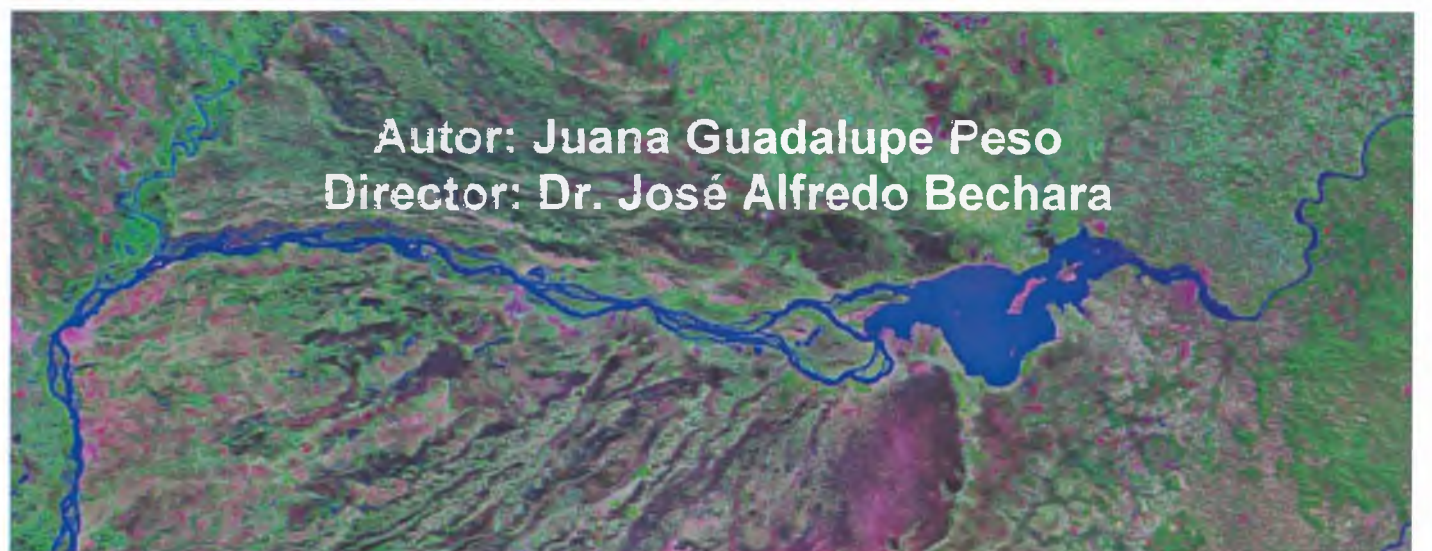


UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura

TESIS PARA LA OBTENCION DEL GRADO ACADÉMICO DE
DOCTOR DE LA UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
EN CIENCIAS BIOLÓGICAS



Corrientes

Defensa: diciembre de 2007

A mis padres

A mis hijos Iván, Bruno y Lisandro

***A la memoria de mi admirado, respetado y querido director de tesis
José Bechara.***

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	IV
RESUMEN	V
SUMMARY	VIII
1. INTRODUCCIÓN	2
OBJETIVO GENERAL	7
OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	8
HIPÓTESIS.....	8
2. MATERIALES Y MÉTODOS.	11
2.1. DESCRIPCIÓN DEL ÁREA DE ESTUDIOS	11
2.1.1. Aspectos de la geomorfología fluvial.....	11
2.1.2. Régimen hidrológico.....	14
2.1.3. Características limnológicas.....	17
2.1.4. La represa de Yacyretá.....	17
2.2. METODOLOGÍA DE CAMPO.....	21
2.3. METODOLOGÍA DE LABORATORIO.....	22
2.4. ANÁLISIS ESTADÍSTICO DE LOS DATOS.....	23
3. DESCRIPCIÓN DE LOS SITIOS DE MUESTREO	29
3.1 SITIOS DE MUESTREO	29
3.1.1 Estación 2 (E2)	30
3.1.2 Estación de Nemesio Parma (NP)	31
3.1.3. Estación de Puerto Valle (PV).....	33
3.1.4 Estación 9 (E9)	34
3.1.5 Estación 4 (E4-MI, E4-C, E4-MD)	35
3.1.6. Estación 10 (E10).....	36
3.1.7 Estación Arroyo Yacarey.....	37
3.1.8 Estación Arroyo Aguapey.....	38
4. DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL DEL ZOOBENTOS EN EL EMBALSE DE YACYRETÁ DURANTE LAS PRIMERAS ETAPAS DE LA COLONIZACIÓN.....	41
4.1 ABUNDANCIA Y COMPOSICIÓN DE LOS GRANDES GRUPOS TAXONÓMICOS.....	41
4.2 VARIACIONES MENSUALES DE LA ABUNDANCIA TOTAL	46
4.3 DIVERSIDAD TAXONÓMICA	51
4.4 ANÁLISIS MULTIVARIADO DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA DEL EMBALSE.....	57
4.5 ESTRUCTURA ESPACIO-TEMPORAL DEL ZOOBENTOS EN LA ETAPA DE POST-REPRESAMIENTO.....	61
5. COMPOSICIÓN GRANULOMÉTRICA DEL SEDIMENTO DEL FONDO Y SU RELACIÓN CON LA ESTRUCTURA DE LA FAUNA BENTÓNICA.	69
5.1. DESCRIPCIÓN DE LA COMPOSICIÓN GRANULOMÉTRICA DE LAS MUESTRAS DE FONDO	69
5.2 ANÁLISIS DE AGRUPAMIENTO DE LOS DATOS DE GRANULOMETRÍA DEL SEDIMENTO.	76
5.3 ANÁLISIS DE ORDENACIÓN – PCA	79
5.4 RELACIÓN ENTRE LAS CATEGORÍAS DE SUBSTRATO Y LAS VARIACIONES ESPACIO-TEMPORALES DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA	83
6. ANÁLISIS DE LA IMPORTANCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES Y LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL EN LA ESTRUCTURA DEL BENTOS	88
6.1. DESCRIPCIÓN DE LOS DATOS HIDROLÓGICOS Y LIMNOLÓGICOS EN LAS FECHAS Y SITIOS DE MUESTREO.....	88
6.1.1. Estación E2.....	88
6.1.2. Estación Nemesio Parma.....	89
6.1.3. Estación E9.....	92
6.1.4. Estación E4-MI.....	93
6.1.5. Estación Puerto Valle.....	95
6.1.6. Estación E4-C.....	97
6.1.7. Estación E4-MD	99

6.1.8. Estación E10.....	101
6.1.9 Estación Aguapey.....	103
6.1.10. Estación Yacarey.....	105
6.2. ANÁLISIS CANÓNICO PARCIAL DE CORRESPONDENCIAS (ACPC).....	106
6.3 CONTRIBUCIÓN DE LAS VARIABLES AMBIENTALES Y LOS PATRONES ESPACIALES EN LA EXPLICACIÓN DE LA ESTRUCTURA DE LA COMUNIDAD BENTÓNICA.....	117
6.2.1 Partición de la varianza total en el periodo de post-recrecimiento.....	117
6.2.2 Partición de la varianza total incluyendo el análisis de sedimento.....	120
7. DISCUSIÓN.....	123
7.1 DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL DEL ZOOBENTOS EN EL EMBALSE DE YACYRETÁ DURANTE LAS PRIMERAS ETAPAS DE LA COLONIZACIÓN.....	123
7.2 COMPOSICIÓN GRANULOMÉTRICA DEL SEDIMENTO DEL FONDO Y SU RELACIÓN CON LA ESTRUCTURA DE LA FAUNA BENTÓNICA.....	136
7.3 ANÁLISIS DE LA IMPORTANCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES Y LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL EN LA ESTRUCTURA DEL BENTOS.....	141
8. CONCLUSIONES.....	150
9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	155

AGRADECIMIENTOS

A mi compañera de hábitat, pero con nicho ecológico distinto y además amiga, Norma Meichtry por su constante apoyo y aliento.

Al Dr. José Bechara por sus valiosas críticas, aportes y dirección.

Al Ing. Roberto Balmaceda por su generosa ayuda en la extracción de las muestras de campo.

Al Lic. Diego C. Pérez, por facilitarme las imágenes satelitales y la información sobre los diferentes aspectos relativos a la represa de Yacyretá.

A las autoridades de la Entidad Binacional Yacyretá y en especial al sector de Medio Ambiente del Programa de Calidad de Agua, por permitirme utilizar los datos ambientales.

Al geólogo Córdoba y al Ing. José A. Escobar, del laboratorio de Suelos de Vialidad Provincial de la Provincia de Misiones, por su colaboración en el análisis de las muestras de granulometría.

Al Lic. Víctor Llanos, por su ayuda en la compaginación del manuscrito final de la tesis.

A todo el personal del Anexo de la Facultad de Ciencias Exactas Químicas y Naturales de la UNaM, al que pertenezco y con los que cuento incondicionalmente.

Finalmente y por supuesto, a mi entrañable amiga Alicia Cardozo, por su compañía y gran ayuda en la interpretación de los datos.

RESUMEN

Los principales objetivos de la tesis fueron describir, analizar y explorar las posibles causas de los cambios espaciales y temporales de la comunidad zoobentónica en las etapas previas y posteriores al llenado del embalse Yacyretá. Se describen los principales patrones de variación de la abundancia total, composición taxonómica, diversidad y estructura de la comunidad, a la vez que se exploran estadísticamente las posibles causas ligadas al ambiente y a la estructura espacial, que podrían explicar la variabilidad observada. La represa binacional de Yacyretá, entre Argentina y Paraguay, está localizada en el norte de la Provincia de Corrientes ($27^{\circ}28'S - 56^{\circ}44'W$), sobre el río Paraná. Es una represa de llanura, caracterizada por un corto tiempo de residencia del agua (menor a 15 días). A la cota de 76 msnm, el embalse tiene una superficie aproximada de 1.140 km² y profundidades medias de 6-7 m. La represa se cerró en 1989 y la cota del embalse fue elevada de 69 msnm a 76 msnm en agosto de 1995. Para simplificar la presentación, la etapa anterior a la elevación de cota se denomina pre-recrecimiento y la posterior post-recrecimiento.

Los estudios se realizaron en 10 sitios de muestreo distribuidos uniformemente en las tres zonas diferenciadas del embalse: zona fluvial o lótica (E2 y Nemesio Parma), zona de transición (E9) y zona lacustre o de embalse (Puerto Valle, E4-MI, E4-C, E4-MD, E10) y en los arroyos tributarios (Yacarey y Aguapey). Los mayoría de los sitios fueron visitados mensualmente, comprendiendo los períodos de pre (NP y PV) y post-recrecimiento (todos los sitios) desde 1990 a 1997. Se obtuvieron un total de 559 unidades de muestreo biológicas. Para la obtención de las mismas se emplearon dragas "tipo" Tamura. En cada sitio y fecha de muestreo se obtuvieron tres réplicas, dos para el análisis biológico y una para el análisis granulométrico según el método del hidrómetro; esta última aplicada a 110 unidades de muestreo. Se registraron paralelamente, variables físicas y químicas del agua. En el laboratorio, las muestras para análisis biológico fueron filtradas con un tamiz de 200 μ m de abertura de malla, y los organismos hallados fueron separados e identificados bajo microscopio óptico o microscopio estereoscópico. Los patrones de distribución espacio-temporal de la fauna bentónica fueron examinados estadísticamente empleando distintos análisis de correspondencias libre de tendencias (ACD), considerando separadamente las diferencias entre pre y post-recrecimiento en NP y PV (1990-1997) y las variaciones de post-recrecimiento en todos los sitios durante los tres años (1995-1997). La relación entre las categorías de substrato y la estructura de la fauna fue interpretada mediante un análisis discriminante canónico, previa formación de categorías de substrato empleando un método de agrupación basado en distancias euclidianas y agrupación flexible. A tal fin se emplearon las 110 muestras de granulometría con su correspondiente fauna bentónica, cubriendo las etapas de pre y post-recrecimiento. La importancia relativa de las variables ambientales (caudal, velocidad de corriente, profundidad, etc.) y la estructura espacial (coordenadas cartesianas y su descomposición polinómica), fueron analizadas mediante una técnica de partición de la varianza total a partir de una serie de análisis canónicos parciales de correspondencias (ACPC). Se llevaron a cabo particiones de la varianza total explicada para cada uno de los tres años de post-recrecimiento y para todas las muestras que contaban con análisis de sedimento en pre y post-recrecimiento.

La comunidad bentónica en post-recrecimiento estuvo representada principalmente por tres grandes grupos taxonómicos: oligoquetos, moluscos e insectos. En los sitios de la margen izquierda se observó dominancia de oligoquetos seguidos por insectos.

Los moluscos fueron abundantes en las estaciones de muestreo de la zona de embalse, dominando en muchos casos la comunidad. En los sub-embalses, adquirieron importancia los insectos, dominantes en el arroyo Yacarey; en el arroyo Aguapey fueron importantes tanto los insectos como los oligoquetos. Durante las primeras etapas de la colonización del embalse (1995-1997), las mayores abundancias promedio anuales se registraron en la zona lacustre, observándose una tendencia a la disminución de la abundancia con el paso del tiempo en la mayoría de los sitios. Las variaciones en la abundancia relativa de las especies, observadas en NP y PV en los períodos de pre y post-recrecimiento, se vieron reflejadas en el ACD, donde luego de la elevación de las cotas se unificaron las respuestas de la comunidad. En ambos sitios se observó una disminución en la abundancia total en el post-recrecimiento, pasando a dominar los oligoquetos. La importancia relativa de los otros grupos, como ser insectos y moluscos decreció luego del post-recrecimiento. En la etapa de pre-recrecimiento tanto la fauna de NP como PV estuvieron compuestas por taxones típicos de ambientes lóticos con fondo de canto rodado y arena, mientras que en la etapa de post-recrecimiento hubo un aumento marcado de los taxones de oligoquetos típicos de ambientes de sedimentación. El análisis de ordenación permitió distinguir cuatro categorías de substrato teniendo en cuenta los porcentajes de composición granulométrica, destacándose especialmente la fracción de arena, que en diferentes porcentajes caracterizó a los tres primeros grupos: arenoso, franco-arenoso y franco. El cuarto grupo, fue el limo-arcilloso. A partir de una cierta proporción de limo o arcilla en el sedimento, la composición granulométrica del fondo no permitió determinar grupos claramente definidos en el bentos. Se evidenció una relación significativa entre las categorías de substrato y la estructura de la fauna bentónica, aunque con bajo grado de asociación entre ambos ya que solo se pudo separar claramente los fondos arenosos del resto. En las primeras etapas de colonización predominaron especies afines a los substratos de grano fino, pero con una gran plasticidad ambiental en cuanto a los requerimientos de las distintas proporciones de arena, limo y arcilla. Este hecho explicaría el bajo grado de determinación del substrato para la fauna bentónica, y la poca utilidad de la misma para predecir las categorías de sedimento características del embalse. Las especies que mejor contribuyeron a discriminar el fondo arenoso del resto fueron *Corbicula fluminea*, *Stephensoniana trivandrana*, *Cryptochironomus* sp. y *Polypedilum* sp. Por su parte, *Pisidium* sp. presentó mayor afinidad con los sedimentos con altas proporciones de limo. Las variables ambientales ligadas a las características físicas y químicas del agua tuvieron también una contribución significativa en la explicación de la variabilidad observada en la estructura del zoobentos, pero su importancia relativa disminuyó con el correr del tiempo. Dependiendo de los años analizados, se destacaron la velocidad de la corriente, la profundidad, fecha de muestreo, temperatura, conductividad, transparencia y pH. La estructura espacial hallada durante el post-recrecimiento solo fue significativa en los años 1996 y 1997, pero la importancia relativa del espacio fue en aumento. Esto también contribuyó a incrementar la varianza total explicada por las variables empleadas, a pesar de la disminución de la importancia del ambiente. Dicha estructura puso en evidencia una mayor similitud entre los sitios asociados a las principales líneas de corriente del embalse. Por tanto, aparecieron agrupados por un lado, los sitios que corresponden principalmente al antiguo Canal de los Jesuitas y al inundado cauce del brazo Añá Cuá (E10, E9, Yacarey, E4-C y E4-MD), y por otro lado se agruparon los sitios emplazados sobre los antiguos canales en la margen izquierda (E2, E4-MI, PV, NP y Aguapey). Por otra parte, los sitios estudiados

estuvieron bien conectados, pero con un patrón direccional de colonización aguas abajo como consecuencia del efecto de la corriente del agua que transporta huevos, larvas y adultos en la deriva.

Considerando el paradigma de metacomunidades, el enfoque que más se ajusta a la etapa de post-recrecimiento fue el modelo de efecto de masas (*“mass-effect models”*), porque se puede interpretar que en la determinación de la estructura local de la comunidad bentónica del embalse actuaron principalmente los factores de dispersión aguas abajo, y que las condiciones iniciales del reservorio regional de especies colonizadoras influyó en forma pronunciada sobre la composición local de la fauna. La importancia de este proceso fue creciendo con el transcurso del tiempo, en desmedro de los factores ambientales de cada sitio. La mayor homogeneidad ambiental provocada por el represamiento, tanto en lo referente a la variabilidad espacial como temporal, puede explicar la importancia decreciente del ambiente en la explicación de la estructura de la comunidad. El ambiente conservó sin embargo una cierta importancia en la explicación de dicha estructura, principalmente a través de diferencias en la composición del substrato y velocidad de la corriente. Sin embargo, no puede descartarse la posibilidad que se trate de un fenómeno transitorio, ligado a los patrones de colonización espacial, y que con el paso del tiempo el ambiente cobre nuevamente una mayor importancia relativa, una vez que las comunidades alcancen localmente una mayor estabilidad.

SUMMARY

The main goal of the thesis was the description, analysis and exploration of causes explaining spatial and temporal changes in benthic communities before and after the filling up of Yacyretá Power Dam. The main variation patterns of total abundance, taxonomic composition, diversity and structure of the community are described, while at the same time, the possible causes linked to environmental and spatial structures, which might account for the observed variability, are explored. Yacyretá Bi-national Hydropower Dam in Paraguay-Argentina, is placed in the north of the Province of Corrientes, (27°28'S-56°44'W) in the Paraná River. It is a lowland dam, characterized by a short water residence time (less than 15 days). At a depth of 76 msnm, the dam has an approximate surface of 1,140 km² and an average depth of 6-7 m. The construction of the dam was finished in 1989, and the depth was increased from 69 msnm to 76 msnm, in August 1995. To simplify the presentation, the stages before the increase in depth, and after it, are called pre and post-filling up, respectively.

Studies were carried out at 10 sampling stations uniformly distributed on the three different areas of the dam: the river or lotic area (E2 and Nemesio Parma), the transition area (E9), and the lake or dam area (Puerto Valle, E4-MI, E4-C, E4-MD, E10) and on the tributary Yacarey and Aguapey streams. Most of them were visited monthly, covering the pre filling up period (NP and PV) and the post filling up period (all sites), from 1990 to 1997. A total of 559 sampling units were obtained. For obtaining them, Tamura "type" dredges were used. Every sample consisted of three replicates, two for biological analyses and one for granulometry analyses, according to the hydrometer method, which was applied to 110 sampling units. Physical and chemical variables of the water were also registered on each sampling date and site. At the laboratory, samples for biological analysis were filtered through a 200 µm sieve, and organisms were separated and identified under an optical or stereoscope microscope. Spatial and temporal distributional patterns of benthic fauna were statistically examined using different Detrended Correspondence Analyses (DCA), considering separately the differences between pre and post-filling up in NP and PV (1990-1997), and variations in post-filling up at all the sites during the three years (1995-1997). The relationship between substrate categories and benthic fauna was studied following a discriminating canonical analysis, with substrate categories previously created employing a clustering_method based on Euclidian distances and flexible clusters. Substrate samples and benthic fauna were used to that end, covering both pre and post re-growing periods. The relative importance of environmental variables (flow, velocity of current, depth, etc.) and the spatial structure (Cartesian coordinates and their polynomial decomposition) were analysed by means of a total variance partition technique from a series of canonical analyses of partial correspondence (ACPC). Variance partitions for the three years of post-filling up, and for all the samples that counted on sediment analysis for pre and post-filling up periods, were carried out.

The benthic community for the post-filling up period was mainly represented by three major taxonomic groups: Oligochaete, molluscs and insects. At stations placed on the left bank, Oligochaete dominance was observed, followed by insects. Molluscs were abundant at sampling stations from the dam area, dominating the community in many cases. At tributaries, insects acquired importance, being dominant in Yacarey stream; at Aguapey stream, insects were as important as Oligochaete. During the first stages of the dam colonization (1995-1997), the greatest average annual abundances were registered on the lake area, with a decreasing tendency in total

abundance as time went by. Variations in species relative abundance, observed at NP and PV, during pre and post-filling up periods, were reflected on DCA, where community responses appeared rather similar after the increase in depth. A decrease in total abundance was observed in both sampling sites, with Oligochaete becoming dominant. The relative importance of the other groups, insects and molluscs, decreased remarkably after the post-filling up period. It was appreciated that during the pre-filling up stage, both NP and PV had typical taxa from lotic environments, characteristics of gravel or sand bottoms, while during the post-filling up period, a marked increase in Oligochaete taxa, typical of sedimentation environments, was observed. Ordination analysis permitted distinguishing four categories of substrate, taking granulometry percentage composition into account, which basically stressed the importance of the sand fraction, that dominated the first three groups in different percentages: sand, sandy loam and loam, silty-clay being the fourth group. From a certain amount of silt or clay in sediment, the granulometric composition of the bottom was not useful for determining benthic community assemblages. A significant relationship was made evident among the different categories of the substrate and the structure of benthic fauna, though showing a low degree of relationship among them, as only the sandy bottom could clearly be separated from the rest. Species showing affinity to fine grain substrate predominated during the first stages of colonization, but showing an important environmental plasticity concerning requirements of different proportions of sand, silt and clay. This fact would account for the low degree of substrate determination for benthic fauna, and its low usefulness for predicting characteristic categories of sediment at the dam. Species which best contributed to discriminating the sandy bottom from the rest were *Corbicula fluminea*, *Stephensoniana trivandran*, *Cryptochironomus* sp. and *Polypedilum* sp. *Pisidium* sp., showed greater affinity to sediments with high proportions of silt. Environmental variables linked to physical and chemical characteristics of the water also contributed significantly to explaining the variability observed in zoobenthic community structure. Depending on the years under analysis, current velocity, depth, sampling date, temperature, conductivity, transparency and pH were significant, but the relative importance of environment decreased along successive years. The spatial structure found during the post-filling up period was significant only for 1996 and 1997, but the relative importance of space increased constantly. This also contributed to increasing the total variance accounted for by the variables employed, despite the decrease in importance of the environment. Such structures as those used, evidenced a greater similarity between sites associated to the main current lines of the dam. Therefore, sites belonging to the Canal de los Jesuitas and to the flooded Añá Cuá arm (E9, E10, E4-MD, E4-C) are grouped on one hand, with sites placed on the old channels of the left bank and the old main river channel, grouped on the other hand (E2, NP, PV, E4-MI). Besides, studied sites were well connected, but following a directional pattern of colonization downstream as a consequence of the effect of the water current transporting eggs, larvae and drifting adult specimens.

Bearing in mind the meta-communities paradigm, the approach that adapts best to the post filling up period was the “*mass-effect model*”, because it allows for interpreting that in determining the local structure of benthic community at the dam, factors that mainly acted had to do with drift downstream, and that the initial conditions of the regional reservoir of colonizing species had a marked influence on the composition of local fauna in the different sampling sites. The importance of this process increased with time, with environmental factors at each site diminishing their

importance. The greatest environmental homogeneity caused by damming, as regards spatial as well as temporal variability, can explain the decreasing importance of the environment in accounting for the structure of the community. Nevertheless, the environment has preserved a certain importance in accounting for the structure of the community, mainly through differences in substrate composition and current velocity. However, the possibility of being a transient phenomenon linked to spatial colonization cannot be discarded, nor the possibility that in time the environment may acquire a larger relative importance, once the communities have reached a greater local stability.

CAPITULO 1

INTRODUCCIÓN

1. Introducción

La construcción de represas para diversos fines es una de las grandes experiencias humanas en la modificación de los ecosistemas naturales. El rápido aumento en la construcción de embalses, principalmente con la finalidad de producción de energía eléctrica y la gran dimensión de esos ecosistemas artificiales, han producido innumerables problemas, debido a las alteraciones en los sistemas biológico, atmosférico, hidrológico y social. El 60% de los ríos del mundo posee flujo regulado, siendo el volumen de aguas represadas en el planeta de aproximadamente 7.500 km³. La mayoría de las grandes represas fueron construidas en el siglo pasado. Son consideradas como tales las que reúnen las siguientes características: altura de la presa superior a 15 m (contada desde el punto más bajo de la fundación hasta el coronamiento), longitud de coronamiento igual o superior a 500 m, capacidad del embalse de al menos 1.000.000 m³, capacidad de descarga máxima de al menos 2.000 m³/s. (MacAllister *et al.*, 2000; ICOLD 1997; Tundisi, 1999, 2005).

No se debe dejar de mencionar, que un represamiento artificial reúne gran interés desde el punto de vista científico. Uno de los problemas esenciales a resolver en Ecología Básica es el acompañamiento de la colonización y de la evolución de las comunidades de esos ecosistemas artificiales, ya que esto constituye una experiencia de gran valor aplicable en el futuro. Además, estos estudios deben orientarnos hacia la comprensión de los mecanismos que determinan y regulan los procesos de colonización, ya que de ellos depende en gran parte la biodiversidad y productividad de estos ecosistemas.

Tanto las grandes represas, como las de menor porte fueron construidas o están en construcción mayoritariamente en zonas semi-áridas y en regiones templadas y tropicales. Se utilizan para diversas finalidades como producción de energía hidroeléctrica, abastecimiento de agua, irrigación, control de inundaciones, navegación, pesca, acuicultura, recreación y turismo. Por ejemplo en China, Japón, y Corea del Sur la construcción de represas desempeñan un importante papel en el control de las inundaciones (ICOLD, 1997; Tundisi, 1999, 2005).

Además del impacto inicial provocado por la construcción de la presa, los embalses reciben permanentemente aportes de la cuenca hidrográfica (usos del suelo, descarga de nutrientes y de material en suspensión). Estos impactos persisten y en general son acumulativos produciendo alteraciones continuas y persistentes en los factores físicos, químicos y biológicos (Tundisi, 2005).

El embalse es un sistema acuático híbrido de río y lago, y su estudio se ha de basar en una visión completa de la limnología. El río embalsado regula y retarda su flujo, se extiende en forma de una capa de agua que alcanza un equilibrio más avanzado, tanto en relación con el entorno físico, como con referencia al desarrollo de la vida. La tasa de renovación del agua es más lenta que en un río y más rápida que en un lago. La organización vertical del lago y la horizontal del río quedan sustituidas por otra organización intermedia y característica, de la que es un elemento importante la asimetría entre la presa o dique y la cola del embalse (Margalef, 1983). Esta transformación inicial, es la principal responsable de una serie de modificaciones en las características físicas, químicas y biológicas observadas en las áreas represadas y aguas abajo de las mismas (Tundisi, 1988; Junk *et al.*, 1989; Petts, 1984; Agostinho *et al.*, 1992, 1994; Thomaz *et al.*, 1997).

Los embalses son por otro lado, ambientes recientes y sus comunidades muestran alteraciones estructurales en relación a las que les dieron origen, es decir, las de un sistema fluvial con historia evolutiva muy distinta. Se verifica durante el proceso de colonización la disminución de algunas poblaciones, para las cuales las nuevas condiciones son restrictivas y la explosión de otras, que encuentran en el nuevo ambiente condiciones favorables, generalmente transitorias, para manifestar su potencial de proliferación (Agostinho *et al.*, 1999).

Dentro de los factores que más se alteran pueden citarse: el comportamiento térmico de la columna de agua, los patrones de sedimentación y circulación de las masas de agua, la dinámica de los gases y el ciclo de los nutrientes (Tundisi *et al.*, 1988, 1993; Tundisi, 1988, 1990, 1993; Agostinho *et al.*, 1992, 1994; COMIP, 1994).

La morfología de la cuenca de captación, el flujo, el patrón de circulación, la profundidad, el área, el diseño del embalse y los procedimientos operacionales, son algunas de las variables que afectan la estructura y la dinámica de las comunidades

biológicas en los embalses. Estas variables tornan a cada embalse una entidad particular cuyo manejo requiere de estudios propios (Weithman & Haas, 1982).

Para interpretar los procesos temporales y espaciales existen varias teorías o modelos que describen el funcionamiento de un sistema fluvial como ser la Vannote *et al.* (1980); Ward & Stanford (1983); Barbosa *et al.* (1999); Junk & Bayley (1989). A nivel de las teorías que explican el origen y desarrollo de las comunidades se cuenta con los aportes de Wilson (1992); Leibold (1998); Leibold *et al.* (2004); Hubbell (2001); Shimida & Wilson (1985) y Mouquet *et al.* (2006).

Los ecosistemas lóticos son caracterizados por gradientes longitudinales en la morfología del canal, velocidad de flujo, temperatura del agua, tipo de sustrato y comunidades bióticas (Hynes 1970; Cummins 1974, 1979; Vannote *et al.* 1980; Minshall *et al.* 1983). En cambio, en los ambientes lénticos los gradientes verticales de luz, temperatura, sustancias disueltas y procesos de producción y descomposición, son sus características primarias de (Hutchinson, 1957; Wetzel, 1983). Un embalse, en virtud de su naturaleza de híbrido río-lago, posee ambos gradientes, horizontal y vertical.

En razón de la transición de sistema lótico a léntico puede observarse una zonación longitudinal en todos los embalses. Típicamente son distinguibles tres zonas o regiones a lo largo del eje longitudinal poseyendo propiedades físicas, químicas y biológicas únicas (Fig. 1): región fluvial o lótica, región de transición y región lacustre (Thornton, 1990; Kimmel *et al.*, 1990; Kalf, 2002).

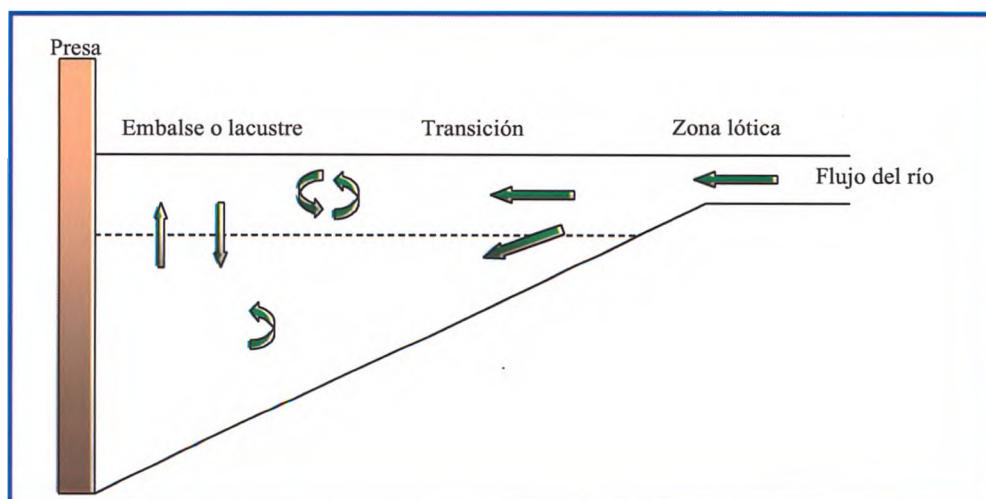
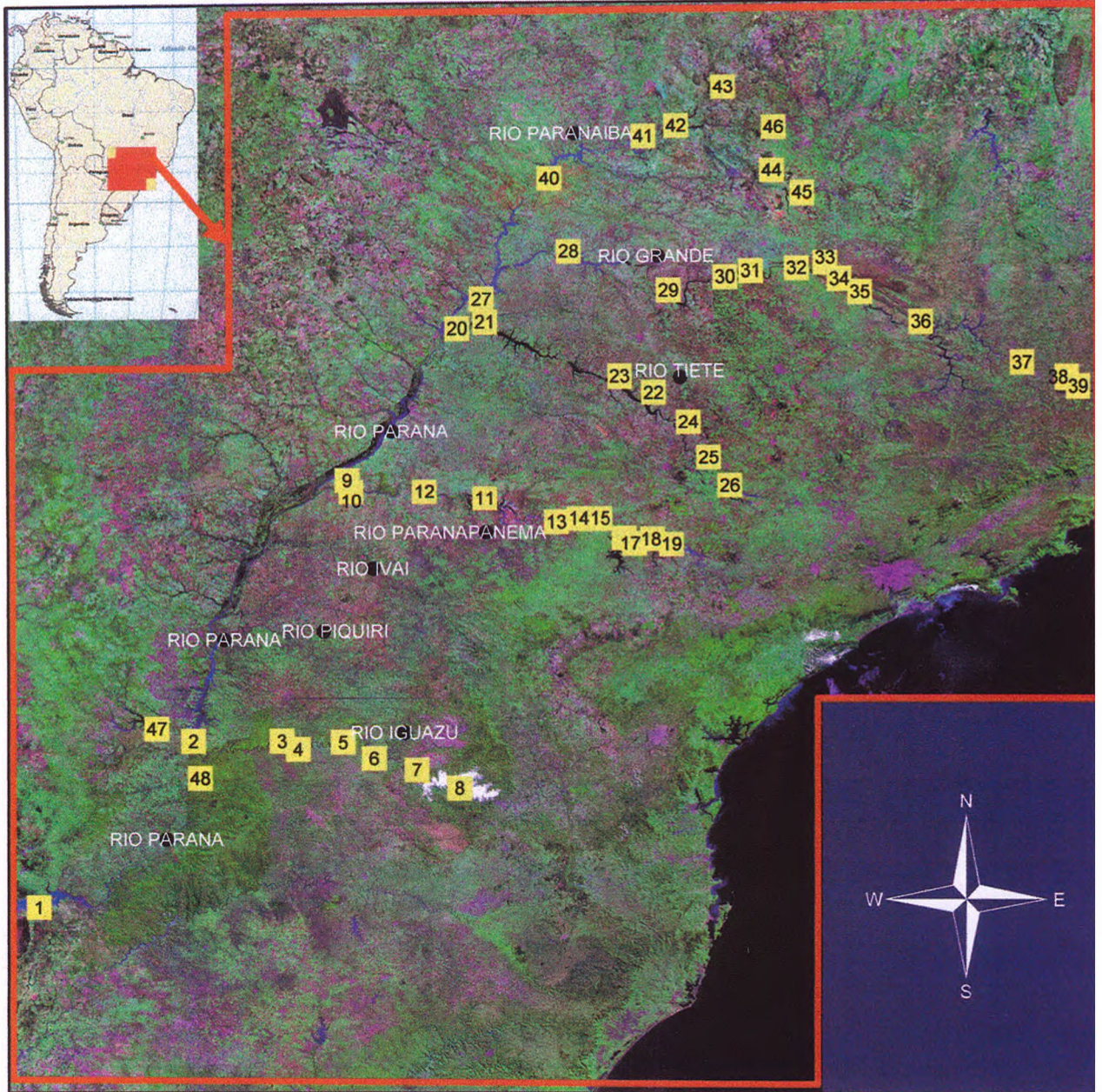


Figura 1. Diferenciación de tres zonas a lo largo del eje longitudinal de un embalse.

En América del Sur y particularmente en el Brasil, ya existe una vasta experiencia en la construcción de embalses desde pequeñas dimensiones hasta grandes ecosistemas artificiales (Fig. 2) (Paiva, 1977; Van Der Heide, 1972, en Tundisi, 1988). Entre los principales ríos de Sudamérica, el Paraná es uno de los más intensamente represados. En las últimas décadas, el tramo superior de este río en territorio brasileño y argentino, ha sido considerablemente alterado en su régimen hidrológico (Paiva, 1982; Agostinho *et al.*, 1994; COMIP, 1994). La cuenca del río Paraná, además de concentrar la mayor densidad poblacional de América del Sur, soporta los mayores parques industriales y una intensa actividad agrícola y pecuaria. Responsable de más del 70% de la producción hidroeléctrica del Brasil, tiene su fisiografía profundamente alterada por los represamientos. En ella están instaladas cerca de 130 embalses con alturas superiores a 10 m y 26 tienen áreas superiores a 100 km². Cinco grandes embalses ocupan más del 70% de extensión del canal principal del río Paraná en territorio brasileño. Otros grandes embalses ocupan la mayor parte de los ríos Grande (13 represas), Tieté (9), Paranapanema (8) e Iguazú (6) (Agostinho & Gomes, 2005).

CUENCA HIDROGRAFICA DEL RIO PARANA CENTRALES HIDROELECTRICAS



ID	NOMBRE	ID	NOMBRE	ID	NOMBRE	ID	NOMBRE
1	YACYRETA	13	CANOAS I	25	ALVARO SOUZA	37	FUNIL GRANDE
2	ITAIPIU	14	CANOAS II	26	BARRA BONITA	38	ITUTINGA
3	BAIXO IGUAZU	15	LUCAS NOGUEIRA	27	ILHA SOLTEIRA	39	CAMARGOS
4	SALTO CAXIAS	16	OURINHOS	28	AGUA VERMELHA	40	SAO SIMAO
5	SALTO OSORIO	17	CHAVANTES	29	MARIMBONDO	41	CACHOEIRA DOURADA
6	SALTO SANTIAGO	18	PIRAJU	30	PORTO COLOMBIA	42	ITUMBIARA
7	SEGREDO	19	JURUMIRIM	31	VOLTA GRANDE	43	CORUMBA I
8	FOZ DO AREIA	20	JUPIA	32	IGARAPAVA	44	MIRANDA
9	PORTO PRIMAVERA	21	ROSANA	33	JAGUARA	45	NOVA PONTE
10	ROSANA	22	NOVA AVANHANDAVA	34	BARRETO C (ESTREITO)	46	EMBORCACAO
11	CAPIVARA	23	PROMISSAO	35	PEIXOTO	47	ACARAY
12	TACUARUCU	24	IBITINGA	36	FURNAS	48	URUGUA-I

Figura 2. Principales embalses sobre la cuenca del río Paraná.

En abril de 1990, la continuidad del flujo del río Paraná sufrió una nueva alteración debido al cierre de la represa Yacyretá. Esto produjo un impacto en las comunidades acuáticas allí existentes (ubicadas aguas arriba) ya que el control del flujo del agua impuesto por la represa comenzó a modificar las condiciones normales de escurrimiento. El llenado del embalse a cota 76 msnm. (hecho ocurrido en agosto de 1994) produjo importantes alteraciones de los recursos bióticos. En tal sentido, es de esperar modificaciones en la calidad del agua debido a los procesos de estabilización y maduración del embalse. Esto habría provocado cambios en las comunidades acuáticas y en la diversidad biótica, con colonización de nuevas especies y variaciones en las proporciones de las especies existentes previamente, tendiendo hacia una nueva organización espacio-temporal. Debido a ello, este embalse presenta rasgos muy particulares, constituyéndose en el último eslabón de una cadena de numerosos represamientos a lo largo del río Paraná y sus principales afluentes.

Para el tramo del río Alto Paraná, se cuentan con los antecedentes de estudios de la comunidad bentónica de Bonetto & Ezcurra de Drago (1968); Bonetto (1976); CECOAL (1977, 1981); EBY (1979); Varela *et al.* (1983); COMIP (1994); Peso (1990, 1991, 1994, 1995, 1996, 1998); Peso & Bechara (1999); Meichtry de Zaburlín *et al.* (1996, 1997); Roa *et al.* (1995, 1996, 1997); López *et al.* (1997).

La presente tesis es un estudio destinado a describir, analizar e interpretar los cambios ocurridos en la comunidad bentónica como consecuencia del represamiento del río Paraná en el embalse de Yacyretá, para lo cual se formularon previamente los objetivos e hipótesis que se describen a continuación.

OBJETIVO GENERAL

Evaluar los cambios espaciales y temporales de la comunidad bentónica en relación a las variables ambientales en las etapas de pre y post-recrecimiento del embalse Yacyretá, Ituzaingó, Corrientes.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- 1- Describir la evolución temporal de la estructura de la fauna bentónica antes y después de la formación del embalse Yacyretá, en dos sitios seleccionados.**
- 2- Describir la evolución temporal y la distribución espacial de la composición cuali-cuantitativa de la comunidad bentónica durante las primeras etapas de colonización del embalse en 10 sitios seleccionados.**
- 3- Relacionar los tipos de sustrato con la estructura de la fauna bentónica.**
- 4- Relacionar las variables físicas y químicas del ambiente y los principales patrones de variación espacio-temporal con la estructura de la fauna bentónica.**
- 5. Determinar la importancia relativa de la distribución espacial, las variaciones temporales y las variables ambientales en la explicación de los procesos de colonización del embalse.**

HIPÓTESIS

- 1- Ante el impacto del represamiento del río, la comunidad bentónica disminuirá su diversidad taxonómica y abundancia.**
- 2- La comunidad bentónica tendrá una capacidad de respuesta lenta (3 a 6 años) frente a los cambios ambientales provocados por el represamiento.**
- 3- En relación a los factores abióticos del ambiente, el sustrato tiene elevado poder explicativo de la estructura del zoobentos.**

4- Las variables ambientales en su conjunto son las que mejor explican los procesos de colonización y la distribución espacio-temporal de las comunidades del zoobentos en el embalse de Yacyretá.

CAPITULO 2

MATERIALES Y METODOS

2. Materiales y métodos.

2.1. Descripción del área de estudios

2.1.1. Aspectos de la geomorfología fluvial.

El río Paraná pertenece a la Cuenca del Plata, que por la magnitud de sus caudales, la extensión de su cuenca tributaria y la longitud de su recorrido, constituye después de la del Amazonas, la más importante de América del Sur (Bonetto, 1976). Su área total de drenaje de la Cuenca del Paraná puede calcularse en $2,6 \cdot 10^6 \text{ km}^2$, estimándose en $1,1 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ la del Paraguay, y en $1,5 \cdot 10^6 \text{ km}^2$ la del Paraná, de la cuál 890.000 km^2 corresponden a Brasil, 565.000 km^2 a Argentina y 55.000 km^2 a Paraguay. Sus caudales en la desembocadura superan en promedio los $16.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, correspondiendo aproximadamente una cuarta parte a los aportes del Paraguay. En lo que respecta a la longitud de su cauce, éste alcanza a 3.740 km, de los cuales 1.200 km corresponden a su principal afluente de la alta cuenca, el río Paranaíba (Bonetto, *op. cit.*). El Paraná se origina en territorio brasilero, aproximadamente a los 20° S , tomando su nombre a partir de la confluencia de los ríos Paranaíba y Grande. Soldano (1947) identifica en este río cuatro tramos:

1. Cuenca de recepción: desde su origen hasta las cataratas del Guairá. Bonetto (1976) a este sector lo denominó Paraná Superior. Las cataratas del Guairá están actualmente cubiertas por el embalse de Itaipú, que impuso un nuevo límite a este tramo 150 km aguas abajo, en la desembocadura del río Iguazú.

2. Alto Paraná: desde las cataratas del Guairá hasta su confluencia con el río Paraguay.

3. Paraná Medio: desde la confluencia con el río Paraguay hasta la ciudad de Diamante.

4. Delta: desde Diamante hasta su desembocadura en el Río de La Plata. A este tramo del río Bonetto (1986) y Drago (1990), lo denominaron también Paraná Inferior; en cambio Neiff (1990) lo llamó Bajo Paraná, fusionándolo con el Paraná Medio.

El Paraná corre inicialmente sobre el escudo brasileño cristalino y precámbrico. Aguas abajo atraviesa las rocas basálticas del Jurásico Superior y del Cretácico Inferior y las formaciones derivadas. En esta porción, correspondiente al Alto Paraná, el cauce es predominantemente pedregoso con rápidos y cascadas en todo su recorrido. Posteriormente la acumulación aluvial del Terciario y Cuaternario gana importancia a través del río mediante la formación de aluviones en el tramo del Paraná Medio e Inferior.

El río Paraná, en sus primeros 550 km corre por un cauce tortuoso donde recibe numerosos afluentes, siendo los más importantes el Tieté y el Paranapanema sobre su margen izquierda. Aproximadamente a los 800 km de su recorrido, el cauce del Paraná se estrecha y profundiza, lugar en que formaban las Cataratas del Guairá ("Salto das Sete Quedas") de unos 40 metros de altura. Aguas abajo del salto, el río corre sobre una falla abierta en el sustrato basáltico, siendo muy profundo y de márgenes escarpadas en la zona del cañón del Guayrá. Los primeros 5 km de esta formación fueron eliminados para construir la enorme represa de Itaipú, próxima a las fronteras de Argentina, Brasil y Paraguay.

El tramo siguiente corresponde al Alto Paraná. Después de Itaipú, las aguas corren encajonadas nuevamente entre rocas basálticas, a través de un cañón angosto que se desplaza hacia el sudoeste, con profundidad media de 35 m, ensanchándose el cauce paulatinamente hasta tener más de 300 m de ancho frente a puerto Iguazú, en su confluencia con el río homónimo. Desde la desembocadura del Iguazú el Alto Paraná corre entre territorio argentino y paraguayo.

La dirección del río, que en todo el tramo es de NNE – SSO, tuerce bruscamente hacia el oeste, unos 150 km aguas abajo de Puerto Iguazú. Hasta este punto, corre por un cauce único estrecho con profundidad media de 35 m, sin meandros ni islas. En su nueva dirección, el valle continúa ensanchándose y el río pierde regularidad. Frente a Corpus alcanza un ancho de 1.500 m, aquí la profundidad se reduce a 4-5 m dando lugar a rápidos y restingas. A causa de este encajonamiento, el río tiene un importante gradiente hidráulico y elevada capacidad de transporte de sedimentos. Los afluentes de esta zona vierten sus aguas al cauce principal por medio de saltos y cascadas, con caídas originadas por erosión retrógrada. Aguas abajo, frente a San Ignacio, el cauce llega a los 2.000 m de ancho, para extenderse a más de 2.500 m

en la Ciudad de Posadas. Aguas abajo de esta ciudad, el lecho se torna arenoso, por la sedimentación de las areniscas de Botucatú. Entre Posadas e Ituzaingó el cauce está ocupado actualmente por el gran embalse de la represa de Yacyretá. Originariamente en este sector el río al ensancharse formaba varios brazos que rodeaban además de grandes islas (Ibicuí, Talabera, Yacyretá y Apipé), a otras islas más pequeñas, bancos y afloramientos de roca basálticas, que originaron la formación de los rápidos de Apipé, hoy cubiertos por el embalse de Yacyretá, y la expansión del río de hasta 25 – 30 km de ancho entre ambos márgenes, frente a Ituzaingó. De las grandes islas sólo quedan las islas Apipé y el extremo oeste de la isla Yacyretá.

El paisaje aguas arriba de la localidad de Candelaria se constituye con terrazas de materiales granulares densos y finos, depositados durante aportes torrenciales ocurridos con grandes crecientes en tiempos geológicos pasados, alternando con lentes de materiales más finos, o directamente ubicados sobre lecho de basaltos alterados. A medida que el valle se ensancha a partir de Candelaria, aparecen depósitos aluviales en las márgenes y paulatinamente comienzan a desarrollarse llanuras de inundación que alternan con sectores de costa más elevados coincidentes con afloramientos basálticos. Este segmento, aún antes de la influencia de la represa Yacyretá, era considerado como de transición entre ambientes ritrónicos y potámicos.

La variación en la movilidad del lecho en un gran curso fluvial resulta de un infinito y complejo fenómeno progresivamente cambiante. En su condición natural, los ríos buscan llegar a un estado de equilibrio, aún por períodos cortos, ya que el estado de cambio es la regla permanente. Los parámetros principales que marcan las relaciones en el curso fluvial, aparte de los climáticos, serían: gradiente, ancho, profundidad, nivel de base y caudal de descarga. Aguas arriba de la represa estos parámetros se encuentran modificados, los cuales condicionan las comunidades actuales.

Previo a la construcción de la represa en la localidad de Ituzaingó, los factores hidráulicos y sedimentológicos fueron modelando un determinado paisaje, así hallamos en la porción superior del cauce, (el Alto Paraná) con rasgos peculiares: cauce encajonado desde aproximadamente la localidad de Candelaria hacia aguas

arriba, con importante gradiente hidráulico, cauce profundo, elevada capacidad de transporte de sedimentos, si bien ya no con granulometrías acordes, por las influencias de represas existentes en Brasil, que han alterado numerosas condiciones hidrológicas y limnológicas originarias del río.

A partir de su paulatino ensanchamiento aguas abajo, desde Candelaria, el cauce trabaja actualmente sobre una morfología de terrenos ondulados, particularmente más bajos hasta llegar a la de llanura, en los últimos kilómetros antes de Ituzaingó, con presencia de abundantes islas, muchas de ellas originadas a partir de sedimentación fluvial.

El ensanchamiento del valle fluvial del Paraná se asocia con la aparición de niveles de planicies de inundación, incluyendo esteros y bañados permanentes. De extensión longitudinal predominante, estos cuerpos alternan con sectores de costa más altos, coincidentes con afloramientos de basalto, que se van hundiendo paulatinamente hacia el oeste. En gran parte de dichas planicies desembocan arroyos de mediana y pequeña evolución, con importantes aportes de material sedimentario principalmente en períodos lluviosos. Algunos de estos arroyos tienen un control estructural en su zona de salida al río, producto de la presencia de roca subyacente, próxima a la superficie, lo que determina que en sus últimos tramos (500 a 800 m) sean de posición subparalela al cauce del Paraná (Arroyos Mártires, Carpincho, Itaembé). Todas estas áreas bajas en general, ubicadas entre Cotas 75 y 78 msnm son, como ya se ha dicho, espacios físicos muy definidos como ecosistemas particulares dentro de esta zona de costas del río, y que fundamentalmente son utilizadas como sitios seguros para la alimentación, reproducción y crecimiento de muchas especies.

2.1.2. Régimen hidrológico.

El comportamiento hidrológico del río Paraná, de acuerdo a los registros del Puerto de Posadas durante el periodo de estudio comprendido entre 1990 y 1997 permitió distinguir la etapa previa al llenado a cota 76 m, dentro del marco de su régimen oscilante rutinario, con oscilaciones que fueron desde 1,4 m (24-09-91) a 6,82 m (06-01-92) caracterizándose por la presencia de dos picos de crecientes al

año, la primera en primavera y la segunda a mediados del verano, con niveles que superaban los 3 m en promedio (Fig. 3).

Durante el primer año del llenado del embalse, agosto de 1994 a julio de 1995, se continuó observando las oscilaciones típicas con aguas altas en verano, una creciente de menor magnitud en primavera y un período de aguas bajas durante el invierno coincidiendo con los menores índices pluviométricos aunque la variación del nivel hidrométrico durante esta etapa, fue elevada, oscilando entre 1,65 m (agosto 1994) y 5,56 m (enero 1995).

Estos registros fueron similares a los observados en el año 1996 e inferiores a los de 1997-1998, período que coincidió con el fenómeno climático de "El Niño", que modificó el régimen pluvial de la cuenca del río Paraná, con valores por encima de los normales, además de una temperatura invernal alta.

El comportamiento hidrológico del río se vio modificado después de haber alcanzado la cota de 76 msnm., pudiéndose distinguir dos fases con límite en los 3 m: aguas altas (>3m) y aguas bajas (<_ 3m).

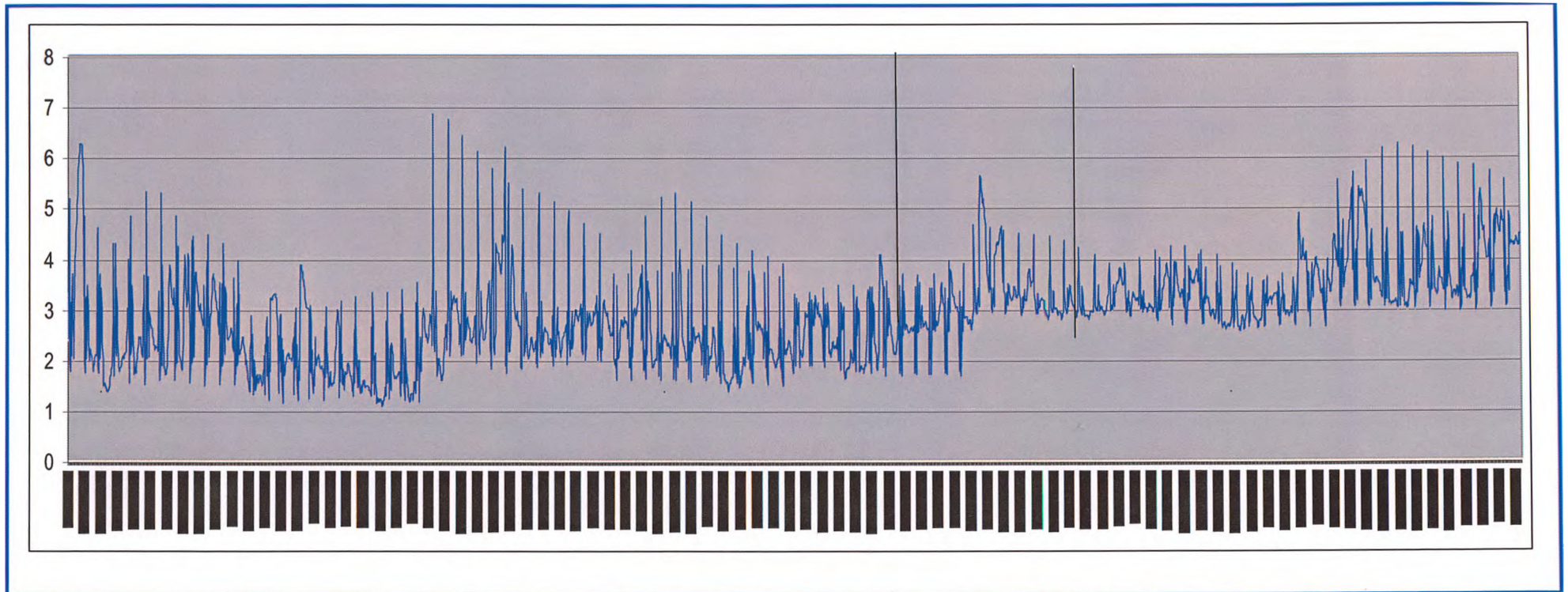


Figura 3. Variación diaria del nivel hidrométrico de Puerto Posadas durante el período de estudio comprendiendo los años desde 1990 a 1997. Las líneas negras señalan el año en que se llevó a cabo el reforestación del río.

2.1.3. Características limnológicas.

En el tramo de río donde se realizó el presente trabajo, la temperatura del agua fluctuó generalmente entre 14 °C y 32 °C. La transparencia (Secchi) presentó valores entre 15 cm y 210 cm, con una media de 110 cm. Los registros de oxígeno disuelto siempre estuvieron cercanos a la saturación, la conductividad varió entre 9 $\mu\text{S cm}^{-1}$ a 60 $\mu\text{S cm}^{-1}$ y el pH entre 6,61 y 7.

2.1.4. La represa de Yacyretá.

La represa localizada el norte de la Provincia de Corrientes, (27°28'S - 56°44'W) sobre el río Paraná, en el inicio de su tramo potámico, a unos 80 km. aguas abajo de la ciudad de Posadas, Misiones. La central hidroeléctrica Yacyretá, construida sobre la isla Yacyretá (Paraguay) y el Rincón del Salto (Argentina), constituye una importante modificación ambiental sobre el curso natural del Río Paraná, cuyo aspecto más notorio fue la reducción del flujo hídrico como consecuencia del llenado de la misma que elevó la lámina de agua a cota 76 msnm. (alcanzada a partir de agosto de 1994).

A la cota actual (76 msnm) el embalse tiene una superficie aproximada de 1.140 km², un volumen estimado de 7.000 hm³ y profundidades media entre 6 y 7 m y máxima de 23 m. La presa tiene 67 km de largo.

Yacyretá es una represa caracterizada por un corto tiempo de residencia del agua (menor a 15 días). Los tiempos de residencia varían sin embargo de acuerdo a las líneas de flujo siguiendo distintas secciones transversales del embalse que conectan sectores ubicados aguas arriba con otros más cercanos al eje de la presa (Fig. 4). Pueden distinguirse tres sectores, siendo el de la margen izquierda el de mayor tiempo de residencia promedio, que alcanza los 14 días. En la parte central las líneas de flujo indican tiempos de residencia de 9 días, en tanto que hacia la margen derecha alcanzan los 12 días.

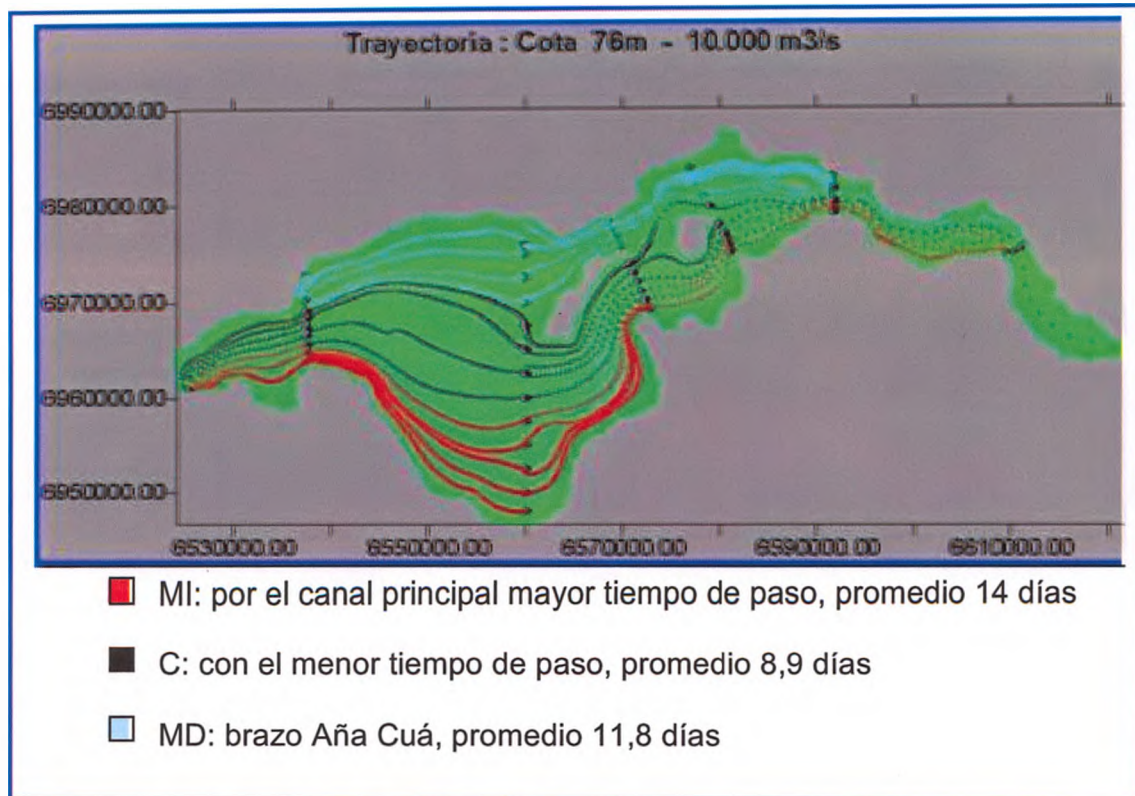


Figura 4. Diferenciación de los flujos de corrientes teniendo en cuenta el tiempo de residencia del agua en los distintos tramos del embalse Yacyretá, (convenio EBY – INA).

El cierre físico de la obra se compone de un conjunto de presas (Lateral Izquierda, presa Principal Izquierda, presa de Cierre del Brazo Principal, presa sobre la isla Yacyretá, presa de Cierre del Brazo Ana Cua y presa Lateral Derecha) cuya longitud total supera los 60 km. El eje de la presa se ubica en los 27° 28' S y 54° 44' O. La represa cuenta con dos vertederos (Brazo Aña Cuá y Brazo Principal) que aseguran una evacuación máxima de 95.000 m³ s⁻¹ incluyendo las aguas turbinadas. La presa posee 20 turbinas que aseguran una producción anual de 1.620 MW.

Aguas abajo de la represa de Yacyretá (Ituzaingó), la constitución del cauce del Alto Paraná ya no corresponde a la meseta basáltica anterior, si no que atraviesa formaciones sedimentarias de arenas y arcillas terciarias y cuaternarias.

Las estaciones de muestreo se ubican fitogeográficamente en la región Neotropical, Dominio Amazónico, Provincia Paranaense (Cabrera, 1971). El clima es subtropical, cálido y húmedo, sin estación seca, con una precipitación anual promedio de 1650 mm y una temperatura media de 21°C.

El llenado del embalse posee la particular característica de haberse llevado a cabo en varias etapas, que se describen a continuación (García, 1999).

- Cierre del Brazo Principal: abril de 1989.
- Cierre definitivo, Brazo Aña Cuá: abril de 1990. Tales hechos no modificaron la cota del río, con niveles hidrométricos medios correspondiente a 60 msnm.
- Recrecimiento de los vertederos del Brazo Principal, de junio a diciembre de 1993, alcanzando niveles hidrométricos de 68 msnm.
- Recrecimiento de los vertederos del Brazo Aña Cuá, desde septiembre 1994 a septiembre de 1995 variando la cota aguas arriba, de 69,0 msnm. a 71,0 msnm.
- Llenado a cota de 76 msnm: desde agosto a septiembre de 1994. Las turbinas se incorporaron en forma gradual comenzando su operación el 1 de septiembre de 1994.
- Llenado a cota 78 msnm., abril 2006.
- Llenado a cota 83 msnm., en estudio.

El incremento paulatino de las nuevas cotas del embalse, hasta llegar a la proyectada fue generando nuevos tipos de espacios, incluyendo los de las islas, y en las cuales temporalmente aparecerán nuevas áreas de refugio, adyacentes a las nuevas condiciones hidráulicas y de sedimentación del cauce principal (Geólogo Víctor Schewzow, com. pers).

Dado que los cambios más importantes tuvieron lugar cuando se llenó la presa a cota 76 snm, en la presente tesis se trataron los datos considerando dos etapas. La primera correspondió al período comprendido entre 1990 y diciembre de 1994, que se denomina de pre-recrecimiento. La segunda etapa estuvo

comprendida entre enero de 1995 y diciembre de 1997, y es denominada de post-recrecimiento.

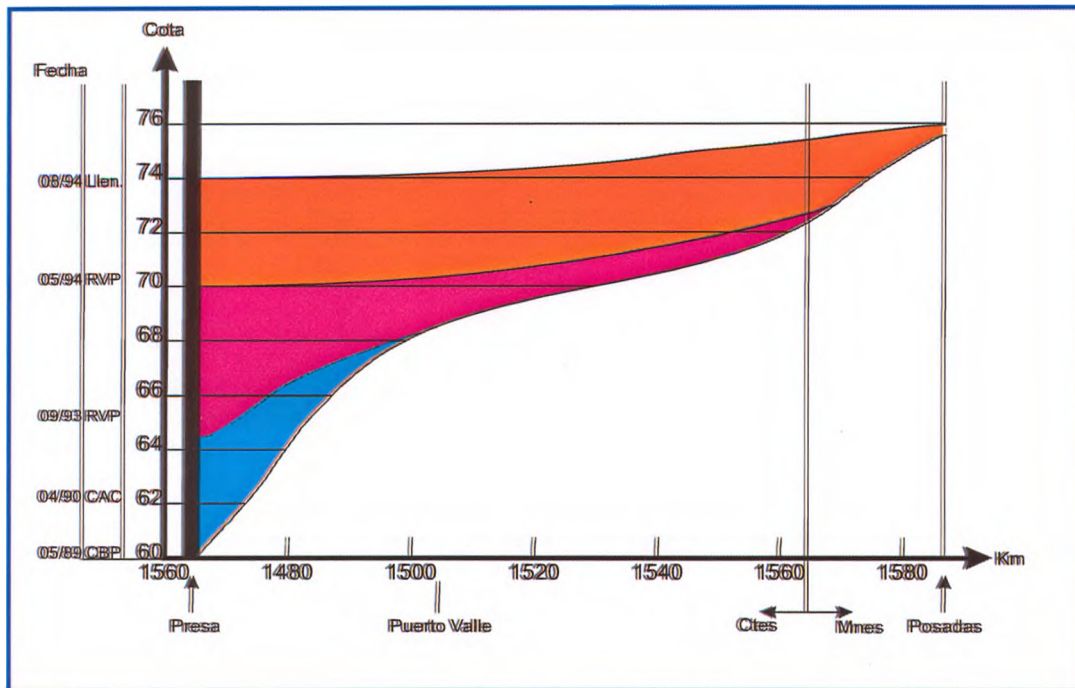


Figura 5. Diagrama de llenado del embalse hasta cota 76 msnm. CBP: Cierre del Canal del Brazo Principal; CAC: cierre del Brazo Añá Cuá; RVP: inicio y final del recrecimiento a cota 68 msnm; Llen.: recrecimiento definitivo a 76 msnm. Manual Operativo del Embalse (EBY), gentileza Ing. A. Cornazani.

2.2. Metodología de campo.

Los estudios se realizaron sobre muestras obtenidas al inicio de las primeras etapas del proceso de represamiento comprendiendo el periodo 1990-1997 en 10 sitios de muestreo. Entre 1994 y 1997, dichos muestreos formaron parte del Programa de Monitoreo de Calidad de Agua, en el Marco del Convenio Entidad Binacional Yacyretá (EBY) – Universidad Nacional de Misiones (UNaM), correspondientes al Plan de Manejo de Medio Ambiente (PMMA) de la EBY (muestras de E2, E9, E4-MI, E4-C, E4-MD, E10, Yacarey y Aguapey). Las muestras de Nemesio Parma y Puerto Valle formaron parte de los programas de evaluación de los recursos pesqueros entre 1990 y 1997 (Convenio EBY-UNaM).

El área de estudio abarca el tramo del Río Paraná comprendido entre las progresivas Km 1584 y 1598. Siguiendo la zonación longitudinal propuesta por Thornton *et al.* (1990); Kimmel *et al.* (1990) y Kalf (2002), combinada con la numeración establecida por la Entidad Binacional Yacyretá (Fig. 1), el embalse fue dividido de la siguiente manera:

Zona de entrada (fluvial o lítica): Estación 2 (E2) y Nemesio Parma (NP).

Zona de transición (intermedia o río-embalse): Estación 9 (E9).

Zona de embalse (o lacustre): Estación 4 (sección transversal): 3 puntos de muestreo: margen izquierda (E4-MI), centro (E4-C) y margen derecha (E4-MD). Estación 10, (E10) y Puerto Valle (PV).

Brazos laterales o subembalses: Estación arroyo Aguapey y Estación arroyo Yacarey.

Cada punto de muestreo fue georeferenciado con coordenadas geográficas empleando un navegador satelital (GPS) marca Garmin 12 XL.

De la estación de muestreo de Nemesio Parma se cuentan con muestras desde 1990 y en Puerto Valle, desde 1993, ambos sitios cubren los periodos de Pre- y Post-recrecimiento. De la estación E9 y de los subembalses se cuenta

Las muestras se hallan depositadas en el Laboratorio del Programa Estudios Limnológicos Regionales de la Facultad de Ciencias Exactas, Químicas y Naturales (UNaM, Posadas, Provincia de Misiones).

Para la elaboración de la lista de los taxa se siguió el criterio de Lopretto y Tell (1995).

Para realizar los análisis de granulometría del sedimento se utilizó una combinación del método mecánico de tamizado para la fracción arena (2,0 mm-0,0625 mm), con el método del hidrómetro para las fracciones limo (0,0625-0,0039 mm) y arcilla (0,0039-0,00024 mm) (Gordon *et al.*, 1992). El contenido de materia orgánica fue evaluado por la técnica de calcinación en mufla a 450 °C. Los análisis se llevaron a cabo en los laboratorios de Vialidad Provincial de la Provincia de Misiones.

Los datos de velocidad media de la corriente y profundidad utilizados en los análisis estadísticos fueron extraídos del modelo bidimensional del Embalse de Yacyretá, con datos proporcionados por la EBY. Este modelo fue confeccionado con el programa Modeleur/Hydrosim Versión 1.0 (Roy *et al.*, 2000). Para cada fecha de muestreo se determinó en primer lugar el caudal correspondiente. Posteriormente se obtuvieron en cada fecha los datos de salida de velocidad media y profundidad para cada sitio de muestreo de acuerdo a sus coordenadas espaciales proyectadas sobre los campos de variables distribuidos en dos dimensiones. Estos campos se obtuvieron por medio de interpolaciones lineales entre los caudales simulados más próximos a las fechas de muestreo.

2.4. Análisis estadístico de los datos.

Las variables empleadas para evaluar los cambios en los diferentes grupos taxonómicos fueron densidad, abundancia relativa, diversidad, equitatividad y número de especies. La densidad de individuos se calculó en ind.m⁻². La diversidad específica fue calculada mediante la fórmula de Shannon y Weaver (1963) (en Margalef 1980, Legendre & Legendre, 1998).

$$H' = \sum_{i=1}^n (p_i \cdot \log p_i) \quad (1)$$

Donde:

p_i = proporción de ejemplares de la especie i en el total de ejemplares de la muestra,

n = número total de especies.

Para determinar los principales patrones de variación espacio-temporal de la estructura de la comunidad bentónica se utilizó el análisis de correspondencias libre de tendencias (ACD) (*Detrended Correspondence Analysis*, DCA, Legendre & Legendre, 1998), utilizando matrices de densidad de especies. Los cálculos se llevaron a cabo empleando el programa PcoOrd Versión 4.0 (McCune & Mefford 1999). Se efectuaron dos análisis por separado, el primero para analizar la variabilidad temporal antes y después del recrecimiento del embalse en los sitios Nemesio Parma y Puerto Valle. El segundo análisis comprendió todos los sitios de muestreo entre 1995 y 1997, y se efectuó para interpretar los patrones espacio-temporales luego del recrecimiento del embalse.

Para evaluar la composición granulométrica se realizaron análisis de agrupamiento (*Cluster Analysis*) utilizando una matriz con datos de composición porcentual granulométrica: arena, limo y arcilla, así como de materia orgánica, con un total de 110 muestras. A tal fin se confeccionó una matriz de distancias euclidianas a la que se aplicó un método de agrupación flexible con un beta de -0.30. Para la denominación de las cuatro clases de sedimento se siguió la metodología del Standard Soil Texture Triangle (McKnight, 1990, en Gordon *et al.*, 1992).

Para la ordenación de los sitios de muestreo en función de la composición granulométrica del sustrato se utilizó Análisis en Componentes Principales (PCA) en base a los datos de composición porcentual granulométrica en cada sitio y fecha de muestreo (n=110), y dado que todas las variables fueron expresadas en las mismas unidades de medida, se utilizó una matriz de varianza-covarianza.

Tanto para la técnica de agrupación como para la de ordenación se utilizó el programa PC-ORD Versión 4 (McCune & Mefford, *op cit.*).

Para evaluar la relación entre las categorías de sustrato y la composición de la fauna bentónica, se efectuó un análisis discriminante canónico (Tabachnick & Fidell, 1998). Las variables predictoras de las categorías de sustrato fueron la densidad de especies del bentos de 31 especies, con frecuencia de ocurrencia superior al 5%, transformada previamente a log (x+1). Las distribuciones de frecuencia transformadas de los taxa mostraron una buena aproximación a la distribución normal, lo cual garantiza el uso de este método para los datos empleados. El análisis discriminante se fundamenta en distribuciones normales por lo cual es pertinente su aplicación para estos datos.

Las especies fueron seleccionadas mediante el método de selección por pasos ("*forward stepwise*") a fin de eliminar aquellas que contribuyeron poco a la separación de las categorías de sedimentos y evitar al mismo tiempo un alto grado de multicolinealidad que invalide el análisis. La importancia de las especies en la separación de los grupos de sustrato a lo largo de los distintos ejes canónicos se interpretó a partir de sus coeficientes de correlación con los respectivos ejes. La significación estadística de las diferencias entre los grupos se analizó mediante el índice de Mahalanobis ($p < 0,05$). Los análisis se llevaron a cabo empleando el programa Statistica Versión 6.0 (StatSoft Inc., 2001).

La estructura de la comunidad en relación a las variables ambientales y espaciales fue analizada mediante diversos Análisis de Correspondencias Canónicos Parciales (PCCA, ter Braak & Smilauer, 1998). Esta técnica de ordenación permite la representación simultánea de sitios de muestreo, variables

ambientales y especies en un espacio reducido de ejes ortogonales (triplot). Esta técnica asume relaciones unimodales entre las abundancias relativas de las especies y las variables ambientales.

Para analizar la importancia de los factores ambientales (hidro-limnológicas) y la distribución espacial (coordenadas transformadas) en la estructura del bentos se realizaron análisis canónico parcial de correspondencia (ACPC), para cada año posterior al recrecimiento del embalse (1995, 1996, 1997). Las variables ambientales empleadas fueron: temperatura del agua, pH, conductividad, oxígeno disuelto, transparencia, altura hidrométrica y caudal, profundidad simulada, velocidad media simulada. Se agregó el mes del año como variables para determinar su importancia en la explicación de la variabilidad temporal. Todas las variables ambientales, salvo mes del año, fueron transformados a $\log(x+1)$.

En el desarrollo del concepto de metacomunidad empleado en la presente tesis, se utiliza el término parche, el cual es definido como área discreta del hábitat, micrositios o localidades (Levin, 1992; Mouquet & Loreau, 2002; Leibold *et al.*, 2004). En el presente trabajo dicho término ha sido utilizado como análogo a localidad, sitio o estación de muestreo, las cuales son capaces de albergar a diferentes comunidades. El otro concepto empleado fue el de región, que es un área de hábitat mayor, capaz de contener a varias localidades y de albergar una metacomunidad. Este concepto corresponde a la “meso-escala” de Holt (1993) y se asigna al embalse en su totalidad.

Para evaluar la contribución de las variables ambientales y los patrones espaciales en la explicación de la estructura de la comunidad bentónica, se utilizó la técnica de partición de la varianza total en el período de post-recrecimiento. Se emplearon una serie de análisis canónicos de correspondencias parciales siguiendo la metodología de Borcard *et al.* (1992).

Para la obtención de las variables espaciales, los datos fueron transformados al *datum* Campo Inchauspe y proyectados en el sistema de coordenadas planas

Gauss-Krüger (banda 6 del Hemisferio Sur). La posición de cada estación fue expresada en km de longitud y latitud (X,Y, respectivamente) y transportadas posteriormente a una escala con valor 0 correspondiente a la ubicación de la esclusa de navegación de la represa. De este modo, los valores de posición espacial de cada sitio corresponden a su distancia a dicha esclusa en kilómetros, siguiendo un sistema de coordenadas cartesianas. Posteriormente, se empleó una transformación polinomial de estos datos siguiendo la metodología de Legendre & Legendre (1998). Esta transformación tiene en cuenta los componentes cuadráticos y cúbicos, así como las principales interacciones entre ejes. Los términos empleados como variables fueron: X, Y, X^2 , Y^2 , $X*Y$, X^2*Y , $X*Y^2$, X^2*Y^2 , X^3 , Y^3 .

Con el método de selección paso a paso se retuvieron únicamente los términos del polinomio espacial que fueron significativos a un nivel de $P < 0,25$, que posteriormente se utilizaron en la interpretación de los resultados en el análisis canónico de correspondencias parcial. En todos los casos se obtuvieron factores de inflación inferiores a 5, expresando una baja multicolinealidad.

Esta misma técnica se utilizó para el análisis de sedimento con las variables ambientales y espaciales antes mencionadas, para el período de pre-recrecimiento ($n=110$).

CAPITULO 3

DESCRIPCION DE LOS SITIOS DE MUESTREO

3. Descripción de los sitios de muestreo

3.1 Sitios de muestreo

Los sitios de colecta fueron seleccionados teniendo en cuenta su ubicación en el embalse de manera de tener una muestra representativa de la mayor parte de la superficie del mismo. Cada punto de muestreo fue georreferenciado en un sistema de coordenadas geográficas (Tabla 1), empleando un navegador satelital (GPS) marca Garmin 12 XL. Con dichas coordenadas, los sitios de obtención de muestras pudieron ser ubicados en imágenes satelitales de la zona de influencia del embalse de Yacyretá (Fig. 6).

Tabla 1. Denominación de los sitios de muestreo empleados en este estudio con su correspondiente ubicación en coordenadas geográficas (*datum*: WGS84)

Ubicación Geográfica de las Estaciones de Muestreo			
Estación	Ubicación		
	Latitud	Longitud	
E2	27°22'22.4"S	55°52'28.4"W	
E9	27°23'59.5"S	56°15'57.8"W	
E 4 MI	27°36'10.0"S	56°25'40.0"W	
E4 C	27°29'30.0"S	56°26'26.4"W	
E4 MD	27°20'56.0"S	56°20'57.0"W	
E10	27°24'04.4"S	56°36'45.7"W	
A° Aguapey	27°16'04.2"S	56°17'20.5"W	
A° Yacarey	27°25'49.6"S	56°11'21.3"W	
N. Parma	27°20'34.0"S	56°00'46.0"W	
Pto. Valle	27°36'090"S	56°25'41.0"W	

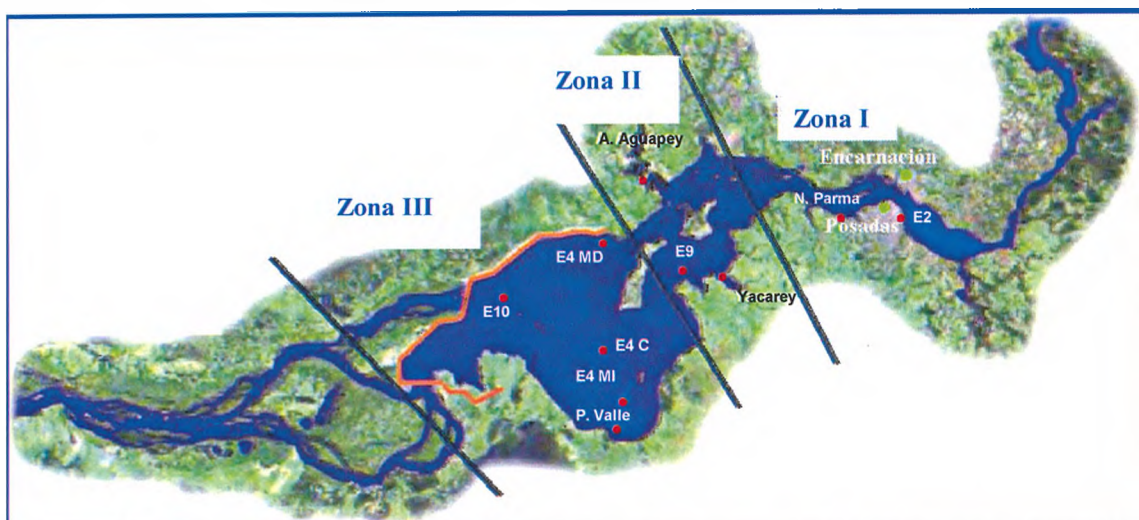


Figura 6. Ubicación geográfica de las estaciones de muestreo en la imagen satelital del embalse Yacretá. Zona I: de entrada o fluvial; Zona II: de transición o fluvio-lacustre; Zona III: de embalse o lacustre.

3.1.1 Estación 2 (E2)

La estación de muestreo E2, ubicada sobre la margen izquierda (Argentina), se halla en la progresiva km 1584 (progresiva = distancia a la desembocadura), del río Paraná, inmediatamente aguas arriba de la toma de agua para la ciudad de Posadas, a unos 20 m de la ribera (Fig. 7). Corresponde a un tramo lótico con profundidades de 4 a 6 metros y velocidades de corriente medias que variaron entre 0,75 y 1,11 m s⁻¹. El fondo es limo arenoso, con escasos cantos rodados. Se halla en la zona fluvial del embalse constituyendo el sitio más alejado de la presa, por lo que ha sufrido de forma indirecta los cambios como consecuencia del aumento de la cota y de la reducción del flujo. Además de la distancia, esta ribera es más alta que la margen derecha, cualidad que impidió que el río inunde una mayor área. Este sitio fue muestreado desde el mes de marzo de 1994 hasta diciembre de 1997.



Figura 7. Imagen IKONOS, señalando la estación de muestreo E2. Imagen obtenida en 1999.

3.1.2 Estación de Nemesio Parma (NP)

La estación de Nemesio Parma, se encuentra en proximidades de la ciudad de Posadas, progresiva km 1570 del río Paraná, con paisaje ribereño característico del Subdistrito de las sabanas secas (Carnevali, 1994) (Fig. 8). Se observa en el lugar un marcado efecto de la acción antrópica, principalmente por las actividades agropecuarias, forestales y de fabricación de ladrillos.

La zona ribereña es baja, ocupada por bañados y lagunas de aguas transparentes, con abundante vegetación acuática, atravesada por el cauce del arroyo Carpincho, antes de su desembocadura en el Paraná. Este tributario tiene una fuerte influencia sobre las características de la zona de muestreo, la cuál posee una profundidad media de 3 a 4 m. En ésta porción de la cuenca los arroyos tributarios tienen rasgos hidrológicos similares: con recorridos cortos, de

primer a tercer orden, fuerte pendiente hasta poco antes de su desembocadura; labrados en suelos y fondos de suelos basálticos, con importante carga de sedimentos acarreados durante las frecuentes y rápidas crecientes que ocurren en períodos de lluvia. Actualmente, a cota 76, el cauce del río Paraná se encuentra desbordado invadiendo la faja de bajos costeros. Estas múltiples interacciones han contribuido a la formación de depósitos límnicos en la zona de estudio, muy ricos en suelos orgánicos, así como áreas de bañados permanentes actuales (Schewsow, com.pers.). La nueva fisonomía del lugar, se vio acompañada de una mayor exposición al oleaje y a una disminución de la velocidad de la corriente.

En este sitio, se muestreó desde enero de 1990 con frecuencia mensual hasta diciembre de 1997.



Figura 8. Imagen IKONOS, señalando la estación de muestreo de Nemesio Parma. Imagen obtenida en 1999.



Figura 9. Imagen IKONOS, señalando las estaciones de muestreo de Puerto Valle y E4-MI. Imagen obtenida en 1999.

3.1.4 Estación 9 (E9)

La estación E9 se ubicó en la margen izquierda, correspondiendo a la zona de transición del embalse, sobre el antiguo canal principal del Río Paraná, a la altura de la localidad de Ombú Chico, provincia de Corrientes (Fig. 10), distante unos 20 km aguas abajo de la ciudad de Posadas. La vegetación costera pertenece, desde el punto de vista fitogeográfico, al distrito de los Campos correntino-misionero, subdistrito de las sabanas secas, con Ultisoles y Alfisoles como suelos más característicos, fuertemente meteorizados y de color rojo. Se distingue por su vegetación de pajonales y pirizales, además de malezales, selva marginal y bosques de inundación (Carnevali, 1994).

Este sitio fue muestreado durante dos ciclos anuales correspondiendo a 1996 y 1997.

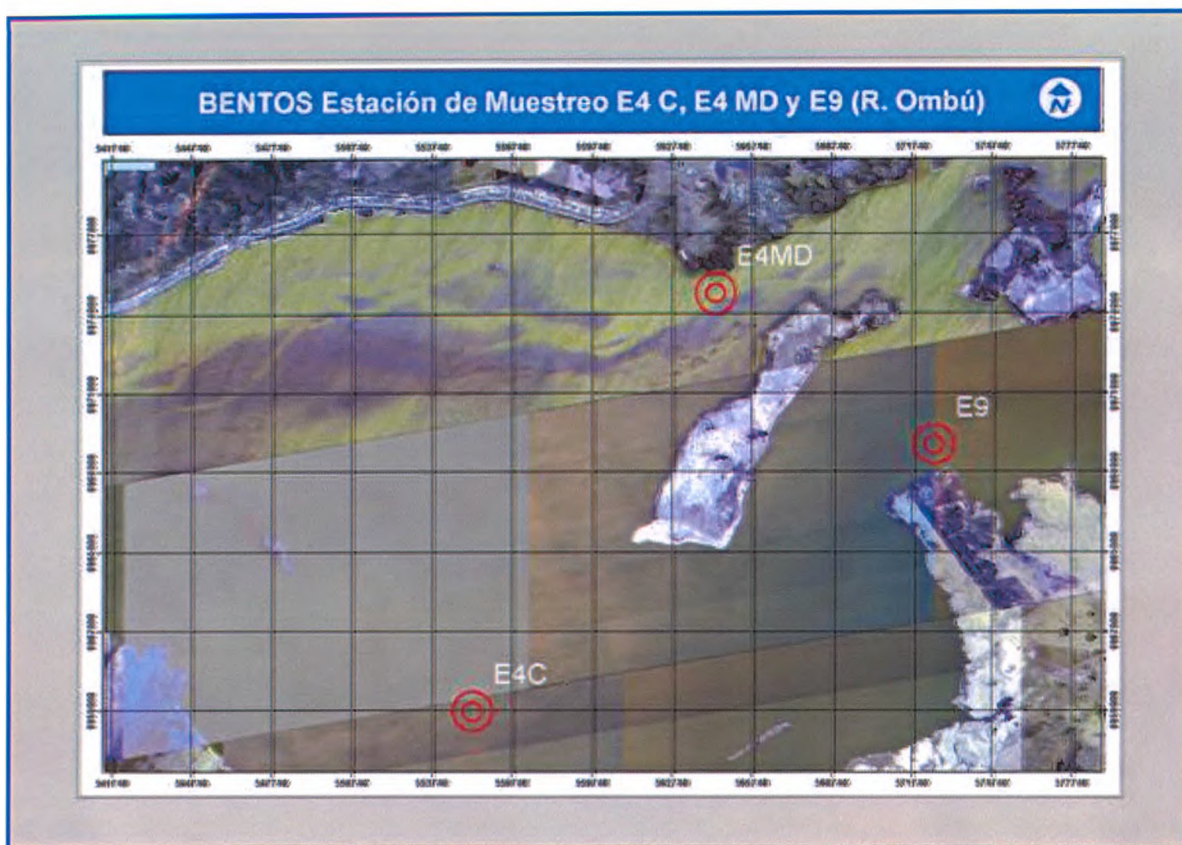


Figura 10. Imagen IKONOS, señalando las estaciones de muestreo de E9; E4-C y E4-MD. Imagen obtenida en 1999.

3.1.5 Estación 4 (E4-MI, E4-C, E4-MD)

La estación de muestreo E4 se ubicó en el embalse, sobre una sección transversal entre San Cosme (Paraguay) y Puerto Valle (Argentina). Comprendió tres puntos de muestreo: E4-MI sobre el ex-brazo principal del río; E4-C sobre el antiguo brazo del Canal de los Jesuitas y E4-MD sobre el antiguo brazo Añá Cuá, aguas abajo de la localidad de San Cosme, en Paraguay (Figs. 9 y 10). La profundidad media en esta transecta es de 10 m. La distancia que separa E4-MI de E4-C es de 9280 m aproximadamente y entre E4-C y E4-MD es de 18500 m aproximadamente. La velocidad de la corriente fue directamente afectada por el represamiento, con valores que oscilaron entre 0,002 y 0,01 m s⁻¹.

De esta transecta del río se cuenta con muestras a partir del año 1994 hasta 1997.

3.1.6. Estación 10 (E10).

Está ubicada aguas arriba del cierre del brazo Aña Cuá, a la altura de “Monte Santo Tomás”. Se encuentra a 73000 m aguas abajo de la estación E2, ubicada frente a la ciudad de Posadas (Fig 11).

La velocidad de la corriente osciló entre 0,15 y 0,60 m s⁻¹. La profundidad media fue de 9,40 m aproximadamente en los dos años de muestreos.

Este sitio fue muestreado durante dos ciclos anuales correspondiente a 1996 y 1997.

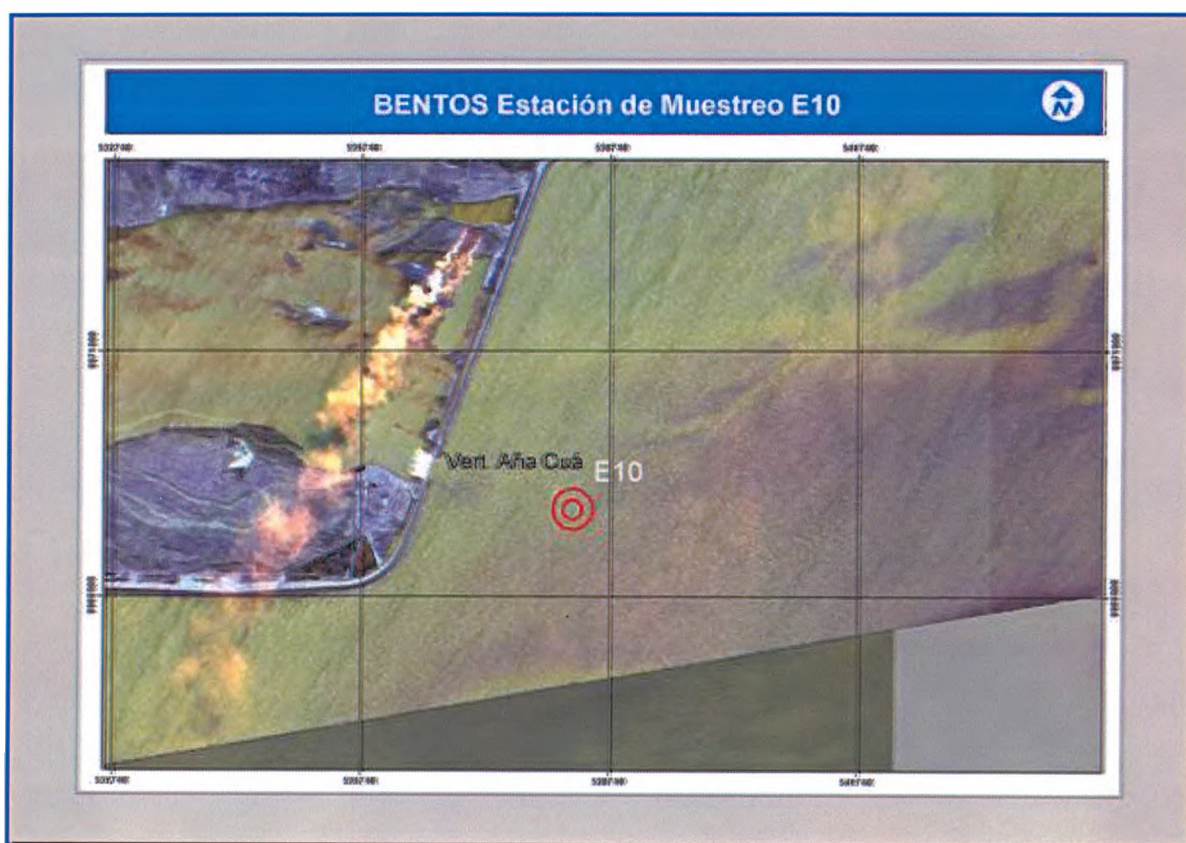


Figura 11. Imagen IKONOS, señalando la estación de muestreo E10. Imagen obtenida en 1999.

3.1.7 Estación Arroyo Yacarey

El subembalse rural formado por el valle de inundación del arroyo Yacarey en margen izquierda, se encuentra aproximadamente a unos 24 km aguas abajo del arroyo Itaembé, límite entre las provincias de Corrientes y Misiones y aguas arriba del área denominada Rincón Ombú (Fig. 12). Tiene un largo de cauce, de aproximadamente 12 km, desembocando en el embalse, en forma irregular con un ancho variable de 500 a 1200 metros.

El arroyo se encuentra emplazado en el distrito de los Campos correntino-misioneros, Subdistrito de las sabanas secas de las planicies sub-estructurales de Noreste. En la zona de las nacientes se halla la zona Tacruzal, donde predominan los hormigueros de forma cónica, propios de bañados. En la zona de la desembocadura, crece un monte bajo transitable, bosques ribereños y de inundación (Carnevali, 1994).

Desde el punto de vista de los suelos, se encuentra emplazado en una zona donde predominan los molisoles desde la desembocadura hacia la zona media y los alfisoles en las nacientes. Los molisoles constituyen suelos negros o pardos que se han desarrollado partir de sedimentos minerales. Su color se debe a la incorporación de materia orgánica, observable en la parte superficial, que presentan poco o ningún peligro de erosión, pero son limitados en su capacidad de producción de pasturas, forestaciones o conservación de la fauna silvestre. Son suelos de terrenos bajos y pedregosos sujetos a inundaciones regulares y en otras son suelos más ricos utilizables para cultivos, campos naturales o de pastoreo, forestaciones y conservación de la fauna silvestre. Los Alfisoles, presentan un horizonte sub- superficial de enriquecimiento secundario de arcillas, desarrollado en condiciones de acidez o alcalinidad sódica y asociado con un horizonte superficial claro, generalmente pobre en materia orgánica o de poco espesor (Geográfica, 1998).

Este sitio fue muestreado mensualmente durante 1996 y 1997.

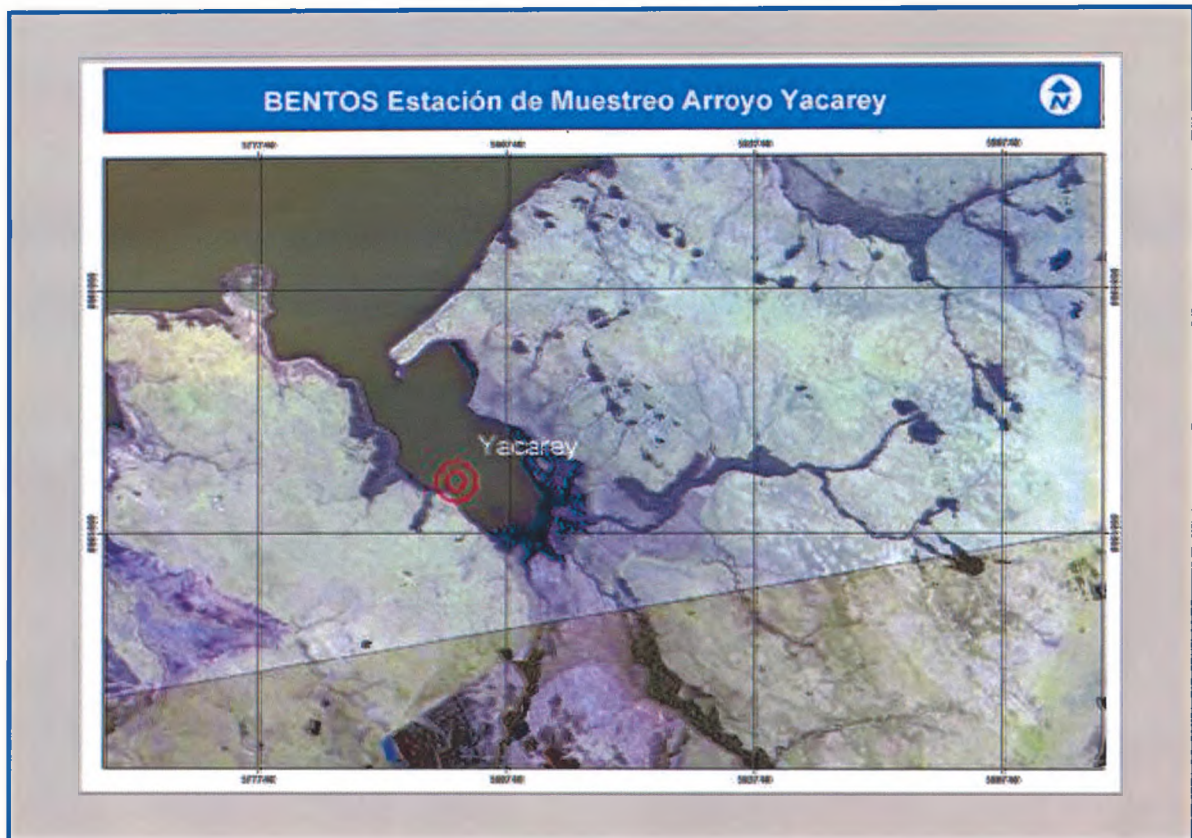


Figura 12. Imagen IKONOS, señalando la estación de muestreo del arroyo Yacarey. Imagen obtenida en 1999.

3.1.8 Estación Arroyo Aguapey

El subembalse rural formado por el valle de inundación del arroyo Aguapey, se encuentra incluida en su mayor parte en el departamento de Itapúa, Paraguay (Fig. 13). Este arroyo es un afluente de la margen derecha del Brazo Añá-Cuá, brazo lateral derecho del río Paraná. Su desembocadura se sitúa a 3500 m aguas arriba del vertedero Añá-Cuá, con oscilaciones de caudal de 10 a 50 m³/s.

Corre por un valle abierto conformado por lomadas suavemente onduladas, constituidas por suelos de tipo arcilloso fino, siendo las partes más altas del terreno, que llegan en la margen derecha hasta la desembocadura en el río

Paraná. El valle y su planicie de drenaje constituyen las partes medias y bajas donde predominan los suelos del tipo franco fino.

Por afectación del embalse presenta diferentes tipos de hábitats como esteros, embalsados, pastizales en suelos saturados y reducidos bosques en suelos saturados. El embalse de Yacyretá proporciona nuevos hábitats propicios para el desarrollo de macrófitas en este subembalse, principalmente en áreas menos profundas.

Este sitio fue muestreado mensualmente durante 1996 y 1997.

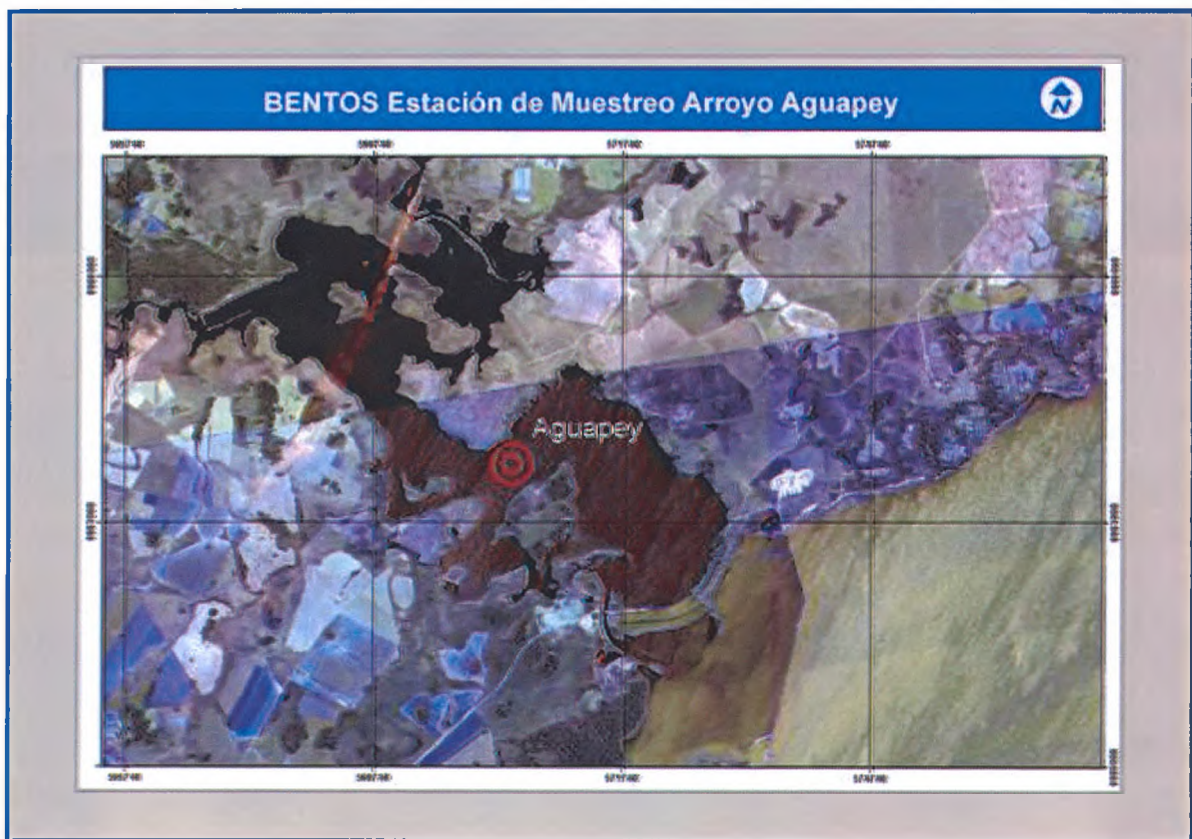


Figura 13. Imagen IKONOS, señalando la estación de muestreo del arroyo Aguapey. Imagen obtenida en 1999.

CAPITULO 4

DISTRIBUCIÓN ESPACIO TEMPORAL DEL ZOOBENTOS EN EL EMBALSE DE YACYRETÁ DURANTE LAS PRIMERAS ETAPAS DE LA COLONIZACIÓN

4. Distribución espacio temporal del zoobentos en el embalse de Yacyretá durante las primeras etapas de la colonización.

4.1 Abundancia y composición de los grandes grupos taxonómicos

El presente análisis tiene como objetivo describir el bentos de todos los sitios de muestreo a una amplia escala temporal (años) y taxonómica (Phyllum-Clase) con el fin de trazar un panorama general de los patrones de variación más sobresalientes en su composición y abundancia.

A tal fin, para cada sitio de muestreo se promediaron los valores de densidad total de todas las muestras mensuales de cada año y se sumaron las densidades correspondientes a los distintos taxa menores dentro de cada Phyllum o Clase.

Para los períodos de pre y post-recrecimiento, se cuenta con muestras de los sitios Nemesio Parma y Puerto Valle, donde se observó que las densidades totales de la comunidad bentónica no sufrieron cambios acentuados en los años previos a la elevación de la cota a 76 msnm (1993 y 1994) (Fig. 14). Solo se observaron modificaciones menores en la composición de los grupos taxonómicos principales. En los años posteriores al represamiento, los cambios de la composición y porcentajes de participación de los principales grupos de la biota bentónica fueron más importantes, reflejando una comunidad en etapa de colonización de nuevos hábitats. Se observó un aumento de la proporción de oligoquetos, que contribuyeron a un incremento marcado de la densidad total en 1997. En Nemesio Parma la respuesta a los cambios de post-represamiento ocurrió con un mayor retraso que en Puerto Valle, pues recién en 1996 y 1997 la abundancia disminuyó marcadamente con una preponderancia de oligoquetos. Asimismo, la importancia relativa de insectos, moluscos y otros grupos decreció en forma notoria en esos dos últimos años (Fig. 14).

Para los restantes sitios de muestreo se cuenta con datos en etapas posteriores al llenado del embalse, los que se emplean para interpretar los patrones espaciales de variación y la evolución temporal en la totalidad del represamiento. Las mayores abundancias promedio anuales se registraron en las estaciones ubicadas en la zona lacustre (E4-C, E4-MI) y en las estaciones de la zona fluvial (E2, NP). No obstante estas densidades tendieron a disminuir con el paso del tiempo (Fig. 14). En efecto, las medias anuales de los dos primeros años (1994-1995), fueron más elevadas que en los dos años siguientes en aproximadamente un 30-50%.

En la estación de muestreo ubicada en la zona de transición (E9), y en los subembalses rurales (Aguapey, Yacarey) la densidad fue baja, alcanzando valores promedio de hasta 600 ind.m⁻², a excepción del arroyo Aguapey en el año 1997, que tuvo densidades más elevadas.

En las estaciones del embalse E4-MD y Puerto Valle (PV), las densidades medias anuales fluctuaron con valores cercanos a 1.000 ind.m⁻², registrándose una disminución en el año 1996 y un aumento al año siguiente (Fig. 14).

En la estación del embalse E10, se registraron las mínimas densidades medias anuales del presente estudio, siendo el año 1997 comparativamente superior al año anterior.

La comunidad bentónica estuvo representada principalmente por tres grandes grupos taxonómicos: oligoquetos, moluscos e insectos. En las estaciones de las zonas lólicas y de transición (E2, E9, NP) y en la margen izquierda del embalse (E4-MI) se observó dominancia de oligoquetos, seguidos en menor proporción por insectos. En estos mismos sitios se registraron disminuciones de las densidades totales con el tiempo, lo cual se debió principalmente a una reducción de la densidad de los oligoquetos (Fig. 14).

En los subembalses rurales los insectos adquirieron mayor porcentaje de participación, siendo dominantes en el arroyo Yacarey. En cambio, en el arroyo

Aguapey la composición faunística fue diferente en los dos años analizados, con preponderancia de insectos y oligoquetos, siendo dominante este último grupo en 1997.

Los moluscos se registraron en mayor proporción en todas las estaciones ubicadas en la zona lacustre (E4, PV, E10). En la estación del E4-C, fueron dominantes en los tres primeros años y en E4-MD se observaron en altos porcentajes en todo el período de estudios, con valores de densidad comparables a los obtenidos para los oligoquetos en los mismos años. En PV y en E10, los moluscos fueron hallados con frecuencia en porcentajes semejantes a los otros grupos mayoritarios.

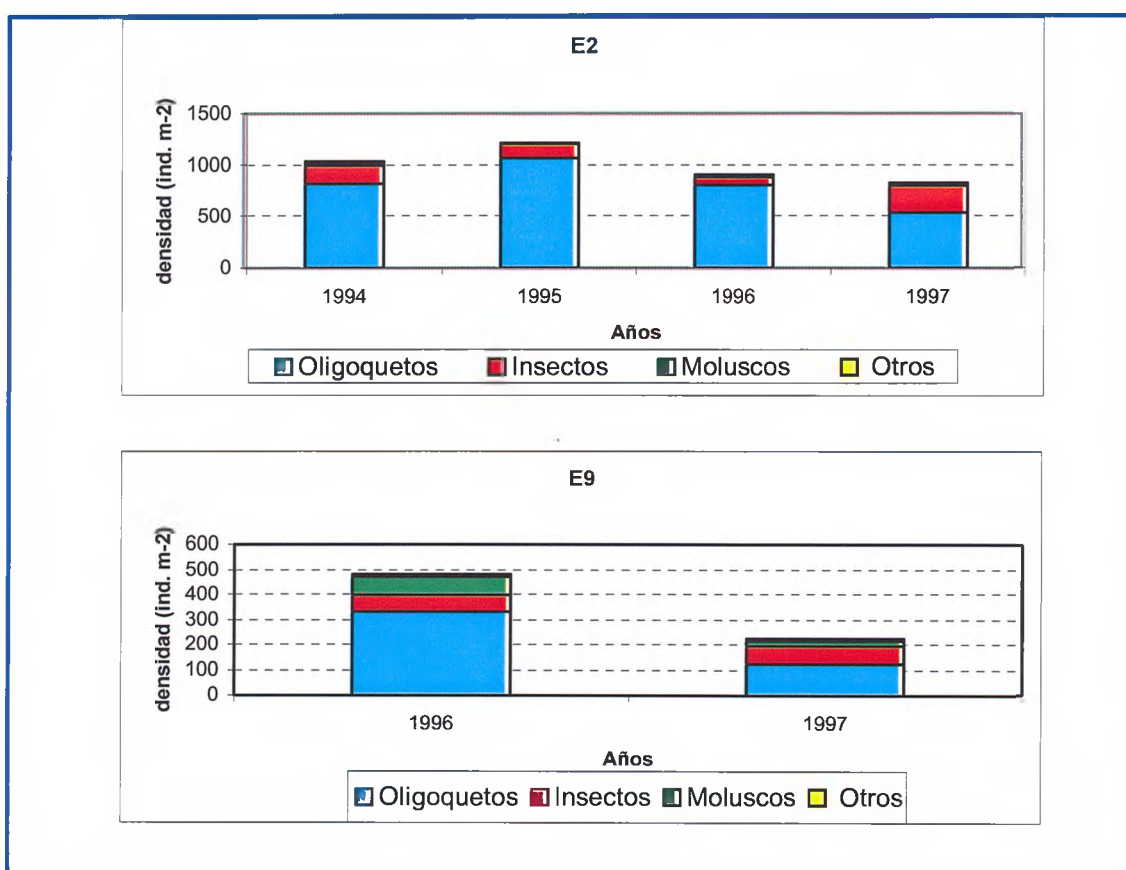


Figura 14. Abundancia y composición de los grandes grupos taxonómicos en los distintos sitios de muestreos.

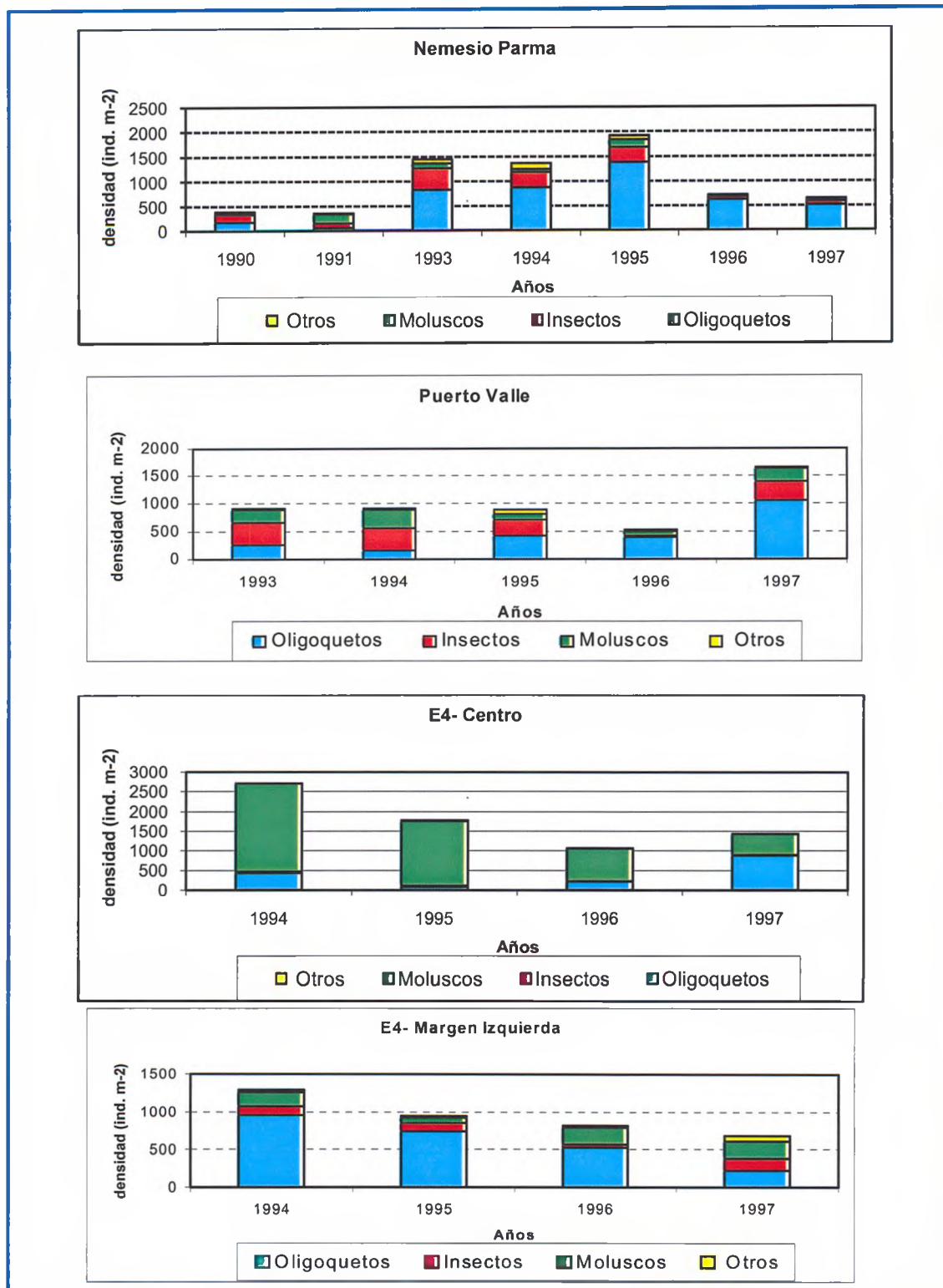


Figura 14. Continuación.

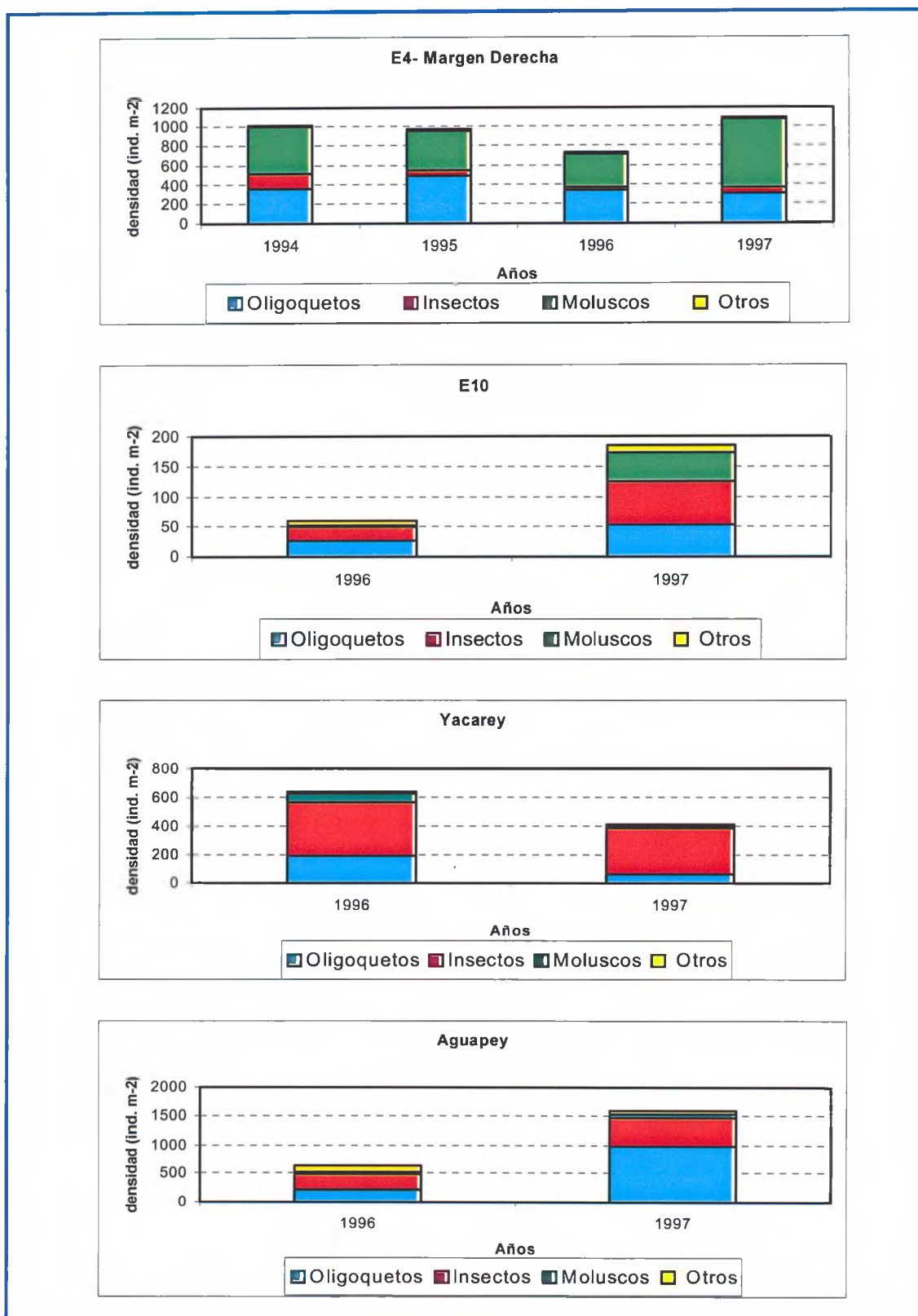


Figura 14. Continuación.

4.2 Variaciones mensuales de la abundancia total

El presente análisis tiene como objetivo principal describir el bentos de todas las estaciones de muestreo a una escala mensual, con el fin de determinar sus patrones de variación.

En NP, las densidades mensuales registradas desde el año 1990 presentaron un comportamiento que se podría dividir en tres etapas, dos de ellas con densidades bajas, interrumpidas por un período con densidades altas comprendido desde julio de 1993 a julio de 1995 (Fig. 15). Los períodos que presentaron densidades menores correspondieron a las etapas iniciales de estudio durante el pre-recrecimiento y a las finales durante el post-recrecimiento, siendo las densidades medias mensuales levemente superiores en este último. El período de densidades altas comprendió los meses inmediatos anteriores y posteriores a la elevación de cota del embalse a 76 msnm. Las variaciones de las densidades mensuales fueron menos conspicuas en la estación de PV, donde los registros más altos se observaron durante los meses en que se producía el proceso de llenado del embalse, con un descenso de las densidades mensuales en la etapa de post-recrecimiento y una recuperación a partir del año 1997. En ambos sitios se registraron dos picos importantes de densidad, el primero, coincidente en ambas estaciones, ocurrió en septiembre de 1993 y el segundo en mayo de 1995 en NP y en julio de 1997 en PV. Si se comparan ambas estaciones de muestreo, las abundancias totales y sus patrones de variación temporal fueron muy similares en la etapa de pre-recrecimiento, manteniéndose similares únicamente los patrones de variación temporal en la etapa de post-recrecimiento, a excepción del último año, donde sólo se registró un incremento en Puerto Valle. No se observó una estacionalidad marcada en ninguno de estos sitios. En las estaciones ubicadas a mayor distancia de la presa de cierre del brazo principal, E2 y E9, si bien se observó una tendencia levemente decreciente en las densidades mensuales, principalmente en el último año, los patrones de variación temporal no guardaron semejanzas (Fig. 15). La estación E2 presentó en general mayores densidades, encontrándose la mayoría de los registros entre 500 y 1.500 ind.m⁻². Las densidades más altas tuvieron

lugar generalmente en los meses de invierno y verano. En E9, las densidades variaron generalmente entre 100 y 400 ind.m⁻² con picos de abundancia aislados en verano, invierno y primavera de 1996, y primavera de 1997.

Los sitios de muestreo E4-C y E4-MI, ubicados en la zona lacustre, mantuvieron patrones de variación temporal similares, sobre todo en la primera etapa de post-recrecimiento, con picos máximos en los veranos de 1995 y 1996. En el siguiente año, las oscilaciones de las densidades no fueron muy diferentes, manteniéndose en valores cercanos a 1.000 ind.m⁻², con picos máximos en diferentes meses. E10, con las más bajas densidades, presentó mínimas variaciones mensuales, con un aumento marcado entre agosto y noviembre de 1997 (Fig. 15).

Con respecto a los subembalses fluviales, el arroyo Yacarey presentó densidades más bajas, con marcadas oscilaciones durante 1996. En el arroyo Aguapey, en cambio, las variaciones fueron más graduales durante el primer año. En el segundo año, se observó en el arroyo Yacarey una tendencia moderada al aumento de las densidades mensuales en la primera mitad del año 1997, decreciendo posteriormente. En el arroyo Aguapey las densidades fueron comparativamente más elevadas entre enero y mayo del mismo año, volviendo a registrar valores semejantes al primer año a partir de junio.

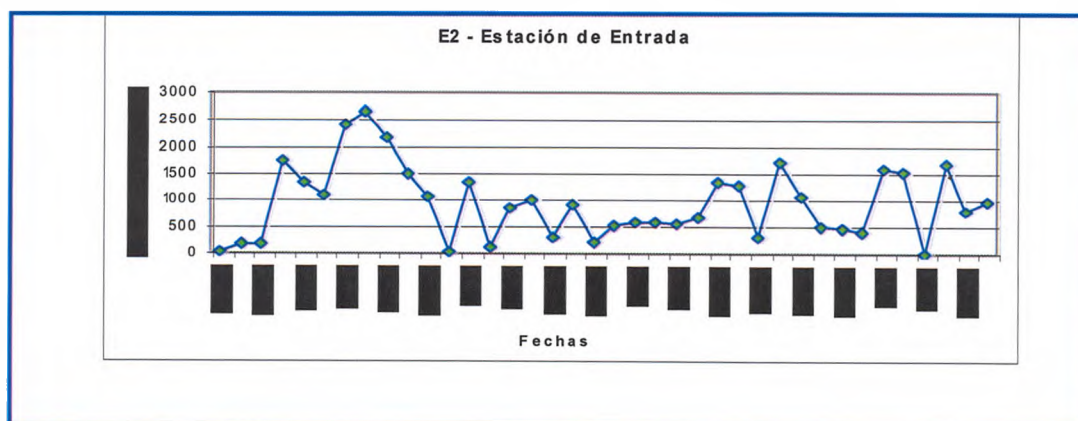


Figura 15: Variaciones medias mensuales de la densidad en los distintos sitios de muestreos.

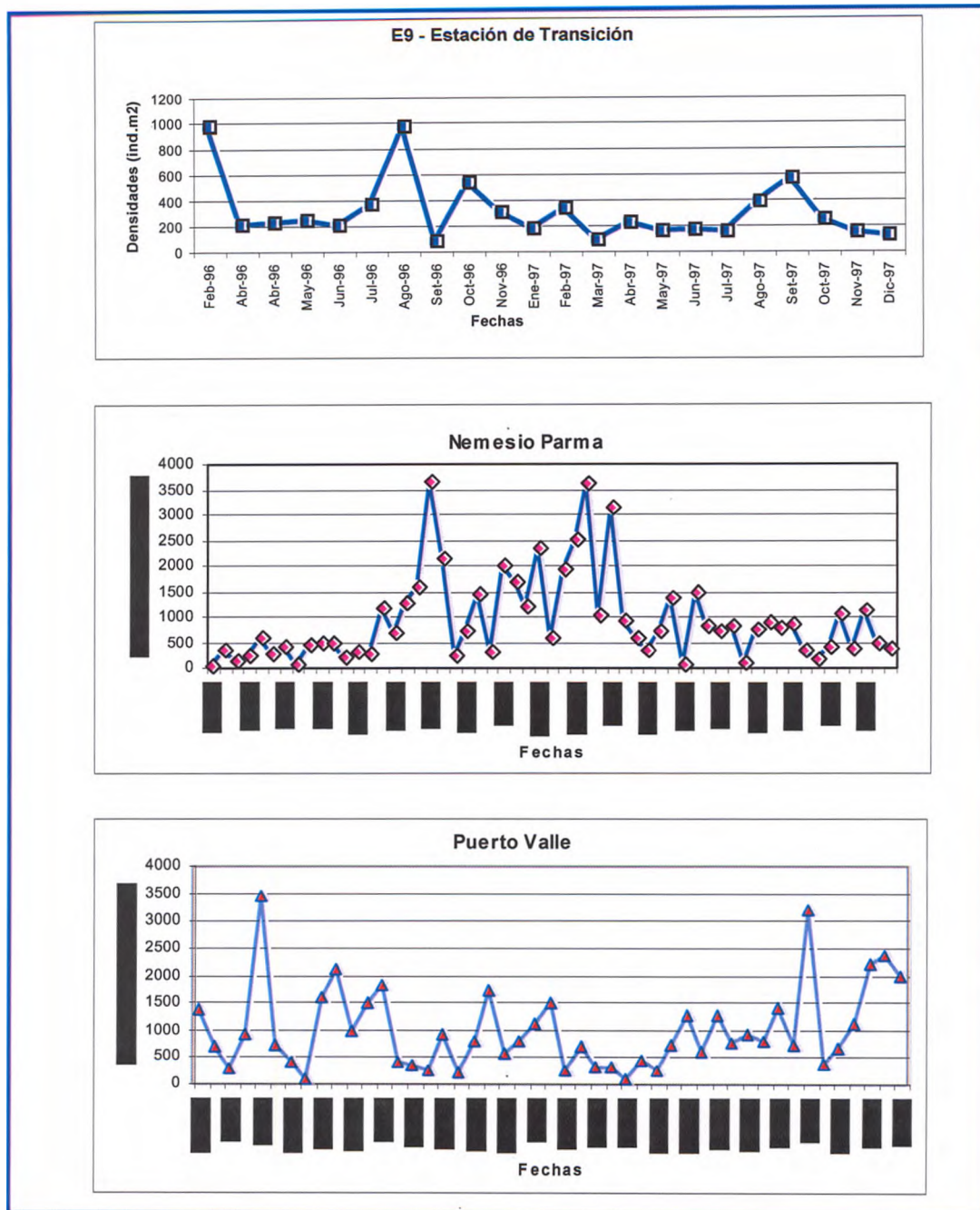


Figura 15. Continuación.

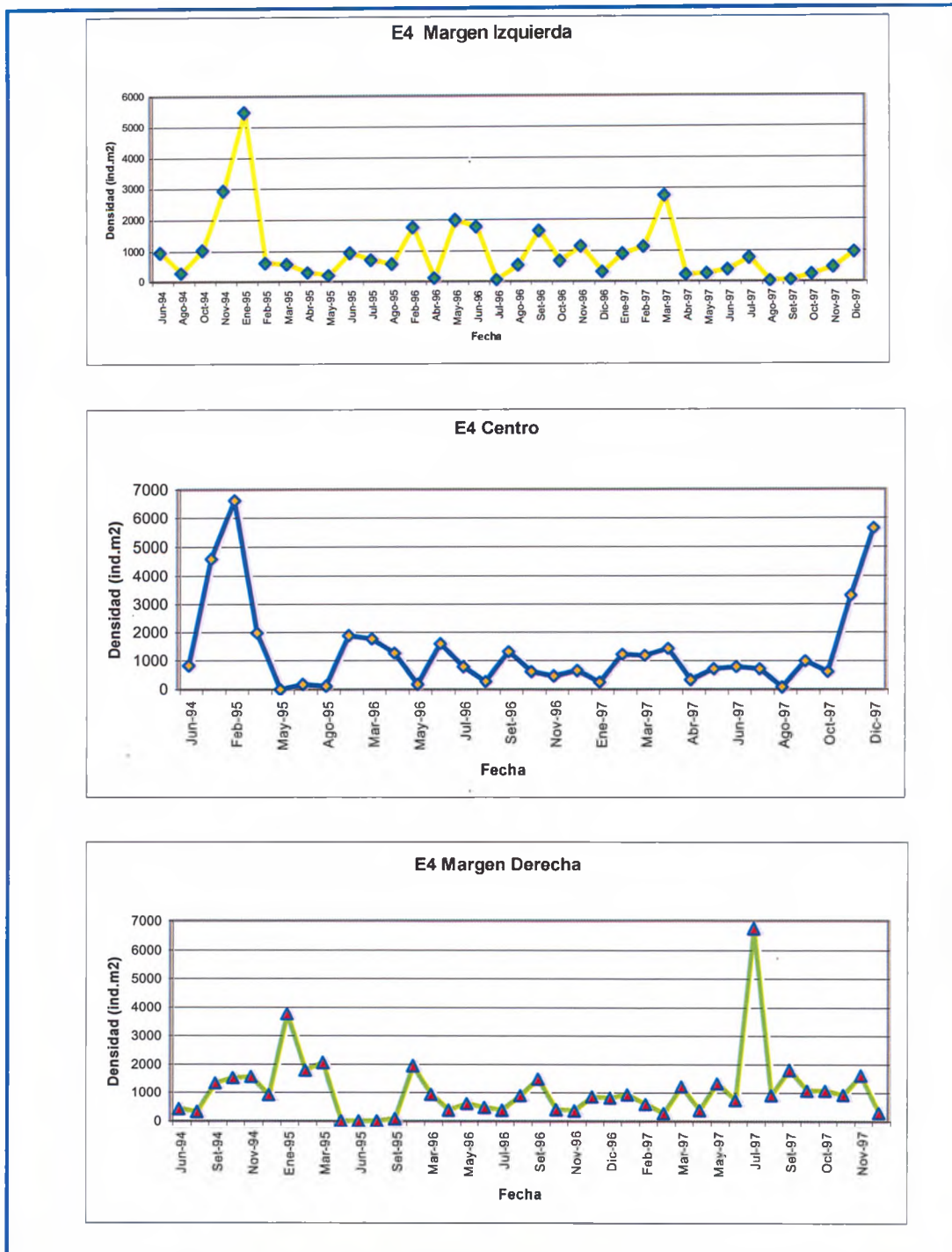


Figura 15: Continuación.

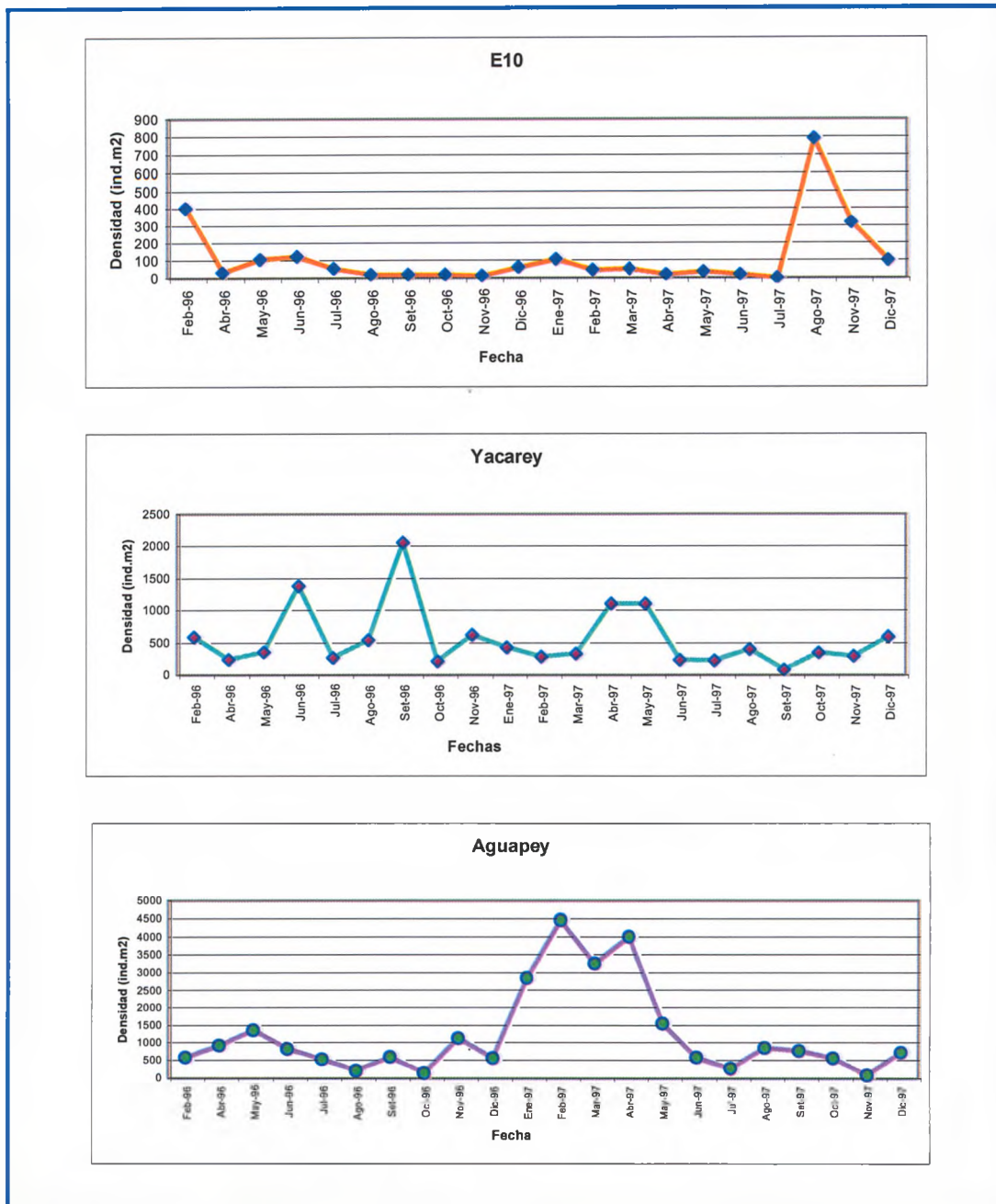


Figura 15. Continuación.

4.3 Diversidad taxonómica

Se identificaron, a lo largo de todo el período de estudios, un total de 100 taxa (Tabla 2). La mayor riqueza taxonómica correspondió a la estación de muestreo Nemesio Parma, en tanto que en las estaciones E4-C y E10 se obtuvieron los menores registros. El grupo con mayor número de taxa fue el de los insectos, con 49 especies, entre las cuales la familia Chironomidae representó el 68%. En segundo lugar se ubicaron los oligoquetos, con 23 especies. Los moluscos estuvieron representados por 8 especies.

Tabla 2. Lista de los taxa hallados en las diferentes estaciones de muestreo a lo largo de todo el período de estudios. Ag.: Aguapey; Ya.: Yacarey; N.P.: Nemesio Parma; P.V.: Puerto Valle. (+=presencia; -=ausencia)

Taxa	Abrev	E2	E9	E4-MD	E4-C	E4-MI	E10	Ag.	Ya.	N. P.	P.V.
Platelmintes											
<i>Myoretronectes paranensis</i>	Myopar	-	-	-	+	-	+	-	-	+	+
<i>Planaria</i>	Pia	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Nematothes											
<i>Dorylaimus</i>	Dor	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
Mermithidae	Mer	+	+	+		+	+	+	+	+	+
<i>Tobrilus</i>	Tob	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Oligochaeta											
Amphichaeta?	Amp										+
<i>Aulodrilus pigueti</i> Kowalewski, 1914	Aulpig	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Bothrioneurum americanum</i> Beddard, 1894	Botame	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Brinkhurstia americana</i> Brinkhurst, 1964	Briame	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+
<i>Dero (A) borelli</i> Michaelsen, 1900	Derbor	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Dero (A) lodeni</i> Brinkhurst, 1986	Derlod	+	+	+	-	+	-	+	-	+	-
<i>Dero (D) digitata</i> Müller, 1773	Derdig	+	-	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Dero (D) evelinae</i> Marcus, 1943	Dereve	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Dero (D) nivea</i> Aiyer, 1929	Derniv	+	+	+	-	+	-	+	-	+	+
<i>Dero (D) palmata</i> Aider, 1929	Derpal	-	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Dero (D) righii</i> Varela, 1990	Derrig	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Dero (D) sawyai</i> Marcus, 1943	Dersaw	-	-	-	-	+	-	+	-	-	-
<i>Haplotaxis</i>	Hap	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Limnodrilus</i>	Lim	+	+	+	-	+	-	+	+	+	+
<i>Nais pardalis</i> Pigué, 1906	Naipar	+	-	-	-	-	-	+	-	+	+
<i>Narapa bonettoi</i> Righi y Varela, 1983	Narbon	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+
<i>Opistocysta serrata</i> Harman, 1969	Opiser	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pristina americana</i> Cernovitov, 1937	Priame	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Pristina leidy</i> Smith, 1896	Prilei	-	-	+	+	+	-	-	-	+	-
<i>Pristina proboscidea</i> Beddard, 1896	Pripro	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Pristinella menoni</i> Aiyer, 1929	Primen	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Pristinella osborni</i> Walton, 1906	Priosb	+	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Stephensoniana trivandana</i> Aiyer, 1926	Stetri	+	+	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Tubifex tubifex</i> Müller, 1774	Tubtub	+	+	-	-	+	-	+	-	+	+
Hirudinea											
<i>Helobdella adiaetola</i> Ringuelet, 1972	Heladi	+	+	-	+	+	+	+	+	+	+
<i>Helobdella</i>	Helob	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+

Taxa	Abrev	E2	E9	E4-MD	E4-C	E4-MI	E10	Ag.	Ya.	N. P.	P.V.
Mollusca											
Ampullariidae sp.1	Amp	-	-	-	+	+	-	+	-	+	+
<i>Aylacostoma chloroticum</i> Hylton-Scot, 1953	Aylchl	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Biomphalaria</i>	Bio	-	-	-	-	+	-	-	-	-	-
<i>Castalia ambigua</i> Lamarck, 1819	Casamb	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
<i>Corbicula fluminea</i> Muller, 1774	Corflu	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Heleobia</i>	Hele	-	+	-	+	+	-	-	+	-	+
<i>Pissidium</i>	Pls	+	+	+	+	+	-	-	-	+	+
<i>Potamolithus</i>	Pot	-	-	-	-	+	-	-	-	-	+
Hidrachnoidea	Hid	+		+		+			+	+	+
Copepoda											
Calanoidea	Cal	+	+	-	-	+	-	+	-	+	-
Cyclopoida	Cyc	-	-	+	+	+	-	+	-	-	-
Copepodito	Cop	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Diaptomus</i>	Dia	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Harpacticoida</i>	Har	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Macrocylops</i>	Mac	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Mesocyclops</i>	Mes	-	+	-	-	-	+	+	-	+	-
<i>Metacyclops</i>	Met	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Notodiaptomus</i>	Not	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Paracyclops</i>	Par	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Ostracoda	Ost	-	+	+	+	+	+	+	+	-	-
Insecta											
<i>Collembola</i>	Coll	-	-	+	+	+	+	+	+	-	-
<i>Campsurus</i>	Cam	+	-	+	-	-	+	+	+	-	+
<i>Leptohyphes</i>	Lep	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Oligoneuriidae	Oli	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+
<i>Traverella</i>	Tra	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Tricorythodes</i>	Tri	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Aphylla</i>	Aph	-	+	+	-	-	-	-	-	+	+
<i>Phyllocyca</i>	Phy	-	-	+	-	+	+	-	-	-	-
<i>Elmidae</i> sp.1	Elm	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
Hydroptilidae sp.1	Hyd	+	-	-	-	+	-	-	-	+	+
<i>Smicridea</i>	Smi	+	-	+	-	-	-	-	-	+	-
<i>Xiphocentron</i>	Xip	-	-	-	-	-	+	-	-	-	+
<i>Ablabesmya</i>	Abl	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Axarus</i>	Axa	-	-	-	+	-	-	-	-	-	-
<i>Chironomus</i>	Chi	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Cladotanytarsus</i>	Clad	-	-	-	-	-	-	+	-	-	+
<i>Clinotanytus</i>	Cli	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Coelotanytus</i>	Coe	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Corynoneura</i>	Cor	+	-	-	-	-	-	-	+	+	-
<i>Cricotopus</i>	Cri	-	-	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Cryptochironomus</i>	Cry	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Denopelopia</i>	Den	-	-	-	-	-	-	-	-	+	+
<i>Dicrotendipes</i>	Dic	-	+	+	+	-	-	+	+	+	+
<i>Djalmabatista</i>	Dja	+	+	+	-	+	+	+	-	-	+
Genero A	Gena	-	-	-	-	+	-	+	+	-	-
Genero B	Genb	-	+	-	-	+	-	+	+	-	-
<i>Goeldichironomus</i>	Goe	-	-	-	-	+	-	-	+	-	+
<i>Labrundinia</i>	Lab	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
<i>Macropelopia</i>	Mac	-	-	-	-	-	+	-	-	-	-
<i>Nanocladius</i>	Nan	+	-	+	+	+	+	+	-	+	+
<i>Nimbocera</i>	Nim	-	-	+	-	-	-	-	-	-	+
<i>Parachironomus</i>	Par	+	-	-	-	+	-	-	-	+	-
<i>Paratendipes</i>	Par	-	-	-	-	-	-	-	-	+	-
<i>Phaenopsectra</i>	Pha	-	+	-	-	-	-	-	-	-	+
<i>Poipyedilum</i>	Pol	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Procladius</i>	Pro	+	+	+	-	+	+	+	+	+	+
<i>Pseudochironomus</i>	Pse	+	+	-	-	+	-	-	-	+	+
<i>Rheotanytarsus</i>	Rhe	+	-	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Stenochironomus</i>	Ste	+	+	+	-	+	+	+	-	+	+
<i>Tanytus</i>	Tan	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+
Tanytarsini genero A	Tangea	-	-	-	-	-	-	+	-	-	-
Tanytarsini genero B	Tangeb	-	+	-	-	-	-	+	+	+	+
<i>Tanytarsus</i>	Tanyt	-	-	+	-	+	-	+	+	-	-
<i>Thinemanniella</i>	Thi	-	-	-	-	+	-	-	-	+	+
<i>Endotribelos</i>	End	-	+	-	-	+	-	+	+	+	+
<i>Zavreliella</i>	Zav	-	-	-	-	-	-	+	+	-	-

Taxa	Abrev	E2	E9	E4-MD	E4-C	E4-MI	E10	Ag.	Ya.	N. P.	P.V.
<i>Chaoborus</i>	Cha	+	+	-		+	-	+	+	-	+
<i>Culicoides</i>	Cul	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
<i>Empididae</i> sp.1	Emp	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-

En los sitios ubicados a mayor distancia de la presa (E2, E9, NP, Yacarey, Aguapey, PV), el índice de diversidad (H) varió generalmente entre 1,0 y 2,0. Por el contrario, en los sitios más próximos a la presa (E4-MD, E4-C, E4-MI, E10) lo hizo principalmente entre 0,0 y 2,0. Asimismo, en Aguapey y PV hubo una alta frecuencia de valores por encima de 2,0 (Fig. 16).

La diversidad no mostró tendencias al aumento o a la disminución con el tiempo en la cola del embalse (E2, E9) y Aguapey, en tanto que tendió a disminuir en E4-MI, E4-MD y NP. Se observaron leves tendencias al aumento en E4-C, Puerto Valle, Yacarey y en E10.

En ningún sitio de muestreo se apreció una estacionalidad marcada en los patrones temporales de los índices de diversidad. Solo en algunos casos pudieron observarse tenues ciclos estacionales, como por ejemplo en Yacarey y E4-MI, donde los máximos ocurrieron generalmente en invierno. En otros casos como en E2 y en E4-C, los máximos valores se observaron en verano y otoño, en tanto que en PV, tuvieron lugar en primavera y otoño.

Los distintos valores del índice de diversidad (H) reflejaron en mayor medida las variaciones en el número de especies. En contraste, la uniformidad se presentó en general más estable en todos los ambientes, con escasas excepciones. La uniformidad presentó menos fluctuaciones temporales en las zonas fluvial y de transición (E9, E2, NP) y en los tributarios (Yacarey, Aguapey), en tanto que las estaciones del embalse (E4-C, E4-MD, E4-MI, y E10) fueron algo más fluctuantes con respecto a esta variable (Fig. 16).

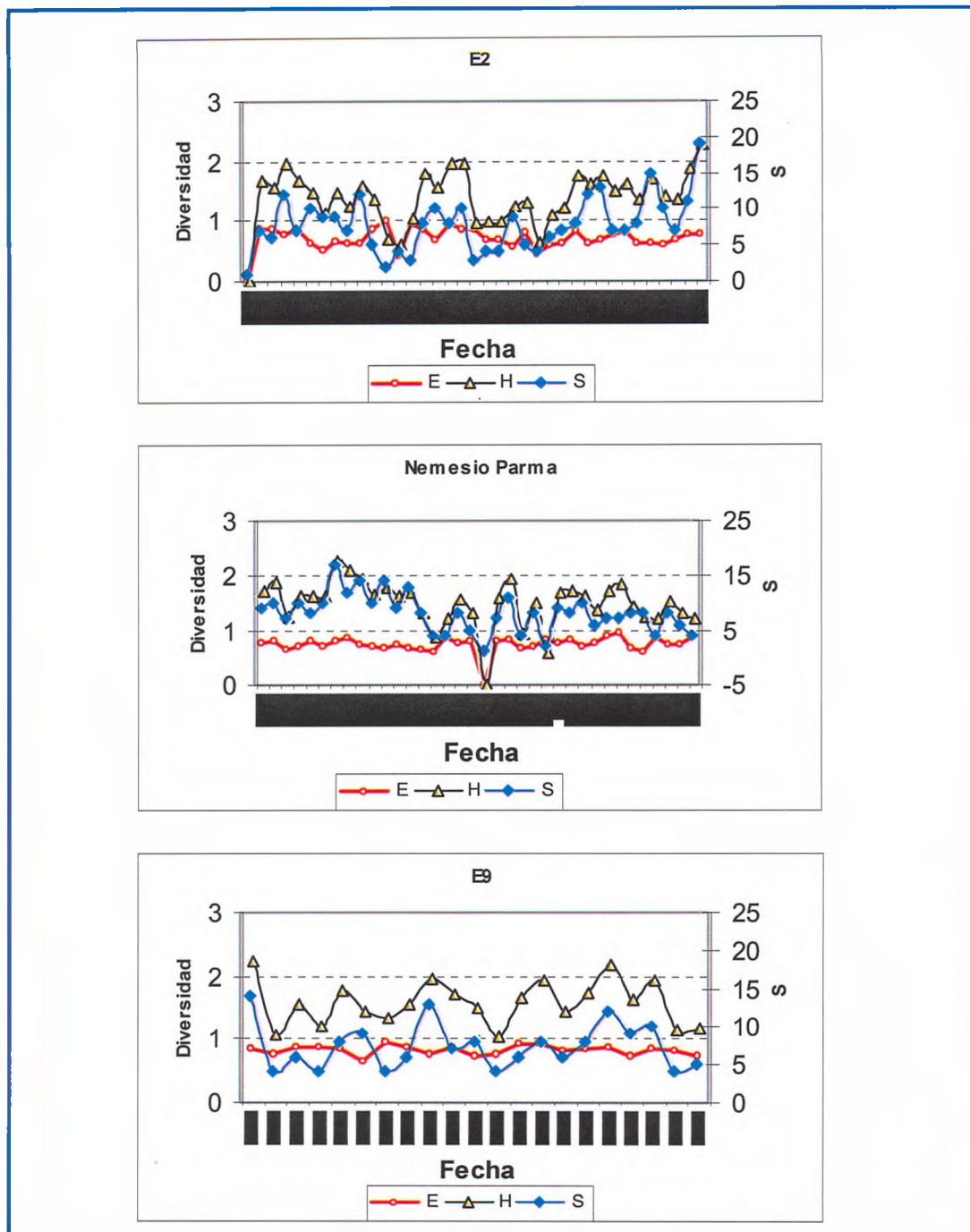


Figura 16. Diversidad taxonómica (H'), equitatividad (E) y número de especies (S).

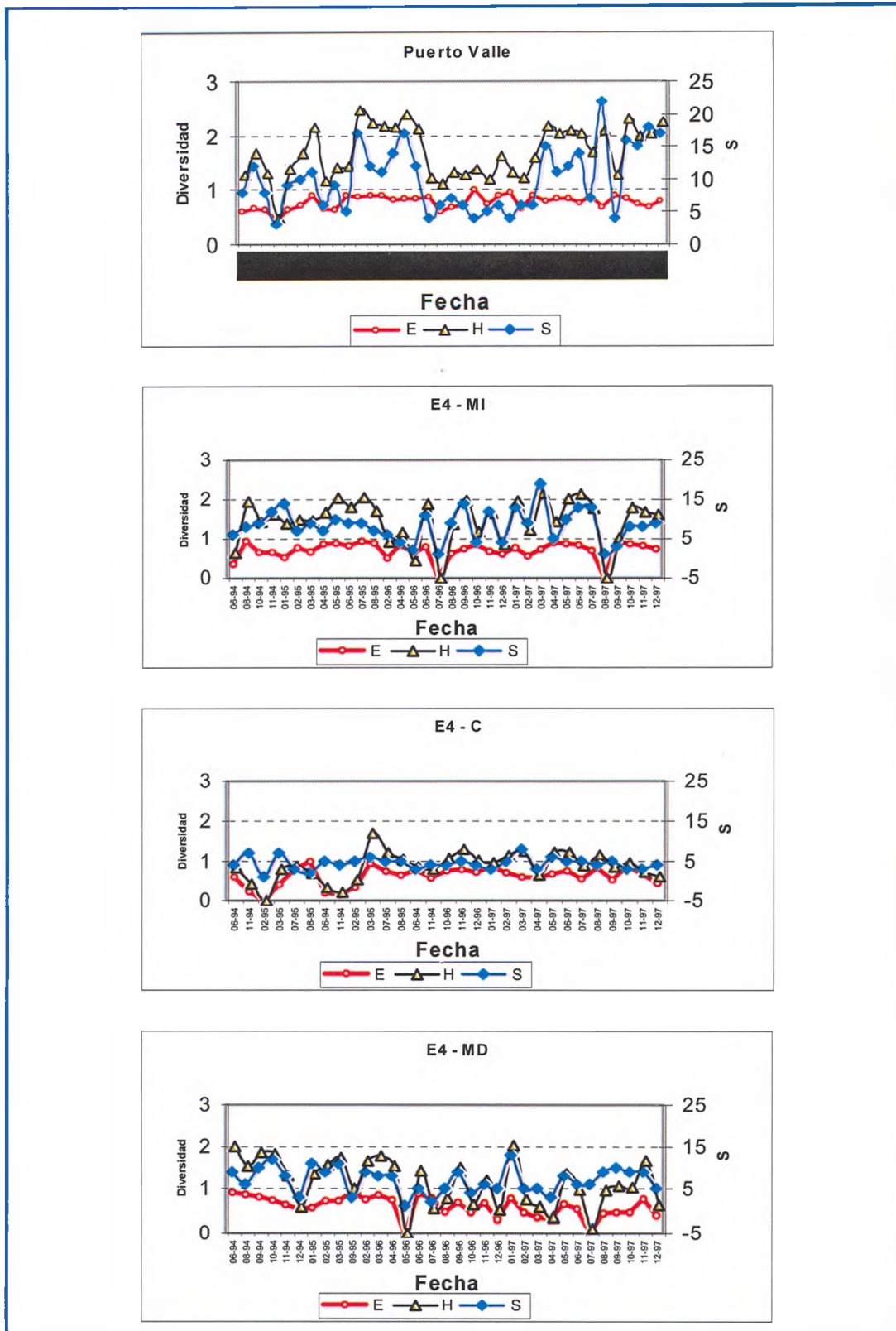


Figura 16: continuación.

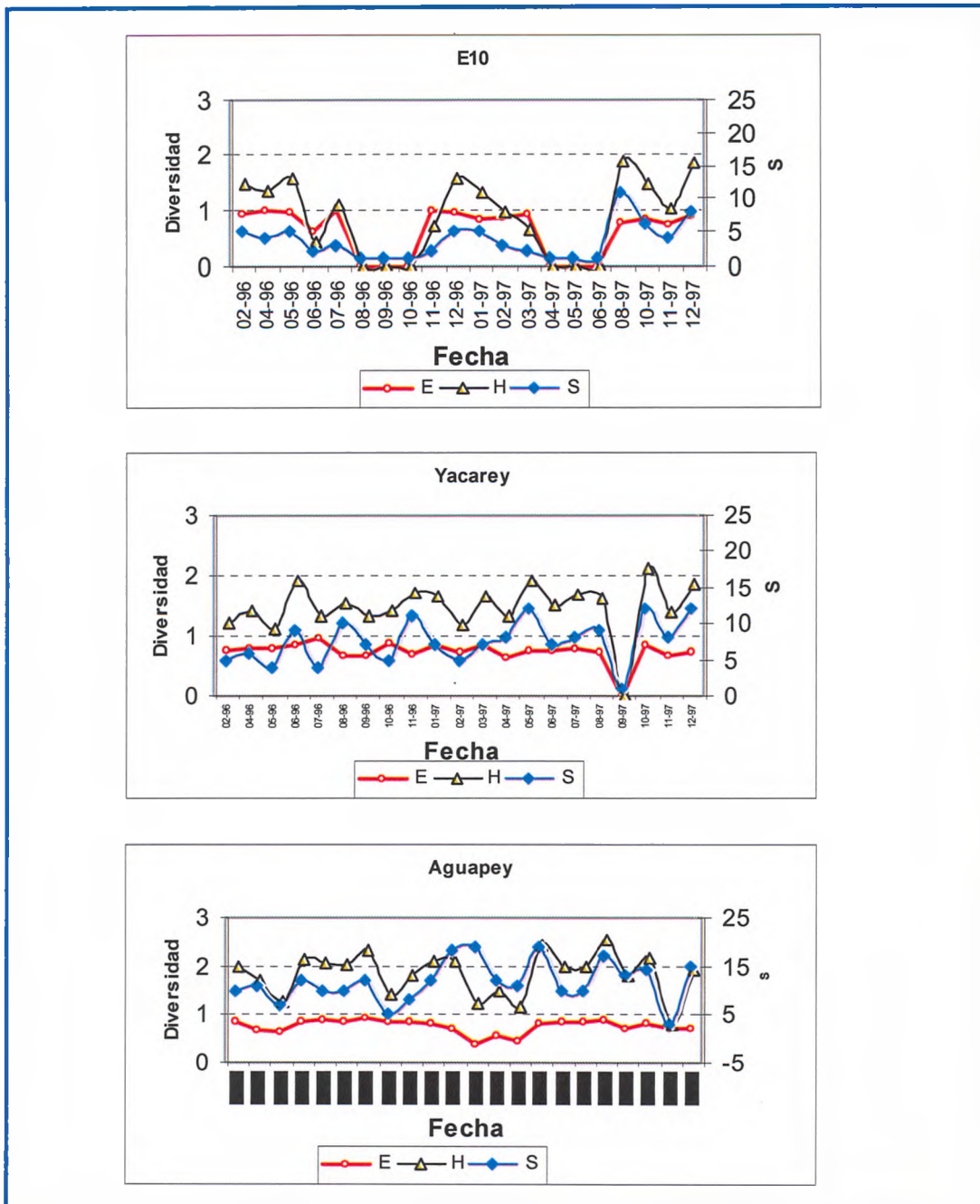


Figura 16. Continuación.

4.4 Análisis multivariado de la estructura de la comunidad bentónica del embalse.

El objetivo de este análisis fue interpretar los principales patrones de variación espacio- temporal de las muestras al nivel taxonómico más detallado posible, a lo largo de gradientes independientes (ejes ortogonales). Esta técnica tiene en cuenta la abundancia relativa de los taxa y permite asociar las especies o taxa con las muestras correspondientes a lo largo de tales gradientes.

El análisis de correspondencias libre de tendencias, DCA (*Detrended Correspondence Analysis*), se aplicó a la matriz de abundancias de los taxa capturados, eliminando aquellos con baja frecuencia de ocurrencia en las muestras (menos del 5% del total). Se efectuaron dos corridas con el programa PC-ORD Versión 4 (McCune & Mefford, 1999), la primera para analizar los cambios temporales pre y post represamiento, y la segunda para analizar los cambios espacio-temporales en etapas de post-represamiento.

En la primera corrida se incluyeron dos sitios de muestreo, Nemesio Parma (NP) y Puerto Valle (PV), con muestras de la etapa de pre y post-represamiento. El análisis se aplicó a una matriz elaborada a partir de los valores de densidad de 32 taxa y 102 muestras.

Los tres primeros ejes explicaron el 26,4% de la variabilidad total. El primer y segundo eje representaron el 12,1 y 8,3 %, respectivamente y son los que se emplearon en la interpretación de los resultados (Figs. 17 y 18).

En el diagrama de dispersión de las muestras en los ejes 1 y 2, se aprecia que el eje 1 representa el cambio gradual en el tiempo, de la etapa de pre-represamiento a la de post-represamiento. Las muestras de 1990 a 1994 se ubicaron preferentemente del centro a la derecha del diagrama. Por el contrario, de 1995 a 1997 las muestras tendieron a desplazarse hacia la izquierda. Las mismas tendencias tuvieron lugar para ambos sitios, con un efecto más rápido en PV y más gradual en NP (Fig. 19). Además, este eje se asocia en menor medida con una variación mensual de las muestras obtenidas durante el post-recrecimiento.

Por su parte, el eje 2 refleja las diferencias entre ambos sitios de muestreo y pone de manifiesto además, variaciones mensuales en las muestras durante el pre-recrecimiento. Las diferencias entre NP y PV son más acentuadas en la etapa pre-represamiento y a medida que transcurre el tiempo en el post-represamiento van acercándose en el espacio de los dos primeros ejes, lo cual revela una mayor similitud en la estructura de la comunidad bentónica entre los sitios. Se observa asimismo que la variabilidad anual en el eje 2 disminuye con el paso del tiempo, particularmente en NP.

Si se analizan los taxa por separado, puede apreciarse que en el cuadrante superior derecho, correspondiente preferentemente a muestras pertenecientes a PV en pre-represamiento, se situaron taxa típicos de ambientes lóticos erosivos con fondo de canto rodado y arena. Tal es el caso de los géneros *Potamolithus*, *Rheotanytarsus*, *Cricotopus* y *Corbicula fluminea*. En el cuadrante inferior derecho, con mayoría de muestras de NP en pre-represamiento, se aprecian taxones frecuentes en ambientes arenosos del Paraná, como *Narapa bonettoi*, *Pisidium* sp. y *Polypedilum* sp.

En los cuadrantes ubicados a la izquierda, correspondientes a la etapa de post-represamiento tanto para NP como PV, se aprecia un aumento marcado de los taxones de oligoquetos típicos de ambientes de sedimentación como *Dero borelli*, *Aulodrilus pigueti* y *Stephensoniana trivandrana*. En el cuadrante superior izquierdo, se observan también algunos quironómidos depredadores de oligoquetos, como *Ablabesmyia* y *Coelotanypus*, en tanto que en el inferior izquierdo aparecen hirudíneos (*Helobdella* spp.) que posiblemente depreden sobre oligoquetos.



Figura 17. Diagrama de ordenación DCA (ejes 1 y 2) de las muestras de Nemesio Parma y Puerto Valle en las etapas de Pre y Post-recrecimiento.

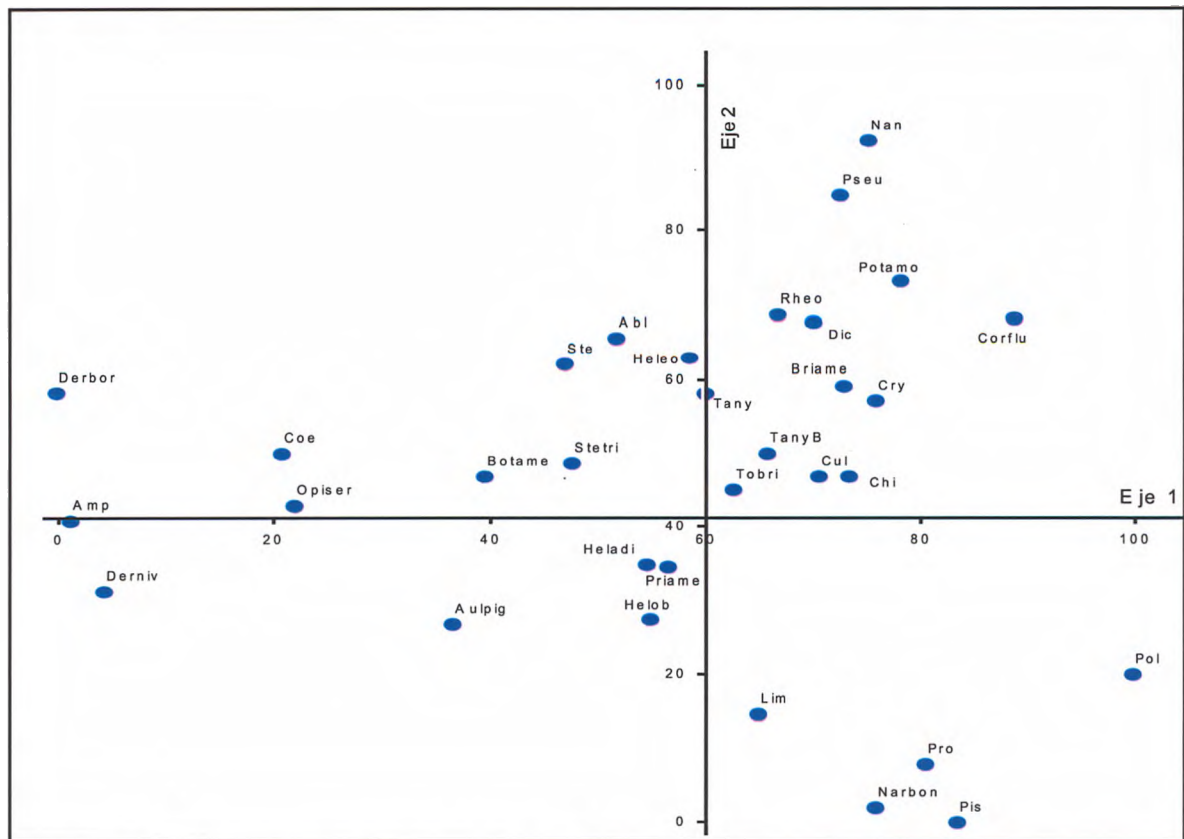


Figura 18. Diagrama de ordenación DCA (ejes 1 y 2) de las especies de Nemesio Parma y Puerto Valle en las etapas de Pre y Post-recrecimiento

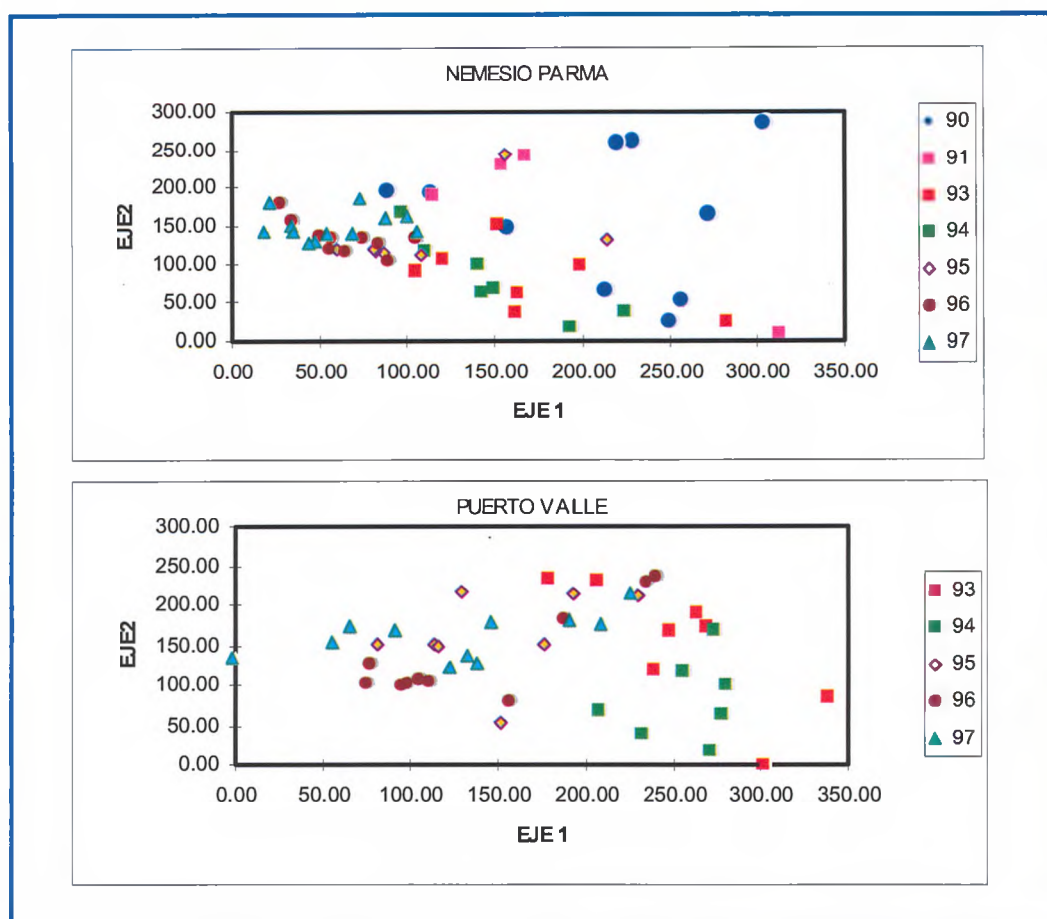


Figura 19. Diagrama de dispersión de las muestras del análisis de DCA para los dos primeros ejes de correspondencias, en los sitios de muestreos Nemesio Parma y Puerto Valle en las etapas de pre-represamiento (1990-1994) y post-represamiento (1995-1997).

4.5 Estructura espacio-temporal del zoobentos en la etapa de post-represamiento.

La segunda corrida del programa PC-ORD correspondió a muestras provenientes de todos los sitios de muestreo y se aplicó a una matriz elaborada a partir de los valores de abundancia de 36 taxones y 288 muestras. Los tres primeros ejes del DCA, explicaron el 25,4% de la variabilidad total. El primer y segundo eje representaron el 11,4 y 9,0 %, respectivamente y son los que se emplearon en la interpretación de los resultados.

Las muestras procedentes tanto de Nemesio Parma, ubicada en la zona lítica sobre la margen izquierda, así como las de Puerto Valle y E4-MI, ubicadas dentro del embalse, tendieron a agruparse en el centro del sistema de ejes. No obstante, se observó una sucesión común a los tres sitios, ya que las muestras más antiguas (1994) se ubicaron hacia la derecha de la dispersión, desplazándose gradualmente hacia la izquierda hasta llegar a 1997 (Fig. 20).

En E4-MD y E4-C se observó una agrupación de muestras en el cuadrante inferior derecho, pertenecientes en su mayoría al período 1995-1997. Existiría además una componente cíclica en la evolución de la comunidad, manifestada por el desplazamiento de las muestras de derecha a izquierda en 1994-1995 y en sentido contrario en los dos últimos años de muestreo (1996-1997).

El sitio E10 resultó ser muy diferente al resto, con una gran variabilidad temporal, ocupando principalmente los cuadrantes del lado izquierdo, con una segregación de las muestras de 1996, que se ubicaron en la porción superior, de las de 1997 que ocuparon principalmente la porción inferior del diagrama (Fig. 20).

En el arroyo Yacarey, se observó una posible sucesión, evidenciada por un desplazamiento de las muestras desde el centro del diagrama, hacia el cuadrante superior izquierdo de 1996 a 1997. Por su parte, en el arroyo Aguapey y en E9, la dispersión inter-anual fue leve, y tuvo lugar del cuadrante superior izquierdo al inferior izquierdo, siendo algo más acentuada en E9.

En cuanto a la dispersión de los taxa, el mayor número se ubicó en el cuadrante superior derecho, representados principalmente por larvas de insectos (Chironomidae) y en el cuadrante inferior derecho, caracterizado por oligoquetos y algunas pocas especies de quironómidos depredadores (Fig. 21).

Si se relaciona la dispersión de las especies con la de las muestras, en las correspondientes a la margen izquierda (E4-MI, PV, NP, E2), el gradual aumento de la similitud entre sitios con el transcurso del tiempo y su desplazamiento hacia la izquierda del diagrama, se asociaron con una contribución equilibrada de los

distintos taxa de oligoquetos, insectos y moluscos, y con un aumento gradual de la contribución relativa de este último grupo. Un hecho similar ya fue descrito anteriormente para el caso de NP y PV.

En E4-MD y E4-C, la dispersión temporal de las muestras desde los cuadrantes inferior derecho al inferior izquierdo (1994-1996), reveló un empobrecimiento de especies al cambiar las condiciones del embalse. Posteriormente, las muestras vuelven al cuadrante inferior derecho y superior derecho (1996-1997), representados principalmente por especies de oligoquetos de ambientes de sedimentación con fondos blandos y limosos, ricos en materia orgánica como *Aulodrilus pigueti*, *Bothrioneurum americanum*, *Limnodrilus* sp. y quironómidos como *Chironomus*, *Ablabesmyia* y Género B (Fig. 21).

En el arroyo Yacarey, la dispersión temporal desde la región central al cuadrante superior izquierdo puso de manifiesto la reducción de especies de oligoquetos y de moluscos y el aumento de insectos tales como *Cryptochironomus* sp. y *Djalmabatista* sp. En el arroyo Aguapey la dispersión temporal de muestras fue escasa, lo que sugiere básicamente una constancia en su composición de oligoquetos, insectos y moluscos. Este mismo comportamiento se observó E9 y en E10, si bien con un mayor grado de dispersión y variabilidad interanual.

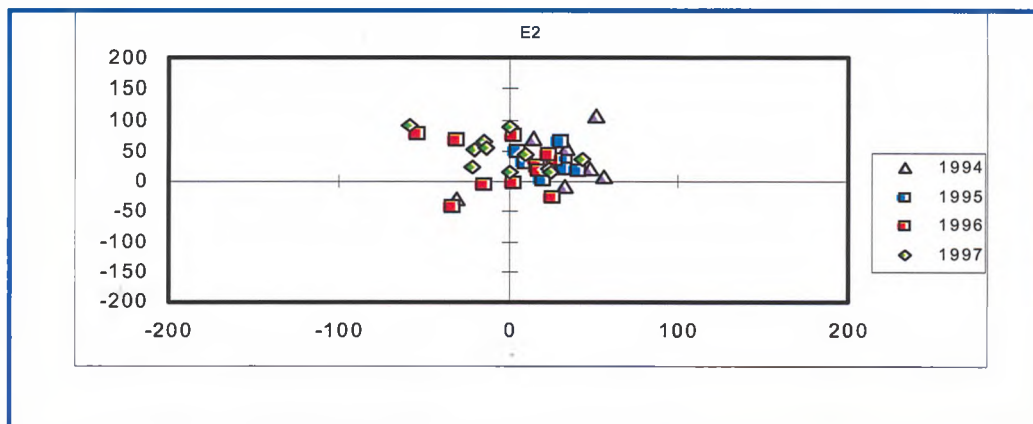


Figura 20. Diagrama de dispersión de las muestras en los distintos años de estudio de post-represamiento, en los diferentes sitios de muestreo.

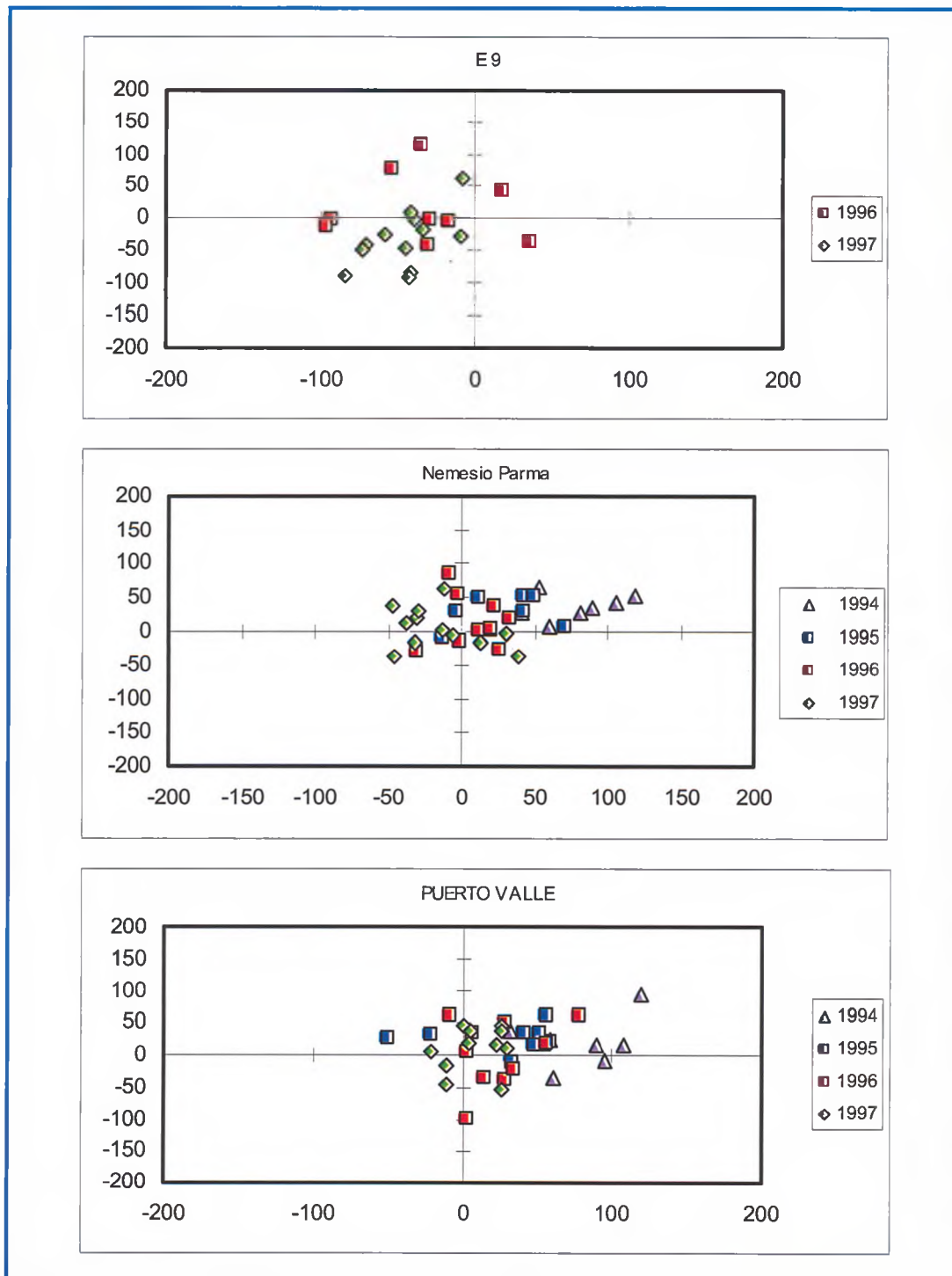


Figura 20. Continuación.

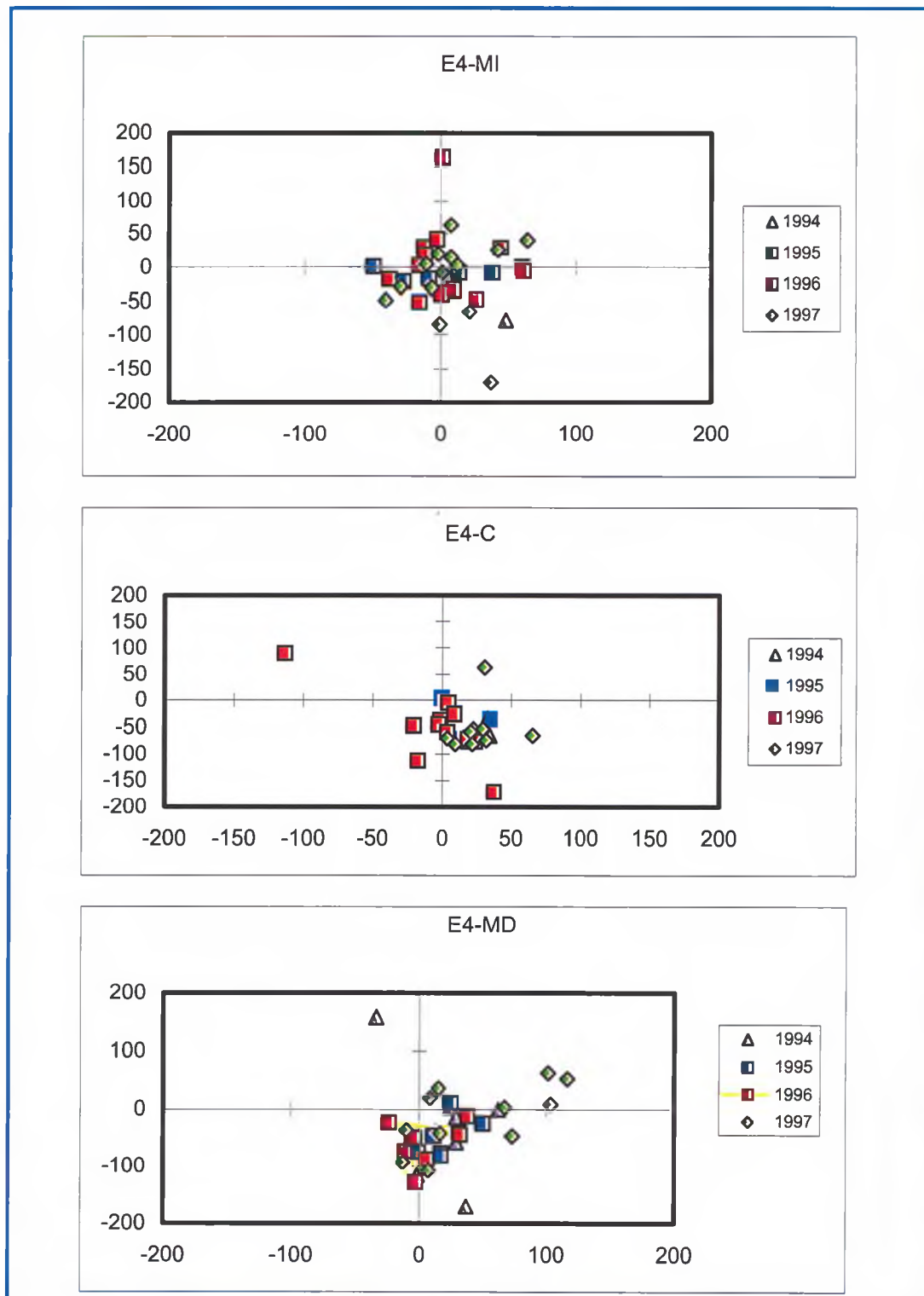


Figura 20. Continuación.

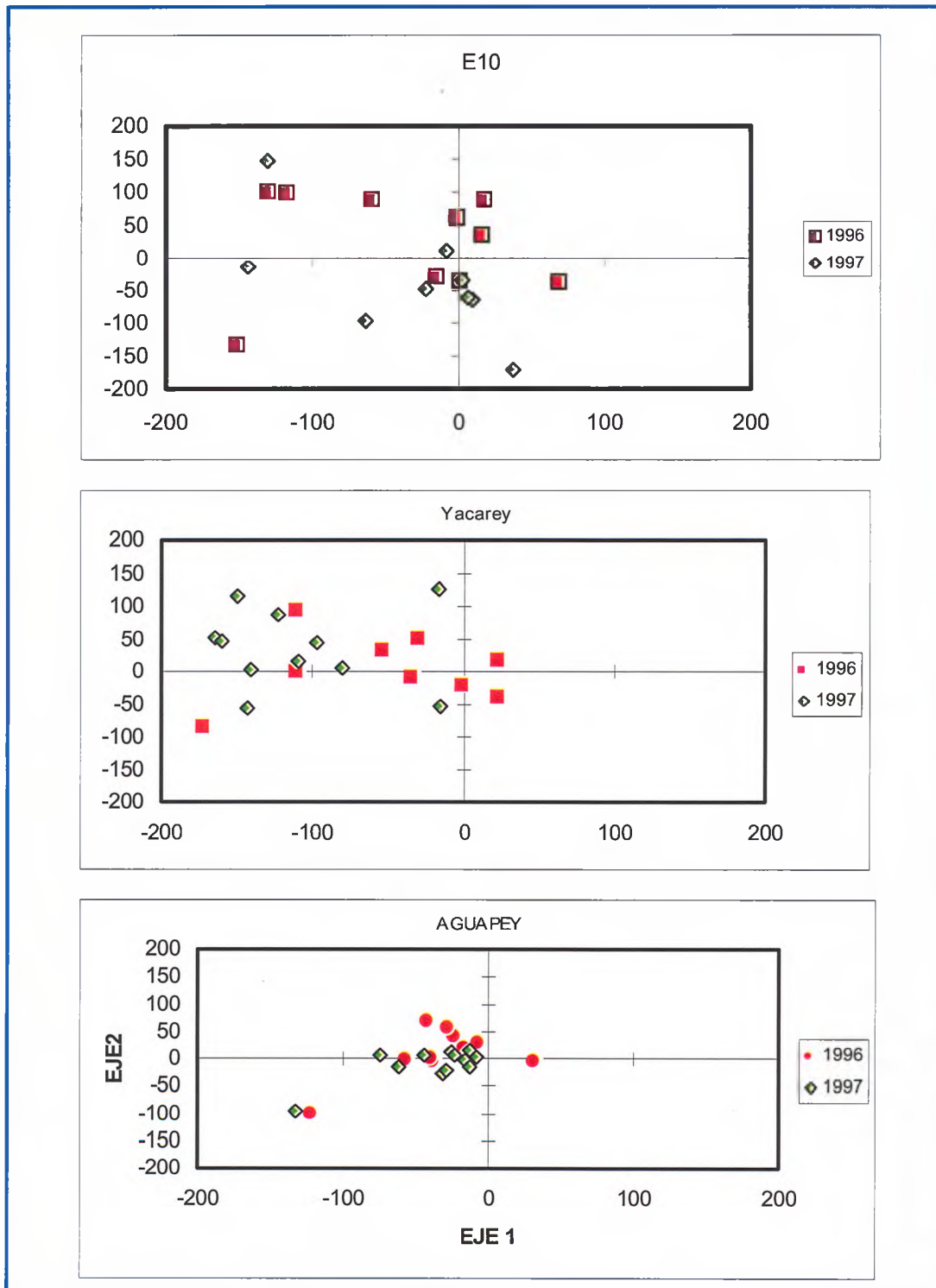


Figura 20. Continuación.

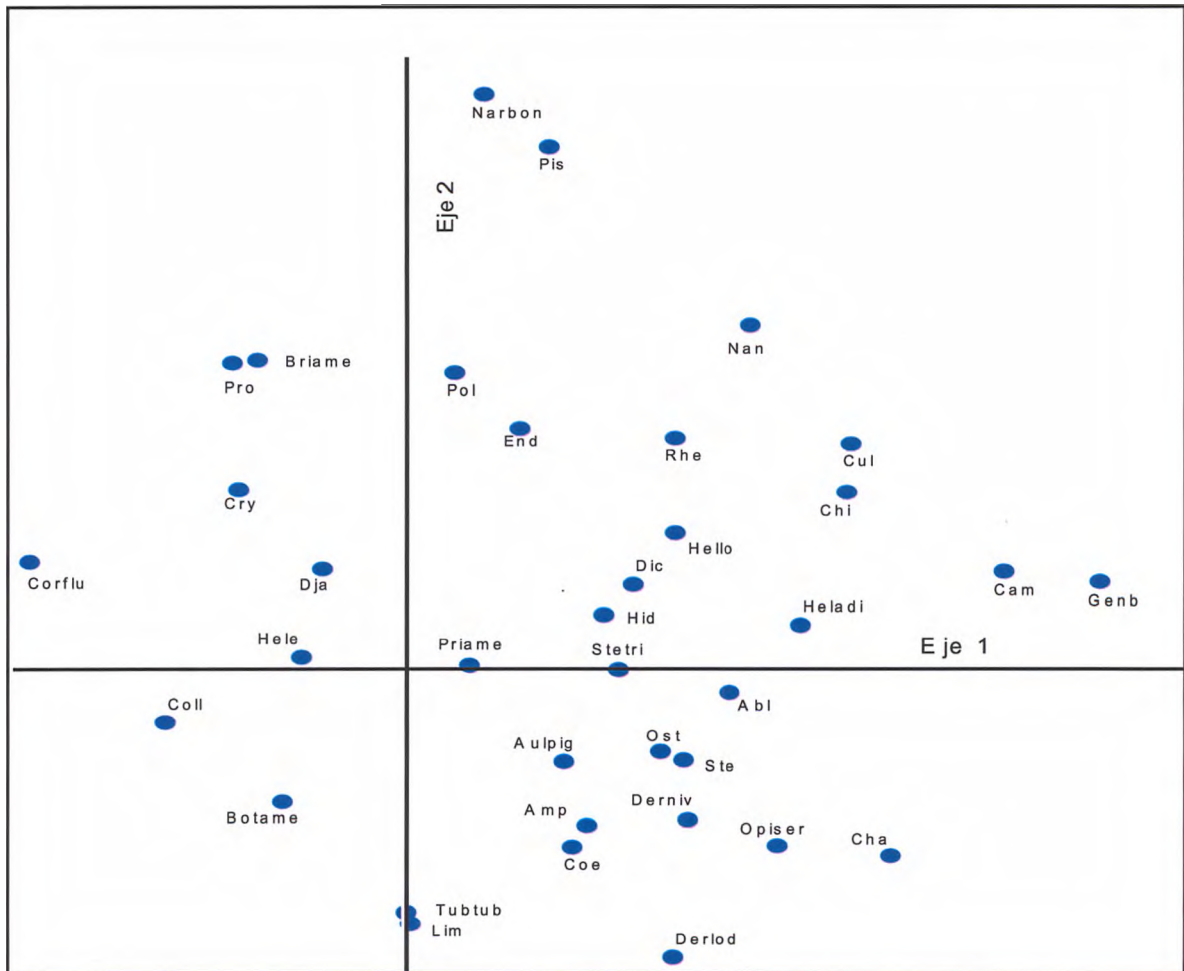


Figura 21. Diagrama de ordenación del ACD de las principales especies de las muestras analizadas de la etapa de post-recrecimiento del embalse.

CAPITULO 5

COMPOSICIÓN GRANULOMÉTRICA DEL SEDIMENTO DEL FONDO Y SU RELACIÓN CON LA ESTRUCTURA DE LA FAUNA BENTÓNICA

5. Composición granulométrica del sedimento del fondo y su relación con la estructura de la fauna bentónica.

El principal objetivo de este capítulo es analizar el grado de afinidad entre el sedimento del embalse y la fauna bentónica. A tal fin se analiza en primer lugar la composición granulométrica de cada sitio de muestreo y su evolución temporal. Posteriormente se establece una clasificación y ordenación de tipos de fondo empleando análisis de agrupamiento y análisis de componentes principales. Finalmente, se determina el grado de afinidad entre las clases de sustrato establecidas y la estructura del bentos, aplicando un método de análisis discriminante canónico.

5.1. Descripción de la composición granulométrica de las muestras de fondo

En la estación de muestreo E2, ubicada en la zona fluvial sobre la margen izquierda del canal principal del río, se realizaron 14 análisis granulométricos correspondientes a los años 1995, 1996 y 1997 (Fig. 22). Sobre una base general con predominio de arena en la mayoría de las muestras, se observó una tendencia temporal al incremento de las fracciones de materia orgánica y limo. En algunas muestras obtenidas durante 1997, la fracción arena tuvo nuevamente una mayor preponderancia.

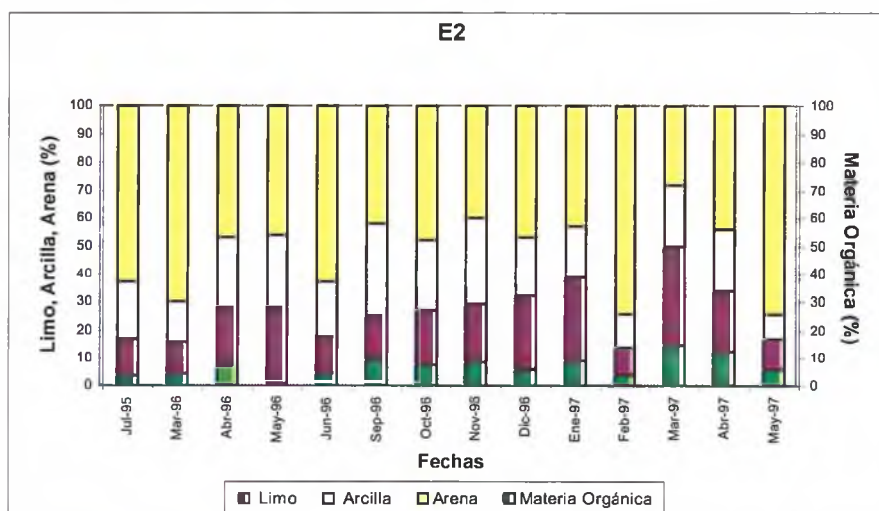


Figura 22. Análisis granulométrico de muestras obtenidas en la estación E2.

En Nemesio Parma, ubicado en la zona fluvial sobre la margen izquierda del cauce principal del río, se contó con muestras antes y después del recrecimiento a cota 76 msnm (n=25) (Fig. 23). En la etapa de pre-recrecimiento el sedimento de fondo estuvo compuesto en partes semejantes por arena y clastos más finos (arcilla y limo), con escasa materia orgánica. En el período posterior al recrecimiento (agosto de 1994), pudo observarse un incremento importante de la fracción de materia orgánica y arcilla en detrimento de la arena, en tanto que la proporción de limo se mantuvo constante.

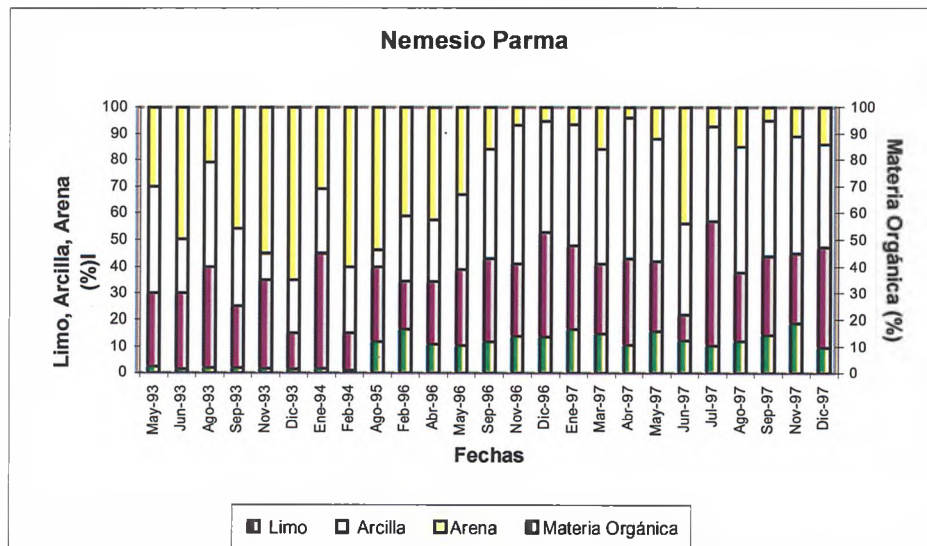


Figura 23. Análisis granulométrico de muestras obtenidas en la estación Nemesio Parma.

En el período 1996 a 1997, el sedimento de la estación E9, ubicada en la región de transición sobre la margen izquierda del canal principal, no presentó tendencias al aumento o disminución con el tiempo en ninguno de sus componentes, en las seis muestras analizadas. Se observaron variaciones cíclicas, predominando la arena en algunos meses de verano y primavera, en tanto que los clastos más finos conjuntamente con la materia orgánica prevalecieron el resto del tiempo, alcanzando valores comparativamente más altos que en otros sitios de muestreo (Fig. 24).

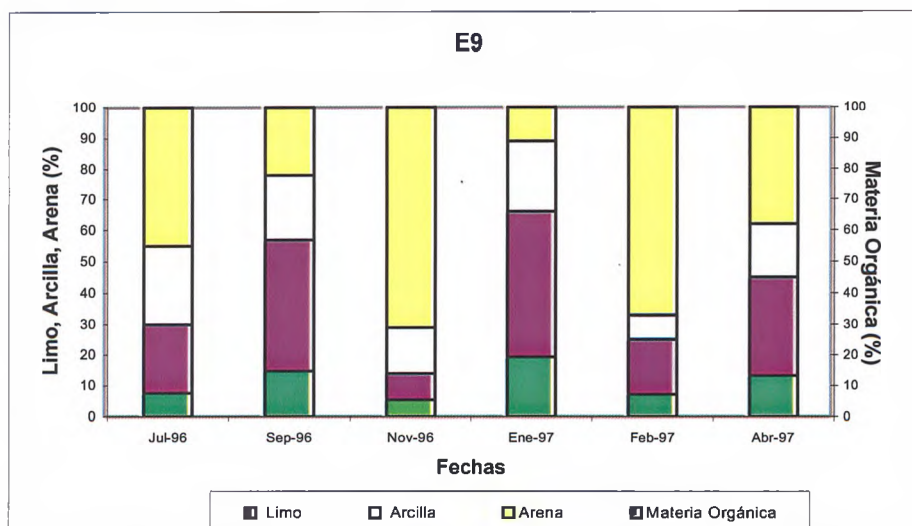


Figura 24. Análisis granulométrico de muestras obtenidas en la estación E9.

En la estación de embalse Puerto Valle, ubicada sobre el antiguo canal principal del río, también se contó con datos de pre y post-recrecimiento (Fig. 25). La etapa de pre-recrecimiento se caracterizó por una clara dominancia de arenas con bajas proporciones de arcilla y limo. En la etapa de post-recrecimiento, de la cual se cuenta con muestras a partir del año 1996, se observó un marcado incremento de las fracciones de materia orgánica y limo y en menor medida de arcilla. En los últimos meses de 1997, tuvo lugar nuevamente un incremento de la fracción de arena en detrimento de las demás fracciones. Estas tendencias cíclicas fueron coincidentes con las observadas en otras estaciones de muestreo del embalse, como en E4 - M1 y E4 - C.

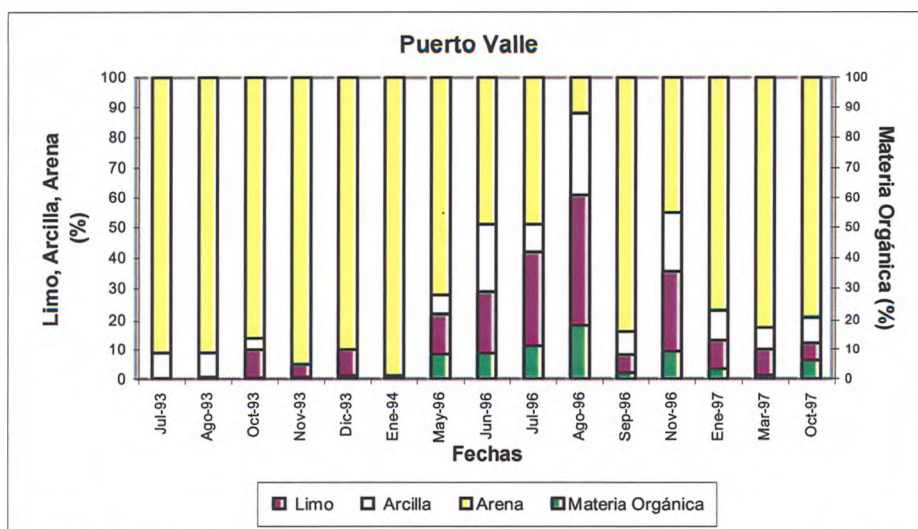


Figura 25. Análisis granulométrico de muestras obtenidas en la estación Puerto Valle.

En el mismo intervalo de tiempo que la estación de entrada, en el sitio E4 - MI (Fig. 26), ubicado en la zona del embalse sobre el antiguo canal principal del río, se registró un marcado predominio de la fracción arena en casi todas las muestras analizadas (n=12), mientras que, tanto la fracción de limo como la de arcilla presentaron en promedio porcentajes menores y similares entre sí. La materia orgánica presente fue muy escasa y fluctuante, estando presente en la mayoría de las muestras con porcentajes inferiores al 5%.

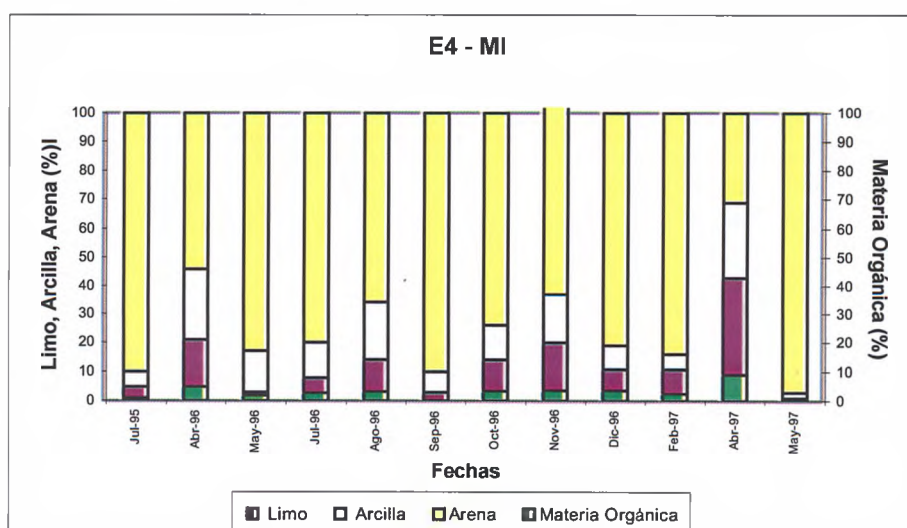


Figura 26. Análisis granulométrico de muestras obtenidas en la estación E4 - MI.

En el sitio de muestreo E4 - C, ubicado en el embalse sobre la antigua isla de Yacyretá, si bien la mayoría de las muestras analizadas presentaron una mayor proporción de arena, el porcentaje de limo, arcilla y materia orgánica fue elevado, particularmente entre fines del año 1996 y mayo de 1997 (Fig. 27). La fracción arcilla se presentó en porcentajes ligeramente superiores a la materia orgánica, pero siempre inferiores al limo.

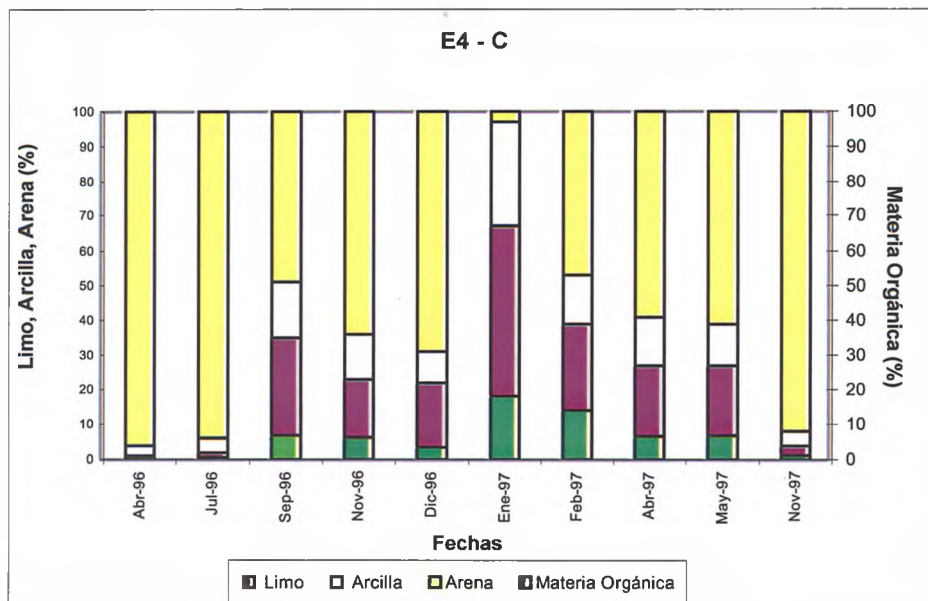


Figura 27. Análisis granulométrico de muestras obtenidas en la estación E4 - C.

En el sitio E4-MD ubicado en el embalse, sobre un antiguo canal secundario las 10 muestras analizadas tuvieron a la fracción arena como la más importante, seguida de la fracción limo (Fig. 28). La proporción de arcilla fue ligeramente superior a la de materia orgánica, al igual que la estación de muestreo anterior. No se observaron tendencias temporales marcadas en ninguno de los componentes del sustrato, sino más bien una fluctuación irregular en la composición, en la que la importancia de la arena presentó variaciones respecto del resto de los componentes.

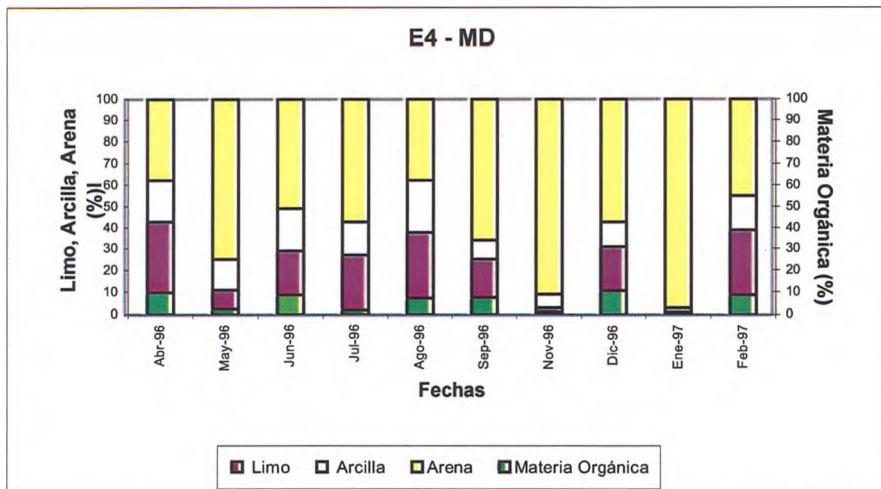


Figura 28. Análisis granulométrico de muestras obtenidas en la estación E4-MD.

En la estación E-10, ubicada en el embalse frente al vertedero del Brazo Añá Cuá sobre el antiguo canal del mismo nombre, las escasas muestras obtenidas (n=3) mostraron un decrecimiento de la fracción de arena y materia orgánica con el tiempo, las cuales fueron inicialmente preponderantes en el substrato (Fig. 29). Esta disminución se correspondió con un aumento de las fracciones de limo y arcilla.

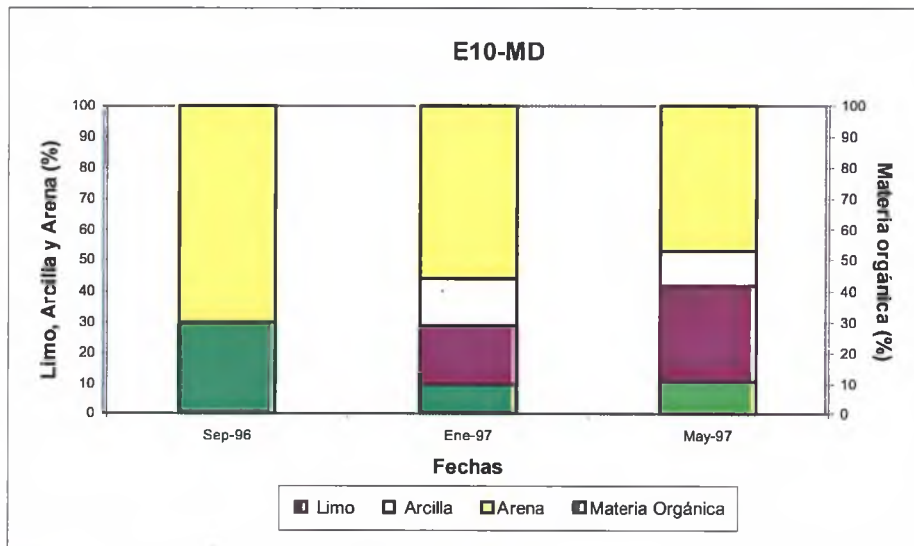


Figura 29. Análisis granulométrico de muestras obtenidas en la estación E10.

Los arroyos tributarios presentaron una composición del sustrato diferente entre sí. En el arroyo tributario Yacarey, la composición granulométrica del sustrato en las ocho muestras analizadas fue más heterogénea que en el Aguapey, estando representada mayoritariamente por arena y limo y en menor proporción por arcilla (Fig. 30). La materia orgánica registrada rara vez superó el 5%. Ninguna fracción mostró una tendencia definida al aumento o a la disminución con el tiempo.

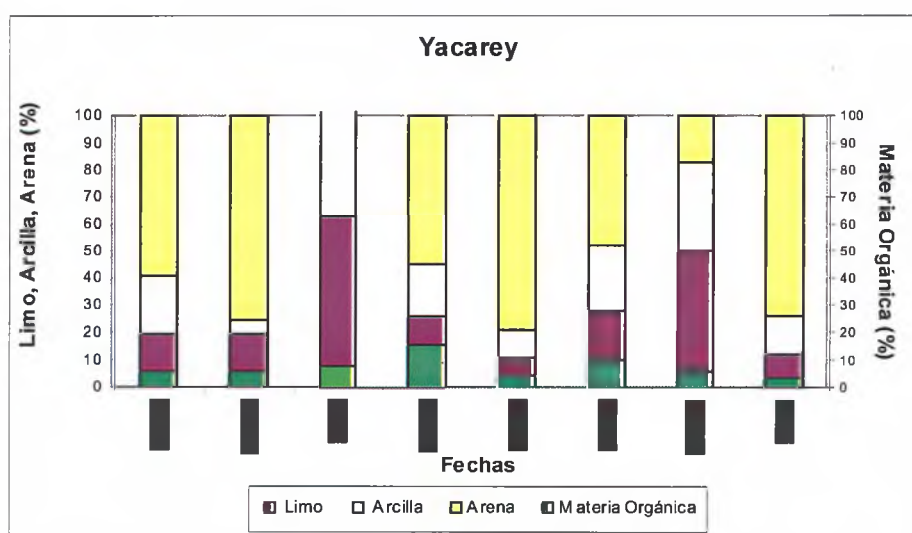


Figura 30. Análisis granulométrico de muestras obtenidas en la estación Yacarey.

En las siete muestras analizadas del arroyo Aguapey, predominó la arena con registros menores y esporádicos tanto de las fracciones de limo y arcilla como de materia orgánica (Fig. 31).

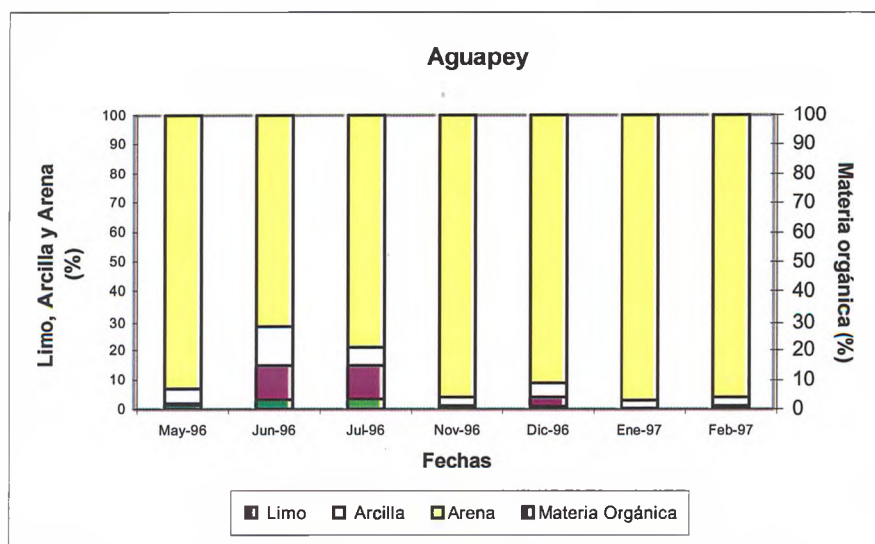


Figura 31. Análisis granulométrico de muestras obtenidas en la estación Aguapey.

5.2 Análisis de agrupamiento de los datos de granulometría del sedimento.

Los resultados anteriormente expuestos ponen de manifiesto una cierta variabilidad espacio temporal en la composición del substrato, si bien existió un predominio de las fracciones arena, limo y arcilla. Por esta razón fue necesario establecer una clasificación de los tipos de substrato para obtener un esquema que refleje los patrones más importantes, y que a la vez facilite su interpretación en relación con la fauna bentónica. En base a los datos de composición porcentual granulométrica de arena, limo, arcilla y materia orgánica de las 110 muestras analizadas, se realizó un análisis de agrupamiento (*cluster analysis*) con el objeto de establecer una clasificación de las mismas en categorías de acuerdo a su composición granulométrica (Fig. 32).

Se establecieron en primer lugar, diferentes números posibles de grupos de substrato (7, 5 y 4). El agrupamiento con cuatro categorías, establecido a partir de un nivel de corte del 65% de distancia Euclidiana, fue retenido por reflejar mejor la composición granulométrica del sustrato entre los sitios de muestreo (Fig. 32), a la vez de tener un número comparable de muestras en cada categoría.

La primera subdivisión (Grupo 1: Arenoso, triángulos rojos) agrupó los sitios conteniendo muestras donde la arena tuvo una preponderancia mucho mayor que el resto. En la segunda subdivisión (Grupo 2: Franco Arenoso, círculos verdes), si bien el porcentaje de arena continuó siendo el más alto de todos, las fracciones de limo, arcilla y en menor proporción de materia orgánica, adquirieron mayor participación relativa que en el Grupo 1. La tercera subdivisión (Grupo 3: Franco, cuadrados azules) fue la más numerosa y reunió sitios que presentaron una combinación proporcional de arena, limo y arcilla. La cuarta subdivisión, (Grupo 4: Limo arcilloso) agrupó sitios que presentaron altos porcentajes de limo y arcilla con un aumento en la proporción de la materia orgánica respecto de los grupos anteriores.

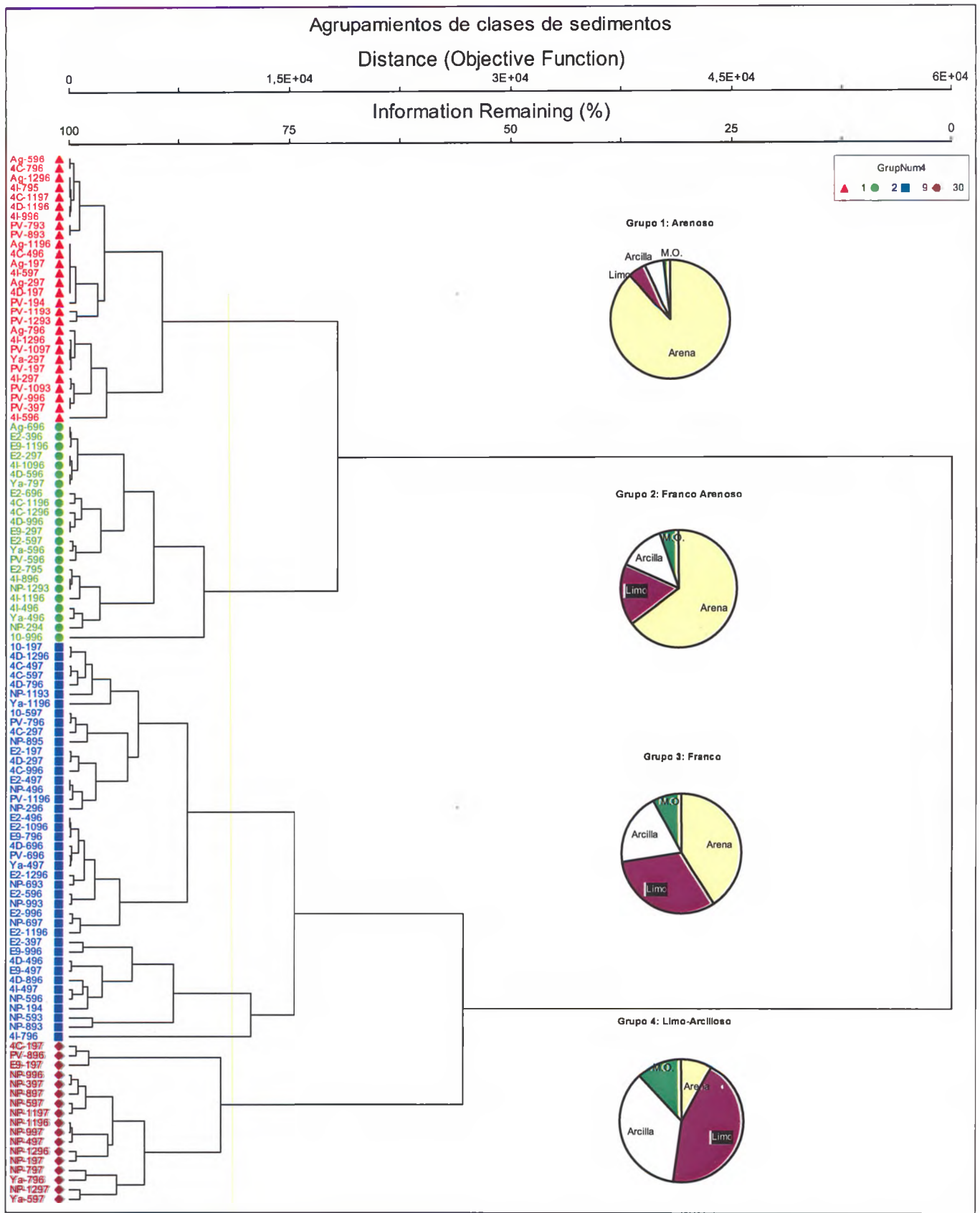


Figura 32. Análisis de agrupamiento con cuatro clases de sedimento.

5.3 Análisis de ordenación – PCA

En base a los datos de composición porcentual granulométrica en cada sitio y fecha de muestreo, se efectuaron corridas de Análisis en Componentes Principales (PCA), a partir de una matriz de varianza-covarianza. Esta ordenación (Figura 33, Tablas 3 y 4), explicó el 98% de la varianza total en los dos primeros ejes. El primer eje (92,3%) representó un gradiente positivo para la arena y negativo para los clastos finos y la materia orgánica. El eje 2 (5,2%), representó un gradiente positivo para la arcilla y negativo para las demás fracciones.

Tabla 3. Resultados del análisis en componentes principales de la composición granulométrica del substrato. Varianza extraída de los cuatro primeros ejes a partir de una matriz de varianza-covarianza.

Ejes	Autovalor	% varianza acumulada	% varianza	Autovalor de la prueba del bastón roto
1	128409.031	92.350	92.350	72420.023
2	7241.605	5.208	97.558	37658.410
3	1892.556	1.361	98.919	20277.607
4	1503.247	1.081	100.000	8690.403

Tabla 4. Correlaciones de las variables de substrato empleadas con los cuatro primeros ejes del PCA.

Clases	1	2	3	4
Mat. orgánica	-0.1138	-0.1971	0.4823	0.8459
Limo	-0.4637	-0.6699	0.3819	-0.4363
Arcilla	-0.3362	0.7060	0.5853	-0.2144
Arena	0.8118	-0.1180	0.5282	-0.2194

En el extremo positivo del Eje 1, se ubicaron los sitios con mayores porcentajes de arena, pertenecientes al Grupo 1 (Arenoso). Estos sitios correspondieron principalmente a Puerto Valle en el pre-recrecimiento, fines de 1996 y 1997; la mitad de las muestras de E4-MI y la mayoría de Aguapey. También se hallaron algunas muestras aisladas de Yacarey y E4 - C.

En el otro extremo de este gradiente (Grupo 4, limo-arcilloso), se ubicaron principalmente las muestras de Nemesio Parma en post-recrecimiento y algunas muestras aisladas de Yacarey, E4-C, E9 y Puerto Valle, con altos porcentajes de arcilla y limo (Fig. 33). Estas últimas se ubican en el extremo negativo del eje 2, en tanto que las de Nemesio Parma se colocaron del lado positivo, ya que presentaron los mayores porcentajes de arcilla de todo el embalse.

En una ubicación central de ambos gradientes se distinguieron los dos grupos restantes. El Grupo 2 (franco-arenoso), reunió muestras con importantes porcentajes de arena y menores porcentajes de limo y arcilla. Los sitios mejor representados en este grupo fueron E2 y E4-MI. El grupo mayoritario fue el 3 (franco), que reunió muestras con porcentajes similares de arena, limo y arcilla. Los sitios con mayor representatividad en este grupo fueron Nemesio Parma en pre-recrecimiento y E2. Este último tuvo también muestras que pertenecieron al Grupo 2. Las estaciones de embalse E4-MD, E4-C y E10, ocuparon principalmente la región central del gradiente, con mayor representatividad en el Grupo 3, ubicándose del lado negativo del eje 2, es decir con mayores proporciones de limo. E4-MI, fue importante en el Grupo 2, hallándose del lado positivo, tanto en el eje 1 como en el eje 2.

El análisis de ordenamiento con PCA no mostró un gradiente temporal definido para la totalidad de las muestras, pero al analizar individualmente cada sitio se evidenció un patrón temporal en algunos de ellos. En la estación de muestreo Nemesio Parma, se observó un gradiente temporal a lo largo del Eje 1; las muestras obtenidas entre 1993 y 1995 se ubicaron cerca del centro del diagrama y las de 1996-1997 en el extremo negativo, reflejando una disminución

en el contenido de arenas y aumentos en las proporciones de clastos finos. En las muestras correspondientes a Puerto Valle, si bien la mayoría se ubicó en el extremo positivo, algunas de las pertenecientes al período de post-recrecimiento se desplazaron hacia el extremo negativo. En los sitios E2 y E9, se observó un gradiente temporal a lo largo del Eje 2, con un aumento del limo en detrimento de la arcilla hacia 1996 y 1997.

En E4-C el gradiente temporal mostró un patrón de variación siguiendo ambos ejes. Con el transcurso del tiempo las muestras se desplazaron del extremo positivo, con mayores porcentajes de arena, hacia el negativo, con mayores contenidos de limo y arcilla. Por su parte, E4-MD y E4-MI, no presentan patrones temporales definidos.

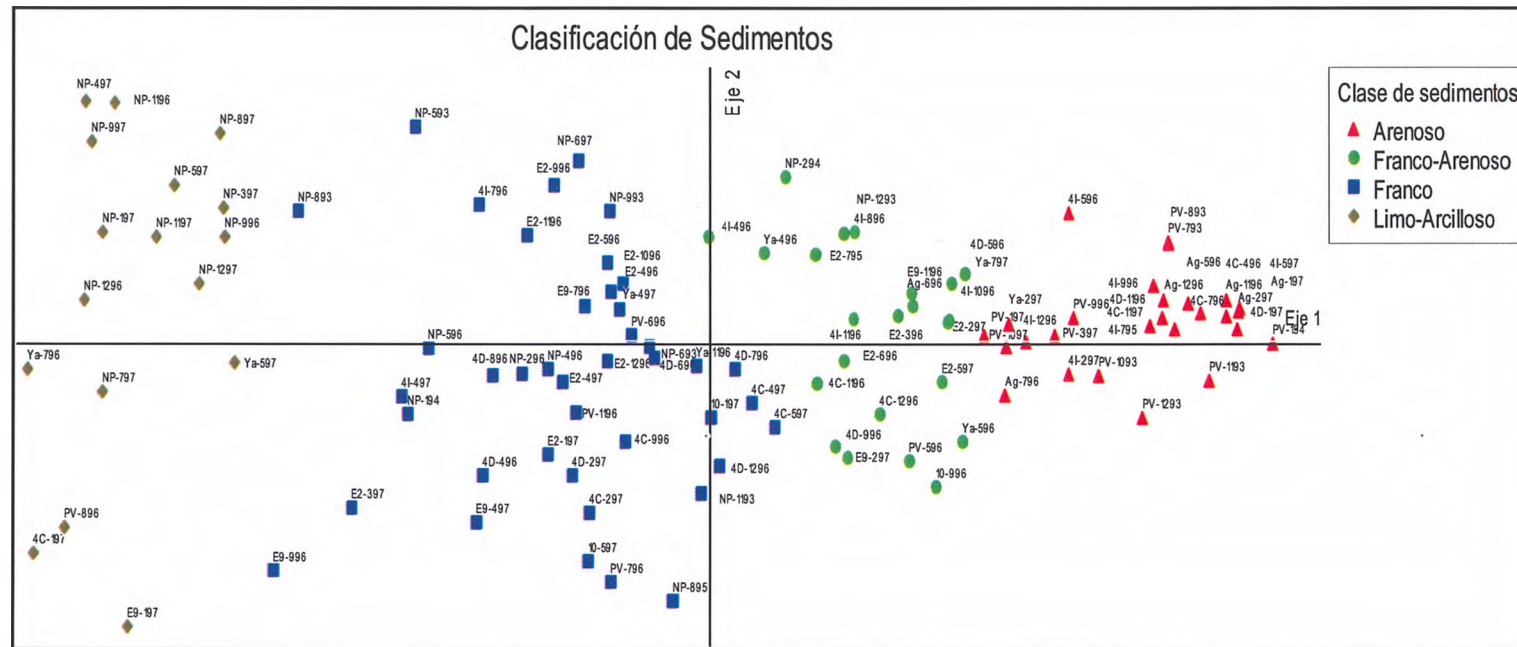


Figura 33. Resultados del análisis en componentes principales, superpuesto a los resultados del agrupamiento.

5.4 Relación entre las categorías de sustrato y las variaciones espacio-temporales de la comunidad bentónica

Se estudió la relación bentos-sustrato empleando un análisis de funciones discriminantes, que se llevó a cabo con las 110 muestras disponibles y usando los cuatro grupos de sustrato obtenidos a partir de las cuatro variables predictoras de sedimento (arena, limo, arcilla y materia orgánica) en el análisis de agrupamiento. En este análisis se busca determinar si la composición del zoobentos permite discriminar las diferentes categorías de sustrato establecidas.

El procedimiento de selección paso a paso permitió retener 12 especies entre las 31 seleccionadas, usando el criterio de $F = 1,0$ para ingresar la variable y $F = 0,0$ para eliminarla.

El test general mostró que el análisis fue altamente significativo (Lambda de Wilks= 0,43; $F_{(36, 281)} = 2,57$; $p < 0,001$). De las tres funciones discriminantes calculadas, solo la primera resultó significativa ($X^2 = 17,05$, $p < 0,05$) y la segunda tuvo un valor de $p = 0,09$. Ambas explicaron el 92% de la variabilidad total y fueron utilizadas para la interpretación de los resultados.

A lo largo del primer eje canónico se separaron las muestras con predominio de arena de las del resto. En el segundo eje canónico se separaron mejor las muestras con diferente contenido de arcilla y limo, aunque evidenciaron un alto grado de solapamiento (Figura 34).

El primer eje discriminante canónico expresó pesos negativos para *Corbicula fluminea*, *Stephensoniana trivandrana*, *Cryptochironomus* y *Polypedilum*, los cuales fueron más abundantes en sedimentos con altas proporciones de arena; por su parte *Pisidium* sp. fue la única especie que tuvo un peso positivo importante, relacionado con su preferencia por mayores proporciones de limo. A lo largo del eje 2 se correlacionaron positivamente *Limnodrilus hoffmeisteri*, *Cryptochironomus*, *Dero* y *Pisidium*, que fueron más comunes en sedimentos con proporciones semejantes de arena y limo. Las correlaciones negativas más importantes correspondieron a *Helobdella adiastrata*, *Polypedilum* y Género B,

indicando que estas especies fueron más abundantes en sustratos con proporciones más elevadas y comparables de arcilla y limo respecto de la arena.

Tabla 5: Correlaciones de las especies con los ejes canónicos del análisis discriminante de tipos de sustrato.

	Eje canónico 1	Eje canónico 2	Eje canónico 3
<i>Corbicula fluminea</i>	-0,468086	0,131105	-0,097314
<i>Stephensoniana trivandran</i>	-0,313863	-0,152273	0,523688
<i>Cryptochironomus sp.</i>	-0,341308	0,307915	-0,326645
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	-0,019887	0,424038	0,216222
<i>Polypedilum sp.</i>	-0,309804	-0,218361	-0,049784
<i>Pisidium sp.</i>	0,177135	0,281304	0,120550
<i>Procladius sp.</i>	-0,264681	-0,060350	-0,067090
<i>Chaoborus sp.</i>	-0,185065	-0,076652	-0,338845
Género B	0,013628	-0,294477	-0,253718
<i>Helobdella adiantola</i>	-0,186330	-0,424783	-0,032105
<i>Dero osborni</i>	-0,071285	0,255293	0,007011
Ostracoda	-0,208488	-0,079548	0,223773

Al comparar todos los grupos entre sí mediante las distancias de Mahalanobis (Tabla 6), se observaron diferencias significativas entre el grupo 1 (predominantemente arena), respecto de todos los otros (distintas proporciones de limo y arcilla). La separación entre los grupos 3 y 4 (proporciones similares de arena, limo y arcilla) resultó también próxima al valor crítico de 0,05 (Tabla 6).

Tabla 6. Distancia de M de Mahalanobis y nivel de p entre los cuatro grupos de sedimento (Arenoso, Franco-Arenoso, Franco y Limo-Arcilloso), en base a su composición faunística.

	G_1 (Arenoso)	G_2 (Franco-Arenoso)	G_3 (Franco)
G_1 (Arenoso)	0,000000		
G_2 (Franco-Arenoso)	4,497615 (0,000042)	0,000000	
G_3 (Franco)	3,799270 (0,000007)	1,210886 0,234427	0,000000
G_4 (Limo-Arcilloso)	4,541580 (0,000359)	1,143992 0,658070	2,056833 0,064704

En la Tabla 7 se presenta una matriz de clasificaciones de los sitios en las distintas categorías de substrato de acuerdo a las funciones discriminantes basadas en los taxa bentónicos seleccionados. Puede apreciarse que en promedio el 58% de las categorías de substrato se clasificaron correctamente, lo cual refleja la sensibilidad global del modelo. El modelo clasificó mejor a los grupos 1 y 3, en tanto que los grupos 2 y 4 tuvieron muy bajos porcentajes de clasificaciones correctas. En general, muy pocas muestras pertenecientes a los grupos restantes se ubicaron en el grupo 1 revelando una alta especificidad del modelo para este grupo (95%).

Tabla 7. Porcentajes de clasificaciones correctas de los grupos de sedimento de fondo en base a la fauna bentónica. Las filas representan las clasificaciones observadas, en tanto que las columnas son las clasificaciones predichas por el modelo. n=número de muestras por grupo. PCC= porcentaje de clasificaciones correctas.

	n	G_1	G_2	G_3	G_4	PCC
G_1	28	17	0	10	1	60,7
G_2	23	2	7	13	1	30,4
G_3	42	2	2	36	2	85,7
G_4	17	0	4	9	4	23,5
Total	110	21	13	68	8	58,1

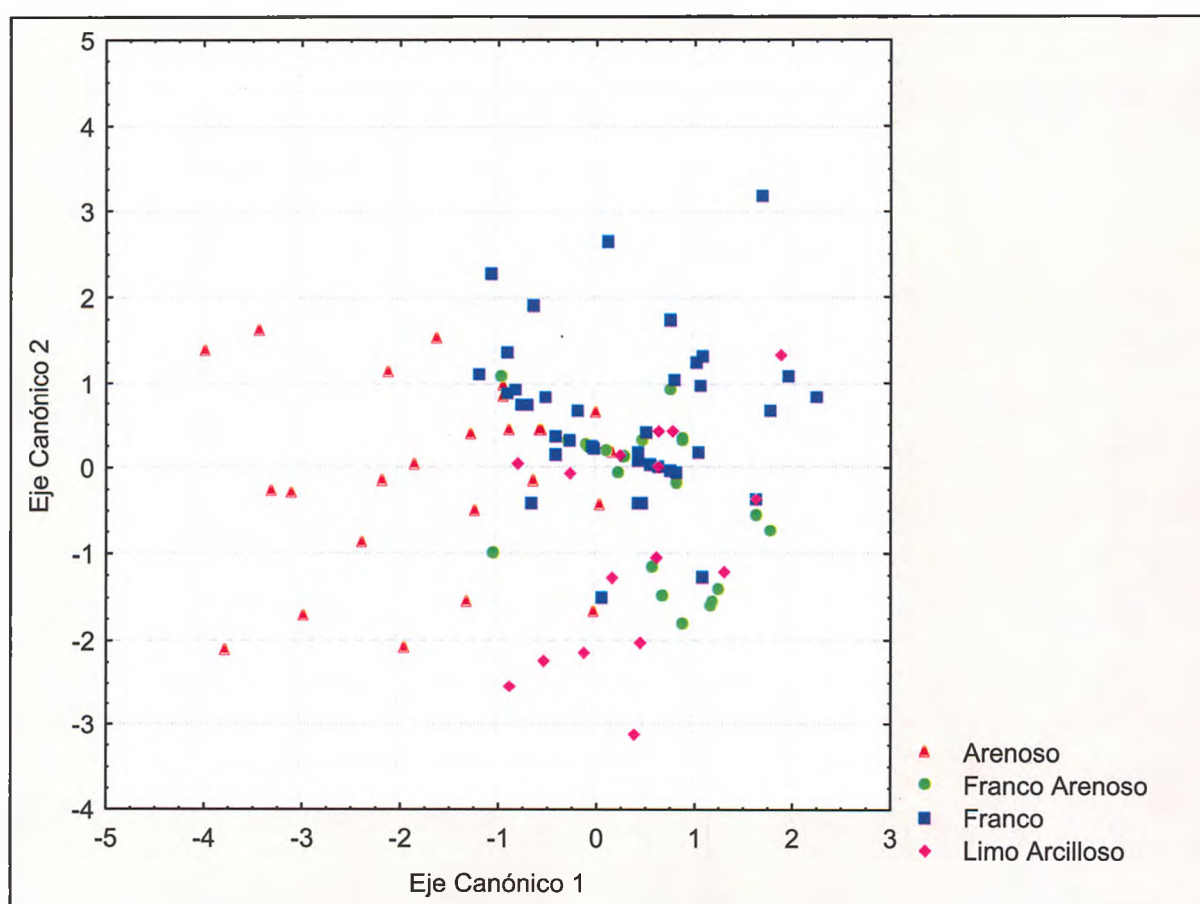


Figura 34. Representación de las muestras en los dos primeros ejes canónicos del análisis discriminante de las clases de sedimento, clasificadas de acuerdo al análisis de agrupación.

CAPITULO 6

ANÁLISIS DE LA IMPORTANCIA DE LOS FACTORES AMBIENTALES Y LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL EN LA ESTRUCTURA DEL BENTOS

6. Análisis de la importancia de los factores ambientales y la distribución espacial en la estructura del bentos

6.1. Descripción de los datos hidrológicos y limnológicos en las fechas y sitios de muestreo

6.1.1. Estación E2

Este sitio fue muestreado con caudales que variaron entre 10306 y 25267 m³ s⁻¹ y alturas hidrométricas comprendidas entre 2,17 y 5,13 m. La velocidad media de la corriente en la vertical, obtenida a través de un modelo de simulación bidimensional, varió entre 0,60 y 1,62 m s⁻¹.

La profundidad simulada para este sitio osciló entre 9,31 y 10,95 m, correspondiendo la media anual más baja a 1996, y la más alta a 1997.

La transparencia del agua fue menor en el año 1994, con una media anual de 0,49 m, correspondiendo al período previo al recrecimiento. En el primer año del período de post-recrecimiento, se obtuvo la media anual más elevada que alcanzó los 0,76 m y el máximo de transparencia de los tres últimos años muestreados, de 1,30 m (Tabla 8). Posteriormente se observó una disminución de la transparencia, relacionado con el aumento de caudales por el fenómeno climático de El Niño.

La temperatura del agua presentó valores mínimos más bajos en el primer año de estudio, mientras que los valores máximos fueron semejantes en los cuatro años muestreados (Tabla 8).

El pH del agua varió entre 6,70 y 7,70, con valores medios que superaron el punto neutro (Tabla 8).

La conductividad eléctrica presentó valores medios anuales más elevados en los dos primeros años (44,66 y 44,42 $\mu\text{S cm}^{-1}$), mientras que en los dos últimos los registros fueron inferiores (41,36 y 42,58 $\mu\text{S cm}^{-1}$) (Tabla 8). Se aprecia asimismo una menor variabilidad temporal en el período de post-recrecimiento.

La concentración de oxígeno disuelto fue alta durante todo el período de estudios y fluctuó entre 6,40 y 14,40 mg l⁻¹ (Tabla 8). Las medias anuales fueron semejantes con una tendencia al incremento en los dos últimos años.

Tabla 8. Valores promedio y rangos de fluctuación de las variables físicas y químicas registradas o simuladas para el sitio de E2, correspondientes a las fechas de muestreo. X= media aritmética, DS= desviación estándar.

Variable/año	1994	1995	1996	1997
Altura hidrométrica (m)				
Mín – Máx	2,17-3,52	2,85-4,63	2,53-4,19	2,99-5,13
X - (DS)	2,67 (0,426)	3,39 (0,638)	3,10 (0,465)	4,02 (0,795)
Caudal (m³ s⁻¹)				
Mín – Máx	10665-15866	12100-22024	10306-19466	12901-25267
X - (DS)	14203(2082,9)	15133(3527,0)	13521(2593,8)	18727(4488,2)
Velocidad simulada (m s⁻¹)				
Mín – Máx	0,61-0,87	0,66-1,35	0,59-1,14	0,70-1,62
X - (DS)	0,78 (0,111)	0,85 (0,242)	0,75 (0,154)	1,11 (0,335)
Profundidad simulada (m)				
Mín – Máx	9,32-9,69	9,38-10,49	9,31-10,13	9,42-10,95
X - (DS)	9,55 (0,153)	9,67 (0,397)	9,51 (0,233)	10,09 (0,568)
Transparencia (m)				
Mín – Máx	0,20-0,95	0,45-1,30	0,15-1,20	0,30-1,10
X - (DS)	0,49 (0,355)	0,76 (0,306)	0,65 (0,338)	0,63 (0,256)
Temperatura del agua (°C)				
Mín – Máx	18,60-28,60	19,60-28,50	16,00-27,70	19,10-28,0
X - (DS)	22,65 (3,343)	23,92 (3,996)	22,83 (3,701)	23,85 (3,510)
pH (UpH)				
Mín – Máx	6,70-7,50	7,30-7,70	7,20-7,64	6,82-7,59
X - (DS)	7,18 (0,354)	7,49 (0,167)	7,43 (0,143)	7,29 (0,214)
Conductividad (µS cm⁻¹)				
Mín – Máx	37,00-55,00	41,00-50,00	35,00-44,00	38,00-51,00
X - (DS)	44,66 (6,592)	44,42 (3,047)	41,36 (2,907)	42,58 (3,941)
Oxígeno disuelto (mg l⁻¹)				
Mín – Máx	6,40-14,40	7,70-9,20	8,00-9,60	7,30-10,90
X - (DS)	8,83 (2,883)	8,26 (0,479)	8,57 (0,498)	8,89 (1,040)

6.1.2. Estación Nemesio Parma

En este sitio de muestreo, se evidenció claramente el cambio del nivel hidrométrico y caudal del río con el cierre del brazo principal de la presa Yacyretá. En la etapa de pre-recrecimiento, el nivel hidrométrico varió entre 1,52 y 3,84 m, entre 1994 y 1995, período que correspondió al llenado de la presa, las medias anuales fueron de 2,54 y 3,10 m, respectivamente. En la etapa de

post-recrecimiento, se observó una tendencia al aumento de las medias anuales, donde el nivel hidrométrico varió entre 2,68 y 5,33 m (Tabla 9).

El caudal en esta estación de muestreo osciló entre $10171 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ y $26608 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, correspondiendo estos valores a las etapas de pre y post-recrecimiento respectivamente. La profundidad simulada en este sitio de muestreo no presentó grandes variaciones alcanzando un promedio de 21,5 m.

La velocidad de la corriente obtenida a través de un modelo de simulación osciló entre $0,25$ y $0,59 \text{ m s}^{-1}$.

La transparencia del agua osciló entre 0,20 y 1,85 m, correspondiendo el máximo promedio anual a 1993 y 1995 de 0,80 m (Tabla 9).

La temperatura osciló entre $15,00$ y $28,00^\circ \text{ C}$, observándose el máximo promedio anual en 1991 de $27,00^\circ \text{ C}$ (Tabla 9).

El pH del agua varió entre 6,83 y 7,32 UpH, con valores medios superiores al punto neutro durante los años 1990 a 1993 (Tabla 9). En 1997 no se obtuvieron datos.

La conductividad eléctrica en esta estación de muestreo, alcanzó el mayor promedio anual durante 1995 ($55,01 \mu\text{S cm}^{-1}$), oscilando durante los años 1994 y 1997 entre $42,70$ y $59,90 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Tabla 9).

La concentración de oxígeno disuelto varió entre $4,80$ y $9,60 \text{ mg l}^{-1}$ (Tabla 9). Las medias anuales fueron semejantes, siendo levemente superiores en el último año.

Tabla 9. Variables físicas y químicas registradas o simuladas para el sitio de Nemesio Parma, correspondientes a las fechas de muestreo. X= media aritmética, DS= desviación estándar.

Variable/año	1990	1991	1993	1994	1995	1996	1997
Altura hidrométrica (m)							
Mín - Máx	1,85-3,84	1,57-3,26	1,52-2,62	2,2-2,82	2,84-3,46	2,68-3,86	3,41-5,33
X - (DS)	2,79 (0,680)	2,55 (0,749)	2,08 (0,407)	2,54 (0,203)	3,10 (0,251)	3,38 (0,389)	4,04 (0,593)
Caudal (m³ s⁻¹)							
Mín - Máx	12375-23636	11476-19928	10905-16298	10171-16135	12006-15520	11072-17602	15264-26608
X - (DS)	17268 (3953,8)	16213 (3735,4)	13524 (2052,0)	13403 (2373,7)	13543 (1425,3)	15061 (2143,0)	19298 (3578,2)
Velocidad simulada (m s⁻¹)							
Mín - Máx	0,28-0,54	0,26-0,45	0,25-0,36	0,25-0,36	0,27-0,34	0,26-0,39	0,334-0,597
X - (DS)	0,39 (0,090)	0,36 (0,083)	0,30 (0,040)	0,30 (0,044)	0,29 (0,028)	0,33 (0,045)	0,43 (0,085)
Profundidad simulada (m)							
Mín - Máx	21,12-22,90	21,30-21,62	21,43-21,65	21,43-21,69	21,45-21,59	21,38-21,64	20,89-21,46
X - (DS)	21,54 (0,498)	21,44 (0,141)	21,53 (0,082)	21,54 (0,098)	21,53 (0,055)	21,48 (0,081)	21,29 (0,172)
Transparencia (m)							
Mín - Máx	0,20-0,75	0,60-0,80	0,25-1,50	0,30-1,25	0,5-1,1	0,4-1,1	0,3-1,85
X - (DS)	0,40 (0,169)	0,68 (0,095)	0,80 (0,391)	0,64 (0,310)	0,771 (0,205)	0,765 (0,201)	0,808 (0,448)
Temperatura del agua (°C)							
Mín - Máx	18,00-26,00	25,50-28,00	19,00-24,00	18,80-26,50	18,60-28,00	18,10-28,00	15,00-27,00
X - (DS)	20,87 (2,948)	27,04 (1,108)	20,14 (1,772)	22,98 (2,993)	23,71 (4,349)	23,33 (3,454)	21,01 (3,969)
pH (UpH)							
Mín - Máx	-	-	-	6,83-7,32	7,10-7,32	7,00-7,29	-
X - (DS)	-	-	-	7,12 (0,216)	7,25 (0,073)	7,09 (0,167)	-
Conductividad (µS cm⁻¹)							
Mín - Máx	-	-	-	42,70-47,40	44,20-59,90	44,50-50,80	45,00-59,90
X - (DS)	-	-	-	45,47 (2,040)	52,01 (5,586)	46,92 (1,911)	49,22 (4,977)
Oxígeno disuelto (mg l⁻¹)							
Mín - Máx	-	-	-	4,80-9,30	5,70-8,50	7,00-9,00	6,70-9,60
X - (DS)	-	-	-	7,55 (1,977)	7,51 (0,966)	7,85 (0,616)	8,29 (1,070)

6.1.3. Estación E9

En esta estación de muestreo el comportamiento hidrológico del río en la fechas muestreadas fue similar a la estación de muestreo E2, en relación al nivel hidrométrico y caudal, dada su proximidad. La velocidad de la corriente, obtenida a través de un modelo de simulación bidimensional, fue menor a la estación de entrada, oscilando entre 0,30 y 0,89 m s⁻¹. La profundidad simulada en este sitio presentó una escasa variación oscilando entre 12,66 y 12,85 m (Tabla 10).

Los valores de transparencia mínimos fueron iguales a la estación anterior para 1996 y 1997, en cambio los valores máximos y promedios anuales fueron superiores en E9, en el último año, relacionado con el aumento de caudales por el fenómeno de El Niño, se registró una disminución en la transparencia del agua.

La temperatura del agua presentó valores que oscilaron entre 17,00 y 29,10° C, (Tabla 10). El pH del agua varió entre 6,96 y 7,79 con valores medios que superaron el punto neutro (Tabla 10). La conductividad eléctrica en esta estación de muestreo osciló entre 35,00 y 52,00 μS cm⁻¹, la media anual fue ligeramente superior en el segundo año 41,70 μS cm⁻¹ tabla 10.

La concentración de oxígeno disuelto fue alta durante todo el período de estudio y fluctuó entre 7,20 y 10,70 mg l⁻¹, (Tabla 10), las medias anuales fueron semejantes con una tendencia al incremento en el último año.

Tabla 10. Variables físicas y químicas registradas o simuladas para el sitio de E9, correspondientes a las fechas de muestreo. X= media aritmética, DS= desviación estándar.

Variable/año	1996	1997
Altura hidrométrica (m)		
Min - Máx	2,53-4,19	3,09-5,02
X - (DS)	3,06 (0,512)	4,03 (0,751)
Caudal (m³ s⁻¹)		
Min - Máx	10306-19466	13572-24477
X - (DS)	13280,5 (2846,7)	18778,6 (4217,8)
Velocidad simulada (m s⁻¹)		
Min - Máx	0,30-0,65	0,40-0,89
X - (DS)	0,40 (0,108)	0,63 (0,192)
Profundidad simulada (m)		
Min - Máx	12,66-12,76	12,67-12,85
X - (DS)	12,68 (0,031)	12,75 (0,073)
Transparencia (m)		
Min - Máx	0,15-2,00	0,30-1,40
X - (DS)	1,04 (0,598)	0,76 (0,320)
Temperatura del agua (°C)		
Min - Máx	17,00-28,00	18,60-29,10
X - (DS)	22,52 (3,557)	23,59 (3,983)
pH (UpH)		
Min - Máx	6,96-7,79	7,03-7,60
X - (DS)	7,291 (0,286)	7,363 (0,169)
Conductividad (µS cm⁻¹)		
Min - Máx	35,00-47,00	36,00-52,00
X - (DS)	40,33 (3,427)	41,91 (4,699)
Oxígeno disuelto (mg l⁻¹)		
Min - Máx	8,10-9,50	7,20-10,70
X - (DS)	8,66 (0,526)	8,76 (0,858)

6.1.4. Estación E4-MI

La altura hidrométrica en este sitio de muestreo, presentó en el primer año de llenado del embalse a cota 76 (1994) los menores registros oscilando entre 2,21 y 3,47 m con una media de 2,70 m. El segundo año (1995), teniendo en cuenta el proceso de llenado, los valores mínimos, medios y máximos fueron superiores al año 1994 y semejantes a 1996. En cambio, en 1997, el nivel hidrométrico fue superior oscilando entre 3,10 y 5,10 m (Tabla 11). Las variaciones de caudal en esta estación de muestreo oscilaron entre 10485 m³s⁻¹ y 28082 m³s⁻¹, correspondiendo estos

valores a la etapa de post-recrecimiento, la media anual del año 1997 fue la más elevada. La velocidad de la corriente obtenida a través de un modelo de simulación fue baja, siendo la media de $0,002 \text{ m s}^{-1}$.

La profundidad simulada en este sitio presentó una escasa variación con una media anual de 9,83 m (Tabla 11).

La transparencia del agua varió entre 0,40 y 1,80 m, considerando todo el período de estudio. En 1995, se registró la media anual más elevada de 1,18 m. En 1997, al igual que en los sitios anteriores, la transparencia del agua fue menor, con una media anual de 0,73 m (Tabla 11).

La temperatura del agua presentó valores máximos más bajos en el primer año; a partir de 1995 se observó una tendencia al incremento de las temperaturas máximas acentuándose en el último año (Tabla 11). El pH del agua varió entre 7,00 y 7,60, con valores medios que superaron el punto neutro (Tabla 11). La conductividad eléctrica en esta estación de muestreo, alcanzó el mayor promedio anual durante 1995 ($44,87 \mu\text{S cm}^{-1}$), oscilando durante los cuatro años entre $35,00$ y $57,00 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Tabla 11).

La concentración de oxígeno disuelto fue alta durante todo el período de estudio variando entre $6,80$ y $11,70 \text{ mg l}^{-1}$ (Tabla 11). Las medias anuales fueron semejantes.

Tabla 11. Variables físicas y químicas registradas o simuladas para el sitio de E4-MI, correspondientes a las fechas de muestreo. X= media aritmética, DS= desviación estándar.

Variable/año	1994	1995	1996	1997
Altura hidrométrica (m)				
Mín - Máx	2,21-3,47	2,9-4,04	2,58-4,15	3,1-5,14
X - (DS)	2,71 (0,537)	3,30 (0,455)	3,08 (0,468)	4,01 (0,793)
Caudal (m³ s⁻¹)				
Mín - Máx	13100-16189	12266-18573	10485-28082	13592-25260
X - (DS)	14750 (1389,3)	14526 (2536,9)	14786 (5367,1)	186702 (4497,3)
Velocidad simulada (m s⁻¹)				
Mín - Máx	0,001-0,002	0,001-0,003	0,001-0,006	0,001-0,005
X - (DS)	0,002 (0,000)	0,002 (0,000)	0,002 (0,001)	0,003 (0,001)
Profundidad simulada (m)				
Mín - Máx	9,824-9,830	9,823-9,843	9,823-9,850	9,823-9,868
X - (DS)	9,83 (0,002)	9,83 (0,008)	9,83 (0,009)	9,84 (0,019)
Transparencia (m)				
Mín - Máx	0,80-1,60	0,80-1,70	0,40-1,80	0,45-1,20
X - (DS)	1,05 (0,369)	1,243 (0,299)	1,02 (0,505)	0,733 (0,260)
Temperatura del agua (°C)				
Mín - Máx	18,80-24,50	17,90-29,90	17,30-30,60	17,80-31,80
X - (DS)	22,22 (2,712)	24,71 (4,502)	23,38 (4,113)	24,54 (4,712)
pH (UpH)				
Mín - Máx	7,20-7,50	7,20-7,60	7,23-7,64	7,00-7,53
X - (DS)	7,35 (0,129)	7,39 (0,180)	7,48 (0,142)	7,34 (0,174)
Conductividad (µS cm⁻¹)				
Mín - Máx	41,00-45,00	40,00-54,00	36,00-48,00	35,00-57,00
X - (DS)	42,50 (1,732)	44,87 (4,673)	41,80 (3,966)	43,00 (6,536)
Oxígeno disuelto (mg l⁻¹)				
Mín - Máx	7,30-8,80	6,80-11,70	7,90-9,80	7,80-9,80
X - (DS)	8,05 (0,645)	8,49 (1,484)	8,59 (0,602)	8,50 (0,612)

6.1.5. Estación Puerto Valle

En este sitio de muestreo, se evidenció el cambio del nivel hidrométrico y caudal del río con el cierre de la presa de Yacyretá. En la etapa de pre-recrecimiento estudiada, correspondiente al año 1993, el nivel hidrométrico varió entre 1,55 y 2,44 m. Entre 1994 y 1995, período que correspondió al llenado de la presa, las medias anuales fueron de 2,49 y 3,31 m, respectivamente. En el año 1996, los niveles mínimos y

máximos variaron entre 2,71 y 3,62 m. En 1997, influenciado por el fenómeno del “El Niño”, se registraron niveles superiores oscilando entre 3,04 y 5,22 m (Tabla 12).

El caudal en esta estación de muestreo osciló entre $11035 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ y $25845 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, correspondiendo estos valores a las etapas de pre y post-recrecimiento respectivamente. La velocidad de la corriente obtenida a través de un modelo de simulación fue baja, donde las medias anuales variaron entre $0,001$ y $0,003 \text{ m s}^{-1}$.

La profundidad simulada en este sitio de muestreo fue semejante a E4-MI con una media de 9,80 m aproximadamente (Tabla 12).

La transparencia osciló entre 0,20 y 1,95 m, observándose el máximo promedio anual en 1994 que alcanzó los 0,97 m (Tabla 12).

Los valores máximos de temperatura del agua tendieron a aumentar con los años y en el último año, las temperaturas mínimas fueron menores (Tabla 12).

El pH del agua varió entre 6,35 y 7,80 UpH, con valores medios cercanos al punto neutro (Tabla 12).

La conductividad eléctrica en ésta estación de muestreo alcanzó el mayor promedio anual en 1995 ($52,63 \mu\text{S cm}^{-1}$), oscilando durante los cinco años entre 40,00 y $65,00 \mu\text{S cm}^{-1}$ (Tabla 12).

La concentración de oxígeno disuelto fue alta durante todo el período de estudio, variando entre 5,70 y $11,10 \text{ mg l}^{-1}$ (Tabla 12). Las medias anuales fueron semejantes, siendo más alta el último año.

Tabla 12. Variables físicas y químicas registradas o simuladas para el sitio de Puerto Valle, correspondientes a las fechas de muestreo. X= media aritmética, DS= desviación estándar.

Variable/año	1993	1994	1995	1996	1997
Altura hidrométrica (m)					
Mín – Máx	1,55-2,44	2,03-2,895	2,90-4,24	2,71-3,62	3,04-5,22
X - (DS)	2,03 (0,312)	2,49 (0,312)	3,32 (0,457)	3,21 (0,298)	3,99 (0,791)
Caudal (m³ s⁻¹)					
Mín – Máx	11035-15258	12047-22158	12308-19722	11237-16354	13199-25845
X - (DS)	13280 (1455,0)	15648 (3160,4)	14697 (2498,7)	14158 (1694,1)	18593 (4527,4)
Velocidad simulada (m s⁻¹)					
Mín – Máx	0,001-0,002	0,001-0,004	0,001-0,003	0,001-0,002	0,001-0,005
X - (DS)	0,001 (0,000)	0,002 (0,000)	0,002 (0,000)	0,002 (0,000)	0,003 (0,001)
Profundidad simulada (m)					
Mín – Máx	9,823-9,832	9,823-9,863	9,823-9,850	9,824-9,831	9,823-9,866
X - (DS)	9,83 (0,003)	9,83 (0,013)	9,83 (0,009)	9,83 (0,002)	9,84 (0,017)
Transparencia (m)					
Mín – Máx	0,35-1,20	0,20-1,95	0,60-1,10	0,50-1,20	0,50-1,90
X - (DS)	0,74 (0,265)	0,97 (0,499)	0,80 (0,170)	0,81 (0,255)	0,88 (0,512)
Temperatura del agua (°C)					
Mín – Máx	18,00-27,00	18,80-28,00	18,50-31,40	18,05-29,70	15,00-28,43
X - (DS)	21,83 (3,423)	24,31 (3,623)	24,13 (5,291)	24,39 (4,090)	22,05 (4,062)
pH (UpH)					
Mín - Máx	6,35-7,20	6,98-7,80	6,61-7,36	7,00-7,28	-
X - (DS)	6,91 (0,332)	7,23 (0,295)	7,15 (0,228)	7,09 (0,161)	-
Conductividad (µS cm⁻¹)					
Mín - Máx	43,00-50,00	41,00-65,00	46,50-58,00	40,00-49,80	46,10-57,70
X - (DS)	47,2 (2,588)	49,11 (7,070)	52,63 (3,272)	46,99 (2,868)	51,20 (4,261)
Oxígeno disuelto (mg l⁻¹)					
Mín - Máx	8,10-8,90	6,30-11,10	5,70-8,90	7,00-8,80	7,50-9,93
X - (DS)	8,52 (0,349)	7,825 (1,495)	7,328 (1,233)	8,00 (0,636)	8,72 (0,906)

6.1.6. Estación E4-C

El nivel hidrométrico en la estación de muestreo E4-C, presentó durante el primer año de llenado del embalse a cota 76 (1994), los menores registros oscilando entre 2,12 y 2,54 m con una media de 2,33 m. En 1995 y 1996, se registraron valores semejantes y algo más elevados. En el último año, el nivel hidrométrico fue superior al igual que en E4-MI (Tabla 13).

El caudal en esta estación durante los muestreos osciló entre 10547 y 25061 m³s⁻¹, correspondiendo estos valores a la etapa de post-recrecimiento, la media anual del año 1997 fue la más elevada. La velocidad de la corriente obtenida a través de un modelo de simulación fue baja, oscilando las medias anuales entre 0,099 y 0,130 m s⁻¹.

La profundidad simulada en este sitio de muestreo varió entre 10,53 y 10,78 m.

La transparencia del agua fue baja en el primer año de muestreo, no alcanzando el metro con una media anual de 0,60 m. Al igual que en otros sitios, en 1995, se registró una media anual más alta de 1,09 m y en los dos años posteriores se observó una tendencia a la disminución (Tabla 13).

La temperatura del agua presentó valores máximos menores y mínimos más elevados en el primer año. A partir de 1995 se comenzó a registrar una mayor amplitud térmica y una tendencia al incremento de las temperaturas máximas acentuándose en el último año (Tabla 13). El pH del agua varió entre 6,80 y 7,60, con valores medios que superaron el punto neutro (Tabla 13). La conductividad eléctrica en esta estación de muestreo alcanzó el mayor promedio anual durante 1995 (45,8 μS cm⁻¹), los años de estudios restantes no registraron grandes variaciones (Tabla 13). La concentración de oxígeno disuelto fue alta durante todo el período de estudio variando entre 7,6 y 9,9 mg l⁻¹ (Tabla 13). Las medias anuales fueron semejantes, con un incremento en el último año.

Tabla 13. Variables físicas y químicas registradas o simuladas para el sitio de E4 - C, correspondientes a las fechas de muestreo. X= media aritmética, DS= desviación estándar.

Variable/año	1994	1995	1996	1997
Altura hidrométrica (m)				
Mín - Máx	2,12-2,54	2,9-3,45	2,58-4,15	3,1-5,11
X - (DS)	2,33 (0,296)	3,09 (0,210)	3,12 (0,448)	3,99 (0,747)
Caudal (m³ s⁻¹)				
Mín - Máx	13100-13810	12266-18573	10547-19193	13592-25061
X - (DS)	13455 (502,04)	14538 (2546,9)	13593,7 (2486,2)	18600,3 (4216,1)
Velocidad simulada (m s⁻¹)				
Mín - Máx	0,10-0,10	0,09-0,13	0,08-0,14	0,10-0,16
X - (DS)	0,10 (0,003)	0,11 (0,016)	0,10 (0,015)	0,13 (0,024)
Profundidad simulada (m)				
Mín - Máx	10,54-10,55	10,53-10,63	10,53-10,65	10,54-10,78
X - (DS)	10,54 (0,005)	10,56 (0,042)	10,55 (0,036)	10,64 (0,091)
Transparencia (m)				
Mín - Máx	0,30-0,90	0,80-1,60	0,20-2,00	0,30-1,10
X - (DS)	0,60 (0,424)	1,09 (0,324)	0,96 (0,611)	0,74 (0,272)
Temperatura del agua (°C)				
Mín - Máx	21,00-24,30	17,90-28,80	16,30-28,20	18,40-28,90
X - (DS)	22,65 (2,333)	23,08 (4,831)	22,68 (3,955)	23,53 (3,893)
pH (UpH)				
Mín - Máx	7,30-7,30	7,30-7,60	6,99-7,55	6,80-7,52
X - (DS)	7,30 (0)	7,40 (0,141)	7,33 (0,176)	7,29 (0,231)
Conductividad (µS cm⁻¹)				
Mín - Máx	40,00-40,00	40,00-51,00	30,00-47,00	36,00-52,00
X - (DS)	40,00 (0)	45,80 (4,658)	40,36 (4,863)	41,83 (5,096)
Oxígeno disuelto (mg l⁻¹)				
Mín - Máx	7,90-8,80	7,60-9,40	7,70-9,60	7,60-9,90
X - (DS)	8,35 (0,636)	8,44 (0,832)	8,527 (0,627)	8,65 (0,643)

6.1.7. Estación E4-MD

En esta estación de muestreo el comportamiento hidrológico del río fue semejante al observado en E4–C, oscilando entre 2,12 y 5,14 m. (Tabla 14). El caudal osciló entre 10547 m³.s⁻¹ y 28082 m³.s⁻¹, correspondiendo estos valores a la etapa de post-recrecimiento, la media anual del año 1997 fue la más elevada. La velocidad de la

corriente obtenida a través de un modelo de simulación fue menor a E4–C, oscilando entre 0,04 y 0,07 m s⁻¹.

La variación de profundidad simulada en este sitio de muestreo fue mínima oscilando entre 9,25 y 9,55 m.

Las medias anuales de transparencia del agua, fueron semejantes en los tres primeros años, con una media anual de 1,00 m aproximadamente. En 1997, se registró una media más baja de 0,74 m (Tabla 14).

La temperatura del agua varió entre 16,30 y 29,70° C, en los cuatro años de estudio (Tabla 14).

El pH del agua varió entre 6,70 y 7,60 UpH, con valores medios que superaron el punto neutro (Tabla 14).

La conductividad eléctrica en esta estación de muestreo, fue superior en el período de pre-recrecimiento, con medias que oscilaron entre 44 y 45 $\mu\text{S cm}^{-1}$. En los dos años de post-recrecimiento se registraron medias anuales menores que variaron entre 40 y 42 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (Tabla 14).

La concentración de oxígeno disuelto fue alta durante todo el período de estudio variando entre 6,60 y 9,90 mg l⁻¹ (Tabla 14). Las medias anuales fueron semejantes con un leve incremento en los dos últimos años.

Tabla 14. Variables físicas y químicas registradas o simuladas para el sitio de E4-MD, correspondientes a las fechas de muestreo. X= media aritmética, DS= desviación estándar.

Variable/año	1994	1995	1996	1997
Altura hidrométrica (m)				
Mín - Máx	2,12-3,47	2,9-4,04	2,58-4,15	3,09-5,14
X - (DS)	2,78 (0,523)	3,31 (0,498)	3,11 (0,459)	4,06 (0,809)
Caudal (m³ s⁻¹)				
Mín - Máx	10615-16189	12266-18573	10547-28082	13555-25260
X - (DS)	14019,1-(2011,2)	14535,8 (2778,1)	14842,8 (5078,8)	18808,8 (4584,8)
Velocidad simulada (m s⁻¹)				
Mín - Máx	0,048-0,058	0,048-0,066	0,038-0,067	0,050-0,070
X - (DS)	0,05 (0,003)	0,05 (0,007)	0,05 (0,007)	0,06 (0,007)
Profundidad simulada (m)				
Mín - Máx	9,252-9,309	9,257-9,360	9,252-9,558	9,268-9,513
X - (DS)	9,28 (0,021)	9,29 (0,047)	9,30 (0,091)	9,37 (0,099)
Transparencia (m)				
Mín - Máx	0,50-1,60	0,65-1,50	0,40-2,00	0,30-1,20
X - (DS)	0,98 (0,435)	1,08 (0,369)	1,00 (0,558)	0,75 (0,251)
Temperatura del agua (°C)				
Mín - Máx	19,20-29,70	18,40-29,20	16,30-28,00	18,70-29,00
X - (DS)	23,33 (3,729)	24,76 (4,742)	22,81 (3,988)	23,67 (4,015)
pH (UpH)				
Mín - Máx	6,70-7,60	7,30-7,50	6,99-7,55	6,95-7,52
X - (DS)	7,23 (0,301)	7,42 (0,098)	7,35 (0,146)	7,27 (0,188)
Conductividad (µS cm⁻¹);				
Mín - Máx	40,00-52,00	40,50-54,00	30,00-46,00	36,00-54,00
X - (DS)	43,83 (4,708)	44,91 (4,943)	39,90 (4,614)	42,00 (5,592)
Oxígeno disuelto (mg l⁻¹) .				
Mín - Máx	7,20-9,30	6,60-8,70	7,60-9,60	7,50-9,90
X - (DS)	8,23 (0,826)	7,92 (0,847)	8,55 (0,625)	8,52 (0,703)

6.1.8. Estación E10

En esta estación de muestreo el comportamiento hidrológico del río fue semejante al observado en las otras estaciones del embalse, en 1996, el nivel hidrométrico fue menor oscilando entre 2,6 y 4,7 m. En 1997, se registraron valores más elevados, con una media anual de 4,11 m. El caudal medio anual fue de 13777 m³.s⁻¹ en 1996 y de 19256 m³.s⁻¹ en 1997 (Tabla 15).

La velocidad de la corriente obtenida a través de un modelo de simulación osciló entre 0,15 y 0,60 m s⁻¹.

La profundidad simulada en este sitio de muestreo alcanzó una media de 9,40 m aproximadamente en dos años de muestreos.

La transparencia del agua fue mayor en el primer año de muestreo, con una media anual de 1,02 m. En el segundo año (1997) se registraron valores menores, con una media anual de 0,72 m (Tabla 15).

La temperatura media anual del agua registrada en 1996 fue inferior a 1997 variando entre 22 y 24° C, respectivamente (Tabla 15).

El pH del agua varió entre 7,00 y 7,60 UpH, con valores medios que superaron el punto neutro (Tabla 15).

La conductividad eléctrica en esta estación de muestreo, registró una mayor variabilidad en 1997 oscilando entre 33 y 54 $\mu\text{S cm}^{-1}$, y una media anual superior a 1996 de 41,54 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (Tabla 15).

La concentración de oxígeno disuelto fue alta durante todo el período de estudio, variando entre 7,40 y 9,30 mg l^{-1} .

Tabla 15. Variables físicas y químicas registradas o simuladas para el sitio de E10, correspondientes a las fechas de muestreo. X= media aritmética, DS= desviación estándar.

Variable/año	1996	1997
Altura hidrométrica (m)		
Mín - Máx	2,60-4,37	3,05-5,03
X - (DS)	3,15 (0,507)	4,11 (0,799)
Caudal (m³ s⁻¹)		
Mín - Máx	10454-20486	13315-24577
X - (DS)	13777 (2848,1)	19256 (4522,5)
Velocidad simulada (m s⁻¹)		
Mín - Máx	0,149-0,456	0,223-0,600
X - (DS)	0,24 (0,087)	0,42 (0,152)
Profundidad simulada (m)		
Mín - Máx	9,39-9,42	9,39-9,43
X - (DS)	9,39 (0,009)	9,41 (0,019)
Transparencia (m)		
Mín - Máx	0,40-2,10	0,30-1,20
X - (DS)	1,02 (0,523)	0,72 (0,271)
Temperatura del agua (°C)		
Mín - Máx	16,50-27,50	17,80-30,20
X - (DS)	21,61 (3,771)	23,73 (4,338)
pH (UpH)		
Mín - Máx	7,19-7,66	7,00-7,40
X - (DS)	7,41 (0,154)	7,21 (0,153)
Conductividad (µS cm⁻¹)		
Mín - Máx	34,00-46,00	33,00-54,00
X - (DS)	39,30 (3,560)	41,54 (6,439)
Oxígeno disuelto (mg l⁻¹)		
Mín - Máx	7,00-9,30	7,40-9,30
X - (DS)	8,39 (0,741)	8,17 (0,601)

6.1.9 Estación Aguapey

En esta estación de muestreo el nivel hidrométrico del arroyo varió en 1996, entre 2,00 y 3,60 m. En 1997 alcanzó niveles claramente superiores oscilando entre 3,20 y 5,10 m. El caudal, como es de esperar, fue superior en el segundo año, alcanzando una media anual de 18610 m³ s⁻¹ (Tabla 16).

La velocidad de la corriente simulada fue mayor en el segundo año de muestreo, donde la media anual correspondió a 0,105 m s⁻¹.

La profundidad simulada en este sitio de muestreo no fue muy variable oscilando entre 4,70 y 4,90 m., al igual que la transparencia, variando entre 0,50 y 1,10 m.

La temperatura del agua presentó registros más bajos en el primer año de estudio, mientras que en el segundo año de muestreo (1997) las temperaturas fueron más elevadas oscilando entre 16,90 y 31,70° C (Tabla 16).

El pH del agua varió entre 6,60 y 7,70 UpH, con valores medios que superaron el punto neutro (Tabla 16).

La conductividad eléctrica en esta estación de muestreo osciló entre 9,00 y 41,00 $\mu\text{S cm}^{-1}$, la media anual fue superior en el primer año con 22,70 $\mu\text{S cm}^{-1}$ (Tabla 16).

La concentración de oxígeno disuelto fluctuó entre 6,00 y 9,10 mg l^{-1} .

Tabla 16. Variables físicas y químicas registradas o simuladas para el sitio de Aguapey, correspondientes a las fechas de muestreo. X= media aritmética, DS= desviación estándar.

Variable/año	1996	1997
Altura hidrométrica (m)		
Mín - Máx	2,00-3,59	3,22-5,14
X - (DS)	2,93 (0,465)	4,09 (0,715)
Caudal ($\text{m}^3 \text{s}^{-1}$)		
Mín - Máx	10699-19976	13555-25260
X - (DS)	13395 (2765,3)	18610 (4303,9)
Velocidad simulada (m s^{-1})		
Mín - Máx	0,05-0,11	0,06-0,17
X - (DS)	0,06 (0,020)	0,11 (0,040)
Profundidad simulada (m)		
Mín - Máx	4,68-4,822	4,71-4,92
X - (DS)	4,711 (0,043)	4,798 (0,080)
Transparencia (m)		
Mín - Máx	0,60-1,10	0,50-1,10
X - (DS)	0,84 (0,162)	0,879 (0,186)
Temperatura del agua (°C)		
Mín - Máx	14,40-31,00	16,90-31,70
X - (DS)	21,64 (5,156)	23,21 (4,972)
pH (UpH)		
Mín - Máx	6,64-7,45	6,80-7,76
X - (DS)	7,036 (0,244)	7,205 (0,308)
Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$)		
Mín - Máx	14,00-38,00	9,00-41,00
X - (DS)	22,7 (7,958)	18,66 (8,927)
Oxígeno disuelto (mg l^{-1})		
Mín - Máx	6,00-9,10	6,70-6,70
X - (DS)	7,58 (0,868)	--!

6.1.10. Estación Yacarey

En esta estación de muestreo el nivel hidrométrico del arroyo varió en 1996, entre 2,55 y 4,03 m y en 1997 alcanzó niveles superiores oscilando entre 3,18 y 5,00 m. El caudal como fue de esperar, fue superior en el segundo año, alcanzando una media anual de $18440 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ (Tabla 17).

La velocidad de la corriente también fue mayor en el segundo año con una media de $0,286 \text{ m s}^{-1}$.

La profundidad simulada en este sitio de muestreo varió entre 12,86 y 13,52 m.

La transparencia fue semejante en ambos años, con registros más elevados en 1997. La temperatura del agua presentó valores más bajos en el primer año de estudio, al igual que en el subembalse Aguapey, mientras que en el segundo año de muestreo (1997) se registraron temperaturas más elevadas oscilando entre 15,90 y 32,20° C (Tabla 17).

El pH del agua varió entre 7,03 y 7,61 UpH, con valores medios que superaron el punto neutro (Tabla 17).

La conductividad eléctrica en esta estación de muestreo, osciló entre 34,00 y 53,00 $\mu\text{S cm}^{-1}$, las medias anuales fueron semejantes en ambos años (Tabla 17).

La concentración de oxígeno disuelto fue alta durante todo el período de estudio variando entre 6,60 y 9,50 mg l^{-1} .

Tabla 17. Variables físicas y químicas registradas o simuladas para el sitio de Yacarey, correspondientes a las fechas de muestreo. X= media aritmética, DS= desviación estándar.

Variable/año	1996	1997
Altura hidrométrica (m)		
Mín - Máx	2,55-4,03	3,18-5,00
X - (DS)	3,07 (0,473)	4,06 (0,690)
Caudal (m³ s⁻¹)		
Mín - Máx	10378-18510	13555-24279
X - (DS)	13319 (2623,6)	18440 (4121,1)
Velocidad simulada (m s⁻¹)		
Mín - Máx	0,13-0,28	0,18-0,42
X - (DS)	0,18 (0,048)	0,29 (0,094)
Profundidad simulada (m)		
Mín - Máx	12,86-13,17	12,94-13,52
X - (DS)	12,95 (0,099)	13,19 (0,228)
Transparencia (m)		
Mín - Máx	0,30-0,55	0,30-0,70
X - (DS)	0,40 (0,075)	0,49 (0,106)
Temperatura del agua (°C)		
Mín - Máx	14,80-28,90	15,90-32,20
X - (DS)	21,61 (4,467)	23,02 (5,612)
pH (UpH)		
Mín - Máx	7,09-7,58	7,03-7,61
X - (DS)	7,36 (0,137)	7,37 (0,206)
Conductividad (µS cm⁻¹)		
Mín - Máx	34,00-46,00	26,00-53,00
X - (DS)	40,66 (4,358)	39,83 (7,755)
Oxígeno disuelto (mg l⁻¹)		
Mín - Máx	6,60-9,50	8,40-8,40
X - (DS)	8,20 (1,056)	---

6.3. Análisis canónico parcial de correspondencias (ACPC)

El ACPC se empleó para interpretar la relación existente entre las variables ambientales (hidro-limnológicas) y espaciales (coordenadas transformadas) con la abundancia relativa de especies del zoobentos en cada año, posterior al recrecimiento del embalse (1995, 1996, 1997). Todas las variables ambientales, salvo la fecha del año, fueron transformados a log (x+1). La obtención de variables espaciales se llevó a cabo de acuerdo al procedimiento descrito en la metodología.

Las variables ambientales seleccionadas en 1995 fueron fecha, temperatura, profundidad y velocidad de la corriente. La covariable espacial seleccionada fue X*Y. Los resultados se presentan en la Tabla 18-19 y Fig. 35. El modelo ajustado expresó el 14% de la varianza total y fue significativo. Los dos primeros ejes expresaron el

69% de la varianza explicada y fueron retenidos en el análisis. El primer eje representó la variación temporal de las muestras, expresadas por su asociación con la temperatura y la fecha del año, correspondiendo a los vectores de mayor longitud. El segundo eje representó principalmente un gradiente opuesto de velocidad simulada y profundidad, mostrando mayor longitud el vector de velocidad simulada.

Las muestras de los distintos sitios se dispusieron siguiendo una secuencia a partir de E2 en el extremo superior derecho con mayores velocidades de corriente y menor profundidad, seguido por E4-C, E4-MI, E4-MD, PV y NP, los cuales se van desplazando gradualmente hacia el cuadrante inferior izquierdo. Los taxa ligados a las estaciones más profundas y con menor velocidad de corriente fueron *Thienemaniella*, *Tanypodinae*, *Dero nivea*, *Hellobdella* sp. y *Mermithidae*. Los taxa mejor asociados a las mayores velocidades fueron *Nanocladius*, *Opistocysta serrata*, *Dero lodeni*, *Rheotanytarsus* y *Chironomus*.

El análisis espacial detallado para el año 1995 no se efectuó por haber sido retenida únicamente una variable.

Tabla 18. Resultados del análisis canónico de correspondencias para las cuatro variables ambientales y las 27 especies retenidas en 1995, empleando las covariables espaciales de la tabla 19.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalores (Eigenvalores)	0,104	0,064	0,047	0,027	1,741
Correlación especies-ambiente	0,815	0,715	0,661	0,543	
% acumulado de la varianza de especies	6,3	10,2	13,0	14,7	
% acumulado de la varianza de la relación especies-ambiente	43,1	69,3	88,8	100,0	
Total de los eigenvalores canónicos.					0,242 (13.9%)
Test de MonteCarlo					F=1,375 (P<0,0170)
Correlaciones inter-set entre las variables ambientales y los ejes canónicos					
Fecha	0,707	0,016	-0,316	-0,069	
Log de Velocidad	0,118	0,348	0,566	0,042	
Log de temperatura	0,704	0,284	0,144	0,117	
Profundidad	0,289	0,359	0,383	0,289	

Tabla 22. Resultados del análisis canónico de correspondencias para las cinco variables ambientales y las 33 especies retenidas en 1997, empleando las covariables espaciales de la tabla 23.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalores (Eigenvalores)	0,034	0,026	0,013	0,010	1.926
Correlación especies-ambiente	0,680	0,575	0,479	0,402	
% acumulado de la varianza de especies	2,3	4,1	5,0	5,0	
% acumulado de la varianza de la relación especies-ambiente	5,0	65,6	80,4	91,5	
Total de los eigenvalores canónicos.					0,090(4,67%)
Test de Monte Carlo					F= 1.329 (P= 0,014)
Correlaciones inter-set entre las variables ambientales y los ejes canónicos					
Fecha	-0,100	0,401	-0,318	-0,087	
Log de velocidad	0,076	-0,301	0,342	-0,112	
Log. De transparencia	0,601	-0,134	0,022	-0,059	
Log de temperatura	-0,105	0,4122	-0,245	-0,132	
Log. pH	-0,100	0,1455	0,1497	0,286	

El análisis espacial para el año 1997 indica un porcentaje explicado del 18% siendo significativo (Tabla 23 y Fig. 39). El primer y segundo eje expresan el 67% de la variación total. Al igual que el año anterior, el primer eje separa claramente en un extremo E4 - C y en el otro Yacarey, entre estos dos sitios se hallan los restantes sin un patrón definido. Estos sitios están asociados a un gradiente de latitud³, representado por un vector de longitud menor. El eje 2, muestra un gradiente opuesto en X e Y (longitud-latitud). Este ordenamiento ubica por un lado a los sitios E4 - C, E10, E4 - MD, E9 y Yacarey que están asociados a un menor valor en X, es decir que se disponen en la zona central del embalse y algo más próximos a la presa. Por su parte NP, E4 - MI y Aguapey se ubican en una posición intermedia, correspondiendo a muestras del embalse próximas pero más lejos de la corriente principal. E2 y PV, están asociados a un mayor valor de Y, es decir que se ubican más hacia el sur o más hacia la zona fluvial del embalse.

Sobre el eje 1 los taxa *Campsurus*, Gen B., *Tanytarsini* Género B, *Culicoides*, *Chaoborus* y *Chironomus* se encuentran en un extremo positivo y *Collembola*, *D lodeni*, *T. tubifex*, *Stenochironomus* y Mermithidae en el negativo. Estos taxa separan a las muestras de Yacarey del resto. En el eje 2 se ubican los taxa Género

B, Ostracoda, *Corbicula fluminea* y *Djalmabatista*, hacia el extremo positivo y *Brinkhurstia americana*, *Heleobia*, *Stenochironomus*, *Ampullaria*, y *H. adiastrata*, hacia el negativo. Estas taxa separan las muestras correspondientes al centro del embalse de las restantes.

Tabla 23. Resultados del análisis canónico de correspondencias para las ocho variables espaciales y las 33 especies retenidas en 1997, empleando las covariables ambientales de la tabla 22.

Ejes	1	2	3	4	Inercia Total
Autovalores (Eigenvalores)	0,150	0,089	0,040	0,033	1,926
Correlación especies-ambiente	0,821	0,812	0,695	0,572	
% acumulado de la varianza de especies	8,5	13,5	15,8	17,6	
% acumulado de la varianza de la relación especies-ambiente	42,0	67,0	78,3	87,5	
Total de los eigenvalores canónicos.					0,356(18,4)
Test de Monte Carlo					F= 3,679 (P< 0,001)
Correlaciones inter-set entre las variables ambientales y los ejes canónicos					
Longitud	2018	0,3945	0,3478	0,3411	
Latitud	-0,016	0,328	-0,103	0,103	
Lat2	-0,051	0,109	-0,068	-0,084	
Lon3	-0,023	-0,508	-0,509	-0,114	
Lat3	-0,071	-0,008	-0,051	-0,073	
Lat.lon	0,064	-0,204	-0,307	-0,310	
Lat.lon2	-0,006	-0,425	-0,427	-0,229	
Lat2.lon	-0,017	-0,250	-0,245	-0,267	

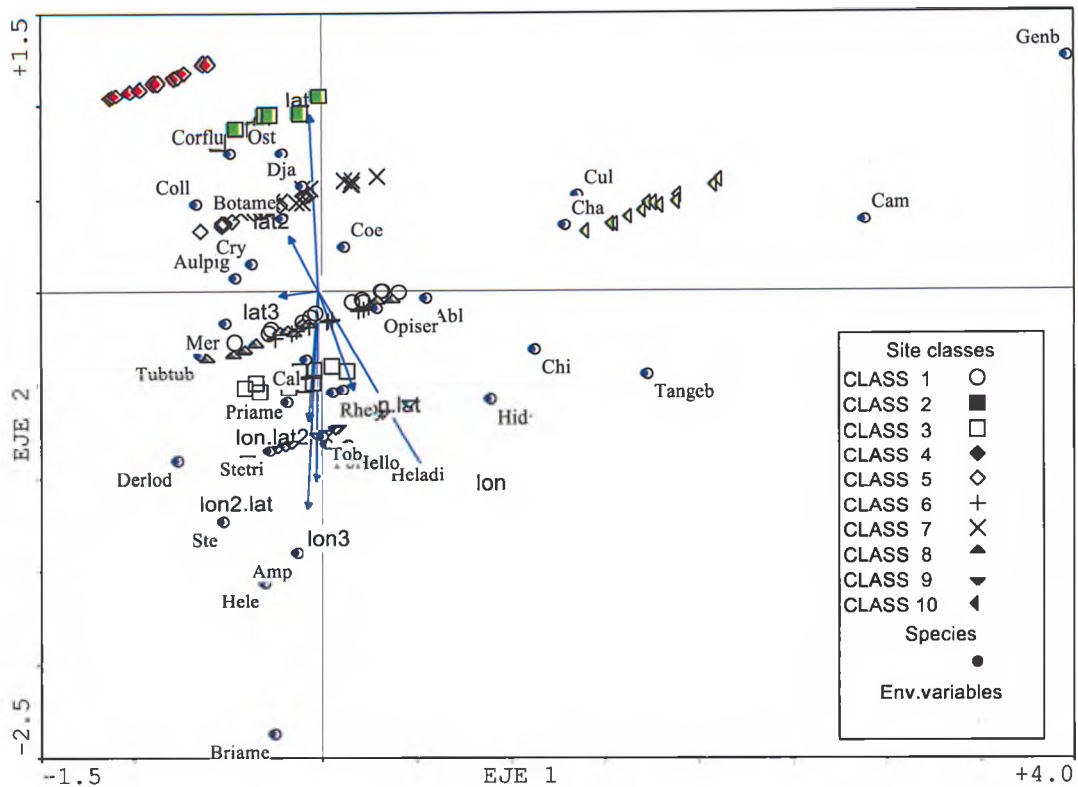


Figura 39. Resultados del análisis canónico de correspondencias de las variables espaciales seleccionadas en las distintas estaciones muestreadas (combinaciones lineales) y las 33 especies retenidas (*triplot*) para el año 1997.

6.2 Contribución de las variables ambientales y los patrones espaciales en la explicación de la estructura de la comunidad bentónica

6.2.1 Partición de la varianza total en el período de post-recrecimiento

Este análisis tuvo como objetivo determinar la importancia relativa de las variables ambientales en relación a las espaciales en la explicación de la estructura de la comunidad bentónica en los tres primeros años posteriores al recrecimiento del embalse. De este modo, se buscó dilucidar si los procesos de colonización del embalse estuvieron explicados por el ambiente, la disposición espacial a través de eventos históricos o de dispersión y colonización de nuevos ambientes, o si por el contrario fueron únicamente estocásticos, es decir, que reflejaron más bien un oportunismo de los invertebrados colonizadores que por azar llegaban a un lugar y ocupaban al máximo los recursos posibles impidiendo el establecimiento de otros.

El método de análisis empleado permite descomponer la variación total en una porción explicada únicamente por el ambiente, otra únicamente por el espacio, una variación común a ambos (correlación espacio-ambiente) y finalmente una proporción no explicada o debida a componentes aleatorios, no considerados o estocásticos. Se emplearon una serie de análisis canónicos de correspondencias (ACC) y análisis canónicos de correspondencias parciales (ACCP). La varianza total fue particionada de acuerdo a la metodología de Borcard *et al.* (1992).

Los resultados se presentan en la Tabla 24 y Fig. 40, discriminados para cada año de muestreo posterior al recrecimiento del embalse. Se observa que la varianza total explicada fue más baja el primer año (1995) y aumentó en los años subsiguientes (1996-1997), alcanzando un máximo de 26,7% en el último. La varianza común espacio-ambiente se mantuvo fluctuando dentro de valores relativamente bajos. Como se puede ver en la tabla 24 y la Fig. 40, existió una relación significativa entre la configuración espacial [E] y la composición de especies del bentos en los tres años de estudio. La componente espacial explicó el 5,3% para el primer año, el 13,4% para el segundo y el 22% para el tercero, resultando significativos los tres valores. Sin embargo, el efecto espacial puro [E | A] fue significativo únicamente para los dos últimos años, con el 12% y 18,4% respectivamente. Las variables ambientales [A] tuvieron una relación significativa con la composición de especies del bentos alcanzando un 17% para el primer año, 7,1% para el segundo y 8,3% para el tercero. Si bien el efecto ambiental puro [A | E] fue significativo en los tres años de estudio, éste mostró un comportamiento inverso al de las variables espaciales, disminuyendo acentuadamente hacia el final del período de estudio. (13,9 a 4,7%).

Tabla 24. Partición de la variancia (%) y el valor de p, de los datos del bentos en los tres años de estudio del embalse Yacretá.

	1995		1996		1997	
	Variancia explicada		Variancia explicada		Variancia explicada	
N especies	33					
N muestras						
Variación	%	P	%	P	%	P
[A + E]	19,1	0,01	19,2	0,010	26,7	0,010
[A]	17	0,010	7,1	0,010	8,3	0,010
[E]	5,3	0,030	13,4	0,010	22,0	0,010
[A E]	13,9	0,017	5,8	0,010	4,7	0,014
[E A]	2,1	0,610	12,0	0,010	18,4	0,010
[A∩E]	3,1	-	1,4	-	3,6	-
1- [A + E]	80,9	-	80,8	-	73,3	-

Nota: los componentes son: [A + E]: total de variación explicada por todas las variables espaciales y ambientales. [A]: variación explicada por las variables ambientales. [E]: variación explicada por las variables espaciales. [A|E] Variación ambiental pura, [E|A] variación espacial pura, [A∩E] varianza común espacial y ambiental y 1- [A + E] la variación no explicada.

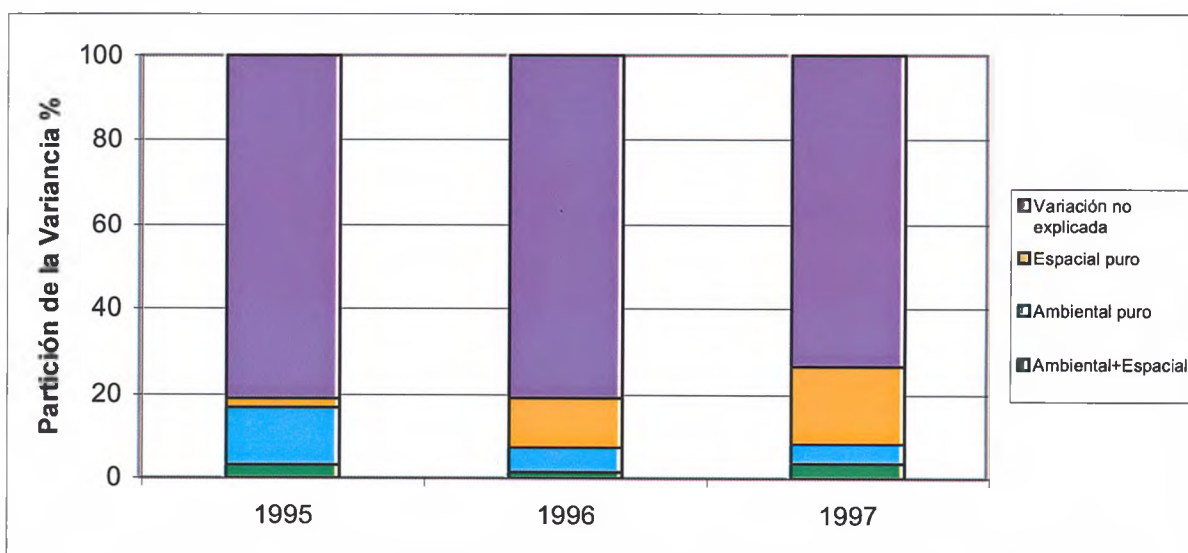


Figura 40. Partición de la variancia explicada (%) del los datos del bentos en los tres años de estudio. Se muestran cuatro componentes: Variación ambiental pura, variación espacial pura, la estructuración espacial teniendo en cuenta el componente ambiental y la variación no explicada.

6.2.2 Partición de la varianza total incluyendo el análisis de sedimento.

Este análisis se realizó con todas las muestras que contaban con el análisis de la composición granulométrica del sedimento, las cuales en este caso fueron incorporadas a las variables ambientales. Dado que la importancia del espacio puede deberse a una correlación con una variable ambiental desconocida, y teniendo en cuenta que el sedimento puede influenciar en cierto modo la estructura del bentos (ver Capítulo 4), en este análisis se busca determinar su importancia. Por otra parte, dado que las muestras de sedimento también incluyen el período de pre-recrecimiento, se pretende evaluar en forma conjunta la importancia del ambiente y el espacio a la largo de todo el período de estudio.

El método de análisis es el mismo que fuera descrito para el período de post-recrecimiento sin la contribución del sedimento.

Las variables ambientales retenidas en la selección paso a paso fueron arcilla, nivel hidrométrico, caudal, velocidad de la corriente simulada, transparencia, temperatura, conductividad y profundidad simulada. Los factores de inflación se mantuvieron siempre por debajo de 5. Las covariables espaciales seleccionadas fueron tres: X , X^3 , $X^2.Y$. En este caso el factor de inflación resultó más elevado, pero los niveles de probabilidad en la selección paso a paso fueron siempre inferiores a 0,010.

Los resultados se presentan en la Tabla 25. Se observa que la varianza total explicada fue de 25,9%. La varianza común espacio-ambiente fue baja. Como se puede ver en la Tabla 25 existió una relación significativa entre la configuración espacial [E] y la composición de especies del bentos. La componente espacial explicó el 10,1%, siendo éste valor significativo. El efecto espacial puro [E | A] también fue significativo, con el 7,3% explicado. Las variables ambientales [A] tuvieron una relación significativa con la fauna bentónica alcanzando un 18,6%. El efecto ambiental puro [A | E] fue significativo con un 15,6% explicado.

Tabla 25. Resultados de la partición de la varianza incluyendo todas las muestras con sedimento. Se incluyen 110 muestras y 30 taxa.

Variación	Variancia explicada (%)	P
[A + E]	25,9	0,0010
[A]	18,6	0,0010
[E]	10,1	0,0010
[A∩E]	15,6	0,0010
[E∩A]	7,3	0,0010
[A∩E]	3,0	
1- [A + E]	74,1	

De las variables relacionadas con el sustrato, únicamente la arcilla fue retenida en el análisis, entre otras que fueron retenidas en el análisis anterior (temperatura, velocidad de la corriente, conductividad, etc.). Igualmente, la varianza común espacio-ambiente no presentó diferencias con los años de post-recrecimiento. Ambos resultados demuestran que el incremento de la componente espacial pura es mayormente independiente del tipo de sedimento de fondo. Otro elemento importante a considerar es que en éste análisis se incluyeron muestras del período de pre-recrecimiento de los sitios PV y NP.

En concordancia con esto, se observa que la importancia de las variables ambientales es considerable, incluyéndose en este caso, el nivel hidrométrico y el caudal, que no habían sido incorporadas en el análisis de los años de post-recrecimiento. Resumiendo, los análisis en los que se incluyen sedimentos en pre y post-recrecimiento no difieren marcadamente de los de post-recrecimiento año por año y sin sedimentos, ya que en ambos casos la varianza común fue baja y la varianza no explicada fue alta. Además, la varianza espacial en este último análisis resultó intermedia entre los primeros y últimos años del post-recrecimiento, confirmando la tendencia observada.

CAPITULO 7

DISCUSIÓN

7. Discusión.

7.1 Distribución espacio temporal del zoobentos en el embalse de Yacyretá durante las primeras etapas de la colonización

La represa Yacyretá tiene una combinación de características muy particulares, que lo convierten en un sistema con pocos análogos en el mundo. Esta combinación resulta de los siguientes rasgos: embalse de llanura subtropical de gran superficie, escasa profundidad, bajo tiempo de retención del agua, régimen de paso, basamento basáltico y bajo nivel trófico (oligotrófico-mesotrófico). Además, es el último eslabón de una cadena de numerosos represamientos a lo largo del río Paraná y sus principales afluentes. Por lo tanto, no resulta una tarea fácil encuadrar a este embalse en el marco de los paradigmas generales que intentan explicar el funcionamiento de los sistemas fluviales o fluvio lacustres.

En tal sentido, existen varias teorías o modelos que describen el funcionamiento en el espacio de un sistema fluvial, como ser la de Vannote *et al.* (1980) con el concepto de continuo en ríos (RCC), comprendiendo a los de 1er a 9no orden, de acuerdo a la clasificación de Sthraler (1957). Esta teoría postula un funcionamiento ecológico a través de un gradiente de factores abióticos desde las cabeceras hasta la desembocadura, ejerciendo un control directo sobre las estrategias biológicas y la dinámica de los sistemas de ríos. Un potencial cambio en este paradigma, debido al efecto de la regulación de los ríos fue reconocido por Ward & Stanford (1983) a través del concepto de discontinuidad serial (SDC), en el cuál se enfatiza la discontinuidad de las características físicas y biológicas de un río como consecuencia del emplazamiento de las represas.

Más recientemente Barbosa *et al.* (1999) propusieron un nuevo concepto de continuo para ríos represados, denominado de embalses en cascada (*Cascading Reservoirs Continuum Concept, CRCC*), que sirve como base teórica para relacionar los procesos ecológicos interconectados en los sistemas de embalses encadenados. Estos sistemas provocan cambios significativos en el original continuo del río, alterando por ejemplo la heterogeneidad termal longitudinal, la conectividad espacial y la proporción de materia orgánica particulada fina y gruesa. Todos estos cambios afectan la estructura y distribución de la biota original, dependiendo de la

localización de la presa, el número de presas en la serie, la operación de las presas, etc. Este concepto ha sido demostrado recientemente en relación al fitoplancton a lo largo de los embalses en cascada del río Tieté (Barbosa *et al.* 1999) señalando claramente la influencia humana en dicho sistema fluvial. El río Tieté recibe masivos aportes cloacales no tratados de la ciudad de San Pablo, Brasil, constituyendo una importante fuente de carga orgánica, que ha provocado un rápido crecimiento en los últimos años de la eutrofización de los embalses, sobre todo en la parte alta de la cascada. El sistema de embalses encadenados favoreció el aumento de la diversidad aguas abajo debido al mejoramiento de la calidad del agua a lo largo del eje fluvio-lacustre (Barbosa *et al.* 1999).

En los embalses encadenados, tanto las alteraciones en la calidad del agua como en la composición y distribución de la biota son el resultado de las interacciones con los ecosistemas que lo rodean. Más aún y de acuerdo con Ward (1989) los sistemas de ríos interaccionan en sus tres dimensiones: lateralmente (canal –llanura de inundación); verticalmente (canal-acuífero) y longitudinalmente (canal-canal). En un sistema de cascada, es particularmente importante incluir en el análisis la dimensión lateral, ya que como consecuencia de la disminución del flujo, las zonas muertas de las márgenes pueden permitir una diversificación del hábitat, transformándose en una parte integral de los sistemas de cascadas y contribuyendo a la dinámica total a través de material alóctono y de áreas de depósito. En el embalse de Yacyretá este efecto sería más acentuado en los subembalses rurales (Aguapey, Yacarey), pero de menor importancia en el resto de los sitios debido a la gran superficie del embalse, unido al escaso desarrollo de la línea de costa.

Por otra parte, Barbosa *et al.* (1999), considera en el concepto de continuo de embalses en cascadas (CRCC) que los procesos biológicos dentro de un embalse particular son consecuencia de los cambios en el embalse que le precede. Dada la mayor distancia que separa a Yacyretá de las demás represas emplazadas aguas arriba, la influencia de éstas no es tan directa como la observada en los distintos sistemas señalados para el Brasil, aunque no escapa totalmente a los efectos que las mismas producen, ya sean de Itaipú o por el sistema de cascadas de represas del río Iguazú. Por ejemplo, la sobresaturación de gases generada por Itaipú alcanza en parte a Yacyretá durante las inundaciones (Meichtry de Zaburlín *et al.*, 2002).

Los resultados obtenidos por Callisto *et al.* (2005) sobre los efectos de las cadenas de embalses también tienden a confirmar las teorías del CRCC. En efecto, la comunidad bentónica a lo largo de las represas en el bajo río San Francisco, nordeste brasileño estudiadas por estos autores, mostraron un gradiente en su estructura en cuatro embalses, con aumento gradual de la diversidad y abundancia, hasta el tercer embalse. Posteriormente en la cuarta represa, se produjo una disminución de estas variables debido a un tipo de fondo menos estable y a un aumento de la influencia antrópica (Callisto *et al.*, 2005). A pesar de estas mejoras en la cadena de embalses los resultados de estos autores contrastan con los del presente estudio, ya que en Yacyretá se detectaron valores superiores de riqueza de especies, diversidad y uniformidad, revelando ambientes con mejor calidad del agua y otras condiciones más favorables para el desarrollo del bentos.

Por otra parte, Faria & Oliveira (1994), sostienen que los tributarios de los embalses también influyen sobre su composición, al constituirse en la principal fuente de materia orgánica particulada fina (FPOM), en comparación con las márgenes del embalse. El gran aporte de material fino de los tributarios favorece la colonización de organismos bentónicos con cuerpos vermiformes que estarían mejor adaptados para el aprovechamiento de esta fuente de alimento, como lo son las larvas de quironómidos y oligoquetos que dominaron la comunidad bentónica del río San Francisco junto a *Melanoides tuberculata* (Callisto *et al.*, 2005), molusco invasor resistente que prolifera en ambientes muy enriquecidos orgánicamente.

Los estudios realizados por Nogueira *et al.* (2005), en los embalses del río Paranapanema, importante tributario del río Paraná en territorio brasileño, revelaron grandes alteraciones en el régimen de flujo, características limnológicas y de organización de las comunidades bióticas a lo largo de la cuenca hidrográfica. Cuanto mayor es el volumen del embalse, mayor el tiempo de residencia del agua y la profundidad, más significativos se muestran los cambios en la columna de agua, tales como el desarrollo estacional de la estratificación térmica, la reducción del oxígeno en los estratos inferiores, la acentuada disminución de los sólidos en suspensión aguas abajo, con el incremento de la transparencia y la acumulación de nutrientes y materia orgánica en los sedimentos. La acumulación de calor a lo largo de la cascada de embalses también mostró ser una característica importante, con un aumento de la temperatura media en 5°C, que fue la diferencia entre el primer y

último embalse en verano y de 2,5°C, en invierno. Estos patrones también fueron observados por otros autores como Kimmel *et al.* (1990); Strakraba *et al.* (1993); Tundisi *et al.* (1993). Sobre el río Paranapanema se construyeron 8 represas en cascada cuya distancia de separación una de otra varió entre 21 y 94 kilómetros. La disminución de la abundancia del fitoplancton y zoobentos en el sentido cola de embalse-eje de presa, indica una interferencia negativa de los represamientos en la productividad biológica.

En razón de las características particulares de Yacyretá y el contexto del presente trabajo, resulta difícil enmarcar los resultados obtenidos dentro de algunas de estas teorías generales. Más adelante se discute con mayor detalle este tema, a la luz de los resultados obtenidos.

Las teorías mencionadas anteriormente hacen hincapié en los cambios espaciales a lo largo del continuo fluvial. En la presente tesis, se ha prestado particular atención a los cambios temporales a la escala de todo el embalse, para comprender los procesos de cambio en el post-recrecimiento y los patrones de ocupación de nuevos hábitats por la fauna bentónica. De acuerdo con Petts (1984), en los ríos regulados, para una mejor interpretación, se pueden distinguir tres órdenes de impacto de represas a lo largo del tiempo. Si bien esta serie de cambios fue elaborada para explicar los efectos aguas abajo de las represas, pueden hacerse extensivos a los correspondientes al embalse, teniendo en cuenta las naturales diferencias entre los tramos regulados y represados. El primer orden de impacto ocurre inmediatamente después del cierre de la presa, con la consecuente modificación del flujo de materia y energía, donde las primeras respuestas se ven reflejadas en el régimen de caudales y carga de sedimento, calidad del agua y plancton. El segundo orden de impacto corresponde a los cambios de la estructura del canal y la producción primaria (macrófitas, perifiton y composición del sustrato) causados por las modificaciones del primer orden de impacto y por los cambios en las condiciones locales del hábitat. Estos impactos pueden requerir entre uno y cien años para alcanzar un nuevo estado de equilibrio. El tercer orden de impacto refleja los cambios del primer y segundo orden donde principalmente los invertebrados y peces se ven afectados; estas repuestas pueden ocurrir con un retraso en el tiempo

importante, dependiendo de la capacidad de respuesta de la biota a los cambios en el ambiente físico.

Por otra parte, Petts (1984) analiza la estabilidad y elasticidad de las comunidades en diferentes momentos luego de establecido el represamiento. Homologando las respuestas con muchos otros sistemas conocidos, postula que inmediatamente después del cambio, y hasta que se establezca un nuevo equilibrio, el sistema oscilará de manera más acentuada que lo habitual, estabilizándose gradualmente las condiciones con el paso del tiempo.

En respuesta a los cambios ocurridos durante el primer año de la etapa de post-recrecimiento de la represa de Yacyretá, el fitoplancton presentó valores medios más elevados en el número, densidad y diversidad de especies que lo observado en el período previo (1993-1994) (Meichtry de Zaburlín, 1999). Las comunidades planctónicas presentaron cambios en la composición y dominancia de algas de pequeño tamaño (Cryptophyceae) en reemplazo de las diatomeas. El zooplancton también registró un aumento de la densidad y riqueza de especies con un incremento de la proporción de los microcrustáceos (Meichtry *et al.*, 2001). Tales modificaciones confirman la rápida capacidad de respuesta del plancton a las modificaciones impuestas por el represamiento, favorecidas por la alta tasa de renovación del embalse.

Con respecto a la comunidad bentónica, es de esperar que la estructura de la misma sea determinada en primer lugar por aquella que puede colonizar rápidamente los ambientes modificados, a partir de otros con similares características a las impuestas por el represamiento. Se han podido establecer asociaciones de organismos bentónicos semejantes cuando las características físicas y químicas del agua y del substrato son comparables (Marchese & E. de Drago, 1992 y Marchese *et al.*, 2002). La estructura y composición de la comunidad bentónica en el Paraná Superior y en el Paraná Medio, comparten ciertas características como la existencia de una llanura de inundación, además del flujo de agua, y de un consecuente tipo de sustrato, la frecuencia y magnitud de los pulsos de inundación, entre otros. Por lo tanto, la composición faunística de los ambientes de sedimentación del cauce del río y la planicie aluvial debe ser tenida en cuenta pues representa una de las fuentes primarias de colonización del embalse, al

cambiar sus características predominantemente erosivas por otras más sedimentarias. Por esta razón, se postuló como hipótesis en esta tesis, que en el embalse se instalarían especies típicas de ambientes permanentes de corriente lenta o completamente calmos, propias de fondo de grano fino, tales como las grandes lagunas de la planicie aluvial, y los brazo laterales del río. La velocidad de este cambio estará regulada por la marcha de los procesos físicos de transporte y sedimentación que determinarán las características locales del hábitat en cada sector del embalse.

La planicie aluvial del río Paraná es rica en especies de ambientes de sedimentación. Por ejemplo, en el río Paraná Superior, se hallaron 80 taxa, distribuidos en lagunas de inundación, canales y ríos, donde pudo encontrarse mayor riqueza de especies entre los insectos (quironómidos) y los oligoquetos. De ese total, el mayor número fue hallado en el río Baía (Higuti *et al.*, 1993; Takeda *et al.*, 1997).

Estudios previos a la construcción de la represa llevados a cabo por Varela (1977) y Varela & Bechara (1979) en el tramo comprendido entre Corpus e Itá Ibaíté, registraron una estructura bentónica representada principalmente por familias de Oligoquetos, Enchytraeidae, Tubificidae y Haplotaxidae y en menor medida por quironómidos en Ituzaingó en sustrato con predominio de arena. Las variaciones de densidad en el tiempo fueron amplias, oscilando entre 23.000 ind.m⁻² y 121.000 ind.m⁻² durante el año 1977. Los muestreos en zonas con fondos rocosos presentaron dificultades como los que predominaron en Corpus, en 1979, razón por la cual se muestrearon zonas remansadas con fondo limosos y abundante detrito vegetal donde dominaron los nemátodos con más de 16000 ind.m⁻², seguidos por Opistocystidae, Tubificidae y Naididae.

También Paggi *et al.* (1998), realizaron estudios previos al cierre de la presa Yacyretá entre los años comprendidos entre 1992 y 1994 y donde algunos sitios fueron coincidentes a nuestros análisis como Nemesio Parma, Posadas, Puerto Valle, también muestrearon entre las islas Talavera y Yacyretá y aguas abajo de la presa en Itatí, Corrientes. En este trabajo se analizó las diferencias espaciales y temporales de la densidad de la comunidad bentónica, vinculándola al tipo de sustrato y distinguiendo la fauna proveniente del canal del río y riberas. Si bien los grupos componentes de la biota fueron coincidentes con este estudio las densidades

obtenidas alcanzaron un rango claramente superior oscilando según los grupos entre 2.500 y 30.000 ind.m⁻².

Por otra parte, aguas abajo de la confluencia del río Paraguay con el Paraná, Bechara y Andreani (1989) y Bechara (1996), observaron que el bentos de lagunas con variable cobertura de *Eichhornia crassipes* en el valle de inundación, a la altura de la ciudad de Corrientes, estuvo sujeto a los cambios de la dinámica del río y a las limitaciones provocadas por la vegetación flotante (como la disponibilidad de oxígeno y materia orgánica del fondo) condicionando los cambios cuali – cuantitativos de la macrofauna. En estos estudios, se atribuyó a la fauna asociada a las raíces de la vegetación flotante como una fuente de colonización de la comunidad del fondo debido a la rápida respuesta de esta última a los cambios de las condiciones físicas y químicas del ambiente. A su vez, Poi de Neiff & Bruquetas (en Bechara & Andreani, 1989), reconocieron especies típicas de áreas palustres en raíces de la vegetación flotante arrastradas por la inundación.

Más hacia el sur, Marchese & E. de Drago (1992) y Marchese *et al.* (2002) en el tramo inferior del Paraná Medio, analizaron la relación de la estructura y abundancia de la comunidad bentónica con las variables físicas y químicas, reconociendo especies o asociaciones que describen los diferentes ambientes en sentido tanto longitudinal como transversal, hallando una mayor riqueza y diversidad en un gradiente transversal a medida que la transecta se aleja del canal principal.

Teniendo en cuenta los diferentes análisis de abundancia y composición de los grandes grupos taxonómicos del zoobentos del presente estudio, puede afirmarse que en la etapa de pre-recrecimiento, en las estaciones de Nemesio Parma y Puerto Valle (1993–1994), no se observaron cambios acentuados en las densidades totales o en la composición de especies. Sin embargo, en la etapa de post-recrecimiento, se registraron importantes modificaciones en la composición y porcentajes de participación de los principales grupos de la biota, reflejando una comunidad en etapa de colonización de nuevos hábitats. En la estación de Nemesio Parma ubicada en la entrada del embalse, la respuesta a los cambios ligados a las modificaciones en el flujo del agua por el represamiento, fue más lenta que en Puerto Valle, ubicada en la zona de embalse. En ambas se observó una disminución en la abundancia total, pasando a dominar los oligoquetos. La importancia relativa

de los otros grupos, como ser insectos y moluscos decreció en forma notoria en estos sitios luego del post-recrecimiento.

Del resto de los sitios se cuenta con datos en etapa post-recrecimiento para distintos años (1995-1997), los cuales se emplearon para interpretar los patrones de variación espacial y temporal en la totalidad del embalse durante las primeras etapas de la colonización. En todos los casos, se analizaron la abundancia total y de los principales taxa, la diversidad y la estructura de la comunidad.

Las mayores abundancias promedio anuales se registraron en la zona de embalse o lacustre, observándose una cierta tendencia a la disminución de esta variable con el paso del tiempo en la mayoría de los sitios. La comunidad bentónica estuvo representada principalmente por tres grandes grupos taxonómicos: oligoquetos, moluscos e insectos. En las estaciones de la margen izquierda se observó dominancia de oligoquetos seguidos por insectos. Los moluscos fueron abundantes en los sitios de muestreo de la zona de embalse, dominando en muchos casos la comunidad. En los subembalses, adquirieron importancia los insectos, dominantes en el arroyo Yacarey; en el arroyo Aguapey fueron importantes tanto los insectos como los oligoquetos. Por lo tanto, como se esperaba originalmente, la mayor parte de la comunidad bentónica del embalse fue poblada a partir de los colonizadores provenientes de zonas con sedimento fino y escasa corriente, como remansos y lagunas, que fueron cubiertos e interconectados por la masa de agua luego del aumento del nivel hidrométrico.

No se observó una marcada estacionalidad en la diversidad, abundancia y composición en la mayoría de los sitios muestreado. En efecto, del análisis de las variaciones mensuales se pudo observar que en las estaciones de NP y PV las abundancias totales y los patrones de variación temporal fueron muy similares en la etapa de pre-recrecimiento. Asimismo, los sitios ubicados en el embalse mantuvieron patrones de variación temporal similares, sobre todo en la primera mitad de la etapa de post-recrecimiento, con altas densidades que luego tendieron a disminuir. En los arroyos donde se formaron subembalses (Yacarey y Aguapey) se

detectó una tendencia al aumento de las densidades mensuales con el paso del tiempo.

Las variaciones del índice de diversidad de Shannon (H') en el área de estudio estuvieron comprendidas entre 0 y 2 bits en la mayoría de las muestras. No se observaron tendencias al aumento o disminución en las estaciones ubicadas a mayor distancia aguas arriba de la presa, sin embargo en los sitios con fondos inestables como los ubicados en el cauce principal del antiguo río y en E4-MD se observó una tendencia a la disminución del índice. En cambio, en las estaciones con mayor sedimentación como las ubicadas en el centro del embalse, PV, Yacarey y E10 la diversidad tendió a aumentar con el tiempo.

En ningún sitio de muestreo se detectó una estacionalidad marcada en los patrones temporales de diversidad. Sin embargo, en algunos sitios se registraron ciertos ciclos estacionales, pero sin un patrón definido, ya que los máximos valores correspondieron generalmente a diferentes estaciones del año. Estas oscilaciones de la diversidad, vinculadas directamente con el número de especies, podrían estar relacionadas con las fechas en que se efectuaron los muestreos y al período de emergencia de insectos con fase adulta fuera del agua. Los valores de uniformidad fueron más estables en los sitios ubicados en la zona fluvial y en la de transición, mientras que en las zonas del embalse propiamente dicho fueron más inestables, sugiriendo un mayor grado de afectación de estos sitios en relación con el cambio producido por el represamiento.

En lo que respecta a la estructura de la comunidad bentónica, ésta fue analizada a través de las variaciones espacio-temporales en la abundancia relativa de las especies. En NP y PV, tales variaciones se vieron reflejadas en el análisis de correspondencias destendenciado (ACD). En el período de post-recrecimiento, el efecto del embalse tendió a unificar las respuestas de la comunidad en ambos sitios. Esto se observa en el diagrama de dispersión, donde la mayor variabilidad de las muestras a lo largo del eje 1 de correspondencias, señala con claridad una convergencia entre ambos sitios, que se hallaban diferenciados en la etapa de pre-recrecimiento.

Los cambios en la comunidad en NP y PV pueden interpretarse con certeza a partir del ACD, analizando las especies asociadas a las muestras en las etapas de

pre y post-recrecimiento. En líneas generales, en el post-recrecimiento los cambios representaron un aumento de oligoquetos, quironómidos depredadores y de un bivalvo invasor (*Corbicula fluminea*). Analizando con mayor detalle, se aprecia que ciertos taxones se ubicaron en el cuadrante superior derecho. Estos correspondieron en su mayoría a muestras pertenecientes a PV durante el pre-represamiento, y a taxones típicos de ambientes lóticos erosivos con fondo de canto rodado y arena. Tal es el caso de los géneros *Potamolithus*, *Rheotanytarsus* y *Cricotopus*. En el cuadrante inferior derecho, se ordenaron las muestras de NP en pre-represamiento, con taxones típicos de ambientes francamente arenosos, como *Narapa bonettoi* y *Polypedilum* sp. (Varela et al., 1983; Takeda et al., 1997). En los cuadrantes ubicados a la izquierda, correspondientes a la etapa de post-recrecimiento, se apreció un aumento marcado de los taxones de oligoquetos típicos de ambientes de sedimentación como *Dero borelli*, *Aulodrilus pigueti* y *Stephensoniana trivandrana*. En el cuadrante superior izquierdo, se ubicaron también algunos quironómidos depredadores de oligoquetos, como *Ablabesmyia* y *Coelotanypus*, en tanto que en el inferior izquierdo aparecieron hirudíneos (*Helobdella* spp.) que posiblemente depreden también sobre oligoquetos.

Durante el período de colonización de nuevos hábitat en la etapa de post-recrecimiento, las respuestas de la comunidad fueron diferentes de acuerdo a la zonación dentro del embalse. En las estaciones de la zona lacustre del centro y márgenes derecha e izquierda, la comunidad presentó un comportamiento cíclico, evidenciado por un desplazamiento de las coordenadas de las muestras de izquierda a derecha en 1994 y 1995, invirtiéndose el sentido entre 1996 y 1997. El sitio E10, más próximo a la presa, presentó una dispersión diferente y menos estable que los sitios restantes. Los tributarios respondieron al efecto del represamiento de manera similar al sitio E9, ubicado en la zona de transición, región donde se produce el gradiente más marcado en la disminución del flujo del agua. En estos sitios se observó un patrón temporal unidireccional similar, aunque no se pudo dilucidar si existió una componente cíclica, porque se contaba con muestras para solo dos años (1996-1997). Por último, en E2 y NP, ubicados en la zona fluvial, se apreció una tendencia unidireccional mejor definida desde 1994 a 1997, reflejada por un desplazamiento de las muestras de derecha a izquierda en el gradiente del primer eje de correspondencias.

A partir del análisis del ACD en la etapa de post-recrecimiento, considerando las muestras de todas los sitios, se apreció que un elevado número de taxones se ubicó en el cuadrante superior derecho, siendo principalmente insectos como ser Genero B (*Chironomidae*), *Culicoides*, *Nanocladius*, *Rheotanytarsus* y *Campsurus*, correspondiendo a muestras ubicadas en la margen izquierda del embalse, con tendencia a desplazarse en el tiempo hacia el centro del diagrama, sugiriendo respuestas más tardías a las nuevas condiciones. Tanto en la estación de transición como en el tributario Yacarey se observó una distribución temporal con tendencia a la disminución de oligoquetos y a un aumento de insectos como *Cryptochironomus* sp. y *Djalmabatista* sp. En el arroyo Aguapey, su escasa dispersión en el diagrama de los dos primeros ejes, sugirió una composición equilibrada de oligoquetos, moluscos e insectos. Este mismo patrón se observó en E9 y E10, pero con mayor grado de dispersión.

Como se mencionara al principio de este capítulo, dadas las características del embalse de Yacyretá y el tipo de estudio encarado en la presente tesis, resulta difícil hallar otros represamientos que sea comparables. Si bien existe un gran número de publicaciones sobre las comunidades bentónicas de ríos represados, éstos reflejan en su mayoría condiciones muy diferentes al ambiente que nos ocupa, como prolongados períodos de muy bajas temperaturas, estratificación térmica, escaso caudal, tipo de descarga del embalse (hipolimnion) y en algunos casos con fauna reófila comparable a los arroyos tributarios del Alto Paraná.

Para clasificar un embalse se debe considerar varios factores como magnitud, hidrología, geomorfología, biota, utilización, funcionamiento etc. Sin embargo actualmente aún no está acordada una clasificación universal debido a las diferencias climáticas regionales, a la hidrología y al desarrollo económico (Mwaura *et al.*, 2002). Por esta razón se procede a analizar los resultados de otros embalses del mundo, en función de su ubicación geográfica a escala continental.

En Estados Unidos, en el embalse de Ohio, eutrofizado y con zonas anóxicas (Devine & Vanni, 2002), los grupos dominantes fueron quironómidos, caobóridos y oligoquetos, alcanzando todos muy altas densidades. En este trabajo se remarca la importancia que tendrían los invertebrados bentónicos de los embalses en el reciclado de nitrógeno y fósforo, particularmente en sitios anóxicos. La represa de Pawnee de Nebraska, posee cortos períodos de anoxia en el fondo (Popp &

Hoagland, 1995). Al comparar los autores las características del bentos entre 1968-70 y 1991-1992, observaron la desaparición de 8 taxa de invertebrados, incluyendo moluscos esféricos. La composición de la fauna mostró un neto predominio de oligoquetos, caobóridos y quironómidos que constituyeron el 90% de la densidad y la biomasa totales.

Se cuentan además, los numerosos embalses construidos en U.S.S.R, de los cuales 14, son mayores a 100.000 ha y donde además de pertenecer a zonas muy diferentes a la del presente estudio, los estudios de la comunidad bentónica son de carácter general no así los referentes a comunidades planctónicas e ícticas (Pirozhnikov & Miroshnichenko, 1966). Por otra parte, los embalses pertenecientes al sistema del Volga como Gorky y Cheboksary, se presentaron contaminados por petróleo (Litvinov *et al.*, 2004). El embalse Rybinskoye tuvo una muy baja tasa de renovación, con un sustrato desfavorable para el desarrollo de la fauna bentónica, constituido principalmente por lignina. En la opinión de estos últimos autores, las características locales del sustrato figuran entre los factores más importantes en la explicación de la estructura de la fauna bentónica.

En un estudio del bentos de los embalses españoles, Prat (1980) señala el predominio marcado de oligoquetos y quironómidos, en tanto que los moluscos resultaron escasos en todas las muestras.

En la India, los embalses tienen como principal objetivo el almacenamiento de agua debido a las escasas precipitaciones anuales, comprendiendo en su mayoría áreas desérticas y semidesérticas (Sugunan, 2000). En todos estos sistemas se observó un marcado predominio de quironómidos, seguidos de moluscos gasterópodos y oligoquetos. De acuerdo a este autor, las condiciones locales de cada embalse resultaron ser más importantes que los grandes patrones climáticos en la determinación de la densidad y composición de la fauna bentónica.

En África, muchos estudios de biodiversidad corresponden a embalses tropicales de pequeño tamaño como los realizados en ocho represas pequeñas (0,065 – 0,249 km²) pertenecientes al Valle del Rift al este de Kenia (Mwaura *et al.*, 2002). Estos embalses también revelan una mayor abundancia de oligoquetos y quironómidos, pero en general con baja biodiversidad (18 especies), que tendió a aumentar durante los períodos lluviosos. Otros estudios de embalses en este continente han puesto de

manifiesto la gran abundancia de bivalvos y su potencial para su explotación comercial (FAO, 1984).

En la búsqueda de similitudes y diferencias entre Yacyretá y otros embalses semejantes del mundo, los que presentan mayores afinidades funcionales y faunísticas son aquellos ubicados en territorio brasilero, tanto la cuenca del Paraná y sus principales tributarios como el río San Francisco.

En los grandes embalses oligotróficos del Alto Paranapanema, la comunidad bentónica presentó mayor riqueza y diversidad en trechos de la cuenca en que prevalecían condiciones lóxicas, como la desembocadura de tributarios y en embalses de menor profundidad y tiempo de retención del agua (región del medio del Paranapanema), favoreciendo la colonización de la fauna con formación de diversos microhábitats, manteniendo elevadas concentraciones de oxígeno disuelto en la interfase agua-sedimento (Nogueira *et al.*, 2005). Estas últimas características son más semejantes a las observadas en el embalse de Yacyretá.

En los estudios realizados en los embalses en cascadas sobre el río Paranapanema, no fue detectado un patrón de distribución estacional de las especies pero en cambio se atribuyó mayor importancia a las variaciones de hábitat sobre la distribución de los organismos. Fueron identificados 96 taxa en la fauna zoobentónica del río Paranapanema, donde al igual que en el embalse Yacyretá, los insectos, oligoquetos y moluscos resultaron ser los de mayor riqueza de especies y abundancia (Nogueira *et al.*, 2005).

En el mismo sistema fluvial se llevó a cabo un estudio de la comunidad bentónica en el complejo Canoas I y II, durante las fases de pre y post recrecimiento (Moreira dos Santos *et al.*, 2005). Se trata de represas de mucho menor porte que Yacyretá (menores de 32 km²), con períodos marcados de lluvias y sequías y con bajo tiempo de residencia del agua (entre 5 y 7 días), donde se identificaron un total de 20 taxa, siendo los grupos más frecuentes y abundantes los quironómidos, oligoquetos, ostrácodos y bivalvos. En la etapa de pre-recrecimiento, los ostrácodos fueron el grupo con mayor frecuencia relativa en ambas represas mientras que en post-recrecimiento, los bivalvos fueron los más importantes en Canoas I y los quironómidos en Canoas II. En el período de post-recrecimiento, si bien en términos generales tanto la riqueza como las densidades totales se vieron reducidas, hubo

sitios de muestreo donde la riqueza se vio incrementada y en otras se mantuvo igual en las dos fases.

Los estudios de evaluación de impacto sobre la comunidad bentónica por la construcción de la represa de Mogi-Guaçu (SP) (Brandimarte *et al.*, 1999) revelaron inicialmente una etapa de desestabilización de la comunidad con cambios en su estructura. Un año después se observó una recuperación de la fauna (dominada por grupos característicos de ambientes con flujo más léntico) en la etapa de post-recrecimiento aguas arriba del embalse. Aguas abajo se determinó una sensible reducción numérica de la comunidad. Estos cambios fueron asociados por los autores a las modificaciones en el flujo del agua, que con la reducción de la corriente, permitieron una mayor tasa de sedimentación en el embalse disminuyendo el transporte aguas abajo, con la consecuente reducción de las fuentes de alimento.

El predominio de oligoquetos, quironómidos y moluscos, parece un rasgo característico de los embalses tropicales o subtropicales, en tanto que los embalses más fríos muestran predominio de quironómidos y otros insectos, conjuntamente con oligoquetos, a la vez que una escasa contribución de moluscos. A continuación se exploran los posibles factores determinantes de tal composición y su variabilidad espacio-temporal.

7.2 Composición granulométrica del sedimento del fondo y su relación con la estructura de la fauna bentónica

Es indudable que gran parte de los cambios ocurridos en la fauna bentónica pueden intuitivamente asociarse a las modificaciones de flujo y el consecuente cambio en las tasas de sedimentación-erosión, que repercuten directamente sobre el microhábitat bentónico. Numerosos estudios dan cuenta de esta relación.

Stevaux & Takeda (2002), vincularon las características de la comunidad bentónica con los procesos geomorfológicos del fondo de los cuerpos de agua. De acuerdo a estos autores, la densidad del bentos estaría controlada por la estabilidad del lecho y la diversidad por el tamaño de las partículas del sedimento. En el ambiente que nos ocupa, durante un período de continuos cambios hidráulicos y

sedimentológicos del río debido al llenado de la presa, estas dos propiedades del sustrato se vieron modificadas.

Los conceptos sobre la estabilidad de los ecosistemas de ríos y arroyos sugieren que la resiliencia de estos, luego de una perturbación, está directamente ligada a las respuestas de los grupos *r* estrategas. Gurtz & Wallace (1984), sostienen que el sustrato constituye un factor sustancial en la respuesta de los invertebrados al disturbio, comprobando que los grandes bloques generan respuestas positivas de muchos grupos, en tanto que éstas son negativas en sustratos con partículas más pequeñas, relacionando de este modo la estabilidad biológica con la estabilidad física.

Teniendo en cuenta la ubicación de las diferentes estaciones de muestreo a lo largo del eje longitudinal del embalse, observamos que en las situadas en la zona lítica o fluvial como E2 y Nemesio Parma, el efecto embalse actuó incrementando las fracciones finas tales como la materia orgánica particulada, arcilla y limo, en detrimento de la fracción de arena.

En la zona de transición (E9) no se observaron tendencias a aumentos o disminución de sus componentes granulométricos a partir de 1996, predominando la arena en algunos meses y limo, arcilla y materia orgánica en otros, alcanzando estos tres últimos porcentajes más altos que en otros sitios de muestreo. Por esta razón, puede suponerse que a partir de 1994, cuando se produjo el recrecimiento del embalse, la granulometría pasó de ser arenosa a franca o limo-arcillosa y se mantuvo más o menos constante con tales características el resto del período de estudio. De este modo, podemos suponer que hubo un incremento en la porción de clastos finos en las zonas denominada lítica y de transición, por lo que en realidad todas deberían considerarse como pertenecientes a la zona de transición de acuerdo a la clasificación de Thorton (1990). La verdadera zona lítica del Embalse de Yacyretá se ubicaría aguas arriba de la localidad de Posadas, donde aún predominan condiciones típicas del Rhytron (Peso, obs. pers.).

La zona lacustre o de embalse, presentó un predominio de arena en la mayoría de las estaciones de muestreo sobre todo en la etapa de pre-recrecimiento y en los primeros meses de post-recrecimiento. Posteriormente, se observó un aumento de las fracciones de limo, arcilla y materia orgánica con la subsiguiente disminución de

la proporción de arena. En los últimos meses de análisis se detectó una tendencia cíclica, con el aumento de la fracción de arena en Puerto Valle, E4-MI y E4-C. Es de remarcar que durante estos meses se inició un aumento sostenido del caudal del río en relación con el fenómeno climático de El Niño, lo cual podría haber producido una mayor erosión del fondo, incrementando las fracciones más gruesas por efecto de lavado del limo y arcilla.

Los subembalses no guardaron semejanzas entre sí, ya que el arroyo Aguapey se caracterizó por tener un predominio de arena con escasas proporciones de las demás fracciones. El arroyo Yacarey presentó un sustrato más heterogéneo conformado principalmente por arena y limo.

El análisis de agrupamiento empleado permitió distinguir cuatro categorías de sustrato teniendo en cuenta los porcentajes de composición granulométrica, destacando fundamentalmente a la fracción de arena, que en diferentes porcentajes caracterizó a los tres primeros grupos: arenoso, franco-arenoso y franco. El cuarto grupo, reunió a las muestras con mayores porcentajes de limo, arcilla y materia orgánica, clasificándolo como limo-arcilloso.

Esto mismo se observó en la aplicación del análisis en componentes principales, donde el eje 1 representó un gradiente positivo para la arena y negativo para las demás fracciones. En el extremo positivo se localizaron principalmente las estaciones de embalse de la margen izquierda y centro y del tributario Aguapey correspondientes a la etapa de pre-recrecimiento y fines de 1996 y 1997. En el otro extremo se ubicaron las estaciones de muestreo con altos porcentajes de arcilla y limo como Nemesio Parma en post-recrecimiento. En este último sitio se evidenció un gradiente temporal, con un aumento direccional de las fracciones más finas. Los dos grupos restantes se ubicaron en una posición central del gradiente, representados por la mayoría de los sitios pertenecientes ya sea a la zona lítica o a la del embalse.

En las estaciones de la zona lítica y de transición se pudo observar un gradiente temporal en el eje 2, producto de la acción del represamiento incrementando la proporción de limo y disminuyendo la arcilla. En el centro del embalse también se determinó un aumento de las fracciones de limo y arcilla en detrimento de la arena.

A través del análisis discriminante se analizó la relación bentos-substrato, habiéndose hallado claramente separadas dos tipos de comunidades bentónicas a lo largo del eje 1. Este eje discriminó los ambientes netamente arenosos del resto, los cuales se presentaron con un gradiente menos marcado, sugiriendo que a partir de una cierta proporción de limo o arcilla en el sedimento, la composición granulométrica del fondo no determina grupos bien definidos en el bentos.

Las especies que mejor contribuyeron a discriminar el fondo arenoso del resto fueron *Corbicula fluminea*, *Stephensoniana trivandran*, *Cryptochironomus* y *Polypedilum*. Por su parte, *Pisidium* sp. presentó mayor afinidad con los sedimentos con altas proporciones de limo.

Las diferentes proporciones de limo y arcilla permitieron separar un conjunto de especies con distintas preferencias. Así por ejemplo, *Helobdella adiastrata* y Género B (Chironomidae), fueron más abundantes en sustratos con proporciones más elevadas y comparables de arcilla y limo respecto al de arena. Por el contrario, *Limnodrilus hoffmeisteri* y *Dero osborni* demostraron mayor afinidad con sedimentos con proporciones semejantes de arena y limo.

En embalses ubicados sobre la Volga, se halló una fuerte correlación entre las características granulométricas del fondo y la composición de la fauna bentónica (Litvinov *et al.*, 2004). A mayor velocidad de corriente y granulometría del sedimento, se observó una menor riqueza del bentos, tanto cuantitativa como cualitativamente. La relación fue inversa con respecto a la materia orgánica.

En el río Paraná Superior, se asoció la abundancia de *Limnodrilus hoffmeisteri* con ambientes con baja velocidad de la corriente (Takeda, 1999), alto contenido de limo en los sedimentos, provenientes de las riberas (Montanholi-Martins & Takeda, 1999) y ricos en materia orgánica (Brinkhurst, 1966; Díaz, 1994 en Takeda, 1999).

Si bien *Corbicula fluminea*, bivalvo invasor, ha demostrado su preferencia por sustratos del tipo arenoso, se la registró en todos los sitios de muestreo, tendencia que también fue observada por Kudo *et al.* (2005) en el sistema del río Paranapanema, Brasil. Esta especie de origen asiático ingresó al estuario del río de la Plata presumiblemente alrededor de 1960 – 1970 (Ituarte, 1981), y a partir de entonces, ha colonizado diferentes ambientes, provocando inclusive el desplazamiento de especies nativas; como *Cyanocyclas limosa*, *Pisidium* sp.,

Diplodon sp., *Castalia* sp. entre otras, en el Paraná superior (Takeda & Fuyita, 2004). Los resultados del presente estudio sugieren que la capacidad de competir y desplazar a otras especies se debe en parte a su gran tolerancia a distintos tipos de sustrato.

Higuti *et al.* (1993), en un estudio realizado en el río Baía, sobre la distribución espacial de los quironómidos reconocieron al igual que en el presente trabajo, que *Cryptochironomus* predominó en sedimentos con arena fina, mientras que *Polypedilum* fue hallado en todos los tipos de sedimentos, preferentemente con escasa profundidad. Por otra parte, la presencia de este género en diferentes ambientes y sustratos evidenció su gran plasticidad, lo cual fue observado por varios autores como ser Santos & Henry (2001) en la represa de Jurumirim, San Pablo y por Epler (1995) y Sanseverino & Nessimian (2001) en Takeda *et al.* (2005).

Existen otros parámetros relacionados con los procesos de sedimentación que estarían ejerciendo influencia en alguna medida en la organización de la comunidad bentónica, pero que no fueron contemplados en esta tesis, como los mencionados por Kaller & Hartman (2004), quienes postulan que existe un umbral de sedimentación de partículas finas de sedimento que lleva a una disminución de la abundancia y diversidad de la comunidad de macroinvertebrados.

En Brasil es frecuente encontrar que sobre un mismo curso de agua se construyen varios embalses formando represas en cascadas como en el sistema del río Paranapanema (Kudo *et al.*, Op cit.) donde la comunidad zoobentónica estuvo fuertemente influenciada por períodos lluviosos y secos bien definidos, con importantes fluctuaciones en la abundancia absoluta y en la diversidad entre embalses. Si bien la fauna fue más rica que el ambiente que nos ocupa, ya que existe una llanura de inundación, se observó que la abundancia de los oligoquetos estuvo directamente relacionada con los altos porcentajes de materia orgánica; en tanto que los quironómidos, fueron encontrados en hábitats más diversos.

Santos & Henry (Op cit.), vincularon las mayores densidades y riqueza de especies de quironómidos a los sitios con mayor sedimentación, posiblemente debido a la mayor oferta de alimento. Otros autores (Alves & Marchese, 2002; Kudo *et al.*, 2005) relacionaron las ocurrencias de oligoquetos a la gran diversidad de hábitats con predominio de grano fino: lodosos, arcillosos, arenosos e incluso con

restos vegetales. Toda esta gama de hábitats también se observó en el área de influencia del embalse Yacyretá, lo que explicaría la dominancia y diversidad de oligoquetos. Por otro lado, Montanholi-Martins & Takeda (1999) verificaron que la distribución espacial de este grupo estuvo determinada principalmente por las diferencias en el tamaño del grano y la cantidad de materia orgánica presente.

El análisis discriminante canónico puso en evidencia una relación significativa entre las categorías de substrato y la estructura de la fauna bentónica. Sin embargo, el grado de asociación entre el sedimento y la biota fue bajo, ya que solamente el primer eje resultó significativo, separando fondos arenosos del resto, y el porcentaje de clasificaciones correctas en promedio apenas superó el 58%. Las mejores clasificaciones se obtuvieron para los grupos arenoso (61%) y franco (86%), en tanto que fueron muy bajas para las categorías de substrato intermedias.

Parece razonable suponer que en las primeras etapas de colonización predominaron especies afines a los substratos de grano fino, pero con una gran plasticidad ambiental en cuanto a los requerimientos de las distintas proporciones de arena, limo y arcilla. Este hecho explicaría el bajo grado de determinación del substrato para la fauna bentónica, y la poca utilidad de la misma para definir las categorías de sedimento características del embalse.

Por lo tanto, dado que una importante porción de la variabilidad observada en el bentos no pudo ser explicada de manera satisfactoria únicamente por las categorías de substrato. Es necesario por lo tanto pasar a considerar la importancia de otras variables ambientales y espaciales que podrían jugar un papel más relevante en la explicación de la estructura observada.

7.3 Análisis de la importancia de los factores ambientales y la distribución espacial en la estructura del bentos

En términos generales, los resultados del presente estudio sugieren que la teoría del pulso (FPC) no es el paradigma más adecuado para interpretar la variabilidad espacio-temporal de la comunidad bentónica del embalse en la etapa de colonización luego del post-recrecimiento, ya que ni el caudal, ni la altura hidrométrica fueron retenidos como variables significativas en el análisis canónico parcial de correspondencia. Por otra parte, como se mencionara anteriormente, la

teoría del continuo fluvial (Vanotte *et al.*, 1980) tampoco es aplicable ya que no fue elaborado para ríos de este orden de magnitud y en condiciones de represamiento.

El enfoque de embalses en cascada de Barbosa *et al.* (1999) podría adaptarse mejor a éstas condiciones, si bien requiere de una secuencia de información proveniente de al menos tres embalses para obtener tendencias espaciales a la escala de grandes tramos fluviales. Lamentablemente, no se cuenta con datos disponibles sobre el bentos en los embalses ubicados aguas arriba (Itaipú, Porto Primavera) que permitan inferir alguna tendencia definida en relación con este concepto.

Los resultados de los análisis multivariados de la comunidad bentónica en el espacio y en el tiempo durante tres años revelaron una disminución gradual de la importancia de las variables ambientales en relación con las espaciales luego del post-recrecimiento. En tal sentido, el concepto de metacomunidad resulta pertinente para interpretar los mecanismos de colonización del substrato por parte de la fauna bentónica, teniendo en cuenta la escala espacio-temporal que abarca el presente estudio. La metacomunidad se define como "un conjunto de comunidades locales que están conectadas por la dispersión de múltiples especies interactuantes, donde la dinámica local se ve influida por los fenómenos que actúan a escala regional" (Wilson, 1992; Leibold *et al.*, 2004).

La utilidad de este concepto reside en su capacidad de ponderar la importancia de distintas escalas espaciales y temporales, distinguiendo así los factores locales, restringidos a los parches de hábitat, de los regionales en la estructuración de una comunidad. Este enfoque supone que ambas escalas son importantes, pero que la importancia de los procesos regionales, particularmente los de colonización e históricos, no han sido tenidos en cuenta adecuadamente en estudios previos.

En el presente estudio, se analizaron los factores ambientales locales y los regionales simultáneamente, a través de la partición de la varianza de los componentes ambientales y espaciales. El sistema analizado es apto para indagar sobre la importancia de los procesos regionales de colonización en relación con los factores ambientales locales, ya que toda la comunidad se encontraba en proceso dinámico de cambio en las condiciones ambientales, como consecuencia del represamiento. Por lo tanto, inmediatamente después del recrecimiento el sistema

se estaría alejando de su estado de equilibrio, en tanto que en los años posteriores iría aproximándose más a una condición de mayor estabilidad.

Por otra parte, los sitios estudiados están bien conectados como consecuencia del llenado total del embalse y el escaso desarrollo de subembalses ligado a la topografía de la región, lo cual favorece los procesos de colonización. Sin embargo, existe un patrón direccional aguas abajo como consecuencia del efecto de la corriente del agua que transporta huevos, larvas y adultos en la deriva. Por lo tanto, cabe preguntarse si estos procesos de colonización respondieron a las limitantes ambientales locales, a la colonización por deriva unida a los antecedentes históricos de cada sitio o si por el contrario respondieron únicamente a factores puramente estocásticos, favorecidos por el oportunismo y la plasticidad de las especies colonizadoras durante las primeras etapas del poblamiento.

Los resultados obtenidos sugieren que la importancia de los procesos de colonización en la estructura de la comunidad bentónica del embalse de Yacretá fue en aumento gradual desde el llenado del embalse hasta la finalización de los estudios. Esta interpretación es avalada por la creciente contribución de las componentes espaciales en la explicación de la estructura de la comunidad. Si bien los factores ambientales locales continuaron siendo significativos en todos los años, su importancia disminuyó marcadamente en el tiempo. De este modo, la contribución de los factores ambientales a la variabilidad total espacialmente estructurados se mantuvo siempre muy baja, sugiriendo que tales variables no tendrían mayor relevancia.

La estructura espacial hallada, pone en evidencia una mayor similitud entre los sitios asociados a las principales líneas de corriente del embalse (Fig. 4, Capítulo 2). De este modo, aparecen agrupados E4-C, E10, E4-MD, E9 y Yacarey que corresponden principalmente al antiguo Canal de los Jesuitas y el inundado cauce del brazo Añá Cuá. En otro extremo se agrupan E2, E4-MI, NP, Aguapey y PV, que se ubican sobre los antiguos canales en la margen izquierda. Es de remarcar que éste patrón de estructura espacial se repite y refuerza entre 1996 y 1997, en tanto que está ausente en 1995, el primer año posterior al recrecimiento.

Es de remarcar que los sitios relacionados con las líneas de corriente de mayor intensidad, ubicadas sobre la margen derecha presentaron una mayor diferenciación

entre sí en los diagramas de dispersión de los ACPC. En contraste, aquellos de la margen izquierda con menor tasa de renovación presentaron una mayor similitud, evidenciada por su mayor proximidad en el diagrama (Fig. 39). Este hecho podría ser el resultado de una combinación de corrientes que transportan organismos en deriva, pero que son lo suficientemente lentas para permitir una cierta tasa de colonización en sitios con mayor deposición.

La creciente importancia de los patrones de colonización estructurados espacialmente, en detrimento de los factores ambientales locales limitantes (corriente, substrato, profundidad, calidad del agua, etc.), puede explicarse al menos en parte por la gradual homogenización de las condiciones dentro del embalse, a medida que avanzaba el tiempo luego del post-recrecimiento. En efecto, en tales circunstancias la heterogeneidad espacial de los hábitats bentónicos se redujo, con un aumento de los sedimentos de grano fino, corriente lenta y profundidades similares. Este cambio fue muy evidente al comparar la mayor similitud en la composición del zoobentos de los sitios Nemesio Parma y Puerto Valle. Por lo tanto, el gradiente de los factores ambientales también se redujo, pasando a tener una influencia menor, y en su lugar cobraron mayor importancia los procesos de colonización.

En este contexto, los resultados obtenidos se explican muy bien a través de la teoría de metacomunidades, permitiendo una adecuada interpretación de la variabilidad espacio-temporal de la comunidad bentónica del embalse en la etapa de colonización luego del post-recrecimiento. Sin embargo, existen variantes en las teorías de metacomunidades, las cuales pueden abordarse desde diferentes enfoques o puntos de vista. De manera simplificada, Leibold *et al.* (2004) clasificaron dichos enfoques en cuatro grandes categorías diferenciadas a su vez en dos paradigmas, basados fundamentalmente en la importancia relativa que se atribuye a cada variable entre los factores bióticos, abióticos, heterogeneidad espacial y capacidad de dispersión. Por un lado, el paradigma neutral, considera que las especies pertenecientes a un mismo grupo funcional no responden a diferencias ecológicas o biológicas (habilidad competitiva, movimiento, adaptaciones), las cuales no influyen en la dinámica de las comunidades (Hubbell, 2001). Por el otro, el paradigma de nicho ecológico atribuye un rol protagónico a las especies. Dentro de este último, también existen diferentes modelos. Wilson (1992), no tiene en cuenta la

heterogeneidad ambiental y entiende que las localidades son esencialmente homogéneas y su composición está determinada tanto por eventos estocásticos como determinísticos. Los estocásticos sólo tienen lugar durante la colonización de los parches, en tanto que los determinísticos resultan tanto de la competición interespecífica como las relaciones depredador-presa. Por lo tanto, los efectos de la superioridad competitiva o la de los depredadores, es compensada por los eventos estocásticos de extinción y dispersión.

Leibold *et al.* (2004), consideran otras dos perspectivas más para el paradigma de nicho ecológico; la primera admite que la distribución de especies está afectada por los gradientes de recursos de los parches o localidades donde la exclusión de especies tiene mayor importancia sobre la composición y dinámica de las comunidades. Las especies son por lo tanto afectadas en menor medida por la dispersión ("*species-sorting models*", Leibold, 1998) y en mayor medida por las condiciones ecológicas de los parches de hábitat. Este modelo presupone que los factores ambientales deben tener un fuerte peso en la explicación de la estructura de la comunidad.

La segunda perspectiva tiene en cuenta el efecto de masa, que focaliza en los procesos rápidos de inmigración y emigración como determinantes de la dinámica de poblaciones locales por encima de la exclusión competitiva ("*mass-effect models*", Shimida & Wilson, 1985). De acuerdo a este modelo, las subpoblaciones son rescatadas por nuevos colonizadores evitándose la extinción local y observándose la coexistencia continua de especies a escala regional. Por lo tanto, los ambientes sometidos a procesos de colonización similares tendrán mayor afinidad, la que se verá reflejada en un mayor peso de las componentes espaciales y una relativamente menor importancia del ambiente.

La importancia del ambiente y el espacio en el análisis efectuado para el bentos del embalse de Yacyretá permite suponer que tanto la teoría que da mayor importancia a los factores locales ("*species-sorting models*") como la que otorga preponderancia a los episodios de dispersión ("*mass-effect models*") pueden ser tenidas en cuenta, con una variación de su importancia relativa con el correr del tiempo. En efecto, los factores locales fueron importantes al principio para pasar a perder peso posteriormente, con un aumento de la relevancia de los procesos de colonización, lo cual se tradujo en un mayor porcentaje explicado de la varianza total

del bentos por las variables espaciales. Estos resultados son comparables con el trabajo de Richter Boix (2005), en comunidades de anuros de un gradiente de localidades de España, en las que observó que resulta muy difícil apreciar en la naturaleza los límites entre estos dos modelos de metacomunidad y donde un mismo conjunto de especies puede presentar uno u otro modelo si varían las condiciones que afectan principalmente a la movilidad y dispersión de las especies.

Es evidente que muchos estudios sobre el bentos han sobreestimado la importancia del control ambiental local. Este hecho puede ser el resultado de haber ignorado la contribución de los procesos espaciales en sus estudios, conjuntamente con una correlación ambiente-espacio muy marcada, o simplemente fruto de una interpretación subjetiva de los resultados, basada en el arraigado concepto de nicho ecológico.

Puede suponerse que esta tendencia de distribución espacial disminuya con el correr del tiempo al estabilizarse las condiciones ambientales y establecerse un equilibrio en las tasas locales de extinción y colonización.

Tampoco puede descartarse que gran parte de la variabilidad en las características de la comunidad que comprende la varianza no explicada, pueda deberse a errores de muestreo, procesos estocásticos dentro de la metacomunidad y/o a variables ambientales y espaciales que no fueron incluidas en el análisis. Sin embargo es de destacar que estos porcentajes explicados de la varianza en la estructura de la comunidad son característicos de numerosos ensambles multiespecíficos (Legendre & Legendre, 1998).

Uno de los efectos no contemplados serían el que ejercen los peces bentófagos, que aumentaron su densidad en el embalse, como las bogas, *Leporinus obtusidens* (Araya *et al.*, 2005) y las corvinas (*Pachyurus bonariensis*), así como las especies iliófagas de presencia constante en el embalse como lo son *Prochilodus lineatus* (sábalo) y el omnívoro *Pimelodus clarias* (bagre) (Roa & Permingeat, 1999). Estos peces podrían tener un efecto local importante sobre el bentos, si bien dicho efecto podría variar tanto espacial como temporalmente, siendo continuamente compensado por las tasas de colonización y extinción. Cabe suponer que dado que estas especies se desplazan generalmente en cardúmenes, no tiene una distribución homogénea.

Algunos de los resultados del presente estudio sobre la existencia de una metacomunidad, son similares a los encontrados por Mouquet & Loreau (2002), quienes consideraron un enfoque que consiste en un sistema ecológico en el cual la dinámica de dispersión es crucial, conduciendo a una estructura espacial y permitiendo la distinción entre una dinámica local y regional. Su trabajo otorga un fuerte respaldo a la teoría del efecto de masa a la escala de la metacomunidad. Según este modelo, la diversidad local de especies es una función del grado de heterogeneidad regional, la dispersión entre comunidades y el grado de similitud regional entre especies. A nivel local, Mouquet *et al.* (2006), explican la diversidad a través de un modelo mecanicista de la competición por los recursos en una metacomunidad basado en el clásico modelo de competición de plantas por los recursos limitantes. La alta diversidad a nivel local se manifiesta a nivel de dispersión intermedia entre comunidades locales.

El modelo de metacomunidad también fue aplicado por Cottenie *et al.* (2003) y Cottenie & Meester (2004) para el estudio de comunidades zooplanctónicas tanto en ambientes naturales interconectados como en situaciones experimentales, estableciendo que las restricciones ambientales locales actúan fuertemente sobre la estructura de comunidades locales y comprobaron la influencia de la dispersión sobre la estructura de la comunidad y riqueza de especies. Por lo tanto, el plancton de lagos con buena conectividad espacial parece responder más al modelo de selección de especies, pero cuando las comunidades han alcanzado una configuración estable con el paso suficiente de tiempo.

En contraste con estos resultados, Bechara *et al.* (2000), hallaron una fuerte determinación ambiental de la estructura de la comunidad de peces costeros del cauce principal del río Paraná aguas abajo de la represa de Yacyretá. En efecto, más del 40% de la variabilidad total de la comunidad en tres años distintos (1995-1997) fue explicado por la hidrología, las condiciones limnológicas y el microhábitat. Aunque la contribución pura del espacio no fue considerada en dicho estudio, la gran importancia relativa del ambiente permite suponer que se trata de la principal variable explicativa. Es de remarcar que el tramo estudiado se halla sometido a los efectos del pulso fluvial, y los peces hallados por los autores fueron en su gran mayoría típicos de ambientes lóticos con planicie inundable.

Por lo tanto, puede decirse que en la determinación de la estructura local de la comunidad bentónica del embalse de Yacyretá actuaron principalmente los factores de dispersión aguas abajo, y que las condiciones iniciales del reservorio regional de especies colonizadoras influyó sobre la composición local. La importancia de este proceso fue creciendo con el transcurso del tiempo, en desmedro de los factores ambientales de cada sitio, que conservaron sin embargo una cierta importancia en la explicación de la estructura de la comunidad.

Armitage (1984), sostiene que a pesar que existen muchos trabajos sobre la composición de invertebrados bentónicos de muchas regiones, existe escasa coordinación de estudios generales a gran escala y estudios intensivos a pequeña escala. Para entender el efecto de un tipo particular de regulación particular sobre la biota, es necesario contar con una gran base de datos y procedimientos de investigación estandarizados a fin que se puedan realizar comparaciones. La regulación de los ríos es esencial para el desarrollo económico extendiéndose en todo el mundo. Esto genera la necesidad de conocer los mecanismos que controlan las comunidades para optimizar el manejo y predecir los eventuales problemas de impacto ambiental. En tal sentido, el presente trabajo constituye un aporte original al conocimiento de la comunidad bentónica de un río ampliamente represado como el Paraná, que representa el segundo en longitud y área de cuenca de Sudamérica. La relevancia del estudio reside en el detalle de la escala regional analizada y la amplia cobertura de la escala temporal, esta última con pocos antecedentes similares en el mundo.

CAPITULO 8

CONCLUSIONES

8. Conclusiones

Para extraer las principales conclusiones se analizaron los resultados comparándolos con las hipótesis formuladas inicialmente.

Hipótesis 1- Ante el impacto del represamiento del río, la comunidad bentónica disminuirá su diversidad taxonómica y abundancia.

Esta hipótesis se acepta parcialmente ya que el índice de diversidad varió dentro de cada sitio, y en otros hubo un reemplazo de especies rítrónicas a potámicas. Sin embargo, en muchos casos la diversidad se mantuvo alta, gracias a la contribución de numerosas especies propias de ambientes de deposición pertenecientes principalmente a oligoquetos y quironómidos. Estas especies provinieron de las numerosas lagunas, brazos abandonados, vegetación acuática de humedales y remansos del río, distribuidos ampliamente en las islas inundadas por el embalse y en los afluentes menores. Es evidente entonces que el rico reservorio local de especies favoreció la recuperación de la fauna y el mantenimiento de los índices de diversidad.

A partir de los diferentes análisis de abundancia y composición de los grandes grupos taxonómicos, puede afirmarse que en la etapa de pre-recrecimiento, en los dos sitios considerados para esta fase, no se observaron cambios acentuados en las densidades totales o en la composición de especies. Sin embargo, en la etapa de post-recrecimiento, se registraron variaciones en la composición y porcentajes de participación de los principales grupos de la biota, reflejando una comunidad en etapa de colonización de nuevos hábitats. El número de especies mostró una tendencia a la disminución en Nemesio Parma, en tanto que se mantuvo constante o aumentó ligeramente en Puerto Valle.

Durante las primeras etapas de la colonización (1995-1997) las mayores abundancias promedio anuales se registraron en la zona de embalse o lacustre, observándose una tendencia a la disminución con el paso del tiempo en todos los sitios. Solo en los subembalses (Yacarey y Aguapey) se detectó una tendencia al aumento de las densidades mensuales.

Las variaciones del índice de diversidad (H') en el área de estudio estuvieron comprendidas entre 0 y 2 bits en la mayoría de las muestras. No se observaron tendencias al aumento o disminución en las estaciones ubicadas a mayor distancia aguas arriba de la presa, reflejando un menor grado de afectación por el represamiento.

Los valores de equitabilidad fueron más estables en los sitios ubicados en la zona fluvial y en la de transición, mientras que en las zonas del embalse propiamente dicho fueron más inestables, señalando el mayor grado de afectación de estos sitios en relación con el cambio producido por el represamiento.

Hipótesis 2- La comunidad bentónica tendrá una capacidad de respuesta lenta (3 a 6 años) frente a los cambios ambientales provocados por el represamiento.

La segunda hipótesis se confirma pues los resultados sugieren que los procesos de cambio aún estaban en marcha al finalizar los estudios, particularmente en la zona del embalse sometida a colonización de hábitats recientemente inundados o a otros que sufrieron cambios pronunciados al aumentar la sedimentación y disminuir la corriente.

Este resultado se refuerza por el análisis de partición de varianza que reveló un aumento gradual de la influencia de la colonización y disminución de los factores ambientales, sin signos claros de estabilidad. Tampoco se apreciaron patrones en la composición del bentos en el ACD ya que en algunos casos la comunidad tuvo comportamiento cíclico.

Hipótesis 3- En relación a los factores abióticos del ambiente, el sustrato tendrá un mayor poder explicativo de la estructura del zoobentos, en relación con las variables espaciales, limnológicas e hidrológicas.

Esta hipótesis es rechazada dada la estructura de la comunidad bentónica que, si bien tuvo una relación significativa con las categorías de sustrato ambas mostraron un bajo grado de asociación, ya que solo se pudo separar claramente los fondos arenosos del resto.

En las primeras etapas de colonización predominaron especies afines a los sustratos de grano fino, pero con una gran plasticidad ambiental en cuanto a los requerimientos de las distintas proporciones de arena, limo y arcilla. Este hecho explicaría el bajo grado de determinación del sustrato para la fauna bentónica, y la poca utilidad de la misma para definir las categorías de sedimento características del embalse.

Hipótesis 4- Las variables ambientales en su conjunto son las que mejor explican los procesos de colonización y la distribución de las comunidades.

Esta hipótesis se rechaza, ya que para las especies del embalse Yacyretá, los factores ecológicos locales fueron importantes al principio, para pasar a perder peso posteriormente, con un aumento de la relevancia de los procesos de colonización.

La estructura espacial hallada en el post-recrecimiento, puso en evidencia una mayor similitud entre los sitios asociados a las principales líneas de corriente del embalse. Por tanto, aparecieron agrupados por un lado, los sitios que corresponden principalmente al antiguo Canal de los Jesuitas y el inundado cauce del brazo Añá Cuá, y por otro lado se agruparon los sitios que se ubican sobre los antiguos canales en la margen izquierda. Este resultado sugiere que en la determinación de la estructura local de la comunidad bentónica del embalse actuaron principalmente los factores de dispersión aguas abajo, y que las condiciones iniciales del reservorio regional de especies colonizadoras influyó sobre la composición local.

La importancia de este proceso fue creciendo con el transcurso del tiempo, en desmedro de los factores ambientales de cada sitio, que conservaron sin embargo una cierta importancia en la explicación de la estructura de la comunidad. Contrariamente a los antecedentes de otros estudios, el ambiente no jugó un rol preponderante en los procesos de colonización luego del post-recrecimiento, y su importancia relativa fue en disminución con el paso del tiempo, sugiriendo que el bentos del embalse se comportó en el primer año como una metacomunidad sujeta al modelo de selección de especies, pero que posteriormente se ajustó mejor al modelo de efecto de masas, que da preponderancia a los procesos de dispersión. Una de las razones posibles es la menor variabilidad espacial y temporal alcanzada luego del recrecimiento, con la consiguiente disminución de la importancia de los

factores locales de selección de hábitat, y los reemplazos de especies luego de cambios abruptos en las condiciones ambientales.

No se hallaron trabajos similares que tuvieran en cuenta la importancia de los procesos de colonización luego del llenado de un embalse, por lo que esta tesis constituye una contribución original en tal sentido.

CAPITULO 9

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

9. Referencias bibliográficas.

- AGOSTINHO, A. A. & GOMES. 2005. O Manejo da Pesca em Reservatórios de Bacia do Alto Rio Paraná: Avaliação e Perspectivas. Nogueira Gomes M.; En: Henry, R. & Jorcin, A. (Eds.). Ecología de Reservatórios: impactos Potenciales, Ações de Manejo e Sistemas em Cascata. Rima. Brasil.
- AGOSTINHO, A. A., JULIO, Jr. H. F. & BORGHETTI, JR. 1992. Considerações Sobre os Impactos dos Represamentos na Ictiofauna e Medidas para sua Atenuação. Um Estudo de Caso: Reservatorio de Itaipú. Rev. UNIMAR 14, Supl., 89-107 p.
- AGOSTINHO, A. A., JULIO, Jr. H. F. & PETRERE, M. 1994. Itaipú Reservoir (Brazil): Impacts of the Impoundment on the Fish Fauna and Fisheries. In: I. G. Cowx (Ed.). Rehabilitation of Freshwater. pp. 171-184.
- AGOSTINHO, A. A.; A. E. AMATO DE MORALES VAZZOLER AND S. M. THOMAZ; 1995. The High River Paraná Basin: Limnological and Ichthyological Aspects (p.59 - 103) Limnology in Brazil, 376 pp.
- AGOSTINHO, A. A.; MIRANDA, L. E.; BINI, L. M.; GOMES, L. C.; THOMAZ, S. M. & SUZUKI, H. I. 1999. Patterns of Colonization in Neotropical Reservoir and Prognoses on Aging. In: TUNDISI, J. G. & STRAŠKRABA, M. (Eds.). Theoretical Reservoir Ecology and its Applications. Backhuys Publishers, The Netherlands, 227-265 p.
- ALVES, R. G. & MARCHESE, M. R. 2002. Levantamento de Espécies de Oligochaeta (Annelida: Clitellata) em Alguns Habitats acuáticos continentais do Estado de São Paulo (Brasil). In Simposio do Programa BIOTA/FAPESP. Universidade Federal de São Carlos.
- ANGRISANO, E. B. 1995. Insecta Trichoptera. (1199-1238). En Lopretto E. & Tell, G. (Eds). Ecosistemas de Aguas Continentales. Ediciones Sur, La Plata, 1401 p.
- ARAYA, P. R.; AGOSTINHO, A.A.; BECHARA, J. A. 2005. The influence of dam construction on a population of *Leporinus obtusidens* (Valenciennes, 1847) (Pises, Anostomidae) in the Yacyretá Reservoir (Argentina). Fisheries Research. **74**: 198-209 p www.elsevier.com/locate/fishres.
- ARMITAGE, P.D. 1984. Environmental Changes Induced By Stream Regulation and Their Effect on Lotic Macroinvertebrate Communities. In Regulated Rivers (Ed. Lillehammer A. & Saltveit S. J.) 139-165 pp. Oslo, Universitetsforlaget.
- BARBOSA, F. A. R.; PADISÁK, J.; ESPÍNDOLA, E. L. G.; BORICS, G.; & ROCHA, O. 1999. The Cascading Reservoir Continuum Concept (CRCC) And its Application to the River Tietê-basin, São Paulo State, Brazil. In J. G. Tundisi

- & M. Straškraba (eds), Theoretical reservoir Ecology and its Applications. Backhuys Publ. The Netherlands, pp. 425-437.
- BECHARA, J. A. 1996. The Relative Importance of Water Quality, Sediment Composition and Floating Vegetation in Explaining the Macrobenthic Community Structure of Floodplain Lakes (Paraná River; Argentina). *Hydrobiologia* 333: 95-109.
- BECHARA, J. A. y ANDREANI, N. L. 1989. El Macrobentos de una Laguna Cubierta por *Eichhornia crassipes* en el valle de Inundación del río Paraná (Argentina). *Tropical Ecology* 30 (1) : 142 – 155.
- BECHARA, J. A.; ROUX, J. P.; SANCHEZ, S.; TERRAES, J.C. & DOMITROVIC, H. A. 2000. Fish Community Variation Below Yacyretá Dam (Paraná River, Argentina): the Relative Contribution of Microhabitat, Hydrology and Limnology. *Acta Limnol. Bras.*, 12: 23-38.
- BONETTO, A. A. 1975. Hidrológico regime of the Paraná River and its influence on ecosystem. In: Hasler, A. D. (de.): *Coupling of Land and Water Systems*. Springer-Verlag, New York: 175-198.
- BONETTO, A. A. & E. de Drago. 1968. Consideraciones faunísticas en torno a la delimitación de los tramos superiores del río Paraná. *Physis* 27 (75); 437-444.
- BONETTO, A. A. 1976. Calidad de las aguas del río Paraná. Introducción a su estudio ecológico. *Dir. Nac. Const. Por. y Vías Naveg. INCYTH-PNUD-ONU*, 202 pp.
- BONETTO, A.A. 1986. The Paraná River System. In: Davies, B. y Walker, K. F. (eds.): *The Ecology of River Systems*. Dr. Junk Publ.; The Netherlands: 541-556.
- BONETTO, A.A. & WAISS, Y. 1989. Las grandes planicies aluviales del sistema potámico Paraná-Paraguay. Características estructurales, funcionalidad, preservación y manejo. *Actas del II Simposio Internacional sobre Llanuras. CONAPHI-UNESCO, buenos Aires HGLL/II 53/ TRA*. Buenos Aires.
- BORCARD, D. P., P. LEGENDRE & P. DRAPEAU, 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045-1055.
- BRANDIMARTE, A. L.; ANAYA, M.; SHIMIZU, G. Y. 1999. Comunidades de invertebrados bentónicos nas fases pré- e pós – enchimento em reservatórios: um estudo de caso no reservatório de aproveitamento múltiplo do Rio Mogi-Guaçu (SP). In: HENRY, R (Ed.). *Ecologia de reservatórios: estrutura, função e aspectos sociais*. Botucatu, SP: Ed. FAPESP/FUNDIBIO, p. 375-408.

- BRINKHURST, R. O. & MARCHESE, M. 1989. Guía para la Interpretación de Oligoquetos Acuáticos Continentales de Sud y Centroamérica. Climax 6. 179p.
- CABRERA, A. L. 1971. Fitogeografía de la República Argentina. Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica. **14**. Nº 1-2.
- CALLISTO, M.; GOULAR, M.; BARBOSA, F. A. R. & ROCHA, O. 2005. Biodiversity Assessment of Benthic Macroinvertebrates Along a Reservoir Cascade in the Lower São Francisco River (Northeastern Brazil). Braz. J. Biol., 65 (2): 229-240.
- CARNEVALI, R. 1994. Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes e Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Corrientes. 324 p.
- CASTELLANOS, Z. J. A. & FERNANDEZ, D. 1976. Mollusca Gasteropoda. Ampullaridae. Fauna de Agua Dulce de la República Argentina. 15 (1) 1-32 p.
- CASTELLANOS, Z. J. A. & LANDONI, N. 1995. Mollusca Pelecípoda y Gasteropoda (759-801). En: Lopretto E. & Tell, G. (Eds). Ecosistemas de Aguas Continentales. Ediciones Sur, La Plata, 1401 p.
- CECOAL, 1977. Estudios Ecológicos en el área de Yacyretá. Informe de Avance Nº 2. Corrientes, Argentina. 204 p.
- CECOAL, 1981. Estudios Ecológicos en el área de Yacyretá. Informe de Avance N 4. Corrientes, Argentina. 152 p.
- COMIP, 1986 - 1990. Estudios de la calidad de aguas del río Paraná, sus afluentes principales en el tramo comprendido entre las progresivas km 1592 - 1927. Informes parciales y finales. Comisión Mixta Argentino - Paraguayo del río Paraná.
- COMIP. 1994. La Fauna Íctica del Río Paraná. Comisión Mixta Paraguayo-Argentina del Río Paraná. Argentina. 255 p.
- COTTENIE, K.; MICHELS, E.; NUYTEN, N. & DE MEESTER, LUC. 2003. Zooplankton Metacommunity Structure: Regional Vs. Local Processes in Highly Interconnected Ponds. Ecology. 84 (4) pp. 991-1000.
- COTTENIE, K.; & DE MEESTER, LUC. 2004. Metacommunity Structure: Synergy of Biotic Interactions as Selective Agents and Dispersal as Fuel. Ecology. 85 (1) pp. 114-119.
- CUMMINS, K. W. 1974. Structure and Function of Stream Ecosystems. Bioscience, 24, 631-641.
- CUMMINS, K. W. & KLUG, M.J. 1979. Feeding Ecology of stream Invertebrates. Annu. Rev. Ecol. Systematics, 10, 147-172.

- DEVINE, J. A. & VANNI, M. 2002. Spatial and Seasonal Variation In Nutrient Excretion by Benthic Invertebrates in a Eutrophic Reservoir. *Freshwater Biology* **47**, 1107-1121.
- DOMINGUEZ, E.; HUBBARD, M. D. & PETERS, W. L. 1995. Insecta Ephemeroptera. (1069-1090). En Lopretto E. & Tell, G. (Eds). *Ecosistemas de Aguas Continentales*. Ediciones Sur, La Plata, 1401 p.
- MCALLISTER, D.; CRAIG, J., DAVIDSON, N., MURRAY, D. & SEDDON, M. 2000. Biodiversity Impacts of Large Dams. In: *Dams, ecosystem functions and environmental restoration*, Berkamp, G., McCartney, M., Dugan, P., McNeely, J., Acreman, M. (Eds.) Thematic Review II.1 World Commission on Dams, CapeTown. www.dams.org.
- DRAGO, E. C. E. 1990. Geomorphology of Large Alluvial Rivers: Lower Paraguay and Middle Paraná. *Interciencia* **15**: 378-387.
- EBY. 1979. Estudios Ecológicos en el área de Yacyretá. Informe de Avance N° 3. EBY, Buenos Aires. 153 p.
- FAO. 1984. Dam Design and Operation to Optimize Fish Production in Impounded River Basins. www.fao.org/docrep/005/AC675E/AC675E03.htm
- FARIA, B. & OLIVEIRA, A. M. S., 1994. The Role of Drainage Basins in the Silting up Reservoirs: The Capibara Pilot Project. In Callisto, M.; Goular, M.; Barbosa, F. A. R. & Rocha, O. Biodiversity Assessment of Benthic Macroinvertebrates Along a Reservoir Cascade in the Lower São Francisco River (Northeastern Brazil). *Braz. J. Biol.*, **65** (2): 229-240, 2005.
- GARCIA, J. O. 1999. Principales Características de la Central Hidroeléctrica de Yacyretá, Argentina, y de los Ambientes de su Área de Influencia en Relación con los Programas de Evaluación de la Fauna Íctica. *Revista de Ictiología* **7** (Número Especial): 5-14.
- GEOGRAFICA 1998. Atlas Geográfico de la Provincia de Corrientes Tomo 1: El Medio Natural. Instituto de Geografía. Facultad de Humanidades. Universidad Nacional del Nordeste. Resistencia Chaco. República Argentina.
- GORDON, N. D.; T. A. MCMAHON & B. FINLAYSON. 1992. Stream Hydrology. An Introduction for Ecologists. John Wiley & Sons, Chichester, 526 p.
- GURTZM M. E & WALLACE, B. 1984. Substrate-Medisted Response of Stream Invertebrates to Disturbance. *Ecology*. **65**, (5), pp. 1556-1569.
- HENRY, R. 1996. Proyecto Aguapey. Relevamiento Ecológico del Micro Embalse Ubicado en el tramo Comprendido entre la Presa de tierra y la Desembocadura del Canal de Drenaje del Arroyo Aguapey. Convenio de Cooperación Técnico entre la Entidad Binacional Yacyretá y la Fundación Moisés Bertoni.

- HIGUTI, J.; TAKEDA, A. M. & PAGGI, A. C. 1993. Distribuição espacial das larvas de Chironomidae (Insecta, Diptera) do rio Baía (MS – Brasil). *Revista UNIMAR*, Maringá, v. 15, Suplemento, p. 65-81.
- HOLT, R.D. 1993. Ecology at the Mesoscale: the Influence of Regional Processes on Local Communities. In Leibolt, M. A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amaresekare, P., Chase, J., Hoopes, M., Holt, R., Shurin, J., Law, R., Tilman, D., Loreau, M. and Gonzalez, A. 2004. The Metacommunity Concept: a Framework for Multi-Scala Community Ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- HUBBARD, M. D.; DOMINGUEZ, E. & PESCADOR, M. L. 1992. Los Ephemeroptera de la República Argentina: un catálogo. *Rev. Soc. Entomol. Argent.* 50: 201-240.
- HUBBELL, S. P. 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography*. Princeton University Press, Princeton, NJ. USA.
- HUTCHINSON, G. E. 1957. *A treatise on limnology: Vol. 1. Geography, Physics, and Chemistry*. John Wiley and Sons, Inc., New York, NY. pp 1015.
- HYNES, H. B. N. 1970. *The Ecology of Running Waters*. University Press, Liverpool, UK.
- IOCLD, 1997. *International Journal of Hydropower and Dams, WCD; India Case study, 2000; Japan dam, Almanac, 1999. National Register of Large Dams for India*.
- ITUARTE, C. F. 1981. Primera noticia acerca de la introducción de los pelecípodos asiáticos en el área rioplatense. *Neotropica*, **27**, (77), 79-82.
- JUNK WJ, BAYLEY PB, SPARKS R.E. 1989. The flood-pulse concept in river-floodplain systems. En Dodge DP (Ed.) *Proceedings of the International Large River Symposium, Can. Spec. Publ. Fish Aquat. Sci.* 106: 110-127.
- KALF, J. 2002. *Limnology. Inland Water Ecosystems*. Prentice Hall, New Jersey.
- KALLER, M. D. & HARTMAN, K.J. 2004. Evidence of a threshold level of fine sediment accumulation for altering benthic macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia* **518**: 95-104.
- KALLER, M. D. & HARTMAN, K.J. 2004. Evidence of a threshold level of fine sediment accumulation for altering benthic macroinvertebrate communities. *Hydrobiologia* **518**: 95-104.
- KIMMEL, B. L.; LIND, O. T. & PAULSON, L. J. 1990. Reservoir Primary Production. In Thornton, K. W.; Kimmel, B.L.; Payne, E. F. (Eds). *Reservoir Limnology: Ecological Perspectives*. New York: John Wiley & Sons, Inc, p. 133-192.

- KUDO, F. A.; JORCIN, A.; NOGUEIRA, M. G. 2005. Composição e Distribuição da Comunidade Zoobentónica em Áreas de Várzea do Rio Paranapanema (SP/PR). En *Ecología de Reservatórios: impactos Potenciales, Ações de Manejo e Sistemas em Cascata*. Rima.
- LEGENDRE, P. & LEGENDRE, L. 1998. *Numeral Ecology*, Second English Edition. Elsevier Science. Amsterdam.
- LEIBOLD, M. A. 1998. Similarity and Local Coexistence of Species in Regional Biotas. *Evolutionary Ecology* 12: 95-110.
- LEIBOLT, M. A., HOLYOAK, M., MOUQUET, N., AMARESEKARE, P., CHASE, J., HOOPES, M., HOLT, R., SHURIN, J., LAW, R., TILMAN, D., LOREAU, M. & GONZALEZ, A. 2004. The Metacommunity Concept: a Framework for Multi-Scale Community Ecology. *Ecology Letters* 7: 601-613.
- LEVIN, S. A. 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology. *Ecology*, 73, 1943-1967.
- LITVINOV, A. S.; BAKANOV, A. I.; ZAKONNOV, V. V. & KOCHETKOVA, M. YU. 2004. On Relationships Between Characteristics of Benthic Communities and Some Characteristics of Their Habitat. *Water Resources*, Vol. 31. Nº 5: 565-572.
- LÓPEZ, H.; ROA, B.; MEICHTRY de ZABURLÍN; N.; PERMINGEAT E.; GARRIDO, G; PESO, J. & P. ARAYA. 1997. Informe de avance. Composición y Fluctuaciones Estacionales de Asociaciones de Organismos Acuáticos en el embalse Yacyretá. Programa de Incentivos. FCEQyN - UNaM. 70 pp.
- LOPRETTO E. & G. TELL (eds) 1995. *Ecosistemas de Aguas Continentales*. Ediciones Sur, La Plata, 1401 pp.
- MARCHESE M. & EZCURRA DE DRAGO, I. 1992. Benthos of the Lotic Environments in the Middle Paraná River System: Transverse Zonation. *Hydrobiologia* 237: 1-13.
- MARCHESE M; EZCURRA DE DRAGO, I. & E. DE DRAGO (2002). Benthic Macroinvertebrates and Physical Habitat Relationships in the Paraná River Flood-Plain System. 7. *The Ecolhydrology of South American Rivers and Wetlands*. IAHS Special Publication no.6.
- MARGALEF, R. 1980. *Ecología*. Omega. Barcelona. 951 p.
- MARGALEF, R. 1988. *Limnología*. Omega. Barcelona. 1010 p.
- MCCUNE, B., AND M. J. MEFFORD. 1999. *PC-ORD. Multivariate Análisis of Ecological Data, Versión 4*. MjM Software Desing, Gleneden Beach, Oregon, USA.

- MEICHTRY DE ZABURLIN N. 1999. La Comunidad Fitoplanctónica Durante las Primeras Etapas de Llenado del Embalse de Yacyretá, Argentina. *Revista de Ictiología* 7 (Número Especial): 15-26.
- MEICHTRY DE ZABURLIN N., G. GARRIDO & J. G. PESO. 2001. Informe Final, Monitoreo Biológico Estaciones Índices. Tomo IV, Capítulo I. Evaluación de la Calidad del Agua Mediante Parámetros Biológicos (comunidades planctónicas y bentónicas). Convenio EBY-FCEQyN-UNaM. Posadas, Misiones (Argentina). 97 p.
- MEICHTRY de ZABURLÍN; N.; J. PESO; G. GARRIDO; E. PERMINGEAT. 1.996. Informe de avance. Evaluación de los Parámetros Biológicos. Febrero-Julio/96 Estaciones Indices y Arroyos Tributarios. Convenio Marco EBY - UNaM; Calidad de Agua - Red de Monitoreo. Entidad Binacional Yacyretá, Fac. Cs. Exactas, Químicas y Naturales. Universidad Nacional de Misiones.
- MEICHTRY de ZABURLÍN; N.; J. PESO; G. GARRIDO; E. PERMINGEAT. 1.997. Informe de avance. Evaluación de los Parámetros Biológicos. Agosto/96-Enero/97. Estaciones Indices y Arroyos Tributarios. Convenio Marco EBY - UNaM; Calidad de Agua - Red de Monitoreo. Entidad Binacional Yacyretá, Fac. Cs. Exactas, Químicas y Naturales. Universidad Nacional de Misiones.
- MEICHTRY de ZABURLÍN; N.; J. PESO; G. GARRIDO; E. PERMINGEAT. 1.997. Informe de avance. Evaluación de los Parámetros Biológicos. Febrero/97-Julio/97. Estaciones Indices y Arroyos Tributarios. Convenio Marco EBY - UNaM; Calidad de Agua - Red de Monitoreo. Entidad Binacional Yacyretá, Fac. Cs. Exactas, Químicas y Naturales. Universidad Nacional de Misiones.
- MEICHTRY de ZABURLÍN; N.; J. PESO; G. GARRIDO; E. PERMINGEAT. 1.997. Informe de avance. Evaluación de los Parámetros Biológicos. Agosto/97-Enero/98. Estaciones Indices y Arroyos Tributarios. Convenio Marco EBY - UNaM; Calidad de Agua - Red de Monitoreo. Entidad Binacional Yacyretá, Fac. Cs. Exactas, Químicas y Naturales. Universidad Nacional de Misiones.
- MEICHTRY DE ZABURLIN, N.; GARRIDO, G.; PESO, J. G.; JEJER, C.; BALMACEDA, R.; PETRI FLORES, M. D.; MORALES, E. A.; OCAMPO, L. L.; ROJAS, H. A.; OLMEDO, R.; KIEFFER, L. A.; ARGUELLO, M. & SANSEVERINO, C. 2002. Informe Anual Año 2000 – 2001. Programa Calidad de Agua del Embalse Yacyretá. Departamento de Obras Complementarias Sector Medio Ambiente. 40 p.
- MERRITT, R. W. & CUMMINS, K.W. 1996. *An Introduction to the Aquatic Insects of North America*. Kendall. Hunt Publishing Company.
- MINSHALL, G. W., PETERSEN, R. C.; CUMMINS, K. W. 1983. Interbiome Comparisons of Stream Ecosystem Dynamics. *Ecol. Monogr.*, 53, 1-25.
- MONTANHOLI- MARTINS, M. C. & TAKEDA, A. M. 1999. Communities of Benthic Oligochaetes in Relation to Sediment Structure in the Upper Paraná River, Brazil. *Studies Neotropical Fauna & Environments*, 34: 52-58.

- MOREIRA DOS SANTOS, C.; ROMERO FERREIRA, R. & HENRY, R. 2005. Alterações na Organização da Comunidade Bentônica no Complexo Canoas (Rio Paranápanema-SP) Durante as Fases Pré e Pós – enchimento. In: Nogueira Gomes M.; Henry, R & Jorcin, A (Eds). *Ecología de Reservatórios: impactos Potenciales, Ações de Manejo e Sistemas em Cascata*. Rima.
- MOUQUET, N. & LOREAU, M. 2002. Coexistence in Metacommunities: The Regional Similarity Hypothesis. *Notes & Comments*. Vol 159, Nº 4. *The American Naturalist*.
- MOUQUET, N.; MILLER, T. E.; DAUFRESNE, T. & KNEITEL, M. 2006. Consequences of Varyng Regional Heterogeneity in Source-Sink Metacommunities. *OIKOS* 113: 481-488.
- MWAURA, F., MAVUTI, K. & WAMICHA W. N. 2002. Biodiversity Characteristics of small High-Altitude Tropical Man-Made Reservoirs in the Eastern Rift Valley, Kenia. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 7: 1-12.
- NEIFF, J. J. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15, 424-441.
- NOGUEIRA, M. G.; JORCIN, A.; VIANNA, N. C. & BRITTO C. T. 2005. Reservatórios em Cascata e os Efeitos na Limnología e Organização das Comunidades Bióticas (Fitoplâncton, Zooplâncton e Zoobentos) – Um Estudo de caso no Rio Paranápanema (SP- PR). Nogueira Gomes M.; Henry, R & Jorcin, A (Eds). En *Ecología de Reservatórios: impactos Potenciales, Ações de Manejo e Sistemas em Cascata*. Rima.
- PAGGI, A.; CÉSAR, I. & RODRÍGUEZ CAPÍTULO, A. 1998. Benthic studies in the zone of islands of Yacyretá previous to the impoundment of the Paraná Superior river (Argentina). *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 26:1089-1094.
- PAIVA, M. P. 1982. *Grandes Represa do Brazil*. Editerra, Brasilia 292p.
- PESO, J. & BECHARA J. 1999. Estructura del Zoobentos del embalse Yacyretá en dos estaciones de muestreo, antes y después de la fase de llenado a cota 76 s.n.m. *Revista de Ictiología* 7: 37-47.
- PESO, J. G. 1994. Informe Final, beca de Perfeccionamiento. Estudio del Zoobentos en el río Alto Paraná. II - Nemesio Parma -Yabebiry". Presentado al CIDET. UNAM.
- PESO, J. 1995. "Evaluación de los Parámetros Biológicos". Capítulo de Zoobentos. Informe del control operativo. Convenio Marco EBY - UNaM. Calidad de Agua - Red de monitoreo.

- PESO, J. 1996. "Estudios de Asociaciones de Organismos en Comunidades Acuáticas" en el Embalse Yacyretá. Informe programa de Incentivos. Capítulo de Zoobentos.
- PESO, J. 1996. "Evaluación de los Parámetros Biológicos". Estaciones Indices y Arroyos Tributarios. Capítulo de Zoobentos. Informe de avance. Convenio Marco EBY - UNaM. Calidad de Agua - Red de monitoreo.
- PESO, J. G. 1990. Primer informe de avance sobre las campañas de pesca experimental en el río Paraná entre los arroyos Yabebiry e Itaembé - Argentina. CIDET. Facultad de Ciencias Exactas Químicas y Naturales.
- PESO, J. G. 1991. "Estudio de la comunidad Bentónica en una Sección Transversal en el Alto Paraná". Presentado al CIDET. Fac. Cs. Ex. Quim. y Nat.
- PESO, J. G. 1994. Informe final sobre las campañas de pesca experimental en el río Paraná entre las progresivas Km. 1510 (Pto. Valle) y Km. 1570 (Pto. Nemesio Parma) Argentina. Convenio Entidad Binacional Yacyretá, Fac. de Cs. Exactas, Químicas y Naturales, Universidad Nacional de Misiones.
- PESO, J. G. 1994. Presentación de informe del control operativo: "Evaluación de los parámetros Biológicos". Capítulo Zoobentos. Convenio Marco EBY-UNAM. Calidad de Agua - Red de monitoreo.
- PESO, J. G. 1994. Zoobentos en dos estaciones de muestreo del río Alto Paraná. I-Nemesio Parma - Puerto Valle. Tankay (1), p.175-176.
- PESO, J. G. 1995. Zoobentos del arroyo Urugua-í. Estudio preliminar (Misiones - Argentina). Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral.
- PESO, J. G. 1996. Zoobentos en el Embalse Yacyretá, Argentina - Paraguay. Actas 40 aniversario de la Universidad Nacional del Nordeste. Sección 6 pág. 55-58.
- PESO, J. G. 1998. Zoobentos en dos estaciones de muestreo en el embalse Yacyretá. Actas del III Congreso Latinoamericano de Ecología. Merida, Venezuela.
- PETTS, G.E. 1984. Impounded Rivers. Perspectives For Ecological Management. John Wiley & Sons. 1984. p. 326.
- PIROZHNIKOV, P. L. & MIROSHNICHENKO, M. P. 1966. Shaping the Hydrological Conditions for Large Reservoirs. First and Second Group Fellowship Study Tours on Inland Fisheries Research. <http://www.fao.org>
- PRAT, N. 1980. Bentos de los Embalses Españoles. Oecología Aquatica, 4: 3-43 p.
- POPP, A. & HOAGLAND, K. D. 1995. Changes in Benthic Community Composition in Response to Reservoir Aging. Hidrobiologia. 306 (2) 159-171 p.

- RICHTER BOIX, ALEX. 2005. Estructura de una Comunidad de Anuros en una región Mediterránea. Tesis Doctoral. Universitat de Barcelona. http://tdcat.cesca.es/tesis_UB/Available/TDX.
- ROA, B. H & PERMINGEAT, E. D.; 1999. Composición y Abundancia de la Fauna Ictica en dos Estaciones de Muestreo del Embalse de Yacyretá, Argentina. *Revista de Ictiología* 7 (número Especial): 49-57.
- ROA, B. H.; MEICHTRY DE ZABURLÍN, N.; PERMINGEAT, E. D.; PESO, J. G.; GARRIDO, G. & ARAYA, P. 1995. Estudios de Asociaciones de Organismos en Comunidades Acuáticas en el Embalse Yacyretá. *Inf. Prog.Inc. Fac. Cs. Exac. Quím. Y Nat. UNAM*.
- ROA, B. H.; MEICHTRY DE ZABURLÍN, N.; PERMINGEAT, E. D.; PESO, J. G.; GARRIDO, G. & ARAYA, P. 1996. Estudios de Asociaciones de Organismos en Comunidades Acuáticas en el Embalse Yacyretá. *Inf. Final Prog.Incentivos a la Investigación. Fac. Cs. Exac. Quím. Y Nat. UNAM*.
- ROA, B. H.; MEICHTRY DE ZABURLÍN, N.; PERMINGEAT, E. D.; PESO, J. G.; GARRIDO, G. & ARAYA, P. 1997. Composición y Fluctuaciones de Asociaciones de Organismos en el Embalse Yacyretá. *Inf. Final Prog.Incentivos a la Investigación. Fac. Cs. Exac. Quím. Y Nat. UNAM*.
- RODRIGUEZ CAPITULO, A. 1992. Los Odonatos de la República Argentina (Insecta). *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*. 34 (1), 91 p.
- ROY, Y.; SECRETAN, Y.; LECLERC, M.; HENICHE, M.; GREENDALE, R. & DUBOS, V. 2000. *Modeleur Use's Guide, Versión 1.0 a 07*.
- SANTOS, C. M. & HENRY, R. 2001. Composição, distribuição e abundancia de Chironomidae (Diptera, Insecta) na Represa de Jurumirim (Rio Paranapanema – SP). *Acta Limnol. Bras.*, **13** (2): 99-115.
- SHIMIDA, A. & WILSON, M.V. 1985. Biological Determinants of Species Diversity. *J. Biogeogr.*, 12, 1-20.
- SOLDANO, F. 1947. Régimen y Aprovechamiento de la Red Fluvial Argentina I: El Río Paraná y sus Tributarios. Editorial CIMERA, Buenos Aires, Argentina.
- STAT SOFT. INC. 2001. *Statistica (data análisis Software System). Version 6.0 . w.w.w. statsoft.com*.
- STEVAUX J. C. & TAKEDA, A. M. 2002. Geomorphological processes related to density and variety of zoobenthic community of the upper Paraná River, Brazil. *Z. Goemorph. N. F.* **129**: 143-158.
- STEVAUX J. C. & TAKEDA, A. M. 2002. Geomorphological processes related to density and variety of zoobenthic community of the upper Paraná River, Brazil. *Z. Goemorph. N. F.* **129**: 143-158.

- STRAHLER, A. N. 1957. Quantitative Analysis of Watershed Geomorphology. American Geophysical Union Transactions **38**, 913-920.
- STRAŠKRABA, M.; TUNDISI, J. G.; DUNCAN, A. 1993. State of the art of reservoir limnology and water quality management. In: STRAŠKRABA, M.; TUNDISI, J. G.; DUNCAN, A. (Eds). Comparative reservoir limnology and water quality management. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. P. 213- 288.
- SUGUNAN, V. V. 2000. Ecology and Fishery management of reservoirs in India. Hydrobiologia **430**: 121-147.
- TABACHNICK, B. G. & FIDELL, L. S. 2001. Using Multivariate Statistics, Fourth Ed. Allyn And Bacon. Boston.
- TAKEDA, A. M. 1999. Oligochaete community of alluvial Upper Paraná River, Brazil: spatial and temporal distribution (1987 – 1988). Hydrobiologia, **412**: 35-42.
- TAKEDA, A. M., FUJITA, D. S. 2004. Benthic Invertebrates. The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical aspects, Ecology and conservation, **VIII**: 191-208.
- TAKEDA, A. M.; BUTAKKA, C. M. DE M.; FUJITA, D. S.; FUJITA, R. H.; RAMBELI BIBIAN, J. P. 2005. Larvas de Chironomidae em Cascata de Reservatórios no Rio Iguaçu (PR). Biocenosis Em Reservatórios, Padrões espaciais e temporais. Rima.
- TAKEDA, A. M.; BUTAKKA, C. M. DE M.; FUJITA, D. S.; FUJITA, R. H. & RAMBELI BIBIAN, J. P. 2005. Larvas de Chironomidae em Cascata de Reservatórios no Rio Iguaçu (PR). Biocenosis Em Reservatórios, Padrões espaciais e temporais. Rima.
- TAKEDA, A. M.; SHIMIZU, Y. G.; HIGUTI, J. 1997. Variações espaço- temporais da comunidade zoobentônica. In VAZZOLLER, A. E. M.; AGOSTINHO, A. A.; HAHN, N. S. (Eds.). A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos. Maringá, p. 157-177.
- TER BRAAK, C. J. F. & SMILAUER, P. 1998. Canoco Reference Manual and User's Guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination. Version 4. Microcomputer Power, Thaca, New York, USA.
- THORNTON, K. 1990. Perspectives on Reservoir Limnology. In Thornton, K. W.; Kimmel, B.L.; Payne, E. F. (Eds). Reservoir Limnology: Ecological Perspectives. New York: John Wiley & Sons, Inc, p. 1-15.
- TUNDISI, J. G. & STRAŠKRABA, M., 1999. Theoretical Reservoir Ecology and its Applications. Backhuys Publishers, The Netherlands, 592 p.
- TUNDISI, J. G. 1988. Limnologia e Manejo de Represas. Série: Monografias em Limnologia. Ed. J. G. Tundisi. V. 1(T.1): 506 p. EESC-USP/CRHEA/ACIESP.

- TUNDISI, J. G. 1990. Perspectives for Ecological Modelling of Tropical and Subtropical Reservoirs in South America. *Ecol. Modelling*, 52: 7-20.
- TUNDISI, J. G. 1993. Represas do Paraná Superior: Limnología e Bases Científicas para o Gerenciamento. In: Conferencias de Limnología/ Conferences in Limnology (Eds. Boltotsky, A. & Lopez, H. L.) p. 41-52.
- TUNDISI, J. G.; MATSUMURA-TUNDISI, T.; CALIJURI, M. C. 1993. Limnology and Management of Reservoirs in Brazil. In: STRAŠKRABA, M.; TUNDISI, J. G.; DUNCAN, A. (Eds). Comparative reservoir limnology and water quality management. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers. p. 25 - 55.
- TUNDISI, J.G. 1999. Estudios dedicados a la biología pesquera en el área de Yacyretá. *Ictiología*. **7**: 1.
- TUNDISI, J.G. 2005. Biocenoses em reservatórios. Padrões Espaciais e Temporais. Rodrigues, L.; Thomás, S. M.; Agostinho, A.A.; Gomes, L. C. RIMA.
- TRIVINHO- STRIXINO S. & STRIXINO G. 1995. Larvas de Chironomidae (Diptera) do Estado de São Paulo. Guia de Identificação e Diagnose dos Gêneros. Universidade Federal de São Carlos. Programa de Pos-Graduação em Ecologia e Recursos Naturales (Ed.) Santos, J. E.
- VANNOTE, R. L., MINSHALL, G. W., CUMMINS, K. W., SEDELL, J. R. & CUSHING, C. E., 1980. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 37: 130-137.
- VARELA, M. E. & BECHARA, J. A. 1979. Bentos. Estudios ecológicos en el Area de la Represa Yacyretá. Informe de Avance N° 3. CECOAL, Corrientes.
- VARELA, M. E. 1977. Bentos. Estudios ecológicos en el Area de la Represa Yacyretá. Informe de Avance N° 2. CECOAL, Corrientes.
- VARELA, M. E. & A. A. BONETTO. 1979. Introducción al estudio del bentos del Alto paraná Argentino. VII Runión Argentina de Ecología. Mendoza.
- VARELA, M. E., J. A. BECHARA & N. L. ANDREANI. 1983. Introducción al estudio del bentos del Alto Paraná. *ECOSUR*. 10 (19/20): 103-126.
- WARD, J. V. 1989. The Four-Dimensional Nature of Lotic Systems. *J. North Am. Benthol. Soc.*, 8: 2-8.
- WARD, J. V. & STANFORD, J. A. 1983. The Serial discontinuity Concept of Lotic Ecosystems. P. 29-42. In: Fontaine, T. D. & Bartel, S. M. (eds). Dynamics of lotic ecosystems. Ann Arbor Science.
- WEITHMAN, A. S. & HASS, A. S. 1982. Socio-economic Value of the Trout Fishery in Lake Taneycomo, Missouri. *Transaction of the American Fisheries Society*, v. 111. 223-230 p. En Nogueira Gomes M.; Henry, R & Jorcin, A (Eds).

Ecología de Reservatórios: impactos Potenciales, Ações de Manejo e Sistemas em Cascata. Rima.

WETZEL, R. G. 1983. Limnology. Saunders College Publishing, Philadelphia, PA. pp 767.

WILSON, D. S. 1992. Complex Interactions in Metacommunities with Implications for Biodiversity and Higher levels of Selection. Ecology 73: 1984-2000.