

CARACTERIZACIÓN DE NICHOS TRÓFICOS EN PECES OMNÍVOROS DEL RÍO URUGUAY BAJO

Giancarlo Tesitore

Orientador: Dr. Iván González-Bergonzoni

Laboratorio de Etología, Ecología y Evolución, Instituto de Investigaciones Biológicas,
Clemente Estable.



Tesina para optar por el grado de Licenciatura en Ciencias Biológicas

Facultad de Ciencias, Universidad de la República.

2018

Agradecimientos

Gracias a mi orientador Iván González por compartir sus saberes, guiarme en todo momento y tenerme mucha paciencia.

También agradecer a Mariana Meerhoff y Marcelo Loureiro, miembros del tribunal de evaluación cuyos comentarios enriquecieron tremendamente este trabajo.

Principalmente quisiera agradecer a mis padres y hermanas de quienes siempre tuve apoyo, mucho cariño, consejos y algún tirón de oreja (menos de los merecidos). Por seguirme en todas mis locuras creyendo siempre en mí, sin ustedes todo me sería imposible.

A mis abuelos y abuelas por darme todo lo que estaba a su alcance ya fuera para transmitirme sus experiencias, enseñanzas y por nutrir a este cuerpecito con sus delicias culinarias. H.D.M.P. fuiste quien me acercó a los ríos y arroyos desde mi infancia, transmitiéndome tu pasión por los seres que los habitan. También a Soraya, Jorge, Cami y Pau, que aunque digan que son mis tíos y primas para mí siempre serán mis segundos padres y hermanas.

Gracias Sil por aguantarme la cabecita, ser mi compañera de viaje junto a P. Rojo, ayudarme a mejorar cada día y no parar de darme para adelante.

A Los pibes de siempre, Nachito Fernández, Guille Soria y los hermanos Luis “Kerry” y Richita Repetto por su invaluable y sincera amistad. A Nacho “Pápu” Cabrera, Nacho “Carpintero” Abreu, José Nicolás “el Negro” González y al Fede Lagreca por esas madrugadas complejas, tardes de mates y noches color tinto con olor a carne asada. Gracias gurises por festejar y llorar a mi lado, por esos consejos y comentarios que a pesar de ser acertados y excelentes tengo la habilidad de no seguir.

Al equipo URI por abrirme las puertas del instituto, brindándome compañerismo, enseñanzas y principalmente su amistad. Gracias Iván, Franco, Yvana, Nico, Alejandro, Joaquín y Sami.

A todos los amigos que hice en facultad, Loli, Pablo, Jeny, Diego, María Noel, Flor, Tina y Rosalía, hacer las cosas con gente como ustedes hace que todo sea más fácil.

Finalmente agradecer a PEDECIBA Geociencias quienes me ayudaron a través de una de sus Becas de iniciación a la investigación.



Índice

Resumen.....	4
Introducción.....	5
- Niveles tróficos y omnivoría.....	7
- Redes tróficas acuáticas.....	8
- Estudio de ecología trófica de peces en el Río Uruguay.....	8
Hipótesis y objetivos.....	10
Materiales y métodos.....	11
- Obtención de muestras.....	11
- Análisis de contenido estomacal.....	12
- Cálculo de índices.....	13
- Análisis estadístico de los datos.....	14
Resultados.....	15
- Descripción de la dieta.....	15
- Índices de nicho trófico de las especies.....	20
- Posición trófica.....	20
- Índice de generalismo.....	21
- Índice de omnivoría.....	22
- Solapamiento de nicho.....	23
Discusión.....	24
Conclusiones.....	28
Perspectivas.....	29
Referencias.....	29



Resumen

La biomasa en las redes tróficas del Río Uruguay está compuesta por una gran diversidad de peces. Sin embargo, los hábitos alimenticios de un gran número de especies son aún desconocidos. Este estudio analiza la dieta de un ensamble de doce especies de peces designados como “probables omnívoros”. Para ello se obtuvieron muestras en tres sitios del Río Uruguay bajo (Las Cañas, Fray Bentos y Nuevo Berlín) utilizando 8 redes de enmalle Nórdicas estándar por sitio durante los meses de Noviembre de 2014 y Abril 2015. El contenido estomacal de estos individuos fue analizado, clasificándose hasta el menor nivel taxonómico posible y calculándose el volumen de los ítems encontrados. Con estos datos se pudo caracterizar el nicho trófico (posición trófica, índices de omnivoría y generalismo) de cada especie, además de analizar el solapamiento de nicho entre ellas. Se describe por primera vez la dieta de once especies para el Río Uruguay bajo y se agrega información sobre datos ya existentes de la dieta de *Iheringichthys labrosus*. Un análisis de ordenación indicó la existencia de varios sub-grupos dentro de este ensamble de omnívoros que sugiere una partición de recursos por estas especies denominadas a grandes rasgos como “omnívoras”. Las especies del género *Astyanax* mostraron hábitos alimentarios diferentes, consumiendo *Astyanax jacuhiensis* una mayor cantidad de material vegetal y *Astyanax aff. rutilus* una mayor cantidad de invertebrados destacando los gasterópodos. Por otra parte *Piabarchus stramineus* consumió mayormente insectos terrestres. Así mismo, varias especies se especializaron en el consumo de un determinado ítem; *Schizodon nasutus* consumió casi exclusivamente macrófitas, *Pachyurus bonariensis* consumió insectos acuáticos, en tanto *Megaleporinus obtusidens* y *Leporinus striatus* se alimentaron en gran proporción del mejillón dorado invasor (*Limnoperna fortunei*). Los Siluriformes del género *Pimelodus*, *Pimelodella* e *Iheringichthys* consumieron gran variedad de ítems en similares proporciones. Finalmente *Parapimelodus valenciennis* consumió mayoritariamente ítems pelágicos (zooplancton), diferenciándose del resto de los Siluriformes analizados. La mayor amplitud de nicho trófico fue la hallada en las especies de Siluriformes consumiendo ítems vegetales, animales autóctonos y alóctonos, tanto bentónicos como pelágicos. El mayor solapamiento de nicho se dio entre las especies del género *Pimelodella*, *Pimelodus* e *Iheringichthys*, presentando *Pimelodus absconditus* e *I. labrosus* el mayor solapamiento de nicho registrado. El índice de generalismo detectó diferencias entre *I. labrosus* y *M. obtusidens*, estableciéndose el primero como más generalista y el segundo como más especialista. Mientras que no hubo diferencias en cuanto a omnivoría, en la posición



trófica se destacan *Pimelodella gracilis* y *Schizodon nasutus* como los de mayor y menor posición trófica respectivamente. Las modificaciones en el hábitat suelen tener impacto en la disponibilidad de recursos, lo que se refleja finalmente en las poblaciones de peces. Por lo tanto la información generada en este trabajo es importante para realizar planes de conservación, más teniendo en cuenta que estas especies tienen importancia comercial (pesquería) y científica (biomonitoreo).

Introducción

La teoría de las redes tróficas plantea la posibilidad de representar las relaciones intra e interespecíficas a través de diagramas binarios donde se muestra la existencia o no de una relación alimenticia y su intensidad. A pesar de la gran complejidad de estas interacciones que cambian con el tiempo y poseen gran variabilidad en la magnitud de interacción (Pimm, 1982), los modelos de redes tróficas nos permiten comprender mejor las interacciones entre las especies que componen los ecosistemas. Es así que estos modelos permiten hipotetizar como estas relaciones afectan las abundancias de las diferentes especies (Polis and Winemiller, 1996). Además, el estudio de las redes tróficas nos puede brindar una idea del destino que tendrá tanto la energía como la materia que ingresa o compone el sistema.

Los ecosistemas poseen la capacidad de mantenerse dentro de un rango de parámetros previamente establecidos (Ulanowicz, 2003). Llamamos a esta característica estabilidad, siendo el sistema capaz de mantenerla al amortiguar o recuperarse de perturbaciones externas. Esta capacidad de recuperación o resiliencia tiene como factor determinante a las relaciones entre las especies y por consiguiente a la red trófica que componen (Thebault, 2005).

Uno de los factores que determinan la fortaleza de una red (y por lo tanto la estabilidad del ecosistema) es la cantidad y magnitud de las interacciones existentes. La cantidad de interacciones es directamente proporcional a la estabilidad del sistema, ya que los individuos pueden complementar la disminución en la abundancia de una presa con un aumento en el consumo de las demás (MacArthur, 1955).

Por otro lado, la magnitud de cada vínculo alimenticio nos habla sobre la importancia de una interacción en particular con respecto a las demás presentes en la misma especie o individuo. Dependiendo del efecto que tenga la modificación de



esa interacción podemos definirla como fuerte si el cambio generado es grande o débil si el cambio es pequeño (Paine, 1980). A pesar de esto, son las interacciones débiles las que influyen la estabilidad de un ecosistema, siendo estas una especie de amortiguadores ante las perturbaciones (McCann, Hastings & Huxel, 1998).

Existen varios usos para la información que pueden brindar las redes tróficas. Por ejemplo, en la agricultura nos permiten medir el efecto que tendrán los pesticidas no solo sobre los organismos objetivo, sino también sobre las especies que se alimentan de estos (Schoenly *et al.*, 1996). Además, esta información es muy importante en los trabajos que intentan utilizar a los depredadores naturales de las especies consideradas plagas para realizar un control de estas y así reducir el uso de pesticidas (Ehler, 1996). Por otro lado, la información obtenida de las redes tróficas nos permite cuantificar las interacciones entre diferentes especies, siendo esto muy útil si queremos analizar la reacción del ecosistema a la explotación humana o su respuesta a cambios naturales que afectan las poblaciones de diferentes especies (Bascompte, Melián & Sala, 2005). Estos cambios pueden tener efectos negativos o positivos en las densidades poblacionales de una especie en particular, afectando a especies ubicadas en niveles tróficos superiores e inferiores (e.g. Flecker and Townsend, 1994). El efecto sobre un depredador y su posterior repercusión en varios niveles tróficos fue descrito por Carpenter *et al.* (1985) como efecto de cascada trófica.

Efectos de cascada trófica han sido observados en sistemas dulceacuícolas, por ejemplo Jeppesen *et al.* (1998) encontraron fluctuaciones en las poblaciones de zooplancton y fitoplancton de un lago somero, influenciadas por la variación en la abundancia de peces. Otro ejemplo lo plantean McIntosh y Townsend (1996), quienes detectaron un aumento poblacional de algas en un sistema donde los efemerópteros sufrieron una sobreexplotación por parte de una especie exótica de peces. Por lo tanto es necesario conocer la estructura trófica de los ecosistemas si se quieren generar técnicas que permitan tanto un correcto manejo de aquellos ambientes que todavía no han sufrido la acción humana, como la recuperación de los ecosistemas que ya han sido afectados negativamente.



Niveles tróficos y omnivoría

Lograr una clasificación u organización de los organismos a estudiar dentro del ecosistema es muy útil si se quiere lograr una mejor comprensión de su estructura y funcionamiento. Aunque tradicionalmente se intenta identificar a los diferentes grupos como especies discretas, ecológicamente puede ser más útil formar grupos funcionales que tengan en cuenta el nicho trófico ya que así se puede obtener información más rica a la hora de analizar las interacciones entre los componentes del ecosistema (Langton, 1982). Ya que la transferencia de energía es una parte esencial en las relaciones tróficas, podemos utilizarla como criterio para clasificar a los organismos en grupos ubicados dentro de diferentes niveles tróficos.

La energía que ingresa al cada nivel trófico de la red va disminuyendo en cada transferencia debido a la pérdida como calor y a los gastos metabólicos de los organismos. Para establecer una escala de niveles tróficos y clasificar individuos en base a ella es necesario fijar un nivel 1, el cual está dado por los productores primarios ya que es a través de éstos que la energía entra al ecosistema en primer lugar (Lindenman, 1942; Elton, 1927). En la mayoría de los casos cada nivel es representado con números enteros (e.g. nivel 1: productores primarios, nivel 2: consumidores primarios, etc.), sin embargo existen situaciones en las que esto no ocurre. Tal es el caso de los omnívoros, ya que estos se definen como especies cuya fuente alimenticia proviene de más de un nivel trófico, generando por lo tanto posiciones tróficas intermedias dentro de la red alimenticia (Thompson *et al.*, 2007).

La importancia de este grupo radica en su capacidad de amortiguar efectos desestabilizadores al trasladar los impactos a través de los distintos niveles tróficos mientras las abundancias de los recursos van variando (Fagan, 1997). Además las especies omnívoras son capaces de controlar a los individuos que componen los niveles tróficos más bajos e intermedios al mismo tiempo, haciendo más difícil la aparición de efectos de cascada trófica en aquellos ecosistemas que contienen omnívoros (Pringle & Hamazaki, 1998). Finalmente, el hecho de que los omnívoros consuman en varios niveles tróficos conlleva a que muchos de ellos tengan un alto grado de generalismo. A partir de esto se ha observado que los omnívoros tienen un papel crítico en la estabilidad de los ecosistemas al poseer una gran cantidad de enlaces débiles, al punto de que la extracción de este grupo generaría una baja considerable en la persistencia y resiliencia del ecosistema (Emmerson & Yearsley, 2004).



Redes tróficas acuáticas

Debido a su rol como depredadores tope, los peces poseen una gran influencia en los ecosistemas acuáticos afectando la estructura poblacional de la comunidad de invertebrados que componen sus principales presas (Gilinsky, 1984). Además de estos efectos como depredadores, los peces pueden generar cambios morfológicos del sustrato, que pueden afectar positivamente a otros individuos al repartir de forma heterogénea los recursos (Flecker & Taylor, 2004), pudiendo incluso “fertilizar” los ambientes al traer nutrientes y materia orgánica durante sus migraciones, haciendo que el ecosistema se vuelva mucho más productivo (Koshino, Kudo & Kaeriyama, 2013).

Una de las estrategias que nos permite analizar la ecología trófica de una población de peces es el estudio de los contenidos estomacales, ya que estos nos dan una idea del rol trófico de los individuos dentro de la comunidad (Hyslop, 1980). Sin embargo los estudios de redes tróficas acuáticas están mayormente concentrados en el hemisferio norte (González-Bergonzoni *et al.*, 2012). En particular en nuestro país la amplia mayoría de los estudios sobre rol trófico de los peces proviene de estudios realizados en lagos someros (Meerhoff *et al.*, 2007; Teixeira de Mello *et al.*, 2009; Gelós *et al.*, 2010; Iglesias *et al.*, 2017), y arroyos de bajo orden (e.g. González-Bergonzoni *et al.* 2016; Teixeira-de Mello *et al.* 2012) existiendo un gran vacío en la información sobre el funcionamiento trófico de grandes ecosistemas lóticos.

Estudio de ecología trófica de peces en el Río Uruguay

Al estar ubicado en la región Neotropical (región biogeográfica más diversa con más de 5700 (Albert & Reis, 2011), el Río Uruguay y sus afluentes albergan gran diversidad de peces (alrededor de 230 especies) donde destacan por su abundancia dos familias: los characiformes y los siluriformes (Teixeira de Mello, Gonzalez-Bergonzoni and Loureiro, 2011). A pesar de esto, el conocimiento de los aspectos biológicos como la distribución, dieta y reproducción de estos animales es escaso en nuestro país (Serra *et al.*, 2014). La bibliografía reportada para el Río Uruguay es muy escasa, por lo que no hay muchos trabajos cuyo objetivo sea la ictiofauna de esta zona.

Uno de los trabajos presentados analiza la variación genética en 4 especies que habitan el Río Uruguay alto (Ramella *et al.*, 2006). Centrándonos en la zona del Río Uruguay bajo podemos encontrar estudios de las variaciones entre los tractos



digestivos del bagre trompudo (*Iheringichtys labrosus*) dependiendo de su ubicación geográfica y la estación en la cual sean analizados. D'Anatro *et al.* (2013) detectan diferencias significativas entre las variables analizadas lo cual se discute como posibles diferencias dietarias para esta especie altamente plástica en su fisiología digestiva.

En cuanto a estudios sobre el rol trófico de los peces solo se encuentran escasos trabajos publicados sobre la dieta de algunas especies en particular. Por ejemplo Masdeu *et al.* (2011) observan que no existe una relación clara entre la dieta y el tamaño corporal de la especie omnívora *I. labrosus*. Por otro lado González–Bergonzoni *et al.* (2010) reportan la reaparición de juveniles del bagre armado (*Pterodoras granulosus*) luego de su ausencia en las capturas de 5 años previos. En este trabajo describen su dieta, la cual consta principalmente de macrófitas y moluscos bivalvos llegando a conclusiones similares a la de estudios realizados con ejemplares adultos en ríos del norte de Brasil (Agostinho *et al.*, 2009). Asimismo, Ferriz y López (1998), describen la dieta de la anchoíta de río (*Lycengraulis grossidens*) concluyendo que el principal alimento de estas es el zooplancton siendo el material vegetal un elemento secundario en su dieta.

En este estudio se caracteriza por primera vez el nicho trófico de 12 especies pertenecientes al Río Uruguay bajo clasificados en la literatura como potenciales omnívoros (en base a características morfológicas y bibliografía). Se analiza en detalle la proporción de diferentes ítems alimenticios en dieta, la posición trófica e índices de omnivoría y generalismo y solapamiento de nicho alimenticio. La elección del grupo identificado como omnívoros responde no solo al importante rol de este grupo en las tramas tróficas sino que también a que dentro de este existen especies que representan un interés económico, tal es el caso de la Boga (*Megaleporinus obtusidens*) y dos especies de bagres del género *Pimelodus* (*P. maculatus* y *P. absconditus*). Asimismo, hay especies de omnívoros que interesan por su gran abundancia, y hábitos locales, lo que los convierte en excelentes indicadores biológicos a la hora de monitorear los contaminantes que hay en el agua, siendo este el caso del bagre trompudo (*I. labrosus*) (González-Bergonzoni *et al.*, 2016)



Objetivo general

Caracterizar para el Río Uruguay bajo el nicho trófico de las especies de peces omnívoros más abundantes y representativas, permitiendo una visualización general de la estructura trófica de este ensamble. Dicho estudio se realizó utilizando los datos obtenidos a partir del análisis de contenidos estomacales de especímenes muestreados en las localidades de Las Cañas, Fray Bentos y Nuevo Berlín, (Departamento de Río Negro) entre Noviembre de 2014 y Abril de 2015.

Objetivos específicos e hipótesis asociadas

Objetivo específico 1

Realizar una descripción de la dieta de las especies de potenciales omnívoros del Río Uruguay bajo colectados en mayor abundancia y frecuencia.

Objetivo específico 2

Determinar y comparar algunos aspectos del nicho trófico como la posición trófica promedio, índices de generalismo, omnivoría y solapamiento de nicho entre las especies antes mencionadas.

Por definición, las especies omnívoras obtienen su alimento de más de un nivel trófico. A pesar de ello, los hábitats y modos de vida de las especies omnívoras encontradas en la literatura son muy diversas, presentándose como consecuencia de dicha diversidad las siguientes hipótesis:

Hipótesis 1: existen diferencias entre la posición trófica media y los índices de omnivoría y generalismo de los omnívoros analizados.

Hipótesis 2: existe separación entre los nichos tróficos de las especies estudiadas, lo que se verá reflejado en bajos índices de solapamiento de dieta.



Materiales y métodos

Obtención de muestras

Los especímenes fueron colectados en el Río Uruguay bajo en el marco del monitoreo ambiental de la planta de pasta de celulosa UPM S.A. Los muestreos se llevaron a cabo en tres sitios del Río Uruguay bajo: Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas (Fig. 1), realizándose dos muestreos; uno en el mes de Noviembre de 2014 y el segundo en Abril de 2015 usado para completar algunas especies con escaso n colectado en 2014. Para la captura de los especímenes se utilizaron redes de enmalle Nórdicas estándar con un largo de 30 m y una altura de 1.5 m. Estas redes están compuestas por 12 paños de 2.5 m con un tamaño de malla diferente para cada paño.

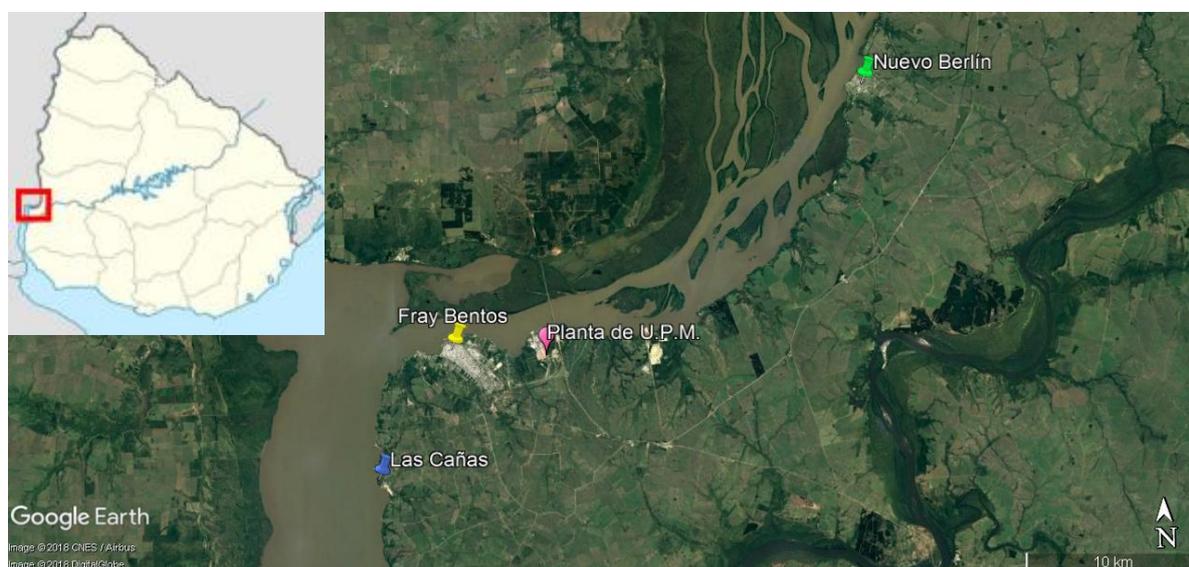


Figura 1. . Zona donde se obtuvieron los especímenes analizados (Izquierda), puntos donde se realizaron los muestreos y ubicación de la planta de U.P.M. S.A. (Derecha)

Las distancias entre cada malla fueron: 5,0; 6,25; 8,0; 10; 12,5; 15,5; 19,5; 24; 29; 35; 43 y 55 mm. Se colocaron un total de 8 redes por sitio en cada una de las réplicas, 4 cerca de la costa (zona litoral) y 4 en aguas más profundas (zona pelágica) permaneciendo aproximadamente doce horas (entre las 20 hs y las 8 hs). Aquellos individuos que sobrevivieron a la captura con redes de enmalle, fueron eutanasiados utilizando el método aprobado por la CHEA de dislocación cervico-occipital.

Dentro de las especies descritas como omnívoras por la bibliografía (usando Teixeira de Mello *et al.* 2011 y Serra *et al.* 2014 como referencia) se seleccionaron aquellos con la mayor abundancia y frecuencia de ocurrencia en los muestreos, habiéndose colectado > 5 individuos y estando presentes en al menos dos de los 3 sitios de estudio. Aquellas especies con baja frecuencia de captura fueron



descartadas debido a que brindarían un número de muestras insuficientes para un análisis estadístico apropiado. Todos los individuos obtenidos fueron identificados taxonómicamente, pesados (mg) y medidos (mm) (Tabla 1). Luego de identificar a los especímenes de interés se procedió a la extracción del tracto digestivo (estómago e intestino) colocándolo en recipientes previamente rotulados y con formol 10% para su posterior análisis en el laboratorio.

Tabla 1. Clasificación de las especies omnívoras utilizadas. Se muestra la cantidad de individuos obtenidos en cada sitio junto con el largo promedio de la especie y su desvío estándar

Número y tamaño de los individuos analizados (n (largo medio \pm desvío estándar))						
Orden	Familia	Especies	Nuevo Berlín	Fray Bentos	Las Cañas	Total analizado
Characiformes	Anostomidae	<i>Megaleporinus obtusidens</i>	14 (23 \pm 4.4)	7 (23.4 \pm 8.4)	4 (18.5 \pm 4.6)	25 (22.4 \pm 5.8)
		<i>Leporinus striatus</i>	1 (7.3)	4 (8.6 \pm 1.3)	2 (8.2 \pm 0.2)	7 (8.3 \pm 1)
		<i>Schizodon nasutus</i>	4 (28.9 \pm 6.2)	2 (28.5 \pm 6.4)	1(19)	7 (27.1 \pm 6.3)
Characiformes	Characidae	<i>Astyanax aff. rutilus</i>	4 (5.5 \pm 1.2)	-	2 (6.5 \pm 0.4)	6 (5.8 \pm 1.1)
		<i>Astyanax jacuhiensis</i>	8 (10.8 \pm 3.7)	-	1	9 (10.8 \pm 3.7)
		<i>Piabarchus stramineus</i>	7 (4.6 \pm 0.6)	-	-	7 (4.6 \pm 0.6)
Perciformes	Scianidae	<i>Pachyurus bonariensis</i>	11 (11.2 \pm 3)	6 (9.3 \pm 1.4)	3 (10.8 \pm 3.1)	20 (10.6 \pm 2.7)
Siluriformes	Pimelodidae	<i>Iheringichthys labrosus</i>	13 (14 \pm 4.8)	1 (15 \pm 0)	7 (11.8 \pm 1.4)	21 (13.3 \pm 4)
		<i>Parapimelodus valenciennis</i>	9 (14.3 \pm 6.2)	6 (16.5 \pm 5.2)	3 (14.7 \pm 8)	18 (15.1 \pm 5.9)
		<i>Pimelodella gracilis</i>	11 (8.5 \pm 1.3)	5 (8.3 \pm 1.4)	2 (8.4 \pm 0.1)	18 (8.4 \pm 1.2)
		<i>Pimelodus absconditus</i>	9 (11.1 \pm 2.6)		1 (8 \pm 0)	10 (10.8 \pm 2.7)
		<i>Pimelodus maculatus</i>	5 (10 \pm 6.3)	5 (19.7 \pm 5.8)	1 (23 \pm 0)	11 (15.6 \pm 7.7)

Análisis de contenido estomacal

Una vez en el laboratorio se procedió al análisis de los contenidos estomacales. Se vació el contenido de cada estómago en una placa de Petri, separando los diferentes ítems utilizando una lupa. Estos ítems fueron clasificados al menor nivel taxonómico posible, agrupándose luego en diferentes categorías para facilitar tanto su estudio (Tabla 2). El criterio para generar esta agrupación fue separar los invertebrados y vegetales terrestres de los acuáticos, ya que esta separación nos puede dar más información sobre los hábitos alimenticios de las especies. Además se decidió separar los bivalvos en nativos y *Limnoperna fortunei* porque identificar las especies que están utilizando a este mejillón invasor como alimento puede ser útil en futuros trabajos sobre la especie en la zona.



Tabla 2. Se muestran los ítems que componen cada categoría, además de la posición trófica asignada a cada ítem.

Categoría	Componentes de la categoría	Posición Trófica
Ácaros	Oribatida	2
	Hydrachnidia	3
Anélidos	Annelida	2
Artrópodos terrestres	Araneidae, Hymenoptera,	3
	Diptera, Mantodea	
	Orthoptera, Lepidoptera	2
Bivalvos nativos	Bivalvia	2
Coleópteros	Dystiscidae (larva),	2
	Elmidae, Psephenidae	
Crustáceos	Hyalella, Ostracoda	2
	<i>Aegla uruguayensis</i> , Decapoda	3
Dípteros	Chironomidae	2
Efemerópteros	Caenidae, Baetidae	2
	Polymitarcyidae	3
Gasterópodos	Pomacea, Potamolithus, Heleobia	2
Hemípteros	Hemiptera	2
Limnoperna	<i>Limnoperna fortunei</i>	2
Macrófitas	Algae, Angiospermae	1
Restos de pez	Teleostei	3
Odonatos	Odonata	3
Tricópteros	Trichoptera	2
Vegetales terrestres	Angiosperma	1
Zooplankton	Cladocera	2
	Copepoda	3

Luego de clasificados, se calculó el volumen de cada ítem utilizando una gradilla milimetrada estimándose el porcentaje de volumen total que ocupaban, calculando finalmente los índices de nicho trófico.

Cálculo de índices

Para el cálculo de la posición trófica se consideró que la posición de una especie dentro de la red está dada por el lugar que ocupan en esta los organismos de los que se alimenta. Por lo tanto la posición trófica de un individuo será igual a uno más el promedio de las posiciones tróficas de sus ítems alimenticios (Cohen, Jonsson & Carpenter, 2003). Así mismo, podemos también determinar un índice de omnivoría como la desviación estándar de la posición trófica de las presas de cada individuo (Lazzaro *et al.*, 2009). Es necesario aclarar que para el cálculo de este índice se consideró que los productores primarios ocupan la posición trófica 1. La posición trófica del cada ítem alimenticio se estableció en base a literatura.



Como una medida de la variabilidad de la dieta de cada individuo de cada especie se utilizó el índice de generalismo (o índice de amplitud de dieta), el cual nos señala la cantidad de ítems diferentes encontrados en cada individuo (Beckerman, Petchey & Warren, 2006).

El solapamiento de nicho fue calculado usando el índice de solapamiento de Schoener (Schoener, 1970):

$$\alpha = 1 - 0.5 \left(\sum_{i=1}^n |P_{xi} - P_{yi}| \right)$$

donde α corresponde al índice de solapamiento, n es el número total de categorías alimenticias y tanto P_x como P_y representan la proporción que cada categoría representa en la dieta de las especies x e y . El valor de α se encuentra entre 0 (no hay solapamiento) y 1 (el solapamiento es total), considerándose bajo un valor menor a 0.30, medio un valor entre 0,30 y 0.60, alto un solapamiento entre 0,60 y 0.75 y muy alto los valores superiores a 0,75. (Zaret & Rand, 1971; Matthews & Hill, 1980). Finalmente, sólo aquellos valores de solapamiento cuyo índice sea superior a 0.60 serán considerado estadísticamente significativos (Zaret & Rand, 1971). Este índice fue seleccionado ya que ha demostrado tener un buen rendimiento cuando no se posee mucha información sobre la disponibilidad del alimento en el ambiente (Wallace, 1981).

El índice de solapamiento se estima entre pares de especies que comparten un mismo hábitat en un mismo tiempo. Por esta razón fue necesario seleccionar aquellos individuos que provenían del mismo sitio y que hayan sido obtenidas en el mismo muestreo. Debido a que es el único muestreo donde aparecen todas las especies de interés, además de presenta las mayores abundancias, se decidió utilizar para el índice de solapamiento las muestras de Nuevo Berlín de 2014.

Análisis estadístico de los datos

Para el estimar la fuerza de interacción se consideró que mientras más representado estuviera un ítem en la dieta, el enlace entre este ítem y el consumidor sería más fuerte. Tomando esto en cuenta, se evaluó si existía alguna diferencia significativa en el volumen relativo de cada ítem alimenticio en comparación con los demás elementos de la dieta. El test estadístico utilizado para buscar estas diferencias fue Kruskal-Wallis, aplicándose una comparación pareada de Mann-



Whitney con corrección de Bonferroni. Cuando se presentaron diferencias significativas entre dos ítems, aquel que ocupó la mayor proporción en la dieta fue tomado como la interacción fuerte, mientras que el otro se tomó como la interacción débil. Este tipo de pruebas se utiliza de forma cualitativa pudiéndose identificar cuando una interacción es más fuerte que otra, pero no cuál es la magnitud de esa diferencia. Finalmente y para resumir las relaciones tróficas entre las especies se utilizó un análisis de agrupamiento por similitud (cluster analysis) clásico con un bootstrap de 1000, algoritmo de Ward e índice de semejanza Euclidiano.

En cuanto a los índices evaluados (posición trófica, generalismo y omnivoría), se agruparon los datos provenientes de los tres sitios, utilizando a los individuos como replicas para cada especie. Debido a que los supuestos para aplicación de tests paramétricos no se cumplieron, se comparó cada índice entre las diferentes especies utilizando un test no paramétrico de Kruskal-Wallis y una comparación pareada de Mann-Whitney con corrección de Bonferroni a post hoc.

Finalmente, el índice de solapamiento estima un único valor por par de especies por lo cual no puede ser comparado estadísticamente. Sin embargo, para obtener una medida complementaria de cuán diferente o no es la composición dietaria de las especies se utilizó un test PERMANOVA. Este análisis multivariado compara la composición de la dieta (dada por el porcentaje de los múltiples ítems alimenticios) de cada especie, construyéndose luego una comparación pareada de Mann-Whitney con corrección de Bonferroni.

Todos los análisis estadísticos fueron realizados utilizando el programa Paleontological Statistics en su versión 3.15.

Resultados

Descripción de la dieta

Las especies seleccionadas para el análisis fueron: *Pachyurus bonariensis* (corvinita de río), *Iheringichthys labrosus* (bagre trompudo), *Megaleporinus obtusidens* (boga), *Leporinus striatus* (boga rayada), *Pimelodella gracilis* (bagre burrito), *Pimelodus absconditus* (bagre amarillo), *Pimelodus maculatus* (bagre amarillo), *Parapimelodus valenciennis* (Bagre misionero, bagarito), *Schizodon nasutus* (boga lisa), *Piabarchus stramineus* (mojarra), *Astyanax aff. rutilus* (mojarra) y *Astyanax jacuhiensis* (mojarra). En su conjunto, la biomasa de estas especies supera el 50 % de toda la



biomasa del ensamble colectado en 2014 (González-Bergonzoni *et al.*, 2014), lo cual resalta la importancia del grupo.

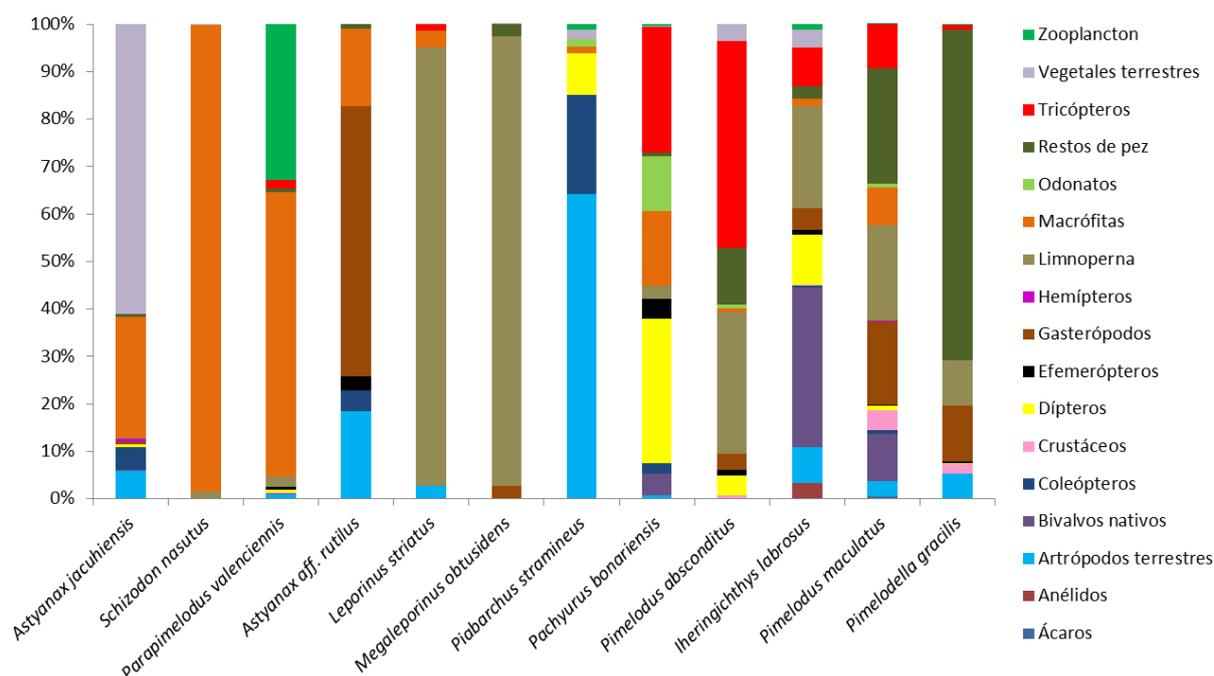


Figura 2. Porcentaje que ocupa cada categoría alimenticia en la dieta de las especies analizadas.

El principal alimento de *Astyanax jacuhiensis* fueron los Vegetales terrestres y las Macrófitas. De forma similar, la alimentación de *Schizodon nasutus* tiene una elevada cantidad de material vegetal (Macrófitas). *Parapimelodus valenciennis* posee una alimentación compuesta por Macrófitas y Zooplancton). La especie *Astyanax aff. rutilus* presenta una dieta compuesta en gran medida por Gasterópodos, Macrófitas y Artrópodos terrestres. En las especies *Leporinus striatus* y *Megaleporinus obtusidens* se observa una dieta dominada por Limnoperna. La mojarra *Piabarchus stramineus* presenta una dieta muy variada, siendo los principales componentes los Artrópodos terrestres, Coleópteros y Dípteros. En *Pachyurus bonariensis* se detecta una gran variedad de ítems alimenticios, donde predominan los dípteros, Tricópteros y Macrófitas. *Pimelodus absconditus* también presenta una alta variedad de ítems, donde destacan los Tricópteros, restos de peces y limnoperna. En cuanto a *Iheringichthys labrosus*, su dieta presenta una gran variedad de ítems alimenticios, destacándose Limnoperna, Bivalvos nativos y los Dípteros. Finalmente *Pimelodus maculatus* posee una dieta dominada por Limnoperna y Tricóptera, mientras que *Pimelodella gracilis* presenta una dieta donde predominan los Restos de pez (principalmente escamas), Limnoperna y Gasterópodos (Figura 2).



En cuanto a la estimación de la fuerza de enlace, se detectaron diferencias significativas entre la magnitud del vínculo (volumen relativo en dieta) de los diferentes ítems consumidos en 9 especies (Tabla 3). Dos de estas especies (*L. striatus* y *P. maculatus*) mostraron diferencias entre algunos de sus ítems alimenticio. Sin embargo, estas diferencias se encuentran tan cercanas al límite de significancia que la comparación pareada no fue capaz de mostrar entre que ítems existían diferencias.

Tabla 3. Resultados del test estadístico aplicado para evaluar posibles diferencias entre el volumen relativo de cada ítem en la dieta de cada especie. Se muestran además solo aquellos ítems que presentaron diferencias significativas entre ellos, clasificándolos en fuertes y débiles.

Especies que presentaron diferencias entre alguno de los componentes de su dieta (Verde), especies que muestran diferencias pero no se aprecian en la comparación (Amarillo), especies que no presentaron diferencias en su dieta (Blanco). **Ac:** Ácaros; **An:** Anélidos; **At:** Artrópodos terrestres; **Bn:** Bivalvos nativos; **Co:** Coleópteros; **Di:** Dípteros; **Ef:** Efemerópteros; **He:** Hemípteros; **L:** Limnoperna; **M:** Macrófitas; **O:** Odonatos; **Rp:** Restos de pez; **Tr:** Tricópteros; **Vt:** Vegetales terrestres; **Z:** Zooplankton.

Especie	Kruskal-Wallis	Enlace/s Fuerte/s	Enlaces/s débil/es
<i>A. jacuhiensis</i>	Chi ² =8.2, p=0.11	-	-
<i>S. nasutus</i>	Chi ² =11.1, p=0.002	M	Tr
<i>P. valenciennis</i>	Chi ² =21,53 ; p<0.0001	M,Z	Ac, He, Rp y Bn
<i>M obtusidens</i>	Chi ² =53,0 ; p<0.0001	L	Bn, Co, He, M, Rp, Tr, Vt
<i>L. striatus</i>	Chi ² = 6,3 ; p=0.01		
<i>A. aff. rutilus</i>	Chi ² =1,6 p=0.75	-	-
<i>P. stramineus</i>	Chi ² =5,6 ; p=0.2	-	-
<i>P. bonariensis</i>	Chi ² =62,8 ; p<0.0001	Di, Tr	At, Bn, Co, L, O, Rp, Vt, Z
<i>P. absconditus</i>	Chi ² =24,54 ; p<0.001	L	O, M
<i>I. labrosus</i>	Chi ² =32,32 ; p<0.0001	Di	Co, Ac, An, Co, Ep, Vt
<i>P. maculatus</i>	Chi ² =20,59 ; p<0.01		
<i>P. gracilis</i>	Chi ² =24,73 ; p<0.001	Rp	M, Ef, Tr, Z

Finalmente se utilizaron los datos de dieta de las especies para construir un clúster utilizando el algoritmo de Ward y un bootstrap de 1000 réplicas (Fig. 3). En este gráfico se puede observar como dependiendo de la composición de su dieta, las especies se distribuyen en 2 grandes grupos (A y B), que a su vez se dividen en pequeños subgrupos (ver Fig. 2 para detalles de composición dietaria). Estas dos grandes divisiones parecen separar a las especies en omnívoros con tendencia herbívora (Grupo A) y omnívoros con tendencia carnívora (Grupo B). Dentro del Grupo A encontramos dos divisiones, A1 compuesta por *A. jacuhiensis* como consumidor de vegetales terrestres y A2 con *S. nasutus* y *P. valenciennis* como consumidores vegetales acuáticos. Por otra parte, el Grupo B contiene cuatro divisiones, siendo la primera B1, en la cual encontramos a las dos bogas *M. obtusidens* y *L. striatus*, las cuales son especies con una dieta basada



mayoritariamente en *L. fortunei*. B2 está compuesto por *A. aff. rutilus* que está en una situación intermedia entre lo especialista de B1 y el alto grado de omnivoría de B4 y B5. Por otra parte en B3 encontramos a *P. stramineus* el cual consume mayoritariamente artrópodos terrestres.

Los siguientes dos subgrupos están muy relacionados entre ellos, pudiéndose diferenciar a B3 con *P. bonariensis* y *P. absconditus* por su dieta con un alto porcentaje de insectos acuáticos. Por otro lado, los integrantes de B4 (*I. labrosus*, *P. maculatus* y *P. gracilis*) tienen un gran componente de moluscos (gasterópodos y bivalvos) en su dieta.



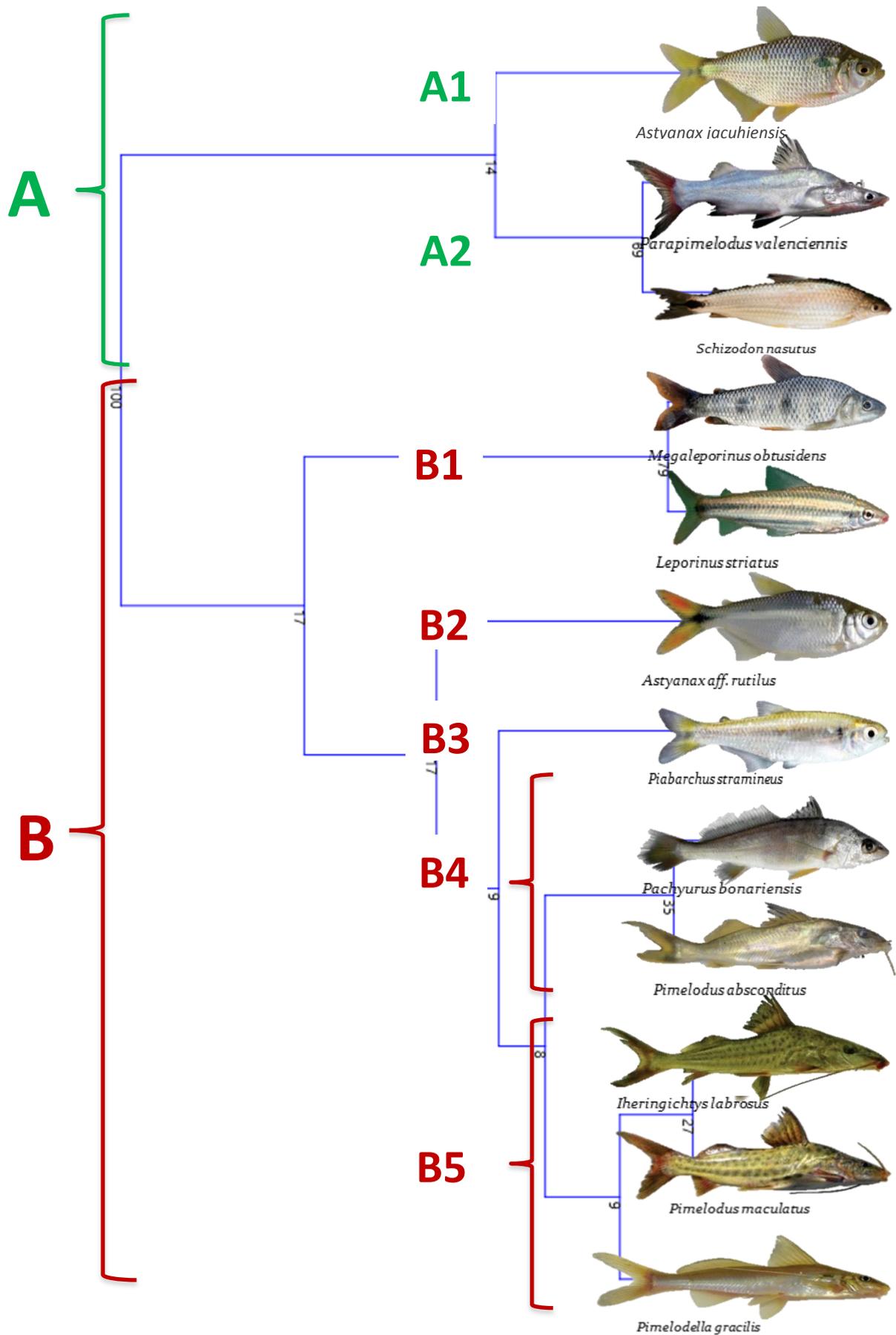


Figura 3. Clúster donde se muestran las agrupaciones que forman las especies analizadas según sus hábitos alimenticios. Se observan las dos grandes divisiones (A y B) y los subgrupos dentro de cada una de estas divisiones (A1, A2, B1, B2, B3, B4 y B5). Fotos: Giancarlo Tesitore (*Pimelodus absconditus*) y Sebastián Serra (Resto de las especies)



Índices de nicho trófico de las especies

Posición trófica

El análisis de posición trófica muestra que la mayoría de las especies se ubican alrededor del tercer nivel trófico (Fig. 4) detectándose además diferencias significativas entre varias especies (Tabla 4). Las primeras diferencias se observan entre *Pimelodella gracilis* (cuya dieta estaba constituida en gran medida por restos de peces) y un grupo constituido por *A. jacuhiensis*, *P. bonariensis*, *M. obtusidens* y *S. nasutus*.

Por otro lado tenemos a *S. Nasutus* (de dieta mayoritariamente herbívora), observándose diferencias con *A. jacuhiensis*, *I. labrosus*, *M. obtusidens*, *P. bonariensis*, *P. gracilis* y *P. maculatus*.

Otro de los resultados obtenidos en cuanto a la posición trófica media muestra a *P. gracilis* como la especie de posición más alta, mientras que *S. nasutus* se presenta como el de posición más baja.

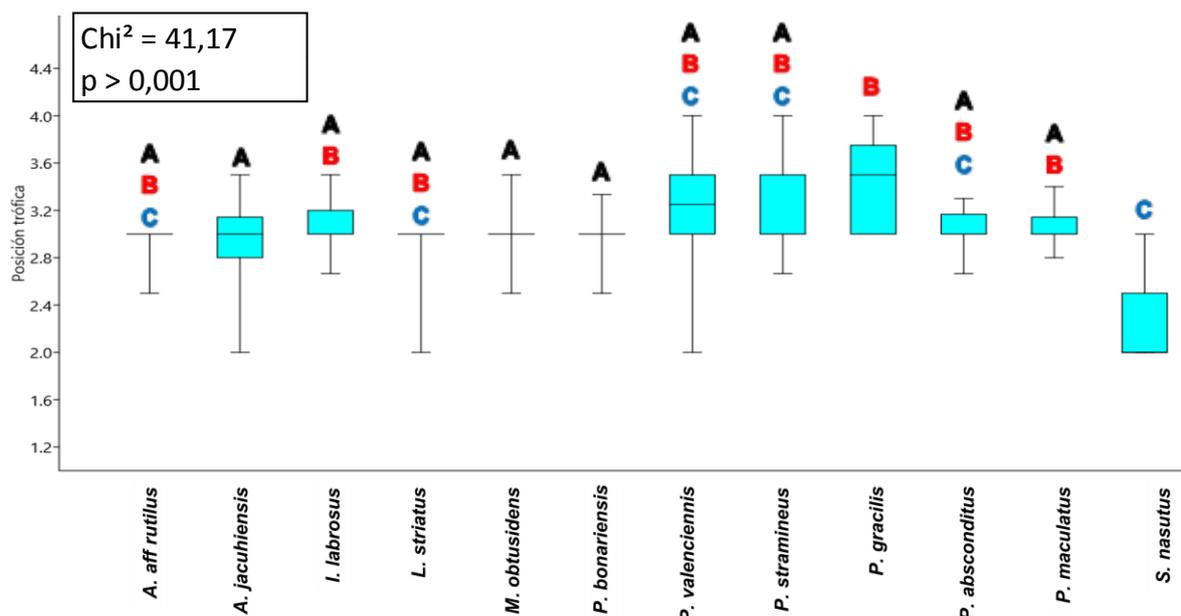


Figura 4. Posición trófica promedio por especie. Los rectángulos contienen el 50% de los individuos, señalándose con una línea la mediana. Se les otorga la misma letra (A, B o C) a aquellas especies que no muestran diferencias significativas.

Tabla 4. Comparación, pareada de Mann – Whitney con corrección de Bonferroni post hoc al test de Kruskal Wallis para la posición trófica. En amarillo se observan aquellas diferencias que presentaron significancia estadística.

	A. aff. rutilus	A. jacuhiensis	I. labrosus	L. striatus	M. obtusidens	P. bonariensis	P. valenciennis	P. stramineus	P. gracilis	P. absconditus	P. maculatus
A. aff. rutilus											
A. jacuhiensis	1										
I. labrosus	1	1									
L. striatus	1	1	1								
M. obtusidens	1	1	1	1							
P. bonariensis	1	1	1	1	1						
P. valenciennis	1	1	1	1	0,9201	1					
P. stramineus	1	1	1	1	1	1	1				
P. gracilis	0,2913	0,02978	0,1094	1	0,0007982	0,006267	1	1			
P. absconditus	1	1	1	1	1	1	1	1	0,4172		
P. maculatus	1	1	1	1	1	1	1	1	0,5986	1	
S. nasutus	0,5647	0,01649	0,007749	0,6196	0,00514	0,006239	0,05079	0,1923	0,006874	0,08952	0,03596



Índice de generalismo

Todas las especies analizadas poseen un índice de generalismo similar (Tabla 5), destacándose una diferencia significativa entre *I. labrosus* y las dos especies de boga (*M. obtusidens* y *L. striatus*) (Fig. 5).

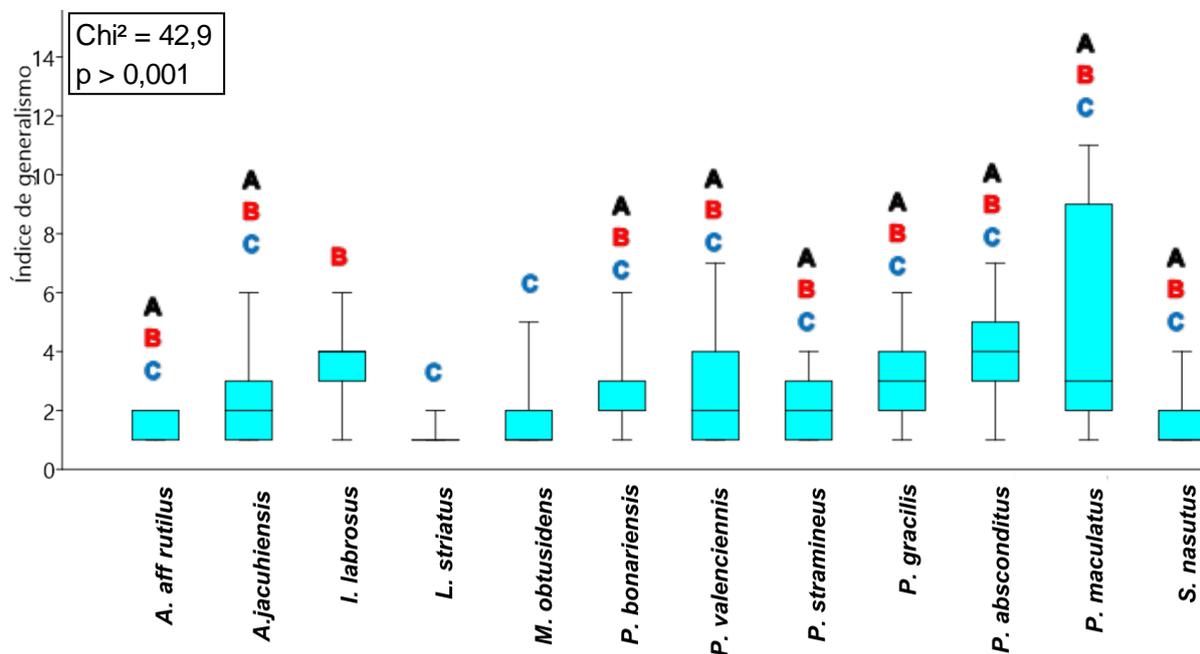


Figura 5. Índice de generalismo de las especies. Los rectángulos contienen el 50% de los individuos, señalándose con una línea la mediana. Se les otorga la misma letra (A, B o C) a aquellas especies que no muestran diferencias significativas.

Tabla 5. Comparación pareada de Mann – Whitney con corrección de Bonferroni post hoc al test de Kruskal Wallis para el índice de generalismo. En amarillo se observan aquellas relaciones que presentaron significancia estadística.

	A. aff. rutilus	A. jacuhiensis	I. labrosus	L. striatus	M. obtusidens	P. bonariensis	P. valenciensis	P. stramineus	P. gracilis	P. absconditus	P. maculatus
A. aff. rutilus	1										
A. jacuhiensis	1	1									
I. labrosus	0,07989	1	1								
L. striatus	1	1	0,01266	1							
M. obtusidens	1	1	0,000388	1	1						
P. bonariensis	1	1	0,27	0,1195	0,1274	1					
P. valenciensis	1	1	0,6555	0,9087	1	1	1				
P. stramineus	1	1	1	1	1	1	1	1			
P. gracilis	1	1	1	0,3249	0,3647	1	1	1	1		
P. absconditus	1	1	1	0,4103	0,1404	1	1	1	1	1	
P. maculatus	1	1	1	0,3123	0,1281	1	1	1	1	1	1
S. nasutus	1	1	0,06651	1	1	0,9796	1	1	1	1	0,8863
											0,6868



Índice de omnivoría

Ninguna de las especies presentó una diferencia significativa en su omnivoría (Tabla 6, Figura 6). No fue posible incluir en este análisis a *L. striatus* ya que el índice de omnivoría toma en cuenta la desviación estándar de la posición trófica, teniendo todos los especímenes de esta especie una desviación de 0.

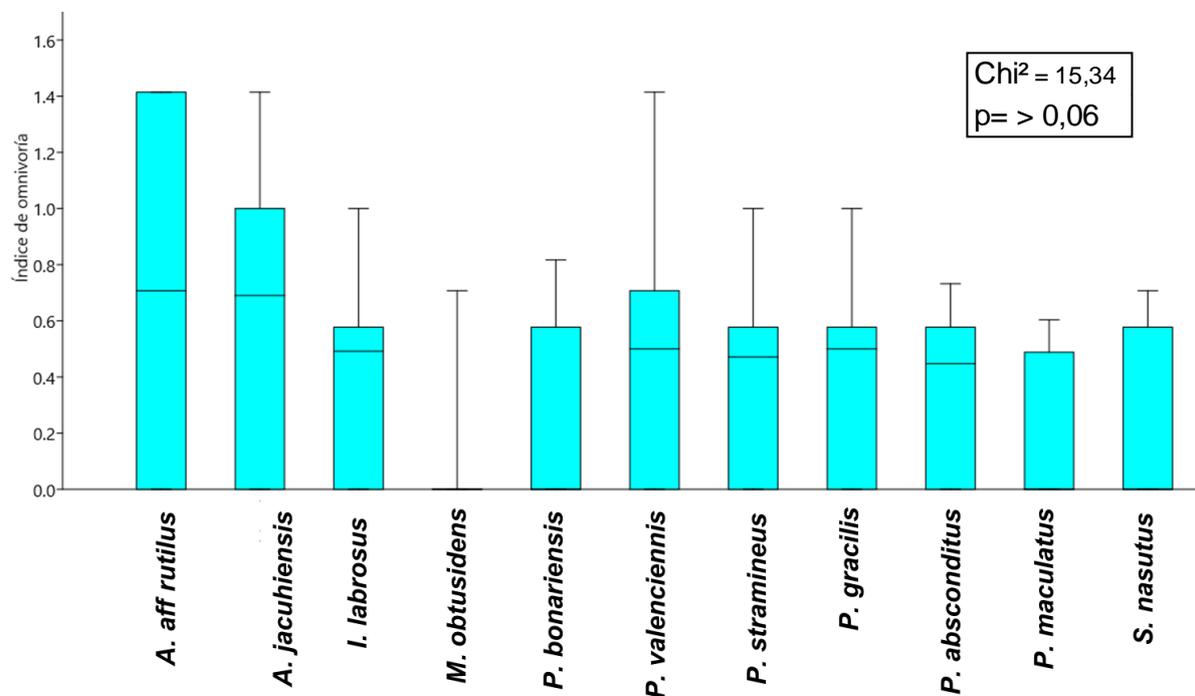


Figura 6. Boxplot del índice de omnivoría especies. Los rectángulos contienen el 50% de los individuos, señalándose con una línea la mediana

Tabla 6. Comparación pareada de Mann – Whitney con corrección de Bonferroni post hoc al test de Kruskal Wallis para el índice de omnivoría.

	<i>A. aff. rutilus</i>	<i>A. jacuhiensis</i>	<i>I. labrosus</i>	<i>M. obtusidens</i>	<i>P. bonariensis</i>	<i>P. valenciennis</i>	<i>P. stramineus</i>	<i>P. gracilis</i>	<i>P. absconditus</i>	<i>P. maculatus</i>
<i>A. aff. rutilus</i>										
<i>A. jacuhiensis</i>	1									
<i>I. labrosus</i>	1	1								
<i>M. obtusidens</i>	1	0,216	1							
<i>P. bonariensis</i>	1	1	1	1						
<i>P. valenciennis</i>	1	1	1	0,5072	1					
<i>P. stramineus</i>	1	1	1	1	1	1				
<i>P. gracilis</i>	1	1	1	0,7147	1	1	1			
<i>P. absconditus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1		
<i>P. maculatus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>S. nasutus</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1



Solapamiento de nicho

En cuanto al solapamiento de nicho calculado con el índice de Schoener se evidencian solapamientos bajos a medios entre la dieta de la mayoría de las especies. Sin embargo se destaca un solapamiento alto entre *P. absconditus* e *I. labrosus* (Tabla 7).

Tabla 7. Resultados del índice de solapamiento de Schoener con valores que van del 0 (no hay solapamiento) al 1 (solapamiento total). Se observan comparaciones cuyo solapamiento es: bajo (Blanco), solapamiento medio (Amarillo) y solapamiento alto (Rojo).

	<i>A. aff. rutilus</i>	<i>P. stramineus</i>	<i>I. labrosus</i>	<i>M. obtusidens</i>	<i>P. bonariensis</i>	<i>P. valenciennis</i>	<i>P. gracilis</i>	<i>P. absconditus</i>
<i>A. aff. rutilus</i>								
<i>P. stramineus</i>	0,21							
<i>I. labrosus</i>	0,24	0,44						
<i>M. obtusidens</i>	0,08	0,06	0,38					
<i>P. bonariensis</i>	0,24	0,37	0,51	0,15				
<i>P. valenciennis</i>	0,20	0,28	0,48	0,12	0,28			
<i>P. gracilis</i>	0,18	0,22	0,53	0,39	0,33	0,30		
<i>P. absconditus</i>	0,10	0,21	0,62	0,40	0,52	0,19	0,57	
<i>P. maculatus</i>	0,16	0,52	0,56	0,09	0,53	0,24	0,37	0,45

El análisis PERMANOVA de las dietas muestra diferencias significativas entre la composición de la dieta de *M. obtusidens* y el resto de los individuos analizados (Tabla 8). Además se presenta una diferencia entre las dietas de *P. stramineus* con las de *P. gracilis* y *P. absconditus*, así como la dieta de este último con *A. aff. rutilus*.

Tabla 8. Resultados del análisis PERMANOVA donde se señalan con amarillo las comparaciones que presentaron una diferencia significativa en la dieta.

	<i>A. aff. rutilus</i>	<i>P. stramineus</i>	<i>I. labrosus</i>	<i>M. obtusidens</i>	<i>P. bonariensis</i>	<i>P. valenciennis</i>	<i>P. gracilis</i>	<i>P. absconditus</i>
<i>A. aff. rutilus</i>								
<i>P. stramineus</i>	1							
<i>I. labrosus</i>	0,324	0,9						
<i>M. obtusidens</i>	0,018	0,0036	0,0072					
<i>P. bonariensis</i>	0,9972	0,6948	1	0,0108				
<i>P. valenciennis</i>	1	1	1	0,0036	0,846			
<i>P. gracilis</i>	0,1116	0,0072	1	0,0144	0,1188	0,0756		
<i>P. absconditus</i>	0,0432	0,0036	1	0,018	1	0,1224	1	
<i>P. maculatus</i>	1	1	1	0,0252	1	1	1	1



Discusión

La información encontrada parece apoyar la hipótesis 1, ya que existen diferencias en la posición trófica media y el índice de omnivoría de las especies analizadas, no observándose diferencias en el índice de generalismo.

En cuanto a la hipótesis 2, parece existir una separación entre los nichos tróficos de la mayoría de las especies, sin embargo, se detectó un alto grado de solapamiento entre las especies *I. labrosus* y *P. maculatus*, por lo que esta hipótesis queda refutada.

Al comparar las dietas analizadas con descripciones llevadas a cabo en trabajos anteriores es posible diferenciar tres grupos de especies. El primero de ellos está compuesto por especies cuya dieta natural ha sido alterada, ya que incorporaron una especie exótica invasora como lo es el mejillón dorado *Limnoperna fortunei*. Dentro de este grupo, ambas especies de boga (*L. striatus* y *M. obtusidens*) pasaron de una dieta altamente herbívora (Ringuelet, Aramburu & Alonso, 1967; Balassa *et al.*, 2004) a una dieta donde el bivalvo invasor tiene un papel preponderante. La gran abundancia de mejillón sumada al alto valor nutricional del bivalvo frente al material vegetal posiblemente favoreció una especialización de estas especies, generando un aumento en su posición trófica y una disminución en su índice de generalismo.

Dentro de las especies que consumen al mejillón dorado en una proporción menor que las dos especies de boga, encontramos a los bagres del género *Pimelodus* y al bagre trompudo (*I. labrosus*). Estudios previos muestran a *P. maculatus* como un gran generalista que consumía principalmente larvas de dípteros y coleópteros (Lima-Junior & Goitein, 2003; Lima-Júnior & Goitein, 2004). Sin embargo en el presente estudio se observa un alto grado de generalismo sin destacarse ningún ítem dominante sobre el resto, teniendo en este caso los dípteros y coleópteros una proporción muy baja. Otra diferencia con respecto a los antecedentes es la aparición de *Limnoperna* en una proporción de aproximadamente el 20% de la dieta. A pesar de la disminución en el consumo de los dípteros y coleópteros en conjunto con la aparición de *L. fortunei*, no es posible asumir que exista una relación entre las proporciones descritas para estos ítems.

En el caso de *P. absconditus* no existen antecedentes sobre su dieta por lo que no podemos estimar los efectos de la aparición del mejillón dorado. A pesar de esto vale destacar que el ítem *L. fortunei* aparece como un link importante en la dieta de esta especie.



Con respecto a *I. labrosus*, los datos sobre su dieta señalan una alimentación con gran influencia de dípteros y bivalvos (Masdeu *et al.*, 2011). Estos datos son muy similares a los obtenidos en el presente trabajo, siendo ambos posteriores a la invasión del mejillón dorado, lo que imposibilita observar el impacto de este bivalvo en el comportamiento trófico de la especie.

En segundo lugar encontramos a tres especies que también presentan diferencias en su dieta con respecto a la bibliografía para la región, pero siendo estas diferencias independientes de la invasión del mejillón dorado. En este sentido está *A. aff. rutilus* la cual fue reportada como consumidora de material alóctono, principalmente insectos y plantas (Vilella, Becker & Hartz, 2002; García *et al.*, 2012). A los datos ya existentes se agregan los obtenidos en el presente trabajo, agregándose una importante proporción de gasterópodos a la dieta de la especie. La otra especie perteneciente a este grupo es *P. gracilis*, la cual había sido reportada como consumidora de insectos acuáticos (Oliveros, 1980). Sin embargo los individuos analizados mostraron una cantidad muy importante de restos de peces, en su mayoría en forma de escamas. Finalmente dentro de este grupo también está *P. bonariensis* cuya dieta estaba descrita como muy generalista, dominada por larvas de dípteros y ephemerópteros (Fugi *et al.*, 2007). En este caso se observó una dieta similar intercambiando los ephemerópteros por trichópteros, siendo estos últimos un ítem importante en la dieta de la especie en el Río Uruguay bajo.

El tercer grupo está compuesto por aquellas especies cuyas dietas fueron muy similares a las reportadas en otras zonas geográficas. Aunque en estas zonas existe diferencia en el ítem *L. fortunei* debido a que las descripciones de dieta encontradas son previas a la invasión de este bivalvo al Río Uruguay. Una de las especies cuyos hábitos alimenticios se mostró igual a la reportada previamente fue *S. nasutus*. Esta especie tiene un comportamiento trófico principalmente herbívoro, dominando el ítem macrófitas (Villares Junior, Gomiero & Goitein, 2011). Otra de estas especies es *P. stramineus* la cual posee una dieta similar a la expresada en trabajos anteriores, siendo importante en esta los insectos terrestres (da Silva *et al.*, 2017). Finalmente encontramos a *P. valenciennis*, el cual se describe como planctívoro, mostrándose el zooplancton como un ítem dominante (Ringuelet, Aramburu & Alonso, 1967).



En la agrupación trófica generada con la información de dieta se divide a las especies en dos grandes grupos, los omnívoros con tendencia herbívora (*A. Jacuhiensis*, *S. nasutus* y *P. valenciennis*) y el resto siendo los omnívoros con tendencia carnívora. El consumo del mejillón dorado a su vez tiene un importante rol en agrupar especies dentro de los omnívoros con tendencia más carnívora, por ejemplo agrupando las bogas como un sub-grupo claramente identificado, siendo un claro determinante de la estructura trófica de este ensamble. Estas especies podrían haberse visto favorecidas por la reciente invasión del mejillón dorado (García & Protogino, 2005; Sylvester, Boltovskoy & Cataldo, 2007), el cual representa un alimento de mejor calidad que los de la dieta pre-invasión. La gran especialización en estas especies podría deberse a ciertas características morfológicas como dientes incisivos y faríngeos que les significan una gran ventaja al manejo de este alimento y promovieron una rápida adaptación a la invasión de *Limnoperna fortunei* (González- Bergonzoni et al in prep)

A pesar de las pequeñas especializaciones observadas, todas las especies mostraron un índice de generalismo amplio. Posiblemente esto se deba a que un mayor número de enlaces tróficos favorece la estabilidad.

Por otro lado todas las especies analizadas se alimentan de ítems provenientes de 3 niveles tróficos, lo que genera que sus índices de omnivoría sean muy similares. En cuanto a la posición trófica se observa que la mayoría de las especies ronda entre la posición 2 y 3, siendo *S. nasutus* el de menor posición trófica y *P. gracilis* el de mayor posición. Esto se explica ya que *S. nasutus* es principalmente herbívoro, alimentándose de un sólo tipo de material vegetal (Macrófitas), bajando su posición trófica. En el otro extremo encontramos a *P. gracilis* debido a su gran consumo de material animal proveniente de otros peces. Aunque otras especies también consumieron restos de peces (en su mayoría escamas), la diferencia de volumen consumido por *Pimelodella* en comparación a otros peces hace pensar en una alta especialización de la especie en el consumo de escamas. Esto podría deberse a una estrategia carroñera por parte de esta especie ya que no se observan características morfológicas como dientes u otros órganos que posibiliten depredar a otros peces. Este tipo de especializaciones es observado en otros peces que si son consumidores de escamas como en algunas especies del género *Roeboides* (Sazima & Machado, 1982).

Otra posibilidad es que el comportamiento de esta especie este siendo modificado cerca de las redes con las que se obtienen las muestras. Existe la posibilidad de que los individuos estuvieran alimentándose de las escamas perdidas por los peces que ya habían sido capturados, siendo atrapados luego por estas redes.



La gran cantidad de grupos identificados responde a una co-evolución de las especies dentro del ecosistema, siendo muchas veces limitada la riqueza de especies por la cantidad de nichos disponibles (Wilson, Gitay & Agnew, 1987). En este tiempo es probable que las especies se hayan especializado debido a la fuerza de competencia, posibilitando una distribución de los nichos disponibles, dando probablemente como resultado una superposición baja o media entre la mayoría de las especies analizadas (Mason *et al.*, 2008).

De las interacciones de solapamiento detectadas muchas fueron caracterizadas como bajas (menores a 0.6) dándose un solapamiento medio - alto entre aquellas especies cuya relación filogenética o morfológica es más cercana (da Silva *et al.*, 2017). Esto ocurre durante el proceso evolutivo ya que las especies se dispersan, especializan y se adaptan a la zona que colonizaron, lográndose a veces estrategias similares por parte de diferentes especies (Wiens *et al.*, 2010; Wang *et al.*, 2015). Como un ejemplo claro tenemos a los peces del orden Siluriformes (*I. labrosus*, *P. gracilis* y *Pimelodus spp.*) y Perciformes (*P. bonariensis*), siendo de hábito bentónico y frecuente co-ocurrencia, teniendo ambos una boca inferior y presentando similares dietas (conformando el grupos B4 y B5 en el agrupamiento) , lo que se ve reflejado en sus índices de solapamiento medio.

En la mayoría de los casos el solapamiento de nicho calculado con el índice de Schoener arroja valores de bajos a medios entre la dieta de la mayoría de las especies. Por lo tanto y a modo general la hipótesis 3 que postula un alto solapamiento de nicho entre las especies no se ha comprobado, ya que solo en uno de los casos el índice llegó al mínimo de significancia planteado (Valor de índice significativo= 0.6).

Es posible que al tener un índice de generalismo muy amplio y similar en general, se puedan generar problemas en la coexistencia de las especies analizadas. Estos posibles problemas relacionados a la competencia por el alimento parecen solucionarse si observamos que a pesar de esto no todas las especies se comportan tróficamente igual. Aunque todas tienen un grado similar de generalismo, existen varias especies cuya dieta posee un ítem con una significancia mayor a la de los demás, agrupándose en varios sub-grupos tróficos y existiendo generalmente solapamientos de nicho bajos y medios. Podemos por lo tanto considerar que hay cierto grado de especialización de algunas especies que probablemente facilita la coexistencia de los peces que componen el ecosistema (Wilson & Yoshimura, 1994; Abrams, 2006). A su vez, el hecho de continuar siendo generalistas a pesar de las



pequeñas especializaciones permite aumentar la cantidad de interacciones tróficas. Muy pocas de estas interacciones resultan ser fuertes en comparación a las demás, lo que brinda más estabilidad ante cambios en el ambiente (McCann, Hastings & Huxel). Por otra parte, el ser generalistas puede darle a estas especies ventajas a la hora de colonizar nuevos sitios, ya sea durante su historia evolutiva o en la aparición de nuevos ambientes por fragmentación de los ya existentes, 1998; Marvier, Kareiva & Neubert, 2004)

Conclusiones

Se logró describir por primera vez la dieta de once especies de peces omnívoros para la zona del Río Uruguay bajo, además se refuerza la información obtenida en trabajos anteriores sobre *I. labrosus*. De estas dietas se destacan la de *P. absconditus* y *A. jacuhiensis* por ser la primera vez que son descritas a nivel global (al menos en nuestro conocimiento). El análisis de estas dietas sugiere la existencia de grupos caracterizados por el uso del hábitat y sus recursos. En estas agrupaciones se observa como las especies se distribuyen los microambientes existentes en el ecosistema (niveles de la columna de agua) y los recursos alimenticios que los componen.

Esta distribución da como resultado cierto grado de especialización que evita la aparición de una alta superposición entre los nichos de las especies analizadas, favoreciendo la coexistencia.

A pesar de estas especializaciones, la comunidad de peces omnívoros presenta un grado de generalismo amplio, lo que podría volver a este ecosistema más flexible ante perturbaciones al poseer cada especie varias interacciones alimenticias débiles.

Los invertebrados y el material vegetal parecen tener un rol muy importante en la dieta de las especies omnívoras, generando que el grupo se mantuviera generalmente en una posición trófica cercana a 3.

Considerando que la modificación del ambiente (como por ejemplo disminución de la calidad del agua) genera cambios en la disponibilidad de recursos alimenticios, el conocimiento de las relaciones tróficas nos puede ser muy útil a la hora de realizar políticas de conservación o manejo pesquero. Esto se debe a que los cambios antes mencionados se verán reflejados en los hábitos alimenticios y por lo tanto en las abundancias de los peces (Karr, 1981)



Perspectivas

Los resultados de este trabajo pueden servir como base para futuros estudios donde se analice la importancia de los omnívoros en la estabilidad del ecosistema.

A través de la obtención de datos relacionados a la disponibilidad de alimento podrían realizarse estudios sobre la selectividad del alimento por parte de los peces. Enfrentar esta información a la obtenida en el presente trabajo puede brindar datos importantes para un mejor entendimiento de las relaciones tróficas de estas especies.

Por otro lado, resulta interesante analizar si existe variabilidad estacional o espacial que expliquen las dietas observadas en este estudio. Muchos de los casos citados como antecedentes fueron realizados sin focalizar la influencia estacional y en ecosistemas acuáticos similares al Río Uruguay bajo.

En este sentido se están llevando a cabo trabajos similares a este en el marco de un proyecto CSIC para el Río Uruguay medio y alto lo que nos permitirá comprender mejor el funcionamiento de este ecosistema.

Una de las dificultades enfrentadas en este estudio fue el bajo número de individuos capturados para ciertas especies. Por lo tanto aumentar el número de aquellas especies con baja frecuencia de captura podrían reforzar los resultados obtenidos.

Referencias

Abrams, P. A. (2006) 'Adaptive change in the resource-exploitation traits of a generalist consumer: the evolution and coexistence of generalists and specialists', *The Society for the study of Evolution*, 60(3), pp. 427–439. doi: 10.1554/05-443.1.

Agostinho, C. S., Marques, E. E., Oliveira, R. J. De and Braz, P. S. (2009) 'Feeding ecology of *Pterodoras granulosus* (Siluriformes, Doradidae) in the Lajeado Reservoir, Tocantins, Brazil', *Iheringia. Série Zoologia*, 99(3), pp. 301–306. doi: 10.1590/S0073-47212009000300012.

Albert, J. S. & Reis, R. E. (2011) *Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes*. Edited by J. Albert. Cambridge: University of California Press. doi: 10.1525/california/9780520268685.001.0001.

Balassa, G. C., Fugi, R., Hahn, N. S. & Galina, A. B. (2004) 'Dieta de espécies de Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil', *Iheringia. Série Zoologia*, 94(1), pp. 77–82. doi: 10.1590/S0073-47212004000100014.

Bascompte, J., Melián, C. J. & Sala, E. (2005) 'Interaction strength combinations and



the overfishing', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(15), pp. 5443–5447. doi: 10.1073/pnas.0501562102.

Beckerman, A. P., Petchey, O. L. & Warren, P. H. (2006) 'Foraging biology predicts food web complexity', 103(37).

Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. & Hodgson, J. R. (1985) 'Cascading trophic interactions and lake productivity', *BioScience*, 35(10), pp. 634–639. doi: 10.2307/1309989.

Cohen, J. E., Jonsson, T. & Carpenter, S. R. (2003) 'Ecological community description using the food web, species abundance, and body size.', *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 100(4), pp. 1781–6. doi: 10.1073/pnas.232715699.

D'Anatro, A., Vidal, N., González-Bergonzoni, I., Mello, F. T. De, Tana, J. & Naya, D. E. (2013) 'Geographic and seasonal variation analysis of digestive morphology in the catfish *Iheringichthys labrosus* along lower Río Uruguay', *Open Access Animal Physiology*, 5, pp. 9–13. Available at: http://www.researchgate.net/publication/255805877_Geographic_and_seasonal_variation_analysis_of_digestive_morphology_in_the_catfish_Iheringichthys_labrosus_along_lower_Ro_Uruguay/file/e0b49520b646a7cc55.pdf.

Ehler, L. E. (1996) 'Food Webs', in Polis, G. A. & Winemiller, K. O. (eds) *Food webs: Integration of Patterns & Dynamics*. Boston, MA: Springer US, p. 472. doi: 10.1007/978-1-4615-7007-3.

Elton, C. (1927) *Animal Ecology, Zoology*. University of Chicago Press. doi: 10.1098/rstb.2010.0107.

Emmerson, M. & Yearsley, J. M. (2004) 'Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties', *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences*, 271(1537), pp. 397–405. doi: 10.1098/rspb.2003.2592.

Fagan, W. F. (1997) 'Omnivory as a stabilizing feature of natural communities.', *The American naturalist*, pp. 554–67. doi: 10.1086/286081.

Ferriz, R. A. & López, G. R. (1998) 'Dieta De *Lycengraulis Olidus* (Günther , 1874) (Pisces : Engraulidae) En El Río Uruguay Inferior', 12(1), pp. 69–71.

Flecker, A. S. & Taylor, B. W. (2004) 'Tropical Fishes as Biological Bulldozers : Density Effects on Resource Heterogeneity and Species Diversity', *Ecology*, 85(8), pp. 2267–2278.

Flecker, A. S. & Townsend, C. R. (1994) 'Community-wide consequences of trout introduction in New Zealand streams', *Ecological Applications*, 4(4), pp. 798–807. doi: 10.2307/1942009.

Fugi, R., Hahn, N. S., Novakowski, G. C. & Balassa, G. C. (2007) 'Ecologia alimentar da corvina, *Pachyurus bonariensis* (Perciformes, Sciaenidae) em duas baías do Pantanal, Mato Grosso, Brasil', *Iheringia. Série Zoologia*, 97(3), pp. 343–347. doi: 10.1590/S0073-47212007000300020.

García, I. D., Paracampo, A., Maroñas, M. & Bonetto, C. (2012) 'Efecto del uso del suelo sobre la dieta de *astyanax rutilus* en tres arroyos pampeanos', 7° Congreso de Medio Ambiente, p. 12.

Garcia, M. L. & Protogino, L. C. (2005) 'Invasive freshwater molluscs are consumed by native fishes in South America', *Journal of Applied Ichthyology*, 21(1), pp. 34–38.



doi: 10.1111/j.1439-0426.2004.00570.x.

Gelós, M., Teixeira-de Mello, F., Goyenola, G., Iglesias, C., Fosalba, C., García-Rodríguez, F., Pacheco, J. P., García, S. & Meerhoff, M. (2010) 'Seasonal and diel changes in fish activity and potential cascading effects in subtropical shallow lakes with different water transparency', *Hydrobiologia*, 646(1), pp. 173–185. doi: 10.1007/s10750-010-0170-6.

Gilinsky, E. (1984) 'The Role of Fish Predation and Spatial Heterogeneity in Determining Benthic Community Structure', *The Ecological Society of America*, 65(2), pp. 455–468. Available at: <http://www.jstor.org/stable/1941408%5Cnpapers2://publication/uuid/0A26D30C-8228-4DF5-9DB3-A45DBDF00ABC>.

González-Bergonzoni, I., D'Anatro, A., Stebniki, S., Vidal, N. & Teixeira de Mello, F. (2014) *Comunidad de Peces del Río Uruguay, Monitoreo en la zona receptora de efluentes de la planta de pasta de celulosa UPM S.A.*

González-Bergonzoni, I., D'Anatro, A., Stebniki, S., Vidal, N. & Teixeira de Mello, F. (2016) *Estructura comunitaria y diversidad de peces en el Río Uruguay Monitoreo en la zona receptora de efluentes de la planta de pasta de celulosa UPM S.A. Abril 2016.*

González-Bergonzoni, I., Meerhoff, M., Davidson, T. A., Teixeira-de Mello, F., Baattrup-Pedersen, A. & Jeppesen, E. (2012) 'Meta-analysis Shows a Consistent and Strong Latitudinal Pattern in Fish Omnivory Across Ecosystems', *Ecosystems*. Springer-Verlag, 15(3), pp. 492–503. doi: 10.1007/s10021-012-9524-4.

González-Bergonzoni, I., Teixeira de Mello, F., Vidal, N., D'Anatro, A. & Masdeu, M. (2010) 'Reappearance and diet of juvenile armado catfish (*Pseudorasbora parva*) in lower Uruguay River, (Rio Negro, Uruguay)', *Bol. Soc. Zool. Uruguay*, 19, pp. 42–46.

Hyslop, E. J. (1980) 'Stomach contents analysis: a review of methods and their application', *Journal of Fish Biology*, 17, pp. 411–429. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x.

Iglesias, C., Meerhoff, M., Johansson, L. S., González-Bergonzoni, I., Mazzeo, N., Pacheco, J. P., Mello, F. T. de, Goyenola, G., Lauridsen, T. L., Sondergaard, M., Davidson, T. A. & Jeppesen, E. (2017) 'Stable isotope analysis confirms substantial differences between subtropical and temperate shallow lake food webs', *Hydrobiologia*, 784(1), pp. 111–123. doi: 10.1007/s10750-016-2861-0.

Jeppesen, E., Sondergaard, M., Jensen, J.P., Mortensen, E., Hansen, A., Jørgensen, T. (1998) 'Cascading trophic interactions from fish to bacteria and nutrients after reduced sewage loading: an 18 – year study of a shallow hypertrophic lake', *Ecosystems*, 1, pp. 250-267.

Karr, J. M. (1981) 'Assessment of biotic integrity using fish communities', *Fisheries*, 6 (6), pp. 21-27

Koshino, Y., Kudo, H. & Kaeriyama, M. (2013) 'Stable isotope evidence indicates the incorporation into Japanese catchments of marine-derived nutrients transported by spawning Pacific Salmon', *Freshwater Biology*, 58(9), pp. 1864–1877. doi: 10.1111/fwb.12175.

Langton, R. W. (1982) 'Diet overlap between Atlantic cod, *Gadus morhua*, silver hake, *Merluccius bilinearis*, and fifteen other northwest Atlantic finfish', *Fishery Bulletin*, 80(4), pp. 745–759.



- Lazzaro, X., Lacroix, G., Gauzens, B., Gignoux, J. & Legendre, S. (2009) 'Predator foraging behaviour drives food-web topological structure', *Journal of Animal Ecology*, 78(6), pp. 1307–1317. doi: 10.1111/j.1365-2656.2009.01588.x.
- Lima-Junior, S. E. & Goitein, R. (2003) 'Ontogenetic diet shifts of a Neotropical catfish, *Pimelodus maculatus* (Siluriformes, Pimeodidae): An ecomorphological approach', *Environmental Biology of Fishes*, 68(1), pp. 73–79. doi: 10.1023/A:1026079011647.
- Lima-Júnior, S. E. & Goitein, R. (2004) 'Diet and feeding activity of *Pimelodus maculatus* (Osteichthyes, Pimelodidae) in the Piracicaba river (state of São Paulo, Brazil) – the effect of seasonality', *Boletim do Instituto de Pesca*, 30(2), pp. 135–140.
- Lindenman, R. L. (1942) 'The trophic dynamics aspects of ecology', *Ecology*, 23(4), pp. 399–417.
- MacArthur, R. (1955) 'Fluctuations of animal populations and a measure of community stability', *Ecology*, 36(3), pp. 533–536.
- Marvier, M., Kareiva, P. & Neubert, M. G. (2004) 'Habitat Destruction, Fragmentation, and Disturbance Promote Invasion by Habitat Generalists in a Multispecies Metapopulation', *Risk Analysis*, 24(4), pp. 869–878. doi: 10.1111/j.0272-4332.2004.00485.x.
- Masdeu, M., Mello, F. T. de, Loureiro, M. & Arim, M. (2011) 'Feeding habits and morphometry of *Iheringichthys labrosus* (Lütken, 1874) in the Uruguay River (Uruguay)', *Neotropical Ichthyology*, 9(3), pp. 657–664. doi: 10.1590/S1679-62252011005000034.
- Mason, N. W. H., Irz, P., Lanoiselée, C., Mouillot, D. & Argillier, C. (2008) 'Evidence that niche specialization explains species-energy relationships in lake fish communities', *Journal of Animal Ecology*, 77(2), pp. 285–296. doi: 10.1111/j.1365-2656.2007.01350.x.
- Matthews, W. J. & Hill, L. G. (1980) 'Habitat Partitioning in the Fish Community of a Southwestern River', *THE SOUTHWESTERN NATURALIS*, 25(1), pp. 51–66.
- McCann, K., Hastings, A. & Huxel, G. R. (1998) 'Weak trophic interactions and the balance of nature', *Nature*, 395(6704), pp. 794–798. doi: 10.1038/27427.
- McIntosh, A. R. & Townsend, C. R. (1996) 'Interactions between fish, grazing invertebrates and algae in a New Zealand stream: a trophic cascade mediated by fish-induced changes to grazer behaviour?', *Oecologia*, 108(1), pp. 174–181. doi: 10.1007/BF00333229.
- Meerhoff, M., Clemente, J. M., de Mello, F. T., Iglesias, C., Pedersen, A. R. & Jeppesen, E. (2007) 'Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes?', *Global Change Biology*, 13(9), pp. 1888–1897. doi: 10.1111/j.1365-2486.2007.01408.x.
- Oliveros, O. (1980) 'Campaña limnológica "Keratella I" en el Rio Paraná Medio: Aspectos tróficos de los peces de ambientes leníticos', *Ecología*, 4, pp. 115–126.
- Paine, R. T. (1980) 'Food webs: linkage, interaction strength and community infrastructure', *Journal of Animal Ecology*, 49, pp. 667–685.
- Pimm, S. L. (1982) *Food Webs, Population and community biology*. doi: 10.1007/978-94-009-5925-5.



- Polis, G. A. & Winemiller, K. O. (1996) 'Food webs: integration of patterns and dynamics', *Polis, G. A. And K. O. Winemiller (Ed.). Food Webs: Integration Of Patterns And Dynamics. Xiv+472p. Chapman And Hall, Inc.: New York, New York, Usa; London, England, Uk., p. XIV+472P. doi: 10.1353/aph.2013.0001.*
- Pringle, C. M. & Hamazaki, T. (1998) 'The Role of Omnivory in a Neotropical Stream : Separating Diurnal and Nocturnal Effects', *Ecology*, 79(1), pp. 269–280.
- Ramella, M. S., Kroth, M. A., Meurer, S., Nuñez, A. P. D. O., Zaniboni Filho, E. & Arisi, A. C. M. (2006) 'Genetic variability in four fish species (*Pimelodus maculatus*, *Prochilodus lineatus*, *Salminus brasiliensis* and *Steindachneridion scripta*) from Uruguay River Basin', *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 49(4), pp. 589–598. doi: 10.1590/S1516-89132006000500008.
- Ringuelet, R. a, Aramburu, R. H. & Alonso, A. (1967) *Los peces argentinos de agua dulce, Comisión de investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires.*
- Sazima, I. & Machado, F. A. (1983) 'Hábitos e comportamento de *Roeboides prognathus*, um peixe lepidófago (Osteichthyes, Characoidei)', *Boletim de Zoologia*, 7(7), p. 37. doi: 10.11606/issn.2526-3358.bolzoo.1983.122032.
- Schoener, T. W. (1970) 'Nonsynchronous Spatial Overlap of Lizards in Patchy Habitats', *Ecology*, 51(3), pp. 408–418.
- Schoenly, K. G., Cohen, J. E., Heong, K. L., Arida, G. S., Barrion, A. T. and Litsinger, J. A. (1996) 'Quantifying the Impact of Insecticides on Food Web Structure of Rice Arthropod Populations in a Philippine Farmer' s Irrigated Field: A Case Study', in Polis, G. A. and Winemiller, K. O. (eds) *Food webs: Integration of Patterns & Dynamics*. Boston, MA: Springer US, p. 472. doi: 10.1007/978-1-4615-7007-3.
- Serra, S., Bessonart, J., Mello, F. T. De, Duarte, A., Malabarba, L. and Loureiro, M. (2014) *Peces del río Negro*. MGAP-DINARA. Available at: http://www.mgap.gub.uy/sites/default/files/multimedia/1963_Guia_de_Peces_de_Rio_Negro.pdf (Accessed: 18 April 2017).
- da Silva, J. C., Gubiani, É. A., Neves, M. P. & Delariva, R. L. (2017) 'Coexisting small fish species in lotic neotropical environments: evidence of trophic niche differentiation', *Aquatic Ecology*, 51(2), pp. 275–288. doi: 10.1007/s10452-017-9616-5.
- Sylvester, F., Boltovskoy, D. & Cataldo, D. H. (2007) 'Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: Predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the lower Paraná river, South America', *Austral Ecology*, 32(4), pp. 403–415. doi: 10.1111/j.1442-9993.2007.01707.x.
- Teixeira de Mello, F., Gonzalez-Bergonzoni, I. & Loureiro, M. (2011) *Peces de agua dulce de Uruguay*. PPR-MGAP. Available at: http://www.academia.edu/16690482/Peces_de_agua_dulce_de_Uruguay (Accessed: 18 April 2017).
- Teixeira de Mello, F., Vidal, N., Gonzalez-Bergonzoni, I. & Iglesias, C. (2009) 'Length-weight relationships of eight fish species from the lower section of the Uruguay River (Rio Negro, Uruguay)', *Journal of Applied Ichthyology*, 25(1), pp. 128–129. doi: 10.1111/j.1439-0426.2008.01155.x.
- Thébault, E., Loreau, M. (2005) 'Trophic interactions and the relationship between species diversity and ecosystem stability', *The American Naturalist*, 166(4), pp. E95 – E114.



Thompson, R. M., Hemberg, M., Starzomski, B. M. & Shurin, J. B. (2007) 'Trophic levels and trophic tangles: The prevalence of omnivory in real food webs', *Ecology*, 88(3), pp. 612–617. doi: 10.1890/05-1454.

Ulanowicz, R. E. (2003) 'Some steps toward a central theory of ecosystem dynamics' *Computational Biology and Chemistry*, 27(2003), pp. 523 – 530.

Vilella, F. S., Becker, F. G. & Hartz, S. M. (2002) 'Diet of *Astyanax* species (Teleostei, Characidae) in an Atlantic Forest River in Southern Brazil', *Brazilian Archives of Biology and Technology*, 45(2), pp. 223–232. doi: 10.1590/S1516-89132002000200015.

Villares Junior, G., Gomiero, L. & Goitein, R. (2011) 'Biological aspects of *Schizodon nasutus* Kner, 1858 (Characiformes, Anostomidae) in the low Sorocaba river basin, São Paulo state, Brazil', *Brazilian Journal of Biology*, 71(3), pp. 763–770. doi: 10.1590/S1519-69842011000400023.

Wallace Jr, R. K. (1981) 'An Assessment of Diet-Overlap Indexes', *Transactions of the American Fisheries Society*, 110, pp. 72–76.

Wang, M., Liu, F., Lin, P., Yang, S. & Liu, H. (2015) 'Evolutionary dynamics of ecological niche in three *Rhinogobio* fishes from the upper Yangtze River inferred from morphological traits', *Ecology and Evolution*, 5(3), pp. 567–577. doi: 10.1002/ece3.1386.

Wiens, J. J., Ackerly, D. D., Allen, A. P., Anacker, B. L., Buckley, L. B., Cornell, H. V., Damschen, E. I., Jonathan Davies, T., Grytnes, J.-A., Harrison, S. P., Hawkins, B. A., Holt, R. D., McCain, C. M. and Stephens, P. R. (2010) 'Niche conservatism as an emerging principle in ecology and conservation biology', *Ecology Letters*, 13(10), pp. 1310–1324. doi: 10.1111/j.1461-0248.2010.01515.x.

Wilson, D. S. and Yoshimura, J. (1994) 'On the Coexistence of Specialists & Generalists', *The American Society of Naturalists*, 144(4), pp. 692–707.

Wilson, J. B., Gitay, H. & Agnew, A. D. Q. (1987) 'Does Niche Limitation Exist?', *British Ecological Society*, 1(4), pp. 391–397.

Zaret, T. M. & Rand, S. A. (1971) 'Competition in Tropical Stream Fishes : Support for the Competitive Exclusion Principle', *Ecology*, 52(2), pp. 336–342.

