

Atributos estructurales de la deriva de invertebrados en el río Chocancharava, Córdoba, Argentina

María del Carmen Corigliano, Cristina M. Gualdoni, Ana. M. Oberto y Graciela B. Raffaini

Departamento de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Río Cuarto, Agencia Postal N° 3, 5800 Río Cuarto, Argentina

Resumen. *Se estudió la estructura y composición de la deriva de invertebrados en un tramo anastomosado de llanura, con el fin de analizar si existen diferencias diurnas y nocturnas, espaciales y estacionales, y determinar el origen de los organismos derivantes. Los componentes de la deriva pertenecen a diferentes comunidades del río: marginales, bentónicas eipotámicas y remotas. Las especies eipotámicas demostraron un ritmo estacional, principalmente la población dominante, *Paracloeodes sp.*, característica de fondos de arena móvil. Durante las derivas catastróficas se observaron altas densidades y organismos del tientos remoto. El cambio estacional dependió del momento de la toma de muestras: antes, durante o después de lluvias importantes, por lo que no se determinó una asociación con esta variable en una sola dirección. La deriva constante fue menos abundante después de las crecientes causadas por las lluvias acumuladas en la estación de primavera-verano.*

Abstract. *Invertebrate drift of lowland, medium order river habitats was investigated to determine diurnal, spatial, and seasonal patterns of its structure and composition, and identify drifting organisms according to their original habitat. Drifting organisms came from diverse stream communities: marginal, eipotamic benthos, and remote ones. However, seasonal or circadian rhythms were exhibited by eipotamic species, particularly by the dominant population, *Paracloeodes sp.*, Which occupies unstable beds. High densities and remote benthos specimens were observed in catastrophic drifts. Seasonal changes depended on whether samples were collected before, during, or after important rains. As a result, a uniform association with this variable was not detected. Constant drift, particularly after scouring floods caused by spring and summer rains, was less abundant.*

Introducción

Las comunidades de invertebrados fluviales, tanto bentónicas como las relacionadas a la vegetación marginal, poseen adaptaciones morfofisiológicas y etológicas que les permiten resistir las fuerzas del flujo que tienden a desplazarlos río abajo. Sin embargo, se ha observado que continuamente una fracción de estas comunidades entra en la columna de agua y constituye la deriva constante, que se distingue de la deriva comportamental porque ésta posee un ritmo caracterizado por una periodicidad diaria o estacional. La deriva catastrófica resulta de perturbaciones exógenas severas como la contaminación o las crecidas (Waters 1972, Allan 1992).

Estudiar la deriva es importante para comprender procesos migratorios y de dispersión, y procesos endógenos relacionados con los ritmos biológicos de los organismos, desencadenados o no por factores del hábitat (Müller 1974, Hall *et al.* 1980, Casey 1987). Las causas que la originan y su papel funcional han sido objeto de estudios observacionales y experimentales y están aún en discusión. Se trata de un fenómeno no bien interpretado y complejo en sus determinaciones (Pearson y Franklin 1968, Willey y Kohler 1984, Poff y Ward 1991, Forrester 1994).

Aunque en los últimos años la deriva ha sido muy estudiada en el marco de la limnología lítica,

Tabla 1. Características físicas y químicas del río Chocancharava. rH: potencial de óxido-reducción, VP: valores de permanganato, DQO: demanda química de oxígeno.

Table 1. Physical and chemical parameters of Chocancharava river. rH: redox potential, VP: oxidability by KMnO_4 , DQO: chemical oxygen demand.

Atributo	Descripción	Atributo	Descripción
pH	7.77±0.53	Temperatura (°C)	20.2
Conductividad ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	224.3±49.2	Sólidos disueltos ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$)	36.25±35.3
rH	19.5±1.75	VP ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$)	2.29±1.1
DQO ($\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}\text{O}_2$)	1.88±1.7		

la mayor parte de la información existente corresponde a pequeños arroyos montañosos o a canales artificiales. Los registros para ríos de llanura de mediano orden de la Región Neotrópica son muy escasos, especialmente en lo referido a la composición y estructura de la fracción derivante. En los arroyos de montaña la fracción derivante es la bentónica y en ríos de llanura, se ha demostrado que la deriva está representada por organismos bentónicos del canal principal o eupotamon y por organismos de la zona marginal y parapotámica, según la partición del hábitat y de las comunidades en un canal anastomosado (Cellot 1982, Corigliano *et al.* 1987, Corigliano 1989).

El objetivo de este trabajo es analizar los atributos estructurales de la deriva, durante un ciclo anual, en un río de llanura; identificar patrones de organización que permitan separar los tres tipos de deriva y evaluar el aporte de las comunidades bentónicas y extrabentónicas: pleuston, neuston, bafon y otras asociaciones, según la clasificación de Hutchinson (1993).

Materiales y Métodos

El área de estudio estuvo comprendida en un tramo de llanura del río Chocancharava, ex Cuarto (Latitud 33°08'S, Longitud 64°20'0, 439 msnm). El río, de orden 7, tiene allí una velocidad de 40-60 $\text{cm}\cdot\text{seg}^{-1}$, ancho de 60-80 m, profundidad de 14 cm y un caudal de 3.5 $\text{m}^3\cdot\text{seg}^{-1}$. Corresponde a un tramo anastomosado de llanura con una pendiente de 1 %. El sustrato dominante está formado por arena gruesa, arena y limo. La vegetación marginal es un mosaico de bosques y vegetación herbácea. La longitud del río es de 82 Km y la superficie de su cuenca es de 1770 Km^2 . Ver otras características en tabla 1.

Se identificaron dos tipos de microhábitat dentro del canal anastomosado, un brazo principal o eupotámico y otro parapotámico por donde transcurre un canal marginal con vegetación ribereña. En cada canal se colocaron dos redes de deriva de 300 p de abertura de malla (Elliott 1970), durante una hora a la mañana y una hora después de la puesta del sol. La periodicidad fue cada treinta días, desde febrero de 1986 a febrero de 1987, obteniéndose 46 muestras duplicadas de las que se calculó la media. El error estándar promedio fue del 14 %. Las muestras fueron codificadas con la sigla de cada condición de muestreo, ccd: canal central día, ccn: canal central noche, cmd: canal marginal día y cmn: canal marginal noche. Paralelamente a la toma de muestras se registró la velocidad de corriente en el sector de enclave de las redes a los fines de calcular el volumen filtrado. Los datos climatológicos de fotoperíodo, lluvias y temperatura del aire se tomaron de Seiler *et al.* (1995) y, dado que no existe estación de aforo en el lugar, se usó la variable lluvias como subrogado de la variable caudal.

Los organismos se clasificaron al nivel taxonómico más fino posible a los fines de calcular la diversidad específica H' de Shannon-Wiener y para el tratamiento estadístico se combinaron algunos taxa en unidades de mayor jerarquía. La lista de especies al nivel de resolución arribado se ha presentado en Corigliano *et al.* 1996.

Se calcularon estadísticos univariados y bivariados por procedimientos convencionales

Tabla 2. Frecuencia (F), abundancia (D: densidad media, ind.10².rn⁻³), comunidad de origen y estacionalidad, test de aleatoriedad, (O y E) de la deriva de macroinvertebrados en el río Chocancharava.

Table 2. Frequency (F), abundance (D), original communities and seasonality, randomness test, (O and E) of macroinvertebrate drift in Chocancharava river.

Taxa		F	D	O y E	Taxa		F	D	O y E
Hydridae	<i>Hydra sp</i>	7	3.4	1*	Coleoptera	Noteridae	11	5.5	1
Nematoda		17	9.7	1*		Dytiscidae	10	3.8	1
Gordioidea		2	0.2	1*		Hydrophilidae	4	0.2	1
Naididae		45	359.5	2*		Staphylinidae	13	7.4	1
Hydrachnidia		34	78.9	1*		Heteroceridae	2	0.5	1
Crustacea	<i>Hyaella curvispina</i>	27	3.2	1		Dryopidae	1	0.0	1
Collembola		8	35.9	1*		Elmidae	5	2.0	2
Plecoptera	<i>Acroneuria sp.</i>	1	0.1	0		Larvas Coleop.	37	44.7	2*
Ephemeroptera	<i>Baetis sp. 1</i>	46	420.3	2*	Diptera	Tipulidae	38	54.3	2*
	<i>Baetis sp. 2</i>	33	66.8	2*		Psychodidae	26	21.3	1
	<i>Camelobaetidius penai</i>	13	3.9	0		Culicidae	12	3.2	1
	<i>Paracloeoedes sp.</i>	46	2219.1	2*		Simuliidae	13	3.0	1
	<i>Leptohyphes sp.</i>	20	11.9	2		Ceratopogonidae	2	0.2	0
	<i>Caenis sp.</i>	12	5.1	1		Tanypodini	37	35.5	2
	<i>Lachlania sp.</i>	10	1.7	1		Chironomini	40	131.2	2
Odonata	Zygoptera	2	0.3	1		Tanytarsini	26	51.2	2*
	Anisoptera	14	11.1	1		Corynoneurini	39	56.9	2*
Heteroptera		9	1.7	1		Orthocladini	42	186.5	2*
Trichoptera	<i>Smicridea sp.</i>	1	0.2	0		Larvas Diptera	25	21.5	1*
	Hydroptilidae	10	1.9	1		Pupas de Diptera	35	116.2	0*
	<i>Nectopsyche sp.</i>	27	30.0	1*		TOTAL	46	4010	

Comunidades de origen (O): 0=bentos remoto, 1=comunidades marginales (bafon, neuston y haptobentos), 2=comunidades bentónicas (eubentos, herpobentos y nectobentos). Test de aleatoriedad (E): * indica no al azar ($P < 0.05$)

paramétricos, previa normalización de los valores por $\log(x+1)$, y no paramétricos. Se desarrolló un test de aleatoriedad a los fines de determinar si la secuencia de las observaciones fue al azar, evaluadas mediante el estadístico $Z = (Y - \mu)/s$, $p > 0.05$, lo que permite caracterizar la tendencia estacional hacia abajo o hacia arriba de la mediana de los datos (Sokal y Rohlf 1979, Steel y Torrie 1988). A los fines de obtener la separación entre conjuntos homogéneos de muestras y aquellas raras sometidas a disturbio, se realizó una clasificación por medio del agrupamiento compuesto no jerárquico usando el porcentaje de similitud mediante el programa Compclus (Gauch 1979).

Resultados

De los 41 taxa, 11 representaron más del 90 % de la densidad total de las muestras, y la relación de taxa bentónicos sobre el total fue de 13/41. *Paracloeoedes sp.* fue la especie dominante (50 % de la densidad total), seguida en orden de importancia por *Baetis sp1*, Naididae, Orthocladini, Chironomini, pupas de dípteros, Hydrachnidia, *Baetis sp2*, Corynoneurini, Tipulidae y Tanytarsini. Según el test de aleatoriedad se observó una marcada estacionalidad en los valores de densidad de algunos taxa, mientras otros presentaron valores al azar (Tabla 2). Según el agrupamiento compuesto no jerárquico se determinaron 7 grupos: grupo 1 (25 muestras), grupo 2 (11 muestras), grupo 3 (5 muestras), grupo 4 (2 muestras: ccd y cmd, febrero 1987), grupo 5 (1 muestra: ccn, abril), grupo 6 (1 muestra: cmn, febrero 1986), y el grupo 7 (1 muestra: ccn febrero 1987). Los grupos 4 a 7 constituyeron muestras raras y relacionadas con situaciones de disturbio. Las muestras de los grupos 5 y 6 correspondieron a

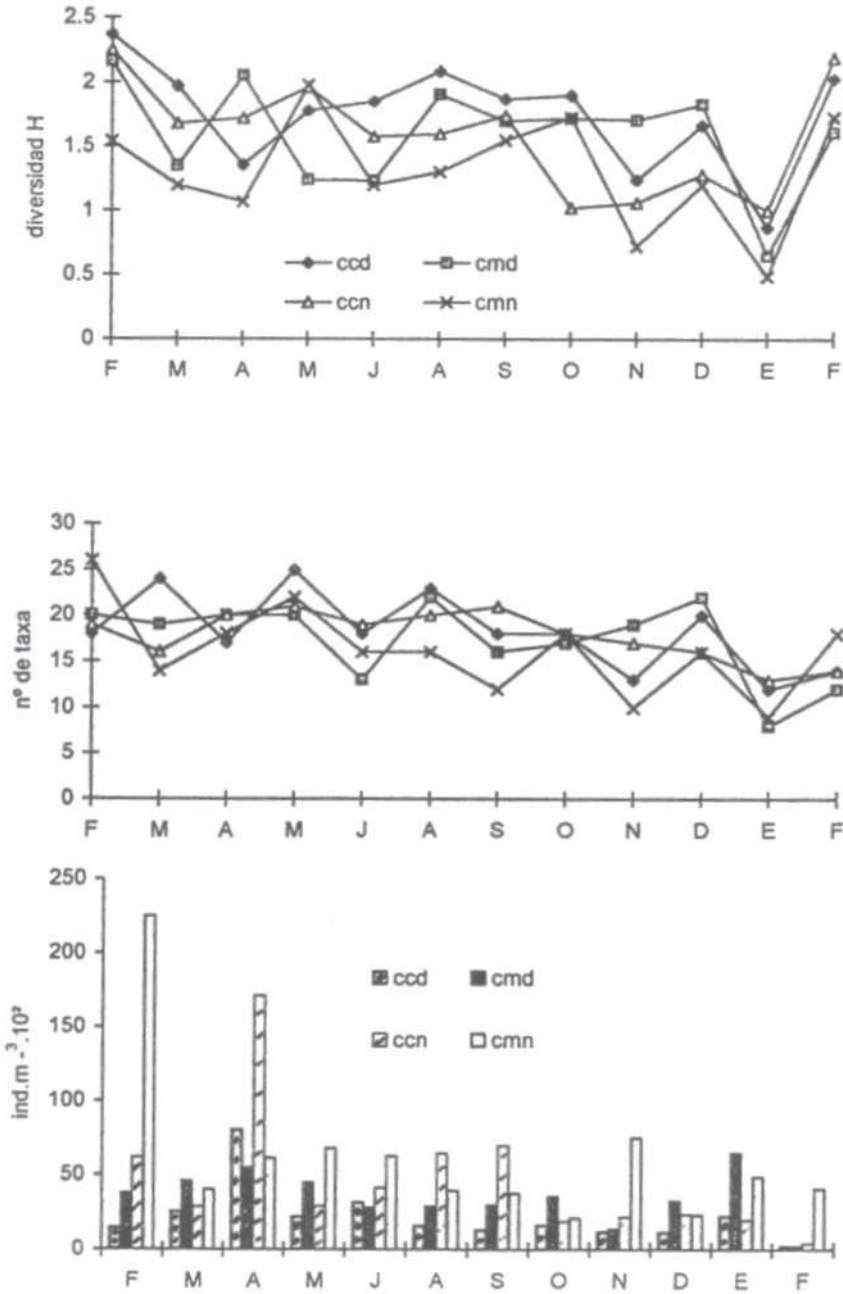


Figura 1. Diversidad, riqueza taxonómica y densidad de la deriva del río Chocanchavara. cc: canal central, cm: canal marginal, d: día, n: noche.

Figure 1. Diversity, taxonomic richness and density of drift in Chocanchavara river. cc: central channel, cm: marginal channel, d: day, n: night.

la deriva catastrófica y se observaron representantes del tientos remoto: *Camelobaetidius pennai*, Dryopidae, *Acroneuria* sp y Ceratopogonidae, característicos de los tramos serranos. Los grupos 4 y

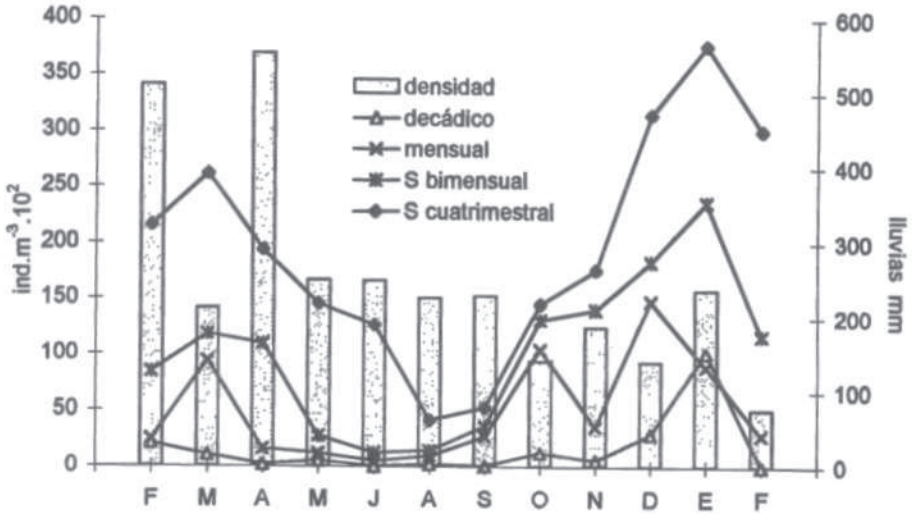


Figura 2. Densidad de deriva y sumatoria (S) de las precipitaciones durante 10 días, un mes, dos meses y cuatro meses antes de la toma de muestras.
Figure 2. Drift density and total sum (S) of precipitation ten days, 1 month, 2 months, and 4 months before sampling date.

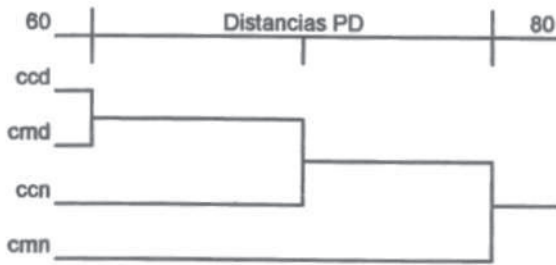


Figura 3. Dendrograma del porcentaje de disimilitud entre las muestras de la deriva del río Chocancharava. Referencias como en la figura 1.
Figure 3. Dendrogram of percent disagreement between drift samples from Chocancharava river. References as in figure 1.

7 correspondieron a muestras tomadas en ambientes ya perturbados por crecientes anteriores y fueron las de más baja densidad. Esto determinó una asimetría en la organización del ciclo anual estudiado (Fig. 1). Densidad, diversidad (H') y riqueza taxonómica se calcularon para cada tipo de canal y cada situación de luz (día) y oscuridad (noche). El mes de más baja diversidad y riqueza específica fue enero, el resto del año los valores de diversidad fluctuaron entre 1,3 y 2,5 bit . ind⁻¹ y el número de taxa entre 15 y 25 (Fig. 1). Se observaron aumentos en la densidad simultáneos a días de lluvias en el primer ciclo húmedo, pero éstas fueron coincidencias puntuales y durante el segundo verano los valores de deriva fueron afectados negativamente por los elevados registros de precipitaciones de los meses anteriores a la toma de muestra (Fig.2). Por este efecto contrario entre ambos ciclos de lluvias no se encontraron

tendencias significativas entre los valores de deriva y fotoperíodo, temperatura del aire y lluvias decádicas, mensuales, bimensuales y cuatrimestrales.

La prueba U de Mann-Whitney mostró diferencias significativas entre el día y la noche en el canal central ($Z=1.99$). Tanto esa prueba como la de Kolmogorov-Smirnov mostraron diferencias significativas entre el canal central y el canal marginal durante el día ($Z=2.22$, $K-S=1.63$) y entre el canal central durante el día y el canal marginal durante la noche ($Z=3.22$, $K-S=1.84$). Los valores de riqueza y diversidad fueron homogéneos comparando todas las muestras de a pares, a excepción del canal central día y canal marginal noche, que fueron significativamente diferentes entre sí ($p < 0.05$). El porcentaje de disimilitud, entre las cuatro situaciones de toma de muestra, determinó una mayor semejanza entre canal marginal día y canal central día, y el canal marginal noche se segregó con mayor distancia (Fig. 3).

Para las especies o taxa más representativas se desarrollaron tratamientos analíticos para comparar todas las muestras del día con las de la noche. Según las pruebas Kolmogorov-Smirnov y U de Mann-Whitney las diferencias fueron significativas solamente entre las densidades diurnas y nocturnas de *Paracloeodes* sp ($Z=2.32$, $K-S=1.36$).

Para cada taxa se realizó un ANOVA con todas las combinaciones posibles de situaciones de muestreo. Los resultados determinaron que las muestras son homogéneas entre sí para todos los taxa, menos para 7 de ellos, donde la condición canal marginal es mayor que canal central y noche mayor que día: Collembola, *Paracloeodes* sp., *Caenis* sp., Noteridae, Psychodidae, Chironomini, y Corynoneurini.

Discusión

Se ha puesto en evidencia que el número de invertebrados arrastrados por la corriente registra un patrón recurrente que se manifiesta con mayores densidades en las primeras horas de oscuridad (Waters 1972, Müller 1974, Obi y Conner 1986, Corigliano *et al.* 1987, Allan 1992). Este patrón no puede generalizarse a todos los taxa bentónicos, ya que las poblaciones presentan respuestas adaptativas, tanto fisiológicas como evolutivas, que se desvían del patrón general luz-oscuridad (Wiley y Kohler 1984). En el presente estudio, la densidad total de deriva tuvo diferencias significativas entre el día y la noche. *Paracloeodes* sp, el dominante numérico, presentó un patrón diferencial luz-oscuridad y canal central-canal marginal. *Caenis* sp, Collembola, Noteridae, Psychodidae, Chironomini y Corynoneurini mostraron diferencias entre el día y la noche cuando se discriminaron las variables espaciales. En el resto de los taxa no se hallaron diferencias significativas, al menos en la primera hora de oscuridad. Nuestros resultados podrían indicar que las mayores densidades se presentarían en momentos más avanzados de la noche, o bien que en estos grupos la deriva no se manifestaría con periodicidad diaria. En efemerópteros, los patrones de deriva nocturna pueden responder a comportamientos evasivos ante el riesgo de depredadores visuales diurnos (Allan 1992, Flecker 1992, Forrester 1994) y, por su forma de vida y su hábitat *Paracloeodes* sp es la especie más expuesta. Sin embargo, la ausencia de importantes poblaciones de depredadores de deriva en el tramo estudiado (Raro *et al.* 1991) indicaría que este factor no es el único que determina la periodicidad nictemeral.

Incrementos en los valores de deriva pueden producirse tanto por aumentos como por disminuciones del caudal (Minshall y Winger 1968, Pearson y Franklin 1968, Irvine y Henriques 1984, Poff y Ward 1991). El cambio del caudal, medido como precipitaciones, presentó asociaciones simultáneas con algunas fechas puntuales, pero no se observó una tendencia positiva en la correlación de las densidades con los agrupamientos de lluvias realizados. Los resultados obtenidos demuestran que la asociación con el caudal es más compleja, pues depende del momento y la intensidad de las lluvias caídas. Si la precipitación es simultánea a la toma de muestras, la densidad de efectivos en transporte aumenta por tratarse de una deriva catastrófica. Si se consideran las lluvias acumuladas en períodos anteriores a los muestreos, la densidad es baja porque las crecientes previas han erosionado la fauna, y la comunidad se encuentra en una etapa inicial de repoblamiento. Ambas situaciones, derivas catastróficas y derivas posteriores a crecientes erosivas, se registraron en el río Chocancharava y la

respuesta depende del tiempo transcurrido desde la última fluctuación de caudal. La deriva posterior a las crecientes, aunque de menor densidad que la constante en épocas de sequía, es de gran importancia ecológica. Se ha demostrado que la deriva de organismos desde la llanura de inundación o de pequeños afluentes permite la recolonización de las zonas despobladas por las crecientes (Badri *et al.* 1987). Las muestras analizadas taxa por taxa y agrupadas para cada situación fueron más homogéneas de lo esperado. Los derivantes más abundantes pertenecen a comunidades bentónicas eipotámicas, ya que están más expuestos a ser arrastrados por la corriente, especialmente en un curso fluvial anastomosado. En estos tramos se originan microambientes de naturaleza efímera con sedimento orgánico y escasa velocidad de corriente que constituyen el hábitat preferencial de *Paracloeodes* sp (Wiley y Kohler 1984). Los organismos del herpobentos, tales como algunos oligoquetos y quironómidos son tan abundantes como los efemerópteros (Corigliano 1989, Corigliano *et al.* 1994), pero tienen menor predisposición a derivar porque viven en refugios o en el sedimento. La diferencia observada en la densidad de deriva de estos organismos con respecto a *Paracloeodes* sp no es proporcional a su representación en el bentos. Los taxa de las comunidades marginales: coleópteros, heterópteros, planarias, hidras, sanguijuelas y moluscos están ausentes, o son poco frecuentes o escasos en deriva. Debido a su forma de vida, subsésiles, asociados a refugios vegetales o buenos nadadores, su presencia en la columna de agua indica un mero arrastre mecánico al azar. En la mayoría de los casos, las diferencias en riqueza de especies y diversidad específica de deriva, entre canal marginal y central no fueron significativas. Cellot (1982) observó que en los ríos anastomosados la variabilidad de la deriva es menor que la hidráulica, llegando a la conclusión que las diferencias espaciales son mínimas.

El complejo de invertebrados derivantes representa una dispersión y/o erosión de las poblaciones desde los hábitats óptimos y es un proceso migratorio continuo en las aguas fluyentes. Por ello la evaluación de algunas poblaciones bentónicas es incompleta sin la consideración de sus fracciones derivantes. A pesar de haberse considerado que la deriva constante y mecánica no tiene gran significación ecológica, se ha demostrado su importancia en la regulación de las poblaciones de macroinvertebrados (Badri *et al.* 1987, Ghetti *et al.* 1991) y en la alimentación de peces; (Flecker, 1992, Bechara, *et al.* 1993). En efecto, el hecho de que en las aguas fluyentes se movilicen altas densidades de organismos es relevante ecológicamente, ya se trate de un fenómeno pasivo por erosión mecánica o activo debido a taxismos específicos.

Agradecimientos. Este trabajo fue financiado, en diferentes etapas de su desarrollo, con subsidios de la Secretaría de Ciencia y Técnica de la Universidad Nacional de Río Cuarto, el Consejo de Investigaciones Científicas de la Provincia de Córdoba y por la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica.

Bibliografía

- Allan J. D. 1992. Stream Ecology. Structure and function of running waters. Chapman & Hall, London, 388 pp.
- Badri A., J. Giudicelli J. y G. Prevot. 1987. Effects d'une crue sur la communauté d'invertébrés benthiques d'une rivière méditerranéenne, Le Rdat (Maroc). Acta Oecologica, 8: 481- 500.
- Bechara J. A., G. Moreau y L. Hare. 1993. The impact of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) on an experimental stream benthic community: the role of spatial and size refugia. J. Anim. Ecol., 62:451-464.
- Casey, R. J. 1987. Diel periodicity in density of Ephemeroptera nymphs on stream substrata and relationship with drift and selected abiotic factors. Can. J. Zool. 65:2945-2952.
- Cellot, B. 1982. Cycle annuel et zonation de la derive des macroinvertébrés du Rhone en amont de Lyon. Thèse, Université Claude- Bernard, Lyon 1, 167 p.
- Corigliano, M. del C. 1989. Partición de recursos en el tramo anastomosado de un río de llanura. Rev. UNRC, 9: 61-73.
- Corigliano, M. del C, Gualdoni, C. M. y A.M. Oberto. 1987. Deriva de macroinvertebrados en un tramo anastomosado de un río de llanura. Rev. UNRC, 7: 89-98.
- Corigliano, M. del C., Fabricius, A. L. de, M. E. Luque y N. Gari. 1994. Patrones de distribución de variables físicoquímicas y biológicas en el río Chocancharava (Cuarto) (Córdoba, Argentina). Rev. UNRC, 14: 177-194.

- Corigliano, M. del C. , C. M. Gualdoni, A.M. Oberto y G.B.Raffaini. 1996. Macroinvertebrados acuáticos de la provincia de Cordoba. En Di Tada, I.E. y E.H. Bucher.(eds.) Biodiversidad de la Provincia de Cordoba Vol. 1. Fauna : 119-165. Ed. UNRC, Córdoba, Argentina. 373 p.
- Elliott, J. M. 1970. Methods of sampling invertebrate drift in running water. *Annals. Limnol.*, 6:133-159.
- Flecker, A. 1992. Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology*, 73: 438-448.
- Forrester, G. E. 1994. Influences of predatory fish on the drift dispersal and local density of stream insects. *Ecology*, 75: 1208-1218.
- Gauch, H. G. 1979. COMPCLUS. A Fortran Program for Rapid Initial Clustering of large data sets. Cornell University, Ithaca, NY.
- Ghetti, P. F., P. Tete, C. M. Gualdoni y R. Innocenzi. 1991. The drift over one year of Gammaridae populations in a small stream in central Italy. *Verb. Internat. Verein Limnol.*, 24:2015-2019.
- Hall, J. R., T. F. Waters y E. F. Cook. 1980. The role of drift dispersal in production ecology of a stream mayfly. *Ecology*, 61:37-43.
- Haro, G. J., M.A. Bistoni y M. Gutiérrez. 1991. Ictiofauna del río Cuarto (Chocancharagua), Córdoba, Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias, Córdoba, Argentina*, 59: 249-258.
- Hutchinson, G. E. 1993. A treatise on Limnology. Edmonson Y. H. (Ed.) Vol. IV. The Zoobenthos. John Wiley & Sons, N.Y., 944 p.
- Irvine, J. R. y P. R. Henriques. 1984. A preliminary investigation on effects of fluctuating flows on invertebrates of the Hawea River, a large regulated river in New Zealand. *N. Z. J. Mar. Freshwater Res.*, 18:283-290.
- Minshall, G. W. y P. V. Winger. 1968. The effect of reduction in stream flow on invertebrate drift. *Ecology*, 49:580-582.
- Müller, K. 1974. Stream drift as a chronobiological phenomenon in running water ecosystems. *Ann. Rev. Ecol. System.*, 5:309-323.
- Obi., A. y J. V.Conner. 1986. Spring and summer macroinvertebrate drift in the Lower Mississippi River, Louisiana. *Hydrobiologia*, 139:167-175.
- Pearson, W. D. y D. R. Franklin. 1968. Some factors affecting drift of Baetis and Simuliidae in a large river. *Ecology*, 49:75-80.
- Poff, L. N. y J. V. Ward. 1991. Drift responses of benthic invertebrates to experimental streamflow variation in a hidrologically stable stream. *Can J. Fish. Aquat. Sci*, 48:1926 - 1936.
- Seiler, R. A., R. A. Fabricius, V. H.Rotondo y M. G. Vinocur. 1995. *Agroclimatología de Rio Cuarto - 1974/1993*. Vol. 1. Ed. UNRC, Córdoba, Argentina. 70 p.
- Sokal, R. R. y F. J. Rohlf . 1979. *Biometría*. Blume, Madrid, 362 p.
- Steel, R. G. D. y J. H. Torrie. 1988. *Bioestadística: Principios y procedimientos*. Mc Graw-Hill, Mexico, 622 p.
- Waters, T. F. 1972. The drift of stream insects. *Ann. Rev. Ent.* 17 : 253-272.
- Wiley, M. J and S. L. Kohler. 1984. Behavioral adaptations of aquatic insects: 101-133p. En Resh, V. H. and D. M. Rosenberg, (Eds.). *The ecology of aquatic insects*. Praeger, New York, 625 p p.

Recibido: Diciembre 3, 1996

Aceptado: Diciembre 17, 1997