

**Caracterización de la dieta y nicho trófico de la especie exótica
invasora carpa común (*Cyprinus carpio*, Linnaeus 1758) en los
“Humedales del Santa Lucía”**



Diego Díaz

Tesis de grado, Licenciatura en Ciencias Biológicas, Facultad de Ciencias, UDELAR,
Montevideo, Uruguay

Orientadores: Dr. Marcelo Loureiro, Dr. Iván González-Bergonzoni

Agosto, 2020

Hoja en blanco

AGRADECIMIENTOS

A mis tutores Marcelo e Iván por todos los comentarios, correcciones y sugerencias brindadas durante el proceso de la presente tesis de grado, como también agradecerles por la enseñanza y colaboración en cada salida de campo.

A Sofía Bausero, Rosa Becerra, José Bessonart y Mariana Cruz (Fcién) por la colaboración y en las salidas de campo.

A mi esposa Dani, a mis hermanos Natalia y Danilo Díaz y a mi vieja Beatriz Angeriz por el apoyo y ayuda en los muestreos y en el registro de cada tracto digestivo.

A los pescadores artesanales y particularmente a los pescadores deportivos de Santiago Vázquez y de Parador Tajés que siempre estuvieron dispuestos a colaborar, informarse, enseñar y a charlar sobre peces y pesca.

A Diego Lercari, Cristhian Clavijo e Iván González-Bergonzoni por corroborar y colaborar en la identificación de los ítems analizados.

A Ernesto Brugnoli y Gabriel Laufer que integraron el tribunal, aportando datos muy interesantes con sus comentarios y sugerencias.

A todos mis amigos y compañeros de Facultad de Ciencias con quienes compartí muy buenos momentos y conté con su apoyo en las difíciles.

Finalmente, agradecer el respaldo de mi familia y amigos que siempre me apoyaron en las buenas y en las malas, y por su confianza y “energía positiva” en todo!

ÍNDICE

AGRADECIMIENTOS.....	3
RESUMEN.....	6
INTRODUCCIÓN.....	8
- Origen de <i>C. carpio</i> e historia de cultivo en el mundo..	10
- Características biológicas de <i>Cyprinus carpio</i>	12
- Efectos adversos en ecosistemas naturales	14
- <i>Cyprinus carpio</i> en Uruguay.....	17
- HIPÓTESIS.....	20
- OBJETIVO GENERAL.....	20
- OBJETIVOS ESPECÍFICOS.....	20
METODOLOGÍA.....	21
- Área de estudio.....	21
- Características físicas del área protegida HDSL.....	22
- Especies prioritarias para la conservación.....	23
- Colecta de muestras y procesamiento en el campo...	24
- Análisis de Laboratorio.....	26
- Análisis de datos.....	27
- Estructura trófica-Dieta.....	28
- Estimación del solapamiento de nicho con peces nativos	30
RESULTADOS.....	31
- Descripción de ejemplares capturados.....	31
- Estructura trófica-Dieta.....	32

- Estrategia alimenticia de <i>C. carpio</i>	35
- Solapamiento de nicho con peces nativos.....	37
- Interacción con los pescadores deportivos.....	38
DISCUSIÓN.....	42
- Interacción con los pescadores deportivos.....	44
- Impacto ecológico sobre el consumo de especies invasoras	46
- Ingesta de plástico.....	47
- Efectos adversos sobre el ecosistema.....	48
- Solapamiento de nicho con peces nativos.....	49
- Interacción con pescadores deportivos.....	50
CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES FINALES.....	52
PERSPECTIVAS.....	54
BIBLIOGRAFÍA.....	56
ANEXOS.....	74

RESUMEN

La carpa común (*Cyprinus carpio*) es una Especie Exótica Invasora (EEI) abundante en el Área Protegida con Recursos Manejados Humedales de Santa Lucía y en su cuenca, como también en varias cuencas hidrográficas del Uruguay. Su actividad alimenticia generó impactos ecológicos alrededor del mundo en regiones no nativas modificando la estructura trófica y alterando las variables fisicoquímicas de los ambientes. En muchos países ha generado impactos ecológicos adversos al modificar ambientes y ha provocado la extinción de peces e invertebrados nativos. La caracterización de la dieta mediante análisis del contenido del tracto digestivo de *C. carpio* en la cuenca del Río Santa Lucía brinda información esencial acerca de las interacciones tróficas que presenta con las especies nativas. Entre el año 2018 y 2019, realizamos muestreos con redes de enmalle en Parador General Máximo Tajés y Santiago Vázquez, se relevó la captura de pescadores artesanales de Santiago Vázquez y de pescadores deportivos de ambas localidades. Caracterizamos la dieta de *C. carpio* identificando cada ítem al menor nivel taxonómico posible. El análisis de la dieta comprendió la Frecuencia de Ocurrencia (FO) e cada ítem, el Índice de Repleción (IR), la Posición Trófica (PT) de cada uno y la PT de la carpa. Además, se determinó la estrategia alimenticia de *C. carpio* y la amplitud de nicho ecológico. Los resultados indicaron que la carpa fue una especie omnívora y detritívora de estrategia alimenticia generalista al consumir detrito, moluscos bivalvos invasores como el mejillón dorado *Limnoperna fortunei* y la almeja asiática *Corbicula fluminea*. Consumió invertebrados bentónicos nativos como la almeja *Erodona mactroides*, el molusco gasterópodo *Heleobia australis*, crustáceos como el balano *Chthamalus sp.*, el camarón *Neomysis americana*, el cangrejo del fango *Neohelice granulata* y ejemplares del orden Ostracoda, e insectos de las familias Chironomidae, Ephemeridae, Tabanidae y del Orden Trichoptera. *C. carpio* presentó gran variación individual en el consumo y preferencia por los ítems, con ejemplares cuya dieta presentó gran diversidad y algunos con proporciones elevadas de *Chthamalus sp.*, *E. mactroides*, *L. fortunei*, Ostracoda y/o Detrito según el individuo, siendo

estos los ítems que presentaron mayor volumen relativo. Se comparó la dieta con 20 especies de peces nativos omnívoros o detritívoros, discutiendo el grado de solapamiento de nicho mediante la utilización de bibliografía, siendo *Pimelodus maculatus* la que tendría mayor grado de solapamiento por ingerir mayor número de ítems similares a los consumidos por *C. carpio*. Este estudio de dieta de la carpa brinda información importante sobre el hábito alimenticio de esta especie exótica invasora y el potencial impacto sobre las especies nativas presentes en el Área Protegida. *C. carpio* provoca un impacto negativo sobre la comunidad bentónica nativa al ingerirlos en grandes cantidades y sobre los peces omnívoros nativos al competir por los recursos disponibles. La conservación de las especies nativas prioritarias para la conservación presentes en la cuenca es influenciada por la actividad bentívora de *C. carpio*, disminuyendo el número de individuos de las poblaciones de invertebrados y compitiendo con peces por los recursos disponibles. Además, *C. carpio* podría intensificar el deterioro de la calidad de agua al resuspender sustancias químicas, por alimentarse de macroinvertebrados bentónicos, que es uno de los principales recursos naturales del cual depende el 60% del Uruguay. La presencia de este pez invasor interfiere en la estructura trófica de las especies presentes en el área y podría disminuir la diversidad específica en la cuenca del Río Santa Lucía, como también podría tener consecuencias similares en el resto de las cuencas. Para conservar la gran biodiversidad presente en el área será necesario elaborar un plan de manejo de *C. carpio* en un intento por controlar sus poblaciones.

Palabras clave: Área Protegida con Recursos Manejados Humedales de Santa Lucía, carpa, *Cyprinus carpio*, dieta, Especie Exótica Invasora, especies nativas, estructura trófica, impacto ecológico.

INTRODUCCIÓN

Las intervenciones del ser humano sobre los ecosistemas naturales han causado una crisis en la biodiversidad al acelerar las tasas de extinción de las especies (Vitule et al., 2009; Pelicice et al., 2014). Los procesos que los conducen están deteriorando los servicios ecosistémicos de los cuales depende la humanidad (Brooks et al., 2006; Seddon et al., 2016). Además, en los últimos cien años, el cambio ambiental global se ha incrementado como resultado de la actividad humana, donde la introducción de especies exóticas invasoras (EEI) genera deterioros ambientales con importantes costos económicos anuales en su intento de manejo (Pimentel et al., 2007), como también afecta a las industrias pesqueras y a la pesca deportiva (Rahel, 2007).

En este sentido, la introducción de especies exóticas es una de las actividades más peligrosas, teniendo impactos adversos en la composición ecológica y en el funcionamiento de los ecosistemas en todo el mundo (Hooper et al., 2005; Leprieur et al., 2008; Pelicice et al., 2014). Las EEI producen efectos ecológicos negativos como la extinción de especies nativas por competencia, la facilitación de subsecuentes invasiones, la hibridación entre especies nativas e invasoras, la introducción de patógenos, modificación de hábitat y en la estructura trófica, y reciclado de nutrientes (Olden et al., 2004; Vitule et al., 2009; Sinberloff & Rejmánek, 2011; Jackson *et al.*, 2012), además de generar pérdidas económicas en diferentes rubros (Andow et al., 1990, Pimentel et al., 2007). Las características más notables de las invasiones biológicas son la diseminación de la EEI, el dominio en la comunidad y la expansión de su rango de distribución (Gurevitch et al., 2011).

Las especies invasoras introducidas por las actividades humanas fuera de su rango de distribución originario reemplazan gradualmente a las poblaciones de especies nativas. Este proceso se denomina homogenización biótica (McKinney & Lockwood, 1999; Toussaint et al., 2016), donde a partir de una perturbación ambiental algunas especies son beneficiadas expandiendo su rango de distribución geográfica, mientras que muchas otras son afectadas

disminuyendo su distribución espacial. En este sentido, varias especies nativas son afectadas y reemplazadas por la invasión de especies exóticas que incluye extinción local de especies endémicas (McKinney & Lockwood, 1999; Olden et al., 2004; Moore & Olden, 2017). Es un problema global que provoca la pérdida de biodiversidad nativa por la comercialización de especies exóticas y el impacto ecológico que estas generan a escalas continentales (McKinney & Lockwood, 1999; Olden et al., 2004; Moore & Olden, 2017). La conservación de las especies es un problema de rápido crecimiento que abarca múltiples niveles de organización ecológicos (Olden et al., 2018) influenciada por las variables ambientales (Brice et al., 2017), como patrones de similitud de taxones entre las regiones geográficas a partir de procesos de invasión de especies exóticas y de extinción de especies nativas (McKinney & Lockwood, 1999; Toussaint et al., 2016; Olden et al., 2018). Un gran número de especies se encuentra en peligro crítico de extinción como consecuencias de las diferentes actividades humanas, figurando en la Lista Roja de la UICN (Unión Internacional de Conservación Natural). Se estima que más del 50% de las especies resultan afectadas negativamente por las causas mencionadas decreciendo sus poblaciones (McKinney & Lockwood, 1999). La mayoría de las especies en declive poblacional podrían eventualmente extinguirse a gran escala siendo análogo a las extinciones masivas de la antigüedad. Además, se podría incrementar por la incorporación de actividades humanas en regiones que aún no presentan impacto ambiental, generando el declive de especies endémicas lo cual aumentaría el número de especies en peligro de extinción (McKinney & Lockwood, 1999; Olden et al., 2018). Esta homogenización global corresponde a la actual era dominada por el ser humano, el Antropoceno, resultando en la denominada “Nueva Pangea” (Olden et al., 2004).

Los peces de agua dulce son el grupo taxonómico más investigado en relación con procesos de homogenización biótica (Olden et al., 2018). Hacia finales del siglo XX se establecieron al menos 624 especies de peces en regiones fuera de su rango de distribución original (Gozlan et al., 2010; Lauzeral et al., 2011), mediante actividades comerciales como la

acuicultura y la pesca deportiva (Rahel, 2007). Actualmente, en más de la mitad de las cuencas fluviales del mundo se han registrado al menos una especie de pez exótico (Leprieur et al., 2008), con consecuentes modificaciones en la estructura trófica de las comunidades acuáticas (Villéger et al., 2015).

Origen de *C. carpio* e historia de cultivo en el mundo

Se considera a la carpa como la tercera especie exótica más frecuentemente introducida con finalidades de acuicultura comercial (Zambrano *et al.*, 2006; Gubiani *et al.*, 2018). Es una especie con distribución cosmopolita al ser dispersada incidentalmente por el ser humano, siendo introducida con éxito en ambientes naturales de todos los continentes a excepción de la Antártida (Welcomme, 1988; Froese & Pauly, 2000; Toussaint et al. 2016), y es probablemente el pez más antiguo introducido por el ser humano a gran escala (Casal 2006).

La alta tolerancia al estrés ambiental de *C. carpio* permitió que sea cultivada con fines alimenticios, aunque dichos atributos fisiológicos provocaron efectos ecológicos adversos en diversas regiones, resultando ser una especie invasora en ambientes donde fue introducida (Casal, 2006; Kloskowski, 2011).

La distribución original de *C. carpio* es controversial por la temprana dispersión en diversas regiones de Europa y Asia (Balon, 1995; 2004). Se presume que es originaria del este de Europa y Asia Central, abarcando las cuencas de los mares Negro, Caspio y Aral (Kottelat & Freyhof, 2007). En este sentido, la forma ancestral de la carpa aparece con el registro más antiguo en el Mar Caspio a fines del Plioceno, hace aproximadamente 2.5 millones de años (Balon, 1995). Desde el Mar Caspio se dispersó naturalmente hacia las cuencas del Mar Negro y Aral, y posteriormente se dispersó y colonizó el Río Danubio hace entre 8000 y 10000 años aproximadamente (Balon, 1995).

La introducción de *C. carpio* por el ser humano tuvo sus inicios en China hace más de 2000 años y en Europa por los Romanos hace más de 1500 años con fines de cultivo (Balon, 1995; FAO, 2004; Luchini & Panné, 2008). La acuicultura de *C. carpio* con fines de autoconsumo

y/o comercial tuvo sus inicios al introducirla en China alrededor del año 500 A.C. (FAO, 2004; Luchini & Panné, 2008). Esta especie junto con otros ciprínidos han sido cultivados en estanques que se abastecían regularmente con alevines capturados en los ríos, utilizando tecnología de policultivo (FAO, 2004). Los Romanos introdujeron ejemplares de *C. carpio* en Europa Central y Occidental en la Edad Media (entre los siglos V y XV) realizando monocultivo en estanques, siendo una especie particularmente apreciada en los monasterios (FAO, 2004). A partir del siglo XII hasta el siglo XIV, en Europa se realizó la selección artificial involuntaria de los ejemplares reproductores de mayor tamaño, siendo los inicios de la domesticación de la especie (Balon, 2004). Se seleccionaron ejemplares con irregularidades en la presencia de escamas permitiendo obtener variedades domesticas como la “carpa de espejos” (*C. carpio specularis*) y la “carpa cuero” (*C. carpio nudus*), las cuales son diferentes a la variedad robusta y gibosa del Río Danubio (Gorda et al., 1995). La cría controlada en estanques semi-naturales comenzó entre los siglos XVIII y XIX (FAO, 2004) y posteriormente, estos cultivos se extendieron hacia el Este de Europa y Asia, y finalmente al resto de los continentes con fines ornamentales y de acuicultura (Balon, 2004; Froese & Pauly, 2019). En el siglo XIX se desarrolló en Japón la variedad ornamental *C. carpio koi*, presentando colores con diferentes tonos de rojo, negro, gris y/o blanco (Balon, 1995).

Otros ejemplos recientes de introducciones de *C. carpio* con fines comerciales datan de mediados de los 1800s en Australia (Koehn, 2004). Sus poblaciones estuvieron contenidas, hasta capturarlos en los 1960s en ambientes naturales en el estado de Victoria, con distribución actual en prácticamente todas las cuencas de ese país (Koehn, 2004). Además, su cultivo comenzó en América del Norte en los 1870s (Crivelli, 1983; Koehn, 2004), en India en el año 1959 (Singh & Lakra, 2006), mientras que en África en los 1970s (Harper & Mavuti, 2004).

La región Neotropical Alberga a más de 5000 especies de peces de agua dulce (Albert & Reis, 2011; Reis et al., 2016), presentando la mayor diversidad funcional y taxonómica del mundo (Toussaint et al., 2016). En la cuenca del Paraná-Plata, la introducción de *C. carpio* data

oficialmente del año 1925 en Argentina, aunque existen antecedentes de aclimatación desde mediados del siglo XIX (Baigun & Quiroz, 1985), mientras que el programa de cultivo de carpa en Uruguay se propuso en el año 1974 (Nion, 1975).

Actualmente, es uno de los peces más cultivados a nivel mundial, con tecnologías muy avanzadas en algunos países o con tecnologías simples que permiten el acceso a las personas, con una producción mundial mayor a las 4.5 millones de toneladas anuales (FAO, 2017).

Está catalogada como especie invasora y potencial peste por la Unidad Internacional de Conservación Natural (UICN) si es introducida fuera de su área de distribución originaria o natural (Lowe et al., 2000). Se encuentra en peligro crítico de extinción en la cuenca del Río Danubio (Kottelat 1996), y controversialmente generó impactos ecológicos en al menos 15 países (Casal, 2006).

Características biológicas de *C. carpio*

Cyprinus carpio (Linnaeus, 1758) es una especie de la familia Cyprinidae, originaria de los ríos y mares de Europa y Asia (Río Danubio, Mar Caspio, Mar Aral y Mar Negro) (Panek, 1987; Balon, 1995; Kottelat & Freyhof, 2007). Es un pez de gran tamaño, con registro de machos que alcanzaron como máximo los 1200 milímetros de largo total (Murdy et al., 1997) y 40000 gramos de peso máximo (Machacek, 2007), presentando una longevidad elevada de 20 años en ambientes silvestres y alrededor de 40 años en cautividad (Panek, 1987; Maiztegui, 2015). Es una especie omnívora y detritívora con hábito alimenticio generalista (Crivelli, 1981; Maiztegui, 2015). *C. carpio* presenta amplia tolerancia térmica (entre 2.0°C y 40.0°C), al pH (entre 5.0 y 10.5), a la salinidad (hasta 14, siendo los valores >0.4 correspondientes a sistemas estuarino-marinos) y a niveles de oxígeno bajos (hasta 7.0 % de saturación) (Koehn, 2004).

Los individuos se agregan en los periodos invernales en cardúmenes de cinco o más individuos buscando las zonas más profundas del cuerpo de agua, en los momentos en que la temperatura es menor a 5°C (Smith, 2005; Bajer et al., 2011), mientras que en períodos de

desove lo realizan en zonas poco profundas y vegetadas (Sivakumaran et al., 2003; Taylor et al., 2012). En este sentido, se considera que *C. carpio* realiza desplazamientos desde las zonas más profundas del curso de agua hacia las planicies de inundación cuando el nivel hídrico aumenta, y viceversa cuando el nivel hídrico disminuye en las zonas de aguas someras (Colautti, 1997; Maiztegui, 2015). Se han registrado migraciones de hasta 500 kilómetros causadas por cambios de temperatura del agua en primavera que coincide con el periodo de desove; también se desplazan grandes distancias en búsqueda de alimento, cuando colonizan nuevos hábitats o por condiciones desfavorables (Candia, 1989; Osborne et al., 2009).

El ciclo reproductivo se encuentra regulado por factores endógenos (reloj biológico), como por factores exógenos (temperatura del agua y fotoperiodo) (Bye, 1984; Colautti, 1997; Sivakumaran et al., 2003). La temperatura de desove es a partir de los 16°C, aunque la óptima se ubica en un rango entre 18°C y 23°C, y con un fotoperiodo superior a 10 horas de luz solar; siendo limitantes de desove las temperaturas menores (<14°C) y mayores (>28°C) a dicho rango (Swee & Mc Crimmon 1966; Colautti, 1997; Smith & Walker, 2004). Al ser un desovante fitófilo, la carpa necesita aguas bajas y con vegetación (Balon, 1995; Penne & Pierce, 2008). Los machos alcanzan la madurez sexual entre el primer y segundo año de vida con tamaño mayor a 330 mm de Longitud Total (L_T), mientras que las hembras a los 2 años de vida y tamaño mayor a 380 mm de L_T con una fecundidad de casi 227 mil ovocitos, y tienen la capacidad de crecer hasta 200 mm de L_T en el primer año de vida (Colautti, 1997; Maiztegui, 2015). Algunas hembras adultas de 560 mm de longitud presentan una elevada fecundidad, alcanzan a liberar hasta 320 mil ovocitos en un único desove (Swee & McCrimmon, 1966; Colautti, 1997; Maiztegui, 2015).

C. carpio consume casi cualquier partícula que le sea energéticamente rentable y presenta plasticidad alimenticia en los diferentes ambientes de todo el mundo (Chapman & Fernando, 1994; Casal, 2006), debido a su complejo aparato masticatorio (Sibbing & Uribe, 1985). En algunos ambientes depreda sobre la comunidad de zooplancton e insectos acuáticos

no vinculados a la zona bentónica (Sibbing, 1988; Colautti & Remes Lenicov, 2001; Maiztegui, 2015), como también sobre semillas que flotan (Colautti, 1997; Maiztegui, 2015). Sin embargo, el valor energético que los vegetales le proporcionan es incierto porque no posee estructuras con las cuales pueda romper mecánicamente las paredes de celulosa (Sibbing, 1988) y por carecer de enzimas digestivas que permita el acceso a los nutrientes vegetales (Summerfelt et al., 1970). En este sentido, el consumo vegetal podría ser accidental y producto de la búsqueda de invertebrados bentónicos (Eder & Carlson, 1977; Colautti & Remes Lenicov 2001; Maiztegui 2015), como también se sugiere que podría estar vinculado a la escasez de recursos en determinadas épocas del año (Maiztegui, 2015).

Efectos adversos en ecosistemas naturales

En sistemas de agua dulce, la introducción de especies exóticas puede reducir la diversidad y modificar la dinámica de la comunidad ecológica local (Minns & Cooley, 2000; Gubiani et al., 2018). La acuicultura intensiva se encuentra dentro de los cinco principales vectores de introducción de especies exóticas invasoras en el mundo, cuyos escapes de ejemplares en medios naturales tuvo consecuencias negativas en las comunidades dulceacuícolas y en la diversidad de peces nativos (Casal, 2006; Gubiani et al., 2018). Las especies invasoras que poseen el mismo hábito alimenticio que las nativas pueden o podrían generar gran competencia interespecífica por el alimento cuando los recursos son limitados. Esto depende de factores ecológicos como la estructura trófica de la comunidad nativa y ambientales como la tolerancia térmica y a variables químicas como pH, nitritos, nitratos, amoníaco, entre otros (Griffen et al., 2008). Los peces exóticos que presentan antecedentes de invasión fuera de su rango de distribución originaria son, por ejemplo, varias especies de carpas como *C. carpio* (común), *Ctenopharingodon idella* (herbívora), *Hypophthalmichthys molitrix* (plateada) y *H. nobilis* (cabezona). Estas son algunas de las especies exóticas que representan ejemplos de invasiones biológicas en el mundo, donde la presencia de *C. carpio*

provocó la extinción de peces e invertebrados nativos en lagos de Norteamérica (Bajer et al., 2009). En el río Mississippi y los Grandes Lagos se introdujo como control biológico a *C. idella* la cual consume y afecta directamente a las macrófitas e indirectamente a la comunidad planctónica, invertebrados y vertebrados nativos con efectos en cascada trófica; como también *H. molitrix* y *H. nobilis* han provocado impactos ecológicos extensos en la misma región (Solomon et al., 2016; Cornelius, 2018). Por tanto, el conocimiento de las interacciones tróficas es fundamental para entender y predecir cambios en la estructura trófica y cambios en el ensamblaje que pueda causar una determinada especie invasora y si existieran posteriores invasiones (Jackson et al., 2012). En este sentido, la capacidad de *C. carpio* de modificar los ambientes y la estructura trófica de la región invadida, facilita posteriores establecimientos de otras EEI, denominada como hipótesis de derretimiento biótico o “Meltdown” (Simberloff & Holle, 1999). La misma plantea que las EEI alteran el hábitat favoreciendo el establecimiento y rápida dispersión de otras especies invasoras generando un sistema de retroalimentación positiva, resultando en acumulación acelerada de especies exóticas con sus respectivos impactos ecológicos (Simberloff & Von Holle, 1999). Es decir que una EEI puede ser el alimento de otra especie invasora y se favorecen mutuamente mediante procesos de endo o ectozoocoria por ejemplo (Coughlan et al., 2017; VonBank et al., 2018).

C. carpio presenta un alto índice de permanencia por su gran capacidad de establecimiento en diferentes ambientes (se introdujo en 121 países y se estableció en 91 de ellos), y es una de las especies más denunciada como causante de efectos ecológicos adversos en 15 países (Casal, 2006). El amplio rango de tolerancia a variables ambientales de *C. carpio* y la plasticidad alimenticia, son atributos fisiológicos que permite tener éxito tanto en la acuicultura comercial (Gozlan, 2008) como para ser una especie invasora en ambientes no nativos (Zambrano et al., 2006). Esta característica demuestra una ventaja competitiva frente a otros peces omnívoros dulceacuícolas, al utilizar con gran éxito los recursos alimenticios en diferentes ambientes (Panek, 1987; Colautti, 1997). En Argentina, *C. carpio* presenta un nicho

trófico amplio, lo que le permite competir con especies nativas por los recursos alimenticios (Colautti & Remes Lenicov, 2001). Además, al alimentarse y remover el fondo, aumenta la concentración de sólidos en suspensión en la columna de agua, liberando nutrientes del sedimento (Zambrano et al., 2001) reduciendo la disponibilidad de luz y la transparencia del medio (Pinto et al., 2005), y causando la disminución del oxígeno disuelto en el agua (Amestoy et al., 1998; Skelton, 2001). Esto provoca detrimentos en la calidad del agua, altera la composición de la comunidad de macrófitas, y disminuye la riqueza y diversidad de invertebrados (Zambrano et al., 2001; Bajer et al., 2009; Kloskowski, 2011). Provoca un estado de turbidez y re-suspensión de nutrientes que potencia la eutrofización y resulta un contexto ideal para el crecimiento explosivo del fitoplancton (Zambrano et al., 2001; Kloskowski, 2011). También limita la llegada de luz a las macrófitas sumergidas, reduciendo su capacidad fotosintética y su crecimiento (Ruttner, 1952; Moyle & Kuehn, 1964; Pinto et al., 2005). Este estado de turbidez provocado por *C. carpio* está claramente caracterizado por una dramática pérdida de la biodiversidad de las comunidades nativas en lagos de Estados Unidos (Bajer et al., 2009), perjudicando también la actividad de las especies depredadoras que dependen de la visión para lograr alimentarse (Colautti, 1997). Además, el impacto sobre las comunidades acuáticas depende en gran medida del tamaño de los individuos de *C. carpio* que se alimentan en la zona bentónica, provocando mayor turbidez y recirculación de nutrientes cuanto más grande es el ejemplar (Sidorkewicj et al. 1998, Driver et al. 2005).

La temperatura de desove de *C. carpio* puede ser menor a la de muchas especies nativas, lo que permite a los alevines de carpa acceder a los recursos más temprano que los alevines de peces nativos (Koehn, 2004). Por otro lado, grandes cantidades de excremento de *C. carpio* se mantienen suspendidos en la columna de agua y queda a disposición el contenido nutricional que permite el crecimiento de las algas (Matsuzaki et al., 2007).

Al depredar sobre los macroinvertebrados bentónicos, la carpa afecta su ensamblaje trófico y a las comunidades zooplanctónicas (Richardson et al., 1990; Bajer et al., 2009;

Kloskowski, 2010). También se han reportado efectos negativos en la abundancia de anfibios en Polonia (Kloskowski, 2010), y disminución de la población de cangrejos de río en Kenia al consumir similar alimento (Jackson *et al.*, 2012). Sumado a esto, en Norteamérica hay evidencia de que *C. carpio* depreda los huevos de peces nativos (Moyle, 1976; Miller & Beckman, 1996) y de que compite por el alimento con peces nativos omnívoros biológicamente similares (Laird & Page, 1996), y en California provocó la desaparición gradual de especies nativas (Moyle, 1976). En este sentido, se definen a los omnívoros como especies cuya dieta proviene de más de un nivel trófico, ubicándolos en posiciones tróficas intermedias dentro de la red alimenticia (Thompson *et al.*, 2007). La distribución de *C. carpio* considera cosmopolita, encontrándose en casi todos los ambientes y continentes (Sivakumaran *et al.*, 2003). Ha sido introducida en Latinoamérica extensivamente, pero no se conoce con exactitud su distribución en los ecosistemas acuáticos.

Cyprinus carpio en Uruguay

En nuestro país, *C. carpio* fue reportada por primera vez por pescadores artesanales de la localidad de Juan Lacaze (Departamento de Colonia, Uruguay) en 1987 (Ares *et al.*, 1991). Se presume que esta especie exótica proviene de aguas continentales de la Provincia de Buenos Aires (Argentina), introducida a principios del Siglo XX para su uso en acuicultura comercial para consumo de su carne (Mac Donagh, 1948), y que, desde esos sitios comenzó a colonizar otros ambientes de Buenos Aires como en la cuenca del Río Salado (Colautti, 1997). Luego de esos escapes, se habría desplazado hacia la costa del territorio nacional, relacionado con episodios de grandes crecientes de la cuenca del Río de la Plata, dispersándose de manera escalonada hacia el Este del territorio uruguayo, estableciéndose y utilizando los diferentes cursos de agua y los recursos disponibles (Baigun & Quiros, 1985; Fabiano *et al.*, 1992; Fabiano *et al.*, 2011). En este sentido, se considera que el estuario del Río de la Plata ha sido utilizado por *C. carpio* como corredor que le permitió dispersarse y colonizar nuevos ambientes (Candia, 1991; Colautti, 1997; Fabiano *et al.*, 2011). Además, su cultivo en la década de 1960 en Brasil y

posteriores escapes permitieron la invasión en ambientes naturales hasta Uruguay (Amestoy et al., 1998).

En la actualidad la especie se distribuye en casi toda la cuenca del Plata, incluyendo el estuario del Río de la Plata (Colautti, 1997; Fabiano et al., 2011; Maiztegui, 2015; Zarucki et al, 2020) y la cuenca del Río Santa Lucía (Teixeira de Mello et al., 2011), como también en la cuenca del Río Uruguay y del Río Negro (Ares et al., 1991; Nión et al., 2016; Zarucki et al, 2020). En el Área Protegida con Recursos Manejados Humedales de Santa Lucía, es particularmente abundante (Amestoy et al., 1998). También se encuentra en los afluentes del Océano Atlántico como la Laguna de Rocha (Santana & Fabiano, 1999; Fabiano et al., 2011; Zarucki et al, 2020). Al respecto, la introducción de *C. carpio* mediante los programas de acuicultura del Instituto Nacional de Pesca (INAPE) en 1998 en Paso Real (Rocha), permitieron el incremento de la dispersión de esta especie exótica invasora en la cuenca Atlántica, donde fueron reportados individuos de 40 cm de largo total en la Laguna de Castillos en 1993 (Fabiano et al., 2011). *C. carpio* es un pez invasor que estaría perjudicando el ecosistema nativo de varias cuencas de Uruguay (Ares et al., 1991; Fabiano et al., 2011, Zarucki et al. 2020).

C. carpio es una EEI presente en los ecosistemas acuáticos de Uruguay, con potenciales efectos nocivos sobre la biodiversidad nativa. A pesar de ser una especie que genera efectos ecológicos adversos, resulta ser escaso el conocimiento actual sobre e el impacto de esta especie invasora en los ambientes naturales de las cuencas de nuestro país (Muniz et al., 2005; Brugnoli et al., 2006; Brugnoli et al., 2007). El conocimiento sobre las características biológicas y hábitos alimenticios de *C. carpio* es fundamental para conocer el impacto generado sobre la comunidad nativa, pudiendo construir los cimientos que permitirán abordar un futuro plan de manejo de *C. carpio* en el Área Protegida con Recursos Manejados Humedales de Santa Lucía. Es fundamental para intentar mitigar su población y preservar la diversidad biológica nativa mediante programas de conservación.

Las especies de peces nativos que son omnívoras y posiblemente compiten con la carpa, podrían estar afectadas por esta especie exótica por consumir ítems similares. Varias de estas especies de peces están catalogadas como especies prioritarias para la conservación por el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) como, por ejemplo, el bagre amarillo *Pimelodus maculatus*, el bagre trompudo *Iheringichthys labrosus*, el sábalo *Prochilodus lineatus* y la boga *Megaleporinus obtusidens* (SNAP, 2005; Loureiro et al., 2013).

Los humedales son utilizados por peces autóctonos como zonas de desove y crecimiento de las crías (Parkos et al., 2003; Maiztegui, 2015), y al igual que *C. carpio*, algunas especies desovan en aguas poco profundas y con bastante vegetación tales como juncos y/o macrófitas sumergidas, en donde los alevines recién eclosionados pueden refugiarse (Balon, 1990; Taylor et al., 2012; Maiztegui, 2015).

Resulta evidente que esta especie podría estar compitiendo por los recursos alimenticios de las especies nativas, por lo que es necesario conocer su dieta en el área en cada época del año y poder explorar sus interacciones con los peces nativos omnívoros y con los invertebrados bentónicos. El análisis del contenido estomacal aporta información importante de lo consumido por cada pez en cada estación del año. Proporciona datos relevantes sobre la dieta preferente, lo que determina la amplitud de nicho, la posición trófica y el solapamiento de nicho con especies nativas (Hyslop, 1980). Esto permite evaluar posibles interacciones entre las poblaciones de carpa y las poblaciones de peces y de invertebrados acuáticos nativos (Hyslop, 1980), al comparar con los resultados de trabajos anteriores.

HIPÓTESIS

El hábito alimenticio de *C. carpio* en la cuenca del Río Santa Lucía es en todo el año omnívoro y generalista, por consumir ítems pertenecientes a más de un nivel trófico. Genera efectos adversos directos sobre la comunidad bentónica al depredar los invertebrados, e indirectos sobre los peces nativos por competencia.

La predicción es que la dieta de *C. carpio* va a estar compuesta por una importante variedad de ítems alimenticios correspondientes a diferentes niveles tróficos.

OBJETIVO GENERAL

El objetivo principal es caracterizar la dieta y el nicho trófico de *Cyprinus carpio* en el Área Protegida con Recursos Manejados Humedales de Santa Lucía mediante análisis de contenidos del tracto digestivo.

OBJETIVOS ESPECÍFICOS

1. Identificar la dieta de *C. carpio* al nivel más específico posible.
2. Caracterizar la posición trófica de esta especie de acuerdo con su dieta.
3. Determinar si hay diferencias en la dieta entre las estaciones del año.
4. Determinar para la cuenca del Río Santa Lucía los peces nativos descritos con similar dieta que *C. carpio* que podrían estar afectadas por la presencia de esta especie, mediante el uso de revisión bibliográfica.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El Área Protegida con Recursos Manejados Humedales de Santa Lucía (HDSL) pertenece al Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), se caracteriza por la presencia de ambientes naturales mayoritariamente no modificados gracias al plan de manejo y conservación del área y de su diversidad Biológica (Achkar et al., 2012). Se ubica dentro de la cuenca del Río Santa Lucía y abarca parte de la superficie de tres departamentos del Sur de Uruguay (Montevideo, San José y Canelones; Fig. 1). Acompaña el corredor natural del Río Santa Lucía desde su desembocadura y área de influencia en el estuario Río de la Plata, hasta la ciudad de Santa Lucía (SNAP, 2005; Fig. 1). La superficie del área es de 86.517 hectáreas y se distribuye en predios públicos y privados, de los cuales más de dos tercios del total pertenece a la plataforma continental y casi un tercio al estuario Río de la Plata. Las aguas del Río Santa Lucía desembocan en el estuario del Río de la Plata formando un sistema de humedales salino-costero muy importante, que conforman una heterogeneidad ambiental única en el país, generando un gradiente de salinidad a lo largo de la cuenca, siendo esencial para que prospere la gran biodiversidad presente en el área (SNAP, 2005). Los humedales se localizan en las planicies de inundación permanente o semipermanente, cumpliendo diversas funciones ambientales. Entre estas se destacan la regulación del régimen hídrico y de la erosión de la cuenca, la purificación del agua, el aporte de nutrientes, y es utilizado como zona de cría, refugio y alimentación de especies migratorias (Achkar et al., 2012). Varias especies marinas o estuarinas cumplen su ciclo reproductivo en la cuenca del Río Santa Lucía, muchas de las cuales son de gran interés para el sector pesquero (pesca artesanal y deportiva), tales como la corvina negra (*Pogonias cromis*) y la corvina rubia (*Micropogonias furnieri*) (Loureiro et al., 2013). Estos humedales presentan vegetación en abundancia como pajonales y juncales, los cuales son recolectados para la elaboración y ventas de esteras en el medio local (Achkar et al.,

2012). El área además presenta bosques ribereños, monte parque y pastizales, generando heterogeneidad ambiental y paisajes diversos en la zona. Dentro del área protegida se explotan recursos naturales que son el sustento de familias, como la tala de monte nativo, extracción de arena, caza y pesca (Achkar et al., 2012). Su relevancia no se limita a sus destacados valores ecológicos y económicos, sino que también constituye un área ideal para realizar actividades recreativas, sociales, deportivas, turísticas y científicas (Achkar et al., 2012).

Características físicas del área protegida HDSL

Las unidades de paisaje continental presentes en el área son Colinas y Lomadas en la zona Sur y Sureste, con Lomadas en el Este, Noreste y Noroeste, mientras que predominan las Llanuras y Planicies Fluviales en las riberas del Río Santa Lucía y en la zona Suroeste del área (Achkar et al., 2012; Fig. 1 A). Las unidades de paisaje corresponden a Llanuras y Planicies Fluviales, mientras que las geformas fueron originadas a partir del depósito reciente de sedimentos, acumulando arena en la zona de la desembocadura como también generando lomadas y planicies fluviales sobre sedimentos limo-arcillosos (Achkar et al., 2012). Los HDSL presentan llanuras muy bajas y depresiones con suelos cuya fertilidad es variable, permeabilidad muy lenta, drenaje pobre y riesgo nulo de sequía, propicio para que prosperen los humedales y las comunidades hidrófilas (Achkar et al., 2012). Los humedales corresponden a uno de los cuarenta ambientes presentes en la cuenca del Río Santa Lucía, abarcando un 1.1 % de la superficie total (Achkar et al., 2012).

Actividades humanas y degradación ambiental en los HDSL

La cuenca del Río Santa Lucía compone uno de los recursos hídricos más importantes, abasteciendo de agua potable al 60% de la población de Uruguay, realizando extracciones superficiales de los ríos y subterráneas del Acuífero Raigón (Achkar et al., 2012). El 32% de la población rural nacional se concentra en la cuenca, realizando actividades mineras, forestales,

hortícolas, frutícolas, vitivinícolas, acuicultura de especies nativas y exóticas, como también producción avícola, ganadera y lechera. Estas actividades utilizan agua proveniente de la cuenca, siendo necesario que exista tecnología para el tratamiento de las aguas vertidas que algunos productores aún no poseen, de manera tal que minimice el aporte de nutrientes en el ecosistema acuático (Achkar et al., 2012; Aubriot et al., 2017). Los humedales son uno de los ecosistemas más degradados en la cuenca, a causas de la tala indiscriminada de monte nativo cuya leña se utiliza como fuente de energía térmica en hogares e industrias, y por la actividad forestal que sustituye los ecosistemas nativos. Además, se han degradado por la industrialización y urbanización acelerada, por la falta de saneamiento adecuado, ausencia de tratamiento de vertido de efluentes de producciones lecheras, y aumento de la cantidad de residuos (Achkar et al., 2012). Las actividades mencionadas generan modificaciones ambientales como la alteración del ciclo hidrológico y degradación ambiental de la cuenca, afectando a las especies nativas (Achkar et al., 2012).

Especies prioritarias para la conservación

El Área Protegida con Recursos Manejados Humedales de Santa Lucía presenta una gran diversidad biológica. Actualmente, varias especies de peces y moluscos presentes en el área se consideraron como prioritarias para la conservación por el SNAP mientras que algunas de estas se catalogaron como especies amenazadas (Loureiro et al., 2013; Clavijo & Scarabino, 2013). Entre las especies prioritarias presentes en los HDSL se destacan peces como la Corvina rubia, Corvina negra Boga, el Sábalo, y varias especies de Mojarra, Cabeza Amarga, Dientudos, Castañetas, Tarariras, Viejas de Agua y Bagres (Loureiro et al., 2013) y moluscos gasterópodos y bivalvos (Clavijo & Scarabino, 2013). El cangrejo del fango *N. granulata* es endémico del Atlántico Sudoccidental con poblaciones presentes en las costas sur de Brasil y noreste de Argentina, y en aguas costeras de Uruguay incluyendo el área protegida HDSL (Zolessi & Phillippi 1995; Melo, 1996; Merentiel, 2014).

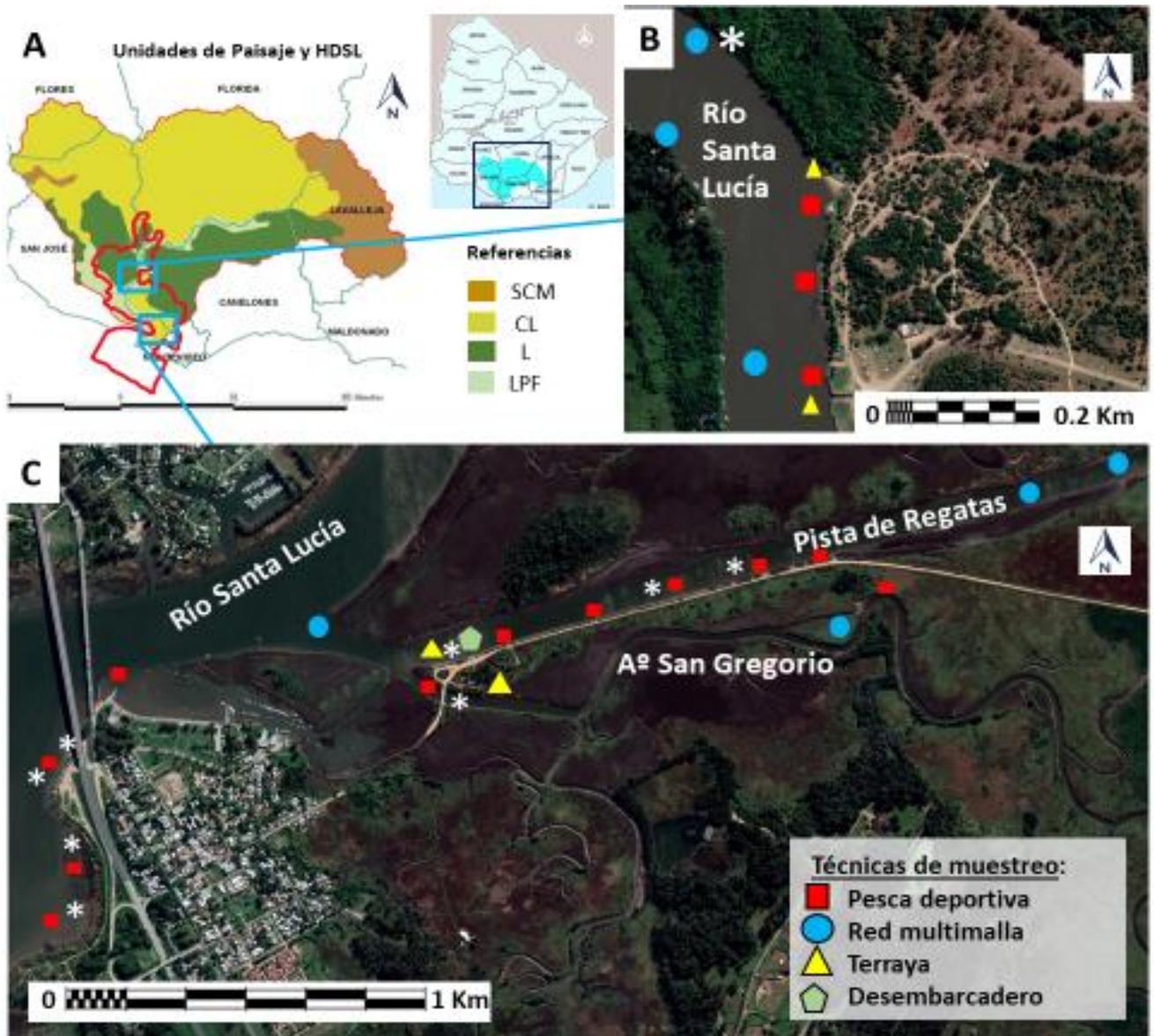


Figura 1. Cuenca del Río Santa Lucía donde fueron realizadas las salidas de campo mediante diferentes técnicas de muestreo, donde se muestra en A: Ubicación de la cuenca del Río Santa Lucía dentro de Uruguay mostrando las Unidades de Paisaje que la compone (modificado de Achkar et al., 2012), e indicando la delimitación del Área Protegida HDSL; B: Parador Tajés, C: Santiago Vázquez. En B y C se detallan las zonas de muestreo en cada localidad con las técnicas de captura utilizadas. La pesca artesanal fue realizada en las aguas costeras de la localidad de Kiyú, mientras que el desembarque fue efectuado aguas abajo de la Pista de Regatas. Se detalla con asterisco blanco en B y C los puntos donde se colectaron ejemplares de *C. carpio*, realizando el anestesiado, disección y conservación de las vísceras, y registrando datos como el largo, peso, fecha y hora.

Colecta de muestras y procesamiento en el campo

Los muestreos se realizaron dentro del área protegida HDSL en dos localidades contiguas a la ribera del Río Santa Lucía: Santiago Vázquez, Montevideo (-34.7862° s, -56.3528°

w) ubicada próxima a la desembocadura en la zona sur (Fig. 1 B) y Parador General Máximo Tajés, Canelones (-34.6061°s, -56.4761°w) en la zona central (Fig. 1 C). El Parador Tajés se compone principalmente de monte ribereño y con algunas zonas de pajonales y juncales, mientras que en Santiago Vázquez presenta principalmente juncales y pajonales con algunas zonas de monte ribereño (Achkar et al., 2012; ver Anexos I y II). La fluctuación de las variables físico-químicas de las aguas son más amplias en Santiago Vázquez por estar próximas a la desembocadura del estuario del Río de la Plata. Ambas localidades presentan buena accesibilidad hasta las respectivas zonas ribereñas que permitió el fácil acceso con el vehículo y bote de Facultad de Ciencias, como también el acceso a los pescadores deportivos.

Se realizaron tres muestreos en el transcurso del año 2018: en otoño (5 y 6 de Mayo), primavera (1 y 2 de Octubre) y verano (27 y 28 de Diciembre) en las dos localidades. En cada una se colocaron de manera perpendicular a la costa tres redes multimalla (tamaños entre nudos de 20mm, 30mm, 50mm, 70mm, 80mm, 100mm y 140mm) de 35 metros de largo y 2,0 metros de alto, aproximadamente una hora y media antes del atardecer (5 pm) y se retiraron una hora después del atardecer (7:30 pm) para maximizar la captura de individuos. Los peces capturados fueron identificados utilizando la guía de peces del Uruguay (Teixeira de Mello et al., 2011) en el campo. Se sacrificaron utilizando una sobredosis anestésica de aceite de clavo de olor (Eugenol, $C_{10}H_{12}O_2$) y se relevó información de cada ejemplar mediante fotografías, registro de fecha y hora de captura, identificación de sexo, longitud estándar (L_{STD}) y longitud total (L_T) mediante un ictiómetro, y peso corporal total (W_T) con una balanza (40000 ± 10.0 g). A cada individuo se le extrajo el tubo digestivo entero al abrir cada ejemplar desde la parte ventral y realizando un corte alrededor de la papila urogenital y otro al comienzo del esófago, utilizando bisturí y tijeras de disección *in situ*, y luego se conservaron los tractos en frascos con formol al 10% con la respectiva etiqueta para identificar los datos recabados. Se ingresaron dos ejemplares de *C. carpio* en la Colección de Vertebrados de la Facultad de Ciencias conservados en formol al 10%, correspondientes a una hembra de *C. carpio* capturada en

otoño de 2018 con red de enmalle en Parador Tajés (Lote testigo: ZVCP 15054) y un macho capturado por pescadores deportivos en verano de 2019 en Santiago Vázquez (Lote testigo: ZVCP 15055).

Además, se realizaron 33 salidas totales (6 en otoño, 5 en invierno, 12 en primavera y 10 en verano) entre Parador Tajés (en dos zonas: playa y desembarcadero) y Santiago Vázquez (en tres zonas: La Barra, Pista de Regatas y Arroyo San Gregorio) entre el año 2018 y 2019. Se procedió a interactuar con pescadores deportivos (técnica: caña con reel) de ambas localidades y con pescadores artesanales (técnica: red multimalla) de Santiago Vázquez (ver Anexo II). En ambos casos se les solicitó la posibilidad de anestésiarlos y realizarles mediciones de largo (mm) y peso (g) a los individuos capturados, y extraerles las vísceras con tijera y bisturí de disección, devolviéndoles cada ejemplar eviscerado (ver Anexos II, III y IV). Adicionalmente, hubo una muy buena interacción con los pescadores deportivos, intercambiando conocimientos y se procedió a registrar sus observaciones, experiencias y comentarios sobre los momentos de pesca de *C. carpio* en ambas localidades, y las características hidrológicas y meteorológicas propicias para su captura, su comportamiento y alimentación, e incluso sobre el comportamiento de otras especies (ver Anexo II).

Análisis de laboratorio

En el Laboratorio de Zoología de Vertebrados, se identificó el sexo, se extrajo el contenido de cada tracto y se realizó el análisis de la dieta de todo el tracto de cada ejemplar (ver Anexos V, VI y VIII). El volumen de cada ítem en cada tracto fue calculado utilizando una placa de Petri con una cuadrícula milimétrica en la base, separando en grupos, y midiendo el volumen (en mm) de cada ítem en base a la altura que ocupaba y asimilándola a un cubo o prisma de base rectangular (Larimore, 1957; Hellowell & Abel, 1971; Yorojo et al., 2017). El volumen total de cada ítem ingerido por *C. carpio* se calculó en relación con el volumen total de contenidos de los tractos (Hunt & Jones, 1972). El Detrito corresponde a materia orgánica

muerta de origen animal y vegetal tales como fragmentos de vegetales, semillas y materia orgánica en descomposición. A cada ítem se le calculó el volumen que representó dentro de cada tracto mediante regla de tres simple.

Los ítems se observaron con lupa binocular (aumento 50X), se fotografiaron con una cámara conectada a la lupa y ésta a una computadora, y se identificaron al menor nivel taxonómico posible, a partir de bibliografía (Brugnoli et al., 2005; Brugnoli et al., 2006; Scarabino et al., 2006; Schiariti et al., 2006; Brugnoli et al., 2007; Canepuccia et al., 2007; Domínguez & Fernández, 2009; Flowers & De la Rosa, 2010) y se corroboró la identificación mediante consulta con expertos de Facultad de Ciencias (Cristhian Clavijo, Iván González-Bergonzoni y Diego Lercari).

Análisis de Datos

Repleción Relativa (RR)

La repleción relativa (RR) de cada tracto digestivo se calculó con la fórmula:

$$RR = \frac{V_c \times 100}{W_T} ,$$

donde V_c es el volumen del contenido de cada tracto y W_T es el peso total del ejemplar (Larimore, 1957; Hellawell & Abel, 1971; Yorojo et al., 2017). A los tractos digestivos con diferentes grados de repleción se les asignó un valor entre cero y tres (Hyslop, 1980; Maiztegui, 2015), siendo cero correspondiente a tractos vacíos y tres a tractos con repleción elevada. Las diferencias entre los grados de repleción entre los individuos, representa variación anual del alimento disponible o actividad de forrajeo de la especie (Man & Hodgkinss, 1977; Maiztegui, 2015). En este aspecto, y se comparó el promedio de la RR entre épocas del año y entre sexos.

Volumen relativo V_r

El volumen relativo V_r de cada ítem se calculó como la sumatoria del volumen total de cada ítem V_i presente en los tractos de *C. carpio* dividido entre la sumatoria del volumen total V_{tot} de contenidos de todos los tractos y multiplicado por 100:

$$V_r = \left(\frac{\sum V_i}{\sum V_{tot}} \right) \times 100,$$

A partir del V_r se calculó la abundancia porcentual de cada ítem dentro de todos los tractos (Hunt & Jones, 1972; Colautti & Remes Lenicov, 2001).

Estructura trófica-Dieta

Frecuencia de Ocurrencia (FO)

El espectro trófico y la aparición de los ítems en la composición dietaria se determinó mediante el cálculo de la Frecuencia de Ocurrencia (FO) (Hyslop, 1980, Colautti & Remes Lenicov, 2001):

$$FO = (N^{\circ} \text{ de contenidos con cierto ítem} / N^{\circ} \text{ total de contenidos}) \times 100.$$

Este indica los ítems de mayor preferencia que componen la dieta de *C. carpio* y el hábito alimenticio.

Estrategia alimenticia e importancia de presas ingeridas por *C. carpio*

Se determinó la estrategia alimenticia de la carpa con datos de la FO de cada ítem alimenticio y calculando la Abundancia relativa de las presas (P_i) con la fórmula:

$$P_i = \left(\frac{\sum S_i}{\sum S_{ti}} \right) \times 100$$

donde S_i es el volumen relativo de la presa i , y S_{ti} es el volumen total de cada estómago con presencia de ese ítem i (Amundsen et al., 1996). El “análisis de Amundsen” permite evaluar la

estrategia alimenticia de la población y las diferencias fenotípicas de selección de la dieta entre individuos, permitiendo predecir el forrajeo óptimo, la competencia y la amplitud de nicho (Amundsen et al., 1996). La importancia de los ítems ingeridos se visualiza en el gráfico de Amundsen, aumentando desde el vértice inferior izquierdo hacia el superior derecho, siendo el mismo no lineal. Los ítems con mayor porcentaje de P_i se ubican en la parte superior del gráfico indicando cierto grado de especialización hacia esos ítems, mientras que las presas situadas próximas al eje horizontal son las ingeridas ocasionalmente e indican estrategia alimenticia generalista de la presa (Amundsen et al., 1996). Las presas en el sector superior izquierdo del gráfico representan la especialización individual, y las del sector superior derecho representan la especialización de la población. En este sentido, si ocurre que la ausencia de ítems en el sector superior derecho sumado a que todos los ítems ingeridos se ubican por debajo o sobre la diagonal (desde el vértice superior izquierdo al inferior derecho), entonces el resultado sería que la población presenta nicho trófico amplio (Amundsen et al., 1996). Las presas con alta abundancia específica y baja FO, sobre el vértice superior izquierdo, serían las consumidas por algunos individuos especializados, mientras que las presas con una abundancia específica baja y una FO alta, sobre el vértice inferior derecho, las consumidas ocasionalmente por la mayoría de los individuos (Amundsen et al., 1996).

Posición Trófica (PT)

La posición trófica de un organismo indica el lugar que ocupa dentro de la red trófica (Vander Zander & Rasmussen, 1999). Se determinó la PT de *C. carpio* en base a la PT de cada ítem alimenticio (Boltovskoy et al., 1995; Brugnoli et al., 2005; Brugnoli et al., 2006; Schiariti et al., 2006; Sylvester, 2006; Brugnoli et al., 2007; Canepuccia et al., 2007; Flowers & De la Rosa, 2010). En concordancia con cada ítem presente en la dieta de la carpa, se le asignó el valor uno (1) a los productores primarios, dos (2) a los consumidores primarios y tres (3) a los consumidores secundarios (Tabla 2; Cohen et al., 2003). Al promedio de la sumatoria de las

posiciones tróficas de los ítems se le suma uno, obteniendo la posición trófica de *C. carpio* (Cohen et al., 2003; Beckerman et al., 2006).

Estimación del solapamiento de nicho con peces nativos

En base a revisión bibliográfica y del catálogo de peces del Uruguay (Teixeira de Mello et al., 2011; Tesitore, 2018; Pais, 2019), se estimó y discutió sobre el potencial solapamiento de nicho de *C. carpio* con peces omnívoros nativos que se distribuyen en la Cuenca del Río Santa Lucía. Las especies nativas se seleccionaron en base a la coincidencia con los ítems o grupos de ítems ingeridos entre estos y la carpa indicando que podría existir cierto grado de competencia. Además, se consideraron únicamente las especies que frecuentan los ríos, descartando las especies omnívoras-detritívoras que habitan únicamente en arroyos (p. ej. *Pimelodella australis*), utilizando también bibliografía (Teixeira de Mello et al., 2011). El índice de solapamiento de nicho abarca valores entre 0 y 1 (bajo < 0.3; medio: 0.3-0.6; alto: 0.6-0.75; muy alto > 0.75) (Schoener, 1970; Zaret & Rand, 1971), y se calcula entre especies cuyos individuos deben corresponder a la misma zona y fecha de captura (Thompson et al., 2007). Por consiguiente, no se pudo calcular dicho índice utilizando otros trabajos porque las especies analizadas correspondieron a otras cuencas y fechas de muestreo (Teixeira de Mello et al., 2011; Tesitore, 2018; Pais, 2019).

RESULTADOS

Descripción de ejemplares capturados

Se colectaron un total de 32 individuos identificados como *Cyprinus carpio*, de los cuales 30 fueron capturados por pescadores deportivos con caña y 1 por los pescadores artesanales con red de enmalle en Santiago Vázquez (ver Anexo II), mientras que el restante con red de enmalle en Parador Tajés con equipos de pesca de Facultad de Ciencias (Tabla 1). La mayor cantidad de individuos fueron capturados en primavera (18 ind.) y verano (12 ind.), donde se identificaron el mayor número de ítems alimenticios (Fig. 2). Sin embargo, se colectó una única carpa en otoño y otra en invierno (Tabla 1). Se registraron 30 individuos con contenido estomacal (ver Anexo VIII) mientras que dos tractos digestivos se encontraron totalmente vacíos correspondientes a la primavera de 2018 (se analizaron los 16 tractos de esta época que contenían ítems). Estos últimos fueron capturados por un único grupo de pescadores deportivos junto con otros seis ejemplares que sí presentaban contenido en el tracto digestivo, correspondientes al mismo día de colecta (ver Anexo II). Los horarios de captura de *C. carpio* correspondieron a la mañana, tarde y noche (entre las 8 am y las 8 pm) en Santiago Vázquez, mientras que la de otoño en la noche (7:30 pm aprox.) en Parador Tajés.

Las tallas y pesos fueron variables entre las 18 hembras y los 14 machos de *C. carpio*, siendo el mayor registro correspondiente a una hembra capturada en verano con 640 ± 1 milímetros (mm) de L_{ST} y 6400 ± 10 gramos (g) de W_T , mientras que el menor fue medurado en un macho en primavera con 370 mm de L_{ST} y 1160 g de W_T . El promedio de L_{ST} , L_T y W_T de primavera fueron mayores a los de verano, con dos ejemplares en su primera madurez sexual en primavera y uno en verano; mientras que el ejemplar de otoño y el de invierno eran hembras adultas de poco más de dos años de edad, con L_{ST} de 550 ± 1 mm y 570 ± 1 mm, y W_T de 4560 ± 10 g y 5100 ± 10 g, respectivamente (Tabla 1). Cabe destacar que el ejemplar capturado en otoño presentaba ovocitos maduros cuya masa fue de 446 gramos.

Tabla 1. Número de ejemplares capturados en cada Localidad, indicando época del año, técnica de pesca, número de individuos de cada sexo y el promedio de Longitud estándar (L_{ST}), de Longitud total (L_T) y de Peso total (W_T).

Localidad	Nº Ind.	Época del año	Técnica de pesca	Ind./Sexo (♀,♂)	L_{ST} (mm)	L_T (mm)	W_T (g)
Parador Tajés	1	Otoño	Red multimalla	(1 , 0)	550 ± 1	660 ± 1	4560 ± 10
Santiago Vázquez	1	Invierno	Pesca artesanal	(1 , 0)	570 ± 1	680 ± 1	5100 ± 10
	18	Primavera	Pesca deportiva	(9 , 9)	513 ± 15	622 ± 16	3322 ± 288
	12	Verano	Pesca deportiva	(7 , 5)	498 ± 21	608 ± 22	2976 ± 400
Totales	32			(18 , 14)	533 ± 12	643 ± 12	3990 ± 220

Estructura trófica-Dieta

Dieta de *C. carpio*

La dieta de *C. carpio* estuvo compuesta por 16 ítems. En el caso del volumen relativo, el Detrito fue el recurso principal consumido por la carpa ocupando un 40.2%, que incluyó fragmentos vegetales, semillas y materia orgánica particulada (Fig. 2 y Tabla 2). Los macroinvertebrados bentónicos consumidos fueron artrópodos de agua dulce como crustáceos del orden Ostracoda (19.25 %), el balano *Chthamalus sp.* (3.2 %), el camarón *Neomysis americana* (0.00004 %) y el cangrejo *Neohelice granulata* (1.5 %); insectos del orden Diptera: Chironomidae (0.7 %) y Tabanidae (0.003%), del orden Ephemeroptera: Ephemeridae (0.001 %), del Orden Trichoptera (0.0002 %), y alas de insecto (0.001 %) (Fig. 2 y Tabla 2); el molusco Gasterópodo *Heleobia australis* (2.6 %); y los bivalvos *Erodona mactroides* (18.9 %), *Limnoperna fortunei* (11.7 %) y *Corbicula fluminea* (0.03 %) (Fig. 2; Tabla 2; ver Anexo VI y VII). Otro ítem identificado fue plástico (0.006 %) (Fig. 2 y Tabla 2). En el momento del análisis del contenido del tracto se registró la presencia de grava (1.9 %) de tamaño variable (entre 0.25 y 8 mm de largo), observando que algunas estaban adherida al viso del mejillón dorado, como también fragmentos de *E. mactroides* unidas a *L. fortunei* de la misma manera. La presencia de Chironomidae, Ostracoda y *H. australis* estuvo generalmente asociada al Detrito. Todos los moluscos (*L. fortunei*, *C. fluminea*, *E. mactroides* y *H. australis*) se observaron enteros o fragmentados (ver Anexos VI y VII). Además, algunos individuos de *Chthamalus sp.* se visualizaron adheridos a fragmentos de *E. mactroides* y a *L. fortunei*. En todas las épocas del

año *C. carpio* consumió Detrito, *L. fortunei*, *N. granulata*, *H. australis*, Chironomidae y *E. mactroides*. Algunos individuos presentaron dentro del tracto proporciones elevadas de un determinado ítem, siendo en algunos casos superior al 60.0 % como Ostracoda, Detrito y *H. australis*, e incluso representando más del 80.0 % como *L. fortunei*, *E. mactroides* y *N. granulata* (ver Anexo VII).

Tabla 2. Volumen relativo de los ítems consumidos por *C. carpio* y la posición trófica que ocupan, ordenados con valores decrecientes (* no posee posición trófica, aunque se incluye como ítem ingerido).

Ítems ingeridos	Volumen relativo (%)	Posición trófica
Detrito	40.2197	1
Ostracoda	19.248	2
<i>Erodona mactroides</i>	18.92	2
<i>Limnoperna fortunei</i>	11.74	2
<i>Chthamalus sp.</i>	3.19	2
<i>Heleobia australis</i>	2.565	2
Grava	1.9	*
<i>Neohelice granulata</i>	1.458	3
Familia Chironomidae	0.717	2
<i>Corbicula fluminea</i>	0.03	2
Plástico	0.0062	*
Familia Tabanidae	0.0033	2
Familia Ephemeridae	0.00136	2
Alas de insectos	0.0012	2
Orden Trichoptera	0.0002	2
<i>Neomysis americana</i>	0.00004	2

Posición Trófica (PT)

Los ítems consumidos por la carpa se ubican en las posiciones tróficas 1 (Detrito), 2 (Moluscos, Crustáceos, Insectos) y 3 (parásitos y *N. granulata*) (Tabla 2), siendo el resultado promedio de la sumatoria de las posiciones tróficas ($\sum_{prom} = 2$), que al sumarle uno, se obtuvo que la posición trófica de *C. carpio* es 3.

Índice de Repleción (IR)

La repleción de los tractos digestivos fue variable, la cual resultó en un valor promedio bajo en las hembras capturadas en otoño e invierno, como también lo fue el promedio de la

repleción de las 7 hembras y 5 machos capturados verano (Tabla 3). En cambio, el promedio la repleción de tractos de los machos capturados en primavera fue media, mientras que fue bajo en las hembras, siendo nula en 2 de las 18 carpas de esa época (Tabla 3). Los índices de repleción de *C. carpio* también fue variable dentro de la misma estación y sexos (Tabla 3).

Tabla 3. Índice de repleción promedio de ejemplares de *C. carpio* capturados en las diferentes épocas y separando por sexos. Se detallan los promedios de IR, mostrando la cantidad de individuos con diferentes valores de IR, donde Nº ind. por IR = (nulo, bajo, medio, alto).

Sexo / Estación	Otoño	Invierno	Primavera	Verano
IR Hembras (prom.)	1	1	1	1
Nº ind. por IR	(0,1,0,0)	(0,1,0,0)	(1,5,2,1)	(0,5,1,1)
IR Machos (prom.)	0	0	2	1
Nº ind. por IR	0	0	(1,3,3,2)	(0,4,1,1)

Frecuencia de Ocurrencia

La FO determinó que la mayor ocurrencia alimenticia en la dieta de la carpa fue el Detrito, encontrándose en el 100 % de los tractos digestivos; *E. mactroides* en un 70.0 %; Ostracoda en un 66.7 %; en el 53.3 % de los tractos se encontró Chironomidae y *H. australis*, mientras que entre un 47.0 y un 10.0 % con ocurrencia de Grava, *N. granulata*, Plástico, *L. fortunei*, *Chthamalus sp.* y Tabanidae (Fig. 2). Los ítems con ocurrencia menor al 7.0 % incluyen a Alas de insectos, Epheméridae, *N. americana*, Trichoptera y *C. fluminea* (Fig. 2).

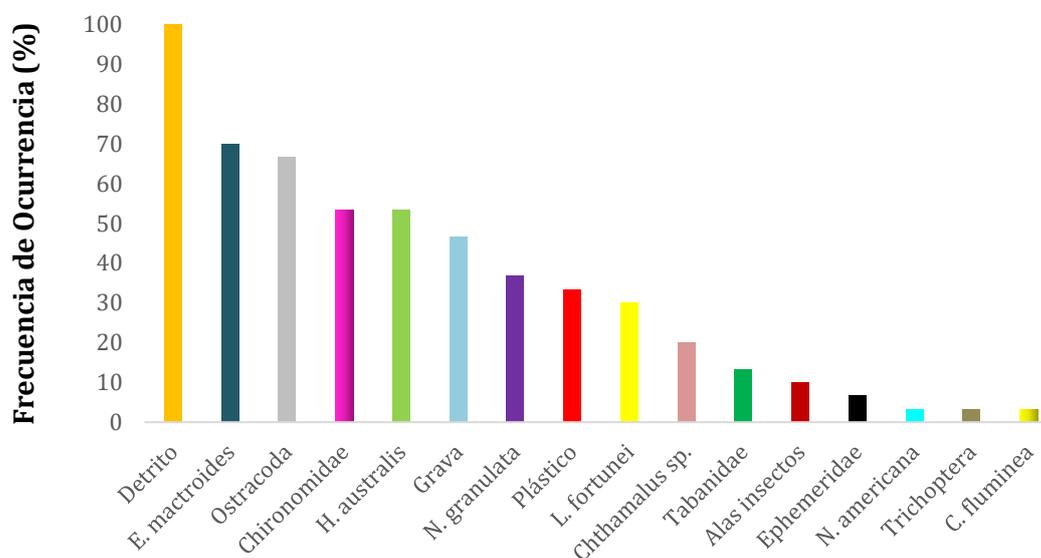


Figura 2. Frecuencia de ocurrencia de los diferentes ítems ingeridos por *C. carpio*.

Estrategia alimenticia de *C. carpio*

En el análisis del gráfico de Amundsen et al. (1996), todos los ítems ingeridos por *C. carpio* presentaron una abundancia específica de la presa menor al 50 % y se ubicaron por debajo o sobre la línea diagonal que recorre el gráfico desde el vértice superior izquierdo al inferior derecho, a excepción del Detrito (Fig. 3). Este último presentó una FO del 100 % y abundancia específica de la presa (P_i) intermedia siendo el ítem más dominante, seguido por macroinvertebrados como Ostracoda y *E. mactroides* (ver Anexo VI). Los ítems ubicados en el margen inferior derecho del gráfico fueron ingeridos por más de la mitad de los individuos presentando una FO alta y con una abundancia específica baja, siendo el caso de Chironomidae y *H. australis* (Fig. 3). Los secundarios fueron Chironomidae, Grava y *N. granulata* mientras que los ocasionales o “raros” fueron Plástico, *N. americana*, Trichoptera, Ephemeraeidae, Alas de insectos, Tabanidae y *C. fluminea* presentando baja Abundancia específica y baja FO (Fig. 3). Algunos individuos consumieron *L. fortunei* en grandes cantidades con FO baja y $P_i = 44.7$ %, mientras otros individuos ingirieron *Chthamalus sp.* con $P_i = 15.3$ % (Fig. 3; ver Anexo VIII).

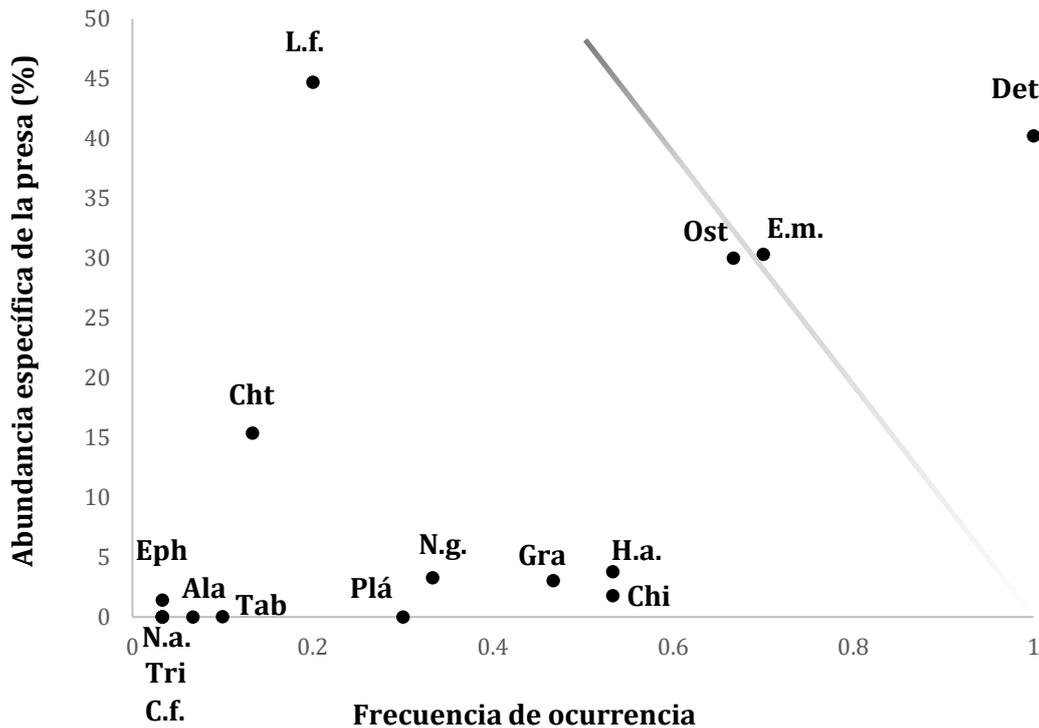


Figura 3. Diagrama de estrategia alimenticia de *C. carpio* (Amundsen et al., 1996), donde se muestra la Abundancia específica de la presa (%) en función de la FO de cada uno presente en la dieta. Donde L.f: *L. fortunei*; Ost: Ostracoda; E.m: *E. mactroides*; Det: Detrito; Cht: *Chthamalus sp.*; Chi: Chironomidae; H.a: *H. australis*; Gra: Grava; N.g: *N. granulata*; Plá: Plástico; Eph: Epheméridae; Tri: Trichoptera; C.f: *C. fluminea*; N.a: *N. americana*; Ala: Alas de insecto; Tab: Tabanidae.

Estrategia alimenticia entre estaciones

Los ejemplares de *C. carpio* capturados en primavera consumieron 14 ítems en total, donde todos presentaron una abundancia específica menor al 50 % (Fig. 4 A). Además. La mayoría de los ítems se ubicaron por debajo o sobre la línea diagonal en ambas estaciones (Figs. 4 A y 5 A). Los ítems con mayor dominancia fueron *E. mactroides* y Ostracoda con FO y *Pi* intermedia, como también el Detrito con una FO del 100 % y *Pi* intermedia (Fig. 4 A). En dos individuos se identificó *L. fortunei* en proporción elevada con *Pi* de valor medio. Los ítems secundarios fueron *H. australis* y Chironomidae con una FO media, mientras que el resto se consideran ocasionales o “raros” (Fig. 4 A). En verano, *C. carpio* ingirió 10 ítems, donde el dominante fue el Detrito presentando una FO = 100 % y *Pi* = 65 %, mientras que los secundarios fueron *E. mactroides*, Ostracoda y Chironomidae (Fig. 4 B). Un único individuo de

C. carpio consumió *Chthamalus sp.* presentando un P_i medio (47.5 %) y también ingirió *L. fortunei* con un P_i del 21.8 % (Fig. 4 B). El resto de los ítems fueron ingeridos ocasionalmente con una FO menor al 50.0 % y una P_i muy baja (Fig. 4 B).

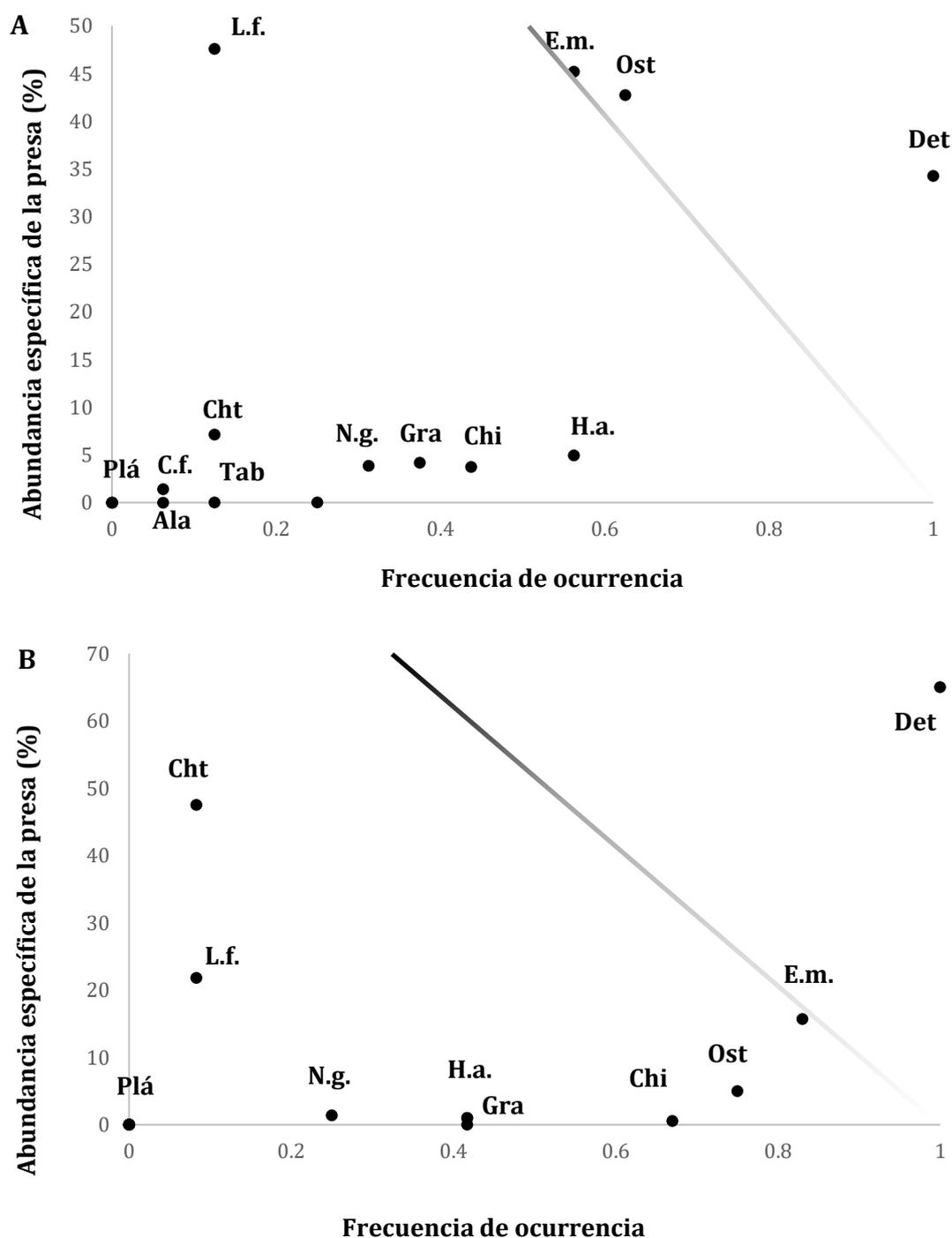


Figura 4. Diagrama de estrategia alimenticia (Amundsen et al., 1996), siendo A: de ejemplares de *C. carpio* capturados en primavera, y B: la estrategia alimenticia de los ejemplares capturados en verano. L.f: *L. fortunei*; Ost: Ostracoda; E.m.: *E. mactroides*; Det: Detrito; Cht: *Chthamalus sp.*; Chi: Chironomidae; H.a.: *H. australis*; Gra: Grava; N.g.: *N. granulata*; Pla: Plástico; Eph: Ephemeraeidae; Tri: Trichoptera; C.f.: *C. fluminea*; N.a.: *N. americana*; Ala: Alas de insecto; Tab: Tabanidae.

Solapamiento de nicho con peces nativos

De acuerdo con la revisión bibliográfica, los peces nativos omnívoros o detritívoros con similar preferencia de dieta que *C. carpio* presentes en la cuenca del Río Santa Lucía fueron 20 especies (Tabla 4). La dieta de cada especie nativa y la preferencia de los ítems que se solaparían con los ingeridos por la carpa se detallan en la Tabla 4. Se destaca la similitud intermedia de preferencia de dieta entre *C. carpio* y *Pimelodus maculatus* (Bagre amarillo) (ver Anexo III), al observar los resultados de Tesitore (2018). El resto de las especies nativas también estarían compitiendo con la carpa por los recursos con un solapamiento de nicho intermedio al comparar con el resto de la bibliografía (Tabla 4; ver Anexo III).

Tabla 4. Dieta de los peces nativos presentes en la cuenca del Río Santa Lucía, mostrando los ítems que se solaparían con la preferencia alimenticia de *C. carpio*, según referencias bibliográficas.

Nombre científico	Nombre común	Dieta	Referencia	Ítems solapados con <i>C. carpio</i>
<i>Astyanax rutilus</i>	Mojarra	Omnívora	10; 12	Gasterópodos, invertebrados acuáticos, detrito
<i>Australoheros fascetus</i>	Castañeta	Omnívora	3	Insectos acuáticos y vegetales
<i>Bryconamericus iheringii</i>	Mojarra	Omnívora	10	Invertebrados acuáticos, detrito
<i>Cyphocharax voga</i>	Sabalito	Detritívora	10	Materia orgánica del sedimento
<i>Gymnogeophagus meridionalis</i>	Castañeta	Omnívora	10	Invertebrados
<i>Heterocheiroidon yatai</i>	Mojarra	Omnívora	7	Micro crustáceos, larvas de insectos, vegetales
<i>Hypostomus commersoni</i>	Vieja de agua	Detritívora	1	Detrito
<i>Iheringichthys labrosus</i>	Bagre trompudo	Omnívora	9; 12	<i>L. fortunei</i> , Gasterópodos, insectos, vegetales
<i>Loricariichthys anus</i>	Vieja de agua	Omnívora	13	Restos vegetales, <i>L. fortunei</i> , detrito, insectos
<i>Loricariichthys melanocheilus</i>	Vieja de agua	Detritívora	10; 13	Detrito, invertebrados, bivalvos
<i>Loricariichthys platymetopon</i>	Vieja de agua	Detritívora	13	Detrito, insectos acuáticos
<i>Megaleporinus obtusidens</i>	Boga	Omnívora	5; 12	Semillas, invertebrados, <i>L. fortunei</i>
<i>Micropogonias furnieri</i>	Corvina rubia	Omnívora	11	Crustáceos, moluscos, vegetal
<i>Pachyurus bonariensis</i>	Corvina de río	Omnívora	10; 12	Insectos acuáticos, vegetales, <i>L. fortunei</i>
<i>Pimelodus maculatus</i>	Bagre amarillo	Omnívora	6; 12	Insectos, cangrejos, vegetales, gasterópodos, <i>L. fortunei</i>
<i>Platanichthys platana</i>	Sardina	Omnívora	4	detritus, invertebrados acuáticos, bivalvos
<i>Pogonias cromis</i>	Corvina negra	Omnívora	8	Crustáceos, moluscos
<i>Prochilodus lineatus</i>	Sábalo	Detritívora	10	Materia orgánica del sedimento
<i>Rhamdia quelen</i>	Bagre negro	Omnívora	2	Caracoles, cangrejos y otros invertebrados
<i>Ricola macrops</i>	Vieja de agua de cola	Detritívora	5	Restos animales y vegetales, <i>L. fortunei</i>

1- Burgess (1989); 2- Winemiller (1989); 3- Yafe et al. (2002); 4- Aguiaro et al. (2003); 5- García & Protogino (2005); 6- Andrade & Braga (2005); 7- Hirano & A (2007); 8- Blasina et al. (2010); 9- Masdeu et al. (2011); 10- Teixeira de Mello et al. (2011); 11- Olsson et al. (2013); 12- Tesitore (2018); 13- Pais (2019).

Interacción con los pescadores deportivos

Los pescadores deportivos fueron la conexión principal para realizar el presente trabajo

(ver Anexo II), permitiendo obtener 30 ejemplares de *C. carpio*. La mayoría utilizó “masa” como carnada para capturarlas con caña con reel, donde algunos utilizaron plomada con un anzuelo en la línea, mientras que otros usaron varios anzuelos que sujetaban una única porción de “masa” de 100 gramos aproximadamente. La misma la prepararon en base a harina de trigo o de maíz, vainilla, boñato, y diferentes especias para atraer a los ejemplares por el fuerte aroma, porque comentaron que la especie utiliza el olfato para buscar y obtener el alimento.

Un grupo que capturó once ejemplares en un día de febrero de 2019 comentó que la especie incluso es muy activa tanto en el día como en la noche, ya que la habían capturado en plena oscuridad en otras instancias (familia Mattos-Mederos, comunicación personal). Otro grupo capturó ocho individuos en una mañana de primavera del 2018, mientras que otros pescadores también lo realizaron con éxito al mediodía y en la tarde. Un comentario interesante de la familia Mattos-Mederos fue acerca de la presencia de juveniles de *C. carpio*, las cuales lograron capturar en enero de 2018 en la Pista de Regatas, Santiago Vázquez, Montevideo.

Varios grupos de pescadores comentaron que los momentos propicios para la captura de la carpa era al mediodía principalmente en primavera y verano, siendo el momento en el cual la temperatura del agua es más elevada y, por consiguiente, los peces aumentan su actividad de alimentación (familia Mattos-Mederos y otros pescadores, comunicación personal). Además, indicaron que el viento Sur aumenta la concentración de salinidad del agua e influye en el comportamiento de *C. carpio* en Santiago Vázquez, desplazándose aguas arriba en búsqueda de aguas dulces.

Mencionaron también sobre alguna variable química del agua que le otorga un “sabor a aceitunas”, indicando que probablemente haya un cardumen de *C. carpio* que lo genere.

En cuanto a la alimentación, comentaron que “la carpa come de todo” al observar luego de

su captura la presencia de ciertos ítems que incluyeron barro, huevos de peces, cangrejos, renacuajos, semillas e incluso peces juveniles. En algunas instancias observaron ejemplares alimentándose de semillas que flotaban en la superficie del agua. Mencionaron también que es posible inferir sobre la presencia de *C. carpio* en arroyos donde los cangrejos (*N. granulata*) se ubican en las orillas, ya que detectan la presencia de la especie y salen del agua o se refugian en hoyos, debajo de rocas o entre los juncos porque la carpa de alimenta de ellos.

Un dato sobre el comportamiento de la especie mencionado por los pescadores deportivos fue sobre evitar lavarse las manos en el agua donde un individuo de *C. carpio* fue capturado, debido a que aparentemente liberan hormonas de estrés o alguna otra sustancia química que estaría indicando una situación de peligro para el resto de las carpas que estaban en el ambiente. Es decir que, si una persona se enjuaga las manos luego de manipular un individuo de *C. carpio*, la probabilidad de capturar otro es prácticamente nula (Familia Mattos-Mederos, comunicación personal).

También comentaron que la pesca de carpa requiere de mucha paciencia al momento de captura con anzuelo por ser un pez fuerte y que ocasionalmente la boca es fina y blanda, escapando porque son desgarrados por el anzuelo si el pescador ejerce resistencia y fuerza. Entonces, la mejor opción para tener mayor probabilidad de éxito en la pesca de esta especie invasora es “dejarla ir y acercarla a la orilla de a poco”. Este grupo de pescadores utilizó una red de mano para retirar del agua a cada ejemplar capturado, con el fin de impedir que se escape (Familia Mattos-Mederos, comunicación personal).

Finalmente, a partir de sus experiencias de pesca comentaron que diferentes especies de peces se capturan con menor frecuencia que antes o incluso que algunas no se capturan actualmente, asignando las causas a la eutrofización de las aguas por diferentes actividades económicas y por la presencia de *C. carpio*. Comentaron que especies como la Corvina rubia (*Micropogonias fuenieri*) y Corvina negra (*Pogonias cromis*) ingresaban desde el Río de la Plata

a las aguas del Río Santa Lucía en enormes cardúmenes, siendo posible escucharlos con un sonido parecido a una “batucada descoordinada”. Incluso mencionaron que hace algunos años se pescaban a menudo dorados (*Salminus brasiliensis*), Patí (*Luciopimelodus pati*) y Surubí (*Pseudoplatystoma corruscans*) de tallas grandes y que estos últimos años casi que no se pescan y las tallas son marcadamente menores (Pescadores deportivos de Santiago Vázquez).

DISCUSIÓN

Nuestras observaciones mostraron que la dieta de *C. carpio* en el Área Protegida con Recursos Manejados Humedales de Santa Lucía estuvo constituida por Detrito y macroinvertebrados bentónicos (ver Anexos VI, VII y VIII). El gráfico de Amundsen et al. (1996) determina que *C. carpio* presenta una estrategia alimenticia generalista, con hábito alimenticio omnívoro y detritívoro, presentando un nicho trófico amplio. En este sentido, la estrategia alimenticia generalista de la especie se determinó por la ubicación de todos los ítems en la mitad inferior del gráfico (Fig. 3). Sin embargo, hubo una tendencia a la estrategia especialista por parte de algunos individuos por consumir algunos ítems en proporción elevada (Fig. 3; ver Anexo VIII). Es una especie detritívora porque todos los individuos de *C. carpio* consumieron detrito en cada estación del año, y algunos ejemplares presentaban elevada proporción en sus tractos (Fig. 3; ver Anexo VIII). Se determina que *C. carpio* es omnívora por ingerir diferentes ítems alimenticios pertenecientes a más de un nivel trófico, cuya posición trófica es 3 y se denomina multitrófica (Colautti, 1997; Thompson et al., 2007). Además, se destaca la presencia de 13 especies de macroinvertebrados bentónicos, indicando la preferencia alimenticia sobre estos, lo que determina que *C. carpio* es una especie bentívora (Tabla 2; ver Anexo VIII).

La cantidad de ejemplares de *C. carpio* permitió comparar la estrategia alimenticia únicamente entre los ejemplares capturados en primavera (16 individuos) y verano (12 individuos) (Fig. 4 A y 4 B), mientras que no se pudo comparar con la carpa de otoño ni con la de invierno por ser pocos obtenidos en esas estaciones. En el análisis de Amundsen et al. (1996) de los ejemplares capturados en primavera muestra que los 14 ítems ingeridos se ubicaron en la mitad inferior del gráfico (Fig. 4 A) de manera similar a la especie en el análisis anual (Fig. 3), con estrategia alimenticia generalista, hábito omnívoro y detritívoro y nicho trófico amplio. En verano *C. carpio* consumió 10 ítems, con similar estrategia alimenticia,

hábito alimenticio y nicho trófico. Sin embargo, en esta época tuvo una marcada tendencia hacia la detritivoría porque el Detrito fue el ítem dominante al tener un *Pi* elevado y una ocurrencia del 100 % (Fig. 4 B).

La FO de algunos ítems fue elevada como el Detrito, *E. mactroides*, Ostracoda, Chironomidae y *H. australis*, siendo mayor al 50 % y alcanzando más del 90 % (Fig. 3). Sin embargo, algunos individuos de *C. carpio* presentaron preferencias importantes por ciertos ítems como *L. fortunei* y *Chthamalus sp.*, indicando que son componentes considerables en el análisis de Amundsen et al. (1996) (Fig. 3; 4 A; 4 B). Posiblemente, algunos ejemplares estén consumiendo estos ítems en grandes proporciones por su abundancia y la disponibilidad en el ambiente y los ingiere en grandes números.

Se puede decir que *C. carpio* presenta gran versatilidad alimenticia todo el año por la diversidad de ítems alimenticios presentes en los tractos digestivos (Koehn, 2004; García-Berthou, 2001). Los rangos de tamaños de los ítems variaron entre 0.25 mm³ a 300.0 mm³. El forrajeo lo realiza principalmente en la zona de interfase agua-sustrato, aunque no se descarta que lo haga también en la zona agua-aire e incluso ingiriendo alimento suspendido en la columna de agua (Panek, 1987; Colautti, 1997).

El índice de repleción (IR) máximo de *C. carpio* fue registrado en primavera para ambos sexos y coincide con la época reproductiva planteada para poblaciones de *C. carpio* en Argentina (Maiztegui 2015). Es probable que el periodo reproductivo de la *C. carpio* en 2018 fuera en primavera, aunque Maiztegui (2015) plantea la posibilidad de dos eventos reproductivos anuales siendo el segundo en verano. Sin embargo, podría estar limitado por las variables ambientales que impiden o favorecen la reproducción de la especie (Colautti, 1997; Maiztegui, 2015). Estas características de la biología reproductiva no se pueden confirmar por el bajo número de individuos analizados, aunque varias hembras adultas presentaron ovocitos maduros en ambas épocas (ver Anexo IV), al observar las gónadas y comparar con resultados

de Maiztegui (2015). Se encontraron dos ejemplares de *C. carpio* en primavera (L_{ST} fue de 380 y 370 mm) y uno en verano ($L_{ST} = 370$ mm) que estaban en la primera madurez sexual (ver Anexo III), concluyendo su longevidad era de 2 años de edad aproximadamente (Maiztegui, 2015). Esto pudo ser el resultado de algún escape desde estanques de acuicultura o ser otro indicador referente a la posibilidad que esta especie invasora se haya reproducido en la cuenca

Impacto sobre la ingesta de especies nativas

C. carpio consumió invertebrados bentónicos tales como Ephemeroidea, Trichoptera y *N. americana* ingeridos en proporción baja (Fig. 2), como también individuos pertenecientes a la familia Chironomidae (orden Diptera) y al Phylum Mollusca (Flowers & De la Rosa, 2010). Consumió *N. granulata* la cual es una especie endémica del Océano Atlántico Sudoccidental y se catalogó como especie prioritaria para la conservación por el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP, 2005). Este cangrejo es una especie clave y bioingeniera, la cual se refugia excavando hoyos en el fango donde remueve grandes cantidades de sedimento, permitiendo el aumento de humedad, de materia orgánica y de penetrabilidad de sustrato (Iribarne, 1999; Escapa et al., 2008). Esa actividad incide sobre la estructura de las comunidades bentónicas, y adicionalmente sus cuevas retienen pasivamente sedimento, Detrito y pesticidas durante los períodos de inundación (Escapa et al., 2008). Aunque es un ítem secundario, el forrajeo de *C. carpio* y consumo de estos cangrejos podría generar un declive de sus poblaciones. Además, algunos individuos consumieron otros ítems en proporciones elevadas como *L. fortunei*, *Chthamalus sp.*, Ostracoda, *H. australis* y *E. mactroides* (ver Anexo VI). Los moluscos *E. mactroides* y *H. australis* están catalogadas como especies prioritarias para la conservación por el SNAP (2005). Al consumirlos, *C. carpio* podría estar alterando la trama trófica de la comunidad bentónica y pelágica en la cuenca, siendo esencial conservar estas especies de las cuales depende toda la comunidad y son fuente de alimento para varias especies de peces nativos. La almeja nativa *E. mactroides* es explotada como recurso económico por pescadores

artesanales de la costa uruguaya, siendo una actividad muy importante donde el desarrollo sustentable de la misma es fundamental para la conservación de los concheros de este molusco (Beovide et al., 2014). Es una especie abundante y dominante en zonas bentónicas con sedimento fangoso como la desembocadura del Río Santa Lucía (Scarabino et al., 2006) El forrajeo de *C. carpio* podría disminuir las poblaciones de *E. mactroides* y del resto de los macroinvertebrados bentónicos en la cuenca del Santa Lucía generaría aún más el deterioro de la calidad de agua, ya que los bivalvos se alimentan de plancton filtrando agua, mientras que Ostracoda y Chironomidae son especies detritívoras que reciclan nutrientes. En caso de ausencia o disminución de poblaciones de macroinvertebrados bentónicos junto con otras variables bióticas y abióticas podrían aumentar el estado trófico del ambiente de eutrófico a hipertrófico por la materia orgánica y nutrientes en suspensión.

La dieta se conformó principalmente de importantes cantidades de Detrito (Tabla 2; ver Anexos VI y VIII), pero *C. carpio* no posee enzimas digestivas (Celulasa) que degradan la lignina de los fragmentos vegetales para obtener los nutrientes de esos recursos (Summerfelt et al., 1970). Además, los dientes faríngeos posiblemente no logren romper las paredes celulares (Sibbing, 1988). Según Sibbing (1988) y Colautti (1997) *C. carpio* ingiere Detrito en grandes cantidades cuando los recursos de origen animal son escasos, siendo su valor nutritivo bajo. Sin embargo, resultó ser uno de los ítems con mayor dominio dentro de los tractos digestivos, presentándose en todos los tractos con presencia de ítems (ver Anexo VI). Algunos invertebrados bentónicos se asociaron al Detrito (Eder & Carlson, 1977; Sibbing, 1988; Colautti, 1997), tal es el caso de Ostracoda, Chironomidae y *H. australis*. Las categorías ingeridas y fraccionadas fueron *H. australis*, *N. granulata*, *Chthamalus sp.*, *E. mactroides* y las especies exóticas *C. fluminea* y *L. fortunei*. Junto a este último ítem, se encontró Grava unida mediante el biso del mejillón dorado, como también se encontró Grava en tractos en ausencia de ese ítem. Se observó entre las grietas de la grava la presencia de biofilm, seguramente perteneciente al asentamiento de la comunidad bacteriana y fitoplanctónica por su coloración

verdosa. Es posible que la ingesta de grava, sumado a la función de los dientes faríngeos, le permita a *C. carpio* triturar o fracturar ciertos elementos duros ingeridos (ver Anexos VI y VII). En este sentido, se destaca la presencia de estructuras anatómicas con capacidad de extraer, purificar, retener, masticar y deglutir el alimento (Sibbing et al., 1985, 1986; Sibbing, 1988). No se encontraron ítems alimenticios de motilidad rápida o de gran tamaño, lo que puede estar asociado a la ausencia de dientes en la boca que impide retenerlos (Sibbing, 1988; Colautti, 1997).

Impacto ecológico sobre el consumo de especies invasoras

La dieta de *C. carpio* reflejó la presencia de almeja invasora *C. fluminea* en un único tracto digestivo, mientras que seis contenían al mejillón dorado *L. fortunei* con 4 de estas en proporciones elevadas, entre 48 y 90 % (ver Anexos VII y VIII). Estas dos últimas especies de bivalvos están catalogadas como Especies Exóticas Invasoras (EEI) para la cuenca del Río Santa Lucía, del Río Uruguay y del Río de Plata (Brugnoli et al., 2005; 2006; 2007).

Las poblaciones de *L. fortunei* presentan abundancia de individuos en varias cuencas de Uruguay, donde es una especie sésil que se incrusta a diferentes sustratos, como también a las turbinas de represas hidroeléctricas y en los sistemas de filtrado y toma de agua de la planta potabilizadora de OSE generando pérdidas económicas (Brugnoli et al., 2006).

L. fortunei y *C. fluminea* (ver Anexo VII) son moluscos invasores que se destacan por la capacidad de invadir diferentes ambientes y desplazar a los macroinvertebrados bentónicos, agrupándose en densos parches. Varios ejemplares de *C. carpio* consumieron *L. fortunei* en proporciones importantes, sugiriendo que el mejillón dorado es un componente muy importante y de elevado valor nutritivo en la dieta de los ejemplares que lo consumen. *L. fortunei* también es un ítem habitual en la dieta de peces nativos al componer más del 30.0% de su biomasa (González-Bergonzoni et al., 2015), y posiblemente también lo sea para algunas poblaciones de *C. carpio* especializadas en su ingesta.

La presencia de *C. carpio* al consumir estos bivalvos, favorecen su dispersión mediante el proceso denominado endozoocoria (Coughlan et al., 2017; VonBank et al., 2018). En este sentido, los individuos de *C. fluminea* (Gatlin et al., 2013) y *L. fortunei* ingeridos por *C. carpio* pueden resistir mecánica y químicamente su proceso digestivo, permitiendo a ambas especies la dispersión y colonización de nuevos ambientes por ser un pez que podría desplazarse grandes distancias (Maiztegui, 2015). Por consiguiente, podría estar ocurriendo un beneficio sobre los moluscos bivalvos invasores por la actividad alimenticia de *C. carpio*, siendo un caso particular donde una especie invasora beneficia a la dispersión de poblaciones de otras especies invasoras. La presencia en la cuenca del Río Santa Lucía de ambos bivalvos invasores estaría favoreciendo la invasión de *C. carpio* y viceversa mediante el modelo invasor de derretimiento biótico o “Meltdown” (Simberloff & Von Holle, 1999). El mismo indica que a medida que aumenta el número de introducciones de especies exóticas, las especies nativas son afectadas cada vez más, resultando ser subsecuentemente más susceptibles a las introducciones de EEI, disminuyendo la resistencia de la red trófica de la comunidad. En este sentido, las EEI alteran el hábitat favoreciendo a otras especies invasoras generando un sistema de retroalimentación positiva, resultando en acumulación acelerada de especies exóticas con sus respectivos impactos ecológicos (Simberloff & Von Holle, 1999).

Ingesta de plástico

Finalmente, se destaca la presencia de plástico en proporción baja como ítem, aunque no posee valor nutricional, pero que es preocupante por el posible consumo de ese material tóxico por los peces nativos de uso comercial. El plástico junto a sustancias químicas en el sedimento, son perjudiciales para la comunidad que se asocia a la zona bentónica donde los peces de hábitos alimenticios bentónicos serían alimento perjudicial para el humano (Pazos et al., 2017).

Efectos adversos sobre el ecosistema

Es probable que la cantidad de especies consumidas por *C. carpio* sean más que las caracterizadas en este trabajo. En este sentido, la carpa podría alimentarse en diferentes ambientes porque *C. carpio* migra aguas arriba en primavera y verano, mientras que busca zonas profundas en invierno, con un desplazamiento de hasta 500 kilómetros en un solo evento (Colautti, 1997; Maiztegui, 2015). Esta especie podría colonizar diferentes ambientes con heterogeneidad de hábitats y con variaciones en la disponibilidad de recursos, los cuales son posiblemente diferentes a los sitios de colecta del área estudiada (Aubriot et al., 2017). En este sentido, se la encontró en ambientes fluctuantes como los de Santiago Vázquez, donde varían los diferentes factores bióticos y abióticos, y las condiciones hidrológicas debido a la conexión con el estuario del Río de la Plata, y también en aguas con menor fluctuación, aunque también eutróficas como Parador Tajés (Bonilla et al., 2015; Aubriot et al., 2017). La eutrofización de los ambientes acuáticos provocado por las actividades económicas en la cuenca podría resultar en el aumento del estado trófico de las aguas a causas de la presencia de *C. carpio*, porque al depredar en la zona bentónica provocaría alteraciones de las variables fisicoquímicas del ambiente deteriorando aún más la calidad del agua. Esto resulta ser otro problema muy importante, porque el agua es uno de los principales recursos naturales que se extraen de la cuenca y del cual depende el 60% de la población de Uruguay (Achkar et al., 2012).

Todos estos aspectos sobre la ecología trófica de *C. carpio* apoyan la idea de que su comportamiento alimenticio genera efectos negativos directos e indirectos sobre las especies nativas, donde la alimentación en la zona bentónica provocaría modificaciones en la trama trófica de la comunidad de la cuenca del Río Santa Lucía. En este sentido, generaría efectos en cascada donde las cadenas tróficas son lineales (Carpenter et al., 1985). Es una especie que causa efectos sobre la comunidad por encima y por debajo de su posición trófica intermedia

en los ambientes donde se establece.

C. carpio provocaría modificaciones en el ensamble y estructura trófica al ingerir macroinvertebrados de la zona bentónica de manera constante y detrito. Esa actividad de forrajeo provoca un elevado aporte de nutrientes en la columna de agua, alterando la estructura planctónica y modificando el comportamiento de peces ictiófagos debido a la turbidez generada (Richardson *et al.*, 1990; Colautti, 1997; Kloskowski, 2010). La carpa consume gasterópodos como *H. australis* e insectos de la familia Epheméridae, los cuales consumen epifiton que se ubican sobre las macrófitas, donde la ingesta en grandes volúmenes de estos dos macroinvertebrados puede causar daños indirectos a las macrófitas, reduciendo la incidencia de luz esencial para la fotosíntesis debido al crecimiento descontrolado del epifiton (Carpenter *et al.*, 1985).

Solapamiento de nicho con peces nativos

A partir de datos bibliográficos de trabajos previos y comparación con el catálogo de Peces de Uruguay, se comparó la dieta de peces nativos de hábitos alimenticios omnívoros al igual que *C. carpio*, los cuales consumen detrito e invertebrados bentónicos (Tabla 4). En este sentido, *C. carpio* podría competir con al menos 20 especies presentes en la cuenca del Río Santa Lucía (Tabla 3). Al interpretar los valores de FO de los ítems presentes en los tractos digestivos de *C. carpio* y comparando con la FO de dietas de especies nativas, se puede decir que *C. carpio* podría estar compitiendo por los recursos con los peces autóctonos omnívoros, donde resultaría un solapamiento de nicho medio con *P. maculatus* al consumir ítems similares (Tesitore, 2018) (ver Anexo III). La actividad alimenticia de *C. carpio* podría desplazar y generar un declive de las poblaciones de peces nativos. Esto generaría un impacto ecológico sobre gran parte de la red alimenticia en la cuenca del Río Santa Lucía al desplazar a peces e invertebrados de interés ecológico y económico. Varias especies de peces que presentan cierto grado de solapamiento de nicho con *C. carpio* están catalogadas como especies prioritarias

para la conservación por el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP), tales como *Gymnogeophagus meridionalis*, *Hypostomus commersoni*, *Iheringichthys labrosus*, *Loricaiichthys anus*, *L. melanocheilus*, *L. platymetopon*, *Megaleporinus obtusidens*, *Micropogonis furnieri*, *Pimelodus maculatus*, *Platanichthys platana*, *Pogonias cromis*, *Prochilodus lineatus* y *Rhamdia quelen* (Loureiro et al., 2013). Los peces de valor comercial y migradores son la boga (*M. obtusidens*), Sábalo (*P. lineatus*), Bagre negro (*R. quelen*) Corvina negra (*P. cromis*) y Corvina rubia (*M. furnieri*). Estas cumplen un rol ecológico fundamental al desplazarse enormes distancias de más de 1000 Kilómetros en un año con fines reproductivos o alimenticios, aportando nutrientes entre los cursos de agua. Las poblaciones de *C. carpio* podrían influir en la estructura trófica de la comunidad bentónica y planctónica si desplazara a las poblaciones de peces autóctonos. Particularmente el sábalo es una especie de gran importancia ecológica y es el principal recurso pesquero de gran importancia económica en Uruguay (Sverlij, 1993; Loureiro et al., 2013). Incluso podría afectar a las poblaciones de aves residentes y migratorias especializadas en el consumo de alguna o algunas especies de peces. Además, al afectar a las poblaciones de peces nativos influye negativamente sobre la actividad comercial de los pescadores artesanales cuyo sustento es la pesca de especies con valor comercial, generando pérdidas económicas para el sector pesquero.

En resumen, los efectos ecológicos adversos que genera *C. carpio* serían modificación de la trama trófica por alterar las interacciones tróficas de la comunidad por encima y por debajo de su posición trófica, degradación de hábitat al distorsionar el sedimento e incorporar nutrientes en enormes cantidades aumentando la turbidez del agua, competencia por los recursos disponibles con peces nativos de hábitos omnívoros o detritívoros, e incluso incorporando patógenos exóticos (Gozlan et al., 2010).

Interacción con pescadores deportivos

Los pescadores deportivos fueron los principales actores que hicieron posible el

presente trabajo por capturar 30 de los 32 ejemplares de *C. carpio* analizadas. Un componente interesante, sobre las experiencias de los pescadores deportivos, es la observación de diferentes ítems en la dieta de carpas capturadas en otros momentos previos al 2018, donde destacaron la presencia de barro, cangrejos, huevos y juveniles de peces y larvas de anfibios, aunque en este trabajo coincidió únicamente la presencia de Detrito (barro) y del cangrejo *N. granulata* como ítem alimenticio. También mencionaron que, si estos cangrejos que habitan entre los juncos se esconden o se observan fuera del agua, es por la presencia de *C. carpio* que los depreda siendo indicador de buena pesca. Es un comportamiento interesante para analizar, cuyo comportamiento actuaría como indicador de la presencia de especies depredadoras de dicho decápodo.

Con esto en mente y por la presencia de ítems alimenticios en todas las épocas del año, podemos decir que *C. carpio* sea una especie activa y que se alimenta durante todo el año y en todo momento del día por las fechas y horarios de captura mencionados, ya que es una especie muy tolerante a una gran amplitud de variables ambientales fisicoquímicas (Colautti, 1997; Koehn, 2004). Esto se evidencia porque los individuos analizados fueron capturados tanto en la noche, con las redes de enmalle, como en la mañana y en la tarde por los pescadores deportivos.

Al mencionar que anteriormente capturaron individuos juveniles de *C. carpio*, y sumado a la observación de gónadas maduras de hembras y machos (Maiztegui, 2015), podríamos decir que la especie se estaría reproduciendo en la cuenca del Río Santa Lucía. El aumento del tamaño poblacional de esta especie afectaría aún más al ecosistema en caso de que *C. carpio* se reproduzca en la cuenca.

CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES FINALES

Se caracterizó la dieta y nicho trófico de *Cyprinus carpio* en el Área Protegida con Recursos Manejados Humedales de Santa Lucía. El estudio de la dieta de esta especie permite comenzar a comprender sobre su preferencia alimenticia y acerca del impacto sobre el ecosistema. Es una especie generalista, de hábito alimenticio omnívoro y detritívoro, y su nicho trófico es amplio.

Presenta una posición trófica denominada multitrófica dentro de la red alimenticia, por depredar sobre más de un nivel trófico a la vez, al ingerir 16 ítems alimenticios.

Invertebrados ingeridos por *C. carpio* fueron Crustáceos: *Chthamalus sp.*, *Neohelice granulata*, Ostracoda, *Neomysis americana*; Moluscos: *Heleobia australis*, *Erodona mactroides*, *Limnoperna fortunei*, *Corbicula fluminea*; Insectos: Chironomidae, Ephemerae, Tabanidae, Trichoptera.

Los macroinvertebrados bentónicos que consume se verían afectados directamente por la actividad de forrajeo de esta especie, mientras que de manera indirecta estaría compitiendo sobre peces nativos omnívoros por los recursos alimenticios. Además, estaría modificando ambientes y la estructura trófica de las comunidades dentro de la cuenca donde pueda acceder.

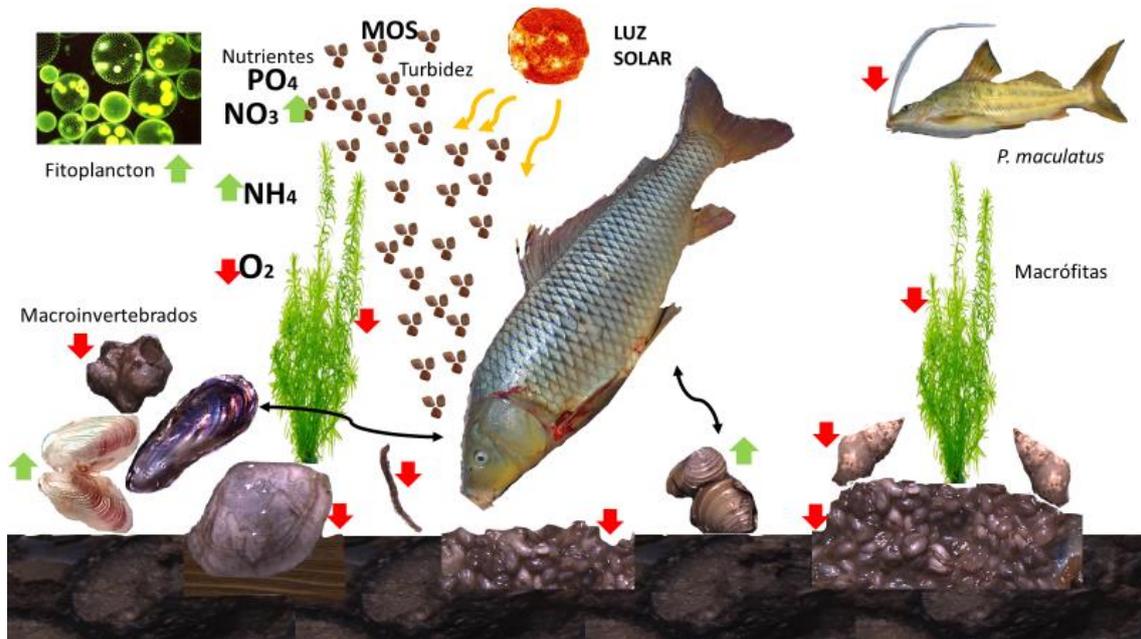


Figura integradora de efectos adversos. Interacción trófica tentativa de *C. carpio*, beneficiando directamente a bivalvos invasores e indirectamente al fitoplancton (flecha verde), perjudicando directamente a macroinvertebrados nativos e indirectamente a peces nativos (flecha roja), y beneficio mutuo entre *C. carpio* y los moluscos invasores (flechas de 2 sentidos). Se muestra que, al remover el sedimento, libera los gases retenidos (fosfato, nitrato, metano) perjudicando a muchas especies sensibles y aportando nutrientes que son aprovechados por la comunidad fitoplanctónica. La turbidez generada afecta a las macrófitas sumergidas al disminuir su actividad fotosintética. MOS: Materia Orgánica en Suspensión causada por el forrajeo de *C. carpio*.

Tabla integradora con los principales efectos adversos. Se detallan los efectos directos e indirectos provocados por *C. carpio* sobre la comunidad nativa y el ambiente.

Directos	Indirectos
Consumo de macroinvertebrados benéficos nativos	Altera la estructura de la comunidad acuática Solapamiento de nicho con peces nativos estuarinos y dulceacuícolas Endozoocoria de bivalvos exóticos invasores Afecta a los recursos pesqueros de interés comercial Gastos económicos en un futuro intento de control de <i>C. carpio</i>
Ingesta de Detrito	Altera la estructura de la comunidad acuática Aumento de turbidez afectando macrófitas por disminución de luz Afecta a los peces que son depredadores visuales por la turbidez Floraciones de fitoplancton por el aporte de nutrientes
Remoción de sedimento y liberación de gases retenidos	Aumento de concentración de Metano en la columna de agua Aumento de concentración de otras sustancias nitrogenadas Disminución del pH, acidificando el ambiente Disminución de la concentración de oxígeno disuelto Aumento de nutrientes en la columna de agua Peces nativos sensibles a variables químicas

PERSPECTIVAS

Se pretende realizar una mejor aproximación del impacto de *C. carpio* sobre los peces nativos omnívoros al analizar la dieta de éstas para determinar el índice de solapamiento de nicho entre ejemplares correspondientes al mismo momento de colecta y hábitat (Zaret & Rand, 1971). Esto sería posible debido a que al menos 17 estómagos de *P. maculatus* fueron conservados en los mismos puntos y fechas de colecta que alguna de las carpas capturadas.

Para comprender la dinámica poblacional se puede calcular el índice gonadosomático, determinar el crecimiento al analizar los otolitos y escamas, determinar los desplazamientos que la especie realiza mediante marcado y recaptura, y mediante cálculos de índices de condición.

Además, se puede calcular el índice hepatosomático e identificar la presencia de diferentes toxinas presentes en el hígado de *C. carpio* y de peces nativos. Dichos análisis complementarían la información disponible sobre la especie. Además, es fundamental utilizar métodos de muestreos propicios para aumentar el número de capturas de ejemplares en cada ambiente y época del año, y añadir análisis complementarios a la dieta como el de isótopos estables de diferentes tejidos.

Se complementará con el registro de variables ambientales como la concentración de salinidad del agua, la temperatura, conductividad, pH, amoníaco, nitritos y nitratos, nivel de agua, caudal, turbidez y coliformes.

Es necesario implementar un Plan de manejo de *C. carpio* a la brevedad que abarquen muestreos semanales o quincenales a en varias localidades dentro de la cuenca del Río Santa Lucía e involucre a diferentes actores como pescadores deportivos y artesanales, a la Facultad de Ciencias y a organismos gubernamentales como el Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca (MGAP), la Dirección Nacional de Recursos Acuáticos (DINARA), la Dirección Nacional de

Medio Ambiente (DINAMA), el Sistema Nacional de Áreas Protegidas (SNAP) y el Comité Nacional de Especies Exóticas. En base a la aprobación del plan de manejo se realizarían muestreos con redes multimalla de tamaño entrenudo mayor a 140 mm, en conjunto con pescadores artesanales dentro del Área Protegida, y con pescadores deportivos que frecuenten las localidades. Es recomendable que a los pescadores se les solicite capturar principalmente a ejemplares de *C. carpio* de cualquier tamaño, registrando algunos datos como el largo y peso corporal, localidad y fecha de colecta, y fotografía de cada ejemplar. Se les solicitará, dentro de lo posible, devolver la mayor cantidad de peces nativos capturados con ambas técnicas de pesca. Este puede ser un escenario futuro de control de las poblaciones de *C. carpio* y conservación de la diversidad biológica presente en el área, al conocer mejor los sitios de preferencia de la especie dentro de la cuenca en relación con las épocas del año. Sin embargo, las migraciones de esta especie seguramente dependen de los parámetros físicos y químicos del agua resultando tener un comportamiento anual impredecible, siendo necesario muestreos durante al menos 5 años para obtener un patrón aproximado.

Se plantea la captura comercial de *C. carpio* como recurso pesquero, generando nuevos puestos de trabajo en varias localidades dentro de la cuenca. Los ejemplares obtenidos, fueron utilizados como alimento por los pescadores deportivos de la zona, y pueden ser una fuente de proteína en la fabricación de alimentos para animales domésticos, su carne podría ser ofrecida en el menú de restaurantes, como también ser una opción de pescado fresco en las pescaderías o procesarla como harina de pescado.

Es necesario evitar los programas de cultivo de *C. carpio* y de otras especies exóticas acuáticas que tengan registros de invasión fuera de su rango de distribución originaria.

BIBLIOGRAFÍA

Achkar, M.; Dominguez, A.; Pesce, F. (2012). Cuenca del Río Santa Lucía – Uruguay Aportes para la discusión ciudadana [in Spanish]. <http://www.redes.org.uy/2012/12/12/cuenca-del-rio-santa-lucia-uruguay-aportes-para-la-discusionciudadana/>.

Aguiaro, T.; Castelo Branco, C.W.; Verani, J.R.; Pellegrini Caramaschi, E. (2003). Diet of the Clupeid Fish *Platanichthys platana* (Regan, 1917) in Two Different Coastal Lagoons. *Brazilian Archives of Biology and Technology* **46(2)**, 215-222

Albert, J. S.; Reis, R. E. (Eds) (2011). Historical Biogeography of Neotropical Freshwater Fishes. Berkeley, CA: University of California Press.

Amestoy, F.; Spinetti, M.; Fabiano, G. (1998). Aquatic species introduced in Uruguay. *Verh. International Verein. Limnology* **26**, 2170-2173

Amundsen, P.A.; Gabler, H.M.; Staldvik F.J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *Journal of Fish Biology* **48**, 607-614

Andow, D.A.; Kareiva, P.M.; Levin S.A.; Okubo, A. (1990). Spread of invading organisms. *Landscape Ecology* **4**, 177-188

Andrade, P.M.; Braga, F.M.S. (2005). Diet and feeding of fish from Grande River, located below the Volta Grande reservoir. *Brazil Journal Biology* **65(3)**, 377-385

Ares, L.; Collazo, D.; García, C. (1991). Presencia de *Cyprinus carpio* (Linnaeus, 1758) (Osteichthyes, Cypriniformes) en costas uruguayas del Río de la Plata. *Boletín de la Sociedad Zoológica, Uruguay*, **6 (2)**, 54-56

Aubriot, L.; Delbene, L.; Haakonson, S.; Somma, A.; Hirsch, F.; Bonilla, S. (2017). Evolución de la eutrofización en el Río Santa Lucía: influencia de la intensificación productiva y perspectivas. *Revista del Laboratorio Tecnológico del Uruguay***14**, 7-16

Baigun, C.R.M.; Quiros, R. (1985). Introducción de peces exóticos en la República Argentina. *Informe Técnico INIDEP Aguas Continentales*, 9-10

Bajer, P.G.; Sullivan, G.; Sorensen, P.W. (2009). Effects of a rapidly increasing population of common carp on vegetative cover and waterfowl in a recently restored Midwestern shallow lake. *Hidrobiology, Springer*

Bajer, P.G.; Chizinski, C.J.; Sorensen, P.W. (2011). Using the Judas technique to locate and remove wintertime aggregations of invasive common carp. *Fisheries Management and Ecology* **18**, 497-505

Balon, E.K. (1990). Epigenesis of an epigeneticist: the development of some alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. *Guelph Ichthyology Revolution* **1**, 1-48

Balon, E.K. (1995). Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*: from Roman gourmets to the swimming flowers. *Aquaculture* **129**, 3-48

Balon, E.K. (2004). About the oldest domesticates among fishes. *Journal of Fish Biology* **65**, 1-27

Beckerman, A.P.; Petchey, O.L.; Warren, P.H. (2006). Foraging biology predicts food web complexity. *PNAS* **103**(37), 1-6

Beovide, L.; Martínez, S.; Norbis, W. (2014), Etnobiología de *Erodona mactroides* (Mollusca, Bivalvia): Análisis especial y tafonómico de Concheros actuales. *Etnobiología* **12** (2), 5-19

Blasina, G.E.; Barbini, S.A.; Díaz de Astraloa, J.M. (2010). Trophic ecology of the black drum, *Pogonias cromis* (Sciaenidae), in Mar Chiquita coastal lagoon (Argentina). *Journal of Applied Ichthyology* **26**, 528-534

Boltovskoy, D.; Izaguirre, I.; Correa, N. (1995). Feeding selectivity of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) on natural phytoplankton. *Hydrobiologia* **312**, 171-182

Bonilla, S.; Haakonsson, S.; Somma, A.; Gravier, A.; Britos, A.; Vidal, L.; De León, L.; Brena, B.; Pérez, M.; Piccini, C.; Martínez de la Escalera, G.; Chalar, G.; González-Piana, M.; Martigani, F.; Aubriot, L. (2015). Cianobacterias y cianotoxinas en ecosistemas límnicos de Uruguay. *Revista del Laboratorio Tecnológico del Uruguay, INNOTEC* **10**, 9-22

Brice, M.H.; Pellerin, S.; Poulin, M. (2017). Does urbanization lead to taxonomic and functional homogenization in riparian forests? *Diversity and Distributions* **23**, 828-840

Brooks, T.M.; Mittermeier, R.A.; Fonseca G.A.B.; Gerlach, J.; Hoffmann, M.; Lamoreux, J.F.; Mittermeier, C.G.; Pilgrim, J.D.; Rodrigues, A.S.L. (2006). Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science* **313**, 58

Brugnoli, E.; Clemente, J.; Boccardi, L.; Borthagaray, A.; Scarabino, F. (2005). Golden mussel *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae) distribution in the main hydrographical basins in Uruguay: update and predictions. *Anais da Academia Brasileira de Ciências* **77 (2)**, 235-244

Brugnoli, E.; Clemente, J.; Riestra, G.; Boccardi, L.; Borthagaray, A. (2006). Especies acuáticas exóticas en Uruguay: situación, problemática y gestión. En: *Menafra R Rodríguez L Scarabino F & D Conde (Eds.). Bases para la conservación y manejo de la costa uruguaya*. Vida Silvestre Uruguay. Montevideo. 351-362

Brugnoli, E.; Muniz, P.; Venturini, N.; Burone, L. (2007). Environmental Perturbation and Coastal Benthic Biodiversity in Uruguay. *En: I. C. Willis. Ed. Progress in Environmental Research. Nova Publishers.* 75-126

Burress, E.D.; Duarte, A.; Gangloff, M.M.; Siefferman, L. (2013). Isotopic trophic guild structure of a diverse subtropical South America fish community. *Ecology of Freshwater Fish* **22**, 66-72

Bye, V. (1984). The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. *En: Fish reproduction*, pp 187-205. (Eds. G. Potts & R. Wootton). *Academic Press. Harcourt Brace Jomanovich, Publishers*, 1-410

Candia, C.R. (1989). Trabajos de marcación de peces en el Río de la Plata, primera etapa. *Informe técnico 9. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP), Mar del Plata, Argentina*, 1-25

Candia, C. (1991). Sobre la distribución de la Carpa *Cyprinus carpio* en el Río de La Plata y en cuerpos de agua de la Provincia de Buenos Aires. *Biología Acuática* **15 (2)**, 166-167

Canepuccia, A.D.; Escapa, M.; Daleo, P.; Alberti, J.; Botto, F.; Iribarne, O.O. (2007). Positive interactions of the smooth cordgrass *Spartina alterniflora* on the mud snail *Heleobia australis*, in South Western Atlantic salt marshes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **353**, 180–190

Carpenter, S.R.; Kitchell, J.M.; Hodgson, J.R. (1985). Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience* **35**, 634-639

Casal, C.M. (2006). Global documentation of fish introductions: the growing crisis and recommendations for action. *Biological invasions* **8**, 3-11

Chapman, G.; Fernando, C.H. (1994). The diet and related aspects of feeding of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) in lowland rice fields in northeast Thailand. *Aquaculture* **123**, 281-307

Clavijo, C.; Scarabino, F. (2013). Moluscos continentales. Pp. 73-90, en: Soutullo A, C Clavijo & JA Martínez-Lanfranco (eds.). Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, Montevideo. 222 pp

Cohen, J. E.; Jonsson, T.; Carpenter, S. R. (2003). Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **100(4)**, 1781–17866. doi: 10.1073/pnas.232715699.

Colautti, D.C. (1997). Ecología de la carpa *Cyprinus carpio* en la cuenca del río Salado Provincia de Buenos Aires. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Argentina*, 1-215

Colautti, D.C.; Remes Lenicov, M. (2001). Alimentación de la carpa (*Cyprinus carpio*, L. 1758) en la laguna de Lobos, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ecología austral* **11 (2)**, 69-78

Cornelius, A. (2018). Hearing Thresholds and the Impact of Anthropogenic Noise in Four Invasive Fishes: Silver (Hypophthalmichthys molitrix), Bighead (H. nobilis), Black (Mylopharyngodon piceus), and Grass (Ctenopharyngodon idella) Carp. A thesis submitted to the faculty of the graduate school of the University of Minnesota, 1-65

Coughlan, N.E.; Stevens, A.L.; Kelly, T.C.; Dick, J.T.A.; Jansen M.A.K. (2017). Zoochorous dispersal of freshwater bivalves: an overlooked vector in biological invasions? *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems* **418 (42)**, 1-8

Crivelli, A.J. (1981). The biology of the common carp, *Cyprinus carpio* L. in the Camargue, southern France. *Journal of Fish Biology* **18**, 271-290

Domínguez, E.; Fernández, H.R. (2009). Macroinvertebrados bentónicos Sudamericanos. Tucumán, Argentina: *Fundación Miguel Lillo* 1-654

Driver, P.D.; Closs, G.P.; Koen, T. (2005). The effects of size and density of carp (*Cyprinus carpio* L.) on water quality in an experimental pond. – *Arch. Hydrobiol.* **163**, 117-131

Eder, S.; Carlson, C.A. (1977). Food habits of carp and white suckers in the South Platte and St. Vrain rivers in Goosequill Pond, Weld County, Colorado. *Transactions of the American Fisheries Society* **106**, 339-346

Escapa, M.; Perillo, G.; Iribarne, O. (2008). Sediment dynamics modulated by burrowing crab activities in contrasting SW Atlantic intertidal habitats. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **3(80)**, 365-373

Fabiano G., Amestoy F., Garcia C. & Ares L. (1992). Estudio de las variaciones en la abundancia, la estructura y la distribución espacio-temporal de los efectivos de carpa común (*Cyprinus carpio* L.) en el Río de La Plata medio e inferior y en el Río Uruguay inferior. Publicaciones de la Comisión Administradora del Río Uruguay. Serie técnico-Científica, 1:13-24

Fabiano, G.; Santana, O.; Siveira, S.; Martinez, A.; Zarucki, M. (2011). Registros de carpa común (*Cyprinus carpio carpio*) en la Laguna de Rocha (Uruguay). *Segundas Jornadas de Investigaciones Acuáticas y Pesqueras* **28**, 5-6

FAO (2004). Cultured Aquatic Species Information Programme. *Cyprinus carpio*. Text by Peteri, A. In: *FAO Fisheries and Aquaculture Department* [online]. Rome. Update 1 January 2004.

FAO (2017). www.fao.org/fishery/species/2957/en

Flowers, R.W.; De la Rosa, C. (2010). Ephemeroptera, Capítulo 4. Universidad de Costa Rica, *Biología Tropical* **58(4)**, 63-93

Froese, R.; Pauly, D. (2000). FishBase 2000: concepts, design and data sources. ICLARM, Los Baños, Laguna, Phillipinas. 344p

Froese, R.; Pauly, D. (eds) (2019). FishBase, version (02/2019). www.fishbase.org (accessed 25 July 2020)

García, M.I.; Protogino, I.C. (2005). Invasive freshwater molluscs are consumed by native fishes in South America. *Journal of applied ichthyology***21**, 34 - 38

Gatlin, M. R.; Shoup, D.E.; Long, J.M. (2013). Invasive zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) and Asian clams (*Corbicula fluminea*) survive gut passage of migratory fish species: implications for dispersal. *Biology Invasions* **15**, 1195-1200

González-Bergonzoni, I.; D'Anatro, A.; Stebniki, S.; Teixeira de Mello, F. (2015). Estructura comunitaria y diversidad de peces del Río Uruguay. *Monitoreo en la zona receptora de efluentes de la planta de pasta de celulosa UPM S.A.*, noviembre 2014.

Gozlan, R.E. (2008). Introduction of non-native freshwater fish: Is it all bad? *Fish and Fisheries* **9(1)**, 106-115

Gozlan, R.E.; Britton, J.R.; Cowx, I.; Copp, G.H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* **76**, 751-786

Griffen, B.D.; Guy, T.; Buck, J.C. (2008). Inhibition between invasives: a newly introduced predator moderates the impacts of a previously established invasive predator. *Journal of Animal Ecology* **77**, 32-40

Gubiani, E.A.; Ruaro, R.; Ribeiro, V.R.; Algeri Eichelberger, A.C.; Bogoni, R.F.; Dorigon Lira, A.; Cavalli, D.; Piana, P.A.; da Graça, W.J. (2018). Non-native fish species in Neotropical freshwaters: how did they arrive, and where did they come from? *Hydrobiologia*, 1-14

Gurevitch, J., G. A. Fox, G. M. Wardle, Inderjit, D. Taub. (2011). Emergent insights from the synthesis of conceptual frameworks for biological invasions. *Ecology Letters* 14:407–418.

Harper, D. & Mavuti, K. (2004). Lake Naivasha, Kenya: ecohydrology to guide the management of a tropical protected area. *Ecohydrology and Hydrobiology* 4, 287–305.

Hellawell, J. M.; Abel, R. (1971). A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of Fish Biology* 3, 29-37.

Herrero-Ramón, M.J. (2007). Ritmos de actividad motora, comportamiento alimentario e influencia de la melatonina exógena en Peces Teleósteos. *Tesis doctoral, Universidad de Murcia, Facultad de Biología*, 1-204

Hirano, R.F.; A, A.M. (2007). Hábito Alimentar de *Heterocheiroidon yatai* (Teleostei, Characidae, Cheiroidontinae) de dois Tributários do Río Ibicuí, Rio Grande do Sol, Brasil. *BIOCIÊNCIAS* 15, 207-220

Hooper, D.U.; Chapin, F.S.; Ewel, J.J.; Hector, A.; Inchausti, P. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75, 3–35

Hunt, P. C.; Jones, J. W. (1972). The food of brown trout in Llyn Alaw, Anglesey, North Wales. *Journal of Fish Biology* 4, 333-352.

Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17, 411–429

Iribarne, O. (1999). Procesos Ecológicos en Cangrejales del Atlántico Sudoccidental. *Resúmenes del IV Taller sobre cangrejos y cangrejales, I Jornadas Argentinas de Carcinología*. Buenos Aires, Argentina.

Jackson, M.C.; Donohue, I.; Jackson, A.L.; Britton, J.R.; Harper, D.M.; Grey, J. (2012). Population-Level Metrics of Trophic Structure Based on Stable Isotopes and Their Application to Invasion Ecology. *National Institute of Water & Atmospheric Research, New Zealand*

Kloskowski, J. (2010). Fish farms as amphibian habitats: factors affecting amphibian species richness and community structure at carp ponds in Poland. *Environment Conservation* **37**, 187–194

Kloskowski, J. (2011). Impact of common carp *Cyprinus carpio* on aquatic communities: direct trophic effects versus habitat deterioration. *Fundamental Application Limnology* **178(3)**, 245-255

Koehn, J.D. (2004). Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australia waterways. *Freshwater Biology* **49**, 882-894

Kottelat, M. (1996). *Cyprinus carpio* (River Danube subpopulation). *The IUCN Red List of Threatened Species* 1996: e.T6180A12556019

Kottelat, M.; Freyhof, J. (2007). Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. 646pp.

Larimore, W. R. (1957). Ecological life history of the warmouth (Centrarchidae). *Bull. Id. St. nat. Hist. Surv.* **27**, 8142.

Lauzeral, C.; Leprieur, F.; Beauchard, O.; Duron, Q.; Oberdorff, T.; Brosse, S. (2011). Identifying climatic niche shifts using coarse-grained occurrence data: a test with non-native freshwater fish. *Global Ecology and Biogeography* **20**, 407-414

Leprieur, F.; Beauchard, O.; Hugueny, B.; Grenouillet, G.; Brosse, S. (2008). Null model of biotic homogenization: a test with the European freshwater fish fauna. *Diversity and Distributions* **14**, 291-300

Loureiro M, M Zarucki, I González, N Vidal & G Fabiano. 2013. Peces continentales. Pp. 91-112, en: Soutullo A, C Clavijo & JA Martínez-Lanfranco (eds.). Especies prioritarias para la conservación en Uruguay. Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares. SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC, Montevideo. 222 pp.

Lowe S., Browne M., Boudjelas S., De Poorter M. (2000). 100 of the World's Worst Invasive Alien Species A selection from the Global Invasive Species Database. Published by The Invasive Species Specialist Group (ISSG) a specialist group of the Species Survival Commission (SSC) of the World Conservation Union (IUCN), 12pp.

Luchini, L.; Huidobro, S.P. (2008). Perspectivas en acuicultura: nivel mundial, regional y local. Dirección de Acuicultura, Subsecretaría de Pesca y Acuicultura- SAGPyA, 1-99

Mac Donagh, E.J. (1948). Sobre la cría de carpas y pejerreyes en la provincia de San Luis. *Notas del Museo de la Plata T. XIII Zoología* **114**, 313-324

Machacek, H. (2007). World Records Freshwater Fishing. www.fishing-worldrecords.com

Maiztegui, T. (2015). Ecología poblacional de *Cyprinus carpio* (TELEOSTEI) en los Humedales de Ajó, Buenos Aires. *Tesis Doctoral, Universidad Nacional de La Plata, Argentina*, 1-208

Maiztegui, T.; Baigún, C.R.M.; Garcia de Souza, J.R.; Minotti, P.; Colautti, D.C. (2016). Invasion status of the common carp *Cyprinus carpio* in inland waters of Argentina. *J. Fish Biol.* doi:10.1111/jfb.13014

Man, H. S. H. & Hodgkiss, 1. J. (1977). Studies on the ichthyo-fauna in Plover Cove Reservoir, Hong Kong: feeding and food relations. *J. Fish Biol.* **11**, 1-13.

- Matsuzaki, S.S.; Usio, N.; Takamura, N.; Washitani, I. (2007). Effects of common carp on nutrient dynamics and littoral community composition: roles of excretion and bioturbation. *Fundamental Application Limnology* **168**, 27–38
- Masdeu, M.; Teixeira de Mello, F.; Loureiro, M.; Arim, M. (2011). Feeding habits and morphometry of *Iheringichthys labrosus* (Lütken, 1874) in the Uruguay River (Río Negro, Uruguay). *Neotropical Ichthyology* **9(3)**, 657-664
- McKinney, M.L.; Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* **14**, 450 – 453
- Melo, G. A. 1996. Manual de identificação dos Brachyura (caranguejos e siris) do litoral brasileiro. San Pablo. 604 pp.
- Merentiel, M.N. (2014). Biología poblacional del Cangrejo estuarino *Neohelice granulata* (Dana, 1851) (Crustacea: Brachyura: Varunidae) en los Humedales del Santa Lucía, Montevideo. Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología. Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas (PEDECIBA), Facultad de Ciencias, UdelaR, 62pp.
- Miller, A.L.; Beckman, L.G. (1996). First Record of Predation on White Sturgeon Eggs by Sympatric Fishes. *Transactions of the American Fisheries Society* **125**, 338-34
- Moore, J.W.; Olden J.D. (2017). Response diversity, nonnative species, and disassembly rules buffer freshwater ecosystem processes from anthropogenic change. *Global Change Biology* **23**, 1871-1880
- Moyle, P.B. (1976). Fish introduction in California: History and impact on native fishes. *Biological Conservation* **9**, 101-118
- Moyle, J.; Kuehn, J. (1964). Carp a sometimes villain. Waterfowl tomorrow. *Fish Wild. U. S. Department of Interior*. Washington, DC, USA, 635-642

Muniz, P.; Clemente, J.; Brugnoli, E. (2005). Benthic invasive pests in Uruguay: a new problem or an old one recently perceived? *Marine Pollution Bulletin* **50**, 1014-1018

Murdy, E.O.; Birdsong, R.S.; Musick, J.A. (1997). Fishes of Chesapeake Bay. *Smithsonian Institution Press Washington and London*, 1-324

Ni3n, H. (1975). Plan Nacional para el Desarrollo de la Acuicultura en Uruguay. Planificaci3n de la Acuicultura en Am3rica Latina, Informe Reuni3n Consultiva Regional, Caracas, Venezuela, 24 noviembre al 10 diciembre 1975. 147-157.

Ni3n, H.; R3os, C.; Meneses, P. (2016). Peces del Uruguay: Lista sistemática y nombres comunes/ Segunda edici3n corregida y ampliada. DINARA. 172pp.

Olden, J.D.; Poff, N.L.; Douglas, M.R.; Fausch, K.D. (2004). Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. *Trends in Ecology & Evolution* **19** (1), 18-24

Olden, J.D.; Comte, L.; Giam, X. (2018). The Homogocene: a research prospectus for the study of biotic homogenization. *NeoBiota* **37**, 23-36

Olsson, D.; Forni, F.; Saona, G.; Verocai, J.; Norbis, W. (2013). Hábitos temporales de alimentaci3n de la corvina blanca *Micropogonias furnieri* en una laguna costera poco profunda (oc3ano Atlántico sudoccidental, Uruguay). *Ciencias Marinas* **39**(3), 265-276

Osborne, M.W.; Ling, N.; Hicks, B.J.; Tempero, G.W. (2009). Movement, social cohesion and site fidelity in adult koi carp, *Cyprinus carpio*. *Fisheries Management and Ecology* **16**, 169-176

Pais, J. (2019). Caracterizaci3n de la diversidad y rol tr3fico de la familia Loricariidae en el R3o Uruguay. *Tesis de grado. Montevideo: Udelar. Facultad de ciencias*, 1-30

Panek, F.M. (1987). Biology and ecology of Carp. Carp in North America. *American Fisheries Society*, Bethesda Maryland, 1-15

Parkos, J.J.; Santucci, V.J.; Wahl, D.H. (2003). Effects of adult common carp (*Cyprinus carpio*) on multiple trophic levels in shallow mesocosms. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **60**, 182-192

Pazos, R.S.; Maiztegui, T.; Colautti, D.; Paracampo, A.H.; Gómez, N. (2017). Microplastics in gut contents of coastal freshwater fish from Río de la Plata estuary. *Marine Pollution Bulletin*, 1-7

Pellicice, F.M.; Vitule, J.R.S.; D. P. Lima Jr., P.D.; Orsi, M.L.; Agostinho, A.A. (2014). A serious new threat to Brazilian freshwater ecosystems: the naturalization of nonnative fish by decree. *Conservation Letters* **7**, 55–60

Penne, C. R.; Pierce, C. L. (2008). Seasonal distribution, aggregation, annual habitat selection of common carp in Clear Lake, Iowa. *Transactions of the American Fisheries Society* **137**, 1050-1062

Pimentel, D.; Pimentel, M.; Wilson, A. (2007). Plant, Animal, and Microbe Invasive Species in the United States and the World. *Biological Invasions* **193**, 315-330

Pinto, L.; Chandrasena, N.; Pera, J.; Hawkins, P.; Eccles, D.; Sim, R. (2005). Managing invasive carp for habitat enhancement at Botany Wetlands, Australia. *Aquatic Conservation Marine Freshwater Ecosystems* **15**, 447-462

Rahel, F.J. (2000). Homogenization of fish faunas across the United States. *Science (Washington, DC)* **288**, 854-856

Rahel, F. (2007) Biogeographic barriers, connectivity and homogenization of freshwater faunas: it's a small world after all. *Freshwater Biology* **52**, 696-710

- Reis, R.E.; Albert, J.S.; Dario, F.; Mincarone, M.M.; Petry, P.; Rocha, L.A. (2016). Fish biodiversity and conservation in South America. *Journal of Fish Biology* **89**, 12-47
- Richardson, W.B.; Wickham, S.A.; Threlkeld, S.T. (1990). Foodweb response to the experimental manipulation of a benthivore (*Cyprinus carpio*), zooplanktivore (*Menidia beryllina*) and benthic insects. *Arch. Hydrobiology* **119**, 143-165
- Ruttner, F. (1952). Fundamentals of Limnology. *University of Toronto Press: Toronto*
- Santana, O.; Fabiano, G. (1999). Medidas y mecanismos de administración de los recursos de las lagunas costeras del litoral Atlántico del Uruguay. Plan de Investigación Pesquera. INAPE – PNUD URU/92/003.
- Scarabino, F.; Zaffaroni, J.C.; Clavijo, C.; Carranza, A.; Nin, M. (2006). Bivalvos marinos y estuarinos de la costa uruguaya: faunística, distribución, taxonomía y conservación. *Bases para la conservación y el manejo de la costa uruguaya* 1-14
- Schiariti, A.; Berasategui, A.D.; Giberto, D.A.; Guerrero, R.A.; Acha, E.M.; Mianzan, H.W. (2006). Living in the front: *Neomysis americana* (Mysidacea) in the Río de la Plata estuary, Argentina-Uruguay. *Marine Biology* **149**, 483-489
- Schoener, T. W. (1970). Nonsynchronous Spatial Overlap of Lizards in Patchy Habitats. *Ecology* **51(3)**, 408–418
- Seddon, N.; Mace G.M.; Naeem, S.; Tobias, J.A.; Pigot, L.A.; Cavanagh, R.; Mouillot, D.; Vause, J.; Walpole, M. (2016). Biodiversity in the Anthropocene: prospects and policy. *Proceedings of the Royal Society B* **283**, 20-94
- Sibbing, F.A.; Uribe, R. (1985). Regional especializations in the oro-pharyngeal wall and food processing in the carp *Cyprinus carpio*. *Netherlands Journal of Zoology* **35 (3)**, 377-422.

Sibbing, F.A.; Osse, J.W.M.; Terlouw, A. (1986). Food handling in the carp *Cyprinus carpio*: its movement patterns, mechanisms and limitations. *Journal of Zoology* **210**, 161-203

Sibbing, F.A. (1988). Specializations and limitations in the utilization of food resources by the carp, *Cyprinus carpio*: a study of oral food processing. *Environmental Biology of Fishes* **22(3)**, 161-178

Sidorkewicj, N.S.; Lopez Cazorla, A.C.; Murphy, K.J.; Sabbatini, M.R.; Fernandez, O.A.; Domaniewski, J.C.J. (1998). Interaction of common carp with aquatic weeds in Argentine drainage channels. *J. Aquat. Plant Manage.* **36**, 5-10.

Simberloff, D.; Rejmánek, M. (2011). Encyclopedia of biological invasions. *University of California Press*, California.

Simberloff, D.; Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown? *Biological Invasions* **1**, 21-32

Sivakumaran, K.P.; Brown, P.; Stoessel, D.; Giles, A. (2003). Maturation and reproductive biology of female wild carp, *Cyprinus carpio*, in Victoria, Australia. *Environmental Biology of Fishes* **68**, 321-332

Smith, B.B.; Walker, K.F. (2004). Spawning dynamics of common carp in the River Murray, South Australia, shown by macroscopic and histological staining of gonads. *Journal of Fish Biology* **64**, 336-354

Smith, B.B. (2005). The state of the art: a synopsis of information on common carp (*Cyprinus carpio*) in Australia. *Final Technical Report 77, South Australian Research and Development Institute (SARDI)*, Australia, Adelaide, 1-68

SNAP (2005). Proyecto "Fortalecimiento del Proceso de Implementación del Sistema Nacional de Áreas Protegidas". <http://www.snap.gub.uy>

Solomon, L.E.; Pendleton, R.M. Chick, J.H.; Casper, F.A. (2016). Long-Term Changes in Fish Community Structure in Relation to the Establishment of Asian Carps in a Large Floodplain River. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-0161180-8>

Summerfelt, R.C.; Mauck, P.E.; Mensinger, G. (1970). Food habits of the carp *Cyprinus carpio* L. in five Oklahoma reservoirs. *Proceedings of the Annual Conference, Southeast Association of the Fish and Game Commission* **24**, 352-377

Swee, U.T.; McCrimmon, H.R. (1966). Reproductive biology of carp, *Cyprinus carpio* L., in Lake St. Lawrence, Ontario. *Transaction of the American Fisheries Society* **95**, 372-380

Taylor, A.H.; Tracey, S.R.; Hartmann, K.; Patil J.G. (2012). Exploiting seasonal habitat use of the common carp, *Cyprinus carpio*, in a lacustrine system for management and eradication. *Marine and Freshwater Research* **63**, 587-597

Teixeira de Mello, F; González-Bergonzoni, I.; Loureiro, M. (2011). Peces de agua dulce del Uruguay. PPR-MGAP. 1-188

Tesitore, G. (2018). Caracterización de nicho trófico en peces omnívoros del Río Uruguay bajo. *Tesina de grado, Facultad de Ciencias, Universidad de la República*, 1-34

Thompson, R.M.; Hemberg, M.; Starzomski, B.M.; Shurin, J.B. (2007). Trophic levels and trophic tangles: The prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology* **88(3)**, 612–617

Toussaint, A.; Beauchard, O.; Oberdorff, T.; Brosse, S.; Villéger, S. (2016). Worldwide freshwater fish homogenization is driven by a few widespread non-native species. *Biological Invasions* **18**, 1295–1304 DOI 10.1007/s10530-016-1067-8

Vander Zander, M.J.; Rasmussen J.B. (1999). Primary consume $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology* **80 (4)**, 1395.1404

Villéger, S.; Blanchet, S.; Beauchard, O.; Oberdorff, T.; Brosse, S. (2015). From current distinctiveness to future homogenization of the world's freshwater fish faunas. *Diversity and Distributions* **21**, 223-235

Vitule, J.R.; Freire, C.A.; Simberloff, D. (2009). Introduction of non-native fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries* **10**, 98-108

VonBank, J.A.; DeBoer, J.A.; Casper, F.A.; Hagy, H.M. (2018). Ichthyochory in a temperate river system by common carp (*Cyprinus carpio*), *Journal of Freshwater Ecology*, 33:1, 83-96, DOI: 10.1080/02705060.2018.1423645

Welcomme, R.L. (1988). International introductions of inland aquatic species. *Food and Agriculture Organization of the United Nations, Fisheries Technical Paper 294*. Rome, Italy, 1-318

Winemiller O.K. (1989). Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Environmental Biology of Fishes* **26**, 177-199

Yafe, A.; Loureiro, M.; Scasso, F.; Quintans, F. (2002). Feeding of two Cichlidae species (Perciformes) in a hypertrophic urban lake. *Iheringia Série Zoologia* **92**, 73-79

Yoroyo, V.; García I.; Maroñas, M.; Colautti, D. (2017). Hábitos alimentarios de *Gymnogeophagus meridionalis* (Osteichthyes, Cichlidae) en un arroyo urbano. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales* **19(2)**, 093-100, 2017

Zambrano, L.; Scheffer, M.; Martinez-Ramos, M. (2001). Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. *Oikos* **94**, 344-350

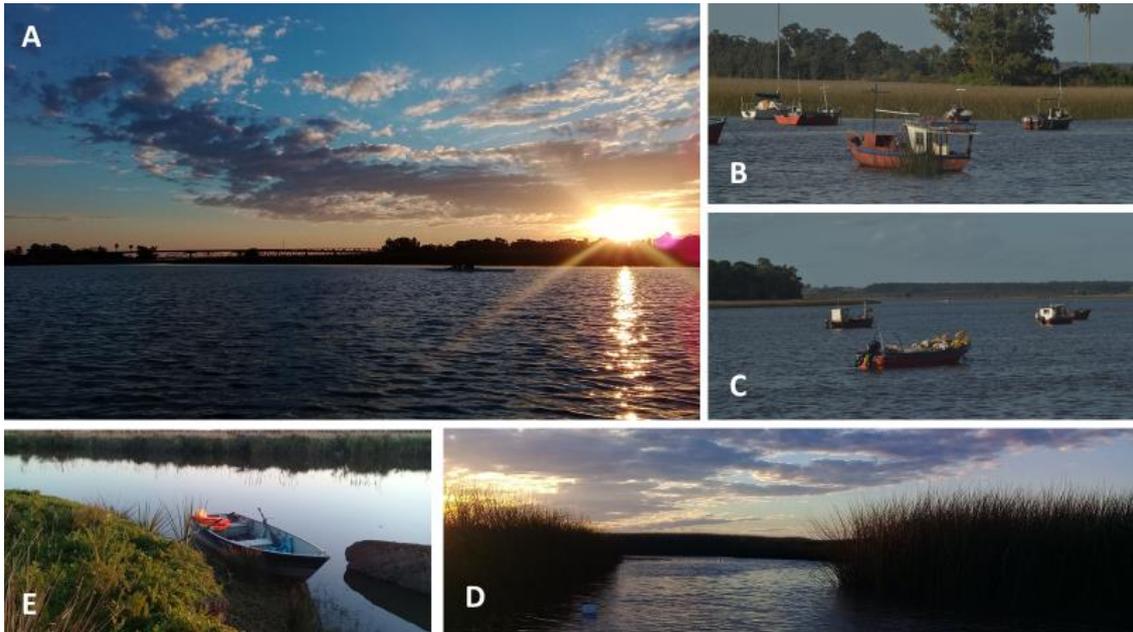
Zambrano, L., Martínez-Meyer, E., Menezes, N., Peterson, A.T. (2006). Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**, 1903-1910

Zaret, T.M.; Rand, S.A. (1971). Competition in Tropical Stream Fishes: Support for the Competitive Exclusion Principle. *Ecology* **52(2)**, 336–342

Zarucki, M.; Loureiro, M.; Díaz, D.; Serra, W.S.; Fabiano, G. (2020). Situación de las especies de peces exóticas e invasoras en Uruguay. En: Brazeiro A, Bresciano D, Brugnoli E & Iturburu M (eds): Especies exóticas invasoras de Uruguay: distribución, impactos socioambientales y estrategias de gestión. Pp. XX-XX. RETEMA-UdelaR/CEEI, MVOTMA, Montevideo. En prensa

Zolessi, L.; Philippi, M. (1995). Lista Sistemática de Decapoda del Uruguay (Arthropoda: Crustacea). *Com. Zool. Museo de Historia Natural. Montevideo*, 12 (183): 1-23.

ANEXOS



Anexo I. Se muestran los diferentes ambientes donde se colocaron redes multimalla para captura de *C. carpio* en la localidad de Santiago Vázquez, donde A: vista hacia el Río Santa Lucía desde la Pista de Regatas; B y C: Embarcaciones para Pesca Artesanal en el Río Santa Lucía; D y E: Ubicación de las redes multimalla de Facultad de Ciencias. En esta localidad se obtuvieron 31 de los 32 ejemplares.



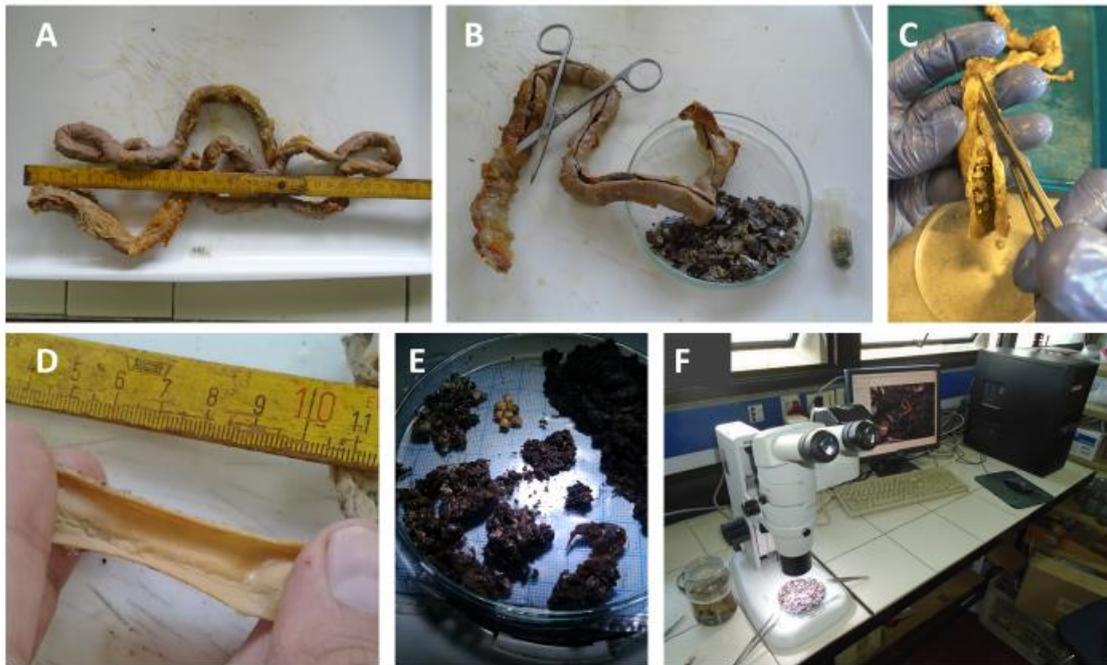
Anexo II. Colecta de ejemplares de *C. carpio* en Santiago Vázquez, donde se visualiza en A: Bote de pescadores artesanales amarrado a la plataforma de pesca en la Pista de Regatas; B: pescadores artesanales procesando peces para comercializar; C: captura de un ejemplar de *C. carpio* por pescadores deportivos en las orillas de la Pista de Regatas; D: interacción con pescadores deportivos en el muelle sobre el Río Santa Lucía.



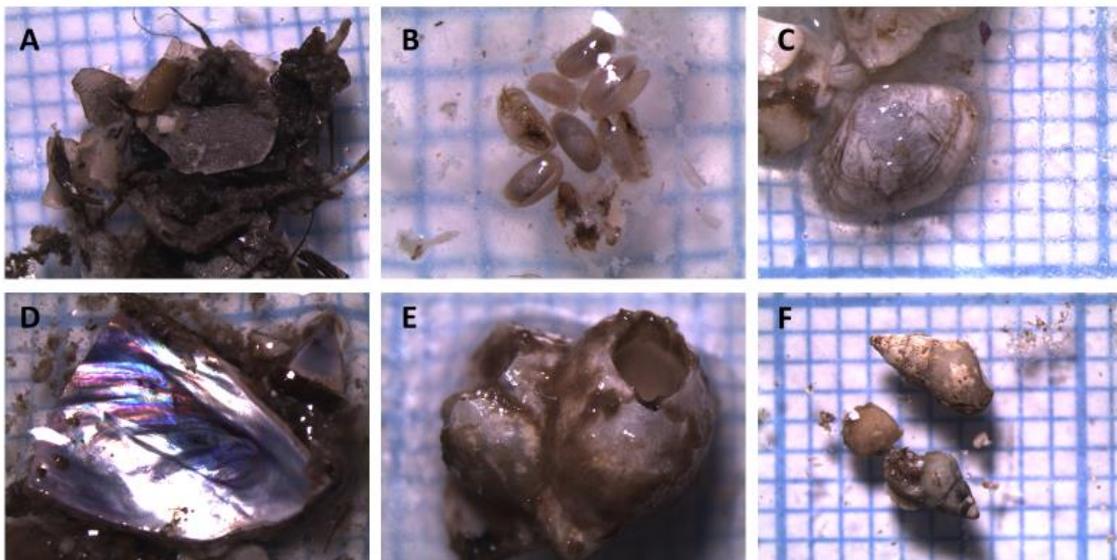
Anexo III. Luego de anestesiar los ejemplares de *C. carpio* capturados, se realizaron mediciones de largos corporales (L_{ST} y L_T) en A y peso de (W_T) en B; en C se observa la imagen del momento que un ejemplar en su primera madurez es anestesiado. Además, como perspectivas a futuro se midieron peces omnívoros nativos y se conservó el estómago de D: *Micropogonis furnieri*, E: *Pimelodus maculatus* y D: *Rhamdia quelen*. En cada muestreo se colectaron algunos ejemplares de invertebrados acuáticos como G: *Neohelice granulata*, para ser utilizado como línea de base para realizar un análisis de isótopos estables con el objetivo de determinar la estructura comunitaria y el solapamiento de nicho con *C. carpio*.



Anexo IV. Procesamiento y conservación de muestras de *C. carpio*, mostrando en A: disección del ejemplar; B: extracción de las vísceras; C: pesado de las gónadas; D: conservación de gónadas y vísceras en formol al 10 % con su respectiva etiqueta, E: ingreso de muestras en el Laboratorio de Zoología de Vertebrados, Facultad de Ciencias.



Anexo V. Análisis de cada uno de los tractos digestivos de *C. carpio* en el Laboratorio, donde A: tracto digestivo entero; B y C: extracción del contenido sobre una placa de Petri; D: se muestra parte de un estómago totalmente vacío; E: separación de los ítems en su correspondiente grupo; F: visualización y fotografiado de cada ítem que se identificaron posteriormente.



Anexo VI. Ítems que presentaron mayor volumen relativo dentro de los tractos digestivos de *C. carpio* en orden decreciente de A a F, siendo A: Detrito, B: Ostracoda, C: *Erodona mactroides*; D: *Limnoperna fortunei*; E: *Chthamalus sp.*; F: *Heleobia australis*.



Anexo VII. Especies exóticas invasoras (EEI) ingeridas por *C. carpio* en el Área Protegida con Recursos Manejados Humedales de Santa Lucía, siendo A: fragmentos de valvas de la almeja asiática *Corbicula fluminea*; B: valva entera del mejillón dorado *Limnoperna fortunei*; C: valvas enteras de juvenil de *L. fortunei*; D: valvas fragmentadas de *L. fortunei* en una placa de Petri correspondiente a un tramo del tracto de un ejemplar.

