

Estructura trófica de las comunidades de peces de arroyos subtropicales y templados: implicancias de la dieta, el tamaño corporal y la temperatura



Malvina Masdeu

Fecha de defensa: 27/10/2011

Estructura trófica de las comunidades de peces de arroyos subtropicales y templados: implicancias de la dieta, el tamaño corporal y la temperatura

Autor de la tesis:

Malvina Loreley Masdeu Bentancor (malvinish@hotmail.com)

Orientador de la tesis:

Dr. Mariana Meerhoff (merluz@fcien.edu.uy)

Co-Orientador de la tesis:

Dr. Matías Arim (arim@fcien.edu.uy)

Resumen

La comprensión de los patrones de inserción de los peces en las redes tróficas acuáticas es fundamental debido a su papel en el acople de redes locales, la dinámica de nutrientes y la estabilidad de todo el sistema. Teóricamente, la temperatura ambiente afectaría estos patrones al determinar el metabolismo individual y por tanto la demanda de recursos y las posiciones tróficas que pueden ocuparse. En este contexto, se compararon la dieta, los grupos tróficos, las relaciones tamaño corporal-posición trófica y el largo de las tramas tróficas de comunidades de peces en una serie de arroyos subtropicales (Uruguay) y templados (Dinamarca) con características limnológicas similares pero bajo climas distintos. Se tomaron muestras de músculo para analizar isótopos estables y de contenido estomacal de peces capturados con pesca eléctrica en el verano (2007) de ambos países. Cada especie fue asignada a un grupo trófico y se estimó su posición trófica por ambas técnicas, contenidos estomacales e isótopos. Las comunidades subtropicales tuvieron un mayor número de grupos tróficos y consumieron una mayor proporción de material vegetal que las templadas. La relación tamaño corporal-posición trófica varió según la región climática, aunque no se encontraron diferencias significativas entre el largo de las tramas tróficas de arroyos de distintos climas. Estos resultados sugieren que el clima (además de factores históricos) puede determinar el patrón de inserción de peces de distinto tamaño en las redes tróficas. En este contexto, el papel estructural de los peces y su efecto en el funcionamiento ecosistémico sería particular de cada región climática. Se discuten los factores que podrían enmascarar posibles efectos de la temperatura sobre la posición trófica de los peces, ya que no se detectaron diferencias significativas en el largo de las tramas tróficas de distintas regiones climáticas.

Abstract

It is essential to advance in the understanding of the patterns of integration of fish within aquatic food webs, due to their role in the coupling of local networks, nutrient dynamics and the stability of the entire system. Theoretically, ambient temperature could affect those patterns by affecting individual metabolism and therefore the demand for resources and the trophic positions that individuals can occupy. In this context, we compared the diet, trophic groups, body size and trophic position and food chain length of fish communities in a number of subtropical (Uruguay) and temperate (Denmark) lowland streams, with similar limnological characteristics but different climate. We obtained samples from muscles (for stable isotope analyses) and stomach content of fish caught by electric fishing in the summer (2007) in both countries. Each species was assigned to a trophic group and the trophic position was estimated by both techniques (i.e. stomach content and isotopes). Subtropical fish communities had a greater number of trophic groups and consumed a larger proportion of plant material than temperate ones. The body size- trophic position relationship varied with climate region, although there were no significant differences between the length of food webs of streams of different climates. These results suggest that climate (besides historical factors) may determine the pattern of inclusion of fish of different sizes in food webs. In this context, the structural role of fish and its effect on ecosystem functioning would be particular to each climatic region.

Todo conocimiento tiene por sí mismo algún valor, no hay nada tan pequeño e insignificante que yo no prefiera conocer a ignorar

Benjamín Jonson

Agradecimientos

Quisiera comenzar agradeciendo a esas personas que están siempre presentes e involucradas en mis emprendimientos y en mis metas, en mis alegrías y tristezas: gracias a mis padres y a mi hermana por apoyarme siempre, por motivarme, por compartir conmigo cualquier camino que yo decida transitar, gracias por estar ahí siempre. Por esos mismos motivos y por muchos más quisiera agradecer a Luis, su apoyo constante y en particular su paciencia infinita fueron fundamentales para que yo pudiera culminar esta etapa de la vida: gracias por estar ahí siempre que te necesité y por acompañarme incluso aunque yo no te lo haya pedido. Gracias además por esas “discusiones de cocina” sobre la vida, la biología y en particular sobre mi tesis, ya que esas charlas me han ayudado a crecer y a fomentar el espíritu crítico.

Gracias especialmente a mi tutora Mariana Meerhoff. Gracias a Mariana aprendí muchísimo, más allá de lo que haya logrado plasmar en esta tesis, se que gracias a su orientación me llevo conmigo una base sólida para seguir creciendo. Gracias además por su paciencia y por sentarse conmigo largos ratos para intentar “descifrar” algunos resultados. A veces pudimos, a veces no, pero creo que transitar ese intento junto a ella fue un ejercicio sumamente productivo, en el que aunque a veces no se llegue a algo concreto, siempre te deja algo. Gracias además por su apoyo y compañerismo, que se extendieron más allá de los límites de esta tesis.

Gracias a mi co-orientador Matias Arim. Quisiera agradecerle por su apoyo, por compartir su experiencia científica, por motivarme a explorar lugares que pensé que estaban fuera de mi alcance y por darme herramientas para seguir creciendo. Entre otras cosas su orientación me ha enseñado a discriminar lo realmente importante de lo secundario, ha impulsado mi capacidad crítica y me ha dado confianza para afrontar desafíos. Todos estos aspectos han permitido enriquecer mi formación, por lo que estoy y estaré siempre sumamente agradecida.

Quisiera agradecer además al Dr. Erik Jeppesen y a la Dra. Annette Baattrup-Pedersen, por recibirme con calidez en Dinamarca, por su gran amabilidad y por destinar parte de su tiempo para discutir los resultados de mi tesis.

Gracias a todo el equipo de Ecología y Rehabilitación de Ecosistemas Acuáticos. En particular a Franco Teixeira de Mello, por involucrarse con mis resultados y discutirlos conmigo, por compartir sus conocimientos y por hacer de varias instancias momentos divertidos y amenos. A Mariana Vianna, por las largas horas de laboratorio compartidas, por su apoyo y por su gran amistad. A la gente con la que compartí estadía en Dinamarca: además de a Mariana M. y Franco T. de Mello, quisiera agradecer a Iván González-Bergonzoni y a Claudia Fosalba, por hacer de aquella convivencia y de aquellos muestreos una etapa súper disfrutable y divertida.

Agradezco al tribunal: a Daniel Conde, a Laura Rodríguez-Graña y a Diego Lercari, por el tiempo dedicado a corregir este manuscrito y porque sus aportes fortalecieron la discusión de los resultados y contribuyeron a mejorar la claridad de la redacción.

Por último quisiera agradecer a PEDECIBA y a la ANII. A PEDECIBA por otorgarme una beca para realizar una pasantía en Dinamarca, esa fue una experiencia sumamente positiva, ya que me permitió interactuar con científicos de primer nivel, así como conocer varios de mis ecosistemas de estudio y a la ANII agradezco la beca de postgrado que fue fundamental para realizar gran parte de mi maestría.

Índice

Introducción y antecedentes	1
Rol de los peces en ecosistemas acuáticos	1
Tramas tróficas	3
Evidencia empírica en ecosistemas acuáticos	6
Rol de los peces y cambio climático	8
Contexto de esta tesis y antecedentes	8
Objetivos e hipótesis	11
Objetivo general	11
Hipótesis 1 y predicciones	11
Hipótesis 2 y predicciones	12
Metodología y área de estudio	14
Hábitos alimentarios de comunidades de peces de arroyos subtropicales y templados: utilización de recursos y grupos tróficos	16
Relación del tamaño corporal y de la temperatura ambiente con la estructura de las tramas tróficas	21
Resultados	26
Hábitos alimentarios de comunidades de peces de arroyos subtropicales y templados: utilización de recursos y grupos tróficos	26
Relación del tamaño corporal y de la temperatura ambiente con la estructura de las tramas tróficas	35
Discusión	53
Alimentación de las comunidades de peces subtropicales y templadas	54
Grupos tróficos de las comunidades de peces subtropicales y templadas	56
Relación tamaño corporal-posición trófica y tamaño corporal-riqueza de presas	59
Largo de tramas tróficas y distribución de la abundancia, biomasa y especies por nivel trófico	62
Enfoques metodológicos	64
Conclusiones y perspectivas	67
Bibliografía	70

Introducción y antecedentes

Rol de los peces en ecosistemas acuáticos

Los peces representan importantes depredadores en los ecosistemas acuáticos, ya que son capaces de alimentarse de la mayoría de las comunidades y de los recursos disponibles en el sistema (Vander Zanden & Vadeboncoeur, 2002). Debido a que son organismos móviles con tiempos generacionales y tamaños corporales relativamente grandes, los peces suelen conectar a través de su alimentación zonas litorales, bentónicas y pelágicas (Jeppesen *et al.* 1997; Schindler & Scheurell, 2002; Pace *et al.*, 2004) e incluso comunidades espacialmente distantes (Dolson *et al.*, 2009; Massol *et al.*, 2011). Asimismo, a través de la alimentación son capaces de provocar fuertes efectos en cascada sobre niveles tróficos inferiores (Carpenter & Kitchel, 1993; Lövgren & Persson, 2002). De esta manera, pueden afectar directa o indirectamente la mayoría de los componentes del ecosistema, acoplarlos y promover cambios en los ciclos de nutrientes y la dinámica energética (Polis *et al.*, 1996; Motta & Uieda, 2005; Knight *et al.*, 2005; 2006). En este contexto resulta fundamental conocer el rol de los peces en los ecosistemas acuáticos, particularmente considerando que muchas especies se están perdiendo en un alto número de ecosistemas (Olden *et al.*, 2007). La caracterización de los hábitos alimentarios de la comunidad ictícola representa un abordaje básico para avanzar en la comprensión de su papel en la estructura y funcionamiento de la diversidad biológica (Winemiller, 1990).

La clasificación de los peces en grupos tróficos (i.e. grupos de especies que explotan la misma clase de recursos alimentarios, Turpaeva, 1957) facilita la comparación de la estructura de estas comunidades entre ecosistemas y/o regiones climáticas más allá de diferencias taxonómicas (Garrison & Link, 2000; Arim & Marquet, 2004). Por ejemplo, en peces de ecosistemas marinos se ha evidenciado la existencia de un gradiente latitudinal de ocurrencia de especies herbívoras, que disminuye hacia latitudes mayores (Floeter *et al.*, 2004). Por otra parte, ha sido demostrado recientemente que bajo distintos regímenes climáticos la estructura trófica de la comunidad de peces de lagos someros difiere sustancialmente (Meerhoff *et al.*, 2007; Teixeira de Mello *et al.*, 2009; Jeppesen *et al.*, 2010). La evidencia sugiere que en sistemas tropicales y subtropicales existe un predominio de la omnivoría (entendida como consumo de material animal y vegetal) y herbivoría (consumo predominante de material vegetal) en relación a

sistemas templados similares (Meerhoff *et al.*, 2007; Teixeira de Mello *et al.*, 2009; Jeppesen *et al.* 2010; González-Bergonzoni, 2011). Varios mecanismos han sido planteados para explicar el gradiente latitudinal mencionado anteriormente, incluyendo: procesos biogeográficos y evolutivos (Mead, 1970; Harmelin-Vivien, 2002), efectos indirectos de la diferente riqueza taxonómica y funcional en distintas regiones (Meekan & Choat, 1997), diferente eficiencia en la asimilación de material vegetal con la temperatura (Gaines & Lubchenco, 1982), diferencias en las características del material vegetal (Gaines & Lubchenco, 1982; Cronin *et al.*, 1997) y diferencias en la disponibilidad de productores primarios entre regiones climáticas (Arrington *et al.*, 2002). También se ha propuesto que la mayor diversidad específica, junto con una mayor intensidad de interacciones biológicas llevaría a una mayor limitación de recursos animales en las regiones mas cálidas, promoviendo que los peces incorporen más recursos vegetales en la dieta (González-Bergonzoni, 2011).

En arroyos, a diferencia de lagos, los estudios que describen o comparan la estructura trófica de comunidades ícticas son escasos y tienen dos limitantes principales. Por un lado, la mayoría han sido realizados en sistemas tropicales (e.g. Pauly, 1989; Flecker, 1992; Mantel *et al.*, 2004; Motta & Uieda, 2005), siendo muy escasos en sistemas subtropicales (e.g. Reis *et al.*, 2003) y no encontrándose estudios a este nivel en arroyos templados. Por otra parte, los estudios que tienen en cuenta comunidades completas de peces son raros, siendo más comunes los estudios de una fracción de la comunidad (e.g. Deus & Petrere-Junior, 2003) o de especies de importancia comercial (e.g. Kelly-Quinn & Bracken, 1990; Abes *et al.*, 2001). Por otra parte, los arroyos presentan una fuerte asociación con las zonas terrestres aledañas, por lo que se ha propuesto que los componentes alóctonos terrestres constituirían un componente importante para el funcionamiento de las tramas tróficas (Vanotte *et al.*, 1980; Cloe & Garman, 1996; Jansson *et al.*, 2007; Wesner 2010). Este aspecto ha sido demostrado para algunas especies de peces y para macroinvertebrados de algunos arroyos templados (Winterbourn *et al.*, 1984; Doucett *et al.*, 1996; Kawaguchi *et al.*, 2003) y tropicales (Angermeier & Karr, 1983; Davis *et al.*, 2010). Sin embargo, aún es incierta la importancia de los organismos terrestres en la dieta de los peces a nivel de la comunidad.

En Sudamérica en particular, la mayoría de los estudios de estructura trófica provienen de áreas de Brasil (e.g. Deus & Petrere-Junior, 2003; Mérona & Rankin-de-Mérona,

2004; Esteves *et al.*, 2007; Ferreira, 2007). Según algunos de estos estudios la omnivoría y detritivoría serían estrategias poco comunes (Deus & Petrere Jr., 2003; Esteves *et al.*, 2007; Ferreira, 2007), mientras que otros estudios sugieren lo contrario (Mérona *et al.*, 2003; Motta & Uieda, 2005; Rolla *et al.*, 2009). En arroyos templados, la ausencia de estudios a nivel comunitario no permite conocer con certeza cuáles son los grupos tróficos más comunes de esa región climática.

Por lo tanto y debido a la escasez de información que existe sobre aspectos básicos de ecología trófica de las comunidades ictícolas en los arroyos en general y específicamente bajo diferentes escenarios climáticos, preguntas básicas como: ¿cuáles son las principales presas y en particular cuál es la importancia de las presas terrestres en las comunidades ictícolas? y ¿cuáles son los principales grupos tróficos de peces presentes? aún siguen sin ser respondidas para regiones subtropicales y templadas. Teniendo en cuenta que tanto en ecosistemas marinos como en lagos se han evidenciado diferencias latitudinales en la composición trófica de la comunidad de peces (que podrían estar relacionadas directa o indirectamente con la temperatura ambiente), se podría esperar que estas diferencias ocurrieran también entre arroyos de la región subtropical y la templada.

Tramas tróficas

La teoría de tramas tróficas busca comprender los patrones de interacciones alimenticias que exhiben las comunidades en la naturaleza (Pimm *et al.*, 1991). Numerosas hipótesis y teorías se han desarrollado en este contexto. Sin embargo, la evidencia empírica que las sustenta suele ser escasa e inconsistente (Winemiller *et al.*, 2001; Post, 2002; Schmid-Araya *et al.*, 2002; Arim *et al.*, 2007a). Entre estas teorías, la Hipótesis de la Limitación Energética (HLE) propone que la baja tasa de transferencia de recursos hacia posiciones altas en la red limita el largo de las tramas tróficas (Elton, 1927). Por otro lado, las restricciones por tamaño al consumo (“Gape limitation hipótesis” (GLH), Pimm, 1982) son actualmente identificadas como uno de las principales determinantes de la estructura de las redes tróficas (Cohen *et al.*, 2003; Brose *et al.*, 2006; Petchey *et al.*, 2008). Ambos mecanismos serían claves para comprender los procesos implicados en determinar la estructura trófica de las comunidades. La “HLE” predice una relación positiva entre el largo de las tramas tróficas y la energía disponible del sistema (Hutchinson, 1959; Schoener, 1989). Sin embargo, se han reportado evidencias

empíricas diversas e incluso contrarias a esta relación (ver Post, 2002; Thompson & Townsend, 2005; Arim *et al.*, 2007b). Por esta razón es fundamental identificar los contextos ecológicos en los cuales la energía es un determinante del largo de las tramas tróficas (Arim *et al.*, 2007b).

La demanda energética de los organismos aumenta con el tamaño corporal (McNab, 2002), asociado al cual también varían la mayoría de las características ecológicas de las especies (e.g. abundancia, tasas de crecimiento, relaciones tróficas) que influyen en la estructura y dinámica de las tramas tróficas (Peters, 1983; Gaston & Blackburn, 2000; Savage *et al.*, 2004; Brown *et al.*, 2004). Por lo tanto, el tamaño corporal tiene un importante rol estructurador de las comunidades (Woodward *et al.*, 2005). La “GLH” predice que el potencial de un depredador de alcanzar posiciones tróficas altas depende de sus limitaciones morfológicas para consumir las presas (Pimm, 1982). Los depredadores generalmente son más grandes que sus presas (Cohen *et al.*, 1993; Brose *et al.*, 2006), generando una relación positiva entre el tamaño corporal y la posición trófica (Layman *et al.*, 2005) que ha sido observada frecuentemente (Rooney *et al.*, 2008; Arim *et al.*, 2010). Sin embargo, existen resultados empíricos que muestran tanto relaciones negativas (Burness *et al.*, 2001), como relaciones que cambian en distintos sistemas (e.g. truchas en lagos templados, Vander Zanden *et al.*, 2000), relaciones “en joroba” (e.g. peces cíclidos del Lago Malawi, al sur de África, Genner *et al.*, 2003) o incluso ninguna relación (e.g. comunidad de peces del Río Cinaruco, en Venezuela, Layman *et al.*, 2005). Por lo tanto, la evidencia empírica que pone a prueba las hipótesis “GLH” y “HLE” indica que no existe un patrón claro, apoyando una, otra o ninguna de las hipótesis propuestas (Arim *et al.*, 2007a).

Recientemente, Arim *et al.* (2007a) unificaron y formalizaron matemáticamente ambas hipótesis (“HLE” y “GLH”), considerando aspectos de la Teoría Metabólica Ecológica (Brown *et al.*, 2004). Además, proponen una conexión teórica entre la temperatura ambiente y el largo de las tramas tróficas. Este nuevo modelo describe la conexión entre la posición trófica y el tamaño corporal de los organismos y podría explicar la amplia gama de patrones hallados empíricamente acerca de esa relación (**Fig. 1**, Arim *et al.*, 2007a). La “posición trófica” es un término que incluye mayor complejidad que el “nivel trófico”, ya que no asume una estructuración discreta de las tramas (i.e. carnívoros, herbívoros, etc.), sino que se trata de una variable continua que incluye la omnivoría. Basados en la evidencia empírica y en las teorías anteriormente

mencionadas, estos autores señalan que la posición trófica de los organismos más pequeños estaría limitada morfológicamente por la incapacidad de consumir presas de mayor tamaño. La posición trófica de los organismos de mayor tamaño estaría, por otro lado, limitada energéticamente debido al aumento de la demanda energética con el tamaño corporal y a la disminución de la energía disponible para posiciones tróficas superiores de la red. De esta forma, para una comunidad aislada y con todos los tamaños corporales representados, debería esperarse un patrón “en joroba” de las posiciones tróficas en relación al tamaño corporal. Esto ocurriría siempre que el conjunto de especies presentara un amplio rango de atributos tróficos, que pudiera acceder a la comunidad local y que no existieran procesos ecológicos que compensaran esa limitación energética. En el caso de que estos procesos compensatorios actuaran, podrían originarse asociaciones positivas entre el tamaño corporal y la posición trófica. Como procesos subsidiarios se proponen: 1. integración de distintos canales de energía dentro de una trama (e.g. consumo de presas con distintos roles tróficos por parte del mismo depredador), 2. acoplamiento de tramas que ocurren en distintos hábitats del sistema por la movilidad del depredador, y 3. inmigración de presas a niveles tróficos intermedios (e.g. llegada de peces bentívoros que puedan ser presas de piscívoros). La existencia de algunos de estos procesos fue demostrada en peces de charcos temporales, donde Arim *et al.* (2010) encontraron una relación positiva entre el tamaño corporal, la posición trófica y el acceso a las distintas fuentes de energía.

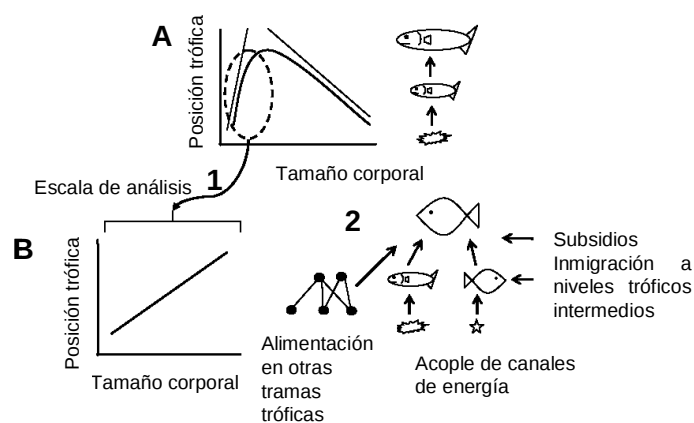


Figura 1. Modelo simplificado que explica el rango de posiciones tróficas que pueden ocupar los organismos en relación al tamaño corporal. A- En un sistema aislado puede originarse un patrón en joroba. B- Una relación positiva puede originarse por: 1. un sesgo en la representatividad de tamaños corporales de la comunidad, ó 2. por la existencia de procesos ecológicos subsidiarios que aumenten la energía para niveles tróficos superiores. Modificado de Arim *et al.* (2007a).

Por otra parte, los mismos autores predicen una relación inversa entre la temperatura ambiente y el largo máximo de las tramas tróficas, proponiendo un mecanismo potencial que explicaría esta relación (**Fig. 2**). Un incremento en la temperatura ambiente resulta en un aumento en la demanda metabólica (Gillooly *et al.*, 2001; Brown *et al.*, 2004), lo que requiere un mayor consumo energético por parte de los organismos. Este proceso reduce la energía disponible para los depredadores tope (de mayor tamaño y por tanto energéticamente limitados), y conduce a una reducción del largo máximo posible de las tramas tróficas (Arim *et al.*, 2007a). El largo máximo de una trama se entiende como el número de transferencias de energía desde la base hasta el tope de la misma (Jennings & Warr, 2003). En este contexto, podría esperarse que existieran patrones latitudinales de variación en el largo de las tramas relacionados con los cambios en la temperatura ambiente (Savage *et al.*, 2004). En base al modelo propuesto, es de esperar que en un sistema abierto exista una relación positiva entre el tamaño corporal de los organismos, el número de presas que consumen (lo que en teoría aumentaría el número de fuentes energéticas a las que acceden), y la posición trófica, así como una relación negativa entre el largo máximo de las tramas tróficas y la temperatura ambiente.

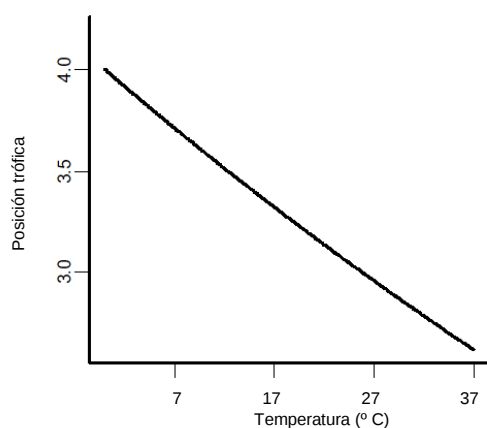


Figura 2. Predicción del efecto de la temperatura ambiente sobre la posición trófica de los organismos: al aumentar la temperatura disminuye la posición trófica de los depredadores superiores, por lo tanto se reduce el largo máximo de las tramas tróficas. Tomado de Arim *et al.* (2007a).

Evidencia empírica en ecosistemas acuáticos

Los patrones e hipótesis mencionados han sido ampliamente analizados en los ecosistemas acuáticos. En las comunidades ícticas se han encontrado diversas relaciones entre el tamaño corporal y la posición trófica de los peces (Vander Zanden *et al.*, 2000; Genner *et al.*, 2003; Layman *et al.*, 2005) y aún no está claro bajo qué condiciones se espera una u otra relación. A su vez, generalmente los peces de mayor tamaño pueden consumir una mayor diversidad de presas (Cohen *et al.*, 1993; Cohen *et al.*, 2003), tanto

por una menor limitación morfológica como por el mayor rango del territorio en el que se pueden desplazar (Kramer & Chapman, 1999; Brown *et al.* 2004; McCann *et al.*, 2005). Esta mayor movilidad favorecería el encuentro con distintas presas, y potencialmente, con canales alternativos de energía (McCann *et al.*, 2005; Rooney *et al.*, 2006). Esto ha sido demostrado empíricamente (Duffy *et al.*, 2007) y formalizado en la “hipótesis de dieta balanceada” (DeMott, 1998), que sostiene que el aumento de la riqueza de presas permite acceder a una mayor variedad de nutrientes, favoreciendo el crecimiento y la biomasa de los organismos. Estos procesos asegurarían la persistencia de peces depredadores en posiciones tróficas altas (Arim *et al.*, 2007a), con implicancias en la estabilidad de los ecosistemas (McCann *et al.*, 2005; Rooney *et al.*, 2006).

Si bien se ha avanzado en los mecanismos que podrían dar cuenta del largo de las tramas tróficas, se sigue debatiendo cuáles de éstos son los principales determinantes en la naturaleza (Post *et al.*, 2000; Post, 2002; Fukami & Morin, 2003; Arim *et al.*, 2007a; b). A gran escala, en arroyos y lagos se ha evidenciado cierto aumento del largo de las tramas con la latitud (Vander Zanden & Fetzer, 2007). Esta relación es contraria a la esperada según la “HLE” ya que en teoría, los sistemas subtropicales son más productivos que los templados debido a que poseen una mayor temperatura media anual (Robinson, 1966). Sin embargo, también hay base teórica para una relación inversa entre la temperatura ambiente y el largo máximo de las tramas (Arim *et al.*, 2007a). Una mayor temperatura ambiente tendría un efecto desestabilizador de los depredadores de niveles tróficos superiores (Arim *et al.*, 2007a). Este mecanismo es consistente con reportes de acortamiento de las tramas tróficas al aumentar la temperatura (Beisner *et al.*, 1997; Petchey *et al.*, 1999), aunque se han encontrado excepciones en arroyos de características limnológicas iguales pero de distinta temperatura (aguas termales) en Islandia (Woodward *et al.*, 2010). El efecto de la temperatura ambiente en sistemas naturales podría evidenciarse en sistemas de características similares (es decir, eliminando otros factores distorsionantes) bajo diferentes escenarios climáticos y por tanto con diferente temperatura ambiente.

Resumiendo, los procesos presentados indican la existencia potencial de una interacción entre el tamaño corporal de los peces, la temperatura del ambiente, la diversidad de presas a la que tienen acceso y el rango de posiciones tróficas que pueden ocupar (MacCan *et al.*, 2005; Rooney *et al.*, 2006; Arim *et al.*, 2007a).

Rol de los peces y cambio climático

En el contexto actual de cambio climático, se predice que la temperatura promedio de la superficie de la tierra podría aumentar entre 3 °C y 5 °C durante el próximo siglo (IPCC, 2001; 2007; Woodward *et al.*, 2010). Frente a este aumento de la temperatura es esperable que ocurran cambios en las propiedades y en el funcionamiento de los ecosistemas. En particular la estructura de las comunidades ícticas se vería afectada al ser los peces organismos ectotermos con metabolismos directamente asociados con la temperatura del ambiente (Rombough, 1997; Clarke & Jhonston, 1999; Hugueny *et al.*, 2010). Por lo tanto, el aumento de la temperatura puede alterar el metabolismo de los peces y los procesos fisiológicos relacionados (Green & Fisher, 2004) como las tasas de digestión, crecimiento, reproducción y consecuentemente también las interacciones bióticas y la distribución geográfica de las especies (Jepessen *et al.*, 2010). Además de las variaciones climáticas, los procesos de cambio global implican reducción de la biodiversidad, fragmentación y pérdida de hábitats. En este contexto es fundamental identificar modelos de estudio que permitan analizar procesos puntuales independientemente de los otros procesos en curso. Específicamente, es necesario aumentar el conocimiento sobre las posibles consecuencias del aumento de la temperatura ambiente, identificando las distintas susceptibilidades a nivel de organismos, comunidades y ecosistemas. Los posibles efectos del aumento de la temperatura podrían evaluarse y evidenciarse al comparar ecosistemas de características similares pero bajo diferentes escenarios climáticos actuales en términos de temperatura ambiente. Este tipo de estudios, que sustituyen el tiempo en el cual deberían darse los cambios climáticos por el espacio, han representado importantes herramientas en ecología (e.g. Jeppesen *et al.*, 2003; Gyllström *et al.*, 2005; Meerhoff *et al.*, 2007; Teixeira de Mello *et al.*, 2009). Estos abordajes son fundamentales si se considera que el tiempo necesario para detectar cambios escapa a la escala de investigación.

Contexto de esta Tesis y antecedentes

Esta tesis se enmarca en el proyecto internacional “Estudio comparativo de la estructura biológica de arroyos de planicie en Uruguay y Dinamarca” (financiado por la Agencia Danesa de Investigación y llevado adelante por el National Environmental Research Institute- Universidad de Aarhus, Dinamarca, en cooperación con la Facultad de

Ciencias- UdelaR). Por lo tanto, los datos de esta tesis fueron generados a partir del trabajo conjunto de investigadores de ambos países.

Estos países son utilizados como representantes de una región climática en particular: mientras que Uruguay se encuentra en la región subtropical de Sudamérica, Dinamarca se encuentra en la región templada de Europa. A su vez, estos países fueron elegidos debido a que comparten características similares en cuanto a su geología, altitud, usos principales del suelo, etc. La similitud en estos aspectos y en varias características climáticas (estacionalidad, precipitación, etc. **Tabla 1**) y a su vez las grandes diferencias en la temperatura ambiente media anual de ambos países, los hace interesantes modelos de estudio para analizar posibles efectos de la temperatura en la estructura trófica y potencialmente en el funcionamiento de los ecosistemas. A pesar que pueden existir otros factores interactuando (e.g. biogeográficos), el hecho de que el mismo equipo de investigación estudiara los ecosistemas de una y otra región climática, siguiendo protocolos estrictos de trabajo, originó un amplio set de datos sumamente confiables para la búsqueda de patrones generales a gran escala.

Tabla 1. Características relevantes en cuanto al clima, elevación y actividad forestal de la región subtropical (Uruguay) y templada (Dinamarca).

Características	Uruguay (30°-35° S)	Dinamarca (55°-57° N)
Altura máxima	514 m	173 m
Clima	Sub-tropical	Templado
Estacionalidad	4 estaciones	4 estaciones
Precipitación media anual	1300 mm	700 mm
Temperatura media invierno	12 °C	0,5 °C
Temperatura media verano	23,1 °C	17 °C
Área forestal	5% del territorio	10% del territorio

En este sentido, en estudios comparativos recientes en lagos someros de Dinamarca y Uruguay, se ha mostrado que ante igualdad de variables ambientales y morfométricas, la estructura de las principales comunidades de lagos poco profundos, particularmente en la zona litoral, varía sustancialmente con el clima (Meerhoff *et al.*, 2007). Las comunidades de peces, en particular, se caracterizan por tener menor diversidad, densidad, mayor abundancia relativa de potenciales piscívoros y mayor tamaño corporal en lagos templados que en lagos subtropicales similares (Meerhoff *et al.*, 2007; Teixeira de Mello *et al.*, 2009). A su vez, Meerhoff *et al.* (2007) determinaron que la diversidad

de presas potenciales para los peces (cladóceros y macroinvertebrados) es mayor en sistemas templados (donde los peces son más grandes) que en sistemas subtropicales, en línea con los resultados de mesocosmos mencionados anteriormente (Duffy *et al.*, 2007). Dichos autores también sugirieron que las tramas tróficas litorales serían más truncas en los sistemas subtropicales que en los templados (Meerhoff *et al.*, 2007).

Objetivos e hipótesis

Objetivo general

Comparar la estructura trófica de comunidades de peces de arroyos con nulo o bajo impacto antrópico, pertenecientes a distintos escenarios climáticos (subtropical-Uruguay y templado-Dinamarca) y analizar la potencial relación entre la temperatura ambiente y los patrones observados.

Para ello, se propusieron dos grandes objetivos específicos:

1-Comparar los principales aspectos alimentarios (recursos utilizados y grupos tróficos) de las comunidades de peces de arroyos subtropicales y templados.

1.1-Evaluar la contribución de los principales ítems alimentarios a cada especie y comunidades íctica.

1.2-Evaluar la importancia de los grupos tróficos en cada comunidad, considerando la biomasa, abundancia y riqueza de especies por grupo trófico.

2-Comparar la relación entre el tamaño corporal y la posición trófica (estimada a partir de contenido estomacal e isótopos estables) de los peces de arroyos subtropicales y templados.

2.1-Evaluar esta relación a distintos niveles de organización de los peces (individual, por grupos de tamaño y por especie).

2.2-Determinar el largo de las tramas tróficas en los arroyos.

2.3-Determinar la estructuración de los peces (abundancia, biomasa y riqueza de especies) por nivel trófico.

Hipótesis 1:

La temperatura ambiente afecta el metabolismo de los ectotermos y por tanto su demanda por recursos. En condiciones de mayor temperatura, los peces tendrán mayores demandas metabólicas por lo que deben hacer uso de recursos más abundantes que generalmente se encuentran en posiciones bajas de la red trófica, por ejemplo,

productores primarios. A su vez, la mayor utilización de recursos vegetales favorecerá la presencia de más grupos tróficos.

Predicciones:

1.1-La dieta de las comunidades de peces de la región subtropical estará constituida por una mayor proporción de material vegetal.

1.2-Las comunidades de peces de la región subtropical estarán constituidas por un mayor número de grupos tróficos.

1.3-Las comunidades de peces de la región subtropical presentarán una mayor proporción de peces omnívoros.

Hipótesis 2:

Al aumentar el tamaño corporal de los peces disminuyen las limitaciones morfológicas al consumo de presas y aumenta la posición trófica que pueden alcanzar. A su vez, al aumentar el tamaño corporal también aumenta la demanda metabólica, mientras que con el aumento de la posición trófica disminuye la energía disponible. De esta forma, los peces de mayor tamaño estarán limitados energéticamente. En este contexto y en un sistema sin acceso a nuevos recursos (cerrado), podría originarse una relación “en joroba” entre el tamaño corporal y la posición trófica. Sin embargo, la existencia de procesos subsidiarios por parte de peces en posiciones tróficas superiores, permitiría la existencia de una relación positiva entre la posición trófica y el tamaño corporal. A su vez, esta relación positiva es afectada por la temperatura ambiente. Bajo mayor temperatura, los individuos consumirán recursos de niveles tróficos más bajos, lo que conducirá a que la relación entre posición trófica y tamaño corporal en la región más cálida contenga posiciones tróficas más bajas que dicha relación en la región templada.

Predicciones:

2.1- Existirá una relación positiva significativa entre el tamaño corporal de los peces y su posición trófica, independientemente de la región climática.

2.2-Dicha relación positiva entre el tamaño corporal y la posición trófica será particular de cada región climática, adquiriendo menores valores de posición trófica en los ecosistemas subtropicales.

2.3- Existirá una relación positiva significativa entre el tamaño corporal de los peces y la riqueza de presas consumidas, independientemente de la región climática.

2.4-El largo de las tramas tróficas será mayor en sistemas templados que en sistemas subtropicales de similares características.

Metodología y área de estudio

Área de estudio

Se seleccionaron siete arroyos de la región subtropical (Uruguay) y siete de la región templada (Dinamarca) (**Fig. 3**), que fueran similares en la mayoría de sus características limnológicas (**Tabla 2**). Los arroyos de Uruguay (Sauce, California, Tacuarembó, Carpintería, Sopas, Cañada del Paso y Cañada Honda) pertenecen al Departamento de Tacuarembó (norte de Uruguay, 31.4°S, 55.5°O) y prácticamente no están afectados por actividades antrópicas. Los arroyos de Dinamarca (Borre, Lindenberg, Aakaer, Karstoft, Lyngbygaards, Gryde, Gudena) se ubican en la zona de Jylland (Dinamarca central, 55.8°N, 9°E) y se caracterizan por estar sometidos a muy bajo impacto humano (en la mayor parte de su cuenca de drenaje) en la actualidad. Los muestreos en cada país se realizaron a mediados del verano de cada región climática (Uruguay: Febrero, 2007 y Dinamarca: Julio, 2007). En cada arroyo se seleccionó una sección de 100 m para realizar la caracterización de las principales variables ambientales y de las comunidades biológicas presentes.

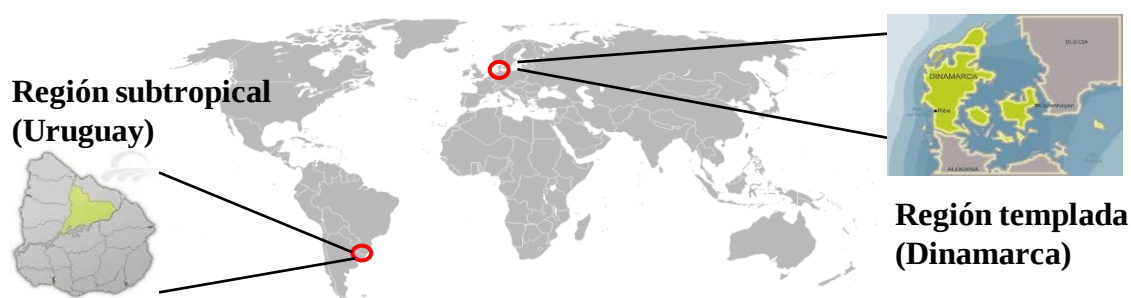


Figura 3. Área de estudio: región subtropical (Uruguay) y templada (Dinamarca).

Variables ambientales

Las variables físico-químicas del agua (e.g. temperatura, pH, % de oxígeno disuelto) se registraron *in situ* con sensores de campo y se tomaron muestras de agua para el análisis de los principales nutrientes. La medición de las variables físico-químicas y la toma de las muestras de agua se realizó aguas arriba, en el sector medio y aguas abajo de la sección del arroyo,. En el laboratorio se determinaron los nutrientes principales (fósforo y nitrógeno total y nitrato) según Valderrama (1981) y Søndergaard *et al.* (1992). Para caracterizar los arroyos se utilizó el método NOVANA (“National Monitoring and Assessment Programme for the Aquatic and Terrestrial Environment”, Svendsen &

Norup, 2005). Este método consiste en un muestreo físico (ancho, profundidad y tipo de sedimentos) y biológico (cobertura de macrófitas, biomasa de perifiton y macroinvertebrados) a lo largo de secciones de 100 m de largo, realizando transectas transversales cada 10 m. La vegetación acuática se registró sobre esas transectas en cuadrantes consecutivos de 25 cm, registrando cobertura de macrófitas (%), composición y altura de las plantas. La biomasa de perifiton (estimada como mg Clorofila-a cm^{-2}) sobre sustratos (e.g. roca, macrófitas) y muestras de macroinvertebrados bentónicos se colectaron en cinco cuadrantes ubicados al azar por transecta, usando un muestreador Surber de 10x10 cm y malla: 0,214 mm para los invertebrados.

Muestreo de la comunidad de peces

En cada arroyo se seleccionó un tramo de 100 m que fue cerrado con dos redes de 3 mm de poro, colocadas transversalmente al eje del arroyo. Posteriormente se realizó una pasada continua de pesca eléctrica cubriendo toda el área seleccionada mientras que los peces eran colectados con dos calderines de pesca (malla: 0,5 mm). Los peces colectados fueron contados e identificados a nivel de especie (siempre que fuera posible), medidos (largo estándar y total, cm) y pesados (peso total por especie, g). Al terminar este procedimiento se realizó una segunda pasada de pesca eléctrica y los peces colectados se procesaron de la misma manera que en la pesca anterior. Este procedimiento se repitió hasta que el número de peces en una pasada fuera menor a la mitad de los peces que había salido en la anterior corrida de pesca (Svendsen & Norup, 2005). Todos los peces obtenidos fueron sacrificados con una solución de 2-fenoxi etanol (1 ml L^{-1}). Luego de tener a todos los individuos separados por especies, se los separó en clases de talla y se tomó una submuestra de al menos cinco individuos por especie (uno al azar por cada rango de talla encontrada). Estos individuos fueron eviscerados y sus tractos digestivos preservados en alcohol (95%) hasta su posterior análisis en el laboratorio. De los mismos individuos se tomó una muestra de músculo dorsal para el análisis de contenido en isótopos estables de carbono y nitrógeno (Kristensen, 2009).

Tabla 2. Principales variables físico-químicas y profundidad media. Datos registrados durante la realización del estudio en los arroyos de cada país (DK: Dinamarca, UY: Uruguay). D.E.: desvío estándar, NT: nitrógeno total, PT: fósforo total, NO₃: nitrato, O₂ %: porcentaje de saturación de oxígeno, T: temperatura. Se incluye el volumen de agua muestreado en cada arroyo (Vol.), estimado a partir del ancho, largo y profundidad media (Prof. media) de la sección de cada arroyo en el que se trabajó. C. del Paso: Cañada del Paso, C. Honda: Cañada Honda.

País	Arroyo	NT µg l ⁻¹	PT µg l ⁻¹	NO ₃ µg l ⁻¹	O ₂ %	pH	T °C	Prof. media m	Vol. m ³
DK	Lindborg	6125,0	62,5	5410,0	83	8,1	12,0	5,1	286,1
DK	Karstoft	3090,0	71,8	2010,0	101	7,4	16,2	5,0	436,5
DK.	Gryde	2233,3	80,0	1375,0	107	-	-	5,8	283,2
DK	Borre	4800,0	78,5	3740,0	104	7,6	13,4	3,1	214,7
DK	Gudena	3000,0	22,0	2520,0	-	8,0	14,0	3,5	130,9
DK	Aakaer	5800,0	111,0	4400,0	97	7,8	14,2	5,8	329,0
DK	Lyngbygaards	1950,0	94,0	1660,0	85	8,0	13,9	1,8	158,7
DK	Media	3856,9	74,3	3016,4	96,2	7,8	13,9	4,3	262,7
DK	D. E.(±)	1576,8	25,8	1412,2	9,1	0,2	1,2	1,5	104,9
UY	Tac. Chico	191,5	46,4	15,6	96	7,8	25,1	4,1	280,3
UY	California	175,6	65,3	34,4	75	7,8	26,9	7,0	608,6
UY	Sopas	183,6	16,1	21,9	108	8,0	25,1	3,3	351,3
UY	Sauce	342,6	146,7	9,4	33	7,9	19,8	3,7	280,9
UY.	C. del Paso	215,4	40,7	3,1	97	8,7	26,1	5,2	225,5
UY	C. Honda	215,4	53,9	21,9	73	8,0	24,0	3,8	476,0
UY.	Carpintería	605,0	84,2	190,8	83	7,6	24,4	2,3	195,7
UY	Media	275,6	64,8	42,4	80,7	8,0	24,5	4,2	345,5
UY	D. E.(±)	155,9	41,8	66,2	24,6	0,3	2,3	1,5	148,1

Hábitos alimentarios de comunidades de peces de arroyos subtropicales y templados: utilización de recursos y grupos tróficos

Análisis de contenidos estomacales

El análisis de los contenidos estomacales fue realizado de manera estandarizada por dos integrantes del equipo de investigación. Uno de los integrantes realizó el análisis de los peces de Dinamarca (Andersen, 2009) y el otro (autora de esta tesis) realizó el análisis de los contenidos estomacales de los peces de Uruguay. Para evitar diferencias entre investigadores en cuanto al proceso de identificación taxonómica y cuantificación de las presas, se realizó una etapa temprana de “calibración” en la que se procesaron independientemente las mismas muestras y luego se compararon los resultados, así como una etapa de re-chequeo posterior. Esto permitió realizar un ajuste y estandarización de todo el procedimiento.

En el laboratorio se analizó la totalidad del contenido estomacal o intestinal (para el caso de especies sin estómago), utilizando lupa binocular y/o microscopio. Se determinó

la composición taxonómica de los ítems presa al menor nivel taxonómico posible, recurriendo a las claves taxonómicas correspondientes según el caso. Se estimó la proporción de cada ítem en cada estómago utilizando una gradilla milimetrada y teniendo en cuenta la superficie ocupada por cada tipo de presa en relación al contenido total identificable del estómago (Hyslop, 1980; Esteves & Galetti, 1995).

Análisis de datos

Con el objetivo de evaluar si existían diferencias significativas entre las principales variables ambientales de cada país se realizaron test de Student entre las mismas, utilizando los datos medios de cada variable en los arroyos de cada país como réplicas. Las diferencias fueron consideradas significativas cuando $P < 0,05$ y marginalmente significativas cuando $0,10 > P > 0,05$.

Una vez que las dietas de todos los individuos estuvieron registradas, se calculó la proporción promedio en que cada ítem fue utilizado por cada especie (en cada arroyo). Posteriormente, la dieta promedio de cada especie fue ponderada de dos maneras: en función de su abundancia y de su biomasa relativa en cada arroyo. En el caso de *Salmo trutta* (especie dominante en los arroyos de Dinamarca), se realizó una ponderación especial considerando que esta especie sufre cambios ontogénicos marcados en su dieta. Para ello se identificó el tamaño en el que se daba el cambio, para así poder realizar las dos ponderaciones (en función de la abundancia y biomasa de cada grupo de tamaño). Este ajuste evitó sobreestimar la importancia de algunos ítems consumidos solo por algunas clases de tamaño. Una vez realizado este procedimiento para cada una de las especies, se sumaron las contribuciones ponderadas de cada ítem. Posteriormente los ítems se agruparon en presas taxonómicamente más generales (e.g. especies de insectos acuáticos se agrupan en "invertebrados acuáticos") con lo que se obtuvo la dieta general de la comunidad de cada arroyo. Por último, se estimó la dieta de una "comunidad de peces promedio" para cada región climática. Para ello se promediaron los porcentajes de contribución de cada grupo de presa (e.g. invertebrados acuáticos, perifiton) de los arroyos de cada región climática. Esta última estimación permite tener una visión global de la dieta de las comunidades en cada región climática.

Clasificación de las especies en grupos tróficos

Para clasificar a las especies en grupos tróficos se modificó la categorización realizada por Teixeira de Mello *et al.* (2009) para peces de lagos someros subtropicales y templados. De esta manera, se construyó un protocolo novedoso que permite realizar una categorización semi-cuantitativa, en la que se considera no solo el tipo de presas consumidas, sino también la contribución que cada tipo de presa hace a la dieta de los individuos (**Tabla 3**). Con este enfoque se pretendió que mediante una serie de procedimientos rigurosos y estandarizados, la categorización se realizara de la forma más objetiva posible y de la misma manera para todos los peces y ecosistemas de estudio. Con este sistema, primero se realizó una clasificación a nivel individual y luego se procedió a realizar la clasificación de cada especie por arroyo. Por ejemplo, para que un individuo fuera clasificado como “omnívoro” debió tener en su contenido estomacal al menos 10% de material vegetal y 10% de material animal. A su vez, para que una especie de un arroyo fuera clasificada como “omnívora”, al menos el 60% de sus individuos en ese arroyo debían ser omnívoros. Dentro del grupo omnívoro, diferenciamos tres grados de omnivoría, en función de si se encontró similar cantidad de material animal y vegetal, o de si había más de uno que de otro ítem en los contenidos estomacales. Este sistema fue aplicado para clasificar las especies en cualquier grupo trófico menos en el de los “benti-piscívoros”, ya que bastaba con que un solo individuo del la submuestra tuviera un pez (o resto de pez) en su estómago para que la especie fuera clasificada como benti-piscívora. Esta excepción asume que la ingesta accidental de peces es improbable, pero no así la de otros ítems como invertebrados o perifiton, que pueden ocurrir en la dieta por ingesta accidental o como presas secundarias (**Tabla 3**). Una vez realizada la clasificación de los individuos, y posteriormente de las especies por sistema, se realizó una clasificación de las especies en grupos tróficos potenciales, incluyendo en forma resumida la plasticidad alimenticia de la especie en los distintos sistemas. Por último, se realizó la clasificación trófica general de cada especie, que considera la alimentación principal de la especie en los arroyos. En esta última clasificación y para el caso de las especies que en algunos sistemas fueron clasificadas como omnívoras y en otros como bentívoras, se tuvo en cuenta el grupo trófico predominante (i.e. que se encontrara presente en más de la mitad de los arroyos).

Luego de tener cada especie clasificada en un grupo trófico se calculó la contribución relativa de cada grupo en cada arroyo. Para dicho cálculo se tuvo en cuenta la

abundancia y biomasa de las especies que pertenecieran a cada grupo así como el número de especies por grupo. De esta manera se obtuvo la abundancia, biomasa y número de especies de cada grupo trófico relativo al total de la comunidad de cada arroyo. Asimismo, se realizó un promedio de la contribución de cada grupo trófico al total de la comunidad por región climática (considerando todos los arroyos de cada país). De esta manera, se obtuvo la contribución de cada grupo trófico en una “comunidad promedio” de cada región climática (considerando por separado cada uno de los atributos de la comunidad: abundancia, biomasa y número de especies por grupo). La existencia de diferencias significativas en cuanto a la proporción de material vegetal (i.e. suma de perifiton, macrófitas y semillas) en la dieta, en cuanto a la importancia relativa del grupo omnívoro y al número de grupos tróficos entre regiones climáticas, fue analizada mediante pruebas de Mann-Whitney (M-W), asumiendo que las diferencias fueron significativas cuando $P < 0,05$.

Tabla 3. Descripción de los grupos tróficos de la comunidad de peces de acuerdo a los criterios fijados en este trabajo. Dentro del grupo omnívoro se pueden identificar variaciones en función de la proporción de animal y vegetal ingerido y a su vez a cada grupo trófico se le pueden agregar las siguientes notaciones:
 “Z”: cuando se encuentran componentes zooplanktónicos como parte de la dieta.
 “*”: cuando se encuentran presas alóctonas (animales terrestres: e.g. hormigas, arañas, invertebrados alados) en el contenido estomacal.

Grupos funcionales	Abreviación	Descripción
Detritívoros	D	Contenido estomacal con al menos 90% de detrito.
Herbívoros-detritívoros	HD	Contenido estomacal con detrito y material vegetal (al menos 10 % de cada uno en el volumen total). Los ítems vegetales deben ser detallados de la siguiente manera: p: perifiton, m: resto de macrofitas, s: semillas, d: diatomeas
Herbívoros	H	Contenido estomacal con al menos 90% de material vegetal. Los ítems vegetales deben ser detallados, de la misma manera que en el grupo HD.
Omnívoros	Obh	Contenido estomacal con invertebrados y material vegetal (al menos 10% de cada ítem). Los ítems vegetales deben ser detallados, de la misma manera que en el grupo HD. En este grupo se discrimina el grado de omnivoría señalando cuál es la importancia de los invertebrados (b) y vegetales (h) en la dieta de la siguiente forma: Ob h Contenido estomacal con mayor proporción de material vegetal (más de 60%) que de animal (“h” en negrita). Ob h Contenido estomacal con mayor proporción de material animal (más de 60 %) que de vegetal (“b” en negrita). Ob h No hay ítem animal o vegetal predominante (ninguno aporta por sí solo con más del 60% del contenido). B Contenido estomacal con predominancia de invertebrados (al menos 90%). BPis Contenido estomacal con invertebrados y peces o restos óseos de peces (al menos 10% de cada ítem). Esta clasificación también es válida para especies que cambian su dieta de bentívora u omnívora a piscívora, y para especies que son bentívoras en un arroyo y piscívoras en otro.
Bentívoros	B	
Bentívoros-piscívoros	BPis	
Piscívoros	Pis	Contenido estomacal con predominancia de peces o restos óseos de peces (al menos 90%).

Relación del tamaño corporal y de la temperatura ambiente con la estructura de las tramas tróficas

Obtención de muestras para isótopos estables

Durante el muestreo se tomaron muestras para realizar análisis isotópicos, ya que de los mismos se obtiene la información necesaria para estimar las posiciones tróficas de los peces. Por un lado se tomaron muestras para el análisis isotópico de las potenciales presas de los peces (i.e. macrófitas, perifiton, invertebrados, detrito). Estas muestras se obtuvieron de los distintos hábitats presentes en los arroyos, y se las separó con la mayor resolución taxonómica posible (e.g. se colectaron y conservaron taxonómicamente por separado invertebrados presentes en macrófitas y presentes en sedimento), (Kristensen, 2009). Por otra parte, se extrajo una porción del músculo dorsal de la misma submuestra de peces utilizada para el análisis del contenido estomacal. Posteriormente, tanto las muestras de músculo, como las muestras de las presas potenciales fueron guardadas en frío (0 °C) hasta su análisis de laboratorio, donde se prepararon para el análisis de isótopos de carbono y nitrógeno en los laboratorios de la Universidad de Davis (USA). En esta etapa, el arroyo Carpintería fue descartado de los análisis, ya que no fue posible localizar consumidores primarios, necesarios para estimar la línea de base (nitrógeno basal del sistema) sobre la cual se calcula la posición trófica de los peces.

Cálculo de las posiciones tróficas

La posición trófica de los individuos se estimó de dos maneras: 1-utilizando información del contenido estomacal de cada pez y de las posiciones tróficas de las presas presentes en los contenidos estomacales (en adelante, PT est.). Las posiciones tróficas de las presas fueron previamente estimadas por Kristensen (2009), a partir de la información de isótopos estables obtenida de las muestras., 2-utilizando la información isotópica obtenida directamente del músculo de cada pez y de los consumidores primarios de cada arroyo (en adelante, PT músc.).

La PT est. se calculó de la siguiente manera (Winemiller, 1990):

$$PT\ est.= \sum (V_i \cdot PT_i) +1,$$

donde “PT est.” es la posición trófica individual estimada a partir del estómago del pez, “ V_i ” es el volumen relativo de la presa i en el estómago del pez y “ PT_i ” es la posición trófica estimada de la presa i (datos obtenidos por Kristensen, 2009). La PT músc. (datos obtenidos por Kristensen, 2009) se calculó de la siguiente manera:

$$PT \text{ músc.} = [(\delta^{15} N \text{ del músc.} - \delta^{15} N \text{ de la línea de base}) / 3,4] + 2,$$

siendo “ $\delta^{15} N$ del músc.” el dato isotópico obtenido del músculo del pez y “ $\delta^{15} N$ de la línea de base” el dato obtenido de la línea de base de cada arroyo (promedio de los isótopos de nitrógeno obtenidos de los consumidores primarios: invertebrados herbívoros, filtradores y raspadores). De esta manera se contó con dos estimaciones alternativas de la posición trófica individual de cada pez analizado.

Una vez obtenidas las posiciones tróficas individuales se calcularon los pesos frescos medios (g) y posiciones tróficas medias por grupos de tamaño y por especie. El peso fresco de los peces fue la medida de tamaño corporal utilizada. La agrupación por tamaños se realizó tomando cinco individuos de tamaños consecutivos, sin discriminar por especies y se promediaron sus PT (est. y músc. por separado) y sus pesos. Por último, se calculó una PT media y un peso medio por especie y arroyo. Por lo tanto, se obtuvieron dos estimaciones de posición trófica (PT est. y PT músc.) a distintos niveles de organización: a nivel de individuos, de grupos de tamaño y de especies. A su vez, estas estimaciones fueron realizadas para cada arroyo y para cada región climática. En este último caso se utilizaron las PT y los pesos individuales de los peces de los sistemas de cada región climática como si formaran parte de un único gran sistema. Los pesos y las PT medias por grupos de tamaño y por especie fueron recalculadas a este nivel. Este procedimiento se realizó juntando los datos de todos los arroyos de cada región climática y reordenando los peces por grupos de tamaños (también de a cinco individuos de tamaños consecutivos). Luego de reordenar los individuos se calculó el peso medio y las PT medias de cada grupo. Lo mismo se realizó para el cálculo por especie: se reordenó a los individuos por especie y se calculó el peso y las PT medias por especie.

Relación tamaño corporal-posición trófica-riqueza de presas

Con las dos estimaciones de PT (est. y músc.) y con los datos de tamaño corporal previamente transformados ($\log_{10}$ del peso fresco), para que se cumplieran los supuestos de homogeneidad de varianza y normalidad, se realizaron regresiones para cada arroyo y para cada región climática. De esta manera, se analizó la relación entre el tamaño corporal individual y la posición trófica individual, entre el tamaño corporal medio y la posición trófica media por grupos de tamaño y entre el tamaño medio y la posición trófica media por especie. Este procedimiento se realizó con el objetivo de visualizar si las tendencias generales se mantienen independientemente de la organización de los datos. Adicionalmente, para cada grupo de tamaño se calculó el promedio de la riqueza de presas consumidas, considerada como el número de taxas encontrados por estómago y se analizó mediante regresiones la relación entre estas dos últimas variables.

En Dinamarca, y para el análisis a nivel de cada ecosistema con los datos agrupados por tamaño, se eliminaron algunos arroyos (Lindenberg, Aakaer y Borre) debido a que presentaron datos insuficientes como para realizar el análisis (i.e. $n \leq 5$). Para el caso de la exploración a nivel de especies, ningún ecosistema de la región templada pudo ser analizado individualmente ya que tenían un número de especies muy bajo ($n \leq 9$). Todas las regresiones fueron evaluadas mediante pruebas ANOVA entre el tamaño corporal y la posición trófica o la riqueza de presas. Los análisis fueron considerados estadísticamente significativos para un valor de $P < 0,05$ y marginalmente significativos cuando $0,10 > P > 0,05$.

Largo máximo y medio de las tramas tróficas de cada región climática

Los largos de las tramas tróficas fueron estimados a partir de las PT músc., ya que con esta estimación se obtuvo un número mayor de datos y además porque se consideró que acarrea menos errores que la PT est. Esta consideración se basa en que la PT est. se obtiene de datos de contenidos estomacales, donde generalmente las presas se encuentran en estado avanzado de digestión, lo que hace muy difícil identificarlas a nivel de especie y asignarles su PT correspondiente. Por este motivo, en este procedimiento pueden ocurrir errores que no ocurren con la PT músc.

Se calcularon los largos máximos y medios de las tramas tróficas de cada arroyo y de cada región climática. El largo máximo (promedio) de las tramas tróficas de cada región se estimó promediando las posiciones tróficas máximas individuales encontradas en los arroyos de cada región climática. El largo medio de las tramas tróficas por arroyo fue calculado de tres formas: 1-largo medio en base al promedio de las PT (músc.) medias de las especies, 2-largo medio en base a las PT (músc.) medias de las especies ponderadas por su abundancia relativa en cada arroyo y 3-largo medio en base a las PT (músc.) medias de las especies ponderadas por su biomasa relativa en cada arroyo. La existencia de diferencias significativas entre los largos (máximos y medios) de las tramas tróficas estimados para cada región climática fue analizada mediante pruebas de t de Student, asumiendo que las diferencias fueron significativas cuando $P < 0,05$.

Distribución de la abundancia, biomasa y especies por nivel trófico

En función de las PT medias, las especies fueron asignadas a un nivel trófico determinado (1, 2, 3, etc.) por arroyo. De esta manera las especies que tuvieran PT medias entre 1 y 1,9 fueron asignadas al nivel 1, especies cuyas PT medias se encontraran entre 2,0 y 2,9 fueron asignadas a la PT 2 y así sucesivamente. Posteriormente, las abundancias de cada especie fueron sumadas por nivel trófico, de forma tal de obtener la abundancia total por nivel trófico en cada arroyo. Con el objetivo de obtener datos comparables entre arroyos y regiones climáticas, estos datos fueron estandarizados en función del volumen de agua muestreado en cada ecosistema. El mismo procedimiento fue realizado con la biomasa y la riqueza de especies. Por último se realizó un promedio que tomó en cuenta la contribución de cada variable por nivel trófico (y por arroyo) para cada región climática. Para comparar si existían diferencias en la distribución de las variables entre los niveles tróficos de cada país se utilizaron pruebas de t de Student, asumiendo que las diferencias fueron significativas cuando $P < 0,05$.

Red trófica promedio de arroyos subtropicales y templados

Considerando la información sobre: los recursos disponibles en el ambiente (detrito, perifiton, macrófitas, invertebrados y peces), la dieta (% de cada presa en la dieta de cada comunidad, ponderado por abundancia y por biomasa de los peces), los grupos tróficos de los peces (% de abundancia y biomasa de cada grupo) y posiciones tróficas

de los peces (PT músc.) en cada arroyo, se construyeron diagramas representativos de una red trófica “promedio” para cada región climática. Es decir, se obtuvo un valor medio para cada variable incluída en el diagrama ($n=7$ para cada región). Estos esquemas representan las posiciones tróficas medias, la importancia relativa de cada grupo trófico y la importancia relativa de cada presa a cada grupo trófico. Además, se construyeron dos esquemas por región climática, uno representando la importancia de cada variable en función de la abundancia de las especies y el otro en función de la biomasa de cada especie.

Resultados

Variables físico-químicas

De acuerdo a sus características físico-químicas, los arroyos de cada región se diferenciaron principalmente en la carga de nitrógeno (test de t; $P < 0,05$), que fue mayor en Dinamarca, y en la temperatura ambiente (test de t; $P < 0,05$), que fue en promedio 10 °C mayor en la región subtropical (**Tabla 2**). Por otra parte, ni el fósforo, el O₂ %, el pH, la profundidad media o el volumen de agua muestreado presentaron diferencias significativas entre ambas regiones (test de t; $P > 0,05$).

Hábitos alimentarios de comunidades de peces de arroyos subtropicales y templados: utilización de recursos y grupos tróficos

En cuanto a las principales comunidades biológicas que podrían ser consumidas por los peces, no se encontraron diferencias en la disponibilidad de macrófitas, el perifiton o el detrito. Sin embargo, se encontraron diferencias significativas en la disponibilidad de invertebrados, siendo superior en Dinamarca (**Tabla 4**).

Tabla 4. Principales variables biológicas de los arroyos de cada país. Las diferencias fueron consideradas significativas cuando $P < 0,05$ (*) en el test de t de Student. D. E.: desvío estándar.

País	Arroyo	Cobertura de macrófitas %	Perifiton mg Clo-a.cm ⁻²	Detrito %	Invertebrados * mg cm ⁻²
Dinamarca	Lindenberg	45,6	8,0	4,0	8,1
Dinamarca	Karstoft	38,5	1,5	9,9	1,7
Dinamarca	Gryde	49,9	-	6,2	1,7
Dinamarca	Borre	0,0	2,5	12,5	3,1
Dinamarca	Gudenaa	69,2	6,7	0,3	3,9
Dinamarca	Aakaer	48,8	0,8	0,9	5,6
Dinamarca	Lyngbygaards	0,0	0,7	5,1	11,4
Dinamarca	Media	35,9	3,4	5,6	5,1
Dinamarca	D. E. (±)	24,4	2,9	4,5	3,3
Uruguay	Tacuarembó Chico	0,0	3,5	2,2	0,5
Uruguay	California	13,8	2,1	13,6	0,7
Uruguay	Sopas	5,3	2,6	4,0	4,7
Uruguay	Sauce	40,5	3,8	5,7	2,8
Uruguay	Cañada del Paso	70,4	5,6	0,0	0,4
Uruguay	Cañada Honda	58,8	4,8	1,7	1,9
Uruguay	Carpintería	0,5	0,6	3,5	2,3
Uruguay	Media	27,0	3,3	4,4	1,6
Uruguay	D. E. (±)	29,3	1,7	4,8	1,9

Dieta y grupos tróficos

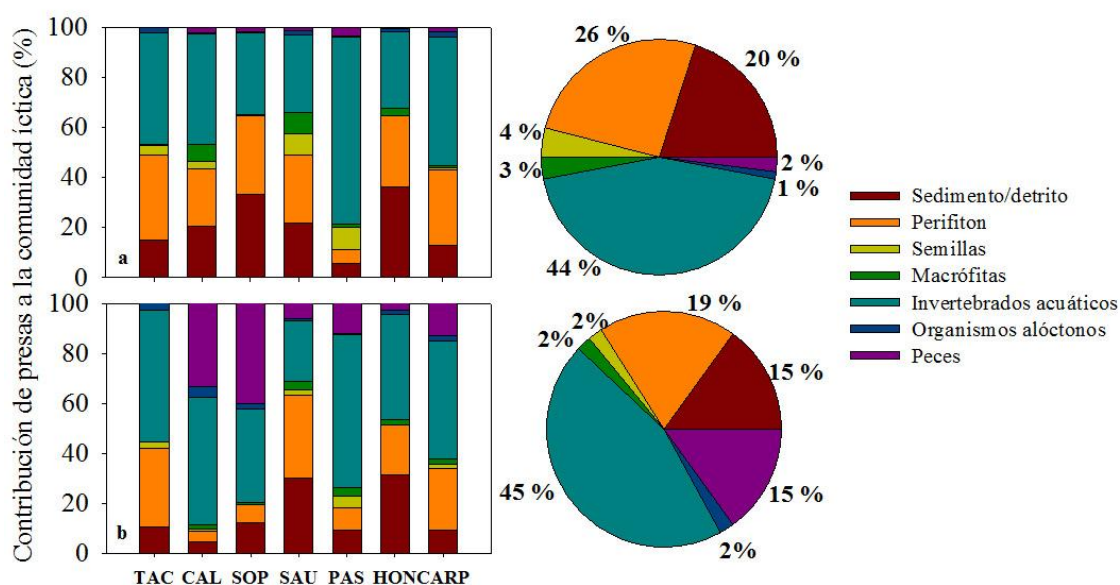
En Uruguay se registraron 49 especies de peces, encontrándose entre 15 (Cañada Honda) y 36 (Sauce) especies por arroyo. En este país se analizaron en total 542 contenidos estomacales. En Dinamarca se registró un total de 15 especies, encontrándose entre tres (Lindenberg) y nueve (Karstoft) especies por arroyo, y se analizaron 355 contenidos estomacales.

En ambas regiones, la dieta de las comunidades estuvo constituida principalmente por componentes acuáticos, en su mayoría invertebrados. En Uruguay éstos constituyeron entre 24 y 61% y entre un 30 y 75% de la dieta de cada comunidad, al considerar la abundancia y la biomasa de las especies de peces consumidoras, respectivamente (**Fig. 4**). La mayoría de los invertebrados consumidos fueron insectos en estado larval, detectándose también crustáceos y microcrustáceos, gasterópodos, bivalvos y ácaros acuáticos. En Dinamarca, los invertebrados acuáticos constituyeron entre 88 y 99% y entre 72 y 94% de la dieta de las comunidades, al considerar la abundancia o la biomasa de los peces consumidores, respectivamente (**Fig. 5**).

Como se esperaba, el material vegetal total consumido por los peces de Uruguay (promedio: 33 y 23%, en función de abundancia y biomasa de las especies que consumieron estos recursos, respectivamente) fue significativamente superior que el consumido en Dinamarca (M-W, $P < 0,05$, para abundancia y biomasa de los peces). En Uruguay, luego de los invertebrados acuáticos, el perifiton (promedio: 26 y 19 % de la dieta, en función de abundancia o biomasa, respectivamente) y el detrito (promedio: 20 y 15% de la dieta, en función de abundancia o biomasa, respectivamente) fueron los siguientes ítems más consumidos (**Fig. 3**). Sin embargo, en Dinamarca estos ítems no representaron recursos importantes para las comunidades de peces (promedio: menos de 1%, ya sea al considerar abundancia o biomasa de las especies de peces consumidoras) (**Fig. 5**).

En Uruguay, las presas de origen terrestre fueron consumidas por 11 especies (22% del total de las especies) y al menos por una especie en cada arroyo (**Tabla 5**). Sin embargo, éstas solo representaron una pequeña fracción de la dieta comunitaria (entre 1 y 4%, y entre 1 y 2%, teniendo en cuenta abundancia y biomasa de los peces, respectivamente (**Fig. 4**). En Dinamarca, las presas terrestres fueron consumidas por ocho de las 15

especies y en todos los arroyos ese recurso fue utilizado por al menos una especie (Tabla 6). La contribución de estas presas por arroyo fue de entre 0,4 y 11% y de entre 3 y 27%, al considerar la abundancia y la biomasa de los peces que las consumieron, respectivamente (Fig. 5).



El número de grupos tróficos varió significativamente entre países (M-W, $P < 0,05$). Mientras que en Uruguay se describieron siete grupos tróficos generales (i.e. detritívoros, herbívoros-detritívoros, herbívoros, omnívoros, bentívoros, benti-piscívoros y piscívoros), en Dinamarca sólo se describieron tres grupos tróficos generales (i.e. bentívoros, benti-piscívoros y piscívoros). A pesar de que algunas especies presentaron variación en sus hábitos alimentarios entre arroyos, nunca cambiaron drásticamente su estrategia alimenticia, conservando la clasificación general de su grupo trófico (Tablas 5 y 6).

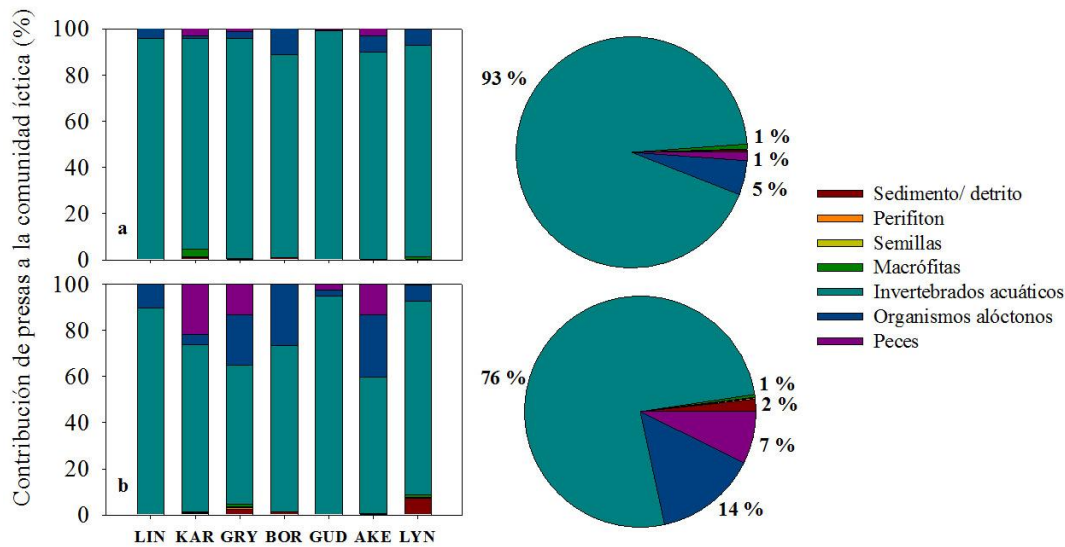
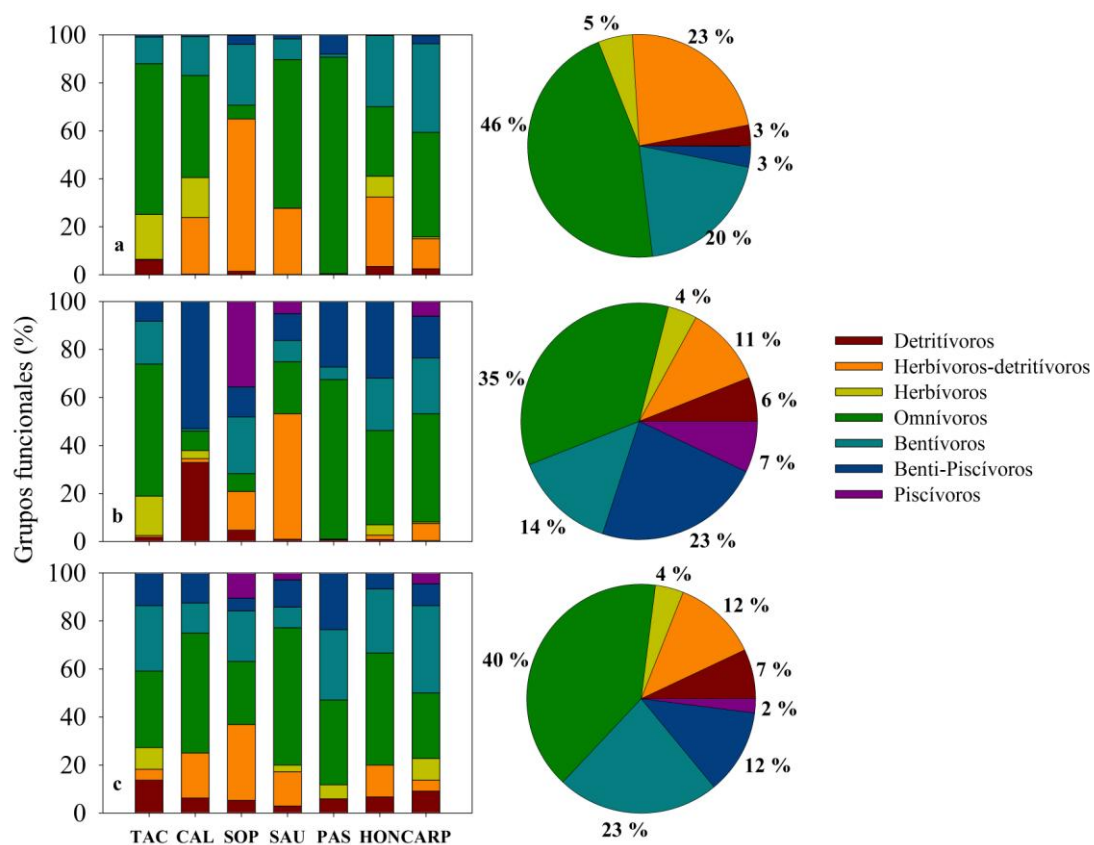


Figura 5. Contribución de los tipos de presas a la comunidad de peces en los arroyos templados, Dinamarca. Los gráficos de barras describen la contribución en cada arroyo y los gráficos circulares los valores promedio para todos los arroyos. **a-** Proporciones consumidas en términos de abundancia de las especies consumidoras, **b-** proporciones consumidas en términos de la biomasa de las especies consumidoras. LIN: Lindenberg, KAR: Karstoft, GRY: Gryde, BOR: Borre, GUD: Gudena, AKE: Aakaer, LYN: Lyngbygaards.

En particular, la importancia relativa del grupo omnívoro en las comunidades ícticas varió significativamente entre países (M-W, $P < 0,05$), siendo superior en Uruguay, donde este fue el grupo predominante en la mayoría de los arroyos. En este país y en términos de abundancia, la importancia del grupo omnívoro en cada comunidad varió entre 5 y 90%, siendo el grupo dominante en todos los arroyos menos en el Arroyo Sopas (**Fig. 6a**). En términos de biomasa, la importancia relativa de los omnívoros fue menor, variando entre 7 y 66% de la biomasa de cada comunidad. Sin embargo, fue el grupo dominante para los arroyos Tacuarembó Chico, Honda, Paso y Carpintería (**Fig. 6b**). En cuanto al número de especies, entre 26 y 57% de las especies de cada arroyo fueron omnívoras. Este fue el grupo trófico dominante para todos los arroyos, excepto para Sopas y Carpintería (**Fig. 6c**). En las comunidades de Dinamarca, en contraste, el grupo omnívoro estuvo pobremente representado en términos de abundancia (entre 0 y 25%), biomasa (entre 0 y 3%) y número de especies (entre 0 y 25%) de peces (**Fig. 7**).

La presencia de detritívoros, herbívoros-detritívoros y herbívoros en las comunidades de peces de la región subtropical, y su ausencia en la región templada, fue otra diferencia en la estructura trófica de los peces de ambas regiones climáticas. En Uruguay, los

detritívoros no constituyeron un grupo importante en cuanto a su contribución (en abundancia, biomasa o especies). Sin embargo, este grupo se encontró presente en todos los arroyos. Por otra parte, el material vegetal consumido por los herbívoros-detritívoros y herbívoros generalmente estuvo representado por algas filamentosas y no por plantas acuáticas (**Tabla 5**). En combinación, estos dos grupos representaron entre 13 y 63 % de los individuos, entre 5 y 52 % de la biomasa y entre 6 y 32 % de las especies en cada comunidad (**Fig. 6**).



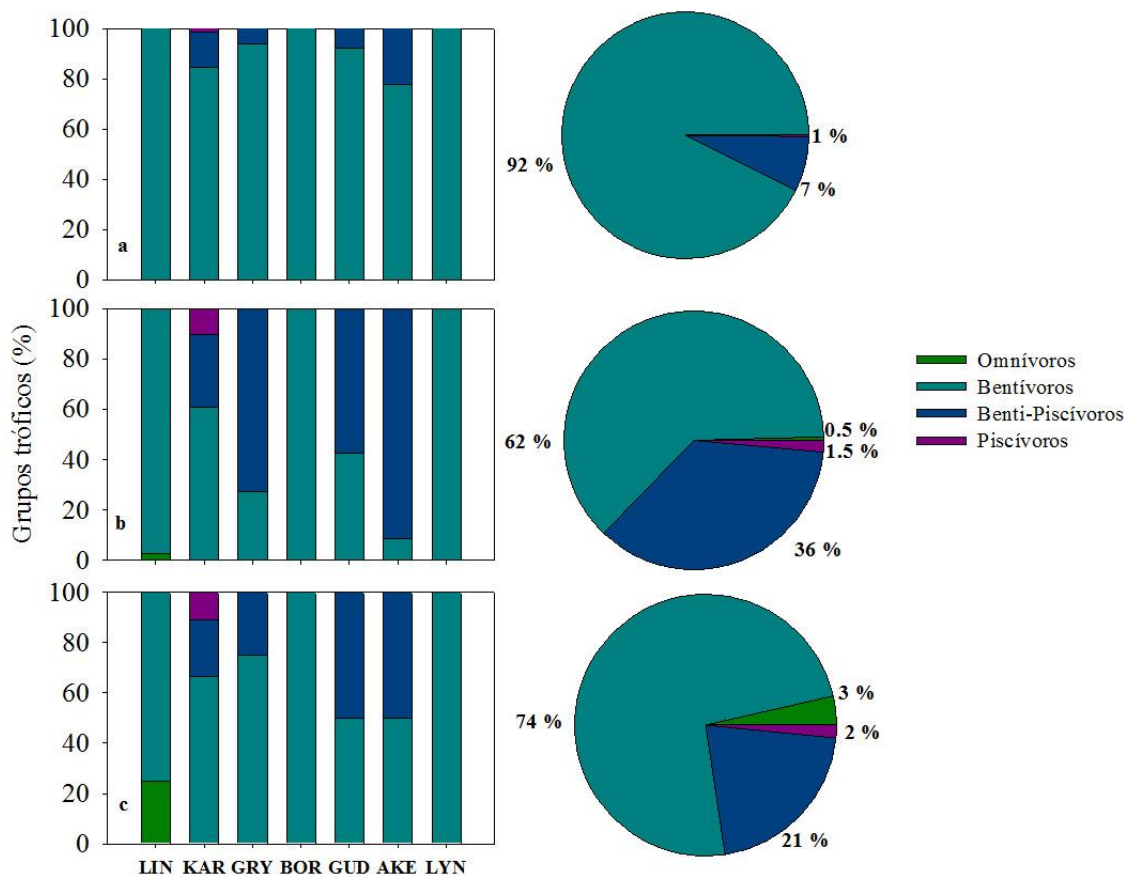


Figura 7. Contribución de los grupos tróficos a la comunidad de peces en los arroyos templados, Dinamarca. Los gráficos de barras describen la contribución en cada arroyo y los gráficos circulares los valores para una comunidad promedio: grupos tróficos en términos de: **a**- abundancia, **b**- biomasa, **c**- riqueza de peces. LIN: Lindemborg, KAR: Karstoft, GRY: Gryde, BOR: Borre, GUD: Gudena, AKE: Aakaer, LYN: Lyngbygaards.

En Uruguay, los peces bentívoros constituyeron entre 3 y 8% de los individuos, entre el 1 y el 23 % de la biomasa y entre 3 y 8% de las especies de cada comunidad (**Fig. 6**). En Dinamarca, en cambio, la bentivoría fue la estrategia dominante en los ecosistemas, constituyendo entre 78 y 100% de los individuos, entre el 9 y el 100 % de la biomasa y entre 10 y 50 % de las especies de peces de cada arroyo (**Fig. 7**).

Por último, en Uruguay los grupos benti-piscívoros y piscívoros representaron entre 0,3 y 8% de los individuos, entre 8 y 53% de la biomasa y entre 6 y 24% de las especies de cada comunidad (**Fig. 6**). En Dinamarca, estos grupos fueron más importantes, representando en conjunto entre 1 y 22 % de la abundancia, entre 10 y 91 % de la biomasa y entre 11 y 50 % de las especies de peces (**Fig. 7**).

Tabla 5. Clasificación trófica de las especies de la región subtropical por arroyo, considerando la plasticidad de la dieta en todos los arroyos (grupo trófico potencial: G.T. Pot) y la clasificación general finalmente asignada a la especie (grupo trófico: G.T.). Las especies se encuentran ordenadas por grupo trófico, desde los más a los menos dependientes de recursos basales. Juv.: ejemplares juveniles. Por limitaciones de espacio, los nombres completos de las especies y sus respectivos autores se encuentran en el Anexo 4.

*Especies cuya dieta es descrita por primera vez en Uruguay.

Especies	TAC	CAL	SOP	SAU	PAS	HON	CAR	G.T. Pot.	G.T.
* <i>P. caudimaculatus</i> "Madrecita"				D			D	D	D
* <i>Hypostomus</i> sp. 2 "Vieja del agua"	D							D	D
* <i>H. commersoni</i> "Vieja del agua"				D				D	D
* <i>Hemiancistrus</i> sp. "Loricárido verde moteado"	D							D	D
* <i>C. interruptus</i> "Mojarra"	H p/m	HD p	HD p	HD p/m	HD p	HD p	HD p	HD P	HD
<i>C. decemmaculatus</i> "Madrecita"		HD p	HD p	HD p		HD p		HD p	HD
<i>C. voga</i> "Sabalito"	HD p		HD p	HD p				HD P	HD
* <i>H. meridionalis</i> "Mojarra"		HD p	HD p	Hz p/s/m		D	H p	HD p/m	HD
* <i>Hisonotus</i> sp. "Vieja del agua"			HD p	H p				HD p	HD
* <i>Rineloricaria</i> sp. "Vieja del agua"	D		HD p	HD p	D		D	HD p	HD
* <i>H. luetkenii</i> "Mojarra"							H p	H p	H
* <i>Hypostomus</i> sp.1 "Vieja del agua"	H p							H p	H
* <i>Astyanax</i> sp. "Mojarra"	Obh p	Obh m	Obh* m	Hz p/m/s	Obh* m/p	Obh m	Obh* m/p	Obhz* m/p/s	Obh
* <i>C. uruguayensis</i> "Mojarra"	Obh* s	Obh s/m/p	Obh* m	Obh* s/m	Obh s	Bz	B*	Obhz* s/m/p	Obh
* <i>P. australis</i> "Bagre Cantor"				Obh* m			B	Obh* m	Obh
* <i>P. doriae</i> "Mojarra"	Obh m	Obh* m	Obh* m	Obh* m			Obh* m	Obh* m	Obh
* <i>A. scitulus</i> "Castañeta"			Obh p/m	Obh p/m	B			Obh m/p	Obh
* <i>B. bombilla</i> "Banderita"				Obh m/p				Obh m/p	Obh
* <i>B. ytu</i> "Mojarra"	Obh p	Obh p		Obh p/s/m	Obh p/s/m		Obh p	Obh p/s/m	Obh
* <i>C. tenue</i> "Virolita"				Obhz p				Obhz p	Obh
* <i>Crenicichla</i> juv. "Cabeza amarga"						Obh m		Obh m	Obh
* <i>D. therofali</i> "Mojarra"				Obhz s/m			Obh m/p	Obhz m/p/s	Obh

Tabla 5. Continuación. Clasificación trófica de las especies de la región subtropical por arroyo, considerando la plasticidad de la dieta en todos los arroyos (grupo trófico potencial: G.T. Pot) y la clasificación general finalmente asignada a la especie (grupo trófico: G.T.). Las especies se encuentran ordenadas por grupo trófico, desde los más a los menos dependientes de recursos basales. Juv.: ejemplares juveniles. Por limitaciones de espacio, los nombres completos de las especies y sus respectivos autores se encuentran en el Anexo 4. *Especies cuya dieta es descrita por primera vez en Uruguay.

Especies	TAC	CAL	SOP	SAU	PAS	HON	CAR	G.T. Pot.	G.T.
* <i>G. gymnogenys</i> "Castañeta"	B	Obh m	Bz	B	Obh p	Bz	Obh p	Obhz p/m	Obh
* <i>G. meridionalis</i> "Castañeta"				Obhz m/p				Obhz m/p	Obh
* <i>Gymnogeophagus</i> juv. "Castañeta"	Obh p	Obh p		Obhz p	Obh p	Obh p		Obhz p	Obh
* <i>G. carapo</i> "Cuchillo"				Obh m/s	B			Obh m/s	Obh
* <i>J. onca</i> "Madrecita"				Obh m/p				Obh m/p	Obh
* <i>Gymnogeophagus</i> sp. "Castañeta"	B	B	B	B	Obh p/s	B		Obh p/s/d	B
* <i>C. stenopterus</i> "Mojarra transparente"		Obh m	B	Obh m	B	B	B	Obh m	B
* <i>C. rachovi</i> "Virolito"		B	B	Obhz p		B	B	Obhz p	B
* <i>S. operculatus</i> "Chupa-chupa"	B			B			Obh p/s	Obh p/s	B
* <i>H. uruguayensis</i> "Mojarra"				B			B*	B*	B
* <i>T. galeatus</i> "Bagre zapatero"				B*				B*	B
* <i>C. pterostictus</i> "Virolito"	B						B	B	B
* <i>R. longiuscula</i> "Bagrecito"	B				B	B		B	B
* <i>Scleronema</i> sp. "Chupa-chupa"							B	B	B
* <i>S. marmoratus</i> "Anguila"			B		B		B	B	B
* <i>A. facetus</i> "Castañeta"	BPis	BPis				ObhBPis*		ObhBPis*	BPis
* <i>C. lepidota</i> "Cabeza amarga"	Obh p/m		BPis*	BPis*	BPis	p	BPis	ObhBPis*	BPis
<i>H. malabaricus</i> "Tararira"		BPis*	Pis	BPis		BPis	Pis	BPis*	BPis
* <i>O. oligolepis</i> "Dientudo"				BPis*				BPis*	BPis
* <i>Oligosarcus</i> sp. "Dientudo"	BPis*		Pis					BPis*	BPis
* <i>O. jenynsii</i> "Dientudo"				BPis	BPis			BPis	BPis
* <i>H. mustelinus</i> "Bagre anguila"	B		Obh m		BPis	Obh m	B	ObhBPis mac	BPis
<i>R. quelen</i> "Bagre negro"				BPis				BPis	BPis
* <i>C. scottii</i> "Cabeza amarga"	BPis	B		B	BPis		BPis	BPis	BPis

Tabla 6. Clasificación trófica de las especies de la región templada por arroyo, considerando la plasticidad de la dieta en todos los arroyos (grupo trófico potencial: G.T.Pot.) y la clasificación general finalmente asignada a la especie (grupo trófico: G.T.). Las especies se encuentran ordenadas por grupo trófico, desde los más a los menos dependientes de recursos basales. Juv.: ejemplares juveniles. Por limitaciones de espacio, los nombres completos de las especies y sus respectivos autores se encuentran en el Anexo 5.

Especies	LIN	KAR	GRY	BOR	GUD	AAK	LYN	G.T. Pot.	G.T.
<i>Rutilus rutilus</i> "Rutilo"		OBH s		B*			B*	OBH* s	B
<i>Platichthys flesus</i> "Lenguado"	OBH s		B*				B*	OBH* s	B
<i>Gasterosteus aculeatus</i> "Espinoso"	B	B	B	B		B	B	B	B
<i>Pungitius pungitius</i> "Espinoso"					B			B	B
<i>Lota lota</i> "Bertorella"				B				B	B
<i>Carassius carassius</i> "Pez japonés"						B		B	B
<i>Cottus gobio</i> "Cavilat"		B			B			B	B
<i>Gobio gobio</i> "Gobio de río"		B*						B*	B
<i>Thymallus thymallus</i> "Timalo"		B*						B*	B
<i>Leuciscus leuciscus</i> "Escalo"		B*	B					B*	B
<i>Salmo trutta</i> "Trucha"	B*		BPis*	B*	BPis*	BPis*	B*	BPis*	BPis
<i>Anguilla anguilla</i> "Anguila"			BPis	B*	B*	BPis	B	BPis*	BPis
<i>Perca fluviatilis</i> "Perca"		BPis					B	BPis	BPis
<i>Salmo salar</i> "Salmón"		BPis*						BPis*	BPis
<i>Essox lucius</i> "Lucio"		Pis						Pis	Pis

Relación del tamaño corporal y de la temperatura ambiente con la estructura de las tramas tróficas

Relación tamaño corporal-posición trófica

Aunque existieron algunas variantes según la metodología con la que se estimó la PT, las tendencias fueron claras: en los arroyos de Uruguay generalmente se encontraron asociaciones positivas y significativas entre la posición trófica y el tamaño corporal (peso) de los peces, mientras que en los arroyos de Dinamarca predominó la ausencia de asociación o asociaciones débiles entre esas variables. Al considerar el tamaño y la posición trófica de los individuos de todos los sistemas de cada región climática, la relación entre tamaño corporal y posición trófica fue positiva y significativa tanto en Uruguay como en Dinamarca, ya sea utilizando la posición trófica individual de los peces estimada a partir de los isótopos del músculo (PT músc.) o al considerar la posición trófica estimada a partir del contenido estomacal (PT est.) de los individuos (**Fig. 8**). En todos los arroyos de Uruguay, se encontró una relación positiva y significativa con el tamaño corporal considerando la PT músc. (**Fig. 9**). Sin embargo, al considerar la PT est. de los peces, en algunos sistemas (arroyos Sauce y Honda) no se encontró relación entre las variables (**Fig. 10**). En Dinamarca, generalmente no se encontró asociación entre el tamaño corporal y la PT músc. individual de los peces, siendo positiva y significativa únicamente en los arroyos Gudenaa y Lyngbygaards, y positiva y marginalmente significativa en Lindenberg ($F_{1; 25} = 3,11$; $P = 0,09$) y Gryde ($F_{1;57} = 3,34$; $P = 0,07$) (**Fig. 9**). Por otra parte, cuando se consideró la PT est. de los peces, la relación entre ésta y el tamaño corporal sólo fue significativa y positiva en Gudenaa, y positiva y marginalmente significativa en Aakaer ($F_{1;16} = 4,16$; $P = 0,06$) y Gryde ($F_{1;47} = 1,54$; $P = 0,06$) (**Fig. 10**).

Al analizar las asociaciones entre la posición trófica y los grupos de tamaño, las tendencias encontradas considerando los tamaños individuales se mantuvieron. Al considerar todos los sistemas juntos, tanto en Uruguay como en Dinamarca dichas relaciones resultaron nuevamente positivas y significativas (**Fig. 11**). En Uruguay, todos los sistemas presentaron una relación positiva y significativa entre el tamaño y la PT músc. de los peces (**Fig. 12**). Sin embargo, al analizar el tamaño corporal en función de

la PT est. de los peces, en los arroyos Tacuarembó Chico, California y Sopas se mantuvo una relación positiva y significativa, mientras que en Del Paso fue positiva pero marginalmente significativa ($F_{1;9} = 5,1$; $P = 0,05$) y en Sauce y Honda no se evidenció ninguna relación (**Fig. 13**). En Dinamarca, sin embargo, sólo se evidenció una relación positiva y significativa en el arroyo Gudena, ya sea al considerar la PT músc. (**Fig. 12**) o la PT est. (**Fig. 13**) de los peces. En el arroyo Lyngbygaards se encontró una relación positiva y marginalmente significativa al considerar la PT músc. ($F_{1;14} = 3,54$; $P = 0,08$, **Fig. 12**), sin embargo no se encontró relación al considerar la PT est. (**Fig. 13**).

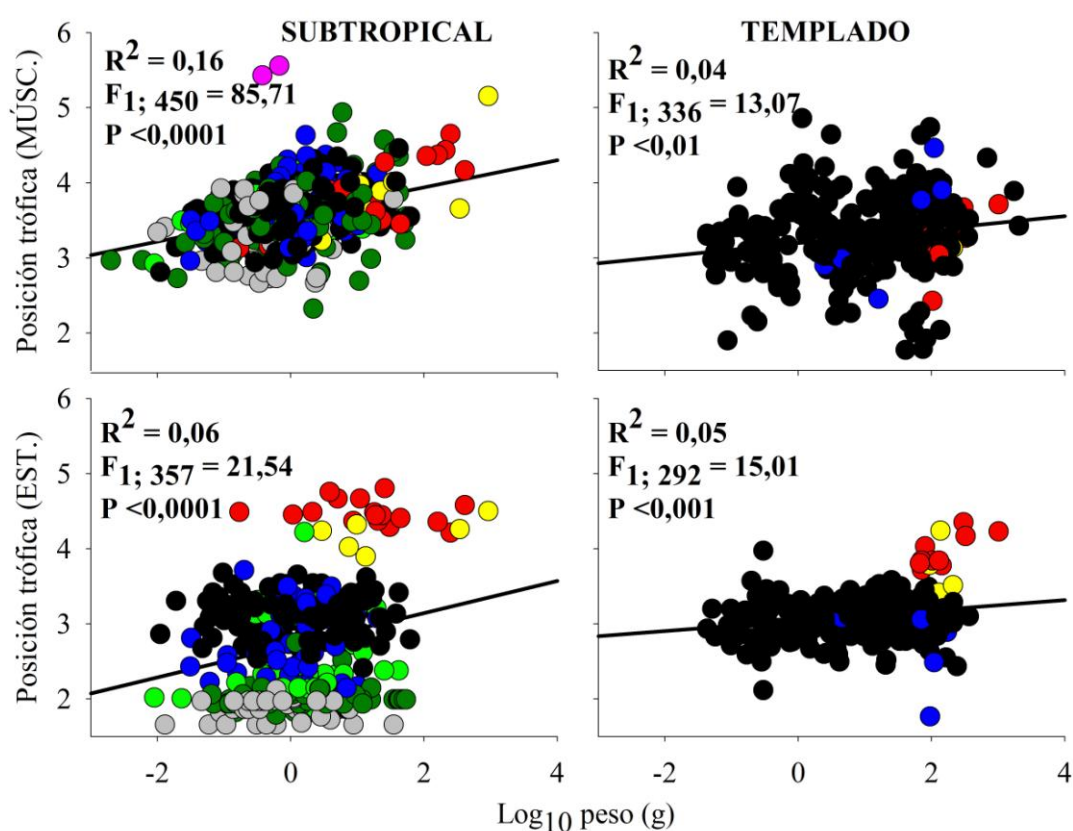


Figura 8. Relación entre el tamaño corporal individual (peso, g) y la posición trófica (PT) de los peces, considerando todos los arroyos de la región subtropical (izquierda) y de la región templada (derecha). Gráficos superiores: relación entre el tamaño y la PT músc. (PT estimada a partir del análisis isotópico del músculo) individual. Gráficos inferiores: relación entre el tamaño y la PT est. (PT estimada del análisis estomacal) individual. Gris: peces detritívoros, verde oscuro: herbívoros-detritívoros, verde claro: herbívoros, azul: omnívoros, negro: bentívoros, amarillo: benti-piscívoros, rojo: piscívoros, rosado: parásitos (no considerados en la regresión).

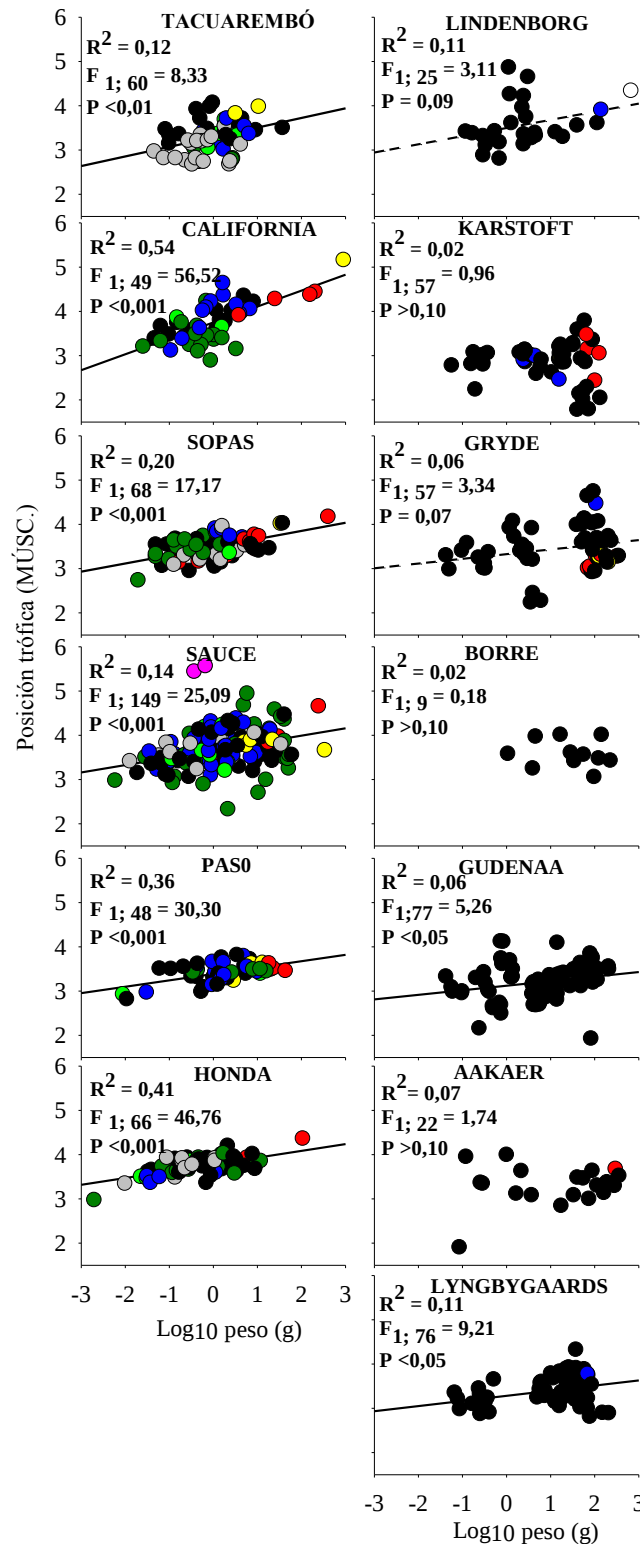


Figura 9. Relación entre el tamaño corporal (peso, g) y la posición trófica individual (músc.) de los peces en arroyos subtropicales; (izquierda) y templados; (derecha). Gris: peces detritívoros, verde oscuro: herbívoros-detritívoros, verde claro: herbívoros, azul: omnívoros, negro: bentívoros, amarillo: benti-piscívoros, rojo: piscívoros, blanco: dieta indeterminada. Nota: En Sauce hubo dos peces parásitos (en rosado), que no fueron incluidos en el análisis de la regresión. Las líneas punteadas indican relaciones marginalmente significativas (0,05 < P < 0,10). Carpintería fue eliminado del análisis debido a la ausencia de línea de base.

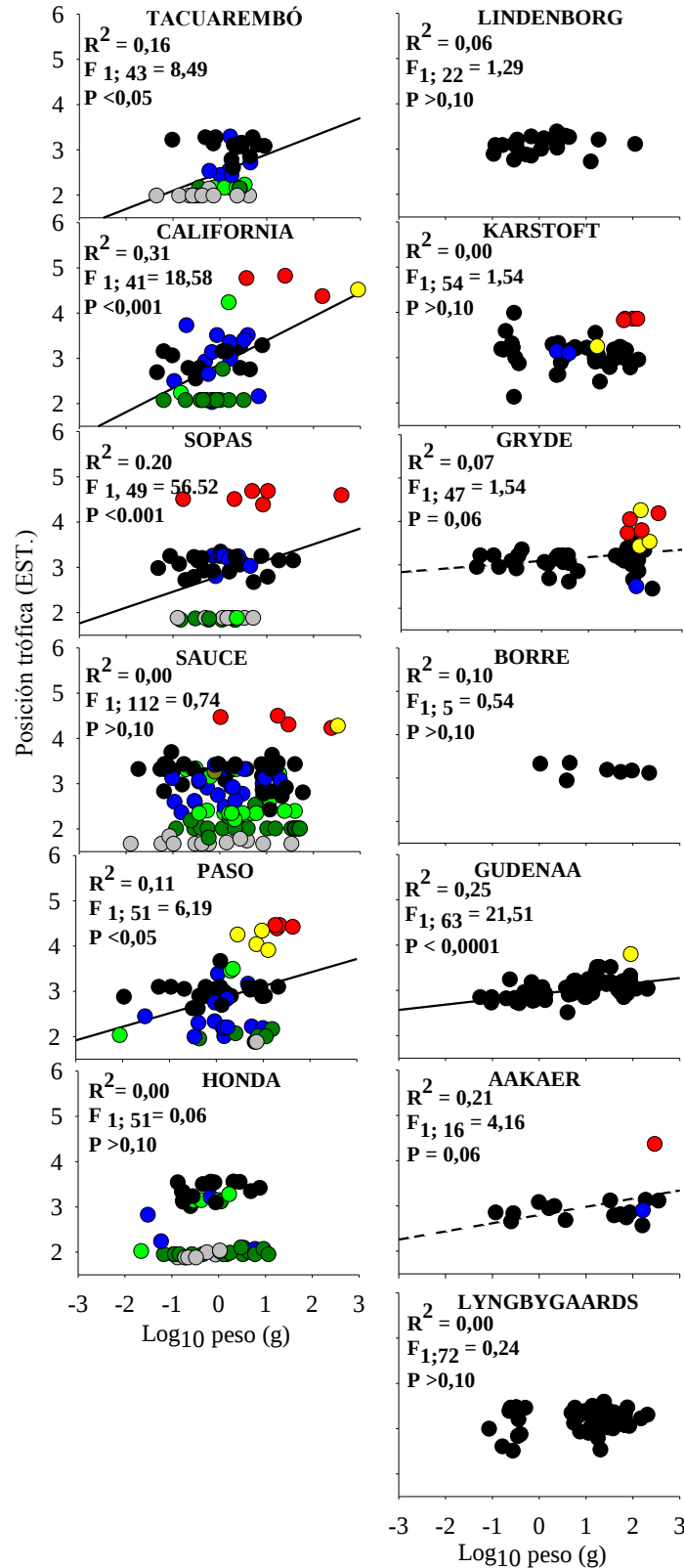


Figura 10. Relación entre el tamaño corporal individual (peso, g) y la posición trófica individual (est.) de los peces en arroyos subtropicales (izquierda) y templados (derecha). Gris: peces detritívoros, verde oscuro: herbívoros-detritívoros, verde claro: herbívoros, azul: omnívoros, negro: bentívoros, amarillo: benti-piscívoros, rojo: piscívoros. Las líneas punteadas indican relaciones marginalmente significativas ($0,05 < P < 0,10$).

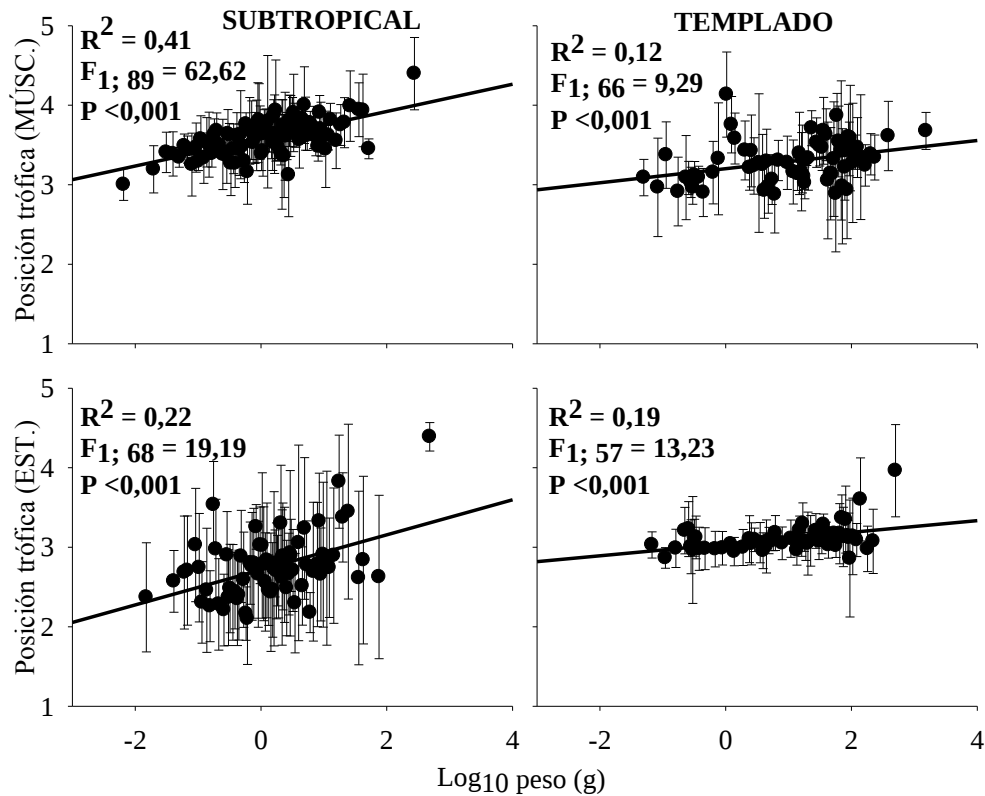


Figura 11. Relación entre los grupos de tamaño corporal (peso, g) y la posición trófica (PT músc. arriba y PT est. abajo) de los peces, considerando todos los arroyos de la región subtropical (izquierda) y de la región templada (derecha). Cada punto representa la posición trófica media de 5 individuos de tamaños consecutivos y su correspondiente desvío estándar.

Al incluir todos los sistemas, la relación entre el tamaño corporal y la posición trófica media por especie fue positiva en Uruguay, tanto utilizando la PT músc. como la PT est. media de cada especie (**Fig. 14**). En Dinamarca, esta relación solo fue positiva y significativa al considerar las PT est. (**Fig. 14**). Como se explicó en la sección de Métodos, la relación entre el tamaño corporal y la PT media de las especies a nivel de arroyos solo fue analizada en Uruguay, debido a que en Dinamarca el número de especies para el análisis era bajo. Aunque también se encontraron algunas variaciones en función del tipo de PT utilizada, generalmente se encontró una asociación positiva y significativa entre ambas variables. Al considerar la PT músc. de las especies, se encontraron relaciones positivas y significativas en los arroyos Sauce, California, Sopas y Honda, mientras que solo los tres primeros presentaron relaciones positivas y significativas al considerar la PT est. (**Fig. 15**).

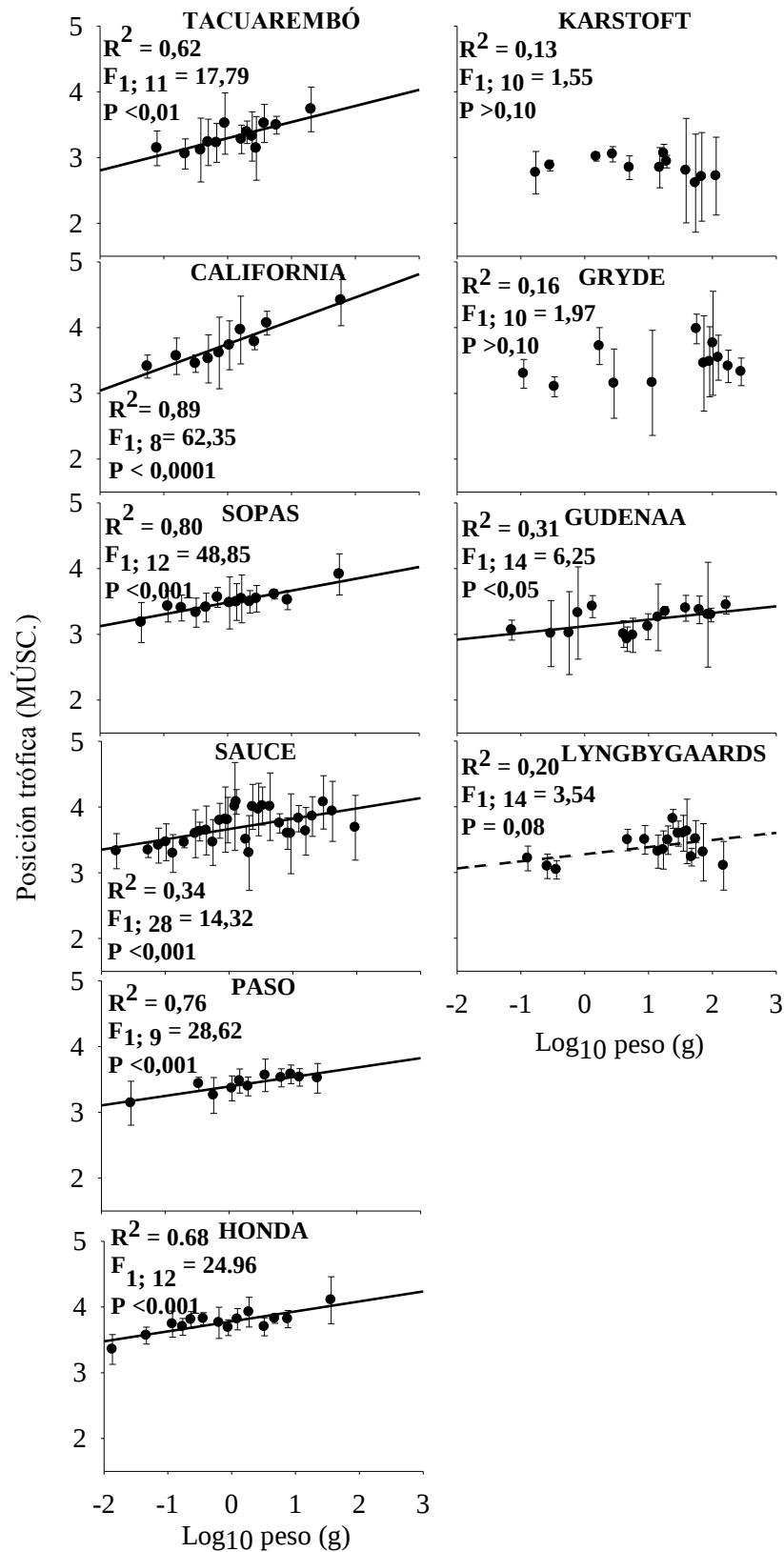


Figura 12. Relación entre los grupos de tamaño corporal (peso, g) y la posición trófica (PT músc.) de los peces en arroyos subtropicales (izquierda) y templados (derecha). Las líneas punteadas indican relaciones marginalmente significativas ($0,05 < P < 0,10$). Lindenberg, Borre y Aakaer fueron eliminados del análisis debido al bajo número de datos.

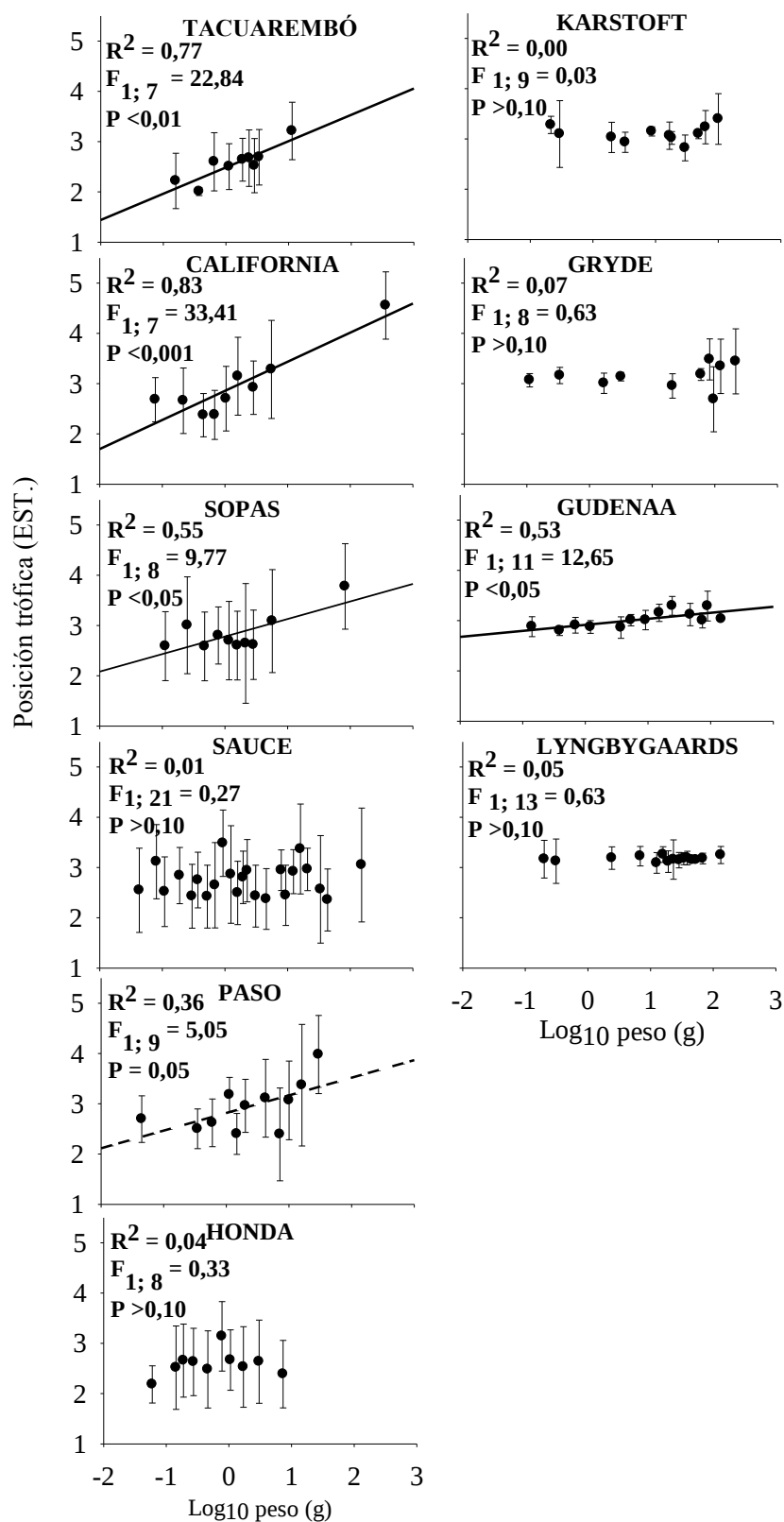


Figura 13. Relación entre los grupos de tamaño corporal (peso, g) y la posición trófica (PT est) de los peces en arroyos subtropicales (izquierda) y templados (derecha). Las líneas punteadas indican relaciones marginalmente significativas ($0,05 < P < 0,10$).

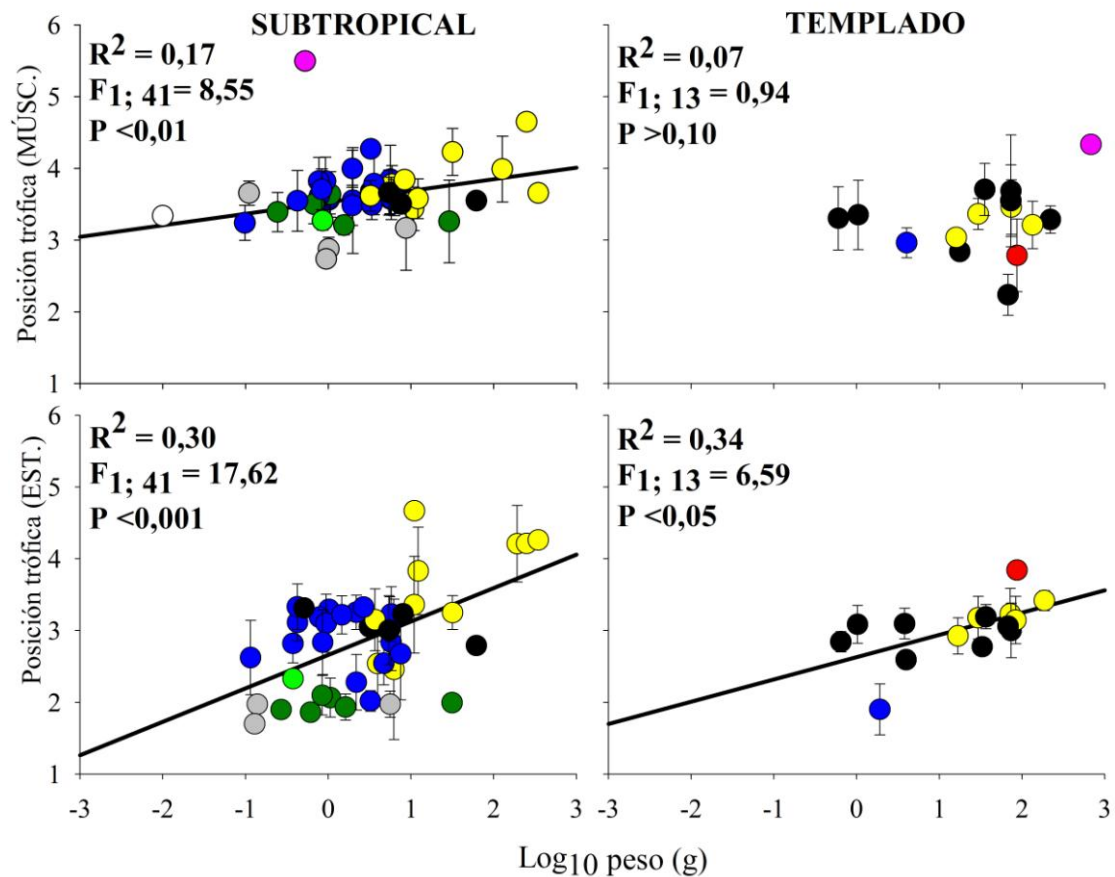


Figura 14. Relación entre el tamaño medio (peso, g) y la posición trófica media de las especies de peces (PT músc. arriba y PT est. abajo), considerando todos los arroyos de la región subtropical (izquierda) y de la templada (derecha). Cada punto representa la posición trófica media de las especies y sus correspondientes desvíos. Gris: especies detritívoras, verde oscuro: herbívoras-detritívoras, verde claro: herbívoras, azul: omnívoras, negro: bentívoras, amarillo: benti-piscívoras, rojo: piscívoras, rosado: parásitas (no considerados en las regresiones).

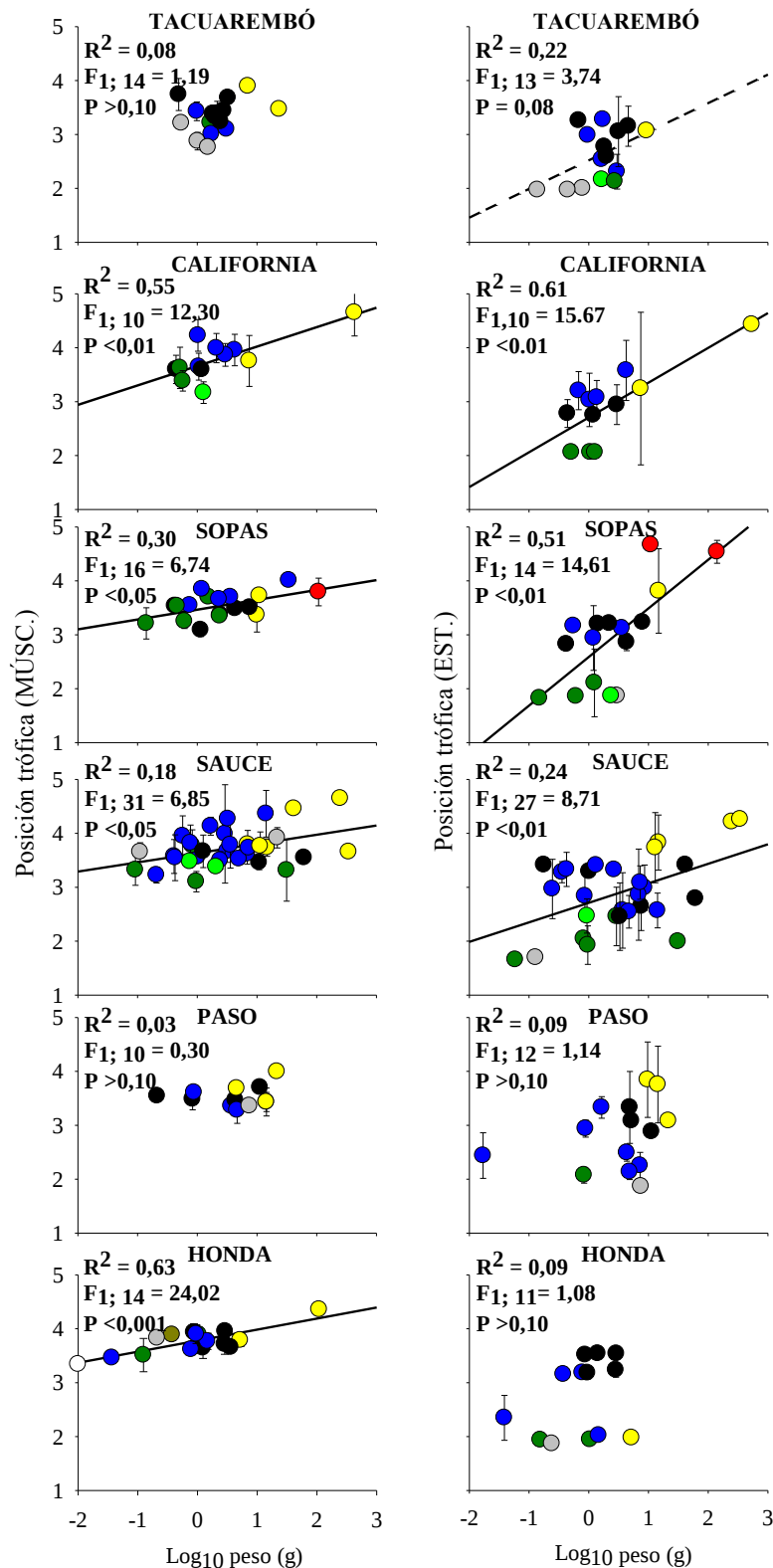


Figura 15. Comparación de la relación entre el tamaño medio (peso, g) y la posición trófica media de las especies en arroyos subtropicales, según MÚSC.: posición trófica estimada a partir del análisis isotópico del músculo (izquierda) y EST.: posición trófica estimada a partir del análisis del contenido estomacal (derecha). Las líneas punteadas indican relaciones marginalmente significativas ($0,05 < P < 0,10$). Gris: especies detritívoras, verde oscuro: herbívoras-detritívoras, verde claro: herbívoras, azul: omnívoras, negro: bentívoras, amarillo: benti-piscívoras, rojo: piscívoras, rosado: parásitas (no considerados en las regresiones).

Relación tamaño corporal-riqueza de presas

A nivel regional, tanto en Uruguay como en Dinamarca se encontró una relación positiva y significativa entre el tamaño corporal y la riqueza de presas, pero en Dinamarca un gran porcentaje de la variación de la riqueza de presas consumidas (61 % frente a 11 % en Uruguay) estuvo explicada por la variación del tamaño corporal (**Fig. 16**). Contrariamente a lo esperado, en Uruguay solo dos arroyos (Sauce y Honda) presentaron una relación positiva y significativa entre el tamaño corporal de los peces y la riqueza de presas consumidas (analizando grupos de peces de tamaño corporal similar). El resto de los sistemas no presentó ninguna relación entre esas variables (**Fig. 17**). En Dinamarca, en cambio, los cuatro arroyos analizados presentaron una relación positiva y significativa entre el tamaño corporal de los peces y la riqueza de presas consumidas (**Fig. 17**).

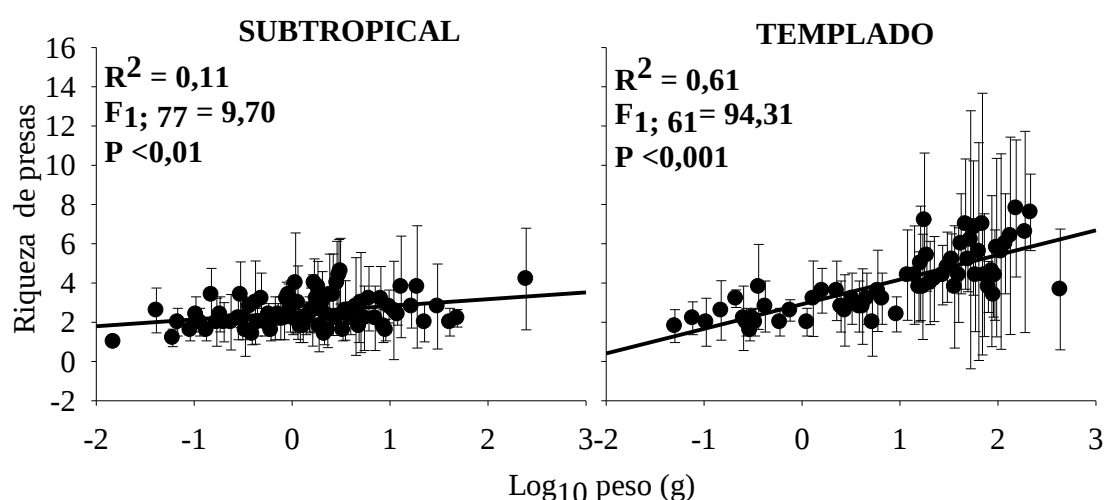


Figura 16. Asociación entre la riqueza de presas en la dieta y el tamaño corporal de peces, considerando juntos todos los arroyos de la región subtropical y de la templada. Cada punto representa la riqueza promedio de presas en 5 individuos de tamaños consecutivos y su correspondiente desvío.

Largo de las tramas tróficas

Al contrario de lo esperado, no se encontraron diferencias significativas entre los largos (máximos y medios) de las tramas tróficas de ambas regiones climáticas. En la región subtropical el largo máximo promedio de las tramas tróficas fue de 4,5, mientras que en la región templada fue de 4,3. En Uruguay, las especies con mayores posiciones tróficas de la comunidad generalmente fueron benti-piscívoras. Sin embargo, en Dinamarca

fueron bentívoras (**Tabla 7**). En la región subtropical, los largos medios de la submuestra de peces de cada comunidad (PT media) y de las comunidades completas ponderadas (por abundancia: PT media ab. y por biomasa: PT media biom.) fluctuaron entre 3,5 y 3,6; mientras que en la región templada se encontraron entre 3,3 y 3,4 (**Tabla 8**).

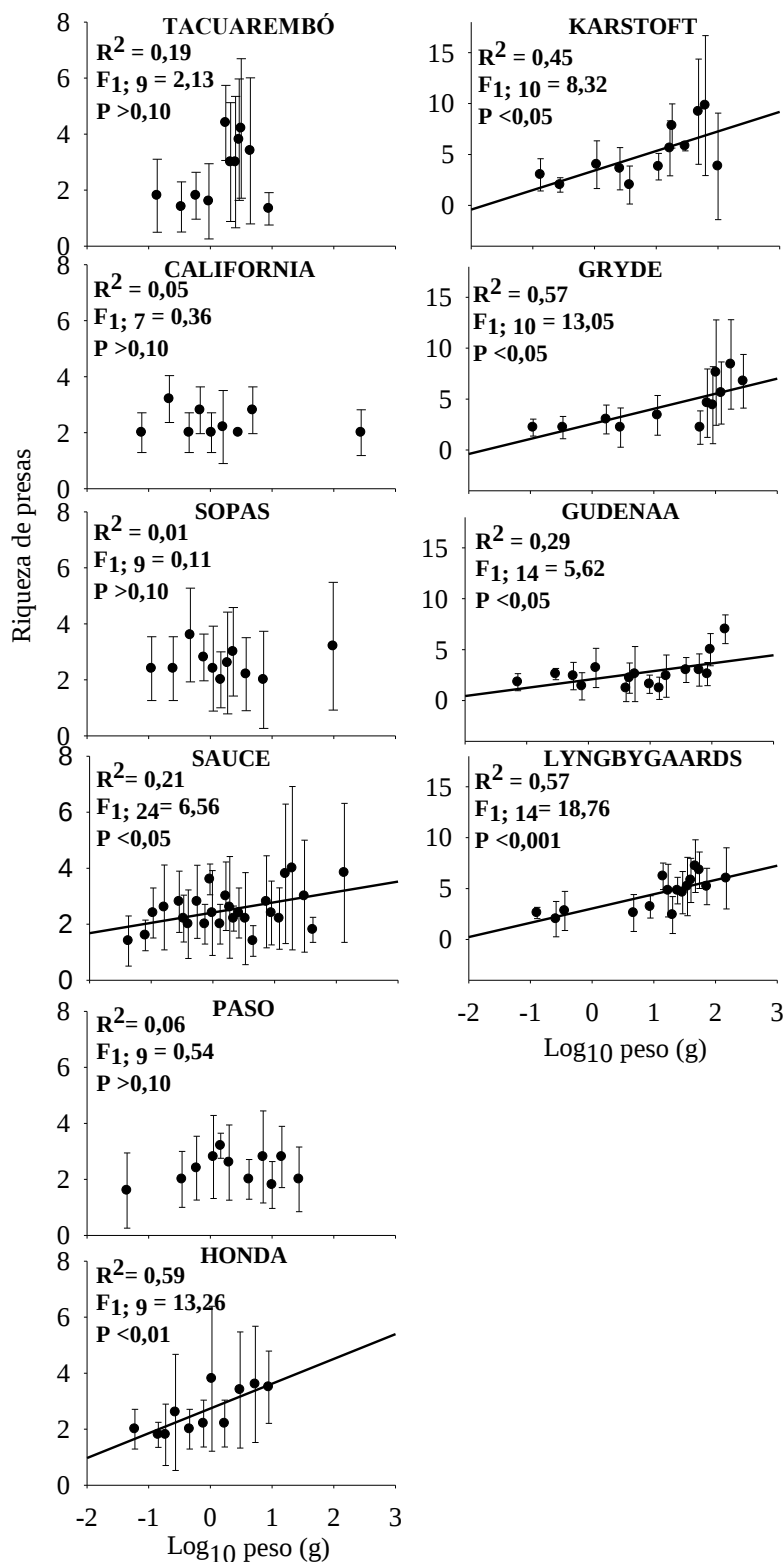


Figura 17. Relación entre los grupos de tamaño corporal (peso, g) y la riqueza de presas de los peces en arroyos subtropicales (izquierda) y templados (derecha). Cada punto representa la riqueza promedio de presas en 5 individuos de tamaños consecutivos y su correspondiente desvío.

Notar que los ejes de los arroyos de cada región climática se encuentran a diferentes escalas.

Tabla 7. Posición trófica máxima en cada arroyo (PT máx), indicando el largo estándar del individuo al que corresponde la PT máxima (LSt. ind.), la especie de pez a la que corresponde (especie con PT máx.), el rol trófico de esa especie en ese arroyo (G.T.), su posición trófica media (PT media) y su desvío estándar (D.E.), y por último el rango de tamaños de cada comunidad (rango de LSt). No se encontraron diferencias significativas entre países (test de t de Student, $P > 0,05$). *: indica presencia de organismos alóctonos. DK: Dinamarca, UY: Uruguay.

País	Arroyo	PT máx	LSt. ind. (cm)	Especie con PT máx.	G.T.	PT media de la especie ($\pm$ DE)	Rango de LSt de la comunidad (cm)
DK	Lindenborg	4,9	4,5	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	B	3,6 $\pm$ 0,57	4,0-65,0
DK	Karstoft	3,8	15,0	<i>Leusiscus leusiscus</i>	B*	2,9 $\pm$ 0,89	1,7-21,4
DK	Gryde	4,7	18,0	<i>Leusiscus leusiscus</i>	B	4,0 $\pm$ 0,38	1,3-43,4
DK	Borre	4,2	20,0	<i>Rutilus rutilus</i>	B*	3,7 $\pm$ 0,36	4,0-20,0
DK	Gudena	4,1	4,0	<i>Pungitius pungitius</i>	B	3,3 $\pm$ 0,44	1,4-39,0
DK	Aakaer	4,0	4,2	<i>Gasterosteus aculeatus</i>	B	3,4 $\pm$ 0,77	1,9-53,3
DK	Lyngbygaards	4,3	14,7	<i>Rutilus rutilus</i>	B*	3,8 $\pm$ 0,22	2,0-25,2
DK	Media	4,3					
DK	SD($\pm$)	0,4					
UY	Tacuarembó Chico	4,0	9,4	<i>Oligosarcus sp.</i>	BPis*	3,9 $\pm$ 0,11	1,6-12,5
UY	California	5,2	46,0	<i>Hoplias malabaricus</i>	BPis*	4,7 $\pm$ 0,44	1,3-46,0
UY	Sopas	4,2	28,0	<i>Hoplias malabaricus</i>	Pis	3,8 $\pm$ 0,26	1,2-28,0
UY	Sauce	5,2	4,0	<i>Astyanax sp.</i>	O	4,4 $\pm$ 0,43	1,0-25,5
UY	Del Paso	4,0	11,9	<i>Oligosarcus jenynsii</i>	BPis	4,0 $\pm$ 0	1,2-13,5
UY	Cañada Honda	4,4	18,6	<i>Hoplias malabaricus</i>	BPis	4,4 $\pm$ 0	0,6-18,6
UY	Media	4,5					
UY	SD($\pm$)	0,5					

Tabla 8. Posición trófica media (comunitaria): sin ponderar (PT media), ponderada por la abundancia de las especies y ponderada por la biomasa de las especies de peces. No se encontraron diferencias significativas entre países (test de t; $P > 0,05$) para ninguna de las estimaciones de PT media. DK: Dinamarca, UY: Uruguay.

País	Arroyo	PT media (sin ponderar)	PT media (abundancia)	PT media (biomasa)
DK	Lindenborg	3,8	3,5	3,5
DK	Karstoft	2,8	2,9	2,8
DK	Gryde	3,5	3,4	3,4
DK	Borre	3,5	3,5	3,5
DK	Gudena	3,2	3,1	3,2
DK	Aakaer	3,2	3,3	3,3
DK	Lyngbygaards	3,4	3,4	3,5
DK	Media	3,4	3,3	3,3
DK	SD($\pm$)	1,9	1,9	1,9
UY	Tacuarembó Chico	3,3	3,4	3,4
UY	California	3,6	3,7	3,0
UY	Sopas	3,5	3,4	3,6
UY	Sauce	3,7	3,6	3,7
UY	Cañada del Paso	3,5	3,5	3,5
UY	Cañada Honda	3,8	3,7	4,0
UY	Media	3,6	3,6	3,5
UY	SD($\pm$)	1,7	1,7	1,7

Distribución de la abundancia, biomasa y riqueza de especies por nivel trófico

Las Figuras 3, 4, 5 y 6 muestran que los patrones de alimentación y de grupos tróficos son en su mayoría consistentes dentro de cada región climática. Por lo tanto, se asume que la simplificación de la información mediante promedios por región no ocasionará pérdida relevante de información y facilitará la visualización y comparación de los grandes patrones entre regiones climáticas. Asimismo, a pesar de que los niveles tróficos son variables discretas, su utilización resulta más práctica e informativa en esta etapa del análisis comparativo entre ambas regiones.

En ambas regiones, el mayor porcentaje de la riqueza de especies, de la abundancia y de la biomasa de los peces se encontró distribuido en el nivel trófico 3 (i.e. posiciones tróficas entre 3,0 y 3,9). Asimismo, las diferencias significativas en la distribución de esas variables entre regiones climáticas se encontraron dentro de los dos subniveles de ese nivel trófico (i.e. 3,0 a 3,4 y 3,5 a 3,9). La abundancia (individuos m^{-3}) presentó diferencias significativas solo en el nivel trófico 3,5 (test de t: $P < 0,05$), siendo superior en Uruguay. La biomasa ($g\ m^{-3}$) presentó diferencias significativas en el nivel trófico 3,0 (test de t: $P < 0,05$) siendo en este caso mayor en Dinamarca. Por último, la riqueza de especies presentó diferencias significativas en el nivel trófico 3,5 (test de t: $P < 0,05$) siendo superior en Uruguay (**Fig. 18**).

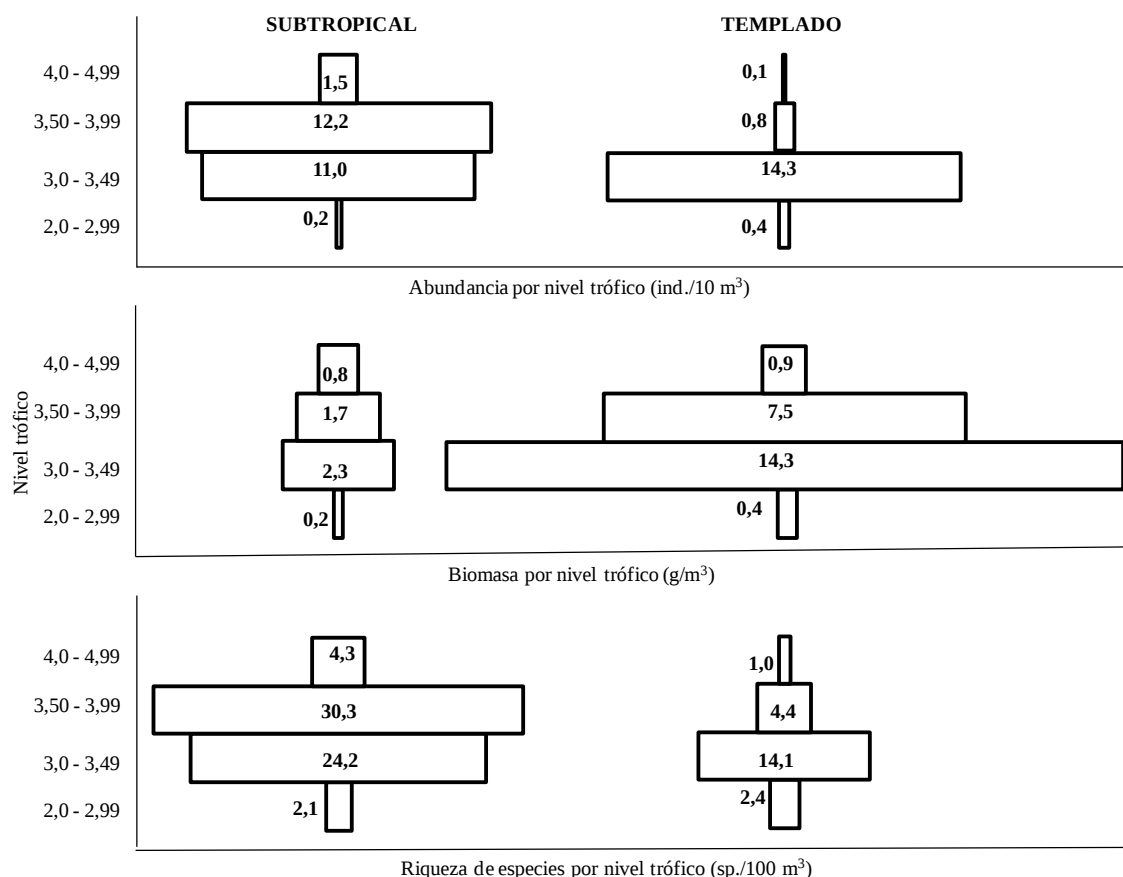


Figura 18. Distribución de la abundancia, biomasa y riqueza de especies de peces por nivel trófico en la región subtropical y la templada. En la región subtropical los valores de cada variable surgen a partir de promediar los datos obtenidos en seis arroyos, mientras que en la templada surgen a partir de promediar los datos obtenidos en siete arroyos.

*Notar que las variables están expresadas en diferentes unidades de volumen para facilitar la visualización en el esquema.

Redes tróficas típicas de arroyos subtropicales y templados

Las redes tróficas esquemáticas de la región subtropical (**Fig. 19**) difirieron sustancialmente de las redes tróficas de la región templada (**Fig. 20**). Mientras que en la región subtropical se visualiza un gran número de interacciones tróficas y grupos tróficos, en la región templada tanto las interacciones como los grupos tróficos son escasos.

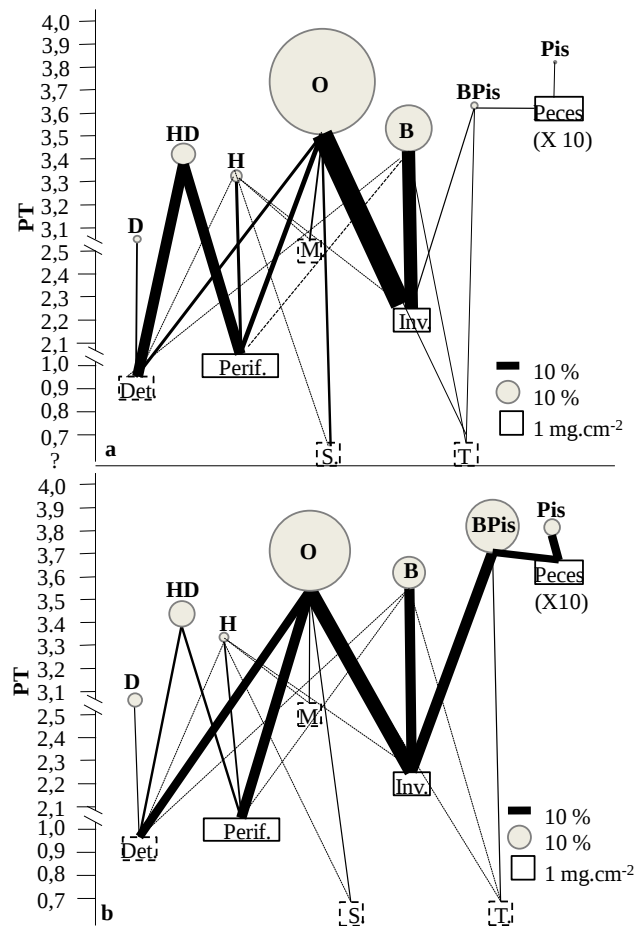


Figura 19. Esquema de la red trófica de un arroyo subtropical promedio, conectando los distintos grupos tróficos de peces con las principales comunidades presas, todos ubicados según sus posiciones tróficas (PT en el eje “y”), determinadas a partir del análisis isotópico. Los círculos representan la importancia relativa de cada grupo trófico en la comunidad (a- % de abundancia y b- % de biomasa) y el punto medio del círculo se encuentra alineado con la posición trófica media de ese grupo. El ancho de las líneas indica la importancia relativa de cada presa en la dieta total de la comunidad de peces (a- en función de abundancia de especies que las consumen, b- en función de biomasa de especies que las consumen). Símbolos: rectángulos: disponibilidad (como biomasa) de los ítems presa (mg cm^{-2}), rectángulos con líneas punteadas: biomasa disponible no fue determinada, líneas punteadas: importancia de esa presa en la dieta de la comunidad fue menor a un 10%, ?: posición trófica de esas presas no fue determinada. D: detritívoros, HD: herbívoros-detritívoros, H: herbívoros, O: omnívoros, B: bentívoros, BPis: benti-piscívoros, Pis: piscívoros, Det.: detritívoros, Perif.: perifiton, M.: macrófitas, S: semillas, Inv.: invertebrados, T.: presas terrestres.

La construcción de redes tróficas esquemáticas permitió visualizar rápidamente las diferencias entre regiones, así como las diferencias al analizar la estructura comunitaria de los peces considerando su abundancia o su biomasa. Los diagramas tróficos de la región subtropical identifican claramente al grupo omnívoro como el grupo trófico dominante en la comunidad, en particular cuando se considera la abundancia (**Fig. 19a**) relativa de las especies que lo conforman. El detrito, el perifiton y los invertebrados aparecen representados como las presas más utilizadas. A su vez, puede visualizarse

como estas presas cambian su importancia en la dieta de la comunidad y en particular su aporte a los grupos tróficos en función de si se considera la abundancia o biomasa del grupo. Los benti-piscívoros y piscívoros aumentan su importancia cuando se considera la biomasa en la comunidad, al igual que la contribución que hacen sus presas a la dieta total (**Fig. 19b**).

En la región templada el grupo trófico dominante fue el bentívoro, mientras que los benti-piscívoros presentaron una importancia relativa muy baja al considerar la abundancia relativa de sus especies. La importancia de este grupo, sin embargo, aumenta cuando se considera su biomasa, lo que indica que hay pocos individuos benti-piscívoros, pero que son de gran tamaño. Los piscívoros se encuentran en una proporción muy baja tanto de individuos como de biomasa, aunque su importancia aumenta un poco al considerar esta última variable (**Fig. 20**).

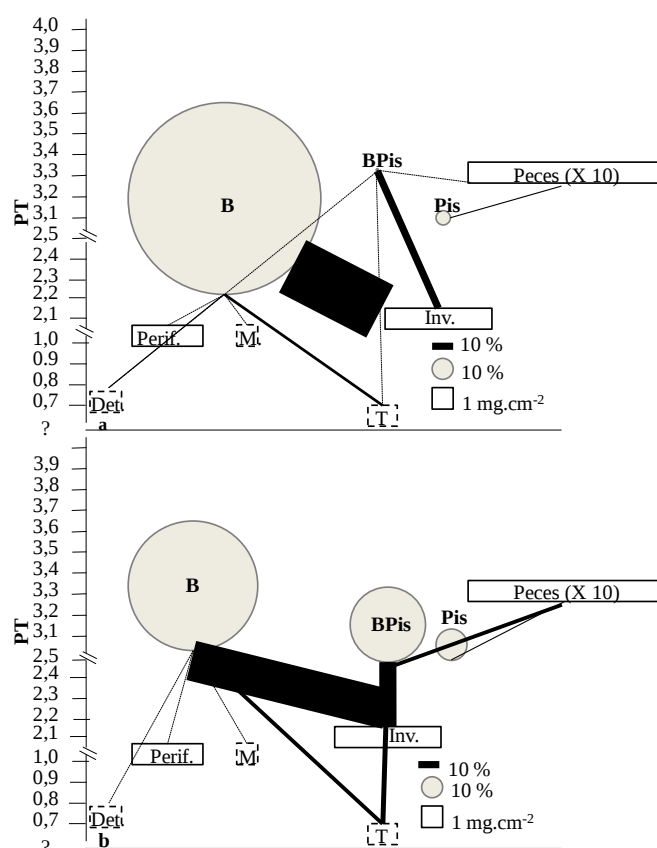


Figura 20. Esquema de la red trófica de un arroyo templado promedio, conectando los distintos grupos tróficos de peces con las principales comunidades presas, todos ubicados sobre sus posiciones tróficas (PT en el eje “y”), determinadas a partir del análisis isotópico. Los círculos representan la importancia relativa de cada grupo trófico en la comunidad (**a**- % de abundancia y **b**- % de biomasa) y el punto medio del círculo se encuentra alineado con la posición trófica media de ese grupo. El ancho de las líneas indica la importancia relativa de esas presas en la dieta total de la comunidad de peces (**a**- en función de abundancia de especies que las consumen, **b**- en función de biomasa de especies que las consumen). Símbolos: rectángulos: disponibilidad (como biomasa) de los ítems presa (mg cm²), rectángulos con líneas punteadas: biomasa disponible no fue determinada, líneas punteadas: importancia de esa presa en la dieta de la comunidad fue menor a un 10%, ?: posición trófica de esas presas no fue determinada. D: detritívoros, HD: herbívoros-detritívoros, H: herbívoros, O: omnívoros, B: bentívoros, BPis: benti-piscívoros, Pis: piscívoros, Det.: detritívoros, Perif.: perifiton, M.: macrófitas, S: semillas, Inv.: invertebrados, T.: presas terrestres.

Discusión

Esta Tesis aporta información amplia y confiable sobre la ecología trófica de peces de arroyos pertenecientes a regiones climáticas contrastantes. Se encontraron notorias diferencias en la estructura trófica de las comunidades ícticas entre ambas regiones, lo que sugiere que el rol trófico de los peces y sus consecuencias sobre el funcionamiento ecosistémico, serían particulares de cada una. Aunque los ecosistemas comparados presentaron diferencias en algunas otras variables ambientales además de la temperatura ambiente (e.g. concentración de nitrógeno), el marco teórico y la evidencia empírica existente no plantean la existencia de posibles efectos significativos de esas otras variables sobre la estructura trófica de los peces. Sin embargo, se han propuesto mecanismos posibles por los cuales la temperatura podría afectar directa o indirectamente el comportamiento y/o la estructura trófica de los peces (Gaines & Lubchenco, 1982; Gillooly *et al.*, 2001; Brown *et al.*, 2004; Arim *et al.*, 2007a). Por estos motivos se sugiere que las diferencias en la estructura trófica de los peces entre regiones climáticas estarían reflejando diferentes efectos de la temperatura ambiente sobre la alimentación de los peces y los grupos tróficos presentes.

Estos resultados además respaldan la idea de que el funcionamiento de los arroyos y sus comunidades biológicas son difíciles de predecir, ya que contrariamente a lo esperado: 1-no se encontró un patrón general respecto a la relación entre el tamaño corporal y la posición trófica de los peces, 2- cuando sí hubo relación positiva entre la posición trófica y el tamaño corporal, no se encontró evidencia que apoyara un mecanismo claro que explicara esa relación (i.e. aumento en la riqueza de presas en la dieta) y 3- no se encontraron diferencias significativas entre los largos de las tramas tróficas de ambas regiones climáticas (incluso las mismas fueron levemente más cortas en los sistemas templados).

Variables ambientales

A pesar que en la región templada los valores de nitrógeno total fueron significativamente superiores a los de la región subtropical, no se evidenciaron diferencias en otras características que podrían variar en función de las diferencias de nitrógeno y que potencialmente podrían afectar la estructura comunitaria o la alimentación de los peces, tales como la biomasa de perifiton y macrófitas de ambas

regiones. Esto podría deberse a que si bien las concentraciones de nitrógeno fueron muy altas en los sistemas templados, estos se encuentran limitados por fósforo, limitando así los cambios ascendentes en la estructura trófica de la comunidad. Asimismo, una revisión reciente (Teixeira de Mello et al. 2011, sometido) indica que los atributos generales de las comunidades de peces (e.g. riqueza, tallas medias, densidad) subtropicales y templadas incluidas aquí, son representativas de las comunidades de peces nativos de cada región, y a su vez serían independientes de las concentraciones de nitrógeno total.

Alimentación de las comunidades de peces subtropicales y templadas

La utilización de los recursos por parte de las comunidades de peces subtropicales y templadas fue sustancialmente diferente en la mayoría de los casos. Las diferencias más importantes se relacionan a la utilización de recursos basales, que de acuerdo con lo esperado según la primera hipótesis planteada, fue mayor en la región subtropical.

Aunque los invertebrados bentónicos constituyeron el recurso más importante en la dieta de las comunidades de peces de ambas regiones climáticas, en la región templada el consumo de invertebrados fue mayor y prácticamente exclusivo. Los resultados indican que los invertebrados estarían sustentando energéticamente a un gran número y a una gran biomasa de peces en ambas regiones. La importancia de este grupo en la dieta de los peces ya había sido documentada para lagos (e.g. Mérona & Rankin-de-Mérona, 2004), embalses (e.g. Abes *et al.*, 2001), ríos (e.g. Cazorla *et al.*, 2003) y arroyos (e.g. Russo, 2002, Ferreira, 2007; Rolla *et al.*, 2009). Por lo tanto, su utilización como componente principal en la dieta por parte de los peces sería una estrategia generalizada, independientemente del tipo de ecosistema e incluso de la región climática (aunque se registraron ciertas variaciones de su importancia entre regiones, según esta Tesis), al menos en ecosistemas acuáticos continentales.

La importancia de los componentes terrestres en la dieta varió en función de la región climática. Mientras que las presas terrestres no representaron un ítem relevante en las comunidades subtropicales (en promedio: 1 ó 2 % en función de abundancia o biomasa), su importancia fue más notoria en la región templada (en promedio: 5 ó 14 % en función de abundancia o biomasa). La importancia de estas presas en la dieta ya había sido reportada para especies de sistemas templados, aunque generalmente los

estudios estaban enfocados en los salmónidos (Mason & Mac Donald, 1982; Nakano *et al.*, 1999; Kawaguchi & Nakano, 2001; Kawaguchi *et al.*, 2003). En ese grupo de peces se había detectado que entre 70 y 80% de su dieta estaba compuesta por invertebrados terrestres (Kawaguchi & Nakano, 2001). Sin embargo, la relevancia de estas presas en la dieta a nivel comunitario aún no había sido evaluada. En este estudio encontramos que las presas terrestres fueron las más consumidas por las comunidades ícticas templadas, luego de los invertebrados acuáticos (al menos durante el verano, época de realización del muestreo). En este sentido, ha sido demostrado experimentalmente que el consumo de presas terrestres en sistemas templados es mayor en verano que en otras estaciones (Cloe & Garman, 1996), lo que coincide con una disminución en la disponibilidad de los invertebrados acuáticos (Garman, 1991; Nakano & Murakami, 2001) y con un aumento en el ingreso de invertebrados terrestres (Cloe & Garman, 1996). Estas variaciones estacionales y asincrónicas en la disponibilidad de los invertebrados terrestres y acuáticos parecen ser inherentes a sus ciclos de vida y a su vez se ha sugerido que esta asincronía juega un rol clave en el mantenimiento de la biomasa de los peces de arroyos templados (Nakano & Murakami, 2001). Para determinar con mayor certeza la importancia de las zonas aledañas en la estructura trófica de los arroyos sería necesario evaluar cómo es la utilización de estos recursos en otras épocas del año en ambas regiones climáticas.

Por último, la utilización del perifiton y el detrito por parte de los peces marcó una gran diferencia entre las regiones climáticas estudiadas. Tal como se esperaba estos recursos fueron consumidos por una porción relativamente importante de los individuos y de la biomasa de las comunidades de peces subtropicales, pero prácticamente no fueron consumidos por los peces de la zona templada. Estos resultados permiten aceptar la primera predicción planteada en esta Tesis. Además, es importante destacar que las diferencias en la alimentación no se debieron a diferencias en la disponibilidad del recurso entre regiones (**Tabla 4**), ya que éstas no fueron significativas. Estos resultados van en línea con trabajos que muestran cambios en la dieta a nivel individual o poblacional al modificarse la temperatura, tales como experimentos de laboratorio (Behrens & Lafferty, 2007), donde dos especies de peces aumentaron progresivamente el consumo de algas al aumentar la temperatura, y viceversa al disminuir la temperatura. Además, Dias (2007) evidenció para una especie (mojarra: *Cheirodon interruptus*, Jenyns, 1842) que se distribuye a lo largo de un gradiente latitudinal en Sudamérica, un

mayor consumo de material vegetal a latitudes inferiores a 35°S y un consumo preferencial de invertebrados a mayores latitudes. Aunque no se descartan efectos biogeográficos generando patrones a nivel comunitario, en base a este conjunto de evidencias y a la ausencia de evidencia bibliográfica apoyando otros mecanismos propuestos, (resumidos en la Introducción de esta Tesis, e.g. diferencias en cuanto a la calidad nutricional del material vegetal) se sugiere que la temperatura ambiente sería uno de los factores más importantes afectando la alimentación de los peces. Una mayor temperatura ambiente promueve una mayor tasa metabólica en los peces (Gilloly *et al.*, 2001; Brown *et al.*, 2004; Clarke & Fraser, 2004) y una mayor actividad alimenticia de los mismos sobre los recursos animales, que son de mayor calidad. Esto podría limitar la disponibilidad de recursos animales (principalmente invertebrados) en las regiones de mayor temperatura (Atkinson & Sibly, 1997). A su vez, una mayor riqueza específica en las zonas más cálidas promueve la intensidad de la competencia y de las interacciones tróficas. Estos procesos actuando en forma combinada conducirían a que los peces utilicen recursos más abundantes y/o de fácil acceso como serían los recursos basales (Arim *et al.*, 2007a; González-Bergonzoni, 2011). Para el caso de los arroyos, esos recursos basales parecerían ser particularmente el perifiton y el detrito. Los anteriores mecanismos serían viables además debido a que a mayores temperaturas se favorecería la digestión del material vegetal (Beherens & Lafferty, 2007). De esta manera se podrían explicar las diferencias encontradas en cuanto al consumo de material vegetal y por ende en cuanto a la estructura trófica de las comunidades ícticas de distintas regiones climáticas.

Grupos tróficos de las comunidades de peces subtropicales y templadas

De acuerdo a lo esperado según la primera hipótesis de esta Tesis, se evidenciaron importantes diferencias en cuanto al número y tipo de grupos tróficos dominantes en cada región. En la región subtropical se encontró un mayor número de grupos tróficos (siete) que en la templada (tres), apoyando la segunda predicción planteada para esta hipótesis. Estas diferencias en el número de grupos tróficos se deben en parte a que en la región subtropical una gran proporción de los peces se alimentan en alguna medida de material vegetal. Esto favorecería estrategias alimenticias que incorporan recursos vegetales (e.g. herbívoros, detritívoros, etc.) lo que podría explicar por qué en la región subtropical hay un mayor número de grupos tróficos que en la templada.

Asimismo, una mayor riqueza taxonómica en la región subtropical puede promover una mayor diversidad funcional, mediante el aumento en número e intensidad de las interacciones tróficas, lo que conduce a una mayor partición de los nichos tróficos (Lowe-McConnell, 1975; Winemiller, 1991). A su vez, los omnívoros dominaron las comunidades subtropicales, y su importancia fue ampliamente superior que en las comunidades templadas, apoyando la tercera predicción de esta Tesis. Además, en la región templada predominaron las especies bentívoras, mientras que la presencia de alguna especie omnívora fue esporádica (en particular, una especie en el arroyo Karstoft y una en el arroyo Lindenberg).

En la región subtropical, la omnivoría evidenció su importancia en tres aspectos básicos de la comunidad: número de especies, abundancia y biomasa. Existió una gran proporción de especies omnívoras, que a su vez representaron una alta proporción de individuos y biomasa en casi todas las comunidades subtropicales. El éxito de la estrategia omnívora frente a otras estrategias alimenticias posiblemente radica en la ventaja que confiere tener una amplia flexibilidad alimenticia, que le permita realizar adaptaciones alimenticias frente a posibles fluctuaciones en el ambiente y por lo tanto en los recursos. Asimismo, el equilibrio estequiométrico es mayor al consumir ítems animales, así como también es mayor el rendimiento energético de estas presas (Sturner & Elser, 2002). En particular *Astyanax sp.* y *Cyanocharax uruguayensis* fueron las especies con mayor espectro trófico dentro de este grupo, ya que consumieron prácticamente todos los recursos basales disponibles (i.e. perifiton, semillas, macrófitas, detrito), invertebrados acuáticos y terrestres, así como presas zooplanctónicas. En la región templada, la bentivoría fue la estrategia dominante considerando tanto la abundancia, la biomasa y el número de especies. La importancia relativa de este grupo fue ampliamente superior a la de la región subtropical. La benti-piscivoría fue el segundo grupo en importancia en la región templada y relativamente también fue más importante que en los sistemas subtropicales. Sin embargo, hay que tener en cuenta que este es un grupo “potencial”, es decir, sus individuos son capaces de consumir peces, pero no necesariamente lo hacen. Es decir, en Dinamarca solo una pequeña proporción de los individuos del tamaño adecuado como para consumir otros peces (e.g. truchas mayores a 13 cm; L’Abée-Lund *et al.*, 1992; Mittelbach & Persson, 1998; esta Tesis, y anguilas mayores a 40 cm; Jellyman, 1989) los habían consumido. En este sentido, L’Abée-Lund *et al.* (1992) ya habían reportado una baja proporción de piscívoros en

una población de truchas (*S. trutta*), las cuales mayormente consumían invertebrados. Asimismo, el análisis de las presas sugiere que en arroyos de la región templada hay una baja presión de depredación sobre otros peces, incluso menor que la que se encontró en los arroyos subtropicales. En estos últimos hubo un número relativamente bajo de especies piscívoras y benti-piscívoras, que a su vez tenían baja abundancia. Sin embargo esos grupos tróficos estarían ejerciendo una presión de depredación importante sobre otros peces (15% de la dieta de la comunidad promedio fueron peces presa, ver **Figura 4**). Esto posiblemente se deba a que los piscívoros y benti-piscívoros representan una porción importante de la biomasa de la comunidad (ver **Figura 19b**). Por lo tanto, en los ecosistemas subtropicales los piscívoros y benti-piscívoros serían grupos relevantes por su función a pesar de estar constituidos por una baja riqueza y abundancia de peces. Estos grupos, que jugarían un rol particular y poco común, podrían ser susceptibles a perturbaciones, ya que especies de bajo número de individuos y gran tamaño corporal son las que tienen mayor riesgo de desaparición frente a alteraciones del ecosistema (De Roos & Persson, 2002). Algunas especies que conforman este grupo, como la “tararira” (*Hoplias malabaricus*), el “dientudo” (*Oligosarcus jenynsii*), el “bagre negro” (*Rhamdia quelen*) y “castañetas” (*Australoherus facetus* y *Crenicichla lepidota*) ya han sido reportadas como depredadores en arroyos (Motta & Uieda, 2005; Rolla *et al.*, 2009), ríos (Ortiz, 1992; Montaña & Winemiller, 2009) y también en lagos someros subtropicales de Uruguay (Gelós *et al.*, 2010). Por otra parte, hay que resaltar que tanto para los sistemas templados como para los subtropicales, los benti-piscívoros constituyeron el grupo trófico con mayor número y proporción de especies que consumieron en alguna medida organismos terrestres. Este aspecto no había sido reportado anteriormente y sugiere que el subsidio energético terrestre podría tener una importancia particular para estas especies de gran tamaño y que representan una porción importante de la biomasa total de la comunidad.

A diferencia de la región subtropical, en la región templada no se encontraron herbívoros, herbívoros-detritívoros ni detritívoros y aunque alguna especie fue clasificada como omnívora en algún arroyo, nunca lo fue a nivel de clasificación general. La existencia de grupos tróficos que derivan parte o la totalidad de su nutrición del perifiton y la ausencia o escasez de esos mismos grupos en la región templada ya había sido sugerida por Flecker (1992). A su vez, estos resultados apoyan y refuerzan lo encontrado por Floeter *et al.* (2004) en el Océano Atlántico, por Jeppesen *et al.* (2010)

en lagos, y por González–Bergonzoni (2011) a nivel global para un amplio set de ecosistemas acuáticos. En estos trabajos se evidenció que existe una disminución relativa de las especies de peces herbívoros y omnívoros (i.e. spp que consumen material vegetal y animal) desde las zonas tropicales hacia las templadas. Nuevamente, se sugiere que la temperatura ambiente y sus efectos sobre el metabolismo de los peces podrían explicar estos resultados. La demanda metabólica y la actividad de los peces serían más bajas en la región templada que en la región subtropical. De esta manera los recursos de mayor calidad (animales) no estarían siendo sometidos a una alta presión de depredación y serían “suficientes” para satisfacer las necesidades energéticas de los peces. En este contexto, los peces de la región templada no tendrían que recurrir a recursos basales.

La predominancia de omnívoros en la región subtropical indicaría una red trófica más compleja (e.g. Winemiller, 1990; Fagan, 1997) que en los sistemas templados. A su vez, la mayor utilización de material vegetal y detrito en regiones de mayor temperatura, sugiere que estas tramas tróficas serían más cortas que las de regiones templadas (Arim *et al.*, 2007a), donde el consumo de esos recursos por parte de los peces parece ser prácticamente inexistente. Sin embargo, según nuestros datos la piscivoría sería mayor en los arroyos subtropicales que en los templados, lo que podría contrarrestar la anterior tendencia.

Relación tamaño corporal-posición trófica y tamaño corporal-riqueza de presas

La relación entre el tamaño corporal y la posición trófica de los peces varió en función de la región climática. Por lo tanto, la evidencia encontrada no apoya las dos primeras predicciones de la segunda hipótesis de esta Tesis. La primera predicción era de carácter general y decía que existiría una relación positiva y significativa entre el tamaño corporal y la posición trófica de los peces, de acuerdo a varios antecedentes (Vander Zanden *et al.*, 2000; Morinieri *et al.*, 2003; Arim *et al.*, 2010; Romanuk *et al.*, 2011). Según los resultados encontrados, las comunidades subtropicales estarían más estructuradas por el tamaño corporal, ya que en los arroyos analizados la posición trófica de los peces aumentó al aumentar el tamaño corporal, lo que va en línea con los anteriores estudios. En los arroyos de la región templada, en cambio, las comunidades ictícolas no parecen estar estructuradas por el tamaño corporal de los peces, ya que en la mayoría de los casos no se encontró relación entre ambas variables. Además, al analizar

todos los arroyos juntos, las asociaciones emergentes fueron débiles ($R^2 \leq 0,34$ para los distintos niveles ecológicos de análisis). La ausencia de relación entre el tamaño corporal y la posición trófica de los peces (como ocurrió en varios de los arroyos de Dinamarca), ya había sido reportada por Layman *et al.* (2005) en el Río Cynarucu (Venezuela), por Akin & Winemiller (2008) en un estuario al noreste del Golfo de México y recientemente por Riede *et al.* (2011) en un conjunto de arroyos provenientes de distintas fuentes (a partir de base de datos globales). A su vez, Persaud *et al.* (2011) encontraron relaciones positivas pero débilmente correlacionadas en un amplio set de lagos templados. Riede *et al.* (2011) y Persaud *et al.* (2011) adjudicaron la ausencia o la débil correlación entre estas variables a la prevalencia de la omnivoría entre los peces. Sin embargo, según los resultados encontrados ese no sería el motivo, ya que en la región templada no se evidenció omnivoría y aún así, no existió relación entre el tamaño corporal y la posición trófica, mientras que en la región subtropical, a pesar de prevalecer la omnivoría, se encontraron relaciones positivas y significativas entre ambas variables.

Al igual que en el caso anterior, la relación entre el tamaño corporal de los peces y la riqueza de presas en la dieta varió en función de la región climática de estudio. Por lo tanto, la evidencia tampoco apoya la tercer predicción propuesta para la segunda hipótesis, que planteaba que existiría una relación positiva significativa entre el tamaño corporal de los peces y la riqueza de presas consumidas, basada en Arim *et al.* (2007a). En la mayoría de los arroyos de Uruguay no existió una asociación entre esas variables y aunque al analizar todos los arroyos juntos emergió una correlación positiva y significativa, la misma fue débil ($R^2 = 0,11$; $P < 0,01$). En esos mismos ecosistemas se encontraron relaciones positivas y significativas entre el tamaño corporal y la posición trófica. Estos resultados sugieren que el aumento en la riqueza de presas (directamente consumidas, i.e. encontradas en el estómago) no sería el principal mecanismo subyacente para satisfacer las mayores demandas energéticas en las posiciones tróficas superiores. Esto puede deberse a que en la región subtropical los peces de mayores tamaños y posiciones tróficas generalmente fueron piscívoros o benti-piscívoros. Peces con este tipo de estrategias no suelen consumir varias presas por día, sino que consumen pocas (Breck, 1993), pero del mayor tamaño posible y por tanto de mayor contenido calórico (Benoit-Bird, 2004), lo que les permite maximizar la ganancia energética (Harper & Blake, 1988). En concordancia con esto, generalmente se encontró una (e.g.

un pez) o escasas presas (e.g. un pez y un invertebrado) en los estómagos de los piscívoros o benti-piscívoros. De esta manera, un piscívoro o un benti-piscívoro puede alcanzar un mayor tamaño corporal que un bentívoro o un omnívoro y una posición trófica más alta, pero aún así consumir una menor riqueza de presas. Sin embargo, si la única presa consumida por un piscívoro representara una conexión hacia varias otras presas, esto sí podría implicar un acceso indirecto a una mayor riqueza de presas y potencialmente a una mayor cantidad de nutrientes (Duffy *et al.*, 2007) y fuentes de energía (Layman *et al.*, 2007). Por ejemplo, si un piscívoro (e.g. *Hoplias malabaricus*) consume una *Astyanax sp.*, habrá consumido una única presa pero de un amplio espectro trófico, lo que conectaría indirectamente al piscívoro con muchas otras presas o fuentes de energía. No obstante, aunque este mecanismo indirecto de diversificación en la adquisición de los recursos ocurriera, no se evidenciaría a través del análisis del contenido estomacal (es decir, a través de la riqueza de presas encontradas en el estómago del piscívoro). De esta manera, se podría explicar el hecho de que en la región subtropical no se haya encontrado una relación entre el tamaño corporal y la riqueza de presas, pero sí entre el tamaño corporal y la posición trófica. En Dinamarca sucedió lo inverso: el incremento en el tamaño corporal de los peces se vio acompañado por un aumento en los tipos de recursos a los que los peces accedieron. Sin embargo, ese mecanismo no estuvo acompañado de un aumento en sus posiciones tróficas. También en esta región, el tipo de estrategia alimenticia predominante en los peces y las características funcionales de las presas disponibles podrían explicar estas relaciones. La mayoría de los peces de los arroyos templados (incluso los de mayor tamaño) fueron bentívoros (ver **Figura 7**) y la mayoría de las presas a su vez, invertebrados (ver **Figura 5**). A medida que los peces bentívoros aumentan su tamaño disminuyen las limitaciones morfológicas al consumo, lo que les permite acceder a una mayor riqueza de invertebrados (e.g. Jellyman, 1989), necesaria para suplir sus requerimientos energéticos (Duffy *et al.*, 2007). La evidencia encontrada en nuestros arroyos templados apoya este mecanismo de diversificación de los recursos con el aumento del tamaño corporal (ver **Figuras 16 y 17**). Sin embargo, no hubo un incremento de la posición trófica con el aumento del tamaño corporal, lo que potencialmente podría deberse a las características funcionales de las presas. Teóricamente lo anterior ocurriría si la mayoría de los peces (independientemente de su tamaño) consumieran especies de invertebrados que pertenecieran al mismo grupo trófico y por lo tanto de similares posiciones tróficas

(Vander Zanden *et al.*, 1999). Esto sería posible si hubiera un grupo trófico en mayor proporción en el ambiente (e.g. invertebrados depredadores, Jacobsen *et al.*, 1997; invertebrados filtradores, Maigaard, 2008 en este mismo grupo de arroyos) o si hubiera una selección de consumo sobre un determinado grupo trófico (e.g. Diehl, 1992). Por lo tanto, los peces de mayor tamaño corporal, a pesar de acceder a una dieta más amplia, no tendrían un incremento de sus posiciones tróficas (e.g. Layman *et al.*, 2005). En base a la evidencia encontrada, se sugiere que: 1- los depredadores tope (de mayor tamaño y posición trófica) pueden presentar una menor o similar riqueza de ítems presas que depredadores de menor tamaño. Por lo tanto, el aumento en la riqueza de presas (directamente consumidas) no necesariamente sería el mecanismo implicado en satisfacer la demanda metabólica de los depredadores tope (e.g. Uruguay). 2- Si la presa o las pocas presas consumidas conectaran indirectamente al depredador a un mayor espectro trófico, el mecanismo podría estar ocurriendo, pero no sería visualizado. En este último caso, conocer la riqueza de presas del depredador no sería una herramienta capaz de reflejar el proceso subyacente. 3- Por último, el acceso a una mayor riqueza de presas no necesariamente se refleja en posiciones tróficas altas (e.g. Dinamarca).

Largo de tramas tróficas y distribución de la abundancia, biomasa y especies por nivel trófico

La distribución de la abundancia, biomasa y riqueza de especies por nivel trófico presentó ciertas diferencias entre países, pero que fueron significativas únicamente en el nivel trófico 3 (3,0-3,9). En ese nivel, la región subtropical mostró una mayor densidad de individuos y de especies que la región templada, pero menor biomasa de peces. Estos resultados coinciden con estudios realizados en lagos someros de estas regiones climáticas (Teixeira de Mello *et al.*, 2009). Además, en la región subtropical, la distribución de dichas variables por nivel trófico fue más homogénea que en la templada. Esto posiblemente se deba al amplio rango de posiciones tróficas que pueden ocupar los peces omnívoros, que dominaron la estructura trófica de las comunidades subtropicales.

Al contrario de lo esperado, las regiones subtropicales y templadas no se diferenciaron significativamente en cuanto al largo de sus tramas tróficas. Por lo tanto tampoco se encontró evidencia que apoyara la predicción de que las regiones subtropicales presentarán tramas tróficas más truncas que las templadas. Además, contrariamente a lo

esperado, las tramas templadas tendieron a ser más cortas que las subtropicales. Sin embargo, el marco teórico por el cual esperaríamos mayores limitaciones energéticas en los peces de la región de mayor temperatura ambiente es apoyado por parte de los resultados, ya que efectivamente encontramos un mayor consumo de recursos basales en la región subtropical. Esto podría interpretarse como una respuesta a una mayor demanda energética en esa región, aunque el mayor consumo de recursos basales no se haya traducido en tramas tróficas más truncas.

A partir de las diferencias en la alimentación de las comunidades ícticas de ambas regiones climáticas, surge la pregunta: ¿por qué comunidades con gran omnivoría y consumo de material vegetal (subtropicales) tuvieron largos de tramas tróficas similares a comunidades que prácticamente no utilizaron recursos basales (templadas)?. Teniendo en cuenta que el largo de las tramas tróficas se define como el número de transferencias de energía desde la base hasta el tope de la trama (Post, 2002), sería esperable que comunidades con mayor consumo de material basal (e.g. perifiton, detrito) tuvieran tramas tróficas más cortas. Sin embargo, esto no ocurrió en los ecosistemas estudiados. El motivo podría estar relacionado a la escasa y menor piscivoría de los peces de la región más fría. De esta manera, el efecto potencialmente “reductor” de una mayor omnivoría sobre las tramas tróficas de la región subtropical se pudo ver “compensado” por el efecto de una menor piscivoría en la región templada. A su vez, las posiciones tróficas de los peces subtropicales que en alguna medida utilizaron recursos basales no fueron necesariamente bajas. En este sentido, incluso peces herbívoros y herbívoros-detritívoros tuvieron posiciones tróficas relativamente altas dentro de algunas comunidades (e.g. Sauce, **Figura 9**). Estos resultados sugieren que la concepción teórica de que a mayor consumo de recursos basales los individuos tendrán posiciones tróficas más bajas (Pimm, 1982), puede no ser siempre acertada. Esto podría deberse a que el material vegetal (e.g. macrófitas o filamentos algales) que los peces consumen se encuentra asociado a comunidades microbianas que en sí mismas podrían tener hasta tres niveles tróficos (Jessup *et al.*, 2004). Al consumir el recurso vegetal, los peces incorporarían estas comunidades asociadas, lo que podría provocar un enriquecimiento en los isótopos de nitrógeno, superior al esperado al consumir exclusivamente productores primarios. Esta posibilidad sugiere la necesidad de comenzar a incluir en los estudios isotópicos a las comunidades asociadas a la vegetación (e.g. hongos, protozoarios, bacterias) en futuros estudios de tramas tróficas. Este paso permitiría

comenzar a comprender potenciales efectos de esas comunidades en la posición trófica de los peces que las consumen accidentalmente junto con el recurso vegetal.

Mientras que en la región templada las posiciones tróficas superiores estuvieron dominadas por peces principalmente bentívoros, en la región subtropical estuvieron ocupadas por especies piscívoras. Entonces, ¿cómo depredadores tope piscívoros tienen similares posiciones tróficas que depredadores bentívoros? Una posibilidad sería que tanto los invertebrados de la región templada como los peces de la región subtropical que fueron presas de los peces tope de cada región, jueguen similares roles tróficos (Layman *et al.*, 2005). Resumiendo, en la región subtropical hubo mayor consumo de recursos basales, pero eso no provocó que predominaran posiciones tróficas relativamente bajas. Además, en esta región hubo más piscivoría. En la región templada predominó la bentivoría, y prácticamente no hubo consumo de recursos basales, pero tampoco de peces. Estas características funcionales predominantes de las comunidades de peces de cada región, junto con los roles tróficos de las presas consumidas por los depredadores tope, podrían explicar por qué los largos medios de las tramas tróficas tendieron a ser similares entre ambas regiones climáticas.

Enfoques metodológicos

A pesar de que en algunos arroyos se encontraron diferencias en los resultados, los patrones generales se mantuvieron con la utilización de ambas metodologías para la determinación de las posiciones tróficas. Las diferencias surgen principalmente en base a las características inherentes a cada metodología (Akin & Winemiller, 2008), ya que mientras que la PT músc. se basa en la información isotópica acumulada en el músculo del individuo, la PT est. se basa en las presas que el individuo consumió previo a su captura. De esta manera, la PT est. presenta algunas limitaciones frente a la PT músc.: 1- errores en la clasificación o cuantificación de la dieta conducirán a errores en la PT est., 2- los contenidos estomacales pueden reflejar sólo una porción del espectro de presas que el individuo consume (Vander Zanden *et al.*, 1997; Pinnegar & Polunin, 1999), lo que conducirá a PT est. sesgadas en función de lo ingerido previo a la captura, 3- la biomasa de la presa consumida no es necesariamente la asimilada por el depredador (Vander Zanden *et al.*, 1997; Akin & Winemiller, 2008), 4- los estómagos que se encuentren vacíos implican ausencia de información, 5- debido al deterioro de las presas por la digestión, la clasificación de las mismas a nivel de especies se ve limitado,

y muchas veces se puede llegar sólo a niveles taxonómicos generales como familia o clase, a los que es muy difícil asignar un rol trófico debido la diversidad de grupos funcionales en dicho nivel (Lenat & Resh, 2001), 6- sumado al problema anterior, generalmente existe desconocimiento del rol trófico de las presas en el ecosistema estudiado, en particular de los invertebrados. Esto implica asignaciones en base a literatura que pueden conducir a errores, ya que el rol trófico puede cambiar en función de las características de cada ecosistema (Lenat & Resh, 2001).

Otro aspecto que se desprende de ambas metodologías es que la PT est. refleja la clasificación trófica que se le adjudicó al individuo y a la especie, más que la PT músc. Con la PT est. se visualiza una ordenación jerárquica de posiciones tróficas en base a la clasificación funcional de los individuos o especies: los detritívoros tienen las PT más bajas, luego los herbívoros, etc., hasta llegar a los piscívoros. Sin embargo, esta jerarquía se diluye cuando se utiliza la PT músc. Por un lado, esto sugiere que la dieta de los peces a lo largo del tiempo puede ser mucho más amplia y diversa que lo que refleja el estómago del individuo, o incluso el promedio de la especie en un momento dado. Por otro lado, sugiere que la clásica ordenación jerárquica (e.g. herbívoros: 2, depredadores: 3) que se asume en forma teórica para los grupos tróficos (e.g. Vander Zanden *et al.*, 1997) debería manejarse con mayor cautela. Respecto a este último punto, en la sección anterior se menciona que algunos herbívoros mostraron posiciones tróficas más altas que lo esperado y a su vez, ser piscívoro no necesariamente implicó ser el depredador tope (i.e. PT más alta) de una comunidad (e.g. **Figura 9**, arroyo Gryde). Por lo tanto, el rol trófico de los peces no necesariamente tiene por qué seguir una organización jerárquica de posiciones tróficas como la que generalmente se asume. En conjunto toda esta información sugiere que aunque para estimar la posición trófica de los peces la PT músc. podría ser más adecuada que la PT est., el análisis de los contenidos estomacales es insustituible, ya que constituye una herramienta fundamental para reconstruir la utilización de recursos, los patrones de flujo de energía y para designar los grupos tróficos. Aunque la PT músc. provee una estimación robusta de la PT de los individuos y especies, a partir de esta información no sería adecuado asumir el rol trófico de los mismos. Este punto es crucial, sobre todo en escenarios de aplicación práctica de esta información, como en la biomanipulación de las comunidades de peces como estrategia de rehabilitación y restauración de ecosistemas acuáticos (e.g. Jeppesen *et al.*, 1997; 2007). En este caso, determinar el rol trófico de los

peces a partir del análisis del contenido estomacal para poder promover potenciales efectos en cascada (e.g. disminución de la biomasa de fitoplancton al aumentar la población de peces piscívoros), es irremplazable. Lo mismo ocurre en sentido contrario: no siempre sería correcto asumir determinados niveles o posiciones tróficas a partir del análisis del contenido estomacal.

Conclusiones y perspectivas

Los resultados de esta Tesis sugieren que existen grandes diferencias en la estructura trófica de las comunidades ictícolas de arroyos subtropicales y templados, al menos durante el período estudiado. Esto podría implicar que los peces jueguen roles tróficos diferentes según la región climática. Sin embargo, para profundizar más en las implicancias, sería necesario fortalecer el conocimiento de comunidades icticas de arroyos, contemplando por ejemplo, variaciones estacionales. De todas maneras, en base a la información generada se podría esperar que ecosistemas similares pero de distintas regiones climáticas respondan de diferente manera frente a un mismo impacto o frente al cambio de alguna variable ambiental (e.g. incremento de la temperatura ambiente, estado trófico). Básicamente esto indicaría que los modelos, teorías de funcionamiento ecosistémico (e.g. Teoría del Río Continuo, Vannote *et al.*, 1980; cascadas tróficas, Carpenter & Kitchell, 1993, relación tamaño corporal-posición trófica, Cohen *et al.*, 1993) o patrones observados en una región climática no serían siempre extrapolables para otras regiones. Por lo tanto, resulta fundamental aumentar el conocimiento empírico de ecosistemas pertenecientes a distintos contextos climáticos y construir marcos teóricos de funcionamiento ecosistémico particulares para cada región climática.

Debido a que los resultados de este estudio se basan en comparaciones entre países, no es posible descartar completamente posibles asociaciones de las estructuras tróficas encontradas en cada región con otras variables además de la temperatura. Sin embargo, el conjunto de evidencia aquí presentada junto con mecanismos propuestos previamente fortalecen la idea de que la temperatura ambiente podría estar condicionando la alimentación de los peces y los grupos tróficos presentes en cada región. Siguiendo esta línea de razonamiento, se podría esperar que frente al aumento de la temperatura ambiente, en una comunidad aumente el número de individuos (debido a respuestas fisiológicas que actúan a escala individual) o de especies (por procesos evolutivos o de dispersión geográfica) que incorporan recursos vegetales a su dieta o que se incrementaran las especies con mayor flexibilidad alimenticia en detrimento de las más especialistas. Esto podría provocar un aumento en el número de grupos tróficos, así como efectos directos e indirectos sobre el resto de las comunidades acuáticas y en el reciclaje de nutrientes y energía. Para poder avanzar más en estas hipótesis sería necesario complementar esta información con experimentos de laboratorio, que

permitan manipular temperaturas y dietas de los peces. Experimentos de este tipo permitirán enriquecer el conocimiento sobre los efectos de la temperatura en la fisiología y nutrición de los organismos.

No se encontraron patrones generales en cuanto a la relación tamaño corporal-posición trófica de los peces en arroyos. Por lo tanto, el marco teórico (Pimm, 1982; Woodward *et al.*, 2005) que sostiene que esta sería la relación más común en las comunidades naturales, debería ser reevaluado. Asimismo, la utilidad del tamaño corporal como indicador de la posición trófica no parece ser universal, ya que en varios sistemas (e.g. arroyos templados) no encontramos relación alguna y aunque muchas veces encontramos una correlación positiva entre esas variables, ésta fue relativamente débil (en la mayoría de los sistemas templados: $R^2 < 0,31$). Posiblemente, el esfuerzo deba dirigirse a generar mayor evidencia empírica, lo que nos permitirá explicar en qué contextos ecológicos el tamaño corporal tiene un fuerte rol estructurador. En este trabajo se sugiere que la ausencia de patrones estaría relacionada a la dominancia de un determinado grupo trófico dentro de las comunidades de peces (en este caso el bentívoro), lo que potencialmente permitiría el acceso de la mayoría de los peces (independientemente de su tamaño) a presas funcionalmente similares. El mecanismo propuesto de diversificación de los recursos en depredadores de mayor tamaño y posiciones tróficas superiores (Arim *et al.* 2007a) también debería ser revisado. Este proceso puede ocurrir en los depredadores de mayor tamaño de una comunidad. Sin embargo, no necesariamente implica que los mismos tengan posiciones tróficas superiores que otros de menor tamaño y que acceden a una menor riqueza de presas.

También se pudo constatar que a pesar de las diferencias en la temperatura ambiente y en los grupos tróficos de los peces de una y otra región, no existieron diferencias significativas en los largos de las tramas tróficas de las comunidades subtropicales y templadas. Aunque no existieron diferencias significativas, la tendencia fue opuesta a la esperada (i.e. Arim *et al.*, 2007a; Meerhoff *et al.*, 2007), ya que las tramas fueron levemente más largas en sistemas subtropicales, a pesar que el consumo de recursos basales fue superior. Este último punto también refleja la necesidad de generar mayor evidencia empírica en este sentido, y resalta la importancia de la metodología aplicada. Por los anteriores motivos, esta Tesis deja abiertas varias interrogantes en las que sería interesante avanzar, buscando en particular comprender en qué contextos es esperable

que las tramas tróficas sean más largas o más cortas, o cuál sería la principal variable ambiental o comunitaria implicada en determinar este importante aspecto de la estructura trófica de las comunidades.

Bibliografía

- Abes S., Agostinho A. A. D. S., Okada E. K. y Gomes L. C. 2001. Diet of *Iheringichthys labrosus* (Pimelodidae, Siluriformes) in the Itaipu Reservoir, Paraná River, Brazil-Paraguay. Brazilian Archives of Biology and Technology 44: 101-105.
- Akin S. y Winemiller K. O. 2008. Body size and trophic position in a temperate estuarine food web. Acta Oecologica 33:144-153.
- Andersen T. 2009. Estudio comparativo de la biología trófica de peces en arroyos de llanura bajo escenarios climáticos templados y subtropicales. MSc tesis, Universidad de Aarhus, Dinamarca (en danés).
- Angermeier P. L. y Karr L. R. 1983. Fish communities along environmental gradients in a system of tropical streams. Environmental Biology of Fishes 9: 117-135.
- Arim M. y Marquet P. 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. Ecology Letters 7: 557-564.
- Arim M., Bozinovic F. y Marquet P. 2007a. On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. Oikos 116: 1524-1530.
- Arim M., Marquet P. y Jaksic M. 2007b. On the relationship between trophic position and food chain length at different ecological levels. The American Naturalist 169: 62-72.
- Arim M., Abades S. R., Laufer G., Loureiro M. y Marquet P.A. 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. Oikos 119: 147-153.
- Arrington D. A., Winemiller K. O. y Akin S. 2002. How often do fishes "run on empty"? Ecology 83: 2145-2151.
- Atkinson D. y Sibly R. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. Trends in Ecology and Evolution 12: 235- 239.
- Beckerman A. P., Petchey O. L. y Morin P. J. 2010. Adaptive foragers and community ecology: linking individuals to communities and ecosystems. Functional Ecology 24: 1-6.
- Behrens M. D. y Lafferty K. D. 2007. Temperature and diet effects on omnivorous fish performance: implications for the latitudinal diversity gradient in herbivorous fishes. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 64: 867-873.
- Beisner B. E., McCauley E. y Wrona F. J. 1997. The influence of temperature and food chain length on plankton predator-prey dynamics. Canadian Journal of Fisheries Aquatic Science 54: 586-595.
- Benoit-Bird K. J. 2004. Prey caloric value and predator energy needs: foraging predictions for wild spinner dolphins. Marine Biology 145: 435-444.
- Breck J. E. 1993. Foraging theory and piscivorous fish: are forage fish just big zooplankton? Transactions of the American Fisheries Society 122: 902-911.
- Brose U., Jonsson T., Berlow E. L., Warren P., Banasek-Richter C., Bersier L.-F., Blanchard J.L., Brey T., Carpenter S.R., Cattin Blandenier M.-F., Cushing L.,

- Dawah H.A., Dell T., Edwards F., Harper-Smith S., Jacob U., Ledger M.E., Martinez N.D., Memmott J., Mintenbeck K., Pinnegar J.K., Rall B.C., Rayner T.S., Reuman D.C., Ruess L., Ulrich W., Williams R.J., Woodward G. y Cohen J. E. 2006. Consumer–resource body-size relationships in natural food webs. *Ecology* 87: 2411-2417.
- Brown J., Gillooly J. F., Allen A. P., Savage V. M. y West G. B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85: 1771-1789.
- Burness G. P., Diamond J. y Flannery T. 2001. Dinosaurs, dragons, and dwarfs: The evolution of maximal body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 98: 14518-14523.
- Carpenter S. R. y Kitchell J. F. 1993. *The trophic cascade in lakes*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Cazorla A. L., Durán W. y Tejera L. 2003. Alimentación de la ictiofauna del río Sauce Grande, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Biología Acuática* 20: 73-79.
- Clarke A. y Johnston N. M. 1999. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *Journal of Animal Ecology* 68: 893-905.
- Clarke A. y Fraser K. P. P. 2004. Why does metabolism scale with temperature? *Functional Ecology* 18: 243-251.
- Cloe W. W. y Garman G. C. 1996. The energetic importance of terrestrial arthropod inputs to tree warm water streams. *Freshwater Biology* 36: 105-114.
- Cohen J. E., Pimm S. L., Yodzis P. y Saldaña J. 1993. Body size of animal predator and animal prey in food webs. *Journal of Animal Ecology* 62: 67-78.
- Cohen J. E., Jonsson T. y Carpenter S. R. 2003. Ecological community description using the food web, species abundance, and body size. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 100: 1781-1786.
- Cronin G., Paul V. J., Hay M. E. y Fenical W. 1997. Are tropical herbivores more resistant than temperate herbivores to seaweed chemical defenses? diterpenoid metabolites from y light as feeding deterrents for tropical versus temperate fishes and urchins. *Journal of Chemical Ecology* 23:289-302.
- Davis A. M., Pusey B. J., Thorburn D. C., Dowe J. L., Morgan D. L. y Burrows D. 2010. Riparian contributions to the diet of terapontid grunters (Pisces: Terapontidae) in wet–dry tropical rivers. *Journal of Fish Biology* 76: 862-879.
- DeMott W. 1998. Utilization of a cyanobacterium and a phosphorus-deficient green alga as complementary resources by daphnids. *Ecology* 79: 2463-2481.
- DeRoos A. M. y Persson L. 2002. Size-dependent life-history traits promote catastrophic collapses of top predators. *Ecology* 99: 12907-12912.
- Deus C. P. y Petreire-Junior M. 2003. Seasonal diet shifts of seven fish species in an Atlantic rainforest stream in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63: 579-588.
- Dias T. S. 2007. Estudo da dieta de oito espécies da subfamília Cheirodontinae (Characiformes : Characidae) em diferentes sistemas lacustres nos estados do Rio Grande do Norte e Rio Grande do Sul Rio Grande do Sul, Brasil.: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Biociências.

- Dolson R., McCann K., Rooney N. y Ridgway M. 2009. Lake morphometry predicts the degree of habitat coupling by a mobile predator. *Oikos* 118:1230-1238.
- Doucett R. R., Power G., Barton D. R., Drimmie R. J. y Cunjak R. A. 1996. Stable isotope analysis of nutrient pathways leading to Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 53: 2058-2066.
- Duffy E., Cardinale B. J., France K. E., McIntyre P. B., Thébault E. y Loreau M. 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* 10: 522-538.
- Elton C. 1927. *Animal ecology*. Sidgewick y Jackson, Londres.
- Esteves K. E. y Galetti Jr. P. M. 1995. Food partitioning among some characids of a small Brazilian floodplain lake from the Parana River basin. *Environmental Biology of Fishes* 42: 375-389.
- Esteves K. E., Pinto Lobo A. V. y Faria M. D. R. 2007. Trophic structure of a fish community along environmental gradients of a subtropical river (Paraitinga River, Upper Tiete River Basin, Brazil). *Hydrobiologia* 598: 373-387.
- Fagan W. F. 1997. Omnivory as a Stabilizing Feature of Natural Communities. *The American Naturalist* 150: 554-567.
- Ferreira K. M. 2007. Biology and ecomorphology of stream fishes from the rio Mogi-Guaçu basin, Southeastern Brazil. *Neotropical Ichthyology* 5: 311-326.
- Flecker A. S. 1992. Fish Trophic Guilds and the Structure of a Tropical Stream: Weak Direct vs. Strong Indirect Effects. *Ecology* 73: 927-940.
- Floeter S. R., Ferreira C. E., Dominici-Arosemena A. y Zalmon I. R. 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology* 64: 1680-1699.
- Fukami T. y Morin P. J. 2003. Productivity-biodiversity relationships depend on the history of community assembly. *Nature* 424: 423-426.
- Gaines S. D. y Lubchenco J. 1982. A unified approach to marine planterbivore interactions II. Biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:111-138.
- Garman G. C. 1991. Use of terrestrial arthropod prey by a stream dwelling cyprinid fish. *Environmental Biology of Fishes* 30: 325-331.
- Garrison L. P. y Link S. L. 2000. Dietary guild structure of the fish community in the Northeast United States continental shelf ecosystem. *Marine Ecology Progress Series* 202: 231-240.
- Gaston K. J. y Blackburn T. M. 2000. *Pattern and process in macroecology*. Blackwell Science, Cambridge.
- Gelós M., Teixeira-de Mello F., Goyenola G., Iglesias C., Fosalba C., García Rodríguez F., Pacheco J. P., García S. y Meerhoff M. 2010. Seasonal and diel changes in fish activity and potential cascading effects in subtropical shallow lakes with different water transparency. *Hydrobiologia* 646: 173-185.
- Genner M. J., Hawkins S. J. y Turner G. F. 2003. Isotopic change throughout the life history of a Lake Malawi cichlid fish. *Journal of Fish Biology* 62: 907-917.

- Gillooly J. F., Brown J. H., West G. B., Savage V. M. y Charnov E. L. 2001. Effects of Size and Temperature on Metabolic Rate. *Science* 293: 2248-2251.
- González-Bergonzoni I. 2011: Dieta de peces de agua dulce: efectos de factores climáticos y complejidad del hábitat. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias. UDELAR.
- Green B. S. y Fisher R. 2004. Temperature influences swimming speed, growth and larval duration in coral reef fish larvae. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 299: 115-132.
- Gyllström M., Hansson L. A., Jeppesen E., García-Criado F., Gross E., Irvine K., Kairesalo T., Kornijow R., Miracle M. R., Nykänen M., Nöges T., Romo S., Stephen D., Donk E., y Moss B. 2005. The role of climate in shaping zooplankton communities of shallow lakes. *Limnology and Oceanography* 50: 2008-2021.
- Harmelin-Vivien M. L. 2002. Energetics and fish diversity on coral reefs. En: *Coral Reef Fishes: Dynamics and Diversity in a Complex Ecosystem*. Sale P. F. (ed.), pp. 265-274, Academic Press, San Diego.
- Harper D. G. y Blake R. W. 1988. Energetics of piscivorous predator-prey interactions. *Journal of Theoretical Biology*. 134: 59-76.
- Hechinger R. F., Lafferty K. D., Dobson A. P., Brown J. H. y Kuris A. M. 2011. A common scaling rule for abundance, energetics, and production of parasitic and free-living species. *Science* 333: 445-448.
- Hugueny B., Oberdorff T. y Tedesco P. A. 2010. Community Ecology of River Fishes: A Large-Scale Perspective. *American Fisheries Society Symposium* 73:000-000.
- Hutchinson G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals?. *The American Naturalist* 93: 145-159.
- Hyslop E. J. 1980. Stomach contents analysis- a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.
- IPCC. 2001. Climate Change: The scientific basis. http://www.grida.no/climate/ipcc_tar.
- IPCC. 2007. Climate Change: The Physical Science Basis. Summary for Policymakers. <http://www.ipcc.ch>.
- Jacobsen D., Schultz R. y Encalada A. 1997. Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology* 38: 247-261.
- Jansson M. L., Persson A. M., De Roos R. I., Jones R. I. y Tranvik L. J. 2007. Terrestrial carbon and intraspecific sizevariation shape lake ecosystems. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 316-322.
- Jellyman D. J. 1989. Diet of two species of freshwater eel (*Anguilla spp.*) in Lake Pounui, New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 23: 1-10.
- Jennings S. y Warr K. 2003. Smaller predator-prey body sizes ratios in longer food chains. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 270: 1413-1417.

- Jeppesen E., Jensen J. P., Søndergaard M., Lauridsen T. L., Junge P. y Jensen L. 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343: 151-164.
- Jeppesen E., Jensen J. P., Jensen C., Faafeng B., Hessen D.O., Søndergaard M., Lauridsen T. L., Brettum P. y Christoffersen K. 2003 The impact of nutrient state and lake depth on top-down control in the pelagic zone of lakes: a study of 466 lakes from the temperate zone to the Arctic. *Ecosystems* 6: 313-325.
- Jeppesen E., Meerhoff M., Jacobsen B. A., Hansen R. S., Søndergaard M., Jensen J. P., Lauridsen T. L., Mazzeo N. y Branco C. W. C. 2007. Restoration of shallow lakes by nutrient control and biomanipulation—the successful strategy varies with lake size and climate *Developments in Hydrobiology* 194: 269-285.
- Jeppesen E., Meerhoff M., Holmgren K., González-Bergonzoni I., Teixeira-de Mello F., Declerck S. A. J., De Meester L., Søndergaard M., Lauridsen T. L., Bjerring R., Conde-Porcuna J. M., Mazzeo N., Iglesias C., Reizenstein M., Malmquist H. J., Liu Z., Balayla D. y Lazzaro X. 2010. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia* 646: 73-90.
- Jessup C., Kassen M., Forde R., Kerr S. E., Buckling B., Rainey A. y Bohannan B. J. M. 2004. Big questions, small worlds: microbial model systems in ecology. *Trends in Ecology y Evolution* 19: 189-197.
- Kawaguchi Y. y Nakano S. 2001. Contribution of terrestrial invertebrates to the annual resource budget for salmonids in forest and grassland reaches of a headwater stream. *Freshwater Biology* 46: 303-316.
- Kawaguchi Y., Taniguchi Y. y Nakano S. 2003. Terrestrial invertebrate inputs determine the local abundance of stream fishes in a forested stream. *Ecology* 84: 701-708.
- Kelly-Quinn M. y Bracken J. J. 1990. A seasonal analysis of the diet and feeding dynamics of brown trout, *Salmo trutta* L., in a small nursery stream. *Aquaculture Research* 21: 107-124.
- Knight T. M., McCoy M. W., Chase J. M., McCoy K. A. y Holt R. D. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature* 437: 880-883.
- Knight T. M., Chase J. M., Hillebrand H. y Holt R. D. 2006. Predation on mutualists can reduce the strength of trophic cascades. *Ecology Letters* 9: 1173-1178.
- Kramer D. L. y Chapman L. J. 1999. Implications of fish home range size and relocation for marine reserve function. *Environmental Biology of Fishes* 55: 65-79.
- Kristensen P. 2009. Estudio comparativo de la alimentación en arroyos de llanura templados y subtropicales basado en el análisis de isótopos estables y alimentación de peces. *Sammenligning af fødekæder i subtropiske og tempererede lavlandsvandløb baseret på analyser af stabile isotoper og fiskenes fødevalg*. Tesis de Maestría. Universidad de Aarhus, Dinamarca (en danés).
- L'Abée-Lund J. H., Langeland A. y Sægrov H. 1992. Piscivory by brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* L. in Norwegian lakes. *Journal of Fish Biology* 41: 91-101.

- Layman C. A., Winemiller K. O., Arrington D. A. y Jepsen D. B. 2005. Body size and trophic position in a diverse tropical food web. *Ecology* 86: 2530-2535.
- Layman C. A., Quattrochi J. P., Peyer C. M. y Allgeier J. E. 2007. Niche width collapse in a resilient top predator following ecosystem fragmentation. *Ecology Letters* 10: 937-944.
- Lenat D. R. y Resh V. H. 2001. Taxonomy and stream ecology-The benefits of genus- and species-level identifications. *Journal of the North American Benthological Society* 20: 287-298.
- Lövgren J. y Persson L. 2002. Fish-mediated indirect effects in a littoral food web. *Oikos* 96: 150-156.
- Lowe-McConnell R. H. 1975. Fish community in tropical freshwaters: their distribution, ecology and evolution. Longman, London.
- Maigaard T. 2008. Comparación de la estructura de la comunidad de macroinvertebrados en arroyos de llanura bajo diferentes condiciones climáticas. Tesis MSc, Universidad de Aarhus, Dinamarca (en danés).
- Mantel S., Salas M. y Dudgeon D. 2004. Food web structure in a tropical Asian forest stream. *Journal of the North American Benthological Society* 23:728-755.
- Mason C. F. y MacDonald S. M. 1982. The input of terrestrial invertebrates from tree canopies to a stream. *Freshwater Biology* 12: 305-311.
- Massol F., Gravel D., Mouquet N., Cadotte M. W., Fukami T. y Leibold M. A. 2011. Linking community and ecosystem dynamics through spatial ecology. *Ecology Letters* 14:313-323.
- McCann K. S., Rasmussen J.B. y Umbanhowar J. 2005. The dynamics of spatially coupled food webs. *Ecology Letters* 8: 513-523.
- McNab B. K. 2002. The physiological ecology of vertebrates. The physiological ecology of vertebrates. A view from energetics. Cornell University Press, New York.
- Mead G. W. 1970. A history of South Pacific fishes. En: Scientific explorations of the South Pacific National Academy of Sciences. Wooster W. S. (ed.), pp. 236-251, Washington.
- Meekan M. G. y Choat J. H. 1997. Latitudinal variation in abundance of herbivorous fishes: a comparison of temperate and tropical reefs. *Marine Biology* 128: 373-383.
- Meerhoff M., Clemente J. M., Teixeira de Mello F., Iglesias C., Pedersen A. R. y Jeppesen E. 2007. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken clear water state in shallow lakes? *Global Change Biology* 13:1888-1897.
- Mérona B, Vigouroux R. y Horeau V. 2003. Changes in food resources and their utilization by fish assemblages in a large tropical reservoir in South America (Petit-Saut Dam, French Guiana). *Acta Oecologica* 24: 147-156.
- Mérona B. y Rankin-de-Mérona J. 2004. Food resource partitioning in a fish community of the central Amazon floodplain. *Neotropical Ichthyology* 2: 75-84.

- Mittelbach G. G. y Persson L. 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 55: 1454-1465.
- Montaña C. G. y Winemiller K. O. 2009. Comparative feeding ecology and habitats use of *Crenicichla* species (Perciformes: Cichlidae) in a Venezuelan floodplain river. *Neotropical Ichthyology* 7: 267-274.
- Motta R. L. y Uieda V. S. 2005. Food web structure in a tropical stream ecosystem. *Austral Ecology* 30: 58-73.
- Nakano S., Miyasaka H. y Kuhara N. 1999. Terrestrial aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology* 80: 2435-2441.
- Nakano S. y Murakami M. 2001. Reciprocal subsidies: dynamic interdependence between terrestrial and aquatic food webs. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 98: 166-170.
- Olden J. D., Hogan Z. S. y Vander Zanden M. J. 2007. Small fish, big fish, red fish, blue fish: size-biased extinction risk of the world's freshwater and marine fishes. *Global Ecology y Biogeography* 16: 694-701.
- Ortiz M. 1992. Hábitos Alimenticios de los Peces de un Río de Montaña Neotropical. *Biotropica* 24: 550-559.
- Pace M. L., Cole J. J., Carpenter S. R., Kitchell J. F., Hodgson J. R., Van de Bogert M. C., Bade D. L., Kritzberg E. S. y Bastviken D. 2004. Whole-lake Carbon-13 additions reveal terrestrial support of aquatic food webs. *Nature* 427: 240-243.
- Pauly D. 1989. Food consumption by tropical and temperate fish populations: some generalizations. *Journal of Fish Biology* 35: 11-20.
- Persaud A., Dillon D., Molot P. J. y Hargan K. E. 2011. Relationships between body size and trophic position of consumers in temperate freshwater lakes. *Aquatic Sciences*. DOI: 10.1007/s00027-011-0212-9.
- Petchey O. L., McPhearson P. T., Casey T. M. y Morín P. J. 1999. Environmental warming alters food web structure and ecosystem function. *Nature* 402: 69-72.
- Petchey O. L., Beckerman A., Riede J. O. y Warren P. H. 2008. Size, foraging and food web structure. *Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America* 105: 4191-4196.
- Peters R. H. 1983. The ecological implications of body-size. Cambridge University Press, Cambridge.
- Pimm S. L. 1982. Food webs. Chapman y Hall, Londres.
- Pimm S. L., Lawton J. H. y Cohen J. E. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature* 350: 669-74.
- Pinnegar J. K. y Polunin N. V. C. 1999. Differential fractionation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ among fish tissues: implications for the study of trophic interactions. *Functional Ecology* 13: 225-231.
- Polis G. A. y Strong D. R. 1996. Food web complexity and community dynamics. *American Naturalist* 147: 813-846.

- Post D. M., Pace M. L. y Hairston N. G. J. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature* 405: 1047-1049.
- Post D. M. 2002. The long and short of food chain length. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 269-277.
- Reis R. E., Kullander S. O. y Ferraris C. J. 2003. Chek list of the freshwater fishes of south and Central America. Edipucrs. Porto Alegre.
- Riede J. O., Brose U., Ebenman B., Jacob U., Thompson R., Townsend C. R. y Jonsson T. 2011. Stepping in Elton's footprints: a general scaling model for body masses and trophic levels across ecosystems. *Ecology Letters* 14: 169-178.
- Robinson N. 1966. *Solar Radiation*. Elsevier, Amsterdam.
- Rolla A. P. P. R. y Esteves K. E. 2009. Feeding ecology of a stream fish assemblage in an Atlantic Forest remnant (Serra do Japi, SP, Brazil). *Neotropical Ichthyology* 7: 65-76.
- Romanuk T. N., Hayward A. y Hutchings J. A. 2011. Trophic level scales positively with body size in fishes. *Global Ecology and Biogeography* 20: 231-240.
- Rombough P. J. 1997. The effects of temperature on embryonic and larval development. En: *Global Warming. Implications for Freshwater and Marine Fish*, Wood C. M., McDonald D. G. (eds.), pp. 177-223, Cambridge University Press, Cambridge.
- Rooney N., McCann K., Gellner G. y Moore J. C. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442: 265-269.
- Rooney N. McCann K. S y Moore J. C. 2008. A landscape theory for food web architecture. *Ecology Letters* 11: 867-881.
- Russo M. R., Ferreira A. y Dias R. M. 2002. Disponibilidade de invertebrados aquáticos para peixes bentófagos de dois riachos da bacia do rio Iguaçu, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* 24: 411-417.
- Savage V. M., Gillooly J. F., Brown J. H., West G. B. y Charnov E. L. 2004. Effects of body size and temperature on population growth. *The American Naturalist* 163: 429-441.
- Schindler D. E. y Scheuerell M. D. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos* 98: 177-189.
- Schmid-Araya J. M., Schmid P. E., Robertson A., Winterbottom J., Gjerløv C. H. y Hildrew A. G. 2002. Connectance in stream food webs. *Journal of Animal Ecology* 71: 1056-1062.
- Schoener T. W. 1989. Food webs from the small to the large. *Ecology* 70:1559-1589.
- Sterner R. W. y Elser J. J. 2002. *Ecological Stoichiometry: The Biology of Elements from Molecules to the Biosphere*. Princeton University Press. New Jersey.
- Søndergaard M., Kristensen P. y Jeppesen E. 1992. Phosphorus release from resuspended sediment in the shallow and wind-exposed Lake Arresø, Denmark. *Hydrobiologia* 228: 91-99.
- Svendsen L. M. y Norup B. 2005. NOVANA. Nationwide monitoring and assessment programme for the aquatic and terrestrial environments. Svendsen L. M y Norup

- B. (eds.). Programme Description – Part 1. National Environmental Research Institute, Denmark–NERI Technical Report No. 532. Dinamarca.
- Teixeira de Mello F., Meerhoff M., Pekcan-Hekim Z. y Jeppesen E. 2009. Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 54:1202-1215.
- Teixeira de Mello F., Meerhoff M., Baattrup-Pedersen A., Maigaard T., Kristensen P., Andersen T., Clemente J., Fosalba C., Kristensen E. Masdeu M., Riis T., Mazzeo N. y Jeppesen E. (Sometido). Community structure of fish in lowland streams differ substantially under subtropical and temperate climates. *Hydrobiología*.
- Thébault E. y Fontaine C. 2010. Stability of ecological communities and the architecture of mutualistic and trophic networks. *Nature* 329: 853-856.
- Thompson R. M. y Townsend C. R. 2005. Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos* 108: 137-148.
- Turpaeva E. P. 1957. Food interrelationships of dominant species in marine benthic biocoenoses. *Marine biology* 20: 137-148.
- Valderrama J. C. 1981. The simultaneous analysis of total N and total P in natural waters. *Marine Chemistry* 10: 109-122.
- Vander Zanden M. J., Cabana G. y Rasmussen J. B. 1997. Comparing trophic position of freshwater fish calculated using stable nitrogen isotope ratios ($\delta^{15}\text{N}$) and literature dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54: 1142-1158.
- Vander Zanden M. J., Shuter B. J., Lester N. y Rasmussen J. B. 1999. Patterns of food chain length in lakes: a stable isotope study. *American Naturalist* 154: 406-416.
- Vander Zanden M. J., Shuter B. J., Lester N. P. y Rasmussen J. B. 2000. Within and among-population variation in the trophic position of a pelagic predator, lake trout (*Salvelinus namaycush*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 57: 725-731.
- Vander Zanden M. J. y Vadeboncoeur Y. 2002. Fishes as integrators of benthic and pelagic food webs in lakes. *Ecology* 83: 2152-2161.
- Vander Zanden M. J. y Fetzer W.W. 2007. Global patterns of aquatic food chain length. *Oikos* 116: 1378-1388.
- Vanotte R. L., Minshall G. W., Cummins K. W., Sedell J. R. y Cushing C. E. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 37: 130-137.
- Wesner J. S. 2010. Seasonal variation in the trophic structure of a spatial prey subsidy linking aquatic and terrestrial food webs: adult aquatic insects. *Oikos* 119: 170-178.
- Winemiller K. O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs* 60: 331-367.
- Winemiller K. O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* 61: 343-365.
- Winemiller K. O., Pianka E. R., Vitt L. J. y Joern A. 2001. Food web laws or niche theory? Six independent empirical tests. *The American Naturalist* 158: 193-199.

- Winterbourn M. J., Cowie B. y Rounick J. S. 1984. Food resources and ingestion patterns of insects along a west coast, South Island river system. *Marine Freshwater Research* 18: 379-388.
- Woodward G., Ebenman B., Emmerson M., Montoya J. M., Olesen J. M., Valido A. y Warren P. H. 2005. Body size in ecological networks. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 402-409.
- Woodward G., Beanstead J. P., Beveridge O. S., Blanchard J., Brey T., Brown L. E., Cross W. F., Friberg N., Ings T. C., Jacob U., Jennings S., Ledger M. E., Milner A. M., Montoya J. M. O., Gorman E., Olesen J. M., Petchey O. L., Pichler D. E., Reuman D. C., Thompson M. S., Van Veen F. y Yvon-Durocher G. 2010. Ecological networks in a Changing Climate En: *Advances in Ecological Research: Ecological Networks*. Woodward G. (ed.), pp. 72-120, Jamestone Road, London.

Anexos



Anexo 1. A modo de ejemplos, imágenes de algunos de los arroyos de cada país. Uruguay a la izquierda; de arriba hacia abajo: Arroyo Tacuarembó Chico, California y Sauce. Dinamarca a la derecha; de arriba hacia abajo: Karstoft, Gudena y Aakaer.

Anexo 2. Clasificación taxonómica de los ítems animales encontrados en la dieta de los peces de Uruguay (las presas de origen vegetal no se muestran ya que el nivel de clasificación presentado en las figuras es el máximo al que se llegó).

Arthropoda				
	Arachnida	Araneae		
		Hydracharina		
		Oribatei		
	Insecta	Coleoptera	Curculionidae	
			Dytiscidae	
			Elmidae	<i>Elmis sp.</i>
				<i>Cylloepus sp.</i>
			Hydrophilidae	
			Psphenidae	
		Diptera	Ceratopogonidae	
			Chironomidae	
			Chironominae	
			Orthocladidae	
			Orthocladiinae	
			Simuliidae	
			Tanypodinae	
			Tipulidae	
		Ephemeroptera	Ephemeridae	<i>Ephemera sp.</i>
			Ephemerellidae	<i>Ephemerella sp.</i>
			Baetidae	<i>Baetis sp.</i>
			Caenidae	
			Leptophlebiae	
		Hymenoptera	Formicidae	
		Hemiptera	Gerridae	
			Veliidae	
			Naucoridae	
		Lepidoptera	Lepidostomatidae	
		Odonata	Anisoptera	
			Zygoptera	
		Orthoptera	Caelifera sp.	
		Plecoptera	Leuctra sp.	
		Tabanophormia	Tabanidae	
		Trichoptera	Hydropsychidae	
			Hydroptilidae	
			Leptoceridae	
		Thysanoptera		
	Crustacea	Branchiopoda	Cladocera	
		Copepoda		
		Malacostraca	Aeglidae	<i>Aegla sp.</i>
			Amphipoda	<i>Gammarus sp.</i>
			Isopoda	
		Ostracoda		
Mollusca				
	Bivalvia	Neorbicula		
		Eupera sp.		
	Gastropoda	Cochliopidae	Heleobia sp.	
		Planorbidae	Biomphalaria sp.	
			Drepanotrema sp.	
Annelida				
	Oligochaeta			

Anexo 2. Continuación. Clasificación taxonómica de los ítems animales encontrados en la dieta de los peces de Uruguay (las presas de origen vegetal no se muestran ya que el nivel de clasificación presentado en las figuras es el máximo al que se llegó).

Nematoda			
Chordata			
	Peces	Characiformes	<i>Astyanax sp.</i> <i>Bryconamericus ytu</i> <i>Characidium rachovii</i> <i>Cheirodon interruptus</i> <i>Cyanocharax uruguayensis</i>
		Cyprinodontiformes	<i>Cnesterodon decemmaculatus</i> <i>Phalloceros caudimaculatus</i>
		Perciformes	<i>Australoheros scitulus</i> <i>Crenicichla sp.</i>
		Siluriformes	<i>Rineloricaria sp.</i>
	Tetrapoda	Lacertidae	

Anexo 3. Clasificación taxonómica de los ítems animales encontrados en la dieta de los peces de Dinamarca (las presas de origen vegetal no se muestran ya que el nivel de clasificación presentado en las figuras es el máximo al que se llegó).

Arthropoda				
	Arachnida	Araneae		
	Insecta	Coleoptera	Haliplidae	<i>Brychius elevatus</i>
			Dytiscidae	<i>Oreodytes sanmarkii</i>
			Elmidae	<i>Elmis sp.</i>
				<i>Limnius sp.</i>
			Hydrophilidae	
		Diptera	Athericidae	<i>Atherix sp.</i>
			Pediciidae	<i>Dicranota sp.</i>
			Ceratopogonidae	
			Chironomidae	
			Chironominae	
			Empididae	
			Limoniidae	
			Orthoclaudiinae	
			Simuliidae	
			Tanypodinae	
			Tipulidae	
		Ephemeroptera	Ephemeridae	<i>Ephemera sp.</i>
			Ephemerellidae	<i>Ephemerella sp.</i>
			Baetidae	<i>Baetis sp.</i>
			Caenidae	<i>Brachycercus sp.</i>
			Heptagenidae	<i>Heptagenia sp.</i>
		Hymenoptera	Formicidae	
		Hemiptera	Corixidae	
		Lepidoptera	Lepidostomatidae	
		Odonata	Zygoptera	
		Orthoptera	Caelifera sp.	
		Plecoptera	Leuctridae	<i>Leuctra sp.</i>
			Perlodidae	<i>Perlodes sp.</i>
		Tabanophorma	Tabanidae	
		Trichoptera	Hydropsychidae	<i>Hydropsyche sp.</i>
			Polycentropodidae	
			Goeridae	<i>Goera sp.</i>
			Rhyacophilidae	<i>Rhyacophila sp.</i>
			Hydroptilidae	
			Limnephilidae	
			Leptoceridae	<i>Atripodes alpifrons</i>
			Brachycentridae	<i>Brachycercus subnutilus</i>
	Crustacea	Branchiopoda	Cladocera	
		Copepoda		
		Malacostraca	Amphipoda	<i>Gammarus sp.</i>
			Isopoda	
		Ostracoda		
Mollusca				
	Gastropoda			
		Physidae		<i>Physa fontinalis</i>
		Cypraeidae		<i>Cypraea asellus</i>
		Ancylidae		<i>Ancylus fluviatilis</i>
		Ptychoderidae		<i>Ptychodera sp.</i>
Hemichordata				

Anexo 3. Continuación. Clasificación taxonómica de los ítems animales encontrados en la dieta de los peces de Dinamarca (las presas de origen vegetal no se muestran ya que el nivel de clasificación presentado en las figuras es el máximo al que se llegó).

Chordata			
	Peces	Gasterosteiformes	<i>Gasterosteus aculeatus</i>
		Salmoniformes	<i>Salmo trutta</i>

Anexo 4. Nombres completos de las especies de la región subtropical (Uruguay) y respectivos autores. El orden de las especies es el mismo en el que aparecen en la Tabla 5.

Phalloceros caudimaculatus (Hensel, 1868)
Hypostomus sp. (Lacépède, 1803)
Hypostomus commersoni (Valenciennes, 1836)
Hemiancistrus sp. (Bleeker, 1862)
Cheirodon interruptus (Jenyns, 1842)
Cnesterodon decemmaculatus (Jenyns, 1842)
Cyphocharax voga (Hensel, 1870)
Hyphessobrycon meridionalis (Ringuet, Miquelarena y Menni, 1978)
Hisonotus sp. (Eigenmann y Eigenmann, 1889)
Rineloricaria sp. (Bleeker, 1862)
Hyphessobrycon luetkenii (Boulenger, 1887)
Astyanax sp. (Baird y Girard, 1854)
Cyanocharax uruguayensis (Messner, 1962)
Pimelodella australis (Eigenmann, 1917)
Pseudocorinopoma doriae (Perugia, 1891)
Australoheros scitulus (Rican y Kullander, 2003)
Brachyhypopomus bombilla (Loureiro y Silva, 2006)
Bryconamericus ytu (Almirón, Azpelicueta y Casciotta, 2004)
Characidium tenue (Cope, 1894)
Diapoma terofali (Géry, 1964)
Gymnogeophagus gymnogenys (Hensel, 1870)
Gymnogeophagus meridionalis (Reis y Malabarba, 1988)
Gymnotus carapo (Linnaeus, 1758)
Jenynsia onca (Lucinda, Reis y Quevedo, 2002)
Gymnogeophagus sp. (Miranda Ribeiro, 1918)
Charax stenopterus (Cope, 1984)
Characidium rachovii (Regan, 1913)
Scleronema operculatum (Eigenmann, 1917)
Hyphessobrycon uruguayensis (Fowler, 1943)
Trachyelopterus galeatus (Linnaeus, 1766)
Characidium pterostictus (Gomes, 1947)
Rhamdella longiuscula (Lucena and da Silva, 1991)
Scleronema sp. (Eigenmann, 1917)
Synbranchus marmoratus (Bloch, 1795)
Australoheros facetus (Jenyns, 1842)
Crenicichla lepidota (Heckel, 1840)
Hoplias malabaricus (Bloch, 1794)
Oligosarcus oligolepis (Steindachner, 1867)
Oligosarcus sp. (Günther, 1864)
Oligosarcus jenynsii (Günther, 1864)
Heptapterus mustelinus (Valenciennes, 1835)
Rhamdia quelen (Quoy and Gaimard, 1824)
Crenicichla scottii (Eigenmann, 1907)

Anexo 5. Nombres completos de las especies de la región templada (Dinamarca) y respectivos autores. El orden de las especies es el mismo en el que aparecen en la Tabla 6.

Rutilus rutilus (Linnaeus, 1758)

Platichthys flesus (Linnaeus, 1758)

Gasterosteus aculeatus (Linnaeus, 1758)

Pungitius pungitius (Linnaeus, 1758)

Lota lota (Linnaeus, 1758)

Carassius carassius (Linnaeus, 1758)

Cottus gobio (Linnaeus, 1758)

Gobio gobio (Linnaeus, 1758)

Thymallus thymallus (Linnaeus, 1758)

Leuciscus leuciscus (Linnaeus, 1758)

Salmo trutta (Linnaeus, 1758)

Anguilla anguilla (Linnaeus, 1758)

Perca fluviatilis (Linnaeus, 1758)

Salmo salar (Linnaeus, 1758)

Essox lucius (Linnaeus, 1758)
