arriba de las dunas hacia la cresta, donde se comienzan a depositar sobre el valle debido a la separación del flujo y brusca disminución de la velocidad cerca del fondo en ese sitio. Los sedimentos se acumulan sobre la cresta donde se vuelven inestables hasta que caen en forma de pequeñas avalanchas sobre la cara de aguas abajo de la duna. Posteriormente estos mismos sedimentos son sepultados por los sucesivos aludes, y re-erosionados luego del paso de la cresta. Este mecanismo se podría, de alguna manera, asemejar al de la oruga de un tanque de guerra en su marcha. El proceso de sedimentación y re-erosión descrito, tendría fuertes consecuencias para los macro-invertebrados que habitan estas áreas. Las grandes dunas se mueven muy lentamente y los organismos bentónicos disponen de suficiente tiempo como para migrar y acompañar el movimiento de la duna. Las dunas más pequeñas, por otra parte, se mueven considerablemente más rápido (10-20 m por día con niveles medios de caudal; Amsler y Gaudin, 1994). Esto significa que el volumen total de las pequeñas dunas se mezcla en menos de 12 horas, mientras que las grandes dunas tardan días o semanas. En el valle de la duna 4, no se visualizan pequeñas dunas superpuestas, reforzando la idea de que los organismos en el valle de las dunas con separación del flujo tienen el beneficio de un entorno mucho más estable. Nuevamente se concluye que se requerirían estudios a múltiples escalas espaciales si se pretende comprender

e identificar las dimensiones del hábitat en las que varían los patrones ecológicos en ambientes fluviales.

Finalmente, poco se sabe acerca del modo en que reaccionan los macro-invertebrados bentónicos cuando están expuestos a las fuerzas de la corriente en grandes ríos, especialmente en los micro-hábitats más fuertemente perturbados. Sobre este particular, en este capítulo se amplían las hipótesis a explorar propuestas en el Capítulo 4.1:

- i. la fauna bentónica empieza un movimiento descendente en el sustrato entre los espacios intersticiales;
- ii. destrucción de los individuos debido a las crecientes colisiones entre partículas de arena cerca del fondo (una posibilidad estrechamente relacionado con altos valores de τ_* , la principal variable hidráulica en el control de la cantidad de arena transportada en la vertical a una determinada profundidad y velocidad);
- iii. la ocurrencia simultánea de los hechos anteriores.

La otra hipótesis alternativa es:

- iv. el barrido y consecuente deriva de los organismos bentónicos (puesta en suspensión) debido a las altas fuerzas turbulentas que actúan sobre el fondo.

Cabe destacar que la mayor parte de las características de la corriente sobre las dunas citadas y utilizadas a lo largo de esta discusión, son consecuencia de las mediciones y/o desarrollos teóricos sobre dunas en dos dimensiones, es decir, una simplificación de las dunas reales donde la tridimensionalidad es predominante. Al parecer, los efectos 3D en la morfología de las dunas influyen en la estructura del flujo cercano al fondo (Parsons et al., 2005), en especial en lo referido a la ocurrencia, localización e intermitencia, de la zona de separación. Según las Figuras 1 (ver detalle de la línea de la cresta y la dirección de la corriente) y 3 estos efectos 3D serían de gran importancia sobre la duna 4 donde la línea de la cresta está desviada 45° respecto de la dirección del flujo sobre la superficie.

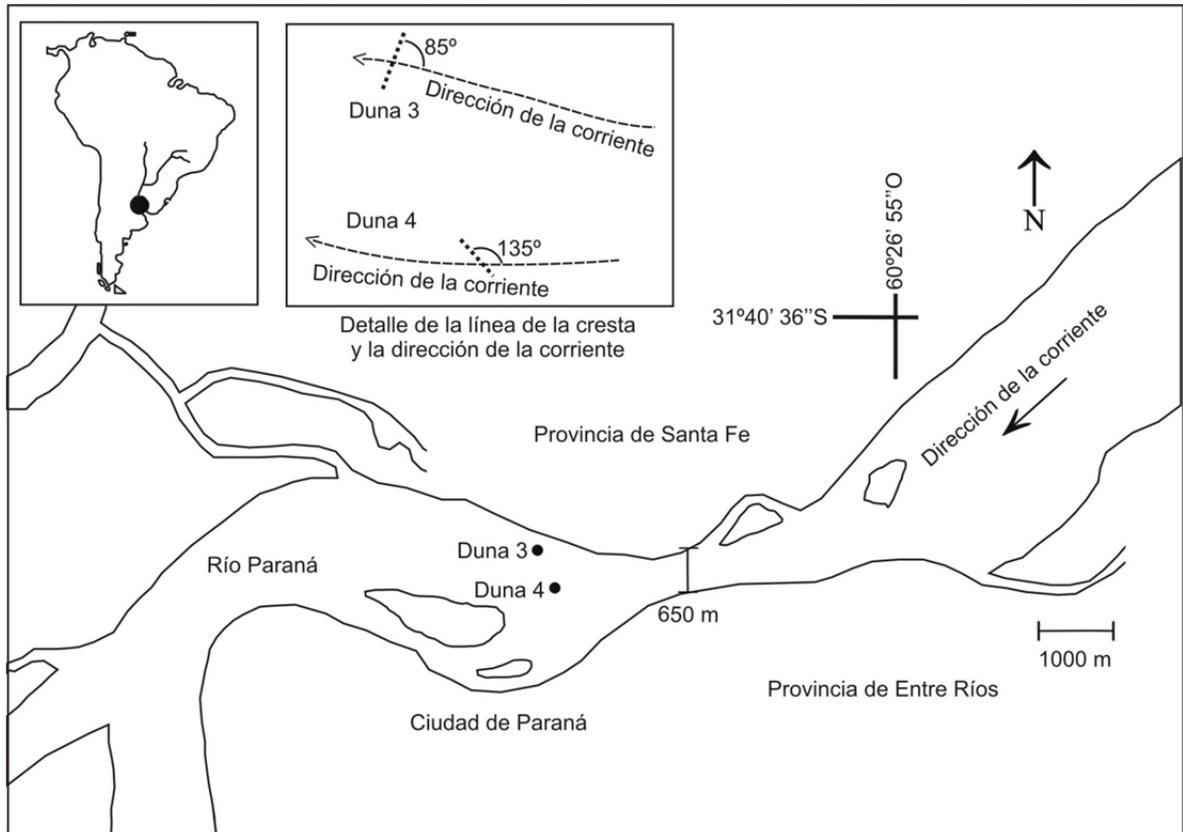


Figura 1. Localización del área de estudio y de las dunas seleccionadas.

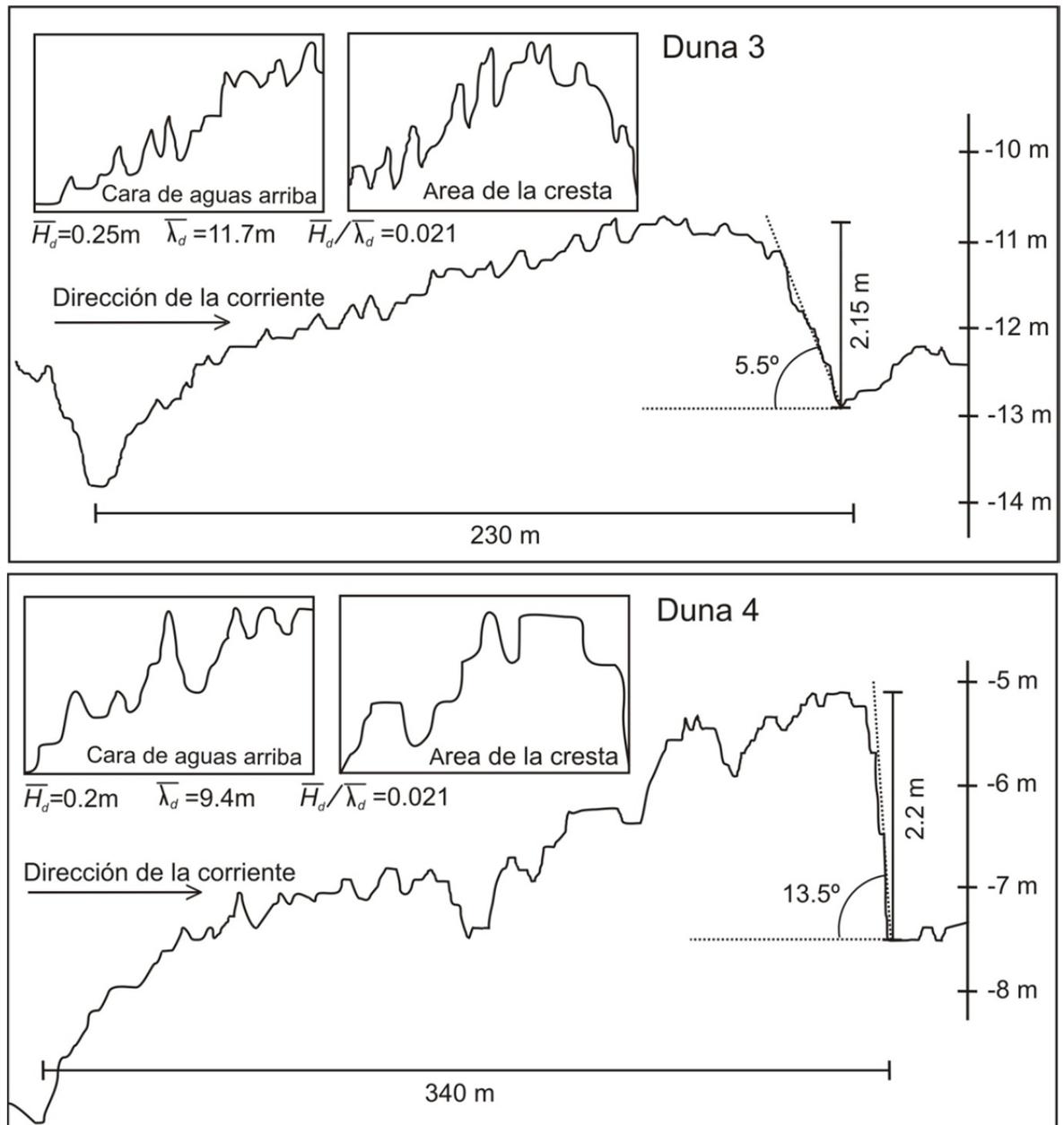


Figura 2. Dimensiones de las dunas estudiadas. Nótese el detalle de las pequeñas dunas superpuestas y sus dimensiones medias.

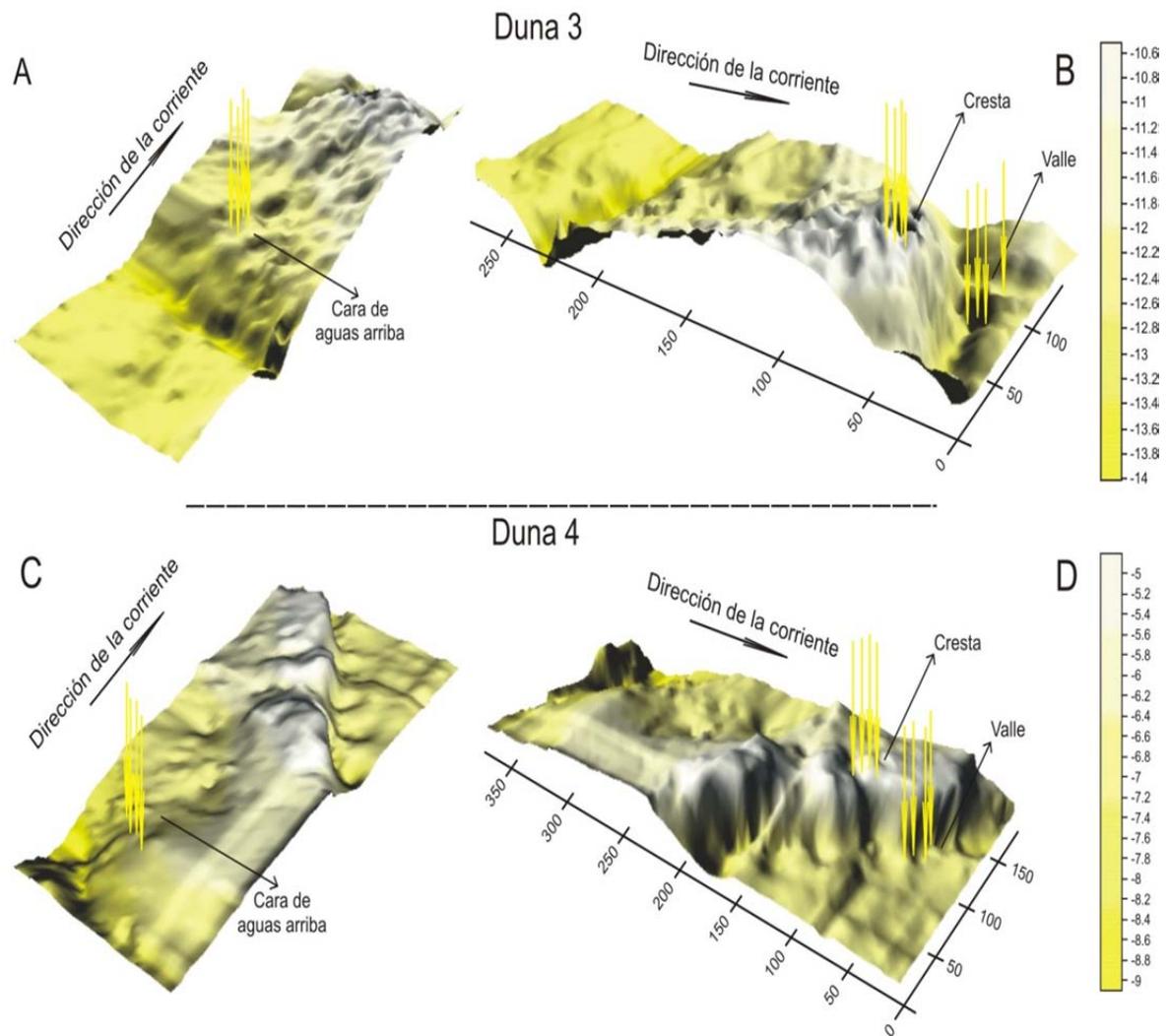


Figura 3. Vistas tridimensionales de las dunas 3 (A y B) y 4 (C y D) mostrando los sitios específicos donde se obtuvieron las muestras de bentos (caras de aguas arriba, crestas y valles), cuatro réplicas en cada caso indicadas con flechas amarillas.

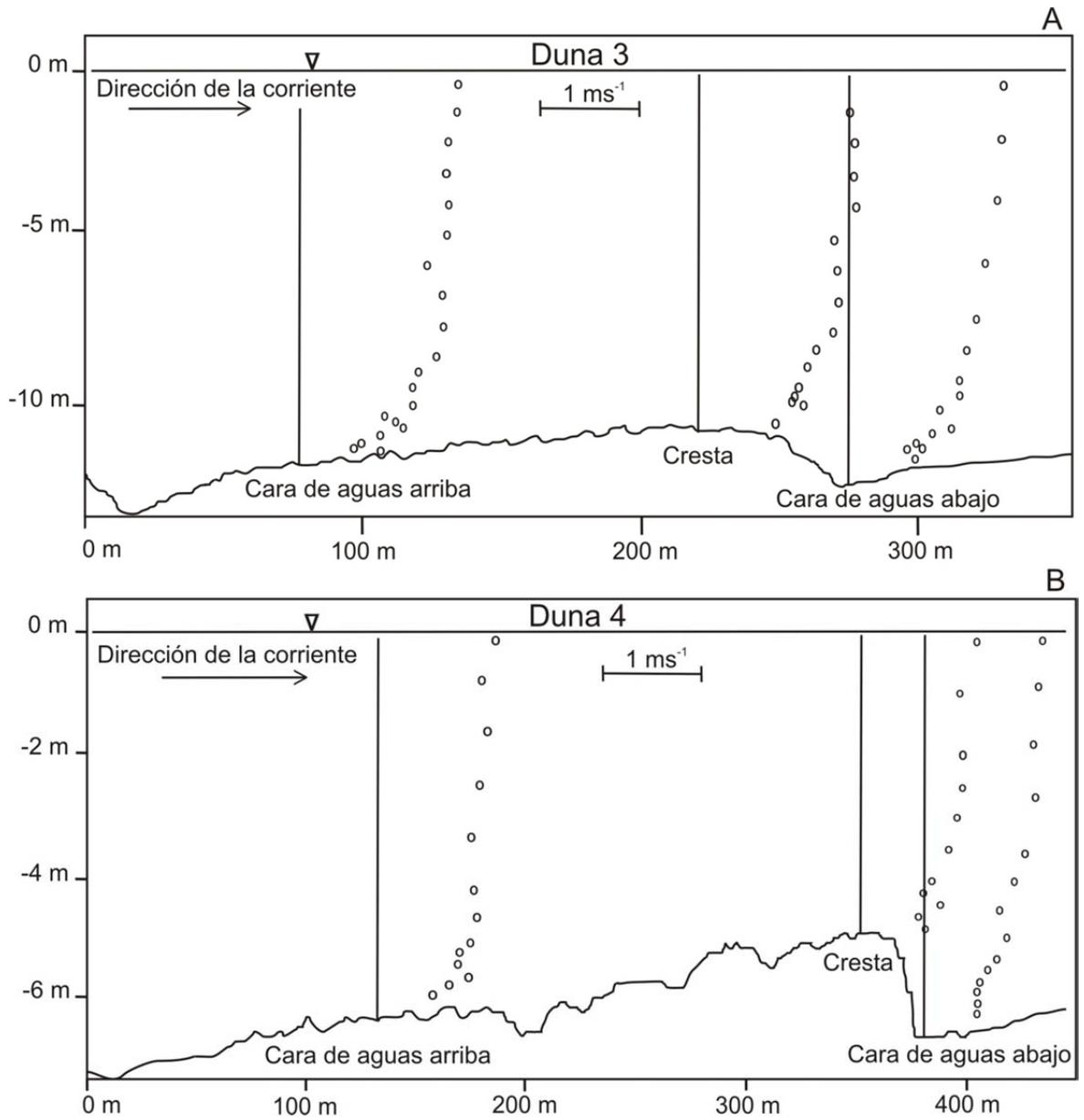


Figura 4. Perfiles verticales de velocidad de corriente medidos en caras de aguas arriba, cresta y valle de las dunas 3 y 4. Nota: cada punto corresponde a la velocidad media en un intervalo de 100 s.

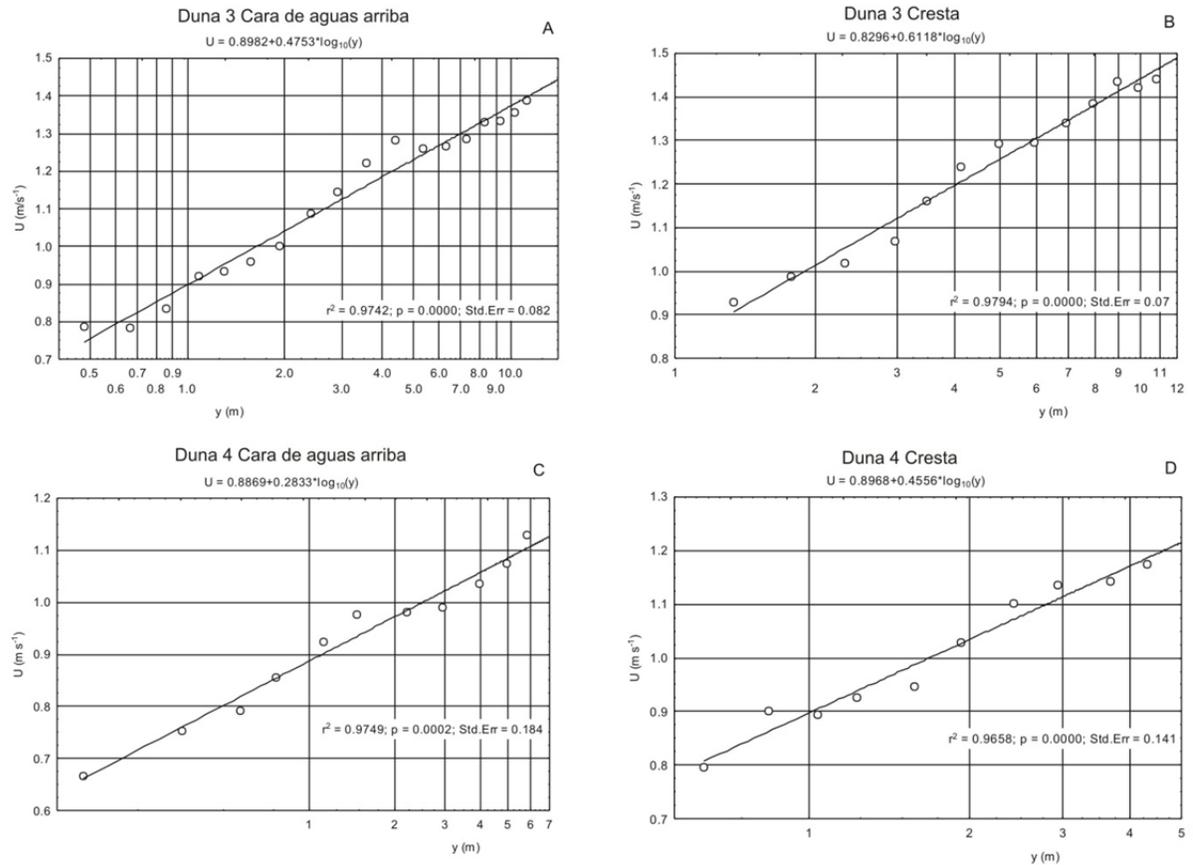


Figura 5. Perfiles de velocidad de corriente medidos en cara de aguas arriba y cresta de las dunas 3 y 4 y sus curvas de ajuste correspondientes al mayor r^2 resultado de la aplicación del método de Perry y Joubert (1963) para establecer el origen virtual.

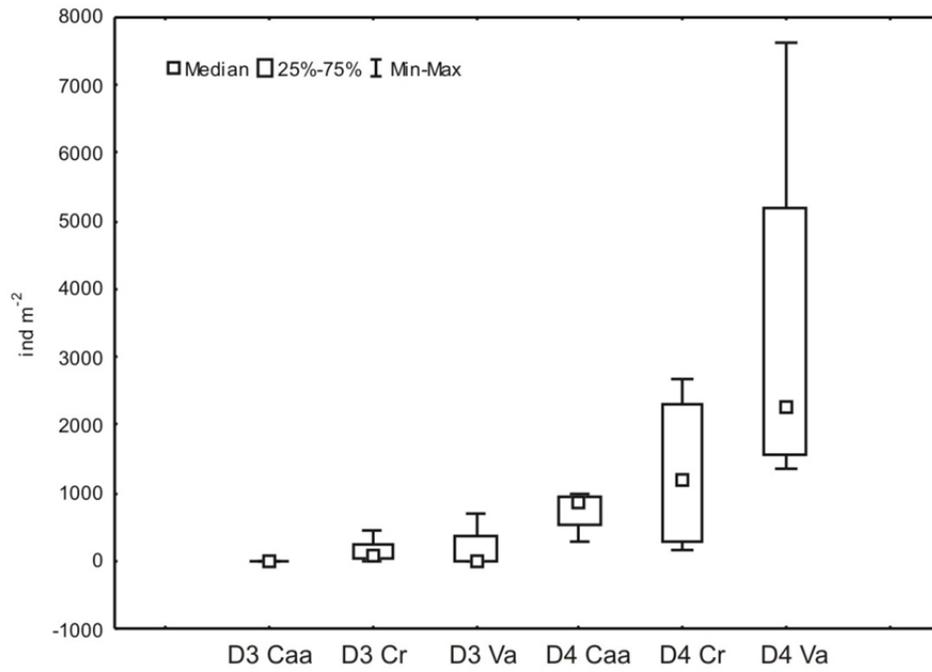


Figura 6. Resultados de la aplicación del análisis U de Mann-Whitney (significancia < 0,05) con las medianas de las densidades del bentos a lo largo de las dunas 3 y 4.

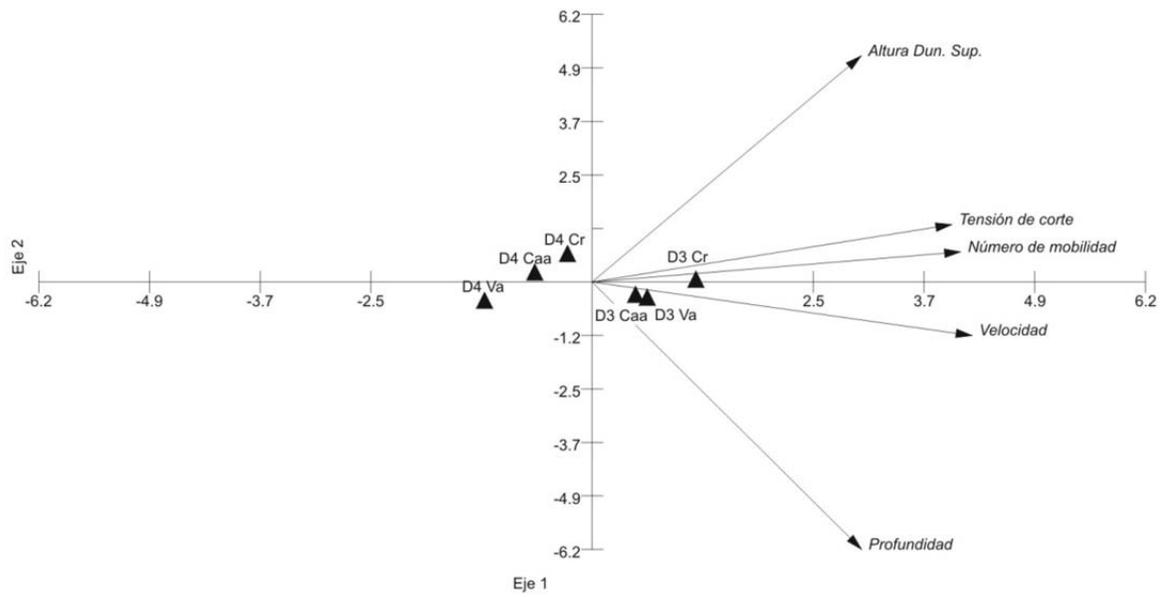


Figura 7. Resultados gráficos del Análisis de Componentes Principales (PCA) realizados con dunas 3 y 4.

Tabla 1. Variables hidráulicas consideradas en el estudio. a : pendiente de la regresión de la ecuación (2); ρ : densidad del agua; γ_s : peso específico del sedimento; γ_w : peso específico del agua.

Nombre	Símbolo	Unidad	Fórmula	Descripción
Velocidad de la corriente	U	m s^{-1}	Medición directa	Velocidad medida en cada punto del perfil de velocidades.
Altura de las pequeñas dunas superpuestas	H_d	m	Medición indirecta	Altura de las pequeñas dunas superpuestas alrededor del punto de muestreo
Profundidad	h	m	Medición directa	Profundidad local
Velocidad de corte	U_*	m s^{-1}	$U_* = a / 5.75$	Estimativa de la intensidad de la turbulencia cerca del fondo.
Tensión de corte	τ_0	kg m^{-2}	$\tau_0 = U_*^2 \rho$	Tensión de corte del fondo estimada desde la velocidad de corte.
Numero de movilidad	τ_*	ninguna	$\tau_* = \frac{\tau_0}{(\gamma_s - \gamma_w)d_{50}}$	Relación adimensional entre las fuerzas activas y pasivas actuando sobre las partículas del fondo.