

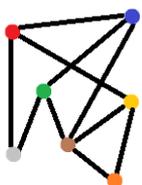
Rol trófico de los peces en un lago subtropical distrófico (Laguna del Cisne, Canelones) y su potencial implicancia en los flujos de energía en el ecosistema.



Bach. Martín Pacheco Rodríguez
Proyecto de pasantía de grado. Licenciatura de Ciencias Biológicas
Orientador: Dr Guillermo Goyenola

Índice

| | |
|---|----|
| Resumen | 2 |
| Introducción | 3 |
| Objetivos e hipótesis asociadas | 6 |
| Objetivo general | 6 |
| Objetivos específicos..... | 6 |
| Materiales y métodos | 7 |
| Área de Estudio..... | 7 |
| Muestreo y procesamiento de comunidad ictiológica..... | 8 |
| Procesamiento de datos y uso de índices | 9 |
| Descripción dietaria y clasificación..... | 9 |
| Posición trófica | 9 |
| Grado de omnivoría y amplitud de nicho..... | 10 |
| Solapamiento de nicho..... | 10 |
| Estrategia trófica y conectividad de la red..... | 11 |
| Resultados..... | 12 |
| Análisis dietario, posición trófica y nivel de similitud en el uso de recursos tróficos | 14 |
| Grado de omnivoría y amplitud de nicho: | 18 |
| Solapamiento de nicho trófico | 21 |
| Estrategia trófica y conectividad | 22 |
| Discusión | 26 |
| Conclusiones y perspectivas..... | 31 |
| Referencias..... | 34 |



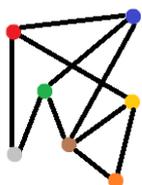
Introducción

La diversidad de requerimientos y la necesidad de satisfacerlos llevan a los organismos a entablar relaciones de diferente magnitud con el medio en el que habitan. En este sentido, cada especie tiene un rango óptimo con respecto a cada condición en la cual puede reproducirse y crecer (Lynch & Gabriel., 1987).

El concepto de nicho ecológico involucra la construcción conceptual de un hipervolumen, en el que cada dimensión informa sobre el rango adecuado para una especie respecto a cada gradiente ambiental relevante (Begon *et al.*, 2006). La porción de este espacio que se caracteriza por abarcar las actividades alimenticias se denomina nicho trófico. Este nicho refleja las interacciones para obtener energía y nutrientes a través del alimento, mostrando las relaciones existentes entre los ejemplares que componen el sistema (Sánchez-Hernández *et al.*, 2019). Para comprender mejor el funcionamiento de estas relaciones se utilizan modelos de redes tróficas. Dichos modelos son una síntesis de todas las interacciones binarias, reflejando la direccionalidad, intensidad y las conectividades del sistema (Pimm 1982; Flores *et al.*, 2019). La intensidad de las interacciones permite caracterizar la red y el flujo de energía, que puede ser utilizado para clasificar las especies en grupos funcionales y conformar niveles tróficos (Christensen & Pauly., 1993; Miranda *et al.*, 2013).

El funcionamiento de las redes depende de su estructura y determina o influye en el ciclado de nutrientes y en la resiliencia del ecosistema al experimentar disturbios (Pimm 1982; Arreguín-Sánchez., 2014). Por ejemplo, una especie que presenta muchas interacciones tróficas de pequeña magnitud tiene la posibilidad de, ante la pérdida de una de ellas, compensar redireccionando las mismas hacia los ítems restantes (MacArthur., 1955; Emmerson & Yearsley., 2004). También, los efectos de las interacciones depredador-presa se pueden propagar afectando la densidad poblacional y biomasa de los niveles tróficos superiores e inferiores, conociéndose a este fenómeno como efecto de cascada trófica (Carpenter., 1985; van Altena *et al.*, 2016).

Existen varios registros de cascadas tróficas en lagos, producidos por diferentes hábitos tróficos. Jeppesen *et al.*, en 1998 describieron los cambios en abundancia, biomasa y tamaño de las comunidades de zooplancton y fitoplancton afectadas por la abundancia de peces zooplanctívoros que ejercen control descendente o top down en un estudio a largo plazo en un lago somero, aportando a la explicación de los cambios en los estados de aguas claras a aguas turbias. Mazzeo *et al.*, en 2010 registraron una disminución en la turbidez y la clorofila *a* debido a la presencia del piscívoro *Hoplias argentinensis* (*ex malabaricus*) que se alimentó de los pequeños peces zooplanctívoros como *Jenynsia lineata* (*ex multidentata*), con un efecto en cascada sobre la abundancia del fitoplancton. Sin embargo, este tipo de efectos no son de simple predicción, debido a que son dependientes de múltiples factores como por ejemplo las características del hábitat y de la comunidad. Para entender mejor estos efectos hay que considerar la pérdida de energía entre niveles de la red

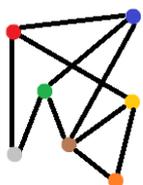


trófica, lo que se ve reflejado en las abundancias de las especies de los diferentes niveles. Las especies de posición cercana a la base tienden a presentar mayores abundancias que los predadores tope (Butz., 2004; Gaedke., 2010).

Por otra parte, las redes tróficas y las interacciones que ocurren en los lagos están condicionadas por los diferentes estados tróficos de los ecosistemas. La distrofia es un estado en el que la producción fitoplanctónica se ve reducida por la presencia de sustancias húmicas que imposibilitan el paso de luz. Esto se refleja en una falta de correlación entre la productividad primaria potencial y la que efectivamente ocurre en el sistema. Por lo tanto, cabe esperar que los links con la producción primaria fitoplanctónica no sean de particular relevancia en estos ecosistemas por lo que los consumidores primarios deberán explotar recursos alternativos lo que condicionará la estructura de la comunidad de peces, así como su rol y hábitos tróficos (Carpenter & Pace 1997; Bezerra-Neto *et al.*, 2006).

Los peces ocupan nichos tróficos diversos. De hecho, la dicotomía entre generalismo-especialismo ha intrigado a los científicos abocados a estudios de la dinámica trófica, siendo de gran importancia para la teoría de nicho (Pianka, 2011). Un nicho trófico amplio se relaciona con un hábito generalista del individuo, así como un nicho estrecho se asocia a un individuo categorizado como especialista. Sin embargo, se debe considerar que estos hábitos pueden presentar variabilidad en el individuo mismo (componente intra-fenotípico) y en la población a la que pertenece el organismo (componente inter-fenotípico; Amundsen *et al.*, 1996). Una población con nicho estrecho debe estar necesariamente compuesta por ejemplares de nicho estrecho y especializado, sin embargo una población de nicho amplio puede estar compuesta tanto por ejemplares de nicho estrecho (con un significativo componente inter-fenotípico), amplio o una combinación de ambos (Amundsen *et al.*, 1996). Estos son los dos aspectos que conforman la amplitud total del nicho, la componente intra-fenotípica es alta en poblaciones con ejemplares generalistas con mucho solapamiento de sus nichos, mientras que la componente inter-fenotípica es significativa en poblaciones de ejemplares especialistas con baja superposición en sus nichos (Pianka, 2011; Giller, 2012).

Muchos peces se alimentan de organismos pelágicos, bentónicos e incluso invertebrados terrestres, oficiando de enlace entre estas cadenas o flujos de nutrientes y energía (Schindler *et al.*, 1996, 1997). Ciertas especies ocupan frecuentemente el rol de predador tope. Por estas, entre otras razones, los peces son un buen modelo para estudiar las redes tróficas, brindando una visión integradora del funcionamiento de todo el sistema acuático y su vínculo con el entorno (Oberdorff *et al.*, 2002). Los peces de los ecosistemas subtropicales de la región neotropical, son en gran proporción omnívoros comparados con comunidades ícticas de latitudes más altas, además de que los organismos de sistemas subtropicales se caracterizan por ser más diversos en la utilización de recursos tróficos (Meerhoff *et al.*, 2007; González-Bergonzoni *et al.*, 2012; Teixeira de Mello *et al.*, 2009, Iglesias *et al.*, 2017). A su vez las comunidades de peces en



los lagos uruguayos se caracterizan por presentar altas abundancias de pequeños peces omnívoros, y algunas con varios eventos reproductivos anuales que ejercen fuerte presión trófica sobre el zooplancton (Teixeira de mello *et al.*, 2009; Mazzeo *et al.*, 2010; Iglesias *et al.*, 2008).

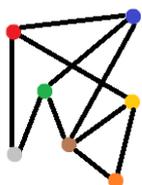
La omnivoría definida como el hecho de alimentarse de más de un nivel trófico por la ecología trófica clásica (Pimm 1982), fue considerada como una fuerza desestabilizadora de las comunidades ecológicas (eg. Pimm & Lawton 1978). Sin embargo, enfoques más modernos la han identificado como una propiedad estabilizadora del sistema (Fagan 1997; Wootton., 2017), ya que tiene entre muchos, el efecto de distribuir tanto los impactos de la predación, como la energía generada por los productores primarios a lo largo de todos los niveles sin permitir que se focalicen en uno solo (Strong., 1992; Granados & Ricciardi., 2019). Esto complejiza la visión sobre las consecuencias de relaciones tróficas, ya que los impactos no serían unidireccionales y los efectos en cascada resultarían difusos. En este sentido, González-Bergonzoni *et al* en 2016, documentaron por ejemplo que peces del género *Gymnogeophagus* pueden tener un impacto negativo tanto sobre la biomasa de los vegetales como la de invertebrados acuáticos por predación, lo que evidencia que los efectos pueden observarse en varios grupos tróficos distintos (Stein *et al.*, 1995). Además de esto, autores uruguayos han documentado que las comunidades de estas latitudes presentan importantes incorporaciones de material vegetal (González-Bergonzoni *et al.*, 2012; Iglesias *et al.*, 2017).

La incorporación de ítems por parte del pez se relaciona de forma positiva con la amplitud de nicho (Beckerman *et al.*, 2006), sin embargo en los ecosistemas la abundancia de los ítems de los distintos niveles tróficos no es equitativa ya que existen más productores primarios que predadores tope (tratado en Torija & Aleixandre., 2013). Este concepto, de la mano de la definición de omnivoría, hace pensar que ésta no es directamente proporcional a la incorporación de mayor número de ítems, porque si incorporo ítems de la red trófica de forma sucesiva, la probabilidad de incorporar otro de diferente nivel trófico es baja.

La generalidad de la omnivoría en los sistemas subtropicales obliga a entender el sistema a lo largo de un gradiente trófico con existencia de niveles tróficos intermedios, en lugar de los fijos escalones o niveles de una cadena trófica (Vander Zanden *et al.*, 1999).

Teniendo en cuenta las características mencionadas de la ictiofauna, las redes tróficas y los estados tróficos que influyen en los flujos energéticos de los ecosistemas subtropicales, este trabajo se centra en dilucidar cómo condiciona el carácter subtropical y distrófico del lago a las interacciones de la ictiofauna con su ambiente.

Conocer el rol trófico de los peces se hace de gran importancia para ver su influencia en el funcionamiento ecosistémico, flujos de energía y sobre la calidad de agua.



Objetivos e hipótesis asociadas

Objetivo general

- Describir el rol trófico de la comunidad de peces de un lago somero subtropical distrófico y analizar los resultados en función de su implicancia potencial sobre el flujo de nutrientes y energía en el ecosistema.

Hipótesis asociada: El uso de los recursos tróficos por parte de la comunidad de peces de la Laguna del Cisne presentará un sesgo hacia el generalismo y la omnivoría y no presentará vínculos fuertes con las vías dependientes de la productividad primaria fitoplanctónica.

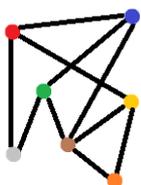
Objetivos específicos

1. Caracterizar la dieta de las especies ícticas presentes en este ecosistema distrófico. Compararlas y determinar la posición trófica de las mismas.
2. Determinar el grado de omnivoría y la amplitud de nicho de las especies presentes a partir de su contenido estomacal.

La amplitud de nicho está relacionada al número de ítems incorporados mientras que la omnivoría refiere a la incorporación de ítems de diferentes niveles tróficos. Considerando la pérdida de energía que ocurre entre los niveles tróficos, cabe esperar que la abundancia de las especies basales sea mayor que la de los predadores tope por lo que se espera que la creciente incorporación de ítems distintos no se corresponda con ítems de diferentes niveles tróficos por la estructura de recursos tróficos.

Hipótesis 2: No existe correlación significativa entre la omnivoría y la amplitud de nicho.

3. Establecer el grado de solapamiento de nicho interespecífico.
4. Analizar la estrategia trófica poblacional de cada especie, así como cuantificar la conectividad con los ítems para evaluar las implicancias que puede tener sobre el funcionamiento ecosistémico.



Materiales y métodos

Área de Estudio

La Laguna del Cisne es el cuerpo de agua léntico natural más grande del departamento de Canelones (Uruguay, 34° 40'S, 55° 37'W; Goyenola *et al.*, 2011) (Figura 1), se caracteriza por ser somero ($Z_{\text{máx}}$: 3.6 m, Z_{media} : 2.0 m), costero y ubicarse en el límite austral de un sistema de lagunas costeras del litoral oriental sudamericano (Calow, 1999). Se formó a fines del siglo XIX como consecuencia de la obstrucción del arroyo Tropa Vieja por transporte eólico de arena (Tribuna Popular, Pando 1893; citado por Gutiérrez Laplace 1995). Desde los años 70 es el principal reservorio de agua dulce para potabilización que abastece a gran parte de la Costa de Oro, zona de mayor importancia turística para el departamento de Canelones (Goyenola *et al.*, 2011).

Los niveles de fósforo total han aumentado de forma considerable hasta alcanzar los 700 $\mu\text{g-P/L}$ en el año 2012 (Goyenola *et al.*, 2017), lo que establece un estado de hipereutrofia según Carlson (1977). Estos niveles que están asociados a pérdidas de servicios ecosistémicos y deterioro en la calidad del agua lograron que se encendieran las alarmas en las órbitas sociales, administrativas y académicas relacionadas. Bajo este escenario sería esperable un aumento considerable de la biomasa de la comunidad fitoplanctónica, especialmente cianobacterias. No obstante la laguna se caracteriza por la baja abundancia de organismos fitoplanctónicos (Gelós *et al.*, 2010; Goyenola *et al.*, 2011; 2017). Además, ha presentado una diversidad baja de especies fitoplanctónicas (13 spp), comparada con otras lagunas del litoral Uruguayo (Kruk *et al.*, 2006; Pacheco *et al.*, 2010).

Esta contradicción entre la productividad potencial y la expresada, establece que este sistema deba ser clasificado como distrófico, con su producción primaria limitada por altas concentraciones de material particulado en suspensión y materia orgánica disuelta coloreada (CDOM; Goyenola *et al.*, 2011).



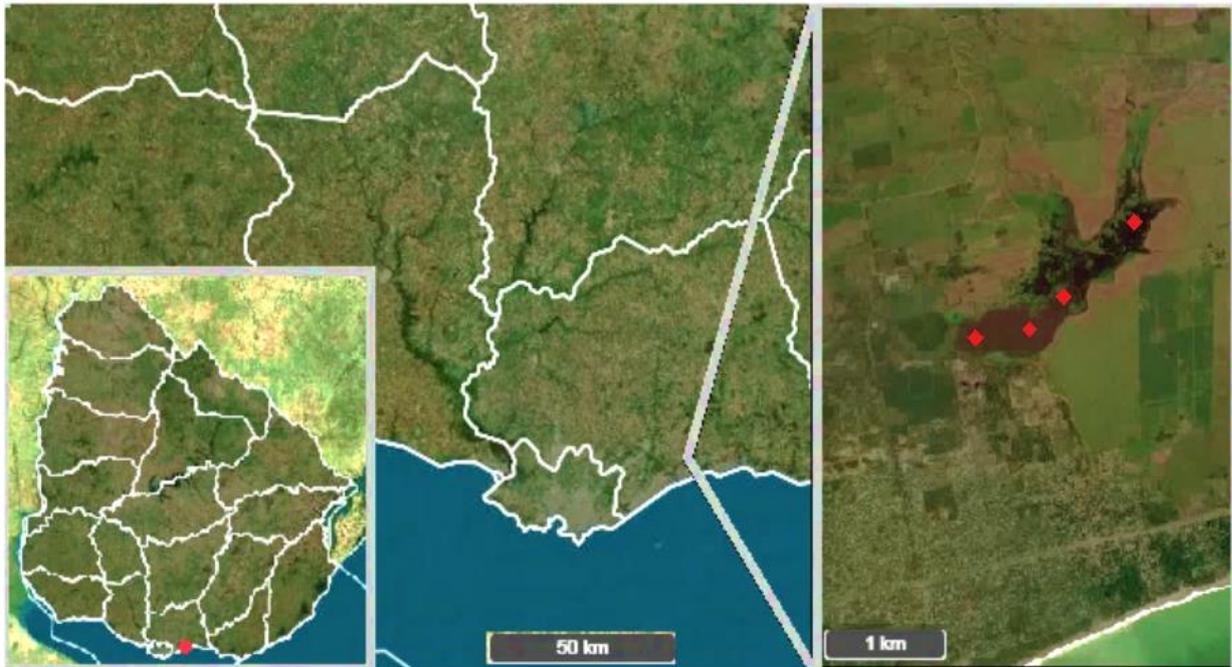
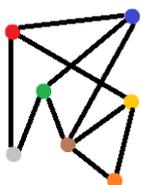


Figura 1: Ubicación de la Laguna del Cisne ($34^{\circ} 40'S$, $55^{\circ} 37'W$), se encuentra al sur del territorio Uruguayo. En la laguna se muestran los 4 sitios donde se ubicaron las redes.

Muestreo y procesamiento de comunidad ictiológica

Se realizó un muestreo correspondiente al mes de agosto del 2018 en el marco de un Proyecto FAO, con redes de enmalle nórdicas multimalla en 4 puntos de la laguna: en la desembocadura, en la naciente y dos en la zona de mayor profundidad en el centro del espejo de agua (Teixeira de Mello *et al.*, 2019). Este tipo de redes tienen un largo de 30 m y una altura de 1.5 m y están compuestas por 12 paños de 2.5 m con un tamaño de malla diferente para cada paño. Las distancias entrenudo para cada malla son: 5.0, 6.25, 8.0, 10, 12.5, 15.5, 19.5, 24, 29, 35, 43 y 55 mm. Estas redes son el arte más adecuado para capturar individuos de toda la comunidad. A su vez se realizó una colecta de ejemplares mediante pulsos de pesca eléctrica en la ribera sur de la laguna. Los ejemplares que se colectaron vivos de las redes fueron sometidos a eutanasia mediante dislocación cervical.

Los peces fueron clasificados hasta el máximo nivel de discriminación taxonómica posible, además fueron pesados y medidos (LS). En algunos ejemplares el tracto digestivo fue retirado y conservados en frascos con alcohol 70° y en otros fue fijado el individuo entero en formol para su posterior procesamiento.



Procesamiento de datos y uso de índices

Descripción dietaria y clasificación

Los ejemplares con contenido en el estómago fueron analizados bajo lupa para caracterizar sus hábitos tróficos, identificando los ítems alimenticios hasta el máximo nivel de discriminación taxonómica posible, siendo cada ítem cuantificado por métodos volumétricos con la ayuda de gradillas milimetradas o probetas según el tamaño del mismo (Hyslop 1980). Se promedió la proporción de los ítems considerando a cada individuo, para conseguir un valor de porcentaje de cada ítem en la dieta de la especie.

Para facilitar el procesamiento e interpretación de las dietas, se crearon categorías compuestas integrando los ítems con escaso volumen relativo en los estómagos y que presentan similitud trófica o parentesco (insectos terrestres, moluscos, larvas acuáticas depredadoras, invertebrados acuáticos, crustáceos e insectos acuáticos) . Esto con el fin de visualizar más claramente las características de la dieta de los peces a estudiar y de donde proviene su sustento energético.

La similitud en el uso de recursos tróficos entre especies, fue analizado mediante análisis de clasificación a partir de los volúmenes relativos promedio de los ítems de la dieta (Mediante Algoritmo UPGMA, Índice de similitud de Bray Curtis, con número de iteraciones igual a 1000) utilizando Past 3.24 (Hammer *et al.*, 2001). Este análisis se ve altamente influenciado por las altas proporciones de los ítems mayoritarios de las especies estudiadas que tienen mayor peso a la hora de formar grupos.

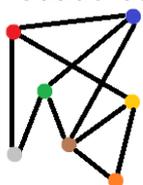
Se utilizó el algoritmo de distancia Bray Curtis, ya que resulta intuitivo debido a que las especies comunes y raras tienen pesos relativamente similares (Espinosa 2016). Se consultó bibliografía de caracterizaciones tróficas de las especies capturadas, realizadas por autores de la región y la laguna, con el fin de evaluar la coincidencia de los resultados obtenidos en este estudio e intentar explicar los patrones observados.

Posición trófica

La posición trófica que ocupa un individuo se determinó por la posición que ocupan sus presas, calculado como uno más el promedio de las posiciones tróficas establecidas por bibliografía para cada ítem (pt_i), ponderadas según su volumen relativo (VR) en el contenido estomacal analizado (Cohen *et al.*, 2003).

$$PT = 1 + \sum_{i=1}^n (pt_i * VR_i)$$

Esta ponderación se realiza con el fin de no sesgar los resultados ante ítems poco abundantes. Se estableció el criterio de que los productores primarios y el detrito tienen posición trófica igual a 1, los consumidores secundarios igual a 2 y los depredadores top 3 o más. También se optó por establecer niveles tróficos



intermedios en grupos biológicos que son caracterizados como omnívoros como por ejemplo los anfípodos (crustáceos) con posición trófica igual 2.5 debido a que su dieta es caracterizada como omnívora por lo que se alimenta de más de un nivel trófico. Con el fin de determinar la posición trófica a nivel especie.

Grado de omnivoría y amplitud de nicho

Por su parte el índice de omnivoría se estimó como el desvío estándar de la posición trófica de las presas de cada especie (Lazzaro *et al.*, 2009). Cuanto mayor es el desvío quiere decir que la especie se alimentó de más ítems de posiciones tróficas distintas, lo que es concordante con la definición de omnivoría citada anteriormente. Cuando todos los individuos de la especie tienen la misma posición trófica, la omnivoría toma el valor de 0. A medida que los individuos incorporan ítems de diferentes posiciones tróficas el desvío aumenta y el índice de omnivoría se aleja de 0. En este trabajo se estableció el criterio de que para las especies con índices de omnivoría comprendidos entre 0 y 0.2 la omnivoría es considerada baja, entre 0.2 y 0.4 omnivoría media, entre 0.4 y 0.6 omnivoría alta y valores mayores a 0.6 son considerados muy altos. Estos valores se establecieron en base a resultados de Lazzaro *et al.* en 2009.

La amplitud de nicho se derivó de la cantidad de ítems alimenticios distintos incorporados por la especie (Beckerman *et al.*, 2006). Este índice representa el número de ítems de los que se alimenta la especie y por lo tanto el número de interacciones tróficas que establece con su entorno.

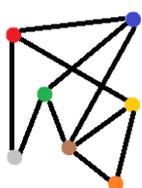
También se correlacionaron ambos términos utilizando el coeficiente de correlación de Spearman r_s , utilizando PAST 3.24 (Hammer *et al.*, 2001). Esto para evaluar si la amplitud de nicho está dada por la incorporación de varios niveles tróficos.

Solapamiento de nicho

Por su parte el solapamiento de nicho entre pares de especies, se calculó utilizando el índice de solapamiento de Schoener (1970):

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

Éste aplicado, expresa que para dos especies que habitan en la misma región al mismo tiempo, es 1 el valor de alfa correspondiente al solapamiento total y 0 al nulo solapamiento. P_x y P_y corresponden a la proporción que ocupa el ítem i en la dieta de ambas especies y n es el número de categorías alimenticias. Este índice representa la proporción compartida de dieta entre 2 especies. Se considera bajo un valor menor a 0.30, medio un valor entre 0.30 y 0.60, alto un solapamiento entre 0.60 y 0.75 y muy alto los valores superiores a 0.75 (Zaret & Rand, 1971; Matthews & Hill, 1980).



Estrategia trófica y conectividad de la red

Se optó por el diagrama de Amundsen para evidenciar las diferentes estrategias tróficas de las poblaciones de peces de la Laguna del Cisne. Es un abordaje gráfico que complementa la información obtenida a nivel de ejemplares. Se realizaron los diagramas correspondientes a las especies para las que se capturaron más de 3 ejemplares para visualizar estrategias tróficas en la población. Para esto se estimó la abundancia presa específica como volumen relativo (porcentaje que representa un taxón con respecto a los otros), solo en los estómagos en los que está presente y la frecuencia de ocurrencia (número de estómagos en los que está presente el ítem sobre el número total de estómagos con contenido). Ambos parámetros fueron calculados para cada ítem de la dieta de cada especie de pez y se graficaron para construir los diagramas (Figura 2). Cada punto en el esquema corresponde a un ítem. Su posición con respecto al eje y, da información sobre la estrategia trófica poblacional que va desde la especialización al generalismo (gradiente vertical) (Figura 2). Otro de los ejes se relaciona con la importancia de la presa (rareza o dominancia) que aumenta de forma proporcional con ambos componentes del diagrama. Por último, también se visualiza en el diagrama la contribución a la amplitud de nicho reflejada por los componentes intra e interfenotípico. Por ejemplo, si obtengo un diagrama con gran aporte del componente interfenotípico cabe esperar que la población esté formada por ejemplares especialistas y escaso solapamiento de nicho entre ellos. Sin embargo, si el que domina es el componente intrafenotípico nos da indicios de estar analizando a una especie generalista con ejemplares con nichos tróficos similares (Figura 2).

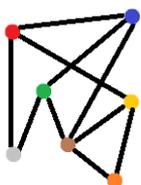
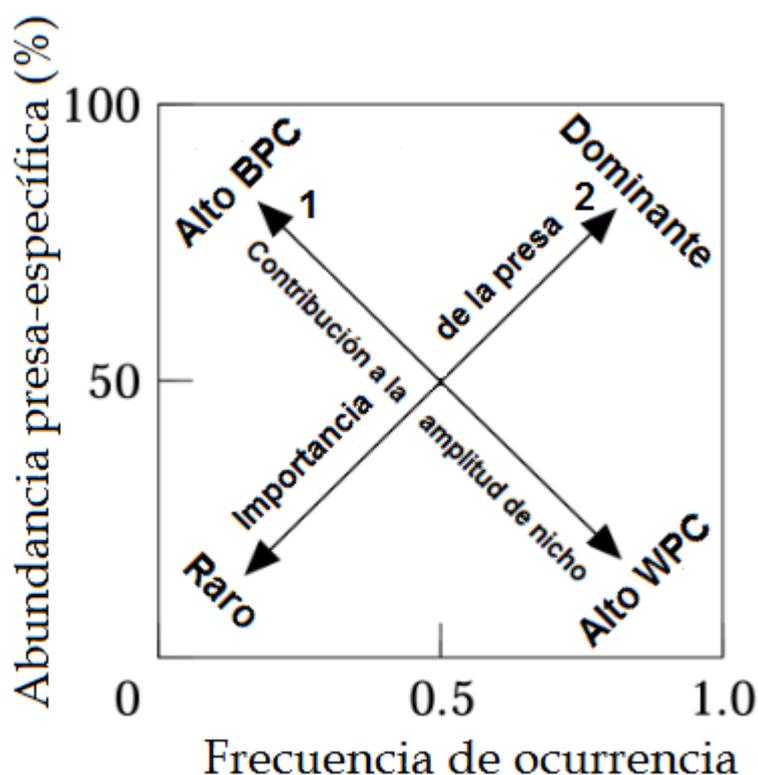


Figura 2: Explicación del diagrama de Amundsen utilizando ejes que corresponden al gradiente de las características tróficas. Se muestra la abundancia presa específica en el eje y, y la frecuencia de ocurrencia en el eje x. El gradiente vertical expresa las tendencias especialistas-generalistas, siendo más generalista si se ubica más cercano al 0 del eje y. El eje número 1 refleja la contribución a la amplitud de nicho representada por las componentes intra e interfenotípicos, plasmados en el diagrama como las siglas WPC y BPC respectivamente (por sus nombres en inglés). Por último, en el eje número 2 se expresa la importancia de la presa en la dieta que va desde rara a dominante (tomado de Amundsen *et al.*, 1996).

La conectividad de la red y sus posibles implicancias en el funcionamiento ecosistémico se relacionan con la naturaleza de las interacciones tróficas, la cantidad y la magnitud de las mismas. Para conocerlas, se utilizaron los volúmenes relativos de cada ítem para cada especie (con capturas de más de 3 ejemplares) para diseñar un esquema que resume las interacciones tróficas en el ecosistema. Los ítems con volúmenes relativos muy bajos menores a 0,1 (que pueden representar ingesta involuntaria) no son representados en el esquema.

Los ítems con volúmenes relativos promedio más altos cabe esperar que sean los que constituyen los links más fuertes para esa especie ya que por más que no todos los individuos se alimentan de los ítems en proporciones similares, si un ítem es abundante a nivel poblacional, quiere decir que esa especie de pez está ejerciendo un potencial control por predación sobre población de esa presa. Esto ayuda a visualizar hacia dónde se dirigen los flujos de energía del ecosistema.

Resultados

Se capturaron peces pertenecientes a 20 especies, 8 familias y 4 órdenes (Tabla 1). Se analizaron 195 estómagos de todas las especies capturadas. Adicionalmente se buscó una breve caracterización trófica existente de las especies incluyendo principales ítems encontrados en sus estómagos por otros autores en la región, de esto se desprende que 15 de las especies que formaron parte del análisis fueron caracterizadas previamente como omnívoras (Tabla 1).

También se capturaron las especies *Steindachnerina biornata* (Sabalito), *Hoplias argentinensis* (*ex Hoplias malabaricus*; *Tararira*), *Crenicichla scottii* (cabeza amarga), *Australoheros facetus* (Castañeta), *Phalloceros caudimaculatus* (Madrecita) y *Otocinclus arnoldi* (vieja de agua), pero estas no presentaron contenido estomacal por lo que no fueron incluidas en el análisis. En cuanto a *Cyphocharax voga* (Sabalito) fue considerado en el estudio como iliófago especialista con su estómago repleto de detritos en base a observación propia y extensa evidencia bibliográfica (e.g. Sagrario & Ferrero., 2013).

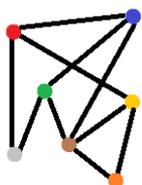
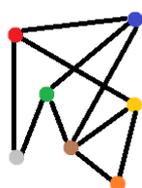


Tabla 1: Clasificación taxonómica de las especies analizadas incluyendo orden y familia correspondiente, también se muestran los nombres comunes. Se incluye el número de ejemplares capturados por especie (Nº), largo estándar medio en centímetros (LS) y su desvío (DS). Por último se incorporan datos bibliográficos de ítems alimenticios y caracterización trófica previa para cada especie (revisado en Yafe *et al.*, 2002; Goyenola *et al.*, 2008; Teixeira de Mello *et al.*, 2011; Serra *et al.*, 2014; Gonzalez-Bergonzoni *et al.*, 2016).

| Orden y Familia | Especie | Nombre común | Nº | LS (cm) ± DS | Caracterización trófica de bibliografía |
|------------------------------------|---|-----------------|----|--------------|--|
| Characiformes, Characidae | <i>Astyanax aff rutilus</i> (Jenyns 1842) | Mojarra | 8 | 9,97 ± 0,77 | Invertebrados, Detritos y Material vegetal (Omnívoro) |
| | <i>Cheirodon interruptus</i> (Jenyns, 1842) | Mojarra | 16 | 2,36 ± 1,04 | Zooplankton, Invertebrados, Detritos y Material Vegetal (Omnívoro) |
| | <i>Hyphessobrycon meridionalis</i> (Ringuet, Miquelarena & Menni, 1978) | Mojarra | 1 | 5 | Zooplankton, Invertebrados y Material Vegetal (Omnívoro) |
| | <i>Pseudocorynopoma doriae</i> (Perugia, 1891) | Mojarra aletuda | 1 | 2,8 | Insectos |
| | <i>Astyanax sp</i> | Mojarra | 34 | 5.04 ± 3,31 | Invertebrados, Detritos y material vegetal (omnívoro) |
| | <i>Heterocheirodon yatai</i> (Casciotta, Miquelarena & Protogino, 1992) | Mojarra | 26 | 2,17 ± 0,63 | Micro crustáceos, larvas de insectos, material vegetal y algas (omnívoro) |
| | <i>Oligosarcus oligolepis</i> (Steindachner, 1867) | Dientudo | 11 | 14,75 ± 3,12 | Pequeños peces e invertebrados acuáticos |
| | <i>Oligosarcus jenynsii</i> (Günther, 1864) | Dientudo | 17 | 12,56 ± 1,23 | Pequeños peces e invertebrados acuáticos |
| | <i>Diapoma terofali</i> (Géry, 1964) | Mojarra | 16 | 4,5 ± 0,98 | Sin estudios en detalle (omnívoro) |
| | <i>Hyphessobrycon anisitsi</i> (Eigenmann, 1907) | Mojarra | 1 | 2 | Larvas de insectos, plantas acuáticas, algas filamentosas y detritus (omnívoro) |
| Crenuchidae | <i>Characidium rachovii</i> (Regan, 1913) | Mariposa | 1 | 4 | Pequeños crustáceos (zooplankton), insectos e invertebrados acuáticos |
| Cyprinodontiformes, Poeciliidae | <i>Cnesterodon decemmaculatus</i> ♀ (Jenyns, 1842) | Madrecita | 2 | 2,18 ± 0,46 | Pequeños crustáceos (zooplankton), invertebrados acuáticos y algas (omnívoro) |
| | <i>Cnesterodon decemmaculatus</i> ♂ (Jenyns, 1842) | Madrecita | 4 | 1,73 ± 0,17 | |
| | <i>Phalloceros caudimaculatus</i> (Hensel, 1868) | Madrecita | 1 | 1,4 | Micro crustáceos, invertebrados acuáticos y algas (omnívoro) |
| Anablepidae | <i>Jenynsia lineata</i> ♀ (Jenyns, 1842) | Overito | 12 | 2,88 ± 0,79 | Pequeños crustáceos (zooplankton), invertebrados acuáticos y perifiton (algas) (omnívoro) (Goyenola 2008). |
| | <i>Jenynsia lineata</i> ♂ (Jenyns, 1842) | Overito | 5 | 1,86 ± 0,15 | |
| Siluriformes, Callichthyidae | <i>Corydoras paleatus</i> (Jenyns, 1842) | Limpiafondo | 1 | 3,7 | Insectos y algas. (omnívoro) |
| Heptapteridae | <i>Pimelodella australis</i> (Eigenmann, 1917) | Bagre burrito | 1 | 7,2 | Larvas de insectos, crustáceos y material vegetal. (omnívoro) |
| | <i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard, 1824) | Bagre negro | 5 | 36,9 ± 3,86 | Peces, moluscos, crustáceos, insectos, Restos vegetales y detritos. (omnívoro) |
| Pimelodidae | <i>Pimelodus maculatus</i> (Lacepède, 1803) | Bagre amarillo | 4 | 28,43 ± 1,99 | Larvas de insectos, bivalvos, cangrejos, peces e incluso semillas (omnívoro) |
| | <i>Parapimelodus valenciennis</i> (Lütken, 1874) | Bagre azul | 1 | 23,5 | Plancton y crustáceos |
| Perciformes, Cichlidae | <i>Gymnogeophagus terrapurpura</i> (Loureiro, Zarucki, Malabarba & González-Bergonzoni, 2016) | Castañeta | 6 | 2,53 ± 0,34 | Perifiton, macroinvertebrados y zooplankton (omnívoro) (Yafe et al 2002) |



Análisis dietario, posición trófica y nivel de similitud en el uso de recursos tróficos

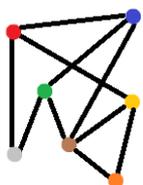
Se identificaron 28 ítems al máximo nivel de discriminación taxonómica posible. Estuvieron presentes ítems de origen vegetal, larvas y estadios adultos de artrópodos, invertebrados acuáticos, zooplancton y peces (Tabla 2). Dentro de estos grupos hay ítems con diferentes roles tróficos que van desde productores primarios hasta predadores. La posición trófica asignada para cada ítem varió entre 1 y 3.5 (Tabla 2).

En ciertos ítems no se llegó a una discriminación taxonómica al máximo nivel por el deterioro de los mismos, producto de la alimentación del pez o la manipulación a la hora de obtener el contenido estomacal.

En cuanto a la dieta de *C. decemmaculatus*, *H. meridionalis*, *D. terofali*, *P. doriae* y *G. terrapurpura* el ítem principal de la dieta fueron los cladóceros. Además *P. doriae* y *D. terofali* consumieron proporciones considerables de insectos terrestres y acuáticos como efemerópteros, pupas de dípteros y coleópteros adultos. *Gymnogeophagus terrapurpura* además incorpora material vegetal y sedimentos mientras que *C. decemmaculatus* consumió detritos en menor proporción (Figura 3).

En la dieta de *H. yatai*, *C. interruptus*, *P. valenciennis* el ítem predominante fueron los copépodos con la ocasional aparición de material vegetal y anfípodos (crustáceos). *Parapimelodus valenciennis* fue la única especie en incorporar *Chaoborus* a su dieta y en elevada proporción, *C. interruptus* incorporó en bajas proporciones bivalvos (moluscos), anfípodos y artrópodos terrestres mientras que *H. yatai* incorporó anfípodos e insectos acuáticos. Para las especies *H. anisitsi*, *J. lineata* y *Astyanax spp* la dominancia de los copépodos no resultó tan notoria. Para la primera especie la proporción de copépodos y cladóceros fue muy similar mientras que *Astyanax spp* también se alimentó en proporción considerable de tricópteros, anfípodos, gasterópodos y larvas de artrópodos acuáticos. Por su parte, *J. lineata* incorporó anfípodos, detritos y otros invertebrados acuáticos. Para las especies del género *Oligosarcus*, se encontró que tanto para *O. jenynsii* como para *O. oligolepis*, los crustáceos (anfípodos) fueron el ítem dominante seguido por las larvas acuáticas predadoras (Dytiscidae) y en menor proporción peces. *Oligosarcus jenynsii* consumió además otros insectos acuáticos. El único individuo de *C. rachovii* analizado se alimentó principalmente de anfípodos seguido por quironómidos. La dieta de *C. paleatus* fue dominada por quironómidos, bivalvos, crustáceos y zooplancton respectivamente (Figura 3).

Los ejemplares analizados de *P. maculatus* presentaron gran número de ítems en su dieta, siendo las de mayor volumen las larvas acuáticas predadoras (coleópteros), dípteros y efemerópteros (*Campsurus*). También consumieron gasterópodos, bivalvos y material vegetal. A su vez para *R. quelen* los ítems predominantes fueron los gasterópodos y bivalvos, aunque también consumieron frecuentemente larvas de artrópodos (ej Dytiscidae y quironómidos). Por su parte,



se encontraron en menor proporción restos de *Corydoras paleatus* y *Synbranchus marmoratus* en su dieta.

Para la especie *A. aff. rutilus* los tricópteros ocuparon más de la mitad del volumen de su dieta, seguido por moluscos tanto bivalvos como gasterópodos en similares proporciones (Figura 3).

El individuo analizado de *P. australis* presentó hirudíneos como ítem dominante, seguido por larvas de díptero y material vegetal.

Hay 3 especies que incorporan peces en su dieta con baja frecuencia, restringida a ejemplares de tallas grandes. El bagre *R. quelen*, que incorpora los peces nombrados anteriormente, *O. oligolepis* incorpora un pez sin identificar mientras que *O. jenynsii* incorpora restos de characiformes y de *C. voga*. En 18 de las especies estudiadas los principalmente ítems que incorporan son de origen animal.

La especie *C. voga* fue la captura mayoritaria en cuanto a biomasa en el muestreo y su dieta iliófaga se describió según bibliografía y observaciones personales.

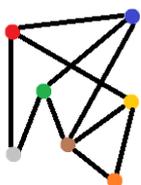
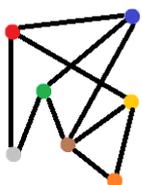


Tabla 2: Ítems encontrados en los estómagos, grado de discriminación taxonómica alcanzado y con sus respectivas posiciones tróficas (PT) asignadas. Se asignaron números junto al nombre del ítem, referidos a las categorías integradoras establecidas anteriormente. El número (1) se colocó a los ítems que se agrupan en Characidae, el (2) a las larvas acuáticas predadoras, el (3) a los insectos terrestres, el (4) a los crustáceos, el (5) a los insectos acuáticos, el (6) a los moluscos, el (7) a los invertebrados acuáticos y el (8) al material vegetal. Se asigna una letra “X” a los ítems que no fue posible llevarlos a un máximo nivel de discriminación taxonómica, una letra “C” a los que se llegó hasta clase y “S” hasta subclase.

| Orden | Familia | Género | PT | Orden | Familia | Género | PT |
|-----------------------------------|----------------------|--------------------|-----|--------------------------------|------------------|------------------|-----|
| Characidae | Curimatidae | <i>Cyphocharax</i> | 2 | Hemiptera | Corixidae (5) | | 2 |
| Characidae (1) | | | 2.5 | insecto acuático (5) X | | | 2 |
| escamas (1) X | | | 2.5 | collembola (3) | | | 2 |
| pez X | | | 2.5 | acari (3) S | | | 3 |
| Synbranchiformes | Synbranchidae | <i>Synbranchus</i> | 3 | Decapoda | Aeglidae | <i>Aegla</i> (4) | 2.5 |
| Siluriformes | Callichthyidae | <i>Corydoras</i> | 3 | Amphipoda (4) | | | 2.5 |
| Odonata (2) | | | 3.5 | Cladocera S | | | 2 |
| Ephemeroptera (3) | Baetidae | | 2 | Copepoda S | | | 3 |
| | Polymitarcyidae | <i>Campsurus</i> | 2 | Ostracoda (4) C | | | 2 |
| Diptera | Chironomidae | | 2 | Bivalvia (6) C | | | 2 |
| | Chaoboridae | <i>Chaoborus</i> | 3 | Gastropoda (6) C | | | 2 |
| larva Diptera | | | 2 | Hirudinea (7) S | | | 3 |
| díptero adulto terrestre (3) X | | | 2 | invertebrado acuático (7) X | | | 2 |
| Hymenoptera (3) | | | 3 | semilla (8) X | | | 1 |
| Coleoptera (3) | | | 2.5 | planta acuática (8) X | | | 1 |
| Coleoptera | Curculionidae (3) | | 2 | algas filamentosas X | | | 1 |
| | Dytiscidae (2) | | 3 | detrito | | | 1 |
| | Hydrophilidae (2) | | 2.5 | sedimento | | | 1 |



En cuanto a la especie con mayor posición trófica, resultó ser *P. valenciennis* con un valor mayor a 3.9 seguido por *H. yatai* con valores cercanos a 3.7, mientras que las especies con menor posición trófica son *C. voga* (2.0) seguido por *C. decemmaculatus* y *G. terrapurpura* que rondan valores de 2.6 (tabla 3).

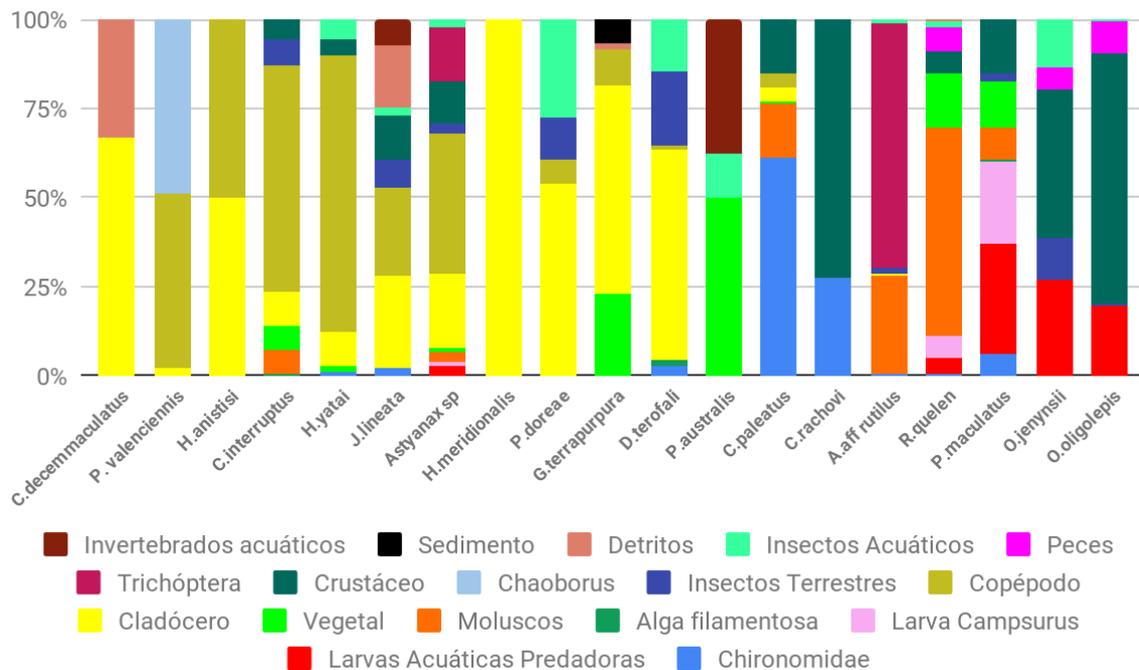
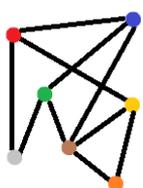


Figura 3: Contenido estomacal de las 19 especies analizadas, se expresa en proporción del volumen que ocupa cada ítem en la dieta. Cada columna corresponde a los datos promedio de todos los individuos de la especie. Los ítems fueron agrupados en categorías para entender mejor el origen de la energía . (ver tabla 2).

La clasificación por la similitud de sus dietas arrojó 2 grandes grupos con la presencia de *C. voga* como grupo externo (Figura 4). Por un lado los peces con dieta dominada por zooplancton, que se caracterizaron como zooplancívoros-pelágicos, y por otro los que incluyeron en su dieta principalmente larvas de artrópodos, invertebrados y moluscos y se caracterizaron como bentívoros litorales. El grupo de los zooplancívoros se subdivide en los que en su dieta predominan los cladóceros, incluyendo a *C. decemmaculatus*, *H. meridionalis*, *D. terofali*, *P. doriae* y *G. terrapurpura* y por otra parte los que su dieta estuvo dominada por copépodos como *H. yatai*, *C. interruptus*, *P. valenciennis*, *H. anisitsi*, *J. lineata* y *Astyanax spp.* En este último subgrupo se encontraron las especies con las posiciones tróficas más altas.

Mientras que el grupo de los peces con sesgo invertívoro incluyó a las especies *O. jenynsii*, *O. oligolepis*, *C. rachovii*, *C. paleatus*, *P. maculatus*, *R. quelen*, *P. australis* y *A. aff rutilus*.



Además cabe destacar que *C. voga* constituyó un grupo externo en esta clasificación. El agrupamiento se forma y describe según los ítems mayoritarios que son los que tienen mayor volumen relativo en cada dieta, estos ayudan a nombrar los grandes grupos pero también hay que considerar que hay ítems minoritarios que también aportan en menor manera al agrupamiento. Llama la atención la baja incorporación de ítems de origen vegetal en la comunidad. Además se observó una baja relevancia de los links entre los peces y la productividad primaria fitoplanctónica.

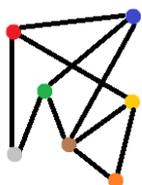
Tabla 3: Posición trófica media de las especies incluidas en el análisis con su respectivo índice de omnivoría (desvío estándar) y la amplitud de nicho. En cuanto al índice de omnivoría : en amarillo se muestran los valores bajos, en anaranjado los valores medios y en rojo los valores altos. Se adjunta el Número de estómagos utilizados en el análisis.

| Especie | Posición trófica | Índice de omnivoría | Amplitud de nicho | Nº |
|--------------------------|------------------|---------------------|-------------------|----|
| <i>C. interruptus</i> | 3.58 | 0.584 | 2.1 | 16 |
| <i>J. lineata</i> | 3.25 | 0.526 | 2.3 | 17 |
| <i>C. decemmaculatus</i> | 2,67 | 0.516 | 1 | 6 |
| <i>G. terrapurpura</i> | 2.79 | 0.491 | 2.4 | 6 |
| <i>Astyanax spp</i> | 3.46 | 0.404 | 2.4 | 34 |
| <i>P. maculatus</i> | 3.18 | 0.400 | 7.3 | 4 |
| <i>H. yatai</i> | 3.78 | 0.325 | 2.1 | 26 |
| <i>R. quelen</i> | 3 | 0.224 | 7 | 5 |
| <i>O. oligolepis</i> | 3.61 | 0.174 | 2.9 | 11 |
| <i>O. jenynsii</i> | 3.5 | 0.111 | 3.2 | 17 |
| <i>D. terofali</i> | 3.02 | 0.041 | 2.3 | 16 |
| <i>A. aff rutilus</i> | 3 | 0.002 | 3.1 | 8 |
| <i>P. australis</i> | 2,88 | — | 3 | 1 |
| <i>H. meridionalis</i> | 3 | — | 1 | 1 |
| <i>P. doriae</i> | 3.07 | — | 3 | 1 |
| <i>C. paleatus</i> | 3.11 | — | 6 | 1 |
| <i>C. rachovii</i> | 3.36 | — | 2 | 1 |
| <i>H. anisitsi</i> | 3.5 | — | 2 | 1 |
| <i>P. valenciennis</i> | 3.98 | — | 3 | 1 |

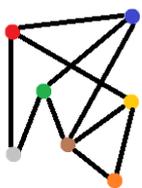
Grado de omnivoría y amplitud de nicho

Las especies con mayor índice de omnivoría fueron *C. interruptus*, *G. terrapurpura*, *P. maculatus*, *Astyanax spp*, *C. decemmaculatus*, y *J. lineata*, con índices en el rango de los considerados altos (Tabla 3).

Las especies *R. quelen* y *H. yatai* presentan índices de omnivoría medios, mientras que *O. jenynsii*, *O. oligolepis*, *D. terofali* y *A. aff rutilus* reflejan omnivoría baja (tabla



3). Todas las especies que habían sido previamente caracterizadas como omnívoras, lo fueron también en este trabajo, excepto las especies del género *Oligosarcus* que anteriormente habían sido clasificadas como omnívoras (Teixeira de Mello *et al.*, 2011; Serra *et al.*, 2014.) y en este trabajo no lo fueron.



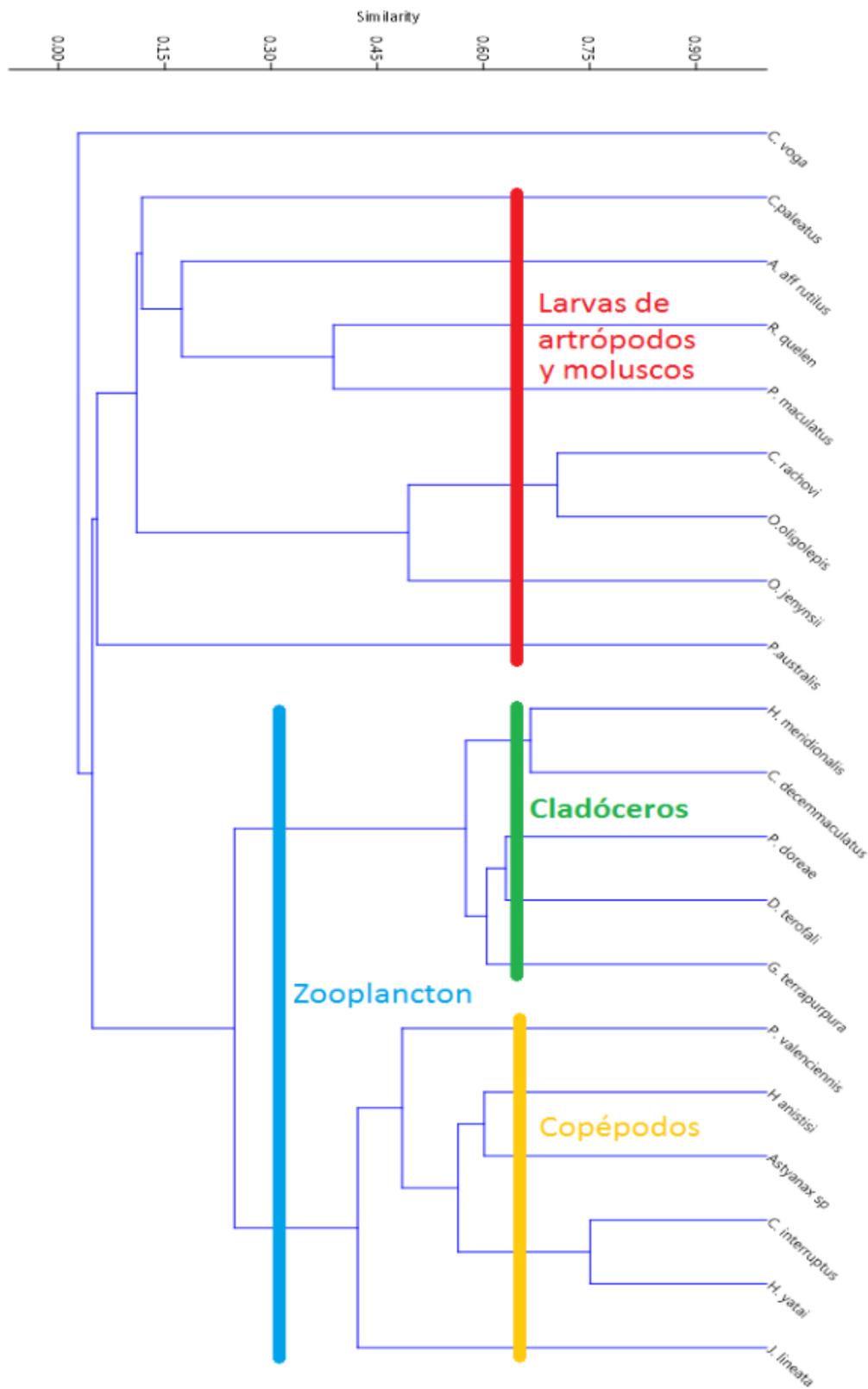
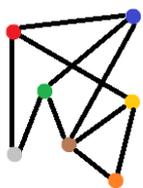


Figura 4: Clasificación según Clúster de dietas. Fué realizado en PAST con Algoritmo UPGMA, Índice de similitud de Bray Curtis, con número de iteraciones igual a 1000.



En cuanto a la amplitud de nicho, los siluriformes de hábitos bentónicos *P. maculatus* y *R. quelen* ocuparon las posiciones superiores con mayor cantidad de ítems distintos incorporados (con un promedio cercano a 7), luego los siguió *C. paleatus* con 6 ítems promedio. *Hyphessobrycon meridionalis*, *C. decemmaculatus* y *C. voga* presentaron los valores más bajos con respecto este índice con 1, 2 y 1 ítems promedio respectivamente. Además *P. maculatus* tuvo el mayor desvío de la amplitud de nicho (tabla 3).

Además, para ambos parámetros no se distinguió una correlación significativa (Coeficiente de correlación de Spearman $r_s = -0.513$, no significativa con $p > 0.05$), se observó que la gran mayoría de las especies tienen una amplitud de nicho similar y se distribuyen en un gradiente amplio del índice de omnivoría con una pequeña variación de la amplitud de nicho, siendo *G. terrapurpura*, *C. interruptus*, *D. terofali* y *C. decemmaculatus* las especies que presentaron mayor grado de omnivoría.

Por su parte los siluriformes *R. quelen* y *P. maculatus* incorporaron más ítems que los demás y se ubicaron en el punto medio del gradiente de omnivoría (Figura 5).

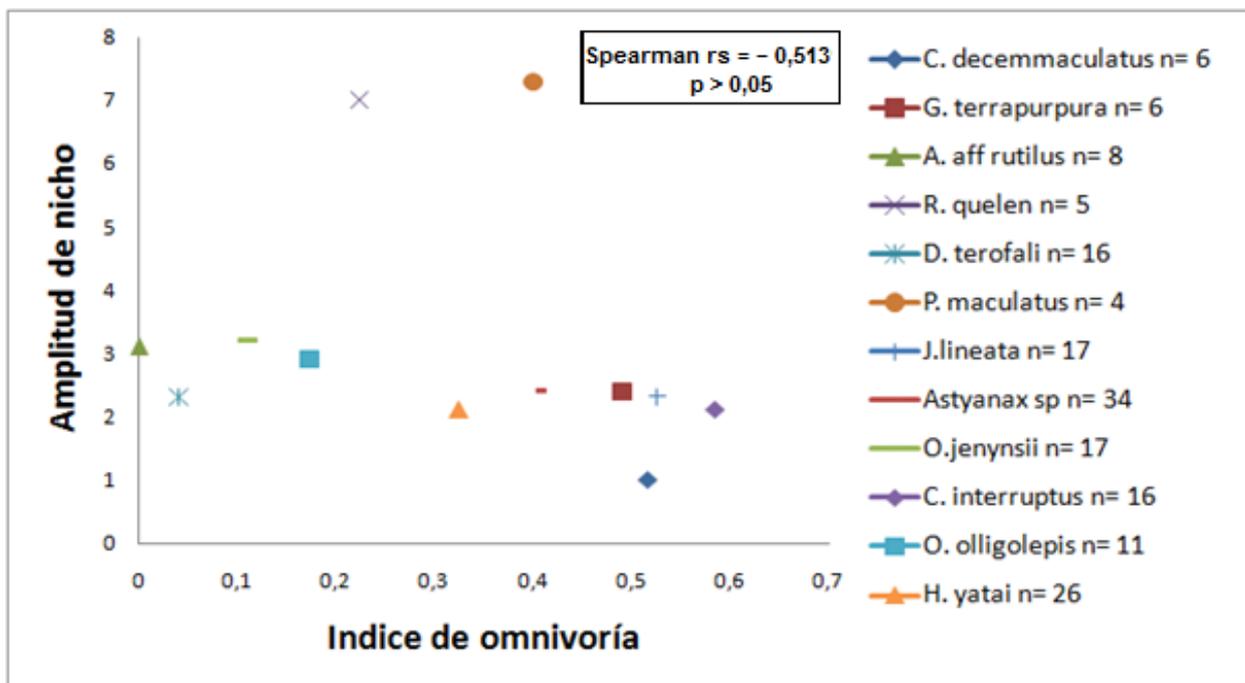


Figura 5: Correlación de spearman entre la Amplitud de nicho y el índice de omnivoría.

Solapamiento de nicho trófico

En cuanto a los solapamientos de nicho trófico, fueron recurrentes, de los cuales 30 fueron de carácter medio, 9 fueron altos y uno fue muy alto (Tabla 4). El mayor solapamiento de dieta ocurre entre las especies *H. yatai* y *C. interruptus*, seguido por *O. oligolepis* y *C. rachovii*.

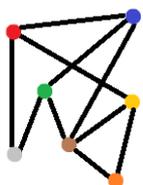


Tabla 4: Solapamientos de nicho trófico entre todos los pares de especies estudiadas. En amarillo se expresan los solapamientos medios (entre 0.30 y 0.60), en anaranjado los valores altos (entre 0.60 y 0.75) y en rojo los solapamientos muy altos (mayor a 0.75) (Zaret & Rand., 1971; Matthews & Hill.,1980).

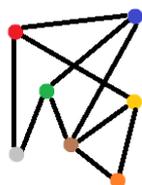
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 |
|-------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|----|------|----|
| (1) <i>P. maculatus</i> | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (2) <i>P. australis</i> | 0.13 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (3) <i>H. meridionalis</i> | 0 | 0 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (4) <i>C. paleatus</i> | 0.07 | 0 | 0.04 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (5) <i>P. valenciennis</i> | 0 | 0 | 0.02 | 0.06 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (6) <i>C. rachovi</i> | 0.18 | 0 | 0 | 0.27 | 0 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (7) <i>P. doreae</i> | 0 | 0 | 0.54 | 0.08 | 0.09 | 0 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (8) <i>H. anisitsi</i> | 0 | 0 | 0.50 | 0.08 | 0.51 | 0 | 0.57 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (9) <i>A. aff rutilus</i> | 0.09 | 0.01 | 0.01 | 0.12 | 0.01 | 0 | 0.02 | 0.01 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (10) <i>R. quelen</i> | 0.39 | 0.15 | 0 | 0.16 | 0 | 0.06 | 0 | 0 | 0.26 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (11) <i>G. terrapurpura</i> | 0.13 | 0.23 | 0.59 | 0.08 | 0.12 | 0 | 0.61 | 0.60 | 0.01 | 0.16 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (12) <i>O. jenynsii</i> | 0.30 | 0.09 | 0 | 0 | 0 | 0.42 | 0.02 | 0 | 0.01 | 0.09 | 0 | 1 | - | - | - | - | - | - | - | - |
| (13) <i>C. interruptus</i> | 0.14 | 0.07 | 0.09 | 0.15 | 0.51 | 0.05 | 0.16 | 0.59 | 0.08 | 0.18 | 0.26 | 0.05 | 1 | - | - | - | - | - | - | - |
| (14) <i>D. terofali</i> | 0.06 | 0.13 | 0.59 | 0.08 | 0.03 | 0.03 | 0.63 | 0.51 | 0.04 | 0.01 | 0.60 | 0.20 | 0.11 | 1 | - | - | - | - | - | - |
| (15) <i>H. yatai</i> | 0.03 | 0 | 0.10 | 0.12 | 0.51 | 0.03 | 0.22 | 0.60 | 0.01 | 0.02 | 0.20 | 0.04 | 0.75 | 0.13 | 1 | - | - | - | - | - |
| (16) <i>J. lineata</i> | 0.15 | 0 | 0.26 | 0.10 | 0.27 | 0.14 | 0.34 | 0.51 | 0.02 | 0.07 | 0.37 | 0.15 | 0.40 | 0.32 | 0.38 | 1 | - | - | - | - |
| (17) <i>Astyanax sp</i> | 0.18 | 0.02 | 0.21 | 0.07 | 0.41 | 0.07 | 0.29 | 0.60 | 0.20 | 0.12 | 0.32 | 0.13 | 0.55 | 0.25 | 0.51 | 0.56 | 1 | - | - | - |
| (18) <i>O. oligolepis</i> | 0.28 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.70 | 0 | 0 | 0 | 0.10 | 0 | 0.57 | 0.05 | 0.01 | 0.02 | 0.12 | 0.11 | 1 | - | - |
| (19) <i>C. decemmaculatus</i> | 0 | 0 | 0.67 | 0.04 | 0.02 | 0 | 0.54 | 0.5 | 0.01 | 0.01 | 0.60 | 0 | 0.09 | 0.59 | 0.10 | 0.43 | 0.21 | 0 | 1 | - |
| (20) <i>C. voga</i> | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.01 | 0.02 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0.17 | 0 | 0 | 0.33 | 1 |

Estrategia trófica y conectividad

Para los diagramas de hábitos tróficos poblacionales de Amundsen se excluyeron las especies que presentan $n < 3$ ejemplares por cuestiones de no sacar conclusiones poblacionales cuando en realidad se analizaron escasos ejemplares. Por un lado se encontraron especies con hábitos bentívoros-invertívoros. En este grupo se destacan las especies *P. maculatus* y *R. quelen* que presentaron estrategias generalistas, todos sus ítems se ubican en la porción inferior del gráfico con frecuencias de ocurrencia medias y abundancias bajas, con dominancia de los crustáceos, moluscos y efemerópteros (Figura 6).

Esto refleja la relevancia del componente intrafenotípico en la dieta de estos siluriformes (Figura 6). La especie *A. aff rutilus* presentó alta abundancia de tricópteros que dominan su dieta. A su vez, los peces del género *Oligosarcus* presentaron dominancia de los crustáceos y larvas acuáticas predatoras, en cambio en *O. jenynsii* se observó un aporte más importante del componente interfenotípico, con sus ítems localizados en frecuencias bajas y abundancias media-altas (Figura 6).

Por otro lado, se encontraron los peces con características tróficas zooplanctívoras en los cuales los cladóceros y copépodos se posicionaron como ítems dominantes (Figura 7). Las especies *C. interruptus* y *J. lineata* presentaron alto aporte del



componente interfenotípico en sus dietas con ítems de alta abundancia y baja frecuencia. Por su parte *Astyanax spp.* y *H. yatai* mostraron dominancia de los copépodos, mientras *D. terofali* y *G. terrapurpura* reflejaron dominancia de los cladóceros además de incorporar insectos terrestres y material vegetal en su dieta respectivamente. Estas especies a su vez incorporaron muchos ítems con frecuencia y abundancia bajas, caracterizados como ítems raros. Por último, *C. decemmaculatus* mostró un hábito especialista dominado por los detritos y los cladóceros, estos ítems se encuentran localizados en los sitios que corresponden a frecuencias intermedias y muy altas abundancias.

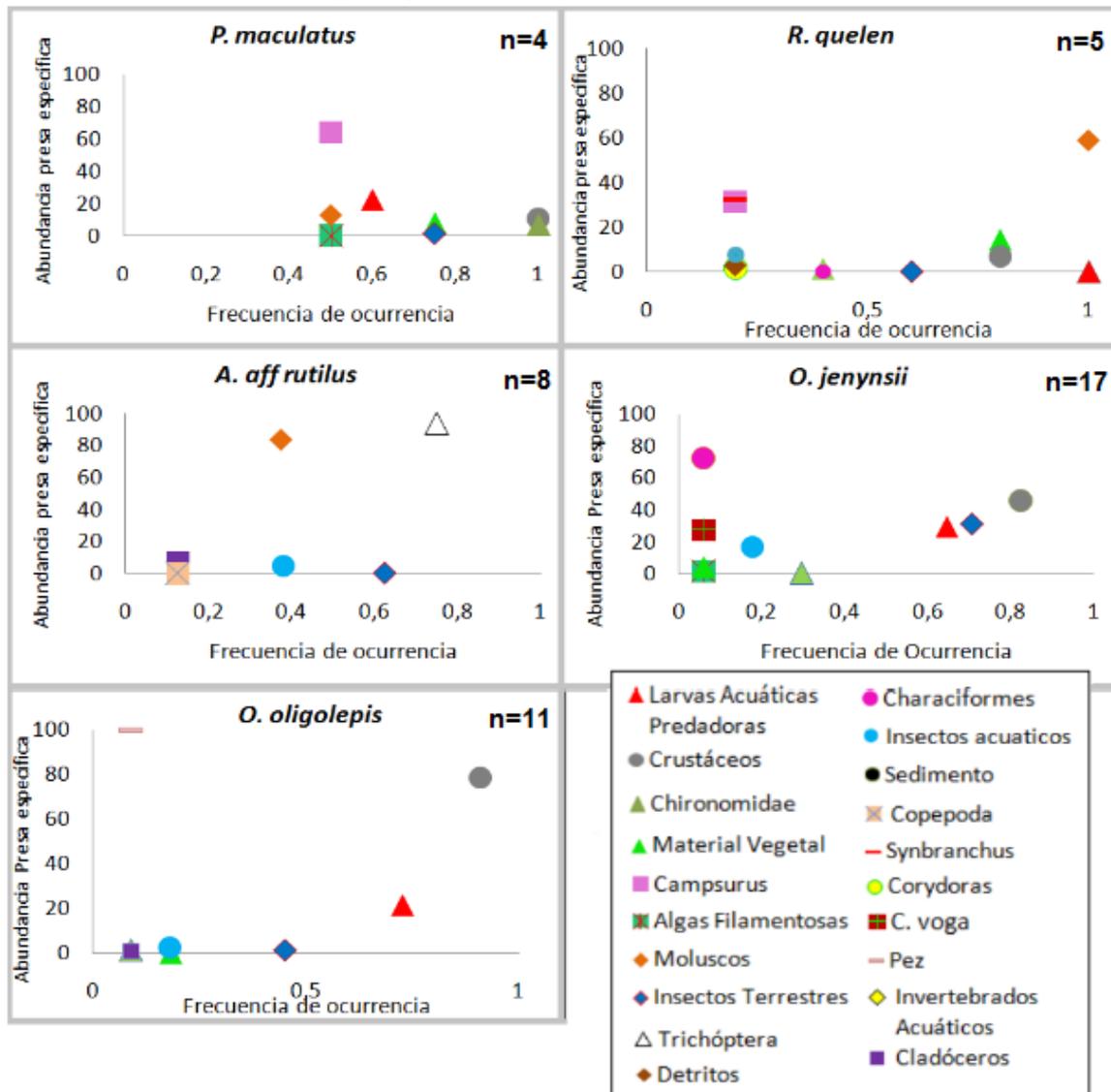
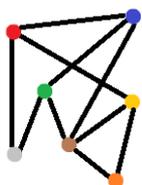


Figura 6: Diagramas de hábitos tróficos de Amundsen. Especies con hábito bentónico-invertívoro con más de 3 ejemplares. Los ítems se ubican según su frecuencia de ocurrencia (eje x) y la abundancia presa específica (eje y).



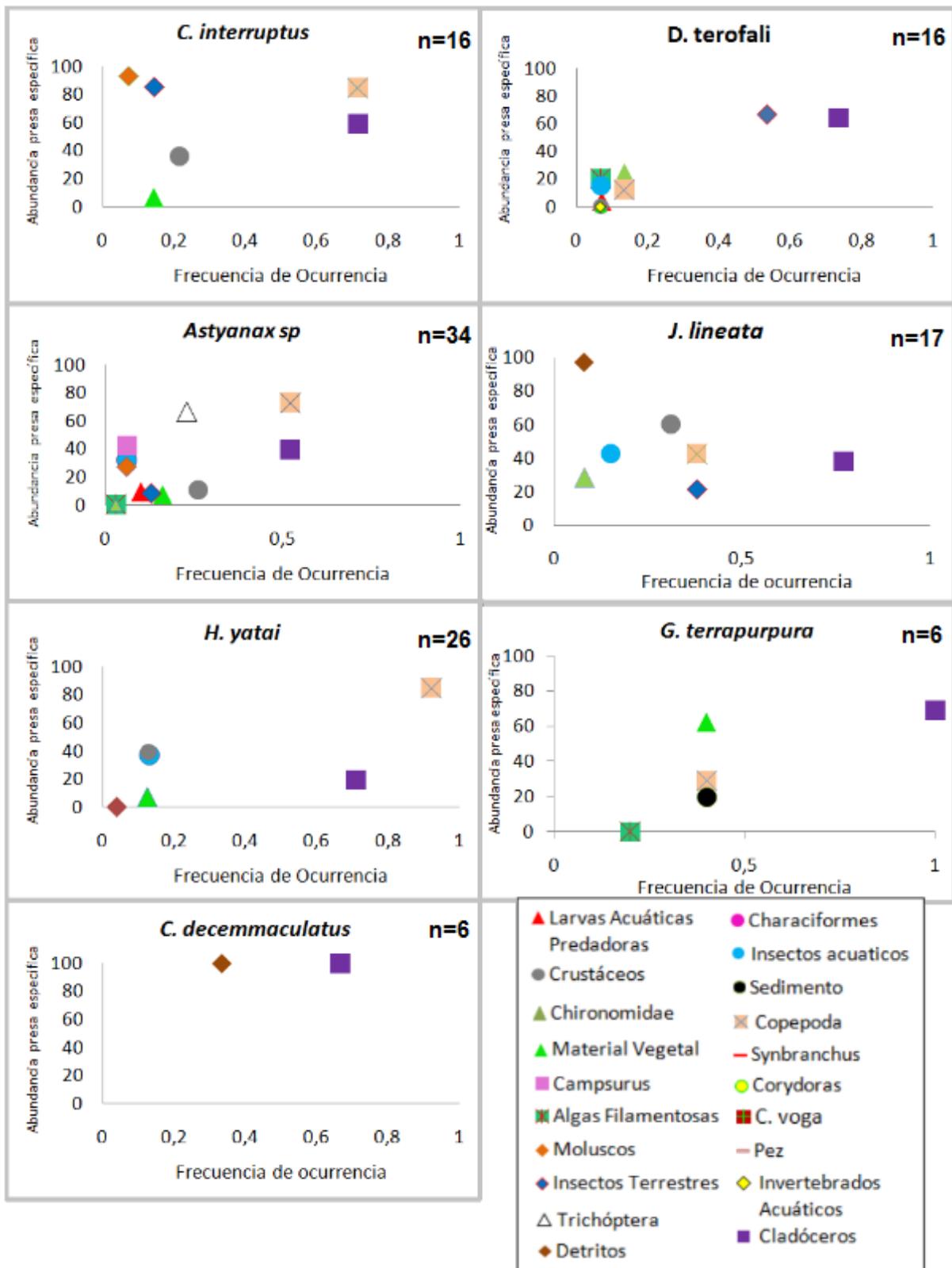
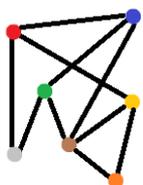


Figura 7: Diagramas de hábitos tróficos de Amundsen. Especies con hábito zooplanctívoro, con más de 3 ejemplares. Los ítems se ubican según su frecuencia de ocurrencia (eje x) y la abundancia presa específica (eje y).



Discusión

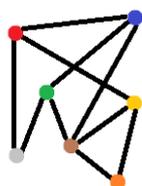
La identificación de los grupos de peces con hábitos bentívoro-invertívoro, como los zooplactívoros-pelágicos, junto con la descripción dietaria de las especies, refleja que existen diferencias entre las dietas de los peces.

Algunas especies como *R. quelen* y *P. maculatus* además exhibieron indicios de frecuentar la zona bentónica litoral por la incorporación de insectos terrestres y material vegetal. Por su parte en el grupo de los zooplanctívoros también se observan rastros de alimentación en la superficie y zona litoral, en las especies *D. terofali*, *C. interruptus* y *O. jenynsii* que incorporan insectos terrestres, y la incorporación de material vegetal por parte de *G. terrapurpura*. A pesar de que el ítem dominante en cada una de las especies es de origen autóctono acuático, no hay que dejar de lado esta incorporación recurrente de material alóctono o litoral que puede verse favorecida por la naturaleza pequeña y somera de la laguna, con gran conexión con su entorno (Meerhoff & Mazzeo., 2004). La oferta de diferentes ítems alimenticios así como los hábitos tróficos de estos peces esbozan esta diferente composición de dietas.

La presencia de las posiciones tróficas más altas como *P. valenciennis* y *H. yataii* en el grupo de los zooplanctívoros, se debe a que se alimentan en gran proporción de copépodos, ítem que ha sido caracterizado como predador (Kerfoot 1977) y por lo tanto la posición trófica de los que se alimentan de él va a ser alta. Las posiciones tróficas más altas en Iglesias *et al* 2017 para este sistema, fueron las de *Hypostomus commersoni* y *Corydoras paleatus*, estas estimaciones fueron hechas mediante isótopos estables y no coinciden con lo obtenido en este trabajo. Posiblemente se deba a la diferencia en las estaciones del año de cada muestreo ya que el trabajo mencionado se realizó en marzo y puede estar ocurriendo un cambio en la disponibilidad de alimento y consecuente cambio en las especies que ocupan las posiciones tróficas más altas. Además *H. commersoni* no fué capturada en este muestreo.

Las posiciones tróficas menores se encontraron en peces que se alimentan principalmente de larvas de artrópodos herbívoras e invertebrados, los cuales tienen posiciones tróficas más bajas que los copépodos.

Con respecto a las tendencias omnívoras, 12 de las 20 especies analizadas presentaron algún grado de omnivoría, siendo *C. interruptus*, *G. terrapurpura*, *Astyanax spp*, *C. decemmaculatus*, *R. quelen* y *J. lineata* las especies que mostraron los más altos índices. Este resultado es coincidente con caracterizaciones anteriores (Gonzalez - Bergonzoni *et al.*, 2016; revisado en Teixeira de Mello *et al.*, 2011; Serra *et al.*, 2014). Es importante destacar la prevalencia de la omnivoría en la comunidad, fuerza estabilizadora muy relevante en los ecosistemas acuáticos de estas latitudes (Iglesias *et al.*, 2017).



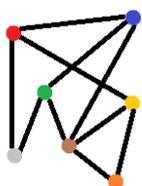
Otras especies que han sido caracterizadas como omnívoras en estudios previos, presentaron bajas capturas en este estudio por lo que no fue posible cuantificar su grado omnívoro (*H. meridionalis*, *H. anisitsi*, *C. paleatus* y *P. australis*). Por otra parte se destacan las especies *D. terofali*, *O. jenynsi* y *O. oligolepis* que a pesar de haberse analizado gran número de ejemplares, tienen índices de omnivoría bajos. Esto es reflejo de selectividad por ciertas presas por parte de estos peces.

A nivel comunitario, el aumento en el índice de omnivoría no se correlaciona con un aumento en la amplitud de nicho lo que es congruente con la hipótesis 2. Este último factor, es poco variable porque la gran mayoría de las especies incorporan cerca de 3 ítems distintos en promedio, lo que habla de un nicho considerablemente estrecho. Por su parte, en cuanto al carácter omnívoro, existen especies como son *G. terrapurpura*, *C. interruptus*, *D. terofali* y *C. decemmaculatus* que muestran hábitos altamente omnívoros y aportan a la variabilidad de este índice (Figura 5).

Como excepción a la tendencia de poca variabilidad en la amplitud de nicho, se encuentran los siluriformes *R. quelen* y especialmente *P. maculatus*, que a pesar de presentar un carácter omnívoro medio, son las especies con mayor amplitud de nicho. Esta falta de correlación puede deberse a los hábitos tróficos omnívoros bentónicos de estos dos siluriformes de gran porte (Lolis & de Fátima Andrian., 2018), incorporan muchos ítems, pero el grado omnívoro no aumenta a ese mismo ritmo. Se puede decir que por más que se incluyan más ítems en la dieta (aumento de amplitud) la posición trófica no varía proporcionalmente.

Adicionalmente, el resto de las especies si muestran una tendencia a aumento de su índice de omnivoría pero no así su amplitud de nicho. La falta de correlación significativa se explica por la diferencia de abundancia de los diferentes niveles tróficos que hace más probable la incorporación de ítems de bajo nivel trófico o también por selectividad de dieta de las especies que lleva a que incorporen ítems principalmente de un nivel trófico. La relevancia de la omnivoría en estos ecosistemas confiere estabilidad a la red, debido a que el sustento energético de los peces no proviene de un solo nivel trófico.

El índice de solapamiento más alto de toda la comunidad (0.75), entre las especies *H. yatai* y *C. interruptus*, se explica debido a que en este estudio ambas se alimentaron en proporciones similares de ítems como copépodos, cladóceros, larvas de insectos y material vegetal. Su similitud reportada de hábitos tróficos también juega un rol importante ya que tanto *H. yatai* (Hirano & Acevedo., 2007) como *C. interruptus* (Escalante., 1983), están caracterizadas al igual que en este trabajo como omnívoras con preferencias por larvas de insectos, microcrustáceos y material vegetal. El alto solapamiento entre *O. oligolepis* y *C. rachovii* llama la atención ya que la última puede ser potencialmente predada por la primera que tiene tendencias piscívoras. Este solapamiento ocurre por la alta y similar proporción de anfípodos (crustáceos) que incorporan a su dieta.



El comportamiento similar según los descriptores tróficos utilizados y la mayor amplitud de nicho de *P. maculatus* y *R. quelen*, concuerda con estudios anteriores que destacan a estas especies como omnívoras con hábitos bentónicos y nichos tróficos amplios (Lolis & de Fátima Andrian., 2018, Gomes *et al.*, 2000). A pesar de sus usos similares de recursos, el índice de solapamiento es medio, probablemente debido a que *R. quelen* se alimenta en mucho mayor proporción de bivalvos (moluscos) que *P. maculatus*.

A la hora de analizar estrategias tróficas poblacionales a través de la propuesta de Amundsen *et al* en 1996, se formaron también 2 grandes grupos (además del grupo externo) que coinciden con lo ya presentado.

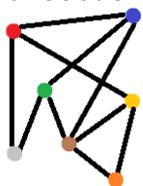
Por un lado las especies con hábitos bentívoros-invertívoros con dominancia en abundancia presa específica y frecuencia de ocurrencia de estos ítems, cuyo carácter generalista con tendencias a un mayor aporte intrafenotípico en la dieta está explicado por la ocurrencia de los ítems en la gran mayoría de los estómagos de la población en abundancias bajas (Figura 6). No todas son generalistas ya que en algunas especies el patrón población está regido por la presencia de un ítem dominante.

Por otro lado se encuentran los peces con características tróficas zooplanctívoras cuya mayor importancia del componente interfenotípico refleja que los ejemplares de la misma especie están comiendo ítems distintos (baja frecuencia a nivel poblacional) y en altas abundancias, esto habla de selectividad o especialización a nivel individual con gran incorporación de cladóceros y copépodos (Figura 7).

En el grupo de los invertívoros se destaca la estrategia generalista clara de las especies *P. maculatus* y *R. quelen*, ya que todos sus ítems se ubican en la porción inferior del gráfico con frecuencias de ocurrencia medias-altas (relevante componente intrafenotípico) y abundancias bajas, con dominancia de los crustáceos, moluscos y efemerópteros. Esto da a entender que los individuos de estas especies se alimentan de estos ítems con baja abundancia pero con alta frecuencia en la población (estrategia generalista). La dominancia de los tricópteros explica los patrones poblacionales de *A. aff rutilus*, ocurre porque la mayoría de los individuos se alimentan de este ítem .

La dominancia de los crustáceos y larvas acuáticas predatoras explica los patrones observados en los peces del género *Oligosarcus*, no obstante en *O. jenynsii* la mayor importancia del componente interfenotípico se corresponde con la incorporación de peces en alta abundancia y baja frecuencia (Figura 6).

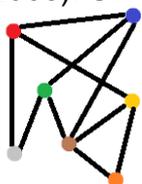
La piscivoría ocurrió en ambas especies, generalmente en los ejemplares de tallas mayores, esto coincide con caracterizaciones tróficas anteriores (Barros., 2016). Datos de otras estaciones sugieren además que la piscivoría sería más importante en la especie *O. oligolepis* (Teixeira de mello *et al* 2019). Esta relación talla-piscivoría puede estar reflejando un cambio en la dieta asociado al tamaño y la consecuente edad, ya que cabe esperar que la mayor demanda energética de los



peces más grandes requiera la incorporación de otros peces. Esta incorporación de peces es muy relevante en posibles estrategias de manejo ya que incluyen a ejemplares juveniles de *C. voga* en su dieta, especie que jugaría un rol fundamental en el ciclado de nutrientes desde los niveles basales de la cadena, pudiendo representar un subsidio energético importante al ambiente pelágico (Sagrario & Ferrero., 2013). Sin embargo, Boveri & Quirós en 2007 catalogan a esta especie como filtradora omnívora asociada al sedimento y probaron que tiene efecto en cascada negativo hacia el fitoplancton en comparación con los zooplanctívoros visuales que también suelen dominar en las lagunas someras pampeanas. Esta laguna no presenta crecimiento excesivo de fitoplancton, debido a la distrofia de sistema y la también la alta abundancia de *C. voga* que puede tener un rol clave. Los patrones de especialización de los individuos (variabilidad intraespecífica) de las especies *C. interruptus* y *J. lineata* pertenecientes al grupo de los zooplanctívoros pelágicos se explican por el alto aporte del componente interfenotípico en sus dietas con ítems de alta abundancia y baja frecuencia. La especialización a nivel poblacional se observa en la clara dominancia de ítems del zooplancton en *Astyanax spp.*, y *H. yatai* (copépodos) así como en *D. terofali* y *G. terrapurpura* (cladóceros), ya que todos los individuos se alimentan principalmente del mismo ítem. Estas especies a su vez incorporaron muchos ítems con frecuencia y abundancia bajas. Por último, *C. decemmaculatus* clasificada como omnívora por Escalante (1983) tiene un hábito especialista dominado por los detritos y los cladóceros (únicos ítems incorporados), estos ítems se encuentran localizados en los sitios que corresponden a frecuencias intermedias y muy altas abundancias. Esto parece una contradicción entre el especialismo y la omnivoría pero sin embargo no lo es, debido a que esta especie se alimentó de solo dos ítems de posiciones tróficas distintas.

Cabe destacar la importante zooplanctivoría de la población, ya que la dieta de 11 de las especies estudiadas está dominada por copépodos y/o cladóceros lo que refleja un efecto de control top-down. Esta gran cantidad de especies zooplanctívoras pequeñas coincide con las descripciones tróficas de la ictiofauna de las lagunas de Uruguay (Meerhoff *et al.*, 2007; Iglesias *et al.*, 2008; Teixeira de Mello *et al.*, 2009; Mazzeo *et al.*, 2010; Iglesias *et al.*, 2018). Esto implica una fuerte interacción peces-zoo, típica de estos sistemas lacustres de estas latitudes que puede tener consecuencias en la estructura de la red trófica y posibles implicancias en el diseño de estrategias para el manejo de floraciones por propagación de efectos indirectos de predación.

La abundancia de estas especies zooplancívoras pequeñas que ejercen fuerte presión sobre este grupo, tienen el potencial de desencadenar un efecto en cascada favoreciendo el crecimiento de las algas y cianobacterias, que ven aliviada su presión predatoria por parte del zooplancton (Mazzeo *et al.*, 2010; Iglesias *et al.*, 2008). Sin embargo, aun con esta fuerte presión de los peces sobre el zooplancton,



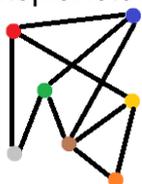
por ser un ecosistema distrófico la promoción del crecimiento fitoplanctónico no se observa de manera tan directa ya que las floraciones fitoplanctónicas no ocurren actualmente en el sistema.

No se puede ignorar el efecto negativo para la eutrofización por parte de los filtradores omnívoros como *C. voga* documentado por Boveri & Quirós en 2007 puede estar contrarrestando el efecto de esta abundancia de especies zooplanctívoras. Por otra parte, estudios en curso buscan encontrar causalidad de la distrofia de la laguna con la alta turbidez o sustancias coloreadas en el agua. La especie *C. voga* posicionada como grupo externo en el cluster, con sus hábitos bentónicos y posición trófica basal (Sagrario & Ferrero., 2013) incorpora directamente la materia orgánica de los detritos de este sistema a su biomasa y la traslada a niveles superiores nuevamente. A pesar de que la dieta de esta especie fue solo analizada cualitativamente, cabe esperar que con la alta biomasa de este pez, este vínculo sea de gran importancia y actúe como estructurador de este ambiente.

En el grupo las especies bentívoras-invertívoras, *R. quelen* y *P. maculatus* junto con *C. paleatus*, de gran amplitud de nicho, establecen links con varios ítems y ante la pérdida de uno pueden redireccionar la energía hacia otro ítem. De este modo confieren estabilidad a la red, posicionándose estas especies como nodos muy relevantes en la conectividad de la misma (May., 1972; Maser *et al.*, 2007).

Se destaca la prevalencia de tendencias carnívoras de los peces de esta laguna, con escasa incorporación de ítems de origen vegetal. Esto parece contradecirse con resultados obtenidos para ecosistemas de estas latitudes que muestran una mayor incorporación de vegetales (González-Bergonzoni *et al.*, 2012). Sin embargo, esto puede explicarse por ser un muestreo de invierno en el que la temperatura afecta a la productividad primaria (Arrington *et al.*, 2002), así como al metabolismo de los peces, haciendo más difícil la digestión del material vegetal por una llamada restricción digestiva (Clements *et al.*, 2009).

Estos dos grandes grupos reflejarían los principales flujos de energía del ecosistema por vía trófica: los zooplanctívoros pelágicos ofician de link con los componentes de la columna de agua, mientras los bentívoros litorales conectan con lo que ocurre en el sustrato, las zonas litorales y con las zonas costeras de la laguna. Además, pero de menor magnitud, hay conectividad y links con insectos terrestres, ítems basales como detrito y también otros peces, todo esto reflejado además en el esquema sintético con los principales compartimentos del ecosistema y cómo están conectados. Esto refuerza la importancia de los peces como especies integradoras de los flujos del ecosistema (Oberdorff *et al.*, 2002). La escasa relevancia de links entre la ictiofauna y la productividad fitoplanctónica es congruente con las características del ecosistema. Sin embargo, es necesario arrojar luz sobre el sustento energético del zooplancton de la laguna ya que si la productividad primaria fitoplanctónica es reducida, pueden estar jugando roles importantes otras vías



energéticas asociadas a bacterias y organismos no necesariamente dependientes de la luz.

Conclusiones y perspectivas

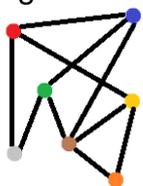
En este ecosistema distrófico conformado por los zooplanctívoros pequeños y los bentívoros litorales, que ejercen claro efecto top down sobre estas comunidades, los links con la productividad primaria fitoplanctónica no fueron de particular relevancia. A su vez la omnivoría y el generalismo fueron características recurrentes en esta comunidad subtropical, principalmente en los bentívoros litorales que confieren estabilidad a la red trófica, además de que incluyen a las especies con mayor amplitud de nicho. Por su parte los zooplanctívoros fueron más especialistas e incluyeron a los peces con las posiciones tróficas más altas. La incorporación de mayor cantidad de ítems no se correlaciona con un aumento en la omnivoría. Se destaca la alta carnivoría registrada y la consecuente baja relevancia de ítems de origen vegetal.

La presencia de *C. voga* puede estar aportando a inhibir los efectos de la eutrofización. Estas particularidades pueden deberse a la naturaleza distrófica de la laguna que por la baja relevancia del sustento energético generado por la productividad primaria fitoplanctónica, potencia vías alternativas.

En próximos estudios hay que considerar que la captura de más ejemplares sería un gran avance para poder determinar links relevantes en algunas especies que no llegaron al n mínimo. Además, ayudaría a determinar mejor el carácter omnívoro de todas las especies.

Para complementar la información brindada por el volumen relativo de los links es necesario incorporar datos como biomasa del pez para evaluar mejor la implicancia de ciertos links que en la especie pueden no ser particularmente relevantes, pero sí pueden ser relevantes a escala ecosistémica o viceversa.

A pesar de que existen estudios previos en la Laguna del Cisne de variación diaria del uso de hábitat del necton (Teixeira de Mello *et al.*, sin publicar), de cambios en la actividad de los peces con posibles efectos en cascada en lagos someros subtropicales incluyendo muestreos de la comunidad íctica (Gelós *et al.*, 2010), y de la caracterización trófica mediante análisis de isótopos estables (Iglesias *et al.*, 2018), resta mucho por conocer sobre la dinámica trófica lacustre de las comunidades de peces nativas. Para eso es importante considerar abarcar la dieta de estas especies en todas las estaciones, integrar los resultados de un muestreo anual es de suma importancia para entender dinámicas tróficas poblacionales a largo plazo. Sin duda este estudio debe complementarse con estudios isotópicos, por un lado ayudaría a descifrar algunas interacciones difusas como la de los peces con el detrito (*C. decemmaculatus* y *C. voga*) que puede estar compuesto de materia orgánica en descomposición de diversos orígenes, así como encontrar el sustento



del zooplancton que por tratarse de un sistema distrófico no cabe esperar que sea de la productividad primaria fitoplanctónica. También arrojaría luz sobre el origen autóctono o alóctono del sustento energético de la red trófica.

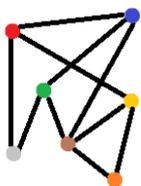
Además, el método volumétrico utilizado es dependiente del estado de las presas incorporadas y la determinación de los ítems se ve sesgada por ítems más duros (Buckland et al., 2017).

Conocer además la disponibilidad de alimento en el ecosistema y el tamaño poblacional de las especies de peces permite entender mejor la dinámica trófica y la magnitud de los flujos de materia y energía en la laguna.

Otro factor a considerar es la magnitud de los links entre los ítems tróficos ya que los macroinvertebrados pueden jugar un rol trófico importante como estructuradores de la red. Por ejemplo Mamani *et al* en 2019 determinaron la importancia de la predación por parte del camarón *Palaemonetes argentinus* en la abundancia del zooplancton, ya que reducen el potencial de las zonas vegetadas como refugio de estos microcrustáceos. Esto va a ayudar a tener un diagnóstico más preciso y completo de la dinámica trófica y el rol de cada especie en la comunidad incluyendo el link zooplancton-Fitoplancton.

Este estudio proporciona información sobre la dieta de los peces de la laguna, además se posiciona como un aporte al entendimiento de la dinámica trófica y flujos de energía en este sistema particular. A su vez incorpora abordajes poblacionales que complementan la información individual .

Este trabajo se posiciona como una caracterización trófica relevante en un ecosistema subtropical distrófico bajo alta presión agrícola y en plena reconversión productiva. La prevalencia de las especies omnívoras con predominantes tendencias carnívoras posiciona a esta laguna como un ecosistema particular según estos datos, lo que puede estar hablando de dinámicas estacionales a tener en cuenta a la hora de diseñar estrategias de monitoreo, manejo y conservación. Se posiciona como uno de los primeros abordajes tróficos poblacionales utilizando el método de Amundsen en ecosistemas acuáticos uruguayos. Además es un insumo para entender los flujos de energía en la laguna, conociendo las especies y cómo interactúan con el medio lo que es de relevancia para planes de manejo y conservación de esta zona.



Agradecimientos

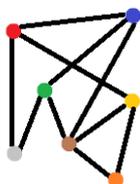
Quiero agradecer muy especialmente al “Guille” que tuvo la paciencia, los consejos y las correcciones pertinentes en cada etapa de este proceso tan importante, también al “Canario” que siempre estuvo dispuesto a dar una mano, un consejo y sin duda me ayudó mucho con sus piques en el procesamiento de muestras. Gracias a los miembros del tribunal por sus comentarios calificados y la buena disposición para que mediante ese intercambio se enriquezca notablemente el trabajo.

Todo el equipo del proyecto FAO (Ale, Franco, Guille, Cesar y Canario) que me dieron la oportunidad de integrarme a este tremendo grupo humano de excelentes personas, que proporciona apoyo y motivación constante, impulsándome a seguir adelante en este camino de la ciencia. Gracias a Franco que siempre tuvo las puertas abiertas ante cualquier consulta y siempre está para dar una mano no solo a mí, sino a todos los estudiantes que se desplazan a ese punto del país a continuar su formación. Destaco también las enseñanzas de toda esta gente en cuanto a la dinámica del mundo académico y los piques de cómo funcionan las cosas en la ciencia.

Quiero agradecer muy especialmente el apoyo incondicional de mi familia que fueron y son un invaluable soporte en esta carrera que elegí y que sin ellos no hubiese sido posible. Lo que soy hoy, es en gran parte por su crianza y quiero agradecer mucho eso.

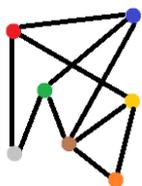
También quiero dar un gracias muy especial a todas esas personas que me crucé y me acompañaron en el camino, esos amigos que me dió la Facultad, que aconsejan, con sonrisas sinceras ante cualquier situación complicada que se presenta. Aunque las vueltas de la vida nos llevan por rumbos diferentes, siempre nos podemos juntar y sentir que la amistad sigue intacta. A todos estos amigos, Gracias por estar y compartir todos estos inolvidables momentos.

¡Solo puedo dar gracias y un fuerte abrazo a todos!



Referencias

- 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(4), 607-614.
- Arreguín-Sánchez, F. (2014). Measuring resilience in aquatic trophic networks from supply–demand-of-energy relationships. *Ecological Modelling*, 272, 271-276.
- Arrington, D. A., Winemiller, K. O., Loftus, W. F., & Akin, S. (2002). How often do fishes “run on empty”? *Ecology*, 83(8), 2145-2151.
- Barros, S. E. (2016). Alimentación de *Oligosarcus jenynsii* (Characiformes: Characidae) en dos embalses sobre el río Juramento, Salta, Subtrópico de Argentina. *Revista AquaTIC*, (20).
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology: from individuals to ecosystems*, 31.
- Beckerman, A. P., Petchey, O. L., & Warren, P. H. (2006). Foraging biology predicts food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(37), 13745-13749.
- Bezerra-Neto, J. F., Barbosa, P. M., & Barbosa, F. A. R. (2006). Temporal variation of attenuation of the visible radiation in four lakes of Parque Estadual do Rio Doce (PERD), Minas Gerais, Brasil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 18(1), 39-46.
- Buckland, A., Baker, R., Loneragan, N., & Sheaves, M. (2017). Standardising fish stomach content analysis: The importance of prey condition. *Fisheries Research*, 196, 126-140.
- Boveri, M. B., & Quirós, R. (2007). Cascading trophic effects in pampean shallow lakes: results of a mesocosm experiment using two coexisting fish species with different feeding strategies. In *Shallow Lakes in a Changing World* (pp. 215-222). Springer, Dordrecht.
- Butz, S. D. (2004). *Science of earth systems*. Cengage Learning. 540
- Calow P. (ed.) (1999), *The encyclopedia of ecology and environmental management*, segunda edición, Blackwell Science Ltd.



-Carlson, R. E. (1977). A trophic state index for lakes 1. *Limnology and Oceanography*, 22(2), 361-369.

-Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., & Hodgson, J. R. (1985). Cascading trophic interactions and lake productivity. *BioScience*, 35(10), 634-639.

-Carpenter, S. R., & Pace, M. L. (1997). Dystrophy and eutrophy in lake ecosystems: implications of fluctuating inputs. *Oikos*, 3-14.

-Christensen, V., & Pauly, D.. (1993). Trophic models of aquatic ecosystems (Vol. 26).
WorldFish. pp 116

-Clements, K. D., Raubenheimer, D., & Choat, J. H. (2009). Nutritional ecology of marine herbivorous fishes: ten years on. *Functional Ecology*, 23(1), 79-92.

-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*, 100(4), 1781-1786.

-Emmerson, M., & Yearsley, J. M. (2004). Weak interactions, omnivory and emergent food-web properties. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 271(1537), 397-405.

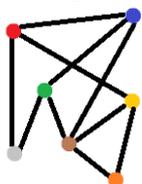
-Escalante A. 1983. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. II. Otros tetragonopteridae. *Limnobiología*, 2: 379-402.

-Espinosa, C. I. (2016) Análisis multivariante de la comunidad, Github, <https://ciespinosa.github.io/AnalisisMultivariante/AnalisisMultivarianteComunidad.pdf>

-Fagan, W. F. (1997). Omnivory as a stabilizing feature of natural communities. *The American Naturalist*, 150(5), 554-567.

- Flores, C., Kortsch, S., Tittensor, D. P., Harfoot, M., & Purves, D. (2019). Food Webs: Insights from a General Ecosystem Model. *BioRxiv*, 588-665.

-Gaedke, U. (2010). Trophic dynamics in aquatic ecosystems. *Lake ecosystem ecology: A global perspective*, 41.



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

-Giller, P. (Ed.). (2012). *Community structure and the niche*. Springer Science & Business Media.

-Gomes, L. D. C., Golombieski, J. I., Gomes, A. R. C., & Baldisserotto, B. (2000). Biology of *Rhamdia quelen* (Teleostei, Pimelodidae). *Ciência Rural*, 30(1), 179-185.

-González-Bergonzoni, I., Meerhoff, M., Davidson, T. A., Teixeira de Mello, F., Baattrup-Pedersen, A., & Jeppesen, E. (2012). Meta-analysis shows a consistent and strong latitudinal pattern in fish omnivory across ecosystems. *Ecosystems*, 15(3), 492-503.

-González-Bergonzoni, I., Jeppesen, E., Vidal, N., Teixeira-de Mello, F., Goyenola, G., López-Rodríguez, A., & Meerhoff, M. (2016). Potential drivers of seasonal shifts in fish omnivory in a subtropical stream. *Hydrobiologia*, 768(1), 183-196.

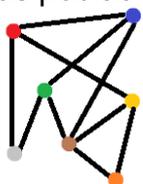
-Goyenola, G., Acevedo, S., Machado, I., & Mazzeo, N. (2011). Diagnóstico del Estado Ambiental de los Sistemas acuáticos Superficiales del Departamento de Canelones. Volumen III: Laguna del Cisne. Plan Estratégico Departamental de Calidad de Agua (PEDCA). Comuna Canaria. 33-34.

-Goyenola, G., Vidal, N., Acevedo, S., Cabrera, S., Fosalba, C., Teixeira-de Mello, F., Calvo, C., Gaucher, L., Iglesias, C., López-Rodríguez, A., Burwood, M., Corrales, N., Olsson, D., Levrini, P., Pacheco, J.P., Capuccio, L., Urtado, L., (2017). *Sistemas acuáticos Canarios. Estado del conocimiento y gestión ambiental. Informe Ambiental Estratégico*. Centro Universitario Regional Este/Universidad de la República; Comuna Canaria, 52-53.

-Granados, M., Pagnucco, K. S., & Ricciardi, A. (2019). Consequences of consumer origin and omnivory on stability in experimental food web modules. *BioRxiv*, 589259.

-Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of fish biology*, 17(4), 411-429.

-Gulland, J. A. (1992). Examen de los métodos que se basan en la talla para evaluar las poblaciones de peces. *Food & Agriculture Org.*(Vol. 323)



-Gutiérrez Laplace, J.M. (1995). Atlántida. Un sueño que surgió desde las olas. Banda Oriental, Montevideo.

-Hammer, Ø., Harper, D.A.T., Ryan, P.D. 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9.

-Hirano RF & AM Acevedo. 2007. Hábito Alimentar de *Heterocheirodon yatai* (Teleostei, Characidae, Cheirodontinae) de dois Tributários do Río Ibicuí, Rio Grande do Sol Brasil. *Biociencias*, 15: 207-220.

-Iglesias, C., Mazzeo, N., Goyenola, G., Fosalba, C., Teixeira de Mello, F., García, S., & Jeppesen, E. (2008). Field and experimental evidence of the effect of *Jenynsia multidentata*, a small omnivorous–planktivorous fish, on the size distribution of zooplankton in subtropical lakes. *Freshwater Biology*, 53(9), 1797-1807.

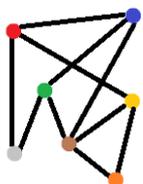
-Iglesias, C., Meerhoff, M., Johansson, L. S., González-Bergonzoni, I., Mazzeo, N., Pacheco, J. P., & Davidson, T. A. (2017). Stable isotope analysis confirms substantial differences between subtropical and temperate shallow lake food webs. *Hydrobiologia*, 784(1), 111-123.

-Jeppesen, E., Søndergaard, M., Jensen, J. P., Mortensen, E., Hansen, A. M., & Jørgensen, T. (1998). Cascading trophic interactions from fish to bacteria and nutrients after reduced sewage loading: an 18-year study of a shallow hypertrophic lake. *Ecosystems*, 1(3), 250-267.

-Kerfoot, W. C. (1977). Implications of copépod predation 1. *Limnology and Oceanography*, 22(2), 316-325.

-Kruk, C. C., Silveira, L., Mazzeo, N., Meerhoff, M., Paggi, J. C., Quintans, F., & Scasso, F. A. (2006) Biodiversidad y calidad de agua de 18 pequeñas lagunas en la costa sureste de Uruguay. Bases para la conservación y el manejo de la Costa Uruguaya, 599 - 510.

-Lazzaro, X., Lacroix, G., Gauzens, B., Gignoux, J., & Legendre, S. (2009). Predator foraging behaviour drives food-web topological structure. *Journal of animal ecology*,



78(6), 1307-1317.

-Lodge, D. M., Kershner, M. W., Aloï, J. E., & Covich, A. P. (1994). Effects of an omnivorous crayfish (*Orconectes rusticus*) on a freshwater littoral food web. *Ecology*, 75(5), 1265-1281.

-Lolis, A., & de Fátima Andrian, I. (2018). Alimentação de *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae) na Planície de inundação do alto Rio Paraná, Brasil. *Boletim do Instituto de Pesca* (23), 187-202.

-Lynch, M., & Gabriel, W. (1987). Environmental tolerance. *The American Naturalist*, 129(2), 283-303.

-MacArthur, R. (1955). Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology*, 36(3), 533-536.

-Mamani, A., Koncurat, M. L., & Boveri, M. (2019). Combined effects of fish and macroinvertebrate predation on zooplankton in a littoral mesocosm experiment. *Hydrobiologia*, 829(1), 19-29.

-Maser, G. L., Guichard, F., & McCann, K. S. (2007). Weak trophic interactions and the balance of enriched metacommunities. *Journal of theoretical biology*, 247(2), 337-345.

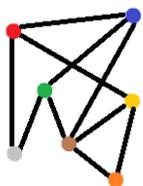
-Matthews, W. J. & Hill, L. G. (1980) 'Habitat Partitioning in the Fish Community of a Southwestern River', *The southwestern naturalis*, 25(1), 51-66.

-May, R. 1972. Will a large complex system be stable? *Nature* 238:413-414.

-Mazzeo, N., Iglesias, C., Teixeira-de Mello, F., Borthagaray, A., Fosalba, C., Ballabio, R., Larrea, D., Vilches, J., García, S., Pacheco, J. P., & Jeppesen, E. (2010). Trophic cascade effects of *Hoplias malabaricus* (Characiformes, Erythrinidae) in subtropical lakes food webs: a mesocosm approach. *Hydrobiologia*, 644(1), 325-335.

-Meerhoff, M., & Mazzeo, N. (2004). Importancia de las plantas flotantes libres de gran porte en la conservación y rehabilitación de lagos someros de Sudamérica. *Revista Ecosistemas*, 13(2).

-Meerhoff, M., Clemente, J. M., Teixeira de Mello, F. T., Iglesias, C., Pedersen, A. R., & Jeppesen, E. (2007). Can warm climate-related structure of littoral predator



assemblies weaken the clear water state in shallow lakes?. *Global Change Biology*, 13(9), 1888-1897.

-Miranda, M., Parrini, F., & Dalerum, F. (2013). A categorization of recent network approaches to analyse trophic interactions. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(10), 897-905.

-Oberdorff, T., Pont, D., Hugueny, B., & Porcher, J. P. (2002). Development and validation of a fish-based index for the assessment of 'river health' in France. *Freshwater Biology*, 47(9), 1720-1734.

-Pacheco, J. P., Iglesias, C., Meerhoff, M., Fosalba, C., Goyenola, G., Teixeira-de Mello, F., García, S., Gelós, M & García-Rodríguez, F. (2010). Phytoplankton community structure in five subtropical shallow lakes with different trophic status (Uruguay): a morphology-based approach. *Hydrobiologia*, 646(1), 187-197.

-Pianka, E. R. (2011). *Evolutionary ecology*. Eric R. Pianka.

-Pimm, S. L., & Lawton, J. H. (1978). On feeding on more than one trophic level. *Nature*, 275(5680), 542.

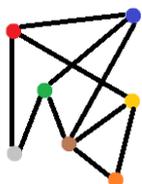
-Pimm S.L. (1982) Food webs. In: *Food Webs. Population and Community Biology*. Springer, Dordrecht.

-Rose, V., Rollwagen-Bollens, G., & Bollens, S. M. (2017). Interactive effects of phosphorus and zooplankton grazing on cyanobacterial blooms in a shallow temperate lake. *Hydrobiologia*, 788(1), 345-359.

-Sagrario, G., & Ferrero, L. (2013). The trophic role of *Cyphocharax voga* (Hensel 1869) according to foraging area and diet analysis in turbid shallow lakes. *Fundamental and applied limnology*, 183(1), 75-88.

-Sánchez-Hernández, J., Montori, A., & Llorente, G. A. (2019). Ontogenetic Dietary Shifts and Food Resource Partitioning in a Stream-Dwelling Urodela Community: Mechanisms to Allow Coexistence Across Seasons. *Russian Journal of Herpetology*, 26(3), 135-149.

-Schindler, D. E., Carpenter, S. R., Cottingham, K. L., He, X., Hodgson, J. R., Kitchell, J. F., & Soranno, P. A. (1996). Food web structure and littoral zone coupling to pelagic trophic cascades In *Food webs*. Springer, Boston, MA. 96-105.



-Schindler, D. E., J. R. Hodgson, and J. F. Kitchell. (1997). Density-dependent changes in individual foraging specialization of largemouth bass. *Oecologia* 110:592–600

-Schoener, T. W. (1970). Nonsynchronous spatial overlap of lizards in patchy habitats. *Ecology*, 51(3), 408-418.

-Serra, S; Bessonart, J; Teixeira de Mello, F; Duarte, A; Malabarba, y Loureiro, M. (2014). *Peces del Río Negro*. Montevideo, MGAP-DINARA, 208.

-Stein, R. A., DeVries, D. R., & Dettmers, J. M. (1995). Food-web regulation by a planktivore: exploring the generality of the trophic cascade hypothesis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 52(11), 2518-2526.

-Strong, D. R. (1992). Are trophic cascades all wet? Differentiation and donor-control in speciose ecosystems. *Ecology*, 73(3), 747-754.

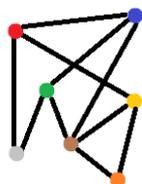
-Teixeira de Mello F., Tesitore G., Rodríguez C., Kröger A., Goyenola G, Pérez-Parada A, Heinzen H. Aportes a la construcción de capacidades nacionales para el monitoreo ambiental de plaguicidas utilizando la cuenca de la Laguna del Cisne como caso de estudio. GCP/URU/031/GFF -MSP-MGAP-MVOTMA-FAO-GEF-2016-2020. Montevideo, Uruguay. 162pp.

-Teixeira de Mello, F., Iglesias, C., Meerhoff, M., Goyenola, G., Ballabio, R., Clemente, J., & Bruzzone, C. (2005) Variación diaria en el uso de hábitat por el necton de un lago eutrófico: plantas sumergidas vs. flotantes libres. III Congreso Argentino de Limnología.

-Teixeira de Mello, F., Meerhoff, M., Pekcan-Hekim, Z., & Jeppesen, E. (2009). Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology*, 54(6), 1202-1215.

-Teixeira de Mello, F., González-Bergonzoni, I., & Loureiro, M. (2011). *Peces de agua dulce del Uruguay*. Uruguay: PPR-MGAP.

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



-Torija, B. B., & Aleixandre, M. P. J. (2013). ¿ Criaríamos leones en granjas? Uso de pruebas y conocimiento conceptual en un problema de acuicultura. *Revista Eureka sobre Enseñanza y Divulgación de las ciencias*, 10(2), 145-158.

-van Altena, C., Hemerik, L., & de Ruiter, P. C. (2016). Food web stability and weighted connectance: the complexity-stability debate revisited. *Theoretical Ecology*, 9(1), 49-58.

-Vander Zanden, M. J., & Rasmussen, J. B. (1999). Primary consumer $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ and the trophic position of aquatic consumers. *Ecology*, 80(4), 1395-1404.

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

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

