

T.146

49806



Importancia del fenómeno de deriva en la distribución longitudinal de las comunidades bentónicas

NO SE PRESTA



TESIS DOCTORAL
CRISTINA MABEL GUALDONI

DIRECTOR: Dra. María del Carmen Corigliano

FACULTAD DE CIENCIAS EXACTAS FÍSICO-QUÍMICAS Y NATURALES
UNIVERSIDAD NACIONAL DE RÍO CUARTO

Río Cuarto, Córdoba, Diciembre 1998

7. 146

49806

NO SE PRESTA

Jurado:

Dr. Hugo R. Fernandez

Biol. Ismael E. di Tada

Dr. José A. Cocilovo

06802

T 146

A mis padres por su constante presencia.

*A todos los que amo, por el tiempo que
deje de compartir con ellos.*

AGRADECIMIENTOS

A mi Directora, la Dra. María del Carmen Corigliano, mi profundo agradecimiento porque con su constante guía y estímulo me abrió las puertas de la Limnología. Mi reconocimiento también por sus valiosas sugerencias y sus críticas oportunas durante el desarrollo de esta tesis y por su permanente apoyo en mi formación científica.

A los taxónomos especialistas en los diferentes grupos de invertebrados bentónicos: Dra. Elisa Agrisano, Cátedra de Entomología U.B.A. (Tricópteros); Dr. Axel O. Bachmann, Dra. Adriana Oliva y Dr. Edgardo R. Tremouilles, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Coleópteros); Dr. Eduardo Dominguez, Facultad de Ciencias Naturales, U.N.T. (Efemerópteros) y Msc. Mercedes Marchese, I.N.A.L.I. (Oligoquetos). A todos ellos mi agradecimiento por su colaboración en las determinaciones taxonómicas, por brindarme los elementos que me ayudaron a identificar muchos invertebrados y por permitirme el libre acceso a las colecciones y a su bibliografía personal.

A la Escuela de Posgraduación y a la Secretaría de Ciencia y Técnica de la UNRC por el apoyo económico. A las autoridades de la Facultad de Ciencias Exactas, Físico-Químicas y Naturales y de la UNRC por su buena voluntad y disposición.

A Ana y Graciela, mi cariño y agradecimiento por haberme apoyado, alentado, escuchado y acompañado en distintas instancias del desarrollo de esta tesis.

A todas las personas que, de distintos modos me ayudaron en el desarrollo de esta tesis.

ÍNDICE GENERAL

ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS.....	7
1. RESUMEN.....	11
2. SUMMARY.....	12
3. INTRODUCCIÓN.....	13
4. OBJETIVOS.	
4.1. Objetivo general.....	21
4.2. Objetivos específicos.....	21
5. ÁREA DE ESTUDIO:	
5.1 La cuenca hídrica.....	22
5.2. Clima.....	22
5.3. Geomorfología.....	24
5.4. Historia geológica del río Chocancharava.....	28
5.5. Calidad biológica.....	29
6. MATERIALES Y MÉTODOS:	
6.1. Metodología de muestreos y recuentos.....	31
6.2. Análisis de datos.....	34
6.3. Clasificación y ordenación de las comunidades de invertebrados.....	36
6.4. Predisposición a la deriva.....	37
7. RESULTADOS	
7.1, Variables abióticas.....	39
7.1.1. Características hidrológicas.....	39
7.1.2. Características fisico-químicas de las aguas.....	39

Handwritten notes and scribbles in the center of the page, including a large, faint 'A' and some illegible markings.



7.2. Macroinvertebrados bentónicos.....	43
7.2.1. Fauna bentónica regional.....	43
7.2.2. Estructura de las comunidades bentónicas.....	57
7.2.2.1. Densidad bentónica.....	57
7.2.2.2. Riqueza y diversidad.....	61
7.2.3. Clasificación y ordenación de las comunidades bentónicas.....	61
7.3. Macroinvertebrados derivantes.....	75
7.3.1. Estructura de la fracción derivante.....	75
7.3.1.1. Densidad de deriva.....	75
7.3.1.2. Riqueza y diversidad.....	84
7.3.2. Clasificación y ordenación de la fracción derivante.....	84
7.3.3. Fluctuaciones espacio-temporales de los principales taxa derivantes.....	94
7.3.4. Predisposición a la deriva.....	100
7.4. La deriva como oferta alimenticia.....	106
7.4.1. Biomasa bentónica y derivante.....	106
7.4.2. Peces invertívoros de la cuenca.....	110
8. DISCUSIÓN	
8.1. Caracterización de la comunidad bentónica.....	113
8.2. Caracterización de la comunidad bentónica.....	117
8.3. Relación bentos - deriva.....	121
8.4. El bentos como oferta alimenticia.....	127
8.5. La deriva como oferta alimenticia.....	128
9. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	133
10. BIBLIOGRAFÍA	136



ÍNDICE DE TABLAS Y FIGURAS

Tabla 1.	Ubicación de los sitios de muestreo, en la subcuenca del río Chocancharava (Cuarto), (Córdoba, Argentina).	Pag. 32
Tabla 2.	Variables hidrológicas promedio registradas en los sitios de muestreo de la cuenca del río Chocancharava (Cuarto), (Córdoba, Argentina).	40
Tabla 3.	Variables fisico-químicas promedio registradas en los sitios de muestreo de la cuenca del río Chocancharava (Cuarto), durante los períodos de aguas altas y aguas bajas.	41
Tabla 4.	Lista sistemática de los taxa de invertebrados bentónicos colectados en la cuenca Chocancharava durante 1993 y 1994.	44
Tabla 5.	Presencia-Ausencia de taxa en los sitios de muestreo.	53
Tabla 6.	Valores medios de las densidades bentónicas, para cada período hidrológico, en las estaciones de muestreo de la cuenca Chocancharava.	56
Tabla 7.	Densidades medias de los taxa en la fracción bentónica y derivante de las estaciones 1, 2 y 3.	59
Tabla 8.	Autovalores y porcentaje de varianza acumulado para los 4 ejes de la ordenación de las muestras de bentos y de deriva, mediante la aplicación de DCA y PCA.	69
Tabla 9.	Coefficientes de correlación de Pearson entre los parámetros ambientales y los ejes del Análisis de la Componente Principal aplicado a los valores de bentos.	73
Tabla 10.	Valores medios de las densidades de deriva, en cada período hidrológico, en las estaciones de muestreo de la cuenca Chocancharava.	78
Tabla 11.	Clasificación de los invertebrados según las categorías bentónicas propuestas por Hutchinson (1993).	81
Tabla 12.	Coefficientes de correlación de Pearson entre los parámetros ambientales y los ejes del Análisis de la Componente Principal aplicado a los valores de deriva.	91
Tabla 13.	Valores medios de predisposición a la deriva de los organismos derivantes en la cuenca del río Chocancharava.	102
Tabla 14.	Números no dimensionales en las 10 estaciones de muestreo y en los dos períodos hidrológicos.	104

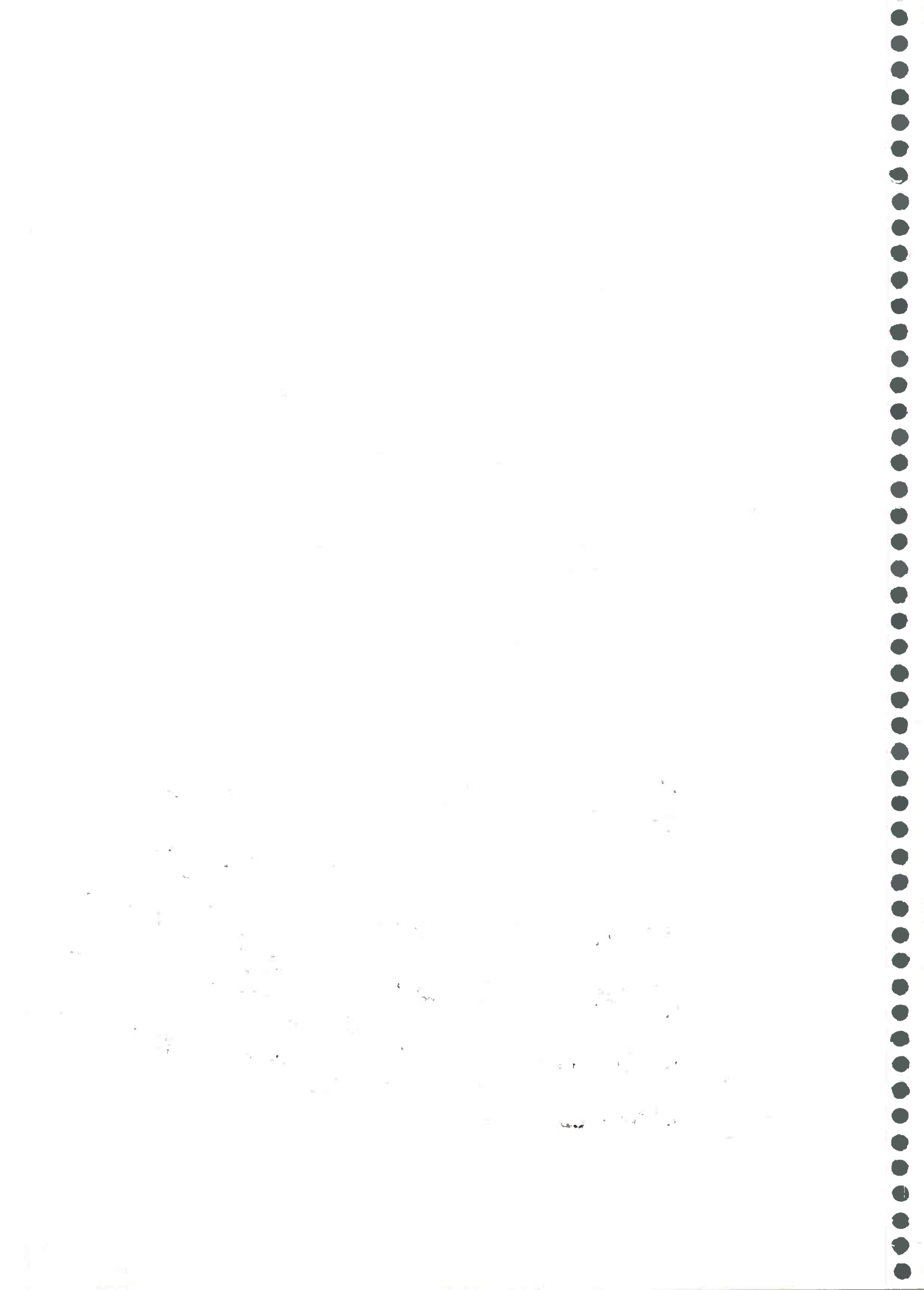


Tabla 15.	Biomasa del bentos y la deriva expresada como peso fresco y peso seco.	110
Tabla 16.	Peces autóctonos e introducidos de la cuenca del río Chocancharava, en cuyo régimen alimentario se incluye a los invertebrados acuáticos.	112
Fig. 1.	Ubicación de los sitios de muestreos en la cuenca Chocancharava (Cuarto), (Córdoba, Argentina).	22
Fig. 2.	Variación de las precipitaciones decádicas en Río Cuarto durante el período 1993 -1994.	25
Fig. 3.	Evolución de las temperaturas medias decádicas en Río Cuarto durante el período 1993 - 1994.	26
Fig. 4.	Calidad biológica de la cuenca del río Chocancharava (Cuarto).	30
Fig. 5.	Hidrograma del río Chocancharava (Cuarto), (Córdoba, Argentina) en la estación de aforos Tincunaco.	42
Fig. 6.	Valores mensuales de permanganato, demanda química de oxígeno y potencial redox en Piedra Blanca, Tres Acequias, Río Cuarto y La Carlota.	43
Fig. 7.	Distribución altitudinal de los grandes grupos de invertebrados del bentos en la cuenca Chocancharava.	52
Fig. 8.	Variación de las densidades bentónicas medias de los grandes taxa en los sitios y períodos estudiados.	58
Fig. 9.	Densidad media de bentos y deriva en los sitios de muestreo de la cuenca Chocancharava.	60
Fig. 10.	Variación de los valores medios de riqueza, diversidad y equidad en el bentos y la deriva, durante los dos períodos muestreados.	62
Fig. 11.	Dendrograma de similitud cualitativa entre los sitios de muestreo de la cuenca Chocancharava, en base a las muestras de bentos.	63
Fig. 12.	Clasificación de las estaciones de muestreo resultantes de la aplicación de TWINSPAN a las muestras de bentos.	65
Fig. 13.	Abundancia relativa de los principales taxa bentónicos en los grupos de sitios determinados por TWINSPAN.	66
Fig. 14.	Clasificación de los taxa bentónicos resultantes de la aplicación de TWINSPAN.	68

Fig. 15.	Ordenación de las estaciones de muestreo, según los organismos bentónicos, en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de la Componente Principal.	71
Fig. 16.	Ordenación de los taxa, según los organismos bentónicos, en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de la Componente Principal.	72
Fig. 17.	Ordenación de las variables, según los organismos bentónicos, en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de la Componente Principal.	74
Fig. 18.	Distribución altitudinal de los grandes grupos de invertebrados de la deriva.	77
Fig. 19.	Variación de las densidades de deriva medias de los grandes taxa, en los sitios y períodos estudiados.	79
Fig. 20.	Distribución de las categorías bentónicas en el bentos de las tres estaciones de muestreo durante los períodos de aguas bajas y aguas altas.	82
Fig. 21.	Distribución de las categorías bentónicas en la deriva de las tres estaciones de muestreo durante los períodos de aguas bajas y aguas altas.	83
Fig. 22.	Dendrograma de similitud cualitativa entre los sitios de muestreo de la cuenca Chocancharava, en base a las muestras de deriva.	85
Fig. 23.	Clasificación de las estaciones de muestreo resultantes de la aplicación de TWINSPAN a las muestras de deriva.	87
Fig. 24.	Abundancia relativa de los principales taxa derivantes en los grupos de sitios determinados por TWINSPAN.	88
Fig. 25.	Clasificación de los taxa derivantes resultantes de la aplicación de TWINSPAN.	89
Fig. 26.	Ordenación de las estaciones de muestreo, según los organismos derivantes, en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de la Componente Principal.	92
Fig. 27.	Ordenación de las variables ambientales, de acuerdo a los organismos derivantes, en el espacio definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componente Principal.	93
Fig. 28.	Ordenación de los taxa, según los organismos derivantes, en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componente Principal.	95

- Fig. 29. Variación de las densidades del bentos y la deriva durante los períodos de aguas altas y aguas bajas en el perfil longitudinal de la cuenca Chocancharava. 97
- Fig. 30. Distribución de las clases de tamaño de *Baetis sp.*₁, *Leptohyphes sp.*₁ y *Paracloeodes sp.*₁, consideradas conjuntamente, en cada sitio y período muestreado. 107
- Fig. 31. Variación de los valores promedio de densidad y biomasa en el bentos y la deriva, en las estaciones 1, 2 y 4 de la cuenca Chocancharava. 109



RESUMEN

El objetivo del presente estudio es caracterizar los patrones de distribución espacio-temporales de las comunidades bentónicas y sus fracciones derivantes en el gradiente longitudinal del río Chocancharava.

Los muestreos se realizaron en condiciones de alto y bajo caudal, durante dos años, en 10 sitios distribuidos en 150 km, entre los 618 y los 165 msnm.

Se colectaron 94 taxa bentónicos y 75 de deriva. Los análisis multivariados de clasificación y ordenación indicaron que la distribución longitudinal de las comunidades bentónicas y derivantes estuvo controlada principalmente por factores físicos que dependen del gradiente altitudinal (altitud, pendiente, sustrato, longitud, número de orden, caudal, superficie de la cuenca, sólidos sedimentables), y químicos (conductividad, valores de permanganato, sólidos disueltos). Tanto el bentos como la deriva se distribuyeron en el gradiente formando agrupaciones faunísticas características de condiciones de hiporitrón, de la zona de transición ritrón-potamón y de epipotamón. Se observó un cambio gradual en la estructura y la composición de las comunidades, y sustituciones de especies, con mayor discontinuidad en zonas de estrés ambiental, como contaminación, cambios hidráulicos y geomorfológicos. Se determinaron especies eurizontales y estenozonales; en la mayoría de los sitios los dominantes fueron especies de Ephemeroptera. La composición y la estructura del bentos y la deriva no variaron en las diferentes condiciones de caudal, excepto en el tramo contaminado donde, durante aguas bajas, se alteraron las relaciones de abundancia y composición respecto al continuo del gradiente longitudinal. Los atributos de la comunidad bentónica y de la deriva fueron semejantes y, en la mayoría de los sitios la especie dominante fue la misma. Los registros medios de densidad y biomasa derivante fueron mayores que los estimados para los ríos del hemisferio norte. Las densidades de bentos y deriva permitieron estimar la predisposición a derivar y la capacidad de colonización de los taxa más abundantes. A partir de las estimaciones de biomasa se determinó que la deriva permite mantener poblaciones de peces alimentadores de deriva en el tramo serrano.

Las semejanzas entre las fracciones bentónicas y derivantes permiten suponer que en la cuenca del Chocancharava la deriva es una expresión de la estructura bentónica. Sin embargo, los atributos funcionales de cada especie también influyen en la entrada y en el transporte río abajo.

SUMMARY

The aim of this study was characterize the spatio-temporal distribution patterns of benthic and drift communities at the longitudinal gradient of the Chocancharava river. Benthos and drift samples were collected for two years, in high and low water level conditions, from 10 sites located along 150 km, between 618 and 165 m a.s.l.

A total of 94 benthic and 75 drifting taxa were collected. Classification and ordenation multivariate analysis of benthic and drifting macroinvertebrates assemblages showed that these communities are mainly controlled by physical factors which depends on altitudinal gradient (altitude, slope, substratum, order number, discharge, distance from source, drainage area, suspended sediments), and water chemistry (conductivity, permanganate values, dissolved solids). Benthic and drift communities were distributed in the longitudinal gradient, and faunistic cluster characteristic to hiporhithron, rhithron-potamon and epipotamon conditions was determined. A gradual downstream change in structure and composition communities was observed. There was a species substitution along elevation gradient, with a major discontinuity under conditions of environmental stress, as pollution, hydraulics shifts and geomorphological shifts. Euryzonal and stenozonal species was determinated, and Ephemeroptera species were dominant in the most sites. Benthos and drift composition and structure were similar at different discharge conditions, except in the poluted stretch, where the abundance and composition relation were altered in low discharge condition. Benthos and drift community attributes were similar, and the dominant taxon was the same, Drift mean densities and drift mean biomass was greater than values obtained from northern hemisphere rivers. Propensity to drift and colonization capacity of dominant taxa were determined from benthos and drift densities. Population of drift-feeding fish can be supported by the drifting biomass at mountain stretch.

The similarity between benthos and drift attributes permit us to suggest that, in Chocancharava basin, the drift is an expression of the benthic communities structure. However, the funtional attributes of each species such as morphology, behaviour and microhabitat affiliation, also influence the drift entry and transport downstream.

3. INTRODUCCIÓN

Desde las nacientes a la desembocadura, los ríos constituyen una serie de integraciones longitudinales de hábitats caracterizados por condiciones ecológicas que sólo pueden compararse considerando tramos o secciones de río (Pennak, 1971). Los parámetros físicos y químicos de las aguas varían en el perfil longitudinal y ejercen su influencia sobre la composición y abundancia del zoobentos. Los patrones de distribución de las poblaciones están en relación con las condiciones requeridas para su alimentación, crecimiento y reproducción. El estudio de la distribución zonal de las especies ha permitido la clasificación de los cursos de agua, (Illies & Botosaneanu, 1963; Pennak, 1971; Cummins 1973; Cummins *et al.* 1984; Botosaneanu, 1988) y la formulación de modelos, como el del "Concepto del Continuum en Ríos" (*River Continuum Concept*) de Vannote *et al.* (1980), que consideran el ecosistema lótico como sucesiones de ambientes que siguen la dirección de la corriente. Los ríos son sistemas abiertos, que interaccionan con los ambientes terrestres y con los acuíferos (Ward, 1989), con unidireccionalidad del flujo y exceso de producción en los tramos superiores. El aporte de sustancias y la presión colonizadora de organismos procedentes de aguas arriba influye sobre las poblaciones de tramos sucesivos. Los pobladores de cada sección sólo pueden mantener su carácter propio compitiendo con éxito entre sí, gracias a un ajuste preciso a las condiciones locales.

El clima, la pendiente, la estructura física del terreno y los procesos geomorfológicos de un ecosistema fluvial intervienen en la configuración de cada uno de los ambientes que lo conforman. Sin embargo, la heterogeneidad del medio ambiente depende de la escala espacial a la cual se pretenden caracterizar los hábitats acuáticos (Allan, 1995). En los ecosistemas lóticos los niveles de heterogeneidad espacial y temporal pueden ser asociados a los niveles de la organización ecológica. Así como la ecología puede abordarse desde diferentes niveles, en una escala que va desde el individuo a la comunidad y el ecosistema, el análisis de un sistema fluvial puede realizarse, en una escala espacial, desde el microhábitat o el tramo hasta la cuenca o región, y temporal desde los cambios circadianos o estacionales a los

plurianuales o geológicos (Poff & Ward, 1990). La jerarquía espacial comprende: cuenca, segmento o región fluvial, tramo y microhábitat.

La cuenca refleja la historia climática y geológica del área drenada. Las redes hidrográficas, responden a las exigencias de máxima eficiencia y estabilidad de drenaje en función de la localización geográfica, pendiente, precipitaciones medias anuales, uso de la tierra, presencia de cuerpos lénticos y otras variables fisiográficas. Los cambios ambientales a lo largo del perfil longitudinal de un cauce fluvial son graduales, no obstante, se pueden diferenciar regiones o segmentos limitados por discontinuidades tales como la convergencia de afluentes, variaciones en la pendiente o en la estructura física del terreno. Illies & Botosaneanu (1963) diferenciaron tres regiones fluviales básicas: crenon, ritron y potamon. La velocidad de corriente, la topología del lecho, las características de la llanura aluvial, y la geometría del cauce son variables que determinan el tipo y la distribución de unidades geomorfológicas o tramos en el recorrido de un río. En la región de ritron se pueden considerar tres unidades: pozones, rabiones y correderas. En el potamon el río discurre por llanuras de inundación generalmente amplias, donde los procesos de erosión y sedimentación originan cauces que raramente son rectilíneos; el curso de agua puede anastomosarse o divagar lateralmente formando meandros. Un análisis más detallado de un tramo fluvial o de una sección transversal del cauce pone en evidencia un mosaico de microhábitats, pequeñas áreas relativamente homogéneas, regidas por las mismas variables que los tramos, pero cuyas discontinuidades, a menor escala, determinan heterogeneidades espaciales que representan el lugar donde viven los organismos (Poff & Ward, 1990).

Los atributos de las comunidades: diversidad de especies, abundancia relativa, dominancia, estructura trófica, elasticidad, etapas sucesionales, resultan de la interacción de fuerzas modeladoras como tiempo ecológico, tiempo evolutivo, estabilidad del entorno, productividad, perturbación, competencia, depredación y heterogeneidad espacial, que han actuado a lo largo del tiempo para producir las agrupaciones de especies actuales. El factor de heterogeneidad espacial es uno de los más importantes en los ecosistemas lóticos. Cuanto más heterogéneo y complejo sea el entorno físico, más complejas serán las comunidades y mayor la diversidad de las

especies (Townsend & Hildrew, 1994). Los factores ambientales presentan gradientes en el perfil longitudinal de un río, y en relación a ellos se distribuyen las poblaciones, aunque raramente la correspondencia es simple. El área de distribución de una especie puede estar limitada por patrones etológicos de selección del hábitat. Los mecanismos de elección son el resultado de fuerzas evolutivas que se manifiestan ante la variación de factores físico-químicos, la presencia de depredadores, y la disponibilidad de refugio y recurso alimentario (Hynes, 1970; Poff & Ward 1990; Ormerod, 1988; Allan, 1975, 1995). La velocidad de corriente, la naturaleza litológica del suelo y la temperatura son los principales determinantes de los hábitat de tolerancia, y por lo tanto de la distribución geográfica, o macrodistribución, de los organismos. El tamaño de las partícula del sustrato, la naturaleza del detrito orgánico, el oxígeno, las estratificaciones locales de la velocidad de corriente y la disponibilidad de alimento son responsables de la selección del hábitat preferencial o sea de la microdistribución (Tolkamp, 1982).

Aunque el zoobentos posee adaptaciones morfológicas y etológicas para resistir a la corriente que tiende a desplazarlo, algunos organismos se desprenden y derivan río abajo. La deriva es la fracción de la comunidad bentónica de los tramos superiores que provisoriamente abandonan el sustrato y es arrastrada por acción de la corriente. Este fenómeno es una característica normal de los ecosistemas lóticos y un aspecto importante en el estudio de la estructura de las comunidades bentónicas. La deriva se relaciona con la producción secundaria de los cuerpos de agua y, al aportar organismos provenientes de río arriba, representa un recurso trófico para los peces insectívoros; es un medio de dispersión para las poblaciones lóticas y facilita la recolonización de tramos empobrecidos por efecto de crecientes, sequías o contaminantes (Müller, 1974; Williams & Hynes, 1976; Sagar, 1983; Allan, 1995). Debido a la importancia que asume este fenómeno en los ecosistemas fluviales, el análisis de la fauna bentónica debe abordarse desde dos aspectos, el de las poblaciones que viven sobre el fondo y el de los individuos que son transportados por la corriente.

El desprendimiento y arrastre de los organismos se ha atribuido a diversos motivos. Según su origen, Waters (1965, 1972) definió tres clases de deriva: catastrófica, comportamental, también denominada intencional o

activa, y constante, accidental o pasiva. La deriva catastrófica resulta de severas perturbaciones en el bentos originadas por contaminación o por bruscas fluctuaciones de caudal, temperatura o velocidad de corriente. La deriva comportamental está sujeta a modelos temporales de comportamiento, caracterizados por una periodicidad diaria, y generalmente limitados a las horas de oscuridad, cuando la detección por parte de los depredadores se reduce (Walton, 1980; Wooster & Sih, 1995; Flecker, 1992; Allan, 1995). La deriva constante es la cuota de organismos que, independientemente de la periodicidad, ingresa en la columna de agua, ya sea por desprendimientos accidentales o por cambios en los eventos del ciclo de vida (Waters, 1965, 1972). Mientras la deriva comportamental tiene características puramente etológicas, en la deriva constante intervienen tanto factores comportamentales como morfológicos (Rader, 1997).

La deriva es un complejo fenómeno que resulta de numerosas causas, bióticas y abióticas, independientes y relacionadas, que son difíciles de discriminar. Ha sido asociada con fluctuaciones de caudal, tipo de substrato, presencia de depredadores vertebrados e invertebrados, períodos de rápido crecimiento poblacional, edad de las formas inmaduras, periodicidad de forrajeo, exceso de producción, temperatura del agua y contaminación (Minshall & Winger, 1968; Pearson & Franklin, 1968; Walton, 1978, 1980; Corkum & Clifford, 1980; Willey & Kohler, 1984; Poff *et al.*, 1991; Wooster & Sih, 1995). Uno de los principales determinantes es el fotoperíodo. Actúa como factor exógeno, controlando el incremento de derivantes, que se manifiesta con patrones temporales recurrentes, diarios y estacionales, dependientes de cada especie y de las condiciones lóxicas zonales (Waters, 1968, 1981; Obi & Conner, 1986; Ghetti *et al.*, 1991).

Dos hipótesis intentan explicar la relación cuantitativa entre bentos y deriva:

1. La deriva de invertebrados es denso-dependiente y representa el excedente de la capacidad de carga de los tramos locales y

superiores (Waters, 1961, 1965, 1966; Dimond, 1967; Pearson & Franklin, 1968).

2. La deriva de invertebrados es denso-independiente y está relacionada con la tasa de crecimiento y la historia de vida de las especies, por lo cual las densidades aumentan antes de la pupación y de la emergencia y en otros estadios de rápido crecimiento (Hughes, 1966; Elliott, 1967, 1968, 1971a; Lehmkuhl & Anderson, 1972; Reisen & Prins, 1972; Ghetti *et al.*, 1991).

Estas dos hipótesis determinan el siguiente corolario que servirá de hipótesis de trabajo: Si la deriva es un fenómeno denso-dependiente en los ríos de mediano orden, la estructura de las comunidades bentónicas y derivantes serán semejantes y resultaran de la interacción de los mismos factores bióticos y abióticos.

Otras hipótesis complementarias sugieren que la deriva puede ser el efecto de infecciones patógenas o parasíticas que imposibilitan al individuo a mantener su posición en el sustrato (Cummins & Wilzbach, 1988), o que la presencia de depredadores origina la deriva comportamental de la presa (Walton, 1980; Wooster & Sih, 1995; Allan, 1884).

Numerosos estudios han demostrado las características etológicas del fenómeno (Minshall & Winger, 1968; Müller, 1974; Wiley & Kohler, 1984). Uno de los comportamientos más interesantes es la evasión a depredadores que se alimentan de deriva seleccionando visualmente a la presa. Allan (1978) observó que los insectos acuáticos de mayor talla dominaban la deriva nocturna y eran escasos durante el día. En base a esta observación propuso que los individuos más grandes estaban más expuestos al riesgo de depredación de peces que, como las truchas, se orientan visualmente durante

el día. Los organismos de mayor tamaño derivan durante las horas de oscuridad, mientras los de menor talla, que corren menor riesgo presentan deriva diurna o aperiódica. Estudios posteriores realizados por Flecker (1992) en arroyos andinos con y sin poblaciones nativas de peces alimentadores de deriva y con truchas introducidas en los últimos 60 años, permitieron interpretar la hipótesis del riesgo de predación como una respuesta evolutiva para minimizar la exposición a los depredadores visuales diurnos.

La mayoría de las teorías acerca de la deriva de invertebrados provienen de estudios realizados en pequeños arroyos de no más de cuarto orden del hemisferio norte (Waters, 1972; Brittain & Eikeland, 1988; Allan, 1995). En los grandes ríos el fenómeno ha sido poco estudiado (Obi & Conner, 1986; Cellot, 1982; 1989). Sólo recientemente se ha tratado de transferir las teorías originadas en pequeños sistemas lóticos a cursos de agua mayores y las diferencias halladas entre las fracciones bentónicas y derivantes han conducido la hipótesis de que en estos sistemas la deriva sería una comunidad diferente a la bentónica local (Koetsier & Bryan, 1995, 1996).

En las últimas cuatro décadas ha surgido información sobre deriva referida principalmente a estudios comparativos, experimentales y descriptivos puntuales, realizados en canales artificiales o pequeños arroyos montañosos del hemisferio norte. Los registros son escasos para ríos de mediano orden, particularmente de la región neotrópica. Asimismo, son pocas las investigaciones orientadas a determinar simultáneamente la composición cuali-cuantitativa y las variaciones espacio-temporales del total de organismos bentónicos y derivantes. Sólo en algunos ríos neárticos y paleárticos se analizó la composición de la fauna en transporte y se caracterizaron sus patrones de distribución espacio-temporal (Cellot, 1989; Obi & Conner, 1986). En nuestro país, únicamente se han realizado estudios

en la provincia de Córdoba. Investigaciones desarrolladas en el tramo anastomosado del río Chocancharava demostraron que los grupos dominantes en deriva fueron efemerópteros (*Paracloeodes? sp*), quironómidos y oligoquetos (Gualdoni *et al.*, 1991; Corigliano *et al.*, 1987). Otros trabajos aportan información sobre la composición faunística de ambientes lóticos de la región (Corigliano, 1989; Corigliano & Malpassi, 1992; Corigliano *et al.*, 1994, 1996).

Si la organización y función de las comunidades bentónicas cambian con la progresión río abajo, el abordaje de los estudios de deriva debe basarse en el conocimiento de la estructura de las comunidades bentónicas de cada tramo y sus variaciones en el gradiente longitudinal por el sucesivo reemplazo de las asociaciones faunísticas. Sin embargo, la escasez de trabajos extensivos tornan dificultosa la interpretación del rol de la deriva en el funcionamiento del ecosistema lótico.

Puesto que la interacción entre el bentos y la deriva asumiría características resultantes de las condiciones bióticas y abióticas imperantes en cada región, y que la deriva es uno de los fenómenos determinantes en la organización longitudinal de la vida en las aguas fluyentes, consideramos de importancia su estudio en los sistemas lóticos locales.

El río Chocancharava es un río de llanura de mediano orden, con un extenso tramo epipotámico carente de afluentes. Por tratarse de condiciones geográficas no frecuentes en la literatura bentológica existen pocos antecedentes de tramos con estas características. Por este motivo consideramos relevante, a los fines comparativos, el análisis integral extensivo en el espacio y en el tiempo, de la estructura de las comunidades bentónicas y de su fracción derivante.

De acuerdo a estos antecedentes y fundamentaciones se proponen las siguientes hipótesis:

H₁: La estructura de las comunidades bentónicas varía a lo largo del gradiente longitudinal del río Chocancharava, en condiciones de alto y bajo caudal.

H₂: La estructura de la fracción derivante de cada tramo de un río depende de la estructura de la comunidad bentónica local y remota.

H₃: La biomasa derivante representaría una oferta alimenticia para peces insectívoros de la cuenca del río Chocancharava.

4. OBJETIVOS:

4. 1. Objetivo General

Evaluar el rol de la deriva a través de la caracterización espacial y temporal de los patrones de distribución de las comunidades bentónicas y de la fracción derivante en el gradiente longitudinal del río Chocancharava.

4. 2. Objetivos específicos

- * Analizar la estructura de las comunidades bentónicas a lo largo del gradiente longitudinal del río Chocancharava en condiciones de aguas altas y aguas bajas.
- * Determinar la estructura de la fracción derivante en cada tramo del perfil longitudinal del ambiente en estudio en condiciones de aguas altas y aguas bajas.
- * Determinar las fluctuaciones espacio-temporales de los taxa más abundantes en la deriva de los distintos tramos seleccionados.
- * Investigar la dependencia de la deriva con la estructura bentónica local y remota y sus variaciones con las condiciones ambientales e hidrológicas.
- * Determinar la importancia de la deriva como mecanismo de colonización río abajo.
- * Evaluar la importancia potencial de la componente derivante como oferta alimenticia de peces insectívoros.
- * Contribuir al avance del conocimiento de la fauna bentónica de la región.

5. ÁREA DE ESTUDIO

5. 1. La cuenca hídrica

El estudio se desarrolló en la cuenca del río Chocancharava y su principal afluente, el río Piedra Blanca, en tramos del ritron y del potamon superior y medio, entre los $63^{\circ} 28' 20''$ y $64^{\circ} 46' 13''$ O y los $32^{\circ} 54' 12''$ y $33^{\circ} 21'47''$ S (Fig. 1.)

Las precipitaciones pluviales y las vertientes de toda la falda oriental sur de las sierras de Comenchingones desaguan a través del río Chocancharava en una cuenca que abarca 8450 km^2 . Este curso de agua se origina en la falda sud-oriental del cordón montañoso por la unión de los ríos de Las Tapias y Piedra Blanca. Más adelante recibe el aporte del río San Bartolomé y finalmente del río Las Barrancas, de carácter estacional, que la mayor parte del año desagua en el colector principal a través de la zona hiporreica (Mazza, 1962). El río Chocancharava discurre por la región de llanura con dirección general oeste-este con un cauce ancho, entre un número variable de terrazas. En este tramo es, primero anastomosado con barras temporarias que separan canales principales y secundarios y, más adelante meandrinoso asociado a lagunas semilunares, derivadas de antiguos meandros cortados. Finalmente su cauce se estrecha y profundiza entre barrancas que superan los 20 metros. Luego de expandir sus aguas en los bañados de Saladillo retoma sus características fluviales hasta unirse con el río Ctalamochita (Tercero) para constituir la cuenca exorreica del Carcarañá.

5. 2. Clima

Todos los sitios de muestreo se encuentran ubicados dentro del "Dominio semi-seco con tendencia a semi-húmedo" de la zona templada, en una unidad

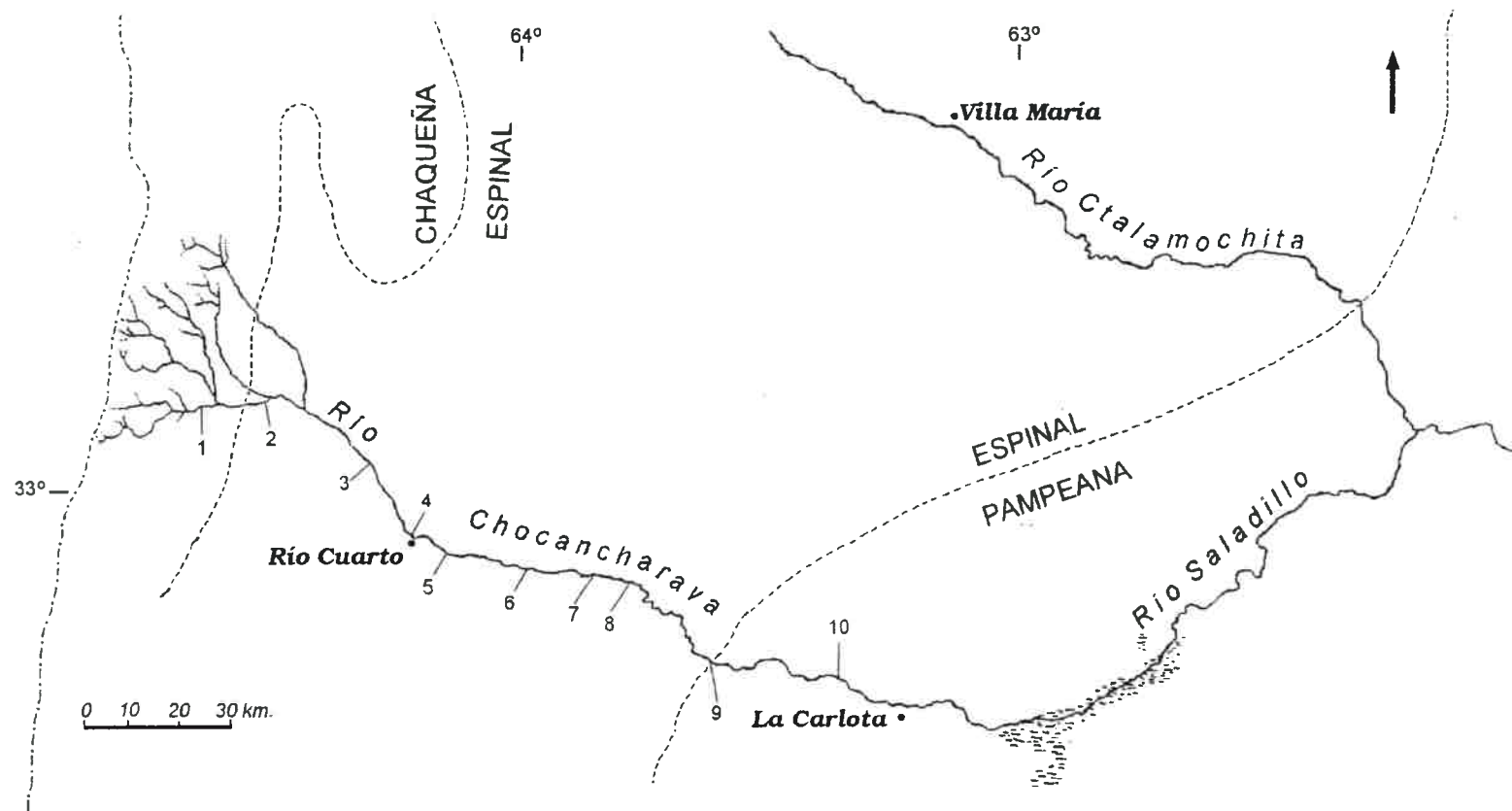


Fig. 1: Ubicación de los sitios de muestreo en la cuenca Chocancharava (Cuarto), (Córdoba, Argentina). Las líneas de puntos indican los límites biogeográficos.

climática caracterizada por la existencia de cuatro estaciones térmicas y deficiencia hídrica (Capitanelli, 1979a). Los vientos predominantes son del NE, SE y SW. Existe un período de precipitaciones máximas en primavera-verano (de octubre a abril), y otro de precipitaciones mínimas en otoño-invierno (de mayo a septiembre) (Fig. 2).

El verano térmico se extiende desde noviembre-diciembre hasta marzo, con temperaturas medias que superan los 20°C. (Fig. 3). Aunque es la época de las mayores precipitaciones y tormentas eléctricas, a partir de noviembre las lluvias son superadas por la evapotranspiración y se produce un déficit hídrico cuando se agota el agua almacenada en el suelo. El invierno térmico es breve, con temperaturas medias inferiores a 10°C, comprende los meses de junio y julio. Es la estación de mayor frecuencia de heladas, niebla y nubosidad. Entre los períodos térmicos citados existen dos estaciones intermedias, en las cuales las temperaturas medias fluctúan entre 10 y 20°C (Capitanelli, 1979a).

5. 3. Geomorfología

El área de estudio cubre parte de los dos grandes dominios geomorfológicos de la provincia de Córdoba: las montañas y las planicies, cuyo relieve es el producto de una evolución que abarca unos 650 millones de años, en la cual participaron procesos tectónicos, sedimentarios, volcánicos y climáticos (Capitanelli, 1979b).

Las montañas son bloques del antiguo macizo central argentino, separados por la tectónica terciaria, y corresponden a la unidad orográfica conocida como Sierra de Córdoba cuyos rasgos geomorfológicos son principalmente estructurales. El basamento cristalino (metamorfitas y plutonitas) posee límite inferior supuestamente precámbrico y límite superior en

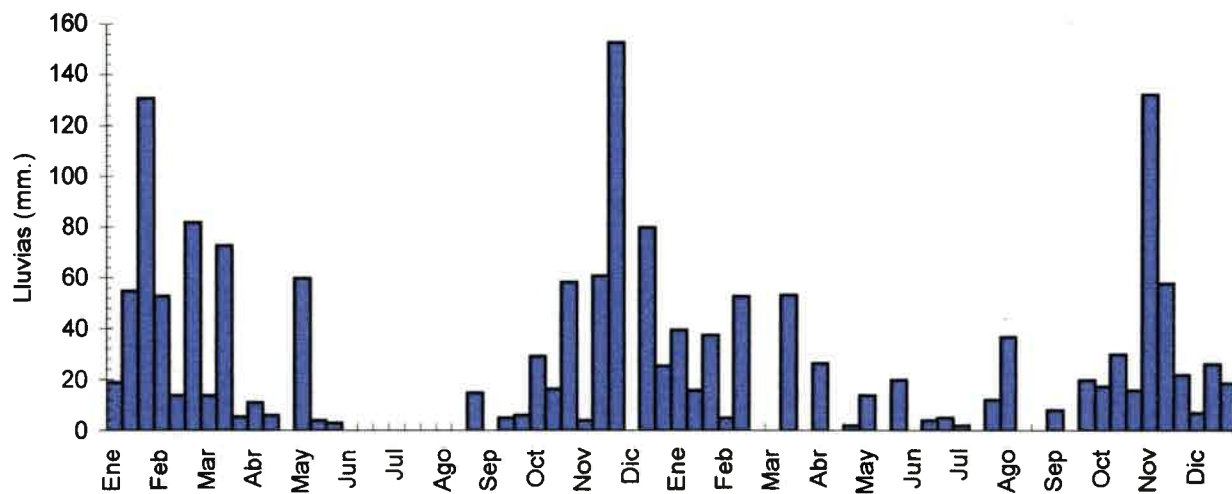


Fig. 2: Variación de las precipitaciones decádicas en Río Cuarto, (33° 07'S, 64° 14'O), durante el el período 1993 -1994. Fuente: Seiler *et al.*, 1995.

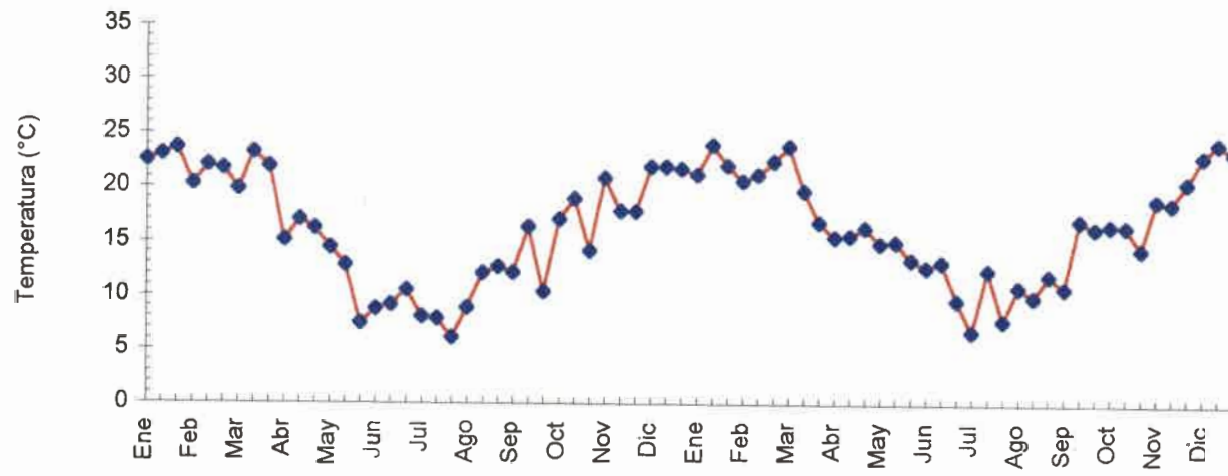


Fig. 3: Evolución de las temperaturas medias decádicas en Río Cuarto, (33° 07'S, 64° 14'O), durante el período 1993 - 1994. Fuente: Seiler *et al.*, 1995.

depósitos sedimentarios permocarbónicos. En la montaña predominan las rocas cristalinas y plutónicas, mientras las volcánicas y sedimentarias están poco representadas. Casi el 100 % corresponde al zócalo o basamento cristalino (probablemente precámbrico) y al batolito paleozoico. Las rocas sedimentarias constituyen relictos de una cubierta mayor que quedan en depresiones del borde de las sierras o rellenando profundos valles (Capitanelli, 1979b). En las planicies los rasgos geomorfológicos son resultantes de las oscilaciones climáticas del cuaternario. Comprenden el piedemonte y las cuencas sedimentarias del este (llanuras y depresiones). Las llanuras se caracterizan por la escasez de procesos modeladores, poca pendiente, drenaje indeciso, depósitos lacustres y estacionamientos de agua en depresiones poco profundas o entre suaves ondulaciones de origen eólico. Las llanuras y depresiones corresponden a una enorme cuenca sedimentaria con basamento cristalino y sedimentos paleozoicos, cubiertos por sedimentos triásicos, terciarios y cuaternarios, cuyo espesor aumenta de oeste a este, a medida que disminuye la granulometría de los mismos. Las planicies de piedemonte son incursiones de la llanura en la montaña e incluyen elementos de ambas.

Las tres unidades fundamentales: montaña, planicie de piedemonte y llanura están estrechamente ligadas por la tectónica que ha generado una estructura de bloques limitados por fallas longitudinales originadas y reactivadas por la orogénesis andina. Las fallas que ocasionaron ascensos de bloques con respecto al basamento, son de carácter inverso con rumbo NNW-SSE y otras diagonales y paralelas que dividen los grupos mayores. Por efecto del fallamiento inverso las formaciones de mayor antigüedad geológica se sobreescurrieron sobre las más modernas (basamento sobre cretácico) y éstos sobre otros más recientes. Finalmente la montaña sufrió, respecto a las cuencas vecinas, períodos de alzamiento regional y activa degradación con etapas de hundimiento.

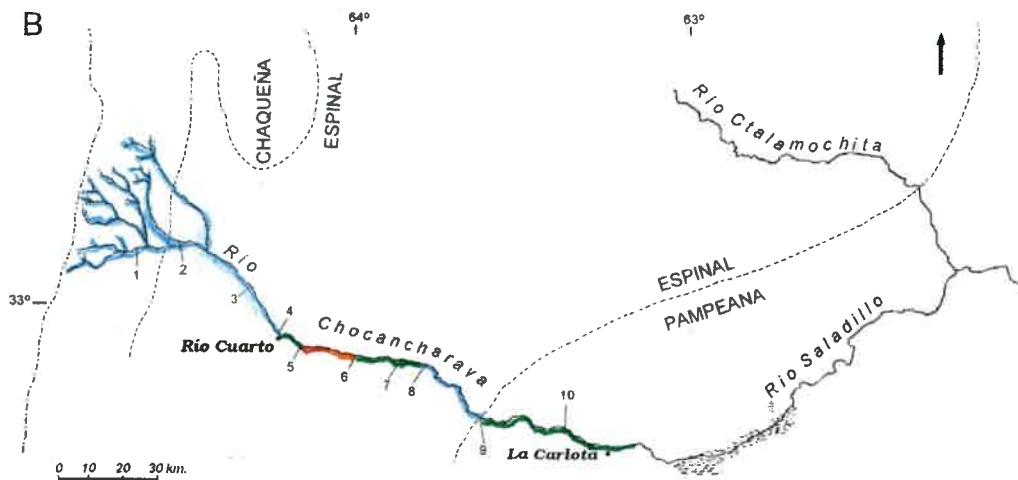
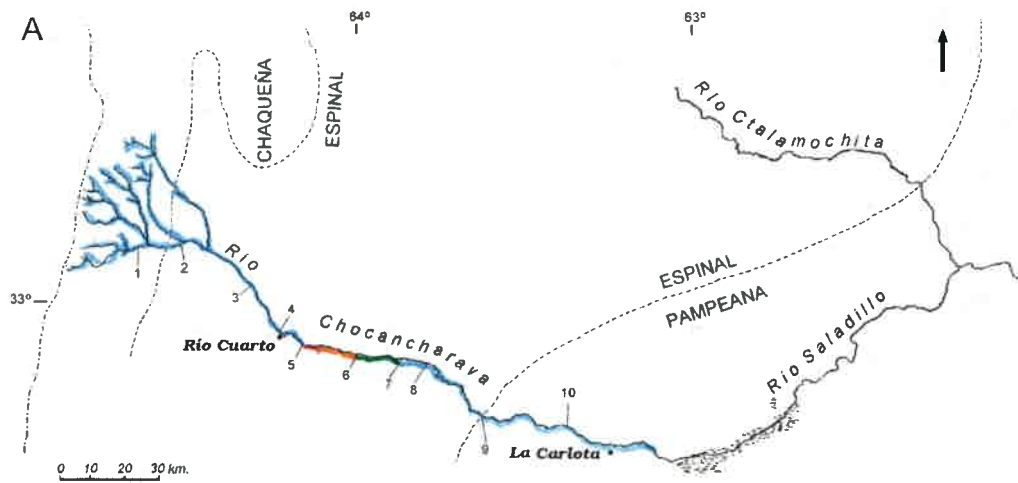
Durante el cuaternario una reactivación tectónica produjo un nuevo movimiento ascensional que originó las fallas Alejandro-Hernando-Rayo Cortado y la de Tostado-Selva-Arias. Estas fallas contribuyeron al fenómeno tectónico de mayor repercusión en la geomorfología de la llanura, el modelado de dos zonas longitudinales: Pampa elevada y Pampa hundida.

5. 4. Historia geológica del río Chocancharava

El régimen climático y los procesos tectónicos del cuaternario modelaron el trazado de la red hidrológica actual. El paleoclima del cuaternario se caracterizó por la alternancia de dos períodos secos, fundamentalmente eólicos y con elevadas temperaturas; y dos períodos húmedos, con lluvias torrenciales y persistentes. Durante el cuaternario la organización del drenaje del río Chocancharava sufrió modificaciones que pueden sintetizarse en cuatro etapas (Capitanelli, 1979b). En la primera etapa de la evolución (primer fluvial) el río Chocancharava seguía un trayecto casi rectilíneo hacia el SE, confluía con el río Quinto y formaba el Salado en la provincia de Buenos Aires. Durante la segunda etapa se producen las fallas longitudinales de la llanura, el río Chocancharava no logró franquear la falla, esparció sus aguas y originó una gran laguna, cuyos restos perduran aún como las lagunas de Olmos, La Brava, Tunas y del Sunchal. La tercera etapa corresponde a la "época de los grandes lagos" que coincidió con el descenso de la Pampa Hundida, entre las fallas Alejandro-Hernando-Rayo Cortado y Selva-Tostado-Arias. La poca pendiente, las abundantes precipitaciones y el aluvionamiento de los ríos favoreció la formación de un extenso lago que ocupaba la mitad este de la actual provincia de Córdoba. En la última etapa el río retornó a su antiguo cauce, jalonado de pequeñas lagunas y esteros que quedaron como restos del gran lago. En esta época el río Chocancharava fue captado por el Saladillo, que llevaba sus aguas al Carcarañá, en un recorrido muy semejante al actual.

5. 5. Calidad biológica

La calidad biológica del ambiente fluvial en la subcuenca del río Chocancharava ha sido analizada, en condiciones de aguas altas y de aguas bajas, mediante la aplicación del "Índice Biótico Carcarañá" (I.B.C.) adaptado por Gualdoni & Corigliano (1991). Los tramos de ritron, de transición ritron-potamon y de potamon superior, la elevada diversidad y la abundancia de los taxa sensibles indicaron una buena calidad en el ambiente en ambas condiciones hidrológicas (Fig. 4). En la zona de llanura, aguas abajo de la ciudad de Río Cuarto y del punto de inmisión de efluentes cloacales la calidad se deteriora. Río abajo de los tramos perturbados las condiciones se restablecen paulatinamente. La ausencia de otros efluentes contaminantes de importancia, las características hidrológicas, y la buena capacidad de dilución del río permiten la acción de los procesos autodepurativos del sistema (Gualdoni et al., 1994).



C

Clase de calidad	Juicio de calidad	Color de referencia
Clase I	Ambiente no contaminado	Azul
Clase II	Ambiente poco contaminado	Verde
Clase III	Ambiente contaminado	Amarillo
Clase IV	Ambiente muy contaminado	Anaranjado
Clase V	Ambiente fuertemente contaminado	Rojo

Fig. 4: Calidad biológica de la cuenca del río Chocancharava. A: Aguas altas; B: Aguas bajas; C: Referencias.

6. MATERIALES Y MÉTODOS

6. 1. Metodología de muestreo y recuentos

Las estaciones de muestreo están distribuidas en 150 km de recorrido fluvial, entre los 600 y 170 msnm (Fig. 1 y Tabla 1).

Los muestreos se realizaron durante 1993 y 1994, en períodos de aguas altas (abril-mayo) y de aguas bajas (agosto-noviembre). En cada sitio se registraron las variables hidráulicas: velocidad de corriente, turbulencia, ancho y profundidad del cauce; las variables físico-químicas: sólidos suspendidos (con Cono de Imhoff), pH, temperatura del agua y del aire, conductividad y sólidos disueltos (con sensores portátiles), y se determinó la granulometría del sedimento según Hynes (1970). Los registros de materia orgánica se consultaron de Corigliano *et al.* (1994), y los de caudal de estadísticas que cubren veinte años de registros en los puntos de aforo de la subcuenca, de Agua y Energía Eléctrica (1991). Se recopilaron, además, datos geomorfológicos y meteorológicos de la zona.

Los métodos de colecta cuantitativos de macrobentos presentan algunas limitaciones (Hynes, 1970) que se magnifican cuando el objetivo del trabajo implica el muestreo de sitios con características hidráulicas muy diferentes como puede ocurrir entre puntos distantes de una misma cuenca. La diversidad de hábitat y sustrato que se suceden de una orilla a otra y a través de un perfil longitudinal de 180 km contribuyen a aumentar los inconvenientes asociados a la colecta. Los muestreadores de bentos convencionales como los de Surber, son inadecuados cuando el lecho está formado por grandes bloques o por arena. Los muestreadores tipo "core sampler" son apropiados para fondos arenosos pero no pueden utilizarse en lechos rocosos. Con el fin de unificar la metodología de colecta en todos los sitios del área estudiada, independientemente del tipo de sedimento dominante, se

Tabla 1. Ubicación de los sitios de muestreo, en la subcuenca del río Chocancharava (Cuarto), (Córdoba, Argentina).

Sitio de muestreo	Altitud (msnm)	Ubicación
1. Piedra Blanca	618	18 Km aguas arriba de la confluencia de los ríos Piedras Blancas y Las Tapias, en tramo serrano (<i>hiporritron*</i>), a los 32° 56' S y 64°50' O.
2. Paso del Cuco	548	9 Km río abajo de la confluencia de los ríos Piedras Blancas y Las Tapias, en tramo de piedemonte (transición <i>hiporritron-epipotamon*</i>), a los 32°57' S y 64°41' O.
3. Tres Acequias	468	25 Km río abajo de la desembocadura del río Las Barrancas, en tramo de piedemonte (<i>epipotamon*</i>), a los 33° 04' S y 64°26' O.
4. Río Cuarto I	433	1 Km río arriba de la ciudad de Río Cuarto, en tramo anastomosado de llanura (<i>epipotamon*</i>), a los 33° 08' S y 64° 20' O.
5. Río Cuarto II	410	5 Km río abajo de la ciudad de Río Cuarto, en tramo anastomosado de llanura, (<i>epipotamon*</i>), a los 33°09' S y 64° 18' O.
6. Paso del Durazno	325	En las proximidades del paraje Paso del Durazno, 19 Km río abajo del punto de inmisión de las descargas cloacales de la ciudad de Río Cuarto, en tramo anastomosado de llanura (<i>epipotamon*</i>), a los 33°11' S y 64°08' O.
7. Las Acequias	290	En las proximidades de la población de Las Acequias 30 Km río abajo del punto de inmisión de las descargas cloacales de la ciudad de Río Cuarto, en tramo meándrico de llanura (<i>epipotamon*</i>), a los 33° 11' S y 63° 58' O.
8. Reducción	260	1 Km río abajo de la localidad de Reducción, en tramo meandrinoso de llanura (<i>epipotamon*</i>), a los 33°13' S y 63°51' O.
9. Alejandro Roca	200	En las proximidades de la población de Alejandro, en tramo meandrinoso de llanura (<i>epipotamon*</i>), a los 33°20' S y 63° 43' O.
10. Los Cisnes	165	En las proximidades de la localidad de Los Cisnes, en tramo meandrinoso de llanura (<i>epipotamon*</i>), a los 33°22' S y 63°28' O.

Ref.: *: Categoría de clasificación zonal según Illies y Botosaneanu (1963).

implementó el "standardized travelling kick method" (Hellowell, 1978). Se utilizaron redes de mano con marco "D" de 300 μ de abertura de malla y, para que cada muestra represente todos los microhábitats del tramo, se recorrieron transectas oblicuas de orilla a orilla. El tiempo de muestreo se estandarizó en 10 minutos para hacer comparativas las muestras entre sí.

Los organismos derivantes se colectaron con redes de deriva (Elliott, 1970) de 400 cm² de superficie, 100 centímetros de largo y 300 μ de apertura de malla, colocadas por duplicado durante 60 minutos. El caudal filtrado por las redes se midió indirectamente a partir de la velocidad de corriente registrada en la boca de la red, al comienzo y al final de cada muestreo. Para evitar la captura de los efectivos liberados artificialmente por la remoción del sedimento, las colectas de deriva se realizaron unos metros río arriba del sitio seleccionado para el muestreo de bentos. Se colectaron 48 muestras bentónicas (24 en aguas altas y 24 en aguas bajas) y 80 de deriva (40 en cada período hidrológico).

Los recuentos del material bentónico y derivante se realizaron con auxilio de microscopio óptico y estereoscópico, hasta totalizar 100 individuos del taxon más abundante y se revisó la muestra en forma completa para permitir la entrada de los grupos menos representados. Los especímenes se determinaron con claves hasta el nivel taxonómico más preciso posible. La mayoría de los taxa se identificaron a nivel genérico o específico. Cuando la determinación específica no fue posible, se identificaron las morfoespecies con los sufijos 1, 2, 3, etc. lo que permitió el procesamiento poblacional. Para confirmar las determinaciones dudosas, se contó con la colaboración de taxónomos especialistas en los diferentes grupos de invertebrados bentónicos.

Las estaciones 1, 2 y 4 se seleccionaron para determinar la biomasa

bentónica y derivante a partir de los valores de densidad bentónica, de tasa de deriva, y de distribución de tamaño de las especies más abundantes. Se utilizaron 12 muestras de bentos y 24 de deriva a las cuales se aplicó el método indirecto de conversión de longitud en peso fresco propuesto por Hynes y Coleman (1968). Posteriormente se realizó la conversión de peso fresco en peso seco según Edmonson y Winberg (1978). Se seleccionaron las tres especies con mayor densidad: *Baetis* sp₁, *Leptohyphes* sp₁ y *Paracloeodes* sp₁. Estas especies representaron en promedio el 66 % del total de la fauna bentónica y el 56 % de la derivante. Los ejemplares se midieron con un ocular micrométrico montado en un microscopio óptico. Se midió la longitud total del cuerpo (LT) exceptuando las antenas y los cercos caudales. Los organismos fueron contados y agrupados en 10 categorías de tamaño de 0,4 mm de longitud. El total de ejemplares medidos fue de 1911 (858 de bentos y 1053 de deriva).

Para calcular la importancia potencial de la biomasa derivante como alimento de las truchas se utilizó la ecuación ajustada por Elliott (1973), que describe la relación entre el peso seco de los organismos hallados en el estómago de *Oncorhynchus mykiss* (Q_{mg}) y el peso vivo de trucha (W_g):

$$Q = a W^b \quad \text{ó} \quad \log Q = \log a + b \log W$$

donde a y b son constantes determinadas experimentalmente por el autor, y dependen de la temperatura del agua.

6. 2. Análisis de datos

La densidad bentónica se expresó como el número de individuos capturados por unidad de tiempo ($n^\circ \text{ ind./10'}$), la densidad de deriva como número de individuos por unidad de volumen de agua filtrada ($n^\circ \text{ ind.100m}^{-3}$)

y la tasa de deriva como número de individuos por unidad de tiempo (n° ind./h). Se determinaron las densidades de bentos y de deriva para cada taxon, en cada sitio y período hidrológico muestreado y los valores medios para cada situación de muestreo.

Para comparar estadísticamente las densidades bentónicas y derivantes se seleccionaron los taxa que superaron el 1% de las densidades totales de cada muestra, colectados en las estaciones 1, 2 y 3. La totalidad de los taxa colectados en bentos y deriva de estas estaciones se clasificaron según las categorías zoobentónicas propuestas por Hutchinson (1993). Debido a que las densidades de deriva y de bentos fueron medidas en diferentes unidades, el tratamiento estadístico de los datos se realizó mediante análisis no paramétricos: prueba de Kruskal-Wallis para diferenciar las distribuciones de las densidades bentónica y derivante entre los taxa de cada sitio, y prueba de Kolmogorov-Smirnov para poner en evidencia las diferencias en la distribución de los datos entre los períodos hidrológicos, entre las categorías zoobentónicas del bentos y la deriva, y entre el total de muestras bentónicas y en transporte.

Para cada sitio de muestreo se calcularon la riqueza taxonómica S , el índice de riqueza de Margalef D_{Mg} , el índice de diversidad de Shannon H' en a partir de logaritmos naturales y el índice de uniformidad E (H'/H_{max}) (Magurran, 1989). Se calculó el Coeficiente de Asociación de Jaccard, para la fracción bentónica y derivante a partir de matrices de presencia/ausencia (Crisci & Lopez Armengol, 1983). Puesto que no todos los organismos pudieron ser determinados a especie, y sólo a los fines de realizar comparaciones al interno de este estudio, los valores de riqueza y diversidad se refieren a riqueza taxonómica.

6. 3. Clasificación y ordenación de las comunidades de invertebrados.

Para analizar la distribución espacial y temporal de las comunidades de macroinvertebrados bentónicas y derivantes en el gradiente longitudinal se utilizaron técnicas multivariadas de clasificación y ordenación.

Las técnicas se aplicaron sobre dos matrices de 20 muestras, una de bentos y otra de deriva. Para cada una de las 10 estaciones de muestreo, se consideraron las medias aritméticas de 1993 y 1994, durante los períodos de aguas altas y de aguas bajas, en el bentos ($n = 2$) y en la deriva ($n = 4$). Además, el tamaño de las matrices originales de datos de densidad se redujo por exclusión de los taxa que en ninguna muestra superaron el 0,5 % de la densidad total. Este criterio disminuyó el número de taxa de 94 a 52 en las muestras de bentos y de 105 a 61 en las de deriva. Los datos bióticos se transformaron a $\ln(x+1)$. En los análisis multivariados se utilizaron 19 variables ambientales para examinar cuales eran los factores abióticos que controlan los patrones de distribución de especies.

Para clasificar las estaciones de muestreo y los taxa de invertebrados bentónicos y derivantes se utilizó el método politético divisivo y jerárquico de clasificación TWINSpan (*Two way indicator species analysis*) (Hill, 1979a). El procedimiento construye una agrupación de las muestras sobre la base de las densidades de los taxa en cada sitio. Utiliza esa jerarquía para obtener una clasificación de las especies de acuerdo a sus preferencias ecológicas, mediante especies diferenciales (especies que están en un grupo de muestras y no en otro) y especies indicadoras (taxa que presentan las mayores diferencias en abundancia entre los grupos de sitios). Para el mejor tratamiento de los datos cuantitativos, el método utiliza un equivalente cualitativo de la abundancia de especie denominado "pseudoespecie". La

clasificación de muestras se realizó hasta el 4° nivel y la de los taxa hasta el 6°; los niveles de corte de las pseudoespecies fueron: 0, 2, 5, 10 y 20.

La ordenación de especies y muestras de bentos y deriva en el gradiente ambiental se realizó por medio del Análisis de Componentes Principales (PCA), utilizando el programa CANOCO (Ter Braak, 1987). Los datos también se trataron con otro procedimiento de ordenación, un Análisis de Correspondencia, y para evitar la tendencia del segundo eje a estar fuertemente relacionado con el primero, originando el “efecto de arco o herradura”, se aplicó el Análisis de Correspondencia Detendenciado (DCA) DECORANA (Hills, 1979b). Este método, desarrollado a partir del análisis de correspondencia fue diseñado para corregir la compresión de los extremos de los ejes y evitar la relación cuadrática entre los mismos. Ambas técnicas de ordenación indirecta, PCA y DCA, acomodan las muestras y las especies a lo largo de uno o más ejes los que pueden o no estar relacionados con variables ambientales medidas.

Para reducir el número de variables a analizar, e identificar y tipificar grupos de sitios y especies semejantes, se calcularon los coeficientes de correlación de Pearson. Se consideraron como variables dependientes los puntajes de muestras y de especies de los ejes 1 y 2 resultantes de las ordenaciones, y los factores ambientales como las variables independientes.

6. 4. Predisposición a la deriva.

Se calculó la predisposición a derivar excluyendo los taxa que no superaron el 0,5 % de la densidad total de cada muestra. La predisposición a derivar se calculó como el porcentaje de bentos en deriva:

$$P_d = \frac{\% \text{ de la especie } x \text{ en la muestra } n \text{ de deriva}}{\% \text{ de la especie } x \text{ en la muestra } n \text{ de bentos}}$$

Los valores resultantes se agruparon según un criterio empírico de determinación de las siguiente categorías:

1. $Pd < 0,99 \rightarrow$ Predisposición a la deriva baja.
2. $Pd > 3 \rightarrow$ Predisposición a la deriva alta.
3. $1 < Pd < 2,99 \rightarrow$ Predisposición a la deriva media.

Con el fin de analizar la predisposición a la deriva y el potencial de colonización de cada taxa derivante se elaboraron índices indicadores de deriva (I.D.) para obtener una serie de números no dimensionales (NND), calculados a partir de los cocientes entre la densidad de deriva (Dd) de una especie o población y la de otros representantes de la comunidad.

$$I.D. = \frac{Dd \text{ especie } x}{Dd \text{ de otros taxa}}$$

7. RESULTADOS

7. 1. Variables abióticas

7. 1. 1. Características hidrológicas

Los valores medios de los parámetros hidráulicos, la granulometría del sedimento y la vegetación marginal que caracterizó cada sitio se resumen en la tabla 2. La pendiente desciende paulatinamente desde $13,7 \text{ m.km}^{-1}$ en la estación 1 a $0,9 \text{ m.km}^{-1}$ en la estación 10. La amplitud y profundidad del cauce se incrementaron aguas abajo a lo largo del perfil longitudinal, la turbulencia y la granulometría del sedimento disminuyeron en el mismo sentido. Las velocidades de corriente promedio registradas en los sitios de muestreo fueron más elevada en las estaciones 3, 4 y 5 y a partir de allí disminuyeron a medida que se suavizó la pendiente; los valores promedio oscilaron de 35 cm.seg^{-1} (sitio 10) a 57 cm.seg^{-1} (sitio 5). El caudal aumentó con el número de orden del cauce y, puesto que el régimen hídrico es de tipo pluvial, las variaciones estacionales siguieron la dinámica de las precipitaciones, con épocas de aguas bajas entre mayo y septiembre, períodos de aguas altas entre noviembre y abril, y picos de creciente en verano (Fig. 5). La superficie de la cuenca abarca 340 km^2 a nivel de la estación 1 y se incrementa hasta 2485 km^2 a nivel de la 10. La composición granulométrica del sedimento del fondo en el sitio 1 estuvo constituida por guijarro, grava y predominio de bloque; el tamaño de las partículas disminuyó aguas abajo hasta el sitio 10, donde la arcilla y limo fueron los sustratos predominantes.

5. 1. 2. Características físico-químicas de las aguas

Los valores medios de las variables físico-químicas registradas en cada sitio de muestreo y en cada situación hidrológica se presentan en la tabla 3. El aumento de la temperatura del aire y del agua están en relación con los

Tabla 2: Variables hidrológicas promedio registradas en los sitios de muestreo de la cuenca del río Chocancharava (Cuarto), (Córdoba, Argentina).

	Sitio de Muestreo									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Pendiente (m.Km ⁻¹)	13.7	7.7	3,3	2,9	3.3	3,9	1,8	1,4	1,5	0,9
Ancho de cauce seco (m)	25	40	60 - 100	100 - 110	50 - 60	100 - 175	200 - 250	100 - 200	50 - 100	80 - 100
Ancho de cauce húmedo (m)	15	17 - 25	30 - 70	80	20 - 40	30 - 70	80 - 100	40 - 100	60	30-60
Velocidad de corriente media (cm.seg ⁻¹)	44 ± 11	47 ± 13	55 ± 13	53 ± 7	57 ± 7	45 ± 3	45 ± 3	45 ± 5	45 ± 81	35 ± 11
Profundidad media (cm)	30	20	30	20	40	35	30	35	40	40
Turbulencia	Alta	Alta	Media	Media	Media	Media	Media	Media	Media	Media
Caudal ⁽¹⁾ (m ³ .seg ⁻¹)	2,99	3,56	3,56	3,5	—	—	—	—	—	5,86
Número de orden	5	6	7	7	7	7	7	7	7	7
Longitud desde la naciente (km)	35	46	70	82	89	111	130	151	191	229
Superficie de la cuenca (km ²)	340 ⁽¹⁾	1450 ⁽¹⁾	1680 ⁽²⁾	1770 ⁽¹⁾	1809 ⁽²⁾	1910 ⁽²⁾	2050 ⁽²⁾	2100 ⁽²⁾	2265 ⁽²⁾	2485 ⁽¹⁾
Sedimento dominante ⁽³⁾	Bloque (guijaro-grava)	Guijarro (grava-arena)	Grava (arena-limo)	Grava (arena)	Arena (grava-limo)	Arena (limo)	Arena (arcilla-limo)	Arena (arcilla-limo)	Limo-arcilla (arena)	Arcilla (limo)
Vegetación marginal	Bosque serrano	Espinal	Espinal	Mosaico	Mosaico	Espinal	Mosaico	Mosaico	Mosaico	<i>Cortadeira</i> sp y <i>Arundo donnx</i>

Ref.: (1) Registros tomados de "Estadísticas hidrológicas hasta 1980" (Agua y Energía, 1981)

(2) Calculado de hoja 1:500.000, IGM.

(3) Clasificación del sedimento según Hynes (1970)

Tabla 3: Variables fisico-químicas promedio registradas en los sitios de muestreo de la cuenca del río Chocancharava (Cuarto), durante los períodos de aguas altas (Marzo-Abril de 1993 y de 1994) y de aguas bajas (Octubre de 1993 y 1994).

Período de muestreo	Sitio de muestreo	Temperatura aire (° C)	Temperatura agua (° C)	pH	Conductividad 20 C ($\mu\text{S} \cdot \text{cm}^{-1}$)	Sólidos disueltos (ppm)	Sólidos suspendidos 24 hs. ($\text{c}^3 \cdot \text{l}^{-1}$)
Aguas altas	1	15,5	15,5	8,4 ± 0,2	167,15 ± 3,6	90 ± 10	Trazas
	2	18,5	17,1	8,1 ± 0,0	173,85 ± 8,0	95 ± 5	Trazas
	3	20,5	19,5	8,4 ± 0,2	200,09 ± 8,10	125 ± 5	0,2
	4	12,0	12,0	8,4 ± 0,1	234,69 ± 8,9	120 ± 20	0,32
	5	12,0	10,3	8,6 ± 0,0	249,09 ± 9,0	145 ± 5	0,12
	6	15,5	13,2	8,4 ± 0,2	293,75 ± 13,3	165 ± 5	0,75
	7	20,7	17,5	8,0 ± 0,5	289,52 ± 33,9	165 ± 15	0,6
	8	17,2	15,2	7,9 ± 0,4	294,43 ± 35,9	170 ± 20	1,1
	9	14,2	14,3	8,0 ± 0,5	343,52 ± 50,8	195 ± 25	0,82
	10	13,0	14,2	8,3 ± 0,0	433,47 ± 71,4	255 ± 45	0,9
Aguas bajas	1	19,2	15	8,5 ± 0,0	144,73 ± 24,8	85 ± 5	Trazas
	2	25,2	19,5	8,1 ± 0,0	163,11 ± 36,7	80 ± 10	0,05
	3	22,3	18,8	8,2 ± 0,0	275,13 ± 3,9	120 ± 20	0,05
	4	22,7	20,9	8,2 ± 0,2	237,58 ± 22,6	140 ± 20	0,1
	5	29,0	28,0	8,5 ± 0,2	305,58 ± 14,6	170 ± 0	0,2
	6	15,5	16,6	8,5 ± 0,1	313,81 ± 46,7	175 ± 25	0,6
	7	23,4	24,5	8,6 ± 0,1	326,92 ± 36,0	195 ± 5	0,7
	8	25,2	21,9	8,6 ± 0,3	403,04 ± 1,0	205 ± 5	0,5
	9	21,0	18,8	8,7 ± 0,1	499,38 ± 3,5	235 ± 25	0,7
	10	19,0	18,6	8,6 ± 0,0	620,31 ± 10,0	295 ± 15	0,8

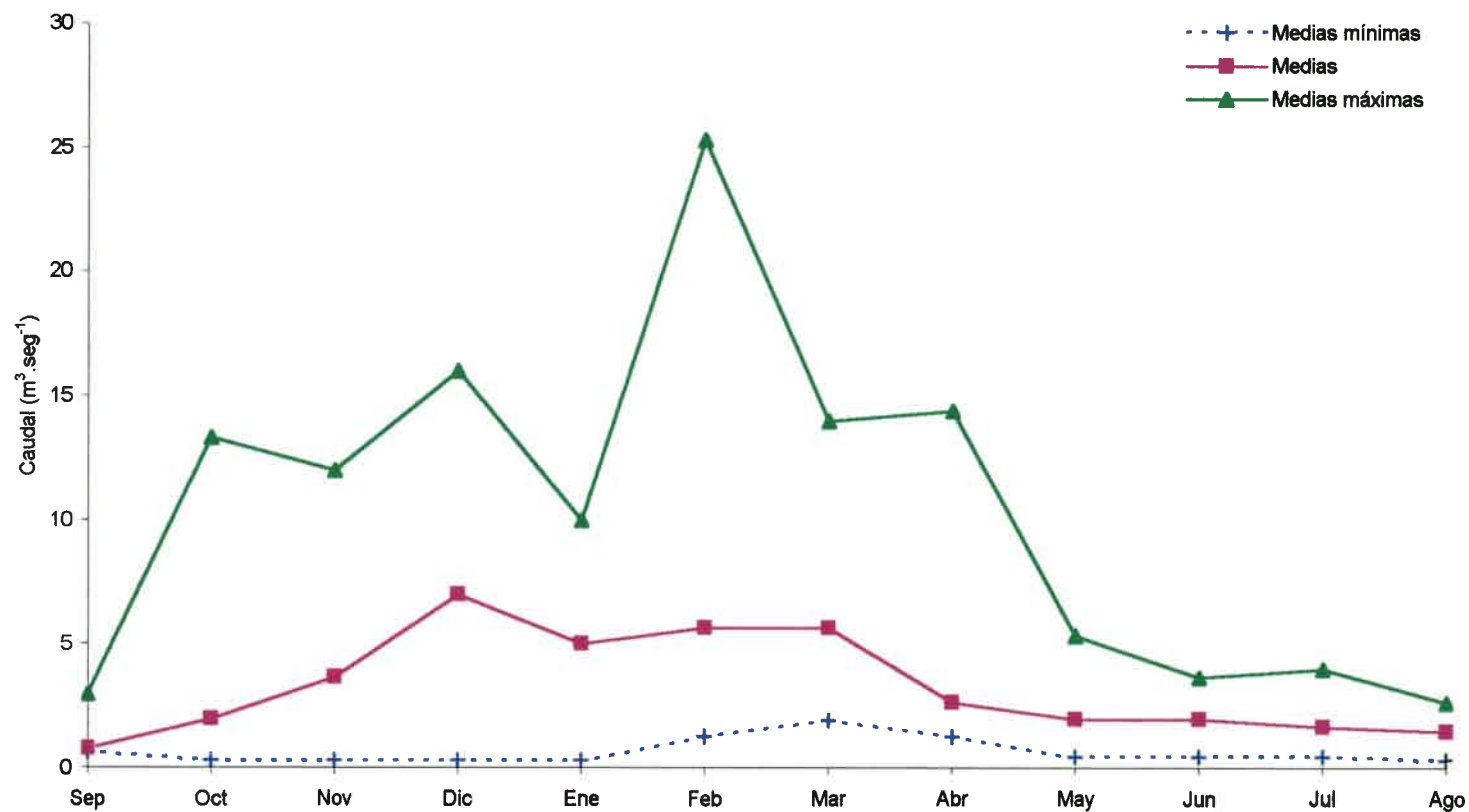


Fig. 5: Hidrograma del río Chocancharava (Cuarto), (Córdoba, Argentina) en la estación de aforos Tincunaco, 32° 55' S, 64° 30' O, superficie de la cuenca: 1540 km.2. Las medias calculadas como el promedio del total de medidas de 1930 a 1950; las medias máximas calculadas como el promedio de los valores máximos mensuales de 1930 a 1950; medias mínimas calculadas como el promedio de los valores mínimos mensuales de 1930 a 1950. (Agua y Energía, 1981, en Corigliano *et al* ., 1994)

valores térmicos estacionales. El pH, ligeramente alcalino, fluctuó en torno a 8,3 y fue bastante estable a través del perfil longitudinal, con ligeros incrementos en períodos de aguas bajas. La conductividad y los sólidos disueltos se incrementan progresivamente río abajo y alcanzaron valores máximos en los meses de aguas bajas debido a la reducción de caudal y al consecuente aumento de la concentración iónica; luego de la época de lluvias se eleva la capacidad de dilución de las aguas reduciendo los registros de estas variables. Los sólidos suspendidos aumentaron aguas abajo, en relación con la granulometría del sedimento; durante los períodos de aguas altas el aumento de caudal ocasionó la mayor movilización del sedimento y elevó los valores de los sólidos suspendidos.

Los valores mensuales de materia orgánica: permanganato, demanda bioquímica de oxígeno y potencial rédox fueron determinados mensualmente para las localidades 1, 3 y 4, y en un punto 25 km río abajo del sitio de muestreo 10 (Fig. 6). Los valores de permanganato resultaron mayores durante los períodos de aguas bajas y fueron más elevados en el sitio 1 y río abajo del sitio 10. La DQO, calculada a partir de materia orgánica particulada, aumentó en el sentido de la corriente y los valores más elevados se registraron en el último sitio. El gradiente de materia orgánica determinado por el potencial redox fue más elevado en la zona serrana, y descendió en los tramos medios de llanura.

5. 2. Macroinvertebrados bentónicos

5. 2. 1. Fauna bentónica regional

Los taxa de invertebrados acuáticos que estuvieron representados a lo largo de todo el perfil longitudinal de la cuenca fueron Oligochaeta, Acariformes, Odonata, Trichoptera, Coleoptera y Diptera, los cuales fueron

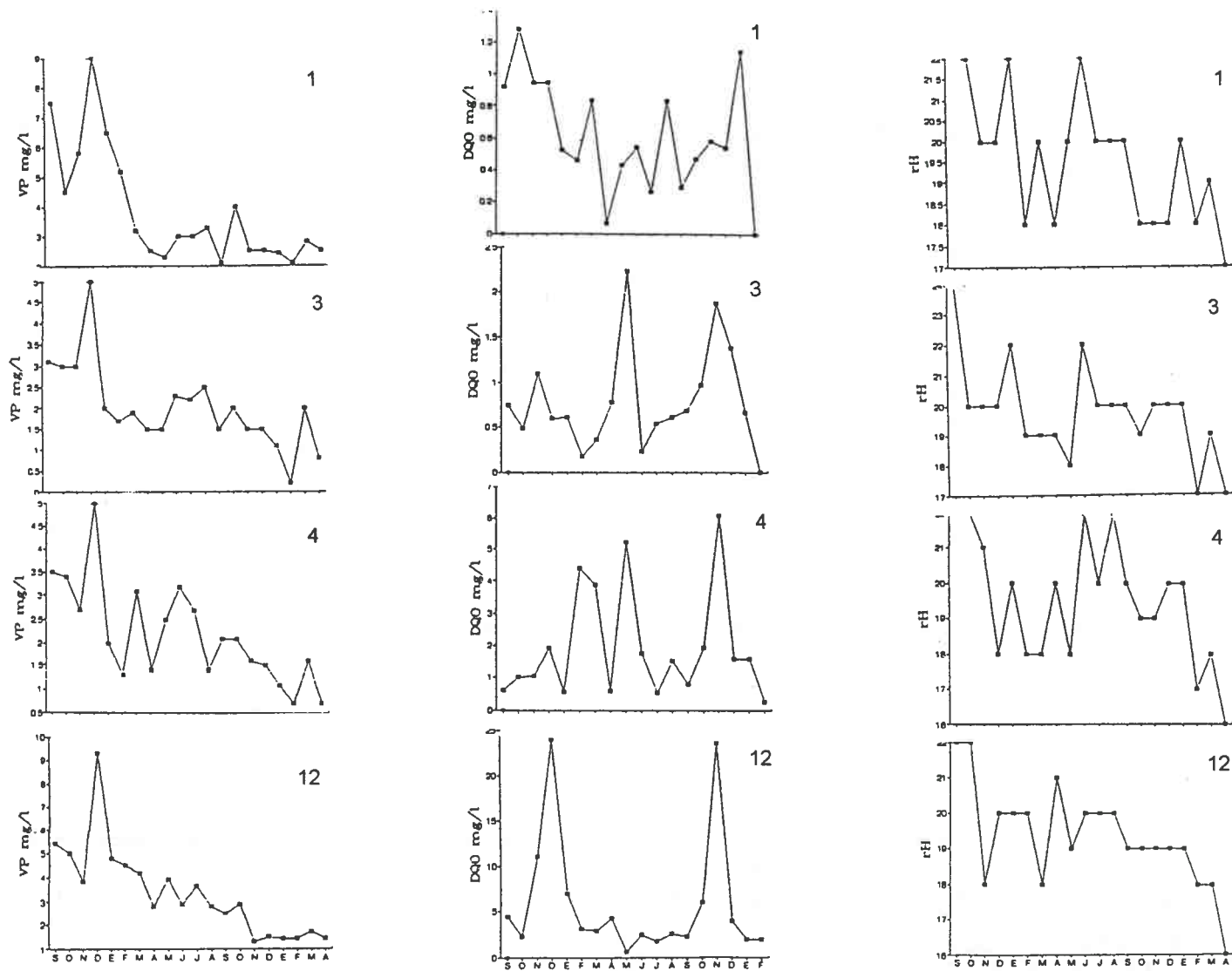


Fig. 6: Valores mensuales de permanganato (VP), demanda química de oxígeno (DQO), potencial redox (RH) en las estaciones 1 (Piedra Blanca), 3 (Tres Acequias), 4 (Río Cuarto) y 12 (La Carlota). (Corigliano *et al.* 1994).

encontrados en el bentos de todas las estaciones de muestreo. Nematoda y Heteroptera se hallaron en altitudes menores a los 550 m.s.n.m. y Gasteropoda a partir de los 410 m.s.n.m. La distribución de Hydrozoa, Turbellaria, Hirudinea, Decapoda, Plecoptera y Nymphulinae estuvieron restringidos a una o dos localidades y se colectaron en escaso número (Fig. 7).

Se identificaron 94 taxa de macroinvertebrados acuáticos, distribuidos en 7 phyla (Tabla 4). La mayor riqueza correspondió a Arthropoda y la clase que contribuyó con más especies fue Insecta. Se identificaron insectos pertenecientes a 8 órdenes, entre los cuales dípteros, coleópteros y efemerópteros fueron las taxocenosis con mayor riqueza taxonómica. Algunos taxa fueron nuevos registros para el sur de Córdoba. Entre ellos pueden mencionarse una familia y una especie de Mollusca; una familia y dos especies de Annelida; una familia y dos especies de Ephemeroptera; un género de Odonata; una tribu, un género y siete especies de Coleoptera. Además, la cita de nuevas localidades amplió la distribución conocida de taxa registrados en trabajos anteriores (Tabla 5).

Tabla 4. Lista sistemática de los taxa de invertebrados bentónicos colectados en la cuenca Chocancharava durante 1993 y 1994.

- Phylum COELENTERATA
 - Clase HYDROZOA
 - Orden HYDROIDEA
 - Familia **Hydridae**
 - Género: *Hydra* L.
 - Hydra* sp.
-
- Phylum PLATYHELMINTHES
 - Clase TURBELLARIA
 - Orden TRICLADIDA
 - Familia **Tricladidae** (Entidades no identificadas)
-
- Phylum NEMATOMORPHA
 - Orden GORDIOIDEA (Entidades no identificadas)
-
- Phylum NEMATODA
 - Orden NEMATODA (Entidades no identificadas)

Tabla 4. (continuación).

Phylum MOLLUSCA

Clase GASTROPODA

Subclase PULMONATA

Orden STYLOMATOPHORA

Familia **Physidae**

Género: *Stenophysa* Martens, 1898

Stenophysa marmorata (Guilding, 1828) Aguayo, 1938

Orden BASOMATOPHORA

Familia **Planorbidae**

Género: *Biomphalaria* Preston, 1910.

Biomphalaria sp

Phylum ANNELIDA

Clase OLIGOCHAETA

Superorden MICRODRILI

Orden TUBIFICIDA

Familia **Naididae**

Género: *Nais* Muller, 1773.

Nais variabilis Pigué, 1906.

Género: *Chaetogaster* von Baer, 1827.

Chaetogaster sp

Género: *Dero*

Subgénero *Dero* Oken, 1815.

Dero (Dero) sp

Género: *Pristina* Ehrenberg, 1828.

Pristina aequiseta Bourne

Género: *Stylaria* Lammarck, 1816.

Stylaria sp.

Género: *Ophidonais* Gervais, 1838.

Ophidonais serpentina Muller, 1773.

Familia **Tubificidae**

Género: *Limnodrilus* Claparede, 1862.

Limnodrilus hoffmeisteri Claparede, 1862.

Superorden MEGADRILI

Orden LUMBRICINA

Familia **Lumbricidae** (Entidades no identificadas)

Clase HIRUDINEA

Orden GLOSSIPHONIIFORMES

Familia **Glossiphoniidae** (Entidades no identificadas)

Tabla 4. (continuación).

Phylum ARTHROPODA

Clase ARACHNIDA

Orden ACARIFORMES

Familia **Hydrachnidae** (Entidades no identificadas)

Clase CRUSTACEA

Orden AMPHIPODA

Familia **Hyalellidae**

Género: *Hyalella* Smith, 1874

Hyalella curvispina Shoemaker, 1942.

Orden DECAPODA

Familia **Palaemonidae**

Género: *Macobrachium* Bate

Macobrachium borelli Nobili, 1896.

Familia **Aegliidae**

Género: *Aegla*

Aegla uruguayana Schmit.

Clase INSECTA

Orden PLECOPTERA

Familia **Perlidae**

Subfamilia Acroneuriinae

Género: *Acroneuria* Klapálek, 1909.

Acroneuria sp.

Orden EPHEMEROPTERA

Familia **Baetidae**

Género: *Baetis* Leach, 1915.

Baetis sp₁

Baetis sp₂

Género: *Baetodes* Needham y Murphy, 1924.

Baetodes sp

Género: *Camelobaetidius* Traver y Edmunds 1968.

Camelobaetidius penai

Género: *Paracloeodes* ? Day, 1955.

Paracloeodes sp₁

Paracloeodes sp₂

Familia **Caenidae**

Género: *Caenis* Stephens, 1835.

Caenis sp

Tabla 4. (continuación).

Familia Leptohyphidae

Género: *Leptohyphes* Eaton, 1882.

Leptohyphes sp₁

Leptohyphes sp₂

Género: *Tricorythodes* Ulmer, 1920.

Tricorythodes popayanicus ?

Familia Leptophlebiidae

Género: *Farrodes* Peters, 1971.

Farrodes sp

Familia Oligoneuriidae

Subfamilia Oligoneuriinae

Género: *Homoeoneuria (Notachora)* Eaton, 1958.

Homoeoneuria (Notachora) sp

Familia **Polymitarsidae** (Entidades no identificadas)

Orden ODONATA

Suborden ZYGOPTERA

Familia **Agrionidae** (Entidades no identificadas)

Superfamilia Coenagrionoidea

Familia **Coenagrionidae** (Entidades no identificadas)

Suborden ANISOPTERA

Superfamilia Aeschnoidea

Familia **Aeshnidae** (Entidades no identificadas)

Superfamilia Gomphoidea

Familia **Gomphidae**

Género: *Phyllocycla* Selys, 1854.

Phyllocycla sp

Género: *Progomphus* Selys, 1854.

Progomphus sp

Superfamilia Libelluloidea

Familia **Libellulidae** (Entidades no identificadas)

Orden HETEROPTERA

Familia **Belostomatidae**

Subfamilia Belostomatinae

Género: *Belostoma* Latreille, 1807.

Belostoma elegans (Mayr) 1871.

Tabla 4. (continuación).

Familia Pleidae

Género *Neoplea* Esaki y China 1928.

Subgénero *Neoplea* Esaki y China 1928.

Neoplea (Neoplea) maculosa (Berg), 1879.

Familia Notonectidae

Subfamilia Anisopinae

Género: *Buenoa* Kirkaldy 1904.

Buenoa fuscipennis (Berg) 1879.

Familia Corixidae

Subfamilia Corixinae

Género: *Sigara* Fabricius, 1775.

Subgénero *Tropocorixa* Hutchinson 1940

Sigara (Tropocorixa) denseconscripta (Breddin) 1897

Sigara (Tropocorixa) platensis Bachmann 1962

Sigara (Tropocorixa) rubyae (Hungerford) 1948

Género *Trichocorixa* Kirkaldy, 1908.

Trichocorixa mendozana Jaczewski, 1927.

Orden TRICHOPTERA

Familia Philopotamidae

Género: *Chimarra* Stephens, 1829.

Chimarra sp

Familia Hydropsychidae

Género: *Smicridea* McLachlan, 1871.

Smicridea sp

Familia Hydroptilidae

Género: *Hydroptila* Dalman, 1819.

Hydroptila sp

Género: *Oxyethira* Eaton, 1873.

Oxyethira sp

Género: *Ochrotrichia* Mosely, 1934.

Ochrotrichia sp

Familia Leptoceridae

Género: *Nectopsyche* Muller, 1879.

Nectopsyche sp.

Familia Odontoceridae

Género: *Marilia* Muller, 1880.

Marilia sp

Tabla 4. (continuación).

Orden LEPIDOPTERA

Familia **Pyralidae**

Subfamilia Nimphulinae (Entidades no identificadas)

Orden COLEOPTERA

Suborden ADEPHAGA

Familia **Haliplidae**

Género: *Halipus* Latreille, 1802.

Halipus sp

Familia **Noteridae**

Género: *Hydrocanthus* Say, 1825.

Hydrocanthus sp

Género: *Suphisellus* Crotch, 1873.

Suphisellus sp

Familia **Dytiscidae**

Subfamilia Hydroporinae

Género *Macrovatellus* Sharp, 1882

Macrovatellus sp

Género: *Desmopachria* Babington, 1841.

Subgénero: *Nectoserrula* Guignot, 1950.

Desmopachria (*Nectoserrula*) sp

Género *Liodessus* Guignot, 1939.

Liodessus sp

Subfamilia Laccophilinae

Género: *Laccophilus* Leach, 1817.

Laccophilus sp

Género: *Lancetes* Sharp, 1882.

Lancetes waterhousei

Subfamilia Colymbetinae

Género: *Rhantus* Déjean, 1833.

Rhantus sp

Entidades no identificadas pertenecientes a Colymbetinae

Subfamilia Dytiscinae

Género: *Thermonectus* Déjean, 1833.

Thermonectus sp

Suborden POLYPHAGA

Familia **Hydrophilidae**

Género: *Epimetopus* Lacordaire, 1854.

Epimetopus sp

Tabla 4. (continuación).

- Género: *Berosus* Leach, 1817.
Berosus pedregalensis Jensen-Haarup, 1910.
Berosus patruelis Berg, 1887.
Berosus pallipes Brullé, 1887.
Berosus sp
- Género *Enochrus* Thomson, 1859.
Subgénero *Methyrus* Rey, 1885.
Enochrus (Methyrus) sp
- Género: *Tropisternus* Solier, 1834.
Subgénero: *Tropisternus*
Tropisternus (Tropisternus) lateralis limbatus (Brullé, 1837).
- Subgénero: *Tropisternus*
Tropisternus (Tropisternus) setiger (Germar, 1826).
- Subgénero: *Strepitornus*
Tropisternus (Strepitornus) scutellaris Castelnau, 1840.
- Familia **Hydraenidae**
Género *Gymnochthebius* Orchymont, 1943.
Gymnochthebius sp
- Familia **Heteroceridae** (Entidades no identificadas)
Familia **Elmidae** (Entidades no identificadas)
- Orden DIPTERA
- Familia **Tipulidae**
Subfamilia Limoninae
"Limoninae" 1
"Limoninae" 2
"Limoninae" 3
- Familia **Dixidae** (Entidades no identificadas).
- Familia **Psychodidae**
Género *Maruina* Müller, 1895.
Maruina sp
Entidades no identificadas pertenecientes a Psychodidae.
- Familia **Simuliidae**
Género *Simulium* Latreille, 1802.
Simulium wolffugeli
Entidades no identificadas pertenecientes a Simuliidae.
- Familia **Ceratopogonidae** (Entidades no identificadas).
Familia **Dolichopodidae** (Entidades no identificadas).
Familia **Ephydridae** (Entidades no identificadas).

Tabla 4. (continuación).

Familia Chironomidae

Subfamilia Tanypodinae

Tribu Pentaneurini

Género *Pentaneura* Philippi

Pentaneura spp

Subfamilia Chironominae

Tribu Chironomini

Género *Polypedilum* Kieffer

Polypedilum spp

Género *Dicrotendipes* Kieffer

Dicrotendipes sp

Género: *Chironomus* Meigen

Chironomus spp

Género: *Parachironomus* Lenz

Parachironomus sp

Género: *Cryptochironomus* Kieffer

Cryptochironomus sp

Tribu Pseudochironomini

Género: *Pseudochironomus* Malloch

Pseudochironomus sp

Tribu Tanytarsini

Género: *Cladotanytarsus* Kieffer

Cladotanytarsus sp

Subfamilia Orthocladinae

Tribu Corynoneurini

Género: *Corynoneura* Winnertz

Corynoneura sp

Género: *Micropsectra* Kieffer

Micropsectra sp

Género: *Thienemanniella* Kieffer

Thienemanniella sp

Tribu Orthocladini

Género: *Orthocladus* (v. d. Wulp)

Orthocladus sp1

Orthocladus sp2

Orthocladus sp3

Entidades no identificadas pertenecientes a Orthocladini.

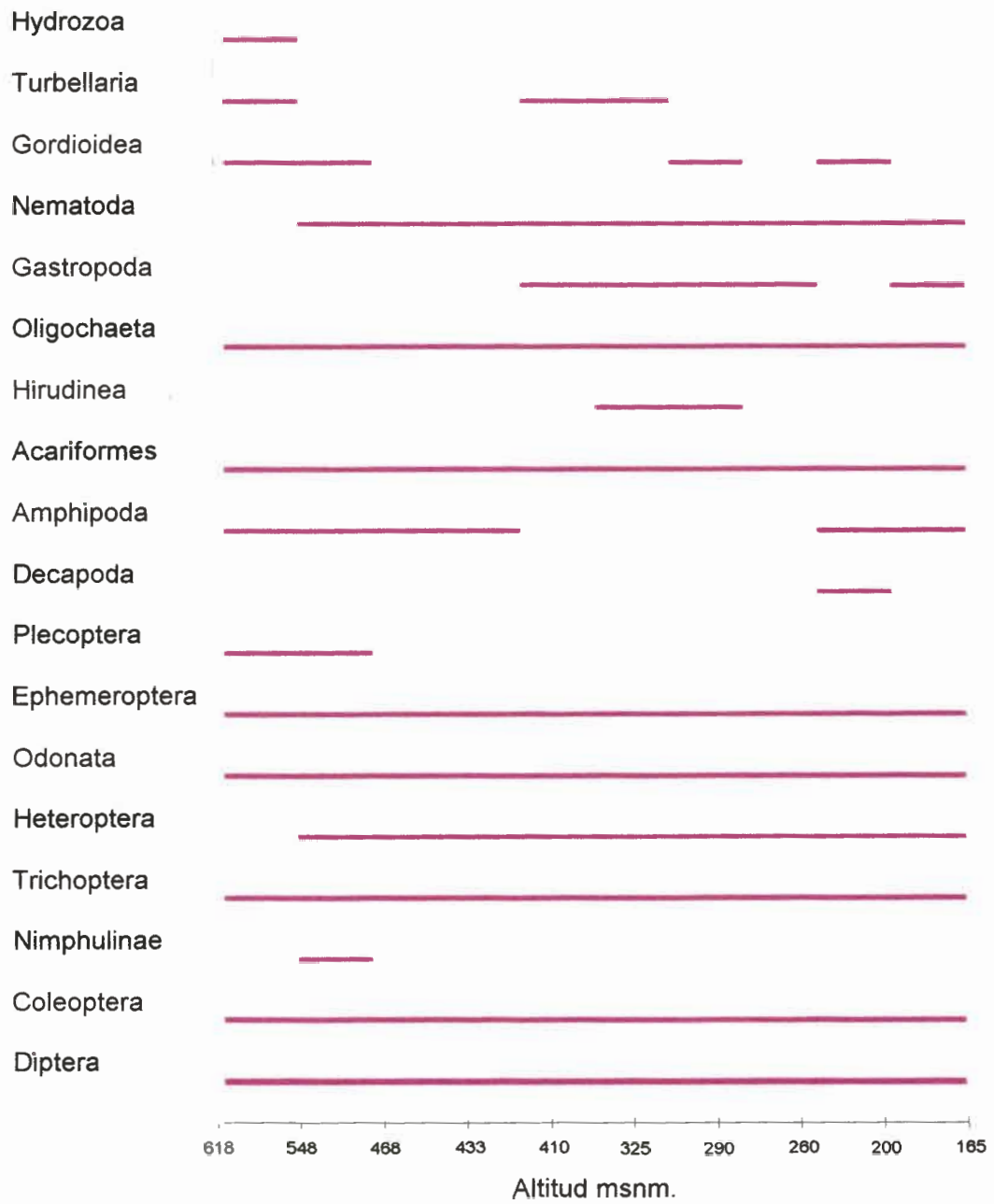


Fig. 7: Distribución altitudinal de los grandes grupos de invertebrados del bentos en la cuenca Chocancharava.

Tabla 5: Presencia-Ausencia de taxa en los sitios de muestreo. 1: Localidad conocida (Corigliano *et al.*, 1996); 1*: nueva cita; color: nueva cita para la cuenca del río Chocancharava.

Taxon	Sitios de Muestreo									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Hydra</i> sp	1*									
Tricladidae	1				1*	1*				
Gordioidea	1	1				1*	1		1	
Nematoda		1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*
<i>S. marmorata</i>					1*	1*	1*	1*	1*	1*
<i>Nais variabilis</i>	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*
<i>Chaetogaster</i> sp	1	1				1*	1*	1*	1*	1*
<i>P. aquiseta</i>		1*	1*	1		1*	1*		1*	1*
<i>O. serpentina</i>	1*	1*		1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*
<i>L. hoffmeisteri</i>		1*	1*	1	1*	1*	1*	1*	1*	1*
Lumbricidae	1*	1*		1*				1*	1*	1*
Glossiphoniidae						1*	1*			
Hydrachnida	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*
<i>Hyalella curvispina</i>	1*	1*	1*	1					1*	1*
<i>Macrobrachium borelii</i>									1	
<i>Aegla uruguayana</i>									1*	
<i>Acroneuria</i> sp.	1	1								
Perlidae							1*		1*	
<i>Baetis</i> sp. 1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Baetis</i> sp. 2	1*	1	1*				1*			
<i>Baetodes</i> sp.	1	1*								
<i>Camelobaetidium penai</i>	1	1	1	1*	1*					
<i>Paracloeodes?</i> sp.1		1	1	1	1	1	1	1	1	1
<i>Paracloeodes?</i> sp.2									1*	1*
<i>Caenis</i> sp.	1	1	1	1*	1*	1*		1*	1*	1*
<i>Leptohyphes</i> sp.1	1	1	1	1	1					
<i>Leptohyphes</i> sp.2							1*	1*	1*	1*
<i>Tricorythodes popayanicus</i>	1	1	1*		1*		1*			1
<i>Farrodes</i> sp.	1	1			1*					
<i>Homoeoneuria</i> sp.								1*	1	1
Polymitarsidae									1*	1*
Agrionidae			1				1		1	
Coenagrionidae	1	1*	1*			1*	1	1*	1	
Aeshnidae		1	1*							
<i>Phyllocydia</i> sp.			1*			1*	1*	1*	1*	1*
<i>Progomphus</i> sp.			1*	1	1	1*	1*	1*		1*
Libellulidae		1*	1*				1*	1*	1*	1*
<i>Belostoma elegans</i>			1*	1	1	1	1	1	1	1*
<i>Neoplea (N) maculosa</i>							1	1	1	
<i>Buena fuscipennis</i>										1*
<i>S. (T) denseconscripta</i>		1*				1	1	1		1
<i>Sigara (T) platensis</i>							1			
<i>Sigara (T) rubyae</i>						1*	1			1
<i>Trichocorixa mendozana</i>							1*			1
<i>Chimarra</i> sp.	1	1								
<i>Smicridea</i> sp.	1	1	1							
<i>Oxyethira</i> sp.	1	1	1							
<i>Ochrotrichia</i> sp.	1	1	1*		1*					

Continúa

Tabla 5 (Continuación): Presencia-ausencia de taxa en los sitios de muestreo. 1: localidad conocida (Corigliano et al; 1996). 1*: nueva cita respecto a Corigliano et al. (1996); color: nueva cita para la cuenca del río Chocancharava.

Taxon	Sitios de Muestreo									
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Neptopsyche</i> sp.	1	1	1	1	1	1*	1	1	1	1
<i>Marilia</i> sp.	1	1								
Nimphulinae	1	1								
<i>Halipus</i> sp.							1			
<i>Hydrocanthus</i> sp.							1			
<i>Suphisellus</i> sp.							1	1	1*	1*
<i>Desmopachria</i> (N.) sp				1			1*	1*		
<i>Liodesus</i> sp			1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*
<i>Laccophilus</i> sp.	1							1*	1*	1*
<i>Lancetes waterhousei</i>					1*					1*
Colymbetini			1*							
<i>Rhantus</i> sp				1*						
<i>Thermonectus</i> sp			1*							
<i>Berosus pallipes</i>					1*	1*	1*	1*		
<i>Berosus pedregalensis</i>						1*	1*			
<i>Berosus patruelis</i>							1*			
<i>Berosus</i> sp.							1*			
<i>Enochrus</i> (<i>Methridius</i>) sp					1	1*	1*	1*	1*	1*
<i>Tropisternus</i> (T.) l. <i>limbatus</i>							1*			
<i>Tropisternus</i> (T.) <i>setiger</i>							1*			1*
<i>T. (S.) scutellaris</i>							1*			
<i>Gymnochthebius</i> sp.						1*	1*	1*	1*	1*
Heterocerini					1					1
Elmidae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
"Limoninae" sp.1	1*	1*	1*	1*		1*	1*	1*		
"Limoninae" sp.2	1*									
"Limoninae" sp.3			1*			1*		1*	1*	1*
Psychodidae						1	1	1	1	1
<i>Simulium wolffugeli</i>	1*	1*	1*						1	1
<i>Simulium</i> sp				1	1	1*				1*
Ceratopogonidae	1		1					1*	1*	
Dolichopodidae			1	1		1	1*	1*		
Ephydriidae			1	1	1	1	1	1*	1*	1*
<i>Pentaneura</i> sp	1	1	1	1	1	1*	1*	1*	1*	1*
<i>Polypedilum</i> sp	1	1	1	1	1	1*	1*	1*	1*	1*
<i>Dicrotendipes</i> sp	1	1	1*		1		1*	1*	1*	1*
<i>Chironomus</i> sp						1	1	1*	1*	1*
<i>Parachironomus</i> sp							1*			
<i>Cryptochironomus</i> sp			1*							
<i>Pseudochironomus</i> sp	1		1*		1				1*	
<i>Cladotanytarsus</i> sp		1*								
<i>Micropsectra</i> sp	1	1	1*	1		1*	1*	1*	1*	1*
<i>Corynoneura</i> sp	1	1	1*					1*	1*	1*
<i>Thienemanniella</i> spp	1	1	1	1	1	1*	1*	1*	1*	1*
<i>Orthocladius</i> spp	1	1*	1*	1	1	1*	1*	1*	1*	1*

Tabla 6: Valores medios ($\pm 1Ds.$) de las densidades bentónicas, para cada período hidrológico, en las estaciones de muestreo de la cuenca Chocancharava.

Estación	Densidad bentónica (n° ind.10')					
	Aguas altas		Aguas bajas		x	
1	32642.50	± 3448.5 (n=2)	37609.14	± 19493.5 (n=2)	35125.82	± 14216.6 (n=4)
2	29881.70	± 9135.9 (n=2)	37837.71	± 13639.6 (n=2)	33859.71	± 12270.9 (n=4)
3	6107.59	± 4681.8 (n=2)	15968.36	± 19208.1 (n=2)	11038.03	$\pm 14931,0$ (n=4)
4	8469.88	± 4806.1 (n=2)	14849.81	± 10686.2 (n=2)	11659.85	± 8878.2 (n=4)
5	10109.69	± 638.0 (n=2)	12012.00	$\pm 180,6$ (n=2)	11060.84	± 1304.6 (n=4)
6	2246.31	± 1055.7 (n=2)	20117.96	± 11434.0 (n=2)	11182.13	± 12073.8 (n=4)
7	2905.91	± 648.1 (n=2)	52618.54	± 9693.1 (n=2)	27762.22	± 25788.1 (n=4)
8	2463.50	± 1505.2 (n=2)	31278.16	± 10907.6 (n=2)	16870.83	± 16376.6 (n=4)
9	1413.76	± 206.8 (n=2)	5352.92	± 1864.1 (n=2)	3383.34	± 603.5 (n=4)
10	1995.13	± 1039.7 (n=2)	9880.67	± 1999.0 (n=2)	5937.90	± 4252.5 (n=4)

7. 2. 2. Estructura de las comunidades bentónicas

7. 2. 2. 1. Densidad bentónica

Los valores medios de la densidad bentónica disminuyeron desde las sierras a los tramos de llanura, a excepción de las estaciones 7 y 8 (Tabla 6). En la localidad 7 ubicada inmediatamente río abajo de un desagüe cloacal, los valores se incrementaron nuevamente. En este sitio, durante el período de aguas bajas de 1994 se observó la densidad instantánea más alta (62.311,66 ind./10') debido al aumento de nemátodos y algunas especies de oligoquetos y quironómidos.

Arthropoda fue el phylum con densidades bentónicas más elevadas en todos los sitios, salvo para las localidades situadas aguas abajo del efluente cloacal (estaciones 6, 7 y 8) donde los anélidos y los nemátodos fueron más abundantes, especialmente en los muestreos de aguas bajas (Fig. 8). Los insectos contribuyeron con un porcentaje medio del 82,24 % de la densidad total. Entre las estaciones 1 y 5 un único orden, Ephemeroptera aportó el 80 % de la entomofauna pero a partir del sitio 6 fue superado por Diptera, especialmente Chironomidae. Los tricópteros y los coleópteros fueron más abundantes en los tramos serranos, y los heterópteros y odonatas en la llanura. Las densidades bentónicas de cada taxon colectado en las localidades de muestreo 1, 2 y 3 se analizaron mediante la prueba de Kruskal-Wallis y se hallaron diferencias significativas entre las distribuciones de los tres sitios para *Chaetogaster sp.*, *Ophidonais serpentina*, *Paracloeodes sp.*, *Leptohyphes sp.*, *Tricorythodes sp.*, *Chimarra sp.*, *Desmopachria (N) sp.*, *Corynoneura sp.* y Orthocladini (Tabla 7).

En cada una de las localidades las densidades de los meses de aguas bajas fueron superiores con una máxima de 52.618,54 ind./10' en la estación 7. Durante las aguas altas los mayores valores fueron de 32.642,50 ind./10' y 29.881,70 ind./10' para las estaciones 1 y 2, respectivamente (Fig. 9). La

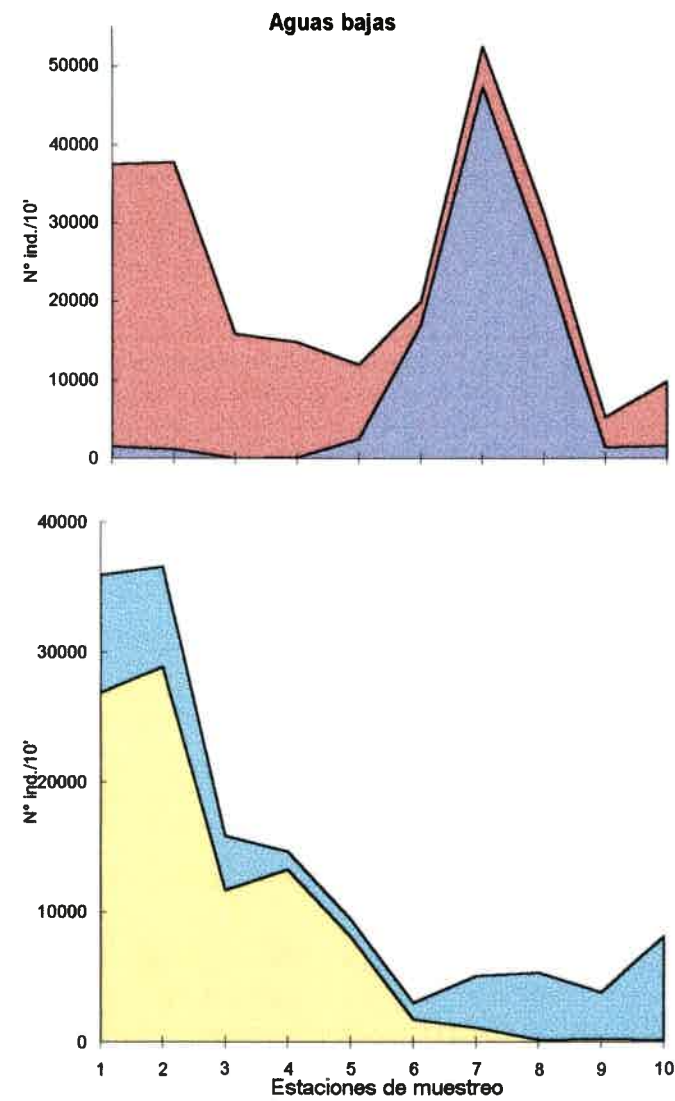
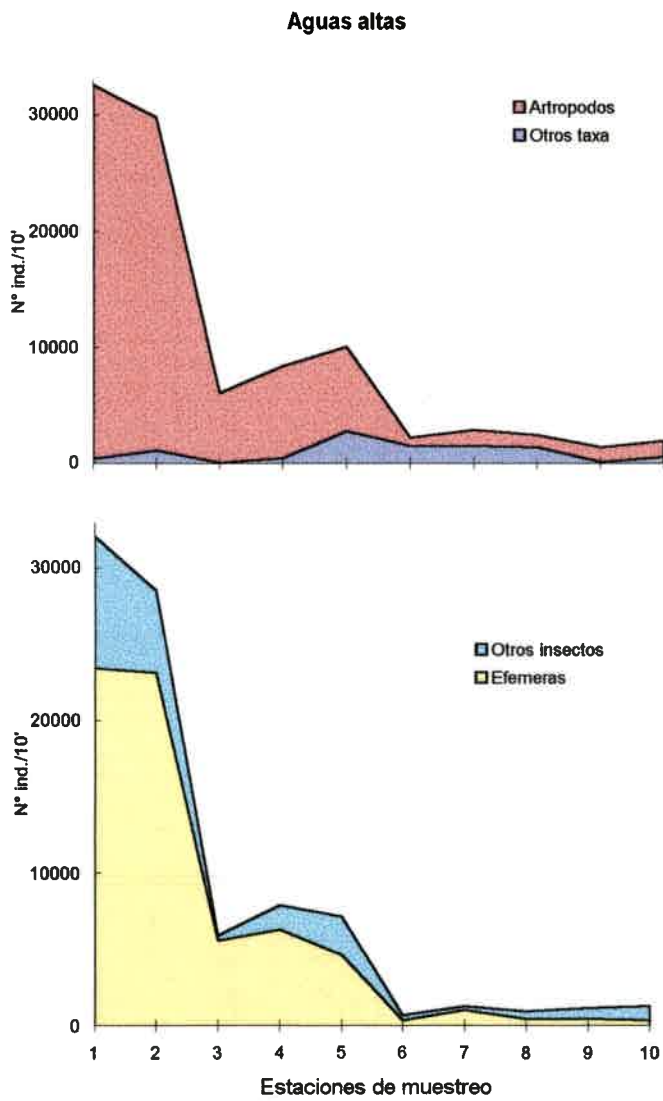


Fig. 8: Variación de las densidades bentónicas medias de los grandes taxa, en los sitios y períodos estudiados.

Tabla N° 7. Densidades medias de los taxa en la fracción bentónica (n° ind./10') y derivante (n° ind/100 m³) de las estaciones 1, 2 y 3.
Solo se han considerado los taxa que superan el 1% de las densidades totales de cada muestra.

	Bentos				Deriva				Bentos-deriva
	Estación 1	Estación 2	Estación 3	K-w ⁽¹⁾	Estación 1	Estación 2	Estación 3	K-w ⁽¹⁾	K-s ⁽²⁾
Gordioidea	0.33	0.93	0.00	n.s.	2.00	13.46	6.20	n.s.	***
<i>Nais variabilis</i>	275.00	468.33	31.25	n.s.	15.50	183.49	220.21	n.s.	n.s.
<i>Chaetogaster</i> sp	74.40	47.68	0.00	*	9.88	20.11	43.53	n.s.	***
<i>Pristina aequiseta</i>	0.00	608.09	33.25	n.s.	0.00	149.14	86.41	*	**
<i>Ophidonais serpentina</i>	413.08	23.68	0.00	*	36.25	94.17	1.21	n.s.	***
Hydrachnida	63.68	102.40	2.00	n.s.	9.00	6.47	99.41	n.s.	**
<i>Baetis</i> sp ₁	8166.08	8070.50	4706.07	n.s.	536.50	1946.94	1214.90	*	n.s.
<i>Baetis</i> sp ₂	350.00	2323.90	147.03	n.s.	26.25	411.29	36.06	**	n.s.
<i>Camelobaetidius penai</i>	2475.58	1525.50	38.95	n.s.	299.75	100.63	110.74	n.s.	*
<i>Paracloeodes</i> sp	0.00	903.08	3327.06	*	0.00	429.28	1831.27	***	*
<i>Caenis</i> sp	12.15	412.52	7.50	n.s.	11.88	157.20	22.10	*	n.s.
<i>Leptohyphes</i> sp	12883.33	10346.22	280.45	*	108.88	223.37	10.02	***	***
<i>Tricorythodes</i> sp	1234.53	2340.19	171.48	*	33.63	223.47	111.69	**	**
<i>Chimarra</i> sp	354.68	51.58	0.00	*	2.00	0.00	0.00	*	***
<i>Marilya</i> sp	138.65	308.75	0.00	n.s.	8.50	0.21	0.00	*	***
<i>Desmopachria</i> (N.) sp	1536.90	0.00	0.00	*					
Elmidae	0.00	611.33	96.83	n.s.	18.75	17.10	10.29	n.s.	**
<i>Simulium wolffugeli</i>	1711.90	880.50	123.39	n.s.	75.00	118.33	48.22	n.s.	***
<i>Pentaneura</i> sp	98.98	421.42	396.83	n.s.	13.50	38.76	35.44	n.s.	*
<i>Polypedilum</i> sp	2393.45	1066.58	239.01	n.s.	42.38	168.10	48.28	n.s.	**
<i>Dicrotendipes</i> sp	77.38	100.00	0.25	n.s.	10.25	82.26	0.00	n.s.	***
<i>Micropsectra</i> sp	41.68	330.33	93.12	n.s.	19.00	33.17	87.15	n.s.	***
<i>Corynoneura</i> sp	98.20	95.75	2.50	*	23.00	33.78	2.68	n.s.	*
<i>Thienemanniella</i> spp	968.45	2130.50	1115.26	n.s.	94.88	574.11	249.54	n.s.	***
Orthocladini	493.93	105.25	10.25	*	35.38	198.01	115.82	n.s.	n.s.

(1) K-w; Test de Kruskal-Wallis para diferencia entre los tres sitios: * p< 0.05; ** p< 0.01; *** p<0.001.

(2) K-s; Test de Kolmogorov-Smirnov para diferencia entre bentos y deriva: * p< 0.05; ** p< 0.01; *** p<0.001.

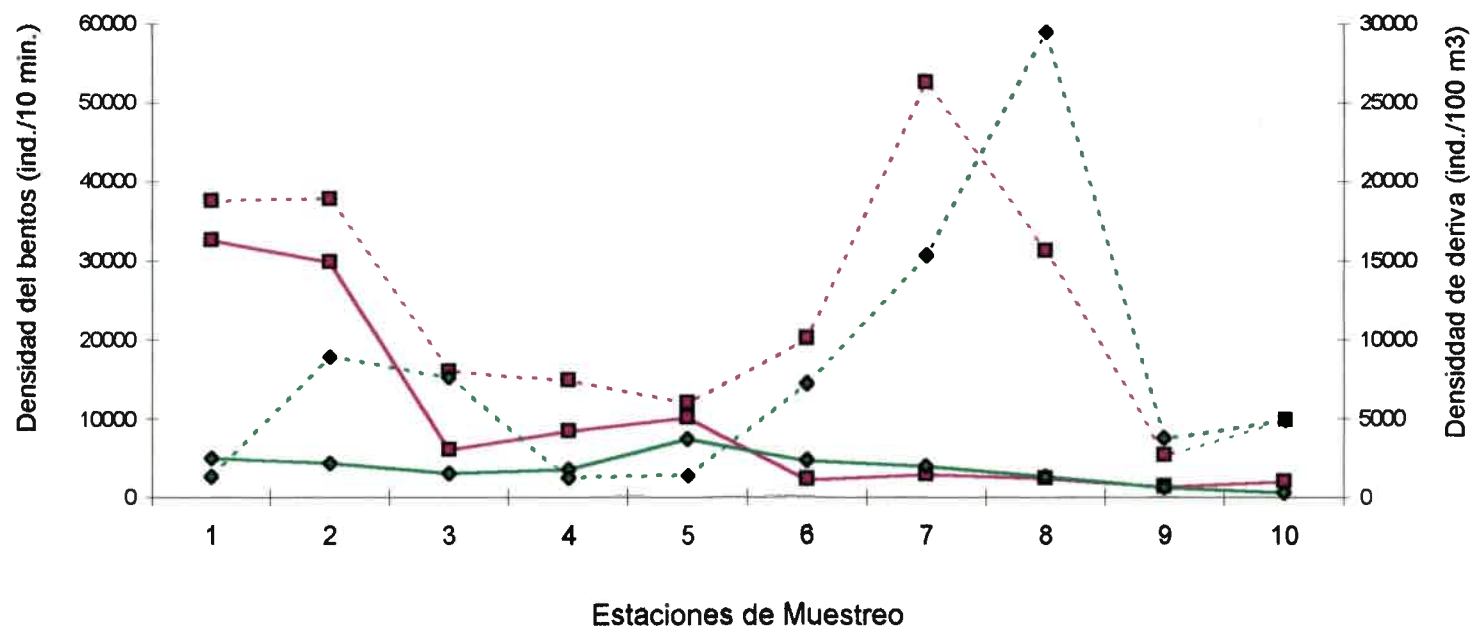


Fig. 9: Densidad media en los sitios de muestreo de la cuenca Chocancharava.

Bentos aguas altas: —■— ; bentos aguas bajas - - - ■ - - - ; deriva aguas altas —◆— ; deriva aguas bajas - - - ◆ - - -

prueba de Kolmogorov-Smirnov mostró diferencias significativas entre las distribuciones de las densidades totales de aguas altas y aguas bajas (K-S = 1,74; $p = 0,0047$). Sin embargo, en los sitios 1, 2 y 3 se analizaron estadísticamente las abundancias de cada taxa registrado, en ambas condiciones de caudal, y no se hallaron diferencias significativas entre las distribuciones en los períodos de aguas altas y bajas (Prueba de Kolmogorov-Smirnov, $p < 0,05$).

7. 2. 2. Riqueza y diversidad.

Los promedios de riqueza taxonómica S y de D_{Mg} fueron de 23,5 y 2,5 respectivamente. Durante las épocas de elevado caudal ambos índices disminuyeron desde los tramos del *ritron* a los primeros tramos del *potamon* y aumentaron nuevamente a partir de la estación 6 (Fig. 10). En este período, el sitio 5 tuvo los menores valores, mientras que el mayor número de taxa se halló en el sitio 1 y el mayor D_{Mg} en las estaciones 7 y 8. Durante los meses de aguas bajas S y D_{Mg} fueron superiores a los de aguas altas en la mayoría de las estaciones, hallándose los mayores valores en las estaciones 7 y 9. El índice de diversidad H' y el índice de uniformidad promedio para todas las estaciones estudiadas fueron de 1,7 y 0,5 respectivamente. Ambos períodos muestreados presentaron valores semejantes excepto en las estaciones 3, 7 y 8, donde los registros durante la época de aguas bajas descendieron como consecuencia de la elevada abundancia relativa de *Baetis sp₁* y *Paracloeodes sp₁* en el primer sitio, y de nemátodos y *Nais variabilis* en los dos últimos.

7. 2. 3. Clasificación y ordenación de las comunidades bentónicas.

El promedio del índice de similitud de Jaccard basado en los datos de presencia-ausencia fue del 59 %. En el dendrograma resultante, las dos

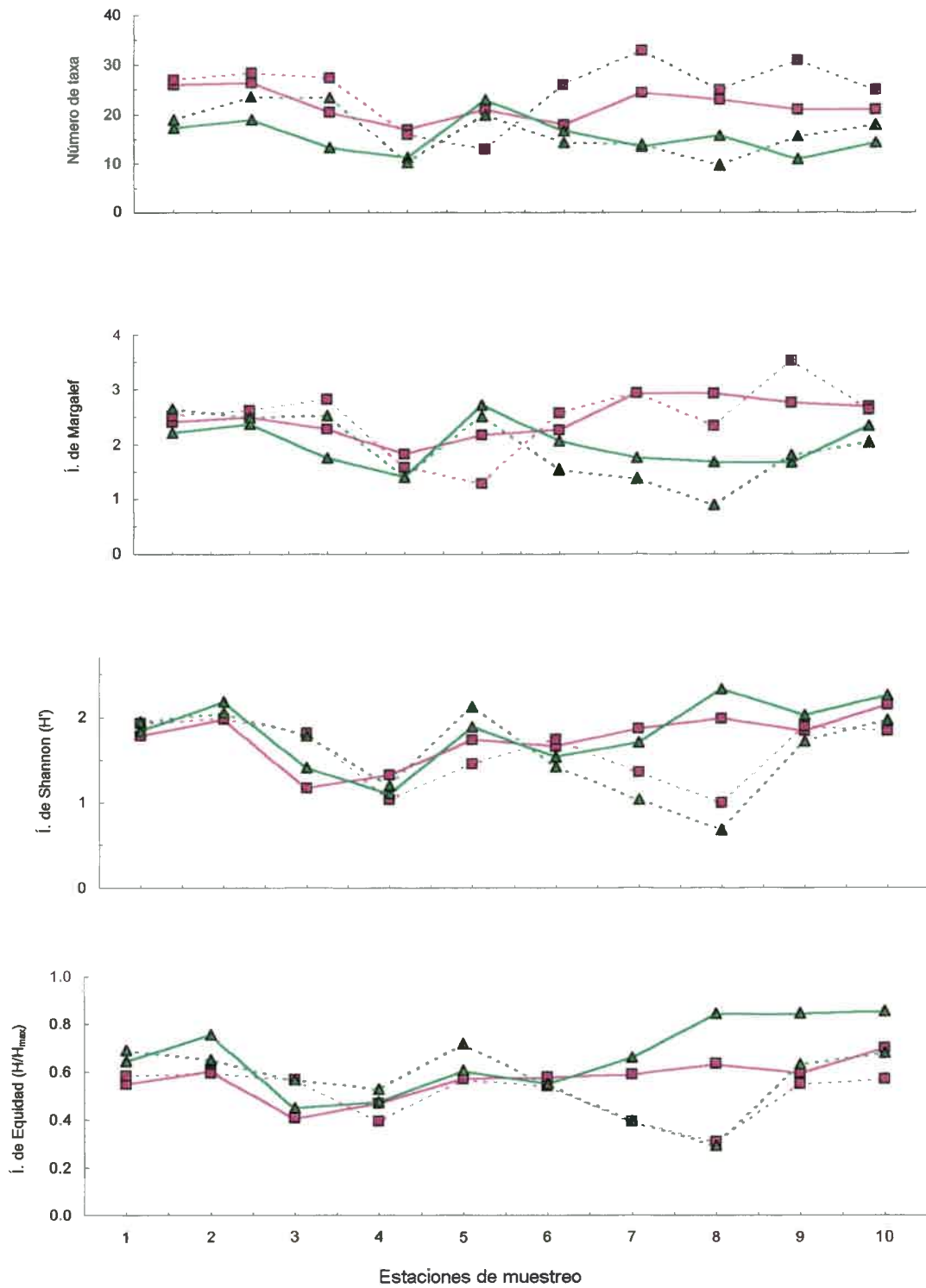


Fig. N° 10: Variación de los valores medios de riqueza, diversidad y equidad en el bentos y la deriva durante los dos períodos muestreados.
 Bentos aguas altas (—■); bentos aguas bajas (- - ■); deriva aguas altas (—▲); deriva aguas bajas (- - ▲).

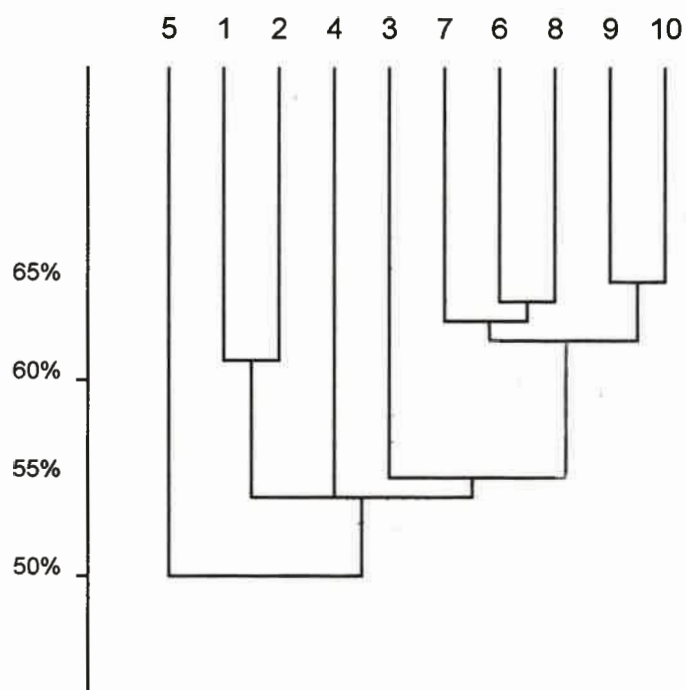


Fig. 11: Dendrograma de similitud cualitativa entre los sitios de muestreo de la cuenca Chocancharava en base a los datos de bentos.

localidades de mayor altitud tuvieron una coincidencia mayor al 60 % (Fig. 11). Otro grupo, con porcentajes semejantes, estuvo constituido por las estaciones de los tramos potámicos 6, 7, 8, 9 y 10. Las localidades 3 y 4 se ubicaron entre los dos grupos anteriores y la 5 resultó segregada de todas las restantes.

La aplicación de TWINSpan a las muestras de bentos indicó que el primer nivel de clasificación fue determinado por las densidades de *Leptohyphes sp.1*, que separó dos grupos, uno con 6 muestras provenientes de las estaciones localizadas en los tramos de mayor altitud, y el otro con 14 muestras representativas de los tramos epipotámicos (Fig. 12). Las especies diferenciales y las indicadoras determinaron en las sucesivas divisiones la separación de 7 grupos. *Chimarra sp.* fue la especie indicadora que separó los grupos 1 y 2 en los que se observó un elevado porcentaje de Ephemeroptera (Fig. 13). En el primero, correspondiente a las estaciones 1 y 2, en ambas condiciones de caudal dominaron *Baetis sp.1*, *Camelobaetidius penai*, *Leptohyphes sp.1*, y *Tricorythodes sp.*, asociados con importantes densidades del tricóptero *Chimarra sp.*, de *Simulium sp.* y de Chironomidae (*Polypedilum sp.* y *Thienemanniella sp.*). El grupo 2 incluyó solamente el sitio 3 ubicado en la zona de piedemonte y se caracterizó por las elevadas densidades *Baetis sp.1*, *Paracloeodes sp.1*, *Thienemanniella sp.* y *Pentaneura sp.* El grupo 3 representó a las estaciones epipotámicas 4 y 5, con altas densidades de Ephemeroptera, principalmente *Paracloeodes sp.1*, de *Nais variabilis* y de *Polypedilum sp.* Los grupos 4.1 y 4.2 reunieron los sitios localizados aguas abajo del efluente cloacal y estuvieron asociados por las elevadas densidades de Oligochaeta, especialmente *Nais variabilis* y *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Chironomus sp.* y Nematoda, pero la presencia de *Pristina aquiseta* solo en el primero de los grupos actuó como especie indicadora de la separación. La presencia de varios taxa diferenciales y de *Leptohyphes sp.2* como especie indicadora originaron los grupos 5.1 y 5.2

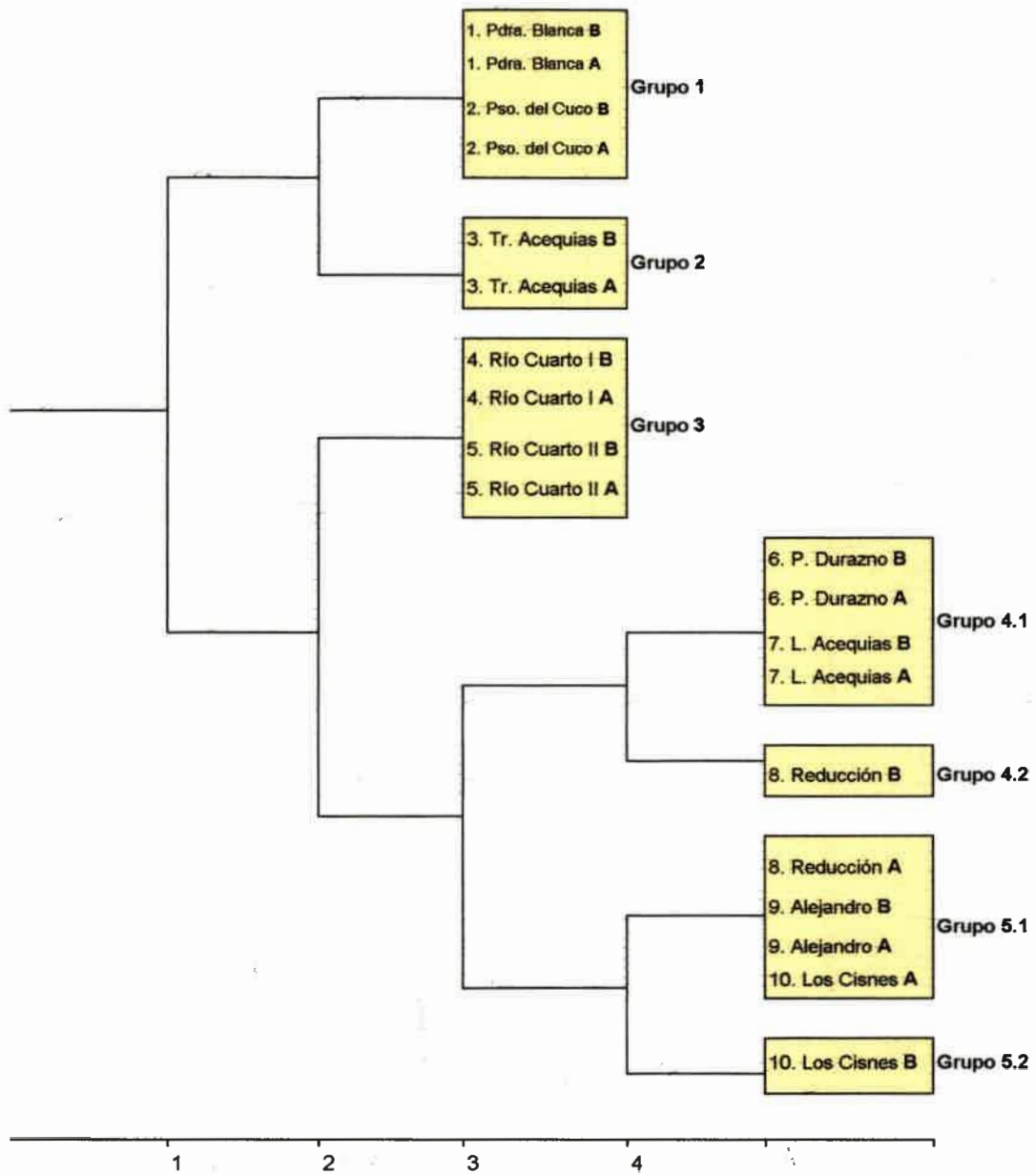


Fig. 12: Clasificación de la estaciones de muestreo resultante de la aplicación de TWINSpan a las muestras de bentos. A; aguas altas; B; aguas bajas.

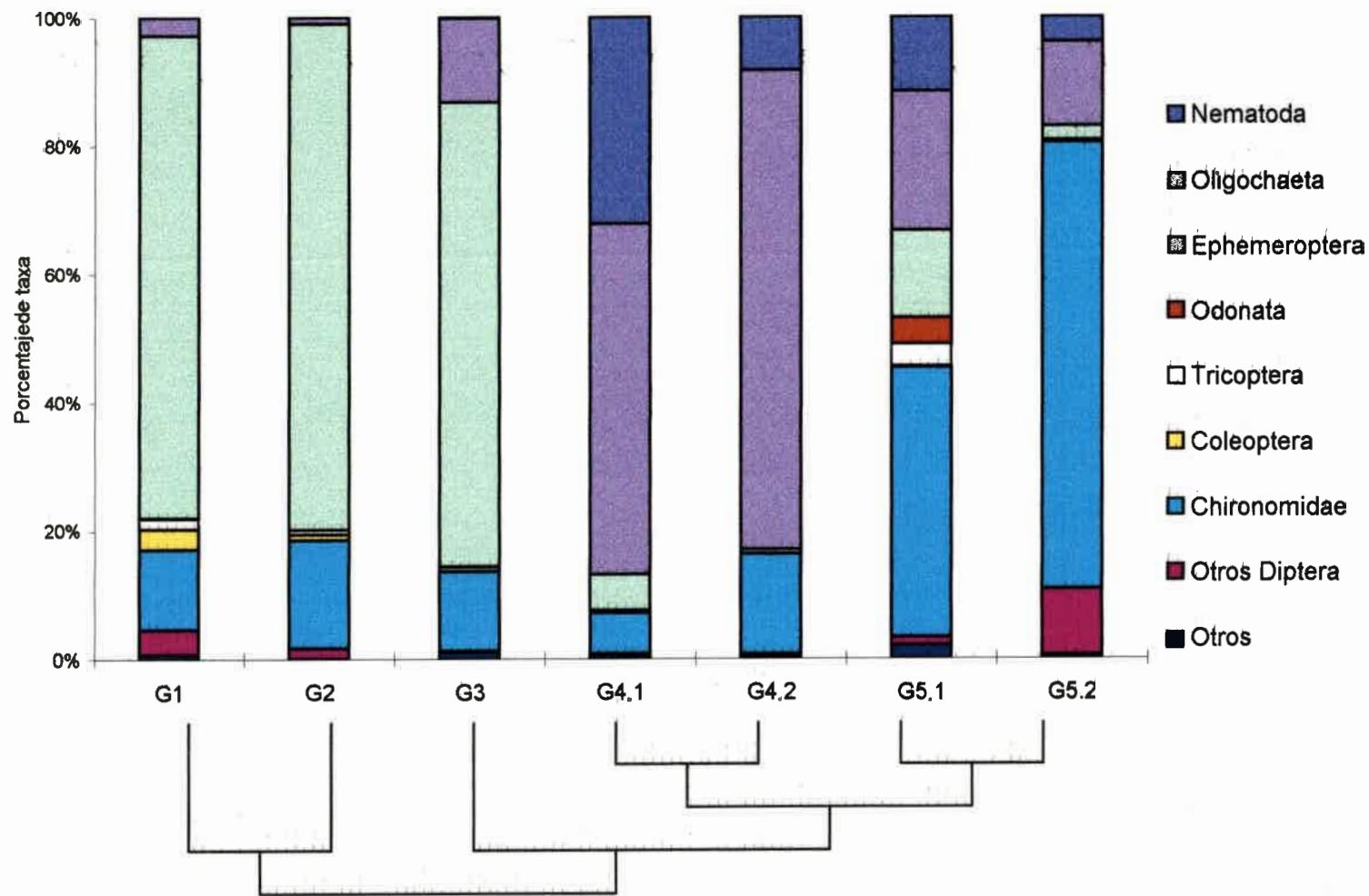


Fig. 13: Abundancia relativa de los principales taxa bentónicos en los grupos de sitios determinados por TWINSpan.

que compartieron la dominancia de *Chironomus sp.*, *Polypedilum sp.* y elevadas densidades de Oligoquetos.

Las muestras de aguas altas y de aguas bajas de cada sitio fueron clasificadas en el mismo grupo en todos los casos a excepción de los sitios 8 y 10 que se diferenciaron durante los períodos de menor caudal.

Las primeras tres divisiones de TWINSPAN correspondientes a la clasificación de los taxa bentónicos determinaron cuatro grupos principales (Fig. 14). En el grupo 1 se asoció la fauna característica de tramos serranos tales como *Camelobaetidium penai*, *Baetodes sp.*, *Farrodes sp.*, *Leptohyphes sp.*₁, *Tricorythodes sp.*, *Chimarra sp.*, *Smicridea sp.*, *Marilia sp.*, *Simulium sp.*, *Corynoneura sp.* La segunda agrupación reunió a los taxa típicos de tramos pedemontanos como *Caenis sp.*, Coenagrionidae, Elmidae, *Pentaneura sp.*, *Dicrotendipes sp.*, *Micropsectra sp.* y *Orthocladius sp.*₃. Los dos asociaciones restantes correspondieron a organismos típicos de llanura. El grupo 3 estuvo representado por *Nais variabilis*, *Chaetogaster sp.*, *Pristina aequiseta*, *Paracloeodes sp.*₁, *Neptopsyche sp.*, *Pseudochironomus sp.*, y por especies de amplia distribución tales como *Baetis sp.*₁, *Thienemanniella sp.*, *Polypedilum sp.* El último grupo determinado por la clasificación reunió organismos asociados a ambientes con contaminación orgánica (Nematoda, *Limnodrilus hoffmeisteri*, Psychodidae, *Chironomus sp.*) o tramos con sedimento fino y menor velocidad de corriente (*Stenophysa marmorata*, *Ophidonais serpentina* *Leptohyphes sp.*₂, *Homoeoneuria sp.*, *Phyllocycla sp.*, *Progomphus sp.*).

Los autovalores y el porcentaje de la varianza acumulado para los cuatro ejes determinados por la aplicación de DCA y PCA a los datos de bentos se presentan en la tabla 8. Los cuatro primeros autovalores resultantes de la aplicación de DCA explicaron el 56 % de la varianza, mientras los autovalores del PCA totalizaron el 72 %. Por este motivo se desestimaron los resultados

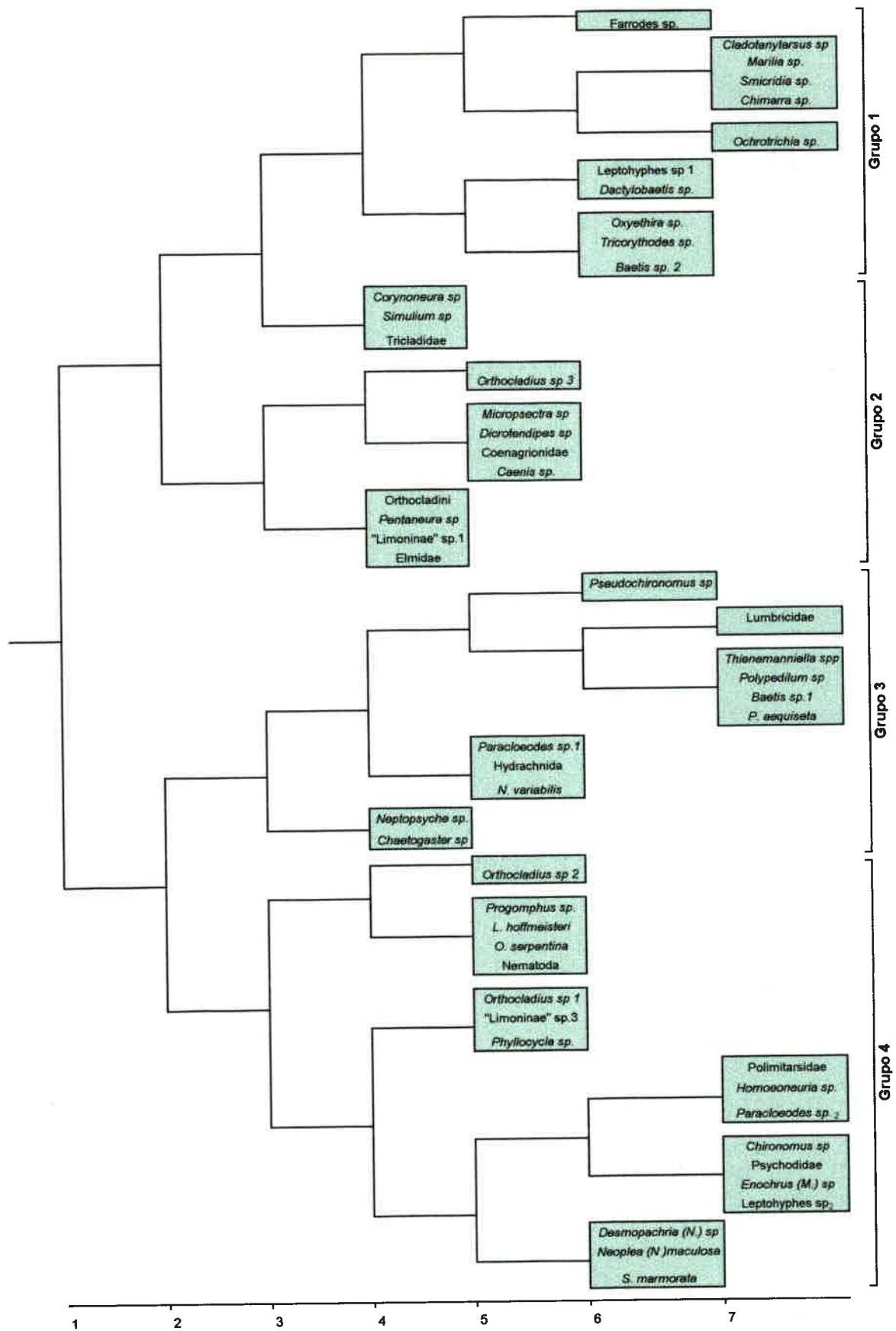


Fig. 14: Clasificación de los taxa bentónicos resultantes de la aplicación de TWINSPLAN.

Tabla 8: Autovalores y porcentaje de varianza acumulado para los 4 ejes de la ordenación de las muestras de bentos y de deriva, mediante la aplicación de DCA y PCA.

		Eje 1	Eje 2	Eje 3	Eje 4	Total
<u>Bentos</u>						
DCA (Decorana)	Autovalores	0.380	0.097	0.052	0.030	
	% acumulado	0.380	0.477	0.529	0.559	0.559
PCA (Canoco)	Autovalores	0.423	0.130	0.098	0.069	
	% acumulado	0.423	0.553	0.651	0.720	0.720
<u>Deriva</u>						
DCA (Decorana)	Autovalores	0.356	0.085	0.057	0.029	
	% acumulado	0.356	0.441	0.498	0.527	0.527
PCA (Canoco)	Autovalores	0.356	0.149	0.122	0.073	
	% acumulado	0.356	0.505	0.627	0.700	0.700

de este análisis y se utilizó solamente el análisis de PCA para la interpretación de las ordenaciones.

La ordenación resultante de la aplicación de PCA a 20 muestras con 52 especies bentónicas y 19 variables, se presentan en las Figuras 15 y 16, que corresponden, respectivamente, los sitios (discriminados por período de muestreo) y los taxa para los dos primeros ejes de la ordenación. Sus autovalores fueron: 0,423 para la primer componente y 0,130 para la segunda, y representaron, ambos, el 55 % del total de la varianza. La correlación de Pearson entre los valores de los sitios y las variables ambientales (Tabla 9) posibilitan la explicación ecológica de las componentes. El primer eje estuvo positivamente correlacionado con la altitud, la pendiente y el sustrato, y negativamente con el ancho del cauce seco y del húmedo, el caudal, el número de orden, la longitud, la superficie de la cuenca, la conductividad, los sólidos disueltos y los sólidos sedimentables (todos los coeficientes son significativos para $p < 0,01$) (Fig. 17). El segundo eje se correlacionó positivamente con los valores de permanganato ($p < 0,01$) y negativamente con la velocidad de corriente, la profundidad y el caudal ($p < 0,05$).

Las dos primeras componentes determinaron la ordenación de los sitios en cuatro grupos (Fig. 15 y 17). Un grupo determinado por valores positivos del eje I y relacionado con los mayores valores de pendiente, altitud y sustrato, estuvo constituido por las estaciones 1 y 2 en ambas condiciones de caudal. El segundo grupo, reunido por valores más negativos del eje II, comprendió las estaciones 3, 4 y 5 de ambos períodos muestreados y se relacionó con la velocidad de corriente, la profundidad y el ancho del cauce húmedo. Los sitios 6 y 7, en aguas altas y bajas, y 8 y 9 en aguas altas se segregaron en un tercer grupo con valores negativos respecto al eje I. Las variables abióticas que determinaron esta ordenación fueron la superficie de la cuenca y los sólidos sedimentables. La cuarta agrupación, constituida por las estaciones 8 y 9 de aguas bajas y la 10 en ambas condiciones de caudal,

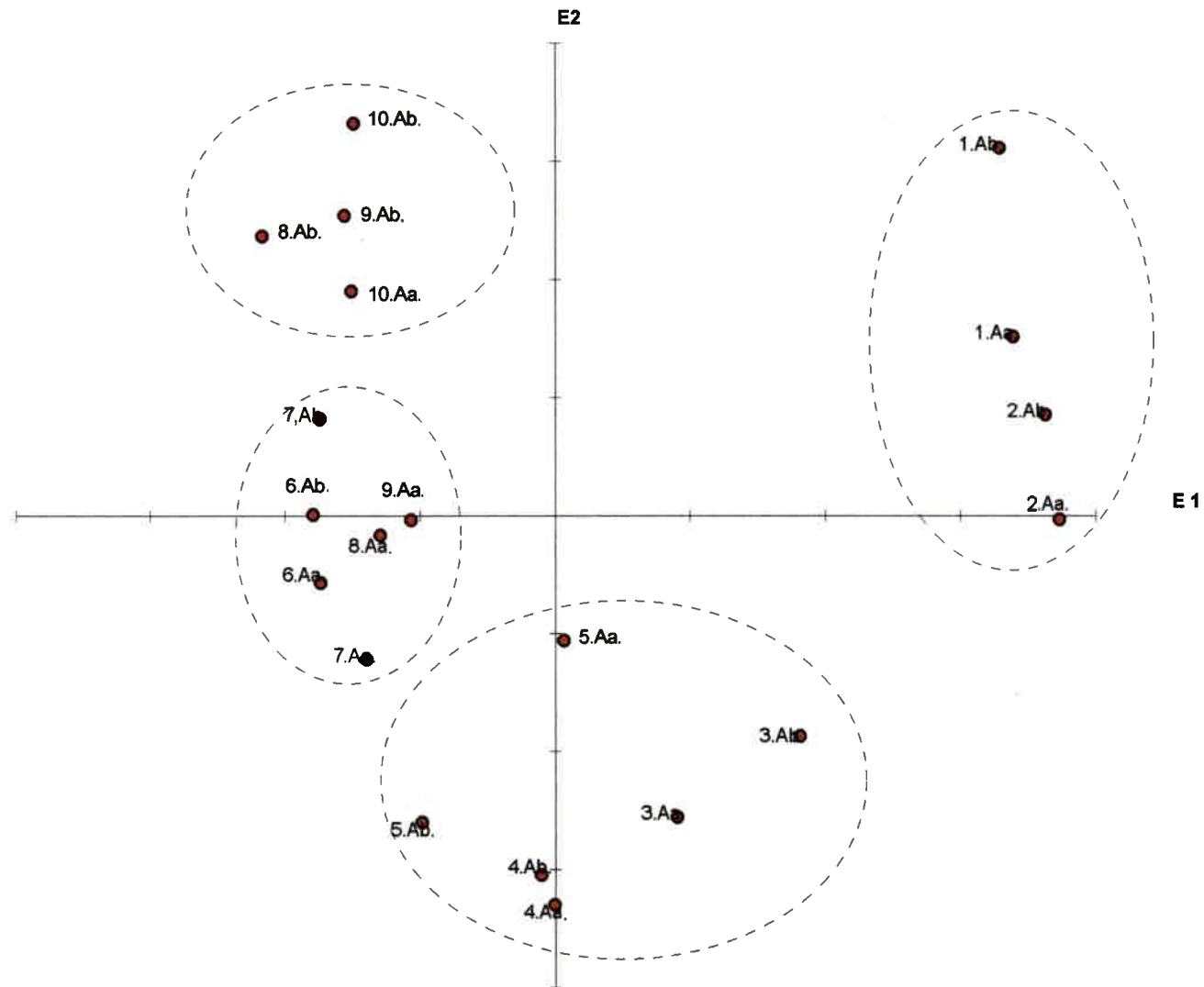


Fig. 15: Ordenación de las estaciones de muestreo, según los organismos bentónicos, en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA).



Fig. 16: Ordenación de los taxa, según los organismos bentónicos, en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA).

Tabla 9: Coeficientes de correlación de (r) de Pearson entre los parámetros ambientales y los ejes del PCA aplicado a los valores de bentos. * = p < 0.05; ** = P < 0.01.

Parámetros	AX1	AX2	AX3	AX4
				*
Altitud (msnm)	0.891 **	-0.242	0.147	0.272
Pendiente (m.Km-1)	0.829 **	0.225	0.003	0.433
Ancho de cauce seco (m)	-0.691 **	-0.111	0.360	-0.027
Ancho de cauce húmedo (m)	-0.602 **	-0.373	-0.064	-0.231
Velocidad de corriente (cm.seg-1)	0.343	-0.512 *	0.013	0.079
Profundidad media (cm)	-0.293	-0.052 *	0.256	0.264
Caudal (1) (m3.seg-1)	-0.633 **	0.456 *	-0.298	-0.425 *
Número de orden	-0.877 **	-0.341	-0.075	-0.194
Longitud (km.)	-0.773 **	0.395	-0.281	-0.309
Superficie de la cuenca (km2)	-0.811 **	-0.050	-0.006	-0.455 *
Sustrato	0.776 **	-0.240	0.260	0.332
Temperatura del agua (° C)	-0.107	-0.029	0.425	-0.052
pH	-0.237	0.331	0.235	0.242
Conductividad 20° C (µS.cm-1)	-0.755 **	0.425	-0.154	-0.256
Sólidos disueltos (ppm)	-0.814 **	0.391	-0.159	-0.194
Sólidos suspendidos 24 hs.(c3.l-1)	-0.797 **	0.291	-0.170	-0.154
Redox	0.104	0.350	0.451 *	0.027
DQO	-0.182	0.242	-0.101	-0.065
Permanganato	-0.026	0.676 **	0.256	-0.023

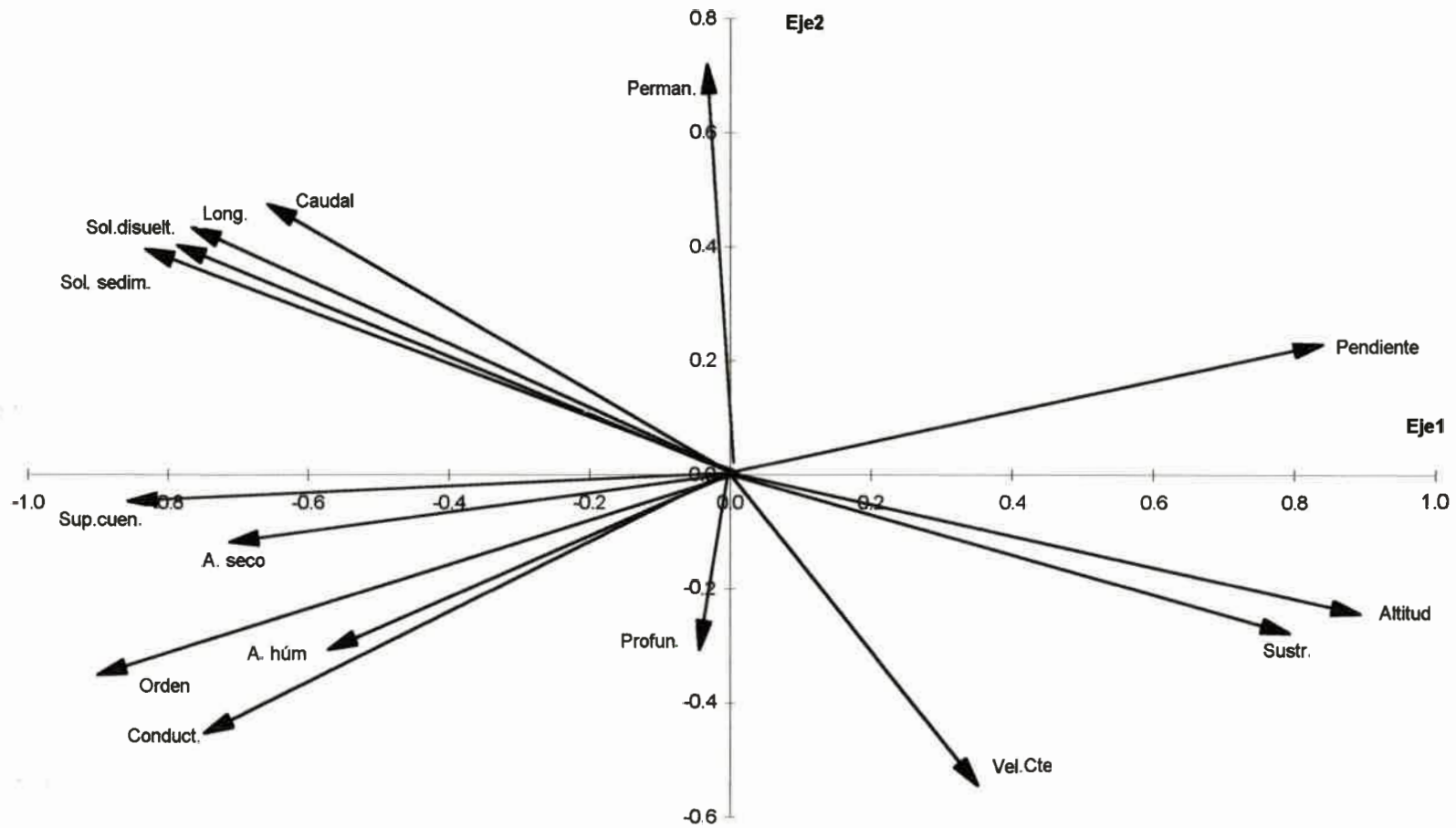


Fig. 17: Ordenación de las variables, según los organismos bentónicos, en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA).

estuvo relacionada con valores negativos del primer eje y los mayores valores del eje II, espacio donde los registros de caudal, de longitud, de permanganato y de sólidos disueltos fueron más elevados.

En la Figura 16 se presenta la ordenación de los taxa respecto a las dos primeras componentes principales. La distribución de las especies bentónicas en el espacio definido por los dos ejes fue muy semejante a la agrupación sugerida por TWISPAN. Los mayores valores del eje I se correspondieron con los taxa comprendidos en el grupo 1 de la clasificación, y reunió a especies que prefieren los tramos de mayor altitud y pendiente, con sustrato de granulometría gruesa y bloques, y mayor velocidad de corriente. Los taxa clasificados por TWISPAN en los grupos 3 y 4, se distribuyeron más cerca del cero del eje I; aquí se hallaron taxa característicos de los primeros tramos de llanura, donde el caudal, los sólidos sedimentables y disueltos y las variables mencionadas anteriormente alcanzaron menores registros. En este espacio también se ubicaron especies de distribución eurizonal, tales como *Nais variabilis*, *Baetis sp.1*, *Pentaneura sp.*, *Thienemaniella sp.*, *Polypedilum sp.*. Los taxa relacionados con valores altos de caudal, superficie de la cuenca, número de orden, sólidos disueltos y sedimentables y bajos registros de velocidad de corriente, altitud, pendiente y granulometría del sustrato se correspondieron con el grupo 4 de la clasificación por TWISPAN y con los menores valores de la primer componente del PCA.

7. 3. Macroinvertebrados derivantes.

7. 3. 1. Estructura de la fracción derivante.

7. 3. 1. 1. Densidad de deriva.

La mayoría de los taxa hallados en el bentos estuvo representado en la deriva a lo largo del perfil longitudinal de la cuenca (Fig. 18). Oligoquetos, ácaros, efemerópteros, tricópteros y dípteros fueron hallados en todas las

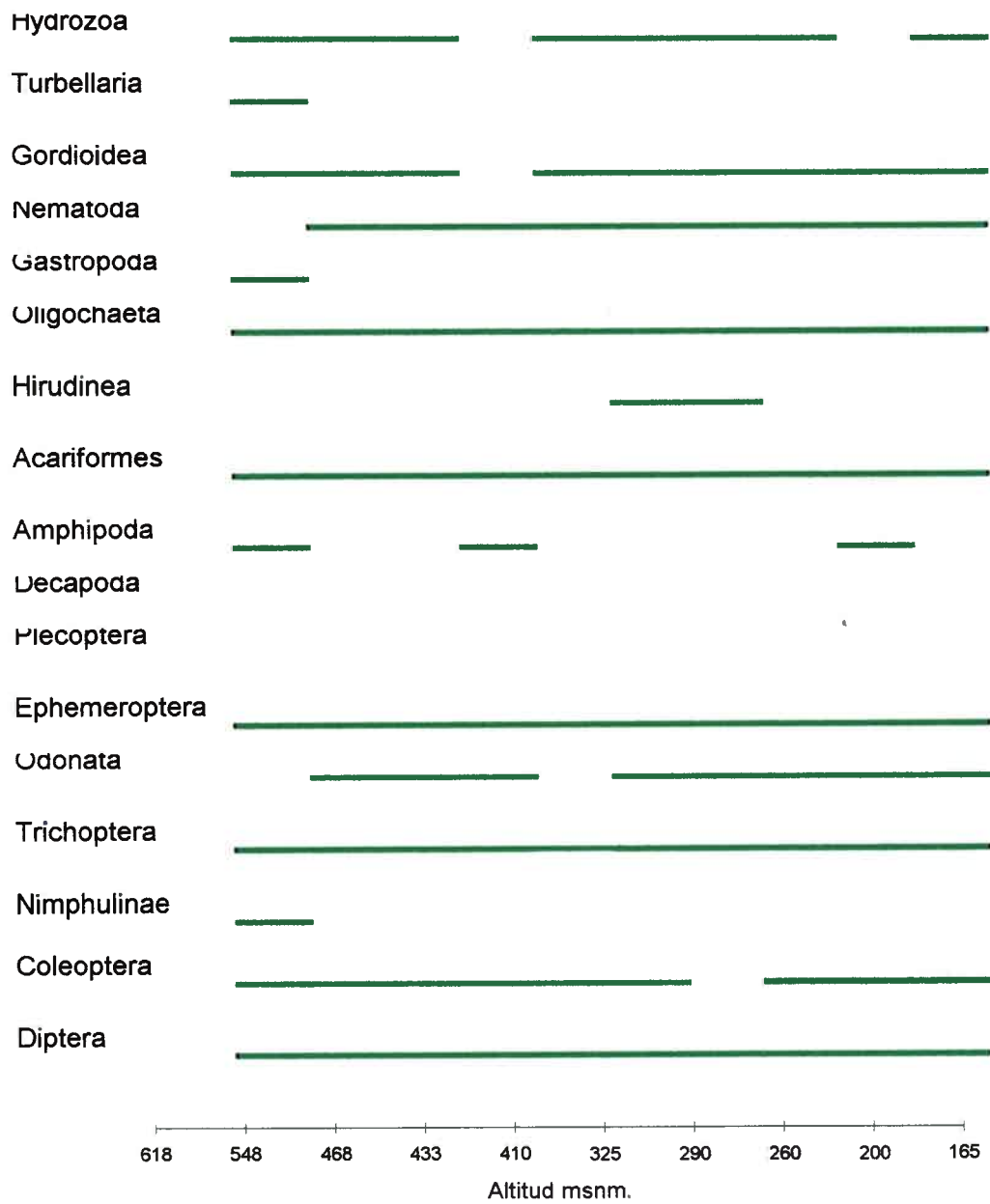
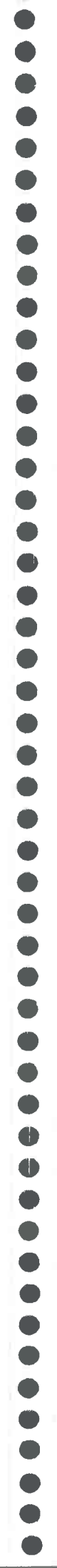


Fig. 18: Distribución altitudinal de los grandes grupos de invertebrados de la deriva en la cuenca Chocancharava.

Faint, illegible text, possibly bleed-through from the reverse side of the page.



altitudes. Hidrozoos, gordioideos, odonatos y coleópteros no se colectaron en la deriva de algunos sitios. Turbelarios, gasterópodos, hirudíneos y ninfúlidos se encontraron en escaso número y su distribución estuvo restringida a una o dos localidades. Decápodos y plecópteros que, en el bentos se hallaron en escaso número, no fueron encontrados en la deriva.

Las densidades medias de deriva fueron elevadas en los tramos de piedemonte (estaciones 2 y 3), descienden en los primeros tramos de llanura y se incrementaron nuevamente en la estación 8 donde se observó la mayor densidad media de deriva: 15.410,05 (Tabla 10). La densidad instantánea más elevada (47.473,24 ind/100 m³) se registró en el período de bajo caudal de 1994 en el sitio 8.

El análisis estadístico de los promedio de las estaciones 1, 2 y 3, en todas las fechas muestreadas, mostró que la distribución de las densidades del bentos fueron significativamente diferentes de las de deriva para 20 de los 25 taxa más abundantes. (Prueba de Kolmogorov-Smirnov: $P < 0,05$) (Tabla 7).

Se identificaron un total de 105 taxa de invertebrados derivantes. En los cuatro sitios de mayor altitud Arthropoda aporta más del 90 % de los derivantes, en la estación 5 los valores descienden a un 80 % y río abajo de este lugar Annelida y Nematoda fueron más abundantes especialmente en las estaciones situadas aguas abajo del efluente cloacal (Fig. 19). Entre los artrópodos Insecta contribuyó con un porcentaje medio superior al 90 % de la densidad total en todas las estaciones y Ephemeroptera fue más abundante en todas los sitios previos al efluente cloacal. A partir del sitio 6 los mayores porcentajes correspondieron a Diptera, especialmente Chironomidae. Al igual que en el bentos, Trichoptera y Coleoptera fueron más abundantes en los tramos serranos, y Heteroptera y Odonata en los sitios de llanura. La comparación entre las distribuciones de las densidades de deriva de los sitios 1, 2, y 3 indicó diferencias significativas a $p < 0,05$ en *Pristina aequiseta*,

Tabla 10: Valores medios (\pm 1Ds.) de las densidades de deriva, para cada período hidrológico en las estaciones de muestreo de la cuenca Chocancharava

Estación	Densidad de deriva (n° ind. 100m ⁻³)				
	Aguas altas		Aguas bajas		\bar{x}
1	2498.85	\pm 1448.4 (n=4)	1341.0	\pm 1136,1 (n=4)	1919.92 \pm 1424.6 (n=8)
2	2196.82	\pm 373.0 (n=4)	8926.8	\pm 1960.4 (n=4)	5561.79 \pm 3648.9 (n=8)
3	1553.10	\pm 1392.7 (n=4)	7629.82	\pm 1923.0 (n=4)	4591.46 \pm 3471.4 (n=8)
4	1786.97	\pm 1429.0 (n=4)	1253.69	\pm 1010.0 (n=4)	1520.33 \pm 1262.2 (n=8)
5	3753.18	\pm 889.1 (n=4)	1429.34	\pm 20.7 (n=4)	1429.34 \pm 1889.1 (n=8)
6	2344.27	\pm 911.7 (n=4)	7210.23	\pm 4971.0 (n=4)	4777.25 \pm 4323.2 (n=8)
7	2006.13	\pm 1481.8 (n=4)	15344.99	\pm 6837.7 (n=4)	8675.56 \pm 8304.0 (n=8)
8	1330.73	\pm 391.6 (n=4)	29489.36	\pm 17617.7 (n=4)	15410.05 \pm 18805.5 (n=8)
9	666.53	\pm 509.9 (n=4)	3771.17	\pm 2256.5 (n=4)	2218.85 \pm 2255.1 (n=8)
10	308.77	\pm 134.4 (n=4)	4962.67	\pm 2011.1 (n=4)	2635.72 \pm 2728.7 (n=8)

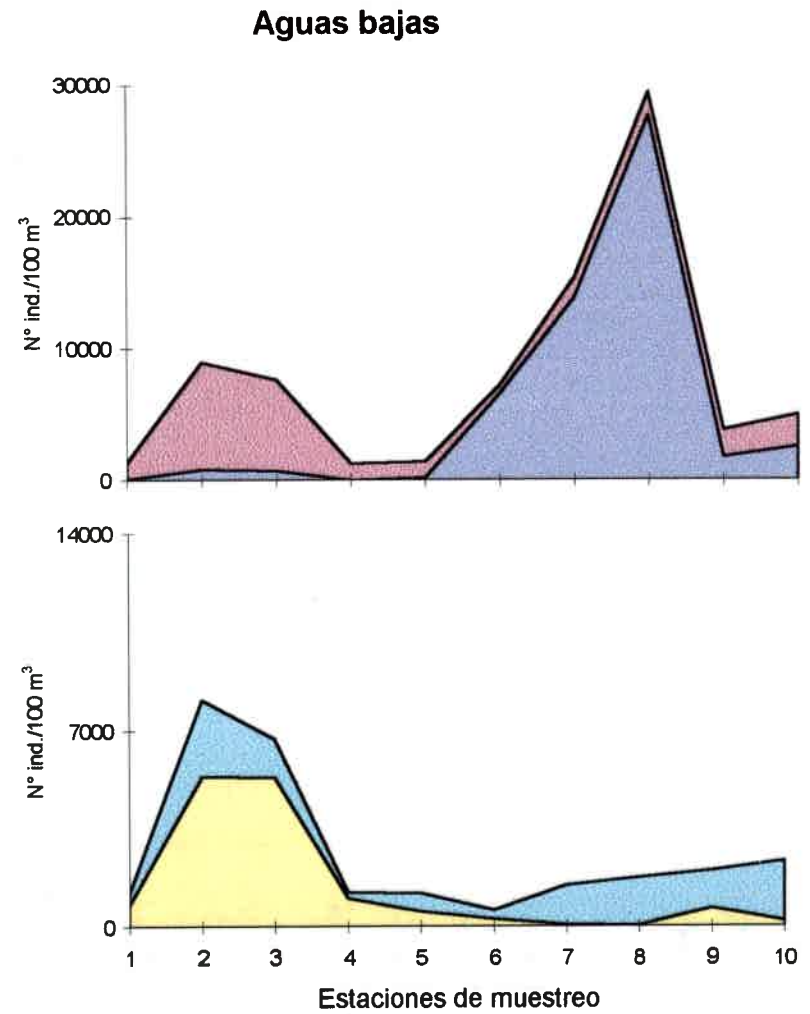
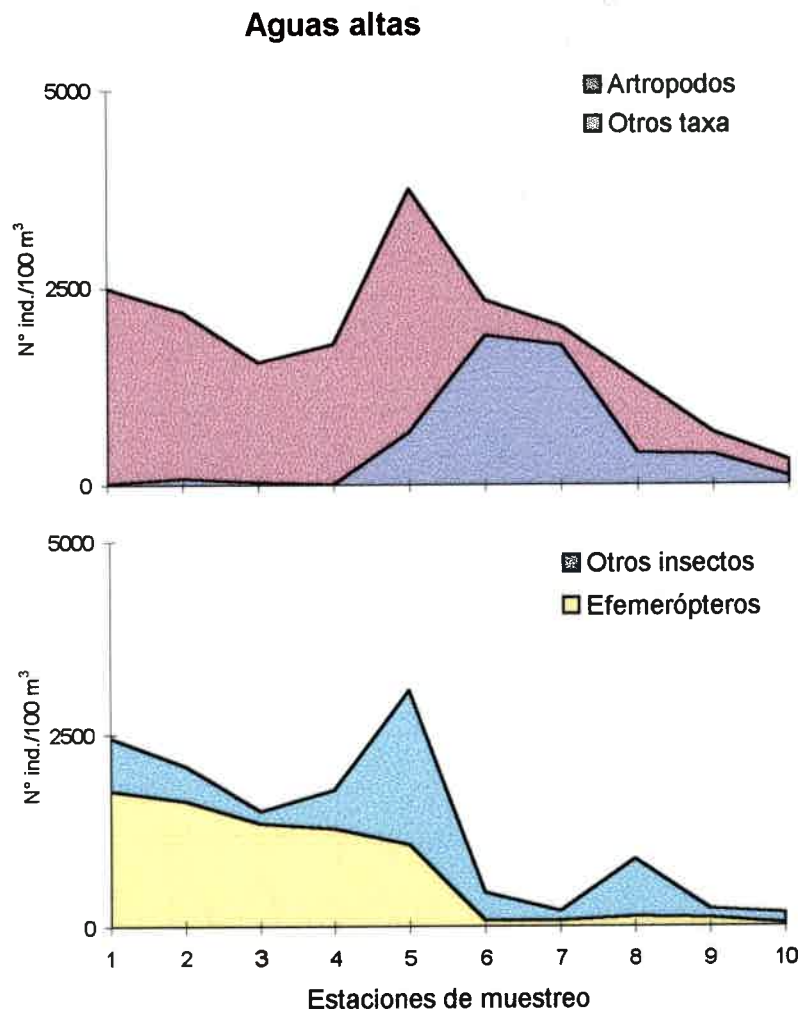


Fig. 19: Variación de las densidades de deriva medias de los grandes taxa, en los sitios y períodos estudiados.

*Baetis sp.*₁, *Caenis sp.*, *Chimarra sp.* y *Marilia sp.*; a $p < 0,01$ en , *Baetis sp.*₂ y *Tricorythodes sp.*, y a $p < 0,001$ en *Leptohyphes sp.*₁, (Prueba de Kruskal-Wallis).

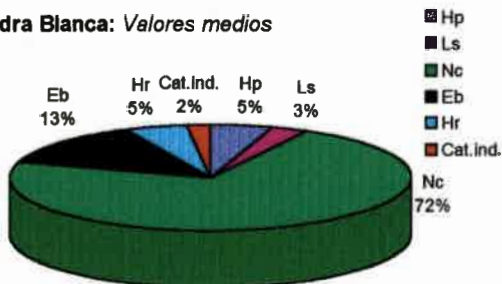
A excepción de las estaciones 4 y 5, durante los meses de aguas bajas se observaron densidades medias muy superiores a las registradas en los períodos de elevado caudal (Fig. 9). La prueba de Kolmogorov-Smirnov mostró diferencias significativas entre las distribuciones de las densidades totales de aguas altas y aguas bajas (K-S = 2,23; $p = 0,001$). Sin embargo, cuando la misma prueba se aplicó a los registros de abundancia de cada uno de los taxa derivantes en los sitios 1,2 y 3, no señaló las diferencias significativas entre las distribuciones de ambos períodos, excepto para *Baetis sp.*₁, en las estaciones 2 y 3 (K-S, $P < 0,05$).

En la Tabla 11 se presentan los taxa bentónicos y derivantes de las localidades 1, 2 y 3, clasificados según las categorías zoobentónicas. En todos los sitios y en ambas situaciones de caudal, los mayores porcentajes del bentos y la deriva correspondieron al nectobentos (Figs. 20 y 21). Esta categoría que incluye a organismos que se desplazan libremente en el fondo o hacia las aguas libres estuvo representada principalmente por efemerópteros. El eubentos que agrupa a especies poco nadadoras y que generalmente no abandonan el sustrato, fue menor entre los derivantes. El haptobentos que reúne a los organismos que viven fijados, tuvo valores más bajos en deriva, aunque *Simulium wolffhugeli* fue abundante en épocas de bajo caudal cuando se registraron sus mayores densidades bentónicas. En las estaciones serrana y de piedemonte el herpobentos, constituido principalmente por Chironomidae, fue más abundante en la deriva que en el bentos y en el tramo de llanura presentó porcentajes similares en ambos tipos de muestras. El lasion integrado principalmente por Naididae fue siempre superior entre los organismos en transporte. El análisis estadístico señaló que la distribución de las densidades del bentos difirieron de la deriva en todas las categorías

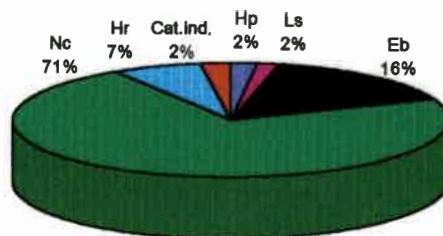
Tabla 11: Clasificación de los invertebrados según las categorías bentónicas propuestas por Hutchinson (1993)

Categoría bentónica	Taxon			
Nectobentos	Gordioidea	<i>Paracloeodes sp.</i>	Coenagrionidae	<i>Macrovatellus sp.</i>
	<i>Hyalella curvisp.ina</i>	<i>Caenis sp.</i>	Aeshnidae	<i>Desmopachria (N.) sp.</i>
	<i>Baetis sp.1</i>	<i>Leptohyphes sp.</i>	Libellulidae	<i>Liodessus sp.</i>
	<i>Baetis sp. 2</i>	<i>Tricorythodes sp.</i>	<i>Belostoma elegans</i>	Colymbetini
	<i>Baetodes sp.</i>	<i>Farrodos sp.</i>	<i>Sigara (T) denseconscripta</i>	<i>Thermonectus sp.</i>
	<i>Camelobaetidius penai</i>	Agrionidae	<i>Neptopsyche sp.</i>	
Lasion	Tricladidae	<i>Nais variabilis</i>	<i>Ophidonais serpentina</i>	<i>Pristina aequisetia</i>
	Nematoda	<i>Chaetogaster sp.</i>	<i>Stylaria sp.</i>	Hydrachnida
Haptobentos	<i>Hydra sp.</i>	<i>Maruina sp.</i>	<i>Simulium wolffugeli</i>	
Herpobentos	<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	Dolichopodidae	<i>Parachironomus sp.</i>	<i>Thienemanniella sp.p</i>
	Lumbricidae	Ephyridae	<i>Cryptochironomus sp.</i>	<i>Orthocladius sp. 1</i>
	<i>Acroneuria sp.</i>	<i>Limoninae sp.1</i>	<i>Pseudochironomus sp.</i>	<i>Orthocladius sp. 2</i>
	<i>Progomphus sp.</i>	<i>Limoninae sp.2</i>	<i>Cladotanytarsus sp.</i>	<i>Orthocladius sp. 3</i>
	<i>Phyllocycla sp.</i>	<i>Limoninae sp.3</i>	<i>Micropsectra sp.</i>	Orthocladini
	Ceratopogonidae	<i>Dicrotendipes sp.</i>	<i>Corynoneura sp.</i>	
Eubentos	<i>Biomphalaria sp.</i>	<i>Oxyethira sp.</i>	Nimphulinae	Psychodidae
	<i>Chimarra sp.</i>	<i>Ochrotrichia sp.</i>	Elmidae	<i>Pentaneura sp.</i>
	<i>Smicridea sp.</i>	<i>Marilia sp.</i>	Dixidae	<i>Polypedilum sp.</i>
	<i>Hydrotila sp.</i>			

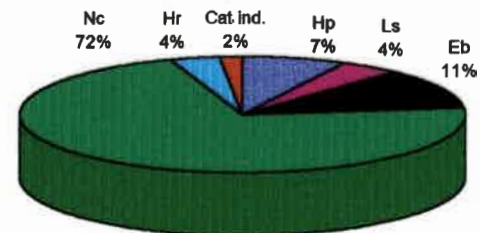
Piedra Blanca: Valores medios



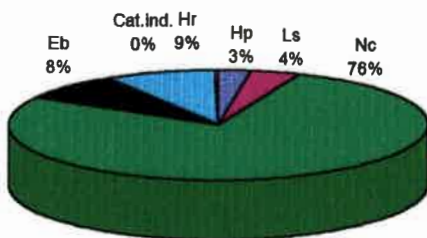
Aguas altas



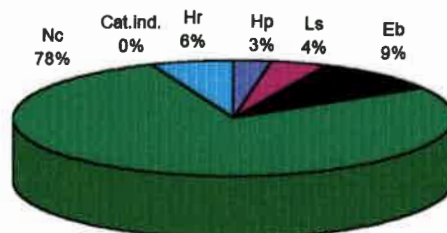
Aguas bajas



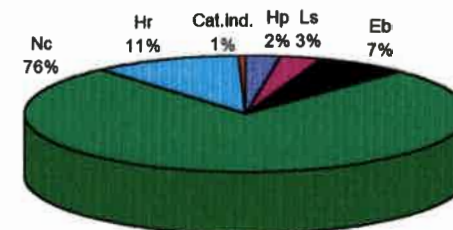
Paso del Cuco: Valores medios



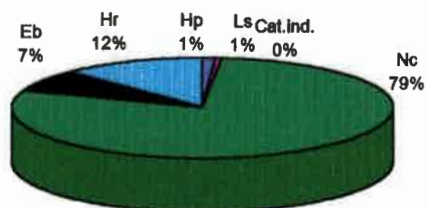
Aguas altas



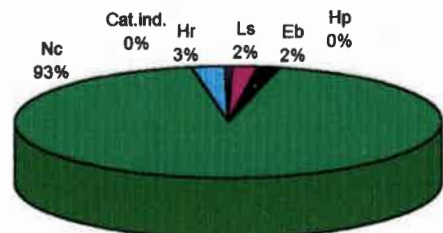
Aguas bajas



Ters Acequias: Valores medios



Aguas altas



Aguas bajas

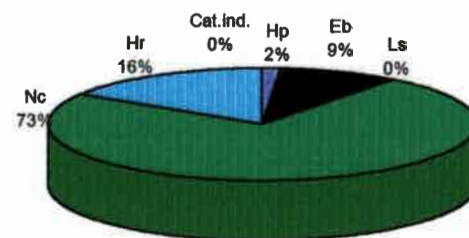
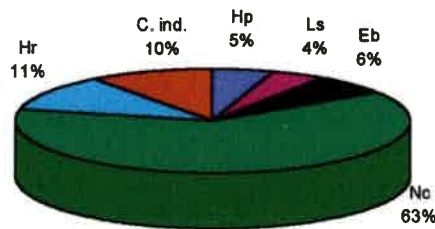


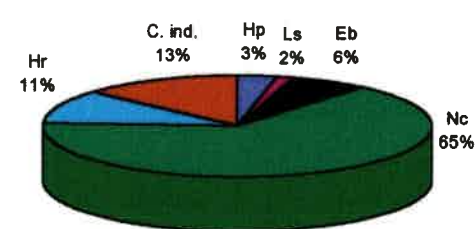
Fig. 20; Distribución de las categorías bentónicas en el bentos de las tres estaciones de muestreo durante los períodos de aguas bajas y aguas altas.



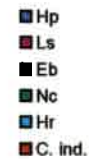
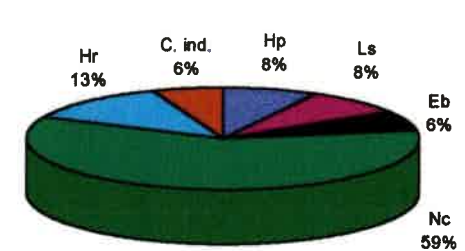
Piedra Blanca: Valores medios



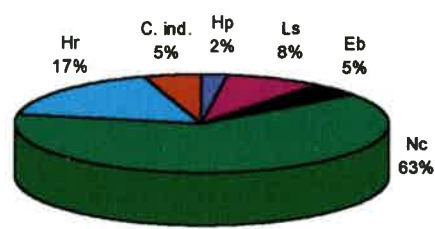
Aguas altas



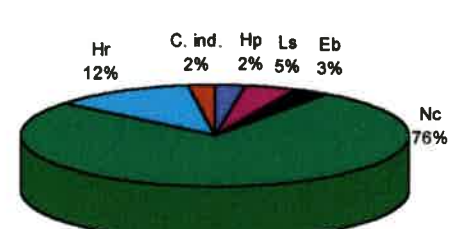
Aguas bajas



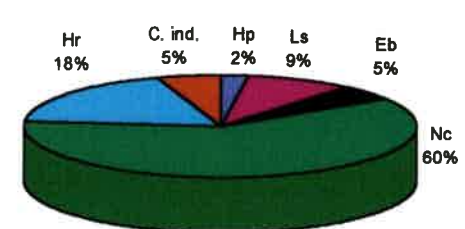
Paso del Cuco: Valores medios



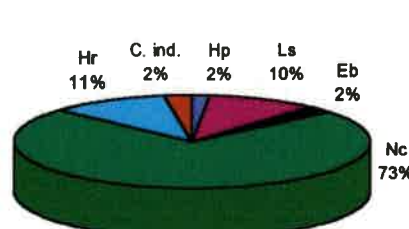
Aguas altas



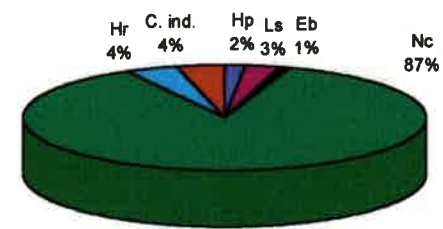
Aguas bajas



Tres Acequias: Valores medios



Aguas altas



Aguas bajas

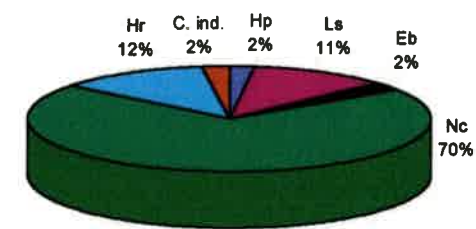


Fig. 21: Distribución de las categorías bentónicas en la deriva de las tres estaciones de muestreo durante los períodos de aguas bajas y aguas altas.

(Prueba de Kolmogorov-Smirnov: $P < 0,05$: lasion y haptobentos; $P < 0,01$: herpobentos y eubentos; $P < 0,001$: nectobentos).

7. 3. 1. 2. Riqueza y diversidad.

Los valores totales promedio de la riqueza taxonómica y riqueza D_{Mg} fueron 16,1 y 2,0 respectivamente. En la estación 4 se hallaron los índices medios más bajos y en la 5 los más elevados. Tanto en época de aguas bajas como durante las aguas altas la riqueza en la fracción derivante fue inferior a la bentónica en todas las estaciones de muestreo excepto en la 5 (Fig. 10). En ambos períodos a partir del sitio 7 se observó una disminución en la riqueza de taxa y por lo tanto descendieron los valores de D_{Mg} . El índice de diversidad H' fue semejante al del bentos durante las condiciones hidrológicas de aguas altas y aguas bajas, a excepción de las localidades 7 y 8 donde se registró un patrón inverso entre la deriva de los dos períodos. Coincidentemente el índice de uniformidad, más sensible a la presencia de especies raras o muy abundantes, indicó que la densidad relativa de los dominantes es más elevada entre los organismos bentónicos.

7. 3. 2. Clasificación y ordenación de la fracción derivante.

El coeficiente de Jaccard aplicado a las muestras de deriva proporcionó un índice de similitud promedio del 57 %. El dendrograma permitió determinar dos agrupaciones (Fig. 22). Una que reunió a las localidades de los tramos de menor altitud (sitios 8, 9 y 10). El otro grupo, incluyó a las estaciones 3, 5 y 4. La única localidad serrana (1) aparece segregada del resto con el que tiene solo un 47 % de afinidad.

La distribución de los sitios según el análisis de TWISPAN aplicado a las comunidades derivantes se presenta en el dendrograma de la Figura 23.

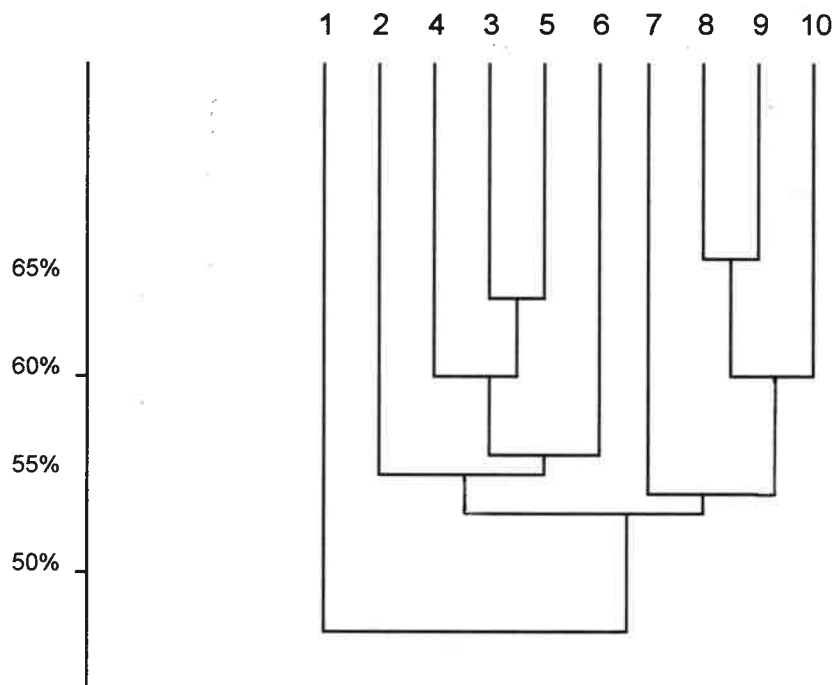


Fig. 22: Dendrograma de similitud cualitativa entre los sitios de muestreo de la cuenca Chocancharava en base a las muestras de deriva.

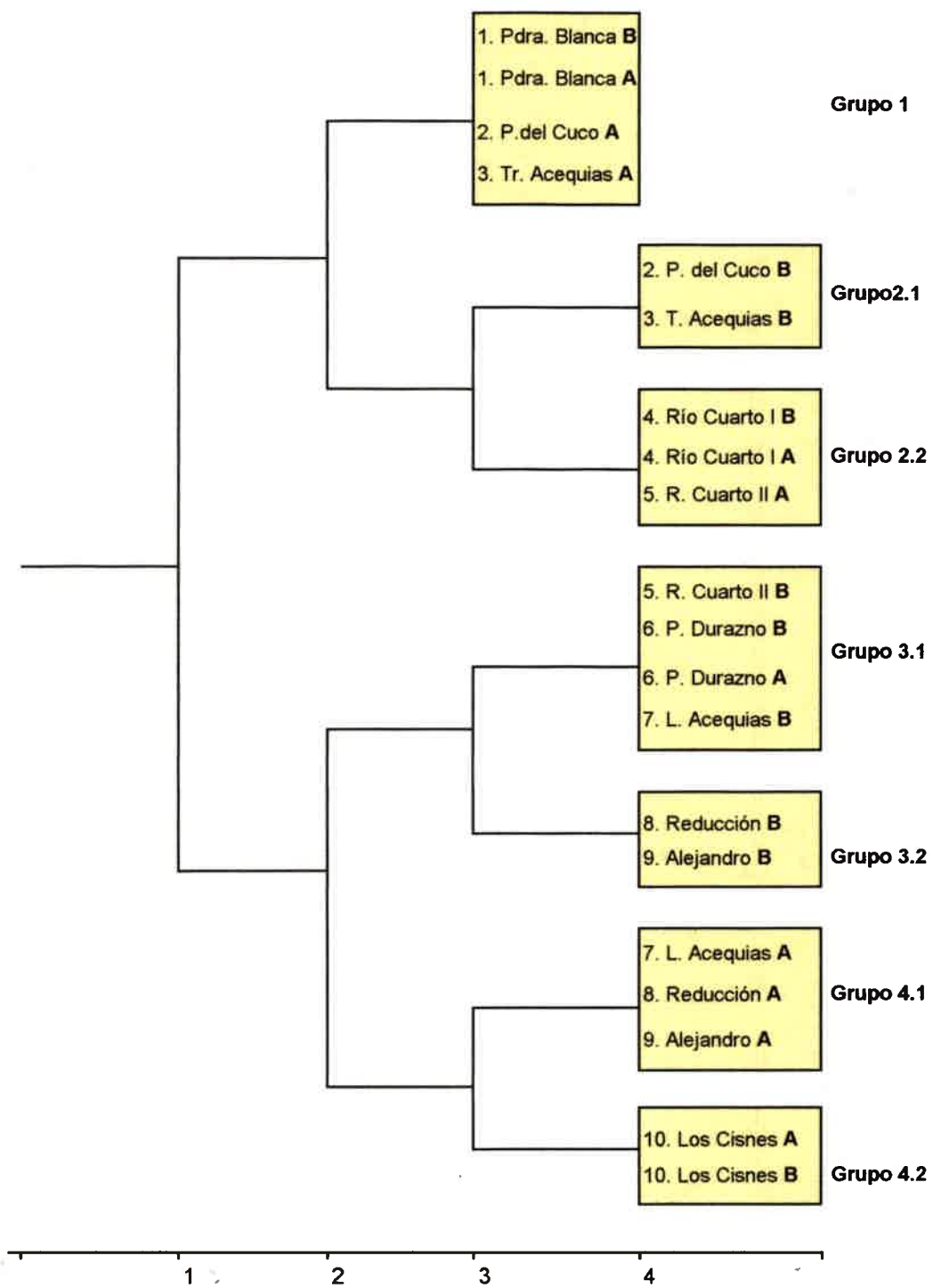


Fig. 23: Clasificación de las estaciones de muestreo resultante de la aplicación de TWINSpan a las muestras de deriva. A: aguas al tas; B: aguas bajas.

La abundancia relativa de *Baetis sp.*₂ determinó la primera división, que separó dos grupos principales. Uno de los grupos reunió las muestras provenientes de las estaciones 1 a 4 y se caracterizó por los elevados porcentajes de Ephemeroptera (Fig. 24). El otro incluyó las muestras de las estaciones 6 a 10 y estuvo dominado por oligoquetos. Las muestras de aguas altas y aguas bajas de la estación 5 se distribuyeron en uno y otro grupo respectivamente.

Los sucesivos niveles de división determinaron finalmente la formación de 7 grupos. En el grupo 1 *Camelobaetidius penai*, *Baetis sp.*₁, y *Paracloeodes sp.*₁, fueron dominantes. Estas dos últimas especies también fueron las más abundantes en el grupo 2.1, junto con *Thienemanniella sp.*, y en el grupo 2.2 con *Polypedilum sp.* En todos los grupos restantes la especie con mayor abundancia relativa fue *Nais variabilis*, asociado a Nematoda, *Ophidonais serpentina*, y *Paracloeodes sp.*₁ en el Grupo 3.1; a Nematoda y *Chironomus sp.* en el Grupo 3.2; a Nematoda y *Ophidonais serpentina* en el Grupo 4.1 y a *Chironomus sp.* en el Grupo 4.2. *Pristina aequiseta* y *Paracloeodes sp.*₂ fueron las especies diferenciales que limitaron estos cuatro grupos.

El patrón de distribución de los sitios realizado por TWINSPAN al analizar las muestras de deriva coincidió con la localización geográfica de las estaciones en el perfil longitudinal. Sin embargo, a excepción de los sitios 1, 4, 6 y 10, las colectas de aguas altas se segregaron de las realizadas durante aguas bajas.

El dendrograma resultante de la clasificación de los taxa derivantes se presenta en la Figura 25. En los dos primeros niveles se determinan cuatro grupos principales. Los taxa asociados a ambientes con mayores velocidades de corriente y mayor granulometría de sustrato se reunieron en el grupo 1, que incluye principalmente efemerópteros, tricópteros y quironómidos. Los 3

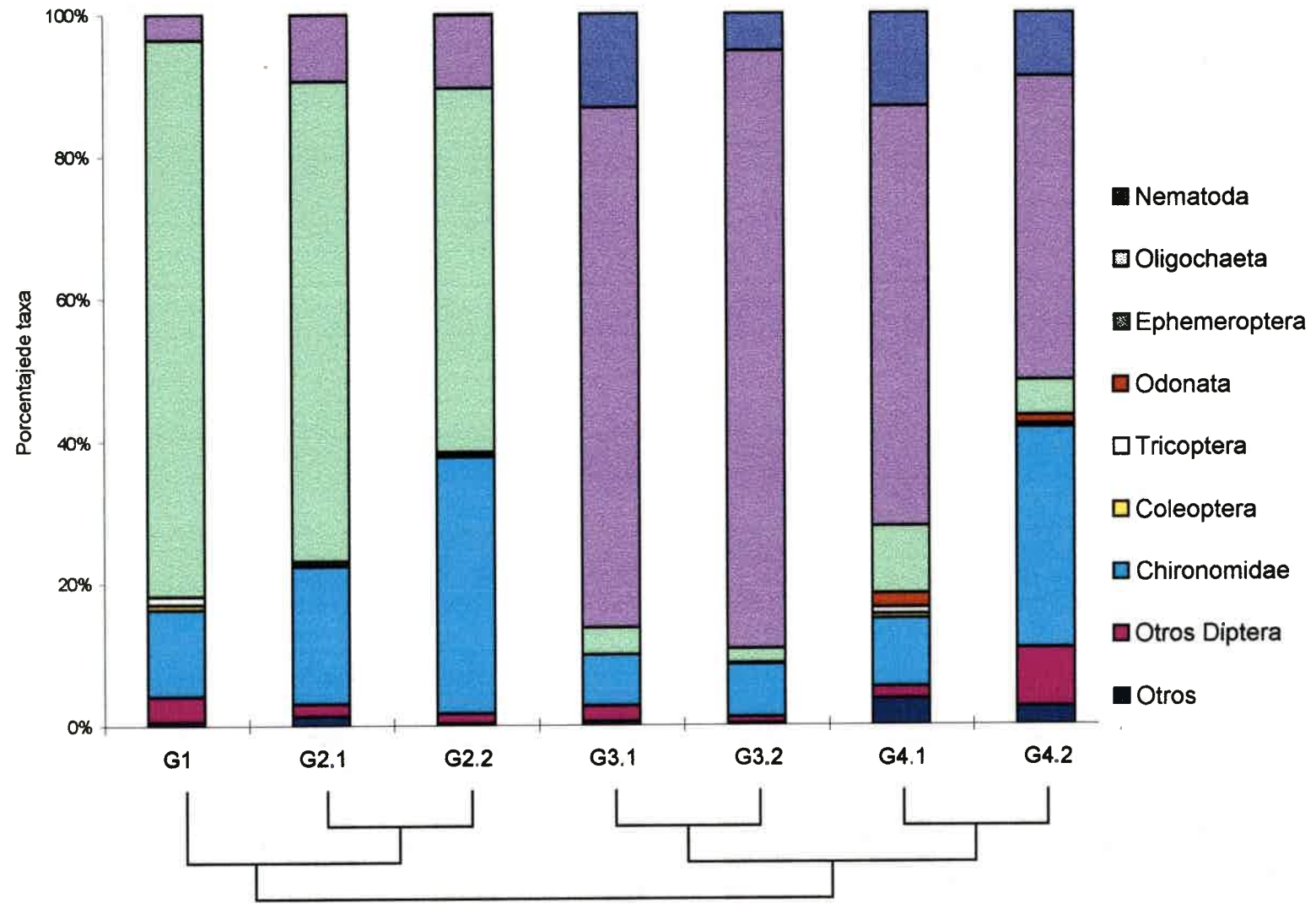


Fig. 24: Abundancia relativa de los principales taxa derivantes en los grupos de sitios determinados por TWINSpan.

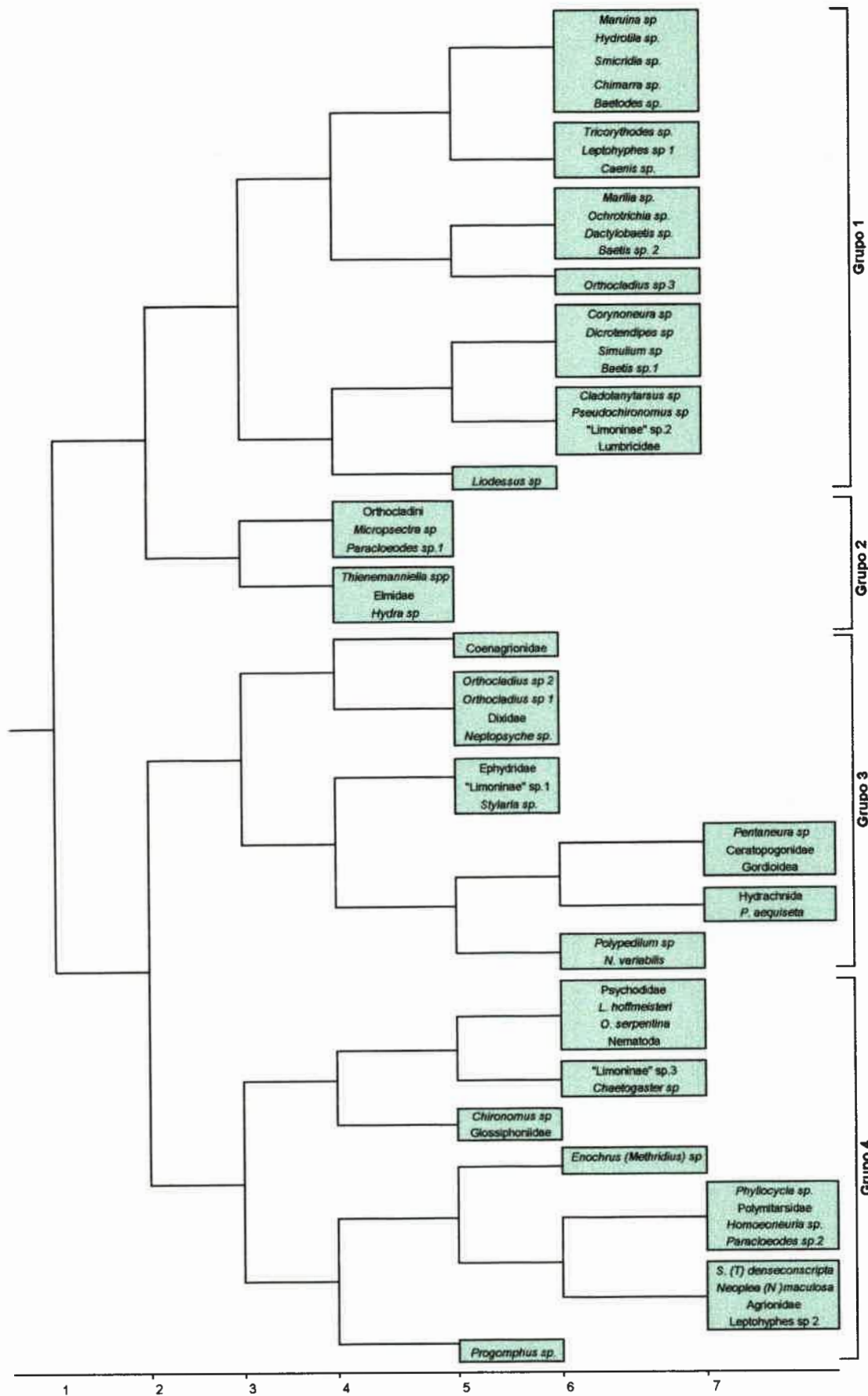


Fig. 25: Clasificación de los taxa derivantes resultantes de la aplicación de TWINSPLAN. 89

grupos restantes asociaron organismos típicos de tramos con menor tamaño de sedimento y menor velocidad de corriente.

Los autovalores y el porcentaje de la varianza acumulado para los cuatro ejes determinados por la aplicación de DCA y PCA a los datos de deriva se presentan en la Tabla 8. Al igual que para los datos de bentos, la aplicación de DCA no mejoró la ordenación. También en este caso se desestimaron los resultados de este análisis y se utilizó solamente el análisis de PCA para la interpretación de las ordenaciones de las muestras derivantes.

Los ejes I y II obtenidos de la aplicación de PCA a 20 muestras con 61 especies derivantes y 23 variables explicaron el 50 % del total de la varianza. Sus autovalores fueron: 0,423 para la primer componente y 0,149 para la segunda. El primer eje estuvo positivamente correlacionado con la altitud, la pendiente, la velocidad de corriente y el sustrato y negativamente con el ancho del cauce seco, el caudal, el número de orden, la longitud, la conductividad, los sólidos disueltos y los sólidos suspendidos (salvo la velocidad de corriente, todos los coeficientes son significativos para $p < 0,01$) (Tabla 12). El segundo eje sólo se correlacionó positivamente con el potencial redox ($p < 0,05$). Estos ejes determinaron la ordenación de los sitios (discriminados por período de muestreo) en cuatro grupos (Fig. 26 y 27). El grupo I determinado por valores positivos del eje I y relacionado con elevados registros de pendiente, de altitud y de granulometría del sustrato, estuvo constituido por las estaciones 1, 2, 3 y 4 de ambos períodos muestreados. En este grupo fue posible diferenciar dos subconjuntos ya que las localidades 2 y 3 se segregan del resto durante las aguas bajas. El segundo grupo, reunido por valores negativos de los ejes I y II, comprendió las estaciones 6, 7, 8, 9 y 10 de aguas altas, y la estación 9 de aguas bajas, y se relacionó con el ancho del cauce, los sólidos disueltos y sedimentables, y el caudal y la longitud del curso de agua. La tercera agrupación, constituida por los sitios 6, 7, 8 y 10 en condiciones de bajo caudal, estuvo relacionada con valores negativos del primer

Tabla 12: Coeficientes de correlación de (r) de Pearson entre los parámetros ambientales y los ejes del PCA aplicado a los valores de deriva. * = p < 0.05; ** p < 0.01;

Parámetros	AX1	AX2	AX3	AX4
Altitud (msnm)	0.900 **	0.142	-0.084	-0.217
Pendiente (m.Km-1)	0.679 **	0.087	0.239	-0.461
Ancho de cauce seco (m)	-0.635 **	0.077	-0.417	-0.214
Ancho de cauce húmedo (m)	-0.437	-0.407	-0.343	0.077
Velocidad de corriente (cm.seg-1)	0.466 *	0.178	-0.336	0.376
Profundidad media (cm)	-0.251	0.111	-0.370	-0.212
Caudal (1) (m3.seg-1)	-0.725 **	-0.176	0.436	0.235
Número de orden	-0.676 **	-0.169	-0.386	0.418
Longitud (km)	-0.829 **	-0.207	0.302	0.225
Superficie de la cuenca (km ²)	-0.721 **	-0.056	-0.107	0.427
Sustrato	0.772 **	0.171	-0.179	-0.388
Temperatura del agua (° C)	-0.099	0.427	0.047	-0.122
pH	-0.326	0.209	0.081	0.152
Conductividad 20° C (µS.cm-1)	-0.827 **	-0.006	0.361	0.345
Sólidos disueltos (ppm)	-0.866 **	-0.091	0.256	0.267
Sólidos suspendidos 24 hs.(c3.l-1)	-0.831 **	-0.184	0.059	-0.007
Redox	-0.033	0.504 *	0.393	-0.118
DQO	-0.273	-0.235	0.143	0.314
Permanganato	-0.255	0.338	0.567 *	-0.133

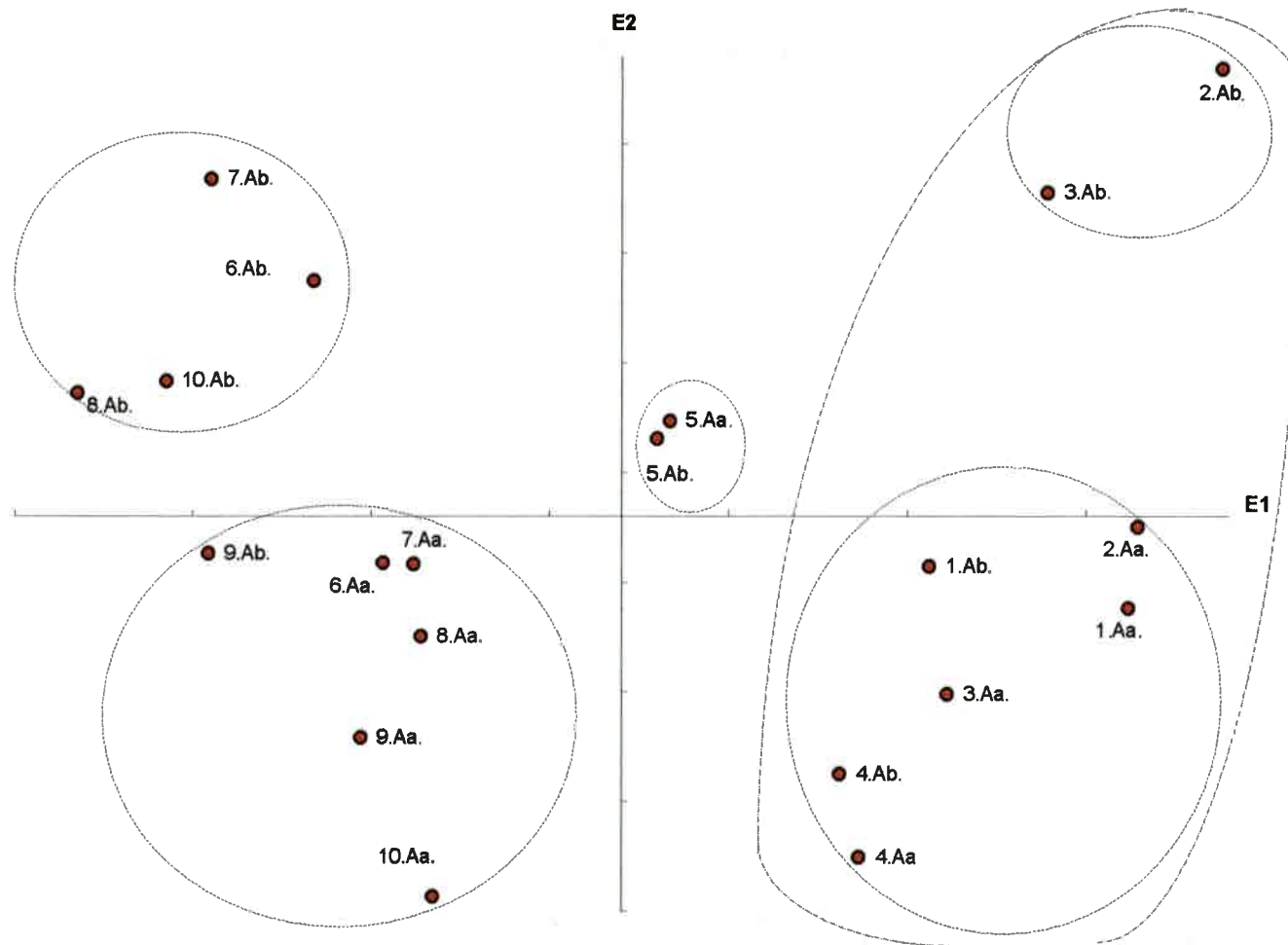


Fig. 26: Ordenación de las estaciones de muestreo, según los organismos derivantes, en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA).

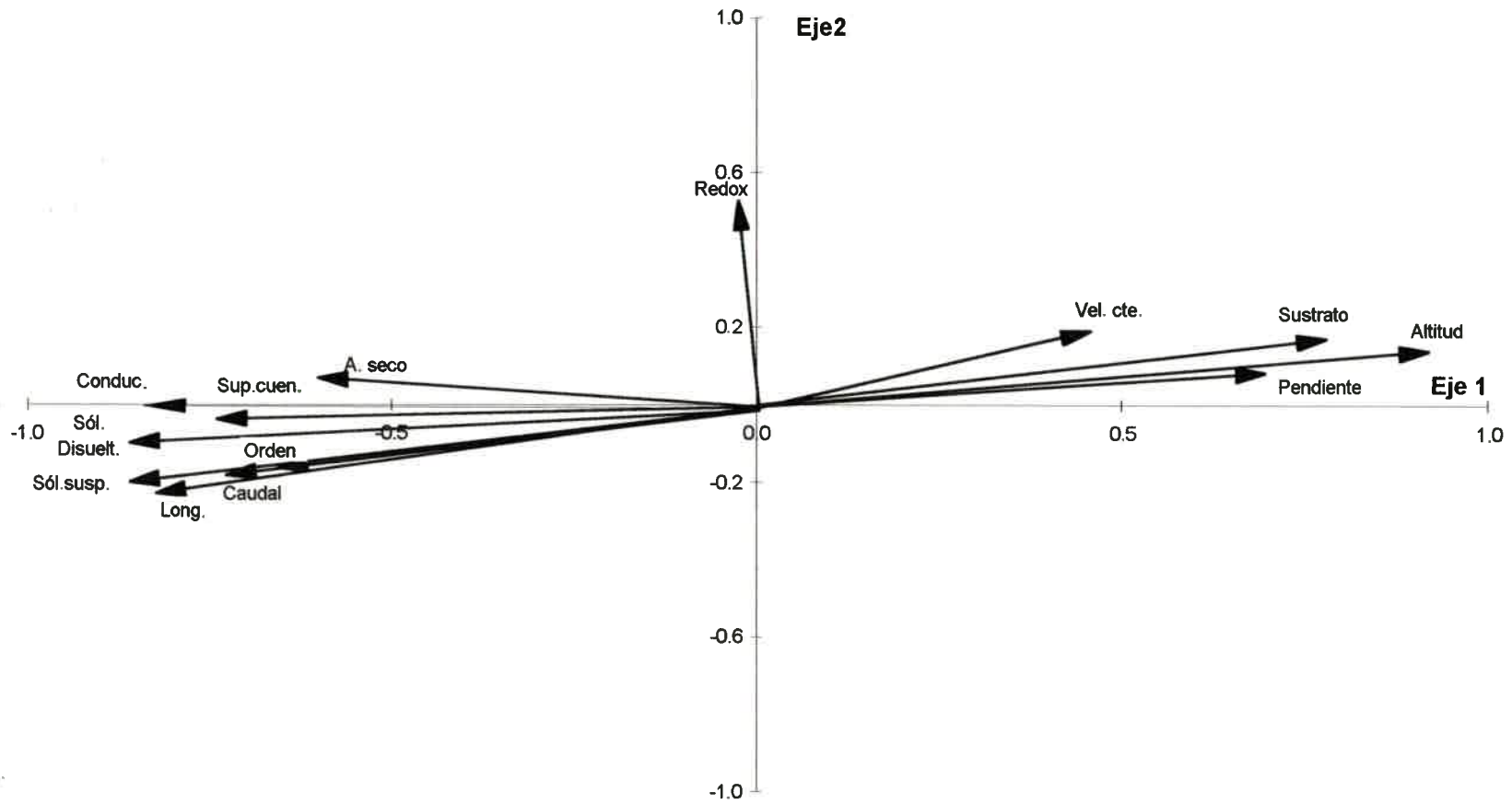


Fig. 27: Ordenación de las variables ambientales, de acuerdo a los organismos derivantes, en el espacio definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA).

eje y valores positivos del eje II, donde los registros de potencial redox fueron más elevados. Las muestras de la estación 5 en las dos condiciones de caudal se segregaron de las restantes, en un cuarto grupo con bajos valores positivos respecto a los ejes I y II, y se caracterizaron por bajos registros potencial redox, pendiente, altitud y granulometría del sustrato.

En la figura 28 se presenta la ordenación de los taxa respecto a las dos primeras componentes principales. Al igual que en el bentos, la distribución de las especies derivantes en el espacio definido por los dos ejes fue muy semejante a la agrupación sugerida por TWISPAN. A excepción de *Maruina sp.* y *Liodessus sp.* los mayores valores del eje I se correspondieron con taxa que prefieren tramos con mayor altitud, pendiente y granulometría de sedimento y, en su mayoría, coinciden con los clasificados en el grupo 1 por TWISPAN. Las especies características de los primeros tramos de llanura donde el caudal, la conductividad y los sólidos disueltos y sedimentables se registraron con valores moderados, se distribuyeron en el espacio próximo al cero del primer eje y correspondieron a los grupos 2 y 3 de la clasificación. Los taxa reunidos por TWISPAN en el grupo 4 se ordenaron en relación con los valores negativos del eje 1 y con elevados registros de las variables antes citadas.

7. 3. 3. Fluctuaciones espacio-temporales de los principales taxa derivantes.

Aunque casi todos los taxa colectados en el bentos fueron registrados también en deriva sus abundancias relativas difieren, en relación a la predisposición de cada taxon a ser arrastrado por la corriente.

Ephemeroptera: Los efemerópteros fueron encontrados tanto en el bentos como en la deriva de todos los sitios (Fig. 29). Aunque las densidades

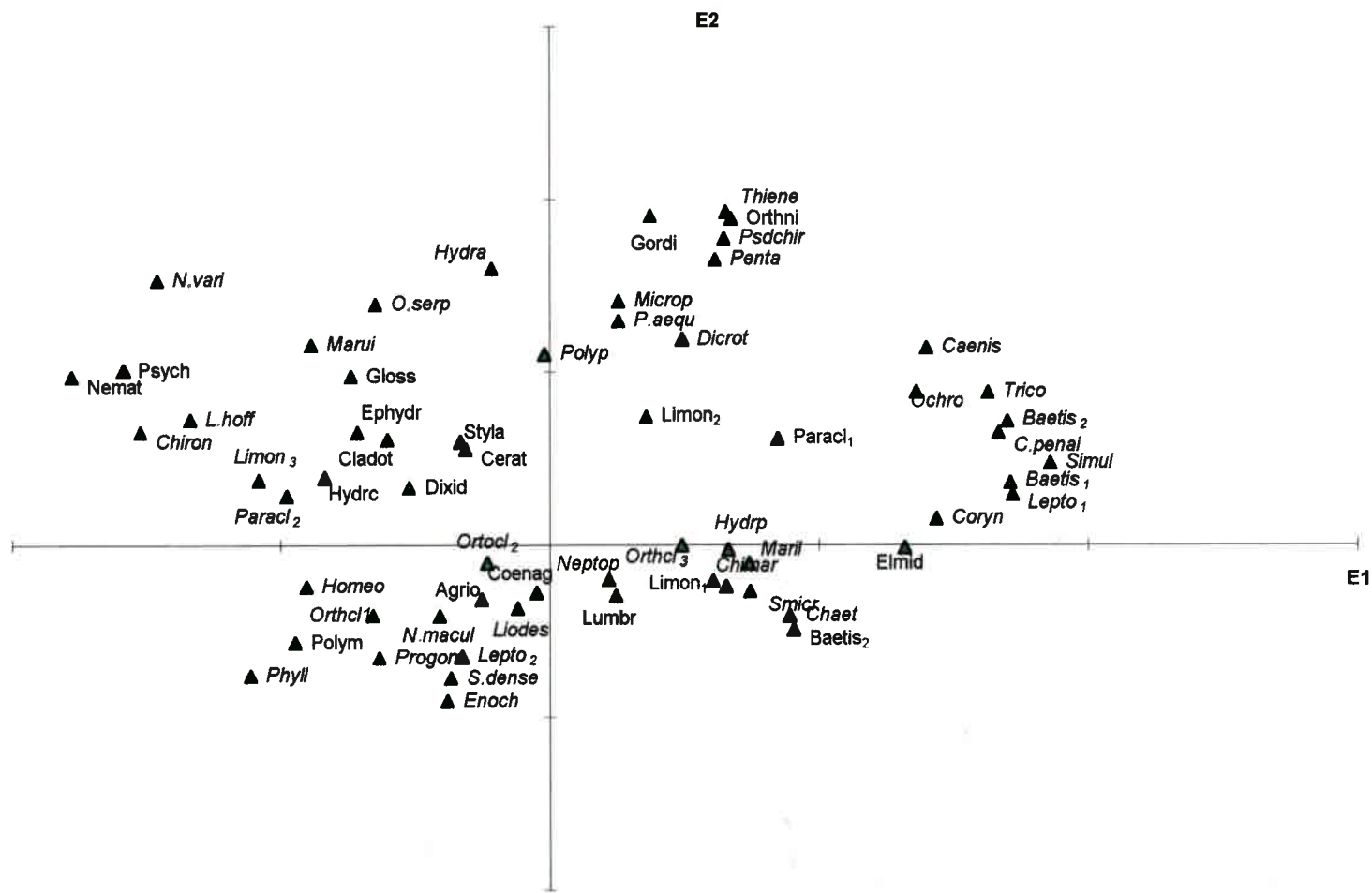


Fig. 28: Ordenación de los taxa, según los organismos derivantes, en el plano definido por los dos primeros ejes del Análisis de Componentes Principales (PCA).

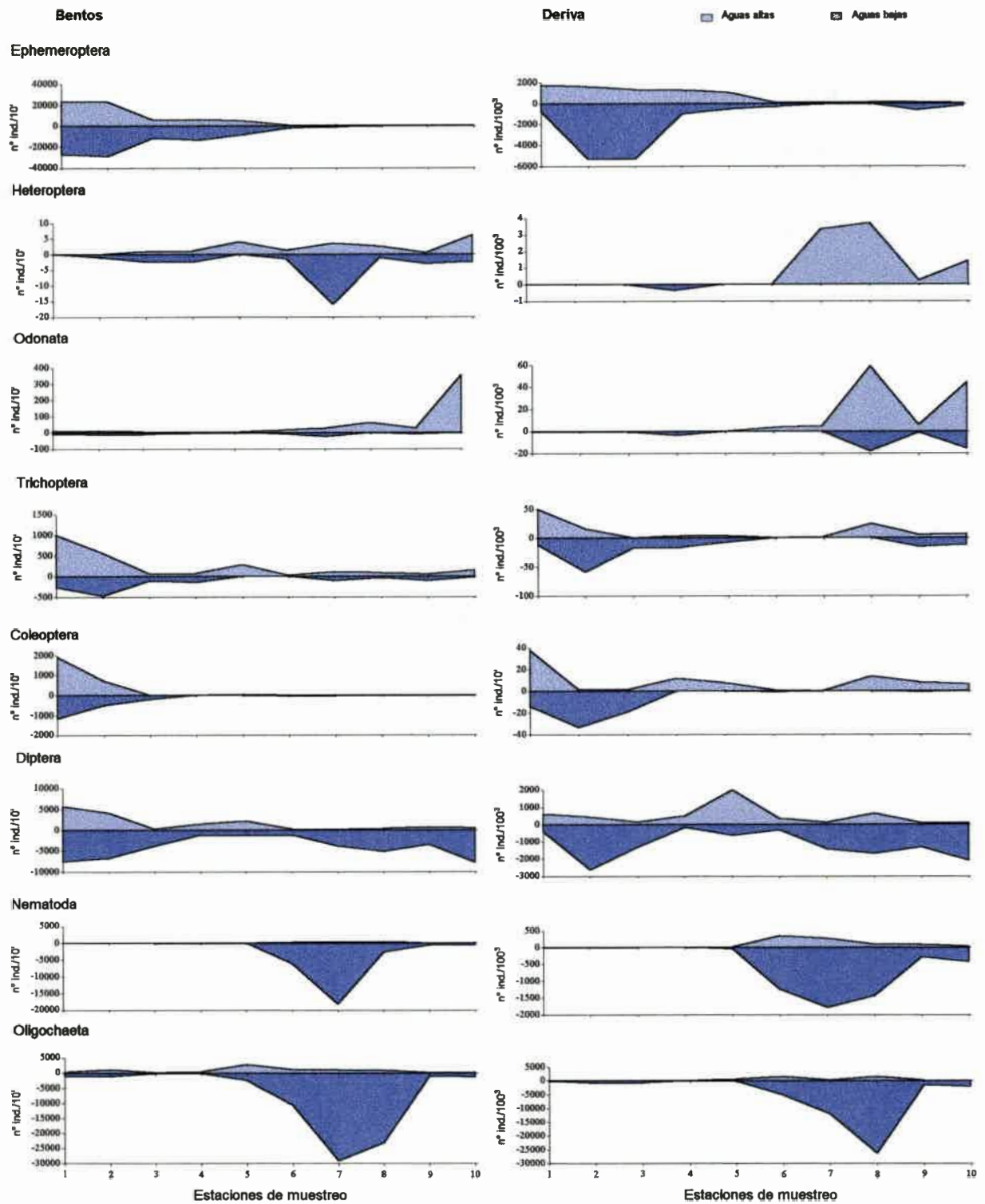


Fig. 29: Variación de las densidades del bentos y la deriva durante los periodos de aguas altas y aguas bajas en el perfil longitudinal de la cuenca Chocancharava.

del bentos fueron semejantes en períodos de aguas bajas y aguas altas los organismos colectados en la corriente fueron más abundantes durante los períodos de menor caudal. En ambas condiciones de caudal las densidades descendieron bruscamente a partir del punto de inmisión del efluente cloacal, debido a la gran sensibilidad de los efemerópteros a las bajas concentraciones de oxígeno disuelto.

Baetidae fue la familia más diversa y abundante. A este grupo deben atribuirse las elevadas densidades del bentos y la deriva de las estaciones 1 y 2. La máxima densidad media de deriva correspondió a colectas de aguas bajas del sitio 2 donde las redes retuvieron 5.348,26 ind/100 m³. El 56 % de este registro correspondió a *Baetis* sp₁. Esta especie que es muy abundante en el bentos de los tramos serranos y de piedemonte se encontró también en la deriva potámica, aunque la densidad desciende con la altitud. *Baetis* sp.₂, *Baetodes* sp., *Farrododes* sp., *Tricorythodes* sp., *Caenis* sp., *Camelobaetidius pennai* y *Leptohyphes* sp₁, se hallaron también en el bentos de las estaciones más elevadas, pero su distribución solo llega a los primeros tramos potámicos y sólo las dos últimas especies citadas tuvieron abundancia relativa elevada. En los tramos anastomosados del río Chocancharava con sedimento arenoso, *Paracloeodes* sp.₁ fue numéricamente dominante y las mayores densidades de deriva se registraron en las estaciones 3, 4 y 5. *Homeoneuria* sp. y una especie de Polymitarsidae, fueron halladas solamente en las localidades de menor altitud donde el cauce es meandrinoso, más profundo y el sedimento más fino.

Plecoptera: En la cuenca estudiada solo se hallaron representantes de Perlidae (*Acroneuria* sp.) con escasa abundancia en las muestras de bentos de la localidad 2, y nunca se colectó derivando.

Heteroptera: Cinco especies, pertenecientes a tres familias se hallaron con bajas densidades en el bentos de todo el gradiente altitudinal (Fig. 29).

La abundancia y la riqueza en deriva fueron aún menores (tres familias con una especie cada una).

Odonata: Las ninfas de odonatos fueron colectados en bajo número en toda la cuenca (Fig. 29). En el bentos se hallaron representantes de 5 familias y en la deriva de 4 familias. En ambos tipos de muestras Coenagrionidae fue el único taxon encontrado en las sierras. Dos taxa de la familia Gomphidae, *Phyllocycla sp.* y *Progomphus sp.*, fueron más abundante en los tramos potámicos especialmente en el bentos de la última estación estudiada. Durante las épocas de mayor caudal numerosos individuos de talla muy pequeña fueron recogidos en las redes de deriva en los sitios 8 y 10.

Trichoptera: La riqueza taxonómica de este grupo mostró dos patrones diferentes. En los tramos de sierras y piedemonte se hallaron representantes de 4 familias (*Chimarra sp.*, *Smicridea sp.*, *Hydroptila sp.*, *Oxyethira sp.* y *Marilia sp.*) que colectivamente fueron responsables de los picos de densidad de bentos y deriva (Fig. 29). En los tramos potámicos sólo se colectó *Nectopsyche sp.* que en ambos tipos de muestras estuvo representado con un número escaso pero constante de organismos.

Coleoptera: También en este grupo se distinguieron patrones de distribución diferentes. En el bentos de la zona serrana y de piedemonte se hallaron *Desmopachria sp.* (Dytiscidae) y Elmidae aunque solo este último estuvo representado en la deriva con valores bajos y constantes. En los tramos de llanura la riqueza taxonómica aumentó aunque las densidades bentónicas y de derivantes fueron bajas. Se hallaron especies de Haliplidae, Noteridae, Dytiscidae, Hydrophilidae, Hydraenidae y Elmidae representadas en la deriva por 10 taxa y en el bentos por 18.

Diptera: Los dípteros fueron abundantes en todo el gradiente longitudinal. La máxima densidad de deriva se observó durante los períodos de alto

caudal en el sitio 2. La fauna de Chironomidae fue la que más contribuyó a las densidades de dípteros en todas las estaciones y aportó más taxa que todas las restantes familias de dípteros combinadas. Los máximos valores correspondieron *Polypedilum sp.*, *Pentaneura sp.* y *Thienemaniella sp.* que estuvieron presentes en la fracción bentónica y derivante de todas las estaciones estudiadas. Un quironómido indicador de contaminación orgánica, *Chironomus sp.* sólo se colectó río abajo de la recepción del efluente cloacal donde la población alcanza abundancias relativas muy altas.

Simulium wolffhugeli fue numéricamente codominante en el bentos y la deriva de la zona serrana y de piedemonte aunque los registros declinaron en las localidades situadas río abajo.

Los tipúlidos (tres especies de Limoninae) se colectaron en todas las estaciones del perfil longitudinal, excepto en el sitio 10, pero con muy bajas densidades bentónicas y derivantes. Psychodidae fue hallado con máximas densidades en el bentos y la deriva de las estaciones 6 y 7. Otras familias de dípteros, tales como Dixidae, Ceratopogónidae, Dolichopodidae y Ephidridae, estuvieron pobremente representadas y su presencia fue esporádica.

Nematoda: En la mayoría de los sitios se encontraron en bajo número, pero a partir de la estación 6, junto con anélidos superan el 50 % de la fauna bentónica y derivante en los períodos de bajo caudal. La máxima abundancia bentónica y derivante se observó en la localidad 7 con 18.196 ind./10' y 1.781 ind./100m⁻³ respectivamente. A partir del sitio 8 los valores se tornaron nuevamente muy bajos en el bentos; en la deriva el descenso de la densidad no es tan marcado pues está amortizado por transporte de efectivos desde el tramo anterior.

Annelida: Los oligoquetos presentaron una distribución semejante a la de los nemátodos. Estuvieron representados con dos familias: Tubificidae con *Limnodrilus hoffmeisteri* y Naididae con *Nais variabilis*, *Ophidonais serpentina*, *Pristina aequisetata*, *Chaetogaster sp.* y *Stylaria sp.* Durante los períodos de aguas bajas, *Limnodrilus hoffmeisteri* y *Nais variabilis* elevaron los valores de densidad bentónica y derivante de los tramos contaminados. La última especie mencionada dominó en el bentos y la deriva durante los meses de aguas altas representando más del 60 y 80 % respectivamente del total de la fauna.

Un hirudíneo perteneciente a la familia Glossiphoniidae solo fue colectado con muy bajas densidades en el bentos y la deriva de las estaciones 6 y 7.

7. 3. 4. Predisposición a la deriva.

Los valores medios de la predisposición a la deriva (Pd) calculados para los organismos colectados en la corriente se presenta en la tabla 13. Oligochaeta tuvo una predisposición media (Pd = 2,22) y *Nais variabilis* el valor más elevado. Entre los insectos los más derivantes resultaron Diptera (Pd = 8,90) y Ephemeroptera (Pd = 7,97). Entre los efemerópteros, Baetidae tuvo mayor propensión a derivar (Pd = 6,51) que Leptohyphidae (Pd = 0,73), y entre los Baetidae, *Paracloeodes? sp₂* alcanzó los mayores valores. Aunque *Baetis sp₂* y *Camelobaetidius penai* sólo se hallan en el bentos de las tres estaciones de mayor altitud. Estas especies, con una propensión media, derivan hasta la estación 5. *Homeoneuria sp* y Polymitarsidae derivaron con una predisposición alta pero los ejemplares colectados fueron en todos los casos juveniles de reducido tamaño.

Tabla 13: Valores medios de predisposición a la deriva de los organismos derivantes en la cuenca del río Chocancharava.

Taxa	x	Pd	Taxa	x	Pd
Hydra sp	9.12	Alta	<i>Oxyethira sp.</i>	0.01	Baja
Tricladidae	0.01	Baja	<i>Ochrotrichia sp.</i>	1.55	Media
Gordioidea	11.74	Alta	<i>Neptopsyche sp.</i>	3.29	Alta
Nematoda	1.59	Media	<i>Marilia sp.</i>	0.21	Baja
<i>S. marmorata</i>	0.01	Baja	Tricoptera	1.18	Media
<i>N. variabilis</i>	3.19	Alta	Nimphulinae	0.01	Baja
<i>Chaetogaster sp.</i>	3.04	Alta	<i>Suphisellus sp.</i>	2.00	Media
<i>P. aequisetata</i>	1.89	Media	<i>Desmopachria (N.) sp.</i>	0.01	Baja
<i>O. serpentina</i>	1.97	Media	<i>Liodesus sp.</i>	1.44	Media
<i>L. hoffmeisteri</i>	1.06	Media	<i>Laccophilus sp.</i>	0.01	Baja
Lumbricidae	2.17	Media	<i>Berosus pedregalensis</i>	0.01	Baja
Oligochaeta	2.22	Media	<i>Berosus patruelis</i>	0.01	Baja
Glossiphoniidae	1.00	Media	<i>Enochrus (Methridius) sp.</i>	0.01	Baja
Hydrachnida	4.48	Alta	<i>Gymnochthebius sp.</i>	0.76	Baja
<i>Hyaella curvispina</i>	13.90	Alta	Elmidae	1.17	Media
<i>M. borellii</i>	0.01	Baja	Heterocerini	0.01	Baja
<i>Acroneuria sp.</i>	0.01	Baja	Coleoptera	0.54	Baja
<i>Baetis sp. 1</i>	1.11	Media	"Limoninae" sp.1	1.20	Media
<i>Baetis sp. 2</i>	2.66	Media	"Limoninae" sp.2	2.00	Media
<i>Camelobaetidius penai</i>	2.13	Media	"Limoninae" sp.3	0.65	Baja
<i>Paracloeodes sp. 1</i>	1.48	Media	Psychodidae	5.58	Alta
<i>Paracloeodes sp. 2</i>	25.18	Alta	<i>Maru ina</i>	3.00	Alta
Baetidae	6.51	Alta	<i>Simulium sp.</i>	16.32	Alta
<i>Caenis sp.</i>	38.85	Alta	Ceratopogonidae	0.76	Baja
<i>Leptohyphes sp. 1</i>	0.75	Baja	Dolichopodidae	1.83	Media
<i>Leptohyphes sp. 2</i>	0.09	Baja	Ephydridae	24.25	Alta
<i>Tricorythodes sp.</i>	1.34	Media	<i>Pentaneura sp.</i>	14.58	Alta
Leptohyphidae	0.73	Baja	<i>Polypedilum sp.</i>	1.48	Media
<i>Farrodes sp.</i>	0.01	Baja	<i>Dicrotendipes sp.</i>	10.97	Alta
<i>Homoeoneuria sp.</i>	6.04	Alta	<i>Chironomus sp.</i>	2.17	Media
Polymitarsidae	24.72	Alta	<i>Pseudochironomus sp.</i>	0.41	Baja
Agrionidae	0.01	Baja	<i>Cryptochironomus sp.</i>	0.01	Baja
Coenagrionidae	0.38	Baja	<i>Parachironomus sp.</i>	0.22	Baja
Aeshnidae	0.01	Baja	<i>Cladotanytarsus sp.</i>	0.87	Baja
<i>Phyllocycla sp.</i>	0.01	Baja	<i>Micropsectra sp.</i>	36.70	Alta
<i>Progomphus sp.</i>	0.93	Baja	Chironominae	6.60	Alta
Libellulidae	0.01	Baja	<i>Corynoneura sp.</i>	31.79	Alta
Odonata	0.22	Baja	<i>Thienemanniella sp.</i>	13.20	Alta
<i>Belostoma elegans</i>	0.01	Baja	<i>Orthocladus sp. 1</i>	7.03	Alta
<i>Neoplea (N) maculosa</i>	1.13	Media	<i>Orthocladus sp. 2</i>	1.89	Media
<i>S. (T) denseconscripta</i>	1.01	Media	<i>Orthocladus sp. 3</i>	2.34	Media
<i>Sigara (T) rubyae</i>	0.01	Baja	Orthocladini	36.69	Alta
Heteroptera	0.54	Baja	Orthocladinae	15.49	Alta
<i>Chimarra sp.</i>	0.01	Baja	Chironomidae	10.43	Alta
<i>Smicridea sp.</i>	0.52	Baja	Diptera	8.90	Alta
<i>Hydrotila sp.</i>	3.00	Alta			

Simulium sp., Ephydriidae y Chironomidae tuvieron los mayores valores de dípteros; entre los chironómidos Orthocladinae (Pd = 15,49) superó a Tanypodinae (Pd = 14,58) y a Chironominae (Pd = 6,60). Odonata, Heteroptera y Coleoptera tuvieron una predisposición baja, y para Trichoptera la propensión fue media. Sólo en dos especies de tricópteros se observó alta predisposición, en *Hydroptila sp.* y en *Neptopsyche sp.* En *Hydra sp.*, Gordioidea, Hydrachnida y *Hyalrella curvispina* la Pd fue alta, aunque las densidades de deriva fueron muy bajas.

Cuando se analizó la tendencia a la deriva de los diferentes taxa bentónicos y derivantes de las localidades 1, 2 y 3, en relación a las categorías zoobentónicas, se observó que los grupos con menor predisposición fueron el eubentos con una media de 2,3 y el lasion con 3,5. En el nectobentos la predisposición promedio fue de 6,6 y los mayores valores correspondieron al haptobentos (12,8) y al herpobentos (8,4).

La predisposición a la deriva permitió seleccionar los principales derivante a partir de los cuales se elaboraron los Índices de Deriva (ID) que se presenta a continuación:

<u><i>Baetis sp. 1</i></u> Otros Ephemeroptera	<u><i>Neptopsyche sp.</i></u> Otros Trichoptera	<u><i>Corynoneura sp.</i></u> Total de derivantes
<u><i>Baetis sp. 1</i></u> Total de derivantes	<u><i>Neptopsyche sp.</i></u> Total de derivantes	<u><i>Micropsectra sp.</i></u> Otros Chironomidae
<u><i>Paracloeodes sp. 1</i></u> Otros Ephemeroptera	<u><i>Hydroptila sp.</i></u> Otros Trichoptera	<u><i>Micropsectra sp.</i></u> Total de derivantes
<u>Paracloeodes sp. 1</u> Total de derivantes	<u><i>Hydroptila sp.</i></u> Total de derivantes	<u>Chironominae</u> Otros Diptera
<u>Baetidae</u> Otros Ephemeroptera	<u><i>Simulium sp.</i></u> Otros Diptera	<u>Chironominae</u> Total de derivantes

<u>Baetidae</u> Total de derivantes	<u><i>Simulium sp.</i></u> Total de derivantes	<u>Orthocladinae</u> Otros Diptera
<u>Leptohyphidae</u> Otros Ephemeroptera	<u><i>Pentaneura sp.</i></u> Otros Chironomidae	<u>Orthocladinae</u> Total de derivantes
<u>Leptohyphidae</u> Total de derivantes	<u><i>Pentaneura sp.</i></u> Total de derivantes	<u>Chironomidae</u> Otros Diptera
<u>Trichoptera</u> Total de derivantes	<u><i>Corynoneura sp.</i></u> Otros Chironomidae	

Estos ID permitieron obtener Números No Dimensionales (NND) que posibilitaron la interpretación del comportamiento de los taxa derivantes en el espacio y en el tiempo (Tabla 14). La mayor capacidad de derivar se observó en los Baetidae especialmente entre las estaciones 3 y 8. Los elevados valores observados en esta familia se deben a la capacidad de deriva que presenta *Baetis sp.*₁ y *Paracloeodes sp.*₁. Durante los períodos de aguas altas *Baetis sp.*₁ resultó un buen derivante en todas las estaciones; en la época de bajo caudal, en cambio, las densidades de organismos en transporte, al igual que los bentónicos, disminuyeron en las últimas estaciones estudiadas. *Paracloeodes sp.*₁ obtuvo los mayores valores de deriva entre los sitios 3 y 7. Leptohyphyidae demostró ser un pobre derivante a pesar de que en las estaciones de mayor altitud *Leptohyphes sp.*₁ fue el taxon bentónico dominante.

Aunque entre los tricópteros *Neptopsyche sp.* tuvo alta predisposición a la deriva, la densidad de los organismos en transporte fue muy baja en relación al resto de los derivantes. *Hydroptila sp.* sólo alcanzó un valor moderado en la estación 2, sin embargo no fue colectada en el bentos de ese sitio ni en el precedente, lo que hace suponer que proviene del bentos remoto.

Tabla 14: Números no dimensionales en las 10 estaciones de muestreo y en los dos períodos hidrológicos. Aa: Aguas altas, Ab: aguas bajas.

	1. Aa	2. Aa	3. Aa	4. Aa	5. Aa	6. Aa	7. Aa	8. Aa	9. Aa	10. Aa	1. Ab	2. Ab	3. Ab	4. Ab	5. Ab	6. Ab	7. Ab	8. Ab	9. Ab	10. Ab
<u>Baetis sp. 1</u>	0.2	0.5	0.8	1.0	0.9	0.0	1.0	0.9	0.5	0.3	0.6	0.7	0.9	1.0	0.7	1.0	1.0	0.0	0.0	0.1
Total Otras Efemeras																				
<u>Baetis sp. 1</u>	0.1	0.3	0.1	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.1	0.2	0.3	0.2	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Total Derivantes																				
<u>Paracloeodes1</u>	0.0	0.2	7.8	2.6	6.7	9.1	1.9	2.5	0.0	0.0	0.0	0.2	1.6	4.7	8.6	2.2	2.8	0.6	0.0	0.0
Total Otras Efémeras																				
<u>Paracloeodes1</u>	0.0	0.1	0.8	0.5	0.2	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.1	0.4	0.6	0.3	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Total Derivantes																				
<u>Total Baetidae</u>	10.6	2.5	66.7	279.6	12032.8	9.1	1203.4	41.7	0.9	0.4	1.8	4.3	48.0	1810.1	5411.0	1001.8	754.0	757.3	0.0	0.3
Total Otras Efémeras																				
<u>Total Baetidae</u>	0.7	0.5	0.9	0.7	0.2	0.0	0.0	0.1	0.1	0.1	0.2	0.4	0.6	0.7	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Total Derivantes																				
<u>Total Leptohyphidae</u>	0.1	0.5	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.5	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Total Otras Efémeras																				
<u>Total Leptohyphidae</u>	0.1	0.2	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Total Derivantes																				
<u>Neptopsyche sp</u>	0.0	0.5	0.0	1.0	1.0	0.0	0.0	1.0	0.0	1.0	0.0	0.3	0.0	0.5	1.0	0.0	0.0	0.0	1.0	1.0
Total Tricóptera																				
<u>Neptopsyche sp</u>	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.1	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Total Derivantes																				
<u>Hydroptila sp</u>	0.0	0.5	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Total Tricóptera																				
<u>Hydroptila sp</u>	0.0	0.01	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0	0.0
Total Derivantes																				

(Continúa)

Entre los dípteros, Simuliidae fue colectado en la deriva de todas las estaciones, excepto la 7, 8, 9 y 10. Sin embargo, los organismos en transporte sólo alcanzan valores relativos de importancia en las cuatro estaciones de mayor altitud especialmente en la 1. Aunque los Chironomidae en conjunto tuvieron predisposición muy elevada a ser movilizados, considerando su abundancia relativa respecto al total de dípteros y al total de organismos en la deriva, tuvieron escasa relevancia como derivantes. Lo mismo se observó para *Pentaneura spp.*, *Micropsectra sp.* y *Corynoneura sp.* respecto al total de quironómidos y al total de derivantes. Sólo Orthocladinae alcanzó valores elevados en relación al resto de los organismos transportados.

7. 4. La deriva como oferta alimenticia.

7. 4. 1. Biomasa bentónica y derivante.

La distribución de las clases de tamaño de *Baetis sp.*₁, *Leptohyphes sp.*₁ *Paracloeodes sp.*₁, colectadas del bentos y la deriva de las estaciones 1, 2 y 4 en condiciones de aguas altas y bajas, se presentan en la Figura 30. Cuando las tres especies son consideradas conjuntamente los organismos más abundantes fueron los comprendidos en las clases de tamaño más pequeñas tanto en el bentos como entre los derivantes. Las clases superiores a 5 tuvieron densidades relativamente bajas en la mayoría de las situaciones. El porcentaje promedio de derivantes entre las clases 1 y 5 fue de 89 % y en las restantes el 11 %. En el bentos se hallaron porcentajes del 83 y 17 %, respectivamente. En las estaciones 1 y 3 la distribución de tallas en bentos y deriva fue semejante. En la estación 2 las talla menores a 5 se hallaron en ambos tipos de muestras, sin embargo durante las aguas altas los individuos de tallas grandes (5 a 9) sólo se colectaron en el bentos.

Los valores de biomasa de invertebrados bentónicos y derivantes de las localidades 1, 2 y 4 se presentan en la Figura 31 y las equivalencias entre peso fresco y peso seco en la Tabla 15. En el bentos de la estación 2 se observó el mayor promedio de peso seco (71.844,6 mg/10') y en el sitio 4 el

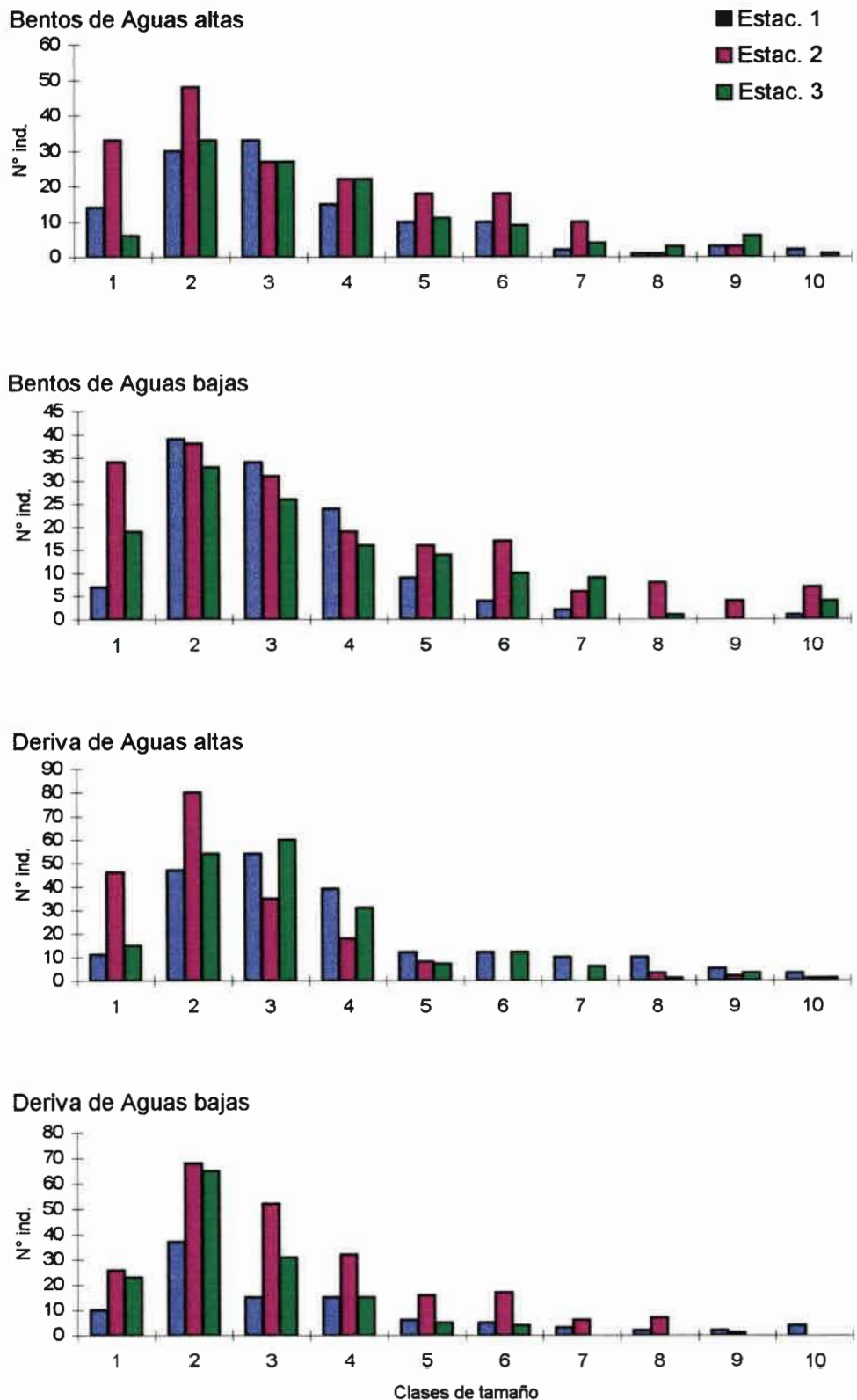


Fig. 30: Distribución de las clases de tamaño de *Baetis sp.*₁, *Leptohyphes sp.*₁ y *Paracloeodes sp.*₁, consideradas conjuntamente, en cada sitio y periodo muestreado

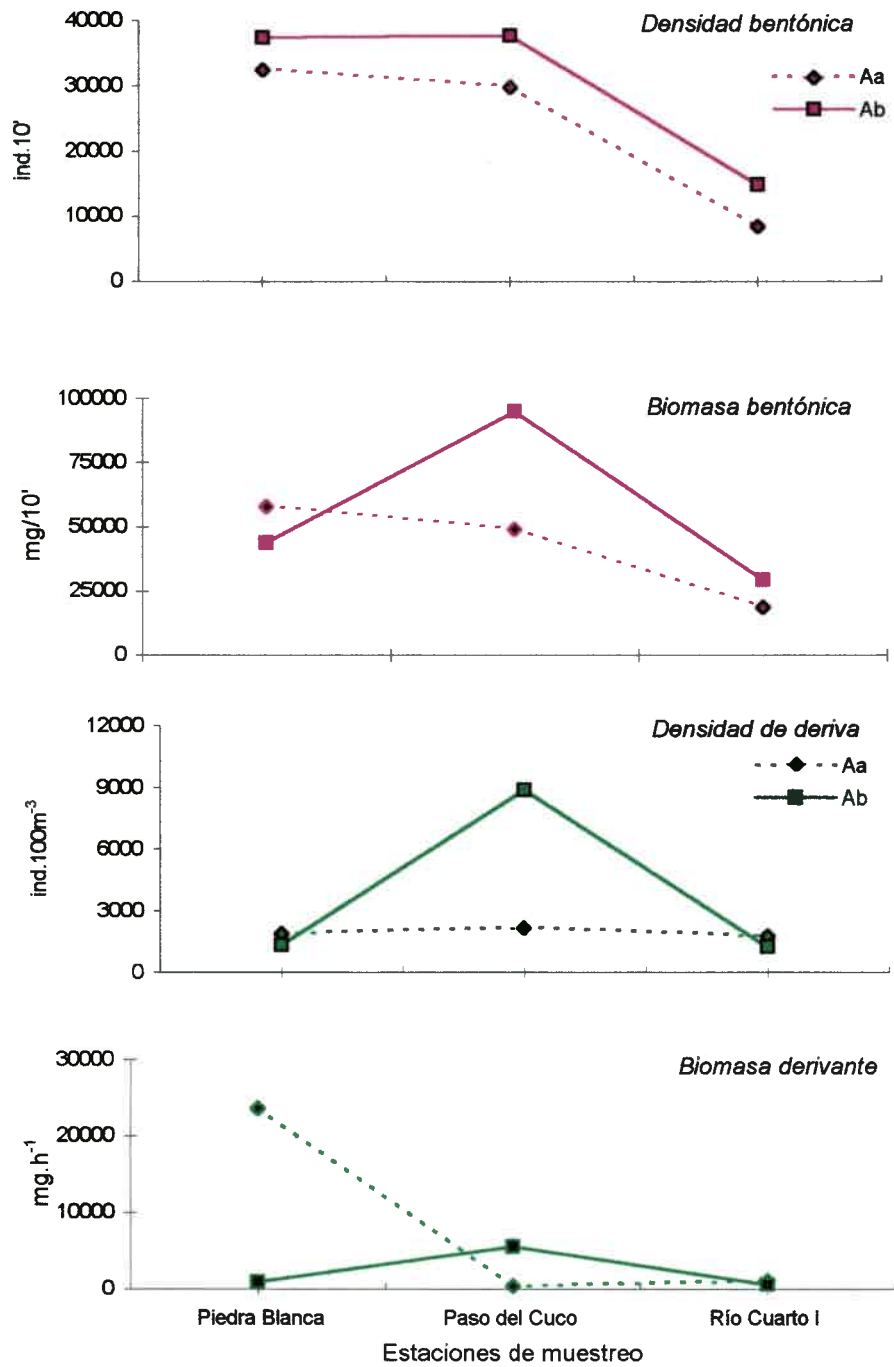


Fig. 31: Variación de los valores promedio de densidad y biomasa en el bentos y la deriva, en las estaciones 1, 2 y 4 de la cuenca Chocancharava.

Tabla 15: Biomasa del bentos y la deriva expresada como peso fresco y peso seco.

Estaciones de muestreo		Biomasa (peso fresco)			Biomasa (peso seco)		
		Bentos (g./10')	Deriva (g.100m ⁻³)	Deriva (g.h ⁻¹)	Bentos (mg./10')	Deriva (mg.100m ⁻³)	Deriva (mg.h ⁻¹)
1. Piedra Blanca	Aguas altas	290.45	139.10	118.28	58090.92	27819.32	23655.90
	Aguas bajas	217.52	5.35	4.61	43504.37	1070.98	921.77
2. Paso del Cuco	Aguas altas	245.65	2.17	2.16	49130.89	433.94	432.27
	Aguas bajas	472.79	26.16	27.76	94558.20	5231.24	5552.20
4. Río Cuarto I	Aguas altas	93.48	4.34	5.28	18695.99	868.58	1056.25
	Aguas bajas	145.35	3.01	2.98	29070.31	602.60	596.19

menor (23.883,5 mg/10'). A excepción de la estación 1, los registros más elevados se observaron durante los períodos de menor caudal. Aunque en la comunidad bentónica del sitio 1, durante las aguas bajas se observó una densidad semejante a la de la estación siguiente, la biomasa aumenta en el segundo de los sitios respecto al primero. Este incremento de biomasa se debió a que en el bentos los efectivos colectados fueron de mayor talla.

El promedio de biomasa derivante, fue menor en el sitio 2 (826,22 mg.h⁻¹ ó 2.832,6 mg.m⁻³) y más elevado en la estación 1 (12.288,84 mg.h⁻¹ ó 14.445,1 mg.m⁻³). En este lugar, la densidad de deriva fue baja durante los muestreos de aguas altas pero se correspondió con el mayor registro de biomasa debido a que los ejemplares derivantes fueron de mayor talla. En la estación 2 durante la época de bajo caudal los valores de peso seco fueron algo mayores que en las restantes; en este sitio se registró también la máxima densidad de deriva.

En el bentos, los registros de biomasa se ajustaron más a las variaciones de densidad que en la deriva, señalando una distribución diferencial de tallas entre ambas comunidades de invertebrados. En la estación 1 la biomasa bentónica de aguas altas fue relativamente baja, mientras que la derivante fue muy elevada respecto a los sitios restantes, debido a la mayor predisposición a derivar que presentaron los ejemplares de tallas 7, 8, y 9. En la estación 2 en cambio, los valores de biomasa son muy altos en el bentos y bajos en la deriva. Sin embargo, en esta última se halló un mayor número ejemplares pequeños.

7. 4. 2. Peces invertívoros de la cuenca.

En la tabla 16 se presenta una recopilación bibliográfica de los peces autóctonos e introducidos que habitan los ambientes fluviales de la cuenca

Tabla 16: Peces autóctonos e introducidos de la cuenca del río Chocancharava, en cuyo régimen alimentario se incluye a los invertebrados acuáticos. (*): Especie introducida.

<i>Especie</i>	N. v.	Régimen alimentario	Ubicación en la cuenca Chcancharava
<i>Cichlasoma facetum</i>	Palometa	Omnívoro (quironómidos)	Río Cuarto, Reducción, Los Cisnes
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	Mojarra	Omnívoro (quironómidos)	Piedra Blanca, Río Cuarto, Reducción, Los Cisnes
<i>Odontesthes bonariensis</i> (*)	Pejerrey	Animalívoro (peces e insectos)	Reducción
<i>Oligosarcus jenynsi</i>	Dientudo	Zoofago (insectos acuáticos)	Río Cuarto, Reducción
<i>Bryconamericus iheringi</i>	Mojarra	Omnívoro (insectos acuáticos)	Río Cuarto, Reducción, Los Cisnes
<i>Cheirodon interruptus interruptus</i>	Mojarrita	Animalívoro (quironómidos)	Piedra Blanca, Río Cuarto, Reducción
<i>Jenynsia lineata</i>	Orillero	Animalívoro (quironómidos)	Piedra Blanca, Río Cuarto, Reducción Los Cisnes
<i>Cnesterodon decenmaculatus</i>	Orillero	Animalívoro (quironómidos)	Río Cuarto, Reducción
<i>Corydoras paleatus</i>	Amarillito	Animalívoro (quironómidos)	Piedra Blanca, Reducción
<i>Pimelodus albicans</i>	Moncholo	Zoofago (insectos acuáticos)	Piedra Blanca
<i>Prochilodus platensis</i>	Sábalo	Omnívoros (pequeños vermes)	Río Cuarto
<i>Pimelodella laticeps</i>	Bagre cantor	Omnívoros (invertebrados)	Piedra Blanca, Río Cuarto
<i>Hypostomus cordovae</i>	Vieja del agua	Omnívoros (invertebrados)	Los Cisnes
<i>Oncorhynchus mykiss</i> (*)	Trucha arco iris	Alimentador de deriva	Piedra Blanca, Paso del Cuco

Fuentes: Gutiérrez *et al.*, 1983; Haro y Gutiérrez, 1985, 1993; Gutiérrez y Haro, 1986; Sagretti y Bistoni, 1993; Valdes y Haro, 1993; Haro y Bistoni, 1996.

Chocancharava. La mayoría de las especies han sido citadas para los tramos de llanura y 7 de ellas habitan en la zona serrana: *Astyanax eigenmanniorum*, *Cheirodon interruptus interruptus*, *Jenynsia lineata*, *Corydoras paleatus*, *Pimelodus albicans*, *Pimelodus laticeps* y *Oncorhynchus mykiss*. Muchos de estos peces son invertívoros u omnívoros en cuya dieta los insectos, principalmente larvas y pupas de quironómidos y crustáceos bentónicos constituyen una fracción de importancia. En los cursos de agua de la zona serrana habita también una especie introducida *Oncorhynchus mykiss* típico alimentador de deriva.

Los valores de biomasa permitieron estimar el peso vivo de trucha *Oncorhynchus mykiss* que potencialmente se podría sostener a partir de la fauna derivante, en las 3 sitios estudiados. En la estación 1, durante la época de elevado caudal, se obtuvo el valor máximo, la biomasa que deriva en una hora representó alimento disponible para 34,5 Kg de trucha. Sin embargo, en época de aguas bajas la estimación fue mucho menor (0,79 Kg). En las localidades 2 y 4 durante las aguas altas los valores fueron 0,33 Kg y 0,93 Kg. respectivamente y en los períodos de aguas bajas 6,40 Kg en el sitio 2 y 0,48 Kg en el sitio 4.

8. DISCUSIÓN

8. 1. Caracterización de la comunidad bentónica

La composición faunística de los invertebrados de la cuenca Chocancharava estuvo compuesta por un total de 94 taxa. Este estudio permitió ampliar el conocimiento de la distribución y enriquecer el elenco faunístico con nuevos registros para el sur de Córdoba. Además, aportó datos de densidad y variación temporal para algunos tramos de los cuales no se tenían antecedentes (Corigliano, 1989; Corigliano & Malpassi, 1992; Corigliano *et al.*, 1994, 1996).

La estructura de las comunidades lólicas cambian desde las nacientes a la desembocadura en respuesta a condiciones físicas, químicas e hidrológicas (Illies & Botosaneanu, 1963; Pennak, 1971; Cummins 1977; Cummins *et al.* 1984; Ward, 1986; Botosaneanu, 1988). Se ha comprobado que la diversidad biótica es baja o moderada en las cabeceras, se incrementa en los tramos de mediano orden y disminuye nuevamente en los segmentos colectores de los grandes ríos (Vannote *et al.*, 1980). La riqueza y diversidad halladas en el perfil longitudinal del río Chocancharava coinciden con las esperadas para los tramos de mediano orden, donde la diversidad generalmente es más elevada porque la geomorfología del cauce provee un mayor rango de microhábitats (Ward & Stanford, 1983).

Las variaciones espacio-temporales en riqueza y densidad han sido atribuidas a una amplia gama de factores bióticos y abióticos que condicionan la capacidad de persistencia de cada especie y las densidades con que éstas se hallan dentro de sus áreas de distribución (Vanotte *et al.*, 1980; Minshall, 1988; Vison & Hawkins, 1998). Se ha sugerido que la riqueza específica están gobernadas por tres tendencias: se incrementan a medida que aumenta la heterogeneidad espacial, decrecen con el incremento de estabilidad temporal y alcanzan el máximo

con niveles intermedios de disturbio (Townsend & Hildrew, 1994). En la cuenca del río Chocancharava todos los afluentes se localizan en el área serrana y convergen en un único colector que recorre la zona de llanura sin recibir otros aportes pero donde la geomorfología del canal varía de anastomosado en el piedemonte, a meandrinoso en el potamon. Los análisis multivariados diferenciaron los sitios y los taxa del hiporritron de aquellos correspondientes a la zona de transición hiporritron-epipotamon y al epipotamon poniendo en evidencia la heterogeneidad del perfil longitudinal de la cuenca. Las variables abióticas que mejor explicaron los cambios en el bentos posibilitaron la ordenación de las comunidades a lo largo de un gradiente que va desde áreas con mayor altitud, pendiente, y granulometría de sustrato, a ambientes con mayores registros de caudal, conductividad, sólidos suspendidos y sólidos disueltos. La altitud ha sido considerada un factor primario en la zonación de los grupos faunísticos (Hynes, 1970; Vinson & Hawkins, 1998). Otros estudios han asociado la distribución longitudinal del bentos con el sustrato (Hawkins, 1984), con el caudal (Sagar, 1983; Poff & Ward, 1989), con las propiedades hidráulicas (Statzner & Higler, 1986; Statzner *et al.*, 1988), y con la conductividad (Cortes, 1992).

En los ecosistemas lóticos, la heterogeneidad espacio-temporal representa un grado de perturbación intermedio que mantiene a las comunidades en equilibrio por lo cual la riqueza aumenta en relación dicha heterogeneidad (Begon *et al.*, 1988). En los tramos serranos y de piedemonte la abundancia, la riqueza y la diversidad fueron elevadas. En estos ambientes el sustrato estuvo constituido principalmente por guijarros y grava, sedimentos que contribuyen a incrementar la heterogeneidad de hábitats y, consecuentemente, la densidad y la riqueza (Minshall, 1988; Townsend & Hildrew, 1994).

A lo largo del perfil longitudinal la fauna cambió paulatinamente por el sucesivo reemplazo de los taxa. En los ambientes de hiporitron los más ubicuos fueron *Camelobaetidius penai*, *Baetodes sp.*, *Leptohyphes sp.*¹, *Tricorythodes sp.*, *Farrodes sp.*, *Chimarra sp.*, *Smicridea sp.*, *Marilia sp.*, *Simulium sp.*, *Corynoneura sp.* Una especie estenozonal, *Paracloeodes sp.*¹, fue dominante en los tramos anastomosados con canales laterales de escasa velocidad de corriente y flujo laminar. Estuvo asociada a *Nais variabilis*, *Chaetogaster sp.*, *Caenis sp.*, Coenagrionidae, *Neptopsyche sp.*, *Pentaneura sp.*, *Dicrotendipes sp.*, *Micropsectra sp.* y *Orthocladius sp.*³. En la zona más baja de la cuenca se encontraron taxa que prefieren ambientes con sedimento fino y menor velocidad de corriente, como *Stenophysa marmorata*, *Ophidonais serpentina*, *Leptohyphes sp.*², *Homoeoneuria sp.*, *Phyllocycla sp.*, *Progomphus sp.* Aunque ninguno de los taxa fue colectado en toda la cuenca, *Nais variabilis*, *Baetis sp.*¹, *Pentaneura sp.*, *Polypedilum sp.* y *Thienemanniella sp.* presentaron una distribución eurizonal y se colectaron en la mayoría de las localidades estudiadas. Aunque las fluctuaciones de riqueza y densidad y la sustitución de taxa fue gradual a través del perfil longitudinal, se detectaron tramos donde las condiciones de estrés ambiental producen discontinuidades. Corigliano *et al.*, (en prensa) arribaron a las mismas conclusiones al analizar la distribución de efemerópteros de la cuenca.

A los fines del diseño muestral, de acuerdo a la clasificación zonal de Illies & Botosaneanu (1963), el sitio 2 fue hipotéticamente ubicado en el área de transición hiporitron-epipotamon. Sin embargo, los análisis multivariados indicaron la transición ambiental en el tramo comprendido entre las localidades 3 y 4. En esa zona, las características geomorfológicas determinan un cauce muy amplio, anastomosado y divagante entre barras móviles de arena gruesa. En coincidencia con el cambio hidráulico disminuyó la densidad, la riqueza y la diversidad, y se

observó un reemplazo de algunos grupos faunísticos tal como lo discutieron para este tipo de tramos Statzner & Higler (1986).

En la llanura los tramos de epipotamon, de cauce meandrinoso sufren la perturbación provocada por el vertido de desechos cloacales lo cual produjo un brusco cambio en la fauna inmediatamente aguas abajo del efluente. Por esta razón, la comunidad bentónica adquirió una composición diferente. El aumento en el contenido de materia orgánica y el consecuente descenso del oxígeno disuelto, limitaron la densidad de efemerópteros y favorecieron el desarrollo de especies generalistas, tolerantes a bajos tenores de oxígeno y capaces de una rápida multiplicación, como *Nais variabilis*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Chironomus* sp. y Nematoda. Estos taxa son indicadores de aguas ricas en materia orgánica en las cuales los procesos oxidativos y el metabolismo de los microorganismos provocan depresiones del oxígeno disuelto (Brinkhurst & Cook, 1974; Roback, 1974). Tanto los disturbios naturales como los de origen antrópico pueden alterar la estructura de la comunidad bentónica aumentando la densidad de algunas poblaciones y disminuyendo la de otras. Otros autores han informado la dominancia de taxa relativamente tolerantes a la contaminación y el descenso de la riqueza y diversidad, en tramos con contaminación orgánica (Quinn & Hickey, 1990; Koestsier & Bryan, 1996). La calidad del agua parece ser el principal factor determinante de las fluctuaciones en la distribución de las comunidades bentónicas en el tramo potámico. Sin embargo, la introducción de poluentes es simultánea con cambios naturales en la geomorfología que influyen en la geometría del cauce, en la granulometría del sustrato y en la disponibilidad de hábitat para el bentos. Todos estos factores, antrópicos y naturales actúan sinérgicamente sobre las comunidades potámicas. Otros estudios han demostrado que fluctuaciones en la calidad del agua, resultante de cambios en la geología local, influyen

directamente sobre la distribución y abundancia de los macroinvertebrados (Minshall & Minshall, 1978; Koetsier *et al.*, 1996).

Río abajo de los tramos contaminados un nuevo cambio en la composición faunística indicó que la perturbación sólo afecta unos pocos kilómetros. La modificación más importante en la comunidad bentónica estaría en relación con el subsidio energético producido por el incremento de materia orgánica. Cuando el oxígeno ya no es limitante la disponibilidad de alimento favorece el desarrollo de una comunidad con mayor diversidad. Los ambientes fluviales tienen elevada resiliencia especialmente cuando la perturbación se origina por contaminantes de naturaleza orgánica. Los cambios producidos por los disturbios se atenúan por el inmediato arrastre del contaminante y porque las moléculas, al ser generalmente metabolizables pueden ser transformados biológicamente por la vía detrítica (Margalef, 1983). Además, la rápida recuperación es favorecida por los cortos ciclos de vida de los organismos y la acción de rápidos mecanismos de recolonización tales como la deriva y las migraciones desde el hiporreos (Webster *et al.* 1983).

Otra consideración que surge de los análisis multivariados es que las variaciones temporales son más evidentes en los tramos potámicos que en los serranos y de piedemonte. La comunidad bentónica que se desarrolla entre la zona contaminada y la de recuperación varió con las condiciones de caudal mostrando un marcado dinamismo temporal. En los meses de estiaje coincidió con la fauna del tramos recuperado y en los de mayor caudal con la fauna indicadora de deterioro ambiental. Las variaciones estacionales en el gradiente altitudinal han sido atribuidas al voltinismo y al efecto de la temperatura sobre los ciclos de vida de las poblaciones (Cortes, 1992). Sin embargo, en nuestro estudio la temperatura estuvo pobremente correlacionada con la zonación. Las

fluctuaciones temporales de caudal pueden estar enmascarando la acción de otras variables como las derivas catastróficas previas a la toma de muestras, que producen un desplazamiento de la fauna aguas abajo y disminuyen la capacidad de resiliencia del sistema en ese período.

8. 2. Caracterización de la fracción derivante

Se ha estimado que las densidades medias de deriva varían entre 100 y 1.000 ind.100m⁻³ (Allan, 1987). Los valores en la cuenca del río Chocancharava son elevados, si se tiene en cuenta que la densidad media fue de 3959 ind.100 m⁻³, pero se obtuvieron registros puntuales de 11.967, 10.709, 15.113 y 10.126 ind.100 m⁻³. En un tramo anastomosado de la cuenca se registraron 5.300 ind.100 m⁻³ (Corigliano *et al.*, 1987). En estudios realizados en arroyos de bajo orden las densidades variaron entre 6 y 783 ind.100m⁻³; en grandes ríos los registros fluctuaron entre 27 y 7526 ind.100 m³ (Cellot, 1989; Sagar & Glova, 1992; Koetsier & Bryan, 1996). Un estudio publicado por Pearson & Franklin (1968) informa una estimación máxima de 17260 ind.100 m⁻³.

A excepción de la velocidad de corriente, el ancho del cauce húmedolas variables abióticas que mejor explicaron los cambios de la fracción derivante en el perfil longitudinal fueron las mismas que posibilitaron la ordenación de las comunidades bentónicas. Éstas determinaron un gradiente que va desde áreas con mayor altitud, pendiente, velocidad de corriente y granulometría de sustrato, a ambientes con elevados registros de caudal, conductividad, sólidos suspendidos y sólidos disueltos. La conductividad, la velocidad de corriente y la longitud del río han sido correlacionada con la distribución espacial y temporal de los taxa derivantes en ríos del hemisferio norte

(Waters, 1968; Pearson & Kramer, 1972; Baker & Hawkins, 1990; Dudgeon, 1990; Koestsier & Bryan, 1995).

Numerosos estudios han demostrado que la deriva se incrementa tanto con aumentos (Irvine & Henriques, 1984; Poff y Ward, 1991) como con reducciones de caudal (Pearson & Franklin, 1968; Radford & Hartland-Rowe, 1971; Poff y Ward, 1991). Investigaciones realizadas a nivel específico determinaron que, para algunas especies los incrementos de caudal se correlacionan positivamente con la deriva, mientras para otras la correlación es negativa (Pearson & Franklin, 1968; Pearson & Kramer, 1972; Poff *et al.*, 1991)

Las densidades de deriva halladas en la mayoría de los sitios estudiados fueron superiores durante los períodos de bajo caudal. El río Chocancharava posee un régimen hídrico de tipo pluvial por lo cual durante los meses de estiaje el caudal es bastante estable, pero en épocas de aguas altas fluctúa siguiendo la dinámica de las precipitaciones. Estudios previos realizados en el tramo anastomosado de este río permitieron sugerir que la magnitud de la respuesta de los invertebrados derivantes ante cambios de caudal dependen de cuanto tiempo ha transcurrido desde la última fluctuación (Corigliano *et al.*, en prensa). Poff & Ward, (1991) consideran que cuando las condiciones hidrológicas permanecen estables durante un período prolongado, los organismos tienen mayores oportunidades de asociarse con un microhábitat específico y aumentar sus densidades. En períodos hidrológicamente más variables las condiciones de microhábitat son menos estables y los organismos están más expuestos a las posibilidades de derivar, pero los caudales más elevados ejercen un efecto diluyente que disminuye las densidades de deriva. Por otra parte, el período de aguas bajas coincide con el fin del invierno y el comienzo de primavera, y el incremento de caudal puede estar enmascarando el efecto de otras

variables, ya sean ambientales, como el fotoperíodo, la temperatura y las condiciones químicas o poblacionales como los eventos del ciclo de vida de cada especie.

En deriva también Ephemeroptera y Oligochaeta fueron los grupos más representados. Sin embargo, en los segmentos superiores los taxa dominantes de la fauna en transporte no fueron los mismos que los del bentos. *Baetis sp.1* fue dominante numérico, *Camelobaetidius penai* tuvo densidades relativamente bajas, y *Baetis sp.2*, *Trichorithodes sp.* y *Leptohyphes sp.1* estuvieron escasamente representadas. En los tramos de potamon superior *Baetis sp.1* y *Paracloeodes sp.* fueron las especies que más derivaron y en los tramos contaminados solo *Nais variabilis* fue un derivante importante aún cuando otros Annelida y Nematoda fueron abundantes en el bentos.

La hipótesis de Waters (1961, 1965), propone que la deriva es un fenómeno denso-dependiente que vehiculiza el exceso de producción del bentos, por lo cual la estructura de las comunidades bentónicas y derivantes serán semejantes y resultaran de la interacción de los mismos factores bióticos y abióticos. Aunque otros autores han apoyado la hipótesis de la denso-dependencia (Dimond, 1967; Lehmkuhl & Anderson, 1972; Koetsier *et al.*, 1995), no existen antecedentes de su aplicación a lo largo de un gradiente longitudinal que permitan comparar nuestros resultados.

En el presente estudio las técnicas multivariadas agruparon separadamente las fracciones derivantes pertenecientes al hiporritron, a la zona de transición hiporritron-epipotamon y al epipotamon. La estructura de las fracciones derivantes y las variables que determinan su distribución en el perfil longitudinal resultaron muy similares a las bentónicas. Además, el sucesivo reemplazo de los taxa, desde los sitios

de mayor altitud hacia los de llanura, reflejó la composición de las comunidades bentónicas incluso en las zonas de estrés ambiental producido por la contaminación o por cambios hidráulicos. Las semejanzas entre ambas fracciones estudiadas permiten suponer que en la cuenca del río Chocancharava la deriva es una expresión de la estructura de las comunidades bentónicas. En este tipo de ambientes no se cumpliría la hipótesis de Koetsier & Bryan (1995; 1996), quienes sugieren que en los grandes ríos los invertebrados derivantes pueden constituir una comunidad separada de la bentónica. Para los autores, la deriva en el bajo Mississippi constituye una comunidad permanente de macroinvertebrados "planctónicos" cuyos miembros pasarían todo su ciclo de vida derivando. Para ríos de orden 7 con las características del Chocancharava nuestros estudios, confirman la hipótesis de Waters (1961; 1965). Sin embargo, los múltiples factores que pueden influir sobre la deriva, hacen suponer que la densidad bentónica no es el único disparador. Los atributos funcionales de cada especie, tales como la morfología, el comportamiento y las preferencias de microhábitat influyen en la entrada y el transporte río abajo.

8. 3. Relación bentos-deriva

Los resultados mostraron que aunque la composición del bentos y la deriva fue semejante, las abundancias relativas de cada taxa difirieron entre ambas fracciones consideradas. La mayoría de los estudios que comparan bentos y deriva han demostrado que las dos fracciones presentan diferentes patrones de abundancia (Elliott, 1967; Lehmkuhl & Anderson, 1972; Waters, 1972; Corkum, 1978b Sagar & Glova, 1992; Koetsier & Bryan, 1996).

Los valores medios de la predisposición a la deriva registrados en la subcuenca Chocancharava son en su mayoría muy superiores a los obtenidos por otros autores. Varios estudios han demostrado que la proporción del bentos en la deriva es muy pequeña generalmente en el rango de 0,01 % o menos (Wilzbach & Cummins, 1989). Radford & Hartland-Rowe (1971) hallaron para la fauna total de arroyo montañoso canadiense una predisposición a derivar de 0,35 %; Lehmkuhl & Anderson (1972) informaron registros que van del 0,01 al 5,35 % para varias especies de Ephemeroptera en arroyo de montaña, y en una zona de rabión, Wilzbach & Cummins (1989) estimaron un rango de 0,05 a 15 %; el valor más elevado correspondió a un tricóptero constructor de red.

El desprendimiento de los organismos del sustrato y su consiguiente arrastre río abajo puede deberse a diversos motivos (Waters, 1965, 1972). Sin embargo, puesto que durante los períodos de toma de muestras, no se registraron en el área perturbaciones severas del bentos, la posibilidad de derivas catastróficas es excluida. El horario en que se realizaron las colectas también permite descartar la posibilidad de deriva comportamental. El desprendimiento accidental de los organismos y el consecuente arrastre aguas abajo depende de numerosos factores morfológicos y etológicos (Rader, 1997). La predisposición a la deriva está en relación con de la forma corporal hidrodinámica que determina la habilidad para nadar, con las adaptaciones morfo-etológicas que favorecen la permanencia en el sustrato, con el microhábitat preferencial de cada especie y la velocidad de corriente óptima dentro de cada unidad de hábitat (Rader, 1997). La posibilidad de entrar en la deriva también depende del índice de arrastre (*Drag Index*) de cada especie, que relaciona el tamaño y la forma con la probabilidad de ser desprendido del sustrato (Vogel, 1994). La capacidad para sustraerse de la corriente y retornar al fondo ha sido asociada con la distancia a la que son capaces de derivar (Elliott, 1971). Asumiendo que

una mejor locomoción incrementa la probabilidad de desprendimiento, Rader (1997) determinó las siguientes categorías: nadadores > reptantes > adheridos > sésiles.

En los dípteros se observó una elevada tendencia a ser arrastrados por la corriente. La mayoría de los quironómidos, ceratopogónidos, tipúlidos, díxidos y psicódidos (excepto *Maruina*) han sido clasificados como no nadadores que prefieren ambientes de depósito y, salvo los tipúlidos, tienen bajo índice de arrastre (Rader, 1997). Sin embargo, los efídridos, psicódidos y algunos quironómidos como *Pentaneura sp.*, *Dicrotendipes sp.*, *Corynoneura sp.* y *Orthocladius sp.*¹, mostraron una elevada propensión a derivar. Probablemente la escasa capacidad de natación que poseen, los movimientos ondulatorios con poca direccionalidad y la baja eficiencia de retorno, que caracteriza a los dípteros mantuvo a estos organismos en la columna de agua durante más tiempo y originó las relativamente altas densidades de deriva registradas. Entre los dípteros *Micropsectra sp.* tuvo el valor más elevado de predisposición a la deriva. Esta especie, como todos los Tanytarsini viven la mayor parte de su vida expuestos a la fuerza de la corriente a la cual se sustraen habitando dentro de tubos que ellos mismos construyen. A excepción de los ortocladines, tanto los quironómidos examinados en conjunto como las especies que mostraron alta predisposición a derivar tuvieron escasa relevancia como derivantes cuando sus abundancias se consideraron en relación al total de dípteros y al total de organismos en la deriva.

Los simúlidos también sobresalieron por su elevada predisposición a derivar especialmente en las cuatro estaciones de mayor altitud. El grupo, junto con los quironómidos ha sido hallado dominante en la deriva de otros arroyos del hemisferio norte (Neveu, 1974; Kerby *et al.*, 1995). Estos organismos prefieren ambientes de erosión y permanecen adheridos en

una misma posición durante días o semanas pero pueden moverse hasta una nueva ubicación, en respuesta a cambios de las condiciones del medio, y frecuentemente derivan cuando se enfrentan con depredadores, o ante la escasez de alimento, aunque se mantiene unido al sustrato con un hilo de seda que incrementa su tasa de retorno (Hynes, 1970; Kerby *et al.*, 1995).

Los efemerópteros junto con los dípteros tuvieron la predisposición a la deriva más elevada. Los baétidos mostraron una alta propensión a derivar, especialmente entre las estaciones 3 y 8. *Baetis sp.2* y *Camelobaetidius penai* fueron halladas en el bentos de las tres estaciones de mayor altitud, sin embargo derivaron hasta la estación 5, situada 20 km río abajo. *Baetis sp.1* es una especie eurizonal (Corigliano *et al.*, 1998) que mostró alta capacidad de derivar entre las estaciones 1 y 4. *Paracloeodes sp.1* también tuvo una amplia distribución, fue hallada en el bentos de casi todos los sitios, aunque su importancia como derivante es más evidente en los sitios 3, 4 y 5. La mayoría de las especies de baétidos prefieren ambientes de erosión, el diseño corporal permite reducir el arrastre y por lo tanto tienen baja posibilidad de ser desprendidos (Vogel, 1994). Sin embargo, la elevada propensión al transporte debe ser atribuida a que son activos nadadores, de cuerpo hidrodinámico, capaces de movimientos ondulatorios direccionados y con posibilidad para retornar rápidamente al sustrato cuando se desprenden accidentalmente. Estas características permiten considerarlos como buenos colonizadores (Hynes, 1970; Elliott, 1971.b).

Los leptohífidos (*Leptohyphes sp.1* y *Thricorythodes sp.*) y leptoflébidos (*Farrodes sp.*) tuvieron baja tendencia a la deriva. Aun cuando habitan ambientes con alta velocidad de corriente, viven debajo de las rocas lo cual limita la probabilidad de desprendimiento. En las estaciones de mayor altitud, donde predominó el sustrato de

granulometría gruesa que aporta mayores posibilidades de refugio, *Leptohyphes* sp₁ fue la especie más abundante en el bentos, sin embargo tuvo escasa importancia como derivante.

Efemerópteros excavadores que habitan en ambientes de sedimento fino como Polymitarsidae o las que se ocultan en el sedimento como Caenidae son considerados entre los taxa que evitan el contacto directo con la corriente y por lo tanto tienen menor posibilidad de entrar en la deriva (Rader, 1997). Sin embargo, en el presente estudio *Homeoneuria* sp., *Caenis* sp., *Paracloeodes?* sp.₂, y Polymitarsidae derivaron con una predisposición alta en las estaciones de menor altitud donde la granulometría fina reduce la posibilidad de refugio. Los ejemplares fueron, en todos los casos, juveniles de reducido tamaño lo cual podría haber incrementado su escasa posibilidad de retorno.

Entre los Trichoptera *Marilia* sp, *Chimarra* sp. y *Smicridea* sp. tuvieron baja tendencia a la deriva. La primera especie pertenece al grupo de los constructores de estuche de piedra que raramente son hallados derivando (Elliott, 1971b). Las otras dos especies son filtradores e hiladores de redes, que prefieren ambientes de erosión pero son derivantes ocasionales, ya que se mantienen unidos al sustrato por un hilo de seda que aumenta su eficiencia de retorno (Kerans, 1992; Rader, 1997). En nuestra cuenca *Oxyethira* sp. tuvo baja predisposición, sin embargo el género ha sido hallado entre los dominantes de la deriva producida por aumentos de caudal (Irvine y Henrriques, 1984). Sólo en dos especies de tricópteros se observó alta predisposición, en *Hydroptila* sp. y en *Neptopsyche* sp. La primera sólo alcanzó un valor moderado en la estación 2, sin embargo no fue colectada en el bentos de ese sitio ni en el precedente lo que hace suponer que proviene del bentos remoto. *Neptopsyche* sp prefieren ambientes de erosión y tiene un índice de

arrastre elevado debido a que sus estuches son contruidos por elementos vegetales que disminuyen su peso específico.

Los odonatas tuvieron una baja predisposición a derivar la mayoría de las especies prefieren ambientes de depósito y zonas vegetadas y han sido clasificados por Rader (1997) como derivante ocasional sólo en base a su capacidad nadadora.

Los heterópteros y coleópteros generalmente son malos derivantes (Elliott, 1971; 1973). Aquellos que forman parte del pleuston son buenos nadadores y con bajas velocidades de corriente tienen la capacidad para sustraerse al arrastre. Aunque los élmidos (larvas y adultos) son malos nadadores con elevado índice de arrastre y prefieren ambientes de erosión, tuvieron predisposición a la deriva media debido a que pasan la mayor parte de sus ciclos biológicos protegidos en el sustrato.

Hydra sp., Gordioidea, Hydracnida y *Hyalrella curvispina*, fueron hallados en escaso número, pero los porcentajes en la deriva fueron superiores que los bentónicos lo que determinó una alta tendencia a ser transportadas por la corriente. Coincidiendo con nuestros resultados, *Hydra spp.* ha sido citada como el principal derivante del bajo Mississippi (Koestsier & Bryan, 1995). Los ácaros tienen un elevado índice de arrastre debido a sus cuerpos globulares lo cual favorece su desprendimiento y entrada a la corriente pero han sido clasificados, junto con turbelarios y oligoquetos, en la categoría de no derivantes por Rader (1997). En nuestro análisis, las planarias tuvieron baja predisposición a derivar. Los oligoquetos se hallaron con predisposición media por tratarse de organismos reptantes y no nadadores. Por su tamaño pequeño tienen un elevado índice de arrastre lo que elevó los porcentajes de *Nais variabilis* y *Chaetogaster sp.* derivantes. Por otro lado, la escasa exposición a la fuerza de la corriente que presentan los organismos que

viven semienterrados en el sedimento fino, como *Limnodrilus hoffmeisteri* redujo tendencia a derivar de esta especie.

Los anfípodos, relativamente escasos en la cuenca estudiada, fueron hallados en la deriva con porcentajes mucho mayores que en el bentos. Son nadadores activos con bajo índice de arrastre que prefieren ambientes de erosión. Aunque los gamáridos son citados junto con *Baetis* como los derivantes más importantes en el hemisferio norte (Waters, 1966; Hynes, 1970; Ghetti *et al.*, 1991) no son equivalentes ecológicos de los hialélidos del hemisferio sur. Los gasterópodos son organismos no nadadores que prefieren ambientes de depósito con escasa velocidad de corriente, a lo cual debe atribuirse la baja tendencia a la deriva con que fueron hallados; esto coincide con Rader (1997) quien también los ubica entre los no derivantes.

Aunque en la cuenca en estudio la mayoría de los taxa colectados en el bentos fueron hallados también en la deriva, la estructura de la fracción derivante difirió de la bentónica y mostró características particulares en cada tramo estudiado. Se observaron diferencias significativas en las densidades totales de cada grupo bentónico y cada taxa. Estas discrepancias entre ambas fracciones sugerirían que en la cuenca estudiada la deriva no es denso-dependiente. Sin embargo la distribución de las fracciones bentónicas y derivantes en el perfil longitudinal estuvo regida por las mismas variables ambientales. Aunque son muchos los factores condicionantes la tendencia a abandonar el fondo no sólo está relacionada con la densidad de sus poblaciones bentónicas sino también con la forma de vida de cada especie (Elliott, 1967; Lehmkuhl & Anderson 1972; Corkum, 1978). Por lo tanto, no es posible generalizar los motivos por los cuales las diferentes especies inician la deriva, permanecen en ella o retornan al bentos, ya que las variables bióticas y abióticas que influyen en cada una de ellas son diferentes.

La distribución y abundancia de las especies depende en gran medida de la capacidad de los organismos para sustraerse al riesgo de ser arrastrados y de las posibilidades de colonizar los ambientes río abajo. A escalas microespaciales el problema de la deriva es muy complejo y difícil de abordar por la dificultad en determinar cuál es la percepción que tiene cada animal de su entorno. La distribución, calidad y las dimensiones de las partículas orgánicas es uno de los determinantes de la zonación longitudinal del macrobentos a escala micro y macroespacial y de la predisposición a derivar de los organismos (Cummins, 1977; Lehmkuhl & Anderson 1972; Corkum & Clifford, 1980; Allan 1984, 1995; Cummins *et al.*, 1984). La preferencia por determinado sedimento puede ser un efecto secundario del hábito alimenticio, de las necesidades de oxígeno, de la velocidad de corriente, de la selección de refugio, de la presencia de partículas finas que obstruyan la respiración, etc. (Tolkamps, 1982). A nivel de microhábitat también adquieren importancia las adaptaciones morfofisiológicas, las relaciones interespecíficas de competencia y depredación, y el rol de los refugios que permiten a los organismos evadir depredadores y protegerse de las corrientes (Hynes, 1970; Allan, 1975; 1995). Para comprender los motivos que predisponen a unas especies más que a otras a derivar se deberán profundizar los estudios autoecológicos que expliquen las distribuciones microespaciales de las poblaciones. Investigaciones experimentales y de campo ampliarán el conocimiento de los ajustes adaptativos que permiten a los organismos responder a condiciones imperantes en su entorno.

8. 4. El bentos como oferta alimenticia.

Los invertebrados bentónicos y derivantes constituyen una fuente de alimento de gran importancia para los consumidores de niveles superiores en las cadenas tróficas de los ambientes lóticos.

En los 10 sitios estudiados se ha registrado la presencia de 14 especies de peces autóctonos cuya dieta está constituida total o parcialmente por invertebrados bentónicos. La mayoría de estas especies han sido halladas en los sitios donde se focalizó el análisis de biomasa. Algunos son omnívoros que se alimentan de algas e invertebrados acuáticos, y otros son bentófagos que predan preferentemente sobre quironómidos. Estudios realizados en el río Primero indicaron que la dieta de *Pimelodus albicans* estuvo constituida por crustáceos, insectos y otros invertebrados acuáticos (Haro & Gutiérrez, 1993). Análisis de contenido estomacal realizados en *Astyanax eigen-manniorum* han demostrado que al menos en ambientes lénticos, son depredadores de hidrofílicos y de larvas y pupas de quironómidos (Gutiérrez *et al.*, 1983).

La poca información que existe acerca de la alimentación de los peces autóctonos de la cuenca no permitió una evaluación de la importancia potencial del bentos como recurso alimentario. Restan realizar investigaciones sobre la densidad de las poblaciones ícticas de los ríos del sur de Córdoba, que pudieran indicar la capacidad de carga del bentos (Haro & Bistoni, 1996). Por otra parte, se desconocen referencias acerca de la biomasa de invertebrados necesaria para mantener las poblaciones que habitan en la cuenca Chocancharava.

8. 5. La deriva como oferta alimenticia.

Lo señalado anteriormente para los peces bentófagos autóctonos no se extiende a la trucha *Oncorhynchus mykiss*, especie introducida en el área serrana de nuestra cuenca y considerada el principal alimentador diurno de deriva (Allan, 1984). *Oncorhynchus mykiss* ha sido hallada en las estaciones 1 y 2, aunque no se conocen datos de densidad y no ha

sido citada para el sitio 4 (Haro & Bistoni, 1996). Los salmónidos se ubican en lugares ventajosos de los ríos interceptando la fauna en transporte y seleccionan las presas de mayor tamaño, por lo cual aquellas especies con una alta predisposición a la deriva están más disponibles como alimento. Estudios realizados en ambientes lóticos han determinado la importancia de los derivantes como recurso alimentario de las truchas (Bachman; 1984; Wooster & Sih, 1995; Dedual & Collier, 1995). Análisis del contenido estomacal demostraron que los insectos más comunes de la dieta son los efemerópteros entre ellos *Baetis*. Este género es considerado uno de los elementos dominantes en la deriva de muchos cursos de agua y el principal componente de la dieta de los salmónidos (Waters, 1972; Allan, 1975; Poff, *et al.* 1991).

Numerosos estudios han demostrado que los efemerópteros presentan una deriva comportamental, tamaño-dependiente, que resulta de conductas evasivas ante la presencia de depredadores invertebrados y vertebrados (Hynes, 1970; Müller, 1974; Corkum & Clifford, 1980; Peckarsky, 1980; Wiley & Kohler, 1981; Allan, 1984; Malmquist, 1986; Malmqvist & Sjöstrom, 1987).

En los sitios considerados para el análisis de talla y biomasa se observó en todas las situaciones de muestreo un amplio rango de tamaños de las tres especies estudiadas: *Baetis sp.*₁, *Leptohyphes sp.*₁, *Paracloeodes sp.*₁. Aunque los organismos más abundantes fueron los comprendidos en las clases de tamaño más pequeñas es probable que la distribución de talla represente la superposición de más de una generación. Como la mayoría de los baétidos en zonas templadas los efemerópteros de nuestra región son especies bivoltinas (*Baetis*) o polivoltinas (Leptohyphidae) que presentan al menos dos generaciones anuales (Vallania & Corigliano, 1989; Verver, 1998). Una generación larga de invierno, con crecimiento lento y eclosión a comienzos del verano; y

una o dos generaciones estivales cortas. En efemerópteros que presentan ese tipo de historia biológica es común hallar a un mismo tiempo un amplio rango de tamaño (Allan, 1978, 1984).

Estudios previos realizados en la cuenca han demostrado la presencia de deriva comportamental con un marcado incremento de densidades de derivantes durante las horas de oscuridad (Corigliano, *et al.*, 1987). Sin embargo, en el presente estudio sólo se muestreó la deriva continua y, por lo tanto, las bajas abundancias relativas de efemerópteros de mayor talla no pueden ser atribuidas a una conducta evasiva ante la presencia de depredadores. Allan (1978) demostró que la deriva de los ejemplares más pequeños es aperiódica mientras que los de mayor talla, al estar sujetos a la presión selectiva de los depredadores, evitan este riesgo derivando durante la noche. De acuerdo con esta hipótesis, los muestreos realizados durante las horas de luz deberían comprender mayores porcentajes de ejemplares pequeños que el bentos y en éste deberían hallarse los ejemplares mayores, que eventualmente derivarían después del oscurecer. Los registros obtenidos en los sitios analizados en el presente estudio no coinciden con la hipótesis del riesgo de depredación. En nuestra zona el principal depredador diurno de deriva, *Oncorhynchus mykiss*, ha sido introducido en 1930 lo que puede significar un tiempo evolutivo relativamente escaso para fijar este comportamiento en las poblaciones de efemerópteros consideradas. En otros ríos donde las truchas fueron introducidas hace 60 años los picos de deriva nocturna de *Baetis sp.* y *Baetodes sp.* sugieren un rápido cambio evolutivo del comportamiento como respuesta a la presencia de depredadores exóticos (Flecker, 1992). Otro motivo por el cual no se cumple la hipótesis del riesgo de depredación puede ser que las densidades de truchas no sean lo suficientemente elevadas como para representar un riesgo que induzca a cambiar las pautas comportamentales en los derivantes. Además, otros experimentos han demostrado que la deriva tamaño-dependiente de los

efemerópteros no solo resulta de conductas evasivas, sino también de los atributos funcionales de cada especie, que influyen en la entrada a la columna de agua y el transporte en condiciones hidrológicas variables (Lehmkhul & Anderson, 1972; Waters, 1972; Corkum, 1978; Doeg & Milledge, 1991; Poff y Ward, 1991; Poff *et al.*, 1991; Forrester, 1994). Estudios comparativos de la talla de los derivantes diurnos y nocturnos y relevamientos de las poblaciones de *Oncorhynchus mykiss* y otros posibles depredadores de deriva permitirán aclarar este punto para las comunidades regionales.

En el bentos, la biomasa estimada se ajustó a las variaciones de densidad. En la deriva, en cambio, altos valores de densidad no siempre se correspondieron con una elevada biomasa ya que el peso de los derivantes también depende de la predisposición a derivar que presentan los organismos según su talla. En los tramos estudiados el promedio de biomasa derivante fue más elevado que la mayoría de los reportados por otros autores. Para pequeños ríos y arroyos Cellot (1989) menciona registros de peso seco que van de 26 a 120 mg.100 m⁻³; la deriva diurna de un gran río europeo movilizaba 10,4 mg.100 m⁻³, y la deriva nocturna 52,2 mg.100 m⁻³. Sagar & Globa (1992) informaron valores que variaron de 13 a 65 mg.100⁻³, también en un río de grandes dimensiones. Entre los registros más elevados que se han publicado figuran los de Pearson & Kramer (1972) quienes, para una sola especie de tricóptero en un arroyo de montaña, hallaron 5,99 g.año⁻¹ de biomasa derivante cuando los valores en el bentos fueron de 4,30 g.año⁻¹.

Los valores de biomasa derivante estimados para una localidad serrana, y dos de piedemonte permitieron calcular el peso vivo de trucha que potencialmente podría sostener la deriva en esos tramos. En la estación 1, durante la época de elevado caudal se obtuvo una estimación considerablemente elevada. Sin embargo, probablemente sea la biomasa

durante el bajo caudal en conjunción con los factores ambientales la que limite las potenciales poblaciones de estos peces.

Las necesidades alimentarias de las truchas dependen del índice metabólico (directamente relacionado con la temperatura del agua), del peso del pez, de la riqueza nutricional del alimento y del nivel de oxígeno disuelto (Blanco Cachafeiro, 1984; Filbert & Hawkins, 1995). Por otra parte, nuestras estimaciones se basan en ajustes realizados para temperaturas que varían entre los 9 y 13 °C y en un ambiente con características hidráulicas y físico-químicas diferentes (Elliott, 1973). Sin embargo, los datos aportados permiten una aproximación a la carga de peces que se alimentan de deriva que podrían tener nuestros ambientes.

Desde el punto de vista de la economía del sistema, la depredación ejercida por los peces bentófagos generaría un impacto negativo sobre la densidad del bentos local (Bechara, 1993). Este efecto ha sido considerado más importante que el ejercido por los salmónidos al interpretar que al alimentarse de deriva depredarían sobre organismos que, por estar en condiciones sanitarias desfavorables serían de todos modos eliminados del sistema (Cummins y Wilzbach, 1988) o estarían eliminando el exceso de producción del bentos (Waters, 1961). Sin embargo, si consideramos la importancia colonizadora de la deriva, aún cuando los depredadores utilicen el exceso de producción del bentos, se estarían sustrayendo del sistema los invertebrados destinados a repoblar los tramos inferiores.

9. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

1. En la cuenca del río Chocancharava las comunidades bentónicas se distribuyen en el gradiente altitudinal formando agrupaciones faunísticas características de las condiciones del ritron, de la zona de transición ritron - potamon y del potamon.
2. Las zonas de cambio en estructura y composición de las comunidades bentónicas, en el gradiente altitudinal, son debidas a variaciones hidráulicas y geomorfológicas y a perturbaciones antrópicas.
3. Según la distribución zonal de las principales especies componentes del bentos se determinaron especies eurizontales: *Nais variabilis*, *Baetis sp.*, *Pentaneura sp.*, *Polypedilum sp.* y *Thienemanniella sp.*, y estenozonales: *Macrobrachium borelii*, *Baetodes sp.*, *Camelobaetidius penai*, *Lep-tohyphes sp.*, *Tricorythodes sp.*, *Farrodes sp.*, *Homoeoneuria sp.*, *Chimarra sp.*, *Smicridea sp.*, *Oxyethira sp.*, *Ochrotrichia sp.*, *Marilia sp.*
4. A excepción de la zona contaminada, la composición y la estructura del bentos no varía en aguas bajas y en aguas altas.
5. En la cuenca del río Chocancharava las fracciones derivantes se distribuyen en el gradiente altitudinal formando agrupaciones faunísticas características de las condiciones del ritron, de la transición ritron-potamon y del potamon, en concordancia con la composición bentónica.
6. En el gradiente altitudinal las zonas de cambio en estructura y composición de la deriva se corresponden con cambio en la estructura y composición de las comunidades bentónicas.

7. A excepción de la zona contaminada, la deriva de aguas bajas presenta densidad más elevada que la deriva de aguas altas.
8. En aguas bajas, la contaminación altera las relaciones de abundancia y composición en bentos y en la deriva con respecto al continuo del gradiente longitudinal .
9. La estructura y composición del bentos local y la predisposición a derivar de las especies facilitan la colonización por deriva.
10. La biomasa derivante permite mantener poblaciones de peces que se alimentan de deriva en el tramo serrano.

En base a estas conclusiones se proponen las siguientes perspectivas como heurística investigativa :

A partir de los patrones de distribución altitudinal explicados por los factores abióticos, analizar la importancia de los factores bióticos: relaciones tróficas, competencia y predación, que confluyen en la determinación de la densidad de los componentes del bentos.

Para las especies eurizontales, determinar la distribución por parches, si existen diferencias demográficas y biométricas entre las poblaciones de distintos tramos, y probar hipótesis y modelos sobre clines y metapoblaciones.

Realizar estudios de anatomía patológica y parasitismo en los derivantes a los fines de probar la hipótesis de que la deriva está constituida por organismos enfermos eliminados por su falta de aptitud.

Realizar experiencias de clausura sobre sustratos artificiales, para probar la capacidad diferencial de colonización de las poblaciones, y relacionarlas con su capacidad de deriva.

Determinar las relaciones de la deriva con la historia de vida de las especies mediante el análisis demográficos de las poblaciones en bentos y deriva.

Realizar estudios sobre el impacto que los peces depredadores autóctonos e introducidos producen sobre las fracciones bentónicas y derivantes.

10. BIBLIOGRAFÍA

- AGUA & ENERGÍA 1981 *Estadísticas hidrológicas hasta 1980*. Tomo 1. Fluviometría. MOSP N° 0438. División Recursos Hídricos, Bs. Aires.
- ALLAN, J. D., 1975 The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado. *Ecology*, 56:1040-1053.
- ALLAN, J. D., 1978 Trout predation and the size composition of stream drift. *Limnol. Oceanogr.*, 23(6):1231-1237.
- ALLAN, D. J., 1984. The size composition of invertebrate drift in a Rocky Mountain stream. *Oikos*, 43: 68-76.
- ALLAN, J. D., 1987 Macroinvertebrate drift in a Rocky Mountain stream. *Hydrobiol.*, 144:261-268.
- ALLAN, J. D., 1995 *Stream Ecology. Structure and function of running waters*. Ed. Chapman y Hall. Londres. 388 pp.
- BAKER, A. D. & C. P. HAWKINS, 1990. Pach-specific variation in drift density of Baetis. En I. C. Campbell (Ed.) *Mayflies and stoneflies*, 269-274. Kluwer Academic Publisers.
- BECHARA, J. A., 1993. El papel de los peces en el control de la estructura de las comunidades benticas de ecosistemas lóticos. En *Conferencias de Limnología*. Boltovskoy, H, y H. Lopez (Eds). Ins. De Limnología "Dr. R. Ringuelet", La Plata.
- BEGON, M., J. L. HARPER & C. R. TOWNSEND, 1988. *Ecología. Individuos, poblaciones y comunidades*. Edit. Omega, Barcelona. 886 pp.

- BELVER, L., 1998. Contribución de los efemerópteros a la producción secundaria de un arroyo serrano. Trabajo Final de Licenciatura. UNRC.
- BLANCO CACHAFEIRO, M. C. 1984. La Trucha. Cria Industrial. Ediciones Mundi-prensa. Madrid. 238 pp.
- BOTOSANEANU, L. 1988. Zonation et classification biologique des cours d'eau: Développement récents, alternatives, perspectives. Atti XV Congr. Naz. Ital. Ent. L'Aquila, Italia: 33-61.
- BRINKHURST, R. O. & D. G. COOK 1974. Aquatic earthworms (Annelida: Oligochaeta). En C. W. Hart & S. L. H. Fuller, (Eds.) *Pollution Ecology of Freshwater Invertebrates*. Academic Press. New York.
- BRITAIN, J. E. & T. J. EIKELAND 1988. Invertebrate drift - a review. *Hidrobiologia*, 166:77-93.
- CELLOT, B., 1982. Cycle annuel et zonation de la dérive des macro-invertébrés du Rhone en Amont de Lyon. Thèse Université Claude Bernard. Lyon, France 167 pp.
- CELLOT, B., 1989 Macroinvertebrate movements in a large European river. *Freshwat. Biol.* 22: 45-55.
- CAPITANELLI , R. G. 1979a. III. Clima Pp. 45-138. In J. B. Vázquez, R. A. Miatello & M. E. Roque (Dirs.), *Geografía física de la Provincia de Córdoba*. Ed. Boldt, Buenos Aires.
- CAPITANELLI , R. G. 1979b. V. Geomorfología. Pp. 213-296. In J. B. Vázquez, R. A. Miatello & M. E. Roque (Dirs.), *Geografía física de la Provincia de Córdoba*. Ed. Boldt, Buenos Aires.

- CORIGLIANO, M. del C., 1989. Partición de recursos en el tramo anastomosado de un río de llanura. *Rev. UNRC*, 9(1):61-73.
- CORIGLIANO, M. del C.; C. M. GUALDONI & A. M. OBERTO, 1987. Deriva de macroinvertebrados en un tramo anastomosado de un río de llanura. *Rev. UNRC*, 7(1):89-98.
- CORIGLIANO M. del C. & R. MALPASSI, 1992. Macroinvertebrados marginales en la confluencia de dos ríos de llanura. *Rev. UNRC*, 12(1-2):31-41.
- CORIGLIANO M. del C., A. L. de FABRICIUS, M.E. LUQUE & N. GARI. 1994. Patrones de distribución de variables físicoquímicas y biológicas en el río Chocancharava (Cuarto) (Córdoba, Argentina). *Rev. UNRC*, 14(2):177-194.
- CORIGLIANO, M. del C.; C. M. GUALDONI, A. M. OBERTO, & G. B. RAFFAINI. 1996. Macroinvertebrados acuáticos de la provincia de Córdoba. En *Biodiversidad de la Provincia de Córdoba* Vol. 1. Fauna I.E. Di Tada, y E.H. Bucher Eds. 119-165. Ed. UNRC, Córdoba, Argentina. 373 pp.
- CORIGLIANO, M. del C. C. M. GUALDONI, A. M. OBERTO & G. B. RAFFAINI. Atributos estructurales de la deriva de invertebrados en el río Chocancharava. *Ecología Austral* (en prensa)
- CORKUM, L. D., 1978.a. The influence of density and behavioural type on the active entry of two mayfly species (Ephemeroptera) into the water column. *Can. J. Zool.* 56:1201-1206.

- CORKUM, L. D., 1978b. Is benthic activity of stream invertebrates related to behavioural drift?. *Can. J. Zool.* 56:2457-2459.
- CORKUM, L. D. & H. F. CLIFFORD, 1980. The importance of species associations and substrate types to behavioural drift. In *Advances Ephemeroptera Biology*. Plenum Publ. New York.
- CORTES, R. M., 1992. Seasonal pattern of benthic communities along the longitudinal axis of river systems and the influence of abiotic factors on the spatial structure of those communities. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 126:85-103.
- CRISCI, J. V. & M. F. LOPEZ ARMENGOL, 1983. *Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica*. OEA, Monografía XX. Washington D.C., 131 pp.
- CUMMINS, K. W., 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Ann. Rev. Entomol.*, 18:183-206.
- CUMMINS, K. W. 1977. From headwater stream to rivers. *The American Biology Teacher.*:305-312
- CUMMINS, K. W., W. G. MINSHALL, J. R. SEDELL, C. E. CUSHING & R. C. PETERSEN, 1984. Stream ecosystem theory. *Verh. int. Verein. Theor. Angew. Limnol.*, 22:1818-1827.
- CUMMINS, K. W. & M. A. WILZBACH. 1988. Do pathogens regulate stream invertebrate population?. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23:1232-1243.
- DEDUAL, M. & K. L. COLLIER, 1995. Aspects of juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) diet in relation to food supply during summer in

- the lower Tongariro River, New Zealand. *N. Z. J. Mar. and Freshwater Res.*, 29:381-391.
- DIMOND, J. B., 1967. Evidence that drift of stream benthos is density related. *Ecology*, 48(5):855-857.
- DOEG, T. J. & G. A. MILLEDGE, 1991. Effect of experimentally increasing concentrations of suspended sediment on macroinvertebrate drift. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.*, 42:519-26.
- DUDGEON, D. 1990. Seasonal dynamics of invertebrate drift in a Hong Kong stream. *Journal of Zoology*, 222(2): 187-196.
- EDMONSON W. T. Y G. G. WINBERG, 1971. *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. I. B. P. Handbook N°17. Blackwell, Oxford.
- ELLIOTT, J. M. 1967. The life histories and drifting of the Plecoptera and Ephemeroptera in a Dartmoor stream. *J. Anim. Ecol.*, 36:343-362.
- ELLIOTT, J. M., 1968. The life histories and drifting of Trichoptera in a Dartmoor stream. *J. Anim. Ecol.*, 37:615-626.
- ELLIOTT, J. M., 1970. Methods of sampling invertebrate drift in running water. *Annls. Limnol.*, 6:133-159.
- ELLIOTT, J. M., 1971.a. Life histories and drifting of three species of Limnephilidae (Trichoptera). *Oikos* 22(1): 56-61.
- ELLIOTT, J. M., 1971.b. The distances travelled by drifting invertebrates in a Lake District Stream. *Oecologia* 6, 350-379.

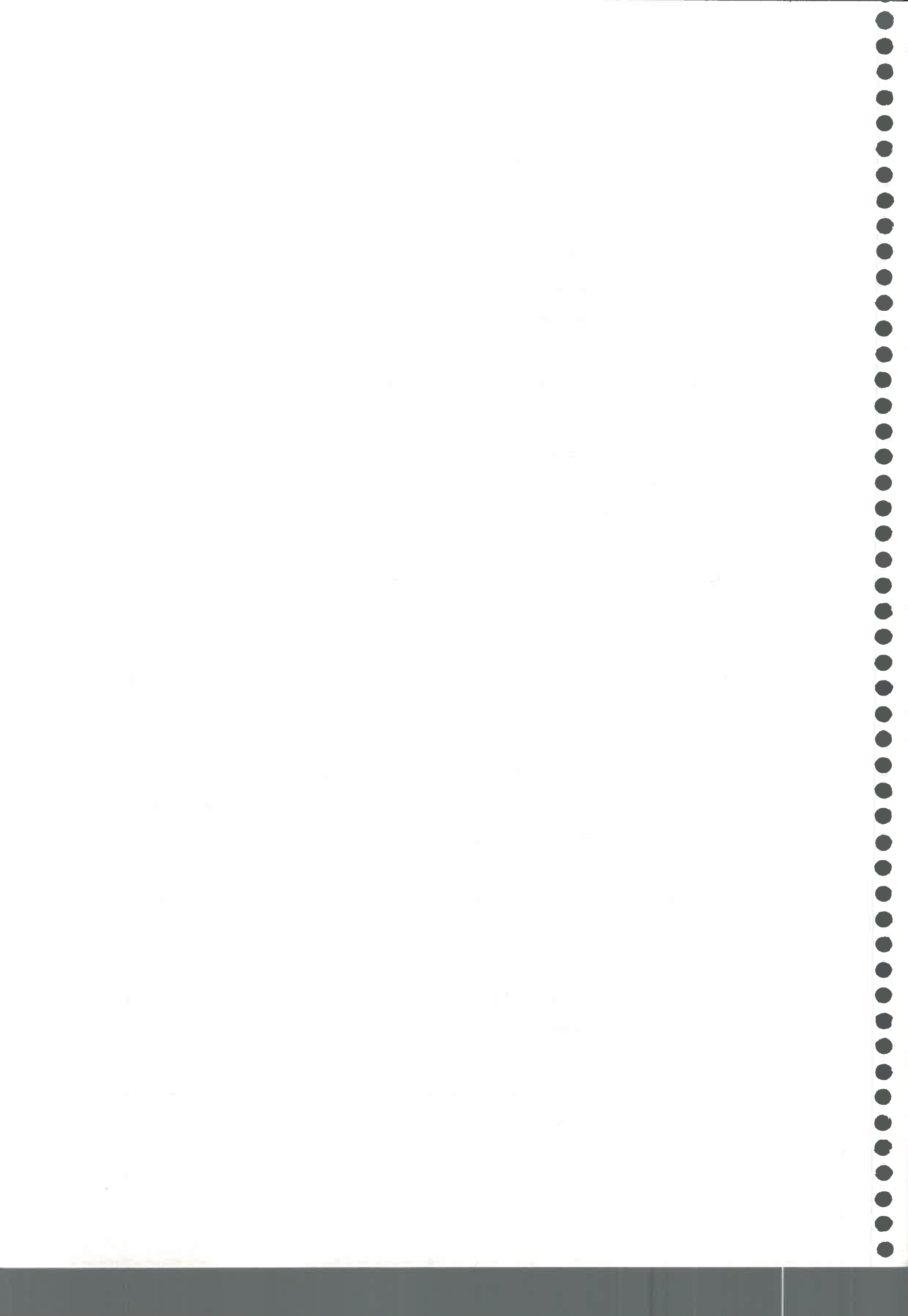
- ELLIOTT, J. M., 1973. The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *Salmo gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *Oecologia (Berl)* 12:329-347.
- FLECKER, A. 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology*, 73(2):438-448.
- FILBERT, R. B. & C. P. HAWKINS, 1995. Variation in condition of rainbow trout in relation to food, temperature, and individual length in the Green River, Utah. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 124(6):824-835.
- FORRESTER, G. E., 1994. Diel patterns of drift by five species of mayfly at different levels of fish predation. *Can. J. Fish. Aqu. Sc.*, 51(11): 2549-2557.
- FURSE, M. T.; D. MOSS; J. F. WRIGHT & P.D. ARMITAGE, 1984. The influence of seasonal and taxonomic factors on the ordination and classification of running-water sites in Great Britain and on the prediction of their macro-invertebrate communities. *Freshw. Biol.*, 14:257-280.
- GHETTI, P. F.; P. TETE; C. M. GUALDONI & R. INNOCENZI, 1991. The drift over one year of Gammaridae populations in a small stream in Central Italy. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24:2015-2019.
- GUALDONI, C. M.; A. M. OBERTO; G. R. RAFFAINI & M. CORIGLIANO, 1991. Fluctuaciones espacio-temporales de la deriva en un río de llanura. *Biología Acuática*, 15(2):224-225.
- GUALDONI, C. M. & M. del C. CORIGLIANO, 1991. El ajuste de un índice biótico para uso regional. *Rev. UNRC*, 11(1):43-49.

- GUALDONI, C. M., A. M. OBERTO & G. B. RAFFAINI 1994. La aplicación de índices bióticos en los ambientes lóticos de la cuenca del río Cuarto (Chocancharava) *Rev. UNRC*, 14 (1):49-53.
- GUTIÉRREZ, M. & J. G. HARO. 1986. Hábitos alimentarios de *Cichlasoma facetum* (Pisces, Cichlidae) en el río Primero (Córdoba, Argentina). *Rev. Asoc. Cs. Nat del Lit.* 17(1):115-126.
- GUTIÉRREZ, M. J. BARLA & L.M. GIRAUDO. 1983. Alimentación de la población costera de *Astyanax eigenmanniorum* (Cope) (Pisces, Characidae) del lago San Roque (Córdoba, Argentina). *Rev. UNRC* 3(1):131-141.
- HARO, J. G. & M. GUTIÉRREZ. 1985. Alimentación de *Oligosarcus jenynsi* (Günther) (Pisces, Characidae) en el lago San Roque (Córdoba, Argentina). *Rev. Asoc. Arg. Cs. Nat.:*227-235.
- HARO, J. G. & M. GUTIÉRREZ. 1993. Ecología alimentaria del "moncholo" *Pimelodus albicans* (Pisces, Pimelodidae) en el río Primero (Córdoba, Argentina). *Resúmenes IX Jornadas Científicas de la Soc. de Biol.* Pag. 19.
- HARO, J. G. & M. BISTONI. 1996. Ictiofauna de la provincia de Córdoba. En *Biodiversidad de la Provincia de Córdoba* Vol. 1. Fauna I.E. Di Tada, y E.H. Bucher Eds. 119-165. Ed. UNRC, Córdoba, Argentina. 373 pp.
- HAWKINS, C. P., 1984. Substrate associations and longitudinal distributions in species of Ephemerellidae (Ephemeroptera: Insecta) from western Oregon. *Freshw. Invertebr. Biol.* 3(4):181-188.

- HELLAWELL, J. M., 1978. *Biological surveillance of rivers*. Water Res. Cente. Stevenage Laboatory, Elder Way, Stevenage, England. 332 pp.
- HILL, M. O. 1979a, TWINSPAN - A Fortram program for arranging multivariate data in an ordered two-way table by classification of the individuals and attributes. Ecology and Systematics, Cornell University Ithaca, New York.
- HILL, M. O. 1979b, DECORANA - A Fortram program for detrended correspondance analysis and reciprocal averaging. Ecology and Systematics, Cornell University Ithaca, New York.
- HUGHES, D. A., 1966. The role of response to light in the selection and maintenance of microhabitat by nymphs of two species of mayfly. *Anim. Behav.*, 14:17-33.
- HUTCHINSON, E. 1993 *A treatise on Limnology, Vol. IV: The Zoobenthos*. Y. H. Edmondson Ed., John Wiley y Sons, New York.
- HYNES, H. B. N., 1970. *The ecology of running waters*. Liverpool University Press. 555 pp.
- HYNES, H. B. N. & M. J. COLEMAN. 1968. A simple method of assessing the annual production of stream benthos. *Limnology and Oceanography* XIII(4): 569-573.
- ILLIES J. & L. BOTOSANEANU, 1963 Problèmes et méthodes de la classification et de la zonation écologique des eaux courantes, considérées surtout du point de vue faunistique. *Mitt. Soc. Int. Limnol.*, 12:1-57.

- IRVINE, J. R. and P. R. HENRIQUES, 1984. A preliminary investigation on effects of fluctuating flows on invertebrates of the Hawea River, a large regulated river in New Zealand. *N. Z. J. Mar Freshwater Res.*, 18:283-290.
- KERANS, B. L. 1992. Season and body size influence movement of hydroptychid caddisfly larvae (Trichoptera: Hydroptychidae) *Can. J. of Fish and Aquat. Sci.*, 1992 49(2):259-265.
- KERBY, B. M. ; S. E. BUNN & J. M. HUGHES. 1995. Factors influencing invertebrate drift in small forest streams, south-eastern Queensland. *Mar. and Freshw. Res.*, 46 (8): 259-265.
- KOESTSIER, P. & C. F. BRYAN. 1995. Effects of abiotic factors on macroinvertebrate drift in the lower Mississippi river, Louisiana. *Am. Midl. Nat.* 134 :63-74.
- KOESTSIER, P. & C. F. BRYAN. 1996. Is macroinvertebrate drift a density-dependent mechanism of the benthos in the lower Mississippi river? *J. Freshwater Ecology*, 11(1) :1-10.
- KOESTSIER, P. G. W. MINSHALL & C. T. ROBINSON. 1996. Benthos and macroinvertebrate drift in six streams differing in alkalinity. *Hydrobiologia*, 317:41-49.
- LEHMKUHL, D. M. & N. H. ANDERSON, 1972. Microdistribution and density as factors affecting the downstream drift of mayflies. *Ecology*, 53:661-667.
- MAGURRAN, A. E. 1989 *Diversidad ecológica y su medición*. Ediciones Vedral. España.
- MALNQVIST, B., 1986. Drift of mayflies in response to disturbance by

- predaceous stonefly nymphs. *3rd. European Congress of Entomology*, 107-110.
- MALNQVIST, B. and P. SJOSROM, 1987. Stream drift as a consequence of disturbance by invertebrate predators. Field and laboratory experiments. *Oecologia*, 74:396-403.
- MARGALEF, R., 1983. *Limnología*. Barcelona. Ediciones Omega. 1010 pp.
- MAZZA, G. A. 1962. *Recursos hidráulicos superficiales*. In Evaluación de los recursos naturales de la Argentina. Tomo IV, Vol.1. Consejo Federal de Inversiones. Buenos Aires.
- MINSHALL, G. W., 1988. Stream ecosystem theory: a global perspective. *J. North Am. Benthol. Soc.* 7(4):263-288.
- MINSHALL, G. W. & P. V. WINGER, 1968. The effect of reduction in stream flow on invertebrate drift. *Ecology*, 49:580-582.
- MINSHALL, G. W. & J. N. MINSHALL, 1978. Further evidence on the role of chemical factors in determining the distribution of benthic invertebrates in the River Duddon. *Arch. Hydrobiol.* , 83:324-355.
- MÜLLER, K., 1974. Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 5:309-323.
- NEVEU, A., 1974. La dérive des stades aquatiques de quelques familles de diptères torrenticoles. *Ann. Hydrobiol.* 5(1):15-42.
- OBI, A. & J. V. CONNER, 1986. Spring and summer macroinvertebrate drift in the Lower Mississippi River, Louisiana. *Hydrobiologia*, 139:167-175.



- ORMEROD, S. J. 1988. The micro-distribution of aquatic macroinvertebrates in the Wye river system: The result of abiotic or biotic factors ? *Freshwat. Biol.*, 20:241-247.
- PEARSON W. D. & D. R. FRANKLIN, 1968. Some factors affecting drift of *Baetis* and Simuliidae in a large river. *Ecology*, 49(1):75-80.
- PEARSON, W. D. & R. H. KRAMER, 1972. Drift and production of two aquatic insects in a mountain stream. *Ecological Monographs*, 42(3):365-385.
- PENNAK, R. W., 1971. Toward a classification of lotic habitats. *Hidrobiología*, 32 (2) : 321-334.
- POFF, L. N. & J. V. WARD, 1989. Implications of streamflow variability and predictability for lotic communities structure: a regional analysis of streamflow patterns. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45:1805-1818.
- POFF, L. N. & J. V. WARD, 1990. Physical habitat template of lotic systems: recovery in the context of historical pattern of spatiotemporal heterogeneity. *Envir. Manag.* 14(5):629-645.
- POFF, L. N. & J. V. WARD, 1991. Drift responses of benthic invertebrates to experimental streamflow variation in a hidrologically stable stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48:1926-1936.
- POFF, L. N.; R. D. DECINO & J. V. WARD, 1991 Size-dependent drift resposes of mayflies to experimental hydrologic variation: active predator avoidance or passive hydrodynamic displacement ? *Oecologia*, 88:577-586.

- QUINN, J. M. & C. W. HICKEY, 1990. Characterisation and classification of benthic invertebrate communities in 88 New Zealand rivers in relation to environmental factors. *N. Z. J. Mar. and Freshwater Res.*, 24:387-409.
- RADER, R. B. 1997. A functional classification of the drift: traits that influence invertebrate availability to salmonids. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 1211-1234.
- RADFORD, D. S. & R. HARTLAND-ROWE, 1971. A preliminary investigation of bottom fauna and invertebrate drift in an unregulated and regulated stream in Alberta. *J. appl. Ecol.* 3:883-903
- REISEN, K. W. & R. PRINS. 1972. Some ecological relationships of the invertebrate drift in Praters Creek, Pickens County, South Carolina. *Ecology*, 53(4) :876-884.
- ROBACK, S. S. 1974 Insects (Arthropoda: Insecta). En Hart, C. W. y S. L. H. Fuller, (Eds.) *Pollution Ecology of Freshwater Invertebrates*. Academic Press. New York.
- SAGAR, P. M., 1983. Invertebrate recolonisation of previously dry channels in the Rakaia River. *N. Z. J. Mar. and Freshwater Res.*, 17:377-386.
- SAGAR, P. M. & G. J. GLOVA, 1992. Invertebrate drift a large, braided New Zealand river. *Freshwat. Biol.*, 27:405-416.
- SAGRETTI, L. A. & M.A. BISTONI. 1993. Alimentación del pejerrey (*Odontesthes bonariensis* (Pisces, Atherinidae) en la laguna salada de Mar Chiquita (Córdoba, Argentina). *Resúmenes IX Jornadas Científicas de la Soc. de Biol.* Pag. 55.

- SEILER, R. A., R. A. FABRICIUS, V. H. ROTONDO & M. G. VINOCUR. 1995. *Agroclimatología de Río Cuarto - 1974/1993*. Vol. 1 Ed. UNRC, Córdoba, Argentina. 70 pp.
- STATZNER, B. & B. HIGLER, 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwat. Biol.* 96:65-79.
- STATZNER, B., J. A. GORE & V. H. RESH, 1988. Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *J. North Am. Benthol. Soc.* 7:307-360.
- TER BRAAK, C. J. F. 1987. CANOCO. Institute of Applied Computer Science, Wagening.
- TOLKAMP, H. H., 1982. Microdistribution of macroinvertebrates in lowland streams. *Hidrobiological Bulletin* 16(2-3):133-148.
- TOWNSEND, C. R. & A. G. HILDREW, 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. *Freshwat. Biol.*, 31:265-275.
- VALDES, D. G. & J. G. HARO. 1993. Alimentación de *Astyanax cordovae* (Pisces, Pimelodidae) en el río Primero (Suquía) (Córdoba, Argentina). Resúmenes IX Jornadas Científicas de la Soc. de Biol. Pag. 54.
- VALLANIA, A. & M. DEL C. CORIGLIANO. 1989. El ciclo biológico de *Trichorithodes popayanicus* Dominguez (Ephemeroptera) en el río Chorrillos (San Luis). *Rev. UNRC.* 9 (2): 125-133.
- VANNOTE, R. L., G. W. MINSHALL, K. W. CUMMINS, J. R. SEDELL & C. E. CUSHING, 1980. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 130-137.

- VISON, R. M. & C. P. HAWKINS, 1998. Biodiversity of stream insects: Variation at local, basin and regional scales. *Annu. Rev. Entomol.* 43:271-293.
- VOGEL, 1994. *Life in moving fluids*. 2nd ed. Princeton University Press, Princeton, N. J.
- WALTON, O. E. Jr., 1978. Substrate attachment by drifting aquatic insect larvae. *Ecology*, 59(5):1023-1030.
- WALTON, O. E. Jr., 1980. Invertebrate drift from predator-prey associations. *Ecology*, 61(6):1486-1497.
- WARD, J. V., 1986. Altitudinal zonation in a Rocky Mountain stream. *Arch. Hydrobiol. Suppl.*, 74:133-199.
- WARD, J. V., 1989. The four dimensional-nature of lotic ecosystems. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 4(1):2-8.
- WARD, J. V. & J. A. STANFORD, 1983. The intermediate-disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. In *Dynamics of Lotic Ecosystems*, T. y S. Bartell Eds. 347-356.
- WARD, J. V. & J. A. STANFORD, 1991. Research directions in stream ecology. *Advances in Ecology*, 1:121-132.
- WATERS, T. F., 1961. Standing crop and drift of stream bottom organisms. *Ecology*, 42(3):532-537.
- WATERS, T. F., 1965. Interpretation of invertebrate drift in stream. *Ecology*, 46(3):327-334.

80202



- WATERS, T. F., 1966. Production rate, population density and drift of stream insects. *Ecology*, 47(4):595-604.
- WATERS, T. F., 1968. Diurnal periodicity in the drift of a day-active stream invertebrate. *Ecology*, 49(1):152-153.
- WATERS, T. F., 1972. The drift of stream insects. *Ann. Rev. Ent.* 17:253-272.
- WATERS, T. F., 1981. Seasonal patterns in production and drift of *Gammarus pseudolimnaeus* in Valley Creek, Minesota. *Ecology*, 62(6):1458-1466.
- WEBSTER, J. R.; M. GURTZ; J. HAINS; J. MEYER; W. SWANK; J. WAIDE; & J. WALLACE. 1983. Stability of Stream Ecosystems. In. *Stream Ecology* J. R Barnes y G. W. Minshall (Eds.) .Plenum Publ. Corp.
- WILEY, M. J. & S. L. KOHLER, 1984. Behavioral adaptations of aquatic insects. In *The ecology of aquatic insects*. Resh, V. H., Rosenberg D. M (Eds). Praeger, New York, pp. 101-133.
- WILLIAMS, D. & H. B. HYNES, 1976. The recolonization mechanisms of stream benthos. *Oikos*, 27:265-272.
- WILZBACH, M. A. & K. W. CUMMINS 1989. An assessment of short-term depletion of stream macroinvertebrate benthos by drift. *Hidrobiologia*, 185:29-39.
- WOOSTER, D. & A. SIH, 1995. A review of the drift and activity responses of stream prey to predator presence. *Oikos*, 73:3-8.