



VARIABILIDAD AMBIENTAL DEL BAJO RÍO URUGUAY Y SU EFECTO SOBRE LA DINÁMICA DE LA ESTRUCTURA TRÓFICA DE LA COMUNIDAD DE PECES.

AUTORA: LIC. SAMANTA STEBNIKI CRISTOBO

ORIENTADOR DE TESIS: FRANCO TEIXEIRA DE MELLO

Centro Universitario Regional del Este - Facultad de Ciencias

Tesis de Maestría

PEDECIBA Geociencias

Universidad de la República

Maldonado, Uruguay

Enero 2020

Resumen

En los sistemas acuáticos existen diversos patrones generados por complejas interacciones entre factores biológicos y ambientales que actúan como filtros determinantes de la estructura de las redes tróficas de las comunidades de peces, tanto en una escala espacial como temporal. Estos filtros van desde históricos, continentales, ciclos estacionales hasta regionales y locales (e.g. temperatura y caudal) a interacciones locales (e.g. competencia y depredación). Los peces son organismos fundamentales que afectan la dinámica de los flujos de energía en los ecosistemas acuáticos. El río Uruguay es uno de los tributarios más importantes de la cuenca del Río de la Plata junto con el río Paraná, con una alta diversidad de organismos. En el presente estudio se analizó la variación espacio-temporal de la comunidad de peces y su relación con variables ambientales en tres sitios (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) del bajo Río Uruguay a lo largo de 11 años (2007-2017). Los peces fueron colectados con redes nórdicas estandarizadas en los meses de noviembre (primavera) y abril (otoño) de cada año. Los individuos fueron identificados taxonómicamente y agrupados según su grupo trófico (GT), a través del estudio de contenido estomacal; y su posición trófica (PT), a partir del análisis de isótopos estables. A partir de la información obtenida, las diferentes especies fueron agrupadas en 8 grupos tróficos (GT) (piscívoros, piscívoro-invertívoro, detritívoro, omnívoro-detritívoro, omnívoro-invertívoro (acuático), omnívoro invertívoro (terrestre), omnívoro-planctívoro, omnívoro-herbívoro (terrestre)) y 3 posiciones tróficas (PT2, PT3, PT4). Considerando los GT y PT determinados se estimaron para cada uno de ellos la biomasa, abundancia y riqueza de las especies de peces con la información obtenida de once años de estudio (2007-2017), los tres sitios y ambas estaciones. La dinámica ambiental fue analizada a partir de once variables físico-químicas medidas a lo largo del período de estudio en los tres sitios. Tanto la información biológica, como ambiental generada fue analizada a través del modelo lineal generalizado (GLM). En este sentido, se encontraron que las variables ambientales: temperatura y altura del río condicionan la ocurrencia de determinados GT y PT, ya sea aumentando o disminuyendo las agrupaciones en biomasa, abundancia y riqueza. Las relaciones positivas y/o negativas entre las variables ambientales y biológicas estuvieron altamente condicionadas por los eventos climáticos y las condiciones geomorfológicas de los sitios. Es el caso, por ejemplo, con la altura del río que favoreció determinadas agrupaciones de GT y PT en biomasa (omnívoro-planctívoro, piscívoro) y en abundancia (detritívoro). Potenciando el reclutamiento de los peces beneficiado por la conexión entre el cauce principal del río y las planicies de inundación, favoreciendo además la migración, depredación, disponibilidad de recursos y mortandad. Fenómenos globales cíclicos como el Niño ENSO, potencian estos eventos de inundación correlacionándose con la comunidad de peces, y afectando los distintos componentes funcionales de la estructura trófica, a partir de los distintos roles que cumplen cada GT y PT dentro del sistema. Comprender los distintos escenarios climáticos, entornos y cuencas que condicionan la comunidad de peces del bajo río Uruguay es una herramienta muy útil para preservar la biodiversidad y apoyar la toma de decisiones dentro del sistema.

Palabras claves: bajo río Uruguay, peces, estructura trófica, variabilidad ambiental.

Astract

In aquatic systems there are various patterns generated by complex interactions between biological and environmental factors that act as determining filters for the structure of trophic networks of fish communities, both on a spatial and temporal scale. These filters range from historical, continental, seasonal, regional and local cycles (e.g. temperature and flow) to local interactions (e.g. competition and predation). Fish are essential organisms that affect the dynamics of energy flows in aquatic ecosystems. The Uruguay river is one of the most important tributaries of the Río de la Plata basin with the Paraná River, with a high diversity of organisms. In the present study, the spatio-temporal variations of the fish community and its relationship with environmental variables at three sites (Nuevo Berlin, Fray Bentos and Las Cañas) of the lower Uruguay river over 11 years (2007-2017) were analyzed. The fish were collected with standardized nordic nets in the months of November (spring) and April (autumn) of each year. The individuals were identified taxonomically and grouped according to their trophic group (TG), through the study of stomach contents; and also to their trophic position (TP), from the analysis of stable isotopes. Based on the information obtained, the different species were grouped into 8 trophic groups (TG) (piscivore, piscivore-invertivore, detritivore, omnivore-detritivore, omnivore-invertivore (aquatic), omnivore-invertivore (terrestrial), omnivore-planktivore omnivore-herbivore (terrestrial)) and 3 trophic positions (TP2, TP3, TP4). The biomass, abundance and richness were estimated for each TG and TP with the information obtained from the eleven years of study (2007-2017), the three sites and both seasons. The environmental dynamics was analyzed based on eleven physicochemical variables measured throughout the study period in the three sites. Both the biological and environmental information generated were analyzed through the generalized linear model (GLM). In this sense, it was found that two of the environmental variables (temperature and flow of the river) affect the occurrence of some TG and TP, either by increasing or decreasing the biomass, abundance and richness. The positive or negative relationships between environmental and biological variables were highly conditioned by climatic events and the geomorphological conditions of the sites. This is the case of the flow of the river, which favored some of the TG and TP in biomass (omnivore-planctivore, piscivore) and in abundance (detritivore). The connection between the main channel and the floodplains, favors the recruitment of fish, boosting migration, predation, availability of resources and mortality of the community. Global cyclic events, such as ENSO, enhance these flood events by correlating with the fish community, and affecting the different functional components of the trophic structure, based on the roles of the TG and TP in the system. Understanding the different climatic scenarios, environments and basins that affect the fish community of the lower Uruguay river is a very useful tool to preserve biodiversity and support decision-making within the system.

Key words: lower Uruguay river, fish, trophic structure, environmental variability

Agradecimientos

En primer lugar, me gustaría agradecer a Franco por su compromiso, generosidad y paciencia en la orientación de esta tesis, que desde el comienzo me ha impulsado a involucrarme en la temática, no solo aportándome nuevo conocimiento, sino permitiendo conocer un grupo de gente increíble del cual no hubiese sido posible realizar este trabajo.

En este sentido, quiero agradecerles especialmente a Pajarito, Iván, Nico, Canario, Iva, Ani y Joaco por ser el equipo firme del URI presente en todos los muestreos, enriqueciéndome además de lo académico, en lo personal, permitiéndome recordar con alegría y sonrisa todas las salidas, donde además de aprender un montón, comí mucha carne, escuché los mejores chistes y anécdotas, que incluso me llevo registrados en una bella cicatriz que tengo en mi dedo producto de la mordida de una piraña en aquel muestreo de primavera.

A todos los integrantes del grupo de Ecología y Rehabilitación de Ecosistemas Acuáticos del CURE Maldonado que ofrecieron el espacio para que pudiera analizar las muestras, en especial a Ani, Clemen, Mai, Clau, Lu González, Lu Gaucher, Fran, Guille, JP y Cacú que hicieron que el pasaje por el laboratorio fuera sumamente disfrutable alentando siempre en todas las etapas que transité.

A los integrantes del Laboratorio de Evolución de Facultad de Ciencias, por el espacio tanto en el laboratorio, como en las oficinas para que procesara y transitara un buen tiempo de esta tesis en el querido piso 6 llevándome los mejores recuerdos, en especial a Pajarito, Ciro, Ivanna y Nico.

A mi familia y amigos que están siempre apoyándome en todas las etapas que he decidido transcurrir, respetando siempre mis tiempos e incluso comprendiendo siempre que las prioridades así lo requirieron.

Me gustaría reconocer especialmente a mi gran amigo Gasto que en el último tiempo me ha enseñado que los obstáculos se pueden superar con mucha paciencia, perseverancia y constancia, no siempre saliendo como uno quiere, pero siempre procurando ser más positivo y valorando las cosas de la vida de otra manera, gracias por tanto.

Muchas gracias a los miembros del Proyecto Plaguicidas de FAO por su ánimo constante para finalizar esta etapa y continuar con lo que se viene.

Muchas gracias al tribunal, Dres. Guillermo Chalar, Pablo Muniz y Leandro Bergamino por aceptar evaluar este trabajo y enriquecerlo a partir de los aportes del área de cada uno.

Finalmente, me gustaría dedicarle esta tesis y agradecerle profundamente al amor de mi vida, Diego por su apoyo incondicional y constante en todas las etapas, alentándome en todo momento a finalizar esta etapa, comprendiendo esos tiempos que no tenía para dedicarle a otras cosas e incluso cubriéndolos siempre con una sonrisa. Además sus colaboraciones informáticas aportaron aún más a documento. Infinitas gracias por ser como sos, permitirme compartirlo contigo y sobre todo porque lo mejor está en camino...

Contenido

1. INTRODUCCIÓN	6
2. HIPÓTESIS.....	11
Predicción:	11
3. OBJETIVOS	12
Objetivo general.....	12
Objetivos específicos	12
4. METODOLOGÍA	12
4.1. Área de estudio	12
4.2. Muestreo	16
Obtención de variables ambientales.....	16
Colecta de peces.....	16
4.2.1. Estructura de la red trófica	17
Determinación de los grupos tróficos (a través del contenido estomacal).....	17
Análisis de isótopos estables (flujo y posición trófica).....	19
4.2.2. Tratamiento estadístico de los datos	21
Variables ambientales	21
Comunidad de peces	21
Análisis Trófico	22
Modelo lineal generalizado (GLM)	23
5. RESULTADOS.....	23
5.1. Caracterización ambiental.....	23
5.2. Caracterización de la comunidad	33
5.3. Análisis Tróficos.....	35
5.3.1. Determinación de los Grupos Tróficos (GT)	35
5.3.2. BIOMASA de los GRUPOS TRÓFICOS.....	38
5.3.3. ABUNDANCIA de los GRUPOS TRÓFICOS	40
5.3.4. RIQUEZA de los GRUPOS TRÓFICOS.....	43
5.3.5. Determinación de las Posiciones Tróficas (PT).....	47
5.3.6. BIOMASA por POSICION TRÓFICA	49
5.3.7. ABUNDANCIA por POSICION TRÓFICA	50
.....	51
5.3.8. RIQUEZA de las POSICIONES TRÓFICAS.....	51
5.4. Relaciones entre las variables ambientales y la estructura trófica de la comunidad de peces	53

5.4.1. Relación entre la biomasa de los Grupos Tróficos y las variables ambientales	53
5.4.2. Relación entre la abundancia de los Grupos Tróficos y las variables ambientales	56
5.4.3. Relación entre la riqueza de los Grupos Tróficos y las variables ambientales	59
5.5.1. Relación entre la biomasa de las Posiciones Tróficas y las variables ambientales.	63
5.5.2. Relación entre la abundancia de las Posiciones Tróficas y las variables ambientales	64
5.5.3. Relación entre la riqueza de las Posiciones Tróficas y las variables ambientales	65
6. DISCUSIÓN	67
ACTIVIDADES REALIZADAS EN EL MARCO DE LA TESIS.....	75
PUBLICACIONES CIENTÍFICAS EN EL MARCO DE LA TESIS.....	76
ANEXO 1	80
ANEXO 2.....	91
ANEXO 3	98
BIBLIOGRAFÍA	111

1. INTRODUCCIÓN

Los ambientes lóticos que involucran grandes ríos como el río Uruguay, se caracterizan por presentar una gran heterogeneidad ambiental así como, una continua interacción agua-tierra con una importante dinámica en su eje longitudinal (nacientes-desembocadura, Vannote et al., 1980) y transversal (planicie de inundación, Junk et al., 1989). El concepto de río continuo, conocido en inglés por sus siglas RCC (River Continuum Concept) propuesto por Vannote et al., 1980 describe a partir de un modelo conceptual el gradiente de condiciones físico-químicas (como energía disponible) y sus resultantes respuestas biológicas en sistema fluviales desde la cabecera hasta la desembocadura. Es así por ejemplo, que se ha evidenciado como la comunidad de peces, varía en función de la energía disponible a lo largo del río (Brito et al., 2006; Lau et al., 2009; Pease et al., 2012). Siguiendo el gradiente longitudinal se postula que los peces aumentan su riqueza con el aumento del orden del sistema, y suelen presentarse cambios de dominancia de insectívoros a piscívoros y planctívoros (Brito et al., 2006; Lau et al., 2009; Pease et al., 2012). Sin embargo, existe una visión más compleja y completa de estos sistemas y su relación con las comunidades. A grandes escalas, los grandes ríos funcionan como redes dinámicas de pulsos de descarga y planicies de inundación conectadas y desconectadas lateralmente a través de la acción de la descarga y dependientes de una variabilidad temporal, donde la diversidad de peces se distribuye heterogéneamente (Humphries et al., 2014). La dinámica del régimen hidrológico genera una gran variabilidad de los parámetros físico-químicos y de las comunidades biológicas, tanto espacial como temporalmente (Vannote et al., 1980; Thorp et al., 2006; Winemiller et al., 2010; Humphries et al., 2014). A escalas intermedias o menores el canal de un río puede ser heterogéneo y dinámico, formado por conjuntos de grandes parches hidrogeomórficos, con variaciones espacio-temporales relevantes en los patrones de descarga, profundidad, sedimento, conectividad y producción primaria (Agostinho et al., 2004; McCluney et al., 2014). Estos procesos hidrológicos y geomorfológicos son factores relevantes, porque crean un paisaje fluvial estilo mosaico con cierta orientación longitudinal (Ward et al., 2001; Scarabotti et al., 2017). En este sentido, las comunidades de peces responden a la disposición de parches fluviales (Hoeinghaus et al., 2004; Foubert et al., 2018), que proporcionan hábitats con diferentes estrategias de vida (Altermatt, 2013; Agostinho et al. 2007) a la vez que dichos parches pueden funcionar como rutas de dispersión para las especies migradoras (Makrakis et al., 2012).

Los peces presentan una gran variabilidad de tiempos generacionales, tamaños corporales, movilidad y grupos tróficos cumpliendo un rol importante en el flujo de energía, conectando a través de su alimentación diferentes hábitats y ecosistemas, subsistiendo incluso en ambientes energéticamente pobres (Pace et al., 2004; Helfield & Naiman, 2006). La caracterización de los hábitos tróficos de la comunidad de peces resulta esencial para comprender los nichos tróficos que ocupan (e.g. detritívoros, herbívoros, invertívoros, piscívoros, etc.) y por consiguiente su rol en el funcionamiento de los diferentes ecosistemas acuáticos (Winemiller et al., 2010). Estos hábitos pueden condicionar el resto de las comunidades, directamente por consumo (i.e. afectando su abundancia, biomasa, composición de especies) (Bechara et al., 1992; Huryn, 1998; Nyström et al., 2003) o indirectamente (i.e. cascadas tróficas o cascadas de comportamiento) (Wootton, 1994; Lövgren & Persson, 2002) pudiendo afectar fuertemente la estructura de toda la red trófica (Woodward & Hildrew, 2001). Las interacciones tróficas pueden provocar cambios en los ciclos de los nutrientes y la dinámica energética de los ecosistemas acuáticos condicionando la importancia de los aportes de carbono alóctonos y autóctonos en el flujo de energía del sistema (Flecker et al., 2002; Thorp & Delong, 2002; Polis et al., 2004; Motta & Uieda, 2005).

Existen diversos patrones generados por complejas interacciones entre factores biológicos y ambientales que actúan como filtros determinantes de la estructura de las redes tróficas, tanto en una escala espacial como temporal. Estos filtros van desde históricos, continentales, ciclos estacionales hasta regionales y locales (e.g. temperatura y caudal); a interacciones locales (e.g. competencia y depredación) (Daufresne et al., 2009). A escala regional y local la variabilidad ambiental en conjunto con los requerimientos biológicos de las especies y las interacciones inter específicas, determinan la dinámica espacial y temporal del conjunto de especies, así como de los grupos tróficos (Elliott et al., 2002). Existe evidencia que la composición de las tramas tróficas depende de la región climática donde esté ubicado el ecosistema y de su estacionalidad. De esta manera es que, por ejemplo, en latitudes altas predomina una baja diversidad de especies, siendo los piscívoros y bentívoros los grupos tróficos dominantes (González-Bergonzoni. et al., 2016). Por otro lado, en latitudes bajas las redes tróficas son más diversas, hay un predominio de omnívoros, y la presencia de herbívoros podría suponer cadenas más cortas, pero con redes tróficas con mayor número de interacciones (González-Bergonzoni. et al., 2016). Este análisis global, muestra que la temperatura es una de las variables ambientales que genera mayores impactos en estructura trófica de la comunidad de peces. Así mismo, a escala local los peces omnívoros pueden aumentar el consumo de material vegetal durante el verano

en comparación con el invierno (González-Bergonzoni et al., 2016) mostrando el potencial impacto de las variaciones de temperatura a lo largo del año.

Además de los efectos de la temperatura dados por la localidad geográfica y por variaciones estacionales locales, existen variaciones locales que pueden estar relacionadas con fenómenos globales. Es así como la variabilidad cíclica del ENSO (El Niño Southern Oscillation), el cual puede manifestarse como un Niño o como Niña puede afectar el funcionamiento de los sistemas (Foley et al., 2002). En nuestro país El Niño representa una fase cálida de eventos de mayores precipitaciones, mientras que La Niña representa una fase fría y posibles eventos de sequía (IPCC, 2013). La variabilidad hidrológica que generan en conjunto con el tamaño del sistema, generan cambios en la magnitud de la descarga de los ríos. El incremento en el caudal del Río de la Plata (RdIP) durante el ENSO ocasiona disturbios en especies mesozooplancónicas, promoviendo el incremento de las abundancias y diversidad de especies de agua dulce, así como la macrofauna bentónica responde a una ordenación espacial según esa variabilidad hidrológica (Brugnoli, 2016). En ese sentido otro trabajo en el RdIP ha evidenciado que un aumento en la escorrentía del río provocada por el ENSO causa efectos positivos en la biomasa del sistema, reflejándose en los niveles de producción primaria con consecuencias en toda la red trófica (Vögler et al., 2015). Esto provocaría que especies de peces migradoras puedan ver favorecidas sus condiciones nutricionales en momentos de elevados caudales, independientemente de los hábitos tróficos que presenten (Abujanra et al., 2009). Un aumento de la descarga del río también puede provocar un aumento en el largo de las cadenas tróficas; sin embargo, el aumento de la variabilidad hidrológica, disminuye las cadenas, siendo las redes tróficas de ríos dependientes del tamaño del sistema (Sabo et al., 2010). En este contexto el Concepto de la Onda del Río (River Wave Concept, RWC en inglés) postula que los pulsos de descarga del río actúan como una ola, y la ubicación espacial y/o temporal con respecto a la ola determina si son las fuentes autóctonas o aloctonas de carbono las que sustentan las redes tróficas (Humphries et al., 2014). Según el RWC, en condiciones de bajo flujo, los recursos autóctonos o locales son responsables de la mayor parte de la producción de biomasa; por otro lado, a niveles de flujo máximos y crecientes, domina el sustento alóctono de las redes tróficas. Estas dinámicas responden a aumentos en la turbidez, limitando la producción autóctona y a la creciente disponibilidad de carbono terrestre en eventos de alto flujo (Humphries et al., 2014). Cabe resaltar que otros conceptos como el del Modelo de Productividad Fluvial (Riverine Productivity Model, RPM en inglés) proponen que independiente de los aportes alóctonos el sustento de las redes tróficas se basa en el carbono de origen autóctono,

debido a que representa un alimento mucho más fácil de ser incorporado por la biota por su mejor calidad nutricional (Thorp & DeLong 1994, 2002).

El río Uruguay es considerado uno de los sistemas hidrográficos más importantes de la cuenca del Río de la Plata, siendo el río con mayor caudal en Uruguay. La hidrología del río Uruguay medio y bajo está determinado por patrones de precipitaciones en la sección superior del río, sin evidenciar un patrón estacional en el flujo, siendo altamente irregular (Krepper et al., 2003), así como también está determinando por represas hidroeléctricas que promueven cambios en el régimen de caudales y modifican las condiciones ecológicas del río (Baigún, 2018). A diferencia de otros sistemas (sub) tropicales, el río Uruguay no sigue patrones de flujo estacionales, sino que sus pulsos de inundación están determinados principalmente por El Niño, provocando picos de inundación aproximadamente con un ciclo de cada 3,5 – 6 años (Krepper et al., 2003).

El sistema se caracteriza por presentar una gran diversidad de especies de peces (>150) (López-Rodríguez et al., 2017; 2019), dentro de esta comunidad algunas de ellas son especies migradoras de interés comercial (Foti et al., 2006) asociadas principalmente a regímenes hidrológicos (Bonetto et al., 1971; Sverlij et al., 1993; Espinach Ros et al., 1998; Speranza et al., 2012). Los peces suelen migrar entre los ríos Paraná y Uruguay, migraciones fundamentalmente alimenticias (Vidal et al., 2018). Durante las épocas de crecidas se suelen conectar planicies de inundación, donde en determinadas épocas del año pueden actuar como áreas de refugio y alimentación (Junk et al., 1989; Fuentes & Espinach Ros, 1998), generándose eventos importantes de reclutamiento. Los peces migradores más conocidos que se han encontrado y se pueden considerarse de mayor relevancia en términos de biomasa en el río Uruguay (Vidal et al., 2018; López-Rodríguez et al., 2019) son el sábalo (*Prochilodus lineatus*) (Valenciennes, 1837) pez detritívoro, la boga (*Megaleporinus obtusidens*) (Valenciennes, 1847) la cual se alimenta principalmente del mejillón dorado (*Limnoperna fortunei*) (Penchaszadeh et al., 2000) y los piscívoros como el dorado (*Salminus brasiliensis*) (Cuvier, 1816) y el patí (*Luciopimelodus pati*) (Valenciennes, 1835).

En el momento de la migración especies como el *P. lineatus* pueden afectar la turbidez del agua por remoción de sedimento, siendo el principal alimento que consumen (Flecker, 1996; Agostinho et al., 2004). El rol de esta especie (detritívora) en la estructura y funcionamiento de las redes tróficas, trae como consecuencias cambios a nivel ecosistémico. Por ejemplo, generando un aumento de la turbidez y de transporte de materia orgánica, así como el incremento de la biomasa de productores

(algas) y consumidores primarios (macroinvertebrados) por re-suspensión (Flecker, 1997; Hall et al., 2011).

A su vez, los eventos reproductivos de especies como *P. lineatus* y *M. obtusidens*, asociados a altas temperaturas (durante la primavera-verano) y elevados caudales, aportan un ingreso de juveniles a la red trófica en determinados momentos del año, tanto en las planicies de inundación (Baigún et al., 2003) como en el canal del río (Oldani 1990; Winemiller & Jepsen, 1998). Por otro lado, se ha evidenciado que especies piscívoras como *S. brasiliensis* podrían ocasionar diferentes efectos ecosistémicos, como la disminución de especies herbívoras (Flecker & Townsend, 1994) pudiendo generar efectos en cascada en las redes (Oldani, 1990). Estas interacciones entre la comunidad de peces y las características del ambiente, son responsables de la movilización de materia y energía en el ecosistema a diferentes niveles, conectando incluso aquellos ecosistemas más lejanos a través de las especies migradoras.

En el bajo Río Uruguay se sitúan tres sitios donde este estudio realizará su enfoque: Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas, las diferencias ambientales presentadas entre estos sitios pueden tener asociadas diferencias que podrían condicionar la estructura de la comunidad de peces. Antecedentes en esta zona han revelado un efecto diferencial geomorfológico en cuanto a la incorporación de material alóctono por la comunidad de peces (González-Bergonzoni et al., 2019). Se encontró que las redes alimentarias varían en esta escala que incluye una extensión de 43 km, promovidas por las condiciones ambientales asociadas, por ejemplo a la geomorfología fluvial. En la zona de Nuevo Berlín la biomasa de la comunidad de peces esta sustentada principalmente por material de origen autóctono (carbono de productores primarios autóctonos) mientras que en los sitios de Fray Bentos y Las Cañas el mayor sustento proviene de carbono alóctono al sistema (González-Bergonzoni et al., 2019). Por otra parte, se observó que los momentos pos-pulsos de inundación favorecían la biomasa de *P. lineatus*, siendo una de las especies donde su biomasa deriva principalmente del material alóctono al sistema (González-Bergonzoni et al., 2019). En este sentido estos resultados respaldan las afirmaciones del RWC de que, a escala espacial local, la geomorfología local del río afecta las fuentes de energía para las redes tróficas (probablemente determinando escenarios de disponibilidad de recursos contrastantes) y, a escala temporal, los aumentos en la fracción alóctona de biomasa son impulsados por pulsos de inundación.

El bajo río Uruguay con una gran diversidad de especies de peces y, por tanto, una gran diversidad de grupos tróficos y ciclos de vida (Teixeira de Mello et al., 2011; López-Rodríguez et al., 2017) representa un gran potencial para investigar los efectos de la variabilidad ambiental (diferentes estaciones del año y distintos sitios) sobre la estructura trófica de las comunidades de peces.

En este contexto y considerando los antecedentes, este trabajo se enmarcó en el programa de monitoreo ambiental bi-anual que se realiza desde el 2007 de forma ininterrumpida a la planta de celulosa UPM S.A basandose en el análisis de en una serie temporal de muestreos (2007 -2017) en dos épocas del año (otoño y primavera) en tres sitios (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) del bajo río Uruguay. Esta tesis evalúa cuál es la relevancia de determinadas variables ambientales sobre la estructura de las redes tróficas, considerando diferentes escalas espaciales y temporales en el ecosistema del bajo río Uruguay.

2. HIPÓTESIS

H1. La variabilidad de las características físico químicas del agua existente entre sitios de muestreo con diferentes características geomorfológicas, determina diferencias espaciales en la estructura trófica de la comunidad de peces.

H2. La variabilidad ambiental intra anual caracterizada por cambios en la temperatura y otras variables asociadas, determinan la estructura trófica de la comunidad de peces independiente de las zonas de muestreo.

H3. La variabilidad ambiental inter anual caracterizada por cambios en los caudales debido a eventos cíclicos como El Niño determina cambios en la estructura trófica de la comunidad de peces cuando se generen inundaciones en épocas de reproducción, ya que favorecen el reclutamiento de peces juveniles, estos cambios serán similares entre los tres sitios.

Predicción:

La estructura trófica de la comunidad de peces va a estar determinada en primera medida por efectos locales como lo es el sitio de muestreo, que determinará una identidad propia debido a las estrategias de vida y requerimientos de las diferentes especies. La variabilidad estacional generará patrones claros intra anuales, para cada sitio de muestreo debido a la presencia o ausencia de especies

migradoras en diferentes épocas del año. Por otra parte, la variabilidad inter anual debida a los eventos ciclicos de El Niño (ENSO) generará cambios en la estructura trófica de la comunidad cuando generen inundaciones en épocas de reproducción, ya que favorecen el reclutamiento de peces juveniles, siendo estos cambios similares entre los tres sitios. Finalmente, los sitios más heterogéneos ambientalmente son los que presentan una mayor variabilidad en la estructura trófica intra e inter anuales, ya que es de esperar que soporten una mayor diversidad de especies en los diferentes grupos tróficos.

3. OBJETIVOS

Objetivo general

Evaluar las relaciones espaciales y temporales existentes entre variables ambientales y la composición y estructura trófica de la comunidad de peces del bajo río Uruguay, en un período de once años (2007-2017).

Objetivos específicos

- 1) Caracterizar la variabilidad intra e inter anual de las características físico-químicas y altura del río en tres sitios del bajo río Uruguay.
- 2) Caracterizar la estructura de la comunidad de peces, determinando el grupo y la posición trófica al que pertenece cada especie, mediante el análisis de contenido estomacal e isótopos estables.
- 3) Analizar las relaciones entre las variables ambientales y la estructura de la trama trófica considerando biomasa, abundancia y riqueza de especies en cada grupo y posición trófica en el período 2007-2017 para tres sitios del bajo río Uruguay.

4. METODOLOGÍA

4.1. Área de estudio

La estrategia de muestreo de este estudio estuvo enmarcada en el programa de monitoreo ambiental bi-anual que se realiza desde el 2007 de forma ininterrumpida a la planta de celulosa UPM S.A. (Tana 2014; López-Rodríguez et al., 2017). La planta está ubicada 5km aguas arriba de la ciudad de Fray Bentos. El río Uruguay es considerado uno de los sistemas más importantes de la cuenca del Río de la Plata, por su localización y extensión (cuenca 370.000 km²), es el de mayor caudal en nuestro país y es compartido con Brasil y Argentina. El área de estudio comprende tres sitios en el departamento de Río Negro en el bajo río Uruguay: Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas (Fig. 1).

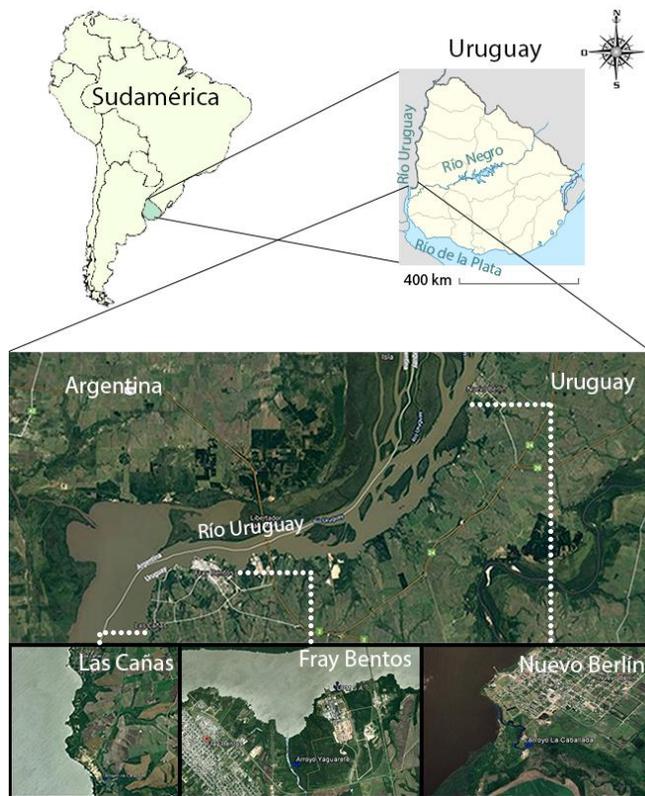


Figura 1. Ubicación geográfica de los tres sitios estudiados en el río bajo Uruguay (Uruguay): Nuevo Berlín con playa arenosa, fondo de roca, limo y detrito; Fray Bentos con canales que dividen al río, sitio donde se ubica la planta de UPM S.A. y Las Cañas con una zona más homogénea sin canales.

(A) Nuevo Berlín (32°52'20" S, 58°04'05"O) se ubica en una zona del río altamente anastomosada donde predominan canales e islas. Se encuentra cercano al área protegida Esteros de Farrapos caracterizado por presentar aguas más transparentes que ingresan al río mezclándose con las aguas del canal, en esta zona el ancho del río alcanza entre 9 y 10.4 km. La zona de muestreo se caracteriza por ser una playa arenosa, con plantas emergentes en la zona litoral y fondos de roca, limo y detrito. En

esta zona desemboca un pequeño arroyo llamado La Caballada, el canal donde se ubica la zona de muestreo es el canal principal de esta zona del río alcanzando un ancho de entre 1.3 y 1.7 km (Fig. 2).

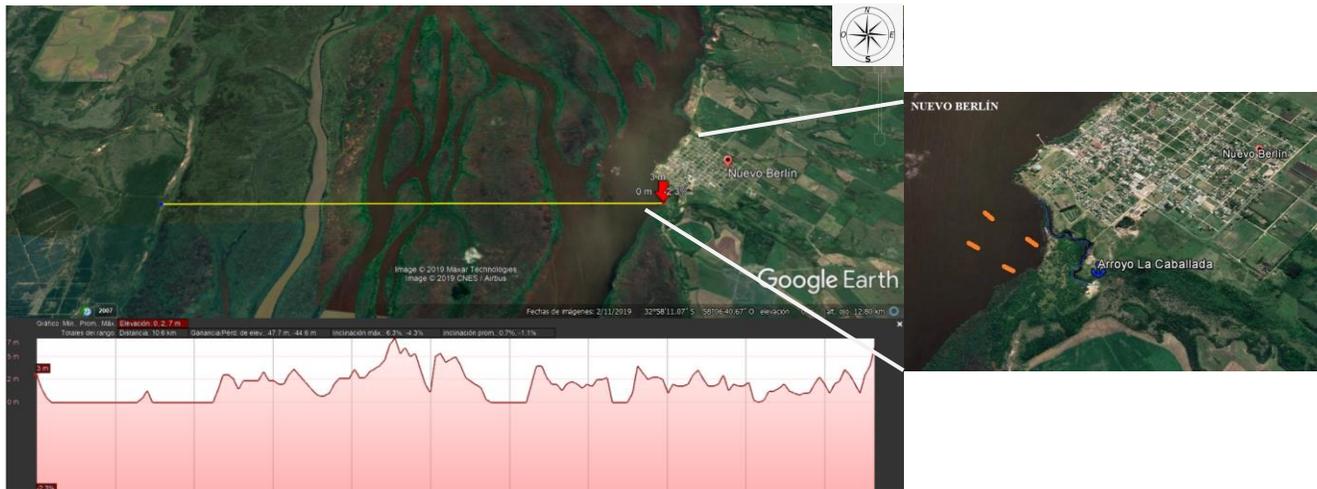


Figura. 2. Mapa de la zona de Nuevo Berlín, la flecha roja indica la zona donde se sale a calar las redes (indicadas en la figura ampliada a la derecha en color naranja junto el Arroyo La Caballada), abajo se muestra el perfil (de 0 a 7 metros) del río donde las partes que superan el 0 msnm indican las zonas de islas. El perfil muestra la imagen inversa a la foto, la zona plana inicial es el canal del río frente a la zona de muestreo (flecha roja).

(B) Fray Bentos (33°04'41" S, 58°16'15"O) se ubica 27 km aguas abajo en una zona del río más homogénea donde existe una isla que divide el canal en dos, en esta zona el río es aproximadamente la mitad de ancho que en la zona de Nuevo Berlín, alcanzando 5.9 km. La zona de muestreo presenta un fondo muy similar a Nuevo Berlín, recibiendo la desembocadura del arroyo Yaguareté, que es más caudaloso que el arroyo La Caballada. Esta zona se encuentra aguas debajo de UPM S.A. y aguas arriba de la ciudad de Fray Bentos. En el sitio de muestreo el canal del río es casi el doble que en Nuevo Berlín alcanzando los 2.5 km de ancho (Fig. 3).



Figura 3. Mapa de la zona de Fray Bentos, la flecha roja indica la zona donde se sale a calar las redes (indicadas en la figura ampliada a la derecha en color naranja junto al Arroyo Yaguareté), abajo se muestra el perfil (de 0 a 3 metros) del río donde las partes que superan el 0 msnm indican las zonas de islas. El perfil muestra la imagen inversa a la foto, la zona plana inicial es el canal del río frente a la zona de muestreo (flecha roja).

(C) Las Cañas (33°09'41" S, 58°22'11"O) el sitio de muestreo en esta zona se encuentra 16 km aguas debajo de Fray Bentos y 43 km de Nuevo Berlín en la zona de la desembocadura del Arroyo Caracoles. En esta zona el río Uruguay se vuelve más ancho que en Fray Bentos y es la zona más homogénea en su canal ya que no presenta islas, siendo que el canal del río donde se encuentra el sitio de muestreo tiene el mismo ancho que el río, alcanzando 7.5 km. La zona de muestreo se caracteriza por presentar fondos arenosos a diferencia de los dos sitios antes mencionados (Fig. 4).

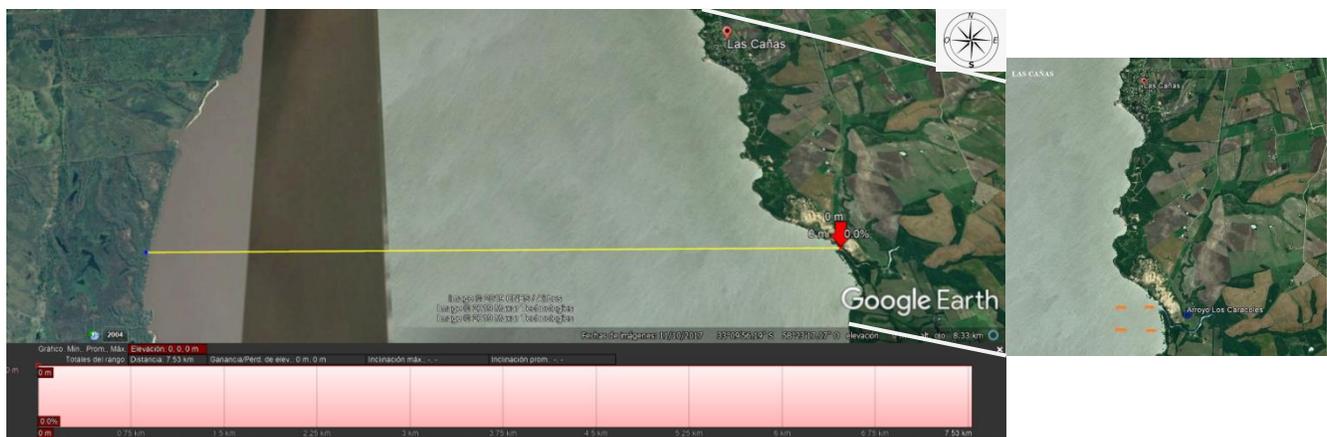


Figura 4. Mapa de la zona de Las Cañas, la flecha roja indica la zona donde se sale a calar las redes (indicadas en la figura ampliada a la derecha en color naranja junto al Arroyo Caracoles), abajo se muestra el perfil (0 metro) del río donde no se observa la presencia de islas. El perfil muestra la imagen inversa a la foto, la zona plana inicial es el canal del río frente al sitio de muestreo (flecha roja).

4.2. Muestreo

Obtención de variables ambientales

Las variables físico-químicas temperatura (°C), turbidez (FNU), conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$), oxígeno disuelto (mg/L), pH y sólidos disueltos totales (mg/L) fueron obtenidas *in situ* por medio de un multiparámetro el mismo día en que se realizaron los muestreos. Por otra parte, existió un monitoreo mensual a través de la medición *in situ* ubicados en cada uno de los sitios estudiados midiendo las siguientes variables: temperatura (°C), turbidez (FNU), conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$), alcalinidad (mg/L), nitrógeno (mg/L), amonio- NH_4 (mg/L) y fósforo total ($\mu\text{g}/\text{L}$), oxígeno disuelto (mg/L), pH y sólidos disueltos totales (mg/L). El registro diario de la altura del río (cm) se obtuvo mensualmente a través de la página de la Caru – Comisión Administradora del Río Uruguay- (<http://rio.caru.org.uy>), para la medición se utilizaron los valores promedios mensualmente provenientes de la estación de Fray Bentos, por ser la única zona más cercana a los sitios de muestreo.

Colecta de peces

La colecta de los individuos se realizó de la misma manera desde el comienzo del estudio, utilizando redes nórdicas multimalla de 30 metros de largo, 1,5 metros de altura y compuestas por 12 paños de diferentes tamaños de malla (5,0; 6,25; 8,0; 10; 12,5; 15,5; 19,5; 24; 29; 35; 43 y 55 mm). En cada sitio fueron caladas ocho redes al atardecer, cuatro en la zona litoral (1-2 m de profundidad) y cuatro en la zona media (2-3 m de profundidad), levantándose al amanecer. Para este trabajo se integraron las redes de la zona litoral y zona media de cada uno de los sitios, tratando cada set (dos redes unidas) dispuesto en un mismo día de muestreo como una misma réplica. Las redes se calaron de a pares quedando 4 puntos con redes, siendo la distancia entre las mismas de aproximadamente 300 m. Con esta metodología se obtuvieron 4 muestreos que integran de igual manera, la zona litoral y media de cada sitio. Una vez que fueron levantadas las redes y colectados los peces, se procedió a clasificarlos taxonómicamente hasta nivel de especie, contados, medidos (largo estándar, centímetros) y pesados (masa total, gramos). Los procedimientos de muestreo y manejo de peces fueron realizados por

investigadores acreditados por la Comisión Honoraria de Experimentación Animal (CHEA) en Uruguay.

Para la clasificación de las especies según su grupo trófico se analizaron muestras de estómagos obtenidas en el período 2014-2017, mientras entre el período 2014-2015 se tomaron muestras de músculo para análisis de isótopos estables con el objetivo de determinar la posición trófica de cada una de las especies en cada uno de los sitios. La información obtenida en ambos casos para cada una de las especies fue extrapolada al resto de los años estudiados.

4.2.1. Estructura de la red trófica

La estructura de la red trófica se evaluó a partir del análisis de las variaciones espaciales y temporales de diferentes atributos comunitarios. Para esto se estimó la biomasa total, abundancia total y riqueza total de especies para cada grupo y posición trófica con la información obtenida de los once años de estudio (2007-2017) de cada sitio y estación, de forma de describir los posibles cambios en la estructura trófica del ensamblaje de peces del bajo río Uruguay.

Determinación de los grupos tróficos (a través del contenido estomacal)

Para el estudio de la dieta de los peces a través del análisis del contenido estomacal se utilizaron diferentes métodos dependientes del tamaño, hábito alimenticio y especies (Ramírez-Herrejón et al., 2013). A cada individuo (aprox. 15 por especie) y buscando tener una muestra representativa de todas las clases de tamaño que se colectaron condicionadas el tamaño de las mallas de las redes nórdicas, ya que antecedentes previos en Uruguay han evidenciado que 15 individuos suelen ser suficientes para representar bien la riqueza de los elementos de la dieta (Masdeu et al., 2011; González et al., 2016). A todos los individuos se les retiró el tubo digestivo con un corte longitudinal a nivel ventral, conservándose la muestra en frascos etiquetados con alcohol 70%. Todo el material fue fijado y guardado hasta su posterior análisis. Los contenidos fueron analizados utilizando una lupa binocular, para el caso de presas pequeñas se utilizó una gradilla milimétrica (1x1mm), estimándose la proporción de cada ítem encontrado en el estómago. Fue considerado la superficie ocupada por cada tipo de presa en relación al contenido total identificable del estómago. Para las presas grandes se utilizó el método volumétrico directo por medio de probetas con graduación, en este caso las presas se colocaron en la probeta y se registró el desplazamiento de volumen (Hyslop, 1980). Finalmente, para aquellas especies que no tuvieron estómago definido, se trabajó con el análisis del contenido del

primer tercio intestinal. En todos los casos cada ítem presa fue clasificado taxonómicamente hasta el nivel más bajo posible.

El volumen absoluto de cada alimento se midió utilizando el método volumétrico indirecto estandarizado de Hyslop. Con esta información, se calculó la contribución relativa de cada ítem de alimento a la dieta de los individuos (Hyslop, 1980). La frecuencia de ocurrencia se calculó como el número de ocurrencias de un ítem alimenticio en el intestino de una especie, dividido por el número total de individuos analizados. Luego, se calculó el Índice de Importancia Relativa (IIR) de cada ítem para cada especie, considerando el volumen unitario de alimentos ponderados por su frecuencia de aparición y expresado como porcentaje $IIR = (V_i \times F_i) / (\sum V_i \times F_i) \times 100$ (Pinkas, 1971) donde: V_i = volumen del alimento i y F_i = frecuencia de aparición del alimento i . El valor IIR calculado para cada ítem de las especies se utiliza para realizar el análisis de Cluster y PCA que determinará cada uno de los Grupos Tróficos.

Los datos de los contenidos estomacales vacíos y aquellos que solo tenían ítems de presas indeterminados fueron excluidos del análisis. Sin embargo, para las especies que no hubo ningún tipo de dato trófico se utilizó la bibliografía de la región (Anexo Tabla 2).

Con el fin de enriquecer la información generada para el río Uruguay los datos generados en esta tesis fueron integrados con dos tesinas de grado (Silva I. 2018 y Tessitore G. 2018), así como el proyecto CSIC I+D_2016_577-348 “Estructura y funcionamiento de las redes tróficas de peces del Río Uruguay: caracterización y reconocimiento de principales amenazas a su integridad”. Esta complementación llevó a que durante el último período de la tesis se realizara una publicación para todo el río Uruguay, desde la cabecera hasta la boca del río aprox. 1800 km (López-Rodríguez et al. 2019) permitiendo así, estudiar la variabilidad trófica de los peces a lo largo de todo el río como un proxy de la variabilidad potencial a través del tiempo y el uso de diferentes hábitats. Por lo tanto, las muestras analizadas directamente para esta tesis (798) fueron integradas al resto de las muestras del río Uruguay, totalizando el análisis de contenidos estomacales en 1890 muestras.

Para la clasificación trófica de las especies, se agruparon los datos de cada individuo perteneciente a cada especie del río Uruguay (López-Rodríguez et al., 2019). Como fue mencionado anteriormente, este procedimiento se aplicó para obtener una visión más amplia de la plasticidad de la dieta, permitiendo completar la información para toda la comunidad analizada. Para el propósito de la clasificación, el término "omnívoros" se usó para definir la alimentación de especies en niveles tróficos contrastantes, como los productores primarios y consumidores de cualquier tipo (González-Bergonzoni et al., 2012). Este es un uso pragmático de la definición que permite una visualización

conservadora de esta estrategia pero sin equivocación, ya que los omnívoros son estrictamente aquellos que se alimentan de más de un nivel trófico (Anderson M.J., 2001; Pouilly et al., 2004). Finalmente, a partir de cada Grupo Trófico (GT) se estimó la biomasa, abundancia y riqueza de especies con la información obtenida de los once años de estudio (2007-2017), para los tres sitios (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) y las estaciones de primavera y otoño. En este caso se trabajó bajo la premisa de que las especies no cambiarían de grupos tróficos a lo largo del período estudiado, en este caso suponemos robusto el planteo debido al gran número de individuos por especies y zonas utilizadas para el análisis de la dieta a la vez de conservador ya que el dato de un día de una especie en un sitio no siempre es lo más representativo para la especie.

El uso combinado de contenidos estomacales e isótopos estables complementa la información obtenida para la determinación de la estructura trófica de la comunidad (Clarke et al., 2005; Hadwen et al., 2007). En el caso del estudio de la dieta a partir del contenido estomacal, nos permite conocer la dieta de los peces unas horas antes de ser capturados, mientras a través de los isótopos estables podemos conocer lo que consumieron durante un mayor lapso de tiempo, así como conocer los recursos (ej. alóctono y autóctono) que asimilan.

Análisis de isótopos estables (flujo y posición trófica)

Para reconstruir redes tróficas se utilizaron los isótopos estables, esta técnica permitió determinar la posición trófica (PT) de las diferentes especies, a partir de una relación predecible entre la composición isotópica del consumidor y su presa, siendo generalmente referido en la bibliografía como discriminación o enriquecimiento trófico, para los valores de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ por ser los elementos que se encuentran en los tejidos de la mayoría de los organismos, reflejando la composición isotópica de sus presas (Post, 2002; Fry, 2006; Bunn, 2013). La composición isotópica para peces fue corregida con lípidos a partir de Post et al., 2007 para animales acuáticos, comparando firmas isotópicas con correcciones químicas y ecológicas (Mintenbeck et al., 2008; Pingram et al., 2014).

El uso combinado de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ es óptimo para conocer el origen de la energía asimilada (fuentes alimenticias inmediatas o basales) y largo de la cadena trófica (posiciones tróficas) (Fry, 2006).

Para este caso se utilizó una muestra de músculo de los mismos peces colectados durante 2014-2015 que les fue retirado el tubo digestivo, incluyendo todo el rango de tallas colectada para cada especie totalizando en 908 muestras. Este tejido presentó la ventaja de tener una tasa de recambio más lenta

reflejando valores isotópicos de los alimentos ingeridos en las últimas semanas-meses (Vander Zanden et al., 2015).

Complementariamente, fueron colectadas durante el mismo período muestras de los principales recursos alimenticios basales potenciales para los peces, como son los invertebrados, los productores primarios autóctonos (macrófitas y perifiton) o alóctonos (vegetación terrestre) buscando representar las distintas señales isotópicas del ambiente, a partir de los procedimientos descritos en Hoeninghaus et al. (2007).

En particular se colectaron muestras de algas bentónicas mediante recolección manual (en el caso de algas filamentosas) y raspado de rocas para el perifiton epilítico. Las hojas terrestres se colectaron tanto de los árboles en las zonas ribereñas, como de la hojarasca acondicionada en los sitios de muestreo del río. Además, la materia orgánica particulada gruesa (CPOM > 200 μm), también de origen terrestre, se recolectó de la columna de agua del río y las zonas de inundación en las riberas del río. La materia orgánica en partículas finas (FPOM; fracción de partículas <68 μm) fue colectada filtrando el agua (prefiltrado por una red de malla de 68 μm para eliminar el zooplancton y CPOM) y posteriormente filtrado nuevamente por un filtro GFC, resultando el seston (fracción particulada de 20- 68 μm). Finalmente, se colectó materia orgánica bentónica fina (FBOM) de los primeros 3 cm de sedimentos de cada una de las zonas que estuviera disponible colectar.

Todas las muestras colectadas en el campo fueron congeladas y conservadas a una temperatura de -20°C; posteriormente en el laboratorio se limpiaron con procedimientos estandarizados a partir de agua destilada, se secaron en la estufa a 60°C por 48hs, se molieron y se pesaron (entre 0,5-1.5mg para tejido animal y 2-4 mg para materia orgánica y algas) en una balanza (0.001mg de precisión) y se acondicionaron en cápsulas de estaño (Levin et al., 2012). Finalmente, las muestras fueron enviadas para su correspondiente análisis a partir del espectrómetro de masas con relación de isótopos estables de flujo continuo (IRMS) intalado en la Universidad Davis (California-USA).

Para la determinación de las posiciones tróficas, se utilizó la información isotópica obtenida directamente del músculo de cada pez y de sus posibles consumidores, utilizándose la fórmula: $PT_{\text{músculo}} = (\delta^{15}\text{N del músculo} - \delta^{15}\text{N de la línea de base}) / \Delta n + \lambda$. La misma involucra datos isotópicos $\delta^{15}\text{N}$ del músculo del pez y la línea de base (obtenido del promedio de isótopos de nitrógeno de los recursos alimentarios mencionados anteriormente colectados para la zona) con su correspondiente corrección lipídica; para la línea de base fueron utilizados para el caso de los detritívoros los $\delta^{15}\text{N}$ de los recursos provenientes del sedimento, mientras para las especies piscívoras, omnívoras, invertívoras se utilizó el $\delta^{15}\text{N}$ proveniente de mejillones y gasterópodos; el Δn

corresponde al enriquecimiento en $\delta^{15}\text{N}$ (2 - 3,5 ‰) por nivel trófico, en este caso y en base a la reciente bibliografía se utilizó un $\Delta n=3,9$ para aquellas especies detritívoras y $\Delta n=3,4$ para las especies piscívoras, omnívoras, invertívoras, mientras que λ es la posición trófica de los organismos usado para estimar $\delta^{15}\text{N}$ de la línea de base fue utilizado un $\lambda=1$ (productores primarios) para el $\Delta n=3,9$, mientras un $\lambda=2$ para el $\Delta n=3,4$ (Post, 2002; Fry, 2006; Bunn et al., 2013; Jardine et al., 2014).

Finalmente, en el caso de la posición trófica al igual que los grupos tróficos se trabajó bajo la premisa de que las especies no cambiarían su posición trófica al igual que con los grupos tróficos, estimándose la biomasa, abundancia y riqueza de especies con la información obtenida de los once años de estudio (2007-2017), los tres sitios (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) y las estaciones de primavera y otoño. Como la posición trófica es una variable continua que cuantifica el número de pasos o transferencias tróficas, es decir, determina cuantas veces la biomasa consumida por un organismo es procesada metabólicamente dentro de la cadena alimenticia (Santos, 2010) y con el objetivo de mantener un análisis más robusto, se trabajó con valores discretos de posición trófica (i.e. 2, 3, 4, 5), considerando que aquellos valores luego del decimal que fuesen superiores a cinco, se redondearían hacia el valor más alto (i.e. 2.67 = 3).

En el caso de las especies que no obtuvimos muestras de isótopos estables, se estimó su PT basándonos en valores obtenidos para especies del mismo género o familia, de no ser posible el valor fue adjudicado en base al análisis de la bibliografía (Anexo Tabla 2).

4.2.2. Tratamiento estadístico de los datos

VARIABLES AMBIENTALES

El análisis estadístico temporal y espacial de las características físico-químicas se realizó por medio de ANOVA de tres vías comparando entre diferentes estaciones del año (primavera – otoño) de los once años de estudio, así como realizando comparaciones entre los sitios. Estos análisis fueron realizados siempre que los datos cumplieron con los requisitos de normalidad y homogeneidad de varianza. En caso de incumplimiento de los supuestos, se utilizó el test no paramétrico Mann-Whitney (M-W) ($\alpha = 0,05$). Para los parámetros ambientales estudiados se tuvo en cuenta el tipo de variable, así como si correlacionaban entre sí previo a los análisis.

Comunidad de peces

A partir de la biomasa, abundancia y riqueza calculada durante el período 2007-2017, para los tres sitios y ambas estaciones para cada grupo y posición trófica se realizaron ANOVA de tres vías siempre que cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza; en el caso de incumplimiento se utilizaron las pruebas no paramétricas de Kruskal-Wallis y Mann-Whitney. Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando distintos paquetes estadísticos (i.e. *ggplot2*, *GGally*) del software de uso libre R.

Análisis Trófico

Parar el caso de los Grupos Tróficos (GT) a partir del valor calculado con la fórmula del Índice de Importancia Relativa (IIR) de cada ítem para cada especie se realizó un análisis de Cluster, siguiendo el método de ordenación de Bray-Curtis y la distancia euclidiana como índice de disimilitud. Complementariamente, se realizó un análisis de componentes principales (ACP) permitiendo identificar patrones por agrupamiento de las especies en base a los ítems alimenticios que consumieron. Estos tipos de análisis son muy comunes en los estudios de ecología trófica (Pimm, 1982). Posteriormente, identificado cada grupo trófico se realizaron comparaciones de cada grupo considerando su biomasa, abundancia y riqueza, a través de ANOVA de tres vías. Previo a este análisis se evaluó la distribución de cada grupo siendo Poisson o Binomial negativa cuando las variables fueron de conteo (i.e. abundancia y riqueza) o de distribución normal y log-normal para variables continuas (i.e. biomasa). Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando distintos paquetes estadísticos (i.e. *vegan*, *fitdistrplus*, *ggplot2*) del software de uso libre R.

Para el caso de la Posición Trófica (PT) a partir del análisis de isótopos estables, se utilizaron modelos de mezcla que evaluaron la variación y fraccionamiento a partir de las señales isotópicas de las presas y los consumidores, y sus coeficientes de fraccionamiento prediciendo los flujos de energía de las redes tróficas (Parnel et al., 2013). La Posición Trófica fue calculada a través de la fórmula indicada anteriormente, y se realizaron al igual que con los GT comparaciones de cada posición a partir de su biomasa, abundancia y riqueza, a través de ANOVA de tres vías. Previo a los análisis se evaluó la distribución de cada grupo siendo Poisson o Binomial negativa cuando las variables son de conteo (i.e. abundancia y riqueza) o distribución normal y log-normal para variables continuas (i.e. biomasa). Todos los análisis estadísticos fueron realizados usando distintos paquetes estadísticos (i.e. *vegan*, *fitdistrplus*, *ggplot2*) del software de uso libre R.

Modelo lineal generalizado (GLM)

Para analizar como las variables ambientales afectan la estructura trófica de la comunidad de peces se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM de sus siglas en inglés). Este modelo se basa en la premisa de que el evento a analizar tiene la probabilidad de ocurrir, en este caso analizando las variables ambientales, como determinantes de la composición (biomasa, abundancia, riqueza) de los diferentes GT y PT encontradas en los once años de estudio de los tres sitios en ambas estaciones.

Se generó una base de datos con las variables independientes (biomasa, abundancia y riqueza) y las variables dependientes, las once variables ambientales reportadas anteriormente.

Luego de generada la base de datos se examinaron posibles correlaciones entre las variables dependientes, evitando utilizar aquellas variables cuya correlación fuese mayor a 0,7 (Dormann et al., 2013). Seleccionadas las variables a utilizar se prosiguió con la selección de modelos, intentando simplificar al máximo posible las variables explicativas sin que esto fuera en detrimento de la variabilidad explicada por el modelo. Para el modelo fue necesario especificar y evaluar las distribuciones que mejor se ajustan, si fueron Poisson o Binomial negativa cuando las variables son de conteo (i.e. abundancia y riqueza) o distribución normal y log-normal para variables continuas (i.e. biomasa), para ambos casos se utilizó el paquete *fitdistrplus* del software libre R, luego la distribución se comparó a través del criterio de Akaike seleccionando aquella distribución que presentara el menor valor de distribución permitiendo continuar con los análisis. Posteriormente, se cargaron los datos y corrió el modelo, en este caso se utilizó la función: *stepAIC* del software libre R, el cual automáticamente seleccionó el modelo que tuviera menos variables y mejor se ajustara, distinguiendo las variables que podrían estar explicando la variable independiente analizada. Los resultados obtenidos fueron expresados en las variables de la ecuación del modelo, a partir del coeficiente que le corresponde, el error estándar de ese coeficiente (ES), el mínimo (-95%) y máximo (95%) del intervalo de confianza. Una gran parte de los coeficientes están en la escala de la función de enlace *logit* (log).

5. RESULTADOS

5.1. Caracterización ambiental

Las variables ambientales medidas mensualmente en el agua durante los once años, temperatura (°C), turbidez (FNU), conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$), alcalinidad (mg/L), nitrógeno (mg/L), amonio-NH₄ (mg/L) y

fósforo total ($\mu\text{g/L}$), oxígeno disuelto (mg/L), pH, sólidos disueltos totales (mg/L) y altura fueron analizadas estadísticamente (Anexo Tabla 3.) así como correlacionadas para evaluar sus interacciones y posibles dependencias entre sí. En este sentido las únicas variables que correlacionaron fueron la conductividad con la alcalinidad ($\text{cor} = 0.74$) (Fig. 5).

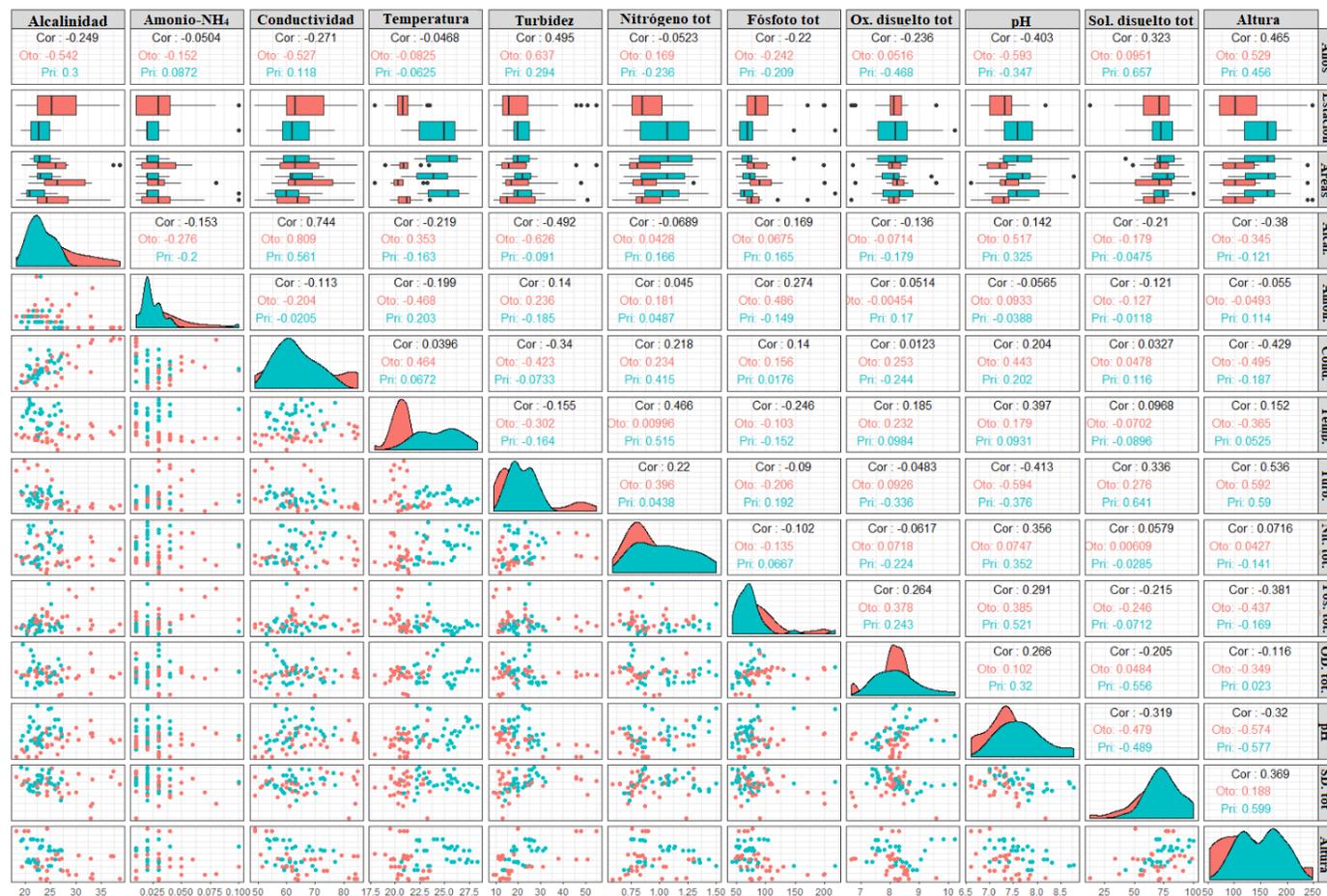


Figura 5. Análisis de correlación entre las variables ambientales: Alcan: alcalinidad (mg/L), Amon: amonio- NH_4 (mg/L), Cond: conductividad ($\mu\text{S/cm}$), Temp: temperatura ($^{\circ}\text{C}$), Turb: turbidez (FNU), Nit. tot.: nitrógeno total (mg/L), Fos. tot.: fósforo total ($\mu\text{g/L}$), OD. tot.: oxígeno disuelto (mg/L), pH: pH, SD tot.: sólidos disueltos totales (mg/L) y Altura: altura (cm), incluyendo período de estudio (2007-2017), la

Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)

La temperatura del agua para el período analizado (2007-2017) fue medida *in situ* en cada uno de los sitios siguiéndose siempre la misma metodología de medición. La variable siguió un patrón estacional esperado para las dos épocas (otoño y primavera), registrándose el pico máximo de 28.3°C durante la primavera del 2008, aunque este valor es alto en verano suelen registrarse valores aún más altos (34.3°C), mientras en otoño la temperatura más baja registrada fue de 17.9°C en 2016. Entre los

once años estudiados no se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=1.401$; $p=0.206$) (Fig. 6-A). Sí se encontraron diferencias significativas entre las estaciones primavera y otoño (ANOVA $F_{10,1,2}=78.26$; $p=6 \times 10^{-12}$) (Fig. 6-B). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre los tres sitios (ANOVA $F_{10,1,2}=1.851$; $p=0.167$) (Fig. 6-C).

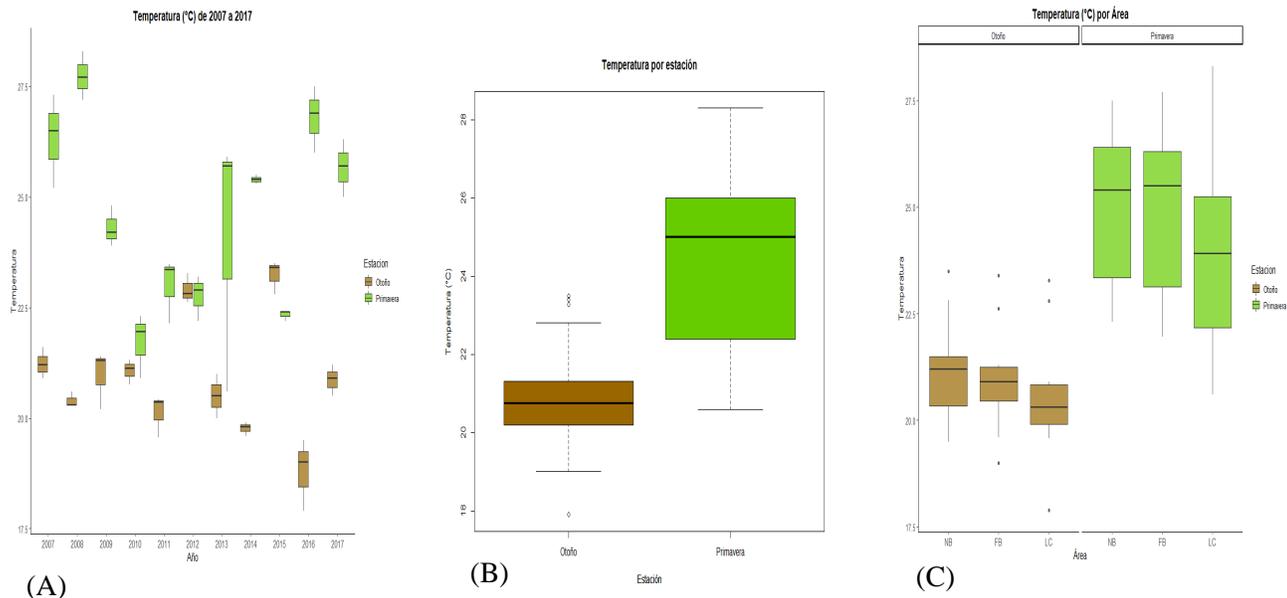


Figura 6. Variación de la temperatura (°C) entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Turbidez (FNU)

En relación a la turbidez del agua sí se encontraron diferencias entre años (ANOVA $F_{10,1,2}=7.867$; $p=1.57 \times 10^{-7}$), con un aumento hacia los últimos años y dos picos máximos en otoño de 2014 y 2017 (Fig. 7-A). No se encontraron diferencias entre los tres sitios (ANOVA $F_{10,1,2}=0.094$; $p=0.911$) aunque el valor más alto reportado fue de 55 FNU durante el 2017 en Fray Bentos, mientras el más bajo de 9 FNU en Nuevo Berlín de 2008 (Fig. 7-C). Tampoco hubo diferencias entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2}=1.595$; $p=0.212$) (Fig. 7-B). Al comparar los años se observan algunas diferencias entre años como 2007, 2008 con años 2016 y 2017.

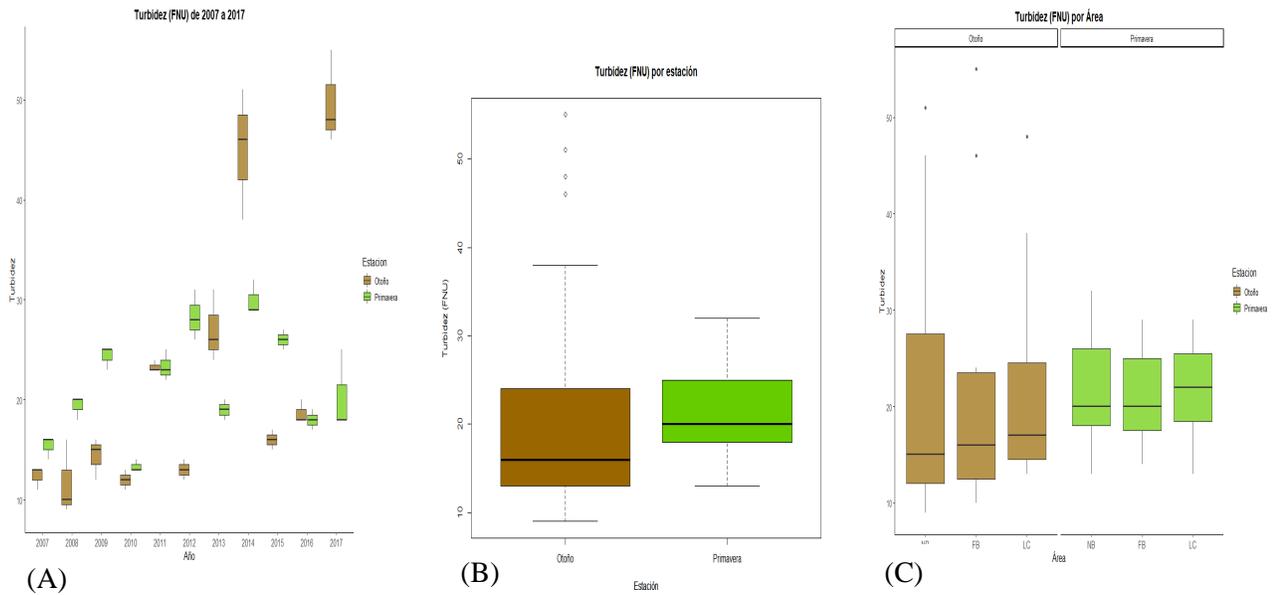


Figura 7. Variación de la turbidez (FNU) entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Conductividad ($\mu\text{S/cm}$)

Este parámetro presenta diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2}=4.028$; $p=0.000405$) (Fig. 8-A), su valor máximo reportado fue de $85 \mu\text{S/cm}$ en 2007 en Fray Bentos, y el mínimo $49 \mu\text{S/cm}$ en 2016 y 2017 en Nuevo Berlín. La comparación entre los sitios no revela diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=1.592$; $p=0.213$) (Fig. 8-C), así como tampoco entre las estaciones primavera y otoño (ANOVA $F_{10,1,2}=1.930$; $p=0.170$) (Fig. 8-B).

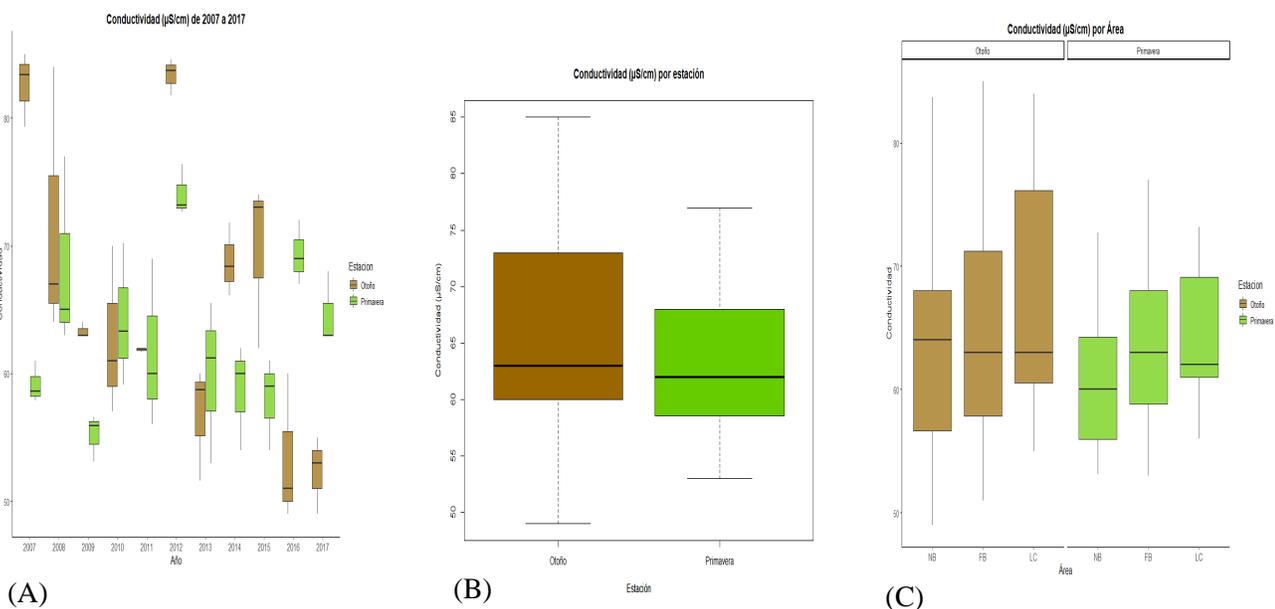


Figura 8. Variación de la conductividad ($\mu\text{S/cm}$) entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño. 26

Alcalinidad (mg/L)

La alcalinidad presentó diferencias significativas entre los años (ANOVA $F_{10,1,2}=4.795$; $p=7.17 \times 10^{-5}$) (Fig. 9-A), así como entre estaciones (ANOVA $F_{10,1,2}=18.55$; $p=7.35 \times 10^{-5}$) (Fig. 9-B). El valor máximo que se encontró fue de 38,60 mg/L en otoño de 2012 en Fray Bentos, mientras el valor mínimo 18,30 mg/L de CaCO_3 en otoño de Nuevo Berlín 2017. No se encontraron diferencias significativas entre los tres sitios (ANOVA $F_{10,1,2}=1.593$; $p=0.213$) (Fig. 9-C).

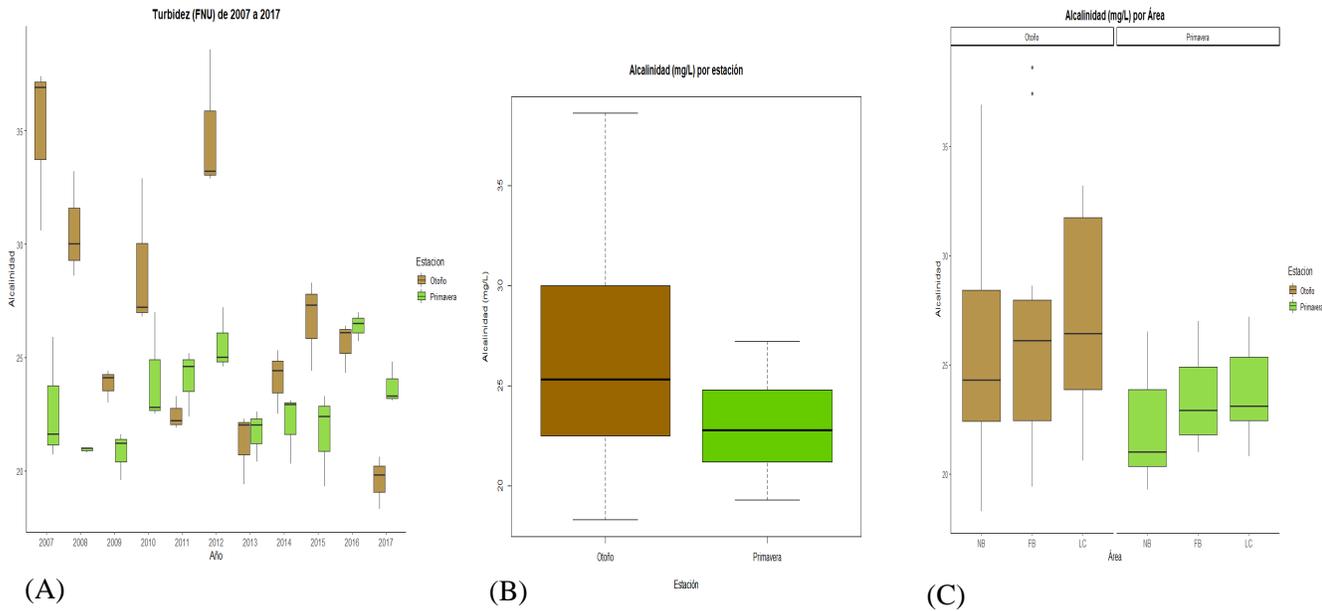


Figura 9. Variación de la alcalinidad (mg/L) entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Amonio-NH4 (mg/L)

El parámetro amonio presentó diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2}=3.368$; $p=0.00191$) (Fig. 10-A). Hubo diferencias significativas marginales entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2}=3.019$; $p=0.0882$) (Fig. 10-B) donde se tiende a encontrar valores más altos durante el otoño. No se encontraron diferencias entre los sitios estudiados (ANOVA $F_{10,1,2}=0.519$; $p=0.597$) (Fig. 10-C).

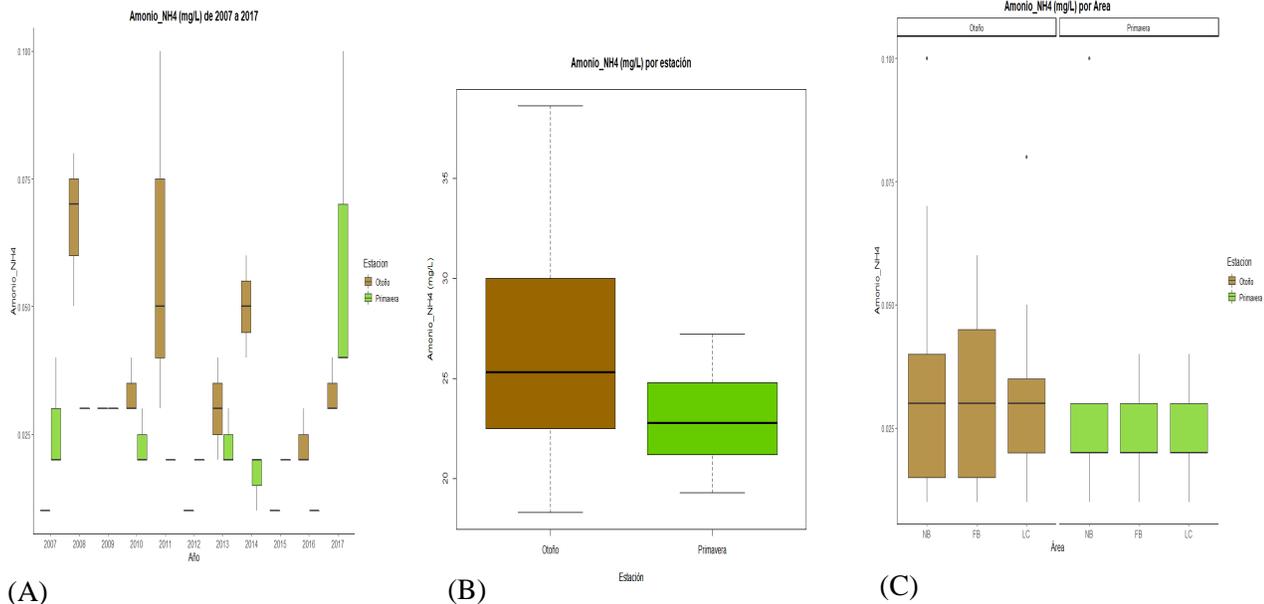


Figura 10. Variación del amonio-NH₄ (mg/L) entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Nitrógeno total (mg/L)

Se encontraron diferencias significativas del nitrógeno total del agua entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2}=6.722$; $p = 1.33 \times 10^{-6}$) (Fig. 11-A). También se encontraron diferencias significativas entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2} = 14.809$; $p = 0.000327$) con valores más altos durante la primavera (Fig. 11-B). Sin embargo, entre los sitios no hubo diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.053$; $p = 0.948$) (Fig. 11-C). Sus valores oscilan entre el máximo reportado en la primavera de 2011 en Fray Bentos de 1,50 mg/L, mientras su mínimo fue registrado en otoño de 2009 en Nuevo Berlín con 0,59 mg/L.

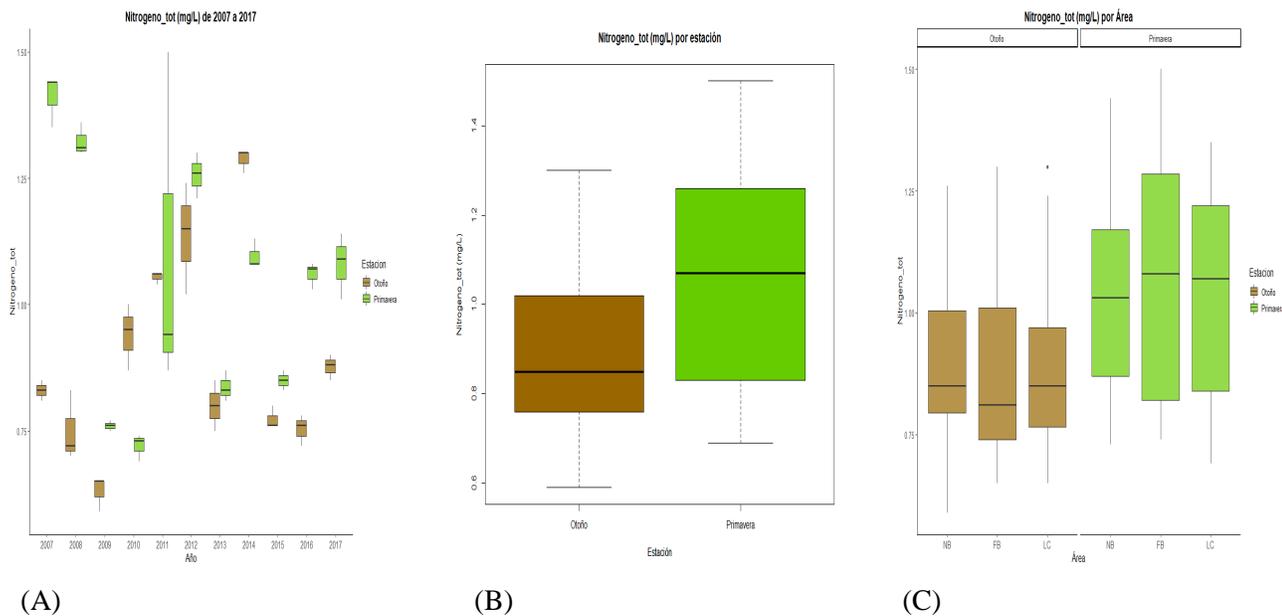


Figura 11. Variación del nitrógeno total (mg/L) entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Fósforo total (µg/L)

En cuando al fósforo total se observaron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 7.944$; $p = 1.36 \times 10^{-7}$) (Fig. 12-A) reportando su valor máximo de 218 µg/L durante la primavera de 2011 en Fray Bentos, mientras el mínimo de 43 µg/L fue reportado en 2013 tanto para Nuevo Berlín como para Fray Bentos, pero no se encontraron diferencias entre los sitios (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.543$; $p = 0.543$) (Fig. 12-B). Si se observaron diferencias entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2} = 9.765$; $p = 0.0029$) (Fig. 12-C).

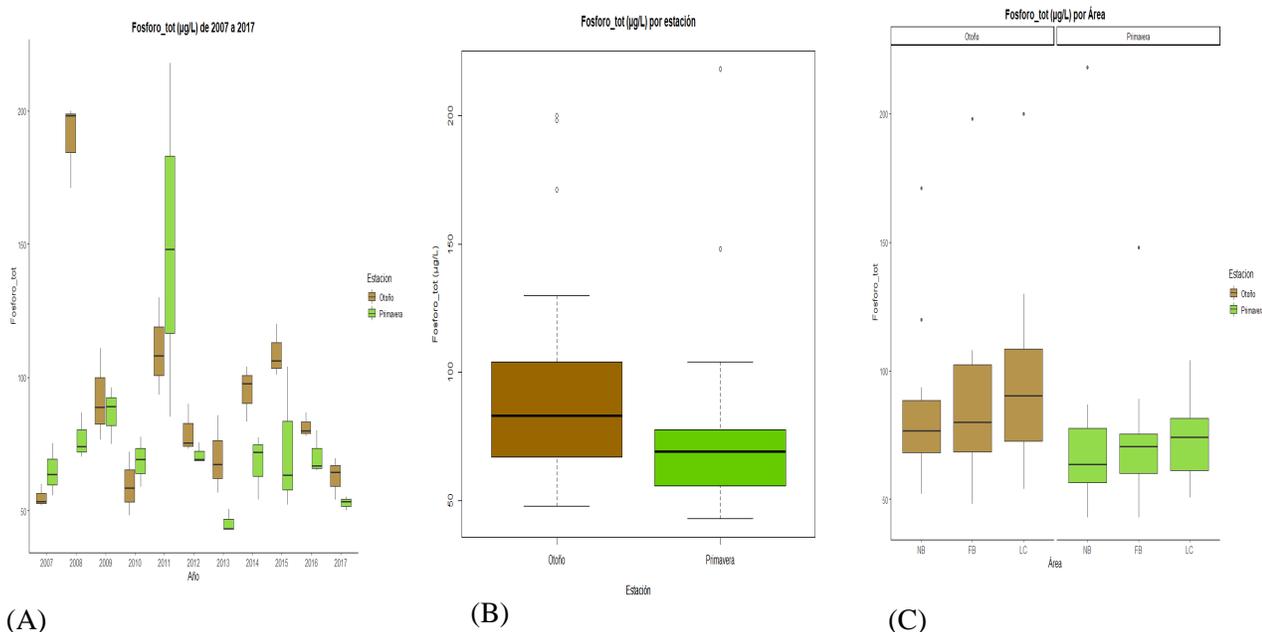
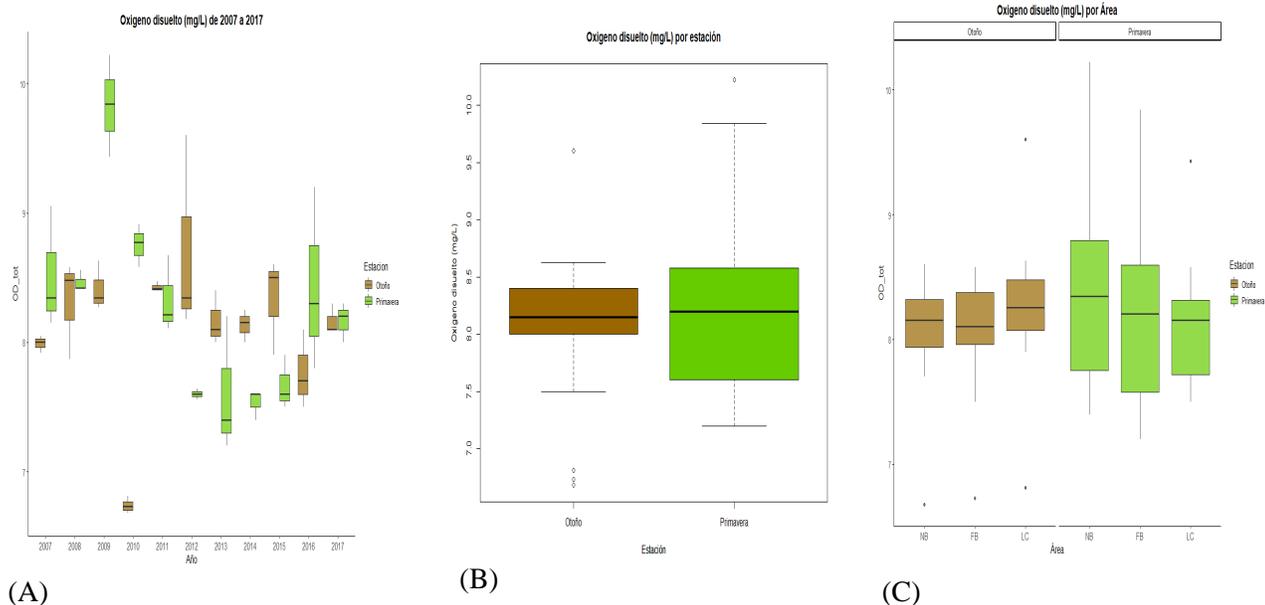


Figura 12. Variación del nitrógeno total (mg/L) entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Oxígeno disuelto (mg/L)

Para el oxígeno disuelto total existieron diferencias significativas entre los años (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.421$; $p = 0.0189$) (Fig. 13-A). Con un valor mínimo (6,68 mg/L) registrado en el otoño de 2010 en Nuevo Berlín, mientras el máximo (10,22 mg/L) en la primavera de 2009 para el mismo sitio. Sin embargo, no hubieron diferencias ni entre los sitios (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.165$; $p = 0.8486$) (Fig 13-B) ni tampoco entre primavera y otoño (ANOVA $F_{10,1,2} = 1.181$; $p = 0.282$) (Fig. 13-C).



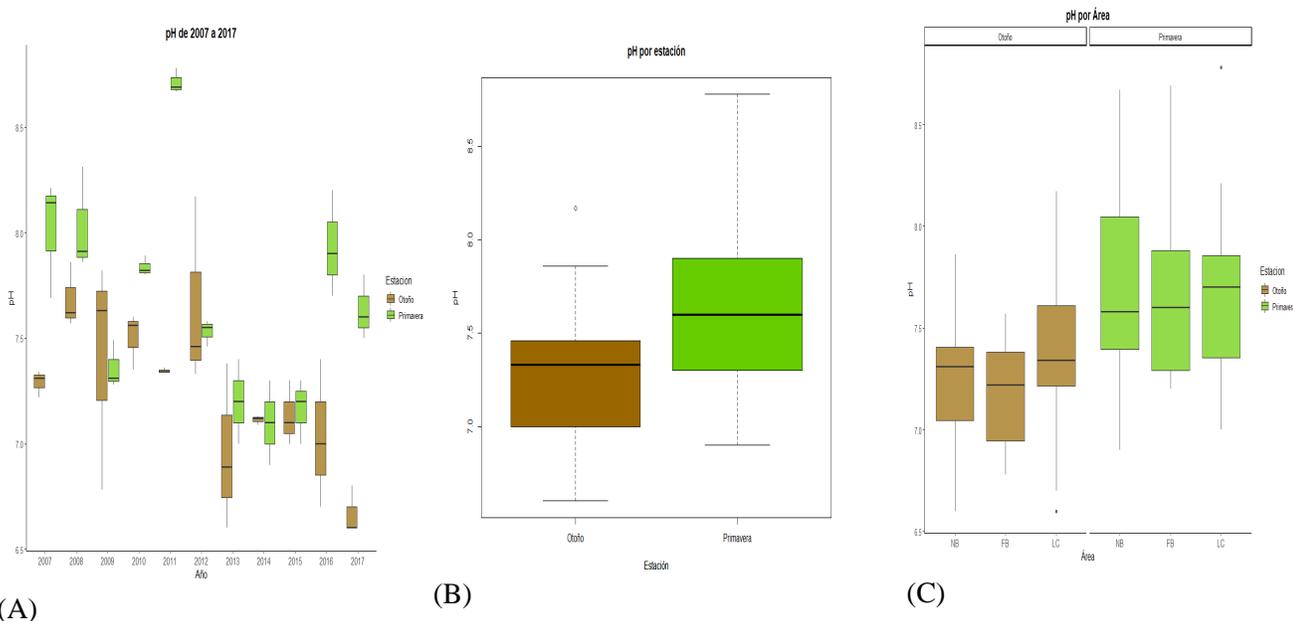
(A)

(B)

(C)

pH

El pH presentó diferencias significativas durante el período (ANOVA $F_{10,1,2} = 5.476$; $p = 1.65 \times 10^{-5}$) (Fig. 14-A), así como también entre las estaciones analizadas (ANOVA $F_{10,1,2} = 26.66$; $p = 3.87 \times 10^{-6}$) (Fig. 14-B). Sin embargo, no presentó diferencias entre los sitios estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.413$; $p = 0.664$) (Fig. 14-C). El parámetro osciló entre 6,60 el valor mínimo reportado para Nuevo Berlín (2013/2017) y Las Cañas (2017), mientras el máximo de 8,78 se reportó para Las Cañas en la primavera de 2011.



(A)

(B)

(C)

Figura 14. Variación del pH entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Sólidos disueltos totales (mg/L)

Con los sólidos disueltos totales se observa una tendencia ascendente hacia el final del año 2017, observándose diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 3.611$; $p = 0.00107$) (Fig. 15-A), así como también diferencias marginalmente significativas entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2} = 3.777$; $p = 0.057$) (Fig. 15-B). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre los tres sitios (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.160$; $p = 0.853$) (Fig. 15-C). Su valor mínimo encontrado fue de 12,50 mg/L durante el otoño de 2012 en Las Cañas, mientras su valor máximo 100 mg/L fue encontrado en la primavera de 2015 en Nuevo Berlín.

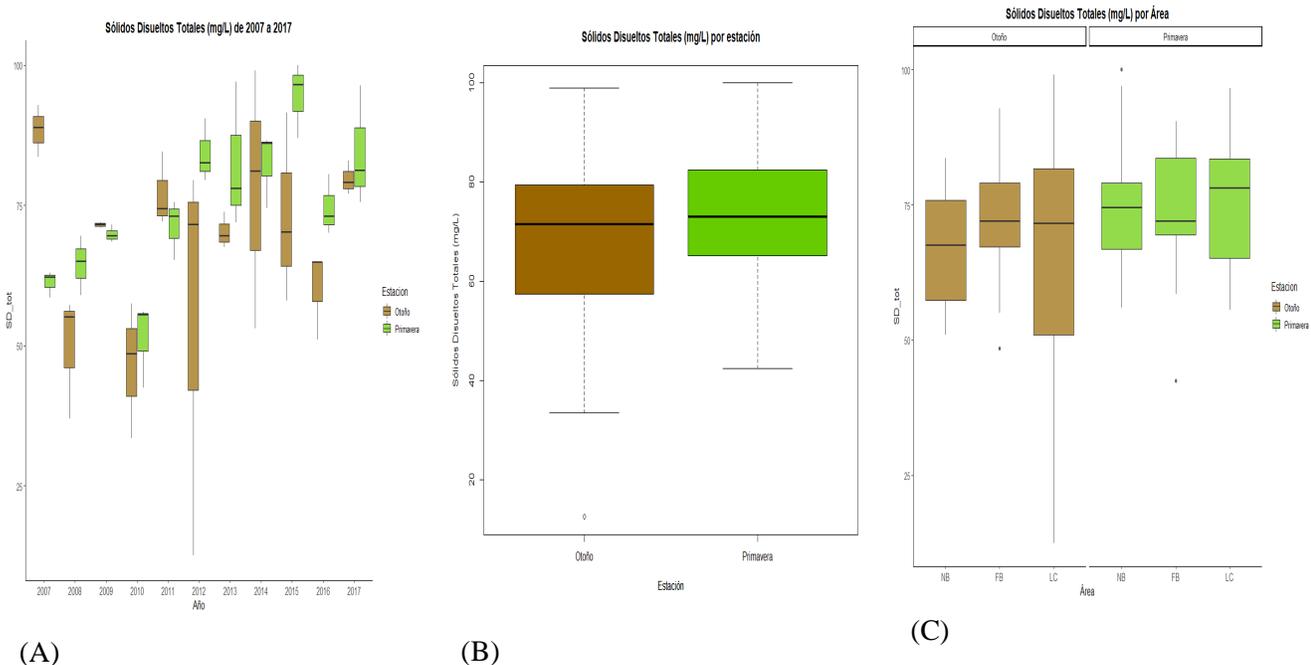


Figura 15. Variación de los sólidos disueltos totales (mg/L) entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Altura del río (cm)

Para los análisis se utilizó el valor promedio por estación (otoño y primavera) para cada año proveniente de la estación de la CARU ubicada en Fray Bentos. En este sentido al utilizar el mismo valor de la altura del río proveniente de la estación de Fray Bentos, para los tres sitios, no se realizaron comparaciones entre las áreas pero si entre años encontrándose diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 4.685$; $p = 9.14 \times 10^{-5}$) (Fig. 16). Entre las estaciones también se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 11.764$; $p = 0.00119$) (Fig. 17), encontrándose que en la primavera la altura del río tiende a ser más alta que durante el otoño. En el período estudiado el

promedio de altura fue de 137cm. Se observan tres picos de altura en la primavera de 2009 con 208 cm, otoño de 2016 con 248 cm (el máximo registrado para el período), y finalmente en el otoño de 2017 con una altura de 238 cm.

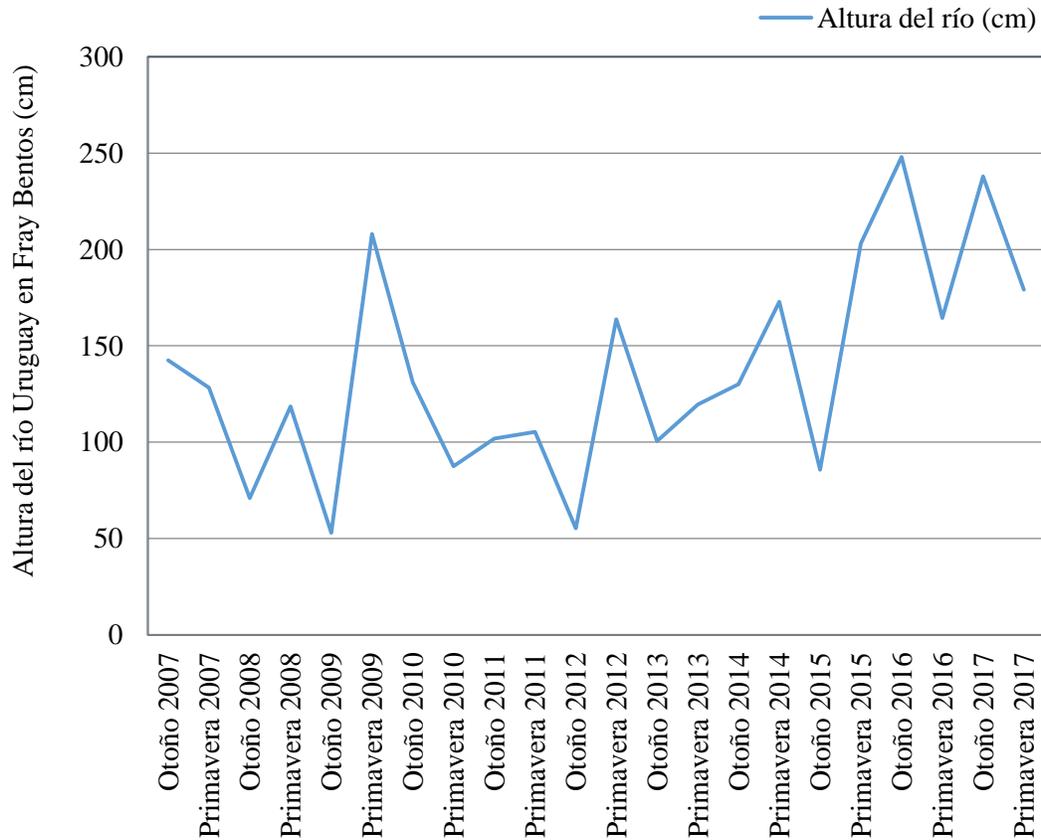


Figura 16. Variación de la altura del río en Fray Bentos (cm) entre los años estudiados (2007-2017) para las estaciones de primavera y otoño.

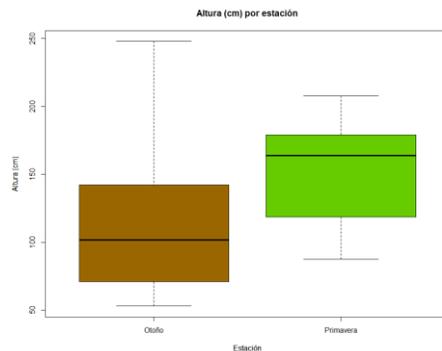


Figura 17. Variación de la altura del río (cm) entre la estación (otoño y primavera). En verde: primavera y en marrón: otoño.

5.2. Caracterización de la comunidad

Comunidad de peces

A nivel de comunidad el número de especies colectadas durante el período de once años (2007 a 2017) en los tres sitios muestreados fue de 121 especies, 30 familias y 9 órdenes (Anexo Tabla 2). La colecta de especies a lo largo de los años fue variable, oscilando en promedio por muestreo entre 3 y 32 especies de peces.

La **biomasa** para el período estudiado (2007-2017) presentó diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 20.13$; $p = 2 \times 10^{-16}$) (Fig. 18-A) destacándose dos picos en 2010 y 2015. También se encontraron diferencias entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2} = 4.16$; $p = 0.042$) (Fig. 18-B). Mientras entre los sitios se presentaron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 66.95$; $p = 2 \times 10^{-16}$) (Fig. 18-C) siendo la biomasa menor en Las Cañas, intermedia en Nuevo Berlín y mayor en Fray Bentos.

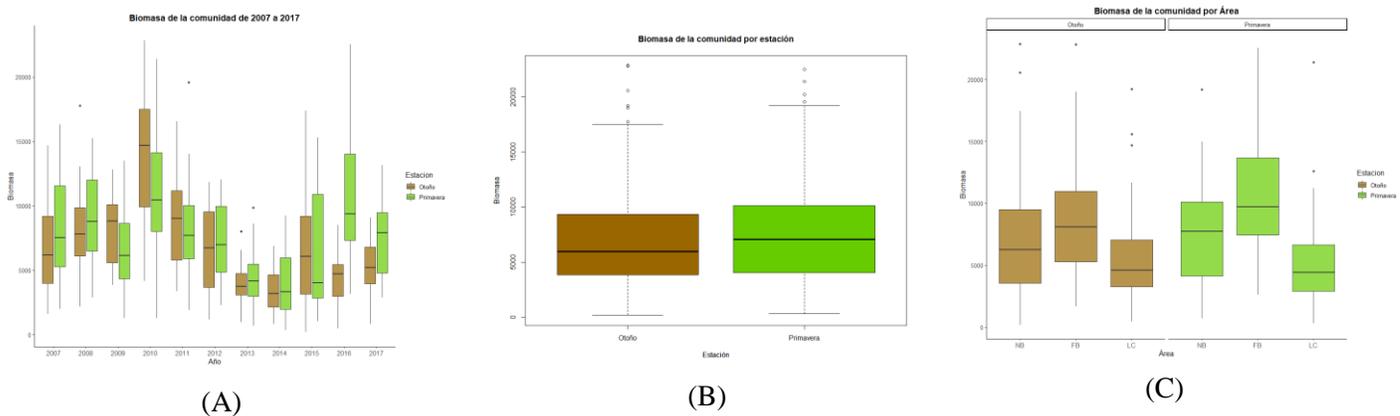


Figura 18. Variación de la biomasa de la comunidad de peces entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

La **abundancia** durante los años estudiados presentó diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 14.28$; $p = 2 \times 10^{-16}$) (Fig. 19-A). Entre las estaciones las diferencias fueron marginales encontrándose valores más altos durante la primavera (ANOVA $F_{10,1,2} = 3.86$; $p = 0.05$) (Fig. 19-B). En el caso de los sitios de estudio también existieron diferencias siendo Fray Bentos el sitio con valores más altos (ANOVA $F_{10,1,2} = 41.05$; $p = 2 \times 10^{-16}$) (Fig. 19-C)

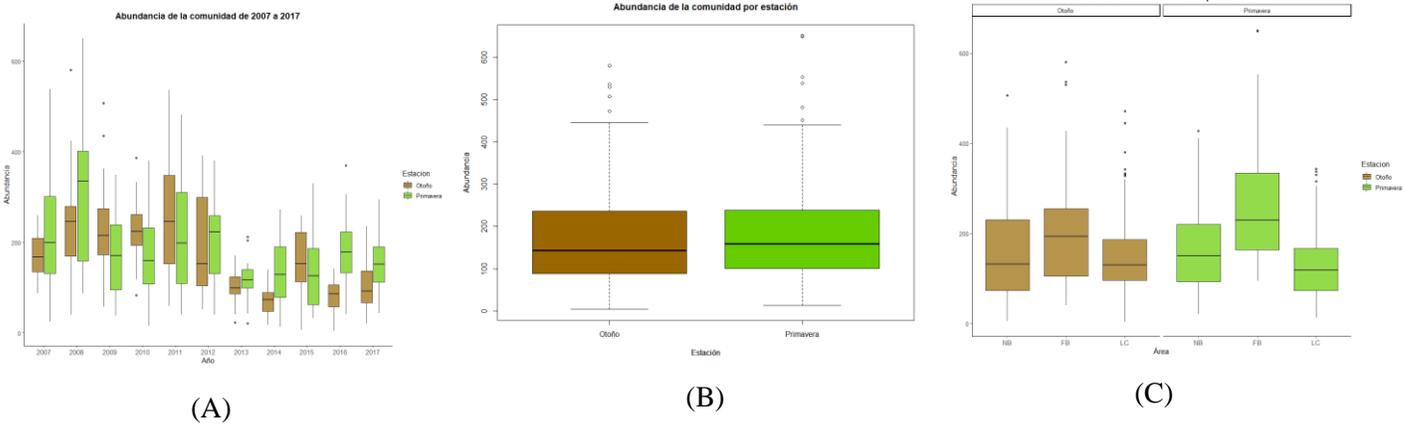


Figura 19. Variación de la abundancia de la comunidad de peces entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

La **riqueza** osciló a lo largo de los años estudiados, presentando diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 7.36$; $p = 6.2 \times 10^{-11}$) (Fig. 20-A) destacándose dos picos durante la primavera de 2008 y 2010. Sin embargo, la mayor riqueza (32 especies) se observó en la primavera del 2016 en Nuevo Berlín, no coincidiendo con aumentos de riqueza para los restantes dos sitios en ese año. Analizándose entre las estaciones también se observaron diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 4.82$; $p = 0.03$) (Fig. 20-B), así como también entre los sitios (ANOVA $F_{10,1,2} = 32.88$; $p = 3.7 \times 10^{-14}$) (Fig. 20-C) siendo la riqueza de Las Cañas significativamente menor.

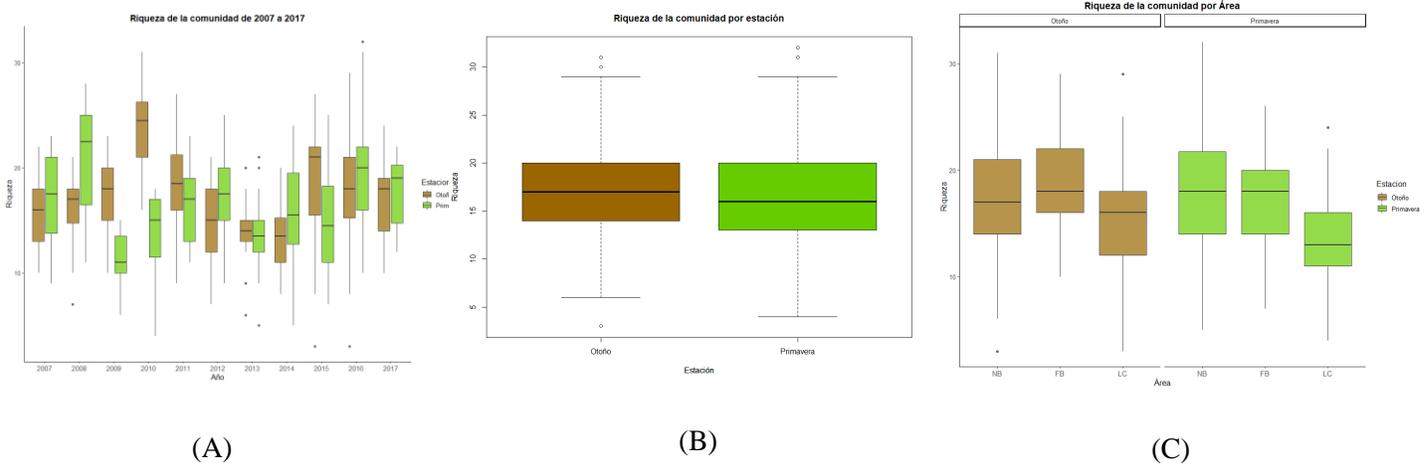


Figura 20. Variación de la riqueza de la comunidad de peces entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

5.3. Análisis Tróficos

5.3.1. Determinación de los Grupos Tróficos (GT)

Del total de 798 estómagos colectados durante (2014-2015), el 87% de los mismos pudo clasificarse tróficamente, de los restantes el 10% estaba vacío mientras el 4% tenían ítems indeterminados. Estos datos fueron integrados con una serie mayor de datos con lo cuál se generó una clasificación robusta de cada especie totalizando en 1890 estómagos analizados (López-Rodríguez et al., 2019).

En el conjunto los ítems alimenticios (Anexo Tabla 6) encontrados fueron detrito, plancton (zooplancton y fitoplancton), perifiton (diatomeas y algas filamentosas), macroinvertebrados acuáticos (insectos, moluscos y macrocrustáceos), macroinvertebrados terrestres (insectos terrestres y arácnidos), restos de peces (escamas, espinas, aletas, peces enteros y restos), macrófitas acuáticas, material vegetal terrestre (semillas, frutos y restos de tejido). La mayoría de las especies presentaron flexibilidad trófica, evidenciada por la incorporación de una amplia variedad de ítems alimenticios en sus dietas.

A partir de los valores del Índice de Importancia Relativa (IIR) para cada ítem alimenticio (Anexo Tabla 6) el cluster evidenció 4 grupos tróficos: detritívoro (24% de las especies), omnívoro-generalista siendo en mayor proporción material terrestre (23% de las especies), omnívoro-invertívoro siendo la mayoría macroinvertebrados acuáticos (20% de las especies), y piscívoros 32% (Fig. 21).

Al analizar los datos del Análisis de Componentes Principales (ACP) se desprende la separación de los cuatro grupos tróficos, con los principales ejes explicando 67% de la variación de datos (PC1=40% y PC2=27%).

La combinación entre el ACP y Cluster realizado permite aumentar la resolución de los cuatro grupos tróficos, incluyéndose, además de los piscívoros y detritívoros, otros grupos que incluyen presas de menor tamaño (Polis, 1994). Para este caso con el grupo de omnívoros se realizó otro ACP utilizando exclusivamente este grupo para generar otros subgrupos tróficos (Fig. 22).

A partir de la metodología empleada se ordenan las especies en 8 grupos tróficos:

- I. Piscívoros: dieta dominada por peces enteros, restos, aletas y escamas de peces.
- II. Piscívoro-invertívoro: dieta dominada por peces, restos de peces, aletas, escamas y macroinvertebrados acuáticos y artrópodos terrestres.
- III. Detritívoro: dieta dominada por los detritos.

- IV. Omnívoro-detritívoro: dieta con una combinación de ítems vegetales y animales, con predominio de los detritos.
- V. Omnívoro-invertívoro (acuático): dieta dominada principalmente por macroinvertebrados acuáticos, y una inclusión menor de componentes vegetales.
- VI. Omnívoro-invertívoro (terrestre): dieta dominada principalmente por artrópodos terrestres y una inclusión menor de componentes vegetales.
- VII. Omnívoro-planctívoro: dieta combinada de fuentes vegetales y animales, con predominio de elementos planctónicos (en su mayoría zooplancton).
- VIII. Omnívoro-herbívoro (terrestre): dieta dominada por semillas y frutos terrestres, pero con inclusión de artrópodos terrestres.

Estos grupos determinados para cada especie fueron extrapolados para todo el período estudiado (2007 – 2017) (Anexo Tabla 2).

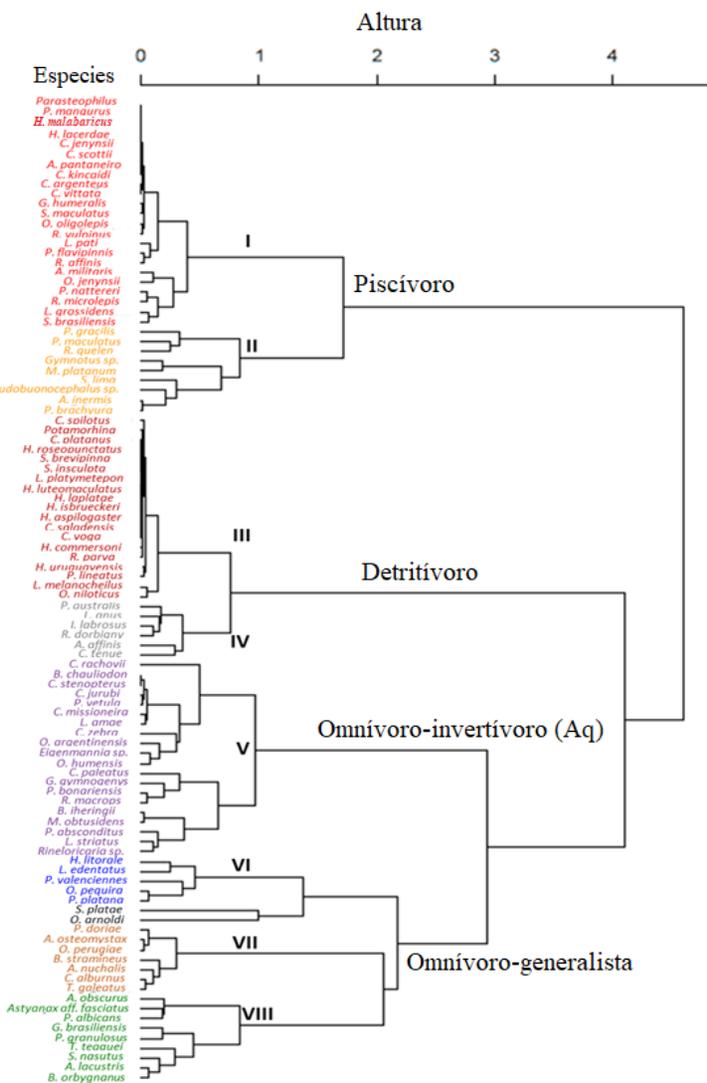


Figura 21. Análisis de conglomerados (Cluster) con la clasificación trófica del Río Uruguay (López-Rodríguez et al., 2019) con los cuatro grandes grupos tróficos indicados con sus títulos; a su vez dentro de cada grupo se realiza una separación estadísticamente significativa en subgrupos detallados por colores (las especies) y números, los restantes 8 grupos tróficos: I Piscívoro, II Piscívoro-invertívoro, III Detritívoro IV Omnívoro-detritívoro, V Omnívoro-invertívoro (acuático), VI Omnívoro-invertívoro (terrestre), VII Omnívoro-planctívoro, VIII Omnívoro-herbívoro (terrestre).

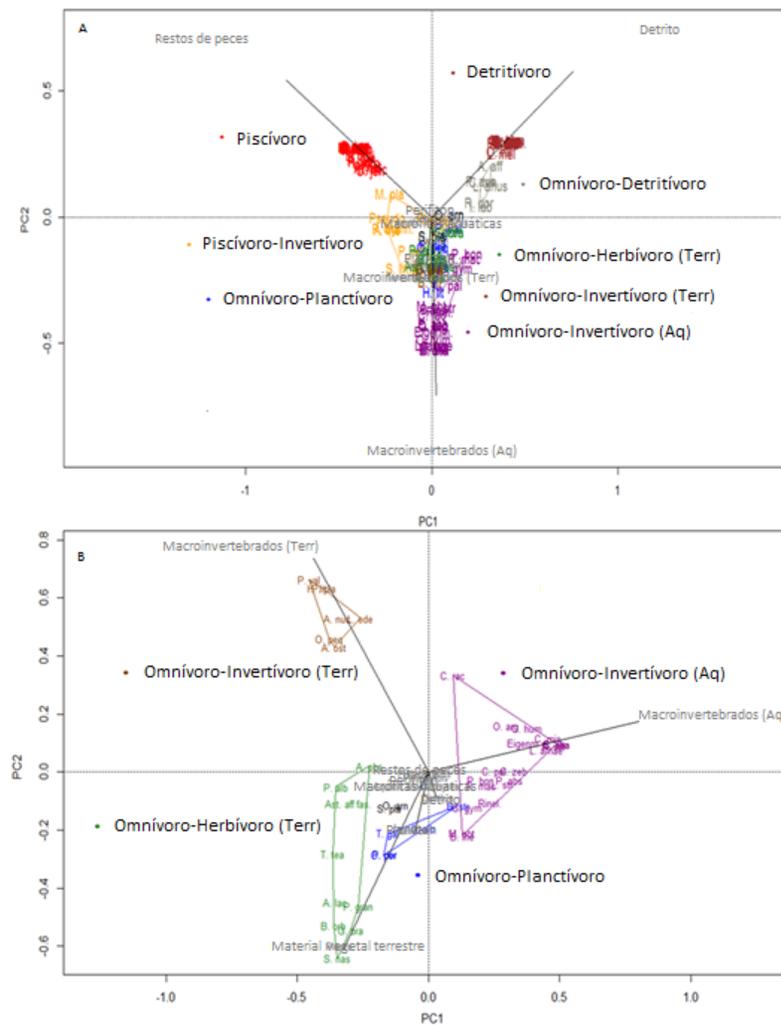


Figura 22. Análisis de Componentes Principales (ACP). El Gráfico A muestra el conjunto de especies de peces en grupos tróficos según el alimento principal de la dieta; los ejes PCA 1 y PCA 2 explicaron el 40% y el 27% de la varianza respectivamente. El gráfico B se muestra solamente la especialización de los grupos omnívoros (sin detritívoros ni piscívoros); los ejes PCA 1 y PCA 2 explicaron el 43% y el 24% de la varianza, respectivamente (López-Rodríguez et al., 2019). Cada uno de los polígonos coloreados representa un grupo trófico, el detalle de la especie puede observarse en la Tabla 2 del Anexo.

A partir de los 8 Grupos Tróficos (GT) determinados anteriormente se estimaron para cada uno de ellos la biomasa, abundancia y riqueza de especies con la información obtenida de los once años de estudio (2007-2017), considerando los tres sitios (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) y las estaciones de primavera y otoño. A continuación, los resultados encontrados se muestran las representaciones gráficas solo en algunos casos, el resto se presentan en anexos:

5.3.2. BIOMASA de los GRUPOS TRÓFICOS

Detritívoro: la biomasa del grupo presenta diferencias entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 5.639$; $p = 1.18 \times 10^{-5}$), con un pico en 2010, encontrándose valores más altos en primavera (Fig. 23-A). Al realizar la prueba de Tukey para los años se observan diferencias marginalmente significativas entre 2010 y los años 2012, 2013, 2014, 2017. Al analizar la biomasa de los detritívoros entre las estaciones estudiadas se encontraron diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 5.380$; $p = 0.024$) con aumento del grupo durante la primavera (Fig. 23-B). Entre los tres sitios también se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 22.39$; $p = 9.66 \times 10^{-8}$) con biomazas más altas para Fray Bentos (Fig. 23-C) Con la prueba de Tukey se observaron diferencias significativas entre Fray Bentos y Nuevo Berlín ($p < 1 \times 10^{-4}$), así como entre Las Cañas y Fray Bentos ($p < 1 \times 10^{-4}$).

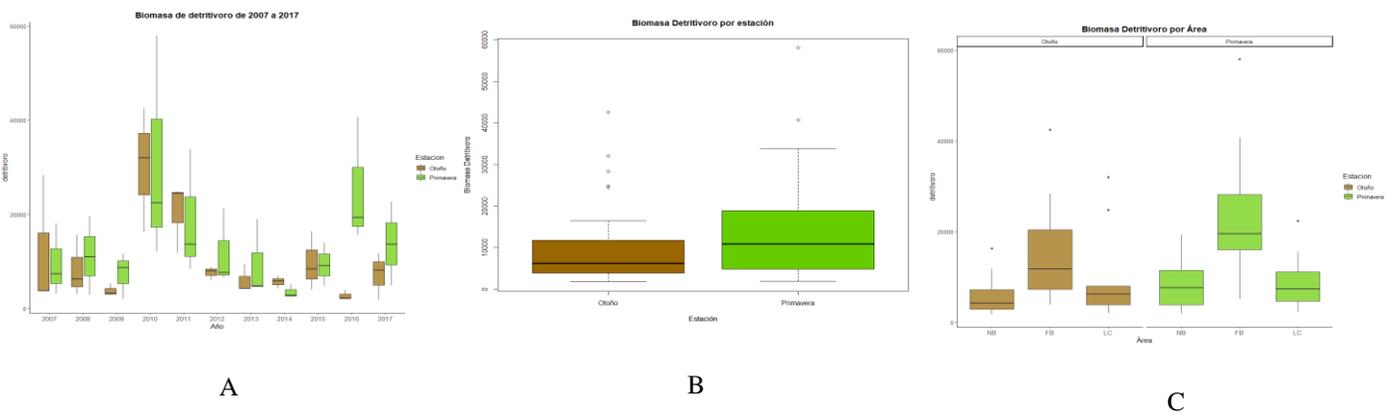


Figura 23. Variación de la biomasa para el grupo trófico: detritívoro entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Herbívoro (terrestre): se encontraron diferencias entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 3.497$; $p = 0.001$) con un pico en 2008 (anexo 3 Fig. 1.1-A). La prueba de Tukey para los años evidencia diferencias significativas entre 2008 y los años 2007, 2009, 2013, 2014, 2015. No se encontraron

diferencias significativas entre primavera y otoño (ANOVA $F_{10,1,2}=0.208$; $p=0.649$) (anexo 3 Fig. 1.1-B) ni entre los sitios (ANOVA $F_{10,1,2}=2.092$; $p=0.133$) (anexo 3 Fig. 1.1-C).

Omnívoro-detritívoro: presentó diferencias significativas entre los años (ANOVA $F_{10,1,2}=6.490$; $p=2.1 \times 10^{-6}$) con el valor más alto encontrado en otoño del 2009 y una disminución de la biomasa hacia los últimos años (anexo 3 Fig. 1.2-A). Estacionalmente no se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=0.529$; $p=0.470$) (anexo 3 Fig. 1.2-B), así como tampoco entre los tres sitios estudiados (ANOVA $F_{10,1,2}=1.507$; $p=0.231$) (anexo 3 Fig. 1.2-C).

Omnívoro-invertívoro (Acuático): la biomasa de este grupo presentó diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=3.972$; $p=0.0005$) con grandes aumentos hacia 2016 y 2017 durante primavera (anexo 3 Fig. 1.3-A). No se observaron diferencias significativas entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2}=2.922$; $p=0.093$) (anexo 3 Fig. 1.3-B). Entre los tres sitios se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=10.93$; $p=0.0001$) con una mayor biomasa en Nuevo Berlín (anexo 3 Fig. 1.3-C).

Omnívoro-invertívoro (Terrestre): entre los años analizados se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=3.864$; $p=0.0006$) con fluctuaciones altas en 2008, 2009, 2011, 2012, 2015 y 2017 (anexo 3 Fig. 1.4-A). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2}=0.088$; $p=0.767$) (anexo 3 Fig. 1.4-B), ni entre los tres sitios (ANOVA $F_{10,1,2}=0.517$; $p=0.599$) (anexo 3 Fig. 1.4-C).

Omnívoro-planctívoro: la biomasa de este grupo presentó diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2}=2.549$; $p=0.014$) (Fig. 24-A). Estacionalmente se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=50.95$; $p=2.98 \times 10^{-9}$) siempre con valores más altos de biomasa durante la primavera (Fig. 24-B). Entre los tres sitios analizados se encontraron diferencias (ANOVA $F_{10,1,2}=48.93$; $p=1.12 \times 10^{-12}$) observándose un aumento de biomasa en Fray Bentos durante la primavera (Fig. 24-C). La prueba de Tukey reveló diferencias entre Fray Bentos y Nuevo Berlín ($p=0.001$), así como entre Las Cañas y Fray Bentos ($p<0.001$).

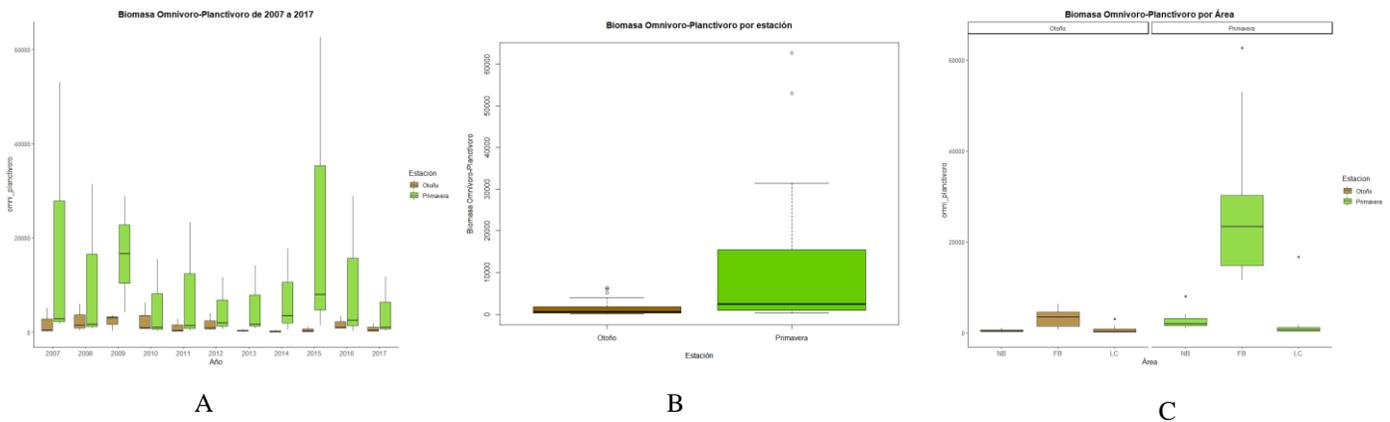


Figura 24. Variación de la biomasa para el grupo trófico: omnívoro-plancívoro entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Piscívoro: no presentó diferencias significativas entre los años analizados (ANOVA $F_{10,1,2} = 1.851$; $p = 0.0743$) con un pico en otoño de 2010 (anexo 3 Fig. 1.5-A). Estacionalmente se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 15.95$; $p = 0.0002$) con biomasa más alta durante otoño (anexo 3 Fig. 1.5-B). Entre los tres sitios analizados también se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 4.838$; $p = 0.012$) con una tendencia a encontrar mayor biomasa en Fray Bentos (anexo 3 Fig. 1.5-C). Al realizar la prueba de Tukey entre sitios se observan diferencias significativas entre LC-FB ($p = 0.00837$).

Piscívoro-invertívoro: entre los años estudiados se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.104$; $p = 0.040$) con aumentos en 2010 y 2016 (anexo 3 Fig. 1.6-A). Entre la primavera y otoño también se observaron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 8.529$; $p = 0.005$) con valores más altos durante la primavera (anexo 3 Fig. 1.6-B). Sin embargo, entre los sitios no hubo diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.486$; $p = 0.617$) (anexo 3 Fig. 1.6-C).

5.3.3. ABUNDANCIA de los GRUPOS TRÓFICOS

Detritívoro: el grupo presentó diferencias entre los años (ANOVA $F_{10,1,2} = 11.89$; $p = 2.5 \times 10^{-10}$), en el caso de la prueba de Tukey se observaron diferencias entre 2008 y los años 2007, 2009, 2013 y 2014 (Fig. 25-A). Entre el otoño y primavera se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 6$).

709; $p = 0.0124$) (Fig. 25-B). El análisis para los sitios también reveló diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 35.02$; $p = 2.33 \times 10^{-10}$) donde Fray Bentos tiende a tener valores más altos de abundancia de detritívora (Fig. 25-C). La prueba de Tukey revela diferencias entre Fray Bentos y Nuevo Berlín ($p < 0.001$), así como diferencias entre Las Cañas y Fray Bentos ($p < 0.001$).

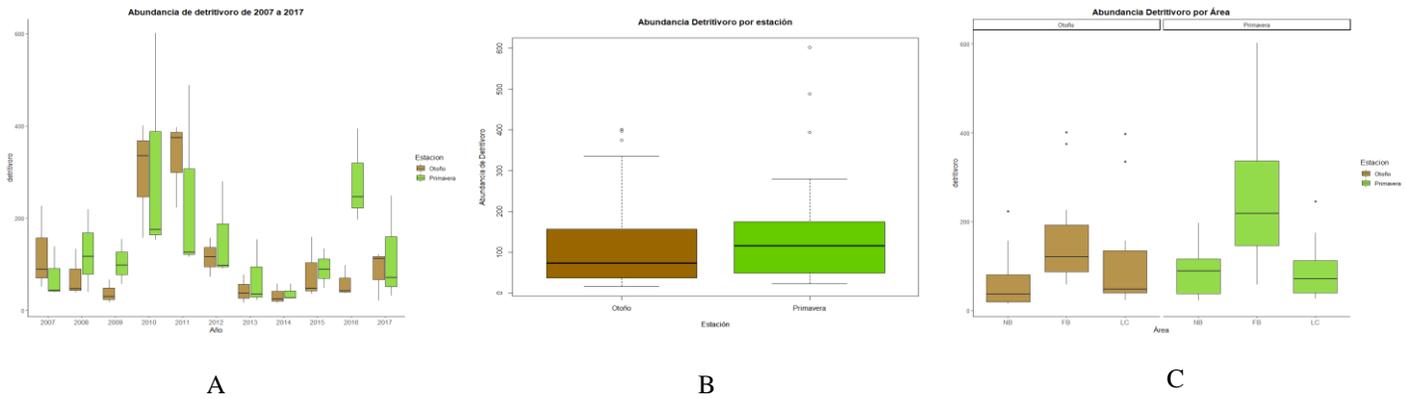


Figura 25. Variación de la abundancia para el grupo trófico: detritívoro entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Herbívoro (terrestre): para la abundancia del grupo se encontraron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 4.405$; $p = 0.0002$) (Fig. 26-A). Al analizar la estacionalidad se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 4.164$; $p = 0.046$) con aumento del grupo durante la primavera (Fig. 26-B). Entre los sitios también se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 3.728$; $p = 0.031$) la prueba de Tukey evidenció diferencias entre Fray Bentos y Nuevo Berlín ($p = 0.0231$) (Fig. 26-C).

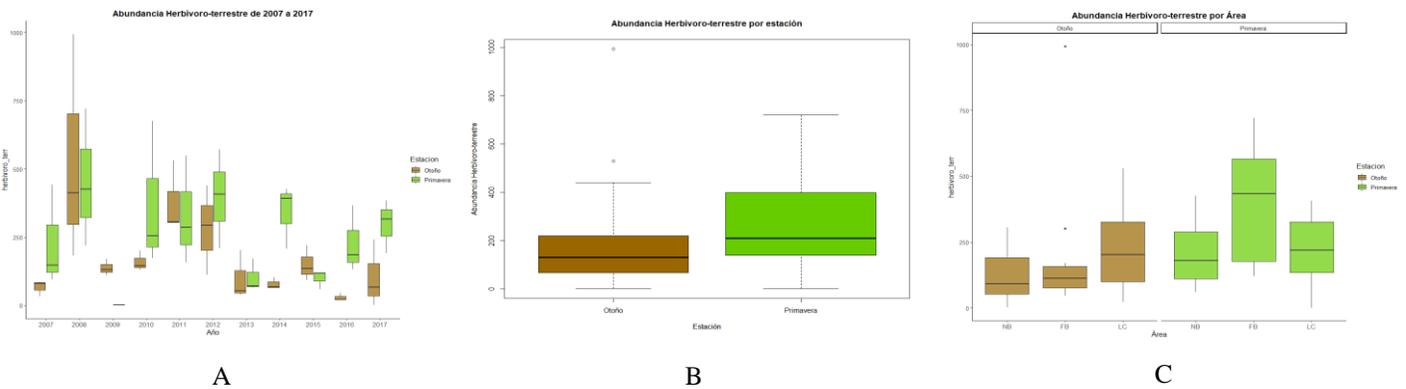


Figura 26. Variación de la abundancia para el grupo trófico: herbívoro (terrestre) entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Omnívoro-detritívoro: entre los años se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=7.658$; $p=2.29 \times 10^{-7}$) con un pico máximo en otoño del 2009 (anexo 3 Fig. 2.1-A). En cuanto a la estacionalidad no se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=2.100$; $p=0.153$) (anexo 3 Fig. 2.1-B), así como tampoco entre los sitios analizados (ANOVA $F_{10,1,2}=0.370$; $p=0.693$) (anexo 3 Fig. 2.1-C).

Omnívoro-invertívoro (Acuático): el grupo presentó diferencias significativas entre los años de estudio (ANOVA $F_{10,1,2}=3.818$; $p=0.0007$) con un pico en 2010 (anexo 3 Fig. 2.2-A). Sin embargo, entre las estaciones no se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=1.447$; $p=0.234$) (anexo 3 Fig. 2.2-B). Entre los tres sitios sí se encontraron diferencias (ANOVA $F_{10,1,2}=10.30$; $p=0.0002$) encontrándose para ambas estaciones valores más altos para Nuevo Berlín (anexo 3 Fig. 2.2-C). En este caso la prueba de Tukey evidenció diferencias significativas entre Fray Bentos y Nuevo Berlín ($p=0.001$), así como Las Cañas y Nuevo Berlín ($p=0.0183$).

Omnívoro-invertívoro (Terrestre): la abundancia del grupo presentó diferencias significativas entre años (ANOVA $F_{10,1,2}=12.22$; $p=1.59 \times 10^{-10}$), observándose un pico máximo durante el otoño de 2011 (anexo 3 Fig. 2.3-A). Estacionalmente no se observaron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=0.880$; $p=0.352$) (anexo 3 Fig. 2.3-B), así como tampoco diferencias entre los tres sitios (ANOVA $F_{10,1,2}=1.232$; $p=0.300$) (anexo 3 Fig. 2.3-C).

Omnívoro-planctívoro: presentó diferencias significativas al analizarse entre los años (ANOVA $F_{10,1,2}=3.057$; $p=0.004$), encontrándose en todos los años valores más altos en primavera (Fig. 27-A). Entre las estaciones también se encontraron diferencias (ANOVA $F_{10,1,2}=49.34$; $p=4.52 \times 10^{-9}$) con mayor abundancia durante primavera (Fig. 27-B). Entre los sitios se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2}=61.06$; $p=2.26 \times 10^{-14}$) (Fig. 27-C), la prueba de Tukey evidencia diferencias entre Fray Bentos y Nuevo Berlín ($p < 1 \times 10^{-6}$), así como entre Las Cañas y Fray Bentos ($p < 1 \times 10^{-6}$).

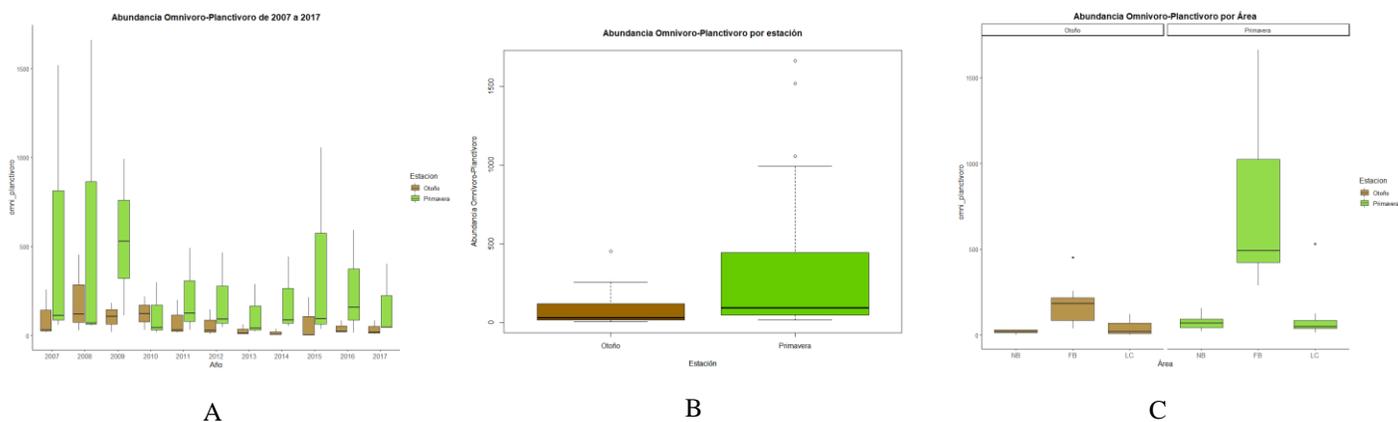


Figura 27. Variación de la abundancia para el grupo trófico: omnívoro-plancívoro entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Piscívoro: entre los años estudiados no se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.420$; $p = 0.934$), observándose los picos más altos en 2009, 2010 y 2011 durante la estación de otoño (anexo 3 Fig. 2.4-A). Entre primavera y otoño se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 14.16$; $p = 0.0004$) (anexo 3 Fig. 2.4-B), así como entre los tres sitios estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 5.352$; $p = 0.007$) (anexo 3 Fig. 2.4-C), en este caso la prueba de Tukey revela diferencias entre Las Cañas y Fray Bentos ($p = 0.00632$).

Piscívoro-invertívoro: la abundancia del grupo reveló diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.104$; $p = 0.041$) con un pico en la primavera de 2010 (anexo 3 Fig. 2.5-A). Entre el otoño y primavera se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 8.529$; $p = 0.005$) (anexo 3 Fig. 2.5-B). Mientras entre los tres sitios no se encontraron diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.486$; $p = 0.618$) (anexo 3 Fig. 2.5-C).

5.3.4. RIQUEZA de los GRUPOS TRÓFICOS

Detritívoro: la riqueza del grupo no presentó diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.423$; $p = 0.423$) (anexo 3 Fig. 3.1-A), tampoco entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.009$; $p = 0.923$) (anexo 3 Fig. 3.1-B), ni entre los sitios (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.534$; $p = 0.089$) (anexo 3 Fig. 3.1-C).

Herbívoro (terrestre): el grupo presentó diferencias significativas entre los años (ANOVA $F_{10,1,2} = 5.005$; $p = 4.53 \times 10^{-5}$) con un pico máximo en 2010 (anexo 3 Fig. 3.2-A). Entre la primavera y el otoño no se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.796$; $p = 0.376$) (anexo 3 Fig. 3.2-B), así como tampoco entre los tres sitios analizados (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.844$; $p = 0.436$) (anexo 3 Fig. 3.2-C).

Omnívoro-detritívoro: su riqueza presentó diferencias significativas entre los años (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.092$; $p = 0.042$) con los picos en 2014 y 2015 (Fig. 28-A). Entre las estaciones también se encontraron diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 10.25$; $p = 0.002$) con un aumento del grupo durante la primavera (Fig. 28-B). Entre los tres sitios se encontraron diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 3.396$; $p = 0.041$), la prueba de Tukey reveló diferencias entre Fray Bentos y Nuevo Berlín ($p = 0.047$) (Fig. 28-C).

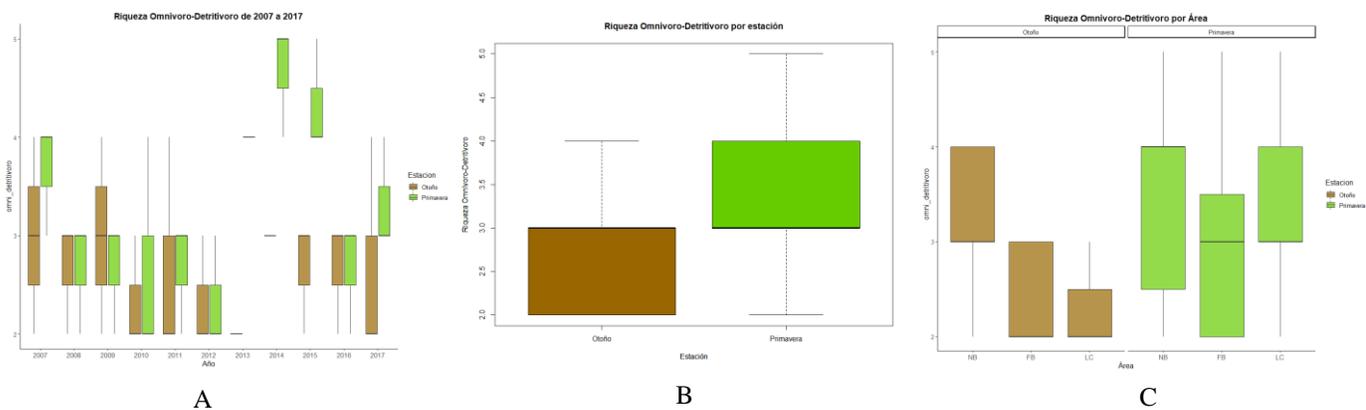


Figura 28. Variación de la riqueza para el grupo trófico: omnívoro-detritívoro entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Omnívoro-invertívoro (Acuático): no se encontraron diferencias significativas entre los años (ANOVA $F_{10,1,2} = 1.645$; $p = 0.120$) (anexo 3 Fig. 3.3-A). Entre las estaciones el grupo sí presentó diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 8.366$; $p = 0.006$) (anexo 3 Fig. 3.3-B), así como entre los sitios (ANOVA $F_{10,1,2} = 13.05$; $p = 2.55 \times 10^{-5}$) (anexo 3 Fig. 3.3-C). La prueba de Tukey reveló que diferencias entre Las Cañas y Nuevo Berlín ($p = 0.001$) y entre Las Cañas y Fray Bentos ($p = 0.007$).

Omnívoro-invertívoro (Terrestre): se encontraron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 12.22$; $p = 1.59 \times 10^{-10}$) (anexo 3 Fig. 3.4-A). Sin embargo, no se encontraron diferencias entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.880$; $p = 0.352$) (anexo 3 Fig. 3.4-B), ni entre los sitios (ANOVA $F_{10,1,2} = 1.232$; $p = 0.300$) (anexo 3 Fig. 3.4-C).

Omnívoro-planctívoro: este grupo presentó diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.958$; $p = 0.005$) (anexo 3 Fig. 3.5-A). Se encontraron diferencias entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2} = 24.52$; $p = 8.14 \times 10^{-6}$) (anexo 3 Fig. 3.5-B). Los tres sitios no presentaron diferencias en cuanto a la riqueza del grupo (ANOVA $F_{10,1,2} = 1.186$; $p = 0.313$) (anexo 3 Fig. 3.5-C).

Piscívoro: se encontraron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.487$; $p = 0.016$) (Fig. 29-A), así como entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2} = 12.52$; $p = 0.0008$) (Fig. 29-B). Entre los sitios también se encontraron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 3.814$; $p = 0.028$) (Fig. 29-C), mientras la prueba de Tukey reveló diferencias significativas entre Fray Bentos y Las Cañas ($p = 0.036$).

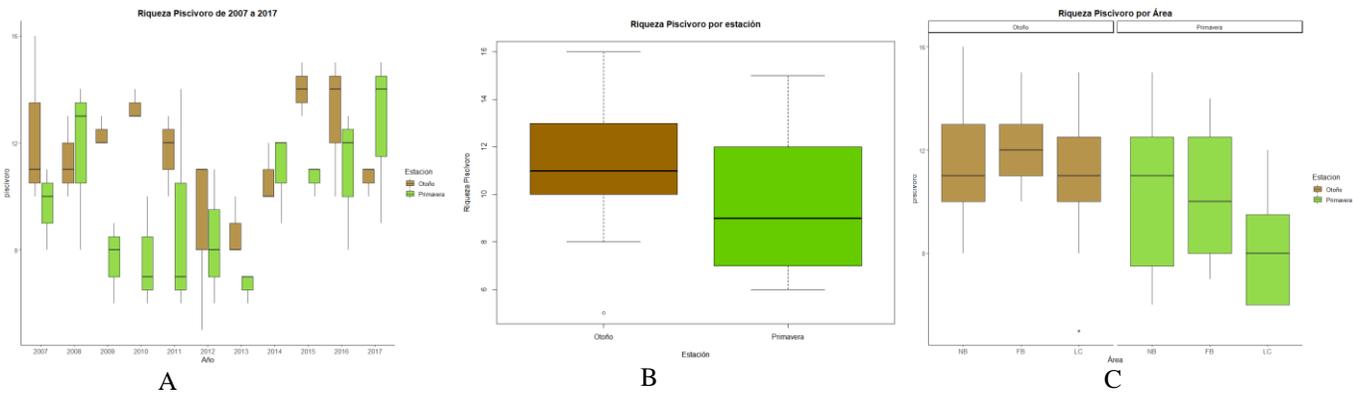


Figura 29. Variación de la riqueza para el grupo trófico: piscívoro entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Piscívoro-invertívoro: este grupo presentó diferencias significativas entre los años (ANOVA $F_{10,1,2} = 4.04$; $p = 0.0004$) con una tendencia de aumento hacia los últimos años (Fig. 30-A). Entre estaciones se observó diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 12.37$; $p = 0.0009$) con un aumento del grupo en primavera (Fig. 30-B). Al analizar entre los sitios se encuentran diferencias marginalmente

significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.75$; $p = 0.073$) (Fig. 30-C), la prueba de Tukey evidenció estas diferencias entre Las Cañas y Nuevo Berlín ($p=0.074$).

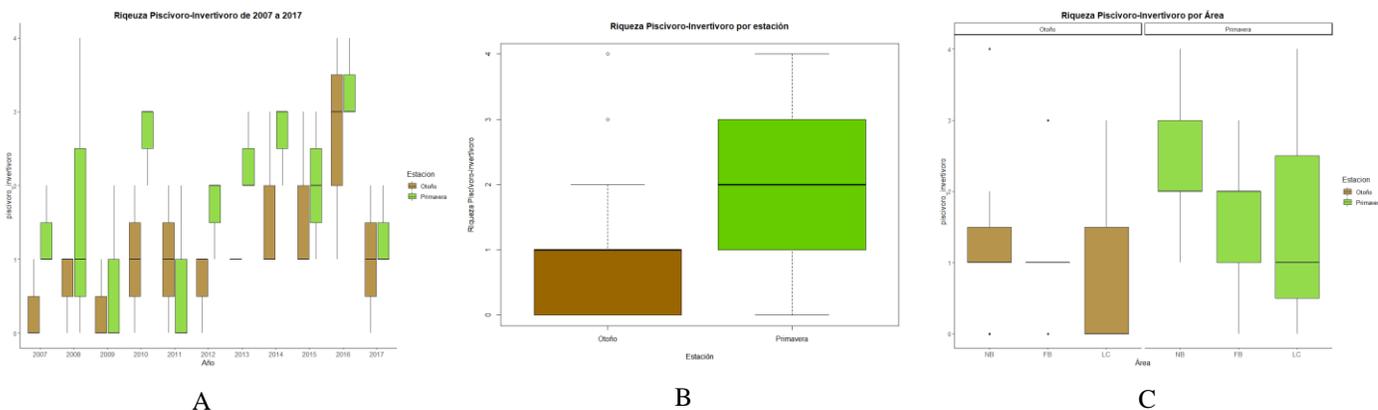


Figura 30. Variación de la riqueza para el grupo trófico: piscívoro-invertívoro entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

Los valores resumidos de los test estadísticos ANOVA de tres vías realizadas para las variables biológicas: biomasa, abundancia y riqueza de los Grupos Tróficos (GT) se encuentran en la Tabla 1. En resumen, la mayoría de las diferencias significativas estuvieron relacionadas con la variación inter anual (83% de los análisis) seguido de las diferencias entre las dos estaciones del año analizadas (58%) y luego por las diferencias entre sitios (54%).

Los detritívoros y omni-planctívoros fueron los únicos que presentaron diferencias en los tres niveles analizados para biomasa y abundancia, pero no para la riqueza. Los herbívoros (terrestres) y omnívoros-planctívoros también presentaron diferencias en los tres niveles para la abundancia, mientras que los omnívoros-detritívoros, piscívoros y piscívoro-invertívoro exhibieron únicamente diferencias en los tres niveles para la riqueza. Interanualmente para la biomasa y abundancia todos los GT presentaron diferencias a excepción de los piscívoros, mientras con la riqueza únicamente los detritívoros y omni-invertívoros (acuáticos) no presentaron diferencias. Estacionalmente los omnívoro-planctívoros, piscívoros y piscívoros-invertívoros presentaron diferencias entre el otoño y la primavera. Entre los sitios el omnívoro-invertívoro es único grupo que presentó diferencias, siendo Fray Bentos el área que en su mayoría presentó diferencias con los otros sitios.

Tabla 1. Valores de test estadísticos ANOVA de tres vías realizadas para las variables biológicas: biomasa, abundancia y riqueza de los Grupos Tróficos (GT). Se reporta para cada parámetro el valor estadístico F y el valor *p*, los resultados que son estadísticamente significativos se encuentran resaltados en negrita, en gris oscuro los GT que presentaron diferencias en las tres escalas temporales y espaciales analizadas y gris claro los estadísticamente significativos.

Grupo Trófico	Parámetro	Interanual		Estacional		Sitio	
		estadístico	<i>p</i> -valor	estadístico	<i>p</i> -valor	estadístico	<i>p</i> -valor
detrítivo	Biomasa	F10,1,2=5.639	1.18x10-5	F10,1,2=5.380	0.0243	F10,1,2=22.394	9.66x10-8
herbívoro (Terr)	Biomasa	F10,1,2=3.497	0.0014	F10,1,2=0.208	0.6499	F10,1,2=2.092	0.1337
omni-detrítivo	Biomasa	F10,1,2=6.490	2.1x10-6	F10,1,2=0.529	0.470	F10,1,2=1.507	0.231
omni-invertívoro (Aq)	Biomasa	F10,1,2=3.972	0.000461	F10,1,2=2.922	0.093323	F10,1,2=10.931	0.000109
omni-invertívoro (Terr)	Biomasa	F10,1,2=3.864	0.000593	F10,1,2=0.088	0.767654	F10,1,2=0.517	0.599255
omni-planctívoro	Biomasa	F10,1,2=2.549	0.0138	F10,1,2=50.953	2.98x10-9	F10,1,2=48.928	1.12x10-12
piscívoro	Biomasa	F10,1,2=1.851	0.074377	F10,1,2=15.951	0.000205	F10,1,2=4.838	0.011833
piscívoro-invertívoro	Biomasa	F10,1,2=2.104	0.04067	F10,1,2=8.529	0.00516	F10,1,2=0.486	0.61787
detrítivo	Abundancia	F10,1,2=11.89	2.5x10-10	F10,1,2=6.709	0.0124	F10,1,2=35.02	2.33x10-10
herbívoro (Terr)	Abundancia	F10,1,2=4.405	0.000171	F10,1,2=4.164	0.0463	F10,1,2=3.728	0.0307
omni-detrítivo	Abundancia	F10,1,2=7.658	2.29x10-7	F10,1,2=2.100	0.153	F10,1,2=0.370	0.693
omni-invertívoro (Aq)	Abundancia	F10,1,2=3.818	0.000660	F10,1,2=1.447	0.2345	F10,1,2=10.300	0.000171
omni-invertívoro (Terr)	Abundancia	F10,1,2=12.216	1.59x10-10	F10,1,2=0.880	0.352	F10,1,2=1.232	0.300
omni-planctívoro	Abundancia	F10,1,2=3.057	0.00404	F10,1,2=49.343	4.52x10-9	F10,1,2=61.059	2.26x10-14
piscívoro	Abundancia	F10,1,2=0.420	0.934	F10,1,2=14.156	0.00042	F10,1,2=5.352	0.0077
piscívoro-invertívoro	Abundancia	F10,1,2=2.104	0.0407	F10,1,2=8.529	0.0052	F10,1,2=0.486	0.6178
detrítivo	Riqueza	F10,1,2=0.972	0.423	F10,1,2=0.009	0.9233	F10,1,2=2.534	0.0891
herbívoro (Terr)	Riqueza	F10,1,2=5.005	4.53x10-5	F10,1,2=0.796	0.376	F10,1,2=0.844	0.436
omni-detrítivo	Riqueza	F10,1,2=2.092	0.04187	F10,1,2=10.248	0.00233	F10,1,2=3.396	0.04110
omni-invertívoro (Aq)	Riqueza	F10,1,2=1.645	0.12003	F10,1,2=8.366	0.00557	F10,1,2=13.051	2.55x10-5
omni-invertívoro (Terr)	Riqueza	F10,1,2=12.216	1.59x10-10	F10,1,2=0.880	0.352	F10,1,2=1.232	0.300
omni-planctívoro	Riqueza	F10,1,2=2.958	0.00512	F10,1,2=24.523	8.14x10-6	F10,1,2=1.186	0.31359
piscívoro	Riqueza	F10,1,2=2.487	0.016088	F10,1,2=12.522	0.000857	F10,1,2=3.814	0.028461
piscívoro-invertívoro	Riqueza	F10,1,2=4.04	0.0004	F10,1,2=12.37	0.00092	F10,1,2=2.75	0.0732

5.3.5. Determinación de las Posiciones Tróficas (PT)

Para el estudio trófico con isótopos estables fueron colectadas 54 especies de peces (908 muestras), y 17 tipos de recursos alimenticios basales (incluyendo los recursos alóctonos y autóctonos) colectados durante de la primavera 2014 y otoño 2015 de los tres sitios (Anexo Tabla 1). Las proporciones isotópicas de carbono y nitrógeno obtenidas de los recursos alimenticios basales y de los peces para los tres sitios, así como los resultados obtenidos de la fórmula de Posición Trófica indicada anteriormente para cada especie de pez, evidenciaron tres posiciones tróficas: PT2, PT3 y PT4 en los cuales se clasificaron el resto de las especies durante los once años de estudio en los tres sitios (Fig. 31; Anexo 1 Tabla 2.).

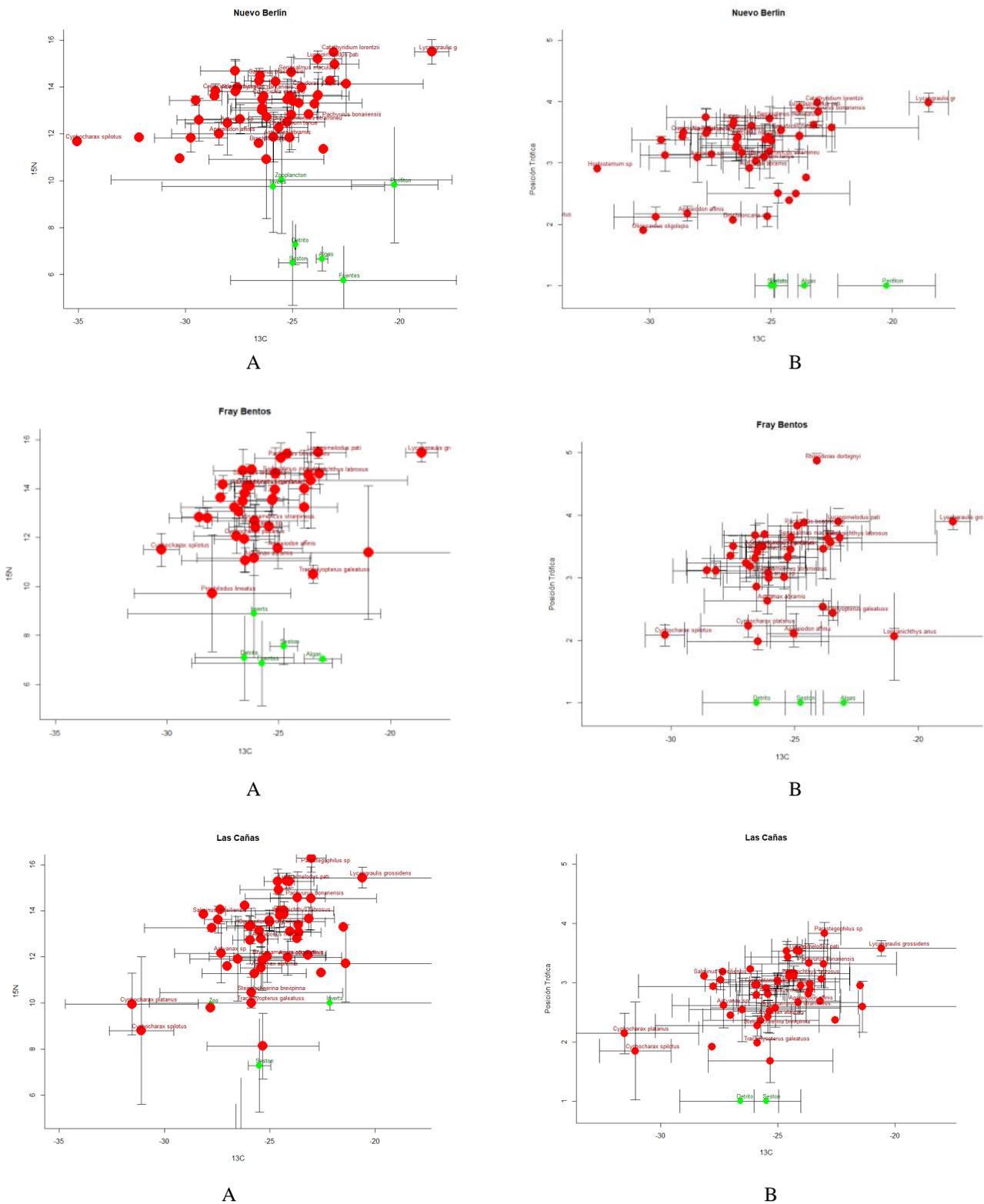


Figura 31. Gráficas de las firmas isotópicas de carbono y nitrógeno (media \pm desvío) de los principales recursos alimenticios basales (indicado con puntos verdes) y de los peces (indicado con puntos rojos) en cada sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (A); gráfica de la posición trófica y la firma isotópica de carbono (media \pm desvío) de los principales recursos alimenticios basales (indicado con puntos

verdes) y de los peces (indicado con puntos rojos) en cada sitio de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas). Se indica el texto de las especies principales por más detalles ver Anexo 1, Tabla 2.

A continuación los resultados encontrados siguiendo la misma lógica descriptiva que los grupos tróficos:

5.3.6. BIOMASA por POSICION TRÓFICA

PT2: se encontraron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 5.53$; $p = 1.48 \times 10^{-5}$) (anexo 3 Fig. 4.1-A) con un pico en otoño de 2010. Estacionalmente no presentó diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.62$; $p = 0.11$) (anexo 3 Fig. 4.1-B), así como tampoco diferencias entre los sitios (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.11$; $p = 0.13$) (anexo 3 Fig. 4.1-C).

PT3: se encontraron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.41$; $p = 0.019$) (anexo 3 Fig. 4.2-A) con el valor más alto encontrado en otoño de 2010. Estacionalmente no se encontraron diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.162$; $p = 0.688$) (anexo 3 Fig. 4.2-B). Entre los sitios si hubo diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 8.63$; $p = 0.0006$) (anexo 3 Fig. 4.2-C), en este sentido la prueba de Tukey reveló diferencias entre Las Cañas y Nuevo Berlín ($p = 0.001$), así como entre Las Cañas y Fray Bentos ($p = 0.003$).

PT4: se encontraron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 3.37$; $p = 0.0019$) (Fig. 32-A), sin embargo, no hubo diferencias entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.244$; $p = 0.623$) (Fig. 32-B). La PT4 entre los tres sitios presentó diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 7.01$; $p = 0.002$) (Fig. 32-C), así como la prueba de Tukey evidenció diferencias significativas entre Fray Bentos y Nuevo Berlin ($p = 0.042$), así como entre Las Cañas y Fray Bentos ($p = 0.002$).

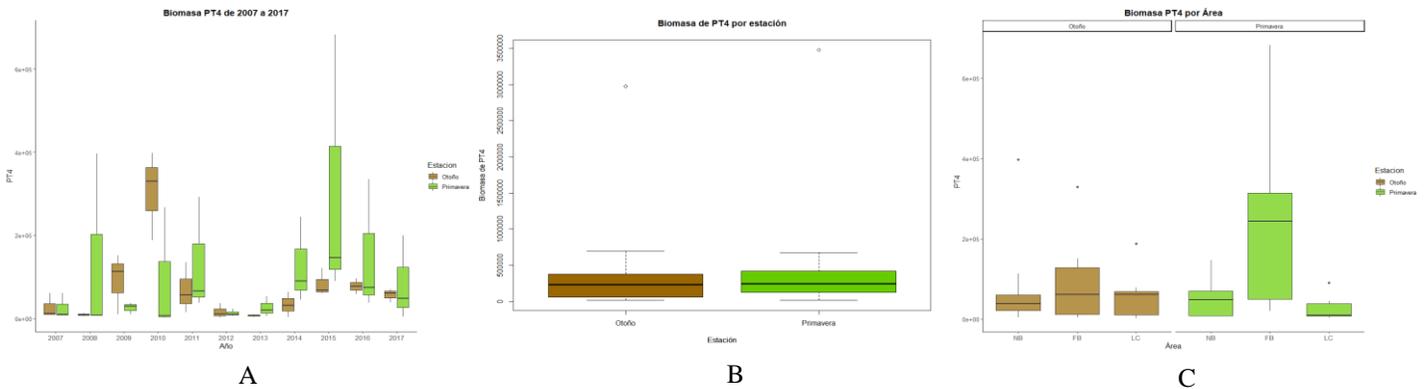


Figura 32. Variación de la biomasa para la posición trófica: PT4 entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

5.3.7. ABUNDANCIA por POSICION TRÓFICA

PT2: se encontraron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.71$; $p = 0.0095$) (anexo 3 Fig. 5.1-A). Sin embargo, no presentó diferencias entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.368$; $p = 0.547$) (anexo 3 Fig. 5.1-B) ni entre los sitios (ANOVA $F_{10,1,2} = 1.86$; $p = 0.166$) (anexo 3 Fig. 5.1-C).

PT3: se encontraron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 6.37$; $p = 2.67 \times 10^{-6}$) con una tendencia a la disminución de las especies pertenecientes a la PT3 hacia los últimos años (Fig. 33-A). Estacionalmente, no presentaron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 1.751$; $p = 0.192$) (Fig. 33-B), así como tampoco entre los sitios (ANOVA $F_{10,1,2} = 1.495$; $p = 0.234$) (Fig. 33-C).

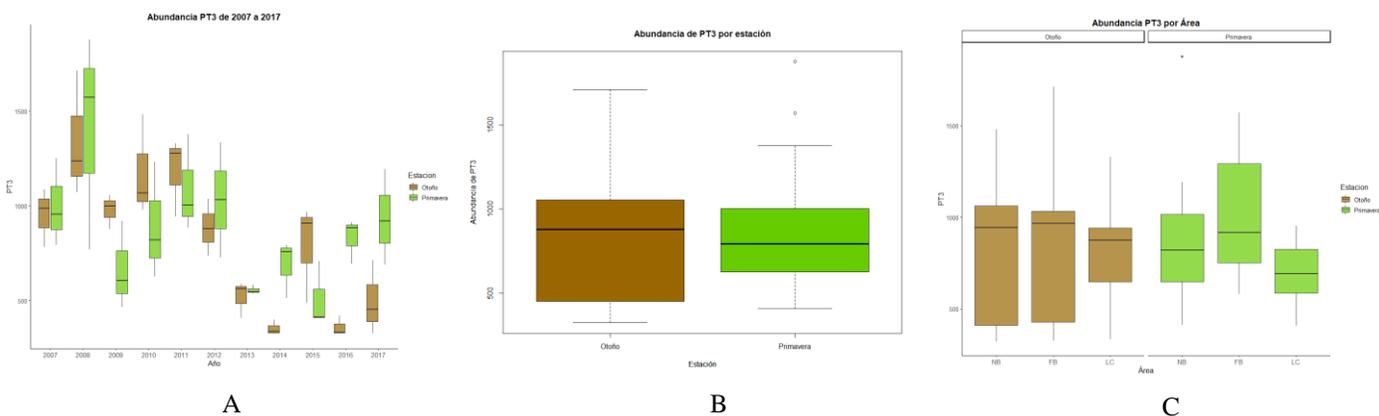


Figura 33. Variación de la abundancia para la posición trófica: PT3 entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

PT4: se encontraron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 3.95$; $p = 0.0005$) (Fig. 34-A). Entre primavera y otoño no hubo diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 0.139$; $p = 0.711$) (Fig. 34-B). Entre los tres sitios existieron diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 43.35$; $p = 8.35 \times 10^{-12}$) (Fig. 34-C), la prueba de Tukey evidenció diferencias significativas entre Fray Bentos y Nuevo Berlín ($p < 1 \times 10^{-4}$), así como entre Las Cañas y Nuevo Berlín ($p < 1 \times 10^{-4}$).

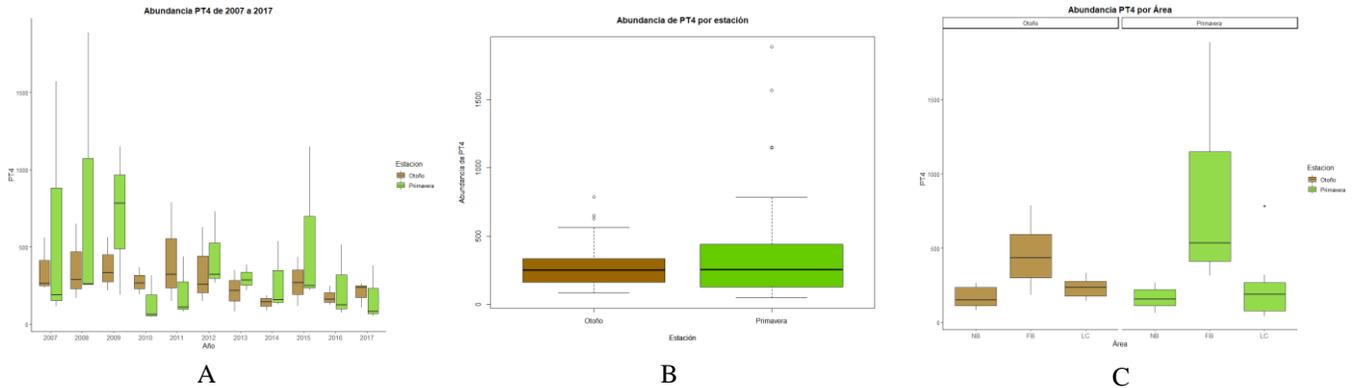


Figura 34. Variación de la abundancia para la posición trófica: PT4 entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

5.3.8. RIQUEZA de las POSICIONES TRÓFICAS

PT2: se encontraron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 3.049$; $p = 0.0041$) (anexo 3 Fig. 6.1-A) pero no presentó diferencias entre las estaciones (ANOVA $F_{10,1,2} = 1.845$; $p = 0.180$) (anexo 3 Fig. 6.1-B), ni entre los tres sitios estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 2.260$; $p = 0.114$) (anexo 3 Fig. 6.1-C).

PT3: entre los años no existieron diferencias significativas, siendo este grupo el único en no presentar diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 1.910$; $p = 0.065$) (Fig. 35-A). Entre las estaciones si existieron diferencias significativas (ANOVA $F_{10,1,2} = 7.682$; $p = 0.0077$) (Fig. 35-B), así como entre los tres

sitios (ANOVA $F_{10,1,2} = 8.606$; $p = 0.0006$) (Fig. 35-C) en este sentido la prueba de Tukey reveló diferencias entre Las Cañas y Nuevo Berlín ($p = 0.001$) y entre Las Cañas y Fray Bentos ($p = 0.038$).

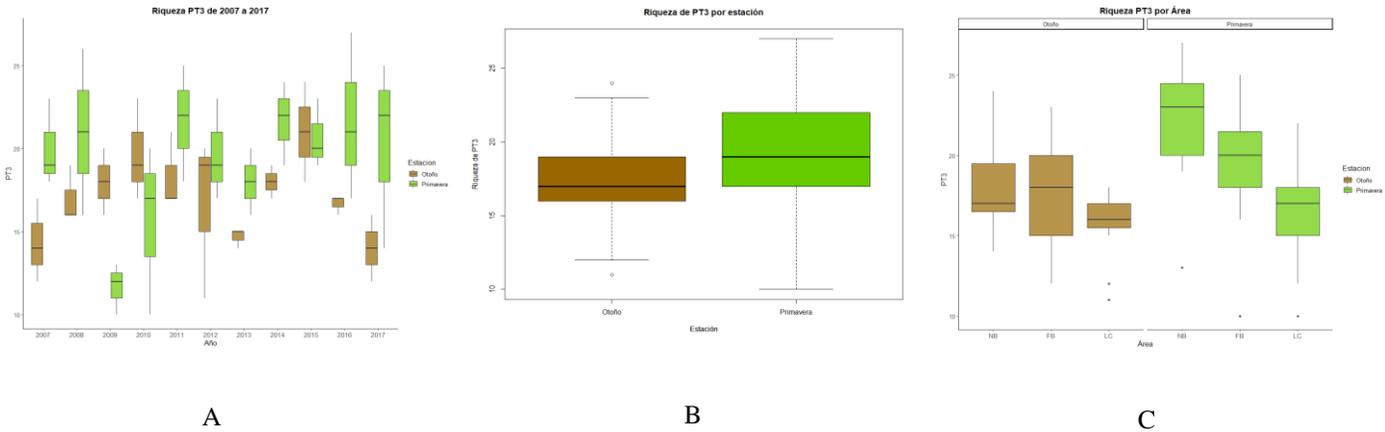


Figura 35. Variación de la riqueza para la posición trófica: PT3 entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

PT4: se encontraron diferencias significativas entre los años estudiados (ANOVA $F_{10,1,2} = 3.422$; $p = 0.0017$) con un aumento hacia el final del período estudiado (anexo 3 Fig. 6.2-A). Presentó diferencias estacionales (ANOVA $F_{10,1,2} = 20.78$; $p = 3.16 \times 10^{-5}$) con una mayor riqueza del grupo durante otoño (anexo 3 Fig. 6.2-B). Sin embargo, entre los sitios no hubo diferencias (ANOVA $F_{10,1,2} = 1.798$; $p = 0.176$) (anexo 3 Fig. 6.2-C).

Los valores resumidos de los test estadísticos ANOVA de tres vías realizadas para las variables biológicas: biomasa, abundancia y riqueza de las Posiciones Tróficas (PT) se encuentran en la Tabla 2. En resumen, la mayoría de las diferencias significativas estuvieron relacionadas con la variación inter anual (89% de los análisis) seguido de las diferencias entre los tres sitios analizados (44%) y luego por las diferencias entre las estaciones (33%).

La riqueza de PT3 fue la única que interanualmente no presentó diferencias significativas. Entre el otoño y primavera la riqueza de PT3 y PT4 fueron las únicas posiciones que presentaron diferencias. Finalmente, entre los sitios se evidenció que la PT3 de biomasa y riqueza presentó diferencias, al igual que la PT4 con la biomasa y abundancia.

Tabla 2. Valores de test estadísticos ANOVA de tres vías realizadas para las variables biológicas: biomasa, abundancia y riqueza de las Posiciones Tróficas (PT). Se reporta para cada parámetro el valor estadístico F y el valor *p*, los resultados que son estadísticamente significativos se encuentran resaltados en negrita y en gris.

Grupo Trófico	Parámetro	Interanual		Estacional		Sitio	
		estadístico	<i>p</i> -valor	estadístico	<i>p</i> -valor	estadístico	<i>p</i> -valor
Biomasa	PT2	F10,1,2=5.530	1.48x10⁻⁵	F10,1,2=2.622	0.111	F10,1,2=2.115	0.131
Biomasa	PT3	F10,1,2=2.414	0.0192	F10,1,2=0.162	0.6885	F10,1,2=8.628	0.0006
Biomasa	PT4	F10,1,2=3.368	0.00191	F10,1,2=0.244	0.6231	F10,1,2=7.009	0.00202
Abundancia	PT2	F10,1,2=2.706	0.0095	F10,1,2=0.368	0.5469	F10,1,2=1.857	0.1663
Abundancia	PT3	F10,1,2=6.367	2.67x10⁻⁶	F10,1,2=1.751	0.192	F10,1,2=1.495	0.234
Abundancia	PT4	F10,1,2=3.946	0.00049	F10,1,2=0.139	0.7109	F10,1,2=43.354	8.35x10⁻¹²
Riqueza	PT2	F10,1,2=3.049	0.0041	F10,1,2=1.845	0.1803	F10,1,2=2.260	0.1145
Riqueza	PT3	F10,1,2=1.910	0.0646	F10,1,2=7.682	0.00772	F10,1,2=8.606	0.0006
Riqueza	PT4	F10,1,2=3.422	0.00168	F10,1,2=20.78	3.16x10⁻⁵	F10,1,2=1.798	0.1758

5.4. Relaciones entre las variables ambientales y la estructura trófica de la comunidad de peces

Para el análisis de que variables ambientales afectan la biomasa, abundancia y riqueza de GT y PT se aplicaron modelos lineales generalizados. En este caso la variable “años” fue sacada del modelo por no generar información relevante, utilizándose los resultados provenientes de los ANOVA de tres vías para interpretar y concluir sobre las afectaciones inter anuales de la comunidad de cada GT y PT. El anexo 4 mencionado durante toda esta sección, dado su extensión se encuentra disponible electrónicamente.

5.4.1. Relación entre la biomasa de los Grupos Tróficos y las variables ambientales

Biomasa de detritívoros: el GLM reveló que las variables que explican la biomasa de los detritívoros son el área y el pH. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 1). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 2), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 1). En este sentido se observa cómo a medida que el pH sube, la biomasa de detritívoros tiende a aumentar, entre los tres sitios Fray Bentos es el que presenta valores más altos. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 44%.

Biomasa de herbívoros-terrestres: el GLM reveló que las variables que explican la biomasa de los herbívoros-terrestres son el área, la alcalinidad, la conductividad, la turbidez, el fósforo total, oxígeno disuelto total y los sólidos disueltos totales. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 2). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 4), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 3). En este sentido se observa como la biomasa de herbívoro-terrestre disminuye a medida que aumenta la alcalinidad; el oxígeno disuelto, los sólidos disueltos y la turbidez presentando las cuatro variables la misma tendencia. Sin embargo, con la conductividad presentó el efecto contrario, aumentando el grupo a medida que aumenta la variable, ocurriendo lo mismo con el fósforo total. En todos los casos el grupo siempre fue mayor en Fray Bentos. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 34%.

Biomasa de omnívoros-detritívoros: el modelo reveló que las variables que explican la biomasa de omnívoro-detritívoro son el área, el amonio, la conductividad, la temperatura, el nitrógeno, el pH y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se evidencian en el anexo (anexo 4 Tabla 3). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 6), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 5). En este sentido se observa como la biomasa de omnívoro-detritívoro disminuye a medida que aumenta el nitrógeno y la altura. En cambio, con el amonio, la conductividad, la temperatura y el pH a medida que aumenta la variable aumenta la biomasa del grupo. Este GT fue el único que tuvo un aumento de su biomasa con la variable temperatura. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 49%.

Biomasa de omnívoros-invertívoros (acuáticos): el GLM reveló que las variables que explican la biomasa de omnívoro-invertívoro (acuático) son el área, la estación, el amonio, y el pH. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 4). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 8), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 7). En este sentido se observa como la biomasa de omnívoro-invertívoro (acuático) aumenta, cuando aumentan los valores de amonio y pH siendo en ambos casos más alta en Nuevo Berlín. En cuanto a la estacionalidad el otoño siempre presentó valores de biomasa más altos,

en particular también en Nuevo Berlín. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 39%.

Biomasa de omnívoros-invertívoros (terrestres): el GLM reveló que las variables que explican la biomasa de omnívoro-invertívoro (terrestre) son el área, la estación, la alcalinidad, el pH, los sólidos disueltos totales, y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 5). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 10), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 9). En este sentido se observa como estacionalmente el otoño siempre presentó valores más altos y especialmente en Fray Bentos. La biomasa del grupo disminuye cuando aumentan la alcalinidad y altura, sin embargo disminuye cuando aumenta el pH y los sólidos disueltos totales. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 27%.

Biomasa de omnívoros-planctívoros: el GLM reveló que las variables que explican la biomasa de omnívoro-planctívoro son el área, la turbidez, el fósforo total, los sólidos disueltos totales y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 6). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 12), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 11). En este sentido se observa como estacionalmente la primavera siempre presentó valores más altos sobre todo en Fray Bentos. La biomasa del grupo disminuye cuando aumentan los sólidos disueltos totales y la turbidez, sin embargo aumenta cuando aumenta el fósforo total y la altura. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 47%.

Biomasa de piscívoros: el GLM reveló que las variables que explican la biomasa de piscívoro son el área, la estación, la turbidez, el oxígeno disuelto total, el pH y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 7). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 14), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 13). En este sentido se observa como estacionalmente el otoño siempre presentó valores más altos, estando Fray Bentos y Nuevo Berlín en rangos similares aunque con una tendencia mayor en Fray Bentos. El logaritmo de la biomasa del grupo disminuye cuando aumentan el oxígeno disuelto total y

la turbidez, pero aumenta cuando aumenta el pH y la altura. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 38%.

Biomasa de piscívoros-invertívoros: el GLM reveló que las variables que explican la biomasa de piscívoro-invertívoro son el área y la estación. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 8). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 16), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 15). Se observa que estacionalmente el logarimo de la biomasa del grupo aumenta durante la primavera específicamente en Nuevo Berlín. El GT no se explicaría por ninguna de las variables ambientales. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 11%.

5.4.2. Relación entre la abundancia de los Grupos Tróficos y las variables ambientales

Abundancia de detritívoros: el modelo reveló que las variables que explican la abundancia de los detritívoros son el área, la temperatura, la turbidez, el pH y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 9). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 18), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 17). A partir de los gráficos se observa que el logaritmo del grupo aumenta a medida que aumenta la altura y pH, sin embargo el grupo disminuye al aumentar la temperatura y turbidez. El sitio Fray Bentos fue el sitio que donde la abundancia del GT aumenta. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 44%.

Abundancia de herbívoros-terrestres: el modelo reveló que las variables que explican la abundancia de los herbívoros-terrestres son el área, la estación, el amonio, el nitrógeno, el fósforo, el oxígeno disuelto total y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 10). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 20), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 19). A partir de los gráficos se observa que estacionalmente la primavera presenta valores más altos, siendo los rangos más similares entre Fray Bentos y Las Cañas, aunque con mayor tendencia de aumento en Fray Bentos. También se

observa que el grupo disminuye a medida que aumenta la altura y el oxígeno disuelto. Por otro lado, la abundancia del GT aumenta con el amonio, fósforo y nitrógeno total. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 36%.

Abundancia de omnívoros-detritívoros: el modelo reveló que las variables que explican la abundancia de omnívoro-detritívoro son el área, la estación, la temperatura, la turbidez, el oxígeno disuelto total, los sólidos disueltos totales y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 11). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 22), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 21). Los gráficos del modelo evidencian mayor aumento del grupo durante otoño. El grupo tiende a disminuir su abundancia cuando aumenta la turbidez y altura del río, sin embargo, aumenta cuando aumenta el oxígeno disuelto total, los sólidos disueltos totales y la temperatura. El sitio donde el GT aumenta su abundancia es en Fray Bentos. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 51%.

Abundancia de omnívoros-invertívoros (acuáticos): el modelo reveló que las variables que explican la abundancia de los omnívoro-invertívoro (acuático) son el área, el amonio, la turbidez y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 12). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 24), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 23). A partir de los gráficos se observa que la abundancia del GT aumenta con el amonio y altura del río, mientras disminuye al aumentar la turbidez. Siendo en este caso Nuevo Berlín el sitio donde se ve favorecido el GT. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 51%.

Abundancia de omnívoros-invertívoros (terrestres): el modelo reveló que las variables que explican la abundancia de los omnívoro-invertívoro (terrestre) son el área, el amonio, el nitrógeno, el pH, los sólidos disueltos totales y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 13). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 26), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 25). Con los gráficos del

modelo se observa que la abundancia del grupo tiende a disminuir cuando aumentan los sólidos disueltos totales y el nitrógeno total. Por otro lado, el GT aumenta cuando aumenta el amonio, el pH y la altura, siendo Nuevo Berlín el sitio favorecido. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 22%.

Abundancia de omnívoros-planctívoros: el modelo reveló que las variables que explican la abundancia de los omnívoro-planctívoro son el área, la estación, la turbidez, el fósforo total y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 14). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 28), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 27). A partir de los gráficos del modelo se evidencia un aumento del GT durante la primavera en Fray Bentos. El grupo tiende a aumentar cuando aumenta el fósforo y la altura del río, sin embargo disminuye al aumentar la turbidez. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 79%.

Abundancia de piscívoros: el modelo reveló que las variables que explican la abundancia de los piscívoros son el área, la estación, la temperatura y el oxígeno disuelto total. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 15). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 30), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 29). Con los gráficos del modelo se observa que el GT aumenta durante la estación de otoño, siendo Fray Bentos es el sitio en donde predomina el GT. La abundancia del GT tiende a disminuir cuando aumenta el oxígeno disuelto total y aumenta con la temperatura del agua. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 40%.

Abundancia de piscívoros-invertívoros: el modelo reveló que las variables que explican la abundancia de los piscívoros-invertívoros son el área, la estación, la temperatura, la turbidez, el oxígeno disuelto total y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 16). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 32), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 31). A partir de los gráficos del modelo se observa que el grupo aumenta durante la primavera, en particular siendo Nuevo Berlín

el sitio con mayor abundancia del GT. La abundancia del grupo aumenta con el oxígeno disuelto total y la altura del río, pero disminuye al aumentar la turbidez y temperatura.

La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 31%.

5.4.3. Relación entre la riqueza de los Grupos Tróficos y las variables ambientales

Riqueza de detritívoros: el GLM reveló que las variables que explican la riqueza de los detritívoros son el área, la alcalinidad, la turbidez, el oxígeno disuelto total. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 17). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 34), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 33). A partir de los gráficos del modelo se observa que la riqueza del grupo disminuye cuando aumenta las variables alcalinidad, oxígeno disuelto total y turbidez. El sitio Nuevo Berlín fue el sitio donde predominó la riqueza del GT. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 16%.

Riqueza de herbívoros-terrestre: el modelo reveló que las variables que explican la riqueza de los herbívoros-terrestres son el área, el oxígeno disuelto total y el pH. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 18). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 36), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 35). A partir de los gráficos del modelo se observa que la riqueza del grupo aumenta cuando aumenta el pH, pero disminuye cuando aumenta el oxígeno disuelto total. El predominio del GT se observó particularmente en Nuevo Berlín. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 20%.

Riqueza de omnívoros-detritívoros: el modelo reveló que las variables que explican la riqueza de los omnívoros-detritívoros son el área, la estación, la conductividad y los sólidos disueltos totales. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 19). La riqueza del GT aumenta durante la primavera, predominando en el sitio Nuevo Berlín. Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 38), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 37). Los gráficos evidencian que la riqueza del GT aumenta cuando aumentan

los sólidos disueltos totales, pero disminuye cuando aumenta la conductividad. La riqueza de este GT fue el único que respondió a estas dos variables. La validación de los modelos se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 33%.

Riqueza de omnívoros-invertívoros (acuáticos): el GLM reveló que las variables que explican la riqueza de los omnívoros-invertívoros (acuático) son el área, la estación y la turbidez. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 20). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 40), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 39). A partir de los gráficos del modelo se observa que la riqueza del grupo tiene un aumento durante la primavera, en particular en Nuevo Berlín. La única variable que explica la riqueza del GT fue la turbidez, haciendo que el GT disminuya al aumentar la turbidez. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 41%.

Riqueza de omnívoros-invertívoros (terrestres): el modelo reveló que las variables que explican la riqueza de los omnívoros-invertívoros (terrestre) son el área, el nitrógeno total y el fósforo total. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 21). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 42), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 41). Con los gráficos del modelo se observa que la riqueza del grupo presenta un aumento cuando aumentan los niveles de fósforo y nitrógeno total, siendo Nuevo Berlín el sitio donde predomina el GT. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 29%.

Riqueza de omnívoros-planctívoros: el modelo reveló que las variables que explican la riqueza de los omnívoros-planctívoros son el área, la estación, el oxígeno disuelto total y el fósforo total. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 22). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 44), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 43). Con los gráficos del modelo se observa que la riqueza del grupo es mayor durante la primavera, siendo en este caso Las Cañas el sitio donde predomina el GT. El grupo tiende a disminuir cuando aumenta el oxígeno disuelto, pero aumenta con los niveles de

fósforo total. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 30%.

Riqueza de piscívoros: el modelo reveló que las variables que explican la riqueza de los piscívoros son el área, la turbidez y el oxígeno disuelto total. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 23). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 46), así como los residuales se muestran a en el anexo (anexo 4 Fig. 45). A partir de los gráficos del modelo se observa que la riqueza del grupo disminuye al aumentar el oxígeno disuelto total y la turbidez del agua. La riqueza del GT presenta un predominio en Fray Bentos. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 15%.

Riqueza de piscívoros-invertívoros: el modelo reveló que las variables que explican la riqueza de los piscívoros-invertívoros son el área, la estación, el amonio y el pH. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 24). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 48), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 47). Con los gráficos del modelo se observa que el grupo aumenta durante la primavera, siendo Nuevo Berlín el sitio donde predomina la riqueza del GT. El grupo disminuye su riqueza al aumentar el amonio y el pH. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 20%.

Los valores obtenidos para cada GLM de biomasa, abundancia y riqueza de los ocho Grupos Tróficos se indican en la Tabla 3. Cada variable ambiental respondió de diferente manera, en este sentido obtuvimos que la temperatura explica únicamente la biomasa de omnívoro-detritívoro; y la abundancia de detritívoro, omnívoro-detritívoro, piscívoro y piscívoro-invertívoro. La temperatura no explicó la riqueza de ningún GT. La conductividad explica biomasa y riqueza de algunos GT (i.e. herbívoro (terrestre) y omnívoro-detritívoro para biomasa, omnívoro-detritívoro para riqueza), mientras la alcalinidad para herbívoro (terrestre) y omnívoro-invertívoro (terrestre) para biomasa, así como los detritívoros con la riqueza. Tanto la variable conductividad como la alcalinidad no explicaron la abundancia de ningún GT. La turbidez explicaría la biomasa y riqueza de los piscívoros, así como la abundancia de piscívoro-invertívoro. El nitrógeno y fósforo total presenta similitudes en cuanto a la explicación de la abundancia de herbívoro (terrestre) y riqueza de

omnívoro-invertívoro (terrestre), en el caso particular del fósforo total coincide que la biomasa, abundancia y riqueza del GT omnívoro-planctívoro es explicada por esta variable. Los herbívoros (terrestre) y piscívoros tanto su biomasa, abundancia como riqueza fueron explicados por el oxígeno disuelto total. El pH revela la biomasa y abundancia del detritívoro y omnívoro-invertívoro (terrestre), mientras los sólidos disueltos totales lo hacen para la riqueza de omnívoro-detritívoro. Finalmente, la altura de río no explicaría la riqueza de ningún GT, pero sí la biomasa y abundancia en particular de omnívoro-detritívoro, omnívoro-invertívoro (terrestre) y omnívoro-planctívoro. En el caso particular de la abundancia los piscívoros fue el único GT que no fue explicado por la altura del río. Es de destacar que la biomasa de piscívoro-invertívoro fue el único GT que no fue explicado por ninguna de las variables ambientales. De los parámetros el 38% de GT tuvieron aumentos durante la primavera. El sitio que predominó dentro de los GT fue Nuevo Berlín con 54%, seguido de Fray Bentos 42% y solo un caso de Las Cañas para la riqueza de omnívoro-planctívoro. La validación de los modelos realizada a partir del análisis de residuales, evaluando la calidad de ajuste de cada GLM a partir del R^2 reveló que los valores fueron de 11% a 79%. Siendo únicamente la abundancia de omnívoro-planctívoro con 79% y abundancia de omnívoro-detritívoro y de omnívoro-invertívoro (acuático) cada una con 51% quienes obtuvieron los mejores ajustes más altos del modelo con los datos. Se repitió que los valores de R^2 más bajos se presentaron en la biomasa, abundancia y riqueza de los grupos: piscívoro y piscívoro-invertívoro.

Tabla 3. Resumen de los resultados obtenidos con los GLM para los Grupos Tróficos (GT) indicando con una cruz las variables ambientales (temperatura, turbidez, conductividad, alcalinidad, amonio-NH₄ nitrógeno total, fósforo total, oxígeno disuelto total, pH, sólidos disueltos totales y altura) que fueron significativas de cada

Grupos Tróficos	Parámetro	Interanual	Estacional	Sitio	Temp. (°C)	Turb. (FNU)	Cond. (µS/cm)	Alcal. (mg/L)	Amon. (mg/L)	Nitro tot. (mg/L)	Fósf tot. (µg/L)	OD tot. (mg/L)	pH	SD tot. (mg/L)	Altura (m)
detritívoro	Biomasa	X		↑ FB									↑ X		
herbívoro (Terr)	Biomasa	X		↑ FB		↓ X	↑ X	↓ X			↑ X	↓ X		↓ X	
omni-detritívoro	Biomasa	X		↑ NB	↑ X		↑ X		↑ X	↓ X			↑ X		↓ X
omni-invertívoro (Ac)	Biomasa	X	↑ otoño	↑ NB					↑ X				↑ X		
omni-invertívoro (Terr)	Biomasa	X	↑ otoño	↑ FB			↓ X						↑ X	↑ X	↓ X
omni-planctívoro	Biomasa	X	↑ primavera	↑ FB		↓ X					↑ X		↑ X	↓ X	↑ X
piscívoro	Biomasa		↑ otoño	↑ FB		↓ X						↓ X	↑ X		↑ X
piscívoro-invertívoro	Biomasa	X	↑ primavera	↑ NB											
detritívoro	Abundancia	X		↑ FB	↓ X	↓ X							↑ X		↑ X
herbívoro (Terr)	Abundancia	X	↑ primavera	↑ FB					↑ X	↑ X	↑ X	↓ X			↓ X
omni-detritívoro	Abundancia	X	↑ otoño	↑ NB	↑ X	↓ X						↓ X		↑ X	↓ X
omni-invertívoro (Ac)	Abundancia	X		↑ NB		↓ X			↑ X						↓ X
omni-invertívoro (Terr)	Abundancia	X		↑ NB					↑ X	↓ X			↑ X	↓ X	↑ X
omni-planctívoro	Abundancia	X	↑ primavera	↑ FB		↓ X					↑ X				↑ X
piscívoro	Abundancia		↑ otoño	↑ FB	↓ X							↓ X			
piscívoro-invertívoro	Abundancia	X	↑ primavera	↑ NB	↓ X	↓ X						↓ X			↑ X
detritívoro	Riqueza			↑ NB		↓ X		↓ X				↓ X			
herbívoro (Terr)	Riqueza	X		↑ NB								↓ X	↑ X		
omni-detritívoro	Riqueza	X	↑ primavera	↑ NB			↓ X							↑ X	
omni-invertívoro (Ac)	Riqueza		↑ primavera	↑ NB		↓ X									
omni-invertívoro (Terr)	Riqueza	X		↑ NB					↑ X	↑ X					
omni-planctívoro	Riqueza	X	↑ primavera	↑ LC						↑ X		↓ X			
piscívoro	Riqueza	X		↑ FB		↓ X						↓ X			
piscívoro-invertívoro	Riqueza	X	↑ primavera	↑ NB					↓ X				↓ X		

modelo, así como también se indica las tres escalas temporales y espaciales analizadas. Las flechas indican como se comportan los GT a medida que la variable ambiental aumenta.

5.5.1. Relación entre la biomasa de las Posiciones Tróficas y las variables ambientales.

Biomasa de PT2: el GLM reveló que las variables que explican la biomasa de la PT2 son el área, la estación, la turbidez, el oxígeno disuelto total y el pH. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 25). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 50), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 49). A partir de los gráficos se observa que la PT aumenta durante el otoño, particularmente en Nuevo Berlín. La biomasa de PT2 disminuye cuando aumenta el oxígeno disuelto total, sin embargo aumenta cuando aumenta la turbidez y el pH. La validación de los modelos se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 33%.

Biomasa de PT3: el GLM reveló que las variables que explican la biomasa de la PT3 son el área, la estación, la temperatura, el oxígeno disuelto total y el pH. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 26). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 52), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 51). Con los gráficos del modelo se observa que esta PT también aumenta durante el otoño, siendo Fray Bentos en este caso el sitio donde predomina la PT. La PT3 disminuye su biomasa cuando aumenta el oxígeno disuelto total, sin embargo aumenta con el pH y la temperatura. La validación de los modelos se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 13%.

Biomasa de PT4: el GLM reveló que las variables que explican la biomasa de la PT4 son el área, la estación, la alcalinidad, la temperatura, el nitrógeno total, el oxígeno total, el pH y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 27). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 54), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 53). En los gráficos del modelo se observa que la PT aumenta durante el otoño, siendo Fray Bentos el sitio predominante. Sin embargo, la PT disminuye cuando aumenta la alcalinidad, el nitrógeno total y el oxígeno disuelto total. Por otro lado, la PT aumenta con la altura, el

pH y la temperatura. La validación de los modelos se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 13%.

5.5.2. Relación entre la abundancia de las Posiciones Tróficas y las variables ambientales

Abundancia de PT2: el modelo reveló que las variables que explican la abundancia de la PT2 son el área, el oxígeno disuelto, el pH y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 28). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 56), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 55). La PT presentó un aumento de su abundancia en Fray Bentos. En los gráficos del modelo se observa que la PT aumenta con el pH, y disminuye al aumentar el oxígeno disuelto total y la altura. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso explico un 38%.

Abundancia de PT3: el modelo reveló que las variables que explican la abundancia de la PT3 son el área, el amonio, la conductividad, la turbidez y el pH. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 29). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 58), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 57). La PT presenta un aumento de su abundancia en Fray Bentos. A partir de los gráficos del modelo se observa que la PT aumenta con el amonio, la conductividad y el pH; disminuyendo su abundancia con la turbidez. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 50%.

Abundancia de PT4: el modelo reveló que las variables que explican la abundancia de la PT4 son el área, la alcalinidad, la conductividad, la turbidez, el oxígeno disuelto total y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 30). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 60), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 59). En este caso también Fray Bentos fue el sitio donde predominó la abundancia de la PT. Los gráficos del modelo revelaron que el grupo aumenta con la conductividad, el oxígeno disuelto total y la altura. Sin embargo, disminuye con la alcalinidad y la turbidez. La

validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 62%.

5.5.3. Relación entre la riqueza de las Posiciones Tróficas y las variables ambientales

Riqueza de PT2: el modelo reveló que las variables que explican la riqueza de la PT2 son el área, la turbidez, el oxígeno disuelto total y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 31). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 62), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 61). El sitio donde predominó la PT fue Nuevo Berlín. A partir de los gráficos del modelo se observa que la PT disminuye al aumentar el oxígeno disuelto total y la turbidez, mientras aumenta con la altura del río. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 25%.

Riqueza de PT3: el modelo reveló que las variables que explican la riqueza de la PT3 son el área, la temperatura, el fósforo y el oxígeno disuelto total. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 32). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 64), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 63). A partir de los gráficos del modelo se revela que la PT aumenta con la temperatura, el fósforo total, y disminuye con con el oxígeno disuelto total. La validación de los modelos se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 45%.

Riqueza de PT4: el modelo reveló que las variables que explican la riqueza de los PT4 son el área, la estación, la turbidez y la altura. Los coeficientes resultantes del modelo y sus estadísticos descriptivos se muestran en el anexo (anexo 4 Tabla 33). Los resultados gráficos del modelo (anexo 4 Fig. 66), así como los residuales se muestran en el anexo (anexo 4 Fig. 65). La riqueza de la PT aumenta durante la estación de otoño, en particular en Fray Bentos. A partir de los gráficos del modelo se observa que la riqueza de la PT disminuye con la turbidez y aumenta con la altura del río. La validación del modelo se realizó con el análisis de residuales, evaluando su calidad de ajuste de GLM, a partir del R^2 que en este caso dio un 44%.

6. DISCUSIÓN

El presente trabajo planteó evaluar las relaciones espaciales y temporales existentes entre variables ambientales con la composición y estructura trófica de peces de tres zonas del bajo Río Uruguay en once años de estudio.

Hipótesis 1: *“La variabilidad de las características físico químicas del agua existente entre sitios de muestreo con diferentes características geomorfológicas, determina diferencias espaciales en la estructura trófica de la comunidad de peces”.*

Con el objetivo poner a prueba esta hipótesis se comenzó analizando la variabilidad intra e inter anual de las once variables ambientales medidas durante el período (2007-2017), las cuales evidenciaron distintos comportamientos. Es de destacar que todas las variables ambientales presentaron diferencias entre los años estudiados a excepción de la temperatura. La cual no tendría variaciones significativas entre los años estudiados siguiendo siempre un patrón estacional con temperaturas más altas durante la primavera. Estacionalmente durante otoño y primavera las variables: temperatura, alcalinidad, nitrógeno y fósforo total, pH, sólidos disueltos totales y la altura del río presentaron diferencias. Las restantes: turbidez, conductividad, amonio y oxígeno disuelto no presentaron diferencias significativas estacionalmente. Los valores más altos que predominaron durante la primavera fueron, la temperatura, el nitrógeno total, el pH y la altura del río. Este último parámetro presentó durante el período de estudio tres picos de máxima altura (2009, 2016 y 2017) coincidiendo con los valores reportados ONI (Oceanic Niño Index, en sus siglas en inglés) evidenciando episodios de temperatura más cálida del agua durante el evento climático El Niño (ENSO).

Siendo que ninguna de las variables ambientales presentó diferencias entre los sitios estudiados, las mismas no estarían explicando las diferencias entre los sitios en la estructura trófica de la comunidad de peces. En este sentido, resulta evidente que hay otros factores espaciales más fuertes que las variables físico químicas, como la geomorfología propia de cada sitio que podría estar afectando la dispersión diferencial y potenciada por parte de esos GT y PT colonizando de acuerdo a sus habilidades de propagación y demandas de nichos (Altermatt, 2013). A modo de resumen, dentro de los Grupos Tróficos (GT) los grupos que presentaron diferencias entre los sitios a nivel de biomasa y

abundancia fueron los detritívoros, omnívoro-invertívoro (acuático), omnívoros-planctívoros y piscívoro. Mientras a nivel de Posiciones Tróficas (PT) se encontraron diferencias para la biomasa y abundancia de la PT4, así como para la biomasa y riqueza de PT3. En particular cada GT presentó preferencias por algún sitio en particular, en el caso de la biomasa y abundancia existió un predominio por Fray Bentos para los detritívoros, herbívoros (terrestres), omnívoros planctívoros y piscívoros; mientras únicamente la riqueza de piscívoros presentó preferencia por ese sitio.

El sitio Fray Bentos probablemente esté condicionado por sus características geomorfológicas diferenciadas con un fondo de roca, limo y detrito, así como la presencia del arroyo más caudaloso de la zona (Yaguareté). Estas particularidades proporcionarían una diversidad de recursos alimenticios en particular de macrozoobentos (LATU, 2017) favorecerían la coexistencia de varias especies pertenecientes a GT con niveles tróficos más bajos y predominio hacia los detritos y recursos terrestres; así como especies con niveles tróficos más altos, como los piscívoros que podrían verse favorecidos por el arroyo caudaloso (Araújo & Tejerina-Garro, 2007; Suárez, 2008).

En el caso de Nuevo Berlín, en este sitio predomina la presencia de islas y canales potenciando las llanuras de inundación y una mayor diversidad de ambientes que proporcionarían un uso diferencial por parte de los peces, así como una disponibilidad de recursos fitoplanctónicos y zooplanctónicos más diversos que favorecería a especies más omnívoras (González-Bergonzoni et al., 2012).

Integrando esta información refutamos la primera hipótesis planteada, ya que en este caso los tres sitios de estudio presentan a lo largo de los años la misma variabilidad de sus características físico químicas, siendo otros factores como la geomorfología propia de cada uno de los sitios lo que podría estar afectando diferencialmente a los distintos grupos y posiciones tróficas.

Hipótesis 2: *“La variabilidad ambiental intra anual caracterizada por cambios en la temperatura y otras variables asociadas, afecta la estructura trófica de la comunidad de peces independiente de las zonas de muestreo”.*

A partir de los GLM evidenciamos que la temperatura explica el aumento de la biomasa de omnívoros-detritívoros, y abundancia de omnívoro-detritívoro y piscívoro. Además, explica la disminución de la abundancia de detritívoros y piscívoros-invertívoros. Mientras con las PT la temperatura en todos los casos aumenta la biomasa de PT3 y PT4, así como riqueza de PT3. Por otra

parte, evidenciamos que ni la riqueza de los GT, ni la abundancia de las PT estarían siendo explicadas por la temperatura.

Los piscívoros que en general presentan un crecimiento más rápido alcanzando mayores tamaños estarían aumentando la biomasa del ensamblaje encontrado durante la primavera cuando existen temperaturas más altas (Petersen & Kitchell, 2001). Se ha demostrado que fluctuaciones estacionales a partir de la temperatura, generan modificaciones en la disponibilidad de recursos en los distintos sistemas acuáticos (Jepsen et al., 1997). En este sentido se ha encontrado que las especies piscívoras utilizan los recursos y el espacio de manera de reducir la competencia interespecífica en caso de que la demanda de recursos exceda la oferta (Jepsen et al., 1997). Por lo tanto, la reducción de la competencia entre diferentes especies, pero pertenecientes al mismo GT permitiría potenciar la abundancia del grupo como se observa que ocurre en este caso con los piscívoros.

En cuanto a la abundancia de los detritívoros y omnívoros-detritívoros durante las épocas más cálidas, se debe a las elevadas abundancias de las especies *Prochilodus lineatus* y *Ilherigichthys labrosus*, las cuales aparecen básicamente durante todo el período estudiado. Complementariamente, se ha encontrado que al aumentar la temperatura, cambia la disponibilidad de nutrientes en el sistema afectando a los grupos detritívoros que ingieren los recursos dependientes de esos nutrientes (Villanueva, 2011). La temperatura estaría explicando la riqueza encontrada para PT3, estas condiciones favorecerían la disponibilidad de recursos para el grupo como invertebrados terrestres los cuales están regulados las variables temperatura y caudal, así como condicionados por las variables propias locales de cada sitio (Junk et al. 1989; LATU, 2017). Estos resultados podrían estar determinados porque la temperatura del agua induce perturbaciones en la disponibilidad de recursos, la migración, la depredación y mortandad de los diferentes grupos y posiciones tróficas (Winemiller & Jepsen, 1998; Voigt et al., 2003; González-Bergonzoni et al., 2016; Fitzgerald et al., 2017; Massaro et al., 2019).

La dispersión de partículas en suspensión promueve la turbidez del agua afectando la sensibilidad visual de los depredadores, en este sentido se han evidenciado y coincide con los resultados encontrados aquí, que la turbidez genera efectos positivos en peces con PT más bajas, ya que su campo visual es más corto dejando menos partículas entre ellos y sus presas para dispersar la luz e interferir con la detección (Utne-Palm, 2002). En este sentido la turbidez estaría explicando disminuciones en los parámetros biológicos analizados, en particular coincidiendo la disminución de la biomasa de omnívoros-planctívoros; biomasa y riqueza de piscívoros, así como abundancia y

riqueza de los detritívoros y PT4. La biomasa de PT2 fue la única que presentó un aumento con la turbidez. Diferentes condiciones de turbidez generan en los sistemas acuáticos, diferentes competencias en los hábitos tróficos generando estas diferencias entre grupos y posiciones tróficas (Roach & Winemiller, 2015). Por el contrario, genera efectos negativos en GT y PT más altas como los piscívoros, dado que son potenciales depredadores visuales que se alimentan de presas más grandes y que deben ser detectadas a mayores distancias disminuyendo la probabilidad de capturar su presa (De Robertis et al., 2003).

Con el fósforo total se destaca aumentos en la biomasa, abundancia y riqueza del GT omnívoro-planctívoro explicadas por el parámetro que potenciaría los recursos planctónicos de los cuales se alimenta este GT (Bum & Pick, 1996).

Los herbívoros (terrestre), piscívoro y PT2 tanto su biomasa, abundancia como riqueza presentaron disminuciones al aumentar las concentraciones de oxígeno disuelto total, el cual tiene el potencial de causar variaciones a nivel del comportamiento trófico, movilidad y tolerancia fisiológica a concentraciones bajas de oxígeno, con efectos específicos sobre estos grupos y posiciones tróficas (Breitburg et al., 1997).

El pH correlacionó con el aumento en la biomasa y abundancia de los detritívoros y omnívoro-invertívoro (terrestre) y disminuyó la riqueza de piscívoro-invertívoro. Estos resultados están en concordancia con otros trabajos que evidencian aumentos de invertebrados a medida que aumenta el pH en el sistema, potenciando aquellas especies que se alimentan de dichos recursos (Layer et al., 2010). Hay evidencia que la estabilidad de la red trófica y el pH se correlacionan potenciando los invertebrados haciendo que la cantidad de enlaces aumente con el pH y por tanto haciendo el que el sistema sea menos estable (Layer et al., 2010).

Las restantes variables ambientales: conductividad, alcalinidad, amonio, nitrógeno total y sólidos totales no fueron tomados en cuenta para la discusión por no seguir patrones de aumentos o disminuciones claros.

En este sentido, a partir de estas evidencias la segunda hipótesis puede ser aceptada solo en parte debido a que la temperatura y otras variables físico químicas generarían cambios en la

composición y estructura trófica de algunos GT y PT en algunos casos puntuales, dependientes de sus hábitos pero que serían independientes de los sitios de estudio.

Hipótesis 3: *“La variabilidad ambiental inter anual caracterizada por cambios en los caudales debido a eventos de El Niño genera cambios puntuales en la estructura trófica de la comunidad cuando se generen inundaciones en épocas de reproducción, ya que favorecen el reclutamiento de peces juveniles, estos cambios serán similares entre los tres sitios”.*

La dinámica hidrológica, en nuestro estudio evaluada a partir de la altura del río permitió evidenciar que el caudal presenta fuertes efectos sobre la estructura trófica. Es conocido que el bajo Río Uruguay puede estar afectado también por la represa de Salto Grande generando modificaciones en la comunidad de peces (Ros & Parodi, 1997), sin embargo no es el foco de este trabajo. En este contexto y a partir del modelo lineal generalizado (GLM) encontramos que la variable altura del río condiciona determinados GT y PT de maneras desiguales. En este sentido, un aumento en el caudal del río favorece la biomasa y abundancia de omnívoro-planctívoro en Fray Bentos, pero disminuyen los omnívoros-detritívoros en Nuevo Berlín.

Las mayores capturas registradas en biomasa durante el período de estudio ocurrieron de igual manera en los tres sitios durante abril del año 2010, posteriormente al pico máximo de caudal del río Uruguay registrado en la primavera-verano de 2009. En una segunda instancia se registró un pico en la biomasa de peces en los tres sitios de estudio en el muestreo de diciembre 2016, luego del aumento del nivel del río ocurrido entre diciembre 2015 y abril 2016. Este aumento del caudal se relacionó con el aumento de biomasa de omnívoros-planctívoros y piscívoros. En el caso particular de los omnívoros-planctívoros este grupo presenta la ventaja de tener adaptaciones morfológicas como la boca supra-terminal que lo beneficiarían de poder alimentarse de aquellos recursos zooplanctívoros que están en la columna de agua (Junk et al., 1989); mientras la biomasa de piscívoros se vería favorecida por tratarse de especies mayormente migratorias que realizan grandes desplazamientos en estas condiciones. Estos grupos se vieron beneficiados en Fray Bentos, que como se mencionó anteriormente es una zona inundable desarrollada que podría favorecer la permanencia de las comunidades planctónicas de las cuales se alimenta el GT (Horwitz, 1978; Vannote et al., 1980). La abundancia los GT omnívoro-invertívoro (terrestre) y piscívoros-invertívoros aumentaron con la altura del río, este hallazgo estaría sustentado por la teoría de pulsos de inundación (Junk et al.,

1989), expresando que estos aumentos de caudal aumentan y disponibilizan los recursos terrestres que son arrastrados desde la orilla para los peces, como se ha observado en otros ecosistemas (Winemiller & Jepsen, 1998; Baxter et al., 2005). En este trabajo los aumentos de abundancia de estos grupos se dieron en Nuevo Berlín, siendo este sitio caracterizado por islas y canales que favorecerían las condiciones mencionadas. El resto de los GT no presentaron un patrón similar para los parámetros biológicos, es el caso de abundancia pero disminución de la biomasa con altos caudales. Esto podría interpretarse como que hay un gran número de individuos de omnívoros-invertívoros (terrestres) al aumentar la altura del río pero disminuyendo su biomasa, pudiendo ser interpretados como posibles juveniles. La PT2 presenta una gran diversidad de especies favorecidas por el aumento de la altura del río pero una disminución en la abundancia que sería interpretada como que las condiciones no favorecerían a las especies de la misma manera.

Los aumentos de de PT4 en biomasa, abundancia y riqueza en los momentos de picos de altura del río, se debe a que dentro de este grupo existen varias de las especies migradoras como por ejemplo, *S. brasiliensis* y *L. pati* las cuales se vieron favorecidas durante el aumento del caudal del río. El conocimiento en el río Uruguay sobre estas especies migradoras es escaso, sin embargo, hemos encontrado que la mayoría de las especies comienzan sus migraciones de desove durante la estación de primavera (Vidal et al., 2018). Se conoce que existe una relación positiva entre el reclutamiento de peces migradores y las inundaciones que garantizan las condiciones adecuadas para el desarrollo de las etapas tempranas (Agostinho et al., 2004; Suzuki et al., 2009).

Relaciones positivas similares encontradas entre el nivel del río y la abundancia de peces, ya han sido registrada en otros sistemas cercanos como el río Paraná para varias especies de peces de importancia comercial (e.g. Oldani, 1990; Stassen et al., 2010; Espínola et al., 2014). Para el río Uruguay hemos encontrado para el detritívoro (PT2) *Prochilodus lineatus* (sábalo) correlaciones positivas entre la biomasa y el nivel promedio del río Uruguay en el año posterior a los picos de crecida (González-Bergonzoni et al, 2019). En este sentido en este trabajo se observaron patrones similares para la riqueza de PT2 (a la cuál pertenece el sábalo) en particular durante el año 2010 luego de una gran crecida en 2009, apoyando que la variabilidad inter anual del caudal genera cambios en la estructura trófica de los peces, de manera desfasada en el tiempo. *Prochilodus lineatus* es una especie donde los adultos realizan grandes migraciones luego de los pulsos de inundación, dominando las capturas de

pesca en el río Paraná (Espinach Ros et al., 1998; Mormul et al., 2012) y el río Uruguay (Vidal et al., 2018). Todas estas condiciones estarían generando diferencias en la estructura trófica, como por ejemplo en los consumidores bentónicos (i.e. PT2), donde se ha observado que las condiciones aumentadas de turbidez favorecen el soporte de los recursos bentónicos (Roach & Winemiller, 2015) Esta estructura evidencia aumentos de la biomasa de la PT2, que estaría favorecida por los recursos alimenticios que aumentan con una mayor turbidez del sistema.

Estas oscilaciones en la estructura trófica asociadas a la variación de la altura del río, fluctúan de forma diferencial entre las tres áreas. Este comportamiento en los parámetros biológicos (biomasa, abundancia y riqueza) podría estar respondiendo al reclutamiento de peces que ocurre durante las inundaciones en los meses post reproductivos, ya que un mayor caudal permite la conexión del cauce principal con las planicies de inundación (e.g. Esteros de Farrapo ubicadas cerca de Nuevo Berlín). En este sentido, encontramos que el sitio de mayor contribución de los recursos autóctonos fue Fray Bentos, presentando una geomorfología particular con una mayor bahía, que presenta menor velocidad de corriente, y promueve una mayor deposición de materia orgánica gruesa, que contribuye a mayor disponibilidad de esos recursos autóctonos (González-Bergonzoni et al., 2019). El aporte de material autóctono es relevante porque mejora la productividad *in situ* del ecosistema generando mayor estabilidad en las redes tróficas, las cuales podrían volverse más inestables a medida que aumentan las entradas (Jefferies, 2000) Trabajos en la misma zona de estudio han evidenciado que luego del aumento del nivel del río, una mayor fracción de biomasa del ensamblaje de peces esta sustentada por los recursos basales autóctonos (hojas de plantas C3 y materia orgánica particulada gruesa –CPOM-) al siguiente año (González-Bergonzoni et al., 2019). Las distintas estrategias de cada PT podrían estar condicionadas a la asimilación de estos recursos autóctonos, que a su vez se adecuan a los efectos de perturbación de las inundaciones (Mims & Olden, 2012).

Los valores ONI (Oceanic Niño Index, en sus siglas en inglés) correlacionaron positivamente con la temperatura del agua la cual evidencia los episodios más cálidos durante las primaveras de estos eventos climáticos, así como también con la altura del río donde el río Uruguay se vió afectado por las lluvias concentradas usualmente durante la primavera y el verano (Zanibon & Schulz, 2003) en particular durante los años 2009 y 2016. Sin embargo, esos regímenes hidrológicos en nuestro caso provocaron que la estructura trófica presentara variaciones espaciales, estando condicionadas por la

geomorfología propia de cada uno de los sitios estudiados (erosión, superficie, profundidad, etc.) favoreciendo el transporte y la disponibilidad de ciertos recursos. Complementariamente, a estos factores podrían también existir comportamientos propios de cada una de las especies pertenecientes a esos grupos y posiciones tróficas que condicionarían los resultados encontrados.

En base a lo discutido podemos aceptar en parte la tercera hipótesis donde los eventos inter anuales, a partir de las variaciones hidrológicas condicionadas por el evento de El Niño, generan cambios en las estructuras tróficas a nivel de grupos y posiciones tróficas. Sin embargo, esta afectación en nuestro estudio no fue igual para todos los sitios, sino que características geomorfológicas propias del área podrían estar condicionando la ocurrencia de determinados GT y PT.

Este trabajo permite interpretar la estructura trófica para el bajo río Uruguay logrando identificar los grupos y posiciones tróficas del sistema. La determinación de los parámetros (biomasa, abundancia y riqueza) de cada GT y PT permitió comprender el comportamiento de cada uno, y sus interacciones con las principales variables del sistema. En este sentido, es importante destacar que las variables que explicaron los GLM no fueron iguales para todos los GT y PT, sino que fué afectando diferencialmente a cada uno de los parámetros biológicos analizados. En el caso de los R^2 sus valores fueron oscilantes siendo que los mejores ajustes se dieron en el GT omnívoro, sin embargo, no se encuentra una explicación clara y sustentada, cosa que suele ocurrir frecuentemente en biología, sino que los patrones encontrados sería fundamentados por varios de los aspectos evidenciados a lo largo del trabajo y respaldados por las distintas publicaciones realizadas.

En términos generales es de destacar la relevancia que tuvieron las características geomorfológicas y dinámicas locales sobre la estructura trófica de la comunidad. Los efectos de estas características locales son evidentes incluso cuando no se observaron efectos de los sitios sobre las características físico químicas del agua. Estos resultados contribuyen significativamente a comprender el sistema y su comportamiento en un contexto actual de cambio climático.

ACTIVIDADES REALIZADAS EN EL MARCO DE LA TESIS

Esta tesis a lo largo de su recorrido permitió ir obteniendo resultados parciales que fueron presentados en distintos eventos científicos nacionales y regionales. También se generó nueva bibliografía trófica de aquellas especies que no se conocían sus dietas, así como nuevas líneas de investigación enfocadas en efectos puntuales (i.e. temperatura y descarga del río) sobre aquellas especies con alta frecuencia de ocurrencia, como lo es *I. labrosus*. Como perspectiva es relevante tener en cuenta la importancia de continuar estas líneas de investigación por la alta representatividad de la comunidad de peces en esta zona del bajo río Uruguay que permitirá continuar esta línea de investigación en distintos escenarios climáticos, entornos y cuencas que condicionan la comunidad de peces del bajo río Uruguay, completando vacíos de información nacional.

- “Estructura y dinámica de la comunidad de peces en el río Uruguay medio (Uruguay)” **Stebniki S.**, Teixeira de Mello F., González I., D’Anatro A. & Martínez J.M. XV Congresso Brasileiro de Limnologia – Perspectivas Evolutivas, Maringá, Brasil – 2015.
- “Relaciones entre variables ambientales y la comunidad de peces en el río Uruguay bajo (Uruguay)”. **Stebniki S.**, González I., D’Anatro A. & Teixeira de Mello F. Séptimo Simposio Regional sobre Hidráulica de Ríos, Montevideo, Uruguay – 2015.
- “Variación temporal de la estructura trófica de la comunidad de peces y su relación con variables ambientales en el río Uruguay bajo (Uruguay)” **Stebniki S.**, González-Bergonzoni I., D’Anatro A., Vidal N., Tesitore G., Silva I. & Teixeira de Mello F. IV Congreso Uruguayo de Zoología, Maldonado, Uruguay – 2016.
- “Variación temporal de la estructura trófica de la comunidad de peces en el corredor del bajo río Uruguay” **S. Stebniki**, I. González-Bergonzoni, A. D’Anatro, N. Vidal, A. López, G. Tesitore, I. Silva, J. Pais, F. Teixeira de Mello. Jornadas sobre biodiversidad en el corredor del río Uruguay. Organizadas por Comisión Administradora del Río Uruguay (CARU), Paysandú, Uruguay – 2018.

PUBLICACIONES CIENTÍFICAS EN EL MARCO DE LA TESIS

- **Stebniki S.**, González I., D'Anatro A. & Teixeira de Mello F. Relaciones entre variables ambientales y la comunidad de peces en el río Uruguay bajo (Uruguay). 2016. Aqua-LAC: Vol. 8 - N° 1 - Mar. 2016. pp. 62- 67.

***Abstract:** Fish play a key role in aquatic environments, determining the energy flow in many ecosystems. The Uruguay River is one of the most important tributaries to the Río de la Plata estuary, receiving great anthropic pressure. We analyzed spatiotemporal variation of fish community and its relationship with environmental variables, at three sites of lower Uruguay River, throughout the period of 2007-2014. Individuals were collected using eight standard nordic gillnets in each sampling site, during November (spring) and April (autumn). The fish were taxonomically identified, measured, weighed and classified into trophic groups. A total of 120 species were registered, belonging to 9 orders and 30 families; of those, detritivorous species were dominant (34%), followed by omnivorous (30%), benthivorous (23%) and piscivorous fish (13%), in relation to total biomass. Throughout the study period, a significant decrease in total and relative biomass in benthivorous species was observed, co-occurring with an increasing of the relative biomass of omnivorous. The temperature and the river level were found to be the main determinants of the community dynamics observed.*

- López-Rodríguez, A., Silva, I., de Ávila-Simas, S., **Stebniki, S.**, Bastian, R., Vinicius Massaro M., Pais J., Tesitore G., Teixeira de Mello F., D'Anatro A., Vidal N., Meerho M., David A., Zaniboni-Filho E. & González-Bergonzoni I. 2019. Diets and trophic structure of fish assemblages in a large and unexplored subtropical river: The Uruguay River. *Water*, 11(7), 1374.

***Abstract:** The Neotropics represent a hotspot for freshwater biodiversity with vast number of fish species of scarce ecological knowledge. This holds true for the Uruguay River, where fish assemblages and their diets remain unexplored. Fish assemblages were surveyed in 14 sites along the river main course, from headwaters to mouth (approximately 1800 km), with the aim to identify the trophic roles of fishes and to describe trophic structure of these assemblages, following standardized sampling campaigns and laboratory procedures. One hundred species (2309 gut contents) were analysed and classified into four trophic groups subdivided into eight lower-level groups: Piscivore, piscivore-invertivore, detritivore, omnivore-detritivore, omnivore-invertivore, omnivore-planktivore and omnivore-herbivore. The trophic structure of the assemblages varied along the river, with the relative species richness of fish consuming terrestrial invertebrates increasing towards the middle river section, probably driven by the large floodplains in that areas, supporting global theories such as the flood pulse concept. This study describes*

the feeding habits of fish along the Uruguay River, being the first dietary description for 29 species. This knowledge is essential for management and conservation, serving as baseline in the context of future environmental changes while generating novel evidence on the functioning of ecosystems in this scarcely studied climatic region.

- González-Bergonzoni, I.; D'Anatro, A.; Vidal, N.; **Stebniki, S.**; Tesitore, G.; Silva, I.; Teixeira de Mello, F. Origin of fish biomass in a diverse subtropical river: An allochthonic-supported biomass increase following flood pulses. *Ecosystems*. 2019. doi: 10.1007/s10021-019-00370-0.

Abstract: *The origin of resources supporting metazoan biomass in rivers has long been a subject of debate. The river wave concept (RWC) postulates that the energetic basis of food webs varies along its spatial–temporal location with respect to flow pulses. According to the RWC, river flow determines carbon assimilation in food webs, but this may also depend on river geomorphology. However, studies testing this theory are scarce, particularly those from large subtropical rivers. To analyse the origin of fish biomass in areas of differing geomorphology, we combined stable isotope analysis with standardized measurements of biomass of a diverse fish assemblage along the lower Uruguay River. Furthermore, using 14 years of monitoring data, we tested for relationships between the biomass of species dominantly fuelled by allochthonic resources and the river flow. Fish biomass was dominantly allochthonous-derived along most of the studied sites. At all trophic levels, autochthonous-derived fish biomass was the highest in an upstream anabranch functional process zone (FPZ) (fuelling 54% of the total biomass), while allochthonous-derived biomass prevailed downstream, in the widest sections of an unconstrained lowland FPZ (fuelling 64–72% of the total biomass). Moreover, the dominant species that derived most of its biomass from allochthonous resources (*Prochilodus lineatus*) increased its biomass following flood pulses. This study supports the RWC statements that, at a spatial scale, local river geomorphology affects fuelling sources for food webs (probably by determining contrasting resource availability scenarios) and, at a temporal scale, increases in the allochthonous fraction of biomass are driven by flood pulses.*

- Gonzalez-Bergonzoni, I, Silva, I., Teixeira de Mello, F., D'Anatro, A., Boccardi, L., **Stebniki, S.**; Brugnoli, E., Tesitore, G.; Vidal, N. & Naya, D. 2019. Evaluating the role of predatory fish controlling the invasion of the Asian golden mussel (*Limnoperna fortunei*) in a subtropical river. *Journal of Applied Ecology*.

Abstract: *The invasive Asian golden mussel *Limnoperna fortunei* is continuously expanding through South America, altering aquatic ecosystem structure and function. While several native fish species*

predate on this mussel, these interactions, and their consequences for the food web, have not been studied in depth. We combine a survey of the fish assemblage trophic structure using gut content and stable isotope analysis with an *in situ* exclusion experiment in order to: (a) determine the main fish species preying on *L. fortunei*; (b) estimate the contribution of *L. fortunei* to the biomass of fish assemblage; and (c) evaluate the role of fish on the density and maximum shell length of *L. fortunei* in the lower Uruguay River (the Río de La Plata Basin). We found that about one third of fish species in the assemblage (28 out of 81 species) consumed *L. fortunei*, which was an important food item (>10% of the dietary volume and >30% of frequency of occurrence) for 11 fish species. Stable isotope mixing models consistently suggested that >14% of the total biomass of the fish assemblage was derived directly from carbon derived from *L. fortunei* tissues. In addition, the exclusion experiment demonstrated that fish predation reduces the mussel density by c. 70% and the mussel maximum shell length by c. 40%. *Synthesis and applications.* Our research suggests a top-down effect of fish on the invasive Asian golden mussel's abundance. This work highlights the need to preserve the native fish communities, particularly in South America, where many vulnerable migratory fish are of key relevance as *Limnoperna fortunei* consumers. In the light of these findings, actions such as implementing efficient fish passage technologies in the actual (and projected) dams of the Uruguay River basin and elsewhere become essential to avoid local extinctions of these natural invasion controls upstream of the dams.

- Vidal N., Teixeira de Mello F., González-Bergonzoni I., López-Rodríguez A., Tesitore G., Pais J., **Stebniki S.**, Silva I. & D'Anatro A. 2019. Long-term study of the reproductive timing of the Neotropical catfish *Iheringichthys labrosus* (Lütken, 1874): Influence of temperature and river discharge. *Ecology of freshwater Fish.*

Abstract: *Unravelling the effect of climate variability on species biology has been one of the main goals of ecological studies. Environmental factors such as river discharge and temperature have being proposed as triggers of reproductive cycle in fish. In temperate climates, fish reproduction is affected mainly by temperature, while is influenced by flood pulses in large tropical rivers. We evaluated the influence of temperature and river discharge as triggers of *Iheringichthys labrosus*' reproduction. We studied the following reproductive variables: gonadosomatic index (GSI), hepatosomatic index (HSI) and condition factor (K). Females of *I. labrosus* were examined in a time series of ten years along three sites located in Lower Uruguay River at the beginning (last week of November-first week of December, spring) and by the end of the reproductive period (middle-end of April, autumn). Generalised linear models detected a positive effect of mean winter temperature and site on the spring mature female GSI. Site was significant in addition to the interaction between temperature and site. Moreover, the effect of winter*

temperature was stronger than water discharge in triggering reproductive timing of I. labrosus, contrary to the model proposed for other species in tropical systems. Additionally, a literature review suggested a latitudinal gradient on reproduction, occurring earlier and prolonged with decreasing latitude (and increasing temperature). In this study, we stated the effect of temperature on the life history in a Neotropical fish using a multifaceted approach, particularly important in the current context of global climate warming

ANEXO 1

Tabla 1. Listado de especies de peces colectadas desde 2007 a 2017, se indica las especies que se les retiró músculo para análisis de isótopos estables (período 2014), las especies se fueron analizados sus contenidos estomacales (período 2014-2016) con sus respectivas cantidades e indicadas con “P” las especies que se sumaron de las colectas del trabajo López-Rodríguez et al., 2019; finalmente se indica con “NA” las especies que nunca lograron colectarse.

Clasificación de especies colectadas desde 2007 a 2017				2014	2014-2016
Orden	Familia	Especie	Nombre común	Isótopos	Cont. Estomacal
Atheriniformes	Atherinopsidae	<i>Odontesthes argentinensis</i>	Pejerrey	NA	P
		<i>Odontesthes humensis</i>	Pejerrey	1	6
		<i>Odontesthes perugiae</i>	Pejerrey juncalero	6	6
Characiformes	Acestrorhynchidae	<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	Dientudo paraguayo	15	31
	Anostomidae	<i>Leporellus pictus</i>	Boga rayada	NA	NA
		<i>Leporinus lacustris</i>	Boga	NA	NA
		<i>Leporinus striatus</i>	Trompa roja	26	24
		<i>Megaleporinus obtusidens</i>	Boga	45	14
		<i>Schizodon borelli</i>	Boga lisa	1	1
		<i>Schizodon nasutus</i>	Boga	9	9
		<i>Schizodon platae</i>	Boga lisa	NA	NA
	Characidae	<i>Astyanax abramis</i>	Mojarra	27	28
		<i>Astyanax rutilus</i>	Mojarra	NA	16
		<i>Astyanax sp.</i>	Mojarra	42	24
		<i>Brycon orbignyianus</i>	Salmon Criollo	NA	P
		<i>Bryconamericus iheringii</i>	Mojarra	NA	P
		<i>Bryconamericus sp.</i>	Mojarra	NA	NA
		<i>Bryconamericus stramineus</i>	Mojarra	32	30
<i>Charax stenopterus</i>		Dientudo transparente	NA	1	
<i>Cheirodon interruptus</i>		Mojarra	NA	NA	
<i>Cynopotamus argenteus</i>	Dientudo jorobado	23	28		

		<i>Galeocharax humeralis</i>	Dientudo jorobado	6	22
		<i>Hyphessobrycon meridionalis</i>	Mojarra	NA	NA
		<i>Odontostilbe pequirá</i>	Mojarra	26	26
		<i>Oligosarcus jenynsii</i>	Dientudo	NA	9
		<i>Oligosarcus oligolepis</i>	Dientudo	17	18
		<i>Oligosarcus sp.</i>	Dientudo	NA	NA
		<i>Pygocentrus nattereri</i>	Piraña Negra	NA	4
		<i>Roeboides bonariensis</i>	Dientudo jorobado	NA	4
		<i>Roeboides affinis</i>	Dientudo jorobado	NA	P
		<i>Roeboides paranannus</i>	Dientudo	NA	1
		<i>Salminus brasiliensis</i>	Dorado	3	11
		<i>Serrasalmus maculatus</i>	Piraña, Palometa	8	6
		<i>Triportheus paramensis</i>	Mojarra	NA	5
	Clupeidae	<i>Pellona flavipinnis</i>	Lacha	16	24
	Crenuchidae	<i>Characidium rachovii</i>	Tritolo	NA	2
		<i>Characidium sp.</i>	Tritolo	NA	NA
		<i>Characidium tenue</i>	Tritolo	11	9
		<i>Characidium zebra</i>	Tritolo	NA	1
	Curimatidae	<i>Cyphocharax platanus</i>	Sabalito plateado	20	18
		<i>Cyphocharax saladensis</i>	Sabalito	NA	P
		<i>Cyphocharax spilotos</i>	Sabalito	8	7
		<i>Cyphocharax voga</i>	Sabalito	NA	P
		<i>Steindachnerina brevipinna</i>	Sabalito	13	10
	Cynodontidae	<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	Chafalote	2	8
	Erythrinidae	<i>Hoplias malabaricus</i>	Tararira	NA	P
	Gymnotidae	<i>Gymnotus carapo</i>	Morena	NA	NA
		<i>Gymnotus sp.</i>	Morena	NA	2
	Parodontidae	<i>Apareiodon affinis</i>	Violito, Virolo	29	27
	Prochilodontidae	<i>Prochilodus lineatus</i>	Sábalo	55	37
Clupeiformes	Clupeidae	<i>Platanichthys platana</i>	Sardina	NA	P
		<i>Ramnogaster melanostoma</i>	Mandufia	NA	NA

	Engraulidae	<i>Lycengraulis grossidens</i>	Anchoa de río	17	40
Gymnotiformes	Hypopomidae	<i>Brachyhypopomus sp.</i>	Morena	NA	NA
	Sternopygidae	<i>Eigenmannia trilineata</i>	Banderita	NA	4
		<i>Eigenmannia virescens</i>	Banderita ratona	12	7
Perciformes	Cichlidae	<i>Crenicichla minuano</i>	Cabeza amarga	1	NA
		<i>Crenicichla missionera</i>	Cabeza amarga	5	4
		<i>Crenicichla scottii</i>	Cabeza amarga	NA	1
		<i>Crenicichla sp.</i>	Cabeza amarga	NA	NA
		<i>Crenicichla vittata</i>	Cabeza amarga	2	3
		<i>Gymnogeophagus australis</i>	Castañeta	NA	P
	Scianidae	<i>Pachyurus bonariensis</i>	Corvina de río	41	29
Pleuronectiformes	Achiridae	<i>Catathyridium jenynsii</i>	Lenguado de río	1	P
Rajiformes	Potamotrigonidae	<i>Potamotrygon brachyura</i>	Raya de río	NA	P
Siluriformes	Aspredinidae	<i>Bunocephalus coracoides</i>	Guitarrita	NA	NA
		<i>Bunocephalus sp.</i>	Guitarrita	NA	NA
		<i>Pseudobunocephalus sp.</i>	Guitarrita	NA	3
	Auchenipteridae	<i>Ageneiosus inermis</i>	Mandubá	NA	P
		<i>Ageneiosus militaris</i>	Manduví	11	25
		<i>Auchenipterus nuchalis</i>	Buzo	7	7
		<i>Auchenipterus osteomystax</i>	Buzo	9	15
		<i>Trachelyopterus galeatus</i>	Torito	3	4
		<i>Trachelyopterus teaguei</i>	Torito	NA	1
	Callichthyidae	<i>Callichthys callichthys</i>	Cascarudo	NA	NA
		<i>Corydoras paleatus</i>	Limpia fondo	NA	1
		<i>Hoplosternun littorale</i>	Cascarudo	NA	1
	Doradidae	<i>Pterodoras granulosus</i>	Armado común	NA	1
		<i>Rhinodoras dorbignyi</i>	Armado marieta	3	P
	Heptapteridae	<i>Rhamdia quelen</i>	Bagre sapo/negro	NA	P
	Loricariidae	<i>Brochiloricaria sp.</i>	Vieja de agua	1	1
<i>Hisonotus sp.</i>			NA	NA	
<i>Hypostomus alatus</i>		Vieja	NA	NA	

	<i>Hypostomus aspilogaster</i>	Vieja del Vieja	NA	P
	<i>Hypostomus commersoni</i>	Vieja de agua	2	2
	<i>Hypostomus derbyi</i>	Vieja de agua	NA	NA
	<i>Hypostomus laplatae</i>	Vieja del agua	NA	P
	<i>Hypostomus luteomaculatus</i>	Vieja de agua	NA	P
	<i>Hypostomus microstomus</i>	Vieja de agua	NA	NA
	<i>Hypostomus roseopunctatus</i>	Vieja de agua	NA	P
	<i>Hypostomus sp.</i>	Vieja de agua	NA	NA
	<i>Loricaria sp.</i>	Vieja de agua	NA	NA
	<i>Loricariichthys anus</i>	Vieja de agua	7	4
	<i>Loricariichthys edentatus</i>	Vieja de agua	7	2
	<i>Loricariichthys melanocheilus</i>	Vieja de agua	30	30
	<i>Loricariichthys sp.</i>	Vieja de agua	NA	NA
	<i>Loricariinae sp.</i>	Vieja de agua	NA	NA
	<i>Loricarrichtys platymetopon</i>	Vieja de agua	NA	NA
	<i>Otocinclus flexilis</i>	Limpiavidrios	1	1
	<i>Paraloricaria vetula</i>	Vieja de cola	13	12
	<i>Pseudohemiodon devincenzii</i>	Vieja del agua	NA	NA
	<i>Pseudohemiodon sp.</i>	Vieja de agua	NA	NA
	<i>Rhinelepis aspera</i>	Vieja de agua	NA	NA
	<i>Ricola macrops</i>	Vieja de agua	18	10
	<i>Rineloricaria parva</i>	Vieja de agua	NA	P
	<i>Rineloricaria sp.</i>	Vieja de agua	NA	P
Pimelodidae	<i>Iheringichthys labrosus</i>	Bagre trompudo	22	18
	<i>Luciopimelodus pati</i>	Patí	7	9
	<i>Parapimelodus valenciennis</i>	Bagarito	27	19
	<i>Pimelodella australis</i>	Bagre	2	3
	<i>Pimelodella gracilis</i>	Bagre cantor	19	18
	<i>Pimelodus absconditus</i>	Bagre blanco	15	9
	<i>Pimelodus maculatus</i>	Bagre amarillo	15	15

		<i>Pimelodus sp.</i>	Bagre	NA	NA
		<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	Surubi	NA	NA
		<i>Sorubim lima</i>	Cucharón	1	1
	Pseudopimelodidae	<i>Microglanis sp.</i>	Manguruyú	NA	NA
		<i>Pseudopimelodus mangurus</i>	Manguruyú	NA	P
	Trichomictoridae	<i>Homodiaetus sp.</i>	Sanguijuela	3	2
		<i>Parastegophilus sp.</i>	Chupa-chupa	4	3
Synbranchiformes	Synbranchidae	<i>Synbrabchus marmoratus</i>	Anquilla	NA	NA

Tabla 2. Clasificación y dieta trófica de las especies de peces muestreados a lo largo del río Uruguay indicando su especie, nombre común, grupo trófico, posición trófica y bibliografía consultada de otros sistemas para la especie. Tabla modificada de López-Rodríguez et al., 2019.

Clasificación de especies colectadas desde 2007 a 2017 con Grupos Tróficos				
Especie	Nombre común	Grupo Trófico	Posición Trófica	Bibliografía consultada
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	Dientudo paraguayo	piscívoro	3	Carnívoro (1); Piscívoro (2, 3, 4)
<i>Ageneiosus inermis</i>	Mandubá	piscívoro-invertívoro	3	Carnívoro-Insectívoro (5)
<i>Ageneiosus militaris</i>	Manduví	piscívoro	3	Piscívoro (1)
<i>Apareiodon affinis</i>	Violito, Virolo	omni-detritívoro	2	Omnívoro-detritívoro (6); Alguívoro (7, 8)
<i>Astyanax abramis</i>	Mojarra	herbívoro (Terr)	3	
<i>Astyanax rutilus</i>	Mojarra	herbívoro (Terr)	3	
<i>Astyanax sp.</i>	Mojarra	herbívoro (Terr)	3	Omnívoro-hervívoro (9); Omnívoro (10, 11, 12); Zooplanctívoro (13); Omnívoro-zooplanctívoro (14)
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	Buzo	omni-invertívoro (Terr)	3	Invertívoro (15)
<i>Auchenipterus osteomystax</i>	Buzo	omni-invertívoro (Terr)	3	Insectívoro (6, 16, 17) / Insectívoro-carnívoro (18-20)
<i>Brachyhyopomus sp.</i>	Morena	omni-invertívoro (Terr)	3	
<i>Brochiloricaria sp.</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	
<i>Brycon orbignyanus</i>	Salmon	herbívoro (Terr)	2	NA
<i>Bryconamericus iheringii</i>	Mojarra	omni-invertívoro (Aq)	3	Omnívoro-hervívoro (21) / Omnívoro (22) / Bentófago-omnívoro (23) / Bentófago (24)
<i>Bryconamericus sp.</i>	Mojarra	omni-invertívoro (Aq)	3	
<i>Bryconamericus stramineus</i>	Mojarra	omni-invertívoro (Terr)	3	Invertívoro (7, 25, 26) / Insectívoro (27)
<i>Bunocephalus coracoides</i>	Guitarrita	omni-invertívoro (Aq)	3	
<i>Bunocephalus sp.</i>	Guitarrita	omni-invertívoro (Aq)	3	

<i>Callichthys callichthys</i>	Cascarudo	piscívoro	4	
<i>Catathyruidium jenynsii</i>	Lenguado de río	piscívoro	4	NA
<i>Characidium rachovii</i>	Tritolo	omni-invertívoro (Aq)	2	Omnívoro (22) / Opportunistic invertívoro (28)
<i>Characidium sp.</i>	Tritolo	omni-detritívoro	3	
<i>Characidium tenue</i>	Tritolo	omni-detritívoro	3	NA
<i>Characidium zebra</i>	Tritolo	omni-invertívoro (Aq)	3	Detritívoro (29)
<i>Charax stenopterus</i>	Mojarra transparente	omni-invertívoro (Aq)	3	Invertívoro (30)
<i>Cheirodon interruptus</i>	Mojarra	omni-invertívoro (Aq)	3	
<i>Corydoras paleatus</i>	Limpia fondo	omni-invertívoro (Aq)	3	Detritívoro-Invertívoro (9, 25)
<i>Crenicichla minuano</i>	Cabeza amarga	piscívoro	3	
<i>Crenicichla missionera</i>	Cabeza amarga	piscívoro	3	NA
<i>Crenicichla scottii</i>	Cabeza amarga	piscívoro	3	Benti-piscívoro (21)
<i>Crenicichla sp.</i>	Cabeza amarga	piscívoro	3	
<i>Crenicichla vittata</i>	Cabeza amarga	piscívoro	3	Piscívoro (31)
<i>Cynopotamus argenteus</i>	Dientudo jorobado	piscívoro	3	Piscívoro (1)
<i>Cyphocharax platanus</i>	Sabalito plateado	detritívoro	2	NA
<i>Cyphocharax saladensis</i>	Sabalito	detritívoro	2	Detritívoro (32) / Iliófago (33)
<i>Cyphocharax spilatus</i>	Sabalito	piscívoro-invertívoro	2	Detritívoro (9)
<i>Cyphocharax voga</i>	Sabalito	detritívoro	2	Detritívoro-Alguívoro [17] / Detritívoro [32, 34] / Iliophagus [35]
<i>Eigenmannia trilineata</i>	Banderita	omni-invertívoro (Aq)	3	
<i>Eigenmannia virescens</i>	Banderita ratona	omni-invertívoro (Aq)	3	Invertívoro (29, 36) / Invertívoro (Aq) (37) / Carnívoro (38)
<i>Galeocharax humeralis</i>	Dientudo	piscívoro	4	Piscívoro (29)

	jorobado			
<i>Gymnogeophagus australis</i>	Castañeta	piscívoro	4	
<i>Gymnotus carapo</i>	Morena	piscívoro-invertívoro	4	
<i>Gymnotus sp.</i>	Morena	piscívoro-invertívoro	4	Insectívoro (17)
<i>Hisonotus sp.</i>		omni-invertívoro (Aq)	3	
<i>Homodiaetus sp.</i>	Sanguijuela	piscívoro	4	
<i>Hoplias malabaricus</i>	Tararira	piscívoro	4	Carnívoro-piscívoro (39, 22) / Piscívoro (40-42) / Carcinófago (43)
<i>Hoplosternun littorale</i>	Cascarudo	omni-plantívoro	3	Omnívoro-plantívoro (44) / Carroñeros (45)
<i>Hyphessobrycon meridionalis</i>	Mojarra	herbívoro (Terr)	2	
<i>Hypostomus alatus</i>	Vieja	detritívoro	2	
<i>Hypostomus aspilogaster</i>	Vieja del Vieja	detritívoro	2	NA
<i>Hypostomus commersoni</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	Detritívoro-alguívoro (22) / Iliófago (46) / Perifitívoro-detritívoro (47)
<i>Hypostomus derbyi</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	
<i>Hypostomus laplatae</i>	Vieja del agua	detritívoro	2	NA
<i>Hypostomus luteomaculatus</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	Detritívoro (17) / Detritívoro-alguívoro (48, 49)
<i>Hypostomus microstomus</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	
<i>Hypostomus roseopunctatus</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	NA
<i>Hypostomus sp.</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	
<i>Iheringichthys labrosus</i>	Bagre trompudo	omni-detritívoro	3	Bentófago (50, 51, 52, 53) / Nectobentónico-insectívoro (54) / Invertívoro (55)
<i>Leporellus pictus</i>	Boga rayada	omni-invertívoro (Aq)	3	
<i>Leporinus lacustris</i>	Boga	omni-invertívoro (Aq)	3	

<i>Leporinus striatus</i>	Trompa roja	omni-invertívoro (Aq)	3	Herbívoro (56)
<i>Loricaria sp.</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	
<i>Loricariichthys anus</i>	Vieja de agua	omni-detritívoro	2	Detritívoro (9)
<i>Loricariichthys edentatus</i>	Vieja de agua	omni-planctívoro	3	NA
<i>Loricariichthys melanocheilus</i>	Vieja de agua	detritívoro	3	Omnívoro (57)
<i>Loricariichthys sp.</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	
<i>Loricariinae sp.</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	
<i>Loricarrichtys platymetopon</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	Detritívoro (51, 58)
<i>Luciopimelodus pati</i>	Patí	piscívoro	4	NA
<i>Lycengraulis grossidens</i>	Anchoa de río	piscívoro	4	Piscívoro (59) / Carnívoro-Ictiófago (60)
<i>Megaleporinus obtusidens</i>	Boga	omni-invertívoro (Aq)	3	Omnívoro (61) / Herbívoro (9)
<i>Microglanis sp.</i>	Manguruyú	omni-invertívoro (Aq)	3	
<i>Odontesthes bonariensis</i>	Pejerrey	omni-invertívoro (Aq)	3	
<i>Odontesthes humensis</i>	Pejerrey	omni-invertívoro (Aq)	3	Bentónico carnívoro (62)
<i>Odontesthes perugiae</i>	Pejerrey juncalero	omni-invertívoro (Terr)	3	Omnívoro-carnívoro (63)
<i>Odontostilbe pequirá</i>	Mojarra	omni-planctívoro	3	Omnívoro (64, 65) / Bentívoro (66) / Herbívoro (67)
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	Dientudo	piscívoro	4	Carnívoro-Piscívoro (68-71) / Piscívoro (23)
<i>Oligosarcus oligolepis</i>	Dientudo	piscívoro	4	Omnívoro-Bentívoro (72)
<i>Oligosarcus sp.</i>	Dientudo	piscívoro	4	
<i>Otocinclus flexilis</i>	Limpiavidrios	omni-planctívoro	2	
<i>Pachyurus bonariensis</i>	Corvina de río	omni-invertívoro (Aq)	4	Insectívoro (15, 73, 74)
<i>Paraloricaria vetula</i>	Vieja de cola	omni-invertívoro	3	Carnívoro (consumidor de moluscos) (75)

		(Aq)		
<i>Parapimelodus valenciennis</i>	Bagarito	omni-planctívoro	4	NA
<i>Parastegophilus sp.</i>	Chupa-chupa	piscívoro	4	NA
<i>Pellona flavipinnis</i>	Lacha	piscívoro	4	Piscívoro (29) / Carnívoro-Piscívoro (76) / Carnívoro (77)
<i>Pimelodella australis</i>	Bagre	omni-detritívoro	3	Benti-herbívoro (72)
<i>Pimelodella gracilis</i>	Bagre cantor	piscívoro	3	Omni-piscívoro (6) / Carnívoro (78) / Omnívoro (79) / Insectívoro (Aq) (80)
<i>Pimelodus absconditus</i>	Bagre blanco	omni-invertívoro (Aq)	3	Omnívoro (81)
<i>Pimelodus maculatus</i>	Bagre amarillo	piscívoro-invertívoro	3	Piscívoro (29) / Omni-piscívoro (82, 83) / Omnívoro (84)
<i>Pimelodus sp.</i>	Bagre	omni-invertívoro (Aq)	3	
<i>Platanichthys platana</i>	Sardina	omni-planctívoro	3	Micrófago-carnívoro (85) / Omnívoro (86)
<i>Potamotrygon brachyura</i>	Raya de río	piscívoro-invertívoro	3	NA
<i>Prochilodus lineatus</i>	Sábalo	detritívoro	2	Detritívoro (29) / Iliófago (51, 58)
<i>Pseudobunocephalus iheringii</i>	Guitarrita	piscívoro-invertívoro	3	
<i>Pseudohemiodon devincenzii</i>	Vieja del agua	piscívoro	3	
<i>Pseudohemiodon sp.</i>	Vieja de agua	piscívoro	3	
<i>Pseudopimelodus mangurus</i>	Manguruyú	piscívoro	3	
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i>	Surubi	piscívoro	4	
<i>Pterodoras granulosus</i>	Armado común	herbívoro (Terr)	3	Herbívoro (29) / Omnívoro-invertívoro (87) / Omnívoro (88, 89)
<i>Pygocentrus nattereri</i>	Piraña Negra	piscívoro	4	Piscívoro (29, 90, 91)
<i>Ramnogaster melanostoma</i>	Mandufia	omni-invertívoro (Aq)	3	
<i>Reoboides bonariensis</i>	Dientudo jorobado	omni-invertívoro (Aq)	3	

<i>Rhamdia quelen</i>	Bagre sapo/negro	piscívoro-invertívoro	4	Carnívoro (43) / Carnívoro-piscívoro (92)
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	Chafalote	piscívoro	4	Ictiófago oportunista (1) / Piscívoro (6, 41)
<i>Rhinelepis aspera</i>	Vieja de agua	piscívoro	3	
<i>Rhinodoras dorbignyi</i>	Armado marieta	omni-detritívoro	4	NA
<i>Ricola macrops</i>	Vieja de agua	omni-invertívoro (Aq)	3	NA
<i>Rineloricaria parva</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	Detritívoro (93)
<i>Rineloricaria sp.</i>	Vieja de agua	detritívoro	2	NA
<i>Roeboides affinis</i>	Dientudo jorobado	piscívoro	4	Lepidófago-invertívoro (29) / Lepidófago (94)
<i>Roeboides paranannus</i>	Dientudo	piscívoro	4	
<i>Salminus brasiliensis</i>	Dorado	piscívoro	4	Piscívoro (6, 29) / Carnívoro-piscívoro (61)
<i>Schizodon borelli</i>	Boga lisa	omni-planctívoro	3	
<i>Schizodon nasutus</i>	Boga	herbívoro (Terr)	3	Herbívoro (43, 54, 95, 96)
<i>Schizodon platae</i>	Boga lisa	herbívoro (Terr)	3	Herbívoro (97)
<i>Serrasalmus maculatus</i>	Piraña, Palometa	piscívoro	4	Omni-piscívoro (90)
<i>Sorubim lima</i>	Cucharón	piscívoro-invertívoro	4	Piscívoro (98)
<i>Steindachnerina brevipinna</i>	Sabalito	detritívoro	2	Detritívoro (81, 99)
<i>Synbrachius marmoratus</i>	Anquilla	omni-invertívoro (Aq)	3	
<i>Trachelyopterus galeatus</i>	Torito	herbívoro (Terr)	2	Carnívoro-insectívoro (100, 101)
<i>Trachelyopterus teaguei</i>	Torito	herbívoro (Terr)	2	NA
<i>Triportheus paramensis</i>	Mojarra	piscívoro	4	

ANEXO 2.

Tabla 3. Valores de tests estadísticos ANOVA de tres vías realizados para las variables ambientales: temperatura, turbidez, conductividad, alcalinidad, nitrógeno total, amonio-NH₄, fósforo total, oxígeno disuelto, pH, sólidos disueltos totales, altura. Se reporta para cada parámetro el valor estadístico F y el valor *p*, los resultados que son estadísticamente significativos se encuentran resaltados en negrita y los resultados marginalmente significativos se observan en *cursiva*.

Variable ambiental	Período (2007-2017)		Estación		Sitio		test estadístico
	estadístico	<i>p</i> -valor	estadístico	<i>p</i> -valor	estadístico	<i>p</i> -valor	
Temperatura (°C)	F _{10,1,2} =1.401	0.206	F _{10,1,2} = 78.265	6x10-12	F _{10,1,2} =1.851	0.167	ANOVA de tres vías
Turbidez (FNU)	F _{10,1,2} =7.867	1.57x10-7	F _{10,1,2} = 1.595	0.212	F _{10,1,2} =0.094	0.911	ANOVA de tres vías
Conductividad (µS/cm)	F _{10,1,2} =4.028	0.000405	F _{10,1,2} =1.930	0.170	F _{10,1,2} = 1.592	0.213	ANOVA de tres vías
Alcalinidad (mg/L)	F _{10,1,2} =4.795	7.17x10-5	F _{10,1,2} =18.553	7.35x10-5	F _{10,1,2} =1.593	0.213	ANOVA de tres vías
Amonio-NH ₄ (mg/L)	F _{10,1,2} =3.368	0.00191	F _{10,1,2} = 3.019	<i>0.0882</i>	F _{10,1,2} =0.519	0.597	ANOVA de tres vías
Nitrógeno total (mg/L)	F _{10,1,2} =6.722	1.33x10-6	F _{10,1,2} =14.809	0.000327	F _{10,1,2} =0.053	0.948	ANOVA de tres vías
Fósforo total (µg/L)	F _{10,1,2} =7.944	1.36x10-7	F _{10,1,2} =9.765	0.00291	F _{10,1,2} =0.543	0.584	ANOVA de tres vías
Oxígeno disueltos (mg/L)	F _{10,1,2} =2.421	0.0189	F _{10,1,2} =1.181	0.2821	F _{10,1,2} =0.165	0.8486	ANOVA de tres vías
pH	F _{10,1,2} =5.476	1.65x10-5	F _{10,1,2} =26.66	3.87x10-6	F _{10,1,2} =0.413	0.664	ANOVA de tres vías
Sólidos disueltos totales (mg/L)	F _{10,1,2} =3.611	0.00107	F _{10,1,2} =3.777	0.0573	F _{10,1,2} =0.160	0.853	ANOVA de tres vías
Altura (m)	F _{10,1,2} =4.685	9.14x10-5	F _{10,1,2} =11.764	0.00119			ANOVA de tres vías

Tabla 4. Valores de test estadísticos ANOVA de tres vías realizadas para las variables biológicas: biomasa, abundancia y riqueza de los Grupos Tróficos (GT). Se reporta para cada parámetro el valor estadístico F y el valor p, los resultados que son estadísticamente significativos se encuentran resaltados en negrita.

Variable biológica	Grupo Trófico	Período (2007-2017)		Estación		Sitio		test estadístico
		estadístico	p-valor	estadístico	p-valor	estadístico	p-valor	
Biomasa	detritívoro	F10,1,2=5.639	1.18x10-5	F10,1,2=5.380	0.0243	F10,1,2=22.394	9.66x10-8	ANOVA de tres vías
Biomasa	herbívoro (Terr)	F10,1,2=3.497	0.0014	F10,1,2=0.208	0.6499	F10,1,2=2.092	0.1337	ANOVA de tres vías
Biomasa	omni-detritívoro	F10,1,2=6.490	2.1x10-6	F10,1,2=0.529	0.470	F10,1,2=1.507	0.231	ANOVA de tres vías
Biomasa	omni-invertívoro (Aq)	F10,1,2=3.972	0.000461	F10,1,2=2.922	0.093323	F10,1,2=10.931	0.000109	ANOVA de tres vías
Biomasa	omni-invertívoro (Terr)	F10,1,2=3.864	0.000593	F10,1,2=0.088	0.767654	F10,1,2=0.517	0.599255	ANOVA de tres vías
Biomasa	omni-planctívoro	F10,1,2=2.549	0.0138	F10,1,2=50.953	2.98x10-9	F10,1,2=48.928	1.12x10-12	ANOVA de tres vías
Biomasa	piscívoro	F10,1,2=1.851	0.074377	F10,1,2=15.951	0.000205	F10,1,2=4.838	0.011833	ANOVA de tres vías
Biomasa	piscívoro-invertívoro	F10,1,2=2.104	0.04067	F10,1,2=8.529	0.00516	F10,1,2=0.486	0.61787	ANOVA de tres vías
Abundancia	detritívoro	F10,1,2=11.89	2.5x10-10	F10,1,2=6.709	0.0124	F10,1,2=35.02	2.33x10-10	ANOVA de tres vías
Abundancia	herbívoro (Terr)	F10,1,2=4.405	0.000171	F10,1,2=4.164	0.0463	F10,1,2=3.728	0.0307	ANOVA de tres vías
Abundancia	omni-detritívoro	F10,1,2=7.658	2.29x10-7	F10,1,2=2.100	0.153	F10,1,2=0.370	0.693	ANOVA de tres vías
Abundancia	omni-invertívoro (Aq)	F10,1,2=3.818	0.000660	F10,1,2=1.447	0.2345	F10,1,2=10.300	0.000171	ANOVA de tres vías
Abundancia	omni-invertívoro (Terr)	F10,1,2=12.216	1.59x10-10	F10,1,2=0.880	0.352	F10,1,2=1.232	0.300	ANOVA de tres vías
Abundancia	omni-planctívoro	F10,1,2=3.057	0.00404	F10,1,2=49.343	4.52x10-9	F10,1,2=61.059	2.26x10-14	ANOVA de tres vías
Abundancia	piscívoro	F10,1,2=0.420	0.934	F10,1,2=14.156	0.00042	F10,1,2=5.352	0.0077	ANOVA de tres vías
Abundancia	piscívoro-invertívoro	F10,1,2=2.104	0.0407	F10,1,2=8.529	0.0052	F10,1,2=0.486	0.6178	ANOVA de tres vías
Riqueza	detritívoro	F10,1,2=0.972	0.423	F10,1,2=0.009	0.9233	F10,1,2=2.534	0.0891	ANOVA de tres vías
Riqueza	herbívoro (Terr)	F10,1,2=5.005	4.53x10-5	F10,1,2=0.796	0.376	F10,1,2=0.844	0.436	ANOVA de tres vías
Riqueza	omni-detritívoro	F10,1,2=2.092	0.04187	F10,1,2=10.248	0.00233	F10,1,2=3.396	0.04110	ANOVA de tres vías
Riqueza	omni-invertívoro (Aq)	F10,1,2=1.645	0.12003	F10,1,2=8.366	0.00557	F10,1,2=13.051	2.55x10-5	ANOVA de tres vías
Riqueza	omni-invertívoro (Terr)	F10,1,2=12.216	1.59x10-10	F10,1,2=0.880	0.352	F10,1,2=1.232	0.300	ANOVA de tres vías
Riqueza	omni-planctívoro	F10,1,2=2.958	0.00512	F10,1,2=24.523	8.14x10-6	F10,1,2=1.186	0.31359	ANOVA de tres vías
Riqueza	piscívoro	F10,1,2=2.487	0.016088	F10,1,2=12.522	0.000857	F10,1,2=3.814	0.028461	ANOVA de tres vías
Riqueza	piscívoro-invertívoro	F10,1,2=4.04	0.0004	F10,1,2=12.37	0.00092	F10,1,2=2.75	0.0732	ANOVA de tres vías

Tabla 5. Valores de test estadísticos ANOVA de tres vías realizadas para las variables biológicas: biomasa, abundancia y riqueza de las Posiciones Tróficas (PT). Se reporta para cada parámetro el valor estadístico F y el valor p, los resultados que son estadísticamente significativos se encuentran resaltados en negrita.

Variable biológica	Posición Trófica	Período (2007-2017)		Estación		Sitio		test estadístico
		estadístico	p-valor	estadístico	p-valor	estadístico	p-valor	
Biomasa	PT2	F10,1,2=5.530	1.48x10-5	F10,1,2=2.622	0.111	F10,1,2=2.115	0.131	ANOVA de tres vías
Biomasa	PT3	F10,1,2=2.414	0.0192	F10,1,2=0.162	0.6885	F10,1,2=8.628	0.0006	ANOVA de tres vías
Biomasa	PT4	F10,1,2=3.368	0.00191	F10,1,2=0.244	0.6231	F10,1,2=7.009	0.00202	ANOVA de tres vías
Abundancia	PT2	F10,1,2=2.706	0.0095	F10,1,2=0.368	0.5469	F10,1,2=1.857	0.1663	ANOVA de tres vías
Abundancia	PT3	F10,1,2=6.367	2.67x10-6	F10,1,2=1.751	0.192	F10,1,2=1.495	0.234	ANOVA de tres vías
Abundancia	PT4	F10,1,2=3.946	0.00049	F10,1,2=0.139	0.7109	F10,1,2=43.354	8.35x10-12	ANOVA de tres vías
Riqueza	PT2	F10,1,2=3.049	0.0041	F10,1,2=1.845	0.1803	F10,1,2=2.260	0.1145	ANOVA de tres vías
Riqueza	PT3	F10,1,2=1.910	0.0646	F10,1,2=7.682	0.00772	F10,1,2=8.606	0.0006	ANOVA de tres vías
Riqueza	PT4	F10,1,2=3.422	0.00168	F10,1,2=20.78	3.16x10-5	F10,1,2=1.798	0.1758	ANOVA de tres vías

Tabla 6. Ítems alimenticios de las especies con contenido estomacal muestreadas en el bajo río Uruguay. El valor para cada ítem representa el Índice de importancia relativa (IIR) que combina la frecuencia de ocurrencia y el volumen relativo de cada ítem para cada especie de pez. Se reporta el Grupo Trófico, las especies de peces y los ítems (restos de peces, macroinvertebrados acuáticos y terrestres, detrito, macrófitas acuáticas, material vegetal terrestre, perifiton y plancton).

Grupo Trófico	Especies de peces	Restos de peces	Macroinvertebrados acuáticos	Macroinvertebrados terrestres	Detrito	Macrófitas acuáticas	Material vegetal terrestre	Perifiton	Plancton
Piscívoro	<i>Ageneiosus militaris</i>	0.842	0.04	0.106	0.01	<0.001	<0.001	<0.001	0
	<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	0.999	<0.001	<0.001	0	0	<0.001	0	0
	<i>Cynopotamus argenteus</i>	0.995	<0.001	0.001	0	<0.001	0.003	0	<0.001
	<i>Catathyridium jenynsi</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Cynopotamus kincaidi</i>	0.999	0.001	0	0	0	0	0	0
	<i>Crenicichla scotti</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Crenicichla vittata</i>	0.999	0	0	0.002	0	0	<0.001	0
	<i>Galeocharax humeralis</i>	0.987	0.002	0.002	0.001	0	0.003	0.006	0
	<i>Hoplias lacerdae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Hoplias malabaricus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0

	<i>Lycengraulis grossidens</i>	0.854	0.013	0.01	0.004	0	0.094	0	0.025
	<i>Luciopimelodus pati</i>	0.923	0.008	0.06	0	0	0.005	0	0.005
	<i>Oligosarcus jenynsii</i>	0.788	0	0.209	0	0	0.003	0	<0.001
	<i>Oligosarcus oligolepis</i>	0.98	0	0.02	0	0	0	0	0
	<i>Pellona flavipinnis</i>	0.936	0.064	0	0	0	0	0	0
	<i>Pseudopimelodus mangurus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Pygocentrus nattereri</i>	0.831	0	0	0	0	0.169	0	0
	<i>Parastegophilus sp.</i>	1	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Roeboides affinis</i>	0.922	0.06	0.016	0	0	0.003	0	0
	<i>Roeboides microlepis</i>	0.786	0.002	0.02	0.023	0	0.17	0	0
	<i>Raphiodon vulpinus</i>	0.987	0.005	0.007	0	0	0	0	0
	<i>Salminus brasiliensis</i>	0.912	0.005	0	0	0	0.075	0.007	0
	<i>Serrasalmus maculatus</i>	0.984	0.002	0	<0.001	0	0.013	0	0
Piscívoro-invertívoro	<i>Ageneiosus inermis</i>	0.59	0.401	0	0	0.009	0	0	0
	<i>Gymnotus sp.</i>	0.417	0.167	0.417	0	0	0	0	0
	<i>Megalonema platanum</i>	0.562	0.009	0.397	0.032	0	0	0	0
	<i>Potamotrygon brachyura</i>	0.6	0.4	0	0	0	0	0	0
	<i>Pimelodella gracilis</i>	0.144	0.196	0.148	0.295	<0.001	0.203	0.011	0.003
	<i>Pimelodus maculatus</i>	0.293	0.352	0.076	0.065	0.011	0.203	0	<0.001
	<i>Pseudobuonocephalus sp.</i>	0.572	0.249	0	0	0	0.179	0	<0.001
	<i>Rhamdia quelen</i>	0.294	0.323	0.007	0.304	0	0.072	0	0
	<i>Sorubim lima</i>	0.405	0.595	0	0	0	0	0	0
Detritívoro	<i>Cyphocharax platanus</i>	0	<0.001	0	0.999	0.001	<0.001	0	<0.001
	<i>Cyphocharax saladensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
	<i>Cyphocharax spilotos</i>	0	0.012	0	0.987	0	0.001	0	0
	<i>Cyphocharax voga</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
	<i>Hypostomus aspilogaster</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
	<i>Hypostomus commersoni</i>	0	0.001	0	0.995	0	0.004	0	0
	<i>Hypostomus isbrueckeri</i>	0	0	0	1	0	0	0	0

	<i>Hypostomus laplatae</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
	<i>Hypostomus luteomaculatus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
	<i>Hypostomus roseopunctatus</i>	0	0	0	0.999	0	<0.001	0	0
	<i>Hypostomus uruguayensis</i>	0	0	0	0.977	0	0	0.016	0.007
	<i>Loricariichthys melanocheilus</i>	0	0.028	<0.001	0.923	0	0.042	<0.001	0.008
	<i>Loricariichthys platymetopon</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
	<i>Oreochromis niloticus</i>	0.013	0	0.014	0.908	0	0.064	<0.001	0
	<i>Prochilodus lineatus</i>	<0.001	<0.001	<0.001	0.971	0	0.028	0	<0.001
	<i>Potamorhina squamoralevis</i>	0	0	0	0.998	0	0	0	0.002
	<i>Rineloricaria parva</i>	0	0.003	0	0.997	0	0	0	0
	<i>Steindachnerina brevipinna</i>	0	<0.001	0	0.999	0	<0.001	0	0
	<i>Steindachnerina insculpta</i>	0	0	0	1	0	0	0	0
Omnívoro-detrítívoro	<i>Apareiodon affinis</i>	<0.001	0.013	<0.001	0.78	<0.001	0.057	0.149	<0.001
	<i>Characidium tenue</i>	0	0.023	0.276	0.69	0	0.011	0	0
	<i>Iheringichthys labrosus</i>	0.004	0.266	0.006	0.650	0.006	0.053	0.001	0.014
	<i>Loricariichthys anus</i>	0	0.201	0	0.779	0	0.019	0.001	0
	<i>Pimelodella australis</i>	0.05	0.112	0.025	0.705	0	0.107	0	0
	<i>Rhinodoras dorbygni</i>	0.005	0.201	0.012	0.632	0.004	0.145	<0.001	<0.001
Omnívoro-invertívoro (acuático)	<i>Brochyloricaria chauliodon</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
	<i>Bryconamericus iheringii</i>	0.004	0.568	0	0.011	0	0.417	0	0
	<i>Crenicichla jurubi</i>	0.005	0.988	0	0.007	0	0	0	0
	<i>Crenicichla missioneira</i>	0	0.965	0.035	0	0	0	0	0
	<i>Corydoras paleatus</i>	0	0.608	0	0.203	0	0	0.152	0.038
	<i>Characidium rachovii</i>	0	0.583	0.417	0	0	0	0	0
	<i>Charax stenopterus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0
	<i>Characidium zebra</i>	0	0.750	0	0	0	0	0	0.250
	<i>Eigenmania sp.</i>	0.012	0.849	0.068	0.017	0.015	0.037	<0.001	0.001

	<i>Gymnogeophagus aff. gymnogenis</i>	0	0.505	0.0	0.303	0.0	0.192	0.0	0
	<i>Leporinus amae</i>	0.005	0.953	0.005	0.003	0	0.024	0.011	0
	<i>Leporinus striatus</i>	0	0.714	0.004	0.140	0.003	0.138	0	0
	<i>Megaleporinus obtusidens</i>	0.033	0.561	<0.001	0.006	0	0.399	<0.001	<0.001
	<i>Odontheistes argentinensis</i>	0	0.764	0.140	0	0.096	0	0	0
	<i>Odontheistes humensis</i>	0.005	0.879	0.108	0	0	0.007	<0.001	0
	<i>Pimelodus absconditus</i>	0.028	0.774	0.014	0.023	0	0.161	0.001	<0.001
	<i>Pachyurus bonariensis</i>	<0.001	0.522	0.007	0.449	0.007	0.013	0.001	<0.001
	<i>Paraloricaria vetula</i>	0	0.985	0	0.011	0	0.004	<0.001	<0.001
	<i>Ricola macrops</i>	0	0.535	0	0.420	0	0.045	<0.001	<0.001
Omnívoro-invertívoro (terrestre)	<i>Rineloricaria sp.</i>	0	0.677	0	0.081	0	0.242	0	0
	<i>Auchenipterus nuchalis</i>	0.005	0.106	0.835	<0.001	<0.001	0.050	0	0.003
	<i>Auchenipterus osteomystax</i>	0	0.031	0.957	<0.001	0	0.001	<0.001	0.010
	<i>Bryconamericus stramineus</i>	<0.001	0.203	0.779	0	<0.001	0.005	<0.001	0.012
	<i>Cyanocharax alburnus</i>	0	0.068	0.803	0	0	0.129	0	0
	<i>Odontheistes perugiae</i>	0	0.061	0.939	0	0	0.000	0	0
	<i>Pseudocorynopoma doriae</i>	0	0	1	0	0	0	0	0
	<i>Trachyloperus galeatus</i>	0.027	0.079	0.768	0	0	0.127	0	0
Omnívoro-planctívoro	<i>Hoplosternum littorale</i>	0	0.436	0.007	0	0	0.028	0	0.529
	<i>Loricariichthys edentatus</i>	0	0.214	<0.001	0.024	0	0.008	0	0.754
	<i>Odontostilbe pequirá</i>	0	0.009	0.009	0	0	0.074	0	0.907
	<i>Otocinclus flexilis</i>	0	0	0	0.222	0	0	0.778	0
Omnívoro-herbívoro (terrestre)	<i>Platanichthys platana</i>	0	0	0	0	0	0.024	0	0.976
	<i>Parapimelodus valenciennis</i>	<0.001	0.027	0.049	0.219	0.007	0.057	<0.001	0.640
	<i>Astyanax lacustris</i>	0.002	0.013	0.148	0.001	0.001	0.836	<0.001	<0.001
	<i>Astyanax obscurus</i>	0.017	0.197	0.393	0	0	0.393	0	0
	<i>Astyanax spp. aff. fasciatus</i>	0.002	0.078	0.337	0.005	0.072	0.501	0.006	<0.001

<i>Brycon orbignyanus</i>	0.001	<0.001	0.095	0	0	0.903	0	0
<i>Geophagus brasiliensis</i>	0	0	0	0.225	0	0.775	0	0
<i>Pimelodus albicans</i>	0.117	0.016	0.397	0.002	0	0.468	0	0
<i>Pterodoras granulosus</i>	0.002	0.003	0	0.190	0.176	0.628	0	0
<i>Schizodon nasutus</i>	0	0.001	0	<0.001	0.024	0.975	0	0
<i>Trachyloperus teaguei</i>	0.050	0.005	0.258	0.003	0	0.685	0	0
<i>Schizodon platae</i>	0	0	0	0	1	0	0	0

ANEXO 3

3.1 Variables biológicas con Grupos Tróficos (biomasa, abundancia y riqueza)

Figuras 1. En las figuras 1.x se muestra la variación de la biomasa para cada grupo trófico. Cada figura muestra 3 gráficas para la variación de la biomasa: entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

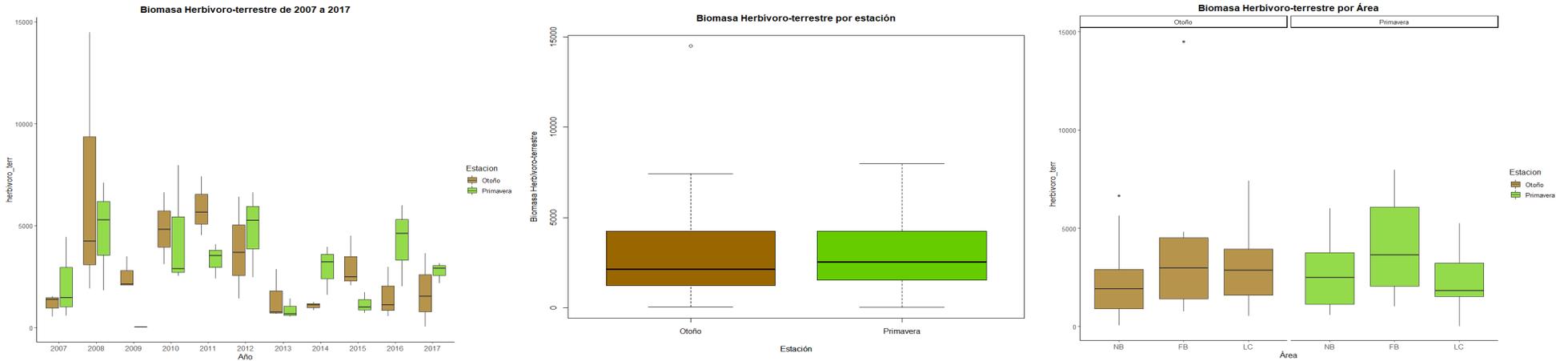


Figura 1.1 Variación de la biomasa de herbívoro (terrestre)

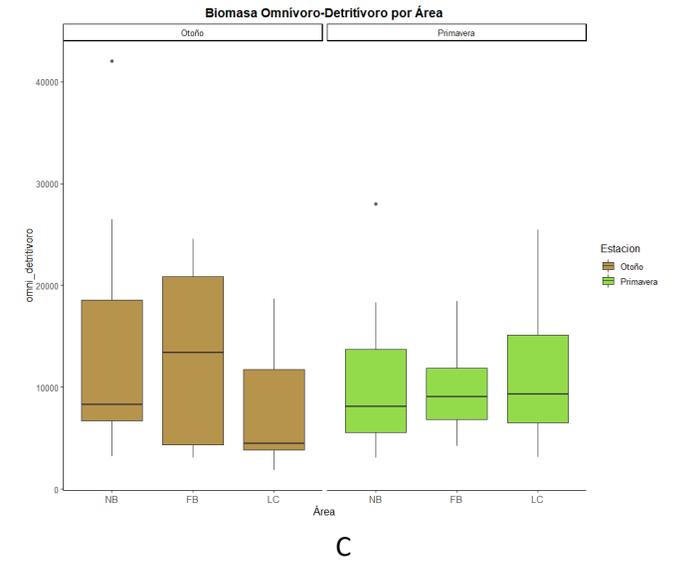
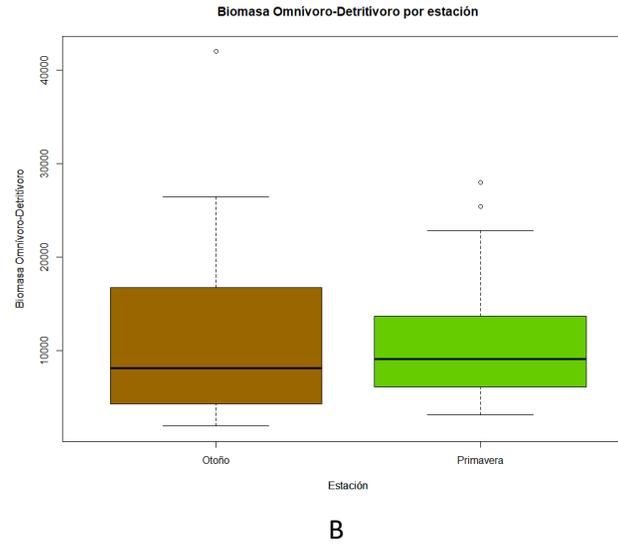
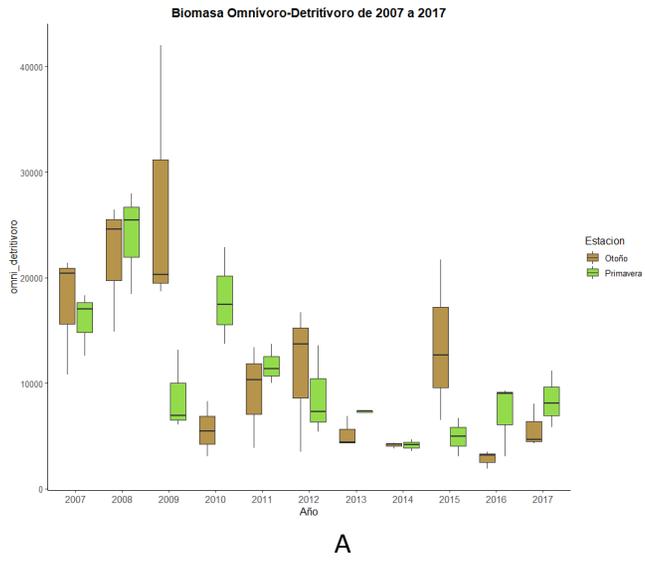


Figura 1.2 Variación de la biomasa de omnívoro-detrívoro

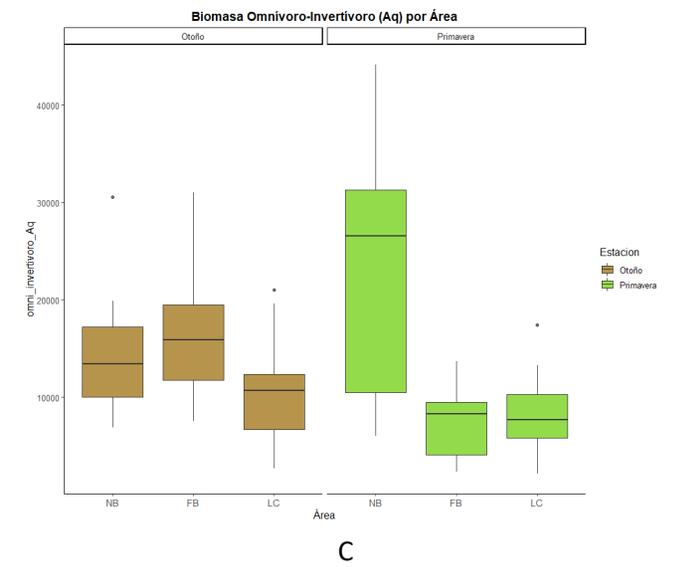
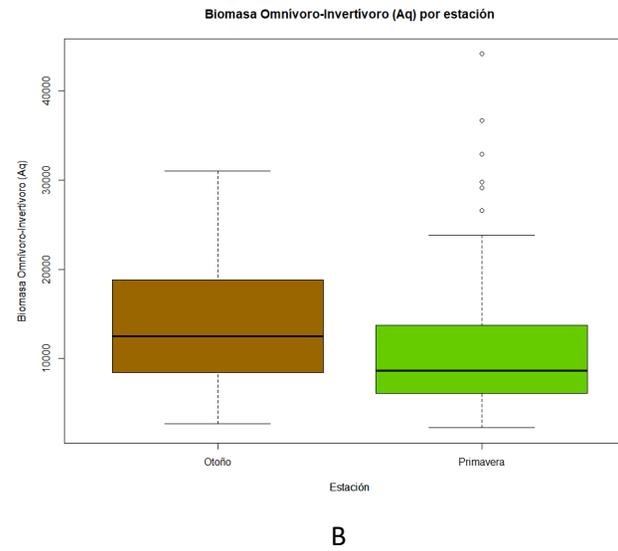
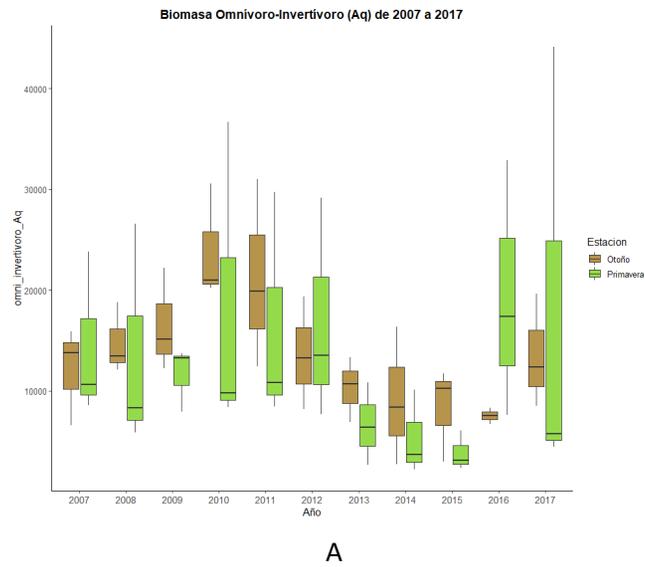


Figura 1.3 Variación de la biomasa de omnívoro-invertívoro (acuático)

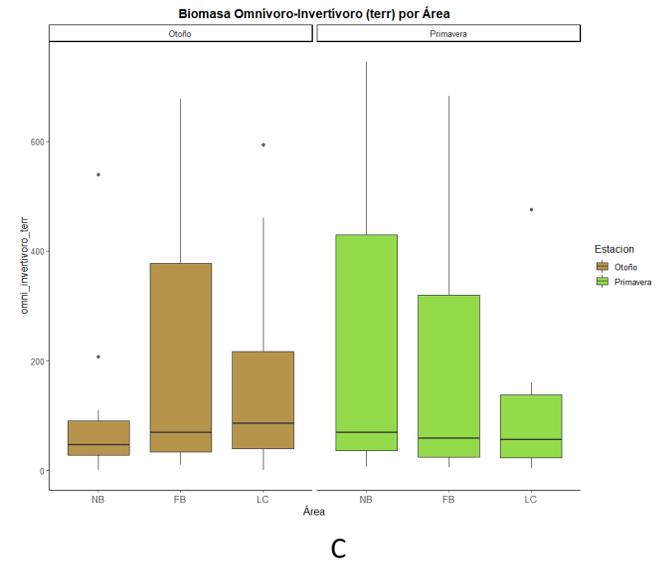
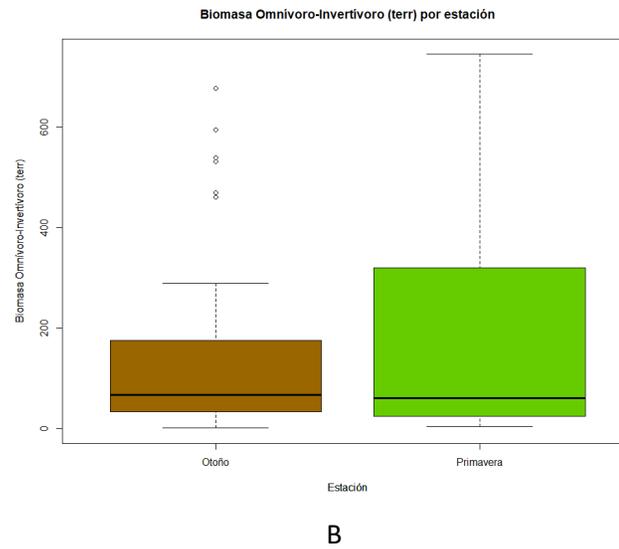
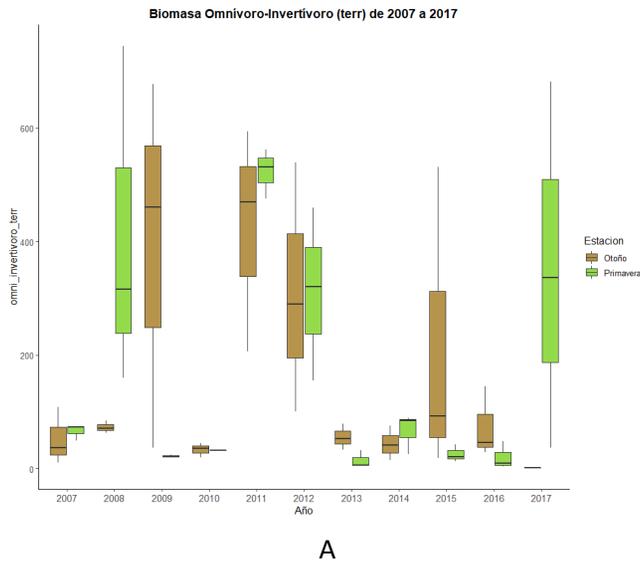


Figura 1.4 Variación de la biomasa de omnívoro-invertívoro (terrestre)

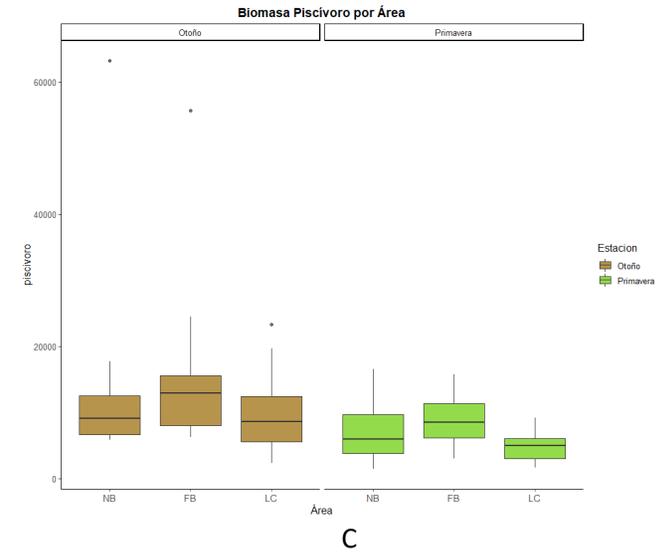
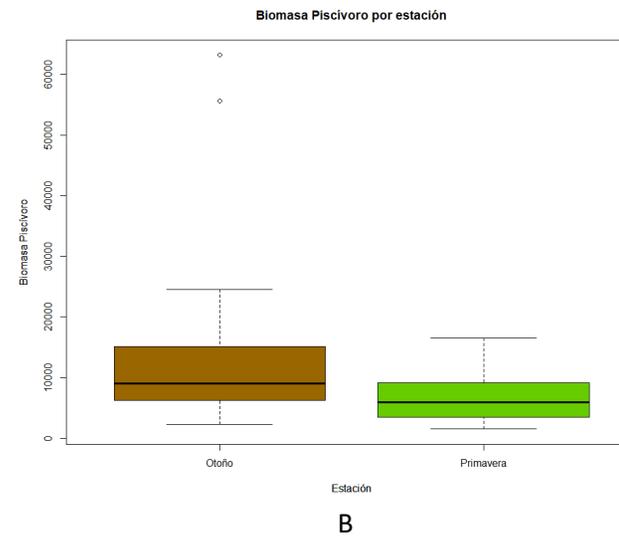
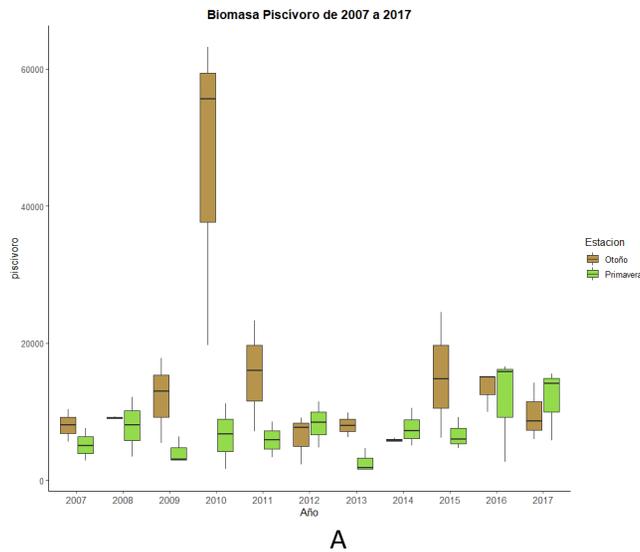


Figura 1.5 Variación de la biomasa de piscívoro

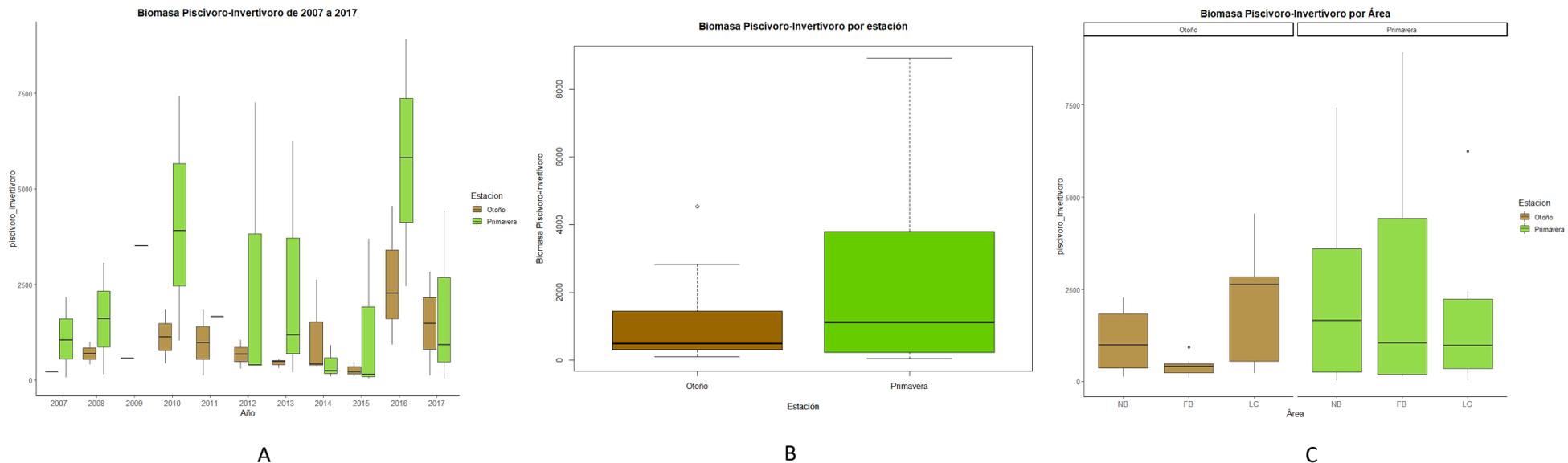


Figura 1.6 Variación de la biomasa de piscívoro-invertívoro

Figuras 2. En las figuras 2.x se muestra la variación de la abundancia para cada grupo trófico. Cada figura muestra 3 gráficas para la variación de la abundancia: entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

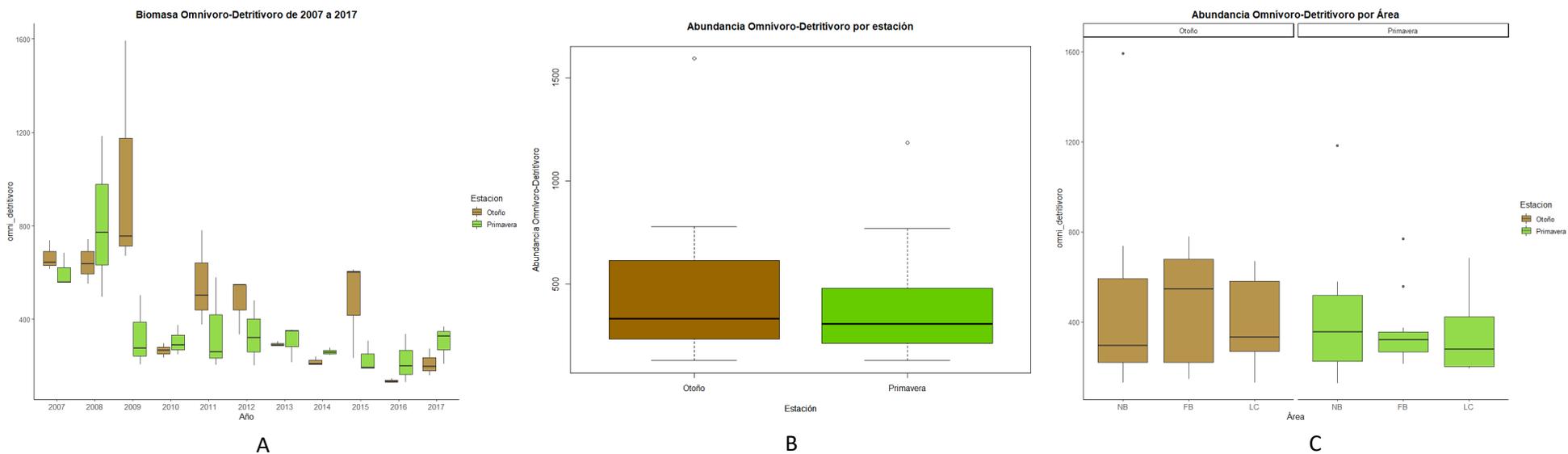


Figura 2.1 Variación de la abundancia de omnívoro-detritívoro

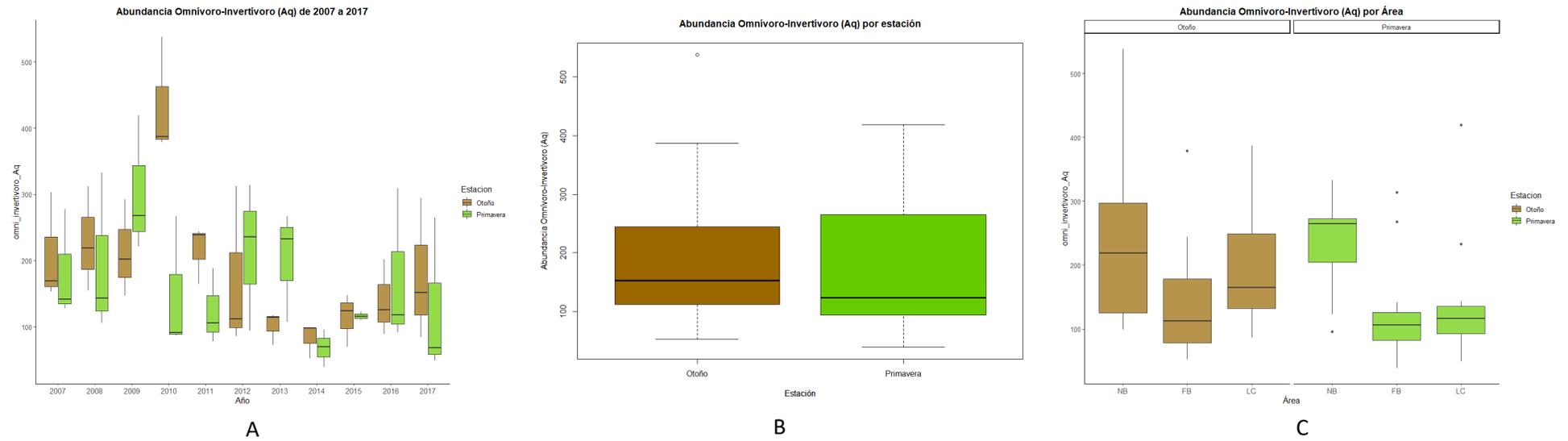


Figura 2.2 Variación de la abundancia de omnívoro-invertívoro (acuático)

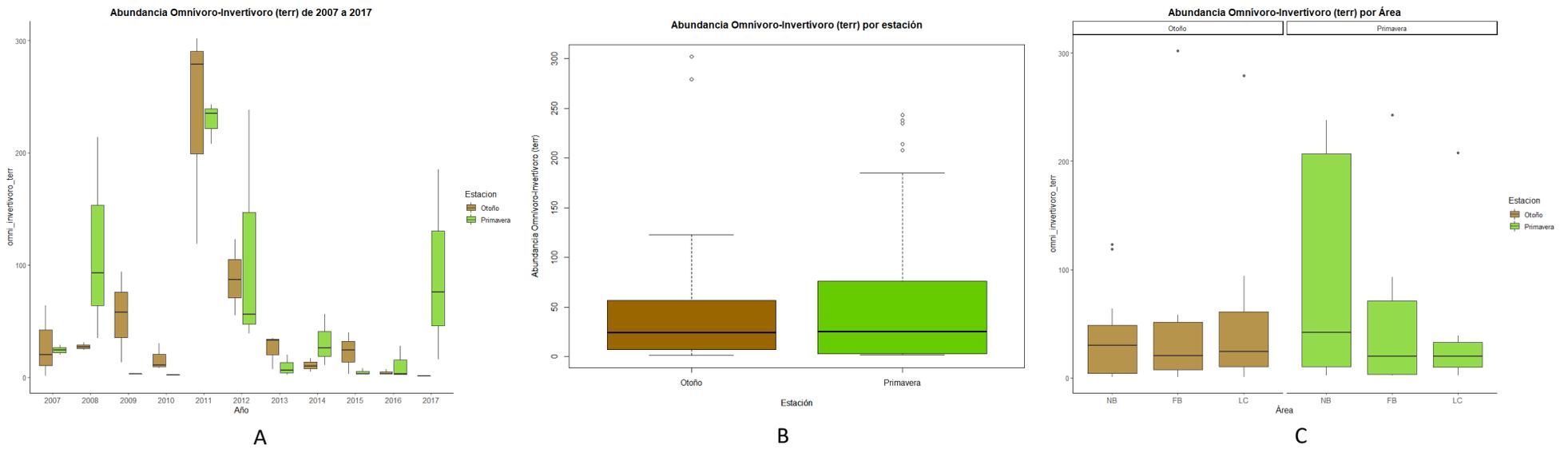


Figura 2.3 Variación de la abundancia de omnívoro-invertívoro (terrestre)

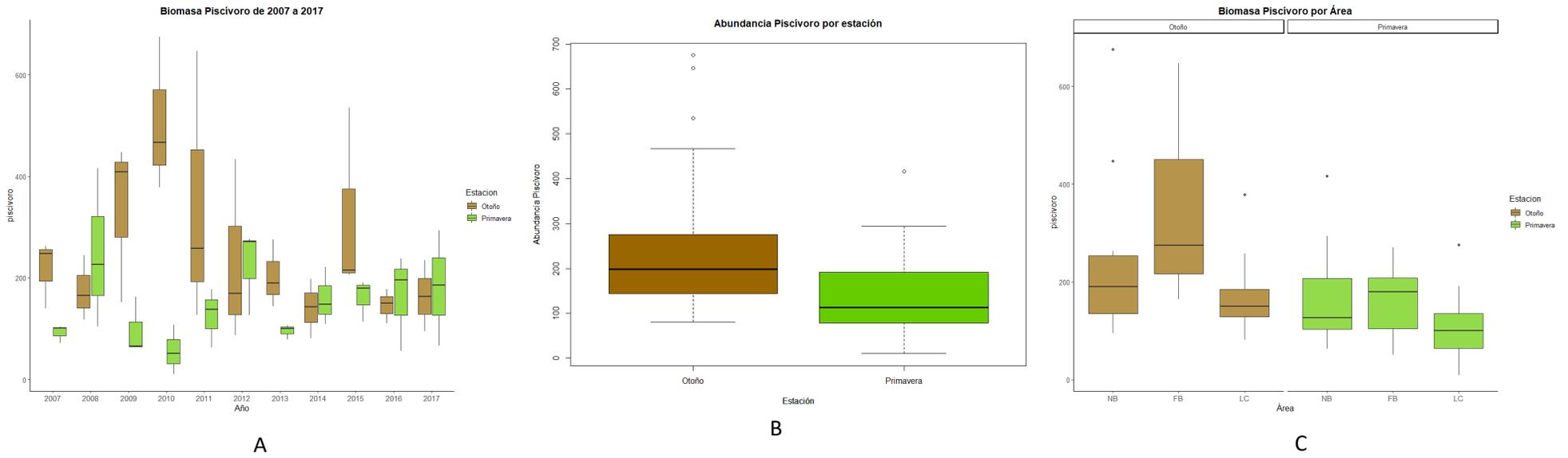


Figura 2.4 Variación de la abundancia de piscívoro

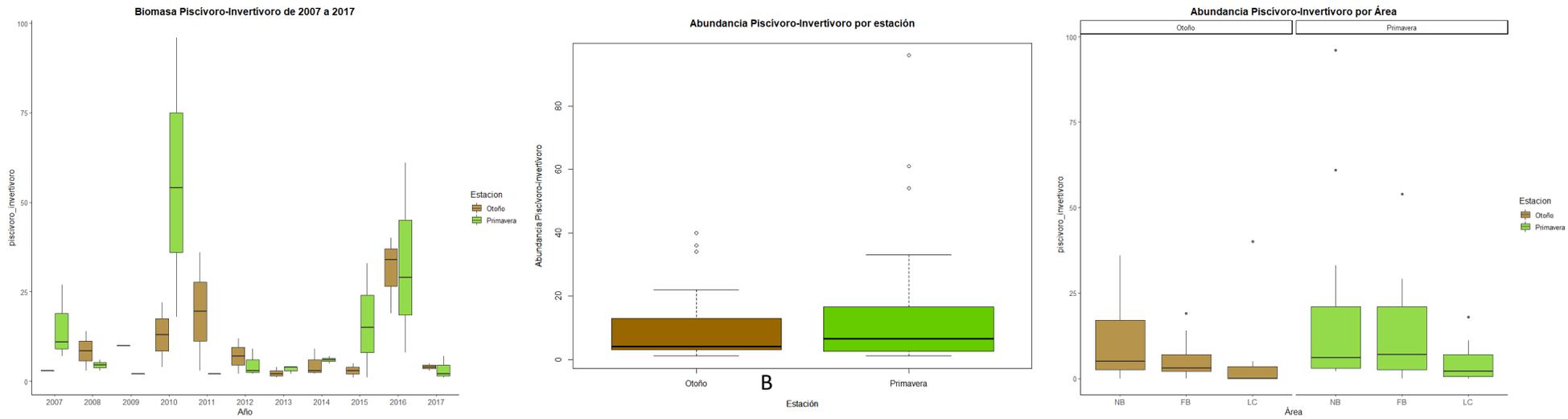


Figura 2.5 Variación de la abundancia de piscívoro-invertívoro

Figuras 3. En las figuras 3.x se muestra la variación de la riqueza para cada grupo trófico. Cada figura muestra 3 gráficas para la variación de la riqueza: entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

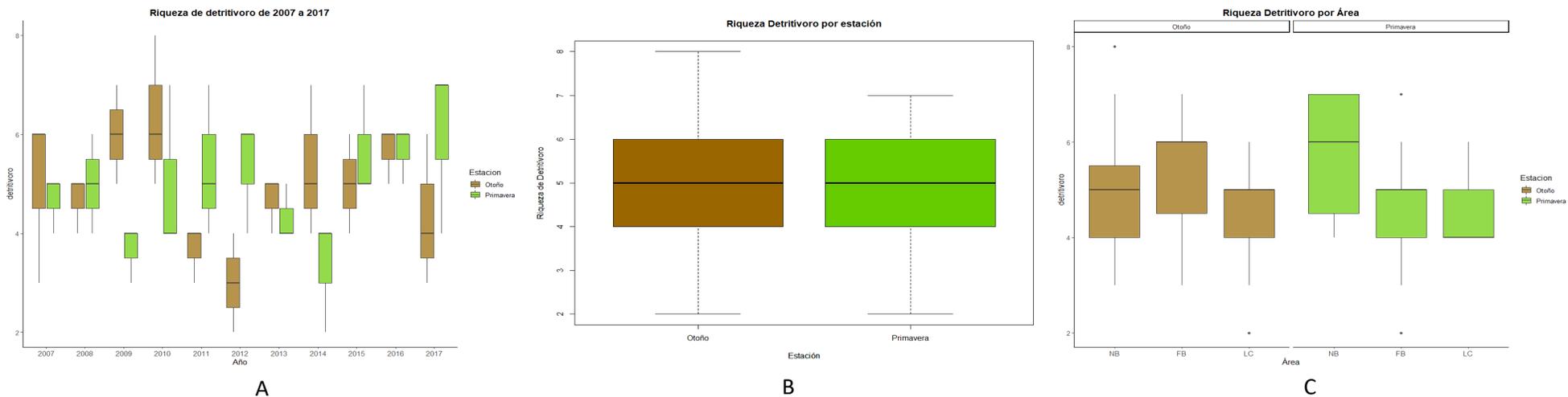


Figura 3.1 Variación de la riqueza de detritívoro

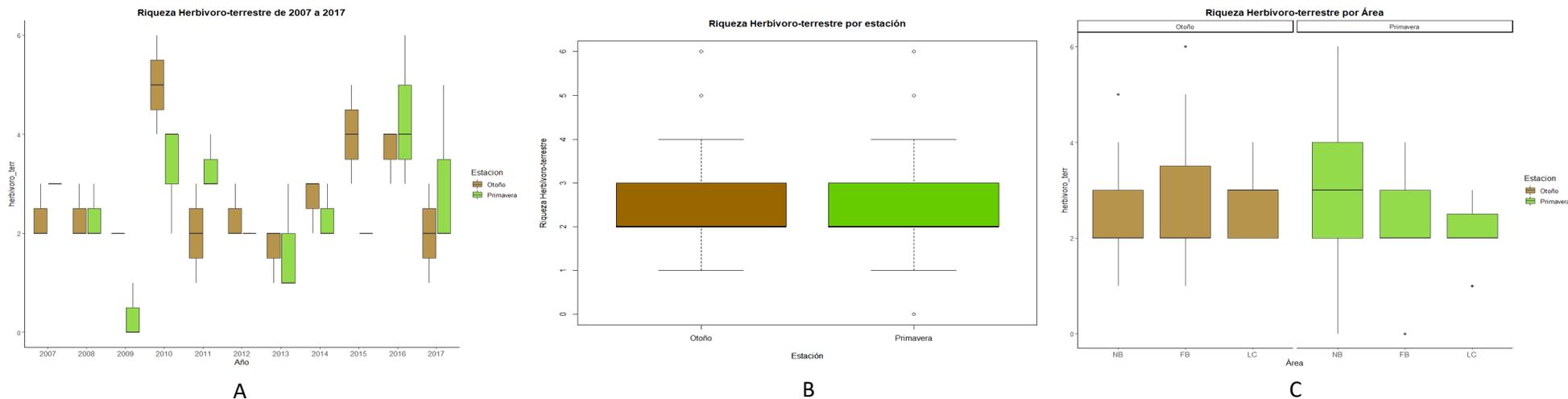


Figura 3.2 Variación de la riqueza de herbívoro (terrestre)

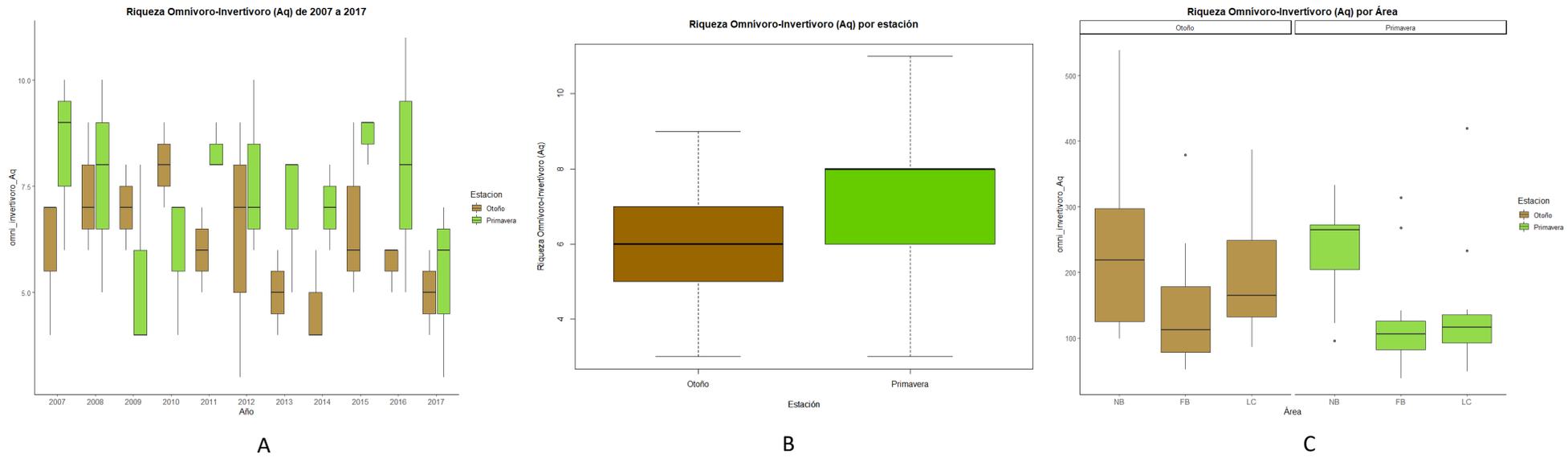


Figura 3.3 Variación de la riqueza de omnívoro-invertívoro (acuático)

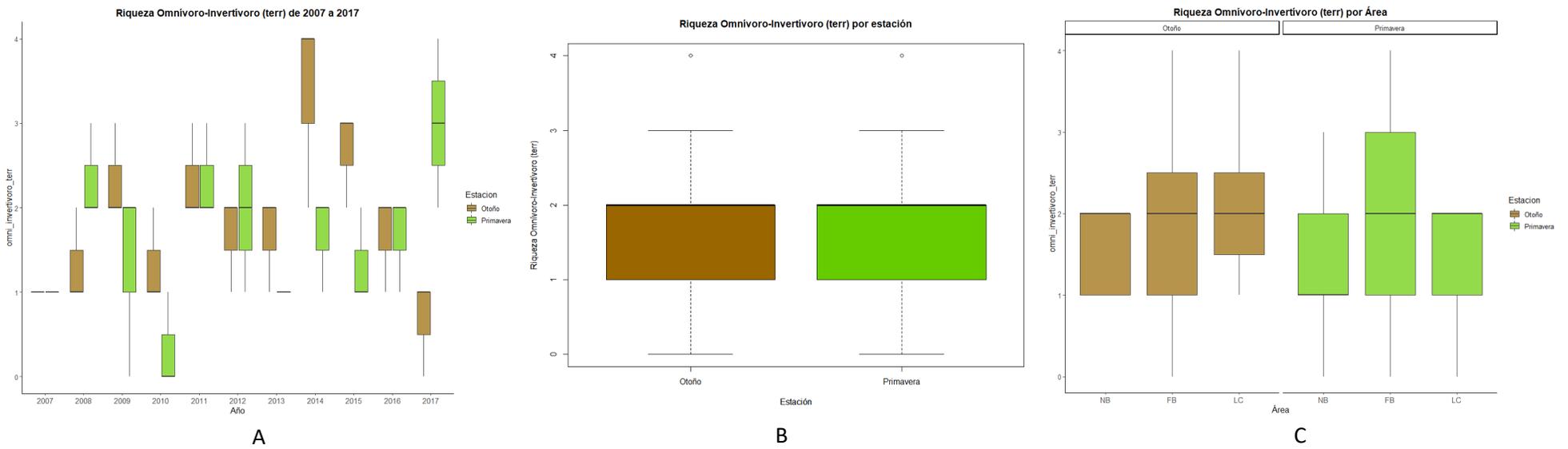


Figura 3.4 Variación de la riqueza de omnívoro-invertívoro (terrestre)

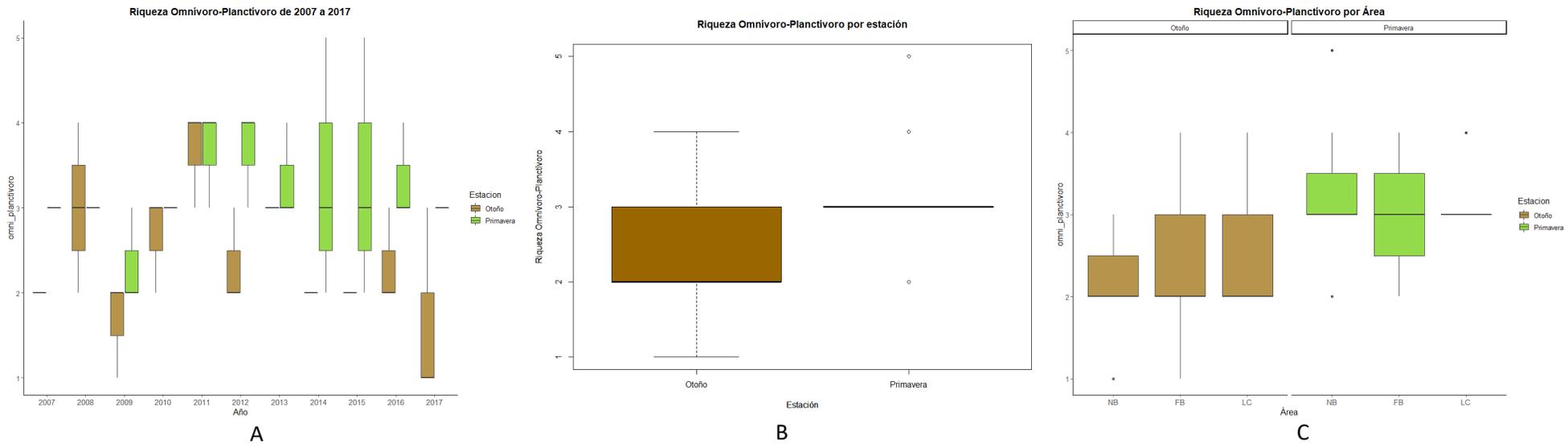


Figura 3.5 Variación de la riqueza de omnívoro-planctívoro

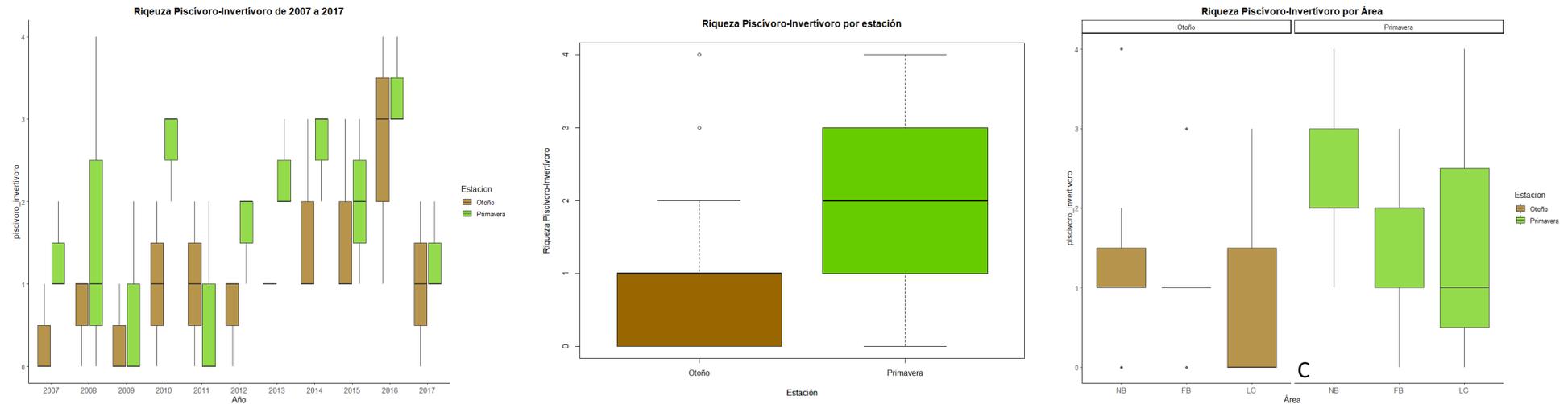


Figura 3.6 Variación de la riqueza de piscívoro-invertívoro

3.2 Variables biológicas con Posiciones Tróficas

Figuras 4. En las figuras 4.x se muestra la variación de la biomasa para cada posición trófica. Cada figura muestra 3 gráficas para la variación de la biomasa: entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

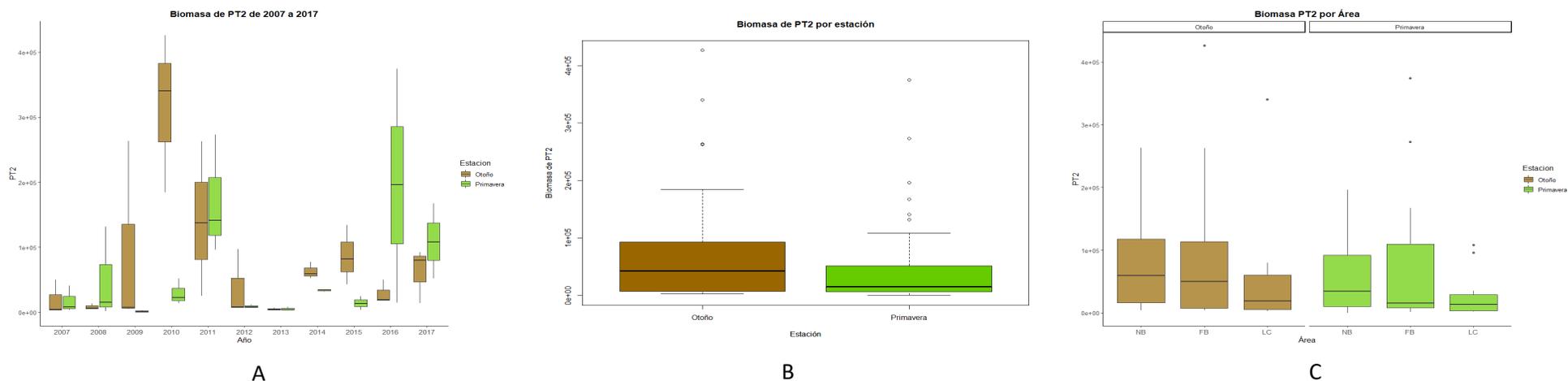


Figura 4.1 Variación de la biomasa de la PT2

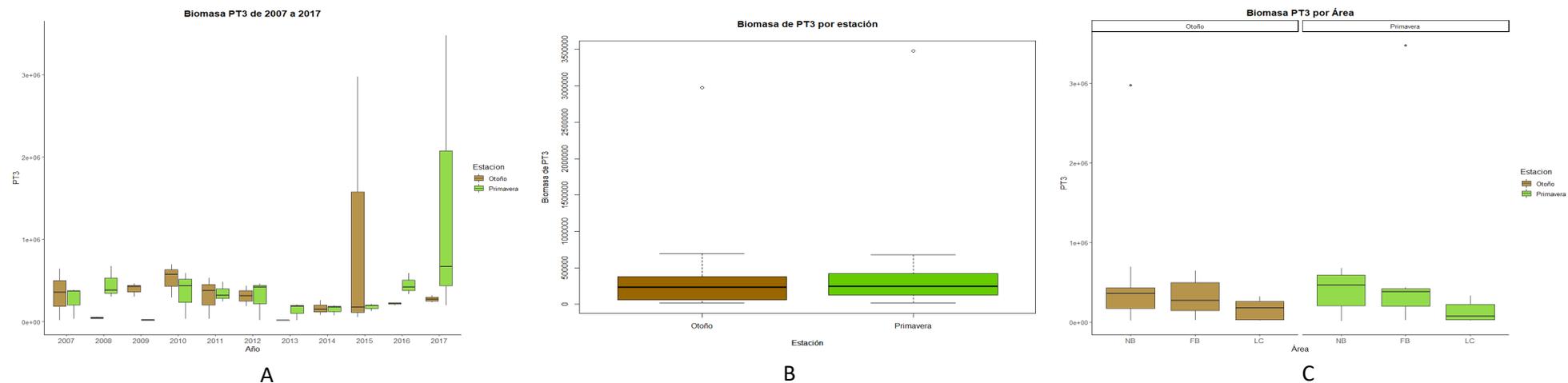


Figura 4.2 Variación de la biomasa de la PT3

Figuras 5. En las figuras 5.x se muestra la variación de la abundancia para cada posición trófica. Cada figura muestra 3 gráficas para la variación de la abundancia: entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

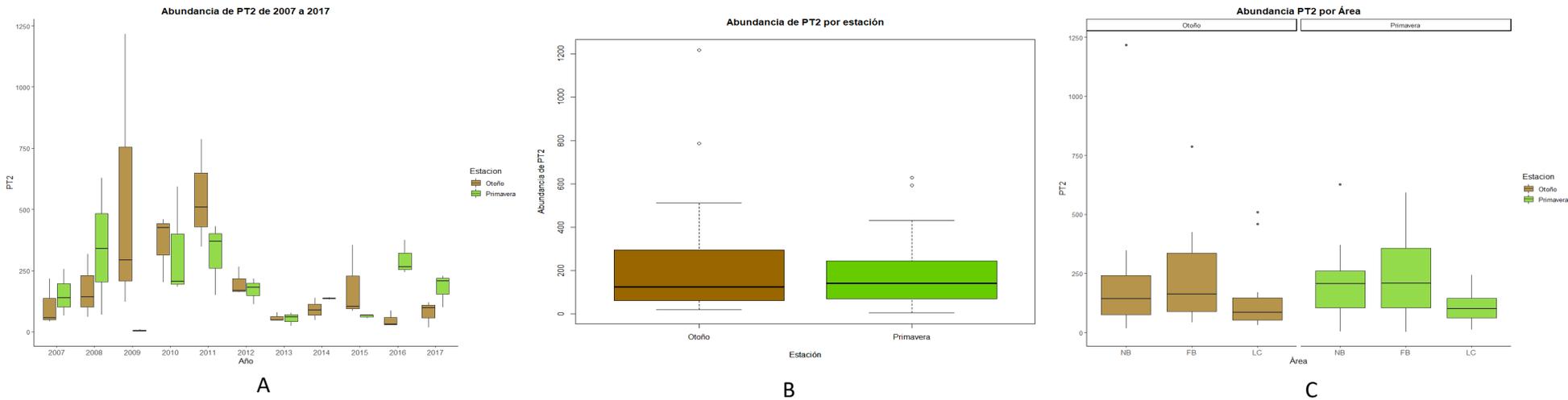


Figura 5.1 Variación de la abundancia de la PT2

Figuras 6. En las figuras 6.x se muestra la variación de la riqueza para cada posición trófica. Cada figura muestra 3 gráficas para la variación de la riqueza: entre los años estudiados (2007-2017) (A), entre la estación (otoño y primavera) (B) y entre los tres sitios de estudio (Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas) (C). En verde: primavera y en marrón: otoño.

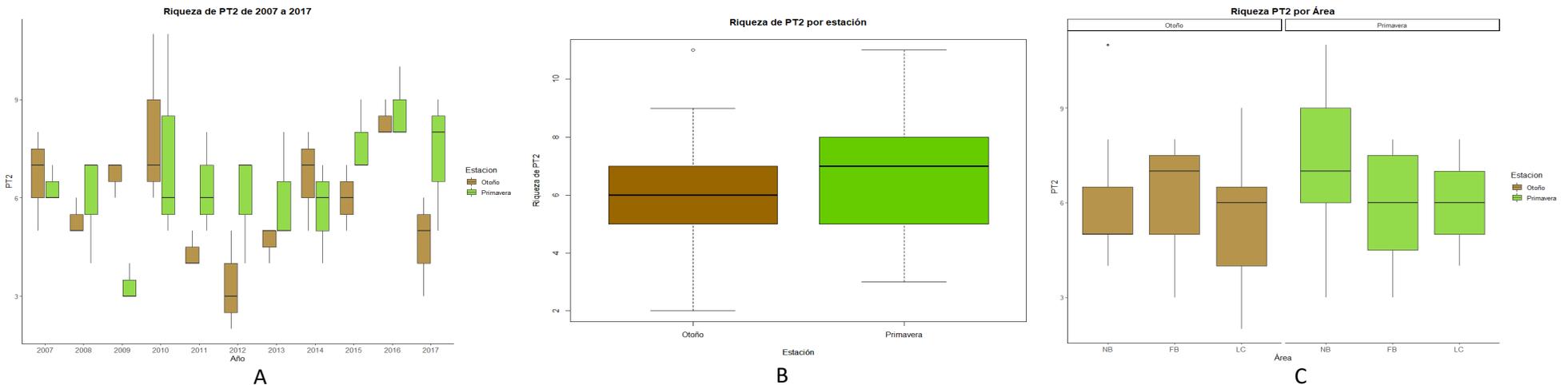
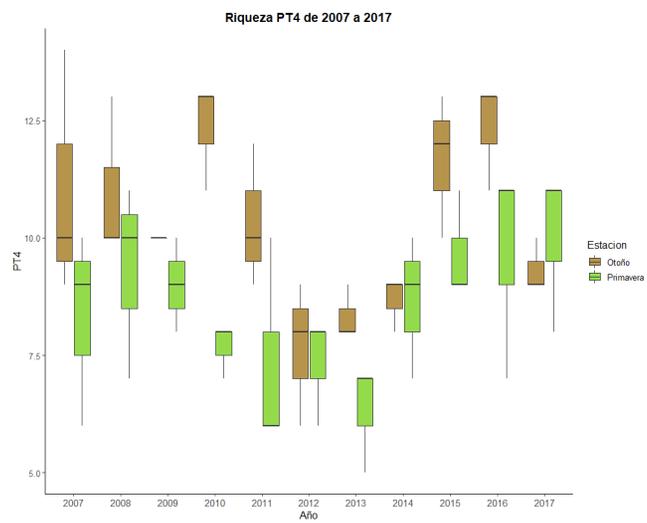
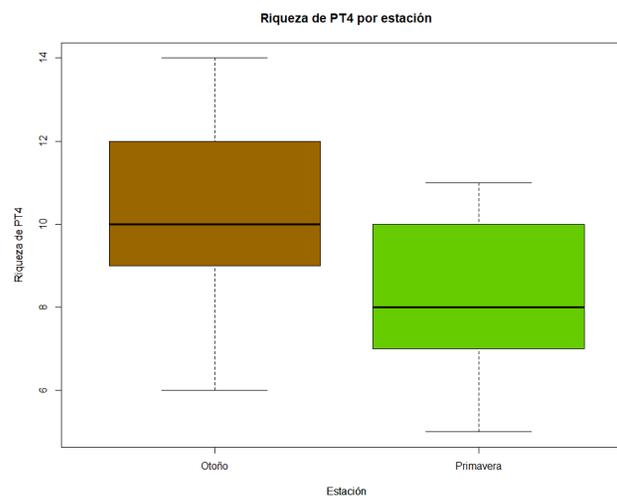


Figura 6.1 Variación de la riqueza de la PT2

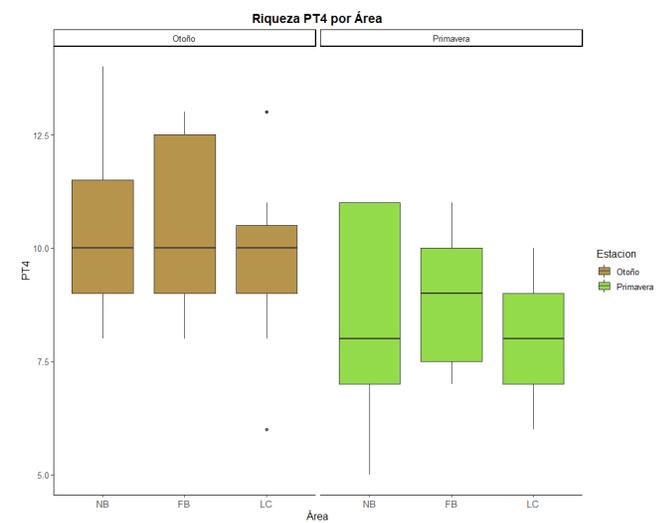


A

Figura 6.2 Variación de la riqueza de la PT4



B



C

BIBLIOGRAFÍA

Proveniente del texto del documento

Abujanra, F.; Agostinho, A. A.; Hahn, N. S. Effects of the flood regime on the body condition of fish of different trophic guilds in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*. 2009, 69(2), 459-468.

Agostinho, A.A.; Gomes, L.C.; Verissimo, S.; Okada, E.K. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Parana River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 2004, 14, 11–19.

Agostinho, A.A.; Pelicice, F.M.; Petry, A.C.; Gomes, L.C.; Julio, H.E. Fish diversity in the upper Parana River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management*. 2007, 10, 174–186.

Altermatt F. Diversity in riverine metacommunities: A network perspective. *Aquat Ecol*. 2013, 47(3), 365–77.

Anderson, M.J. A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecol*. 2001, 26, 32–46.

Araújo NB, Tejerina-garro FL. Composição e diversidade da ictiofauna em riachos do Cerrado, bacia do ribeirão Ouvidor, alto rio Paraná, Goiás, Brasil. *Rev Bras Zool*. 2007, 24(4):981-90.

Baigún, C. Impactos ecológicos y socioeconómicos de la construcción de represas sobre la ictiofauna y las pesquerías de los grandes ríos de América del Sur. 2018.

Baigún, C.; Sverlij, S.B.; López, H.I. Fisheries and fishing resources in the upper and middle reaches of the de la Plata River (Argentinian bank). Reports from vertebrates section, Department of Zoology, Universidad Nacional de la Plata, Argentina. 2003, I, 1–66.

Baxter, C.V.; Fausch, K.D.; Carl Saunders, W. Tangled webs: Reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshw. Boil*. 2005, 50, 201–220. doi: 10.1111/j.1365-2427.2004.01328.x

Bonetto, A.A.; Pignalberi, C.; Cordiviola de Yuan, E.; Oliveros, O.B. Informaciones complementarias sobre migraciones de peces en la cuenca del Plata. *Physis*. 1971, 30, 505-530.

Breitburg, D.L., Loher, T., Pacey, C.A., & Gerstein, A. Varying effects of low dissolved oxygen on trophic interactions in an estuarine food web. *Ecological Monographs*. 1997, 67(4), 489-507.

Brejão, G.C.; Gerhard, P.; Zuanon, J. Functional trophic composition of the ichthyofauna of forest streams in eastern Brazilian Amazon. *Neotrop. Ichthyol*. 2013, 11, 361–373.

Brito, E.F.; Moulton, T.P.; De Souza, M.L.; Bunn, S.E. Stable isotope analysis indicates microalgae as the predominant food source of fauna in a coastal forest stream, south east Brazil. *Austral Ecology*. 2006, 31, 623-633. doi: 10.1111/j.1442-9993.2006.01610.x

Brugnoli, E. Indicadores ambientales y ecológicos de los ambientes pelágicos y bentónicos de la costa de Montevideo durante el evento enos 2009-2010. Tesis de doctorado. Universidad de la República (Uruguay). Facultad de Ciencias - PEDECIBA. 2016. 160pp.

- Bum, B.K. & Pick, F.R. Factors regulating phytoplankton and zooplankton biomass in temperate rivers. *Limnology and Oceanography*. 1996, 41(7), 1572-1577.
- D'Anatro, A.; Vidal, N.; Gonzalez-Bergonzoni, I.; Teixeira de Mello, F.; Tana, J.; Naya, D. Geographic and seasonal variation analysis of digestive morphology in the catfish *Iheringichthys labrosus* along lower Río Uruguay. *Animal Physiol*. 2013, 5, 9–13.
- Daufresne, M.; Kathrin, L.; Ulrich, S. Global warming benefits the small in aquatic ecosystems. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2009, 106.31: 12788-12793.
- De Robertis, A., Ryer, C. H., Veloza, A., & Brodeur, R. D. Differential effects of turbidity on prey consumption of piscivorous and planktivorous fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2003, 60(12), 1517-1526.
- Di Persia, D.H.; Neiff, J.J.; Olazarri, J. The Uruguay River System. In *The Ecology of River Systems*; Davies, B.R., Walker, K.F., Eds.; Monographiae Biologicae, Springer: Dordrecht, Netherlands. 1986, 599–629.
- Dormann, C. F.; Elith, J.; Bacher, S.; Buchmann, C.; Carl, G.; Carré, G., Münkemüller, T. Collinearity: a review of methods to deal with it and a simulation study evaluating their performance. *Ecography*. 2013, 36(1), 27-46.
- Elliott, M.; Hemingway, K. L.; Costello, M. J.; Duhamel, S.; Hostens, K.; Labropoulou, M.; Marshall, S.; Winkler, H. Links between fish and other trophic levels. *Fishes in estuaries*. 2002, 124-216.
- Espinach Ros, A.; Sverlij, S.; Amestoy, F.; Spinetti, M. Migration pattern of the sabalo *Prochilodus lineatus* (Pisces, Prochilodontidae) tagged in the lower Uruguay River. *Verhandlung Int Verein Limnol*. 1998, 22, 2234-2236.
- Espínola, L.A.; Amsler, M.L.; Paira, A.R.; Drago, E.E.; Blettler, M.C.; Agostinho, A.A. Effects of decadal changes in the hydrological regime of the middle reach of the Paraná River (Argentina) on fish densities. *Environmental biology of fishes*. 2014, 97(7), 757-771.
- Fitzgerald DB, Winemiller KO, Sabaj Pérez MH, Sousa LM. Using trophic structure to reveal patterns of trait-based community assembly across niche dimensions. *Funct Ecol*. 2017, 31(5):1135-44.
- Flecker, A. S., & Townsend, C. R. Community-wide consequences of trout introduction in New Zealand streams. *Ecological applications*. 1994, 4(4), 798-807.
- Flecker, A.S. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology*. 1996, 77(6), 1845-1854.
- Flecker, A. S. Habitat modification by tropical fishes: environmental heterogeneity and the variability of interaction strength. *Journal of the North American Benthological Society*. 1997, 16(1), 286-295.
- Flecker, A.S.; Taylor, B.W.; Bemhardt, E.S.; Hood, J.M.; Cornwell, W.K.; Cassatt, S.R.; Vanni, M.J.; Altman N.S. Interactions between herbivorous fishes and limiting nutrients in a tropical stream ecosystem. *Ecology*. 2002, 83(7), 1831-1844.
- Foley, J.A.; Botta, A.; Coe, M.T.; Costa, M.H. El Niño – Southern oscillation and the climate, ecosystems and rivers of Amazonia. *Global biogeochemical cycles*. 2002, 16(4), 79-1.

Foti, R.; Spinetti, M.; Mesones, C.; Grünwald, P.; Márquez, A.; Caraccio, M.N.; Pereira, A.N.; Fuentes, C.M.; Espinach Ros, A.; Janiot, L. Programa de conservación de la fauna íctica y los recursos pesqueros del río Uruguay. In. CARU – DINARA – INIDEP Montevideo. 2006.

Foubert, A.; Lecomte, F.; Legendre, P.; Cusson, M. Spatial organisation of fish communities in the St. Lawrence River: a test for longitudinal gradients and spatial heterogeneities in a large river system. *Hydrobiologia*. 2018, 809(1), 155–73. doi: 10.1007/s10750-017-3457-z

González-Bergonzoni, I.; Meerhoff, M.; Davidson, T.A.; Teixeira de Mello, F.; Baattrup-Pedersen, A.; Jeppesen, E. Meta-analysis shows a consistent and strong latitudinal pattern in fish omnivory across ecosystems. *Ecosystems*. 2012, 15, 492–503. doi: 10.1007/s10021-012-9524-4

González-Bergonzoni, I.; Jeppesen, E.; Vidal, N.; Teixeira de Mello, F.; Goyenola, G.; López-Rodríguez, A.; Meerhoff, M. Potential drivers of seasonal shifts in fish omnivory in a subtropical stream. *Hydrobiologia*. 2016, 768, 183–196. doi: 10.1007/s10750-015-2546-0

González-Bergonzoni, I.; D'Anatro, A.; Vidal, N.; Stebniki, S.; Tesitore, G.; Silva, I.; Teixeira de Mello, F. Origin of fish biomass in a diverse subtropical river: An allochthonic-supported biomass increase following flood pulses. *Ecosystems*. 2019. doi: 10.1007/s10021-019-00370-0

Helfield, J.; Naiman, R. Keystone interactions: salmon and bear in riparian forests of Alaska. *Ecosystems*. 2006, 9(2), 167-180.

Hyslop, E.J. Stomach contents analysis—A review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 1980, 17, 411–429. doi: 10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x

Hoeinghaus, D.J.; Winemiller, K.O.; Taphorn, D.C. Compositional change in fish assemblages along the Andean piedmont - Llanos floodplain gradient of the río Portuguesa, Venezuela. *Neotrop Ichthyol.* 2004, 2(2), 85–92. doi: 10.1590/S1679-62252004000200005

Hoeinghaus, D.J.; Winemiller, K.O.; Agostinho, A. A. Landscape-Scale Hydrologic. Characteristics Differentiate Patterns of Carbon Flow in Large-River Food Webs. *Ecosystems*. 2007, 10, 1019-1033. doi: 10.1007/s10021-007-9075-2

Horwitz, R.J. Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes. *Ecol. Monogr.* 1978, 48, 307–321. doi: 10.2307/2937233

Humphries P, Keckeis H, Finlayson B. The River Wave Concept: Integrating River Ecosystem Models. *BioScience*. 2014, 64:870-882. doi: 10.1093/biosci/biu130

Jardine, T. D., Hadwen, W. L., Hamilton, S. K., Hladyz, S., Mitrovic, S. M., Kidd, K. A. Tsoi W.Y., Spears M., Westhorpe D.P., Fry V.M., Sheldon, F. & Buunn S.E. Understanding and overcoming baseline isotopic variability in running waters. *River Research and Applications*, 2014, 30(2), 155-165.

Jefferies, R. L. Allochthonous inputs: integrating population changes and food-web dynamics. *Trends in Ecology & Evolution*, 2000, 15(1), 19-22.

Jepsen, D.B., Winemiller, K.O., & Taphorn, D.C. Temporal patterns of resource partitioning among *Cichla* species in a Venezuelan blackwater river. *Journal of fish biology*. 1997, 51(6), 1085-1108.

- Junk, W.J.; Bayley, P.B.; Sparks, R.E. The flood pulse in river-floodplain systems. In Proceedings of International Large River Symposium; Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences, 0706-6481; Dodge, D.P., Ed.; Department of Fisheries and Oceans: Ottawa, ON, Canada. 1989, 106, 110–127.
- Krepper, C.M.; García, N.O.; Jones, P.D.; Interannual variability in the Uruguay river basin. *International Journal of Climatology*. 2003, 23, 103-115.
- LATU. Informe sobre caracterización biológica en el tramo inferior del Río Uruguay, febrero-noviembre 2017. Laboratorio Tecnológico del Uruguay, Montevideo, Uruguay. 2017, p 84.
- Layer, K., Riede, J. O., Hildrew, A. G., & Woodward, G. Food web structure and stability in 20 streams across a wide pH gradient. In *Advances In Ecological Research*. 2010, Vol. 42, pp. 265-299. Academic Press.
- Lau, D.C.P.; Leung, K.M.Y.; Dudgeon, D. Are autochthonous foods more important than allochthonous resources to benthic consumers in tropical headwater streams? *Journal of the North American Benthological Society*. 2009, 28(2), 426-439.
- López-Rodríguez, A.; González-Bergonzoni, I.; Stebniki, S.; Vidal, N.; Teixeira de Mello, F.; D’Anatro, A. 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. 2017.
- López-Rodríguez, A., Silva, I., de Ávila-Simas, S., Stebniki, S., Bastian, R., López-Rodríguez, A., Silva, I., Vinicius Massaro M., Pais J., Tesitore G., Teixeira de Mello F., D’Anatro A., Vidal N., Meerho M., David A., Zaniboni-Filho E. & González-Bergonzoni I. Diets and trophic structure of fish assemblages in a large and unexplored subtropical river: The Uruguay River. *Water*. 2019, 11(7), 1374.
- Lövgren, J.; Persson, L. Fish-mediated indirect effects in a littoral food web. *Oikos*. 2002, 96, 150-156.
- Makrakis. M.C.; Miranda, L.E.; Makrakis, S.; Fontes Júnior, H.M.; Morlis, W.G.; Dias, J.H.P.; Garcia, J.O. Diversity in migratory patterns among Neotropical fishes in a highly regulated river basin. *J Fish Biol*. 2012, 81(2), 866–81. doi: /10.1111/j.1095-8649.2012.03346.x
- Masdeu, M.; Teixeira de Mello, F.; Loureiro, M.; Arim, M. Feeding habits and morphometry of *Iheringichthys labrosus* (Lütken, 1874) in the Uruguay River (Uruguay). *Neotrop. Ichthyol*. 2011, 9, 657–664. doi: 10.1590/S1679-62252011005000034.
- Massaro, M.V.; Pachla, L.A.; Bastian, R.; Pelicice, F.M.; Reynalte-Tataje, D.A. Seasonal and longitudinal variation in fish assemblage structure along an unregulated stretch of the Middle Uruguay River. *Neotropical Ichthyology*. 2019, 17(4).
- Mintenbeck, K.; Brey, T.; Jacob, U.; Knust, R.; Struck, U.; How to account for the lipid effect on carbon stable-isotope ratio ($\delta^{13}C$): sample treatment effects and model bias. *Journal of Fish Biology* 2008, 72, 815-830. doi: 10.1111/j.1095-8649.2007.01754.x
- Mims, M. C., & Olden, J. D. Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology*. 2012 93(1), 35-45.
- Mormul, R.P.; Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A.; Bonecker, C.C.; Mazzeo, N. Migratory benthic fishes may induce regime shifts in a tropical floodplain pond. *Freshwater Biology*. 2012, 57(8), 1592-1602.

- Motta, R.L.; Uieda, V.S. Food web structure in a tropical stream ecosystem. *Austral Ecology*. 2005, 30(1), 58-73.
- Nielsen, J.M.; Clare, E.L.; Hayden, B.; Brett, M.T.; Kratina, P. Diet tracing in ecology: Method comparison and selection. *Methods Ecol. Evol.* 2017, 12, 1–14. doi:10.1111/2041-210X.12869
- Oldani, N.O. Variaciones de la abundancia de peces del valle del río Paraná (Argentina). Publicación FAO: <http://agris.fao.org/agris-search/search.do?recordID=AV2012061522>. 1990.
- Pace, M.L.; Cole, J.J.; Carpenter, S.R.; Kitchell, J.F.; Hodgson, J.R.; Van de Bogert, M.C.; Bade, D.L.; Kritzberg, E.S.; Bastviken, D. Whole-lake Carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature*. 2004, 427, 240-243.
- Pease, A.A.; González-Díaz, A.A.; Rodiles Hernández, R.; Winemiller, K.O. Functional diversity and trait–environment relationships of stream fish assemblages in a large tropical catchment. *Freshwater Biology*. 2012, 57(5), 1060-1075.
- Penchaszadeh, P.E.; Darrigran, G.; Angulo, C.; Averbuj, A.; Brogger, M.; Dogliotti, A.; Pirez, N. Predation of the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857) (Mytilidae) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes, 1846 (Anostomidae) in the Rio de la Plata, Argentina. *J. Shelfish Res.* 2000, 19, 229–231.
- Petersen, J.H., & Kitchell, J.F. Climate regimes and water temperature changes in the Columbia River: bioenergetic implications for predators of juvenile salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2001, 58(9), 1831-1841.
- Pimm, S. L. Food webs. In *Food webs*. Springer, Dordrecht.1982. (pp. 1-11).
- Pingram, M.A.; Collier, K.J.; Hamilton, D.P.; Hicks, B.J.; David, B.O. Spatial and temporal patterns of carbon flow in a temperate, large river food web. *Hydrobiologia*. 2014, 729, 107-131. doi: 10.1007/s10750-012-1408-2.
- Pinkas, L.; Oliphant, M.S.; Iverson, I.L.K. Food habits of Albacore Bluefin Tuna and Bonito in California Waters. *Calif. Fish Game*. 1971, 152, 1–105.
- Polis, G.A. Food webs, trophic cascades and community structure. *Aust. J. Ecol.* 1994, 19, 121–136.
- Polis, G. A., Power, M. E., & Huxel, G. R. (Eds.). *Food webs at the landscape level*. University of Chicago Press. 2004.
- Post, D.M. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*. 2002, 83(3), 703-718.
- Post, D.M.; Layman, C.A.; Arrington, D.A.; Takimoto, G.; Quattrochi, J.; Montaña, C.G. Getting to the fat of the matter: models, methods and assumptions for dealing with lipids in stable isotope analyses. *Oecologia*. 2007, 152, 179-189. doi: 10.1007/s00442-006-0630-x
- Pouilly, M.; Yunoki, T.; Rosales, C.; Torres, L. Trophic structure of fish assemblages from Mamoré River floodplain lakes (Bolivia). *Ecol. Freshw. Fish.* 2004, 13, 245–257. doi: 10.1111/j.1600-0633.2004.00055.x

- Ramírez-Herrejón, J.P.; Castañeda-Sam, L.S.; Moncayo-Estrada, R.; Caraveo-Patiño, J.; Balart, E.F. Trophic ecology of the exotic Lerma livebearer *Poeciliopsis infans* (Cyprinodontiformes: Poeciliidae) in the Lago de Pátzcuaro, Central Mexico. *Revista de Biología Tropical*. 2013, 61(3), 1289-1300.
- Roach K.A, Winemiller K.O. Hydrologic regime and turbidity influence entrance of terrestrial material into river food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2015, 72:1099-1112. doi: 10.1139/cjfas-2014-0459.
- Ros, A. E., & Parodi, C. R. Conservación de la Fauna íctica en el Embalse de Salto Grande. 1997.
- Sabo, J.L.; Finlay, J.C.; Kennedy, T.; Post, D.M. (2010). The role of discharge variation in scaling of drainage area and food chain length in rivers. *science*. 2010, 330(6006), 965-967.
- Santos, F. Estrutura trófica de peixes do Lago Grande, Manacapuru, am com base nos isótopos estáveis de C e N. Tese de Maestria. Programa de PósGraduação em Ciências Pesqueiras nos Trópicos da Universidade Federal do Amazonas. Manaus, Brasil. 2010.
- Scarabotti, P.A.; Demonte, L.D.; Pouilly, M. Climatic seasonality, hydrological variability, and geomorphology shape fish assemblage structure in a subtropical floodplain. *Freshw Sci*. 2017, 36(3), 653–68. doi: 10.1086/693441.
- Speranza, E.D.; Cappelletti, N.; Migoya, M.C.; Tatone, L.M.; Colombo, J.C. Migratory behaviour of a dominant detritivorous fish *Prochilodus lineatus* evaluated by multivariate biochemical and pollutant data. *J Fish Biol*. 2012, 81(2), 848-65.
- Súarez YR. Variação espacial e temporal na diversidade e composição de espécies de peixes em riachos da bacia do rio Ivinhema, alto rio Paraná. *Biota Neotrop*. 2008, 8(3):197-204.
- Suzuki HI, Agostinho AA, Bailly D, Gimenes MF, Julio LC Jr, Gomes HF. Inter-annual variations in the abundance of Environ Biol Fish young-of-the-year of migratory fishes in the Upper Paraná River floodplain: relations with hydrographic attributes. *Braz J Biol*. 2009, 69(2, Supl):649–660.
- Sverlij, S.B.; Ros, A.E.; Orti, G. Sinopsis de los datos biológicos y pesqueros del sábalo, *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847) (No. 154) Roma: FAO. 1993.
- Teixeira de Mello, F.; Gonzalez-Bergonzoni, I.; Viana, F.; Saizar, C. Length–weight relationships of 26 fish species from the middle section of the Negro River (Tacuarembó-Durazno, Uruguay). *J. Appl. Ichthyol*. 2011, 27, 1413–1415. doi: 10.1111/j.1439-0426.2011.01810.x
- Thorp JH, Delong MD. The riverine productivity model: an heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems. Oxford: Blackwell. 1994
- Thorp, J.H.; Delong, M.D. Dominance of autochthonous autotrophic carbon in food webs of heterotrophic rivers. *Oikos*. 2002, 96, 543-550. doi: 10.1034/j.1600-0706.2002.960315.x
- Thorp, J. H., Thoms, M. C., & Delong, M. D. The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*. 2006, 22(2), 123-147.
- Utne-Palm, A. C. Visual feeding of fish in a turbid environment: physical and behavioural aspects. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*. 2002, 35(1-2), 111-128.

Vannote, R.L.; Minshall, G.W.; Cummins, K.W.; Sedell, J.R.; Cushing, C.E. The river continuum concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1980, 37, 130–137. doi: 10.1139, 130-117

Vidal, N.; D'Anatro, A.; González-Bergonzoni, I.; López-Rodríguez, A.; Stebniki, S.; Teixeira de Mello, F. Informe realizado en el marco de la asesoría técnica para el monitoreo de las pesquerías artesanales del Río Uruguay en las zonas de Nuevo Berlín, Fray Bentos y Las Cañas (Departamento de Río Negro, Uruguay). 2018.

Villanueva, V. D., Albariño, R., & Canhoto, C. Detritivores feeding on poor quality food are more sensitive to increased temperatures. *Hydrobiologia.* 2011, 678(1), 155-165.

Vögler, R., Arreguín-Sánchez, F., Lercari, D., del Monte-Luna, P., & Calliari, D. The effects of long-term climate variability on the trophodynamics of an estuarine ecosystem in southern South America. *Ecological Modelling,* 2015, 317, 83-92.

Voigt, W., Perner, J., Davis, A. J., Eggers, T., Schumacher, J., Bährmann, R., Bärdel F., Wolfgang H., Günter K., Dorit L. & Marstaller, R. Trophic levels are differentially sensitive to climate. *Ecology.* 2003, 84(9), 2444-2453.

Ward, J.V.; Tockner, K. Biodiversity: Towards a unifying theme for river ecology. *Freshw Biol.* 2001, 46(6), 807–19. doi: 10.1046/j.1365-2427.2001.00713.x

Winemiller, K.O.; Jepsen, D.B. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *J. fish Biol.* 1998, 53, 267–296. doi: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb01032.x

Winemiller, K.O.; Flecke, A.S.; Hoeninghaus, D.J. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society.* 2010, 29(1), 84-99.

Wootton, J.T. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 1994, 25, 443–466.

Proveniente de la Tabla 2 del Anexo 1.

- (1) Ferriz, R.A.; Arrieta, P.M.; Dmánico, A. A. Trophic characterization of nine species of fishes in Middle and Lower Uruguay River. In *Historia Natural; Azara, Fundación de Historia Natural, Universidad Maimónides: Buenos Aires, Argentina, 2016; Volume 6, pp. 41–53.*
- (2) Cantanhêde, G.; Fugi, R.; Hahn, N.S. Variation in prey selection of a piscivores fish after the impoundment of a neotropical reservoir: Prey size and type. *J. Fish Biol.* 2009, 75, 75–86. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- (3) Krinski, D. Diet of the dog fish *Acestrorhynchus pantaneiro* Menezes, 1992 (Characidae: Acestrorhynchinae) from Pantanal of Poconé, Mato Grosso State, Brazil. *Biosci. J.* 2010, 26, 287–295.
- (4) Catella, A.C.; Petrere, M. Body-shape and food habits of fish from Baía da Onça, a Pantanal flood plain lake, Brazil. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 1998, 26, 2203–2208. [[CrossRef](#)]
- (5) Hahn, N.S.; Fugi, R.; Peretti, D.; Russo, M.R.; Loureiro-Crippa, V.E. Estrutura trófica da ictiofauna da planície de inundação do alto rio Paraná. In *A planície de inundação do alto Rio Paraná; Agostinho, A.A., Thomaz, S.M., Rodrigues, L., Gomes, L.C., Eds.; Programa PELD/CNPq: Maringá, Brazil, 2002; pp. 123–126.*

- (6) Nunes, M.E. Alimentação de Juvenis de Dourado *Salminus brasiliensis* e Piava *Megaleporinus obtusidens* no Médio rio Uruguai. Bachelor's Thesis, Universidade Federal de Santa Catarina, Florianópolis, Brazil, 2017; 30p.
- (7) Santin, M.; Bialletzki, A.; Nakatani, K. Mudanças ontogênicas no trato digestório e dieta de *Apareiodon affinis* (Steindachner, 1879) (Osteichthyes, Parodontidae). *Acta Sci. Biol. Sci.* 2004, 26, 291–298.
- (8) Abes, S.D.S.; Agostinho, A.A.; Okada, E.K.; Gomes, L.C. Diet of *Iheringichthys labrosus* (Pimelodidae, Siluriformes) in the Itaipu Reservoir, Paraná River, Brazil-Paraguay. *Braz. Archiv. Biol. Technol.* 2001, 44, 101–105. [[CrossRef](#)]
- (9) González Sagrario, M.; Ferrero, L. The trophic role of *Cyphocharax voga* (Hensel, 1869) according to foraging area and diet analysis in turbid shallow lakes. *Fundam. Appl. Limnol.* 2013, 183, 75–88.
- (10) Bemvenuti, M. A. Silversides in South Brazil: Morphological and ecological aspects. *Biocell* 2006, 30, 111–118. [[PubMed](#)]
- (11) Wolff, L. L.; Abilhoa, V.; Rios, F. S. A.; Donatti, L. Spatial, seasonal and ontogenetic variation in the diet of *Astyanax aff. fasciatus* (Ostariophysi: Characidae) in an Atlantic Forest river, Southern Brazil. *Neotrop. Ichthyol.* 2009, 7, 257–266. [[CrossRef](#)]
- (12) Arcifa, M. S.; Northcote, T. G.; Froehlich, O. Interactive ecology of two cohabiting characin fishes (*Astyanax fasciatus* and *Astyanax bimaculatus*) in an eutrophic Brazilian reservoir. *J. Trop. Ecol.* 1991, 7, 257–268. [[CrossRef](#)]
- (13) Barbosa, P. M. M.; Matsumura-Tundisi, T. Consumption of zooplanktonic organisms by *Astyanax fasciatus* Cuvier, 1819 (Osteichthyes, Characidae) in Lobo (Broa) Reservoir, São Carlos, SP, Brazil. *Hydrobiologia* 1984, 113, 171–181. [[CrossRef](#)]
- (14) Abelha, M.C.F.; Goulart, E. Oportunismo trófico de *Geophagus brasiliensis* (Quoy & Gaimard, 1824) (Osteichthyes, Cichlidae) no reservatório de Capivari, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Sci. Biol. Sci.* 2004, 26, 37–45. [[CrossRef](#)]
- (15) Barili, E.; Fugi, R.; Novakowski, G. C.; Agostinho, A. A. Impoundment effects in the population of *Auchenipterus osteomystax* (Siluriformes: Auchenipteridae): A Neotropical reservoir case. *Rev. Biol. Trop.* 2012, 60, 699–708. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- (16) Li, J.; Huang, L.; Sato, T.; Zou, L.; Jiang, K.; Yahara, T.; Kano, Y. Distribution pattern, threats and conservation of fish biodiversity in the East Tiaoxi, China. *Environm. Biol. Fish.* 2013, 96, 519–533. [[CrossRef](#)]
- (17) Sazima, I. Similarities in feeding behavior between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *J. Fish Biol.* 1986, 29, 53–65. [[CrossRef](#)]
- (18) Demétrio, J.A.; Gomes, L.C.; Latini, J.D.; Agostinho, A.A. Influence of net cage farming on the diet of associated wild fish in a Neotropical reservoir. *Aquaculture* 2012, 330, 172–178. [[CrossRef](#)]
- (19) Strictar-Pereira, L.; Agostinho, A.A.; Gomes, L.C. Cage culture with tilapia induce salte ration in the diet of natural fish populations: The case of *Auchenipterus osteomystax*. *Braz. J. Biol.* 2010, 70, 1021–1030. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- (20) Suiberto, M.R.; Galuch, A.V.; Bialletzki, A.; Nakatani, K. Ontogenetic shifts in the digestive tube and diet of *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Osteichthyes, Characidae). *Acta Limnol. Bras.* 2009, 21, 465–472.
- (21) González-Bergonzoni, I.; Jeppesen, E.; Vidal, N.; Teixeira-de Mello, F.; Goyenola, G.; López-Rodríguez, A.; Meerhoff, M. Potential drivers of seasonal shifts in fish omnivory in a subtropical stream. *Hydrobiologia* 2016, 768, 183–196. [[CrossRef](#)]
- (22) Loureiro, V.E.; Hahn, N.S. Dieta e atividade alimentar da traíra, *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae), nos primeiros anos de formação do reservatório de Segredo-PR. *Acta Limnol. Bras.* 1996, 8, 195–205.
- (23) Zarucki, M.; González-Bergonzoni, I.; Teixeira-de Mello, F.; Loureiro, M. Fish diversity loss in an urban stream of Uruguay throughout the last century. *PANAMJAS* 2011, 6, 71–75.

- (24) Loureiro-Crippa, V.E.; Hahn, N.S. Use of food resources by the fish fauna of a small reservoir (rio Jordão, Brazil) before and shortly after its filling. *Neotrop. Ichthyol.* 2006, 4, 357–362. [[CrossRef](#)]
- (25) Bastos, R.F.; Miranda, S.F.; Garcia, A.M. Diet and feeding strategy of *Characidium rachovii* (Characiformes, Crenuchidae) in coastal plain streams of southern Brazil. *Iheringia Sér. Zool.* 2013, 103, 335–341. [[CrossRef](#)]
- (26) Brandão-Gonçalves, L.; Lima-Junior, E.; Suarez, Y.R. Feeding habits of *Bryconamericus stramineus* Eigenmann, 1908 (Characidae), in different streams of Guirai River Sub-Basin, Mato Grosso do Sul, Brazil. *Biota Neotrop.* 2009, 9, 135–143. [[CrossRef](#)]
- (27) Artioli, L.G.S.; Prates-Júnior, P.H.S.; Diefenthaler, F.; Fontoura, N.F. Período reprodutivo e alimentação de *Astyanax alburnus* no canal cornélio, capão da canoa, Rio Grande do Sul (Teleostei, Characiformes, Characidae). *Biociências* 2003, 11, 115–122.
- (28) González-Bergonzoni, I. Dieta de Peces de Agua Dulce: Efectos de Factores Climáticos y Complejidad del Hábitat. Master's Thesis, Universidad de la República, Pedeciba, Uruguay, 2011; 67p.
- (29) de los Angeles Bistoni, M.; Haro, J.G.; Gutiérrez, M. Feeding of *Hoplias malabaricus* in the wetlands of Dulce river (Córdoba, Argentina). *Hydrobiologia* 1995, 316, 103–107. [[CrossRef](#)]
- (30) de Mérona, B.; Vigouroux, R.; Horeau, V. Changes in food resources and their utilization by fish assemblages in a large tropical reservoir in South America (Petit-Saut Dam, French Guiana). *Acta Oecol.* 2003, 24, 147–156. [[CrossRef](#)]
- (31) Corrêa, C.E.; Petry, A.C.; Hahn, N.S. Influência do ciclo hidrológico na dieta e estrutura trófica da ictiofauna do rio Cuiabá, Pantanal Mato-Grossense. *Iheringia Sér. Zool.* 2009, 99, 456–463. [[CrossRef](#)]
- (32) Corrêa, F. Estrutura Trófica da Assembléia de Peixes Numa Área de Banhado do Parque Nacional da Lagoa do Peixe (RS). Ph.D. Thesis, Universidade Federal do Rio Grande, Rio Grande, Brazil, 2011.
- (33) Saccol-Pereira, A. Variação Sazonal e Estrutura Trófica da Assembléia de Peixes do Delta do Rio Jacuí, RS, Brasil. Ph.D. Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil, 2008.
- (34) Corrêa, F.; Piedras, S.R.N. Alimentação de *Cyphocharax voga* (Hensel, 1869) (Characiformes, Curimatidae) no arroio Corrientes, Pelotas, Rio Grande Do Sul, Brasil. *Biotemas* 2008, 21, 117–122. [[CrossRef](#)]
- (35) Angelescu, V.; Gneri, F.S. Adaptaciones del aparato digestivo al régimen alimenticio de algunos peces del rio Uruguay y rio de La Plata. *Inst. Nac. Investig. Cienc. Nat.* 1949, 1, 161–281.
- (36) de Mérona, B.; Vigouroux, R.; Tejerina-Garro, F.L. Alteration of fish diversity downstream from Petit-Saut Dam in French Guiana. Implication of ecological strategies of fish species. *Hydrobiologia* 2005, 551, 33–47. [[CrossRef](#)]
- (37) Sánchez, R.M.; Galvis, G.; Victoriano, P.F. Relationship between digestive tract characteristics and diets of fishes from Yucao River, Meta River system (Colombia). *Gayana* 2003, 67, 75–86. [[CrossRef](#)]
- (38) Longoni, L.S. Biologia alimentar e reprodutiva do cará *Gymnogeophagus gymnogenys* (Perciformes: Cichlidae) na Região do Delta do Jacuí, Rio Grande do Sul. Bachelors Thesis, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil, 2009; 42p.
- (39) Fernández, E.M.; Ferriz, R.A.; Bentos, C.A.; López, G.R. Dieta y ecomorfología de la ictiofauna del arroyo Manantiales, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat.* 2012, 14, 1–13. [[CrossRef](#)]
- (40) de Almeida, V.L.L.; Hahn, N.S.; Vazzoler, A.D.M. Feeding patterns in five predatory fishes of the high Paraná River floodplain (PR, Brazil). *Ecol. Freshw. Fish* 1997, 6, 123–133. [[CrossRef](#)]
- (41) Carvalho, L.N.; Fernandes, C.H.V.; Moreira, V.S.S. Alimentação de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Osteichthyes, Erythrinidae) no rio Vermelho, Pantanal Sul Mato-Grossense. *Rev. Bras. Zootecias* 2002, 4, 227–236.

- (42) Pereira, C.C.G.; Smith, W.S.; Espíndola, E.L.G. Hábitos alimentícios de nove espécies de pezes del embalse de Três Irmãos, São Paulo, Brasil. *Univ. Cien.* 2004, 1, 33–38.
- (43) Bortoluzzi, T.; Aschenbrenner, A.D.C.; da Silveira, C.D.R.; Roos, D.C.; Lepkoski, E.D.; Martins, J.A.; Goulart, M.G.; Querol, E.; Querol, M.V. Hábito alimentar da Sardinha Prata, *Lycengraulis grossidens* (Spix & Agassiz, 1829), (Pisces, Engraulidae), Rio Uruguai Médio, Sudoeste do Rio Grande do Sul, Brasil. *Biodivers. Pampeana* 2006, 4, 11–23.
- (44) Winemiller, K.O. Feeding and reproductive biology of the currito, *Hoplosternum littorale*, in the Venezuelan llanos with comments on the possible function of the enlarged male pectoral spines. *Environ. Biol. Fishes* 1987, 20, 219–227. [[CrossRef](#)]
- (45) Dias, T.S. Estudo da Dieta de Oito Espécies da Subfamília Cheirodontinae (Characiformes: Characidae) em Diferentes Sistemas Lacustres nos Estados do Rio Grande do Norte e Rio Grande do Sul. Unpublished M.Sc. Dissertation, Universidade Federal do Rio Grande do Sul, Porto Alegre, Brazil, 2007; 89p.
- (46) Dourado, E.C.d.S.; Benedito-Cecilio, E.; Latini, J.D. O grau de trofia do ambiente influencia a quantidade de energia dos peixes. In *Biocenoses em Reservatórios: Padrões Espaciais e Temporais*; Rodrigues, L., Thomaz, S.M., Agostinho, A.A., Gomes, L.C., Eds.; Rima Editora: São Carlos, Brazil, 2005; pp. 211–222.
- (47) Delariva, R.L.; Agostinho, A.A. Relationship between morphology and diets of six Neotropical Loricariids. *J. Fish Biol.* 2001, 58, 832–847. [[CrossRef](#)]
- (48) Hahn, N.S.; Fugi, R.; Loureiro-Crippa, V.E.; Peretti, A.C.; Russo, M.R. Trophic structure of the fish fauna. In *Structure and Functioning of the Paraná River and its Floodplains*; Agostinho, A.A., Rodrigues, L., Gomes, L.C., Thomaz, S.M., Miranda, L.E., Eds.; EDUEM: Maringá, Brazil, 2004; pp. 139–143.
- (49) Zardo, E.L.; Behr, E.R. Trophic ecology of *Loricariichthys melanocheilus* Reis & Pereira, 2000 (Siluriformes: Loricariidae) in Ibicuí river, southern Brazil. *Acta Sci. Biol. Sci.* 2016, 38, 10.4025.
- (50) Masdeu, M.; Teixeira-de Mello, F.; Loureiro, M.; Arim, M. Feeding habits and morphometry of *Iheringichthys labrosus* (Lütken, 1874) in the Uruguay River (Uruguay). *Neotrop. Ichthyol.* 2011, 9, 657–664. [[CrossRef](#)]
- (51) Fugi, R.; Agostinho, A.A.; Hahn, N.S. Trophic morphology of five benthic-feeding fish species of a tropical floodplain. *Rev. Brasil. Biol.* 2001, 61, 27–33. [[CrossRef](#)]
- (52) Makrakis, M.C.; Nakatani, K.; Bialecki, A.; Sanches, P.V.; Baumgartner, G.; Gomes, L.C. Ontogenetic shifts in digestive tract morphology and diet of fish larvae of the Itaipu Reservoir, Brazil. *Environ. Biol. Fish.* 2005, 72, 99–107. [[CrossRef](#)]
- (53) Teixeira, I.; Bennemann, S.T. Ecomorfologia refletindo a dieta dos peixes em um reservatório no sul do Brasil. *Biota Neotrop.* 2007, 7, 67–76. [[CrossRef](#)]
- (54) Fagundes, C.K.; Behr, E.R.; Kotzian, C.B. Diet of *Iheringichthys labrosus* (Siluriformes, Pimelodidae) in the Ibicuí river, southern Brazil. *Iheringia Sér. Zool.* 2008, 98, 60–65. [[CrossRef](#)]
- (55) García, M.L.; Protogino, L.C. Invasive freshwater molluscs are consumed by native fishes in South America. *J. Appl. Ichthyol.* 2005, 21, 34–38. [[CrossRef](#)]
- (56) Rodrigues, F.L.; Bemvenuti, M.A. Hábito alimentar e osteologia da boca do peixe-rei, *Odontesthes humensis* de Buen (Atheriniformes, Atherinopsidae) na Lagoa Mirim, Rio Grande do Sul, Brasil. *Rev. Bras. Zool.* 2001, 18, 793–802. [[CrossRef](#)]
- (57) Fugi, R.; Hahn, N.S.; Agostinho, A.A. Feeding styles of five species of bottom-feeding fishes of the high Paraná River. *Environ. Biol. Fish.* 1996, 46, 297–307. [[CrossRef](#)]
- (58) Khallaf, E.A.; Alne-na-ei, A.A. Feeding ecology of *Oreochromis niloticus* (Linnaeus) & *Tilapia zillii* (Gervias) in a Nile canal. *Hydrobiologia* 1987, 146, 57–62.
- (59) Mai, A.C.G.; Vieira, J.P. Review and consideration on habitat use, distribution and life history of *Lycengraulis grossidens* (Agassiz, 1829) (Actinopterygii, Clupeiformes, Engraulidae). *Biota Neotrop.* 2013, 13, 121–130. [[CrossRef](#)]

- (60) Hartz, S.M.; Martins, A.; Barbieri, G. Dinâmica da alimentação e dieta de *Oligosarcus jenynsii* (Günther, 1864) na lagoa Caconde, Rio Grande do Sul, Brasil (TELEOSTEI, CHARACIDAE). Bol. Inst. Pesca 1996, 23, 21–29.
- (61) Dary, E.P.; Ferreira, E.; Zuanon, J.; Röpke, C.P. Diet and trophic structure of the fish assemblage in the mid-course of the Teles Pires River, Tapajós River basin, Brazil. Neotrop. Ichthyol. 2017, 15, e160173. [[CrossRef](#)]
- (62) Fugi, R.; Hahn, N.S.; Novakowski, G.C.; Balassa, G.C. Feeding ecology of *Pachyurus bonariensis* (Perciformes, Sciaenidae) in two bays of the Pantanal, Mato Grosso State, Brazil. Iheringia Sér. Zool. 2007, 97, 343–347. [[CrossRef](#)]
- (63) Brancolini, F.; Maroñas, M.E.; Sendra, E.D. Dieta de *Pseudocorynopoma doriae* (Characiformes: Characidae) en el arroyo de La Choza, Buenos Aires, Argentina. Biol. Acuática 2015, 30, 259–265.
- (64) Scanferla, A.F.L.; Suárez, Y.R. Flood pulse are the main determinant of feeding dynamics and composition of *Odontostilbe pequirá* (Characiformes: Characidae) in southern Pantanal, Brazil. Acta Limnol. Bras. 2016, 28, e19. [[CrossRef](#)]
- (65) Fiori, L.F.; Alves, G.H.Z.; Hahn, N.S.; Benedito, E. Influence of feeding plasticity on the fitness of small Neotropical characids. Iheringia. Sér. Zool. 2016, 106, 1–6. [[CrossRef](#)]
- (66) Santos, C.L.; Dos Santos, I.A.; Da Silva, C.J. Ecologia trófica de peixes ocorrentes em bancos de macrófitas aquáticas na baía Caiçara, Pantanal Mato-Grossense. Braz. J. Biosci. 2009, 7, 473–476.
- (67) Aguiaro, T.; Caramaschi, É.P. Trophic guilds in fish assemblages in three coastal lagoons of Rio de Janeiro State (Brazil). Verh. Int. Verein. Limnol. 1998, 26, 2166–2169. [[CrossRef](#)]
- (68) Silva, S.H.; Meurer, S.; Zaniboni-Filho, E. Biologia alimentar e reprodutiva do peixe-cachorro (*Oligosarcus jenynsii* Günther, 1864) na região do alto rio Uruguai-Brasil. Acta Sci. Biol. Sci. 2004, 26, 175–179. [[CrossRef](#)]
- (69) Nunes, D.M.; Hartz, S.M. Feeding dynamics and ecomorphology of *Oligosarcus jenynsii* (Günther, 1864) and *Oligosarcus robustus* (Menezes, 1969) in the Lagoa Fortaleza, southern Brazil. Braz. J. Biol. 2006, 66, 121–132. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- (70) Barros, S.E. Alimentación de *Oligosarcus jenynsii* (Characiformes: Characidae) en dos embalses sobre el río Juramento, Salta, Subtrópico de Argentina. Rev. Aquatic 2016, 20, 44–50.
- (71) Bonato, K.O.; Bures, E.D.; Fialho, C.B. Dietary differentiation in relation to mouth and tooth morphology of a neotropical characid fish community. Zool. Anz. 2017, 267, 31–40. [[CrossRef](#)]
- (72) Gonzalez, N.; Vispo, C. Aspects of the diets and feeding ecologies of fish from nine floodplain lakes of the lower Caura, Venezuelan. Scient. Guaian. 2003, 12, 329–366.
- (73) Lima, D.O.; Behr, E.R. Feeding ecology of *Pachyurus bonariensis* Steindachner, 1879 (Sciaenidae: Perciformes) in the Ibicuí River, Southern Brazil: Ontogenetic, seasonal and spatial variations. Braz. J. Biol. 2010, 70, 503–509. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- (74) de Mérona, B.; Dos Santos, G.M.; De Almeida, R.G. Short term effects of Tucuruí Dam (Amazonia, Brazil) on the trophic organization of fish communities. Environ. Biol. Fishes 2001, 60, 375–392. [[CrossRef](#)]
- (75) López Cazorla, A.C.; Durán, W.; Tejera, L. Alimentación de la ictiofauna del río Sauce Grande, provincia de Buenos Aires, Argentina. Biol. Acuatic. 2003, 20, 73–79.
- (76) Moreira-Hara, S.S.; Zuanon, J.A.; Amadio, S.A. Feeding of *Pellona flavipinnis* (Clupeiformes, Pristigasteridae) in a Central Amazonian floodplain. Iheringia Sér. Zool. 2009, 99, 153–157. [[CrossRef](#)]
- (77) Behr, E.R.; Signor, C.A. Distribution and feeding of two sympatric species of piranhas *Serrasalmus maculatus* and *Pygocentrus nattereri* (Characidae, Serrasalminae) of the Ibicuí river, State of Rio Grande do Sul, Brazil. Iheringia Sér. Zool. 2008, 98, 501–507. [[CrossRef](#)]
- (78) Horeau, V.; Cerdan, P.; Champeau, A.; Richard, S. Importance of aquatic invertebrates in the diet of rapids-dwelling fish in the Sinnamary River, French Guiana. J. Trop. Ecol. 1998, 14, 851–864. [[CrossRef](#)]

- (79) Bonato, K.O.; Delariva, R.L.; da Silva, J.C. Diet and trophic guilds of fish assemblages in two streams with different anthropic impacts in the northwest of Paraná, Brazil. *Zoologia* 2012, 29, 27–38. [[CrossRef](#)]
- (80) Lolis, A.A.; Andrian, I.D.F. Alimentação de *Pimelodus maculatus* Lacépède 1803 (Siluriformes, Pimelodidae), na planície de inundação do alto Rio Paraná, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca* 1996, 23, 23–28.
- (81) Casatti, L.; Mendes, H.F.; Ferreira, K.M. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana Reservoir, Paranapanema River, Southeastern Brazil. *Braz. J. Biol.* 2003, 63, 213–222. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- (82) Lima-Junior, S.E.; Goitein, R. Ontogenetic diet shifts of a Neotropical catfish, *Pimelodus maculatus* (Siluriformes, Pimelodidae): An ecomorphological approach. *Environ. Biol. Fishes* 2003, 68, 73–79. [[CrossRef](#)]
- (83) Lobón-Cerviá, J.; Bennemann, S. Temporal trophic shifts and feeding diversity in two sympatric, Neotropical, omnivorous fishes: *Astyanax bimaculatus* and *Pimelodus maculatus* in Río Tibagi (Paraná, Southern Brazil). *Arch. Hydrobiol.* 2000, 149, 285–306. [[CrossRef](#)]
- (84) Bonato, K.O.; Fialho, C.B. Evidence of niche partitioning under ontogenetic influences among three morphologically similar Siluriformes in small subtropical streams. *PLoS ONE* 2014, 9, e110999. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- (85) Aguiaro, T.; Castelo Branco, C.W.; Verani, J.R.; Caramaschi, É.P. Diet of the clupeid fish *Platanichthys platana* (Regan, 1917) in two different Brazilian coastal lagoons. *Braz. Arch. Biol. Technol.* 2003, 46, 215–222. [[CrossRef](#)]
- (86) Pereira, L.S.; Agostinho, A.A.; Delariva, R.L. Effects of river damming in Neotropical piscivores and omnivorous fish: Feeding, body condition and abundances. *Neotrop. Ichthyol.* 2016, 14, e150044. [[CrossRef](#)]
- (87) de Souza-Stevaux, M.C.; Negrelle, R.R.; Citadini-Zanette, V. Seed dispersal by the fish *Pterodoras granulosus* in the Paraná River Basin, Brazil. *J. Trop. Ecol.* 1994, 10, 621–626. [[CrossRef](#)]
- (88) Arcifa, M.S.; Froehlich, O.; Northcote, T.G. Distribution and feeding ecology of fishes in a tropical Brazilian reservoir. *Soc. Cienc. Nat. La Salle* 1988, 48, 301–326.
- (89) Villares Junior, G.A.; Gomiero, L.M.; Goitein, R. Biological aspects of *Schizodon nasutus* Kner, 1858 (Characiformes, Anostomidae) in the low Sorocaba river basin, São Paulo state, Brazil. *Braz. J. Biol.* 2011, 71, 763–770. [[CrossRef](#)] [[PubMed](#)]
- (90) Ferreira, F.S.; Vicentin, W.; Costa, F.E.; Suárez, Y.R. Trophic ecology of two piranha species, *Pygocentrus nattereri* and *Serrasalmus marginatus* (Characiformes, Characidae), in the floodplain of the Negro River, Pantanal. *Acta Limnol. Bras.* 2014, 26, 381–391. [[CrossRef](#)]
- (91) Peterson, C.C.; McIntyre, P. Ontogenetic diet shifts in *Roeboides affinis* with morphological comparisons. *Environ. Biol. Fishes* 1998, 53, 105–110. [[CrossRef](#)]
- (92) Hawlitschek, O.; Yamamoto, K.C.; Carvalho-Neto, F.G.M. Diet composition of fish assemblage of Lake Tupe, Amazonas, Brazil. *Ver. Colombiana Cienc. Anim.* 2013, 5, 313–326. [[CrossRef](#)]
- (93) Giora, J.; Fialho, C.B. Feeding biology of *Steindachnerina brevipinna* (Characiformes, Curimatidae) in the Ibicuí-mirim river, Rio Grande do Sul, Brazil. *Iheringia Sér. Zool.* 2003, 93, 277–281. [[CrossRef](#)]
- (94) Novakowski, G.C.; Fugi, R.; Hahn, N.S. Diet and dental development of three species of *Roeboides* (Characiformes: Characidae). *Neotrop. Ichthyol.* 2004, 2, 157–162. [[CrossRef](#)]
- (95) Zardo, É.L.; da Rosa, V.M.; Behr, E.R. Distribution and feeding of fish from Anostomidae family in Ibicuí River, Rio Grande do Sul, Brazil. *Bol. Inst. Pesca São Paulo* 2016, 42, 156–166. [[CrossRef](#)]
- (96) Sverlij, S.B.; López, H.L.; Schenke, R.L.D.; Ros, A.E. *Peces del Río Uruguay: Guía ilustrado de las especies más comunes del río Uruguay inferior y el embalse de Salto Grande*; CARU: Montevideo, Uruguay, 1998; 89p.

- (97) de Resende, E.K. Trophic structure of fish assemblages in the lower Miranda river, Pantanal, Mato Grosso do Sul State, Brazil. *Rev. Bras. Biol.* 2000, 60, 389–403. [[CrossRef](#)]
- (98) Rodrigues, G.G.; Hartz, S.M. Food dynamics of fish and the interaction with macroinvertebrates from a shallow lake in Southern Brazil. *Verh. Int. Verein. Limnol.* 2001, 27, 3309–3314. [[CrossRef](#)]
- (99) Flores, S.; Hirt, L.; Araya, P. Estructura y dinámica de la comunidad íctica del arroyo Yabotí, Reserva de Biosfera Yabotí, Misiones, Argentina. *Rev. Mex. Biodiv.* 2015, 86, 386–395. [[CrossRef](#)]
- (100) Santin, M.T.M.; Baggio, M.M.; Agostinho, A.A.; Bialetzki, A. Mudanças ontogênicas no trato digestório e na dieta de *Trachelyopterus galeatus*. *Bol. Inst. Pesca São Paulo* 2015, 41, 57–68.
- (101) Mol, J.H. Ontogenetic diet shifts and diet overlap among three closely related Neotropical armoured catfishes. *J. Fish Biol.* 1995, 47, 788–807. [[CrossRef](#)]