

Tabla 2. Densidades de la fauna bentónica sobre las dunas 3 y 4 y resultados de la aplicación del índice de diversidad de Shannon (H), equitatividad y riqueza de especies.

	Densidad bentónica media (ind.m ²)	Índice H	Equitatividad	Riqueza de especies
Duna 3 cara aguas arriba	0	0	0	0
Duna 3 cresta	146	1.3	0.8	5
Duna 3 valle	175	0.76	0.55	4
Duna 4 cara aguas arriba	751	0.85	0.77	3
Duna 4 cresta	1297	0.95	0.59	5
Duna 4 valle	3383	0.47	0.43	3

Tabla 3. Valores de las variables hidráulicas y del sedimento de fondo a lo largo de las dunas estudiadas.

	Vel. máxima (m s ⁻¹)	Vel. media (m s ⁻¹)	Prof. (m)	Altura pequeñas dunas sup. (m)	Vel. corte (m s ⁻¹)	Tensión corte (kg m ⁻²)	d ₅₀ (mm)	σ _g	Núm. movilidad
Duna 1 cr	1.29	1.1	7.3	0.125	-	-	0.37	-	-
Duna 1 va	1.29	1.1	9.6	0.025	-	-	0.35	-	-
Duna 2 cr	1.44	1.24	12.1	0.18	-	-	0.3	-	-
Duna 2 va	1.44	1.24	13.4	0.14	-	-	0.27	-	-
Duna 3 caa	1.4	1.2	12.4	0.17	0.082	0.7	0.33	1.45	1.27
Duna 3 cr	1.5	1.3	11	0.22	0.106	1.15	0.33	1.36	2.1
Duna 3 va	1.4	1.2	12.8	0.2	0.079	0.64	0.33	1.36	1.15
Duna 4 caa	1.2	1	7.2	0.2	0.05	0.25	0.285	1.29	0.53
Duna 4 cr	1.2	1	5.1	0.2	0.079	0.64	0.38	1.35	1.02
Duna 4 va	1.1	0.9	7.3	0	0.05	0.25	0.3	1.3	0.5

Referencias: caa= cara de aguas arriba; cr= cresta; va= valle.

Temperatura del agua: 15.8 °C.

Tabla 4. Resultados del Análisis de Componentes Principales en las dunas 3 y 4.

PCA casos		
	Eje 1	Eje 2
Duna 3 cara aguas arriba	0.48	-0.28
Duna 3 cresta	1.16	0.06
Duna 3 valle	0.47	-0.24
Duna 4 cara aguas arriba	-0.64	0.23
Duna 4 cresta	-0.27	0.66
Duna 4 valle	-1.20	-0.42
PCA variables		
	Eje 1	Eje 2
Velocidad de la corriente máxima	0.510	-0.149
Profundidad	0.362	-0.743
Tensión de corte	0.483	0.159
Altura de las pequeñas dunas superpuestas	0.361	0.628
Número de movilidad	0.495	0.083

Tabla 5. Densidad media del bentos sobre las dunas 3 y 4 en comparación con los resultados de la densidad del muestreo de las dunas 1 y 2. La densidad media de la especie *N. bonettoi* se presenta en forma discriminada.

Muestreo	Duna	Densidad de <i>N. bonettoi</i> (ind m ⁻²)	Densidad de las otras especies (ind m ⁻²)	Densidad total (ind m ⁻²)
Muestreo I (primavera de 2005)	Duna 1 cresta	2049	251	2300
	Duna 1 valle	3525	360	3885
	Duna 2 cresta	177	59	236
	Duna 2 valle	149	77	226
Muestreo II (invierno de 2007)	Duna 3 cara de aguas arriba	0	0	0
	Duna 3 cresta	29	117	146
	Duna 3 valle	0	175	175
	Duna 4 cara de aguas arriba	400	351	751
	Duna 4 cresta	780	517	1297
	Duna 4 valle	2915	468	3383

Referencias: caa= cara de aguas arriba

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).

El bajo ángulo de inclinación de la cara de aguas abajo de la duna 3 (Figura 2) impide la separación del flujo (ver Discusión de este capítulo), permitiendo la migración de las pequeñas dunas superpuestas aguas abajo a lo largo de esa cara de la gran duna. Teniendo en cuenta este hecho, se diseñó un procedimiento simple a los fines de obtener una expresión para la relación entre la tensión de corte en la cresta y el valle de este tipo de dunas. Este procedimiento se basa en fórmulas bien conocidas de la hidráulica fluvial que han brindado resultados confiables al ser aplicadas en el río Paraná. La primera es la fórmula de carga de fondo basado en la velocidad del desplazamiento de las dunas (Yalin, 1977):

$$g_{sf} = (1 - P)C_f H U_d \quad (1)$$

donde: g_{sf} : carga de fondo (L^2/T); P : porosidad del material de fondo (≈ 0.4 para arenas naturales); C_f : coeficiente de forma de dunas (≈ 0.67 para dunas naturales); H : altura de la duna (L); U_d : velocidad de desplazamiento de la duna (L/T). La otra es una fórmula conceptual para la carga de fondo similar a la deducida por Meyer-Peter y Muller (1948):

$$\emptyset = k(\tau_*' - \tau_{*c})^n \quad (2)$$

donde: \emptyset : parámetro adimensional de la carga de fondo ($= g_{sf} / [(s-1)^{0.5} d_s^{1.5} g^{0.5}]$); τ_*' : tensión de corte adimensional debido a la rugosidad del grano de arena ($= \tau_0' / [(\gamma_s - \gamma)d_s]$); τ_{*c} : tensión de corte crítica adimensional para la iniciación del movimiento ($= \tau_c / [(\gamma_s - \gamma)d_s]$); τ_0' : tensión de corte debido a la rugosidad del grano (F/L^2); τ_c : valor crítico de la tensión de corte para la iniciación del movimiento (F/L^2); k y n : coeficientes adimensionales; s : gravedad

especifica (γ_s/γ); γ_s : peso específico de los granos del sedimento (F/L^3); γ : peso específico del agua (F/L^3); d_s : tamaño representativo de las partículas del fondo (L); y g : aceleración de la gravedad (L/T^2).

Considerando las ecuaciones (1) y (2), y aplicándolas a las pequeñas dunas superpuestas localizadas sobre la cresta y el valle de las grandes dunas, resulta:

$$\frac{H_d U_{d \downarrow c}}{H_d U_{d \downarrow v}} = \left[\frac{(\tau'_* - \tau_{*c})_c}{(\tau'_* - \tau_{*c})_v} \right]^n \quad (3)$$

donde: d, c, v : subíndices que refieren a las pequeñas dunas, cresta y valle, respectivamente.

Reemplazando $(\tau'_* - \tau_{*c})$ en (3) usando la expresión universal de Engelund (1967), la cual ya fue exitosamente aplicada para predecir la resistencia de la corriente en el río Paraná (Amsler y Prendes, 2000):

$$\tau'_* - \tau_{*c} = 0.3\tau_*^{1.5} \quad (4)$$

donde: τ_* : tensión de corte adimensional total o número de movilidad ($\tau_0 / [(\gamma_s - \gamma)d_s]$); τ_0 : tensión de corte de fondo total (F/L^2), se obtiene finalmente:

$$\frac{\tau_{0 \downarrow c}}{\tau_{0 \downarrow v}} = \left[\frac{H_d U_{d \downarrow c}}{H_d U_{d \downarrow v}} \right]^{1.5n} \quad (5)$$

Se advierte en la ecuación (5) que estimando el valor de τ_0 en la cresta de la gran duna, con el procedimiento descrito en “Selección y tratamiento de las variables hidráulicas” de este capítulo, y con la información de las alturas de las pequeñas dunas superpuestas y sus velocidades de desplazamiento en la cresta y el valle de la gran duna, sería posible estimar un valor de τ_0 en el valle, siempre que el coeficiente n sea conocido. En cuanto a este coeficiente, Yalin (1977) ha demostrado que las fórmulas de carga de fondo

derivadas de diversos enfoques teóricos pueden ser la mayoría expresadas en la forma de la ecuación (2) con un $n \approx 1.5$. Este último valor fue considerado en este estudio, ya que es lo suficientemente fiable para predecir la carga de lecho en el río Paraná (Amsler y Prendes, 2000). La relación entre las velocidades de las pequeñas dunas en la cresta y el valle representa un verdadero problema ya que la dinámica de la superposición es prácticamente desconocida (ver en Discusión de este capítulo). Sin embargo, mediciones recientes realizadas sobre el río Paraná, con el objetivo de aclarar este tema, en dos grandes dunas situadas en el estrechamiento del cauce aguas arriba de la posición de las dunas de 3 y 4, reveló una relación $U_{d_c} / U_{d_t} \approx 1.9$ (Prendes, comunicación personal.). Este valor se utilizó en la ecuación (5).

Finalmente, con valores medios registrados de $H_{d_c} = 0.36m$ y $H_{d_t} = 0.20m$, la ecuación (5) resulta:

$$\frac{\tau_{0\perp c}}{\tau_{0\perp v}} = 1.8$$

Como $\tau_{0\perp c} = 1.15 \text{ kg m}^{-2}$ entonces $\tau_{0\perp v} = 0.64 \text{ kg m}^{-2}$ (ver Tabla 3 de este capítulo).

La siguiente ecuación, más compleja, fue derivada basándose en las mismas ideas que la ecuación (5), pero utilizando la fórmula de carga de fondo de Engelund y Fredsøe (1976), en lugar de la ecuación (2):

$$\tau_{0\perp v} = (1650d_{50})^{\frac{1}{kd}} 4.315^{\frac{1-kd}{3.647kd}} \tau_{0\perp c}^{\frac{1}{kd}} \quad (6)$$

donde: d_{50} : diámetro medio de la distribución granulométrica del fondo y,
 $k_d = (H_d U_{d\perp c}) / (H_d U_{d\perp v})$.

La fórmula de Engelund y Fredsøe predice razonablemente bien el transporte de la carga de fondo en el río Paraná (Amsler y Prendes, 2000). La ecuación (6) origina los

mismos resultados que la ecuación (5) con $d_{50} = 0.29\text{mm}$ (obtenido desde muestras de material de fondo colectados durante las mediciones de campo).

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

Para estimar un valor de la tensión de corte en el valle de las dunas con separación de flujo, también se calculó la relación entre la tensión de corte en la cresta y el valle pero a partir de datos existentes. Esta información es extremadamente escasa en la bibliografía específica y generalmente ha sido obtenida a partir de estudios de laboratorio realizados con dunas fijas. Los resultados de algunos de estos estudios se detallan en Tabla A1.

Si bien el número de casos es muy bajo con condiciones de corriente y geometría diferentes, las relaciones τ_{0c} / τ_{0v} son del mismo orden. Además, en los experimentos de Mattar (2002) fueron reproducidas dunas geoméricamente similares medidas en el Río Paraná unos 20km aguas arriba de la duna 4. En estos experimentos, asimismo, se mantuvo la similitud de Froude y las condiciones de la corriente en prototipo fueron similares a las que prevalecieron en la duna 4. Debido a estos argumentos, la relación τ_{0c} / τ_{0v} de Mattar (2002) fue la seleccionada para estimar τ_{0v} en la duna 4.

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

Al examinar una serie de detallados perfiles de velocidad medidos en diferentes condiciones de flujo, Amsler y Schreider (1992) demostraron que el río Paraná tiene un fondo hidrodinamicamente rugoso con las pequeñas dunas superpuestas actuando como los principales elementos de rugosidad con alturas del orden de las de estas pequeñas dunas (H_d). Estos autores concluyeron que cualquier perfil de velocidad medido en ríos como el Paraná, donde predomina la superposición de dunas a lo largo de la cara de aguas arriba y cresta de las grandes dunas, tendrían un origen virtual (o fondo hidráulico) ubicado en una cierta fracción/múltiplo de H_d , siendo H_d un valor representativo de la altura de las pequeñas dunas alrededor del punto donde se posiciona el perfil. Es bien sabido que una ubicación incorrecta del origen virtual puede conducir a valores poco fiables de aquellos parámetros hidráulicos derivados de un perfil de velocidad dado (tales como la tensión de corte del fondo; Reynolds, 1974). Con el fin de fijar la fracción/múltiplo en una capa límite

rugosa turbulenta con gradientes de presión adversos, Perry y Joubert (1963) sugieren un método que fue adoptado en este estudio. Este método, en esencia, consiste en encontrar el ajuste logarítmico que mejor se adapte a las velocidades puntuales observadas, U , a través de regresiones sucesivas, cada una la respectiva distancia original, y , desde el fondo corregida con una diferente fracción de H_d . Implícitamente, el método supone la validez de la función logarítmica para describir el perfil de velocidad sobre la capa límite turbulenta rugosa (Schlichting, 1979). Estrictamente, tal perfil sería válido en el 15-20% más cercano al fondo de la profundidad.

Para los perfiles de velocidad medidos en las crestas y cara de aguas arriba de las dunas 3 y 4, no fue detectada la existencia de ningún punto de quiebre el cual indicaría una desviación de la dispersión de los puntos originales desde la línea semi-logarítmica que haría sospechar la influencia de una región de estela. Los perfiles fueron suavizados con el fin de develar tal desviación de la curva logarítmica que pudiera estar oscurecida por la dispersión original de los puntos medidos en campo. El procedimiento de suavizado implicó el cálculo de los promedios móviles de las velocidades medidas con cada punto incluyendo tres puntos datos. Los perfiles resultantes confirmaron la inexistencia de una zona de estela. Por último, el método de Perry y Joubert se aplicó a los perfiles suavizados (Figura 5A, B, C, D). Los resultados se muestran en la Tabla A2. En esta tabla se ve claramente las marcadas diferencias entre los valores obtenidos de τ_0 aplicando el concepto de origen virtual y aquellos donde se lo ignoró (U ; y alternativas).

Tabla A1. Datos de los experimentos de laboratorio empleados para estimar la tensión de corte (τ_{0t}) sobre el valle en dunas donde ocurre separación de la corriente.

Fuente	Dimensión de la duna			Número de Froude	Rugosidad	τ_c / τ_t
	H (m)	λ (m)	Angulo cara aguas abajo			
<i>Delft Hydraulics</i> (de van Rijn, 1993)	0.08	1.6	26°	0.29	grano de arena ⁽¹⁾	~3.13
Fernandez <i>et al.</i> (2000)	0.025	0.574	51°	0.36	metal metal con dunas	3.0
Mattar (2002)	0.05	2.3	14°	0.13	superpuestas ⁽²⁾	2.52

⁽¹⁾ con granos adheridos con $d_{50} = 1600 \mu\text{m}$ y $d_{50} = 1900 \mu\text{m}$.

⁽²⁾ las pequeñas dunas superpuestas fueron ubicadas sobre la cara de aguas arriba de la gran duna y las siguientes son sus dimensiones: $H_d = 0.005 \text{ m}$; $\lambda_d = 0.12 \text{ m}$.

Tabla A2. Resultados de el método de Perry y Joubert aplicado en cuatro diferentes perfiles de velocidades (en cresta cara de aguas arriba de dunas 3 y 4) para definir el fondo hidráulico.

D3 cara aguas arriba			D3 cresta		
	r^2	τ_0		r^2	τ_0
U; y	0.9727	0.81	U; y	0.9585	0.58
U; y-1.25*H _d	0.9741	-	U; y+5*H _d	0.979	-
U; y-H _d	0.9742	0.7	U; y+4*H _d	0.9794	1.15
U; y-0.75*H _d	0.974	-	U; y+3*H _d	0.9784	-
D4 cara aguas arriba			D4 cresta		
	r^2	τ_0		r^2	τ_0
U; y	0.96	0.4	U; y	0.9588	0.38
U; y-1.5*H _d	0.973	-	U; y+2*H _d	0.9657	-
U; y-1.25*H _d	0.975	0.25	U; y+1.6*H _d	0.966	0.64
U; y-H _d	0.9735	-	U; y+1.45*H _d	0.9657	-

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

5.1. Introducción

Como se ha mencionado en el Capítulo 4, diversos estudios han demostrado que las características generales del ensamble de los macroinvertebrados (densidad, riqueza, equitatividad) y su composición taxonómica varían según la escala espacial de análisis (Downes et al., 1993; Townsend et al., 1997; Boyero, 2005; Li et al., 2001). Estos autores han demostrado que estudios a múltiples escalas son esenciales para la identificación de patrones ecológicos fluviales. La variación en la composición funcional también se produce a escalas muy pequeñas, donde ésta puede variar a nivel de rápidos-hoya y aun dentro de los rápidos (Boyero, 2005, Brooks et al., 2005). Los parches de hábitats definidos por características morfológicas y del flujo, aun a estas pequeñas escalas, proporcionar recursos alimenticios y de refugio específicos para los invertebrados bentónicos. Las características de la corriente y la morfología fluvial a lo largo de las formas de fondo de pequeños ríos de llanura con fondo arenoso podrían crear condiciones específicas del hábitat para la colonización o no de parte del ensamble de macroinvertebrados (micro-hábitat).

Si bien existen una cierta cantidad de investigaciones respecto de la influencia de las fuerzas físicas sobre los invertebrados bentónicos y la morfo-dinámica y condiciones hidráulica de las dunas u otras formas de fondo gran parte de la información fue obtenida bajo condiciones controladas de laboratorio, lo que deja abierta la cuestión acerca de los efectos de escala en estos procesos. Por lo tanto hay una clara necesidad de realizar

investigaciones conjuntas y multidisciplinarias en ríos naturales a través de diferentes escalas espaciales.

En este capítulo se presentan los resultados preliminares de un estudio tendiente a identificar y cuantificar los efectos hidro- morfo dinámicos sobre la distribución espacial y composición de los invertebrados bentónicos en un río de llanura de relativamente bajo caudal. Específicamente, se ha estudiado la distribución bentónica sobre una típica secuencia rápido-hoya-zona de transición sobre la curva de un meandro del río Spree (Alemania). En la zona del rápido se ha seleccionado una micro-forma de fondo simétrica y se le ha dado particular importancia, detallándose las características del flujo y la distribución bentónica sobre ésta en tres zonas diferentes (cara de aguas arriba, cresta y cara de aguas abajo). Se analiza la vinculación de los ensambles bentónicos con las condiciones hidráulicas a escala de meso-hábitat (rápido – hoyo – zona de transición) y a escala de micro- hábitat (a lo largo de la forma de fondo).

Considerando que capítulos previos abordan el estudio de las características hidráulicas, estrechamente relacionadas con las características morfológicas, y la distribución de invertebrados bentónicos en dunas de grandes ríos se cuenta con elementos para estudiar esta misma relación pero en micro-formas de fondo de ríos pequeños de relativo bajo orden. Es decir, iniciar la interpretación de los efectos de escalas espaciales muy diferentes sobre la distribución de los organismos bentónicos considerando las características hidráulicas propias de ríos tan diversos.

5.2. Metodología

5.2.1. Tramo de estudio.

Este estudio se llevó a cabo sobre un tramo del río Spree Inferior, en el meandro Neubrück cerca de la ciudad homónima, a 70 km al este de Berlín (Alemania). El área de drenaje del río Spree es de aproximadamente 10000 km². El tramo de estudio es bien conocido y ya ha sido previamente estudiado por el Leibniz-Institute of Freshwater Ecology and Inland Fisheries, Berlín (Nikolaevich et al. 2004). El fondo arenoso de este tramo está

cubierto por pequeñas formas de fondo móviles de 10-15m de longitud y ~0.20-0.25m de altura. De acuerdo con estudios previos en el río Spree (Fischer et al. 2003), el análisis de la estructura del flujo turbulento demostró que podía representarse correctamente en forma bidimensional. El meandro seleccionado posee un ancho de 25-30m, una profundidad que varía entre 1.5-3.5m, una relación $b/h \sim 10$, una curva de 170° , un radio de curvatura de 150m, una relación curvatura-profundidad $r/h > 60$ y márgenes cubiertas de vegetación (Figura 1).

5.2.2. *Muestreo bentónico.*

Se tomaron cuatro muestras bentónicas (réplicas) en cada estación de muestreo. Las muestras bentónicas fueron tomadas con un muestreador Surber con abertura de malla de $200\mu\text{m}$, luego filtradas y fijadas en alcohol al 90% en el campo. En todos los casos las muestras fueron tomadas en la parte central del cauce del meandro. Con el objetivo de conocer la posición específica sobre el meandro, fue usada previamente una Estación Total para corroborar las correspondientes coordenadas.

Como en el caso del río Paraná, un punto clave en el procedimiento del muestreo fue lograr el correcto posicionamiento sobre cada estación de muestreo a los fines de asegurarse que las 4 muestras sean efectivamente tomadas en el sitio preciso donde fueron planificadas (cara aguas arriba, cresta y cara de aguas abajo de la forma de fondo, hoya y zona de transición). Para lograr esto, el muestreo bentónico fue realizado por buceo siguiendo una línea guía (cable de acero) previamente emplazada sobre el tramo, marcada cada 10cm y referenciada en concordancia con los datos obtenidos a partir de la Estación Total. Posteriormente, los invertebrados fueron separados del sedimento en laboratorio por medio de un microscopio estereoscopio 10x, identificados, y almacenados en alcohol.

5.2.3. *Mediciones morfológicas e hidráulicas.*

Todas las mediciones morfológicas e hidráulicas fueron obtenidas en estricta correspondencia espacial y temporal al muestreo bentónico. Para ello, fueron seleccionados 3 sectores diferentes sobre el meandro bajo estudio (una zona de rápidos -hoya y -zona de transición), y a su vez sobre la micro forma de fondo (ubicada en el rápido) se seleccionaron otras 3 zonas (cara de aguas arriba, cresta y cara de aguas abajo; Figura 2).

Dadas las características de este estudio la morfología de fondo del rápido sobre el tramo estudiado fue relevada con alta precisión (cada 5cm), usando un *acoustic Doppler velocimeter* (ADV) alineado con el cable guía previamente emplazado.

Se midieron tres verticales de velocidad a lo largo de la forma de fondo (sobre cara de aguas arriba, cresta y cara de aguas abajo) en un total de 15-20 puntos en cada vertical y con una escasa separación en los primeros centímetros desde el fondo (cada 5cm), usando el mismo ADV. Cada punto de velocidad fue registrado a un intervalo de 240s. Los resultados del total de estos datos fueron relacionados con la distribución y diversidad de los invertebrados. Errores propios de este tipo de mediciones (ruidos del equipo) fueron eliminados visualmente desde el mismo software. El modo de obtención de U_* a partir del uso del ADV, se detalla a continuación:

$$U_* = \text{intercepto de } z/h \text{ y } u'w'$$

donde $u'w'$ son las tensiones turbulentas en función de las componentes fluctuantes de la velocidad (velocidad instantánea menos la velocidad media); u' es la fluctuación turbulenta de la velocidad en la dirección de la corriente principal; y w' la fluctuación vertical de la turbulencia.

5.3. Resultados

Considerando todas las estaciones de muestreo juntas, los principales grupos registrados fueron Anhipoda, específicamente *Dikerogammarus haemobaphes* (Pontogammaridae) y *Chelicorophium curvispinum* (Corophiidae), Chironomidae (Chironomini) y, en menor proporción, Naididae (Oligochaeta) y Bivalvia. La densidad total varió entre 3103 (cara de aguas arriba de la forma de fondo) y 9102 ind. m⁻² (hoya; Tabla 1). La más alta densidad sobre la forma de fondo estudiada fue registrada sobre la cresta.

Los resultados de los registros detallados de la morfología de fondo son mostrados en la Figura 3. La forma de fondo seleccionada es simétrica con otras muy pequeñas formas superimpuestas. Sus dimensiones son 0.2 m de alto y 20.2 m de largo. Los resultados de las variables hidráulicas medidas a lo largo de esta forma de fondo son mostrados en la Figura 4

(perfiles de velocidad y de velocidad de corte). Los más bajos valores de estrés hidráulico ocurrieron sobre la cresta, sin embargo las diferencias no son marcadas ni concluyentes.

El análisis de la varianza (ANOVA) reveló diferencias estadísticas en la densidad total del bentos entre las estaciones ubicadas sobre la forma de fondo y la -transición -hoya (Figure 5A). La aplicación del el análisis post-hoc LSD de Fischer confirmo esta afirmación.

A pesar de no haberse registrado diferencias estadísticamente significativas entre las densidades medias de las muestras tomadas sobre la forma de fondo, la mayor densidad se registró sobre la cresta y la menor sobre la cara de aguas arriba (diferencias de medias alrededor del 33%). La Figura 5B muestra los resultados del análisis *box plot*, los cuales revelan esta misma tendencia y muestran, además, una mayor variabilidad bentónica sobre la cresta.

5.4. Discusión y Conclusiones

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

Las más altas densidades de invertebrados bentónicos fueron registradas sobre la hoya y zona de transición en el meandro Neubrück. Los diferentes sectores de la secuencia rápido –hoya –transición sobre la faja central del meandro se comportan como diferentes “biotopos hidráulicos” a escala de meso-hábitat (siguiendo la definición de Wadson, 1994).

Siguiendo el análisis a nivel de meso-hábitat, el rápido es un área sujeta a las más fuertes condiciones hidráulicas (altos valores de estrés hidráulico). Por el contrario, la hoya registra los menores valores de velocidad de corriente. Como consecuencia, las más bajas densidades de invertebrados ocurren sobre la zona del rápido y las más altas sobre la hoya. Esto anterior podría deberse al hecho de que el tramo estudiado no corresponde a un meandro típico, por el contrario éste se encuentra antropizado y posee un régimen hidrológico y sedimentológico regulado. De este modo, el pozo de meandro (hoya) ha tenido su origen cuando el meandro estaba desregulado y consecuentemente más activo, y por lo tanto fuertes corrientes secundarias han tenido lugar.

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

Si bien no fueron registradas importantes diferencias estadísticas entre las medias de las densidades bentónicas a escala de micro-hábitat, se puede mencionar una tendencia que marca un incremento de la densidad sobre la cresta de la micro-forma de fondo. Las condiciones globales de la corriente tampoco variaron marcadamente entre la cara de aguas arriba, cresta y cara de aguas abajo, aunque se registraron condiciones hidráulicas menos acentuadas sobre la cresta, coincidente con una mayor densidad bentónica como fue dicho. Por otro lado, las menores densidades se hallaron sobre la cara de aguas arriba y la cara de aguas abajo de la forma de fondo. Los invertebrados prefieren habitar la cresta de este tipo de formas de fondo debido, probablemente, a los beneficios de un ambiente con condiciones de corriente no muy acentuadas y, en consecuencia, relativamente estable.

No puede dejar de hacerse mención al hecho de que la estudiada no es una forma de fondo típica, en el sentido de que probablemente ha adoptado su forma simétrica (con un sector de deposición sobre la cresta) a partir de la regulación artificial de los procesos hidromorfológicos a los que está sujeto el meandro estudiado.

Este estudio demuestra que se puede encontrar una distribución bentónica estratificada en un meandro de un río de llanura de bajo orden. Se necesitan más investigaciones a múltiples escalas de estudio si se pretende profundizar el entendimiento de los patrones y procesos que vinculan la hidráulica y la morfología de formas de fondo con la ecología de los organismos bentónicos sobre meandros. En este sentido, es oportuno recordar que los resultados aquí expuestos corresponden a un tipo particular de río con un fuerte impacto antrópico, y que consecuentemente sus condiciones naturales del escurrimiento han sido alteradas.



Figura 1. Localización del meandro Neubrücke (río Spree).

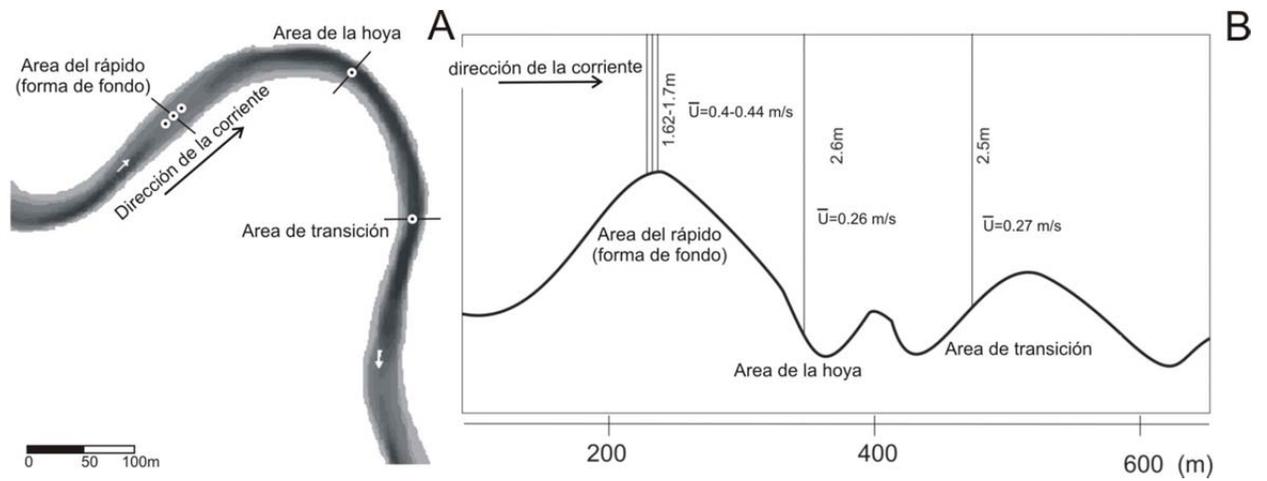


Figura 2. Curva de meandro estudiado con la localización de cada estación de muestreo (círculos blancos). A, meandro en planta. B, perfil batimétrico del meandro.

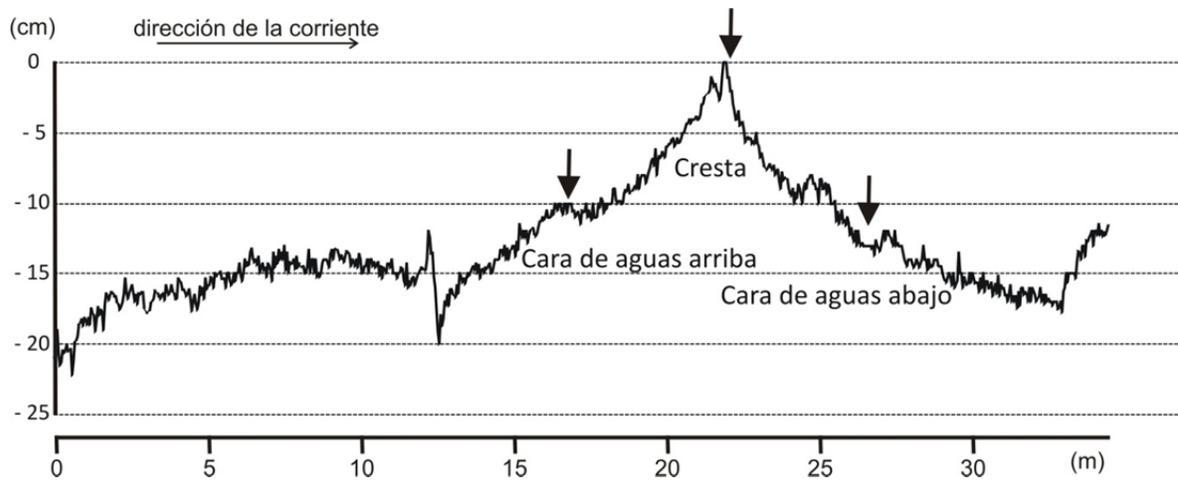


Figura 3. Micro forma de fondo estudiada. La escala vertical sobre la derecha permite apreciar su altura en cm. Las flechas muestran las estaciones de medición y muestreo.

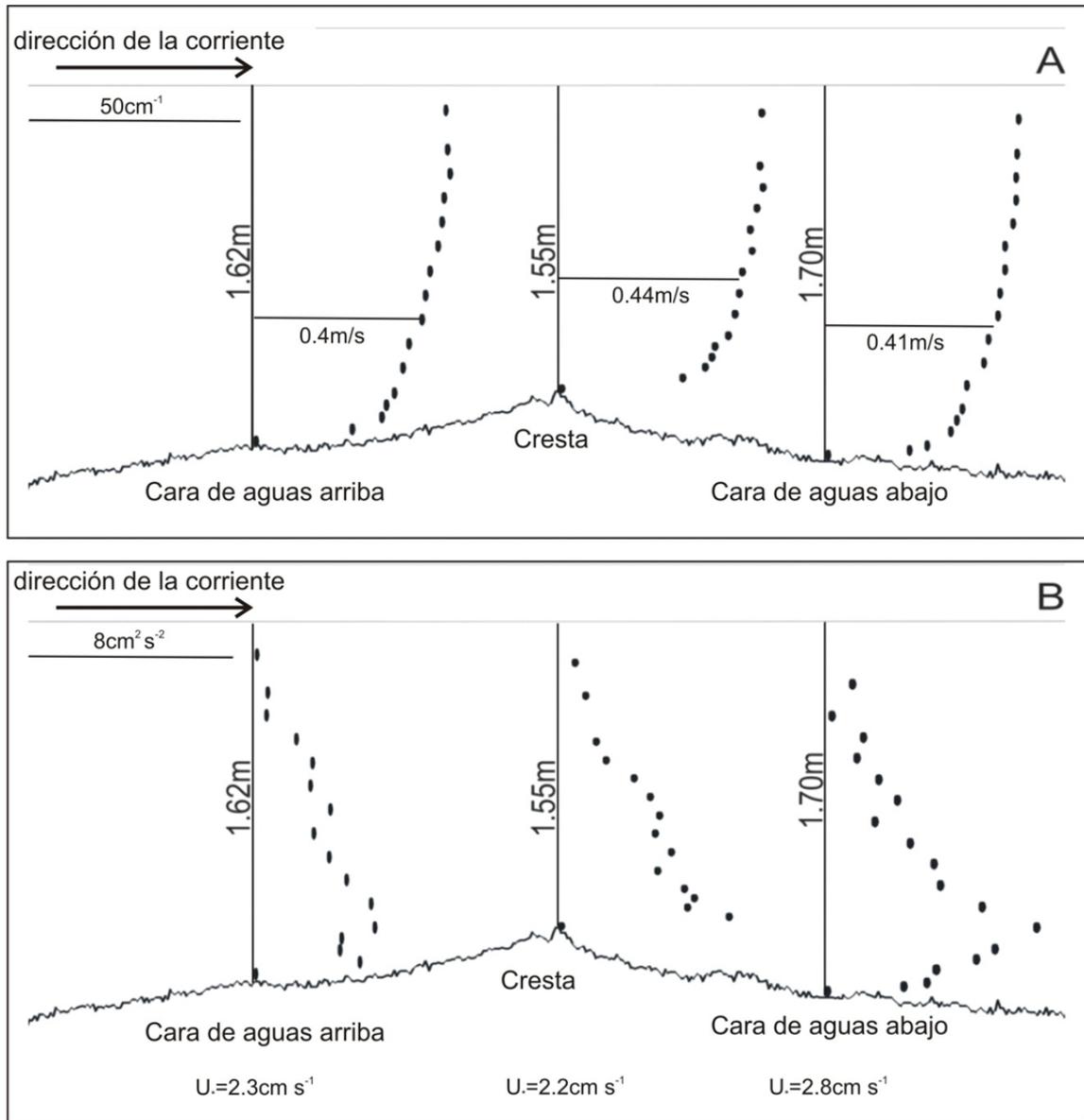


Figura 4. Condiciones hidráulicas registradas a lo largo de la forma de fondo. A, perfiles de velocidad. B, perfiles de tensiones turbulentas y sus valores en cada sector estudiado (a partir de éstos se obtuvieron los valores de velocidad de corte de fondo).

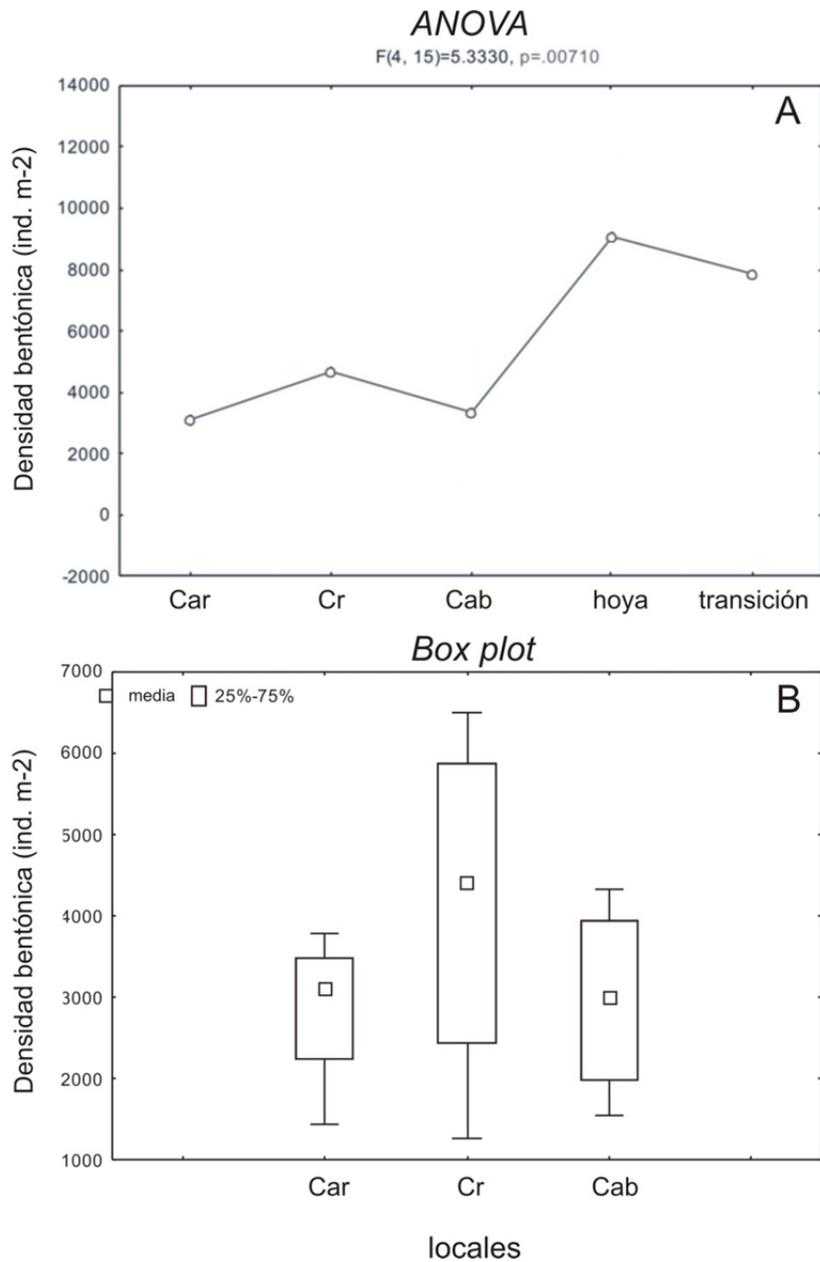


Figura 5. A, resultado del análisis de las variancias (ANOVA) entre las diferentes estaciones de la forma de fondo, hoya y zona de transición del meandro. B, *Box plot* mostrando las densidades medias en cada estación de muestreo sobre la forma de fondo (Car: cara aguas arriba, Cr: cresta, Cab: cara aguas abajo).

Tabla 1. Densidades de los principales grupos de invertebrados registrados en cada estación de muestreo.

	Densidad (ind m ⁻²)				total
	Anhipoda		Chironomidae	Oligochaeta	
	<i>C. curvispinum</i>	<i>D. haemobaphes</i>			
c. aguas arriba	1423	110	1330	207	3071
cresta	1582	124	2443	493	4643
c. aguas abajo	373	54	2536	400	3364
hoya	501	23	7797	781	9102
transición	1526	210	5664	478	7879

5.5. Apéndice

Las dos principales especies registradas (considerando su tamaño, importancia trófica y densidad) fueron del orden Anphipoda, específicamente *Dikerogammarus haemobaphes* (Pontogammaridae) y *Chelicorophium curvispinum* (Corophiidae; Figura A1).

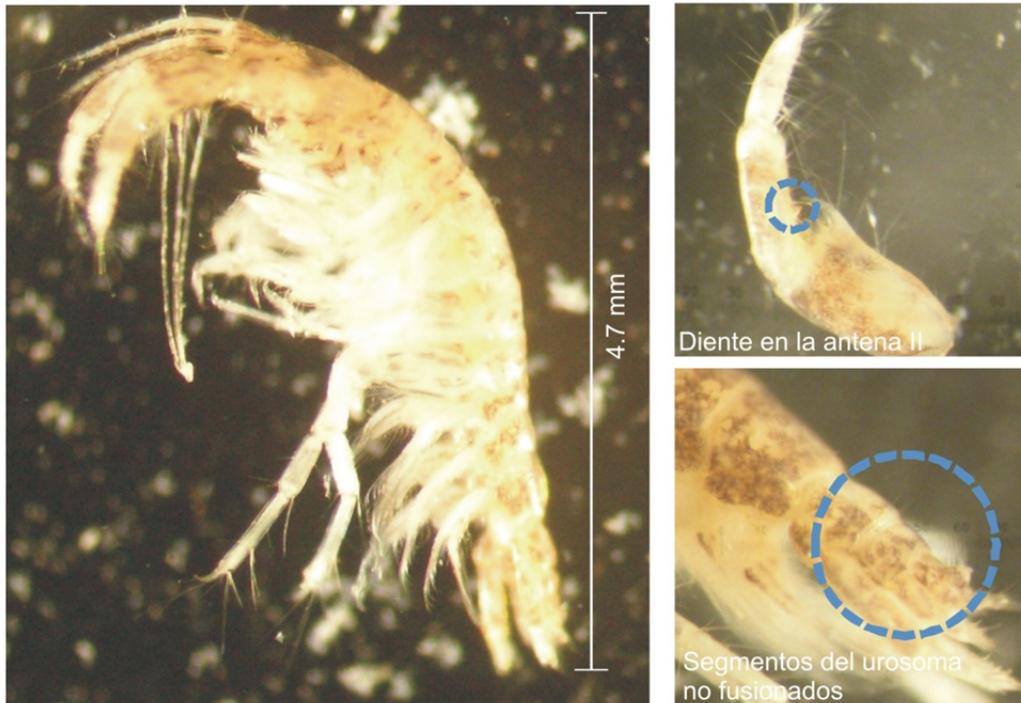
5.5.1. *Dikerogammarus haemobaphes*

Esta especie ha invadido vastas aéreas de Europa Central y del este. Originaria de cursos fluviales inferior y medios del Mar Negro, Caspio y de Mármara, posee una amplia tolerancia ecológica, es decir tolera un amplio rango de temperatura, salinidad, etc (Kititsyna, 1980). Schleuter et al. (1994) observaron esta especie ya en el Danubio medio, seguidamente la especie consigue entrar al río Rin y a Alemania (Schöll et al., 1995).

5.5.2. *Chelicorophium curvispinum*

Esta es una de las más antiguas especies de anfípodos invasoras. Esta especie es nativa de grandes ríos como el Volga, Dniéster y el Danubio. El primer registro fuera de su ambiente nativo fue realizado por Wundsch (1912) en el sistema del río Spree-Havel, cerca de la ciudad de Berlín, Alemania. Al parecer, la especie habría llegado a través de las conexiones fluviales con sus cuencas originales cercanas al Mar Negro y Caspio (Bij de Vaate et al., 2002). Su exitosa colonización está dada por ciertas características fisiológicas y ecológicas como poseer un rápido desarrollo, madurez temprana, habilidad para producir muchas generaciones por año y una alta fecundidad. Actualmente, esta especie es una de las más importantes consumidores primarios en la estructura trófica de los ambientes que ha colonizado y representa un importante recurso alimenticio para muchos peces nativos (Van Riel et al., 2006).

Chelicorophium curvispinum (Corophiidae)



Dikerogammarus haemobaphes (Pontommagaridae)

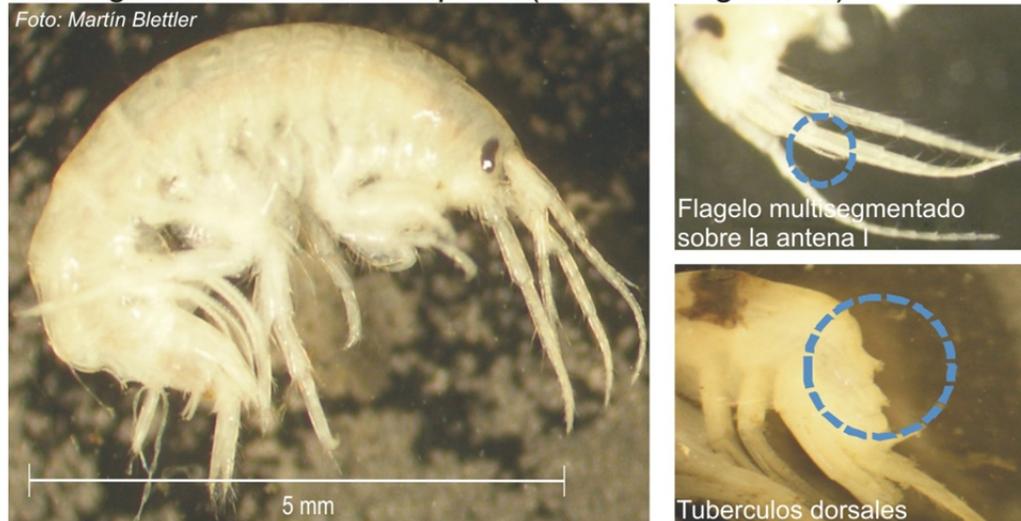


Figura 1A. *Dikerogammarus haemobaphes* (Pontogammaridae) y *Chelicorophium curvispinum* (Corophiidae). Las principales características taxonómicas de cada especie están señaladas con círculos azules.

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

6.1. Introducción

El río Paraguay es el mayor tributario del río Paraná. Posee un diseño en planta meandriforme, con una longitud de 2800 km, y una cuenca de drenaje de 1095000 km². El tramo final del río (Paraguay Inferior) tiene una longitud de 331 km, desde Punta Ita-Pirú (ubicada 47 km aguas abajo de la ciudad de Asunción, Paraguay) hasta su confluencia con el río Paraná (a 40 km aguas arriba de la ciudad de Corrientes, Argentina). El ancho medio es de 0,7 km (máximo 2,7 km; mínimo 0,26 km), con una profundidad máxima de alrededor de 20 m, una sinuosidad de 1,5 (Drago, 1990) y un caudal medio anual de 3812 m³ s⁻¹ (Giacosa et al., 2000). Los principales tributarios del Paraguay Inferior son los ríos Bermejo, Pilcomayo y Tebicuary, siendo el primero el de mayor importancia. El Bermejo se destaca por el aporte de un gran volumen de sedimentos suspendidos, los que ejercerían una fuerte influencia a nivel ecológico e hidrológico sobre el río Paraguay Inferior y sobre su granulometría de los sedimentos de fondo y en suspensión. Esa influencia se extiende en los tramos medio e inferior del río Paraná (Drago y Amsler, 1998; Drago et al., 2003).

Como en todo río meandriforme de naturaleza aluvial, en los meandros del Paraguay Inferior, en general se reconocen tres zonas típicas: una a la entrada y otra a la salida de la curva con secciones transversales relativamente regulares y una tercera, a la altura misma de

la curva, con forma fuertemente asimétrica y máximas profundidades sobre la margen cóncava (pozo de erosión de meandro), ligeramente aguas abajo del ápice. Los denominados pozos de erosión de meandros son zonas localizadas y relativamente profundas, producto de la erosión originada por la acción hidrodinámica del agua sobre el lecho. La variabilidad en la geometría de las curvas de meandro está dada por la longitud de onda de la curva, radio de curvatura, sinuosidad y amplitud. La trayectoria de la máxima profundidad (thalweg) ocurre cerca de la margen cortante (cóncava) del meandro. Las máximas profundidades se registran donde el radio local de la curvatura es máximo (margen cóncava) y donde el radio de la curvatura es mínimo (cerca del ápice de la curva). De hecho, la máxima profundidad (thalweg) en una sección transversal esta cerca de la margen pero no sobre ésta (Bridge, 2003). Además, la máxima profundidad comúnmente se registra levemente aguas abajo del apéndice, como ha podido ser explicado mediante modelos teóricos (Bridge, 2003). La interacción del escurrimiento de agua y sedimento con la morfología de los meandros aluviales ha sido objeto de numerosas investigaciones llevadas a cabo por medio de experimentos en laboratorio, simulaciones numéricas basadas en diversos enfoques teóricos. Estas investigaciones han resultado en modelos matemáticos morfológicos y evolutivos de cauces naturales (Ikeda et al., 1981; Parker et al., 1982; Parker y Johannesson, 1989; Johannesson y Parker, 1989; Frothingham y Rhoads, 2003; Sukhodolov y Rhoads, 2001; y Rhoads y Sukhodolov, 2001; entre otros). Esos modelos son de carácter 1D (Ikeda et al., 1981; Parker et al., 1982; Ikeda et al. 1990) y hasta 3D (Olsen 2003; Rütter y Olsen, 2005).

Sin embargo, pese a que los resultados de esos modelos reflejan razonablemente bien los procesos que ocurren en ríos naturales, su utilidad práctica es muy limitada. Tal vez su debilidad más importante radica en que la verificación de los modelos es escasa o muy rudimentaria, limitándose a comparar sus predicciones con observaciones en curvas individuales o tramos cortos de cursos naturales o, a lo sumo, experimentos de laboratorio. Incluso en algunos casos sus resultados son solo experimentos numéricos que representan, si bien correctamente, una realidad hipotética (Ramonell y Amsler, 2005).

Sin pretender agotar esta mención de antecedentes, merecen citarse las contribuciones efectuadas acerca de aspectos de la hidro- y morfo- dinámica de meandros de Naot y Rodi (1982), Leschziner y Rodi (1981), Demuren y Rodi (1986), Odgaard (1984, 1986, 1989), Barkdoll et al. (1999), Wu et al. (2000), Duc et al. (2004) y los referidos a estabilidad y

erosión de las márgenes debidas a Darby et al. (2000, 2002) y Darby y Delbono (2002). Por otra parte, un excelente resumen sobre los estudios efectuados sobre esta temática entre fines del siglo XIX y primera mitad del XX, puede encontrarse en Leliavsky (1964). Finalmente, Drago et al. (2003) han analizado la morfología de meandros en cauces secundarios de la llanura aluvial del Paraná Medio y Ramonell y Amsler (2005) trataron aspectos aplicados de la avulsión y rectificación de meandros en la misma zona.

Pese a las numerosas investigaciones efectuadas a lo largo de más de 100 años relativas a la hidrodinámica y morfología de ríos meandrosos, su vinculación con la biota (por ejemplo la fauna bentónica) de este tipo de corrientes naturales prácticamente no ha sido tratada. En el caso del río Paraguay, un gran río meandriforme, son escasas las investigaciones llevadas a cabo sobre los invertebrados bentónicos. Pueden ser mencionados estudios realizados en su tramo superior (Marchese et al., 2005), en algunos tributarios de la región del Pantanal (Takeda et al., 2000) y en el cauce principal y algunas lagunas del tramo Inferior (Ezcurra de Drago et al., 2004). Es de destacar que estos estudios son de índole ecológica y están desvinculados de los procesos hidráulicos y morfológicos que sobreactúan en este río.

Este capítulo se focaliza sobre la influencia de los procesos hidro y morfo- dinámicos sobre los patrones ecológicos de invertebrados bentónicos en meandros y en este sentido constituiría un aporte pionero sobre el tema, especialmente en grandes sistemas fluviales como el del Paraguay Inferior. Se demuestra que los diferentes patrones de la estructura de la corriente y de los sedimentos que operan en las curvas de meandro ejercerían una influencia directa sobre la distribución de los ensambles bentónicos que las habitan. Los “procesos” hidro -dinámicos referidos, están descriptos por la distribución transversal de tensiones de corte de fondo obtenidas a partir de perfiles verticales de velocidad detallados registrados en las estaciones de muestreo. Estas últimas se dispusieron en tres secciones transversales seleccionadas a lo largo de un meandro de geometría dada y estado de la corriente determinado.

6.2. Métodos

6.2.1. Sitio de muestreo

Los muestreos bentónicos y mediciones físicas fueron llevados a cabo sobre el meandro Payaguá ubicado en el cauce principal del río Paraguay Inferior aguas arriba de la desembocadura del río Bermejo (26° 45' 36"S – 58° 18' 36"W; Figura 1) en octubre de 2007 en aguas bajas.

En este meandro los muestreos se efectuaron en tres secciones transversales: i, aguas arriba (transecto Norte; N); ii, cerca del ápice del meandro (zona de máxima erosión; transecto Centro, C) y iii, aguas abajo del mismo (transecto Sur; S; Figura 2).

El perfil batimétrico de las tres secciones seleccionadas se presenta en la Figura 3. Siguiendo este perfil batimétrico sobre la faja central, el fondo activo del transecto Norte se caracterizó por la presencia de dunas de unos 32 m de largo y 0.8 m de alto. En cambio, sobre el transecto Sur, éstas fueron de unos 50 m de largo y 1.4 m de alto en términos medios. Sobre el transecto del Centro y en el pozo de erosión no se registraron dunas. Las muestras bentónicas fueron tomadas en cinco sitios (estaciones o verticales) en cada transecto (Figura 3; ver también Figura 2). Cada una de estas estaciones se denominó según la posición que ocupase en el transecto: Ribera Izquierda (RI), Intermedio Izquierda (II), Centro (C), Intermedio derecha (ID), y Ribera Derecha (RD), anteponiéndose las siglas N, C o S según el transecto al que se haga referencia.

6.2.2. Muestreos y mediciones

Se obtuvieron tres muestras (réplicas) por vertical muestreada a los fines de lograr una estimación fiable de los principales atributos de la comunidad bentónica (ver Capítulo 3). Las muestras fueron extraídas y almacenadas con equipos y procedimientos ya descritos. En laboratorio los invertebrados fueron tratados con métodos ya también previamente presentados (ver Capítulo 4). Todos los organismos bentónicos fueron identificados y contabilizados a los fines de estimar densidad (ind m^{-2}), diversidad de Shannon y Weanner (H), y riqueza de especies. Para ciertos taxa solo se hicieron las determinaciones a nivel de género y morfoespecies. La determinación taxonómica se realizó a nivel de especie utilizando las claves citadas en el Capítulo 4. En los mismos sitios se tomaron muestras

adicionales de sedimento de fondo para su análisis granulométrico (por tamizado en seco) y para establecer el contenido de materia orgánica (por ignición y posterior pesado en seco de las cenizas).

El posicionamiento de la embarcación en las estaciones de muestreo y mediciones de los perfiles de velocidades se realizaron según métodos descriptos y utilizando equipos ya presentados (ver Capítulo 3).

Fueron también registrados los siguientes parámetros físicos y químicos: conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$), pH, temperatura del agua ($^{\circ}\text{C}$), oxígeno disuelto (mg l^{-1}), transparencia (m), sólidos disueltos totales (ppm), materia orgánica en sedimentos (gC %), alcalinidad total ($\text{mg CO}_3 \text{ Ca l}^{-1}$), Bicarbonatos ($\text{mg CO}_3 \text{ Ca l}^{-1}$), Carbonatos ($\text{mg CO}_3 \text{ Ca l}^{-1}$), Cloruros (mg l^{-1}), dureza total ($\text{mg CO}_3 \text{ Ca l}^{-1}$), Calcio (mg l^{-1}), Magnesio (mg l^{-1}), Potasio (mg l^{-1}), Silicio (mg l^{-1}) y Sodio (mg l^{-1}) con el fin de caracterizar también químicamente el ambiente y determinar eventuales cambios de estas variables.

6.2.3. Selección y tratamiento de las variables hidráulicas.

La caracterización de las condiciones hidráulicas del fondo en cada punto de muestreo tal como se ha mencionado, se realizó utilizando la información de los perfiles de velocidad (pendiente de la regresión), profundidad (h), y diámetros medios del sedimento de fondo (d_{50}). Con estos parámetros se calcularon variables hidráulicas como la tensión de corte (τ_0), o su equivalente la velocidad de corte (U_*) y el número de movilidad (τ_*). En este caso se añadió el cálculo del número de movilidad estimado a partir de \bar{U} llamado aquí “número de movilidad-velocidad” (τ_{*U}) y del coeficiente de rugosidad de Manning (n). La metodología aplicada para la estimación de las variables hidráulicas mencionadas fue similar a la descrita en el Capítulo 4 (incluyendo el uso de la ecuación de Kostaschuk et al.; 2004, oportunamente descrita en dicho capítulo). En Tabla 1 se presentan las variables hidráulicas seleccionadas, su expresión, unidad, forma de estimación y breve descripción. Considerando que las variables τ_{*U} y n son utilizadas por primera vez en este capítulo cabe señalar que la primera de ellas es conceptualmente similar a τ_* (Yalin, 1977). Se la incorpora aquí debido a la facilidad de su estimación basada en un dato de medición sencilla como la velocidad