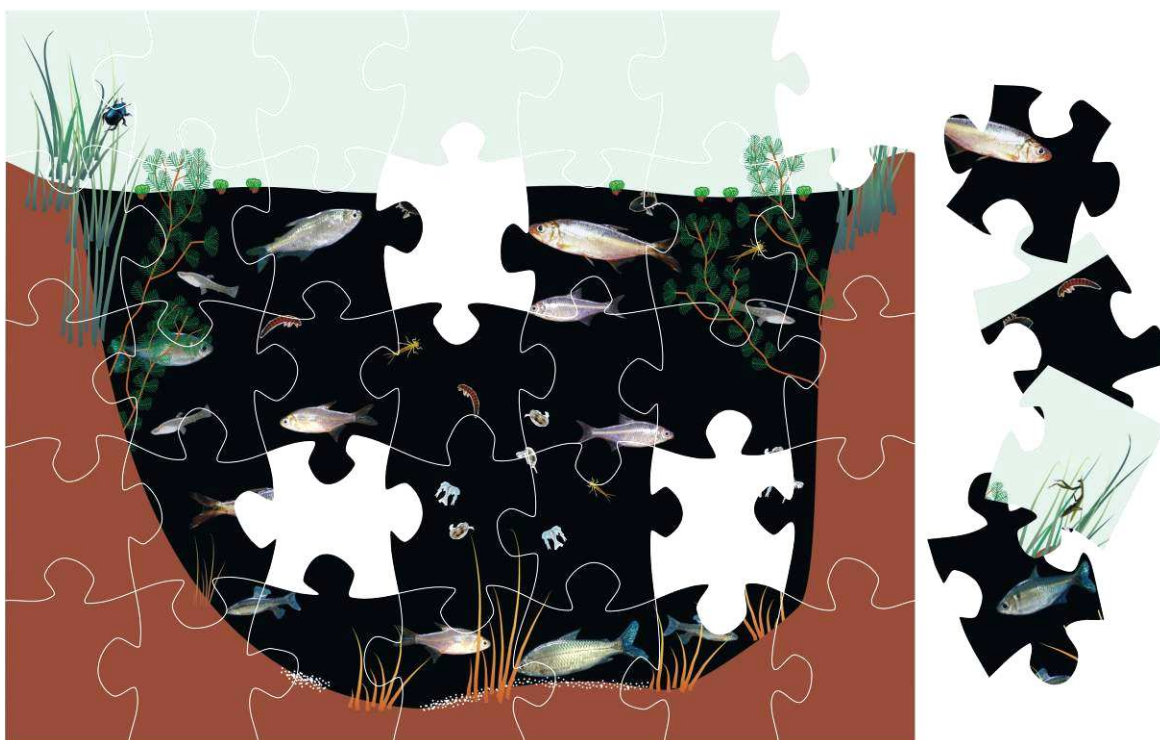


Estudio de la relación entre el nicho trófico, el nicho isotópico y los atributos digestivos en un ensamble de peces

Lic. Emanuel Machín



Tesis de Maestría en Biología, opción Zoología
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
(PEDECIBA)

Facultad de Ciencias
Universidad de la República
Montevideo, Uruguay

2012

Estudio de la relación entre el nicho trófico, el nicho isotópico y los atributos digestivos en un ensamble de peces

Lic. Emanuel Machín

Tesis de Maestría en Biología, opción Zoología
Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas
(PEDECIBA)

Orientador: Dr. Daniel E. Naya
Co-orientador Dr. Pablo Sabat

Tribunal:
Dr. Mariana Meerhoff
Dr. Diego Lercari
Dr. Marcelo Loureiro

Facultad de Ciencias
Universidad de la República
Montevideo, Uruguay

2012

Resumen.-

En el presente trabajo se caracterizó durante invierno y verano la dieta de ocho especies de peces de un mismo ensamble mediante los métodos de análisis de contenido estomacal y análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno (^{13}C y ^{15}N), analizándose la relación entre el nicho trófico y el nicho isotópico. Además, se evaluó la morfometría digestiva de cada especie, a fin de evaluar la relación existente entre dichos atributos y la dieta consumida. El análisis cuantitativo de los contenidos estomacales indicó una elevada riqueza de ítems alimenticios que son consumidos por los peces estudiados, incluyendo detritus, material vegetal, zooplancton, moluscos, arácnidos, insectos e incluso peces. Esta variedad en la dieta conlleva a la existencia de varios niveles tróficos en el ensamble de peces, así como a la existencia de distintas estrategias tróficas. Además, se observó que la estacionalidad tiene un efecto importante en la comunidad analizada, ya que las características del alimento consumido varían claramente en el tiempo. Por otro lado, el análisis de la relación entre el nicho trófico e isotópico reflejó que las especies omnívoras son generalistas tróficos e isotópicos, mientras que las especies carnívoras pueden presentar cualquier combinación entre generalismo y especialismo dietario e isotópico. Las especies detritívoras fueron especialistas tróficos pero no isotópicos. Finalmente, las características morfométricas digestivas se relacionaron con el tipo de dieta que presentó cada una de las especies. En este sentido, las especies detritívoras presentaron intestinos largos y con varios dobleces; las especies omnívoras intestinos intermedios y las especies carnívoras intestinos cortos. Además se observó, por vez primera, una correlación entre los atributos digestivos y el solapamiento dietario de cada especie.

Índice.-

Índice de tablas.-	iii
Índice de figuras.-.....	iv
1.- Antecedentes	1
1.1.- Generalidades sobre la ecología trófica	1
1.2.- La ecología trófica en ensamble de peces	1
1.3.- Aportes de la ecología isotópica al estudio de la dieta.....	3
1.4.- Adaptaciones digestivas al uso de distintos recursos	6
2.- Hipótesis y objetivos.....	6
2.1.- Hipótesis.....	6
2.2.- Objetivos	7
3.- Materiales y métodos	8
3.1.- Área de estudio y especies consideradas.....	8
3.2.- Diseño de muestreo	10
3.3.- Determinación y análisis de la dieta por contenido estomacal.....	11
3.4.- Determinación y análisis de la dieta por isótopos estables de carbono y nitrógeno	13
3.5.- Análisis estadísticos	14
4.- Resultados	15
4.1.- Análisis de la dieta mediante el contenido estomacal	15
Variación estacional en la ocurrencia de presas	16
Análisis volumétrico de la dieta durante el invierno	20
4.2.- Determinación y análisis de la dieta por isótopos estables	24
Comparación entre especies en la composición isotópica	24
Variación estacional en la composición isotópica	26

Variación intra e interindividual en el comportamiento trófico.....	26
4.3.- Comparación de la dieta estimada por contenido estomacal y por isótopos estables ..	29
Amplitud y solapamiento de dieta	29
Cambios estacionales en la dieta.....	29
Relaciones con la masa corporal.....	31
4.4.- Correlación entre la dieta y la morfometría del tracto digestivo.....	31
5.- Discusión.....	37
5.1.- Análisis de la dieta en base a la identidad de los ítems alimenticios	37
Análisis de ocurrencia de presas durante el verano e invierno	37
Análisis volumétrico de la dieta durante el invierno	38
5.2.- Análisis de la dieta por isótopos estables	40
Diferencias entre especies en la posición trófica y fuente de carbono predominante.....	40
Variación estacional en la dieta	41
Cambios en el comportamiento trófico individual.....	42
5.3.- Correlación entre la dieta y la morfometría del tracto digestivo.....	43
6.- Conclusiones y perspectivas	44
7.- Bibliografía	46
Anexo.-	54

Índice de tablas.-

Tabla 1. Índice de Levins (B) durante el muestreo de verano e invierno para cada especie. El código de cada especie está representado por la inicial del género seguida por la del epíteto específico	18
Tabla 2. Valores de solapamiento según el índice de Morisita (C_H) para cada par de especies. Se señala en negrita los valores superiores a 0,6 los cuales indican un solapamiento significativo.....	19
Tabla 3. Valores de verano e invierno, diferencia entre ambas estaciones y valor promedio para todo el año del índice de Morisita (C_H) calculado a partir de %FRO para cada especie.....	19
Tabla 4. Valores de solapamiento en función de los recursos consumidos por las diferentes especies de peces. Las especies con un solapamiento mayor a 0,6 están representadas en negrita.	22
Tabla 5. Valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y sus correspondientes errores estándares para las muestras de tejido de hígado y músculo para cinco individuos de cada una de las especies estudiadas.....	25
Tabla 6. Posición trófica ($\pm 1\text{SE}$) de cada especie estimada a partir de la composición isotópica de verano para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$	25
Tabla 7. Correlación entre la posición trófica y la composición isotópica para los tres tejidos analizados.	25
Tabla 8. Valores medios ($\pm 1\text{SE}$) de tamaño corporal, y del largo y peso de los órganos digestivos para cada especie (muestreo de verano). Mb = masa corporal; LE = largo estándar del individuo; Lest = largo del estómago; Lint = largo del intestino; West = peso seco del estómago; Wcp = peso seco de los ciegos pilóricos; Wint = peso seco del intestino; n (10) = tamaño de muestra. Todos los pesos están en gramos y las medidas de longitud en centímetros.	32

Tabla 9. Relación ($\pm 1SE$) entre el largo de los órganos digestivos, y el largo estándar, y entre el peso seco de dichos órganos y el de la carcasa para cada especie (muestreo de verano). Lest = largo del estómago; Lid = largo del intestino; LE = largo estándar del individuo; West = peso seco del estómago; Wcp = peso seco de los ciegos pilóricos; Wint = peso seco del intestino; Wc = peso seco de la carcasa. Todos los pesos están en gramos y las medidas de longitud en centímetros..... 33

Índice de figuras.-

Figura 1. Posibles situaciones que se pueden generar en función del grado de especialización en dieta y el grado de especialización isotópica. δX_1 y δX_2 son los valores isotópicos de dos isótopos, como por ejemplo ^{13}C y ^{15}N . Los triángulos amarillos presentan la composición isotópica de un tejido con tasa de incorporación rápida (e.g., hígado) y los triángulos naranjas la composición isotópica de un tejido con tasa de incorporación más lenta (e.g., músculo). Los pares de triángulos unidos por una línea representan los individuos; y el círculo rojo la composición isotópica promedio para el tejido con tasa de incorporación más lenta; los cuadrados representan diferencias o similitudes de ítems consumidos pero no en el espacio isotópico (i.e., δX_1 y δX_2); d1 es la distancia desde el tejido de incorporación rápida al tejido de incorporación lenta en cada individuo; d2 es la distancia desde el tejido de incorporación lenta de cada individuo al promedio de dicho tejido para la especie. La población A (d1 altas, d2 bajas) representa una población generalista a nivel isotópico integrada por individuos generalistas a nivel dietario. La población B (d1 y d2 bajas) representa una población especialista a nivel isotópico formada por generalistas a nivel dietario. La población C (d1 y d2 bajas) representa una población especialista a nivel isotópico compuesta por individuos especialistas a nivel dietario. Finalmente, la población D (d1 bajas y d2 altas) representa un población generalista a nivel isotópico integrada por especialistas que se alimentan de presas con diferente composición isotópica. Figura modificada de Martínez del Río *et al.* (2009). 5

Figura 2. Ubicación y características del área de estudio. 8

Figura 3. Relaciones filogenéticas entre las ocho especies consideradas en este estudio (basado en Mirande, 2009). <i>H.luetkenii</i> , <i>O. jenynsii</i> , <i>C. interruptus</i> , <i>B. iheringi</i> y <i>D. terofali</i> pertenecen al orden Characiformes y a la familia Characidae. <i>S. biornata</i> pertenece a la familia Curimatidae y <i>C. rachovii</i> pertenece a la familia Crenuchidae, ambas incluidas en el orden Characiformes. <i>C. decemmaculatus</i> pertenece al orden Cyprinodontiformes y a la familia Poeciliidae.....	10
Figura 4. <i>Pomacea canaliculata</i> y <i>Corbicula fluminea</i> : fotografías de las especies utilizadas para construir la línea de base isotópica.	14
Figura 5. Frecuencia Relativa de Ocurrencia para cada una de las especies durante el verano y el invierno. El código de cada especie esta representado por la inicial del género seguida por la del epíteto específico.	17
Figura 6. Representación grafica de la frecuencia relativa volumétrica para cada especie. NA = porcentaje volumétrico de material no animal en la dieta de cada especie. Se utilizó el criterio de 10% de material no animal para considerar una especie como omnívora.	21
Figura 7. Primeros dos ejes del DCA para las ocho especies de peces y para los 23 ítems alimenticios.	23
Figura 8. Relaciones tróficas para invierno, inferidas a partir del volumen de cada ítem en el contenido estomacal en cada una de las especies de peces. Flechas gruesas: % mayor a 10; flechas delgadas: % menor a 10. Rojo: ítem alimenticio de origen no animal; Negro: ítem alimenticio de origen animal. La flecha de peces a <i>B. iheringi</i> se marca puntuada por el motivo mencionado en el texto.	23
Figura 9. Cambios estacionales en la composición isotópica evaluada en tejido muscular para cada especie. Las flechas rojas indican cambios significativos para el $\delta^{15}\text{N}$, las flechas verdes indican cambios significativos para el $\delta^{13}\text{C}$, y las flechas azules indican cambios significativos en ambos isótopos.	26
Figura 10. Árbol de ligamiento entre especies basado en las distancias euclidianas escaladas y estimado a partir del comportamiento trófico intra (distancia isotópica entre los tejidos de hígado y músculo) e interindividual (i.e., distancia isotópica del músculo de cada individuo a la media de la especie).	27

Figura 11. Distancias isotópicas entre el hígado y músculo de cada individuo (d1 = líneas negras) y entre el músculo de cada individuo y la media del músculo para la especie (d2 = líneas rojas).	28
Figura 12. Correlación entre la amplitud de dieta y la composición isotópica de cada especie para cada estación. La abreviatura de cada especie se pone sólo en los valores de verano. La correlación negativa entre la amplitud y el $\delta^{13}\text{C}$ no es significativa, solo marca una tendencia.....	29
Figura 13. Fotografías de las especies de peces y sus respectivos tractos gastrointestinales. El tracto digestivo de <i>S. biornata</i> se encuentra enrollado cuatro veces.	34
Figura 14. (A) Correlación entre el largo relativo del intestino (Lid/LE) y el porcentaje de material no animal, en base volumétrica. (B) Correlación entre el largo relativo del estómago (Lest/LE) y solapamiento medio anual. (C) Correlación entre el peso relativo del intestino (Wint/Wcarc) y solapamiento medio anual.	36
Figura 15. (A) Correlación entre el largo intestinal relativo y la posición trófica. (B) Correlación entre el peso intestinal relativo y la posición trófica.	37
Figura 16. Posición trófica de las diferentes especies a partir de $\delta^{15}\text{N}$ del músculo. Sobre las barras se muestran los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (arriba) y $\delta^{13}\text{C}$ (abajo) del músculo y los recursos más consumidos por cada una de las especies. I-Posición trófica baja, II-Posición trófica intermedia baja, III-Posición trófica intermedia alta, VI-Posición trófica alta.	41

1.- Antecedentes

1.1.- Generalidades sobre la ecología trófica

La alimentación es uno de los componentes más importantes de la ecología animal y constituye uno de los factores intrínsecos más relevantes de los organismos, ya que regula o afecta su crecimiento y reproducción, así como la forma en que se desarrolla su ciclo de vida (Wootton, 1999). Asimismo, la alimentación influye indirectamente sobre parámetros demográficos y poblacionales, sobre la estructura y dinámica de las comunidades, y sobre la estructura y funcionamiento de los ecosistemas. Conocer los hábitos alimenticios y las relaciones tróficas entre las especies que forman un mismo ensamble, aporta información básica y necesaria para comprender el papel biológico y ecológico que desempeña un organismo dentro de un ecosistema. En particular, el conocimiento de las relaciones bióticas (tales como la depredación, la amplitud trófica de cada especie y el grado de solapamiento trófico con las otras) es muy relevante para entender los patrones de segregación y persistencia de las distintas especies de una comunidad (Begon, 1998).

1.2.- La ecología trófica en ensamble de peces

La mayoría de los peces de agua dulce presentan gran plasticidad trófica. Su nicho trófico suele ser más amplio que el de los restantes vertebrados, y muestran diferentes hábitos alimenticios en relación con la disponibilidad del alimento como respuesta a sus requerimientos fisiológicos y nutricionales (Wootton, 1999). Asimismo, este grupo de organismos exhibe una gran diversidad de nichos y tiene la capacidad de ocupar distintos niveles tróficos, desde especies herbívoras (que se alimentan de algas unicelulares y restos vegetales), hasta carnívoras secundarias y terciarias, e incluso algunas son parte de los descomponedores que se alimentan de detritus (Val & Almeida-Val, 1995; Wootton, 1999). En consecuencia, los peces son un componente importante de las redes tróficas en los sistemas acuáticos debido a que ocupan casi todos los nichos tróficos posibles y actúan como conductores de materia y energía a través del ecosistema.

Por otra parte, un alto número de especies de peces de agua dulce no posee un régimen alimentario estricto generalista o especialista, ya que las condiciones bióticas y abióticas en estos ambientes suelen ser muy variables temporalmente, lo cual afecta la disponibilidad de los distintos recursos (Lowe-McConnell, 1987; Castro & Sánchez, 1994; Michelsen *et al.*, 1994; Granado Lorenzo, 2000). Los cambios en la calidad y cantidad de alimento pueden deberse a diferentes aspectos, tales como cambios en el clima, en los ciclos biológicos y en las relaciones interespecíficas entre las poblaciones de peces (Sánchez *et al.*, 2003). En particular, el efecto de la estacionalidad tiene como resultado un cambio en la disponibilidad de alimento, principalmente en períodos de inundación cuando se produce un cambio en la estructura y el sustrato del hábitat (Aranha *et al.*, 2000; Mazzoni & Resende, 2003). En consecuencia, la mayoría de las especies de peces son oportunistas, es decir que consumen y utilizan distintos alimentos en función de su disponibilidad (Gerking, 1994).

Todas estas variables – que influyen sobre una gran cantidad de especies que coexisten e interactúan – determinan que las comunidades de peces sean relativamente complejas. En general, las interacciones son amplias y diversas, involucrando a gremios multi-específicos de competidores que, en conjunto, son un mecanismo importante que estructura las comunidades naturales (Albrecht & Gotelli, 2001). En este sentido, cuando las presas son abundantes, accesibles y predecibles, el predador consume presas de alto valor nutricional, lo cual favorece la especialización y contribuye a disminuir la competencia entre consumidores. En cambio, si los recursos son escasos o muy variables en tiempo y espacio, y si la densidad de presas con alto valor nutricional disminuye, entonces el predador se vuelve menos selectivo, favoreciendo el generalismo y evitando el rechazo de ítems alimenticios (Gerking, 1994; Begon, 1998).

No sólo los medios biótico y abiótico influyen en los cambios estructurales de las comunidades de peces, sino también las características anatómicas y funcionales intrínsecas de cada especie, las cuales les permiten explotar diferentes recursos alimenticios. Esto está relacionado con la variabilidad morfológica del aparato digestivo, especialmente del estómago e intestino (Gerking, 1994). Por lo tanto, el análisis de la alimentación de los peces, mediante el estudio de sus presas y de la morfología del tracto digestivo, puede ser utilizado como indicador de la ecología trófica de cada especie, ya que permite conocer no sólo cuáles recursos son explotados sino también cómo se da esta explotación dentro de la comunidad.

1.3- Aportes de la ecología isotópica al estudio de la dieta

La incorporación de mediciones de isótopos estables en estudios ecológicos ha experimentado un incremento vertiginoso durante la última década (Fry, 2006), en particular en relación al estudio de paleodietas, al reciclado de los elementos en los ecosistemas y al estudio de redes tróficas (Lajtha & Michener, 1994). Del mismo modo, la técnica de isótopos estables ha sido ampliamente utilizada como complemento de las técnicas convencionales para estudios de dieta y relaciones tróficas, ya que existe una gran variedad de características isotópicas que distinguen a los elementos dentro y entre redes alimenticias (Thompson *et al.*, 1999). Las proporciones naturales de los isótopos estables muestran cómo cicla la materia orgánica en los distintos ecosistemas: en los acuáticos, con unas pocas medidas de las composiciones isotópicas de los nutrientes disueltos, de las plantas acuáticas y de los animales, se puede realizar un esquema de estructura química de la red trófica (Minagawa & Wada, 1984; Fry, 1991).

El valor del isótopo estable de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) ha sido utilizado para determinar la posición y las relaciones tróficas entre los predadores y sus presas, debido a que existe un enriquecimiento significativo de $\delta^{15}\text{N}$ del organismo respecto a su dieta (aproximadamente 2-4 ‰) (Vander Zanden & Rasmussen, 2001). En cambio, los valores del isótopo estable de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) han sido empleados para determinar las fuentes primarias de nutrición, ya que las señales isotópicas de los productores primarios difieren en función de su ruta fotosintética (Vander Zanden & Rasmussen, 2001). En particular, las plantas C_3 suelen tener un rango de valores de $\delta^{13}\text{C}$ que varía entre -35 y -20 ‰, mientras las plantas que tienen una ruta metabólica C_4 tienen un valor de -9 y -17 ‰ (Bender, 1971; Osmond, 1978). Asimismo, se ha observado que existen diferencias en las señales isotópicas de las plantas C_3 : las algas suelen ser menos enriquecidas ($\delta^{13}\text{C} = -35$ ‰) que las plantas terrestres (hojarasca del bosque ribereño, $\delta^{13}\text{C} = -27$ ‰) (Rosenfeld & Roff, 1992). En general, el fraccionamiento isotópico del carbono que existe entre un consumidor y su fuente de carbono es pequeño (Gearing *et al.*, 1984; France & Peters, 1997).

Por otro lado, dado que existe un reemplazo diferencial de los componentes estructurales de los tejidos con diferentes tasas metabólicas específicas (Tieszen *et al.*, 1983), es posible proponer el análisis de isótopos estables en distintos tejidos para estimar el nicho trófico a distintas escalas temporales (Bearhop *et al.* 2004; Newsome *et al.* 2007). Aunque esta técnica por sí sola no es suficiente para lograr un cabal entendimiento de la ecología

trófica de cada especie (ya que no proporciona la resolución taxonómica de las presas), ésta es considerada una herramienta con ventajas significativas cuando se la combina con los métodos tradicionales de estudios de dieta, ayudando a establecer con mayor certeza las interacciones en la red de alimentos, la posición trófica y el flujo de energía en varios ecosistemas (Hansson *et al.*, 1997; Fantle *et al.*, 1999; Jardine *et al.*, 2003; Dalerum & Angerbjörn, 2005).

Como se mencionó anteriormente, las tasas de incorporación de los materiales en los diferentes tejidos que conforman un animal son diversas. Tejidos tales como el hígado y proteínas del plasma tienen altas tasas de incorporación, y su composición isotópica refleja la integración de los recientes insumos alimenticios. Sin embargo, tejidos como el colágeno óseo y el músculo presentan bajas tasas de incorporación, reflejando así la integración de la composición isotópica de los recursos alimenticios durante períodos de tiempo más prolongados (Bearhop *et al.*, 2003). Así, se pueden identificar individuos cuyas dietas varían con el tiempo e individuos con dietas relativamente constantes (Bearhop *et al.*, 2004; Martínez del Río *et al.*, 2009; Jaeger *et al.*, 2010). Los *especialistas isotópicos* son los individuos en los que los tejidos con diferentes tasas de incorporación presentan composiciones isotópicas similares. Sin embargo, un especialista isotópico no necesariamente se alimenta exclusivamente de un único recurso, es decir que no tiene porqué ser un especialista en su régimen de dieta. Por lo tanto, una población de especialistas isotópicos puede incluir una dieta especialista y/o generalista si se alimenta constantemente de los mismos recursos. Por otra parte, los *generalistas isotópicos* presentan diferentes composiciones isotópicas en los distintos tejidos. Esto implica que la proporción relativa (mezcla) de las fuentes de alimento en su dieta varía a través del tiempo. Cabe destacar que tanto los valores isotópicos y de dieta a través del tiempo se pueden complementar para caracterizar el grado de especialización de un animal (Martínez del Río *et al.*, 2009). En este sentido, la figura 1 representa un esquema de las posibles situaciones que pueden presentarse al estudiar la dieta y la composición isotópica en distintos tejidos para un conjunto de organismos.

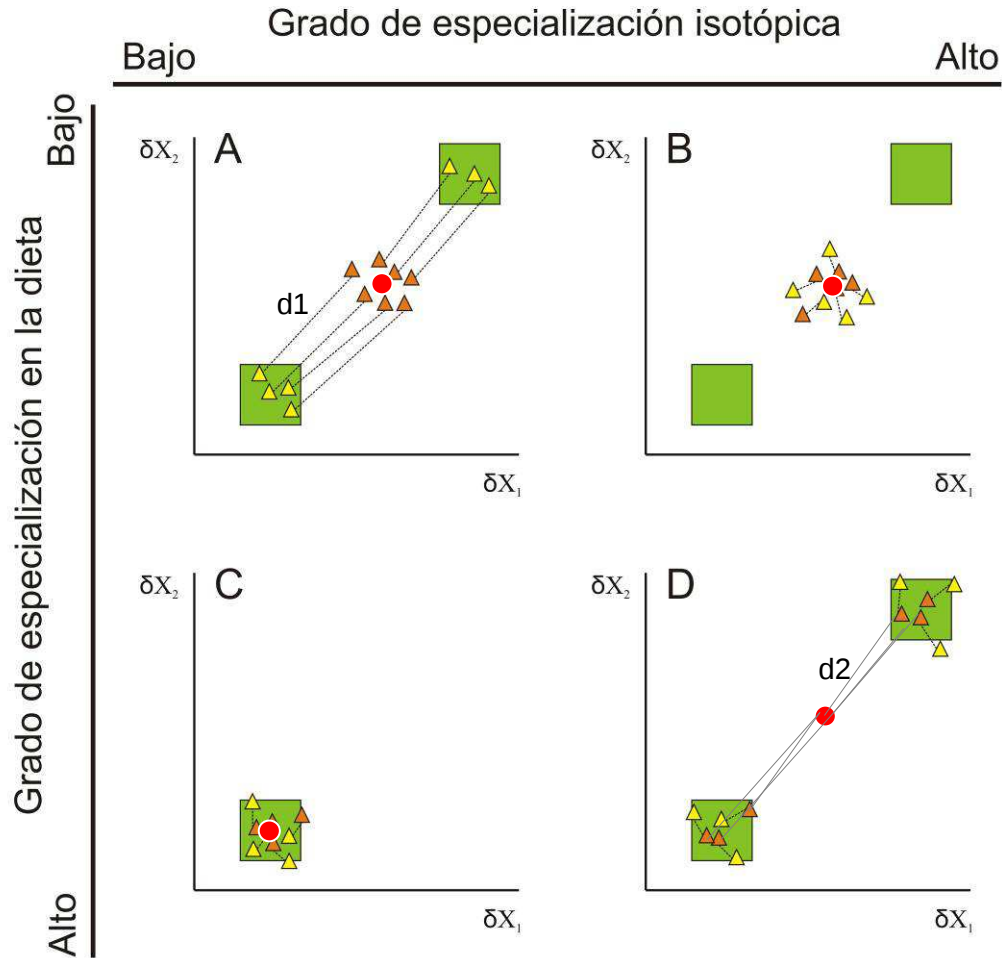


Figura 1. Posibles situaciones que se pueden generar en función del grado de especialización en dieta y el grado de especialización isotópica. δX_1 y δX_2 son los valores isotópicos de dos isótopos, como por ejemplo ^{13}C y ^{15}N . Los triángulos amarillos presentan la composición isotópica de un tejido con tasa de incorporación rápida (e.g., hígado) y los triángulos naranjas la composición isotópica de un tejido con tasa de incorporación más lenta (e.g., músculo). Los pares de triángulos unidos por una línea representan los individuos; y el círculo rojo la composición isotópica promedio para el tejido con tasa de incorporación más lenta; los cuadrados representan diferencias o similitudes de ítems consumidos pero no en el espacio isotópico (i.e., δX_1 y δX_2); $d1$ es la distancia desde el tejido de incorporación rápida al tejido de incorporación lenta en cada individuo; $d2$ es la distancia desde el tejido de incorporación lenta de cada individuo al promedio de dicho tejido para la especie. La población A ($d1$ altas, $d2$ bajas) representa una población generalista a nivel isotópico integrada por individuos generalistas a nivel dietario. La población B ($d1$ y $d2$ bajas) representa una población especialista a nivel isotópico formada por generalistas a nivel dietario. La población C ($d1$ y $d2$ bajas) representa una población especialista a nivel isotópico compuesta por individuos especialistas a nivel dietario. Finalmente, la población D ($d1$ bajas y $d2$ altas) representa una población generalista a nivel isotópico integrada por especialistas que se alimentan de presas con diferente composición isotópica. Figura modificada de Martínez del Río *et al.* (2009).

1.4.- Adaptaciones digestivas al uso de distintos recursos

Debido a la importancia de aprovechar eficientemente los recursos adquiridos del medio, es esperable que exista una correlación entre la dieta de cada especie y sus atributos digestivos (Stevens & Hume, 1995). Particularmente, la evolución del sistema digestivo incluye respuestas estructurales y fisiológicas que van desde aquellas que son inmediatas o agudas, a las de aclimatación y las evolutivas (Bozinovic, 1993). En este sentido, numerosos investigadores han corroborado que especies con hábitos alimenticios similares tienen una morfología del tracto digestivo semejante (Nikolsky, 1963; Lagler *et al.*, 1977; Camargo, 1992). Esta relación se presenta no sólo entre especies muy emparentadas sino también entre especies filogenéticamente distantes (Hugueny & Pouilly, 1999; Albrecht *et al.*, 2001; Delariva & Agostinho, 2001; Xie *et al.*, 2001).

Como se ha mencionado, los peces incluyen especies carnívoras, omnívoras, herbívoras y detritívoras. Se pueden alimentar de material vivo o muerto, y pueden ser micrófagas o macrófagas. Se espera entonces que exista entre las especies una gran variación de la morfometría del intestino, el cual puede variar de uno relativamente corto y recto, a uno largo con forma de espiral y bucles (Stevens & Hume, 1995). En particular, las especies que se alimentan de detritus y algas, y que por lo tanto consumen un gran porcentaje de material indigerible (arena, lodo y celulosa), generalmente presentan intestinos relativamente largos con una elevada superficie de absorción (Horn, 1989; Moyle & Cech, 2000). En contraposición, los peces carnívoros tienden a tener intestinos relativamente cortos debido a que la cantidad de alimento ingerido es menor y de mayor calidad y, por lo tanto, la difusión de nutrientes es relativamente rápida (Kramer & Bryant, 1995; Moyle & Cech, 2000).

2.- Hipótesis y objetivos

2.1.- Hipótesis

Sobre el nicho trófico y el nicho isotópico.- Dada las relaciones posibles entre el nicho trófico y el isotópico (Figura 1), se espera que las especies que son especialistas en su dieta a lo largo del año sean especialistas isotópicas, mientras que las especies que son generalistas en

el consumo de presas puedan ser tanto generalistas como especialistas isotópicas. En particular, considerando la información existente sobre la dieta para las especies en estudio, se predice que: (1) las especies detritívoras debieran ser especialistas tróficos e isotópicos; (2) las especies omnívoras (i.e., aquellas que incorporan material vegetal y animal en su dieta) debieran ser generalistas tróficos e isotópicos; (3) las especies carnívoras pueden ser tanto generalistas como especialistas tróficos e isotópicos (i.e., cualquiera de las cuatro combinaciones son posibles).

Sobre los hábitos tróficos y las adaptaciones digestivas.- Dado que el tracto digestivo constituye la interfase entre la ingesta de alimento y la energía metabolizable, se espera que exista una correlación entre la dieta de cada especie y la morfología digestiva. En particular, basados en la teoría de digestión óptima (Sibley, 1981), la cual postula que el tiempo de retención del alimento es proporcional al largo intestinal, se predice que: (1) las especies detritívoras debieran poseer intestinos relativamente largos; (2) las especies omnívoras debieran poseer intestinos de largo intermedio; (3) las especies carnívoras debieran poseer intestinos relativamente cortos.

2.2.- Objetivos

(1) Caracterizar la dieta de ocho especies de peces (*Cheirodon interruptus*, *Oligosarcus jenynsii*, *Steindachnerina biornata*, *Cnesterodon decemmaculatus*, *Hyphessobrycon luetkenii*, *Characidium rachovii*, *Bryconamericus iheringi*, *Diapoma terofali*) de un mismo ensamble mediante el método de análisis de contenido estomacal y el análisis de isótopos estables de carbono y nitrógeno (^{13}C y ^{15}N).

(2) Analizar la relación entre el nicho trófico y el nicho isotópico, estimado este último a partir de la cuantificación de los isótopos estables de ^{13}C y ^{15}N en dos tejidos con tasas de recambio contrastantes (i.e., hígado y músculo).

(3) Determinar las características digestivas, a nivel morfométrico, de cada especie y evaluar la relación existente entre dichos atributos y la dieta consumida.

3.- Materiales y métodos

3.1.- Área de estudio y especies consideradas

El área de estudio se ubica en el Arroyo de la Barra Falsa ($34^{\circ}52'S$ - $55^{\circ}11'O$), en la localidad de Punta Negra, Departamento de Maldonado, Uruguay (Figura 2). Ubicado entre los balnearios Punta del Este y Piriápolis, el arroyo de la Barra Falsa nace en las escorrentías de los cerros de las Espinas y del Toro. Inmerso en una zona rural de cultivos y praderas, el arroyo desemboca en el Río de la Plata, en una zona de alto crecimiento turístico. El sitio – cercano al laboratorio – fue escogido por sus características, ya que se encuentra poco perturbado y resulta ser representativo de varios arroyos del país, donde el bosque ribereño cubre sus márgenes.

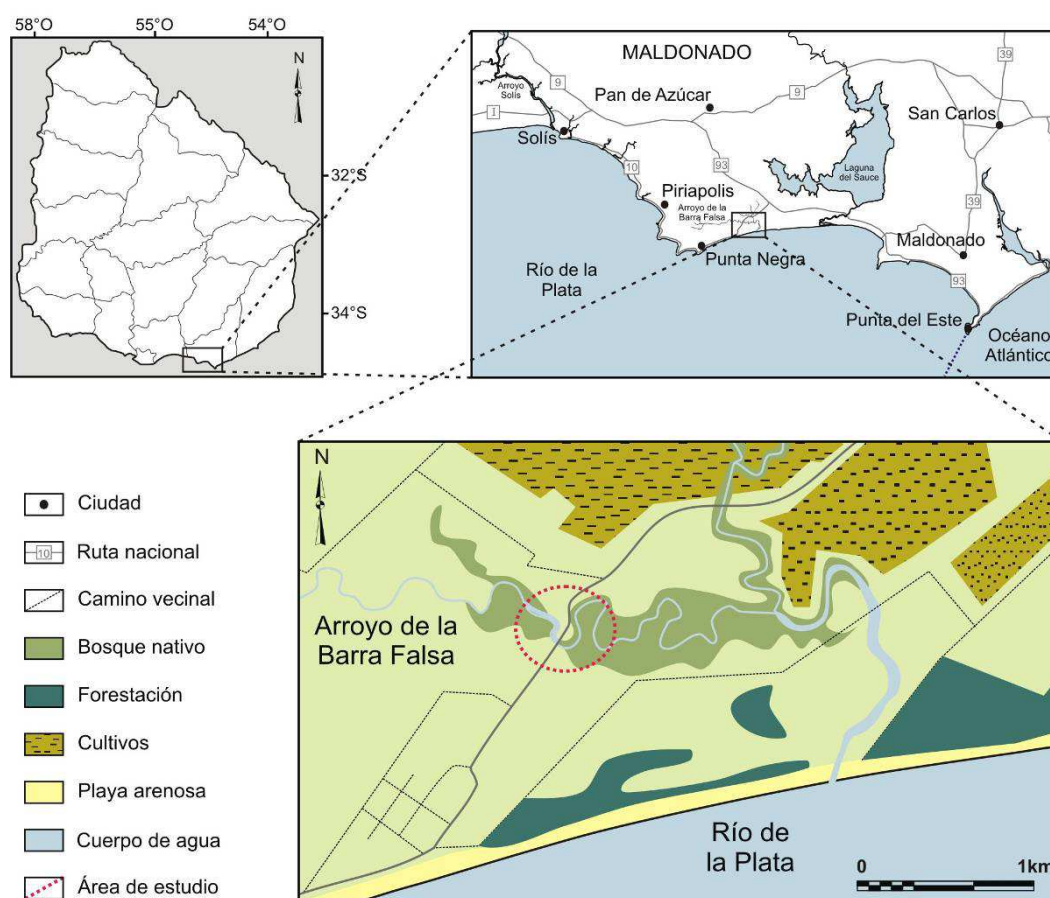


Figura 2. Ubicación y características del área de estudio.

En esta tesis se consideraron ocho de las nueve especies de peces registradas en el área de estudio, pertenecientes a dos órdenes y cuatro familias (Figura 3): *Cnesterodon decemmaculatus* (madrecita), *Steindachnerina biornata* (sabalito), *Hyphessobrycon luetkenii* (mojarra), *Bryconamericus iheringii* (mojarra), *Diapoma terofali* (mojarra), *Cheirodon interruptus* (mojarra), *Oligosarcus jenynsii* (dientado) y *Characidium rachovii* (virolo). *Cnesterodon decemmaculatus* (Largo Estándar: 4,5 cm) es una especie omnívora que se alimenta principalmente de zooplancton e invertebrados acuáticos como larvas de insectos y perifiton (Soneira *et al.*, 2006; Quintans *et al.*, 2009; Teixeira de Mello *et al.*, 2011). *Steindachnerina biornata* (LE.:12 cm) es una especie netamente detritívora que consume alimento de bajo valor nutricional pero de gran disponibilidad; eventualmente complementa su dieta con invertebrados (Almirón *et al.*, 2008). *Hyphessobrycon luetkenii* (LE.:6,9 cm) es una especie omnívora que se alimenta de algas filamentosas, plantas y – en menor proporción – de larvas de insectos (quironómidos) y copépodos bentónicos (harpacticoides) (Graciolli *et al.*, 2003; Soneira *et al.*, 2006; Almirón *et al.*, 2008; Teixeira de Mello *et al.*, 2011). *Bryconamericus iheringii* (LE.:11,4 cm) es también omnívora, pero se alimenta principalmente de microcrustáceos (cladóceros y copépodos) así como de algas crisófitas y clorofitas (Almirón *et al.*, 2008; Teixeira de Mello *et al.*, 2011). *Diapoma terofali* (LE.:7,0 cm) se estima que es una especie omnívora, pero su dieta ha sido muy poco estudiada (Teixeira de Mello *et al.*, 2011). *Cheirodon interruptus* (LE.:6,0 cm) es omnívoro y consume principalmente zooplancton, larvas de insectos, algas y detritos (Escalante, 1983). *Oligosarcus jenynsii* (LE.:20,0 cm) es un activo depredador diurno que consume camarones de agua dulce (e.g.: *Paleomonetes* spp.), insectos acuáticos y terrestres, larvas de quironómidos, zoo y fitoplancton, peces y restos vegetales (Hartz *et al.*, 1996; Almirón *et al.*, 2008). *Characidium rachovii* (LE.:5,0 cm) consume principalmente zooplancton (cladóceros y copépodos), insectos y larvas de insectos, especialmente quironómidos y tricópteros (Almirón *et al.*, 2008; Teixeira de Mello *et al.*, 2011).

Con fines prácticos, en las figuras y tablas el nombre de cada especie se presenta abreviado, representado primero por la inicial del género y seguida por la del epíteto específico. Esta abreviación se mantiene a lo largo de todo el texto.

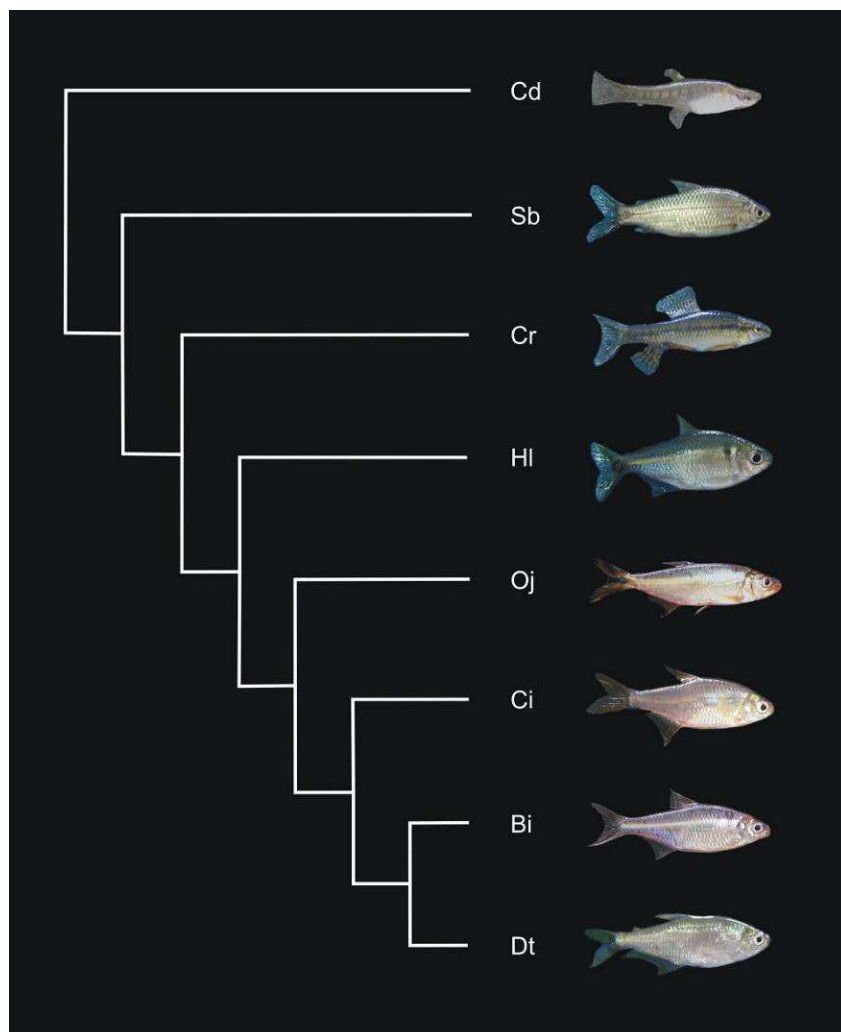


Figura 3. Relaciones filogenéticas entre las ocho especies consideradas en este estudio (basado en Mirande, 2009). *H. luetkenii*, *O. jenynsii*, *C. interruptus*, *B. iheringi* y *D. terofali* pertenecen al orden Characiformes y a la familia Characidae. *S. biornata* pertenece a la familia Curimatidae y *C. rachovii* pertenece a la familia Crenuchidae, ambas incluidas en el orden Characiformes. *C. decemmaculatus* pertenece al orden Cyprinodontiformes y a la familia Poeciliidae.

3.2.- Diseño de muestreo

Los muestreos se realizaron durante 4 horas de la mañana los días 17, 18, 24 y 25 de enero (muestreo de verano) y 6 y 7 de julio (muestreo de invierno) de 2011. Las capturas abarcaron 30 metros del arroyo intentando muestrear sus diferentes hábitats mediante distintos artes de pesca, tales como calderines, atarrayas y redes de arrastre de diferentes tamaños de malla.

Durante el muestreo de verano se colectaron 10 individuos de cada especie, que fueron transportados vivos al laboratorio para ser disecados en la tarde del mismo día. Previo a la disección, los peces fueron anestesiados con 2-fenoxietanol, luego fueron medidos (largo total y estándar, $\pm 0,1$ cm) y pesados ($\pm 0,0001$ g). La disección se realizó ventralmente y, una vez que los órganos digestivos fueron separados, se midió el largo del estómago y del intestino (mediante un calibre digital, $\pm 0,01$ cm) y se contaron (bajo lupa binocular, 4x), de existir, el número de ciegos pilóricos. El estómago y el intestino – junto con los ciegos pilóricos – fueron lavados con agua y luego secados – conjuntamente con las carcasas – en una estufa con circulación forzada de aire (60°C) durante siete días. El peso seco del estómago, del intestino más ciegos pilóricos (de aquí en más intestino) y de la carcasa se determinaron en una balanza de precisión ($\pm 0,0001$ g). Durante el muestreo de invierno fueron 15 los individuos colectados de cada especie. Como ya se contaba con las medidas morfométricas de los órganos digestivos, en esta oportunidad los individuos fueron anestesiados en el campo tras su captura a fin de interrumpir el proceso de digestión de las presas lo antes posible.

3.3.- Determinación y análisis de la dieta por contenido estomacal

La dieta de los peces se determinó a partir del contenido estomacal e intestinal de todos los individuos colectados. El contenido fue pesado y conservado, por un periodo menor a un mes, en formol buffer al 10% en tubos plásticos. Para la identificación de las presas se utilizó una lupa binocular (160x) con cámara digital incorporada y claves taxonómicas diversas (Costa *et al.*, 2006; Bentancourt *et al.*, 2009; Domínguez & Fernández, 2009). Las presas y el material consumido se esparcieron sobre una placa de Petri para ser contadas e identificadas al nivel taxonómico más bajo posible.

Debido a las horas transcurridas desde la colecta hasta la obtención de contenido estomacal, en el muestreo de verano se analizó solamente la frecuencia de ocurrencia de las presas. En cambio, en el muestro de invierno se analizó tanto la frecuencia de ocurrencia como la frecuencia volumétrica de las presas. El método volumétrico consistió en distribuir uniformemente el contenido estomacal sobre una superficie milimétrica y estimar el área que ocupa cada componente alimenticio cuidando que la altura no superara 1 mm, pudiendo así cuantificar una medida representativa de la biomasa y el volumen de cada ítem en mm³. Este

método es óptimo cuando el contenido estomacal está constituido por presas muy pequeñas y cuyo peso no es posible registrar en una balanza analítica (Hyslop, 1980).

Para describir y comparar la composición de la dieta de las distintas especies durante las dos estaciones se calculó la Frecuencia Relativa de Ocurrencia (%FRO) y se utilizaron los índices de Levins y el índice simplificado de Morisita. Además, para el muestreo de invierno se repitieron los análisis arriba mencionados, pero a partir de la Frecuencia Relativa Volumétrica (%FRV). Estos datos volumétricos fueron utilizados también para realizar un Análisis de Correspondencia Destendenciado, a fin de ver la asociación entre especies y presas en un espacio de baja dimensionalidad (Hill & Gauch, 1980) .

La Frecuencia Relativa de Ocurrencia se calculó como: $\%FRO = (N_o / N_t) * 100$, donde N_o es el número de ocurrencia de la categoría i y N_t es el número total de categorías (Hyslop, 1980). A partir del %FRO se calculó la proporción de presas autóctonas y alóctonas, considerándose estas últimas como las externas al sistema acuático. La Frecuencia Relativa Volumétrica se calculó como: $\%FRV = (N_v / N_{vt}) * 100$, donde N_v es el volumen de la categoría i y N_{vt} es el volumen total de categorías. A partir del %FRV se calculó la proporción de material de origen no animal respecto al total de los ítems alimenticios.

La amplitud del nicho de cada especie en el sitio de colecta fue calculada a través del índice de Levins (1968): $B = 1 / \sum p_j^2$, donde B es la medida de amplitud del nicho y p_j la proporción de individuos que utilizan el recurso j (Krebs, 1989). Los valores obtenidos se estandarizaron en una escala de 0 a 1 con el método de Hurlbert (1978), donde 0 determina la especie más especialista y 1 determina la especie más generalista. La estandarización se realizó a través de la ecuación: $B_a = (B-1) / (n-1)$, donde B_a es la amplitud de nicho estandarizada de Levins y n el número de recursos posibles (Krebs, 1989). Para el muestreo de invierno también se calculó este índice en base al volumen total.

Para estimar el solapamiento en la dieta entre distintas especies se utilizó el índice simplificado de Morisita propuesto por Horn (1966). Este índice se calcula a partir de la siguiente ecuación (Krebs, 1989): $C_H = 2 \sum P_{ij} P_{ik} / \sum P_{ij}^2 + \sum P_{ik}^2$, donde C_H es el índice simplificado de Morisita entre las especies j y k ; P_{ij} es la proporción del recurso i del total de recursos utilizados por la especie j ; P_{ik} es la proporción del recurso i del total de recursos utilizados por la especie k . Según la escala propuesta por Langton (1982), los valores de este índice oscilan entre 0 y 1. Valores cercanos a 0 indican ausencia de solapamiento en los componentes de la dieta, mientras el valor de 1 indica un solapamiento completo. Valores mayores de 0,6 son indicadores de un traslape significativo y valores menores de 0,3 indican

un solapamiento mínimo en los componentes tróficos. Para el muestreo de invierno se calculó además el C_H pero en base al volumen total.

Finalmente, el análisis cuantitativo realizado a los individuos colectados durante el muestreo de invierno se organizó en una matriz de datos, donde las filas corresponden a las especies de peces estudiados y las columnas a los distintos ítems alimenticios. Cada variable se expresó como porcentaje del total, a los cuales se les aplicó una transformación raíz cuadrada para estabilizar la varianza y la variabilidad de los componentes alimenticios con bajos valores. Luego, las especies y los componentes alimenticios se ordenaron mediante Análisis de Correspondencia Destendenciado (*Detrended Correspondence Analysis*, DCA). Esta técnica de ordenación por autovectores basada en promedios recíprocos reordena los datos en un espacio de pequeñas dimensiones, en el que las entidades con mayor similitud son agrupadas y las de menor similitud se separan (Gauch, 1982).

3.4.- Determinación y análisis de la dieta por isótopos estables de carbono y nitrógeno

Para los cinco individuos de mayor talla de cada especie, colectados durante el muestreo de verano, se cuantificó la relación de los isótopos estables de carbono ($\delta^{13}C$) y nitrógeno ($\delta^{15}N$) en dos tejidos diferentes: hígado y músculo. Además, para tres individuos de invierno se determinó la relación de ambos isótopos en el músculo. El hígado tiene una tasa de recambio alta y brinda información referente a días o semanas, mientras que el músculo tiene tasa de recambio media y brinda información referente a semanas o meses (Hobson & Clark, 1992; Wainright *et al*, 1993; Begg & Weidman, 2001; Gaston & Suthers, 2004). Estos análisis fueron realizados en el Centro de Energía Nuclear en Agricultura de la Universidad de San Pablo (Piracicaba, Brasil).

Las razones de isótopos estables de la muestra y de los estándares con los que son comparados se expresan como δ (delta) en partes por mil (‰) de acuerdo a los estándares aceptados. La ecuación empleada es: $\delta^{15}N$ ó $\delta^{13}C = [(R \text{ muestra}/R \text{ estándar}) - 1] * 1000$, donde el R muestra para $\delta^{15}N$, es la proporción entre sus isótopos $^{15}N/^{14}N$; mientras que para $\delta^{13}C$ es la proporción de los isótopos de $^{13}C/^{12}C$. Los estándares empleados fueron el nitrógeno atmosférico para el $\delta^{15}N$ y una calcita fósil llamada Pee Dee Belemnita (PDB) para el $\delta^{13}C$. Al realizar la lectura de isótopos estables en el espectro fotómetro de masas, se obtiene un valor isotópico relativo por muestra (Park & Epstein, 1961).

Finalmente, para estimar la posición trófica de cada especie, se analizaron muestras de músculo (n=5) de una especie de caracol que consume principalmente perifiton (*Pomacea canaliculata*) y de un molusco bivalvo filtrador (*Corbicula fluminea*) (Figura 4), representando así las vías bento-litoral y pelágica de transferencia de energía, respectivamente. Luego, la posición trófica (PT) de cada especie se calculó como: $PT = \lambda + (\delta^{15}N_{\text{predador}} - [\delta^{15}N_{\text{bivalvo}} * \alpha + \delta^{15}N_{\text{caracol}} * (1-\alpha)]) / F$, donde λ es el nivel trófico de los consumidores utilizados para la línea de base ($\lambda = 2$ porque el caracol y el bivalvo son consumidores primarios), $\delta^{15}N_{\text{predador}}$ es la firma de cada especie considerada, α es la proporción de C derivada de la base de la trama trófica [$\alpha = (\delta^{13}C_{\text{Predador}} - \delta^{13}C_{\text{caracol}}) / (\delta^{13}C_{\text{bivalvo}} - \delta^{13}C_{\text{caracol}})$] y F es el fraccionamiento del N por nivel trófico (considerado 3,5 ‰) (Post, 2002; García *et al.*, 2006).

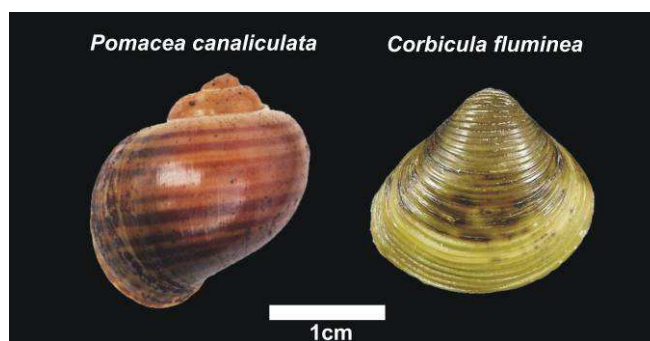


Figura 4. *Pomacea canaliculata* y *Corbicula fluminea*: fotografías de las especies utilizadas para construir la línea de base isotópica.

3.5.- Análisis estadísticos

La asociación entre la amplitud de dieta y el solapamiento y entre los descriptores de la dieta por el método FRO% y FRV%, se evaluaron a través de la prueba de correlación de rangos de Spearman. Las diferencias entre especies en la composición isotópica (i.e., valores de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$) fueron analizadas separadamente mediante ANOVAs de una vía, considerando el valor promedio de ambas estaciones para el tejido muscular. Por otra parte, las diferencias entre especies en la posición trófica fueron analizadas mediante ANOVAs de una vía, considerando el valor de $\delta^{13}C$ y $\delta^{15}N$ de verano (única estación donde se analizaron las especies de la línea de base) para tejido muscular. Finalmente, las diferencias entre estaciones dentro de cada especie en la composición isotópica se analizaron separadamente,

mediante ANOVAs de una vía, comparando los valores para el tejido muscular en invierno y verano. Cabe aclarar que en estos análisis se utilizó el músculo porque este tejido integra un periodo de tiempo mayor que el hígado y por tanto es menos sensible a fluctuaciones particulares entre organismos.

Para analizar diferencias entre especies en el comportamiento trófico intra-individual se compararon, mediante ANOVAs, las distancias (euclidianas en el espacio $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$) entre los valores isotópicos de músculo e hígado (Martínez del Río et al. 2009). Para analizar diferencias entre especies en el comportamiento trófico interindividual se compararon, también mediante ANOVAs, las distancias (euclidianas en el espacio $\delta^{13}\text{C}$ - $\delta^{15}\text{N}$) entre los valores isotópico del músculo de cada individuo al valor medio de su especie (Martínez del Río et al. 2009). Cuando las distancias hígado-músculo son altas y músculo-músculo son bajas, la población es generalista debido a que está compuesta por individuos generalistas, mientras que la situación contraria indica que la población es generalista debido a que está compuesta por individuos especialistas que difieren en su dieta (Figuras 1A y 1D); cuando ambas distancias son bajas es porque la población es especialista (Figuras 1B y 1C).

Diferencias entre especies en el tamaño de los órganos digestivos se compararon a través de análisis de covarianza, utilizando el largo estándar (para el largo de los órganos) y el peso de la carcasa (para la masa de los órganos) como covariables. En todos los casos los supuestos del ANOVA fueron evaluados con las pruebas de Kolgomorov-Smirnoff (normalidad) y Levene (homoscedasticidad), mientras que posibles interacciones entre los factores principales y las covariables fueron evaluadas con el test de paralelismo. Las comparaciones pareadas entre grupos (*a posteriori*) se evaluaron a través de la prueba HSD de Tukey. Finalmente, la relación entre las variables morfométricas y los descriptores de la dieta – tanto a nivel de contenido estomacal como de composición isotópica – se evaluaron a través de correlaciones producto-momento de Pearson.

4.- Resultados

4.1.- Análisis de la dieta mediante el contenido estomacal

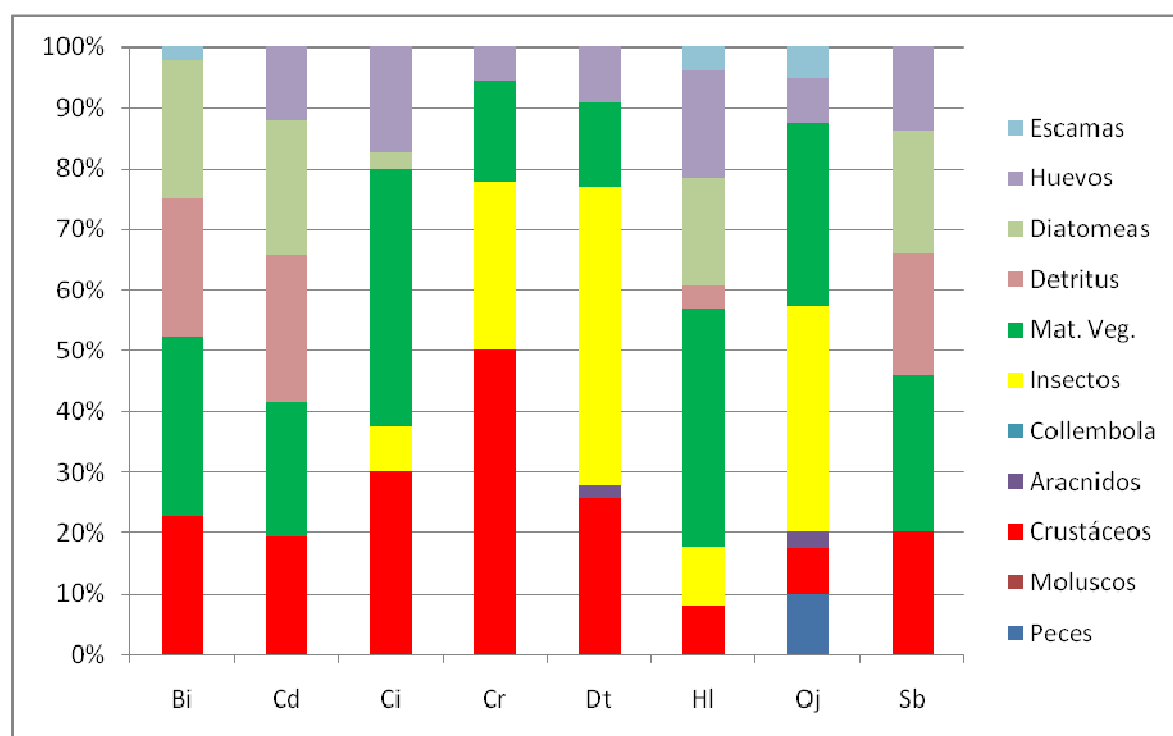
Variación estacional en la ocurrencia de presas

Para el muestreo de verano se identificaron un total de 37 ítems alimenticios. En cambio, para el de invierno se reconocieron sólo 23. Estos ítems fueron agrupados según su identidad en los siguientes grupos taxonómicos: vertebrados, moluscos, crustáceos, arácnidos, colémbolos, insectos, material vegetal superior, material vegetal filamentoso (algas), huevos, diatomeas y detritus (Anexo 1, Tabla A1.1).

En el muestreo de verano, ocho de los 37 ítems estuvieron representados por recursos no provenientes del sistema acuático (alóctonos), principalmente arácnidos e insectos terrestres y fueron explotados principalmente por *O. jenynsii* y *D. terofali*. El resto de los ítems alimenticios estuvieron representados por peces, moluscos, crustáceos, insectos, diatomeas y algas filamentosas, que proceden del propio sistema (autóctonos) y que fueron utilizados por las demás especies de peces colectadas. Estos resultados contrastan con el muestreo de invierno, donde seis de los 23 recursos ingeridos por los peces fueron de carácter alóctono y fueron utilizados por *B. iheringi*, *C. interruptus*, *C. rachovii*, *D. terofali* y *O. jenynsii*. La figura 5 muestra las diferencias entre los muestreos de verano e invierno con respecto a la Frecuencia Relativa de Ocurrencia (%FRO). Particularmente, en el período invernal se registró un aumento en el consumo de microcrustáceos y una disminución en el consumo de material vegetal (especialmente algas filamentosas del género *Spyrogira*).

En base a las categorías de variables designadas para el análisis del índice de amplitud de nicho de Levins (B) (Anexo 1, Tabla A1.2), los valores obtenidos para verano e invierno se muestran en la tabla 1. En base a estos valores se calcularon las diferencias en la utilización de recursos tras el cambio de estación (Tabla 1). Como puede observarse, todas las especies de peces sufrieron una disminución, en mayor o menor grado, en su amplitud de nicho durante el invierno. *Cnesterodon decemmaculatus* y *S. biornata* muestran las mayores diferencias, con valores de 0,363 y 0,422 respectivamente. En cambio *H.luetkenii* y *C. interruptus* experimentaron cambios menores en su amplitud, siendo éstos 0,001 y 0,043, respectivamente. En términos relativos, es decir, comparando el orden de cada especie con respecto a los demás componentes del ensamble, se observa que: *S. biornata* y *C. decemmaculatus* presentan valores altos en verano y bajos en invierno; *H.luetkenii* y *D. terofali* presentan valores altos en invierno y bajos en verano; *C. interruptus* presenta valores bajos todo el año, *B. iheringi* y *O. jenynsii* valores intermedios todo el año y *C. rachovii* valores altos todo el año (Tabla 1).

Verano



Invierno

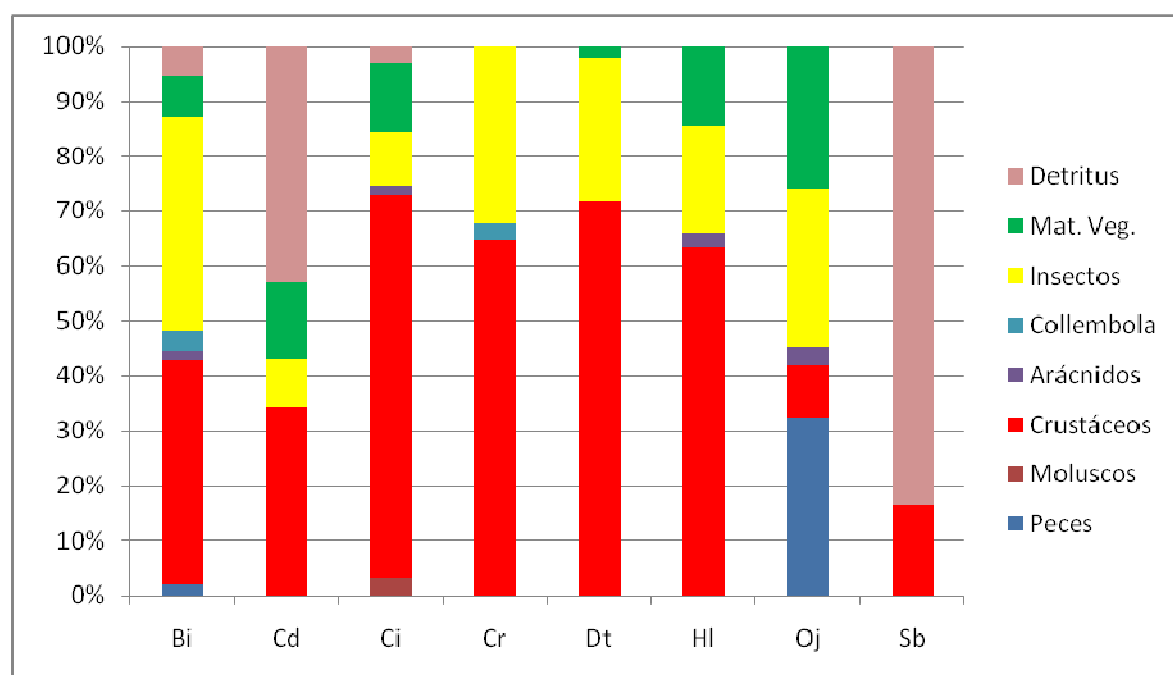


Figura 5. Frecuencia Relativa de Ocurrencia para cada una de las especies durante el verano y el invierno. El código de cada especie esta representado por la inicial del género seguida por la del epíteto específico.

Tabla 1. Índice de Levins (B) durante el muestreo de verano e invierno para cada especie. El código de cada especie está representado por la inicial del género seguida por la del epíteto específico

Especie	B verano	B invierno	ΔB	B total
Bi	0,682	0,557	0,125	0,6195
Cd	0,841	0,477	0,363	0,659
Ci	0,515	0,472	0,043	0,4935
Cr	0,733	0,574	0,159	0,6535
Dt	0,625	0,578	0,047	0,6015
Hl	0,617	0,616	0,001	0,6165
Oj	0,628	0,540	0,088	0,584
Sb	0,807	0,385	0,422	0,596

Los valores obtenidos para el índice simplificado de Morisita (C_H) según la ocurrencia de los ítems alimenticios para la temporada de verano e invierno se presentan en la Tabla 2. El valor medio de solapamiento para cada estación y especie se representa en la Tabla 3. En la misma se puede notar que la mayor diferencia entre verano e invierno del índice de Morisita lo presentó *S. biornata* con 0,444, mientras que la menor diferencia fue registrada para *D. terofali* con un valor de - 0,161. Estos análisis indican que *H.luetkenii* y *C. interruptus* presentaron valores altos en las dos estaciones; *C. decemmaculatus* y *B. iheringi* presentan valores relativamente altos en ambas estaciones; *S. biornata* presenta valores altos en verano, pero bajos en invierno; *C. rachovi* y *D. terofali* presentan valores bajos en verano y relativamente altos en invierno; finalmente, *O. jenyinsii* presenta valores bajos todo el año.

Por último, cabe mencionar que ni la amplitud de la dieta ni el solapamiento entre especies estuvieron correlacionados entre estaciones o entre ellos.

Tabla 2. Valores de solapamiento según el índice de Morisita (C_H) para cada par de especies. Se señala en negrita los valores superiores a 0,6 los cuales indican un solapamiento significativo.

Especies	C_H verano	C_H invierno	Especies	C_H verano	C_H invierno
Bi - Cd	0,948	0,334	Ci - Dt	0,387	0,815
Bi - Ci	0,550	0,475	Ci - Hl	0,828	0,899
Bi - Cr	0,204	0,526	Ci - Oj	0,444	0,304
Bi - Dt	0,127	0,476	Ci - Sb	0,624	0,095
Bi - Hl	0,677	0,649	Cr - Dt	0,463	0,743
Bi - Oj	0,165	0,262	Cr - Hl	0,324	0,591
Bi - Sb	0,936	0,050	Cr - Oj	0,304	0,068
Cd - Ci	0,550	0,506	Cr - Sb	0,221	0,020
Cd - Cr	0,223	0,385	Dt - Hl	0,284	0,690
Cd - Dt	0,159	0,363	Dt - Oj	0,522	0,082
Cd - Hl	0,690	0,423	Dt - Sb	0,163	0,063
Cd - Oj	0,145	0,182	Hl - Oj	0,389	0,363
Cd - Sb	0,990	0,508	Hl - Sb	0,762	0,029
Ci - Cr	0,429	0,588	Oj - Sb	0,179	0

Tabla 3. Valores de verano e invierno, diferencia entre ambas estaciones y valor promedio para todo el año del índice de Morisita (C_H) calculado a partir de %FRO para cada especie.

Especie	C_H Verano	C_H Invierno	ΔC_H	C_H Total
Bi	0,51538235	0,39615999	0,119222	0,45577117
Cd	0,5292991	0,3859241	0,143375	0,4576116
Ci	0,54470543	0,5261553	0,018550	0,53543037
Cr	0,30975535	0,4173878	- 0,107632	0,36357157
Dt	0,30084874	0,46177987	- 0,160931	0,38131431
Hl	0,56509557	0,52098083	0,044114	0,5430382
Oj	0,30675494	0,18021773	0,126537	0,24348633
Sb	0,55364664	0,10951752	0,444129	0,33158208

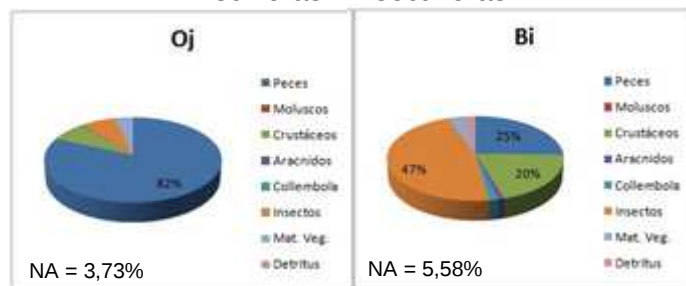
Análisis volumétrico de la dieta durante el invierno

Se identificaron un total de 23 ítems alimenticios y se clasificaron según su nivel taxonómico en vertebrados, moluscos, crustáceos, arácnidos, insectos, colémbolos, material vegetal, y detritus (Anexo 1, Tabla A1.3). El método de FRO% en base al volumen (Figura 6) indica que los peces superaron el 10% del volumen de los recursos consumidos por *B. iheringi* y *O. jenynsii*. Asimismo, el detritus es el único ítem alimenticio que superó el 10% del volumen de dieta en especies como *C. decemmaculatus* y *S. biornata*. Los crustáceos del orden Amphipoda y el detritus representó una ocurrencia mayor al 10% del volumen consumido en *C. interruptus*. En el caso de *Characidium rachovii* los crustáceos Copépoda y Cladóceras, así como las larvas de la familia del díptero Chironomidae representaron más del 10% del volumen de presas consumidas. Para *D. terofali*, de los nueve ítems alimenticios consumidos, los crustáceos Copépoda, Ostrácoda y Cladóceras junto a la familia de insectos Himenóptera, representaron por separado un volumen mayor al 10%. Asimismo, los crustáceos Amphipoda y el material vegetal superaron el 10% del volumen de presas consumidas por *H.luetkenii*.

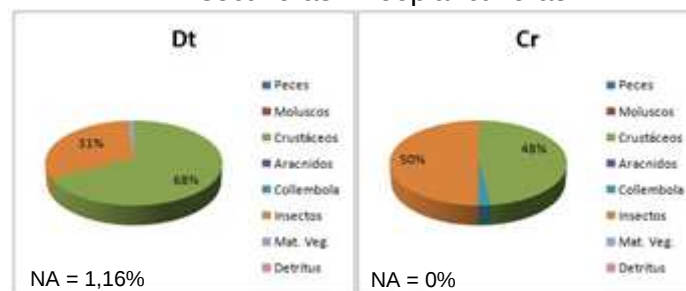
En base a las categorías taxonómicas utilizadas, el índice de amplitud de nicho de Levins en función del volumen se determinó para todas las especies, encontrándose valores menores a 0,1 en *S. biornata* (0,005), *C. decemmaculatus* (0,030) y *O. jenynsii* (0,069), valores entre 0,1 y 0,3 en *C. interruptus* (0,191), *H.luetkenii* (0,228), *B. iheringi* (0,258) y valores mayores a 0,3 en *C. rachovii* (0,425) y *D. terofali* (0,579). Como puede observarse, en líneas generales el comportamiento de este índice es similar al mismo índice basado en la frecuencia relativa de ocurrencia ($r = 0,79$, $t_6 = 3,11$, $P = 0,03$).

Por otro lado, el índice simplificado de Morisita mostró valores que van desde 0 a 0,7454 (Tabla 4). Sin embargo, sólo la relación entre las especies *H.luetkenii* - *C. interruptus* muestra un alto valor de solapamiento (0,745). El resto de los valores observados son relativamente bajos (i.e., menor a 0,3), excepto el solapamiento entre *D. terofali* - *C. rachovii* que puede considerarse intermedio (0,425). Esta disminución marcada en los valores de solapamiento calculados a partir de la frecuencia relativa volumétrica, en comparación a aquellos calculados a partir de la frecuencia relativa de ocurrencia, indica claramente que el solapamiento entre especies es menor cuando se utiliza una estimación más realista de la importancia relativa de cada ítem alimenticio. No obstante, la correlación entre las estimaciones realizadas por ambos métodos fue muy alta ($r = 0,93$, $t_6 = 6,12$, $P = 0,001$).

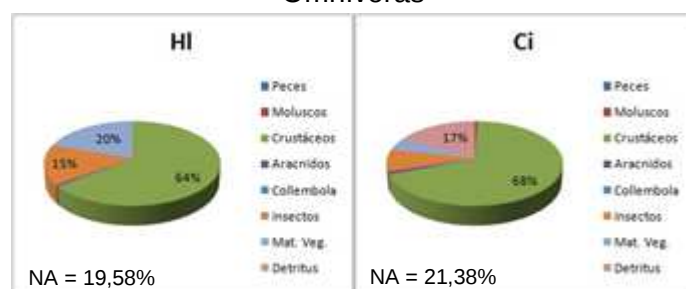
Piscívoras - Insectívoras



Insectívoras - Zooplanctívoras



Omnívoras



Sedimentívoras

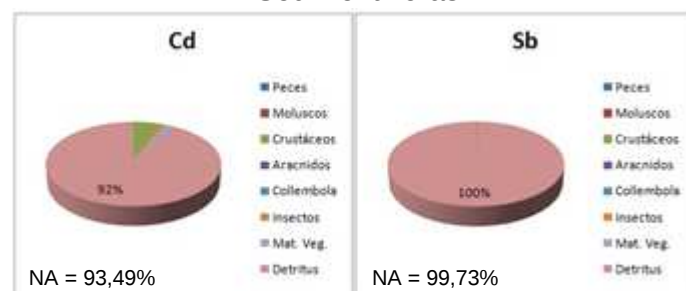
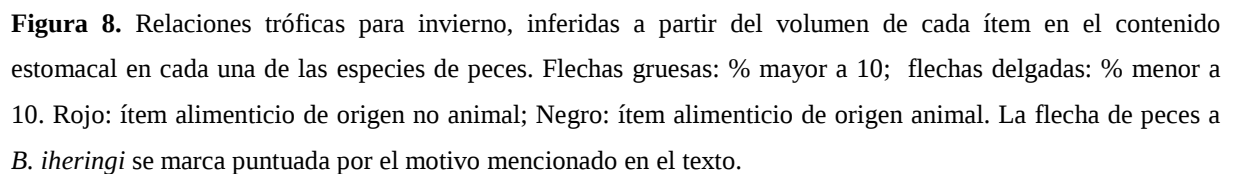
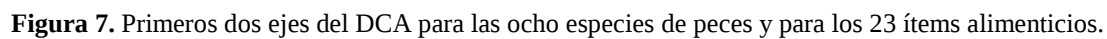


Figura 6. Representación grafica de la frecuencia relativa volumétrica para cada especie. NA = porcentaje volumétrico de material no animal en la dieta de cada especie. Se utilizó el criterio de 10% de material no animal para considerar una especie como omnívora.

Tabla 4. Valores de solapamiento en función de los recursos consumidos por las diferentes especies de peces. Las especies con un solapamiento mayor a 0,6 están representadas en negrita.

Especies	C _H	Especies	C _H
Bi - Cd	0,014	Ci - Dt	0,123
Bi - Ci	0,121	Ci - Hl	0,745
Bi - Cr	0,181	Ci - Oj	0,035
Bi - Dt	0,276	Ci - Sb	0,016
Bi - Hl	0,243	Cr - Dt	0,425
Bi - Oj	0,078	Cr - Hl	0,170
Bi - Sb	8E-04	Cr - Oj	0,002
Cd - Ci	0,215	Cr - Sb	4E-06
Cd - Cr	0,006	Dt - Hl	0,192
Cd - Dt	0,006	Dt - Oj	0,002
Cd - Hl	0,008	Dt - Sb	3E-05
Cd - Oj	0,001	Hl - Oj	0,021
Cd - Sb	0,135	Hl - Sb	6E-06
Ci - Cr	0,106	Oj - Sb	0

Finalmente, en cuanto al análisis de correspondencia destendenciado se observó que el primer eje explica el 35,5% de la varianza total de los datos y permite ordenar el ensamble de peces en tres grupos (Figura 7). El primero está conformado por *S. biornata* y *C. decemmaculatus* (grupo I) y está definido principalmente por el consumo de detritus y en parte por el consumo de microcrustáceos. El segundo grupo lo conforman *D. terofali*, *C. rachovii*, *H.luetkenii* y *C. interruptus* (grupo II) y está definido no sólo por el consumo de microcrustáceos, sino también por algunas familias de insectos y en parte material vegetal. El tercer grupo está integrado por *O. jenynsii* y *B. iheringi* (grupo III) y está definido por el consumo de insectos y peces. Al respecto, cabe mencionar que la asociación entre *O. jenynsii* y *B. iheringi* está acentuada por la presencia de restos de peces en un único individuo de *B. iheringi*. En base a estas relaciones entre predadores y presas es posible representar la trama trófica de forma gráfica (Figura 8).



4.2.- Determinación y análisis de la dieta por isótopos estables

Comparación entre especies en la composición isotópica

Los valores promedio de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para cada especie y tejido se muestran en la Tabla 5. Los valores de $\delta^{13}\text{C}$ en músculo indican diferencias altamente significativas entre especies ($F_{7,56} = 22.6$; $P = 0,000001$); específicamente, se encontraron las siguientes diferencias: (1) *O. jenynsii* presentó valores mayores que todas las especies salvo *H.luetkenii*; (2) *H.luetkenii* presentó mayores valores que *C. interruptus*; (3) *S. biornata* presentó valores menores que todas las demás especies; (4) *C. decemmaculatus* presentó valores menores que *C. rachovii*, *D. terofali* y *H.luetkenii* (Anexo 2, Tabla A2.1). En cuanto a los valores de $\delta^{15}\text{N}$ en músculo, también se encontraron diferencias significativas entre especies ($F_{7,56} = 7,59$; $P = 0,00001$), las cuales se debieron a: (1) *S. biornata* presentó valores menores que todas las demás especies salvo *C. decemmaculatus* y *C. rachovi*; (2) *O. jenynsii* presentó valores mayores que *C. decemmaculatus* y *C. rachovi* (Anexo 2, Tabla A2.2). Entonces, la comparación inter-específica indica que *S. biornata* y *C. decemmaculatus* son las especies con menores valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, mientras que *O. jenynsii* y *H.luetkenii* son las especies con mayores valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

A partir de los datos de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de músculo de verano, y considerando los valores observados para las especies muestreadas para la línea de base – *Corbicula fluminea* ($\delta^{13}\text{C} = -32,86$; $\delta^{15}\text{N} = 8,16$) y *Pomacea canaliculata* ($\delta^{13}\text{C} = -25,94$; $\delta^{15}\text{N} = 1,34$) – se estimó la posición trófica de cada especie (Tabla 6). Se encontraron diferencias significativas entre especies en la posición trófica ($F_{7,47} = 4,78$; $P = 0,0004$). Específicamente, se observó que: (1) *S. biornata* fue menor que todas las demás especies; (2) *C. decemmaculatus* fue menor que el resto de las especies salvo *C. interruptus*; (3) *D. terofali* fue mayor que *C. interruptus* y *H.luetkenii* fue mayor que *C. interruptus* y *B. iheringi*; (4) *O. jenynsii* fue mayor que todas las especies salvo *H.luetkenii* (Anexo 2, Tabla A2.3). En todos los tejidos analizados la posición trófica estuvo más correlacionada con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ que con los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 7).

Tabla 5. Valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ y sus correspondientes errores estándares para las muestras de tejido de hígado y músculo para cinco individuos de cada una de las especies estudiadas.

Especie	Músculo invierno		Músculo verano		Hígado verano	
	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
<i>B. iheringii</i>	-27,52 (0,50)	12,78 (1,14)	-28,19 (0,59)	12,18 (0,67)	-29,33 (1,24)	9,830 (1,05)
<i>C. decemmaculatus</i>	-27,43 (1,09)	9,16 (0,68)	-31,51 (0,34)	12,16 (0,67)	-34,30 (0,59)	10,46 (0,67)
<i>C. interruptus</i>	-28,86 (0,92)	14,74 (0,67)	-29,31 (0,34)	10,81 (0,34)	-30,49 (0,78)	7,67 (0,35)
<i>C. rachovi</i>	-27,80 (1,05)	10,85 (0,99)	-26,95 (0,44)	11,31 (0,48)	-28,97 (0,26)	10,51 (0,25)
<i>D. terofali</i>	-29,28 (0,69)	11,62 (0,39)	-25,72 (0,56)	11,81 (0,20)	-26,82 (1,01)	10,53 (0,29)
<i>H. luetkenii</i>	-26,39 (0,80)	13,48 (1,02)	-25,81 (0,23)	13,14 (0,51)	-28,13 (0,89)	10,62 (0,72)
<i>O. jenynsii</i>	-25,08 (0,77)	14,21 (1,87)	-24,16 (0,76)	14,39 (0,88)	-25,58 (0,64)	12,06 (0,54)
<i>S. biornata</i>	-32,07 (0,40)	7,58 (0,72)	-33,29 (0,32)	9,66 (0,51)	-33,34 (1,66)	8,38 (0,34)

Tabla 6. Posición trófica ($\pm 1\text{SE}$) de cada especie estimada a partir de la composición isotópica de verano para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$.

Especies	Posición trófica
<i>B. iheringii</i>	4,46 (0,15)
<i>C. decemmaculatus</i>	3,52 (0,28)
<i>C. interruptus</i>	3,76 (0,12)
<i>C. rachovi</i>	4,56 (0,21)
<i>D. terofali</i>	4,88 (0,10)
<i>H. luetkenii</i>	5,33 (0,17)
<i>O. jenynsii</i>	5,72 (0,26)
<i>S. biornata</i>	2,47 (0,13)

Tabla 7. Correlación entre la posición trófica y la composición isotópica para los tres tejidos analizados.

	PT vs $\delta^{13}\text{C}$	PT vs $\delta^{15}\text{N}$
Músculo invierno	$r = 0,81$; $P = 0,01$	$r = 0,71$; $P = 0,05$
Músculo verano	$r = 0,98$; $P = 0,00002$	$r = 0,86$; $P = 0,007$
Hígado verano	$r = 0,91$; $P = 0,002$	$r = 0,77$; $P = 0,03$

Variación estacional en la composición isotópica

Cuando se comparan los valores isotópicos entre los tejidos de músculo de invierno y verano, se observó que al pasar de verano a invierno: (1) *S. biornata* y *C. decemmaculatus* aumentaron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ ($F_{1,6} = 19,8$; $P = 0,004$ y $F_{1,6} = 5,53$; $P = 0,05$, respectivamente) y disminuyeron los valores de $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{1,6} = 8,60$; $P = 0,03$ y $F_{1,6} = 5,90$; $P = 0,05$, respectivamente); (2) *C. interruptus* aumentó el valor de $\delta^{15}\text{N}$ ($F_{1,6} = 34,2$; $P = 0,001$); (3) *D. terofali* disminuyó el valor de $\delta^{13}\text{C}$ ($F_{1,6} = 15,6$; $P = 0,01$); y (4) *O. jenynsii*, *B. iheringi*, *H. luetkenii* y *C. rachovii* no cambiaron significativamente su composición isotópica (Figura 9).

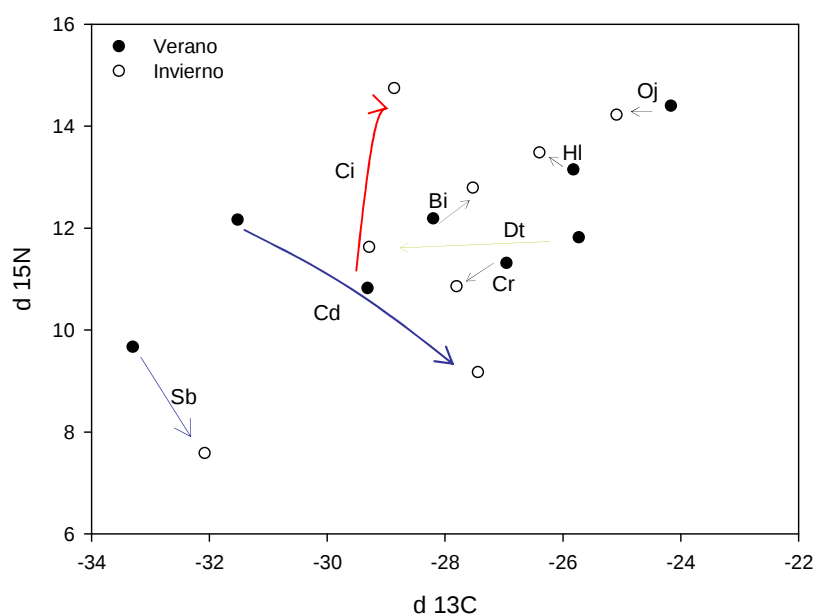


Figura 9. Cambios estacionales en la composición isotópica evaluada en tejido muscular para cada especie. Las flechas rojas indican cambios significativos para el $\delta^{15}\text{N}$, las flechas verdes indican cambios significativos para el $\delta^{13}\text{C}$, y las flechas azules indican cambios significativos en ambos isótopos.

Variación intra e interindividual en el comportamiento trófico

Si bien no se observaron diferencias significativas entre especies en cuanto a la variación intraindividual (i.e., distancia músculo a hígado: $F_{7,32} = 1,34$; $P = 0,26$) o interindividual (i.e., distancia músculo de cada individuo al valor medio del músculo para la especie: $F_{7,32} = 1,33$; $P = 0,28$) en el comportamiento trófico, los valores observados indican que: (1) *C. interruptus* y *H. luetkenii* presentaron distancias totales (i.e., $d1+d2$) altas, las

mayores distancia hígado-músculo y las menores distancias músculo-músculo, sugiriendo un comportamiento poblacional generalista relacionado con individuos generalistas a nivel dietario; (2) *O. jennynsii* y *B. iheringi* presentaron distancias totales altas, valores intermedios para la distancia hígado-músculo, y los valores más altos para la distancia músculo-músculo, sugiriendo un comportamiento poblacional generalista dado por individuos con cierta especialización a nivel dietario; (3) *C. decemmaculatus* y *S. biornata* presentaron valores intermedios para las tres distancias, sugiriendo poblaciones no tan generalistas como las anteriores y sin una estrategia individual clara; (4) *C. rachovii* y *D. terofali* presentaron los valores más bajos para la distancia total y para la distancia hígado-músculo, sugiriendo una estrategia especialista isotópica tanto a nivel poblacional como individual (Figuras 10 y 11).

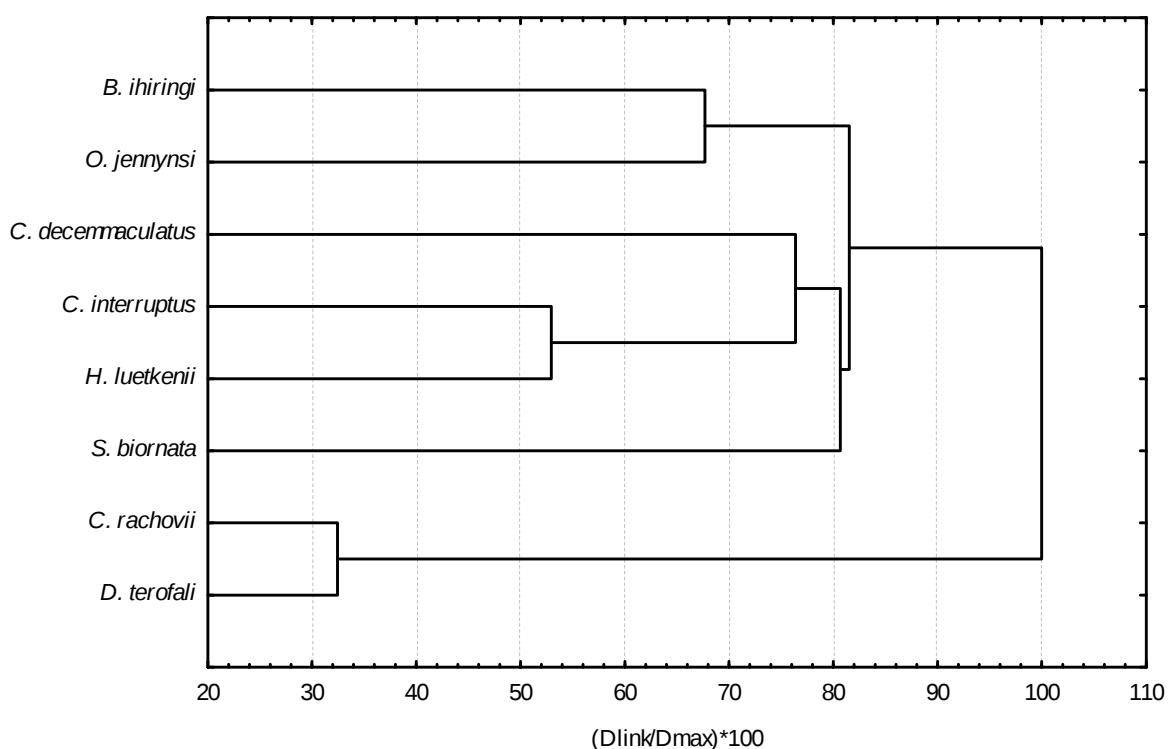


Figura 10. Árbol de ligamiento entre especies basado en las distancias euclidianas escaladas y estimado a partir del comportamiento trófico intra (distancia isotópica entre los tejidos de hígado y músculo) e interindividual (i.e., distancia isotópica del músculo de cada individuo a la media de la especie).

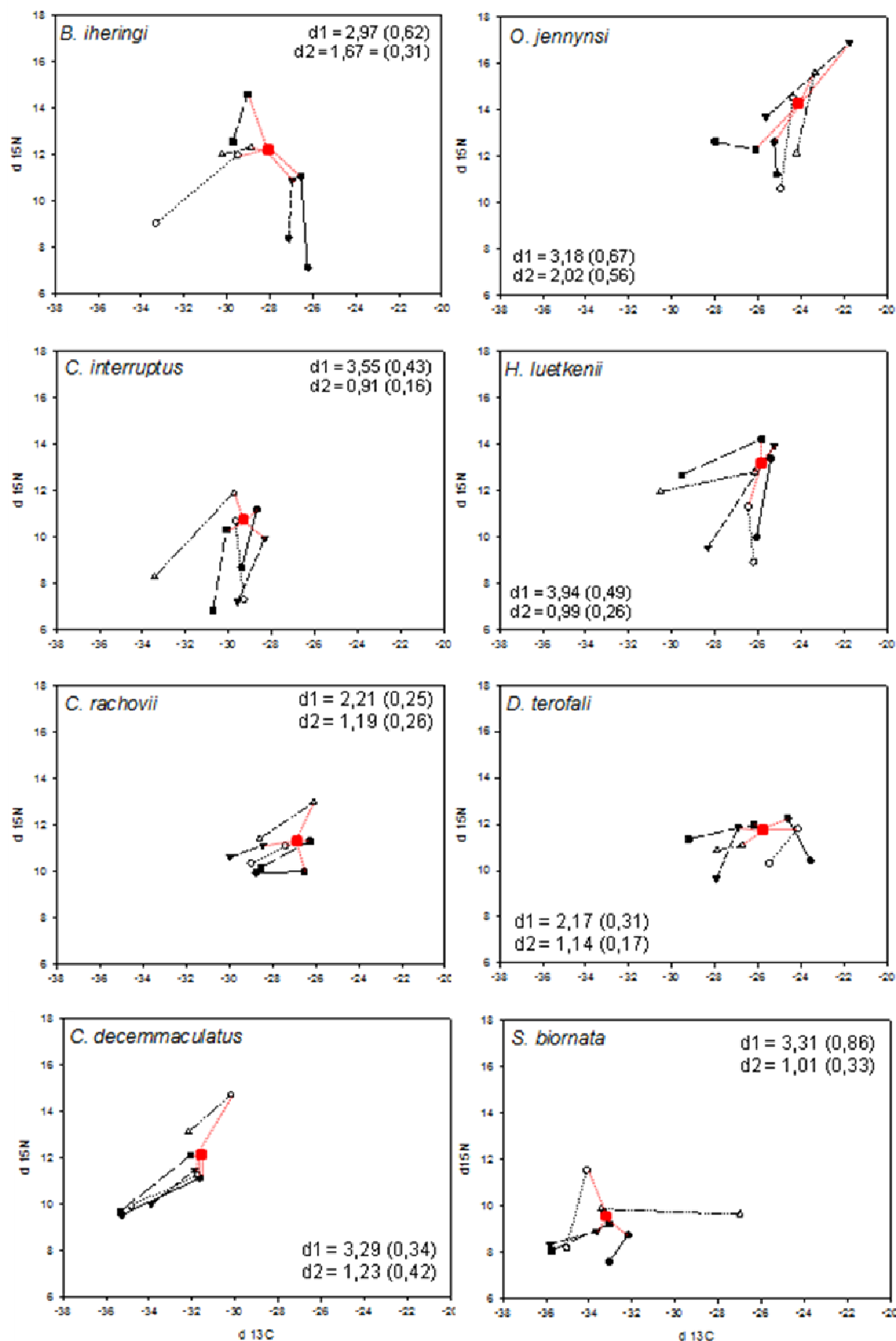


Figura 11. Distancias isotópicas entre el hígado y músculo de cada individuo ($d1$ = líneas negras) y entre el músculo de cada individuo y la media del músculo para la especie ($d2$ = líneas rojas).

4.3.- Comparación de la dieta estimada por contenido estomacal y por isótopos estables

Amplitud y solapamiento de dieta

Por las razones ya mencionadas, para estos análisis comparativos entre especies se usaron los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ para músculo, combinando las muestras de invierno y verano. La amplitud de dieta durante el invierno se correlacionó positivamente con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, mientras que la amplitud de dieta durante el verano tendió a correlacionarse negativamente con dichos valores (Figura 12). En cuanto al índice de solapamiento, no se encontraron relaciones significativas con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Sin embargo, el solapamiento promedio de las dos estaciones se correlacionó positivamente con el comportamiento trófico intraindividual ($r = 0,79$; $t_6 = 10,0$; $P = 0,02$), indicando que las especies más generalistas son las que presentan mayores valores de solapamiento promedio.

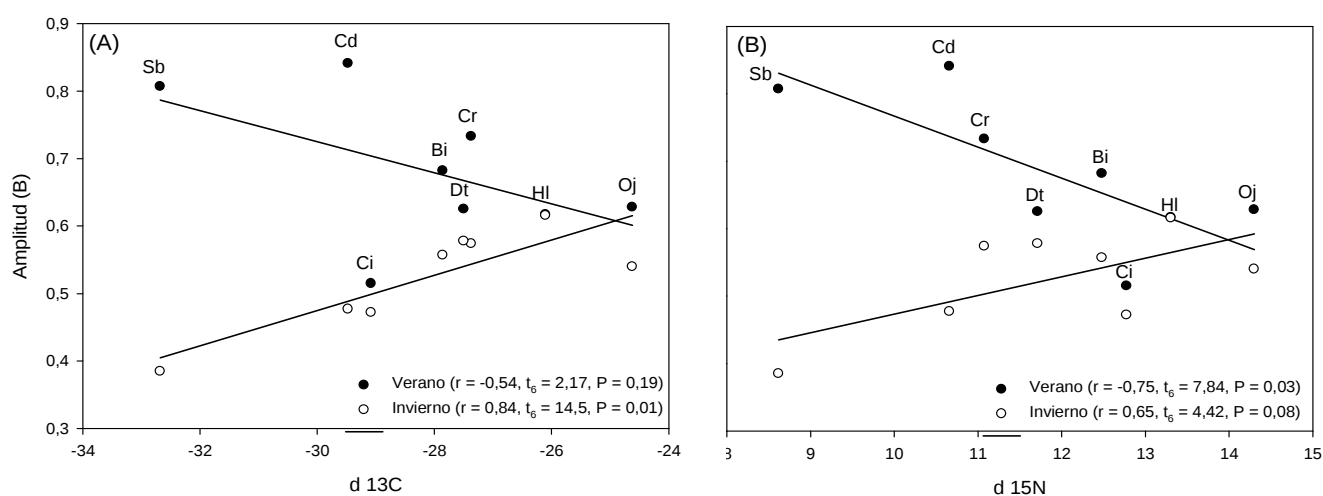


Figura 12. Correlación entre la amplitud de dieta y la composición isotópica de cada especie para cada estación. La abreviatura de cada especie se pone sólo en los valores de verano. La correlación negativa entre la amplitud y el $\delta^{13}\text{C}$ no es significativa, solo marca una tendencia.

Cambios estacionales en la dieta

Si se acepta que (1) el material vegetal de origen acuático (i.e., algas) y las diatomeas poseen valores menores de $\delta^{13}\text{C}$ que el detritus, y las plantas superiores un valor mayor al de los anteriores, y que (2) los insectos poseen valores mayores de $\delta^{13}\text{C}$ que los microcrustáceos

y las larvas de insectos, entonces se podría afirmar que existió una buena correspondencia entre los cambios estacionales a nivel isotópico y los cambios en la composición de ítems en la dieta. A continuación se detalla lo observado para cada especie al pasar del verano al invierno.

B. iheringi: se observó un aumento de los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, aunque no significativo, indicando un aumento en la posición trófica de las presas y una disminución en la importancia de las fuentes de carbono acuáticas. Dichos cambios se correlacionan con un aumento en el consumo de crustáceos e insectos en detrimento del consumo de detritus, diatomeas y material vegetal (principalmente algas filamentosas).

C. decemmaculatus: se observó un aumento en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y una disminución en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ indicando un aumento en la importancia de las fuentes de carbono terrestre; esto se corresponde con una disminución en el consumo de diatomeas y un aumento del consumo de detritus. La disminución del nivel trófico de las presas no se correlacionó con los datos de la dieta.

C. interruptus: se observó un aumento en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ indicando un aumento en la posición trófica de las presas; esto se relacionó con el aumento del consumo de crustáceos en detrimento del consumo de material vegetal (principalmente algas).

C. rachovii: no se observaron diferencias isotópicas, lo que es congruente con una dieta dominada por insectos y crustáceos en ambas estaciones.

D. terofali: se observó una disminución en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ indicando una caída en la importancia de las fuentes de carbono terrestres; esto se corresponde con un aumento en el consumo de crustáceos en detrimento del consumo de insectos.

H. luetkenii: no se observaron cambios en la composición isotópica, aunque sí ocurrieron cambios importantes en la dieta (en particular, un aumento en el consumo de crustáceos e insectos en detrimento del consumo de material vegetal y diatomeas).

O. jenynsii: no se observaron diferencias isotópicas, lo que es congruente con una dieta dominada por insectos, material vegetal y peces en ambas estaciones.

S. biornata: se observó un aumento en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y una disminución en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ sugiriendo una disminución en la posición trófica de las presas y en la

importancia de las fuentes de carbono acuáticas; esto podría relacionarse con un aumento en el consumo de detritus en detrimento del consumo de material vegetal (principalmente algas), diatomeas y huevos.

Relaciones con la masa corporal

No se observó una correlación entre la masa corporal y los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$, ni con la posición trófica de cada especie. Tampoco se observó una relación entre la masa corporal y la amplitud de dieta, o entre la masa corporal y el solapamiento dietario de cada especie.

4.4.- Correlación entre la dieta y la morfometría del tracto digestivo

Las medidas de tamaño corporal, conjuntamente con el largo y peso seco de los órganos digestivos para cada especie, se presentan en la Tabla 8. La relación entre el largo de los órganos digestivos y el largo estándar, y entre el peso seco de dichos órganos y el peso seco de la carcasa se presentan en la Tabla 9. En la Figura 13 se muestran los tractos digestivos de cada una de las especies estudiadas. Todas las especies examinadas presentaron un tubo digestivo diferenciado, es decir que se pudieron identificar el esófago, estómago e intestino, excepto en *C. decemmaculatus* que carece de estómago. El estómago - cuando estuvo presente - presentó forma de bolsa asimétrica alargada, salvo en *S. biornata* donde la bolsa es esférica, y presenta una molleja muscular ensanchada y rígida recubriendo el estómago. Las especies *S. biornata* y *C. decemmaculatus* presentaron intestinos relativamente más largos que los demás. Por último, se observó la presencia de ciegos pilóricos en todas las especies excepto en *C. decemmaculatus*.

En cuanto a la comparación estadística de las medidas entre las especies, el largo del estómago difirió significativamente ($F_{6,65} = 11,1$; $P = 0.000001$) entre todos los pares de especies salvo *D. terofali* con *H.luetkenii*, *D. terofali* con *B. iheringi* y *H.luetkenii* con *C. interruptus* (Anexo 3, Tabla A3.1); el largo del intestino difirió significativamente ($F_{7,74} = 663,0$; $P = 0.000001$) entre todos los pares de especies salvo *H.luetkenii* con *B. iheringi*, *H.luetkenii* con *C. interruptus*, *H.luetkenii* con *O. jenynsii*, *B. iheringi* con *C. interruptus* y *B. iheringi* con *O. jenynsii* (Anexo 3, Tabla A3.2); el peso seco del estómago difirió

significativamente ($F_{6,64} = 11,1$; $P = 0.000001$) entre todos los pares salvo *D. terofali* con *H. luetkenii* y *S. biornata* con *O. jenynsii* (Anexo 3, Tabla A3.3); el peso seco del intestino difirió significativamente ($F_{6,64} = 11,1$; $P = 0.000001$) entre todas las especies salvo entre los siguientes pares: *C. interruptus*, con *C. rachovii*, *C. interruptus* con *C. decemmaculatus*, *C. rachovii* con *C. decemmaculatus*, *H. luetkenii* con *B. iheringi*, *H. luetkenii* con *D. terofali*, *H. luetkenii* con *C. interruptus*, *D. terofali* con *C. interruptus*, *D. terofali* con *C. rachovii* y *O. jenynsii* con *S. biornata* (Anexo 3, Tabla A3.4)

Tabla 8. Valores medios ($\pm 1SE$) de tamaño corporal, y del largo y peso de los órganos digestivos para cada especie (muestreo de verano). Mb = masa corporal; LE = largo estándar del individuo; Lest = largo del estómago; Lint = largo del intestino; West = peso seco del estómago; Wcp = peso seco de los ciegos pilóricos; Wint = peso seco del intestino; n (10) = tamaño de muestra. Todos los pesos están en gramos y las medidas de longitud en centímetros.

Especie	mb	LE	Lest	Lint	West	Wint
<i>H. luetkenii</i>	3.09 (1.08)	4.9 (0.5)	1.73 (0.18)	3.68 (0.67)	0.0086 (0.0019)	0.0108 (0.0091)
<i>B. iheringi</i>	2.98 (1.18)	5.2 (0.6)	1.98 (0.11)	4.09 (0.61)	0.0127 (0.0022)	0.0167 (0.0057)
<i>D. terofali</i>	3.54 (0.96)	5.8 (0.6)	1.88 (0.20)	2.12 (0.26)	0.0088 (0.0022)	0.0069 (0.0019)
<i>C. interruptus</i>	1.84 (0.64)	4.4 (0.6)	1.56 (0.25)	3.56 (0.39)	0.0042 (0.0013)	0.0056 (0.0015)
<i>O. jenynsii</i>	11.28 (9.91)	8.0 (2.4)	2.12 (0.51)	2.79 (1.28)	0.0203 (0.0067)	0.0149 (0.0054)
<i>S. biornata</i>	13.9 (9.10)	7.8 (1.8)	2.33 (0.35)	70.74 (9.36)	0.0516 (0.0104)	0.0773 (0.0195)
<i>C. rachovi</i>	1.05 (0.29)	3.9 (0.5)	0.99 (0.11)	1.26 (0.33)	0.0020 (0.0040)	0.0024 (0.0007)
<i>C. decemmaculatus</i>	0.59 (0.17)	3.2 (0.3)	-----	6.26 (1.82)	-----	0.0021 (0.0006)

Tabla 9. Relación ($\pm$ 1SE) entre el largo de los órganos digestivos, y el largo estándar, y entre el peso seco de dichos órganos y el de la carcasa para cada especie (muestreo de verano). Lest = largo del estómago; Lid = largo del intestino; LE = largo estándar del individuo; West = peso seco del estómago; Wcp = peso seco de los ciegos pilóricos; Wint = peso seco del intestino; Wc = peso seco de la carcasa. Todos los pesos están en gramos y las medidas de longitud en centímetros.

Especie	Lest/LE	Lint /LE	West/Wc	Wint/Wc
<i>H.luetkenii</i>	0.33 (0.03)	0.77 (0.12)	0.012 (0.002)	0,016 (0.004)
<i>B. iheringii</i>	0.37 (0.02)	0.76 (0.28)	0.017 (0.002)	0,023 (0.004)
<i>D. terofali</i>	0.32 (0.04)	0.41 (0.03)	0.010 (0.003)	0,009 (0.002)
<i>C. interruptus</i>	0.37 (0.07)	0.90 (0.09)	0.012 (0.003)	0,016 (0.004)
<i>O. jenynsii</i>	0.28 (0.06)	0.37 (0.13)	0.011 (0.003)	0,008 (0.002)
<i>S. biornata</i>	0.32 (0.05)	9.79 (1.49)	0.020 (0.002)	0,029 (0.009)
<i>C. rachovi</i>	0.27 (0.03)	0.39 (0.11)	0.009 (0.002)	0,010 (0.002)
<i>C. decemmaculatus</i>	-----	2.11 (0.53)	-----	0,027 (0.007)

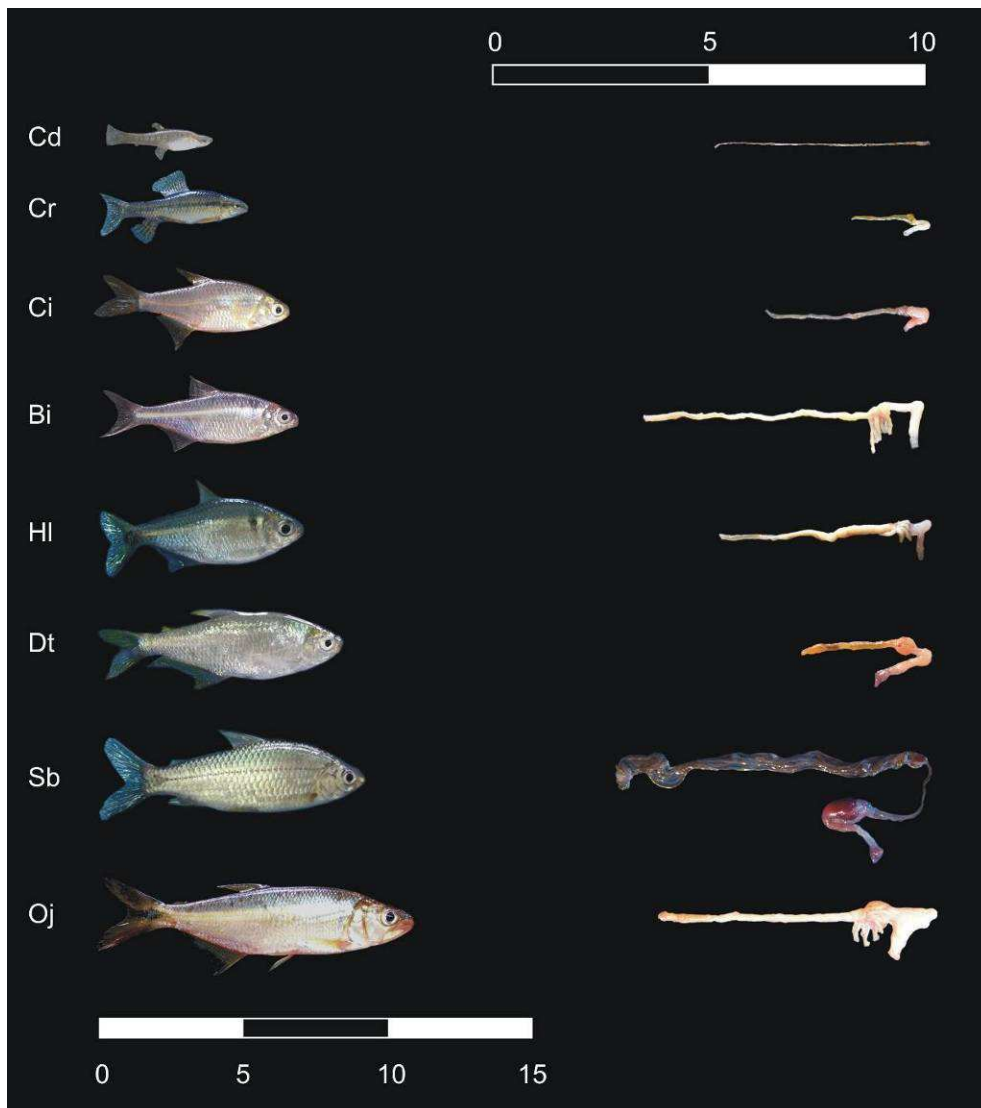


Figura 13. Fotografías de las especies de peces y sus respectivos tractos gastrointestinales. El tracto digestivo de *S. biornata* se encuentra enrollado cuatro veces.

Por otro lado, la comparación de las variables morfométricas con los descriptores de la dieta por el método de contenido estomacal indicó que: (1) la amplitud de dieta estimada a partir de la FRO% de verano se correlacionó positivamente con el peso relativo del intestino, y marginalmente con el peso relativo del estómago (Anexo 3, Tabla A3.5); (2) la amplitud de dieta estimada a partir de la FRO% de invierno se correlacionó negativamente con el largo relativo del intestino y, marginalmente, con el peso relativo del estómago y el peso relativo del intestino (Anexo 3, Tabla A3.5); (3) la amplitud de dieta estimada a partir de la FRV% de invierno no se correlacionó significativamente con ninguna variable morfométrica. Sin

embargo, cabe notar que en todos los casos en que las especies con una dieta mayormente detritívora (*S. biornata* y *C. decemmaculatus*) son removidas de los análisis, las correlaciones dejan de ser significativas. Cuando se analizó el porcentaje de material no animal en la dieta (a partir de la determinación volumétrica), se observó una correlación positiva con el largo relativo del intestino, el peso relativo del estómago y el peso relativo del intestino (Anexo 3, Tabla A3.5). Cuando las especies con mayor consumo de detritus fueron removidas de estos análisis, la única correlación que se mantuvo significativa fue el largo relativo del intestino (Figura 14A). Además, se observó una asociación positiva entre el solapamiento promedio para todo el año con el largo relativo del estómago (Figura 14B) y el peso relativo del intestino (Figura 14C), las cuales permanecen aún eliminando las especies detritívoras.

Por último, en cuanto al análisis de la dieta por composición isotópica se observa que la posición trófica – y lógicamente la mayoría de las determinaciones de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ – se correlacionó negativamente con el largo y peso relativo del intestino (Figura 15), aunque la significancia de estas relaciones es dependiente de la inclusión de las especies con alto consumo de detritus.

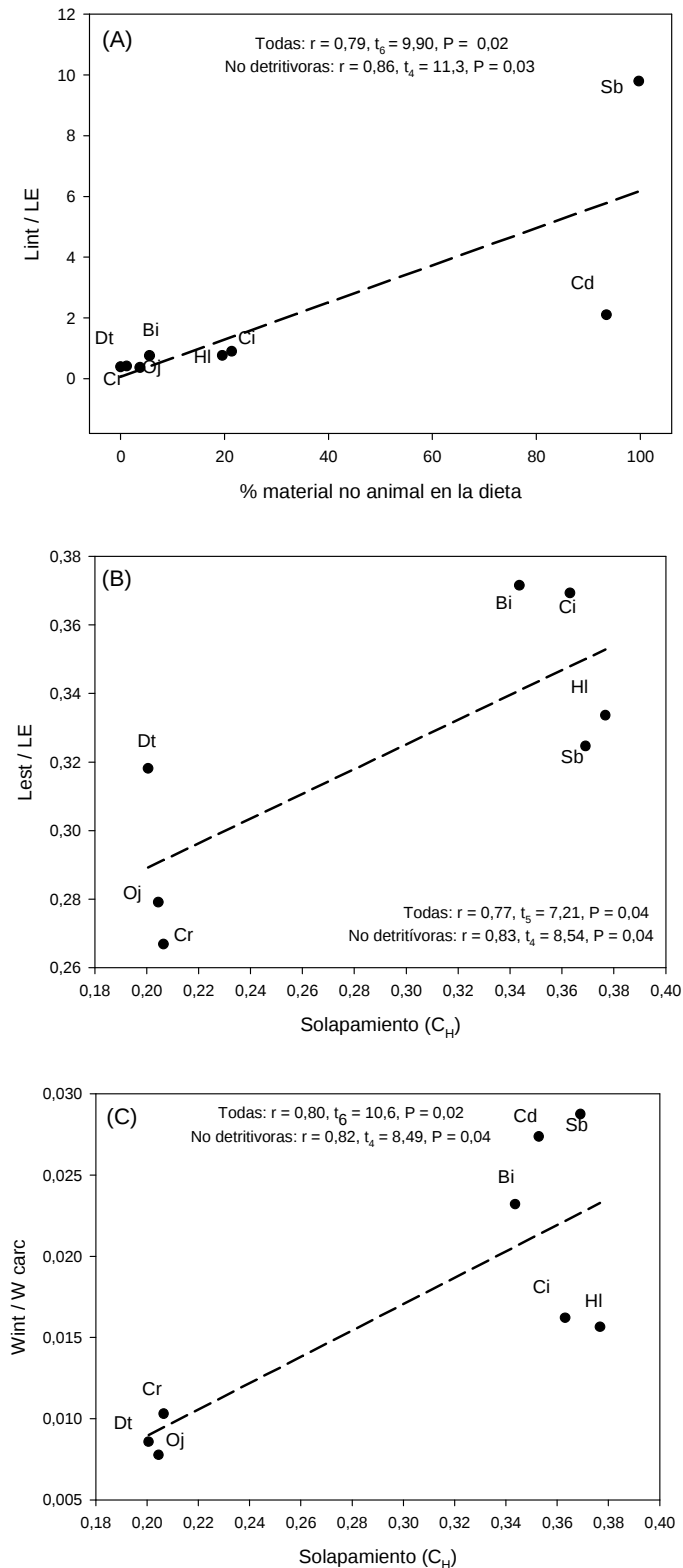


Figura 14. (A) Correlación entre el largo relativo del intestino (L_{int}/LE) y el porcentaje de material no animal, en base volumétrica. (B) Correlación entre el largo relativo del estómago (L_{est}/LE) y solapamiento medio anual. (C) Correlación entre el peso relativo del intestino (W_{int}/W_{carc}) y solapamiento medio anual.

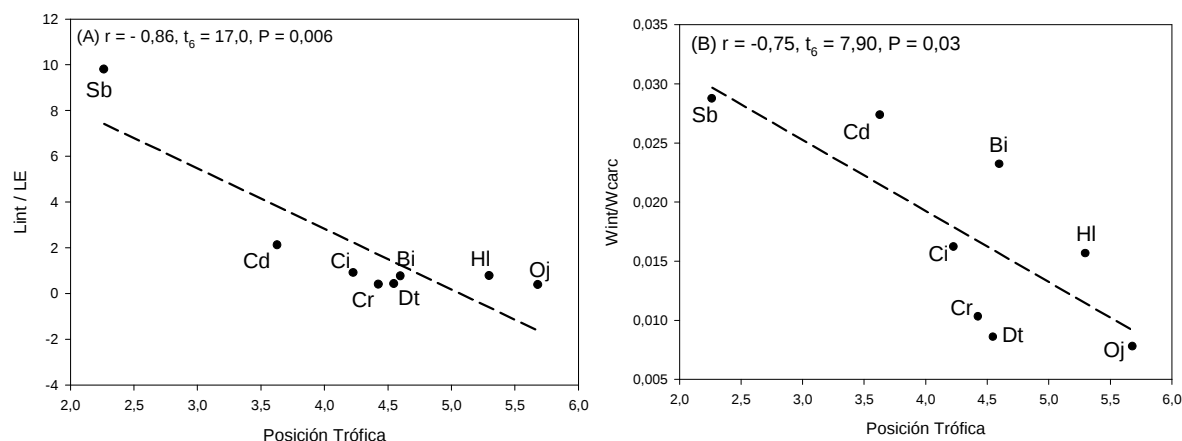


Figura 15. (A) Correlación entre el largo intestinal relativo y la posición trófica. (B) Correlación entre el peso intestinal relativo y la posición trófica.

5.- Discusión

5.1.- Análisis de la dieta en base a la identidad de los ítems alimenticios

Análisis de ocurrencia de presas durante el verano e invierno

Si bien la colecta de individuos fue menor en verano que en invierno, el análisis del contenido estomacal mostró una mayor riqueza de taxa durante el verano. En este sentido, el índice de amplitud de dieta indica que durante el verano ocurre una estrategia generalista en todas las especies (por encima de 0,5), mientras que para invierno algunas de las especies (en particular las de bajo nivel trófico como *C. decemmaculatus*, *C. interruptus* y *S. biornata*) pasan a tener un régimen más especialista en sus hábitos tróficos (por debajo de 0,5).

La diferencia en la cantidad de presas y en la identidad de las mismas entre ambas temporadas refleja los efectos estacionales que influyen en el consumo de insectos en regiones con climas templados (Capinera, 2010). En particular, durante el invierno la frecuencia relativa de ocurrencia indica un aumento considerable de los microcrustáceos (zooplankton) – constituyendo el alimento principal en cinco de las ocho especies estudiadas (*B. iheringi*, *C. interruptus*, *C. rachovii*, *D. terofali* y *H. luetkenii*) – en detrimento de otros ítems animales, fundamentalmente de los insectos. Por otra parte, durante el invierno se observó una importante disminución en el consumo de material vegetal y en particular de

algas filamentosas (principalmente en *B. iheringi*, *C. interruptus*, *C. rachovii* y *D. terofali*), lo que probablemente se deba a la menor temperatura del medio en esta temporada. En este sentido, las bajas temperaturas determinan que: (1) la disponibilidad de algas sea mucho menor y por tanto su ingesta focal o incidental disminuya; (2) la eficiencia de utilización del material vegetal puede estar limitada por la temperatura, por lo cual su consumo durante el invierno es evitado (Behrens & Laffery, 2007; González-Bergonzoni, 2011).

Por otro lado, la interpretación de los patrones en el solapamiento del nicho trófico y la partición de recursos, y su relación con las variaciones en la organización de ensambles de peces, han generado ciertas controversias (Novakowski *et al.*, 2008). Mientras algunos estudios reportan que una mayor división de los recursos (i.e., menor solapamiento interespecífico) debiera ser observada cuando el alimento es escaso (Goulding, 1980; Prejs & Prejs, 1987; Meschiatti, 1995), otros postulan lo contrario (Zaret & Rand, 1971; Jaramillo Londoño *et al.*, 2011). En este estudio se observó que la mayoría de las especies (i.e., *B. iheringi*, *C. decemmaculatus*, *C. interruptus*, *H.luetkenii*, *O. jenynsii* y *S. biornata*) presentaron un solapamiento trófico mayor en la temporada de verano, cuando los recursos son más abundantes. Más aun: las dos especies que presentaron un solapamiento mayor en invierno que en el verano (*C. rachovii* y *D. terofali*) se especializan en el consumo de insectos y microcrustáceos en ambas estaciones del año (75% al 98% del consumo total, dependiendo de la estación y especie), por lo que el mayor solapamiento en dicha estación se debe al consumo de estos recursos por parte de la demás especies (e.g., *C. decemmaculatus*, *C. interruptus*, *B. iheringi*, *H.luetkenii*).

Análisis volumétrico de la dieta durante el invierno

El análisis volumétrico de los ítems alimenticios indica que las distintas especies que componen el ensamble analizado muestran diferentes estrategias de alimentación. El tipo de presas consumidas por *O. jenynsii* determinó que esta especie es carnívora piscívora y en parte invertívora, lo cual coincide con Hartz *et al.* (1996) y Almirón *et al.* (2008). El análisis del contenido gastrointestinal en *C. decemmaculatus* determinó que es una especie detritívora y en menor medida zooplancívora invertívora, como lo observado por Quintans (2008). Asimismo, *S. biornata* presentó una dieta ampliamente detritívora, como ha sido previamente observado (Almirón *et al.* 2008). Los valores del índice de Levins para estas tres especies indican que tienen una estrategia especialista (valores menores a 0,1). Por otro lado, *H.*

luetkenii y *C. interruptus* son especies omnívoras que se alimentan de microcrustáceos (zooplankton), insectos y material vegetal, aunque *C. interruptus*, además, se alimenta de detritus. Estas observaciones están de acuerdo con Escalante (1982), Soneira *et al.* (2006) y Almirón *et al.* (2008). Es particular el caso de *B. iheringi*, en la cual si bien su dieta estuvo dominada por microcrustáceos e insectos, uno de los individuos analizados registró un pez, lo que afectó claramente la frecuencia volumétrica de toda la especie. Estas tres especies presentaron valores del índice de Levins entre 0,1 y 0,3, marcando así una estrategia intermedia en el gradiente especialista - generalista.

Finalmente, *C. rachovii* es una especie invertívora-zooplancívora, cuyo análisis dietario coincide con estudios previos (Almirón *et al.* 2008; Teixeira de Mello *et al.* 2011), mientras que *D. terofali* registró en su dieta microcrustáceos (zooplankton) e insectos, reflejando una dieta invertívora-zooplancívora. En ambos casos los valores del índice de Levins fueron mayores a 0,3, indicando una tendencia a ser generalistas.

En línea con lo anterior, el ordenamiento de las especies sobre el gráfico del DCA (Figura 7) sugiere que el primer eje esté relacionado con el tipo de alimento consumido, separando los siguientes grupos: detritívoros (*S. biornata* y *C. decemmaculatus*), omnívoros e invertívoros zooplancívoros (*C. interruptus*, *H. luetkenii*, *C. rachovii* y *D. terofali*), y carnívoros (*B. iheringi* y *O. jenynsii*). Asimismo, el segundo eje parece estar relacionado con la cantidad de categorías consumidas, separando a las especies más generalistas – como *C. rachovii* y *D. terofali* – de las especies restantes. Nuevamente, cabe decir que la presencia de un pez en la dieta de un individuo de *B. iheringi* determinó que esta especie se encuentre en el tercer grupo a pesar de que, por las características principales de su dieta, esta especie podría estar más relacionada con las especies del segundo grupo.

En cuanto al solapamiento dietario, el índice simplificado de Morisita muestra en general valores de traslape en la dieta relativamente bajos. Por lo tanto, la exclusión competitiva (Harding, 1960) al parecer no es la principal fuerza de estructuración del conjunto de peces estudiado en este trabajo. Sin embargo, elucidar el grado de estructuración y competencia de una comunidad mediante los valores de solapamiento en la dieta de las especies puede llevar a conclusiones incorrectas. Gotelli & Graves (1996) observaron que valores altos de solapamiento pueden implicar tanto una utilización de recursos compartidos sin competencia, como también una fuerte competencia entre especies que aún no ha llevado a la segregación en el uso de los recursos. Por otro lado, cuando el solapamiento es nulo puede estar indicando una fuerte competencia actual o pasada, lo que vulgarmente se conoce

con el nombre del “fantasma del pasado competitivo” (Connell, 1980). Finalmente, cabe decir que los valores de solapamiento calculado a través de la frecuencia volumétrica son sustancialmente más bajos que los encontrados cuando se usa el índice de frecuencia de ocurrencia. Esto sugiere que el solapamiento estimado a partir de la frecuencia de ocurrencia podría sobreestimar de manera muy importante el solapamiento real que ocurre entre las distintas especies.

5.2.- Análisis de la dieta por isótopos estables

Diferencias entre especies en la posición trófica y fuente de carbono predominante

Los valores obtenidos para la posición trófica a partir de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ del músculo, coinciden con los resultados obtenidos tras el análisis del contenido estomacal: *S. biornata* ocupa el nivel trófico menor, *C. decemmaculatus* y *C. interruptus* un nivel trófico intermedio bajo, *B. iheringi*, *C. rachovii* y *D. terofali* un nivel trófico intermedio alto, y *H. luetkenii* y *O. jenynsii* un nivel trófico mayor (Figura 16). Además, las especies que ocuparon posiciones tróficas más bajas presentaron una señal isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ menos enriquecida que las especies de mayor posición trófica, indicando que las fuentes de carbono de origen terrestre aumentan su relevancia al aumentar la posición trófica (Rosenfeld & Roff, 1992; McArthur & Moorhead, 1996). En línea con esto, especies pertenecientes a un nivel trófico intermedio alto (e.g., *B. iheringi* y *C. rachovii*), que consumieron tanto algas como material vegetal superior presentaron una firma isotópica aproximadamente similar entre ellas, pero diferente de aquellas que consumen solamente algas o solamente material vegetal superior (Rosenfeld & Roff, 1992).

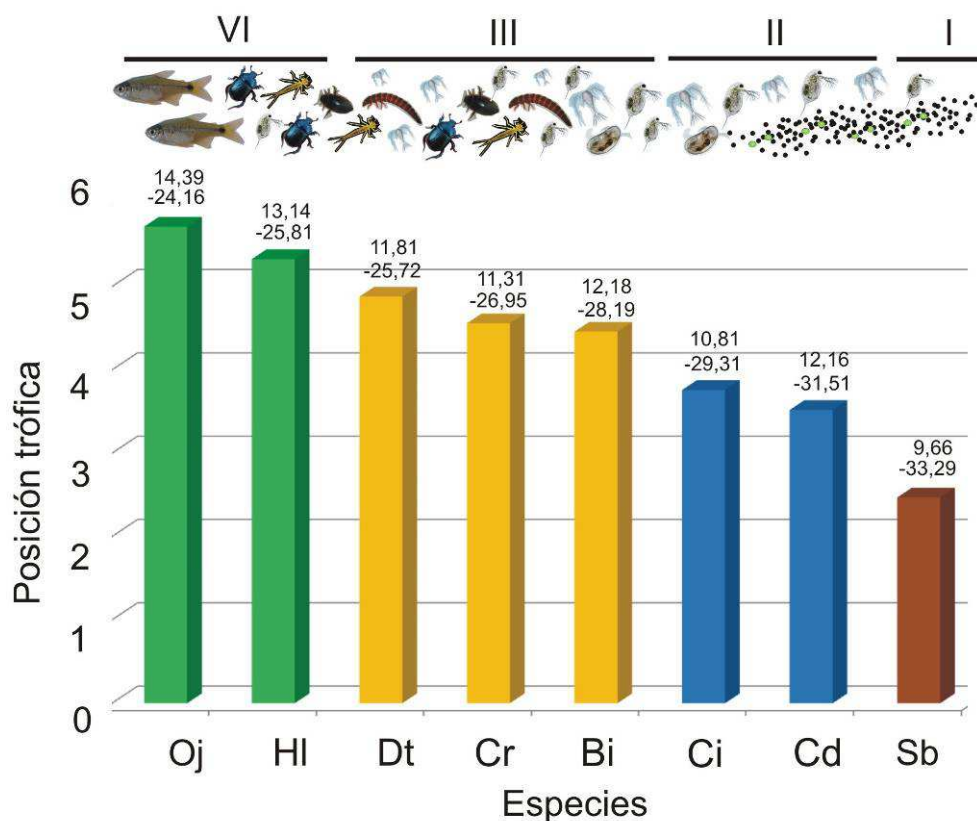


Figura 16. Posición trófica de las diferentes especies a partir de $\delta^{15}\text{N}$ del músculo. Sobre las barras se muestran los valores de $\delta^{15}\text{N}$ (arriba) y $\delta^{13}\text{C}$ (abajo) del músculo y los recursos más consumidos por cada una de las especies. I-Posición trófica baja, II-Posición trófica intermedia baja, III-Posición trófica intermedia alta, VI-Posición trófica alta.

Variación estacional en la dieta

En la mitad de las especies evaluadas el cambio en la composición isotópica entre estaciones no fue significativo. En las especies detritívoras ocurrió una disminución en los valores de $\delta^{15}\text{N}$ al pasar del verano al invierno que se correlaciona con un alto consumo de detritus en detrimento de un consumo de diversos ítems vegetales y animales. Además, estas especies sufrieron un aumento de los valores de $\delta^{13}\text{C}$, que podría asociarse a un menor consumo de algas y otros ítems del medio acuático durante el verano. Al respecto, durante el invierno los aportes a la composición del detritus suelen provenir del exterior del cuerpo de agua principalmente en aquellos lugares donde existen bosques ribereños tupidos tal como ocurre en el área de estudio (Rounick & Winterbourn, 1986; Rosenfeld & Roff, 1992). Por otra parte, *C. interruptus* presentó un aumento del valor de $\delta^{15}\text{N}$ de verano a invierno, lo cual indica un aumento en su posición trófica. Este hecho podría relacionarse con el mayor

consumo de crustáceos durante el invierno (en detrimento del consumo de algas). Por último, *D. terofali* mostró una disminución en el $\delta^{13}\text{C}$, indicando que en verano las fuentes de carbono provinieron mayoritariamente del medio terrestre y en invierno del medio acuático. Probablemente esto esté relacionado con el cambio observado en su alimentación, la cual pasó de estar dominada por insectos tanto acuáticos como terrestres durante el verano, a microcrustáceos y larvas de insectos en invierno (ambos ítems acuáticos).

Cambios en el comportamiento trófico individual

Si se considera el índice de Levins basado en la frecuencia de ocurrencia relativa para todo el año, se observa que todas las especies mostraron valores muy similares entorno a 0.5. Sin embargo, los datos de frecuencia volumétrica de invierno varían entre especies permitiendo visualizar ciertas diferencias en las estrategias tróficas de las mismas. A su vez, estos datos pueden ser combinados con los datos de la composición isotópica en los tejidos de hígado y músculo, permitiendo evaluar la primera hipótesis propuesta. En este sentido, se observó que las especies omnívoras (*C. interruptus* y *H.luetkenii*) son generalistas tróficos, y a nivel isotópico presentan un comportamiento poblacional generalista, el cual viene dado por individuos que son generalistas tróficos. Las especies piscívoras-insectívoras, pueden ser especialistas (*O. jenynsii*) o generalistas (*B. iheringi*) tróficos, que a nivel isotópico presentan un comportamiento poblacional generalista, el cual viene dado por individuos con cierta especialización trófica. Las especies sedimentívoras (*C. decemmaculatus* y *S. biornata*) son especialistas tróficos que, a nivel isotópico poblacional e individual, ocupan un nivel intermedio en el gradiente generalista-especialista. Finalmente, las especies insectívoras -zooplantívoras (*C. rachovii* y *D. terofali*) son generalistas tróficos, que a nivel isotópico presentan un comportamiento poblacional e individual especialista.

Por lo tanto, de acuerdo con la hipótesis de partida se encontró que las especies omnívoras son generalistas tróficos e isotópicos, mientras que las especies carnívoras pudieron ser generalistas tróficos e isotópicos, generalistas tróficos y especialistas isotópicos y especialistas tróficos y generalistas isotópicos. Sin embargo, contrariamente a lo predicho por dicha hipótesis, las especies sedimentívoras fueron especialistas tróficos, pero ocuparon un nivel intermedio en cuanto al nivel de especialización isotópico. Dos puntos deben ser notados al respecto: (1) *C. decemmaculatus* no puede ser considerado un detritívoro estricto y, más aún, la diversidad de presas encontradas en *S. biornata* durante el verano sugiere que

esta especie incorpora una variada gama de ítems más allá del sedimento. (2) La composición isotópica del detritus podría cambiar entre estaciones, con aportes variables desde el sistema acuático (principalmente en verano) y del sistema de bosque ribereño (principalmente durante el invierno).

5.3.- Correlación entre la dieta y la morfometría del tracto digestivo

El estómago es un órgano constituido por una capa de músculo liso y glándulas gástricas que secretan ácido clorhídrico y pepsinógeno (precursor de la pepsina) para la digestión de las presas consumidas. En nuestro trabajo se observó que las especies omnívoras y carnívoras presentan estómagos de forma tubular en “V” como es usualmente observado en este tipo de peces (Wootton, 1990; Jobling, 1995; Moyle & Cech, 2000). En cuanto a las especies con alto consumo de detrito se observaron ciertas especializaciones. Por ejemplo, *C. decemmaculatus* no presenta estómago y estudios previos indican que la falta de pepsina se ve compensada por una elevada actividad proteolítica alcalina en el intestino (Walford & Lam, 1993; Moyano *et al.*, 1996); *S. biornata*, por su parte, presentó un estómago con paredes musculares muy gruesas, conformando un órgano de volumen interno reducido, típico de especies detritívoras (Sánchez, 2003).

La principal función del intestino es la absorción de los nutrientes a través de sus paredes por vía de difusión o por procesos mediados por proteínas transportadoras de membrana. En este trabajo se observó que las especies mayoritariamente detritívoras exhibieron intestinos largos con varios dobleces, características que les permiten optimizar la deglución y absorción de materiales detritícos y elementos orgánicos poco particulados (Delariva & Agostinho, 2001; Sánchez *et al.*, 2003); las especies con una dieta omnívora presentaron un intestino intermedio respecto al de las demás; y por último, especies principalmente carnívoras, como *C. rachovii*, *D. terofali*, *B. iheringi* y *O. jenynsii*, presentaron intestinos relativamente cortos. Además, dentro de las especies carnívoras, *O. jenynsii* y *B. iheringi* mostraron intestinos relativamente más cortos, lo cual podría relacionarse con el consumo de presas de digestión más rápida (e.g., peces en lugar de insectos o crustáceos), o con el hecho de consumir presas de un tamaño relativamente mayor (Kramer & Bryant, 1995; Moyle & Cech, 2000).

Por otro lado, de acuerdo con la teoría de digestión óptima, el tiempo de retención del alimento en los órganos digestivos es proporcional al largo de los mismos (Sibley, 1981). Por tanto, dado que el tejido animal es más fácil de digerir que el tejido vegetal y este último más fácil de digerir que el detritus (Jobling, 1995; Elliott & Bellwood, 2003), se espera una correlación positiva entre el largo intestinal y la cantidad de material no animal consumido, y, más en general, una correlación negativa entre el largo intestinal y la posición trófica. En este sentido, los resultados obtenidos en el presente trabajo soportan ambas predicciones (hipótesis 2). Más aún: la correlación entre la cantidad de material no animal en la dieta y el largo intestinal se observó incluso eliminando las especies que consumen mayoritariamente detritus; es decir, el patrón no es un artefacto dado por la inclusión de especies con hábitos tróficos relativamente extremos desde el punto de vista digestivo.

Finalmente, resulta muy interesante la existencia de una correlación entre el largo intestinal y el solapamiento medio de cada especie; además, el hecho de que ésta relación se mantenga más allá de la eliminación de los niveles nivel tróficos bajos (*S. biornata* y *C. decemmaculatus*) o altos (*O. jenynsii* y *H.luetkenii*) sugiere que la misma ocurriría en todos los niveles tróficos. En nuestro conocimiento, hasta el momento no existe ninguna propuesta de asociación directa entre los atributos digestivos y el solapamiento dietario en un ensamble de especies.

6.- Conclusiones y perspectivas

El análisis cuantitativo de los contenidos estomacales permitió identificar los ítems alimenticios que tuvieron mayor contribución en la dieta de cada depredador, mientras que los isótopos estables de carbono y nitrógeno permitieron determinar la existencia de cambios alimenticios a distintas escalas temporales. Ambas metodologías permitieron caracterizar con cierta claridad la elevada riqueza de ítems alimenticios que son consumidos por los peces estudiados. Estos incluyen detritus, material vegetal, zooplancton, moluscos, arácnidos, insectos, e incluso peces. Esta variedad en la dieta conlleva a la existencia de varios niveles tróficos en el ensamble de peces, así como a la existencia de distintas estrategias tróficas. Además, la estacionalidad tiene un efecto importante en la comunidad analizada, ya que las características del alimento consumido varían en el tiempo, determinando cierta diversidad de nichos tróficos y/o isotópicos.

El análisis de la relación entre el nicho trófico e isotópico reflejó que, acorde con una de las hipótesis planteadas, las especies omnívoras son generalistas tróficos e isotópicos y que las especies carnívoras pueden presentar cualquier combinación entre generalismo y especialismo dietario e isotópico. Sin embargo, se esperaba que las especies detritívoras fueran especialistas, hecho que no se observó a nivel isotópico. En este sentido, los análisis del contenido estomacal reflejaron que esas especies pueden consumir diversos ítems animales y vegetales.

Las características morfométricas digestivas se relacionaron con el tipo de dieta que presentó cada una de las especies. En este sentido, las especies detritívoras presentaron intestinos largos y con varios dobleces; las especies omnívoras presentaron intestinos intermedios y las especies carnívoras presentaron intestinos cortos. Esto verifica la predicción de la segunda hipótesis planteada. Además, por primera vez se observó una correlación entre los atributos digestivos y el solapamiento medio de cada especie.

Para finalizar, se proponen las siguientes líneas de trabajo a efectuar en el futuro: (1) Realizar los análisis de contenido estomacal volumétrico para individuos de verano a fin de obtener información más ajustada sobre la relación entre los nichos tróficos e isotópicos. (2) Complementar la información isotópica incluyendo a los productores primarios (e.g., fitoplancton, algas, plantas macrófitas y terrestres), consumidores (e.g., invertebrados bentónicos, zooplancton, peces de otras especies e insectos terrestres) y detritus; esto permitiría elaborar modelos de mezcla y proporcionaría una descripción más detallada y completa de la estructura y dinámica de la red trófica estudiada. (3) Analizar la información obtenida considerando las relaciones filogenéticas entre las especies. (4) Estudiar la correlación entre los atributos digestivos y el solapamiento medio de cada especie, para determinar qué tan general es este patrón y, de serlo, intentar determinar la asociación causal entre variables.

7.- Bibliografía

- Albrecht, M. & N. J. Gotelli. 2001. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants. *Oecologia* 126: 134-141.
- Albrecht, M.P., M.F.N. Ferreira & E.P. Caramaschi. 2001. Anatomical features and histology of the digestive tract of two related neotropical omnivorous fishes (Characiformes; Anostomidae). *Journal of Fish Biology* 58:419–430.
- Almirón, A. E.; J. R. Casciotta, L. Ciotek & P. Giorgis. 2008. *Guía de los Peces del Parque Nacional Pre-Delta*. Administración de Parques Nacionales, Argentina, 216 pp.
- Aranha, J.M.R.; J.H.C. Gomes & F.N.O. Fogaça. 2000. Feeding of two species of *Characidium*, *C. lanei* and *C. pterostictum* (Characidiinae) in a coastal stream of Atlantic Forest (Southern Brazil). *Brazilian Archives of Biology and Technology*, Curitiba, 43 (5): 527-531.
- Bearhop, S.; Furness, R.W.; Hilton, G.M.; Votier, S.C. & Waldron, S. 2003. A forensic approach to understanding diet and habitat use from stable isotope analysis of (avian) claw material. *Functional Ecology* 17: 270-275.
- Bearhop, S., Adams, C.E., Waldron, S., Fuller, R.A. & Macleod, H. 2004. Determining trophic niche width: a novel approach using stable isotope analysis. *Journal of Animal Ecology* 73: 1007–1012.
- Begg, G. A. & Weidman, C. R. 2001. Stable d13C and d18O isotopes in otoliths of haddock *Melanogrammus aeglefinus* from the northwest Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 216: 223–233.
- Begon, M. 1998. *Ecology: Individuals, populations and communities*. Blackwell Science, Oxford. 1068 pp.
- Behrens M.D. & 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.
- Bender, M. M. 1971. Variations in the 13C/12C ratios of plants in relation to the pathway of photosynthetic carbon dioxide fixation. *Phytochemistry* 10: 1239-1244.
- Bentancourt, C., I. Scatoni & E. Morelli. 2009. *Insectos del Uruguay*. Agencia Nacional de Innovación e Investigación; Comisión Sectorial de Investigación Científica. Universidad de la República. 658 pp.

- Bolnick DI, Svanbäck R, Fordyce JA, Yang LH, Davis JM, Hulsey CD, Forister ML 2003
The ecology of individuals: incidence and implications of individual specialization.
Am Nat 161:1–28
- Bozinovic, 1993. Fisiología ecológica de los procesos de alimentación y mecanismos de digestión en vertebrados: modelos y teorías. Revista Chilena de Historia Natural, 66: 375-382.
- Camargo, Z.M. 1992. Contribución al conocimiento de la fauna íctica de Caño Limón (Arauca) durante un ciclo anual de lluvias y sequía. Tesis Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 80 pp.
- Capinera, J.L. 2010. Insects and Wildlife: Arthropods and Their Relationships with Wild Vertebrate Animals. Wiley-Blackwell, Oxford, UK. 486 pp.
- Castro, W. & Sánchez R. M. 1994. Estudio íctico comparativo entre dos ambientes del río Yucao, Departamento del Meta. Tesis Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 136 pp.
- Connell, J. H. 1980. Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35:131-138.
- Costa, C.; Ide, S. & Simonka, C.E. (Eds.), 2006. Insetos Imaturos. Metamorfose e Identificação. Ribeirão Preto: Holos, Editora, 249 pp.
- Dalerum, F. and Angerbjorn, A. 2005. Resolving temporal variation in vertebrate diets using naturally occurring stable isotopes. *Oecologia* 144: 647-658.
- Delariva, R.L. & A.A. Agostinho. 2001. Relationship between morphology and diets of six neotropical loriciids. Journal of Fish Biology 58: 832-847.
- Domínguez, E. & H., Fernández. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y Biología. Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina. 654 pp.
- Elliot, J. P. y D. R. Bellwood, 2003. Alimentary tract morphology and diet in three coral reef fish families. J. Fish Biol. 63: 1598-1609.
- Escalante A. 1983. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área Platense. III. Otras especies. Limnobios 2:453-463.
- Fantle, M.S., Dittel, A.I., Scwalm, S.M., Epifanio, Ch.E., Fogel., M.L., 1999. A food web analysis of the juvenile blue crab, *Callinectes sapidus*, using stable isotopes in whole animals and individual amino acids. *Oecologia* 120, 416-426.

- France, R. L. & Peters, R. H. 1997. Ecosystem differences in the trophic enrichment in ^{13}C in aquatic food webs. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 54, 1255-1258.
- Fry, B. 1991. Stable isotope diagrams of freshwater food webs. *Ecology* 72: 2293-2297.
- Fry, B. 2006. Stable isotope ecology. Springer, New York, New York, USA.
- Garcia, A. M.; Hoeinghaus, D. J.; Vieira, J. P.; Winemiller, K. O.; Motta Marques, D. M. L. y M. A. Bemvenuti. 2006. Preliminary examination of food web structure of Nicola Lake (Taim Hydrological System, south Brazil) using dual C and N stable isotope analyses. *Neotrop. Ichthyol.*, 4(2):279-284.
- Gaston TF, Suthers IM 2004. Spatial variation in $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of liver, muscle and bone in a rocky reef planktivorous fish: the relative contribution of sewage. *J Exp Mar Biol Ecol* 304:17-33.
- Gauch, H.G. 1982. *Multivariate analysis in community ecology*. Cambridge University Press, Cambridge. 298pp.
- Gearing, J. N., P. J. Gearing, D. T. Rudnick, A. G. Requejo, and M. J. Hutchins. 1984. Isotopic variability of organic carbon in a phytoplankton-based, temperate estuary. *Geochim. Cosmochim. Acta* 48: 1089-1098.
- Gerking S. D. 1994. "Feeding Ecology of Fish". Academy Press, San Diego. 416 pp.
- Gonzalez-Bergonzoni I. 2011. Dieta de peces de agua dulce: efectos de factores climáticos y complejidad del hábitat. Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay 67 pp.
- Goulding, M. 1980. The fishes and the forest. Berkeley, University of California Press, 280pp.
- Granado-Lorencio, Carlos 2000. Ecología de comunidades: el paradigma de los peces de agua dulce. Universidad de Sevilla, 290pp.
- Gracioli, G., M. A. Azevedo & F. A. G. Melo. 2003. Comparative study of the diet of Glandulocaudinae and Tetragnopterinae (Ostariophysi: Characidae) in a small stream in southern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 38(2): 95-103.
- Gotelli, N. J., and G. R. Graves. 1996. Null models in ecology. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C., USA.
- Harding, G., 1960. The competitive exclusion principle. *Science* 131, 1292-1297.

- Hartz, MS, Martins A, & Barbieri G. 1996. Dinamica da alimentacao e dieta de *Oligosarcus jenynsii* (Gunter, 1864) na lagoa Caconde, RS, Brasil (Teleostei, Characidae). B. Inst. Pesca, 23: 21-29.
- Hansson, S., J. E. Hobbie, R. Elmgren, U. Larsson, B. Fry, and S. Johansson. 1997. The stable nitrogen isotope ratio as a marker of food-web interactions and fish migration. *Ecology* 78:2249-2257.
- Hill, M.O. & Gauch, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio*, 42: 47-58.
- Hobsonk, A. & R. G. Clark. 1992. Assessing avian diets using stable isotopes I: turnover of ^{13}C in tissues. *Condor* 94: 179-186.
- Horn, H.S. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *Am. Nat.* 100: 419-424.
- Horn, MH. 1989. Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 27: 167-272.
- Hugueny, B. Y M. Pouilly. 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *Journal of Fish Biology* 54:1310-1325.
- Hurlbert, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59: 67-77.
- Hyslop, J.E. 1980. Stomach contents analysis. A review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411-429.
- Jaeger, A., Lecomte, V., Weimerskirch, H., Richard, P. & Cherel, Y. (2010) Seabird Satellite Tracking Validates the Use of Latitudinal Isoscapes to Depict Predators' Foraging Areas in the Southern Ocean. *Rapid Communication in Mass Spectrophotometry*, 24, 3456–3460.
- Jaramillo Londoño, ÁM, Cantos G, Porras Castelló R & Bendito Durà V. 2011. Composición de la dieta y estrategia alimentaria de cinco especies de peces bentónicos de la costa de Cullera (España). *Mediterránea. Serie de Estudios Biológicos. Época II, n. especial* (2011): 9-41.
- Jardine T.D., McGeachy S.A., Paton C.M., Savoie M. & Cunjak R.A. 2003. Stable isotopes in aquatic systems: Sample preparation, analysis, and interpretation. *Can. Manuscr. Rep. Fish. Aquat. Sci.* No. 2656: 39pp.
- Jobling, M. 1995. *Environmental Biology of Fishes*. Chapman & Hall. Great Britain. 455 pp.

- Kramer, D. L. & Bryant, M. J. 1995. Intestine length in the fishes of a tropical stream : 2. Relationships to diet-the long and short of a convoluted issue. *Environmental Biology of Fishes* 42, 129-141.
- Krebs, C. 1989. *Ecological methodology*. Harper & Row, Nueva York, 550 pp.
- Lagler, K.F., J.E. Bardach, R.R. Miller & D.R. May. 1977. *Ichthyology: The study of fishes*. John Wiley & Sons. 506 pp.
- Lajtha, K. and R.H. Michener. 1994. *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- Langton, R.W. 1982. Diet overlap between the Atlantic cod *Gadus morhua*, silver hake *Merluccius bilinearis* and fifteen other northwest Atlantic finfish. *Fish.* 80: 745-759.
- Lazzaro, X. 1987. A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding, behaviours, selectivities and impacts. *Hidrobiología* 146: 96-167.
- Levins, R. 1968. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. Princeton University, Princeton, Nueva Jersey, EEUU.
- Lowe-McConnell, R.H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press. London. 176 pp.
- Martínez del Río, C., P. Sabat, R. Anderson-Sprecher, and S. P. Gonzales. 2009. Dietary and isotopic specialization: The isotopic niche of three *Cinclodes* ovenbirds. *Oecologia* 161: 149-159.
- Mason C.F. & MacDonald S.M. 1982: The input of terrestrial invertebrates from tree canopies to a stream. *Freshwat. Biol.* 12: 305-311.
- Matthews W. J. 1998. "Patterns in freshwater fish ecology". Chapman & Hall, New York. 756 pp.
- Mazzoni, R. & C.F. Resende. 2003. Seasonal diet shift a tetragonopterinae (Osteichthyes, Characidae) from the Ubatiba river, RJ, Brazil. *Brazilian Journal of Biology, São Carlos*, 63 (1): 69-74.
- MacArthur, J.V. and K.K. Moorehead. 1996. Characterization of riparian species and stream detritus using multiple stable isotopes. *Oecologia* 107: 232-238.
- Meschiatti, A. J. 1995. Alimentação da comunidade de peixes de uma Lagoa Marginal do rio Mogi Guaçu, SP. *Acta Limnológica Brasiliensia*, 8: 115-137.
- Michelsen K., J. Pedersen, K. Christoffersen & F. Jensen. 1994. Ecological consequences of food partitioning for the fish population structure in a eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 291: 35-45.

- Minagawa, M. & E. Wada. 1984. Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: Further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica Et Cosmochimica Acta* 48: 1135-1140.
- Mirande, J. M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). *Cladistics*, 25: 1-40.
- Moyano, F. J; Díaz, M; Alarcón, F. J. And M. C. Sarasquete. 1996. Characterization of digestive enzymes activity during larval development of gilthead seabream (*Sparus aurata*). *Fish Physiol. Biochem.*, 15: 121-130.
- Moyle, B.P. & Cech, J.J. 2000. *Fishes*. An introduction to Ichthyology. Fourth edition. Prentice-Hall Upper Saddle River, NJ 074458, USA. 612 pp.
- Newsome, S. D., Martínez del Río, C., Bearhop, S. & Phillips, D. L. 2007. A niche for isotopic ecology. *Front. Ecol. Environ.* 5, 429-436.
- Nikolsky, G.V. 1963. *The Ecology of Fishes*. Academic press. London. 352 pp.
- Novakowski, G. C., N. S. Hahn & R. Fugl. 2008. Diet seasonality and food overlap of the fish assemblage in a Pantanal pond Neotropical Ichthyology, 6: 567-576.
- Osmond, C.B. 1978. Crassulacean acid metabolism: a curiosity in context. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 29: 379-414.
- Park, R. & Epstein, S. 1961. Metabolic fractionation of C^{13} and C^{12} in plants. *Plant Physiology*, 36:133-138.
- Post, D.M. 2002. Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83, 703-718.
- Prejs, A. & K. Prejs. 1987. Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. *Oecologia*, 71: 397-404.
- Quintans, F. 2008. Preferencia alimenticia de *Cnesterodon decemmaculatus* y su rol como agente de control biológico de mosquitos. Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Facultad de Ciencias, Universidad de la República. Montevideo, Uruguay. 64 pp.
- Quintans, F., F. Scasso, M. Loureiro & A. Yaffe. 2009. Diet of *Cnesterodon decemmaculatus* (Poeciliidae) and *Jenynsia multidentata* (Anablepidae) in a hypertrophic shallow lake of Uruguay. *Iheringia, Serie Zoologia* 99: 105-111.
- Rosenfeld, J.S., and Roff, J.C. 1992. Examination of the carbon base in southern Ontario streams using stable isotopes. *J. North Am. Benthol. Soc.* 11: 1.10.
- Rounick, J.S., and Winterbourn, M.J. 1986. Stable carbon isotopes and carbon flow in ecosystems. *BioScience*, 36: 171.177.

- Sánchez, R.M, Galvis G, Victoriano P. 2003. Relación entre características del tracto digestivo y los hábitos alimentarios de los peces del río Yucao, sistema del río Meta (Col); Gayana.; 65(1):75-86.
- Sibley, R.M. 1981. Strategies of digestion and defaecation. In: Townsend CR, Calew P (eds), Physiological ecology and evolutionary approach to resource use, Blackwell Publishers Oxford, pp 109-139
- Soneira P, Ruiz Díaz FJ, Bechara JA, Almirón AE & Casciotta JR. 2006. Hábitos tróficos de las especies del genero *Hyphessobrycon* (characidae) en los Esteros del Iberá. Universidad Nacional del Nordeste. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas.
- Stevens, C. E., & I. D. Hume. 1995. Comparative Physiology of the Vertebrate Digestive System. 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom, 400pp.
- Teixeira de Mello, F; González-Bergonzoni, I. & Loureiro, M. 2011. Peces de agua dulce del Uruguay. PPR-MGAP. 188 pp.
- Tieszen, L. L., Boutton, T. W., Tesdahl, K. G. & Slade, N. A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: Implications for delta-13 C analysis of diet. *Oecologia* 57, 32-37.
- Thompson, D.R., K. Lilliendahl, J. Solmundsson, R.W. Furness, S. Waldron and R.A. Phillips. 1999. Trophic relationships among six species of Iceland seabirds as determined through stable isotope analysis. *Condor*, 101: 898-899.
- Val, A. L. & Almeida-Val, V. M. F. 1995. The fishes of the Amazon and their environment. Springer. Germany. 224 pp.
- Vander Zanden, M. J. and J. B. Rasmussen. 2001. Variation in d15N and d13C trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46(8): 2061-2066.
- Wainright, S. C., Fogarty, M. J., Greenfield, R. C. & Fry, B. 1993. Long-term changes in the Georges Bank food web: trends in stable isotopic compositions of fish scales. *Marine Biology* 115, 481-493.
- Walford, J. and T. J. Lam. 1993. Development of digestive tract and proteolytic enzyme activity in seabass (*Lates calcarifer*) larvae and juveniles. *Aquaculture*, 109: 187-205.
- Werner, E. E. & D. J. Hall. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the bluegill sunfish (*Lepomis Macrochirus*). *Ecology*, 55: 1042-1052.
- Wootton, R.J. 1999. Ecology of Teleost Fishes, 2nd edn. Dordrecht, Boston, London: Kluwer Academic Publishers, 386 pp.

- Xie, S., Y. Cui, & Z. Li. 2001. Dietary-morphological relationships of fishes in Liangzi Lake, China. *Journal of Fish Biology* 58: 1714-1729.
- Zaret, T. M. & A. S. Rand. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology*, 52: 336-342.

Anexo.-

Anexo 1. Categorías de variables designadas para el análisis del índice de amplitud de Levins y el solapamiento del índice de Morisita.

Tabla A1.1. Grupos taxonómicos de los ítems alimenticios identificados en el muestreo de verano. In: indeterminado; * Otros.

Filo	Subfilo o Clase	Orden	Familia
Chordata	Vertebrata	Pisces	Cichlidae
"	"	"	in
Mollusca	Gastropoda	Basommatophora	Planorbidae
"	Bivalvia	in	in
Arthropoda	Crustacea	Malacostraca	Palaemonidae
"	"	"	Aeglidae
"	"	"	Hyallellidae
"	"	Ostracoda	in
"	"	Maxillopoda	Copepoda
"	"	Amphipoda	Gammaridea
"	"	Malacostraca	Oniscidea
Arthropoda	Arachnida	Araneae	in
"	"	Acari	in
"	Insecta	Coleoptera	Dysticidae
"	"	"	Carabidae
"	"	"	Hydrophilidae
"	"	"	Cerambycidae
"	"	"	in
"	"	Orthoptera	in
"	"	Hemiptera	Corixidae
"	"	"	Cicadidae
"	"	"	Notonectidae
"	"	"	in
"	"	Ephemeroptera	Baetidae
"	"	"	Caenidae
"	"	"	in
"	"	Díptera	Chironomidae
"	"	Himenoptera	in
"	"	Lepidoptera	in
"	"	Mantodea	Mantidae
"	"	Odonata	in
Heterokontophyta	Bacillariophyceae	in	in
* Mat. Veg. Fil.			
* Mat. Veg. Sup.			
* Dif. Huevos	in	in	in
* Detritus			
* Escamas			

Tabla A1.2. Grupos taxonómicos de los ítems alimenticios identificados en el muestreo de invierno. In: indeterminado; * Otros.

Filo	Subfilo o Clase	Orden	Familia
Chordata	Vertebrata	Pisces	in
Mollusca	Gastropoda	Basommatophora	in
Arthropoda	Crustacea	Maxillopoda	Copepoda
"	"	Amphipoda	Hyaellidae
"	"	Ostracoda	in
"	"	Branchiopoda	Cladocera
"	Arachnida	Araneae	in
"	"	Acari	in
"	Collembola	Symphyleona	in
"	"	in	in
"	Insecta	Coleoptera	Dytiscidae
"	"	Coleoptera	Elmidae
"	"	in	in
"	"	Hemiptera	Cicadidae
"	"	Ephemeroptera	in
"	"	Díptera	Culicidae
"	"	Díptera	Chironomidae
"	"	Himenoptera	in
"	"	Lepidoptera	in
"	"	Mantodea	Mantidae
"	"	Odonata	in
* Mat. Veg. Sup.			
* Detritus			

Anexo 2. Diferencia en la composición isotópica y en la posición trófica entre especies.

Tabla A2.1. Comparaciones pareadas entre especies para la variable $\delta^{13}\text{C}$.

	Bi	Cd	Cr	Ci	Dt	Hl	Oj	Sb
Bi		0,151182	0,986501	0,765606	0,939369	0,214608	0,000956	0,000132
Cd	0,151182		0,016383	0,952531	0,007241	0,000201	0,000132	0,009802
Cr	0,986501	0,016383		0,237162	0,999993	0,734928	0,013760	0,000132
Ci	0,765606	0,952531	0,237162		0,134620	0,003518	0,000134	0,000374
Dt	0,939369	0,007241	0,999993	0,134620		0,877792	0,030007	0,000132
Hl	0,214608	0,000201	0,734928	0,003518	0,877792		0,491872	0,000132
Oj	0,000956	0,000132	0,013760	0,000134	0,030007	0,491872		0,000132
Sb	0,000132	0,009802	0,000132	0,000374	0,000132	0,000132	0,000132	

Tabla A2.2. Comparaciones pareadas entre especies para la variable $\delta^{15}\text{N}$.

	Bi	Cd	Cr	Ci	Dt	Hl	Oj	Sb
Bi		0,725531	0,793947	1,000000	0,992512	0,968609	0,317341	0,002313
Cd	0,725531		1,000000	0,807693	0,990060	0,155889	0,005543	0,187397
Cr	0,793947	1,000000		0,864850	0,996097	0,198823	0,007923	0,146384
Ci	1,000000	0,807693	0,864850		0,997851	0,937135	0,245498	0,003609
Dt	0,992512	0,990060	0,996097	0,997851		0,606334	0,058068	0,024832
Hl	0,968609	0,155889	0,198823	0,937135	0,606334		0,907843	0,000188
Oj	0,317341	0,005543	0,007923	0,245498	0,058068	0,907843		0,000132
Sb	0,002313	0,187397	0,146384	0,003609	0,024832	0,000188	0,000132	

Tabla A2.3. Comparaciones pareadas entre especies para la posición trófica.

	Bi	Cd	Cr	Ci	Dt	Hl	Oj	Sb
Bi		0,023555	0,999937	0,172561	0,765256	0,045869	0,001087	0,000138
Cd	0,023555		0,008976	0,984496	0,000450	0,000139	0,000138	0,007738
Cr	0,999937	0,008976		0,078791	0,929589	0,106757	0,002882	0,000138
Ci	0,172561	0,984496	0,078791		0,004157	0,000162	0,000138	0,000761
Dt	0,765256	0,000450	0,929589	0,004157		0,681318	0,057667	0,000138
Hl	0,045869	0,000139	0,106757	0,000162	0,681318		0,817900	0,000138
Oj	0,001087	0,000138	0,002882	0,000138	0,057667	0,817900		0,000138
Sb	0,000138	0,007738	0,000138	0,000761	0,000138	0,000138	0,000138	

Anexo 3: Comparaciones morfométricas de los órganos digestivos.

Tabla A3.1. Diferencias pareadas entre especies para el largo del estomago.

	HL	BI	DT	CI	OJ	SB	CR
HL		0,034485	0,557049	0,275067	0,000129	0,000129	0,000129
BI	0,034485		0,804991	0,000141	0,000129	0,002886	0,000129
DT	0,557049	0,804991		0,001365	0,000129	0,000144	0,000129
CI	0,275067	0,000141	0,001365		0,000129	0,000129	0,000142
OJ	0,000129	0,000129	0,000129	0,000129		0,000788	0,000129
SB	0,000129	0,002886	0,000144	0,000129	0,000788		0,000129
CR	0,000129	0,000129	0,000129	0,000142	0,000129	0,000129	

Tabla A3.2. Diferencias pareadas entre especies para el largo del intestino.

	HL	BI	DT	CI	OJ	SB	CR	CD
HL		0,05129	0,00012	0,53039	0,2281	0,00012	0,00012	0,00012
BI	0,05129		0,00012	0,93719	0,9980	0,00012	0,00012	0,00012
DT	0,00012	0,00012		0,00012	0,0001	0,00012	0,00012	0,00012
CI	0,53039	0,93719	0,00012		0,9995	0,00012	0,00012	0,00012
OJ	0,22818	0,99804	0,00012	0,99953		0,00012	0,00012	0,00012
SB	0,00012	0,00012	0,0001	0,0001	0,0001		0,00012	0,00012
CR	0,00012	0,0001	0,0001	0,0001	0,0001	0,00012		0,00012
CD	0,00012	0,000122	0,0001	0,0001	0,0001	0,00012	0,00012	

Tabla A3.3. Diferencias pareadas entre especies para el peso seco del estomago.

	HL	BI	DT	CI	OJ	SB	CR
HL		0,000130	0,956630	0,000144	0,000130	0,000130	0,000130
BI	0,000130		0,000130	0,000130	0,000130	0,000130	0,000130
DT	0,956630	0,000130		0,000130	0,000130	0,000130	0,000130
CI	0,000144	0,000130	0,000130		0,000130	0,000130	0,000130
OJ	0,000130	0,000130	0,000130	0,000130		0,769493	0,000130
SB	0,000130	0,000130	0,000130	0,000130	0,769493		0,000130
CR	0,000130	0,000130	0,000130	0,000130	0,000130	0,000130	

TablaA3.4. Diferencias pareadas entre especies para el peso seco del intestino.

	HL	BI	DT	CI	OJ	SB	CR	CD
HL		0,09616	0,392770	0,234926	0,000126	0,000126	0,009013	0,000961
BI	0,09616		0,000219	0,000154	0,000126	0,000126	0,000126	0,000126
DT	0,39277	0,00021		0,999986	0,000126	0,000126	0,716052	0,315752
CI	0,23492	0,00015	0,999986		0,000126	0,000126	0,879201	0,496043
OJ	0,00012	0,00012	0,000126	0,000126		0,921596	0,000126	0,000126
SB	0,00012	0,00012	0,000126	0,000126	0,921596		0,000126	0,000126
CR	0,00901	0,00012	0,716052	0,879201	0,000126	0,000126		0,996450
CD	0,00096	0,00012	0,315752	0,496043	0,000126	0,000126	0,996450	

Tabla A3.5. Correlación entre la amplitud de dieta, el porcentaje de materia no animal, y las variables morfométricas del tracto digestivo para cada especie analizada. B Oc Ver = amplitud de dieta estimada a partir de la frecuencia de ocurrencia durante el verano; B Oc Inv = amplitud de dieta estimada a partir de la frecuencia de ocurrencia durante el invierno; % Mat NA = porcentaje de material no animal en la dieta; para las demás abreviaturas ver referencias de las tablas anteriores.

Variables	Estadísticos
B Oc Ver versus Wint/Wc	$r = 0.66$; $F_{1,7} = 5.40$; $P = 0.05$
B Oc Ver versus West/Wc	$r = 0.63$; $F_{1,6} = 3.87$; $P = 0.09$
B Oc Inv versus Lint/LE	$r = -0.81$; $F_{1,6} = 11.8$; $P = 0.01$
B Oc Inv versus West/Wc	$r = -0.67$; $F_{1,5} = 4.15$; $P = 0.09$
B Oc Inv versus Wint/Wc	$r = -0.67$; $F_{1,6} = 4.90$; $P = 0.07$
% Mat NA versus Lint/LE	$r = 0.79$; $F_{1,6} = 9.90$; $P = 0.02$
% Mat NA versus West/Wc	$r = 0.78$; $F_{1,5} = 7.81$; $P = 0.04$
% Mat NA versus Wint/Wc	$r = 0.84$; $F_{1,6} = 14.1$; $P = 0.01$

Tabla A3.6. Ecuaciones utilizadas para determinar los diferentes índices de dieta a partir tanto del contenido estomacal como de los isótopos estables.

Frecuencia Relativa de Ocurrencia	$\%FRO = (N_o / N_t) * 100$	N_o es el número de ocurrencia de la categoría i N_t es el número total de categorías
Frecuencia Relativa Volumétrica	$\%FRV = (N_v / N_{vt}) * 100$	N_v es el volumen de la categoría i N_{vt} es el volumen total de categorías
Amplitud del nicho. Índice de Levins	$B = 1 / \sum p_j^2$ Estandarización: $B_a = (B-1) / (n-1)$	p_j proporción de individuos que utilizan el recurso j. 0 determina la especie más especialista y 1 determina la más generalista
Solapamiento. Índice simplificado de Morisita	$C_H = 2 \sum P_{ij} P_{ik} / \sum P_{ij}^2 + \sum P_{ik}^2$	P_{ij} proporción del recurso i del total de recursos utilizados por la especie j; P_{ik} proporción del recurso i del total de recursos utilizados por la especie k. 0 indica ausencia de solapamiento en los componentes de la dieta, 1 indica un solapamiento completo
Posición trófica	$PT = \lambda + (\delta^{15}N_{\text{predador}} - [\delta^{15}N_{\text{bivalvo}} * \alpha + \delta^{15}N_{\text{caracol}} * (1-\alpha)]) / F$	Λ nivel trófico de los consumidores utilizados para la línea de base ($\lambda = 2$ porque el caracol y el bivalvo son consumidores primarios), $\delta^{15}N_{\text{predador}}$ firma de cada especie considerada, α es la proporción de C derivada de la base de la trama trófica [$\alpha = (\delta^{13}C_{\text{Predador}} - \delta^{13}C_{\text{caracol}}) / (\delta^{13}C_{\text{bivalvo}} - \delta^{13}C_{\text{caracol}})$] F es el fraccionamiento del N por nivel trófico (considerado 3,5 ‰)