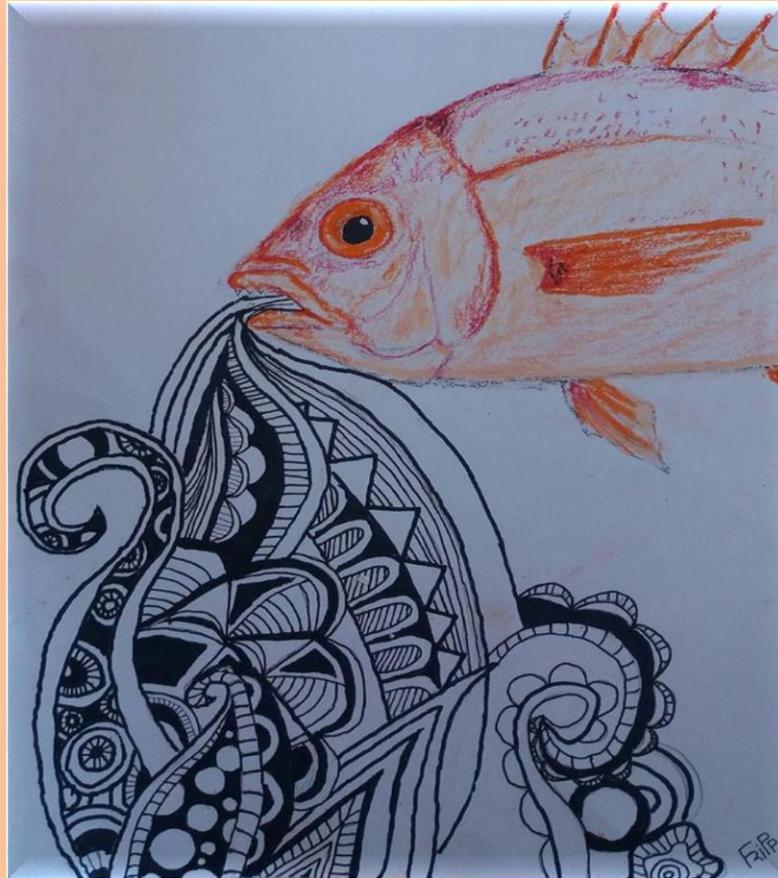


CARACTERIZACIÓN DE LA DIETA Y MORFOLOGÍA DEL SISTEMA DIGESTIVO DE PECES PISCÍVOROS DEL RÍO URUGUAY BAJO



Artista: Gonzalo Hernández Fripp

Tesis de Grado

Licenciatura en Ciencias Biológicas, profundización Fisiología y Nutrición

Facultad de Ciencias, Udelar

Febrero 2018

Autora: Bach. Ivana Silva

Orientador: Dr. Alejandro D'Anatro

Co-Orientador: Dr. Nicolás Vidal

Evaluador externo: Dr. Daniel Naya

AGRADECIMIENTOS

En primera instancia, agradezco a mis tutores Alejandro y Nicolás por todos los conocimientos que me brindaron, el apoyo y la paciencia que tuvieron en cada etapa. Gracias a todos los integrantes del equipo URI (Franco, Sami, Iván, Giancarlo, Juanma, Joaquín) por hacer de las salidas de campo un verdadero disfrute. A mis amigas y compañeras de carrera (Ro y Loli) quienes aguantaron mil charlas sobre cosas que para ellas no eran tan divertidas. A mis amigas de siempre (Lau y Coti) por apoyarme en cada paso.

A León, por bancarse todo mi mal humor y mis bajones, y por darme tanto amor y tantas alegrías durante ésta última etapa.

Mi mayor y más sentido agradecimiento a mi familia, mamá, papá y Ceci, por dar hasta lo imposible por bancarme en esta carrera, por apoyarme y por no dejar que bajara los brazos a pesar de intentarlo tantas veces. Y un gracias infinito por esperarme tantos fines de semana con el más grande abrazo. Los amo.

Por último, quisiera expresar mi agradecimiento a los integrantes del tribunal Daniel Naya, Alejandro D'Anatro y Nicolás Vidal, gracias por su apoyo y comprensión.

RESUMEN

La variabilidad interespecífica de modos de alimentación en peces, genera que éstos presenten versatilidad funcional en las estructuras utilizadas en la adquisición de energía, de acuerdo al hábito alimenticio que han adquirido. En este sentido, existe evidencia de que la morfología del sistema digestivo varía de acuerdo al hábito adoptado, por lo tanto se esperaría que especies con dietas afines tuvieran una morfología del tracto digestivo similar. Los peces piscívoros son los principales predadores tope de las redes tróficas acuáticas, es por ello que la caracterización de sus hábitos alimenticios y la vinculación con el sistema digestivo representan un abordaje básico para la comprensión de su papel en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas acuáticos. El objetivo de este trabajo fue analizar y caracterizar la dieta y la morfología del sistema digestivo del ensamble de peces piscívoros del Río Uruguay bajo, así como la oferta alimenticia presente. Las capturas fueron realizadas en abril y noviembre de 2015 en Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas (Río Negro, Uruguay), utilizando redes multimalla nórdicas (8) en cada sitio. Se realizó la identificación taxonómica de cada ejemplar y se seleccionaron las especies piscívoras basadas en bibliografía. De cada individuo seleccionado se tomaron medidas de largo y peso; posteriormente se midió la longitud y peso de los órganos digestivos así como el número de ciegos pilóricos. Por otra parte, se analizaron los contenidos estomacales de los peces, identificando y contabilizando los ítems alimenticios encontrados. Se correlacionaron las variables largo estomacal, número de ciegos y largo intestinal con la dieta de cada especie. Se detectó diferencias en la longitud de los órganos digestivos entre las especies analizadas. Se encontró una relación positiva entre el largo estomacal y el porcentaje de peces en la dieta, sin embargo, no se encontró un patrón de correlación entre las variables largo del intestino y número de ciegos con la dieta, mostrándose ésta última como una variable no determinante en la longitud intestinal y la presencia y número de ciegos pilóricos. El ítem peces fue consumido en mayor proporción, como era de esperarse. Las presas potenciales del orden Siluriformes fueron las más abundantes, sin embargo, el índice de selectividad de Ivlev (E) indicó niveles elevados de “rechazo” por el consumo de dichas presas en la mayoría de las especies. La realización de éste tipo de investigaciones donde se analiza la dieta y la morfología digestiva de los peces y se vincula con la oferta alimenticia presente en el ambiente, permite continuar con la línea de estudio propuesta usando como base éste documento, para obtener resultados más certeros y contundentes.

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	2
RESUMEN	3
1. INTRODUCCIÓN	6
2. OBJETIVO GENERAL	9
2.1. Objetivos específicos	9
3. HIPÓTESIS GENERAL	9
4. METODOLOGÍA DE TRABAJO	9
4.1. Área de estudio y recolección de muestras.....	9
4.2. Especies estudiadas	10
4.3. Análisis de rasgos digestivos	12
4.4. Análisis de dieta.....	12
4.4.1. Clasificación de ítems alimenticios	13
4.5. Análisis de los datos	14
4.5.1. Rasgos del sistema digestivo.....	14
4.5.2. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida	14
4.5.3. Dieta.....	15
5. RESULTADOS.....	16
5.1. Análisis de rasgos digestivos	16
5.1.1. Diferencias en el largo y el peso de estómago e intestino y en el número de ciegos entre las diferentes especies analizadas	20
5.2. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida	26
5.2.1 Relación entre atributos digestivos y dieta consumida sin considerar el efecto de las relaciones filogenéticas.....	26
5.2.2. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida considerando el efecto de las relaciones filogenéticas.....	29
5.3. Análisis de dieta.....	34
5.3.1. Caracterización de la dieta de cada especie	34
5.3.2. Disponibilidad de presas peces en sitios de estudio entre épocas de muestreo	37
5.3.3. Preferencia alimentaria.....	40
6. DISCUSIÓN	41
6.1. Rasgos del sistema digestivo.....	41
6.2. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida	42
6.2.1. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida sin considerar el efecto de las relaciones filogenéticas.....	42
6.2.2. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida considerando el efecto de las relaciones filogenéticas.....	44

6.3.	Dieta	44
6.3.1.	Caracterización de la dieta	44
6.3.2.	Disponibilidad de peces presas en sitios de estudio entre épocas de muestreo 46	
6.3.3.	Preferencia alimentaria	47
7.	CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS	48
8.	ANEXOS	50
9.	REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	53

1. INTRODUCCIÓN

Las comunidades de peces son consideradas clave, ya que participan en procesos ecosistémicos fundamentales y de importancia para la actividad humana, como la pesca artesanal, de subsistencia o recreativa (véase Contreras, 2002; Morán & Flores, 2015). Los peces brindan importantes y diversos beneficios, tanto de manera directa como indirecta; los beneficios directos son los más evidentes, e.g. alimentación, esparcimiento, ornamentación, obtención de medicamentos y uso como herramientas de investigación científica (véase Álvarez *et al.*, 2002; Ibarra, 2005; Torres *et al.*, 2007). Mientras tanto, los efectos indirectos están dados por interacciones de los peces con el ambiente y otras comunidades y su efecto en el funcionamiento del mismo (Carpenter *et al.*, 1985; Polis *et al.*, 1997). Los peces juegan un rol fundamental en las tramas tróficas acuáticas, ya que son capaces de alimentarse y afectar prácticamente cualquier componente debido a su gran diversidad de hábitos y estrategias alimenticias (Vander Zanden & Vandeboncouer, 2002). Particularmente, los peces piscívoros son los principales predadores tope de las redes tróficas de los sistemas acuáticos, cumpliendo un rol fundamental en el funcionamiento y estructura de dichas redes. Debido a ello pueden influir fuertemente en las dinámicas de flujo de materia y energía y consecuentemente en el funcionamiento ecosistémico; e.g. provocando efectos en cascada sobre niveles tróficos inferiores (McIntosh & Townsend, 1996; Pace *et al.*, 1999). Es por ello que la caracterización de los hábitos alimenticios de este grupo de organismos y la vinculación con su sistema digestivo representa un componente importante para avanzar en la comprensión de su papel en la estructura y funcionamiento de la diversidad biológica (Winemiller, 1990). Sin embargo, en nuestro país existe escasa información sobre la diversidad y biología de este grupo de organismos (Böhlke *et al.*, 1978; Sverlij *et al.*, 1998; Serra *et al.*, 2014). Menor aún es la información disponible sobre características más específicas de los peces, como la morfología general del tracto digestivo, la fisiología digestiva, y su vinculación con la dieta consumida (aunque véase, Kramer & Bryant, 1995; Sánchez *et al.*, 2003; Teixeira de Mello *et al.*, 2006; Olsson, 2008; Gaucher *et al.*, 2012; D'Anatro *et al.*, 2013; Vidal *et al.*, 2014; Zaldúa & Naya, 2014), siendo estos datos muy importantes para realizar estudios de competencia, depredación y dinámicas tróficas (Amundsen, 1996).

El Río Uruguay es un curso de agua internacional cuya cuenca hidrográfica forma parte de los territorios de Argentina, Brasil y Uruguay, abarcando un área de aproximadamente 339.000 km² (véase Achkaret *et al.*, 2013). Históricamente, la ictiofauna del Río Uruguay no ha recibido una atención proporcional a su envergadura (Böhlke *et al.*, 1978; Sverlij *et al.*, 1998). En este río habitan más de 150 especies de peces, siendo predominantes los órdenes Characiformes y Siluriformes, que por otra parte, son los que han experimentado la más importante radiación adaptativa en los sistemas fluviales de Sudamérica, y ocupan, actualmente, los más diversos ambientes y nichos ecológicos (Ringuelet, 1975). Entre los Characiformes se encuentran especies carnívoras, fitófagas, iliófagas y omnívoras, con tamaños que van desde pocos centímetros como las mojarra, hasta los grandes dorados, de más de un metro de longitud y pesos que superan los 30 kg (Sverlij *et al.*, 1998). Este grupo comprende además, entre otros, a los “dientudos”, “pirañas”, las “tarariras”, las “bogas” y los “sábalos”. Los Siluriformes incluyen también formas con hábitos de alimentación muy diversos y un rango de tamaños aún más amplio que el de los Characiformes; las “viejas de agua” constituyen el grupo más numeroso del orden y junto

con los “bagres” y “armados” integran un conjunto de peces adaptados a la vida asociada al fondo (Sverlij *et al.*, 1998; Portalpez, 2009). Se distinguen el “surubí” y el “patí”, peces piscívoros de gran importancia pesquera (Bonetto *et al.*, 1965; Burgess, 1989). Los Gymnotiformes, aunque son relativamente poco conocidos, debido a sus hábitos nocturnos y por carecer de interés pesquero u ornamental, ocupan un lugar importante por su diversidad y biomasa en la cuenca del Río Uruguay (Mago-Leccia, 1994). Por último, también están presentes peces representantes de la clase de los condriictios o peces cartilaginosos (“rayas de río”) y de otros órdenes de peces óseos como los Clupeiformes (“sardina de río” y “lacha”), Mugiliformes (“lisa”), Atheriniformes (“pejerreyes”), Synbranchiformes (“anguila de río”), Cyprinodontiformes (“madrecitas”), Perciformes (“corvinitas”, “chanchitas” y “cabeza amarga”) y Pleuronectiformes (“lenguado”) (Sverlij *et al.*, 1998). En tiempos relativamente recientes se han establecido también poblaciones de la “carpa europea”, pez exótico e invasor perteneciente al orden Cypriniformes (Sverlij *et al.*, 1998). Finalmente, también se han capturado ejemplares de “esturión siberiano”, por pescadores artesanales del Río Uruguay, probablemente escapados de las granjas de producción en jaulas ubicadas en embalses del Río Negro (véase Viana, 2011).

La teoría de digestión óptima predice que los individuos deben poseer órganos que cumplan con la demanda funcional impuesta por el régimen selectivo al cual están sometidos (Sibly, 1981; Starck, 1999; Olsson, 2008). Actualmente, es evidente que la dieta constituye una de las fuerzas selectivas más potentes de la evolución fenotípica en vertebrados, existiendo numerosos ejemplos de adaptaciones frente a cambios dietarios, tanto a nivel “macroevolutivo” (e.g. cambios en el tamaño corporal o en la dentición), como “microevolutivo” (Naya *et al.*, 2008; Birdsey *et al.*, 2005). Particularmente, el intestino representa el vínculo funcional entre la ingesta de alimentos y la energía metabolizable (Karasov, 1990; Secor, 2001), por lo que se espera que los animales ajusten su sistema digestivo con el fin de maximizar los rendimientos globales de energía y reducir al mínimo los costos de mantenimiento (Sibly, 1981; Naya *et al.*, 2008). Por lo tanto, una cuantificación precisa de la relación entre la dieta y la longitud del intestino parece ser un requisito previo para la comprensión de la importancia funcional de diferencias interespecíficas en la morfología del sistema digestivo y el desarrollo (Kramer & Bryant, 1995).

Es ampliamente aceptado que especies de peces que se especializan en diferentes tipos de alimentos tendrán también una variación considerable en la morfología de los órganos digestivos, adecuándose a las necesidades metabólicas de cada uno de ellos (e.g. Al Hussaini, 1949; Kline, 1978; Kramer & Bryant, 1995). Adicionalmente, se ha demostrado que especies con hábitos alimenticios similares tienen una morfología del tracto digestivo semejante (e.g. Nikolsky, 1963; Lagler *et al.*, 1977; Camargo, 1992); por lo cual, es factible esperar que aquellos individuos de un mismo grupo trófico, e.g. peces piscívoros, compartan características importantes en relación a su intestino y morfología general del sistema digestivo. Otros estudios evidencian que especies carnívoras, y más específicamente las piscívoras, tienden a tener intestinos relativamente cortos debido a que la cantidad de alimento ingerido es menor y de mayor calidad y, por lo tanto, la difusión de nutrientes es relativamente rápida (Kramer & Bryant, 1995; Moyle & Cech, 2000). Contrariamente, especies que se alimentan de detritus, material vegetal o algas, y que por lo tanto consumen un gran porcentaje de material difícil de digerir, e.g., lodo, arena y celulosa, presentan intestinos relativamente largos con una elevada superficie de

absorción (Horn, 1989, Moyle & Cech, 2000). Por otra parte, existe evidencia de que tanto el estómago como los ciegos pilóricos también presentan modificaciones en base a la dieta que presenten los peces (Sánchez *et al.*, 2003; Mendoza, 2006). El estómago es un órgano constituido por una capa de músculo liso y glándulas gástricas que secretan ácido clorhídrico y pepsinógeno para la digestión de las presas consumidas (Santamaría, 2014). Su forma y tamaño varía mucho en función de los hábitos alimenticios y entre los diferentes grupos taxonómicos (véase Sánchez *et al.*, 2003; Figura 1). El estómago típico suele tener forma sigmoidea (más pronunciada en carnívoros) con un saco ciego, más o menos largo, dirigido caudalmente (Gil Cano *et al.*, 2010); a su vez, existen especies de peces que carecen de estómago, e.g. algunos representantes de los órdenes Cyprinodontiformes (familia Poeciliidae) y Atheriniformes.

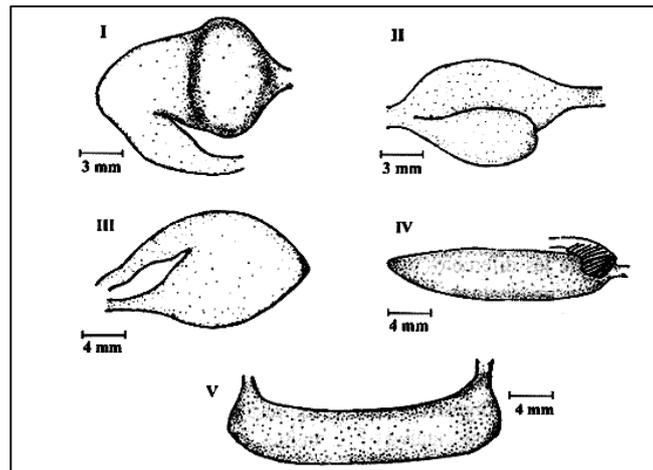


Figura 1. Representación esquemática de la morfología del estómago para especies con distintos hábitos alimenticios. I. Estómago en forma de bolsa asimétrica, con poco lumen y muy rígido (*Cyphocharax spilurus*). II. Estómago bilobado (*Apistogramma ramirezi*). III. Estómago en forma de bolsa (*Brycon opsmelanurus*). IV. Estómago típico de especie piscívora (*Hoplias malabaricus*), forma tubular y alargado. V. Estómago oblongo (*Hemiodus maculatus*). Modificado de Sánchez *et al.*, 2003.

Por último, los ciegos pilóricos, únicos en los peces entre todos los vertebrados, son apéndices tubulares, variables en tamaño, número y forma, que se encuentran localizados cerca de la región pilórica, en la conjunción del estómago con el intestino (Zárate-Hernández *et al.*, 2007). En relación a su función, en la literatura se describen varias de ellas: incremento del área de superficie intestinal, tanto para la absorción como secreción, como órganos accesorios de reserva de alimentos y lugar de reproducción de la flora intestinal (Buddington & Diamond, 1986; Buddington & Diamond, 1987; Dimes *et al.*, 1994); por otra parte, la relación entre ciegos y la dieta consumida por los peces aún no está realmente demostrada, incluso existen varios estudios que evidencian resultados contrapuestos al respecto (véase Gatz, 1981; Barón, 2006; Medina Perozo *et al.*, 2009; Bakke *et al.*, 2010; Wilson & Castro, 2010; Buddington *et al.*, 1997).

Además de la influencia ya mencionada del componente dietario sobre la morfología de los órganos digestivos, cabe decir que la inercia filogenética es considerada por algunos autores como factor determinante de la forma y estructura del tracto digestivo (e.g. Suyehiro, 1942; Wagner *et al.*, 2009). La bibliografía sobre esta temática, pone de manifiesto que taxones cercanos se parecen más entre sí en cualquier tipo de carácter, sea morfológico, fisiológico o etológico (véase Garland *et al.*, 2005) que a cualquier otro taxón (Felsenstein, 1985; Blomberg *et al.*, 2003), simplemente como resultado de ancestros compartidos (Felsenstein, 1985; Harvey & Pagel, 1991). Por ello, es necesario tener en

cuenta el efecto de las relaciones filogenéticas cuando se realizan estudios comparativos de distintas variables (e.g. largo intestinal vs. dieta) sobre un conjunto de grupos vinculados filogenéticamente (e.g. especies o géneros). Para esto, se han desarrollado desde hace más de treinta años métodos que tienen en cuenta la falta de independencia estadística, como los métodos de contrastes filogenéticos (Felsenstein, 1985), modelos por cuadrados mínimos generalizados filogenéticos (PGLS en sus siglas en inglés; Grafen, 1989; Martins y Hansen, 1997), o auto correlaciones filogenéticas (Cheverud *et al.*, 1985).

En síntesis, éste trabajo pretende dar cuenta de las características morfológicas del sistema digestivo de los peces potencialmente piscívoros del Río Uruguay y su relación con la dieta consumida, teniendo en cuenta a su vez el efecto de las relaciones filogenéticas sobre dicha vinculación. Por otra parte, también se evaluó la oferta alimenticia presente en la zona de estudio, analizando la disponibilidad de los recursos y las posibles estrategias adoptadas por las especies para aprovecharlos al máximo.

2. OBJETIVO GENERAL

Analizar y caracterizar la dieta y la morfología del sistema digestivo del ensamble de peces potencialmente piscívoros del Río Uruguay bajo, así como la oferta alimenticia presente en la zona de estudio.

2.1. Objetivos específicos

- (1) Determinar las características morfométricas del tracto digestivo de cada especie.
- (2) Evaluar la relación existente entre los atributos digestivos, particularmente la longitud del intestino, y la dieta consumida por cada especie.
- (3) Identificar los ítems alimenticios consumidos por cada especie mediante el análisis de contenido estomacal.
- (4) Determinar el grado de selectividad o preferencia alimentaria que presenta cada especie.

3. HIPÓTESIS GENERAL

Los ítems de menor calidad nutricional requieren mayor permanencia en el tracto digestivo para ser asimilados, por lo que los peces que los consumen deben presentar tractos digestivos más largos en comparación a los peces que consumen ítems de mejor calidad.

4. METODOLOGÍA DE TRABAJO

4.1. Área de estudio y recolección de muestras

El área de estudio se ubica en el tramo inferior del Río Uruguay, comprendiendo las zonas de Nuevo Berlín (32°58'54.37" S 58°03'56.67" O), Fray Bentos (Bahía del Arroyo Yaguareté) (33°06'20.32" S 58°15'01.56" O) y Las Cañas (33°09'53.74" S 58°21'38.62" O), departamento de Río Negro (Figura 2). Las capturas fueron realizadas en los meses de abril y noviembre de 2015, utilizándose redes de multimalla nórdicas de 30 m de largo y 1,5 m de alto, compuestas por 12 tramos de 2,5 m con diferentes tamaños de malla (5,0; 6,25; 8,0; 10; 12,5; 15,5; 19,5; 24; 29; 35; 43 y 55 mm de longitud entre nudos). En cada sitio se colocaron ocho redes, distribuidas de la siguiente forma: cuatro en la zona litoral (aproximadamente 100 metros de la línea de costa) y cuatro en la zona de aguas abiertas (aproximadamente 300-500 metros de la línea de costa). El esfuerzo de muestreo final en

cada sitio fue de 16 redes, las cuales fueron caladas durante 12 horas, desde las 8 p.m. hasta las 8 a.m. Los ejemplares capturados fueron conservados congelados hasta el momento de procesarlos.



Figura 2. Ubicación de la zona de estudio en el Río Uruguay (los puntos negros marcan los tres sitios, de izquierda a derecha: LC = Las Cañas, FB = Fray Bentos, NB = Nuevo Berlín). Modificado de Masdeu *et al.*, 2011.

4.2. Especies estudiadas

Las especies de peces utilizadas para los análisis fueron seleccionadas en función a sus hábitos alimenticios, catalogadas como “potenciales piscívoras” según la literatura (Ferriz *et al.*, 2016; Novakowskii *et al.*, 2007; Meerhoff & Mazzeo, 2004) o análisis preliminares del contenido estomacal (datos no mostrados) (Anexo 1, Figura 3).

Se procesaron 132 individuos representados en 15 especies, correspondientes a cuatro órdenes (Tabla 1). Tanto el número de especies como el número de individuos por especie analizados fue variable entre épocas (Tabla 1) y entre sitios (Tabla 2).

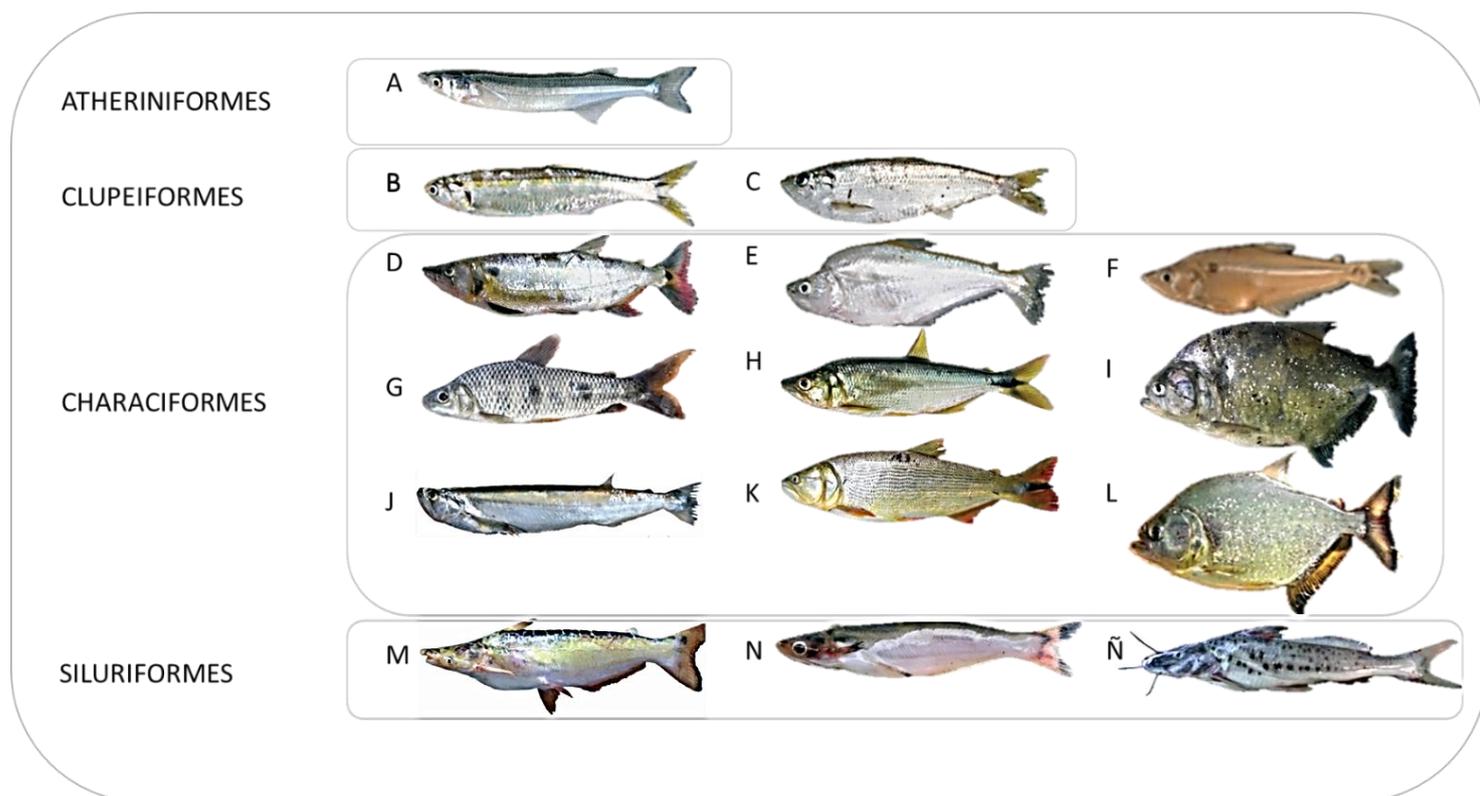


Figura 3. Aspecto externo de las especies analizadas agrupadas según el orden al que pertenecen (sin escala). A. *Odontesthes humensis*, B. *Lycengraulis grossidens*, C. *Pellona flavipinnis*, D. *Acestrorhynchus pantaneiro*, E. *Cynopotamus argenteus*, F. *Galeocharax humeralis*, G. *Megaleporinus obtusidens*, H. *Oligosarcus jenynsii*, I. *Pygocentrus nattereri*, J. *Raphiodon vulpinus*, K. *Salminus brasiliensis*, L. *Serrasalmus maculatus*, M. *Ageneiosus militaris*, N. *Auchenipterus osteomystax*, Ñ. *Luciopimelodus pati*. (Imágenes tomadas de Teixeira de Mello et al., 2011 y Fishbase: <http://www.fishbase.org>).

Tabla 1. Total de individuos procesados por especie, presentadas en base al orden al cual pertenecen, separados por épocas (meses de abril y noviembre).

Orden	Especie	Abr-15	Nov-15	Total
Atheriniformes	<i>Odontesthes humensis</i>	0	5	5
Clupeiformes	<i>Lycengraulis grossidens</i>	8	13	21
Clupeiformes	<i>Pellona flavipinnis</i>	4	5	9
Characiformes	<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	11	5	16
Characiformes	<i>Cynopotamus argenteus</i>	2	4	6
Characiformes	<i>Galeocharax humeralis</i>	13	3	16
Characiformes	<i>Megaleporinus obtusidens</i>	3	0	3
Characiformes	<i>Oligosarcus jenynsii</i>	4	5	9
Characiformes	<i>Pygocentrus nattereri</i>	3	1	4
Characiformes	<i>Raphiodon vulpinus</i>	6	0	6
Characiformes	<i>Salminus brasiliensis</i>	8	2	10
Characiformes	<i>Serrasalmus maculatus</i>	3	2	5
Siluriformes	<i>Ageneiosus militaris</i>	0	12	12
Siluriformes	<i>Auchenipterus osteomystax</i>	6	0	6
Siluriformes	<i>Luciopimelodus pati</i>	1	3	4
Total		72	60	132

Tabla 2. Total de individuos procesados por especie, para cada sitio de estudio.

Especie	Nuevo Berlín	Yaguareté	Las Cañas	Total
<i>Odontesthes humensis</i>	0	0	5	5
<i>Lycengraulis grossidens</i>	0	4	17	21
<i>Pellona flavipinnis</i>	3	0	6	9
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	5	10	1	16
<i>Cynopotamus argenteus</i>	1	1	4	6
<i>Galeocharax humeralis</i>	14	0	2	16
<i>Megaleporinus obtusidens</i>	3	0	0	3
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	3	0	6	9
<i>Pygocentrus nattereri</i>	0	4	0	4
<i>Raphiodon vulpinus</i>	6	0	0	6
<i>Salminus brasiliensis</i>	1	5	4	10
<i>Serrasalmus maculatus</i>	1	3	1	5
<i>Ageneiosus militaris</i>	0	1	11	12
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	0	6	0	6
<i>Luciopimelodus pati</i>	2	1	1	4
Total	39	35	58	132

4.3. Análisis de rasgos digestivos

Se realizó la identificación taxonómica de cada ejemplar capturado hasta el nivel especie. Se tomaron medidas de longitud estándar (0,1 cm) y peso (0,1 gr). A continuación, se realizó un corte longitudinal a nivel ventral (Figura 4) en cada ejemplar y se llevó a cabo un análisis cualitativo de la morfología y disposición de los órganos del digestivo (i.e. forma, relación) y se determinó el sexo mediante la inspección ocular de gónadas. Luego, se disecó cuidadosamente el tracto digestivo para evitar estirar los órganos y posteriormente se midió el peso eviscerado, así como el peso del estómago (sin contenido), intestino (sin contenido), hígado, gónadas y grasa visceral mediante balanza electrónica (Ohaus TP4000D, 0.01 gr), además se midió la longitud del estómago e intestino de cada uno de los individuos, así como el número de ciegos pilóricos.

4.4. Análisis de dieta

Para el estudio de los hábitos alimenticios y de dinámica trófica se examinó el contenido estomacal de los peces seleccionados. Luego de extraído, el contenido fue conservado en alcohol 95% en tubos plásticos hasta su posterior análisis. El material consumido se colocó sobre una placa de Petri para ser cuantificado e identificado. Se determinó la composición de los ítems presa al menor nivel taxonómico posible, utilizando lupa binocular (Nikon SMZ445) y claves taxonómicas (Oscóz *et al.*, 2011; Hanson *et al.*, 2010). Para estimar la proporción de cada ítem en el estómago de cada ejemplar se utilizó una gradilla milimetrada (para los casos en que el volumen del contenido resultó ser muy pequeño) con una resolución de 1 mm² de área y considerando 1 mm de altura para todas las presas (e.g. Hyslop, 1980; Esteves & Galetti, 1995). En los casos en que el contenido resultó ser mayor se utilizó el método de desplazamiento volumétrico, que consiste en colocar un volumen inicial de agua a una probeta graduada y determinar el desplazamiento de volumen generado por la adición de la presa (Jaramillo, 2009) (Figura 5). Previo a la utilización del método volumétrico se eliminó el exceso de líquido cuidadosamente con papel secante.

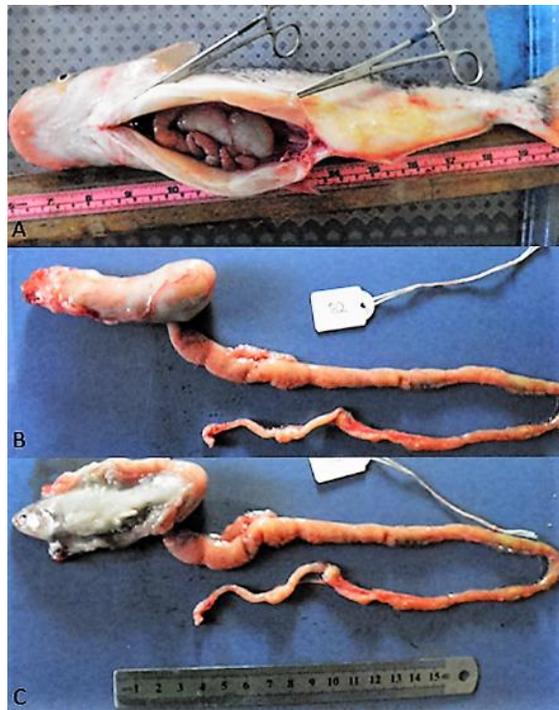


Figura 4. Procesamiento de los ejemplares capturados (ejemplar: *A. militaris*). **A.** Vista del corte longitudinal a nivel ventral. **B.** Vista de estómago e intestino. **C.** Extracción del contenido estomacal (presa: *L. grossidens*).



Figura 5. Técnicas de estimación de volumen de presas. A la izquierda método de desplazamiento de volumen; a la derecha utilización de gradilla milimetrada.

4.4.1. Clasificación de ítems alimenticios

A partir del análisis de contenido estomacal se registró una gran variedad de ítems (24), los cuales fueron agrupados para su análisis estadístico de la siguiente manera (10 ítems): **Restos de peces no identificados** (incluyó partes de peces que no fue posible asignar a ninguna categoría), **Siluriformes** (incluyó individuos de *Pimelodus sp.*, *Pimelodella sp.* así como restos que corresponden al orden Siluriformes como espinas pectorales o dorsales que se distinguen fácilmente del resto de los grupos) **No Siluriformes** (presas clasificadas como Characiformes, *Oligosarcus sp.*, *Astyanax sp.*, *Pachyurus bonaeriensis*, *Apareiodon affinis*, *Lycengraulis grossidens*, así como restos de peces que incluyeron escamas), **Zooplankton** (incluyó principalmente copépodos y cladóceros), **Material Vegetal** (incluyó restos vegetales así como algas), **Invertebrados Terrestres** (incluyó insectos adultos de origen terrestre Anisoptera adulto, restos de insectos, Hemiptera, Orthoptera, Hymenoptera, Coleóptera), **Invertebrados Acuáticos** (incluyó larvas de insectos de origen acuático Odonata, Notonectidae, Chironomidae), **Moluscos** (Limnoperna, gasterópodos), **Macro crustáceos** (e.g. camarón) e **Indeterminado**.

En cuanto a la categoría Restos de peces no identificados es importante aclarar que dichos restos podrían ser tanto Siluriformes como de cualquier otro orden (huesos y cristalinos del ojo); la distinción se realiza por ser imposible identificar algún patrón que los asigne a una u otra categoría. Además, fue un ítem que registró una marcada presencia en los estómagos analizados (Figura 25, A).

Por último, la categorización entre presas Siluriformes y No Siluriformes se realizó debido a que los peces que pertenecen al orden Siluriformes son fácilmente reconocibles y separables del resto, destacándose por sus principales características: cuerpo desnudo, sin escamas y con presencia de barbillas o bigotes alrededor de la región bucal, cintura pectoral normalmente bien desarrollada y aletas dorsal y pectorales precedidas generalmente por un radio duro osificado a manera de espina o chuzo (Baumgartner *et al.*, 2012). Sin embargo, el reconocimiento de especies dentro de éste grupo generó dificultades, estableciendo a dicho orden como el máximo nivel de identificación posible en la mayoría de los casos. Por otra parte, la razón principal del agrupamiento en 10 ítems fue reducir los ceros en la matriz de estudio y generar resultados más contundentes de los que se podrían obtener al tomar en cuenta el total de los ítems encontrados sin realizar un agrupamiento.

4.5. Análisis de los datos

4.5.1. Rasgos del sistema digestivo

Las medidas de largo y peso de los diferentes órganos así como el número de ciegos se compararon entre especies a través de análisis de covarianza (ANCOVAs) con un nivel de significancia de $p < 0,05$, empleando la longitud estándar y el peso eviscerado como co-variable, respectivamente. Además, para los casos en los que las diferencias fueron significativas, se utilizó la prueba de Tukey para determinar entre qué especies se encontraban las mismas. Previo a estos análisis, se estudió si las variables analizadas cumplen con los supuestos de normalidad y homocedasticidad mediante los test de Shapiro-Wilk y Levene, respectivamente. De forma complementaria a los análisis de ANCOVA, la longitud del intestino también fue comparada entre especies calculando el índice de longitud de intestino (ILI) propuesto por Wagner *et al.*, (2009), utilizado como índice normalizado de tamaño. Dicho índice relaciona la longitud del intestino (IL) con la masa corporal (M), mediante la siguiente ecuación: $ILI = \log IL - \text{pendiente}(IL; M) \times \log M$; utilizando en este caso el peso eviscerado como valor de masa.

4.5.2. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida

4.5.2.1 Análisis sin considerar efecto filogenético

Para evaluar la vinculación entre los atributos digestivos y la dieta se relacionó el largo estomacal y número de ciegos (medias corregidas a través de ANCOVA) con el índice de piscivoría (% de peces en la dieta) por medio de regresiones lineales ($p < 0,05$; $r \neq 0$). Por otra parte para evaluar la vinculación entre la longitud del intestino y dieta, se relacionó el índice de longitud de intestino (ILI) y el índice de piscivoría nuevamente a través de regresiones lineales ($p < 0,05$; $r \neq 0$); en este sentido, se esperaría encontrar una correspondencia entre un índice ILI elevado y un bajo consumo de peces; mientras que en los ejemplares que presenten una dieta en donde prevalezca el consumo de peces, se esperaría encontrar menores valores de ILI (véase Wagner *et al.*, 2009 a modo de ejemplo).

4.5.2.2 Análisis considerando el efecto filogenético

Para analizar la relación entre las variables digestivas (largo estomacal, número de ciegos y largo intestinal) con la dieta consumida considerando a su vez el efecto de las relaciones filogenéticas entre especies, se utilizó el método de contrastes filogenéticamente independientes propuesto por Felsenstein (1985). Dicho método consiste en calcular diferencias (contrastos) entre los valores de las distintas variables para cada una de las especies y los nodos de la filogenia, asumiendo la evolución por movimiento browniano de los caracteres y que la filogenia y el largo de ramas son conocidos. En este sentido, fue necesario integrar la información filogenética existente para los taxa incluidos en este trabajo, por lo cual se utilizó una hipótesis filogenética distinta para cada caso de estudio. Estas hipótesis fueron modificadas de Mirande (2010) (véase filogenia completa en Figura 21), considerándose todos los largos de rama constantes e iguales a 1 (e.g. Aguilar & Naya, 2013). Una vez integrado el árbol filogenético, se calcularon los contrastes filogenéticamente independientes para las variables mencionadas anteriormente. Luego se desarrollaron regresiones lineales ($p < 0,05$; $R^2 \neq 0$) para evaluar dicha asociación. Los contrastes fueron calculados utilizando el paquete estadístico "ape" (<https://cran.r-project.org/web/packages/ape/ape.pdf>) dentro del programa R v. 3.4.3 (<https://cran.r-project.org/>).

4.5.3. Dieta

Para los análisis de dieta se consideró informativas a aquellas especies con más de tres ejemplares procesados, por lo cual se descartó de los análisis a aquellas que presentaran menor número de individuos. En primera instancia, se determinó la riqueza (número de ítems identificados) y abundancia relativa de las presas (volumen de cada ítem/volumen total x 100) para cada individuo y para cada especie; posteriormente, se determinó el índice de piscivoría para cada especie (volumen de ítems peces/volumen total x 100). Para analizar la oferta alimenticia en la zona, se determinó la abundancia relativa de las potenciales presas en los tres sitios de estudio, mediante los datos obtenidos en los muestreos realizados en los meses de abril y noviembre de 2015. Por último, para evaluar la selectividad por los ítems consumidos por los peces se utilizó el índice de Ivlev (Ivlev, 1961; Atienza, 1994), el cual considera las abundancias relativas de presas en el ambiente y en los estómagos de los peces. Dicho índice se simboliza con la letra "E" y se calcula como: $Ei = \frac{ri - ni}{ri + ni'}$, donde ri es la proporción del recurso i en la dieta y ni es la proporción del recurso i en el ambiente. Éste estimador adquiere valores entre -1 (para los recursos que son evitados) y +1 (para los recursos que son preferidos); el valor 0 implica que el depredador consume el recurso en la misma proporción en que dicho recurso se encuentra en el ambiente (Ivlev, 1961; Maneyro, 2000). En este estudio, los valores de índice iguales o mayores a 0,1, se consideran como selectividad positiva, es decir que, dicho recurso es preferido entre los demás (Kohler & Ney, 1982).

5. RESULTADOS

5.1. Análisis de rasgos digestivos

Las medidas de tamaño corporal, conjuntamente con el largo y el peso de los órganos digestivos así como el número de ciegos pilóricos, se presentan en las Tablas 3 y 4, también se presentan los pesos del hígado, la gónada y la grasa visceral. Todas las medidas de peso que se muestran en dichas tablas fueron tomadas en estado húmedo o "fresco". A excepción de la especie *O. humensis*, la cual no presenta un estómago diferenciado (Bemvenuti, 1990), todas las demás especies examinadas presentaron tractos digestivos diferenciados, pudiéndose identificar claramente el estómago del intestino (Figura 6).

Tabla3. Valores medios y desvío estándar (DE) del peso corporal entero y eviscerado (WT y We) y peso de los órganos del digestivo: peso del estómago (W est) y peso del intestino (W int) de cada especie. También se registraron valores medios de peso de hígado y gónadas (W hig y W gon) y en los casos en que existió, el peso de la grasa visceral (W GV).

Especie	WT ± DE	We ± DE	W est ± DE	W int ± DE	W hig ± DE	W gon ± DE	W GV ± DE
<i>O. humensis</i>	93,52 ± 26,02	85,64 ± 15,03	*	1,55 ± 0,46	1,07 ± 0,58	0,14 ± 0,09	1,74 ± 1,16
<i>L. grossidens</i>	43,88 ± 27,74	39,58 ± 24,61	0,69 ± 0,50	0,07 ± 0,06	0,42 ± 0,39	1,78 ± 2,15	0,34 ± 0,59
<i>P. flavipinnis</i>	194,69 ± 89,86	182,82 ± 83,97	2,19 ± 1,27	0,26 ± 0,18	1,05 ± 0,72	0,40 ± 0,39	1,98 ± 1,87
<i>A. pantaneiro</i>	123,76 ± 50,31	114,18 ± 45,59	1,29 ± 0,66	0,34 ± 0,22	1,13 ± 0,73	1,58 ± 3,14	2,03 ± 1,51
<i>C. argenteus</i>	143,30 ± 75,32	131,83 ± 75,33	2,49 ± 1,47	0,39 ± 0,32	1,02 ± 0,71	0,69 ± 0,47	1,71 ± 1,35
<i>G. humeralis</i>	61,82 ± 34,84	54,14 ± 31,11	1,23 ± 0,56	0,29 ± 0,16	0,46 ± 0,44	0,16 ± 0,19	1,67 ± 3,37
<i>M. obtusidens</i>	430,07 ± 53,44	400,43 ± 47,05	1,00 ± 0,29	3,45 ± 1,67	3,48 ± 0	1,84 ± 0,21	*
<i>O. jenynsii</i>	37,16 ± 25,30	34,87 ± 23,65	0,39 ± 0,26	0,13 ± 0,10	0,25 ± 0,27	0,30 ± 0,45	0,49 ± 0,59
<i>P. nattereri</i>	150,30 ± 134,32	137,88 ± 127,99	1,68 ± 1,38	0,44 ± 0,43	1,42 ± 1,33	0,12 ± 0,06	1,61 ± 1,62
<i>R. vulpinus</i>	143,33 ± 9,44	136,08 ± 10,17	1,63 ± 0,17	0,22 ± 0,07	1,40 ± 0,53	0,21 ± 0,00	0,15 ± 0,00
<i>S. brasiliensis</i>	115,03 ± 32,50	107,50 ± 29,34	1,19 ± 0,29	0,39 ± 0,19	0,91 ± 0,51	0,15 ± 0,06	*
<i>S. maculatus</i>	115,08 ± 63,05	106,16 ± 59,64	1,02 ± 0,51	0,29 ± 0,14	0,84 ± 0,40	0,23 ± 0,12	2,29 ± 1,54
<i>A. militaris</i>	231,95 ± 151,78	213,88 ± 136,20	5,42 ± 2,98	3,39 ± 2,64	2,32 ± 2,37	1,04 ± 1,85	*
<i>A. osteomystax</i>	14,00 ± 7,00	12,82 ± 6,29	0,16 ± 0,10	0,13 ± 0,09	0,05 ± 0,03	0,04 ± 0,01	*
<i>L. pati</i>	348,63 ± 280,95	328,17 ± 323,79	6,74 ± 5,74	4,10 ± 3,76	2,69 ± 3,27	*	*

La morfología general del estómago estuvo caracterizada por un tubo más o menos alargado en forma de "v", por lo cual las medidas de dicho órgano fueron tomadas en forma separada considerando "estómago anterior" y "estómago posterior" en la mayoría de las especies.

Tabla 4. Valores medios y desvío estándar de largo estándar (LST) por especie, largo del estómago (L est), largo del intestino (L int) y número medio de ciegos (Nº ciegos).

Especie	LST ± DE	L est ± DE	L int ± DE	Nº ciegos ± DE
<i>O. humensis</i>	20,70 ± 1,27	*	16,18 ± 1,89	0
<i>L. grossidens</i>	15,40 ± 3,55	4,49 ± 1,26	6,66 ± 1,49	12 ± 3,14
<i>P. flavipinnis</i>	24,08 ± 3,89	7,32 ± 2,09	10,99 ± 3,29	39 ± 6,15
<i>A. pantaneiro</i>	20,27 ± 2,57	6,98 ± 1,33	14,94 ± 4,20	12 ± 4,15
<i>C. argenteus</i>	20,03 ± 4,69	4,85 ± 1,42	12,03 ± 4,23	13 ± 3,39
<i>G. humeralis</i>	16,02 ± 2,48	3,58 ± 0,62	10,25 ± 3,24	10 ± 2,98
<i>M. obtusidens</i>	27,43 ± 1,70	3,20 ± 0,20	36,10 ± 4,65	0
<i>O. jenynsii</i>	7,80 ± 2,63	3,41 ± 0,73	8,26 ± 1,00	7 ± 3,60
<i>P. nattereri</i>	14,48 ± 5,54	5,08 ± 1,42	14,30 ± 6,03	16 ± 3,09
<i>R. vulpinus</i>	27,68 ± 1,22	10,84 ± 1,27	13,68 ± 1,33	25 ± 3,90
<i>S. brasiliensis</i>	17,80 ± 2,36	7,50 ± 2,74	17,50 ± 6,11	44 ± 13,50
<i>S. maculatus</i>	13,76 ± 2,78	4,44 ± 0,73	14,14 ± 1,67	13 ± 3,00
<i>A. militaris</i>	24,91 ± 4,48	6,02 ± 1,75	27,60 ± 9,16	0
<i>A. osteomystax</i>	10,68 ± 1,24	2,27 ± 0,36	9,13 ± 4,23	0
<i>L. pati</i>	29,47 ± 7,58	7,03 ± 0,87	33,67 ± 12,96	0

A continuación se detallan particularidades de cada especie analizada y las similitudes encontradas entre ellas:

***Odontesthes humensis* (Atheriniformes)**

Como se mencionó anteriormente, dicha especie presentó un tracto digestivo sin estómago. Por otra parte, los individuos analizados no registraron presencia de ciegos pilóricos (Figura 6, Tabla 4).

***Lycengraulis grossidens* y *P. flavipinnis* (Clupeiformes)**

Ambas especies presentaron un estómago muy similar, caracterizado por un tubo alargado y levemente ensanchado en su parte media-anterior (Figura 6). Además, tanto *L. grossidens* como *P. flavipinnis* registraron un número alto de ciegos pilóricos en comparación al resto, siendo este número mayor en *P. flavipinnis* (Tabla 4).

***Serrasalmus maculatus*, *P. nattereri* y *C. argenteus* (Characiformes)**

Tanto *S. maculatus* como *P. nattereri* (subfamilia: Serrasalminae, véase filogenia en Figura 21), presentaron un estómago ancho en su parte posterior y visiblemente corto (Figura 6). Por su parte *C. argenteus* mostró una morfología estomacal similar a las especies de la subfamilia Serrasalminae (Figura 6). Además, las tres especies mencionadas registraron presencia de ciegos pilóricos (Tabla 4).

***Raphiodon vulpinus* (Characiformes)**

Por su parte *R. vulpinus* registró una morfología estomacal diferente al resto de las especies Characiformes (estómago tubular muy marcado, poco ensanchado y muy alargado) (Figura 6). Además dicha especie también presentó ciegos pilóricos en su tracto (Tabla 4).

***Acestrorhynchus pantaneiro* y *S. brasiliensis* (Characiformes)**

Ambas especies registraron estómagos similares, alargados y levemente ensanchados en su porción anterior (Figura 6); por otra parte también registraron la presencia de ciegos en su tracto digestivo (Tabla 4).

***Oligosarcus jenynsii* y *G. humeralis* (Characiformes)**

Estas especies registraron tractos similares, con un estómago poco alargado y más ancho en su porción media-posterior (Figura 6). Por último, ambas especies también reportaron presencia de ciegos pilóricos al igual que el resto de las especies Characiformes (Tabla 4).

***Ageneiosus militaris* (Siluriformes)**

Ejemplares de *A. militaris* registraron estómagos tubulares muy alargados. A su vez ésta especie se caracterizó por la ausencia de ciegos pilóricos en su tracto (Tabla 4).

***Luciopimelodus pati* (Siluriformes)**

La especie *L. pati* mostró un estómago poco alargado y ensanchado en toda su extensión. Por último, dicha especie al igual que *A. militaris* se caracterizó por presentar tractos sin ciegos pilóricos (Tabla 4).

A su vez, éste orden se caracterizó por la ausencia de ciegos pilóricos en todas las especies analizadas (Tabla 4).

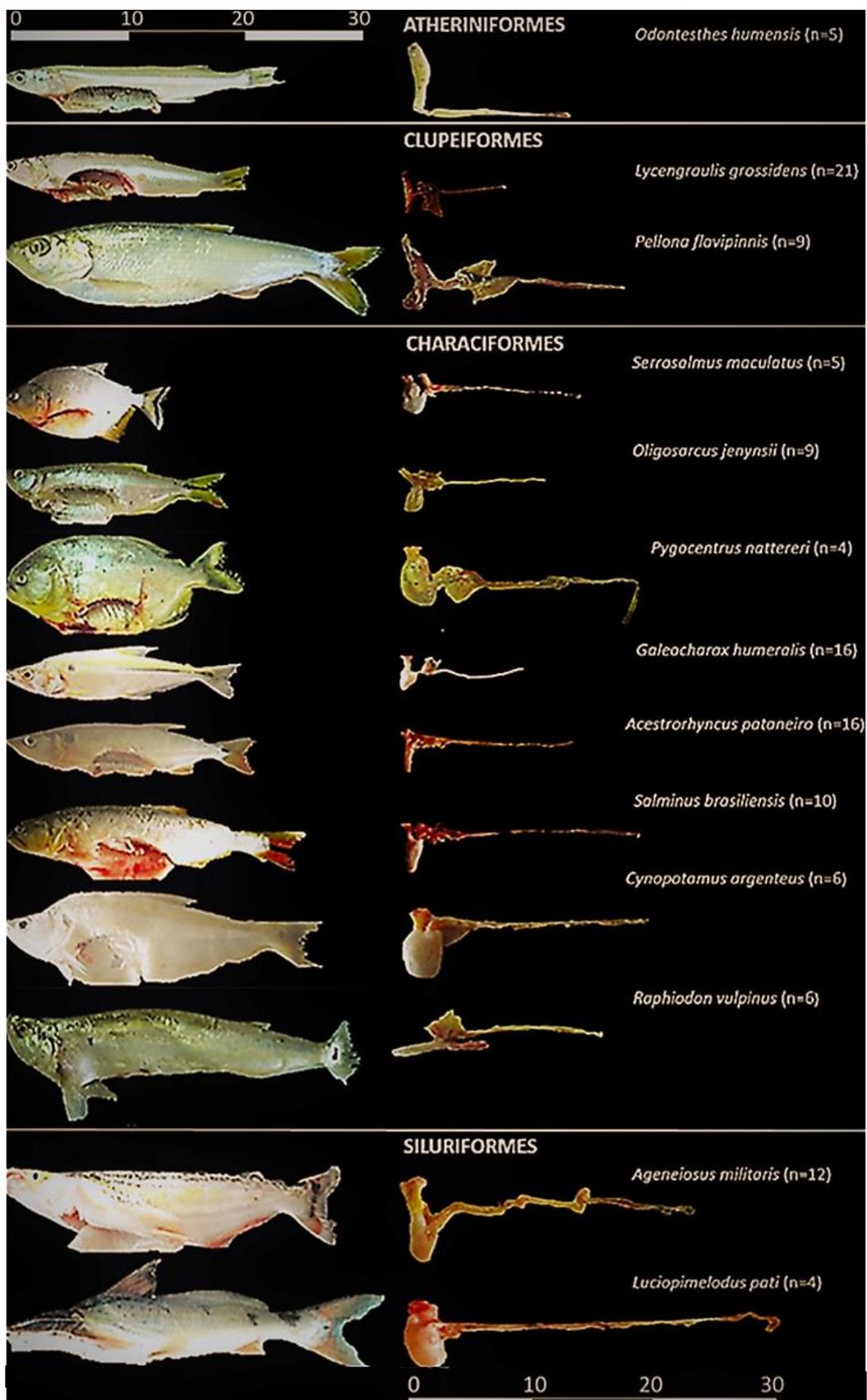


Figura 6. Fotografías de cada especie al momento de procesarlas y sus tractos gastrointestinales. Al lado de cada imagen se encuentra el nombre de la especie y el número total de individuos procesados (no se cuenta con registro fotográfico de las especies *M. obtusidens* y *A. osteomystax*). La escala propuesta toma la medida de longitud en centímetros.

5.1.1. Diferencias en el largo y el peso de estómago e intestino y en el número de ciegos entre las diferentes especies analizadas

En primera instancia, las variables analizadas no cumplieron con los supuestos de normalidad (prueba de Shapiro-Wilk $p < 0,05$) y homogeneidad de varianza (prueba de Levene $p < 0,05$), por lo cual los datos fueron transformados a la escala logarítmica con la finalidad de acercarse a los mismos. Una vez transformada, la base de datos cumplió en líneas generales con los supuestos mencionados (Tabla 5). Posteriormente, los análisis de covarianza sugieren que existen diferencias en el largo y peso de los distintos órganos entre especies (Tabla 6), así como también en el número de ciegos pilóricos.

Tabla 5. A la izquierda, resultados de la prueba de Levene para las variables analizadas (transformadas a escala logarítmica). A la derecha resultados de la prueba de Shapiro-Wilk para las variables analizadas (transformadas a escala logarítmica). En ambos casos se muestran en negrita los valores $> 0,05$, los cuales indican que los datos correspondientes a dicha variable cumplen con los supuestos de homocedasticidad y normalidad respectivamente.

Prueba de Levene			Prueba de Shapiro-Wilk		
Variable	F	p	Variable	W	p
Log L est	2,23	0,006	Log L est	0,95	0,001
Log L int	1,48	0,109	Log L int	0,99	0,481
Log Whest	2,50	0,002	Log Whest	0,98	0,053
Log Whint	1,38	0,163	Log Whint	0,97	0,092
Log N° Ciegos	3,03	0,108	Log N° ciegos	0,94	0,051

Tabla 6. A la izquierda, resultados del análisis de covarianza para peso húmedo de los órganos del digestivo entre especies utilizando el peso eviscerado como co-variable. A la derecha, resultados de análisis de covarianza para largo de los órganos del digestivo y número de ciegos entre especies, utilizando como co-variable el largo estándar. En negrita se muestran los valores significativos ($p < 0,05$).

Variable	F	p	Variable	F	p
Log Whest	17,65	<0,050	Log L est	9,02	<0,050
Log Whint	19,66	<0,050	Log L int	18,65	<0,050
			Log N° ciegos	13,42	<0,050

A su vez, la comparación de medias a través de la prueba de Tukey reportó las siguientes características:

Estómago

El peso húmedo del estómago reportó diferencias entre las especies (ANCOVA $F=17,65$; $p < 0,05$), siendo *A. osteomystax* quien mostró una diferencia significativamente mayor con el resto (difiere con 8 especies, se muestra entre paréntesis sólo el número de especies con las que difiere de aquí en más), seguida por *O. jenynsii* (7) y *A. militaris* (6) (Tabla 7). Por otra parte, el largo del estómago también mostró diferencias entre las especies (ANCOVA $F=9,02$; $p < 0,05$) siendo nuevamente *A. osteomystax* quien tuvo una diferencia significativamente mayor (10) (lo cual es consistente con el hecho de que esta especie

presentó una longitud del estómago considerablemente menor en comparación al resto, Tabla 4; Figura 8), seguida por *R. vulpinus* (8), *G. humeralis* (6) y *O. jenynsii* (6) (Tabla 7).

Finalmente, cabe destacar que Clupeiformes reportó los mayores valores de longitud estomacal, seguido de Characiformes y por último Siluriformes registrando los menores valores de longitud (Figura 7). Por otra parte, la especie *R. vulpinus* (Characiformes) registró la mayor longitud de estómago en comparación al resto de las especies (Figura 8).

Tabla 7. Prueba de Tukey para la variable peso del estómago entre especies (por encima de la diagonal, color gris oscuro) y para el largo del estómago (por debajo de la diagonal, color gris claro). Las diferencias marcadas son significativas en $p < 0,05$ (señaladas en negrita). Dicha prueba se llevó a cabo utilizando las medias corregidas de cada variable a través de ANCOVAs.

Especie	Peso del estómago													
	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}
<i>A. pantaneiro</i> {1}	–	0,001	<0,001	0,999	>0,999	>0,999	0,197	0,055	0,023	0,993	>0,999	>0,999	>0,999	>0,999
<i>A. militaris</i> {2}	0,936	–	<0,001	0,648	<0,001	0,347	>0,999	<0,001	<0,001	0,266	0,355	0,750	0,061	0,030
<i>A. osteomystax</i> {3}	<0,001	<0,001	–	<0,001	<0,001	0,066	<0,001	0,144	0,71	<0,001	0,003	<0,001	<0,001	0,006
<i>C. argenteus</i> {4}	0,328	0,974	<0,001	–	0,996	0,999	0,781	0,098	0,005	>0,999	>0,999	>0,999	>0,999	0,953
<i>G. humeralis</i> {5}	<0,001	0,001	0,119	0,846	–	>0,999	0,156	0,095	0,037	0,98	>0,999	>0,999	0,999	>0,999
<i>M. obtusidens</i> {6}	0,022	0,213	0,918	0,877	>0,999	–	0,246	0,997	0,868	0,999	>0,999	>0,999	>0,999	>0,999
<i>L. pati</i> {7}	>0,999	0,987	<0,001	0,372	0,005	0,007	–	0,001	<0,001	0,753	0,238	0,608	0,552	0,051
<i>L. grossidens</i> {8}	<0,001	0,229	0,001	>0,999	0,628	0,978	0,153	–	0,998	0,014	0,891	0,539	0,031	0,991
<i>O. jenynsii</i> {9}	<0,001	0,001	0,288	0,594	>0,999	>0,999	0,002	0,685	–	<0,001	0,401	0,122	0,001	0,674
<i>P. flavipinnis</i> {10}	>0,999	0,936	<0,001	0,228	<0,001	0,015	>0,999	0,005	<0,001	–	>0,999	>0,999	>0,999	0,964
<i>P. nattereri</i> {11}	0,866	>0,999	0,002	>0,999	0,855	0,716	0,604	>0,999	0,66	0,787	–	>0,999	>0,999	>0,999
<i>R. vulpinus</i> {12}	0,621	0,134	<0,001	0,005	<0,001	<0,001	0,85	0,001	<0,001	0,711	0,014	–	>0,999	0,997
<i>S. brasiliensis</i> {13}	>0,999	0,73	<0,001	0,099	<0,001	0,006	>0,999	0,001	<0,001	>0,999	0,594	0,856	–	0,996
<i>S. maculatus</i> {14}	0,885	>0,999	<0,001	>0,999	0,541	0,572	0,764	0,999	0,301	0,802	>0,999	0,027	0,588	–
	Largo del estómago													

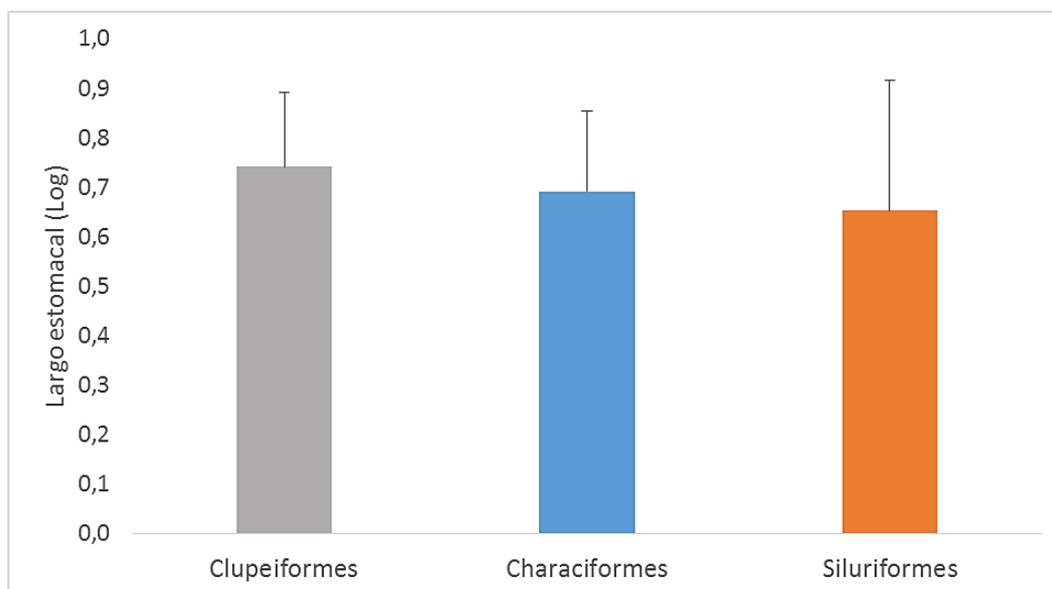


Figura 7. Valores de largo estomacal para cada orden. Los datos mostrados corresponden a las medias corregidas a través de ANCOVA. Además se muestra el desvío estándar (arriba de cada barra).

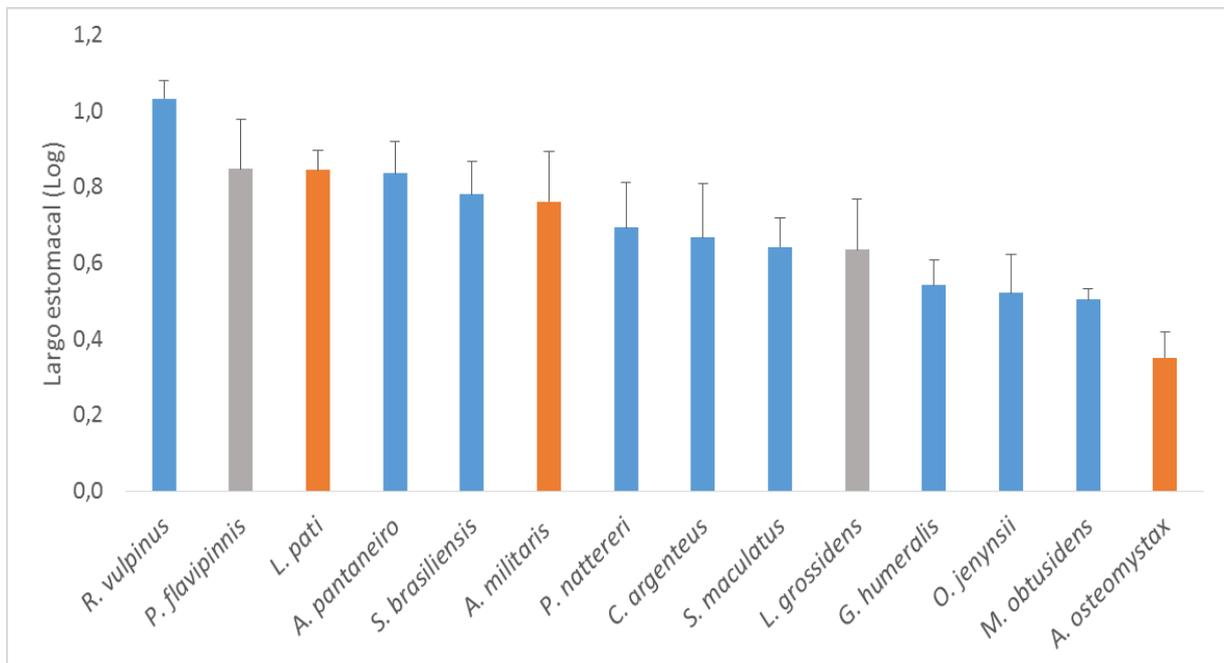


Figura 8. Valores de largo estomacal para cada especie. Los datos mostrados corresponden a las medias corregidas a través de ANCOVA. Además se muestra el desvío estándar (arriba de cada barra). Los colores indican el orden al que pertenecen (Azul: Characiformes, Naranja: Siluriformes y Gris: Clupeiformes).

Ciegos

En cuanto al número de ciegos pilóricos, se reportó diferencias entre las especies (ANCOVA $F= 13,42$; $p<0,05$) siendo *S. brasiliensis* quien mostró una diferencia significativamente mayor (presentó un número medio de ciegos considerablemente mayor al resto, Tabla 4; Figura 10) difiriendo con seis especies, seguida por *O. jenynsii* (quien presentó el menor número de ciegos en comparación al resto, Tabla 4; Figura 10) y *P. flavipinnis* quienes presentaron diferencias significativas con cuatro especies (Tabla 8).

Por último, entre los peces que presentaron ciegos en su tracto, se destaca al orden Clupeiformes quien registró un mayor número de ciegos en comparación a Characiformes (Figura 9). Sin embargo, analizando esta variable por especie, fue *S. brasiliensis* (Characiformes) quien registró el mayor número de ciegos en comparación al resto (Figura 10).

Tabla 8. Prueba de Tukey para la variable número de ciegos pilóricos entre especies (por encima de la diagonal, color gris oscuro). Las diferencias marcadas son significativas en $p < 0,05$ (señaladas en negrita). Para éste análisis sólo se utilizaron aquellas especies que registraron presencia de ciegos. Por otra parte, en el caso de *M. obtusidens*, los ciegos pilóricos no se pudieron cuantificar por lo cual ésta especie tampoco fue incluida.

Especie	Número de ciegos									
	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
<i>A. pantaneiro</i> {1}	-	1,000	0,987	1,000	0,250	<0,001	0,956	0,254	<0,001	1,000
<i>C. argenteus</i> {2}	-	-	0,979	1,000	0,155	0,057	0,997	0,497	0,001	1,000
<i>G. humeralis</i> {3}	-	-	-	0,926	0,726	<0,001	0,675	0,062	<0,001	0,968
<i>L. grossidens</i> {4}	-	-	-	-	0,155	0,001	0,985	0,357	<0,001	1,000
<i>O. jenynsii</i> {5}	-	-	-	-	-	<0,001	0,036	0,001	<0,001	0,132
<i>P. flavipinnis</i> {6}	-	-	-	-	-	-	0,604	0,999	0,569	0,069
<i>P. nattereri</i> {7}	-	-	-	-	-	-	-	0,954	0,037	0,998
<i>R. vulpinus</i> {8}	-	-	-	-	-	-	-	-	0,549	0,539
<i>S. brasiliensis</i> {9}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	0,001
<i>S. maculatus</i> {10}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-

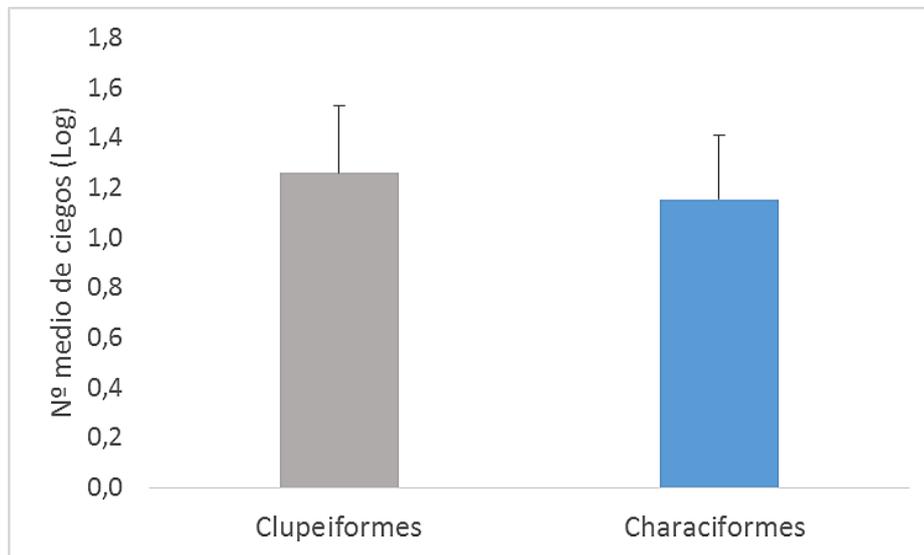


Figura 9. Número de ciegos correspondientes a cada orden. Los datos mostrados corresponden a las medias corregidas a través de ANCOVA. Además se muestra el desvío estándar (arriba de cada barra).

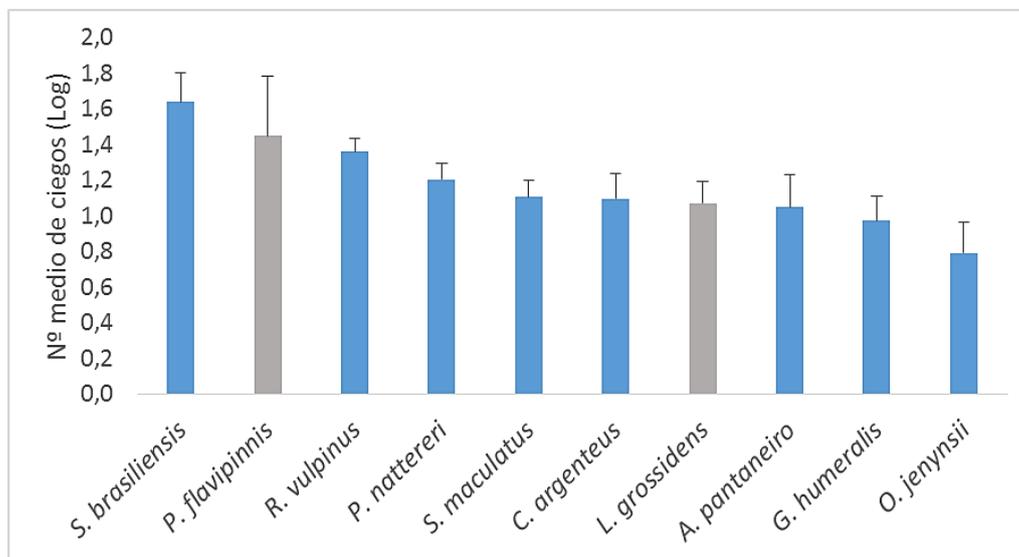


Figura 10. Número de ciegos para cada especie. Los datos mostrados corresponden a las medias corregidas a través de ANCOVA. Además se muestra el desvío estándar (arriba de cada barra). Los colores indican el orden al que pertenecen (Azul: Characiformes y Gris: Clupeiformes).

Intestino

El peso del intestino también mostró diferencias significativas entre las especies (ANCOVA: $F = 19,66$; $p < 0,05$), siendo *A. militaris* y *L. pati* quienes reportan las mayores diferencias con el resto (11), seguidas muy de cerca por *M. obtusidens* quien presentó diferencias significativas con 10 de las especies analizadas (Tabla 9) (lo cual es consistente con los mayores valores de peso del intestino, Tabla 3).

Tabla 9. Prueba de Tukey para la variable peso del intestino entre especies (por encima de la diagonal, color gris oscuro) y para el largo del intestino (por debajo de la diagonal, color gris claro). Las diferencias marcadas son significativas en $p < 0,050$ (señaladas en negrita).

Especie	Peso del intestino														
	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}	{11}	{12}	{13}	{14}	{15}
<i>A. pantaneiro</i> {1}	—	<0,001	0,653	>0,999	>0,999	0,007	0,002	<0,001	0,033	0,191	>0,999	>0,999	>0,999	0,960	>0,999
<i>A. militaris</i> {2}	0,001	—	<0,001	<0,001	<0,001	>0,999	>0,999	<0,001	0,997	<0,001	<0,001	0,003	<0,001	<0,001	<0,001
<i>A. osteomystax</i> {3}	0,226	<0,001	—	0,709	0,869	<0,001	<0,001	0,964	<0,001	>0,999	0,983	0,899	0,996	0,055	0,889
<i>C. argenteus</i> {4}	0,991	0,001	0,968	—	>0,999	0,006	0,001	0,025	0,026	0,468	>0,999	>0,999	>0,999	0,993	>0,999
<i>G. humeralis</i> {5}	0,119	<0,001	>0,999	>0,999	—	0,003	0,001	<0,001	0,012	0,426	>0,999	>0,999	>0,999	0,769	>0,999
<i>M. obtusidens</i> {6}	0,044	0,997	<0,001	0,002	<0,001	—	>0,999	<0,001	0,994	<0,001	0,001	0,007	0,001	0,103	0,004
<i>L. pati</i> {7}	0,020	0,999	<0,001	<0,001	<0,001	>0,999	—	<0,001	0,995	<0,001	<0,001	0,002	<0,001	0,047	0,001
<i>L. grossidens</i> {8}	<0,001	<0,001	0,986	0,198	0,122	<0,001	<0,001	—	<0,001	0,985	0,028	0,148	0,455	<0,001	0,096
<i>O. humensis</i> {9}	>0,999	0,517	0,104	0,892	0,426	0,147	0,091	0,002	—	<0,001	0,003	0,091	0,017	0,452	0,017
<i>O. jenynsii</i> {10}	0,041	<0,001	>0,999	0,921	0,999	<0,001	<0,001	0,986	0,065	—	0,769	0,756	0,974	0,003	0,719
<i>P. flavipinnis</i> {11}	0,772	<0,001	0,997	>0,999	>0,999	0,001	<0,001	0,106	0,733	0,951	—	>0,999	>0,999	0,478	>0,999
<i>P. nattereri</i> {12}	>0,999	0,145	0,823	>0,999	0,99	0,015	0,005	0,138	>0,999	0,73	>0,999	—	>0,999	0,999	>0,999
<i>R. vulpinus</i> {13}	>0,999	0,385	0,912	>0,999	0,996	0,019	0,040	0,297	>0,999	0,856	>0,999	>0,999	—	0,958	>0,999
<i>S. brasiliensis</i> {14}	>0,999	0,032	0,108	0,942	0,168	0,083	0,044	<0,001	>0,999	0,013	0,504	>0,999	>0,999	—	0,991
<i>S. maculatus</i> {15}	>0,999	0,432	0,14	0,934	0,511	0,117	0,068	0,003	>0,999	0,090	0,806	>0,999	>0,999	>0,999	—
	Largo del intestino														

Por último, la longitud del intestino también mostró diferencias entre las especies analizadas (ANCOVA: $F= 18,65$; $p<0,05$); en este caso el test de Tukey reportó que nuevamente *L. pati* registró las mayores diferencias significativas (10) seguida por *M. obtusidens* (9) y *A. militaris* (8) (Tabla 9) (coincidiendo nuevamente con las mayores longitudes del intestino, Tabla 4; Figura 12).

Índice ILI y largo de intestino

Los peces del orden Siluriformes presentaron los mayores valores de ILI y, por consiguiente, las mayores longitudes de intestino, seguidas de Atheriniformes, Characiformes y por último Clupeiformes (Figura 11). Cabe destacar que Characiformes es el único orden representado por nueve especies, lo cual permite obtener conclusiones más robustas al respecto, en comparación a los órdenes restantes.

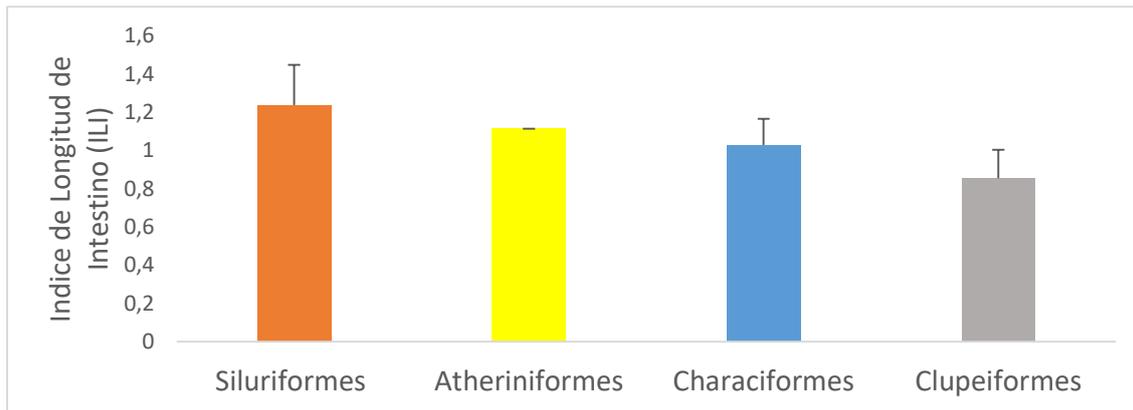


Figura 11. Valores de índice de longitud de intestino (ILI) por orden. Los datos mostrados corresponden al promedio y desvío estándar (arriba de cada barra).

Particularmente *L. pati* (Siluriformes), *M. obtusidens* (Characiformes) y *A. militaris* (Siluriformes) presentaron los máximos valores de ILI en comparación al resto de las especies (Figura 12).

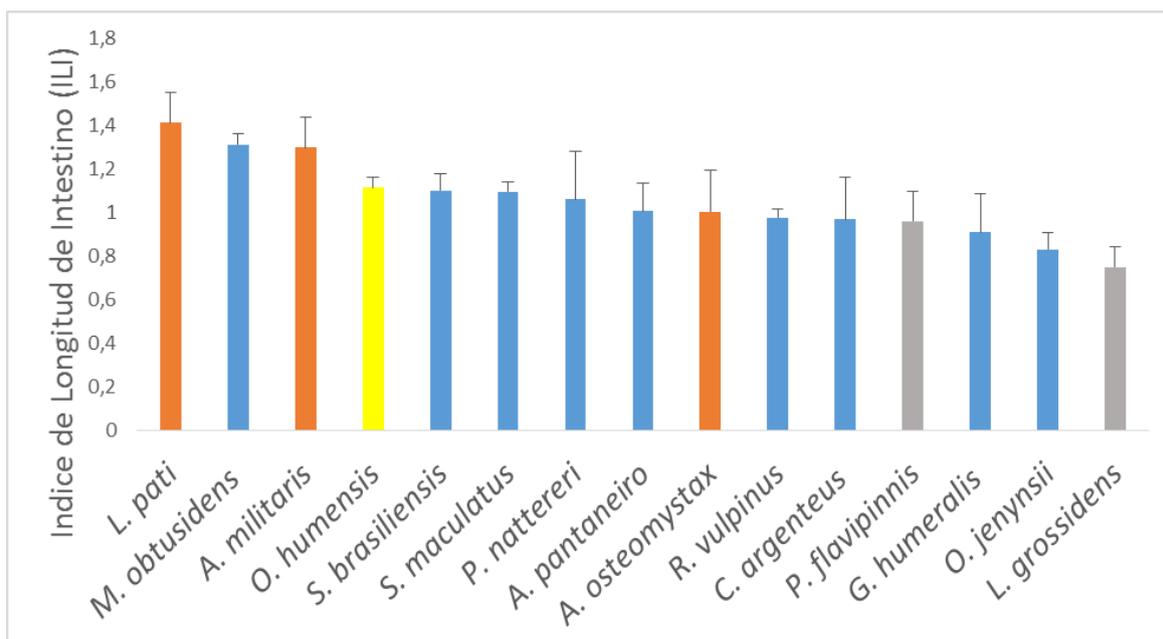


Figura 12. Valores de índice de longitud de intestino (ILI) por especie. Los colores indican el orden al que pertenecen (Azul: Characiformes, Naranja: Siluriformes, Amarillo: Atheriniformes y Gris: Clupeiformes). Los datos mostrados corresponden al promedio y desvío estándar (arriba de cada barra).

5.2. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida

5.2.1 Relación entre atributos digestivos y dieta consumida sin considerar el efecto de las relaciones filogenéticas

Estómago

Como se mencionó anteriormente, en cuanto a la morfología del estómago se presentó un patrón característico en la mayoría de las especies, presentando forma tubular en forma de "v" y alargada. No obstante, se encontraron diferencias que pueden verse a simple vista, aunque éste aspecto no mostró relación aparente con la dieta consumida, ya que especies que presentaron un índice de piscivoría similar tales como *L. pati* y *A. pantaneiro* (más del 99% de consumo de peces) (Figura 25, A) registraron una morfología del estómago diferente entre sí (Figura 6).

Por otra parte, la correlación entre el largo estomacal y el índice de piscivoría (% de peces en la dieta) mostró una regresión significativamente positiva ($p= 0,015$), es decir que a medida que aumenta el porcentaje de peces en los ejemplares analizados, el largo del estómago también aumenta (Figura 13).

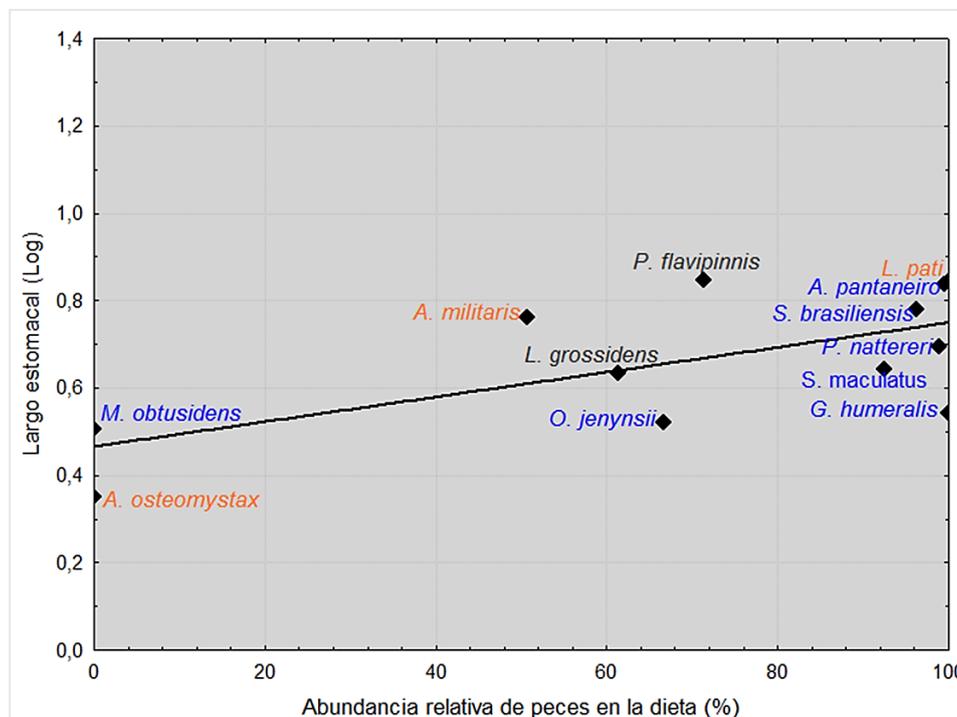


Figura 13. Correlación entre el largo estomacal (medias corregidas) y el % de peces en la dieta para cada especie. La ecuación del gráfico es: $y= 0,003x + 0,456$, $r= 0,635$, $p= 0,015$. Cada especie está representada con el color del orden al cual pertenece. Gris: Clupeiformes, Azul: Characiformes y Naranja: Siluriformes.

Ciegos

En cuanto al número de ciegos pilóricos, no se encontró un patrón característico de relacionamiento, ya que especies con un consumo casi exclusivo de peces como *L. pati* (Siluriformes) y *A. pantaneiro* (Characiformes) (Figura 25, A), registraron ausencia y presencia de ciegos respectivamente (Figura 6, Tabla 4). A su vez, correlacionando el número de ciegos (únicamente para las especies que sí presentan estos apéndices) y el porcentaje de peces en la dieta se reportó un regresión con tendencia positiva aunque

esta no fue significativa ($p=0,542$) (Figura 14), por lo tanto realizando este análisis, tampoco se encontró un patrón de relacionamiento entre las variables mencionadas.

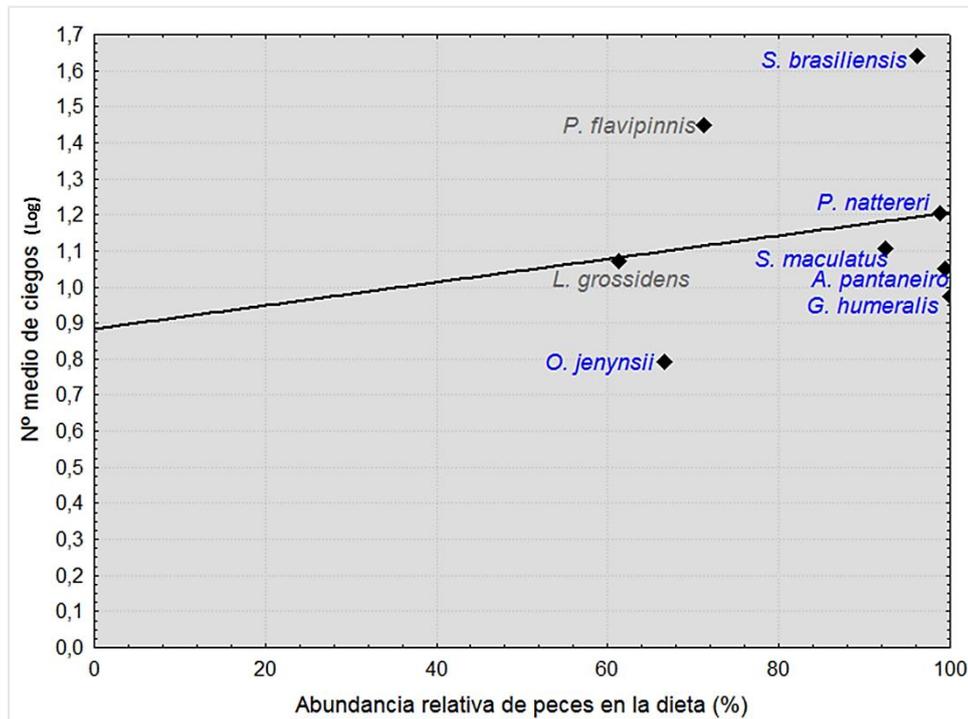


Figura 14. Correlación entre el número de ciegos (medias corregidas) y el % de peces en la dieta para cada especie. La ecuación del gráfico es: $y = 0,004x + 0,866$, $r = 0,220$, $p = 0,542$. Cada especie está representada con el color del orden al cual pertenece. Gris: Clupeiformes y Azul: Characiformes.

Intestino

Cabe recordar que para el largo del intestino, se utilizó el índice ILI como medida corregida de dicha variable. El análisis de correlación entre el índice ILI y el índice de piscivoría tomando en cuenta todas las especies analizadas mostró una regresión con una leve tendencia negativa, aunque ésta no fue significativa ($p=0,679$) (Figura 15), marcando que no existe una relación aparente entre el consumo de peces y la longitud del intestino. A continuación se mencionan algunas características a destacar de las especies analizadas:

Megaleporinus obtusidens, quien registró elevados valores de ILI presentó a su vez una ausencia total de peces en su dieta (Figura 12; Figura 25, A). Sin embargo, algunas especies tales como *L. pati* o *A. militaris* registraron un patrón diferente, ya que a pesar de presentar una dieta mayoritariamente piscívora (Figura 25, A), reflejaron valores altos de ILI, superando incluso a especies que no reportaron la presencia de peces en su dieta (Figura 25, A). A su vez *A. osteomystax*, quien registró ausencia total de peces en su dieta obtuvo valores de ILI que superan a especies que se registran como mayormente piscívoras (Figura 12, Figura 25, A).

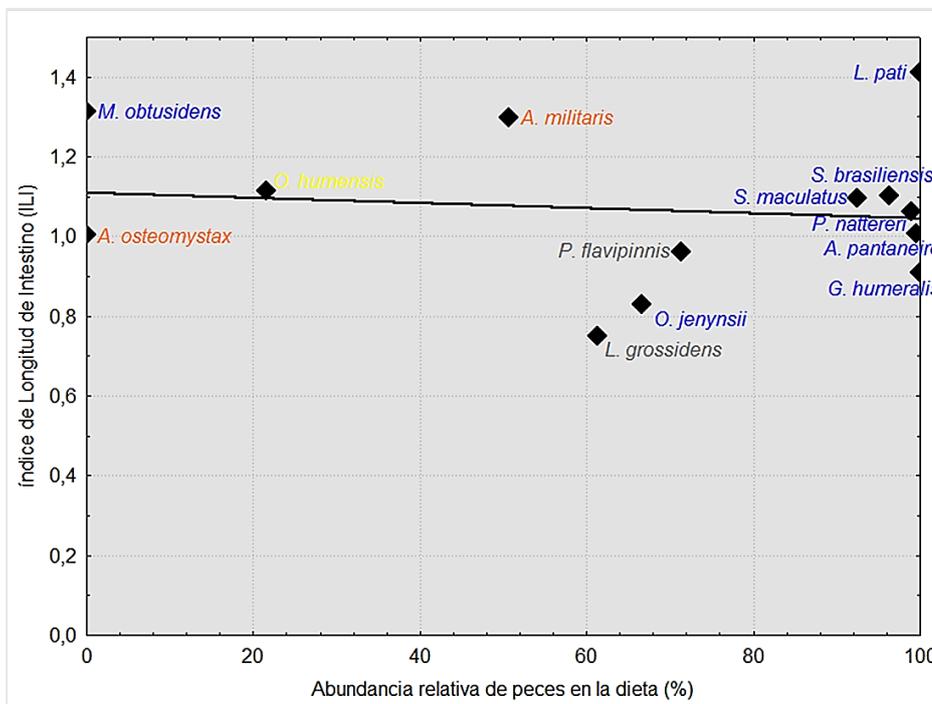


Figura 15. Correlación entre índice de longitud de intestino (ILI) y el % de peces en la dieta para cada especie. La ecuación del gráfico es: $y = -0,001x + 1,101$, $r = -0,127$, $p = 0,679$. Cada especie está representada con el color del orden al cual pertenece. Amarillo: Atheriniformes, Gris: Clupeiformes, Azul: Characiformes y Naranja: Siluriformes.

Por último, debido a que Characiformes es el único orden bien representado en este estudio, se estableció la correlación entre el índice ILI de las especies Characiformes y el porcentaje de peces en la dieta. En este sentido, la correlación fue marginalmente significativa ($p=0,078$) marcando una posible tendencia de relación negativa entre los índices (Figura 16).

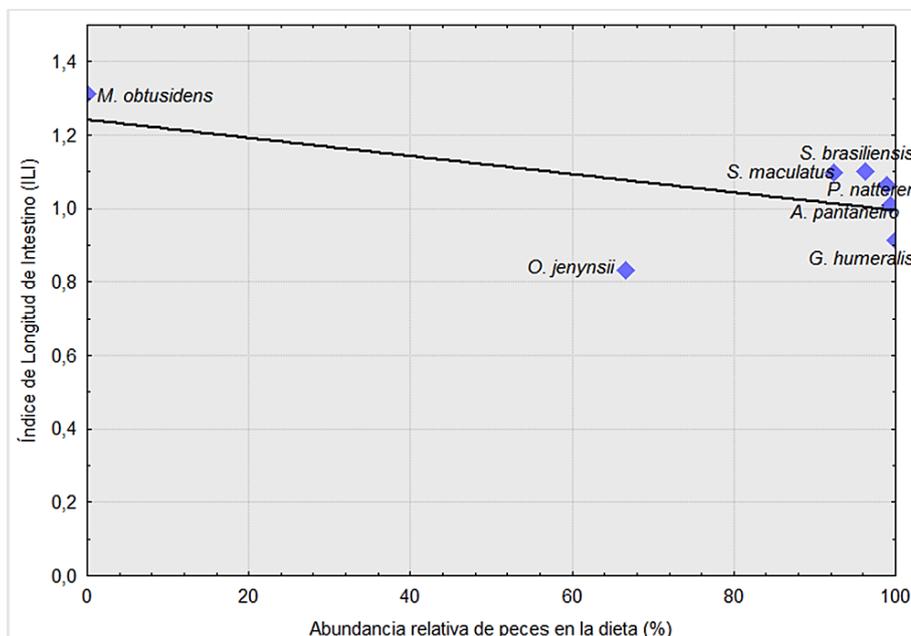


Figura 16. Correlación entre índice de longitud de intestino (ILI) y el % de peces en la dieta para especies del orden Characiformes (único orden bien representado en este estudio). La ecuación del gráfico es: $y = -0,002x + 1,243$, $r = -0,616$, $p = 0,078$.

5.2.2. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida considerando el efecto de las relaciones filogenéticas

Estómago

Para la realización de estos análisis se utilizó una filogenia construida en base a Mirande, 2010, excluyendo a la especie *O. humensis*, la cual no presentó un valor de largo estomacal (debido a que no presentó un estómago diferenciado) (Figura 17).

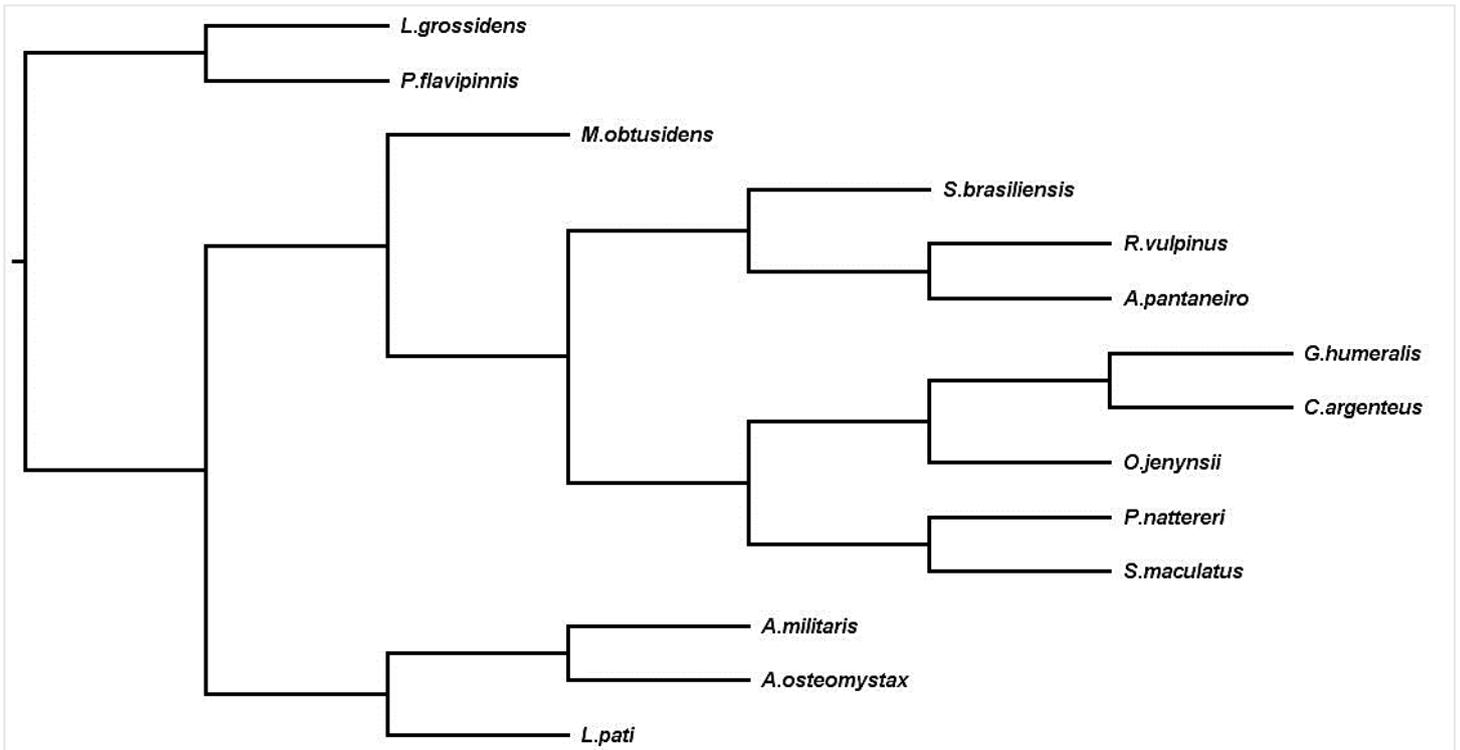


Figura 17. Hipótesis filogenética modificada de Mirande, 2010, excluyendo a la especie *O. humensis* (ya que no presentó estómago diferenciado y por lo tanto tampoco medida de longitud de dicho órgano).

La correlación efectuada utilizando los contrastes filogenéticamente independientes calculados para las variables largo del estómago e índice de piscivoría, reportó una regresión positiva y significativa ($p=0,001$) tal y como se había obtenido sin considerar el efecto de la filogenia. En este caso el valor de p aumenta la significancia de la correlación y el valor de R^2 indica que el modelo de regresión lineal se ajusta a las variables en cuestión (valor cercano a 1) (Figura 18).

En síntesis, se destaca que a partir de las correlaciones efectuadas sin considerar la filogenia en primera instancia y posteriormente considerando el efecto filogenético (Figura 13; Figura 18), se reporta una relación positiva entre el largo del estómago y el porcentaje de peces en la dieta, asumiendo que especies que consumen peces en mayor proporción, tendrán una longitud de estómago mayor en comparación a especies que presenten un menor porcentaje de peces en su dieta.

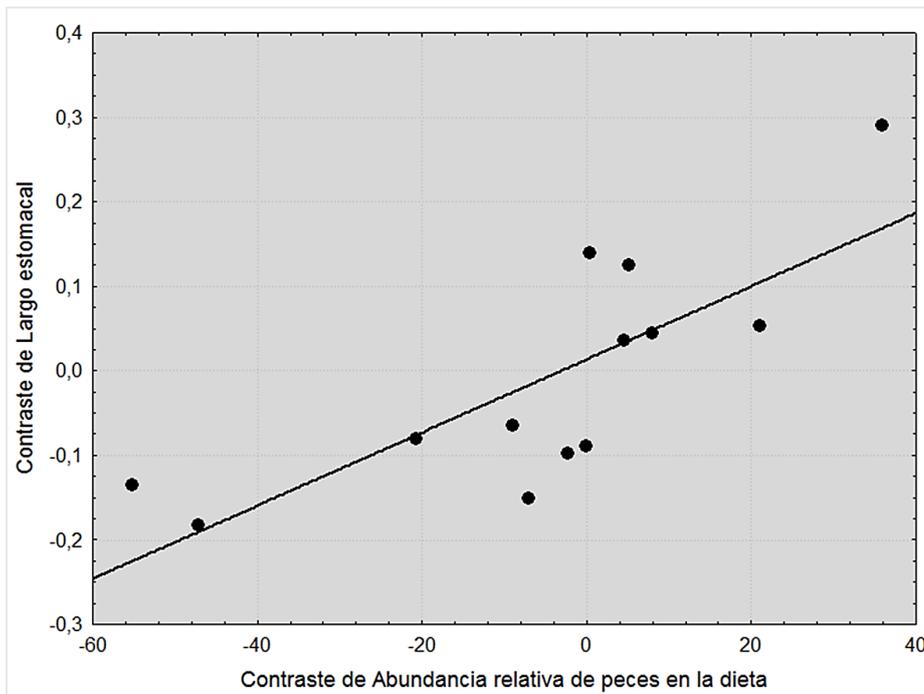


Figura 18. Correlación entre contrastes filogenéticamente independientes de las variables longitud estomacal y % de peces en la dieta para cada especie. Valores de la correlación: $R^2 = 0,565$, $p = 0,001$.

Ciegos

En este caso, se utilizó una hipótesis filogenética distinta, modificada de Mirande, 2010, pero excluyendo a especies que no presentaron ciegos en sus tractos digestivos (especies de los órdenes Atheriniformes, Siluriformes y la especie *M. obtusidens*) (Figura 19).

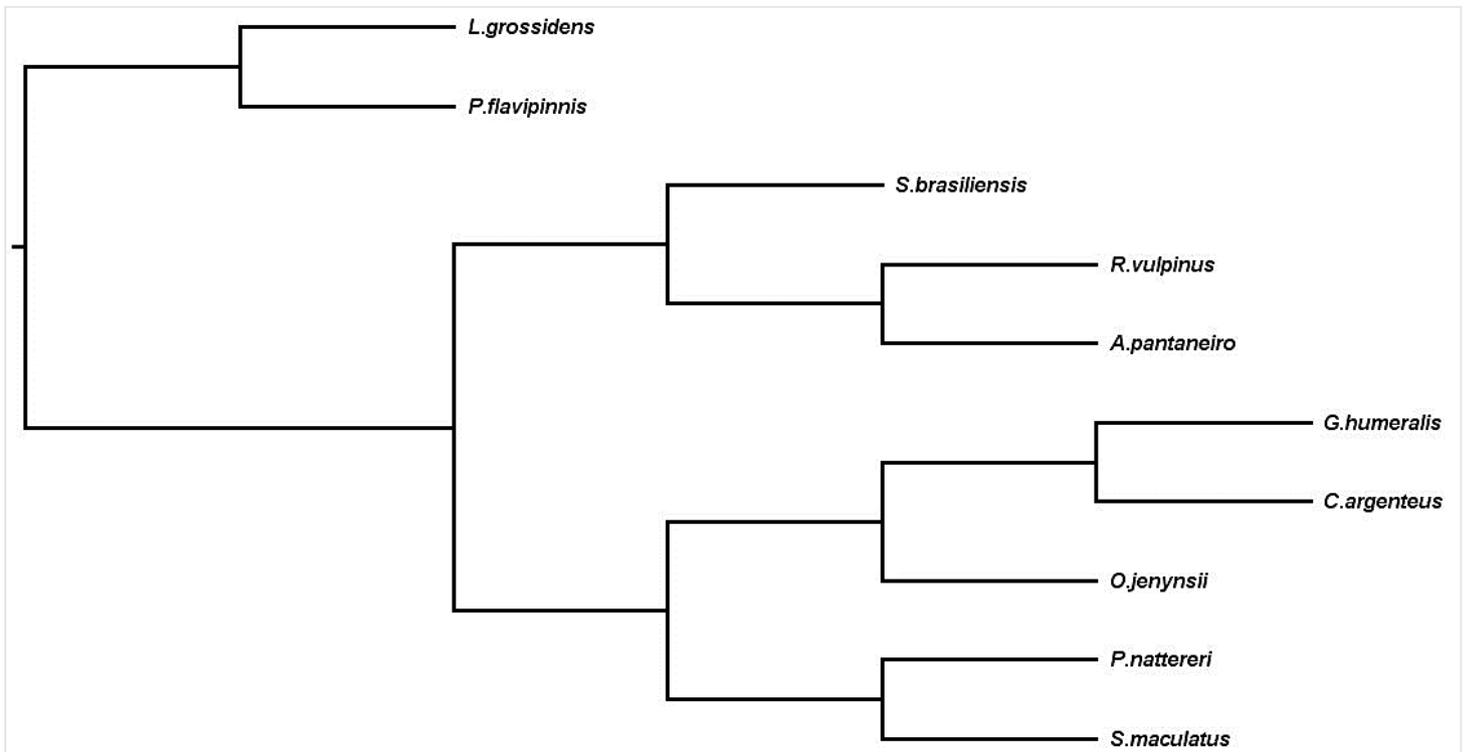


Figura 19. Hipótesis filogenética modificada de Mirande, 2010, excluyendo a las especies que presentaron ausencia de ciegos pilóricos en sus tractos digestivos.

La correlación efectuada utilizando los contrastes filogenéticamente independientes calculados para el número medio de ciegos y el porcentaje de peces en la dieta reportó una regresión con una tendencia positiva aunque no significativa ($p=0,220$) (Figura 20). Además el valor de R^2 demuestra que el modelo lineal presentado no se ajusta a las variables que se intentan explicar (valor muy cercano a cero).

Cabe destacar entonces que no se reportó una relación entre el número de ciegos y el porcentaje de peces en la dieta, dadas las correlaciones convencionales y considerando también el efecto de las relaciones filogenéticas (Figura 14; Figura 20).

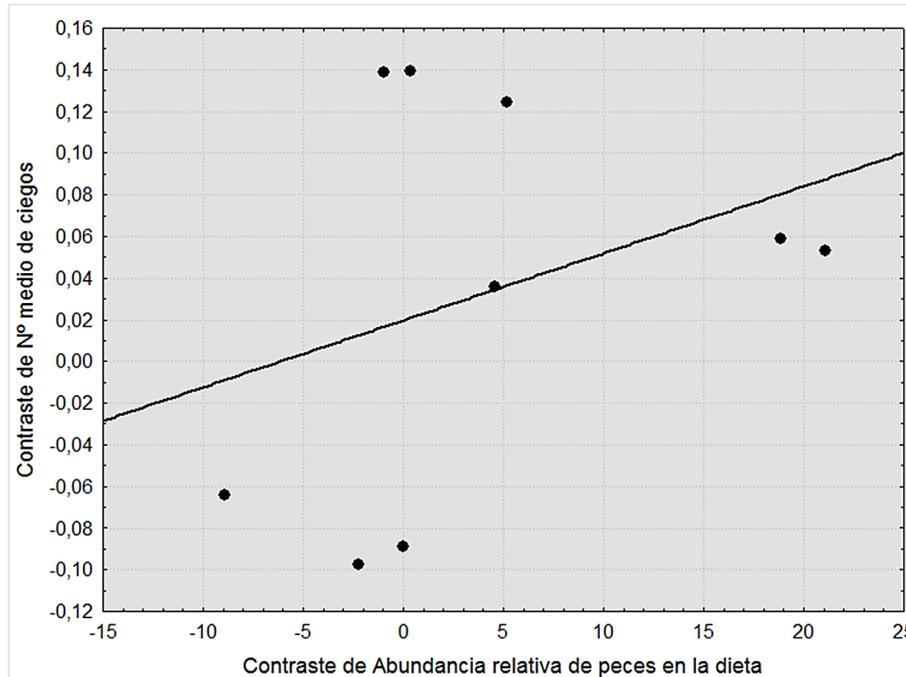


Figura 20. Correlación entre contrastes filogenéticamente independientes de las variables número medio de ciegos y % de peces en la dieta para cada especie. Valores de la correlación: $R^2 = 0,078$, $p=0,220$.

Intestino

Para éstos análisis se utilizó una filogenia modificada de Mirande, 2010, en donde se presenta el total de las especies utilizadas en este estudio (Figura 21).

El análisis de correlación efectuado utilizando los contrastes filogenéticamente independientes calculados para los índices ILI y de piscivoría, mostró una regresión con una leve tendencia positiva, aunque ésta no fue significativa ($p=0,784$) (Figura 22), marcando nuevamente la inexistencia de una relación entre la longitud del intestino y el consumo de peces en las especies analizadas. Por otra parte el valor de R^2 indica a su vez que el modelo de regresión lineal presentado no se ajusta a las variables que se pretenden explicar, ya que el mismo es muy cercano a cero.

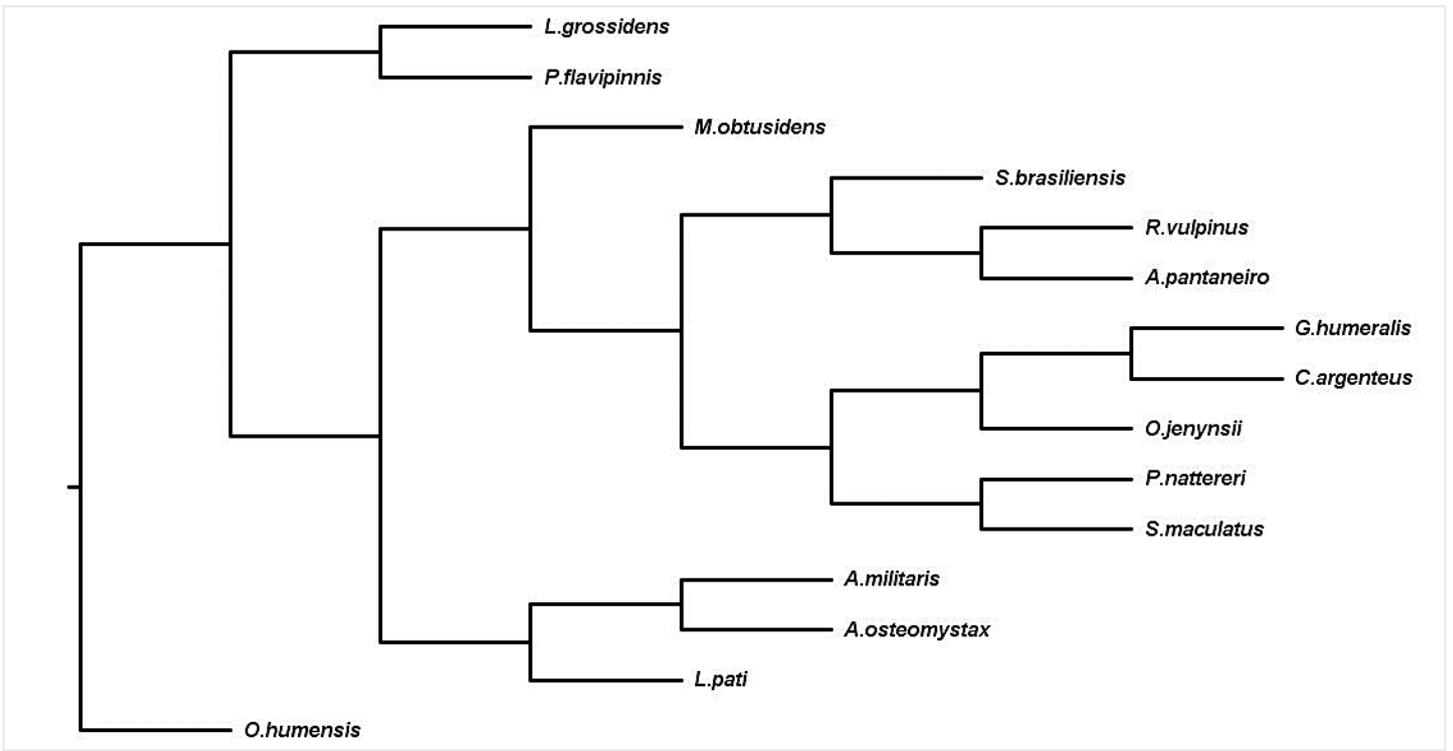


Figura 21. Hipótesis filogenética modificada de Mirande, 2010.

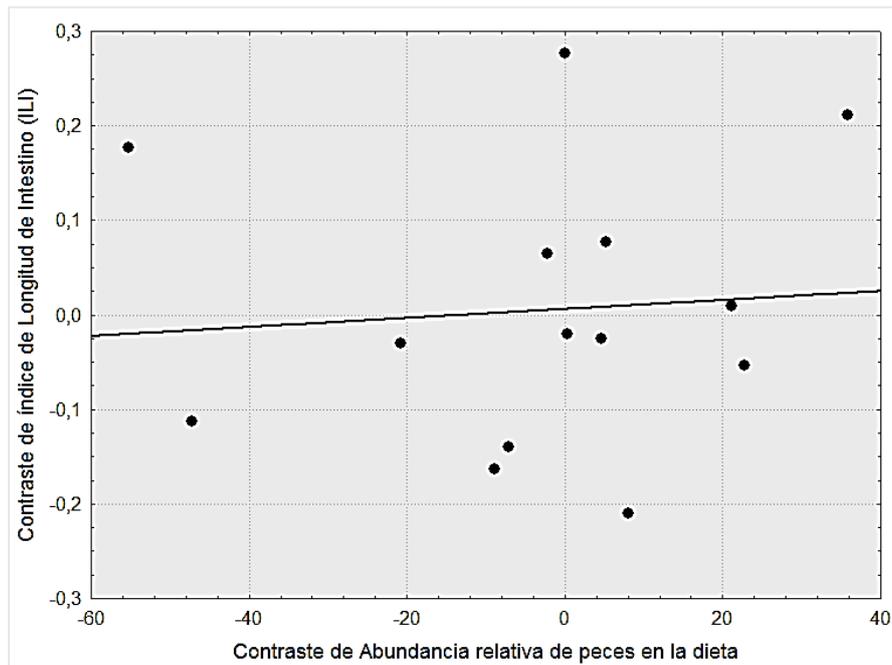


Figura 22. Correlación entre contrastes filogenéticamente independientes de las variables índice de longitud de intestino (ILI) y % de peces en la dieta para cada especie. Valores de la correlación: $R^2=0,006$, $p=0,784$.

Finalmente, con el objetivo de evaluar la vinculación entre el largo intestinal y la dieta consumida por los peces definidos como piscívoros en este estudio, se calcularon contrastes filogenéticamente independientes excluyendo a *M. obtusidens* y *A. osteomystax* (índice de piscivoría=0, Figura 25, A), para ello, también se utilizó un árbol filogenético diferente (Figura 23).

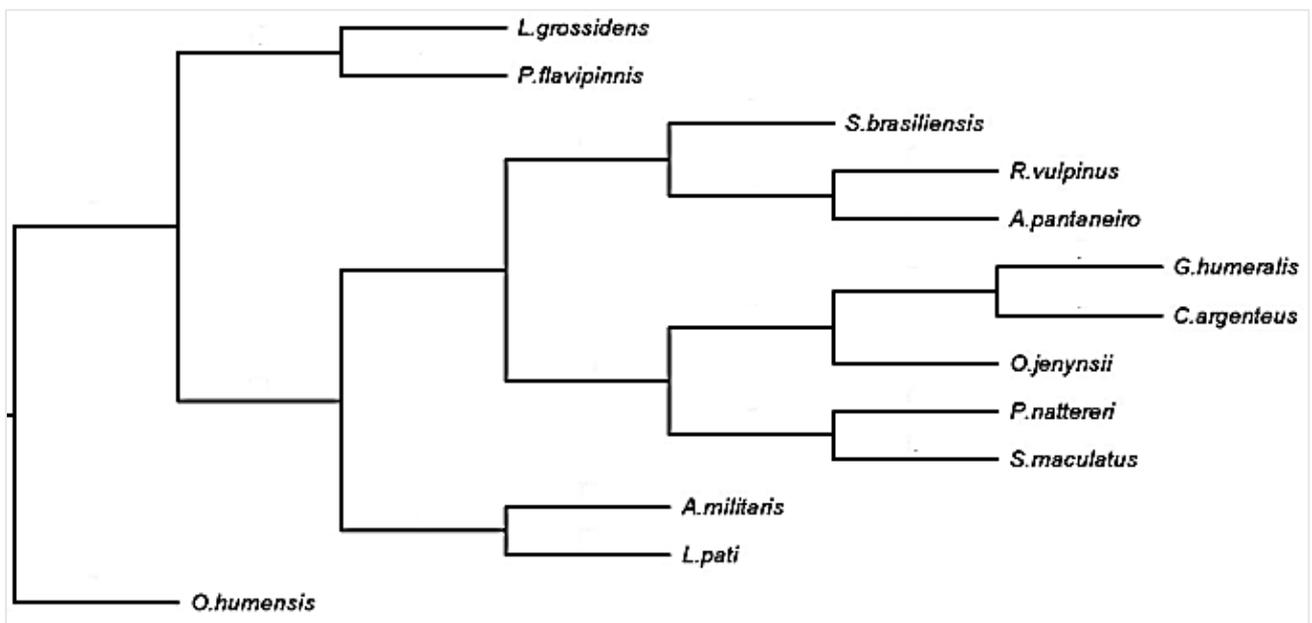


Figura 23. Hipótesis filogenética modificada de Mirande, 2010, excluyendo a las especies *M. obtusidens* y *A. osteomystax* por no considerarse piscívoras.

A raíz de los contrastes calculados se establece nuevamente una correlación con una leve tendencia positiva aunque no significativa ($p=0,851$) (Figura 24) y con un valor de R^2 aún más cercano a cero.

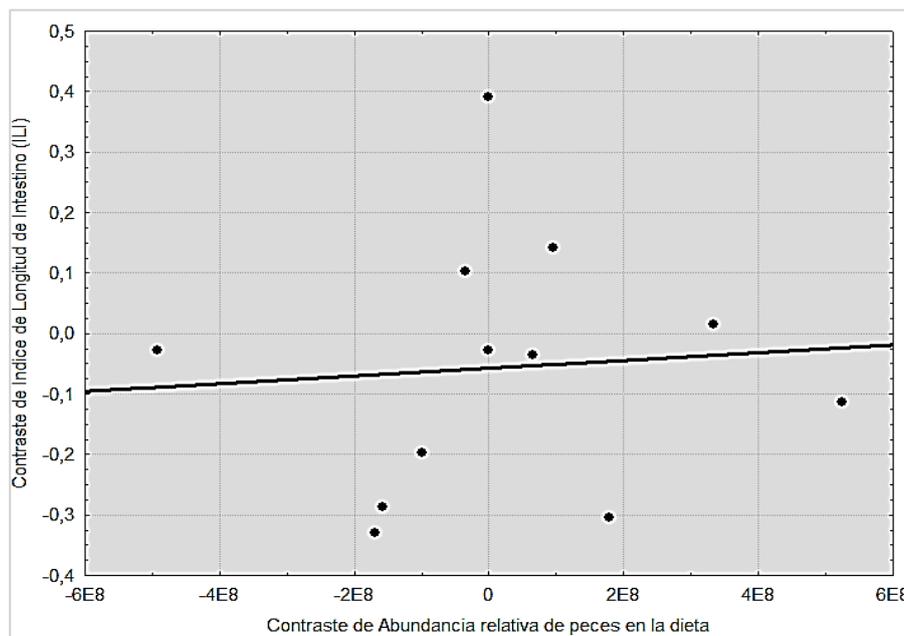


Figura 24. Correlación entre contrastes filogenéticamente independientes de las variables índice de longitud de intestino (ILI) y % de peces en la dieta para cada especie excluyendo a *M. obtusidens* y *A. osteomystax*. Valores de la correlación: $R^2 = 0,003$, $p = 0,851$.

En resumen, se destaca que tanto en las correlaciones convencionales como en la correlación teniendo en cuenta el efecto de la filogenia, no se reportó un patrón de relacionamiento entre las variables largo de intestino y porcentaje de peces en la dieta (Figura 15; Figura 16; Figura 22; Figura 22).

5.3. Análisis de dieta

5.3.1. Caracterización de la dieta de cada especie

Para el análisis general de dieta, se descartaron a las especies *C. argenteus* y *R. vulpinus*, ya que se constató la presencia de contenido estomacal en un único individuo en el caso de *C. argenteus* y en dos ejemplares en el caso de *R. vulpinus* (Tabla 10), por lo cual los datos resultan poco representativos en ambos casos.

El 65% de los individuos procesados presentaron contenido en el estómago; en el caso de *O. humensis*, se analizó el contenido de todo el tracto digestivo (Tabla 10).

Tabla 10. Número total de individuos por especie y número de individuos que presentaron contenido en el estómago. En color gris se detallan las especies excluidas de los análisis por presentar menos de tres individuos con contenido estomacal.

Especie	Procesados	Con contenido estomacal
<i>Odontesthes humensis</i>	5	5
<i>Lycengraulis grossidens</i>	21	11
<i>Pellona flavipinnis</i>	9	7
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	16	8
<i>Cynopotamus argenteus</i>	6	1
<i>Galeocharax humeralis</i>	16	11
<i>Megaleporinus obtusidens</i>	3	3
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	9	3
<i>Pygocentrus nattereri</i>	4	4
<i>Raphiodon vulpinus</i>	6	2
<i>Salminus brasiliensis</i>	10	7
<i>Serrasalmus maculatus</i>	5	5
<i>Ageneiosus militaris</i>	12	10
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	6	6
<i>Luciopimelodus pati</i>	4	3

En líneas generales, y como era esperable, la mayoría de las especies analizadas consumieron peces (Figura 25, A), siendo *L. pati* quien presentó mayor índice de piscivoría (100%). El resto de las especies presentó un índice de piscivoría menor, aunque en general se mantuvo elevado. *Acestrorhynchus pantaneiro*, registró un alto consumo de peces (99,5%), el cual estuvo representado por No Siluriformes en un 87% y el 12,5% por Restos de peces no identificados; el restante porcentaje estuvo dado por el ítem Material Vegetal (0,5%) (Figura 25, A). *Pygocentrus nattereri* registró un consumo del 99% de peces, dividiéndose en un 66% de Restos de peces no identificados y en un 33% No Siluriformes, a su vez también se registró el consumo de Material Vegetal (1%). *Galeocharax humeralis* sigue en esta lista, registrando un consumo de un 97,8% de peces, representado por Siluriformes en un 57,8% y No Siluriformes en un 40%; mientras que el resto del porcentaje estuvo representado por el ítem Moluscos (2,2%). *Salminus brasiliensis*, registró un índice de piscivoría alto (96,1%) representado por No Siluriformes (61,4%), Siluriformes (20,4%) y Restos de peces no identificados (14,3%); el porcentaje restante estuvo ocupado por los ítems Material Vegetal (1,6), Moluscos (1,3%) y Macro crustáceos (1%). *Serrasalmus maculatus* presentó un índice de piscivoría del 92,5%, el cual estuvo representado por No Siluriformes (57,3%) y por Restos de peces no identificados (35,2%),

por otra parte, se registró el consumo de los ítems Material Vegetal (4,2%) e Indeterminado (3,3%). A su vez, la especie *P. flavipinnis* presentó un índice de piscivoría del 71,3%, representado por No Siluriformes (42,8%) y Restos de peces no identificados (28,5%); el restante porcentaje estuvo representado por Invertebrados Terrestres (14,4%) y Macro crustáceos (14,3%). La especie *O. jenynsii* por su parte, presentó un índice de piscivoría menor (66,6%), representado en igual proporción por Siluriformes y No Siluriformes; además, se registró una presencia importante del ítem Invertebrados Terrestres (33,4%), representado por restos de insectos tales como patas o alas. *Lycengraulis grossidens* mostró una dieta muy variada, registrando un consumo de peces total del 65,7%, representado por Siluriformes (11,1%), No Siluriformes (8,1%) y Restos de peces no identificados (46,5%); además se identificaron los ítems Invertebrados Terrestres (Coleóptera) (27,6%), Zooplancton (5,7) y Moluscos (*Limnoperna fortunei* y Gasterópoda) (1%). Por su parte, *O. humensis* presentó un índice de piscivoría considerablemente bajo (21,6%), representado por el ítem Restos de peces no identificados (20%) y No Siluriformes (1,6%); a su vez, registró una dieta muy variada, en donde el resto del porcentaje estuvo representado por los siguientes ítems: Invertebrados Terrestres (27,9%), Invertebrados Acuáticos (25%), Moluscos (24,6%) y Material Vegetal (0,9%).

Por otra parte, las especies *A. osteomystax* y *M. obtusidens* no consumieron peces. La especie *A. osteomystax* registró el consumo de Invertebrados Terrestres (66,6%) e Invertebrados Acuáticos (33,4%) (Himenóptera, Hemíptera, Quironómidos); *M. obtusidens* por su parte, mostró un consumo de *Limnoperna fortunei* (bivalvo invasor) en un 100% (Figura 25, A). Finalmente es de destacar que a pesar de contar con un escaso número de contenidos para las especies *C. argenteus* y *R. vulpinus*, la inspección de los mismos registró un consumo exclusivo de peces (100% en ambos casos).

Por otra parte, el análisis cuantitativo de los contenidos estomacales indicó una elevada riqueza de ítems alimenticios consumidos por los peces estudiados (Figura 25, B), siendo la especie *O. humensis* quién presentó el mayor valor (11) y *M. obtusidens* quien presentó menor riqueza (1) en comparación al resto de las especies.

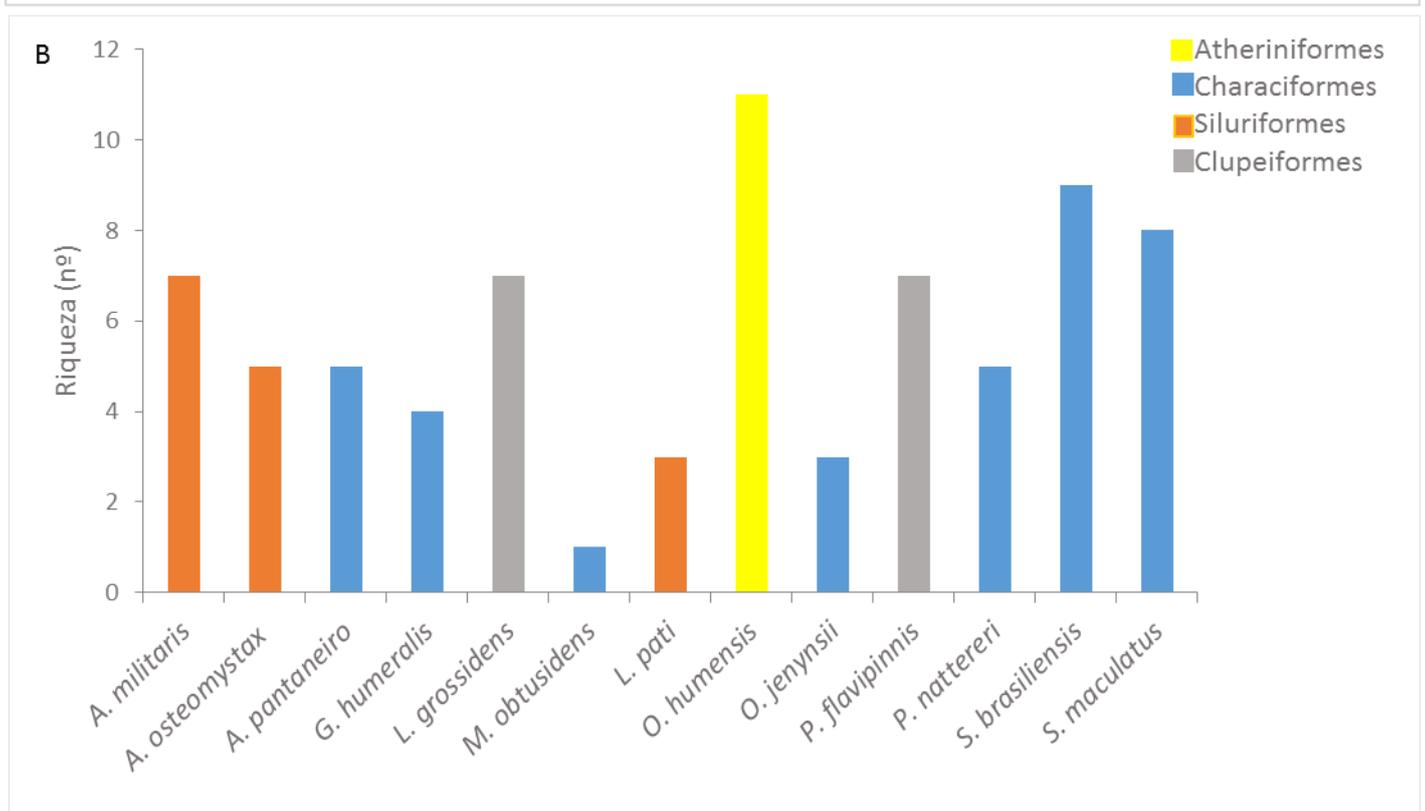
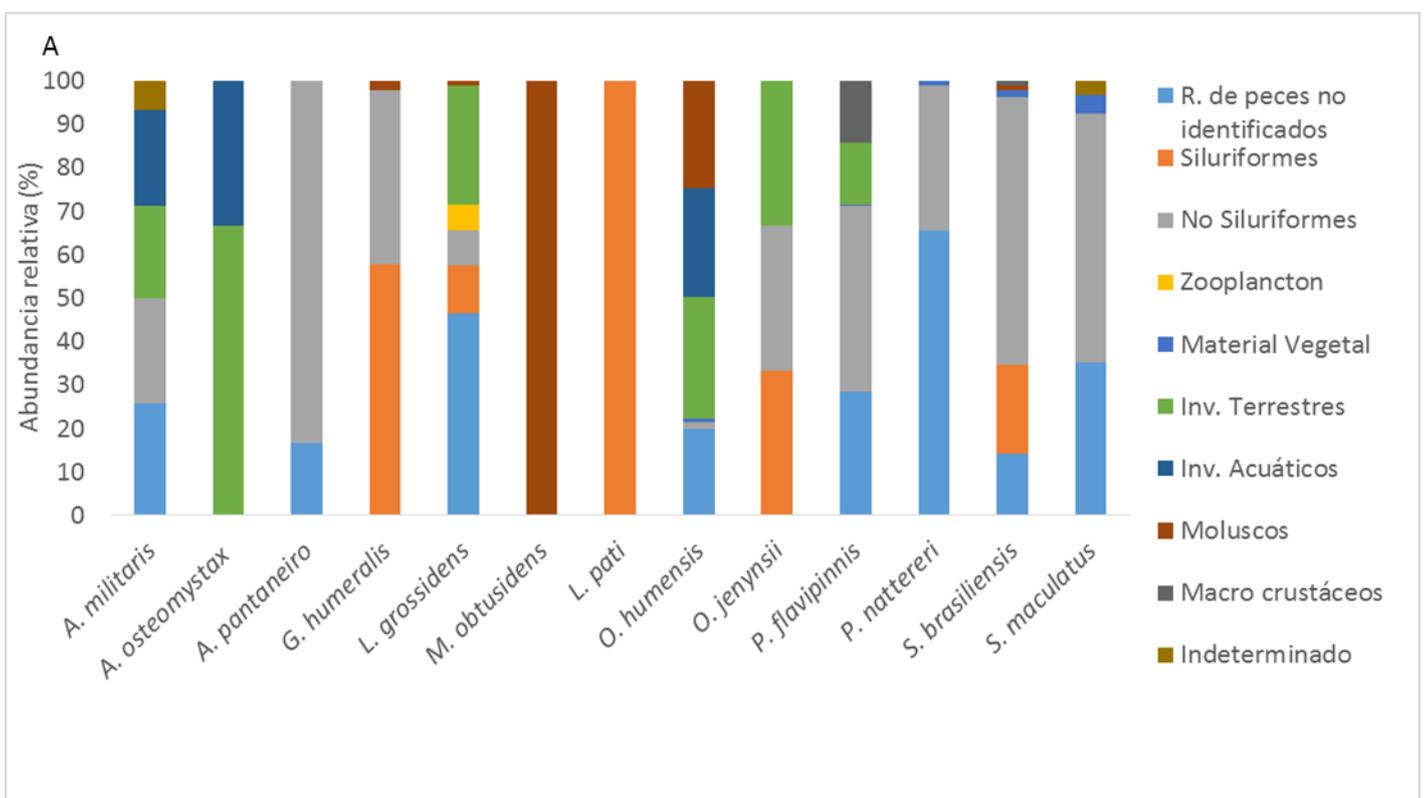


Figura 25. La figura A representa la abundancia relativa de los ítems consumidos por cada especie. En la figura B se muestra la riqueza de ítems por especie, los colores indican el orden al cual pertenece cada una de ellas

5.3.2. Disponibilidad de presas peces en sitios de estudio entre épocas de muestreo

En abril, *Iheringichthys labrosus* fue la especie más abundante en los tres sitios de estudio (Figura 26, A). En noviembre, la especie más abundante fue *Parapimelodus valenciennes* pero sólo en Yaguareté; por otra parte, la segunda especie más abundante nuevamente fue *Iheringichthys labrosus* presentando altos valores en los tres sitios de estudio (Figura 26, B).

Por otra parte, agrupando a las especies por el orden al que pertenecen se constató que en el mes de abril, los peces catalogados como potenciales presas y pertenecientes al orden de los Siluriformes (*Auchenipterus nuchalis*, *Homodiaetus sp.*, *Hoplosternun littorale*, *Iheringichthys labrosus*, *Otocinclus flexilis*, *Parapimelodus valenciennes*, *Pimelodella australis*, *Pimelodella gracilis*) fueron los más abundantes tanto para Nuevo Berlín (48%), como para Las Cañas (56%); sin embargo en Yaguareté predominaron los Characiformes (*Apareiodonaffinis*, *Astyanaxabramis*, *Astyanaxsp.*, *Bryconamericusiheringii*, *Bryconamericustramineus*, *Characidium tenue*, *Cyphocharaxplatanus*, *Cyphocharaxpilotus*, *Cyphocharaxvoga*, *Odontostilbe pequirá*, *Oligosarcus jenynsii*, *Oligosarcusoligolepis*, *Reoboides bonariensis*, *Steindachnerina brevipinna*), representando el 41% (Figura 27, A). En el mes de noviembre el patrón fue diferente entre los sitios estudiados (Figura 27, B). Los Siluriformes volvieron a ser más abundantes en Nuevo Berlín (59%) y en Yaguareté (72%), en tanto para la zona de Las Cañas los Characiformes fueron los predominantes (34%).

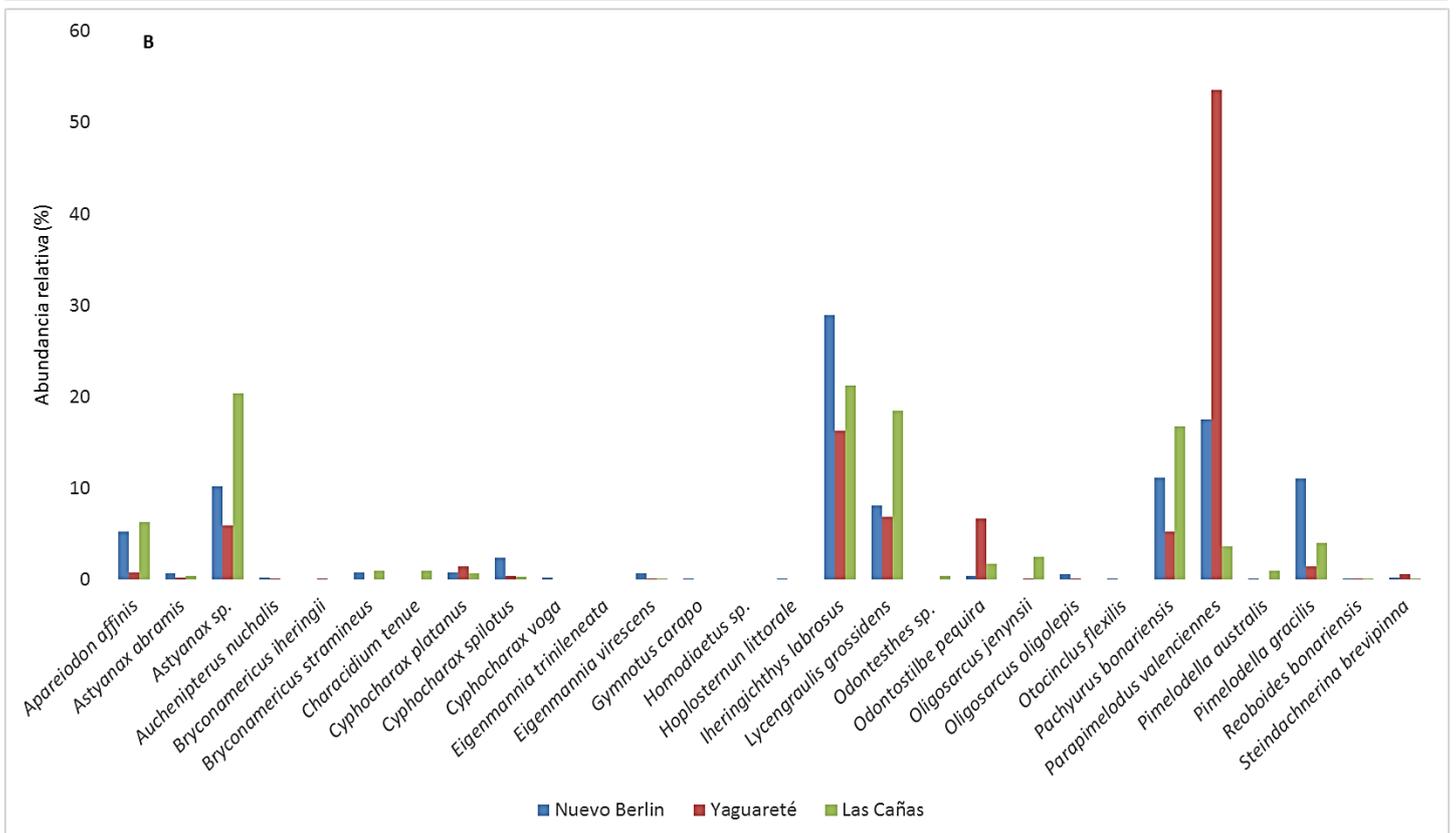
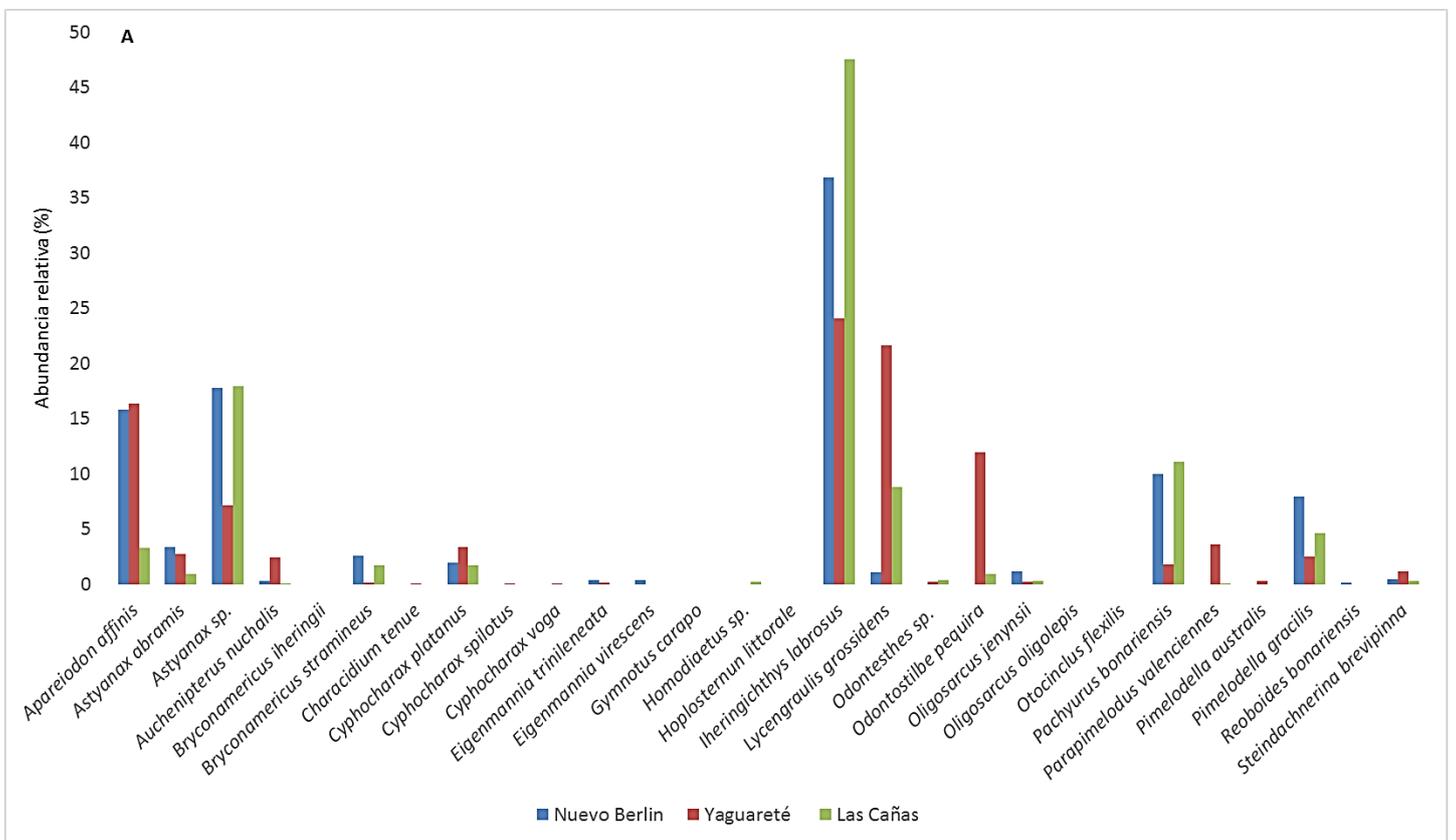


Figura 26. Abundancia relativa de las potenciales presas capturadas en los muestreos ordenadas por especie. A: Abundancia relativa para el mes de abril. B: Abundancia relativa para el mes de noviembre.

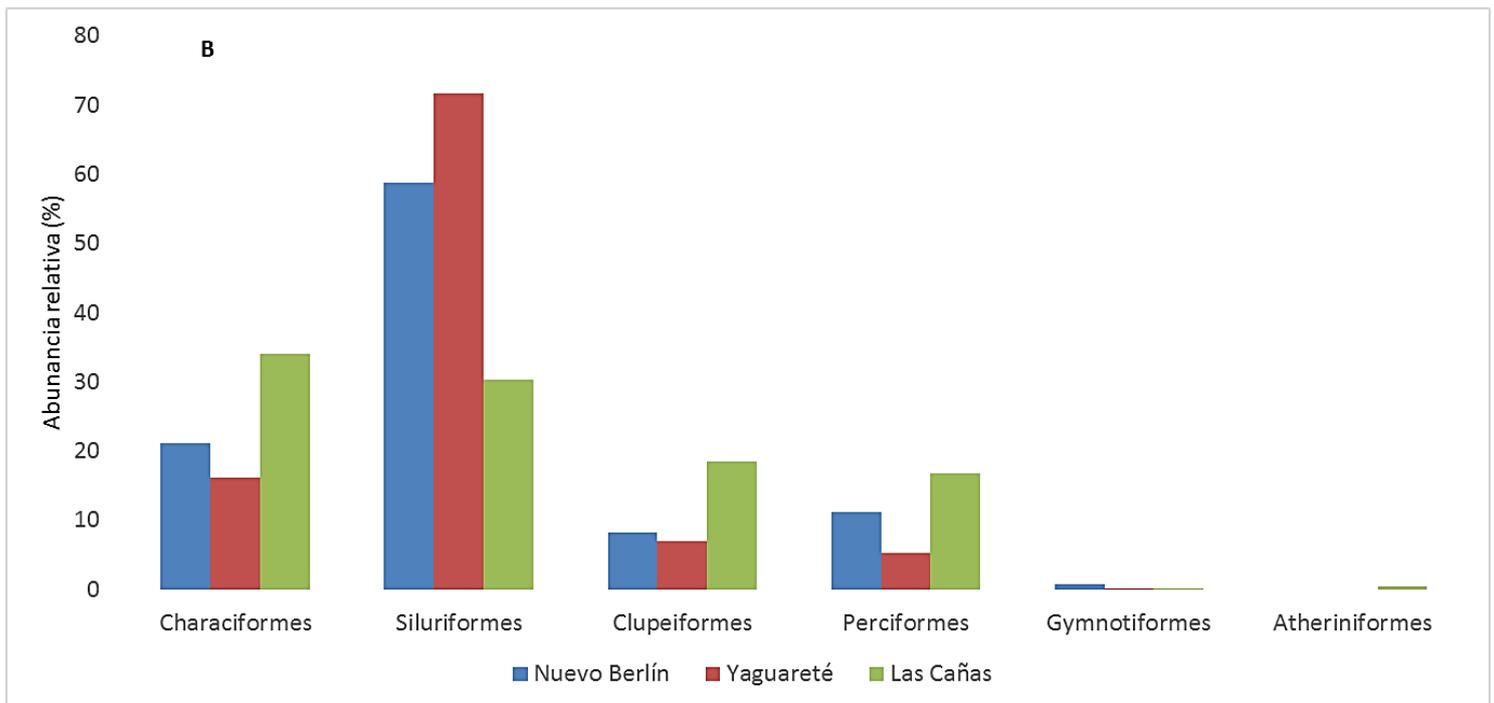
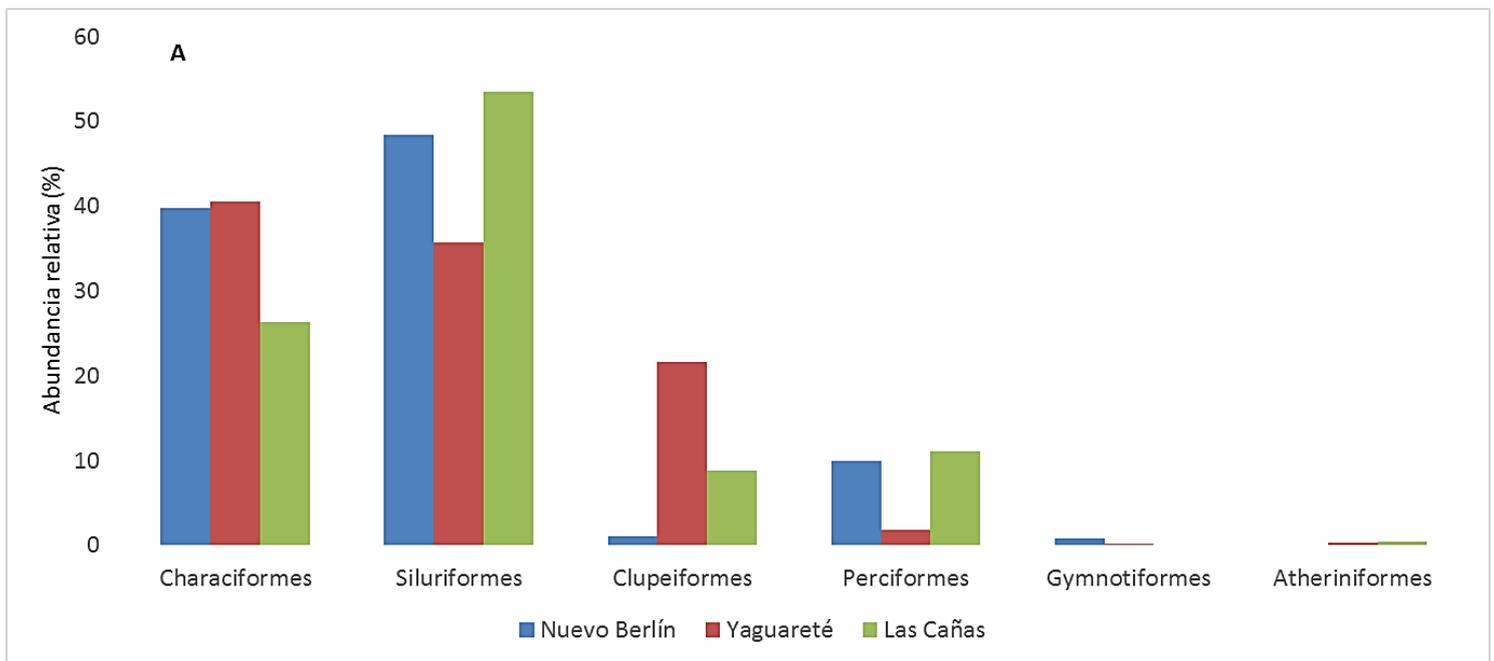


Figura 27. Abundancia relativa de las potenciales presas capturadas en los muestreos agrupadas en base al orden al que pertenecen. A: Abundancia relativa para el mes de abril. B: Abundancia relativa para el mes de noviembre.

5.3.3. Preferencia alimentaria

Para realizar estos análisis se tomó en cuenta únicamente a las presas peces encontradas en el ambiente que sí fueron consumidas por los ejemplares analizados. A raíz de ello, puede constatarse una alta preferencia de las especies estudiadas por peces Characiformes en la mayoría de los casos y en menor medida por Clupeiformes y Perciformes (Tabla 11). A su vez es importante destacar que se reportaron niveles elevados de “rechazo” hacia peces Siluriformes e incluso ausencia total de consumo de éstos peces durante los dos periodos de muestreo y en los tres sitios de estudio (Tabla 11).

A continuación se detallan las principales características de cada especie:

Atheriniformes

Odontesthes humensis no mostró una preferencia alimentaria específica, exhibiendo un elevado nivel de “rechazo” por Characiformes ($E=-0,91$) (Tabla 11). Cabe destacar también que su dieta se mostró variada, reportando otros ítems que no son peces (Figura 25, A).

Tabla 11. Valores del índice Ivlev (E) con desvíos estándar (DE) para cada especie respecto a los grupos de peces que consumieron. *M. obtusidens* y *A. osteomystax* no consumieron peces por lo cual no se muestran valores E.

Orden	Especie	Presa consumida	E ± DE
Atheriniformes	<i>O. humensis</i>	Characiformes	-0,91 ± 0,31
Clupeiformes	<i>L. grossidens</i>	Characiformes	-0,42 ± 0,07
		<i>P. flavipinnis</i>	Characiformes
Characiformes	<i>A. pantaneiro</i>	Characiformes	0,49 ± 0,10
		<i>G. humeralis</i>	Characiformes
	<i>M. obtusidens</i>	Siluriformes	0,29 ± 0,35
		*	*
	<i>O. jenynsii</i>	Characiformes	0,11 ± 0,24
		Siluriformes	0,02 ± 0,08
	<i>P. nattereri</i>	Characiformes	-0,12 ± 0,50
		Clupeiformes	0,69 ± 0,12
	<i>S. brasiliensis</i>	Characiformes	0,10 ± 0,02
		Siluriformes	-0,20 ± 0,69
Perciformes		0,80 ± 0,17	
<i>S. maculatus</i>	Characiformes	0,21 ± 0,55	
	Perciformes	0,80 ± 0,32	
Siluriformes	<i>A. militaris</i>	Clupeiformes	0,15 ± 0,26
		Perciformes	-0,02 ± 0,44
	<i>A. osteomystax</i>	*	*
	<i>L. pati</i>	Siluriformes	0,21 ± 0,03

Clupeiformes

Lycengraulis grossidens no mostró preferencia alimentaria, exhibiendo niveles elevados de “rechazo” por Characiformes ($E=-0,42$) (Tabla 11). *Pellona flavipinnis* por su parte registró una preferencia considerable por Characiformes ($E=0,49$) (Tabla 11).

Characiformes

Se constató que *A. pantaneiro* presentó un alto grado de preferencia por peces Characiformes ($E=0,49$) (Tabla 11). Por otra parte, *G. humeralis* presentó preferencia por

peces Siluriformes (E=0,29), mientras que para Characiformes no exhibió una preferencia evidente (E=0,06) (Tabla 11). *Oligosarcus jenynsii* mostró cierta selectividad positiva por peces Characiformes (E=0,11), por otra parte, a pesar de registrarse el consumo de Siluriformes, no exhibió una preferencia particular sobre ellos (E=0,02) (Tabla 11). *Pygocentrus nattereri* mostró una alta selectividad positiva por peces Clupeiformes (E=0,69), mostrando un nivel importante de rechazo por Characiformes (E=-0,12) (Tabla 11). Para *S. brasiliensis* se detectó una clara preferencia por peces Perciformes (E=0,80) y Characiformes (E=0,10), exhibiendo a su vez un “rechazo” por Siluriformes (E=-0,20) (Tabla 11). *Serrasalmus maculatus* también presentó una preferencia importante por peces Perciformes (E=0,80) y cierta selectividad positiva por peces Characiformes (E=0,21) (Tabla 11).

Siluriformes

Ageneiosus militaris exhibió selectividad positiva por Clupeiformes (E=0,15) y cierto “rechazo” por Perciformes (E=-0,02) (Tabla 11). Finalmente, *L. pati* presentó cierta preferencia por peces Siluriformes (E=0,21) (Tabla 11).

6. DISCUSIÓN

6.1. Rasgos del sistema digestivo

En este estudio se realizó un análisis detallado de los atributos digestivos de los peces analizados; a raíz de ello, se obtuvieron resultados importantes acerca de la forma y longitud del estómago e intestino, presencia y número de ciegos pilóricos así como también pesos de hígado, gónada y grasa visceral (para los casos en que estuvo presente).

Estómago

Se observó que en su gran mayoría, las especies analizadas presentaron estómagos en forma tubular en “v” más o menos alargado. Ésta característica morfológica es usualmente observada en peces con hábitos alimenticios carnívoros y particularmente asociados al consumo de peces (Sánchez *et al.*, 2003; Teixeira de Mello *et al.*, 2006). Por su parte *O. humensis*, presentó un tracto digestivo sin estómago, lo cual fue consistente con trabajos anteriores (véase Bemvenuti, 1990; Rodrigues & Bemvenuti, 2001); en este caso, el esófago desemboca directamente en el canal intestinal. La ausencia de estómago en algunas especies de peces aún no ha sido entendida por completo, sin embargo algunos autores relacionan ésta característica con una especialización del sistema digestivo en donde la falta de pepsina se vería compensada por una elevada actividad proteolítica alcalina en el intestino (Moyano *et al.*, 1996). En resumen, la morfología del estómago se vio relacionada con el orden al cual pertenecen las especies, registrándose un patrón característico para peces Clupeiformes y, en líneas generales también para Characiformes, dentro de los cuales, se encontraron similitudes en especies muy emparentadas tales como *S. maculatus* y *P. nattereri*. Sin embargo, se encontraron estómagos con morfología diferente dentro del mismo orden (e.g. *Raphiodon vulpinus*). Por último, se registró un patrón muy distinto para peces Siluriformes, quienes presentaron estómagos con una morfología diferente, entre las especies representantes; por ejemplo *A. militaris* registró un estómago más alargado en comparación a *L. pati* quien por su parte presentó un estómago poco alargado y marcadamente ensanchado. Es ampliamente aceptado, que la

morfología del estómago varía en función de los grupos taxonómicos y puede tener mayor similitud en especies muy cercanas desde el punto de vista filogenético (véase Sánchez *et al.*, 2003). Los resultados del presente estudio podrían apoyar a los obtenidos por Sánchez *et al.*, (2003), permitiendo destacar a la filogenia como posible factor al menos influyente en la morfología estomacal de los peces analizados. Sin embargo, son necesarios otros estudios que permitan dar cuenta de ésta posible influencia.

Ciegos

La existencia de ciegos pilóricos en el tracto digestivo mostró una relación importante entre especies del mismo orden. Todas las especies Characiformes registraron presencia de ciegos pilóricos. Para Clupeiformes también se registró presencia de ciegos en las especies analizadas. Por otra parte, los Siluriformes y Atheriniformes registraron ausencia de ciegos en todas las especies estudiadas. Estos registros podrían indicar nuevamente el efecto de las relaciones filogenéticas en la presencia y número de éstos apéndices en los peces analizados.

Intestino

Especies del orden Siluriformes, tales como *L. pati* y *A. militaris* mostraron valores de ILI elevados y por lo tanto una longitud de intestino superior a las demás especies. En este sentido, trabajos anteriores (e.g. Angelescu & Gneri, 1949; Portalpez, 2009) han reportado la existencia de un largo intestino en varias familias pertenecientes a dicho orden. Por tanto, se puede proponer nuevamente a las relaciones filogenéticas como posible factor influyente en la morfología de los órganos digestivos y más precisamente en la longitud del intestino (se discute más adelante, página 44).

Por otra parte, *M. obtusidens* (Characiformes) fue la segunda especie que registró el mayor índice ILI; esto coincide con estudios anteriores que afirman que las “bogas” presentan un largo intestino caracterizado por varios pliegues (Vaz-Ferreira, 1969). Asimismo, el resto de las especies Characiformes presentaron valores variables según la especie. Por último, las especies *L. grossidens* y *P. flavipinnis* (Clupeiformes) presentaron valores de ILI bajos en comparación al resto de las especies y similares entre sí; sin embargo, por el hecho de haber analizado únicamente dos especies representantes del orden se creen necesarios otros estudios para poder obtener conclusiones certeras al respecto.

6.2. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida

6.2.1. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida sin considerar el efecto de las relaciones filogenéticas

Estómago

La característica morfológica del estómago presentada por la mayoría de las especies (forma tubular en “v”), propia de peces carnívoros con tendencia a la piscivoría se ha reportado en trabajos anteriores (Sánchez *et al.*, 2003; Figura 1). Sin embargo, se encontraron formas estomacales muy variables incluso entre especies que presentaron índices de piscivoría similar.

Por otra parte, a través de la correlación efectuada entre el largo estomacal y el porcentaje de peces en la dieta, se reportó que existe una relación positiva entre las variables. En este sentido, la correlación sugiere que a medida que aumenta el porcentaje de peces en la dieta, la longitud del estómago también aumenta. Un estómago largo ha sido reportado en varios trabajos para especies carnívoras y especialmente para especies piscívoras (véase Nikolsky, 1963; Sánchez *et al.*, 2003; Kobelkowsky & Pantoja-Escobar, 2007), por lo cual los resultados de este estudio apoyan a los reportes descritos en la bibliografía mencionada.

Ciegos

En cuanto al número de ciegos pilóricos, la existencia de una relación entre la alimentación y la presencia o ausencia, el número y la forma de dichas estructuras, no está realmente demostrada (véase Medina Perozo *et al.*, 2009). Más aún, muchos trabajos registran distintos resultados que pueden generar confusión acerca de la verdadera vinculación de la dieta con este atributo digestivo. Investigaciones anteriores (Gatz, 1981; Barón 2006), establecen que la presencia de un número intermedio a alto de ciegos se relaciona con una dieta omnívora ya que son estructuras que permiten, a través de sus secreciones enzimáticas, la degradación del material proteico y vegetal que consumen y además, facilitan la absorción y almacenamiento de nutrientes incorporados en el consumo de invertebrados. Existen también otros estudios que afirman que estas estructuras anatómicas ayudan a los peces carnívoros a aumentar la superficie de absorción y asimilación de nutrientes, compensando de esta forma la corta longitud del intestino (Bakke *et al.*, 2010; Wilson & Castro, 2010; Buddington *et al.*, 1997). Por el contrario, otras investigaciones destacan que no se puede definir la relación entre la presencia de los ciegos pilóricos y la dieta de los peces, debido a que ellos están presentes indistintamente en peces herbívoros, carnívoros y omnívoros (e.g. Mohsin, 1961; Hossain & Dutta, 1998). En este sentido, en este estudio se registró que especies del orden Siluriformes y Atheriniformes mostraron una ausencia total de ciegos pilóricos independientemente de la dieta consumida. Por otra parte, la correlación efectuada entre el número medio de ciegos y la dieta para peces Characiformes y Clupeiformes (todas las especies presentaron ciegos en sus tractos), sugiere que no existe una relación aparente entre el número de ciegos y el porcentaje de peces en la dieta de cada especie, apoyando a la evidencia aportada por los investigadores Mohsin, 1961 y Hossain & Dutta, 1998. Finalmente se puede sugerir la existencia de una posible relación entre la filogenia y la presencia y número de éstos apéndices en el tracto digestivo de los peces. Es destacable a su vez, que la mayoría de los estudios previos mencionados no incluyen una gran variedad de órdenes o grupos taxonómicos, esto podría reforzar la importancia del presente estudio y la idea de que la inercia filogenética podría ser un factor determinante en la presencia y número de ciegos.

Intestino

El análisis de correlación entre el índice de longitud de intestino (ILI) y el índice de piscivoría no permitió establecer la relación esperada entre ellos tanto para la regresión utilizando el total de las especies como la regresión efectuada para Characiformes. En ningún caso se estableció una correlación significativa por lo cual no se reportó ningún tipo de relación entre la longitud del intestino y el componente dietario de los peces analizados.

6.2.2. Relación entre atributos digestivos y dieta consumida considerando el efecto de las relaciones filogenéticas

A través de las regresiones efectuadas utilizando el método de contrastes filogenéticamente independientes para todas las variables analizadas, puede aseverarse que existe una relación positiva entre el largo estomacal y el índice de piscivoría de los peces tal y como se mencionó anteriormente, sin embargo no se encontró un patrón de relacionamiento entre el número de ciegos y la dieta consumida ni tampoco entre la longitud del intestino y la dieta.

En síntesis, la evidencia aportada en este estudio apoya a los reportes descritos para la longitud del estómago en peces carnívoros (véase Nikolsky, 1963; Sánchez *et al.*, 2003; Kobelkowsky & Pantoja-Escobar, 2007), sin embargo, en líneas generales, no apoya a los trabajos consultados sobre la longitud del intestino (véase Nikolsky, 1963; Lagler *et al.*, 1977; Liem, 1980; Camargo, 1992; Kramer & Bryant, 1995; Moyle & Cech, 2000; Sánchez *et al.*, 2003; Zárate-Hernández *et al.*, 2007) y tampoco a la hipótesis de trabajo inicial, ya que se esperaba una correlación negativa entre la longitud de dicho órgano y el consumo de peces. En este sentido, también es importante destacar que el hecho de que los animales hayan sido colectados con redes que fueron caladas durante toda la noche puede haber influido en los resultados finales ya que el intestino es un órgano muy lábil y puede haber tenido modificaciones importantes durante el tiempo de calada.

6.3. Dieta

6.3.1. Caracterización de la dieta

La alta frecuencia de estómagos vacíos (35%) en los ejemplares analizados es coherente con resultados obtenidos por otros autores (Bennemann *et al.*, 2000; Rocha *et al.*, 2001). La incidencia de estómagos vacíos es una característica de las especies carnívoras, dificultando especialmente el estudio de la dieta de los peces piscívoros (Gerking, 1994). El hecho de que las presas ingeridas sean relativamente grandes, con un alto valor nutritivo y de fácil digestión, aumenta el tiempo de saciedad, lo que conduce al individuo a alimentarse con menos frecuencia (Hahn *et al.*, 1999; Pacheco *et al.*, 2009). A su vez, otros autores han documentado que una elevada proporción de estómagos vacíos puede ser atribuida a dos factores: 1) producto de la expulsión violenta del alimento, causada por la contracción de los músculos esofágicos como reacción del animal a la violencia de la captura (Rojas, 1997); o 2) debido al método de captura utilizado, y al periodo prolongado de tiempo en el que las redes se encuentran caladas ya que el proceso de digestión continúa degradando totalmente el alimento ingerido (Hussain y Abdullah, 1979). Dicho comportamiento se acentúa principalmente durante los meses de verano en el cual el proceso de digestión es más acelerado (Claro, 1983). Esto se correspondería con los resultados de éste estudio, que indican que en el mes de noviembre se encontró un 35,5% de estómagos vacíos y un 31,5% en el mes de abril. A pesar de ello, el número total de ejemplares con contenido permitió realizar una inspección detallada de la dieta de las 15 especies seleccionadas para el estudio.

A partir de la inspección del contenido estomacal de cada ejemplar se encontró una gran variedad de ítems alimenticios, destacándose como era esperable una elevada presencia del ítem peces: 13 de las 15 especies analizadas consumieron peces en mayor o menor proporción, lo que se corresponde con la caracterización inicial de los peces analizados

como “potenciales piscívoros”. El ítem más consumido fue Peces No Siluriformes (37%), seguido de Siluriformes (15%), y por último Restos de peces no identificados (14%). Este último ítem, contribuye al porcentaje de peces en la dieta de las especies analizadas, sin embargo el estado en el que se encontraron los restos no permitieron identificar a qué orden pertenecen (es decir, que los mismos podrían contribuir tanto a la categoría Siluriformes como a No Siluriformes).

Las especies *C. argenteus* (n=1) y *R. vulpinus* (n=2) no fueron incluidas en estudios de dieta, sin embargo se destaca el elevado consumo de peces en los pocos individuos analizados. Esto permite contribuir con la bibliografía consultada previamente (e.g. Pacheco *et al.*, 2009; Teixeira de Mello *et al.*, 2011) donde se destaca a ambas especies como principalmente piscívoras.

La especie *L. pati* (n=3), presentó el mayor registro de consumo de peces; esto es coherente con la literatura, destacándose a ésta especie como carnívora, pudiendo consumir peces, crustáceos y moluscos (véase Baschetto *et al.*, 2006; Paolucci *et al.*, 2012). Sin embargo, en el presente estudio *L. pati* no registró el consumo de moluscos ni crustáceos, reportándose con una tendencia 100% piscívora lo que podría evidenciar cierta preferencia por el consumo de peces frente a otros ítems disponibles.

Los resultados obtenidos para *A. pantaneiro* (n=8) fueron consistentes con estudios anteriores, en donde también se registra un alto consumo de peces para ésta especie, e incluso se detalla el consumo de peces del mismo orden (Characiformes) (Krinski, 2010). Para *P. nattereri* (n=4) los datos nuevamente fueron consistentes con la literatura consultada (Anexo 1), siendo importante destacar el alto porcentaje del ítem Restos de peces no identificados en los estómagos analizados; este mismo patrón se registró también para *S. maculatus* (n=5). Varios autores evidencian estos resultados, alegando que éstas especies pertenecen al grupo de las conocidas “pirañas”, las cuales se alimentan principalmente de piezas de aletas, escamas y otras partes del cuerpo de sus presas, siendo las únicas capaces de desgarrarlas con sus afilados dientes (Britski *et al.*, 1984; Villares Junior *et al.*, 2008). Por otra parte, el consumo del ítem Material Vegetal podría ser un hecho incidental, ya que no hay registros de que la especie consuma dicho ítem de forma voluntaria. *Galeocharax humeralis* (n=11) también registró datos consistentes con la literatura, en donde se evidencia que es una especie básicamente piscívora (Almirón *et al.*, 2008), pudiendo consumir pequeños moluscos y crustáceos. Para *S. brasiliensis* (n=7) se constató el mismo patrón (índice de piscivoría elevado); además, también se concluye que el consumo del ítem Material Vegetal, pudo darse por causas incidentales al momento de capturar presas. Por otra parte, la existencia de otros ítems (Moluscos y Macro crustáceos) en el contenido estomacal de ésta especie también ha sido reportada en trabajos anteriores (Llamazares Vegh, 2015; Ferriz, *et al.*, 2016).

Pellona flavipinnis (n=7) es una especie de hábitos carnívoros, alimentándose principalmente de peces e insectos acuáticos (Moreira-Hara *et al.*, 2009); esta evidencia se corresponde con los resultados obtenidos en el presente trabajo, en donde se registró un 71,3% de peces en la dieta, aunque no se registraron insectos acuáticos. Además, para esta especie se registraron los ítems Invertebrados Terrestres (Coléoptera y restos de alas de insectos) y Macro crustáceos, cuya presencia también ha sido reportada en otros trabajos (Barros de Sousa *et al.*, 2008).

La especie *O. jenynsii* (n=3) presentó un índice de piscivoría menor al resto de las especies mencionadas, además se registró una presencia importante del ítem Invertebrados Terrestres representado por restos de insectos tales como patas o alas. Estos resultados se corresponden con datos obtenidos de estudios anteriores (Hartz *et al.*, 1996; Barros, 2004), en donde se establece una tendencia a la piscivoría sin descartar la presencia de ítems catalogados como insectos terrestres. *Lycengraulis grossidens* (n=11) mostró una dieta muy variada, registrando un índice de piscivoría inferior a las especies mencionadas arriba. Según la literatura, es una especie netamente carnívora, preferentemente piscívora que se alimenta de mojarras, estados juveniles de otros peces, camarones, copépodos y larvas de insectos (Ringuelet *et al.*, 1967), lo cual es consistente con los resultados obtenidos en este estudio. Por otra parte, el registro de *Limnoperna fortunei* en el estómago de ésta especie puede ser debido a la ingesta de peces presas que sean consumidores de éste mejillón, ya que no existen registros de que ésta especie sea consumidora activa de dichas presas (véase Paolucci *et al.*, 2012).

Por su parte, *O. humensis* (n=5) también presentó un índice de piscivoría considerablemente bajo, registrando a su vez una variedad importante de ítems alimenticios. Éstos resultados nuevamente coinciden con trabajos anteriores (Rodrigues & Bemvenuti, 2001), en donde se registra que la dieta de ésta especie se compone predominantemente de moluscos y artrópodos pudiendo consumir peces ocasionalmente. Las especies *A. osteomystax* (n=6) y *M. obtusidens* (n=3) no consumieron peces. Según la literatura (Anexo 1), *A. osteomystax* se considera una especie insectívora, lo cual fue consistente con los resultados obtenidos en este trabajo. *Megaleporinus obtusidens* es una especie omnívora, que puede llegar a consumir pequeños peces, aunque existe evidencia que corrobora su preferencia alimentaria por el bivalvo invasor *L. fortunei* (mejillón dorado), al menos en lugares donde éste se encuentra en abundancia (Penchaszadeh *et al.*, 2000; Darrigran & Damborenea, 2011) justamente lo que sucede en la zona de estudio (Brugnoli *et al.*, 2005). La evidencia se corresponde con los resultados obtenidos, en donde se muestra un consumo del 100% de *L. fortunei* por ésta especie.

Por otra parte, y a pesar de que en este estudio se podría catalogar a la mayoría de las especies como piscívoras, la elevada riqueza de ítems reportada, refleja a su vez una gran variedad en la dieta, y por ende, la existencia de distintas estrategias tróficas entre los peces analizados (e.g. Machín, 2012).

6.3.2. Disponibilidad de peces presas en sitios de estudio entre épocas de muestreo
Tanto para el mes de abril como noviembre se constata que las especies más abundantes corresponden al orden Siluriformes. Éstos resultados son consistentes con estudios anteriores referidos al área estudiada (véase Saizar *et al.*, 2010; CARU, 2012, González-Bergonzoni *et al.*, 2015), en donde se corroboran las altas abundancias de la especie *I. labrosus* en dichas épocas y en los tres sitios de estudio. Por otra parte, *P. valenciennes* (especie más abundante en el mes de noviembre) tuvo fluctuaciones entre sitios, siendo más abundante en Yaguareté, seguida nuevamente por *I. labrosus*. Éstos resultados vuelven a corroborarse con la bibliografía consultada, en donde se establece que *P. valenciennes* presenta una elevada variabilidad en sus abundancias, tal y como fue visto en éste estudio; dichos cambios entre muestreos pueden estar indicando migraciones locales o de mayor extensión para esta especie, probablemente con fines reproductivos (Candia *et*

al., 1973; Teixeira de Mello *et al.*, 2011; Tana, 2014; González-Bergonzoni *et al.*, 2015). Por otra parte, *I. labrosus* es conocida como una especie no migratoria (Santos *et al.*, 2004); lo que podría explicar las altas abundancias entre épocas de muestreo y sitios de estudio debido a su carácter sedentario o residente (véase González-Bergonzoni *et al.*, 2015). Por otra parte, los Characiformes fueron particularmente más abundantes en la zona de Yaguareté para el mes de abril y en Las Cañas para el mes de noviembre, seguidos muy de cerca nuevamente por los Siluriformes. Según estudios anteriores (e.g. Galvis *et al.*, 2006) el orden Siluriformes presenta un menor número de especies en comparación con Characiformes; sin embargo, presenta mayor variedad de adaptaciones morfológicas y anatómicas que los anteriores. Por otra parte, también presenta una dieta tan variada como sus adaptaciones, pudiendo ser carroñeros, piscívoros, filtradores, etc. En el Río Uruguay los Siluriformes constituyen el segundo orden más predominante, abarcando hábitos alimenticios muy diversos y un rango de tamaños sumamente amplio (mayor que el de Characiformes, véase Sverlij *et al.*, 1998), lo que concuerda con lo encontrado en la zona de estudio.

6.3.3. Preferencia alimentaria

A raíz de las variaciones en la oferta alimenticia (ya sea por estacionalidad, cambios en el clima, ciclos biológicos o relaciones interespecíficas, como la competencia por los posibles ítems alimenticios), pueden encontrarse especies de peces que presentan una preferencia muy marcada hacia un recurso en particular, y especies que consuman de forma indistinta los recursos que se encuentran en el ambiente según las condiciones lo requieran (Gerking, 1994). Estos grados de preferencia pueden encontrarse incluso dentro de un mismo grupo trófico (e.g. peces piscívoros), dependiendo de la oferta alimenticia disponible (véase Sánchez *et al.*, 2003; Mendoza, 2006).

Se destacó una preferencia alimentaria muy marcada por peces Perciformes y Clupeiformes en algunas especies, lo cual es interesante, ya que la abundancia de estos órdenes fue relativamente baja en las tres zonas de estudio (Figura 27). Se registró a su vez la preferencia por presas del orden Characiformes, que también ha sido reportada en otras investigaciones (Del Barco, 1990; Llamazares Vegh *et al.*, 2012; Meurer & Zaniboni-Filho, 2012), lo que podría estar vinculado a sus abundancias relativamente elevadas en la zona de estudio (Figura 27) y al hecho de no presentar estructuras anatómicas anti-predatorias. Por otra parte, en la mayoría de las especies se registraron niveles elevados de “rechazo” por peces Siluriformes (Tabla 11), a pesar de ser el orden más abundante en los sitios de estudio (Figura 27). Esto permite concluir nuevamente que los peces podrían estar seleccionando sus presas y evitando aquellas que puedan ser difíciles de cazar e ingerir. Ésta selección fue más marcada en el mes de noviembre, lo que podría deberse al hecho de que en esta época del año hay mayor disponibilidad de recursos y por tanto, los predadores podrían ser más selectivos.

Finalmente, *L. pati* y *G. humeralis*, exhibieron preferencia por peces Siluriformes registrando el patrón contrario al resto de las especies. Para *L. pati* el consumo de peces de su mismo orden podría explicarse por sus características propias de un depredador activo (véase Kirchheim & Goulart, 2010), aunque no se encontraron registros que determinen cierta preferencia por Siluriformes. Por el contrario, la bibliografía consultada para esta especie registra el consumo de “mojarra”, “sábalos” y “bagrecitos” en estadios

juveniles y, en estado adulto, prefiere peces de mayor tamaño, también caracoles, insectos y restos de animales, que integran su dieta natural (Llamazares Vegh, 2015). Estos registros, indican que el consumo exclusivo de peces Siluriformes podría deberse únicamente a las altas abundancias encontradas en las zonas de estudio (Figura 19) y no así por una preferencia específica de la especie.

Para *G. humeralis* no se encontró bibliografía relacionada con sus adaptaciones y su vinculación con la dieta consumida, aunque en trabajos anteriores (e.g. Almirón *et al.*, 2008) se ha registrado que ésta es una especie netamente piscívora que se alimenta generalmente de pequeños peces de la familia Characidae. Se puede concluir que el consumo de peces Siluriformes durante el periodo de estudio podría explicarse nuevamente por sus altas abundancias, aunque se considera que deben realizarse otras investigaciones que puedan abordar análisis más detallados y revelar las verdaderas razones por las cuales éstas especies consumieron casi de forma exclusiva peces de dicho orden.

Para finalizar, cabe destacar que, el mayor consumo de peces No Siluriformes en comparación a los Siluriformes y por ende una preferencia por los primeros en la mayoría de las especies estudiadas (ver Tabla 11), es coherente, ya que según la bibliografía consultada éstos últimos presentan una variedad de adaptaciones morfológicas que le confieren una gran capacidad de defensa ante predadores (Kirchheim & Goulart, 2010). Los Siluriformes constituyen uno de los grupos más abundantes de peces de agua dulce y poseen características ecomorfológicas que definen sus potenciales estilos e historias de vida (Bruton, 1996). Según Edmunds (1974), los mecanismos anti predatorios se pueden agrupar en dos categorías básicas: defensa primaria y defensa secundaria. Los mecanismos morfológicos de defensa primaria como el camuflaje, el mimetismo y la ocultación reducen la posibilidad de detección de la presa e imposibilitan el ataque. Por otro lado, los mecanismos de defensa secundario, corresponden a las espinas, que actúan durante el enfrentamiento con el predador, en la fuga o represalia (Sabino, 1999), situación bastante evidenciada en Siluriformes, por la presencia de espinas punzantes en diversas familias. Además, existen otras características defensivas como toxinas (Birkhead, 1972) y descargas eléctricas (Bruton, 1996; Lowe-McConnell, 1999). Es posible que ante estas estrategias anti-predatorias los peces analizados eviten el consumo de Siluriformes por posibles daños causados por sus características anatómicas o por ser dificultoso el encuentro con la presa y su posterior consumo.

7. CONCLUSIONES Y PERSPECTIVAS

Es importante destacar que en este trabajo se encontró una relación positiva entre la longitud estomacal y el componente dietario. Dicha relación había sido reportada en trabajos anteriores (Nikolsky, 1963; Sánchez *et al.*, 2003; Kobelkowsky & Pantoja-Escobar, 2007), por lo cual los resultados de este estudio apoyan a la bibliografía consultada. Por otra parte, no se encontró una relación aparente entre el número de ciegos y el componente dietario, en este sentido varios autores (Mohsin, 1961; Hossain & Dutta, 1998) concluyen de igual manera respecto a este atributo, permitiendo sugerir a la inercia filogenética como posible factor determinante de la presencia y número de estos apéndices. Por último, en este trabajo no se encontró la relación esperada entre el componente dietario y la longitud del intestino de los peces según la bibliografía

consultada (véase Nikolsky, 1963; Lagler *et al.*, 1977; Liem, 1980; Camargo, 1992; Kramer & Bryant, 1995; Moyle & Cech, 2000; Sánchez *et al.*, 2003; Zárate-Hernández *et al.*, 2007), haciendo referencia a que éste atributo digestivo parecería estar influenciado por la filogenia y ser independiente de la dieta consumida. No obstante se creen necesarios otros análisis que estimen el efecto de las relaciones filogenéticas sobre los atributos digestivos de los peces para obtener conclusiones más robustas al respecto.

Para finalizar, se proponen las siguientes perspectivas a modo de continuar en esta línea de estudio y mejorar la calidad de futuros trabajos:

(1) Realizar análisis similares que incorporen más especies catalogadas como piscívoras permitirá obtener conclusiones más robustas sobre los atributos digestivos y la dieta de este grupo de organismos.

(2) El análisis de un mayor número de individuos por especie, permitirá realizar una mejor caracterización de la dieta de cada una de ellas y logrará vincular el tipo de dieta con la morfología de los órganos digestivos.

(3) Estimar la señal filogenética para las variables analizadas (largo estomacal, número de ciegos y largo intestinal) logrará obtener conclusiones robustas sobre la influencia de las relaciones filogenéticas en los atributos digestivos de los peces.

8. ANEXOS

Anexo 1.

Descripción de las especies en cuanto a sus hábitos alimenticios

ATHERINIFORMES

Odontesthes humensis

Una de las características morfológicas que lo diferencian de otras especies son la cantidad y forma de las estructuras bucales que utiliza para romper las cáscaras de los moluscos e invertebrados del fondo de los cuales se alimenta. (Bemvenuti 2006; Brian & Dyer 2006).

CLUPEIFORMES

Lycengraulis grossidens

Su alimentación está compuesta principalmente por pequeños peces, crustáceos e insectos. (Fishbase, 2009).

Pellona flavipinnis

Es una especie carnívora que se alimenta principalmente de peces y en menor proporción de insectos acuáticos; tiene mayor actividad en horas crepusculares (Val & de Almeida-Val, 1995).

CHARACIFORMES

Acestrorhynchus pantaneiro

Es una especie que se alimenta principalmente de otros peces (Zaniboni Filho *et al.*, 2004).

Cynopotamus argenteus

Se alimenta principalmente de pequeños peces e invertebrados acuáticos (Teixeira de Mello *et al.*, 2011).

Galeocharax humeralis

Es una especie que se alimenta principalmente de pequeños peces y crustáceos (Sverlij *et al.*, 1998).

Megaleporinus obtusidens

Es una especie omnívora, que consume semillas, bivalvos y otros invertebrados así como pequeños peces. Además se alimenta del bivalvo invasor *Limnoperna fortunei* (mejillón dorado) (García & Protogino, 2005).

Oligosarcus jenynsii

Se alimenta principalmente de pequeños peces e invertebrados acuáticos (Hartz *et al.*, 1996), siendo un activo cazador durante el día.

Pygocentrus nattereri

Se alimenta en cardúmenes, principalmente de carroña (restos de animales muertos), aletas y músculos de otros peces (Teixeira de Mello *et al.*, 2011).

Raphiodon vulpinus

Se alimenta principalmente de otros peces (Blanco-Parra & Bejarano-Rodríguez, 2006).

Salminus brasiliensis

Es una especie sumamente depredadora y desde temprana edad se alimenta de peces (Esteves & Pinto Lobo, 2001).

Serrasalmus maculatus

Los juveniles permanecen refugiados en zonas de densa vegetación y se alimentan principalmente de juveniles de otros peces, crustáceos e insectos acuáticos. Los adultos se alimentan de partes de aletas, pedazos de músculo de otros peces, así como de carroña. (Sazima & Machado, 1990).

SILURIFORMES

Ageneiosus militaris

Vive en ríos, alimentándose de microcrustáceos y peces (Teixeira de Mello *et al.*, 2011).

Auchenipterus osteomystax

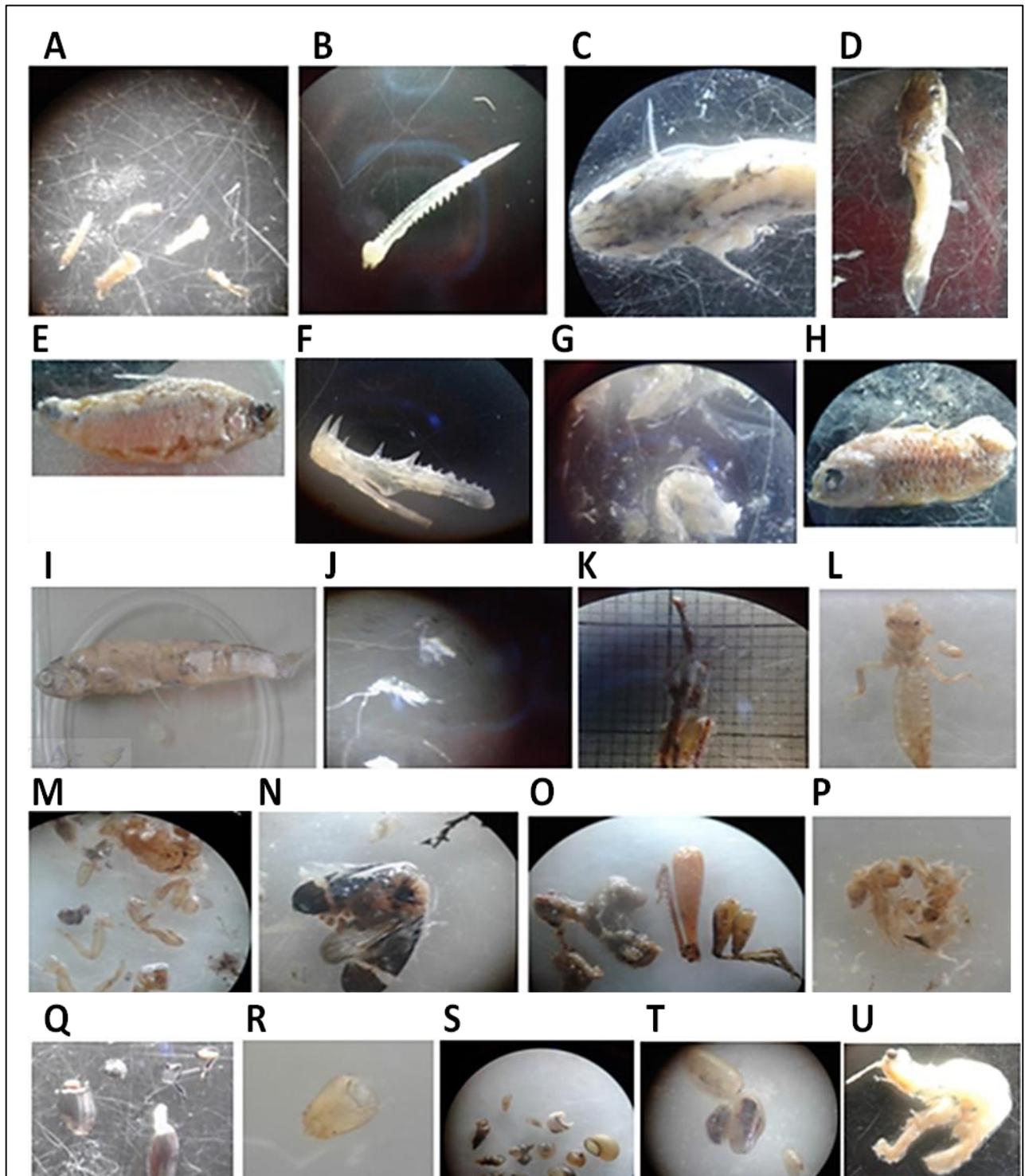
En general es una especie insectívora, se alimenta además de frutas, pequeños crustáceos acuáticos y algas (Wais & Castello, 1982).

Luciopimelodus pati

Su alimentación es carnívora, alimentándose principalmente de peces, crustáceos y moluscos (Baschetto *et al.*, 2006).

Anexo 2.

Algunos de los ítems encontrados en el contenido estomacal identificados hasta el mínimo nivel taxonómico posible



A. Huesos, B. Chuza, C. *Pimelodussp.*, D. *Pimelodella sp.*, E. Characiforme, F. Mandíbula *Oligosarcus*, G. Mandíbula *Astyanax*, H. Cíclido, I. *L. grossidens*, J. Zooplancton, K. Material Vegetal, L. Anisoptera, M. Insectos, N. Hemíptera, O. Orthóptera, P. Hymenóptera, Q. Coléoptera, R. Chironomidae, S. Gasterópoda, T. Limnoperna, U. Curstáceo.

9. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Achkar, M., Domínguez, A. & Pesce, F. (2013). *Cuencas Hidrográficas del Uruguay. Situación y perspectivas ambientales y territoriales*. Programa Uruguay Sustentable. *Redes Amigos de la Tierra*. 165 pp.
- Adite, A. & K. O. Winemiller. (1997). Trophic ecology and ecomorphology of fish assemblages in coastal lakes of Benin, West Africa. *Ecoscience*. 4, 6-23 pp.
- Aguilar-Kirigin, A. & D.E. Naya. (2013). Latitudinal patterns in phenotypic plasticity: the case of seasonal flexibility in lizards' fat body size. *Oecologia* 173, 745-752.
- Al-Hussaini, A.H. (1947). The feeding habits and the morphology of the alimentary tract of some teleosts living in the neighbourhood of the Marine Biological Station, Ghardaqa, Red Sea. Publications of the Marine Biological Station. *Ghardaqa (Red Sea)*. 5, 1-61 pp.
- Almirón, A., Casciotta, J., Ciotek, L. & Giorgis, P. (2008). Guía de los peces del Parque Nacional Pre-Delta. Editorial APN, Buenos Aires, Argentina. 216pp.
- Álvarez, R., Gutiérrez, F. & Rodríguez, A. (2002). La introducción y trasplante de peces dulceacuícolas en Colombia: impactos ecológicos, económicos y legales. Santa Fe de Bogotá, Colombia. 285 pp.
- Amundsen, P. A., Gabler, H. M., & Staldvik, F. J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data-modification of the Costello (1990) method, *Journal of Fish Biology*. 48, 607-614 pp.
- Angelescu, V. & F.Gneri. (1949). Adaptaciones del aparato digestivo al régimen alimenticio en algunos peces del río Uruguay y del Río de la Plata. I. Tipo omnívoro e iliófago en representantes de las familias Loricariidae y Anostomidae. *Revista del Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales, Ciencias Zoológicas*. 161-272 pp.
- Atienza, J. C. (1994). La Utilización De Índices En El Estudio De La Selección De Recursos. *Ardeola Revista Ibérica De Ornitología*, 41 (2), 173-175 pp.
- Bakke, A. M., Glover, C. & Krogdahl, A. (2010). Feeding, digestion and absorption of nutrients. En: Grosell, M.; Farrell, A. P. & Brauner, C. J. (Eds.). *Fish Physiology*. 30, 57-110 pp.
- Barón, B. C. (2006). *Relaciones ecomorfológicas y de dieta en siete especies de peces (Characidae) en afluentes de la quebrada Yahuaraca (Amazonia Colombiana) capturados en un período de época seca* Pontificia Universidad Javeriana - Puj - Sede Bogotá. Tesis doctoral.
- Barros, S. (2004). Alimentación de *Oligosarcus jenynsii* (Characiformes: Characidae) en dos embalses sobre el río Juramento, Salta, Subtrópico de Argentina. *AquaTIC*. 20, 44-50 pp.
- Barros de Sousa, F., Moraes Rebelo, S. R., Rabelo dos Santos Neto, C. & Pinto Carneiro, D. (2008). Composição da dieta de sete espécies de peixes na época de alagação em lagos de várzea, am, br. 61ª Reunião Anual da SBPC.

- Baschetto, F., David, M. F., Folis, G., Graziola, A., Laborda, E., Lamas, C., Luna, H., Nigro, C., Oliveros, O. B., Sassaroli, J. C., Tracchia, A., Villafañe & N., Zarco, A. (2006). *Enciclopedia Geográfica de la Provincia de Santa Fe*, Tomo 6: FAUNA. Fundación de la Universidad Nacional de Rosario. 6, 86 pp.
- Baumgartner, G., Pavanelli, C. S., Baumgartner, D., Bifi, A. G., Debona, T. & Frana, V. A. (2012). Peixes do baixo rio Iguazu [online]. Maringá: Eduem. *SciELO Books*. 101-146 pp.
- Bemvenuti, M. A. (1990). Hábitos alimentares de peixes-rei (Atherinidae) naregiãoestuarina da Lagoa dos Patos, Brasil. *Atlântica*, Rio Grande. 12(1), 79-102 pp.
- Bemvenuti, M. A. (2006). Symposium: Biology and culture of silversides (pejerreyes): Silversides in South Brazil: Morphological and ecological aspects. *Biocell*. 30(1), 111-118 pp.
- Bennemann, S. T., Shibatta, O. A. & Garavello, J. C. (2000). Peixes da bacia do rio Tibagi: uma abordagem ecológica. Eduel, Londrina.
- Birdsey, G. M., Lewin, J., Holbrook, J. D., Simpson, V. R., Cunningham, A. A. & Danpure, C. J. (2005). A comparative analysis of the evolutionary relationship between diet and enzyme targeting in bats, marsupials and other mammals. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 272, 833-840 pp.
- Birkhead, W. (1972). Toxicity of stings of Ariid and Ictalurid Catfishes. *Copeia*. (4), 790-807 pp.
- Blanco-Parra, M. P., & Bejarano-Rodríguez, I. (2006). Alimentación y reproducción de las principales especies ícticas del río Mesay durante el período de "aguas altas". *Biología Tropical*. 54 (3), 853-859 pp.
- Blomberg, S., Garland T., Ives, A. (2003). Testing for phylogenetic signal in comparative data: behavioral traits are more labile. *Evolution*. 57, 717-745 pp.
- Böhlke, J. E., Weitzman, S. H. & Menezes, N. A. (1978). Estado atual da sistemática dos peixes de água doce da América do Sul. *Acta Amazonica* 8(4), 657-677.
- Bonetto, A., Pignalberi, C. & Cordiviola, E. (1965). Notas preliminares para un estudio biológico y pesquero del "surubí" (*Pseudoplatystomacoruscans* y *P. fasciatum*) en el Paraná medio (Pisces, Pimelodidae). An. II Congr. Lat. Amer. Zool., São Paulo, 2, 125-129 pp.
- Bozinovic, F. (1993). Fisiología ecológica de la alimentación y digestión en vertebrados: modelos y teorías. *Revista Chilena de Historia Natural*, 66, 375-382 pp.
- Brian, S. & Dyer, H. (2006). Symposium: Biology and culture of silversides (pejerreyes): Systematic revision of the South American silversides (Teleostei, Atheriniformes). *Biocell*. 30(1), 69-88 pp.
- Britski, H. A., Sato, Y. & Rosa, A. B. S. (1984). Manual de identificação de peixes da região de Três Marias, (com chave de identificação para os peixes da Bacia do São Francisco). 3.

ed. Brasília: Câmara dos Deputados; Coordenação de Publicações – Codevasp; Divisão de Piscicultura e Pesca.

Brugnoli, E., Clemente, J., Boccardi, L., Borthagaray, A. & Scarabino, F. (2005). Update and prediction of golden mussel (*Limnoperna fortunei*): distribution in the principal hydrographic basin of Uruguay. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*. 77 (2), 235-244 pp.

Bruton, M. N. (1996). Alternative life-history strategies of catfishes. *Aquatic Living Resources*, 9, 35-41 pp.

Buddington, R. K., Diamond, J. M. (1986). "Aristotle revisited: The function of pyloric caeca in fish". *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 83 (20), 8012–8014 pp.

Buddington, R. K., Diamond, J. M. (1987). Pyloric caeca of fish, a “new” absorptive organ. *American Journal of Physiology*. 252, 65-76 pp.

Buddington, R. K., Krogdahl, A. & Bakke-McKellep, A. M. (1997). The intestines of carnivorous fish: structure and functions and the relations with diet. *Acta Physiology Scandinavian Supplement*. 638, 67-80 pp.

Burgess, W. E. (1989). An atlas of freshwater and marine catfishes. A preliminary survey of the Siluriforms. T. F. H. Publ., 784 pp.

Camargo, Z. M. (1992). Contribución al conocimiento de la fauna íctica de Caño Limón (Arauca) durante un ciclo anual de lluvias y sequía. Tesis Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 80 pp.

Candia, C. R., Baiz, M. L. & Cabrera, S. E. (1973). Estudio de la edad y crecimiento del bagre porteño (*Parapimelodus valenciennes*) con algunos datos sobre su reproducción. En “Algunos aspectos biológicos de las especies de ictiofauna de la zona de Punta Lara” (Río de la Plata) 3ª Parte.

Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. & Hodgson, J. R. (1985). Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. *BioScience*, 35 (10), 634-639 pp.

Castro, W. & Sánchez, R. M. (1994). Estudio íctico comparativo entre dos ambientes del río Yucao, Departamento del Meta. Tesis Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 136 pp.

Cheverud, J., Dow, M. & Leutenegger, W. (1985). The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: Sexual dimorphism in body weight among primates. *Evolution* 39, 1335-1351 pp.

Claro, R. (1983). Ecología y ciclo de vida de la rabirrubia, *Ocyurus chrysurus* (Bloch), en la plataforma cubana. I. Identidad, distribución, hábitat, reproducción y alimentación. 1-32 pp.

Comisión Administradora del Río Uruguay (CARU), Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP- RA) e Instituto Nacional de Pesca (INAPE - ROU). (1990).

Resultados del programa de evaluación de los recursos pesqueros del Río Uruguay (Informe y Anexos I, II, III, IV)". CARU, Paysandú (Uruguay). 199 pp.

Comisión Administradora del Río Uruguay (CARU), Dirección de Pesca Continental (DPC-MAGyP, RA) y Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA-MGAP, ROU). (2012). Proyecto de evaluación de los recursos ícticos del bajo Río Uruguay y el Río de la Plata interior. Informe del primer ciclo, invierno 2011 y verano 2012. 117 pp.

Contreras, F. (2002). Importancia de la pesca ribereña en México. Depto. de Hidrobiología, División de CBS, UAM-I. *ContactoS*. 5-14 pp.

D'Anatro, A., Naya, D. E., Lessa, E. P. & Defeo, O. (2013). Contrasting patterns of morphological variation with dietary preferences in *Micropogonias furnieri*: insights from stable-isotope and digestive-trait analyses. *Journal of Fish Biology*. 82, 1641-1658 pp.

Darrigran, G. & Damborenea, C. (2001). Ecosystem Engineering Impact of *Limnoperna fortunei* in South America. *Zoological Science* 28(1), 1-7pp.

De Groot, S. J. (1971). On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). *Netherlands Journal of Sea Research*. 5 (2), 121-196 pp.

Del Barco, D. M. (1990). Alimentación de *Salminus maxillosus* (Valenciennes, 1840) en distintos ambientes de la provincia de Santa Fe (Pisces, Characidae). *Asociación de Ciencias Naturales. Litoral, Santa Fe, Argentina*. 21 (2), 159-166 pp.

Dimes, L., García, F., Haard, N. (1994). Estimation of protein digestibility: III. Studies on the digestive enzyme from the pyloric ceca of rainbow trout and salmon. *Comparative Biochemistry and Physiology*. 109A, 349-360 pp.

Edmunds, M. (1974). *Defense in Animals*. Longman Group, Harlow. 357pp.

Esteves K. E., & Galetti, Jr. P. M. (1995). Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Parana River basin. *Environmental Biology of Fishes*. 42, 375-389 pp.

Esteves, K. E., & Pinto Lôbo, A. V. (2001). Feeding pattern of *Salminus maxillosus* (Pisces, Characidae) at cachoeira das Emas, Mogi-Gaçu River (São Paulo State, Southeast Brazil). *Brasilian Journal of Biology*. 61(2), 267-276 pp.

Felsenstein, J. (1985). Phylogenies and the comparative method. *The American Naturalist*. 125, 1-15 pp.

Ferraris, C. J. Jr. (2007). Checklist of catfishes, recent and fossil (Osteichthyes: Siluriformes), and catalogue of siluriform primary types. *Zootaxa*. 1418, 1-628 pp.

Ferriz, R. A., Arrieta, P. M. & Dománico, A. A. (2016). Trophic characterization of nine species of fishes on Middle and Lower Uruguay River. *Historia Natural*. 6 (1), 41-53 pp.

Froese, R. & Pauly, D. Editors. (2009). FishBase. World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org.

- Galvis, G, Mojica, J. L., Duque, S., Castellanos, C., Sánchez-Duarte, P., Arce, M., Gutiérrez, A., Jiménez, L., Santos, M., Vejarano, S., Arbeláez, F., Prieto, E. & Leiva, M. (2006). Peces del medio Amazonas. Región de Leticia. Serie de Guías Tropicales de campo N° 5. Conservación internacional. Editorial Panamericana, formas e impresos. Bogotá, Colombia. 548 pp.
- García, M. L. & Protogino, L. C. (2005). Invasive freshwater molluscs are consumed by native fishes in South America. *Journal of Applied Ichthyology*. 21 (1), 34-38 pp.
- Garland, T., Bennett, A. & Rezende. E. (2005). Phylogenetic approaches in comparative physiology. *J. Exp. Biol.* 208, 3015-3055 pp.
- Gaucher, L., Vidal, N., D'Anatro, A., Naya, D.E. (2012). Digestive flexibility during fasting in the characid fish *Hypheosobrycon luetkenii*. *Journal of Morphology*. 273, 49–56 pp.
- Gatz, J. A. (1981). Morphology inferred niche differentiation in stream fishes. *American MidLand Naturalist*. 106 (1), 10-21 pp.
- Gerking, S. D. (1994). Feeding ecology of fish. Academic Press. San Diego, California. 416 pp.
- Gil Cano, F., Ayala Florenciano, M. D. & López Albors, O. (2010). Estómago, Hígado, Bazo y Páncreas de los peces. *Murcia*. 3 pp.
- Grafen, A. (1989). The phylogenetic regression. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* 326,119-156 pp.
- Hahn, N. S., Loureiro, V. E. & Delariva, R. L. (1999). Atividade alimentar da curvina *Plagioscion quamosissimus* (Heckel, 1984) (Perciformes, Sciaenidae) no rio Paraná. *Acta Scientiarum*. 21(2), 309-314 pp.
- Hanson, P., Springer, M. & Ramirez, A. (2010). Introducción a los grupos de macroinvertebrados acuáticos. *Biología Tropical*. 58, 3-37 pp.
- Hartz, M. S., Martins, A., & Barbieri, G. (1996). Dinamica da alimentacao e dieta de *Oligosarcus jenynsii* (Gunter, 1864) nalagoa Caconde, RS, Brasil (Teleostei, Characidae). *Boletim do Instituto de Pesca*. 23, 21-29 pp.
- Harvey, P.H. & Pagel, M. (1991). *Phylogenies and the Comparative Method*. Oxford University Press, Oxford.
- Hossain, A. & Dutta, H. (1998). Assessment of structural and functional similarities and differences between a caeca of the bluegill. *Journal of Fish Biology*. 53, 1317-1323 pp.
- Horn, M. H. (1989). Biology of Marine Herbivorous Fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual*. Review 27, 167–272.
- Hussain, N. A. & Abdullah, M. A. (1979). The length weight relationships, spawning season and food habits of six commercial fishes in Kuwait waters. *Pakistan Journal of Zoology*. 181-195 pp.

- Ibarra, A. A. (2005). Los peces como indicadores de la calidad ecológica del agua. *Revista Digital Universitaria*, 6 (8), 1067-6079 pp.
- Ivlev, V. S. (1961). Experimental ecology of the feeding of fishes. Yale University Press, New Haven, Connecticut, USA.
- Jaramillo, A. M. (2009). *Estudio de la biología trófica de cinco especies bentónicas de la Costa de Cullera. Relaciones con la acumulación de metales pesados*. Tesis Doctoral. Universidad Politécnica de Valencia.
- Kapoor, B. G., Smit, H. & Verighina, A. I. (1975). The alimentary canal and digestion in teleosts. *Advances in Marine Biology*. 13, 109-239 pp.
- Karasov, W. H. (1990). Digestion in birds: chemical and physiological determinants and ecological implications. In *Avian Foraging: Theory, Methodology, and Applications* (Morrison, M. L., Ralph, C. J., Verner, J. & Jehl, J. R., eds). Lawrence, KS: *Cooper Ornithological Society*. 391–415 pp.
- Kirchheim, P. D & Goulart, E. (2010). Ecomorfologia de predação e antipredação em Siluriformes (Osteichthyes). *Austral Ecology*. 14(2), 550-568 pp.
- Kline, K. F. (1978). Aspects of digestion in stomachless fishes. Ph.D. Dissertation, University of California, Davis. 94 pp.
- Kobelkowsky, A. & Pantoja-Escobar, O. (2007). Morphology of the digestive system of *Menticirrhus saxatilis* (Teleostei: Sciaenidae). *Hidrobiológica*, 17(2), 159-168 pp.
- Kohler, C. C. & Ney, J. J. (1982). A comparison of methods for quantitative analysis of feeding selection of fishes. *Environmental Biology of Fishes*. 7(4), 363-368 pp.
- Kramer, D. & Bryant, M. (1995). Intestine length in the fishes of a tropical stream: 2. Relationships to diet – the long and short of a convoluted tissue. *Environmental Biology of Fishes*. 42, 129–141 pp.
- Krinski, D. (2010). Dieta do peixe-cachorro *Acestrorhynchus pantaneiro* Menezes, (1992) (Characidae: Acestrorhynchinae) do Pantanal de Poconé, Mato Grosso, Brasil. *Bioscience*. 26, 287-295 pp.
- Lagler, K. F.; Bardach, J. E.; Miller, R. R. & May Passino, D. R. (1977). *Ichthyology*, 2nd ed. John Wiley & Sons, New York, 506 pp.
- Liem, K. F. (1980). Acquisition of energy by teleosts: adaptive mechanisms and evolutionary patterns. In: Ali MA, editor. *Environmental Physiology of Fishes*. New York, NY: Springer. 299-334 pp.
- Llamazares Vegh, S., Lozano, I., Dománico, A. A. (2012). Composición de la dieta de *Hoplias malabaricus* y *Salminus brasiliensis* en la localidad de Victoria (Entre Ríos, Argentina) durante la primavera de 2011. 4 pp.

- Llamazares Vegh, S. (2015). Análisis de Contenidos Estomacales de las Especies de Interés Deportivo y Comercial. Dirección de Pesca Continental, Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, MAGyP. Bs. As. Informe Técnico 29, 1-19 pp.
- Lowe-McConnell, R. H. (1999). Ecología de Comunidades de Peixes Tropicais. EDUSP, São Paulo, SP. 535 pp.
- Machín, E. (2012). *Estudio de la relación entre el nicho trófico, el nicho isotópico y los atributos digestivos en un ensamble de peces*. Tesis de Maestría. PEDECIBA. 68 pp.
- Mago-Leccia, F. (1994). Electric fishes of the continental waters of America. FUDECI, Bibl. Acad. Cs. Físicas, Matemáticas y Naturales, 29, 206 pp.
- Maneyro, R. E. (2000). *Análisis del nicho trófico de tres especies de anfibios en un grupo de cuerpos de agua lénticos*. Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología. PEDECIBA. 108pp.
- Martins, E. & Hansen, T. (1997). Phylogenies and the comparative method: A general approach to incorporating phylogenetic information into the analysis of interspecific data. *Am. Nat.* 149, 646-667 pp.
- Masdeu, M., Teixeira de Mello, F., Loureiro, M. & Arim, M. (2011). Feeding habits and morphometry of *Iheringichthys labrosus* (Lütken, 1874) in the Uruguay River (Río Negro, Uruguay). *Neotropical Ichthyology*. 9 (3), 657 – 664 pp.
- McIntosh Colin, A. R. & Townsend, R. (1996). Interactions between fish, grazing invertebrates and algae in a New Zealand stream: a trophic cascade mediated by fish-induced changes to grazer behavior?. *Oecología*. 108, 174-181 pp.
- Medina Perozo, Z., Martínez, T., Machado, A., Bonilla, A. & López, H. (2009). Anatomía e histología de los ciegos pilóricos en cinco especies de peces de la Familia Characidae. *Revista Científica Maracaibo*. 19 (6), 607-618 pp.
- Meerhoff, M. & Mazzeo, N. (2004). Importancia de las plantas flotantes libres de gran porte en la conservación y rehabilitación de lagos someros de Sudamérica. *Ecosistemas*. 13 (2), 13-22 pp.
- Mendoza, B. C. (2006). *Relaciones ecomorfológicas y de dieta de siete especies (Characidae) en afluentes de la Quebrada Yahuaraca (Amazonia colombiana) capturados en un periodo de época seca*. Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.
- Meurer, S. & Zaniboni-Filho, E. (2012). Reproductive and feeding biology of *Acestrorhynchus pantaneiro* Menezes, 1992 (Osteichthyes: Acestrorhynchidae) in areas under the influence of dams in the upper Uruguay River, Brazil. *Neotropical Ichthyology*. 10 (1), 159-166 pp.
- Mirande, J. M. (2010). Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. *Neotropical Ichthyology*. 8, 385–568 pp.
- Mohsin, S. (1961). Comparative morphology and histology of the alimentary canal of *Glossogobius giuris* (Ham). *Canadian Journal of Zoology*. 39, 605-613 pp.

- Morán, R. E. & Flores, L. M. (2015). La pesca en Sinaloa: Breve historia y búsqueda del episteme. *Ra Ximhai*. 11 (3), 57-72 pp.
- Moreira-Hara, S. S., Zuanon, J. A. S. & Amadio, S. A. (2009). Feeding of *Pellona flavipinnis* (Clupeiformes, Pristegasteridae) in a Central Amazonia floodplain. *Iheringia Série Zoologia*. 99(2), 153-157 pp.
- Moyano, F. J., Diaz, M., Alarcon, F. J., & Sarasquete, M. C. (1996). Characterization of digestive enzyme activity during larval development of gilthead seabream (*Sparusaurata*). *Fish Physiology and Biochemistry*, 15(2), 121-130 pp.
- Moyle, B. P. & Cech, J. J. (2000). Fishes. An Introduction to Ichthyology, 4th Ed., Prentice-Hall, New Jersey.
- Naya, D. E., Bozinovic, F. & Karasov, W. H. (2008). Latitudinal trends in digestive flexibility: testing the climatic variability hypothesis with data on the intestinal length of rodents. *The American Naturalist*. 172, 122–134 pp.
- Naya, D.E., Bozinovic, F. & Sabat, P. (2008). Ecología nutricional y flexibilidad digestiva en anfibios. *Herpetología de Chile* (M. Vidal y A. Labra, eds.), 427-451 pp.
- Nikolsky, G. V. (1963). *The Ecology of Fishes*. Academy press, London and New York, 352 pp.
- Novakowski, G. C., Hahn, N. S., & Fugi, R. (2007). Alimentação de peixes piscívoros antes e após a formação do reservatório de Salto Caxias, Paraná, Brasil. *Biota Neotropica*, 7(2), 149-154 pp.
- Novakowski, G. C., Cassemiro, F. A. S., Hahn, N. S. (2016). Diet and ecomorphological relationships of four cichlid species from the Cuiabá River basin. *Neotropical Ichthyology*. 14(3), 150-151 pp.
- Olsson, J., Quevedo, M., Colson, C. & Svanbäck, R. (2008). Gut length plasticity in perch: into the bowels of resource polymorphisms. *Biological Journal of the Linnean Society* 90, 517–523 pp.
- Oscoz, J., Galicia, D. & Miranda, R. (2011). *Identification guide of freshwater macroinvertebrates of Spain*. Springer. Netherlands. 173 pp.
- Pace, M. L., Cole, J. J., Carpenter, S. R. & Kitchell, J. F. (1999). Trophic cascades revealed in diverse ecosystems. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 483-488 pp.
- Pacheco, A. C. G., Bartolette, R., Caluca, J. F., Castro, A. L. M, Albrecht, M. P. & Caramaschi, E. P. (2009). Feeding dynamics of *Rhaphiodon vulpinus* Agassiz, 1829 (Teleostei, Cynodontidae) in the upper Tocantins River (GO, Brazil) relative to the impoundment by the Serra da Mesa hydroelectric dam. *Biota Neotropica*. 9, 77-84pp.
- Paolucci, E., Cataldo, D. & Boltovskoy, D. (2012). Un mejillón invasor alimenta a crías de peces nativos. *CienciaHoy*. 22, 40-45 pp.

- Penchaszadeh, P. E., Darrigran, G., Angulo, C., Averbuj, A., Brignoccoli, N., Brogger, M., Dogliotti, A., & Pirez, N. (2000). Predation on the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Mytilidae) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes 1846 (Anostomidae) in the Rio de la Plata, Argentina. *Journal of Shellfish Research*. 19, 229-231 pp.
- Polis, G. A., Anderson, W. B. & Holt, R. D. (1997). Toward an integration of landscape ecology and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics*. 28, 289-316 pp.
- Portalpez. (2009). Biblioteca Portal Pez, Estados Unidos. www.portalpez.com
- Ringuelet, R. A. (1975). Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecotur*, 2(3), 1-122 pp.
- Ringuelet, R. A., Arámburu, R. H. & de Arámburu, A. A. (1967). Los peces argentinos de agua dulce. Comisión de Investigaciones Científicas y Técnicas, Buenos Aires, 602 pp.
- Rocha, A.A., Dos Santos, N.C.L., Araújo Pinto, G., Medeiros, T.N. & Severi, W. (2011). Diet composition and food overlap of *Acestrorhynchus britskii* and *A. lacustris* (Characiformes: Acestrorhynchidae) from Sobradinho reservoir, São Francisco river, Bahia State. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 33(4), 407-415 pp.
- Rodrigues F. L. & Bemvenuti, M. A. (2001). Hábito alimentar e osteologia da boca do peixe-rei, *Odontesthes humensis* de Buen (Atheriniformes, Atherinopsidae) na Lagoa Mirim, Rio Grande do Sul, Brasil. *Brazilian Journal of Zoology*. 18 (3).
- Rojas M. J. (1997). Hábitos alimenticios del pargo mancha *Lutjanus guttatus* (Pisces: Lutjanidae) en el Golfo de Nicoya, Costa Rica. *Biología Tropical*. 45(1), 471-476 pp.
- Sabino, J. 1999. Comportamento de peixes de riacho: métodos de estudo para uma abordagem naturalística. Pp 183-208. In: E. P. Caramaschi; R. Mazzoni & P. R. Peres-Neto (eds.). *Ecologia de peixes de riachos. Série Oecologia Brasiliensis*, vol. 5. PPGE-UFRJ, Rio de Janeiro, RJ. 260 pp.
- Saizar, C., Boccardi, L., Clemente, J., Dabezies, M., Ferrari, G., Míguez Carames, D., Teixeira de Mello, F., & Tana, J. (2010). Línea de base para evaluar el impacto de una planta de celulosa en el Río Uruguay. *Innotec*. 5, 11-22 pp.
- Sánchez, R. M., Galvis, G. & Victoriano, P. F. (2003). *Relación entre Características del tracto digestivo y los hábitos alimentarios de peces del Río Yucao, Sistema del Río Meta (Colombia)*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia.
- Santamaría, C. S. (2014). Nutrición y alimentación de peces nativos. Universidad Nacional Abierta y a Distancia "UNAD". ECAPMA. Zootecnia. 170 pp.
- Santos, J., Bazzoli, N., Rizzo, E. & Santos, G. (2004). Reproduction of the catfish *Iheringichthys labrosus* (Lutken) (Pisces, Siluroformes) in Furnas reservoir, Minas Gerais, Brazil. *Revista Brasileira de Zoología*. 21(2), 139-200 pp.

- Sazima I., & Machado, F. A. (1990). Underwater observations of piranhas in western Brazil. *Environmental Biology of Fishes*. 28, 17-31 pp.
- Secor, S. M. (2001). Regulation of digestive performance: a proposed adaptive response. *Comparative Biochemistry and Physiology A*.128, 565–577 pp.
- Sibly, R. M. (Ed) (1981). *Strategies of Digestion and Defecation*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Suyehiro, Y. (1942). A study on the digestive system and feeding habits of fish. Japan. *Journal of Zoology*. 10, 1-303 pp.
- Sverlij, S. B., Delfino, R., López H. L. & EspinachRos, A. (1998). *Peces del río Uruguay - Guía ilustrada de las especies más comunes del río Uruguay inferior y el embalse de Salto Grande*, Publ. CARU, Paysandú, Uruguay, 89 pp. ISSN 0327-5671 pp.
- Starck, J. M. (1999). Structural flexibility of the gastro-intestinal tract of vertebrates - Implications for evolutionary morphology. *Zoologischer Anzeiger*. 238, 87-101 pp.
- Tana J. (2014). Fishcommunity and species diversity in Rio Uruguay. Monitoring studies in therecipient of Botniapulpmill, April 2014. ÅF-Consultreport. June 2014.
- Teixeira de Mello, F., González-Bergonzoni, I. & Marcelo Loureiro, M. (2011). *Peces de agua dulce de Uruguay*. PPR-MGAP. 188pp.
- Teixeira de Mello, F., Iglesias, C., Borthagaray, A. I., Mazzeo, N., Vilches, J., Larrea, D., Ballabio, R. (2006). Onthogenic allometric coefficient changes. Implications of diet shift and morphometric attributes in *Hoplias malabaricus* (Bloch) (Characiforme, Erythrinidae). *Journal Fish of Biology*. 69, 1770-1778 pp.
- Torres, O., Zavala, J. L., Gomez, P., Buelna, H. R., Zúñiga, G. & García, M. (2007). Especies de peces con potencial como bioindicadoras de genotoxicidad en el lago “La Alberca”, Michoacán, México, *Hidrobiológica*. 17 (1), 73-79 pp.
- Vaz-Ferreira, R. (1969). *Peces del Uruguay*. Nuestra tierra. Editorial Nuestra Tierra, Montevideo, Uruguay. 23, 72 pp.
- Vander Zanden, M. J. & Vadeboncoeur, Y. (2002). Fishes as Integrators of Benthic and Pelagic Food Webs in Lakes. *Ecology*. 83, 2152-2161.
- Val, A. L., & de Almeida-Val V. M. F. (1995). *Fishes of the Amazon and their environment: physiological and biochemical aspect*. Springer-Verlag Berlin, Germany. 245 pp.
- Viana Maturro, F. (2011). *Peces de Agua Dulce*, Anexo J. Proyecto Valentines. Informe Final: Evaluación de los resultados del estudio de línea de base alcanzados para la comunidad de peces de ambientes fluviales incluídos en el área de influencia del Proyecto Valentines de Minera Aratirí. *Mimeo*, 44 pp.
- Vidal, N., Zaldúa, N., D'Anatro, A. & Naya, D. E. (2014). Are the most plastic species the most abundant ones? an assessment using a fish assemblage. *Plosone*. 9(3), e92446.

- Villares Junior, G. A.; Gomiero, L. M. & Goitein, R. (2008). Alimentação de *Serrassalmus maculatus* (Kner, 1858) (Characiformes: Serrasalmidae) no trecho inferior da bacia do rio Sorocaba, São Paulo, Brasil. *Acta Scientiarum, Biological Sciences*. 30, 173-178 pp.
- Wais, I. H. & Castello, H. P. (1982). *Auchenipterus nuchalis* única especie del género homónimo presente en el río Paraná, Argentina (Pisces, Auchenipteridae). *Rev. Mus. Arg. C. Nat. "B. Rivadavia", Zoology*. 13(5), 57-70 pp.
- Wagner, C. E., McIntyre, P. B., Buels, K. S., Gilbert, D. & Michel, E. (2009). Diet predicts intestine length in Lake Tanganika's cichlid fishes. *Functional Ecology*. 23, 1122-1131.
- Wilson, J. M. & Castro, L. F. C. (2010). Morphological diversity of the gastrointestinal tract in fishes. En: Grosell, M.; Farrell, A. P. & Brauner, C. J. (Eds.). *Fish Physiology*. 30, 1-55 pp.
- Winemiller, K. O. (1990). Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs*. 60, 331-367 pp.
- Zaldúa, N. & Naya D. E. (2014). Digestive flexibility during fasting in fish: a review. *Comparative Biochemistry and Physiology, A. Comparative Physiology*. 169, 7-14 pp.
- Zaniboni Filho, E., Meurer, S., Shibatta, O. A. & de Oliverira Nuñez, A. P. (2004). *Catálogo ilustrado de peixes do alto Rio Uruguai*. Florianópolis: Editora da UFSC: Tractebel Energia. 128 pp.
- Zárate-Hernández, R., Aguirre-León, A., Ortiz-Burgos, S. & Castillo-Rivera, M. (2007). Ecología de peces estuarinos del Golfo de México. *ContactoS*, 66, 12-20 pp.