Flexibilidad digestiva en un ensamble de peces dulceacuícolas de Uruguay

Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas

Lic. Natalia Zaldúa

Fecha de defensa: 12 de Julio de 2012

Programa de Desarrollo de las Ciencias Básicas

Universidad de la República

Flexibilidad digestiva en un ensamble de peces dulceacuícolas de Uruguay

Lic. Natalia Zaldúa

nataliazaldua@gmail.com

Orientador: Dr. Daniel Naya

Tribunal:

Dr. Enrique Lessa

Dra. Ana Celia Silva

Dra. Mariana Meerhoff

Laboratorio de Evolución

Facultad de Ciencias

Universidad de la República

2012

Resumen

La flexibilidad fenotípica se refiere a la capacidad de un organismo de modular ciertos rasgos (morfológicos, fisiológicos y/o comportamentales) de manera reversible ante cambios ambientales. La flexibilidad en rasgos morfológicos del tracto gastro-intestinal (GI) es uno de los cambios más extendidos ante fluctuaciones ambientales, especialmente frente a cambios en la composición y abundancia de alimento. Este hecho se relaciona fundamentalmente con los altos costos energéticos de su mantenimiento en estado funcional, por lo que dichos "ajustes" resultan importantes mecanismos de ahorro energético. En este contexto, el presente proyecto determinó los cambios en la morfometría del tracto GI y órganos asociados frente al ayuno, así como su relación con la masa corporal y posición trófica para un conjunto de once especies de peces del Arroyo de la Barra Falsa (Maldonado). Todas las especies mostraron algún cambio morfométrico significativo luego de experimentar el ayuno. Las respuestas más comunes fueron reducción de la masa de los ciegos pilóricos, de la masa intestinal y de ambos órganos sumados, así como en el largo intestinal. La flexibilidad en los órganos de absorción fue más ubicua y de mayor magnitud; mientras que la flexibilidad en los pesos de los órganos fue mayor que en los largos de los mismos. Ambos hechos pueden estar relacionados con el modelo de regulación digestiva propuesto para vertebrados ectotermos. No se encontró relación significativa entre la flexibilidad y la masa corporal. La posición trófica, en cambio, presentó una relación negativa con la flexibilidad del largo intestinal, lo que podría indicar un efecto de la composición de la dieta. Esta idea es apoyada por correlaciones positivas entre la flexibilidad en varios órganos con el contenido no animal de la dieta y con la amplitud de la misma. De este modo, en el ensamble estudiado, donde ni los tamaños corporales ni las posiciones tróficas son marcadamente diferentes, la cantidad de ítems incluidos en la dieta parecen determinar los niveles de flexibilidad observados en el tracto GI.

Abstract

Since the gastrointestinal tract is energetically costly, morphological adjustments may occur in order to maintain a positive energy budget, especially during food shortage period. Within this context, we determined the digestive response to four-day fasting at two environmental temperatures (17º and 26ºC) in eleven fresh-water fish species. All species showed responses to fasting, being pyloric caeca and intestine dry mass the most sensible variables followed by intestinal length. Flexibility in absorption organs was more ubiquitous and of greater

magnitude than in other organs; the flexibility in dry weight was higher than in length. Both facts can be related to the model for digestive system size regulation of ectothermic vertebrates. Changes at 17ºC were usually less noticeably than those observed at 26º. Body mass did not correlate with digestive organ´s flexibility, but trophic position (estimated by isotopic analysis) was negatively correlated with intestinal length flexibility at 26°C. This could indicate an effect of diet composition. This fact is supported by positive correlations found between organ flexibility and i) non-animal dietary content and ii) diet breadth. Thus, in this system, where neither body sizes nor trophic positions are markedly different, gastro-intestinal tract flexibility seems to be determined by the the number of items included in the diet.

Agradecimientos

Quisiera agradecer a Daniel Naya por darme la oportunidad de realizar la tesis; por el apoyo y paciencia brindados durante su realización;

a Nico Vidal, Pajarito y Machín, quienes participaron de las salidas de campo y de largas horas de laboratorio. Gracias por el humor y el compañerismo!;

a mi familia, por el apoyo e incentivo de siempre;

a los amigos y amigas, especialmente a Franco Teixeira de Mello, Felipe García, Emanuel Machín, Mariana Ríos, Verónica Piñeiro-Rodríguez, Anita Rodales, Lucía Zubizarreta y Patricia Abete por el aguante, las discusiones y los aportes hechos a la tesis;

al Dr. Luiz Antonio Martinelli del Centro de Energía Nuclear en la Agricultura de la Universidad de San Pablo (Piraxicaba, Brasil) por la realización de los análisis isotópicos; y

a los miembros del tribunal por su tiempo, correcciones y sugerencias que complementaron notablemente esta tesis;

a todos y todas, muchas gracias!!

N.

Índice General

	Pág.
Resumen/Abstract	3
Agradecimientos	5
Índice de Tablas	7
Índice de Figuras	8
Introducción	10
Hipótesis y Objetivos	22
Metodología y Área de estudio	26
Resultados	33
Discusión	52
Bibliografía	60
Anexos	71

Índice de Tablas

Pág.

Tabla 1. Efecto del ayuno sobre el largo y masa intestinal para distintas especies de peces. 17

Tabla 2. Características de las especies evaluadas. 27

Tabla 3. Masa corporal (g) para cada especie y grupo a 26ºC. 35

Tabla 4. Largo estándar (cm) para cada especie y grupo a 26ºC. 36

Tabla 5. Largo total del estómago (cm) para cada especie y grupo a 26ºC. 37

Tabla 6. Largo del intestino delgado (cm) para cada especie y grupo a 26ºC. 38

Tabla 7. Peso seco del hígado (g) para cada especie y cada grupo a 26ºC. 40

Tabla 8. Peso seco de cuerpos grasos (g) para cada especie y grupo a 26ºC. 41

Tabla 9. Masa corporal (g) para cada especie y grupo a 17ºC. 42

Tabla 10. Largo estándar (cm) para cada especie y grupo a 17ºC. 43

Tabla 11. Largo total del estómago (cm) para cada especie y grupo a 17ºC. 44

Tabla 12. Largo del intestino delgado (cm) para cada especie y grupo a 17ºC. 44

Tabla 13. Peso seco hígado (g) para cada especie y cada grupo experimental a 17ºC. 46

Tabla 14. Peso de cuerpos grasos (g) para cada especie y cada grupo. 46

Tabla 15. Flexibilidad media de cada órgano para cada temperatura ambiental, % de cambio y significancia estadística de los mismos. 47

Tabla 16. Flexibilidad (d) de cada órgano digestivo para cada especie y temperatura ambiental. 48

Tabla 17. Correlación entre la flexibilidad para el largo y peso de distintos órganos y la masa corporal (m_b) o la posición trófica (PT). 51

Tabla A1. Tamaños de muestra para cada grupo y especie. 72

Tabla A2. Cambios observados en pesos de órganos digestivos e ICC luego de cuatro días de ayuno a 26ºC. 73

Tabla A3. Cambios observados en órganos digestivos luego de cuatro días de ayuno a 17ºC. 75

Índice de Figuras

Pág.

Figura 1. Ejemplos hipotéticos de normas de reacción: el rasgo fenotípico estudiado (F) varía en función de una variable ambiental determinada (A). 12

Figura 2. Representación del tracto GI de peces. 16

Figura 3. Representación gráfica de las predicciones sobre el cambio en la flexibilidad digestiva con (A) la masa corporal, y (B) la posición trófica. 23

Figura 4. Sitio de estudio indicado en fucsia, sobre el Arroyo de la Barra Falsa. 26

Figura 5. Especies del ensamble de peces del Arroyo de la Barra Falsa evaluadas en esta tesis. 28

Figura 6. Normas de reacción para peso seco del intestino delgado y para el peso del intestino delgado más los ciegos pilóricos (CP +ID). 39

Figura 7. Normas de reacción para peso seco estómago de las especies que mostraron cambios significativos. 40

Figura 8. Normas de reacción para peso seco estómago de las especies con cambios significativos a 17ºC. 45

Figura 9. Normas de reacción para el peso seco intestino delgado para las especies que presentaron cambios significativos a 17ºC. 45

Figura 10. Correlación entre la flexibilidad para el largo y el peso seco de los distintos órganos estimada a temperatura ambiental de 26ºC y 17ºC. 49

“Learning is a general form of plasticity that can respond to manifold environmental stimuli, and produce a great variety of plastic responses.”

Kukas (2004)

INTRODUCCIÓN

Introducción

La plasticidad fenotípica

El ambiente que percibe un individuo está en constante cambio, tanto espacial como temporalmente. Según Whitman y Ananthakrishnan (2009), la única forma de sobrevivir en un ambiente cambiante es alterando el fenotipo. Esta capacidad del genotipo de expresar diferentes fenotipos al variar las condiciones ambientales se conoce como plasticidad fenotípica (Dewitt & Scheiner, 2004). La mayoría de los rasgos fenotípicos pueden presentar plasticidad. Como cada organismo es una compleja red de sistemas que interactúan entre sí, el ambiente puede inducir cambios en conjuntos de rasgos independientes e interconectados, a diferentes niveles de organización biológica. A su vez, casi cualquier factor ambiental puede iniciar una respuesta plástica, siendo percibido de forma química, visual, térmica, mecánica o eléctrica (Whitman & Ananthakrishnan, 2009).

Cuando los distintos fenotipos expresados por un organismo aumentan su adecuación biológica ("fitness"), con respecto a la adecuación biológica de un organismo que es incapaz de realizar ajustes fenotípicos, la plasticidad adquiere un carácter adaptativo (Dewitt & Scheiner, 2004; Naya *et al.*, 2005). En este sentido, diversos estudios realizados durante las últimas tres décadas indican que la plasticidad fenotípica suele tener un valor adaptativo y que constituye una respuesta ampliamente difundida a nivel de microorganismos, plantas y animales (Pigliucci 2001, West-Eberhard, 2003; Dewitt & Scheiner, 2004; Whitman & Ananthakrishnan, 2009; Piersma & van Gils, 2011). Sin embargo, el beneficio de un fenotipo es relativo a un tiempo y lugar específicos, ya que un cambio fenotípico puede ser altamente beneficioso en un contexto y perjudicial en otro (Whitman & Ananthakrishnan, 2009).

Las respuestas plásticas poseen cuatro atributos básicos que las determinan: el patrón (i.e., cómo cambia el rasgo fenotípico), la magnitud (i.e., cuánto cambia), la rapidez (i.e., con qué velocidad cambia) y la suficiencia (i.e., en qué momento del ciclo de vida del organismo puede cambiar) (Whitman & Ananthakrishnan, 2009). Las dos propiedades más relevantes, o al menos las dos más estudiadas, son el patrón de cambio y la magnitud del mismo, y suelen representarse gráficamente a través de una norma de reacción. La norma de reacción es una función específica de cada genotipo, que relaciona cada fenotipo con el ambiente en el cual se produce. En otras palabras, una norma de reacción es la trayectoria desarrollada por un

genotipo en el espacio ambiente-fenotipo (Fig. 1), mientras que la plasticidad es la desviación de dicha trayectoria con respecto a una recta de pendiente cero (Naya, 2010).

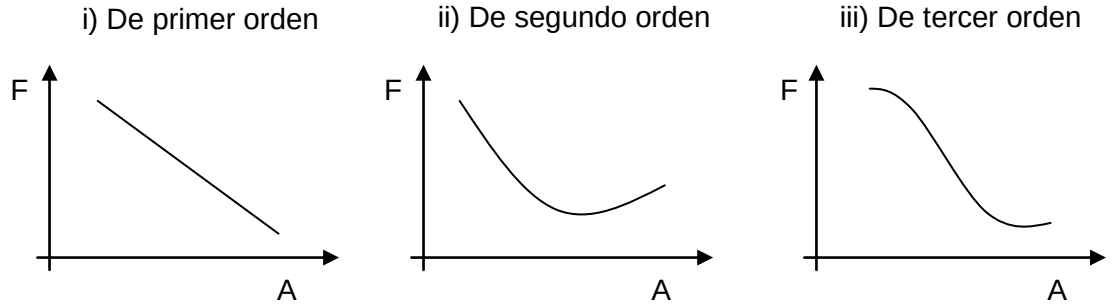

Figura 1. Ejemplos hipotéticos de normas de reacción: el rasgo fenotípico estudiado (F) varía en función de una variable ambiental determinada (A). i) Respuesta de primer orden (lineal); ii) Respuesta de segundo orden (cuadrática); iii) Respuesta de tercer orden (logística). Modificado de David *et al*. (2004).

La flexibilidad fenotípica constituye un caso particular de plasticidad y se refiere a la capacidad de un organismo de modular ciertos rasgos (morfológicos, fisiológicos y/o comportamentales) de manera reversible ante cambios ambientales (Piersma & Drent, 2003). Es decir, la flexibilidad fenotípica es un caso particular de plasticidad fenotípica, que se caracteriza por la capacidad de reversibilidad de los cambios fenotípicos al revertirse las condiciones ambientales.

Analizada en el contexto de los profundos cambios ambientales derivados del Cambio Global, la flexibilidad fenotípica puede jugar un rol fundamental en la conservación de la biodiversidad. En este sentido, cabe notar que las poblaciones pueden reaccionar de cuatro maneras distintas frente a los cambios negativos en el ambiente: pueden declinar en su número hasta alcanzar la extinción, pueden migrar o dispersarse hacia nuevas áreas, pueden permanecer mediante procesos poblacionales de cambio microevolutivo, o pueden permanecer mediante ajustes plásticos de sus organismos (Fuller *et al*., 2010). Si bien los últimos dos de estos cuatro resultados posibles evitan la extinción local, estudios recientes indican que la plasticidad fenotípica constituye la única alternativa real frente a la extinción local para la mayoría de las especies analizadas hasta la fecha (Gienapp *et al*., 2008; Hendry *et al*., 2008; Fuller *et al*., 2010; Hoffman & Sgro, 2011). Existen distintas líneas de evidencia que indican claramente que, en muchos casos, la flexibilidad fenotípica posee un valor

adaptativo. Por ejemplo, de acuerdo con Naya *et al*. (2009), estas evidencias pueden agruparse en las siguientes categorías:

i) La existencia de una correlación clara entre los cambios fenotípicos y los cambios ambientales que resulta en un incremento de la adecuación biológica (Agrawal, 1998; Relyea 2003; Stomp *et al*., 2008);

ii) La identificación de las claves ambientales que los organismos usan para anticipar los cambios en el ambiente (Denver *et al.,* 1998; Smith 2000);

iii) La observación que fenotipos fijos obtenidos por mutación tienen una menor adecuación que los fenotipos plásticos de tipo salvaje evaluados sobre un conjunto de ambientes (Callahan *et al*., 1999; Pigliucci & Schmitt, 1999);

iv) La existencia de variación genética aditiva para la flexibilidad (Schlichting 1986; Scheiner 1993) y el hecho de que la misma sea heredable (Nussey *et al*., 2005; Brommer *et al*., 2007) y capaz de responder a la selección natural y artificial (Scheiner 2002; Garland & Kelly, 2006); y

v) La existencia de una correlación positiva entre la magnitud de flexibilidad exhibida por distintas especies y la magnitud de la variabilidad ambiental donde dichas especies evolucionaron (e.g., Addo-Bediako *et al*., 2000; Naya *et al*., 2008a).

Por último, a nivel macroevolutivo la flexibilidad fenotípica podría retardar la evolución al enmascarar diferencias entre genotipos, pero también podría favorecer la persistencia de ciertas poblaciones frente a cambios ambientales, generando oportunidades de selección (Whitman & Ananthakrishnan, 2009). Particularmente, la flexibilidad a nivel digestivo (tanto morfológica como funcional) podría influir en la capacidad de una especie de sobrellevar cambios tróficos, generando una divergencia inicial que posteriormente puede ser extendida por la selección natural (Wagner *et al*., 2009).

La flexibilidad digestiva

El tracto gastrointestinal (GI) es una barrera selectiva permeable que permite el pasaje de nutrientes, excluyendo la mayoría de las sustancias tóxicas y organismos patógenos;

interviene en el balance de agua y electrolitos, así como en la regulación de la digestión y el metabolismo (Karasov & Martínez del Rio, 2007; McWhorter *et al*., 2009). La flexibilidad en el tracto GI de los animales es uno de los fenómenos más extendidos ante fluctuaciones ambientales, especialmente en paralelo con cambios en la composición y abundancia de alimento (Salhi *et al.*, 1999; Caballero *et al.*, 2003; Blier *et al*., 2006; Teixeira *et al.*, 2007). Esto puede deberse, en parte, a que el tracto GI es el nexo funcional entre la adquisición de energía y su asignación a las diferentes funciones vitales, como mantenimiento, crecimiento y reproducción (Secor, 2001). A su vez, el mantenimiento del tejido digestivo en estado funcional implica altos costos energéticos, llegando a consumir más del 20% de la energía total metabolizable (Cant *et al*., 1996). Por tanto, ajustes de su morfología y función de acuerdo a demandas energéticas y frecuencia de alimentación, resultan importantes mecanismos de ahorro energético, especialmente cuando el alimento es escaso (Rios *et al.*, 2004; Cramp & Franklin, 2005; Krogdahl & Bakke-McKellep, 2005; Secor, 2005; Ott & Secor, 2007; Naya *et al.*, 2008b; German *et al*., 2010). Estos ajustes no sólo aumentan la probabilidad de supervivencia en base a fuentes endógenas de energía, sino que también permiten mantener funciones fisiológicas fundamentales relacionadas con la actividad física, así como reanudar procesos digestivos y metabólicos cuando el alimento vuelve a estar disponible (Wang *et al*., 2006).

En línea con lo arriba mencionado, diversos artículos han evaluado la relación entre los atributos digestivos y las condiciones ambientales en animales vertebrados (ver revisiones de Piersma & Lindstrom, 1997; Starck 1999; McWilliams & Karasov, 2001; Naya & Bozinovic, 2004; Penisi 2005; Naya *et al*., 2007; McWhorter *et al.*, 2009; Karasov *et al*., 2011). Dichos trabajos permiten extraer algunas conclusiones generales en el contexto de la flexibilidad fenotípica, como por ejemplo:

i) Ante un incremento en la demanda energética (e.g., durante las estaciones más frías del año o durante la época reproductiva) o una caída en la calidad del alimento disponible, los animales incrementan la cantidad de alimento consumido. En respuesta a este incremento se da un aumento en la capacidad funcional del tracto digestivo, lo que aumenta la superficie de absorción y permite incrementar la cantidad de energía asimilada. Como resultado se mantiene un balance positivo de energía frente a condiciones externas o internas energéticamente demandantes.

ii) Además del ajuste de la capacidad funcional del tracto digestivo a través de cambios en el tamaño de sus órganos, existen otros niveles de organización que también son modificados. Entre ellos, se puede ajustar el tiempo de retención del alimento, la distribución de la digesta en las cámaras digestivas, la estructura de la mucosa intestinal, la actividad específica de las enzimas digestivas y la densidad de transportadores de membrana.

iii) Las señales externas y los mecanismos causales que determinan los cambios en los atributos digestivos han sido identificados en algunos taxa. Las primeras están relacionadas con la presencia, detección y captura del alimento, mientras que los segundos pueden implicar cambios locales (e.g., la presencia de nutrientes en el lumen intestinal) o sistémicos (e.g., hormonas y factores de crecimientos).

El sistema digestivo y la flexibilidad digestiva en peces

En peces teleósteos, la anatomía del tracto GI presenta una gran variabilidad (Stevens & Hume, 1995). Generalmente, está compuesto por un estómago, varios ciegos pilóricos y un intestino poco diferenciado (Fig. 2) (Horn *et al*., 2006). El estómago secreta enzimas digestivas (e.g., pepsina) y ácido clorhídrico, y sirve como reservorio temporal de la comida. Puede ser elongado (generalmente en depredadores), en forma de saco (en especies que consumen tanto material animal como vegetal), con paredes musculares poderosas para moler el alimento o muy distensibles; o incluso puede no existir (Stevens & Hume, 1995; Linzey 2003) como en *Atherinopsis californiensis, Leuresthes tenuis* (Atheriniformes) (Horn *et al.*, 2006) y *Cnesterodon decemmaculatus* (Cyprinodontiformes). Los ciegos pilóricos son divertículos localizados cerca de la unión del estómago y el intestino proximal. Varían en número, y aunque no siempre están presentes (como en el caso de la especie nativa *Australoheros facetus*, Perciformes), sólo existen en peces (Linzey 2003). Su función e histología es muy similar a la del intestino proximal, siendo un sitio de absorción y secreción de enzimas digestivas (Rios *et al*., 2004). Presentan pliegues y surcos que aumentan la superficie secretora y absortiva, y pueden servir como reserva de alimento (Rios *et al*., 2004). Finalmente, el intestino puede variar desde ser relativamente corto y recto, a ser muy largo con forma de espiral y bucles (Stevens & Hume, 1995).

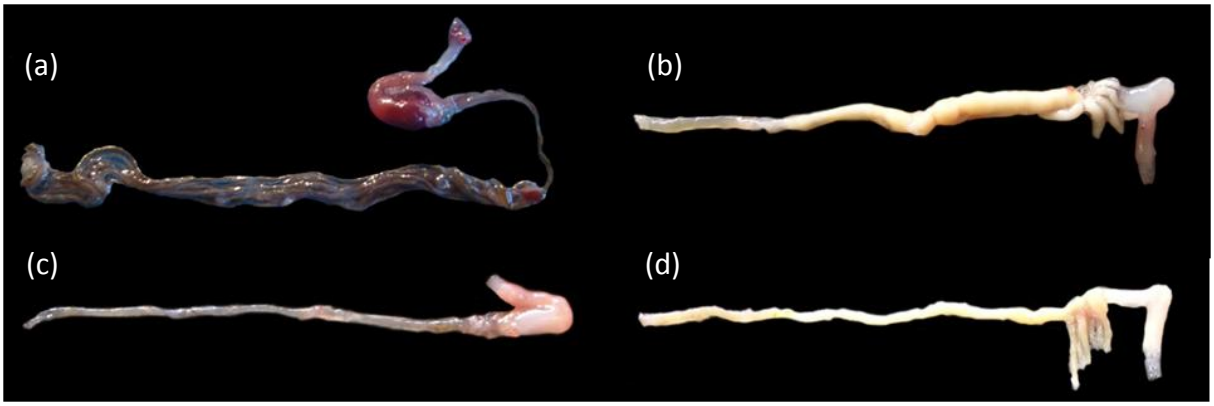

Figura 2. Tractos GI de (a) *Steindachnerina biornata*, (b) *Hyphessobrycon luetkenii*, (c) *Cheirodon interruptus* y (d) *Bryconamericus iheringi*. Órganos, de derecha a izquierda: estómago, ciegos pilóricos (excepto en c) e intestino. Imágenes tomadas de Machín (2012), con permiso del autor.

En general, en orden descendente en largo del intestino se encuentran primero las especies herbívoras y sedimentívoras (intestinos largos y angostos), seguidas por las especies omnívoras (i.e., aquellas que consumen material animal y vegetal) con intestinos intermedios en diámetro y largo; y por último, las especies carnívoras con intestinos relativamente cortos y anchos (Kramer & Bryant, 1995). En este último caso, la cantidad de alimento ingerido es menor y de mayor calidad, y el tránsito es más lento (Sibly 1981; Kramer & Bryant, 1995).

En cuanto a la flexibilidad digestiva, el factor ambiental más estudiado en los peces lo constituye la ausencia de alimento (ayuno). Desde una perspectiva fisiológica, el ayuno genera una condición de estrés, al igual que la manipulación (Burrells *et al.*, 2001; Flores 2002). Esta alteración ambiental desencadena respuestas que involucran la interacción de los sistemas regulatorios Nervioso, Endócrino e Inmune; cuyos efectos varían en función de características individuales como experiencia previa, estado nutricional y edad (Flores 2002). A nivel digestivo dispara importantes ajustes fisiológicos y morfológicos en el tracto GI y sus glándulas asociadas.

La respuesta de los peces frente al ayuno se ha evidenciado a través de cambios en el largo y la masa del intestino y de los ciegos pilóricos, en la actividad de distintas enzimas digestivas (Rios *et al.*, 2004; German *et al.*, 2010), en la superficie absortiva del intestino, la mucosa intestinal y diferentes cambios histológicos y ultraestructurales en las vellosidades, tamaño de los enterocitos y de las microvellosidades (Hossain & Dutta, 1991; Hall & Bellwood, 1995;

Rios *et al.*, 2004; Germán *et al.*, 2010; Gaucher *et al.*, 2012). La mucosa intestinal pasa de un epitelio simple columnar a una estructura pseudoestratificada, disminuye el flujo sanguíneo hacia el intestino delgado y se reduce el tamaño de los enterocitos por desaparición de gotas lipídicas en su interior. Estos cambios en general se ven acompañados por importantes cambios en el largo y/o masa de los órganos del tracto GI. Como se puede observar en la Tabla 1, los cambios más relevantes en cuanto a magnitud son aquellos registrados para el largo intestinal y la suma del largo intestinal y la sección con ciegos pilóricos, tanto en especies dulceacuícolas como en especies marinas y euhalinas.

Tabla 1. Efecto del ayuno sobre el largo y masa intestinal para distintas especies de peces. fp = periodo de ayuno en días; % = decremento de la variable en porcentaje; L(id) = largo intestinal; L(cp+id) = largo del intestino más ciegos pilóricos; WM(id) = peso húmedo del intestino; WM(cp+id) = peso húmedo del intestino más los ciegos pilóricos. Tomado de Gaucher *et al*. (2012).

Especie	Variable	fp	%	Fuente
Hyphessobrycon luetkenii	L(id)	16	64,8	Gaucher *et al*., 2012
Pomacentrus coelestis	L(id)	13	81,8	Hall & Bellwood, 1995
Salmo salar	L(cp+id)	40	80,7	Krogdahl & Bakke-McKellep, 2005
Hoplias malabaricus	L(cp+id)	240	61,2	Rios *et al.*, 2004
Cyprinus carpio	L(id)	390	82,2	Gas & Noailliac-Depeyre, 1976
Hyphessobrycon luetkenii	WM(cp+id)	16	37,7	Gaucher *et al.*, 2012
Pleuronectes platessa	WM(id)	32	57,8	Jobling 1980
Salmo salar	WM(cp+id)	40	55,0	Krogdahl & Bakke-McKellep, 2005
Salmo gairdneri	WM(id)	91	47,9	Weatherley & Hill, 1981
Salmo gairdneri	WM(id)	56	43,2	Boge *et al.*, 1981
Pterygoplichthys disjunctivus	WM(id)	150	56,0	German *et al.*, 2010
Gadus morhua	WM(cp+id)	68	45,0	Blier *et al.*, 2006
Gadus morhua	WM(cp+id)	70	58,8	Bélanger *et al.*, 2002
Oncorhynchus mykiss	WM(cp+id)	126	59,8	Simpkins *et al.*, 2003
Cyprinus carpio	L(id)	390	55,9	Gas & Noailliac-Depeyre, 1976

Con la alimentación post-ayuno algunas especies muestran crecimiento compensatorio (Bélanger *et al*., 2002; Rios *et al.*, 2004) y recuperación de valores normales (i.e. pre-ayuno) de la mayoría de los órganos digestivos (Bélanger *et al*., 2002; Rios *et al.*, 2004; Krogdahl &

Bakke-MacKellep, 2005; Blier *et al*., 2006) y de las actividades enzimáticas (Krogdahl & Bakke-MacKellep, 2005; Blier *et al*., 2006).

También existen numerosos estudios evaluando el efecto de la calidad de la dieta, desarrollados mayoritariamente en especies de valor comercial Estos estudios indican que la calidad de la dieta es un factor determinante del largo intestinal, el que aumenta a medida que lo hace el contenido recalcitrante del alimento (Hugueny & Pouilly, 1999; Elliot & Bellwood, 2003; Drewe *et al*., 2004; Wagner *et al.*, 2009). El contenido proteico y energético de la dieta puede alterar la actividad de distintas enzimas presentes en el borde en cepillo de los enterocitos (Gawlicka & Horn, 2005; Santigosa *et al.*, 2008), así como la tasa de crecimiento y la tasa de ingestión (Bowen *et al*., 1995). Por otro lado, la alimentación con alto contenido de proteína vegetal puede reducir la actividad enzimática, así como provocar una condición similar a la enteritis en el intestino distal, caracterizada por un acortamiento de los pliegues primarios y secundarios, y un ensanchamiento de la lamina propia (Baeverfjord & Krogdahl, 1996; Nordrum *et al*., 2000).

Finalmente, cabe mencionar que muchos de estos estudios fueron realizados con peces adultos, pero también existen ejemplos de flexibilidad a nivel gastrointestinal en larvas (Gwak *et al.*, 1999; Dou *et al*., 2002; Pedersen *et al.*, 2003) y juveniles (Weatherley & Hill, 1981; Russel *et al*., 1996; Simpkins *et al.*, 2003), contemplando un amplio espectro filogenético, lo que evidencia la ubicuidad de la flexibilidad digestiva en los peces.

Estudio de la flexibilidad digestiva en un ensamble de peces: el problema a ser abordado

Más allá de la gran cantidad de conocimiento acumulado sobre las circunstancias y mecanismos por los que ocurren los ajustes digestivos, aun se conoce muy poco sobre la existencia de patrones generales en la flexibilidad digestiva; es decir, patrones que surjan, por ejemplo, de considerar grandes escalas espaciales (e.g., análisis latitudinales) o de considerar conjuntos de especies que co-habitan en un mismo ambiente (e.g., análisis de ensambles de especies). Un antecedente de perspectiva de ensamble se puede encontrar en Machín (2012), quien caracterizó la dieta de verano e invierno de ocho especies del Aº de la Barra Falsa (Maldonado), y analizó la relación entre los nichos trófico e isotópico. Otros aspectos de la flexibilidad digestiva que han sido poco desarrollados son su relación con la masa corporal y con la posición trófica de las distintas especies que integran un mismo ensamble.

La masa corporal es un importante atributo individual, que influye fuertemente sobre el gasto energético, el ritmo cardíaco, la fecundidad, el éxito reproductivo y el crecimiento, así como con la capacidad competitiva e interacciones predador-presa, entre otros aspectos (Brown *et al*., 2004; Teixeira de Mello *et al*., 2009; Whitman & Ananthakrishnan, 2009). A nivel digestivo, la masa corporal es determinante de la ingesta y de la capacidad o volumen del tracto digestivo (Clauss *et al*., 2007). El gasto energético y la ingesta de alimento se relacionan alométricamente con la masa corporal (m_b), aproximadamente con $m_b^{0.75}$; mientras el volumen del tracto digestivo escala isométricamente con la masa corporal (m_b^1) (Karasov & Hume, 1997). Por tanto, las especies de menor tamaño tienen requerimientos masa-específicos más altos y mayores tasas de ingesta que las de mayor tamaño (Gillooly *et al*., 2001). Entonces, deberían regular el tamaño del tracto GI con mayor frecuencia que las especies grandes.

Por su parte, el concepto de posición trófica es ampliamente usado en ecología, ya que provee un marco para el estudio de interacciones y cascadas tróficas, y restricciones energéticas (Arim *et al*., 2007; Teixeira de Mello *et al*., 2009; Arim *et al*., 2010). Con respecto a su relación con la flexibilidad digestiva, estudios previos encontraron que predadores con frecuencias de alimentación muy bajas (como el género Python) muestran gran flexibilidad a nivel digestivo (Secor & Diamond; 1998; Starck & Beese, 2002; Ott & Secor, 2007). Esta regulación funcional y morfológica del tracto GI disminuye los costos de mantenimiento y constituye una adaptación a la alimentación poco frecuente.

La relación existente entre la masa corporal y la posición trófica ha sido un tema ampliamente debatido en el campo de la Ecología. Arim *et al.* (2007) proponen una relación positiva entre el tamaño corporal y la posición trófica en organismos pequeños; y una relación negativa entre ambos atributos en organismos de gran tamaño. Las máximas posiciones tróficas posibles en cada caso estarían limitadas por diferentes restricciones (morfológicas y energéticas, respectivamente). A nivel comunitario, estas relaciones determinarían un patrón en "joroba", reportando únicamente para cíclidos (Perciformes) del Lago Malawi en África. Romanuk *et al.* (2011) también sugieren que dicha relación sería positiva, particularmente en peces de pequeño tamaño. Otros estudios sugieren relaciones negativas, mientras varios no encontraron relaciones significativas entre la masa y la posición trófica (Vander Zanden *et al*., 2000; Jennings *et al*., 2001; Layman *et al.*, 2005).

En este contexto, la presente tesis apunta a determinar los cambios en la morfometría digestiva frente al ayuno para un conjunto de once especies de peces que forman parte de un mismo ensamble, analizando la relación entre la flexibilidad digestiva, la masa corporal y la posición trófica.

Se ha elegido trabajar con peces porque son componentes claves en la dinámica y estructura de los sistemas acuáticos a través de sus interacciones tróficas, movilización de nutrientes, y modificación de hábitats, entre otros (Jeppesen *et al*., 2010; Teixeira de Mello *et al.*, 2009). A su vez, son organismos sensibles a cambios en la calidad y modificación de hábitat, procesos que impactan especialmente a los sistemas dulceacuícolas (Saunders *et al*., 2002). Dichos sistemas se ven amenazados por el vertido de efluentes agrícolas y urbanos (Teixeira de Mello, 2007), la reducción del caudal (Lake 2003), la introducción de especies exóticas (Davis, 2009) y la remoción de vegetación riparia, así como el aumento de temperatura y evapotranspiración (Jeppesen *et al*., 2010). Los efectos de estas alteraciones ambientales pueden afectar los ciclos reproductivos y la estructura de las poblaciones de peces, pudiendo llegar a impactar la diversidad de los ensambles de peces (Saunders *et al*., 2002; Xenopoulus *et al.*, 2005; Jeppesen *et al*., 2012). En Uruguay y la región, los ensambles de peces se caracterizan por presentar una alta diversidad de especies, abundancia de individuos (en comparación con otros vertebrados) y diferentes grupos funcionales, por lo que, si se poseen las artes e instalaciones adecuadas, es fácil de obtener un gran número de individuos y mantenerlos bajo condiciones experimentales.

En Uruguay se estima que existen entre 220 y 250 especies de peces dulceacuícolas, una muy alta riqueza de especies para la extensión de nuestras cuencas, explicada en parte por el clima y las características biogeográficas del país (Teixeira de Mello *et al*., 2011; González-Bergonzoni *et al*., 2012). A su vez, se observa un gran abanico de hábitos tróficos (sedimentívoros, omnívoros, piscívoros), de estrategias reproductivas (especies anuales, de fecundación interna, externa y vivíparos, con cambio de sexo a lo largo de la vida) y ciclos de vida (Teixeira de Mello *et al*., 2011). Lamentablemente, las especies nativas no escapan a la actual crisis de biodiversidad, y la información sobre la biología de estas especies es sumamente escasa y fragmentada. Por lo tanto, conocer la respuesta de ciertas especies nativas a cambios en la disponibilidad de alimento ayudará a entender mejor cómo se relacionan con el ambiente, y en última instancia, predecir posibles respuestas a nivel comunitario y ecosistémico, frente a cambios naturales u antropogénicos. Dicha información

puede ser relevante para tomar medidas de protección de aquellas especies más sensibles o amenazadas.

HIPOTESIS Y OBJETIVOS

Hipótesis:

(1) Sobre el tamaño corporal. Dado que la ingesta de alimento se escala con la masa corporal a una potencia de 0.75 y que el volumen del tracto digestivo se relaciona isométricamente con la masa corporal, los requerimientos energéticos masa-específicos son mayores en especies de menor tamaño. Por ello, se predice una relación negativa entre la flexibilidad digestiva a nivel morfométrico y la masa corporal de cada especie.

(2) Sobre la posición trófica. Dado que la frecuencia de alimentación en la naturaleza, disminuye con el aumento en la posición trófica, se espera que exista una correlación positiva entre la flexibilidad digestiva frente al ayuno en el corto plazo y la posición trófica al considerarse el conjunto de las once especies. En particular, se predice que las especies carnívoras serán más flexibles que las especies omnívoras y que estas últimas serán más flexibles que las especies herbívoras y detritívoras.

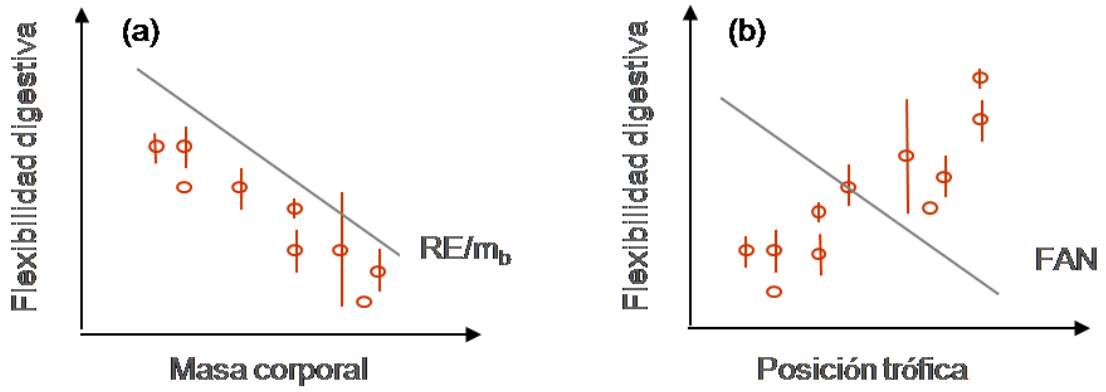

Figura 3. Representación gráfica de las relaciones teóricas esperadas entre la flexibilidad digestiva y la masa corporal (a), y la posición trófica (b). Cada punto rojo representa una especie hipotética con desvíos hipotéticos. RE/m_b = Gasto energético masa-específico, FAN = frecuencia de alimentación en la naturaleza.

Nota: Si existe una correlación entre la m_b y la posición trófica, las hipótesis serían excluyentes porque sus predicciones serían opuestas.

Objetivos:

(1) Determinar la flexibilidad digestiva (a nivel morfométrico) frente al ayuno a dos temperaturas ambientales (17ºC y 26 ºC) para un conjunto de once especies de peces que constituyen un mismo ensamble.

(2) Determinar el efecto de la temperatura ambiental sobre la flexibilidad digestiva frente al ayuno para cada una de las once especies.

(3) Determinar la relación entre la flexibilidad digestiva y la masa corporal y entre la flexibilidad digestiva y la posición trófica.

METODOLOGÍA y ÁREA DE ESTUDIO

Metodología

Área de estudio y colecta de peces.

El área de estudio comprende un sector bajo del Arroyo de la Barra Falsa (coordenadas: 34,880 S y 55,189 W), en Punta Negra (Maldonado), entre la Ruta Interbalnearia y la costa Atlántica (Fig. 4). Este arroyo nace cerca de los cerros De las Espinas y del Toro y recorre cultivos y praderas, desembocando finalmente en el Río de la Plata. La elección de este sitio se debe a que existe información previa sobre el ensamble de peces (Gaucher *et al*., 2012; Machín 2012), así como por su proximidad al laboratorio donde se desarrollaron los experimentos (Facultad de Ciencias, Montevideo).

Todas las colectas se realizaron de día, con diferentes artes de pesca (atarraya, red de arrastre, mediomundo), en enero y febrero de 2011.

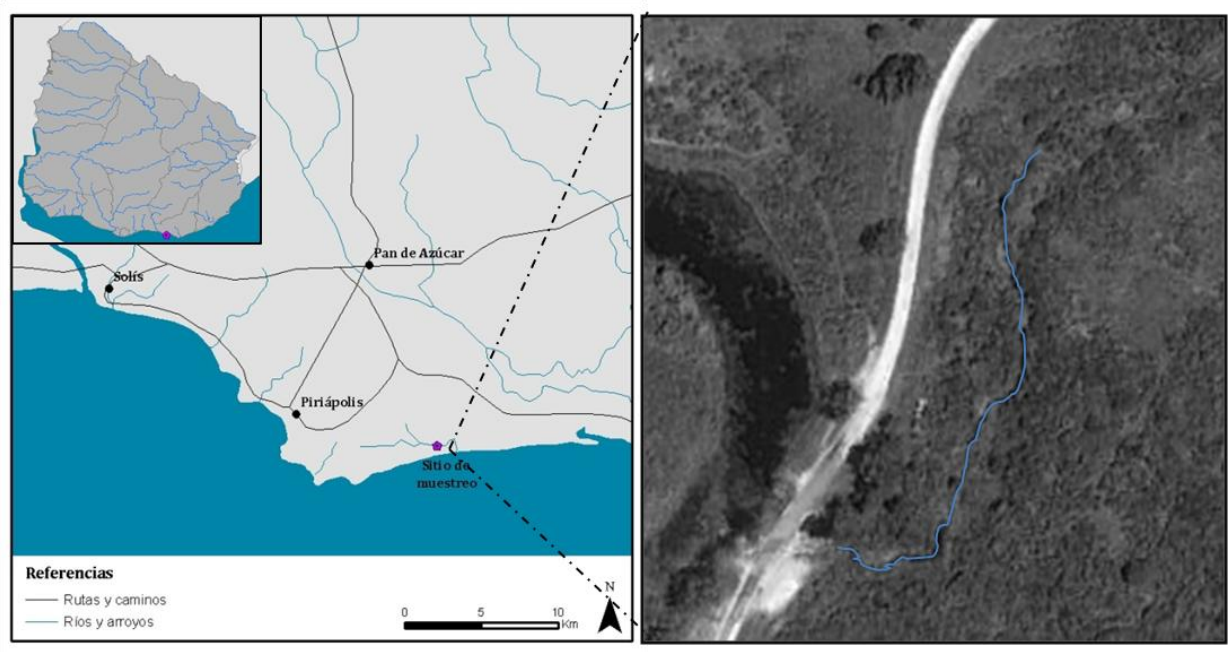

Figura 4. Sitio de estudio en Punta Negra; recorrido de las colectas sobre el Arroyo de la Barra Falsa indicado en celeste en la imagen de la derecha.

Especies de peces consideradas.

De las 12 especies de peces que componen el ensamble de peces del arroyo, *Hoplias malabaricus* no pudo ser capturada en cantidades suficientes para desarrollar los experimentos (se colectaron sólo dos individuos). Todas las especies presentan una amplia distribución en el país, por lo que este ensamble es representativo de otros que se registran en numerosos ríos y arroyos de Uruguay. A continuación se presentan las once especies consideradas (Fig. 5) y algunas de sus características (Tabla 2).

Tabla 2. Características de las especies evaluadas. LE máx = Largo estándar máximo (cm) según la bibliografía (Teixeira de Mello *et al*., 2011); PT = posición trófica ± Error estándar (este estudio).

Especie	LE máx	PT	Dieta
Astyanax sp. aff fasciatus	20	4,74 ± 0,14	Omnívora
Bryconamericus iheringii	11,4	4,46 ± 0,15	Omnívora
Cheirodon interruptus	6	3,76 ± 0,12	Omnívora
Diapoma terofali	7	4,88 ± 0,10	Omnívora
Hyphessobrycon luetkenii	7	5,33 ± 0,17	Omnívora
Oligosarcus jenynsii	20	5,72 ± 0,26	Fundamentalmente carnívora
Characidium rachovii	5	4,56 ± 0,21	Fundamentalmente carnívora
Steindachnerima biornata	12	2,31 ± 0,10	Detritívora
Cnesterodon decemmaculatus	4,5	3,52 ± 0,28	Omnívora
Australoheros facetus	12,7	4,39 ± 0,06	Omnívora
Corydoras paleatus	7	4,36 ± 0,23	Omnívora

Por mayor información ver Anexos.

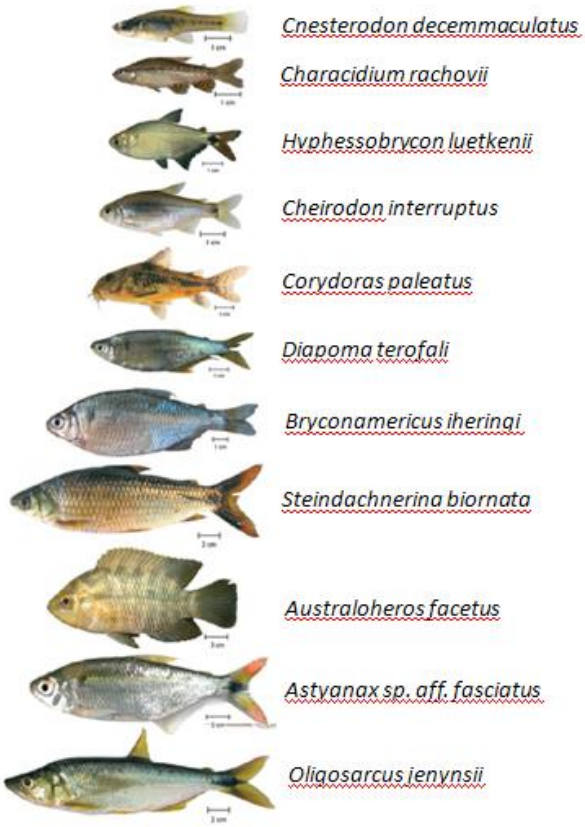

Figura 5. Especies del ensamble de peces del Arroyo de la Barra Falsa ordenadas por tamaño corporal. Fotos extraídas de Teixeira de Mello *et al.* (2011), con permiso del autor.

Estimación de la flexibilidad digestiva frente al ayuno

Entre 15 y 30 individuos adultos de cada especie fueron colectados (los tamaños de muestra para cada grupo y especie se dan en Anexos, Tabla A1), acondicionados en conservadoras y transportados vivos al Laboratorio de Evolución de la Facultad de Ciencias, en un plazo menor a 6 horas desde su captura.

El ayuno en laboratorio se realizó a dos temperaturas ambientales, similares a las registradas en cañadas y arroyos del país (IM 2010). En primera instancia, un grupo fue colectado y procesado inmediatamente al llegar al laboratorio (grupo Control) y otro fue mantenido vivo a 17ºC sin alimento durante cuatro días (grupo Ayuno a 17 ºC). Finalizado este experimento, un tercer grupo fue colectado y mantenido en el laboratorio a 26ºC sin alimento durante cuatro días (grupo Ayuno a 26ºC). *Diapoma terofali* y *Cheirodon interruptus*, a diferencia del resto

de las especies, sólo se utilizaron en el experimento a 26º C debido a la dificultad para su colecta y/o mantenimiento en el laboratorio.

Todos los animales se sacrificaron por sobredosis de 2-fenoxietanol, y se midió su masa corporal (m_b) con una balanza de precisión (0,0001 g) y su largo estándar (LE) con una regla plástica (0,1 cm). Luego se disecaron ventralmente. Se midió el largo del estómago y del intestino con un calibre de precisión (0,01 mm) y se contó el número de ciegos pilóricos (de existir) bajo lupa binocular (4x). Posteriormente los órganos se limpiaron con una solución de NaCl (0.9%) y se registró el peso húmedo y seco (después de 96h en estufa a 60ºC) de cada uno de ellos. Debido a la similitud funcional de los ciegos pilóricos y el intestino delgado (Rios *et al*., 2004), el peso de estos órganos se analizó por separado y sumados. También se determinó el peso húmedo y seco de dos órganos de reserva, el hígado y la grasa perivisceral, así como también de la carcasa de cada individuo. La condición corporal individual (ICC) se calculó como $ICC = m_b / LE^3$.

Las técnicas de captura, transporte, mantenimiento en laboratorio y sacrificio utilizadas forman parte de un protocolo más amplio aprobado por el Comité de Ética de la Facultad de Ciencias (21 de Octubre de 2011).

Determinación de la posición trófica

La posición trófica de cada especie se determinó por el método de isótopos estables de carbono (^{13}C) y nitrógeno (^{15}N) (Fry, 2006). Para ello, se analizaron muestras de músculo (que tiene tasa de recambio media y brinda información referente a semanas o meses; Bearhop *et al.,* 2004; Newsome *et al.,* 2007) en los cinco individuos de mayor tamaño de cada especie. En todos los casos se cuantificó el contenido total de carbono y nitrógeno y la relación de los isótopos estables de carbono y nitrógeno. Estas determinaciones isotópicas se realizaron en el Centro de Energía Nuclear en la Agricultura de la Universidad de San Pablo (Piraxicaba, Brasil). Para construir la línea de base isotópica, se analizaron 5 muestras de una especie de caracol que consume principalmente perifiton (*Pomacea canaliculata*) y 5 de un molusco bivalvo filtrador (*Corbicula fluminea*), representando así las vías bento-litoral y pelágica de transferencia de energía, respectivamente.

La posición trófica (PT) de cada especie se calculó como:

$PT = \lambda + [(\delta 15N \text{ predador} – (\delta 15N \text{ bivalvo} * \alpha + \delta 15N \text{ caracol} * (1 - \alpha)) / F]$

donde λ es el nivel trófico de los consumidores utilizados para la línea de base ($\lambda = 2$ porque el gasterópodo y el bivalvo son consumidores primarios), $\delta^{15}N_{PREDADOR}$ es la firma de cada especie considerada, α es la proporción de C derivada de la base de la trama trófica $\alpha = (\delta^{13}C_{PREDADOR} - \delta^{13}C_{CARACOL}) / (\delta^{13}C_{BIVALVO} - \delta^{13}C_{CARACOL})$ y F es el fraccionamiento del N por nivel trófico (considerado 3,4 ‰) (García *et al.*, 2006).

Las estimaciones de posición trófica para cada especie se muestran en la Tabla 2.

Análisis estadísticos

Los dos conjuntos de datos (i.e., experimento a 26º y 17ºC) se analizaron por separado pero de la misma forma, como se describe a continuación. Las diferencias en las variables masa corporal (m_b), largo estándar (LE) y condición corporal (ICC) entre los tratamientos Control y Ayuno fueron evaluadas estadísticamente a través de análisis de varianza (ANOVA) de una vía.

En el caso de las variables largo del estómago, largo intestino delgado (incluye la porción de intestino con ciegos pilóricos, en caso de existir), pesos secos de estómago, intestino delgado, ciegos pilóricos, intestino y ciegos pilóricos sumados, hígado y cuerpos grasos, las diferencias entre tratamientos se evaluaron separadamente con análisis de covarianza (ANCOVA). Se utilizaron el largo estándar (para los largos) y el peso seco de la carcasa (para los pesos) como covariables. El ANCOVA explica la variación de una variable dependiente como resultado del efecto de por lo menos dos variables explicativas, siendo una de ellas numérica y otra categórica. Su objetivo es verificar si la variable categórica (en este caso el tratamiento) tiene un efecto significativo, luego de remover el efecto de la variable numérica (largo estándar o peso de la carcasa). Previamente se evaluó la interacción entre los tratamientos y la covariable a través de un test de homogeneidad de pendientes; en los casos donde se encontraron diferencias significativas se utilizó un modelo de ANCOVA de pendientes separadas, mientras que cuando no se encontraron diferencias significativas se utilizó un modelo de pendiente única.

Previo a estos análisis se comprobó el cumplimiento de los supuestos de homogeneidad de varianza y distribución normal de cada una de las variables y covariables con los tests de Levene y Kolmogorov-Smirnov, respectivamente. En el caso de ser necesario, las variables fueron transformadas con funciones logarítmicas (Log_{10}) o raíz cuadrada (RC) para normalizarlas u obtener homogeneidad de varianza. En estos casos, se presentan las medias y errores sin transformar, pero los estadísticos y probabilidad asociada de los datos transformados.

Por otro lado, la flexibilidad de cada rasgo frente al ayuno se estimó como la diferencia de Hedges ("d" o tamaño de efecto), es decir, la diferencia entre la media corregida del grupo experimental y la media corregida del grupo control (ambas obtenidas a través de los ANCOVA), expresada en unidades de desvío estándar y corregida por el sesgo introducido por tamaños de muestra pequeños (ver Rosenberg *et al.*, 2000; Gurevitch & Hedges, 2001).

$$d = (X_{CONTROL} - X_{EXPERIMENTAL}) / \sigma_{POOL}$$

Esta diferencia corregida y estandarizada permite la comparación entre grupos de variables distintas, así como con resultados de otros estudios. Valores positivos de flexibilidad indican que el peso o largo de los órganos considerados fue menor en el grupo Ayuno en comparación con el grupo Control.

Para evaluar la correlación entre (i) la flexibilidad estimada a dos temperaturas (17ºC y 26ºC), (ii) la correlación entre la flexibilidad estimada a cada temperatura (17ºC o 26ºC) y la masa corporal, (iii) la correlación entre la flexibilidad estimada a cada temperatura (17ºC o 26ºC) y la posición trófica, se usaron modelos meta-analíticos con una variable continua (ver Rosenberg *et al.*, 2000; Gurevitch & Hedges, 2001). En estos modelos, la heterogeneidad total (Q_T) es descompuesta en la heterogeneidad explicada por el modelo (Q_M) y la heterogeneidad residual (Q_E), de igual forma a como se hace en una análisis de regresión. Tanto Q_M como Q_E pueden ser puestos a prueba contra una distribución de X^2 con m-1 grados de libertad para Q_M y n-m grados de libertad para Q_E donde n es el número de comparaciones y m es número de grupos.

Los análisis estadísticos tradicionales asumen independencia entre las observaciones (todas las especies están igualmente emparentadas, es decir, la representación de su filogenia es de tipo "estrella"), cuando en realidad las especies se relacionan de forma diferencial entre sí, de acuerdo a su historia evolutiva. Esto lleva a que los fenotipos promedio en general no sean

independientes y que los de aquellas especies más emparentadas sean más parecidos (Felsenstein, 1985; Garland *et al.*, 2005). Lamentablemente, las relaciones filogenéticas entre las especies consideradas en esta tesis no están lo suficientemente resueltas (Mirande 2009; 2010; Oliveira *et al.*, 2011). Estudios recientes indican que la composición, filogenia y clasificación de la Familia Characidae (a la cual pertenecen 6 de las 11 especies estudiadas) son inciertas y que no existe consenso sobre la monofilia de este grupo o su posición dentro del Órden Characiformes. A su vez, los géneros Astyanax, Hyphessobrycon y Briconamericus serían polifiléticos (Oliveira *et al.*, 2011). Por otro lado, la taxonomía de estas especies se encuentra en constante revisión y actualización, por lo cual tampoco sería recomendable usarla como una aproximación a la filogenia. En este contexto se optó no evaluar el efecto de la historia filogenética sobre la flexibilidad de los rasgos digestivos. Sin embargo, estos análisis eventualmente podrán emplearse a medida que las relaciones filogenéticas de nuestras especies nativas sean definidas. Cabe señalar que algunos trabajos sobre la flexibilidad digestiva que sí realizaron correcciones filogenéticas no encontraron efecto significativo de la filogenia (Secor & Diamond, 1998; Hugueny & Pouilly, 1999; Wagner *et al.*, 2009), lo que es esperable para rasgos cuantitativos analizados sobre grandes escalas temporales (Westoby *et al.*, 1995).

En todos los casos, la significancia estadística fue establecida al nivel de $P < 0.05$, considerando aquellos valores de $P < 0.1$ como marginalmente significativos. Los análisis de varianza se realizaron utilizando el programa Statistica v7.0 y los cálculos de la flexibilidad fenotípica (diferencia de Hedges) y su correlación con el tamaño corporal y la posición trófica con el programa Metawin v2.0.

RESULTADOS

Resultados

Los resultados se presentan en dos grandes secciones: Descripción de cambios experimentados por las especies y Puesta a prueba de Hipótesis.

A lo largo de los resultados, los nombres científicos de las distintas especies se presentan según sus iniciales en Tablas; a saber: AaffF: *Astyanax sp. aff. fasciatus*, BI: *Bryconamericus iheringi*, HL: *Hyphessobrycon luetkenii*, OJ: *Oligosarcus jenynsii*, CR: *Characidium rachovii*, SB: Steindachnerina *biornata*, CD: *Cnesterodon decemmaculatus*, AF: *Australoheros facetus*, CP: *Corydoras paleatus*, DT: *Diapoma terofali* y CI: *Cheirodon interruptus*.

DESCRIPCIÓN DE LOS CAMBIOS EXPERIMENTADOS POR LAS ESPECIES.

Los resultados de esta sección se su-dividen, por practicidad, en función de las temperaturas ambientales utilizadas (26ºC y 17ºC). Se aclara que los patrones de las respuestas observados fueron similares a una y otra temperatura.

Experimento de ayuno a 26ºC.

Tamaño corporal.- Se encontraron diferencias significativas en la masa corporal entre los grupos Control y Ayuno en seis de las once especies utilizadas en el experimento (resaltados en negrita en la Tabla 3). En todos los casos se observaron valores menores para el grupo Ayuno que para el grupo Control. Además, cinco de estas seis especies presentaron largos estándares significativamente menores en el grupo Ayuno (Tabla 4); una sexta especie (*B. iheringi)* presentó una disminución marginalmente significativa.

Sólo *D.terofali*, *S.biornata* y *B.iheringii* presentaron cambios significativos del Índice de Condición Corporal (ICC), con menores ICC en el grupo Ayuno (Tabla A2).

Tabla 3. Masa corporal (g) para cada especie y grupo a 26ºC. Los valores que se presentan son las medias absolutas ± Error Estándar. "%" es el porcentaje de variación; valores negativos indican disminución con respecto al grupo control. "N" es el número de individuos en el grupo Control/ número individuos en grupo Ayuno. "F" es el estadístico del ANOVA. "P" es el p-valor asociado al F. Superíndice "[1]" indica valores de datos transformados con log10.

Especie	Control	Ayuno	%	N	F	P
AaffF	**9,7599 ± 1,0326**	**6,0955 ± 1,1545**	**-37,55**	**5/4**	**5,60**	**0,049**
BI	**3,3096± 0,1902**	**2,4944 ± 0,2005**	**-24,6**	**10/9**	**8,70**	**0,009**
HL	2,8234 ± 0,1990	2,5223 ± 0,2098	-10,67	10/9	1,08	0,312
OJ	**24,0345 ± 3,4437**	**7,7162 ± 3,6300**	**-67,9**	**10/9**	**10,64**	**0,005**
CR	**1,3968 ± 0,0800**	**1,1148 ± 0,1013**	**-20,19**	**10/9**	**5,87**	**0,027**
SB	15,9414 ± 1,8563	14,2683 ± 1,9567	-10,5	10/9	0,39	0,543
CD	**0,6841 ± 0,0558**	**0,4631 ± 0,0588**	**-32,3**	**10/9**	**7,43**	**0,014**
AF	12,1940 ± 4,9663	18,6188 ± 5,2349	52,68	10/9	$0,27^{1}$	$0,613^{1}$
CP	2,4739 ± 0,5361	3,0848 ± 0,4239	24,69	5/8	0,80	0,390
DT	**3,6926 ± 0,2807**	**1,3678 ± 0,310**	**-62,96**	**10/9**	**27,99**	**<0,001**
CI	1,600 ± 0,2808	1,3781 ± 0,3250	-13,87	10/7	0,26	0,619

Largo de los órganos digestivos.- Tres de las diez especies que tienen estómago presentaron largos significativamente menores en el grupo Ayuno (*Cheirodon interruptus*, *Characidium rachovii* y *A. facetus*), mientras *H. luetkenii* presentó una disminución marginalmente significativa en el mismo grupo (Tabla 5). *Cheirodon interruptus* aumentó significativamente el largo estomacal en un 13% (Tabla 5). En cuanto al largo del intestino delgado, se encontraron diferencias significativas para cinco de las once especies evaluadas (*H. luetkenii, B. iheringi, S. biornata, D. terofali* y *C. decemmaculatus*) observándose en todos los casos intestinos más cortos en el grupo Ayuno (Tabla 6). *A. facetus* presentó una disminución marginalmente significativa del largo intestinal en el grupo Ayuno.

Tabla 4. Largo estándar (cm) para cada especie y grupo a 26ºC. Los valores que se presentan son las medias absolutas ± Error Estándar.

Especie	Control	Ayuno	%	N	F	P
AaffF	**7,82 ± 0,30**	**6,65 ± 0,33**	**-14,95**	**5/4**	**6,87**	**0,034**
BI	5,38 ± 0,13	5,02 ± 0,13	-6,6	10/9	3,80	0,068
HL	4,95 ± 0,12	4,87 ± 0,12	-1,69	10/9	0,24	0,631
OJ	**14,30 ± 0,87**	**8,67 ± 0,92**	**-39,4**	**10/9**	**11,48**	**0,003**
CR	**4,24 ± 0,10**	**3,92 ± 0,10**	**-8,79**	**10/9**	**6,90**	**0,040**
SB	8,05 ± 0,37	8,38 ± 0,39	4,07	10/9	0,36	0,555
CD	**3,38 ± 0,07**	**2,99 ± 0,08**	**-11,6**	**10/9**	**13,92**	**0,002**
AF	6,65 ± 0,49	7,09 ± 0,52	6,59	10/9	0,37	0,550
CP	3,90 ± 0,28	4,27 ± 0,22	9,61	5/8	1,07	0,322
DT	**5,88 ± 0,24**	**4,34 ± 0,25**	**-26,20**	**10/9**	**19,82**	**<0,001**
CI	4,12 ± 0,19	4,11 ± 0,24	-0,1	10/7	0,00	0,990

Tabla 5. Largo total del estómago (cm) para cada especie y grupo experimental a 26ºC. Los valores que se presentan son las medias ajustadas (covariable = largo estándar) ± 1 SE.

Especie	Control	Ayuno	%	N	F	P
AaffF	1,98 ± 0,08	1,90 ± 0,08	-4,05	5/4	0,39	0,554
BI	1,98 ± 0,07	1,82 ± 0,07	-7,95	10/9	1,97	0,179
HL	1,70 ± 0,06	1,54 ± 0,06	-9,28	10/9	3,56	0,077
OJ	2,83 ± 0,16	2,38 ± 0,17	-15,93	10/9	2,88	0,109
CR	**1,11 ± 0,04**	**0,97 ± 0,04**	**-12,6**	**10/9**	**5,67**	**0,030**
SB	2,65 ± 0,06	2,53 ± 0,06	-4,34	10/9	1,80	0,199
AF	**1,01 ± 0,07**	**0,77 ± 0,07**	**-23,75**	**10/9**	**6,14**	**0,025**
CP	0,89 ± 0,06	0,93 ± 0,05	3,71	5/7	0,17	0,689
DT	1,65 ± 0,07	1,47 ± 0,07	-10	10/9	2,30	0,149
CI	**1,53 ± 0,03**	**1,74 ± 0,03**	**13,62**	**10/7**	**7,52**	**0,017**

Peso de los órganos digestivos. Cuatro de las diez especies redujeron significativamente el peso del estómago luego del ayuno: 43,33% en *A. facetus*; 32,31% en *B. iheringi*; 27,50% en *S. biornata* y 17,24% en *H. luetkenii* (Fig. 7 a-d; Tabla A2). En cuanto al peso de los órganos de absorción, cinco de las ocho especies que presentan ciegos pilóricos (*H. luetkenii, B. iheringi, A. aff. fasciatus, C. rachovii* y *S. biornata*) disminuyeron significativamente tanto el peso del intestino delgado, de los ciegos pilóricos como de ambos órganos sumados en el grupo Ayuno (en la Fig. 6 se presenta sólo gráfico de pesos sumados; Tabla A2); *D. terofali* disminuyó sólo el peso del intestino (25%) (Fig. 6f); mientras *O. jenynsii* disminuyó significativamente sólo el peso de los ciegos pilóricos (28%) (Tabla A2). *C. interruptus* no mostró cambios significativos en el peso de los órganos de absorción. En el caso de las especies que carecen de ciegos pilóricos, tanto *C. decemmaculatus* como *C. paleatus* disminuyeron significativamente el peso intestinal en el grupo Ayuno (47,5 y 40%, respectivamente) (Fig. 6g-h). *A. fascetus* no mostró cambios significativos en el peso de los órganos de absorción.

Tabla 6. Largo del intestino delgado (cm) para cada especie y grupo a 26ºC. Los valores que se presentan son las medias ajustadas (covariable = largo estándar) ± 1 SE.

Especie	Alimentados	Ayuno	%	N	F	P
AaffF	4,02 ± 0,38	3,95 ± 0,41	-1,75	5/4	0,01	0,910
BI	**4,40 ± 0,20**	**3,73 ± 0,21**	**-15,20**	**10/9**	**4,51**	**0,049**
HL	**3,75 ± 0,15**	**3,03 ± 0,16**	**-19,06**	**10/9**	**9,57**	**0,007**
OJ	3,91 ± 0,25	3,67 ± 0,26	-6,17	10/9	0,34	0,565
CR	1,32 ± 0,06	1,38 ± 0,07	5,02	10/8	0,44	0,514
SB	**96,37 ± 3,73**	**56,57 ± 3,88**	**-41,01**	**10/9**	**52,42**	**<0,001**
CD	**8,10 ± 0,16**	**5,79 ± 0,16**	**-28,53**	**10/9**	**78,27**	**<0,001**
AF	6,19 ± 0,32	5,22 ± 0,33	-15,71	10/9	4,26	0,055
CP	3,96 ± 0,20	3,81 ± 0,16	-3,75	5/8	0,31	0,592
DT	**2,10 ± 0,06**	**1,88 ± 0,06**	**-10,48**	**10/9**	**4,62**	**0,047**
CI	4,21 ± 0,18	3,96 ± 0,22	-5,94	10/7	0,80	0,386

Peso de los órganos de reserva. El peso seco del hígado fue significativamente menor en el grupo Ayuno en dos especies (*C. decemmaculatus* y *C. paleatus*), mientras *C. rachovii* mostró valores marginalmente menores (Tabla 7). Sólo *C. interruptus* presentó diferencias significativas en el peso de los cuerpos grasos entre los dos grupos (Tabla 8).

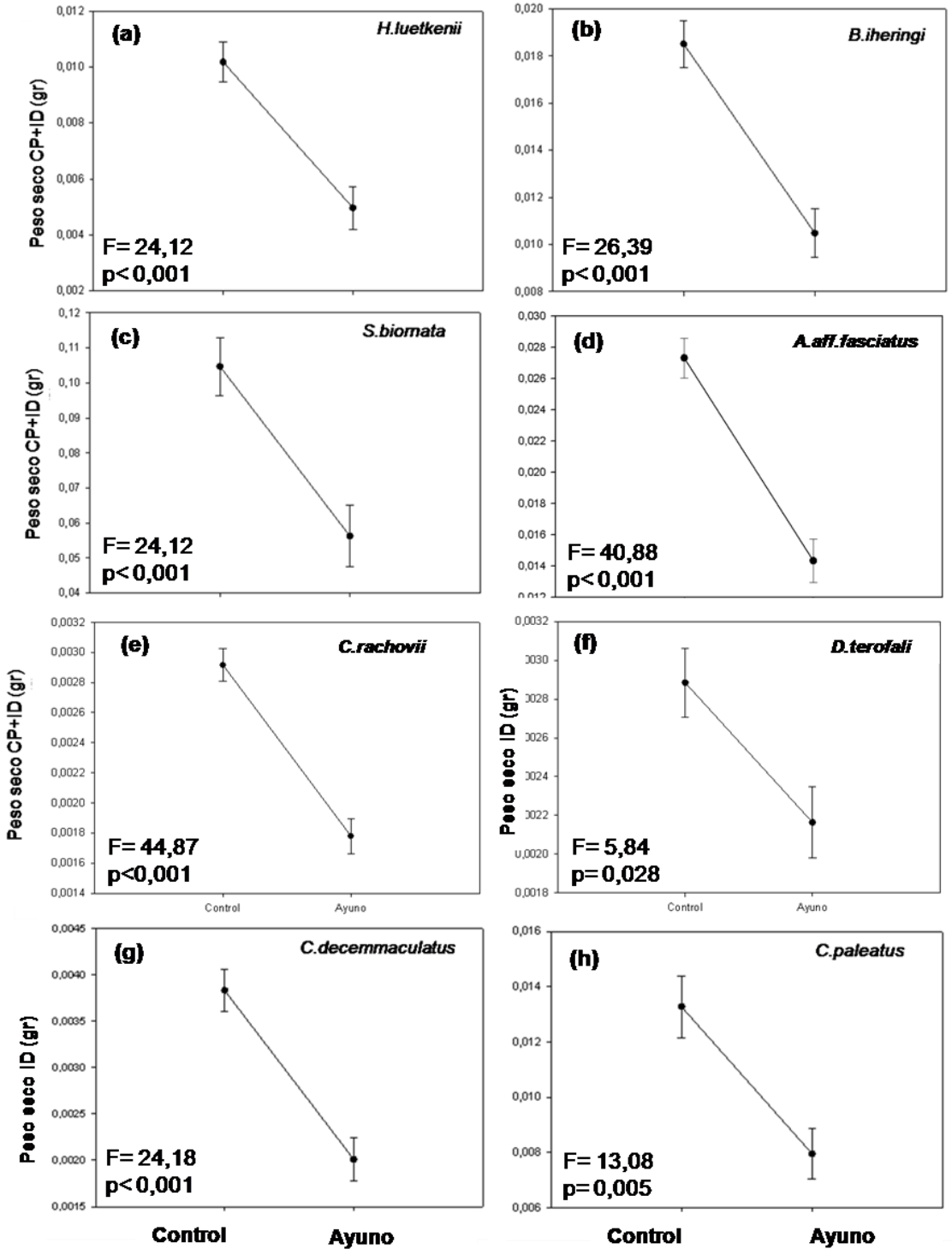

Figura 6. Normas de reacción para peso seco del intestino delgado y para el peso del intestino delgado más los ciegos pilóricos (CP +ID) a 26ºC. Los valores presentados son las medias ajustadas (covariable = peso de la carcasa) y las barras representan ± 1 SE.

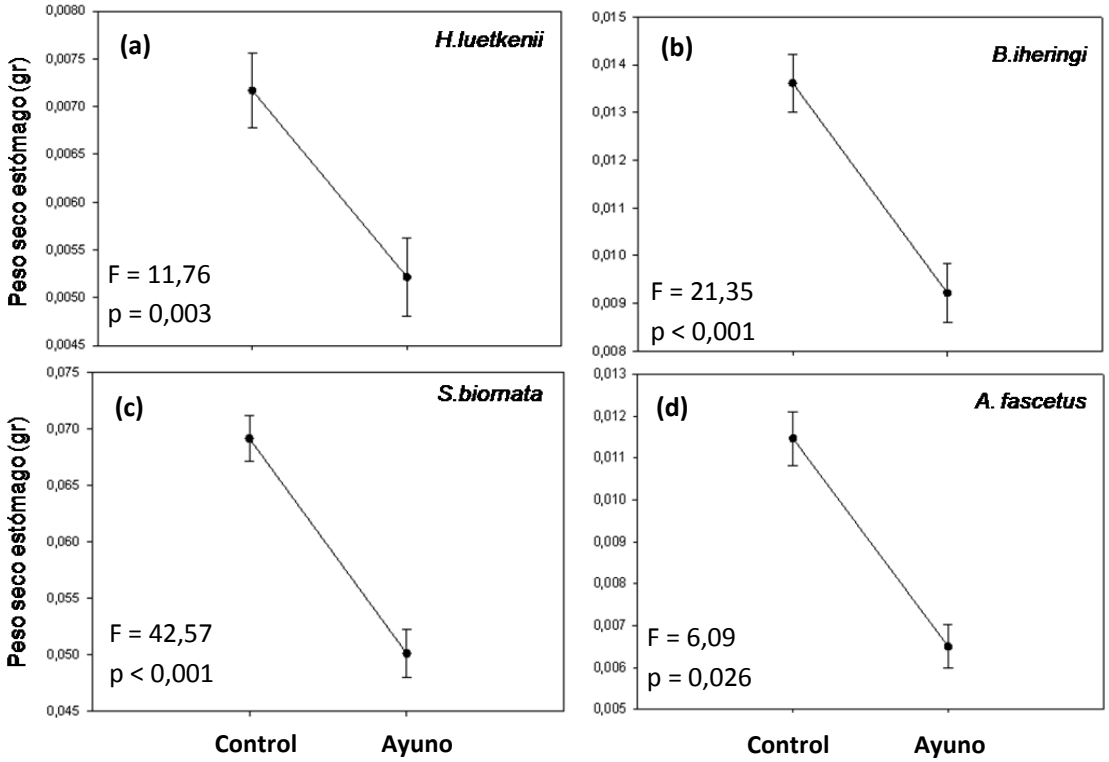

Figura 7. Peso seco del estómago de las especies que mostraron cambios significativos a 26ºC.

Tabla 7. Peso seco del hígado (g) para cada especie y cada grupo a 26ºC. Los valores que se presentan son las medias ajustadas (covariable = peso seco de la carcasa) ± 1 SE.

Especie	Control	Ayuno	%	N	F	P
AaffF	0,0155 ± 0,0032	0,0180 ± 0,0035	16,12	5/4	0,22	0,650
BI	0,0051 ± 0,0004	0,0047 ± 0,0004	-8,82	10/9	0,44	0,515
HL	0,0067± 0,0005	0,0072 ± 0,0005	7,70	10/9	0,44	0,517
OJ	0,0299 ± 0,0051	0,0329 ± 0,0053	9,88	10/9	0,13	0,724
CR	0,0036 ± 0,0003	0,0028 ± 0,0003	-22,58	10/9	3,24	0,092
SB	0,0335 ± 0,0034	0,0289 ± 0,0036	-13,89	10/9	0,86	0,367
CD	**0,0044 ± 0,0004**	**0,0016 ± 0,0003**	**-64,27**	**10/9**	**17,32**	**0,001**
AF	0,0587 ± 0,0052	0,0335 ± 0,0042	-43,01	10/9	1,15	0,299
CP	**0,0099 ± 0,0005**	**0,0082 ± 0,0004**	**-17,0**	**5/8**	**7,41**	**0,021**
DT	0,0051 ± 0,0010	0,0034 ± 0,0011	-33,4	10/8	0,10	0,333
CI	0,0050 ± 0,0003	0,0052 ±0,0004	4,0	11/7	<0,01	0,975

Tabla 8. Peso seco de cuerpos grasos (g) para cada especie y grupo a 26ºC. Los valores que se presentan son las medias ajustadas (covariable = peso seco de la carcasa) ± 1 SE.

Especie	Control	Ayuno	%	N	F	P
AaffF	0,0550 ± 0,0286	0,0358 ± 0,0313	-34,91	5/4	0,17	0,690
BI	0,0067 ± 0,0017	0,0028 ± 0,0018	-58,41	10/9	2,03	0,173
HL	0,0015 ± (0,0007	0,0017 ± 0,0007	15,17	10/9	0,05	0,827
OJ	0,0211 ± 0,0077	0,0080 ± 0,0081	-71,91	10/9	1,09	0,312
CR	0,0092 ± 0,0028	0,0078 ± 0,0030	-15,23	10/9	0,11	0,744
SB	0,0385 ± 0,0095	0,0566 ± 0,0010	47,19	10/9	1,74	0,206
CD	0,0005 ± 0,0005	0,0007 ± 0,0005	44,19	10/9	3,95[1]	0,141[1]
AF	0,0235 ± 0,0130	0,0302 ± 0,0137	28,09	10/9	0,12	0,733
CP	0,0152 ± 0,0050	0,0131 ± 0,0040	-13,64	5/8	0,10	0,759
DT	0,0038 ± 0,0073	0,0223 ± 0,0076	486,0	10/9	2,25	0,153
CI	**0,0089 ± 0,0010**	**0,0036 ± 0,0012**	**-59,56**	**10/7**	**12,04**	**0,003**

Experimento de ayuno a 17ºC

Como se mencionó anteriormente, el experimento a temperatura ambiental de 17ºC se realizó con 9 especies, ya que no se pudieron colectar individuos de *D.terofali* y *C. interruptus* en número suficiente.

Tamaño corporal. Australoherus facetus presentó menor masa corporal en el grupo Ayuno (Tabla 9), mientras que *C. rachovii* y *O. jenynsii* mostraron valores marginalmente menores en dicho grupo. En cuanto al largo estándar, sólo *A. facetus* presentó variación significativa, mientras *O. jenynsii* presentó valores marginalmente menores en el grupo Ayuno (Tabla 10).

Cuatro especies disminuyeron significativamente el Índice de Condición Corporal (ICC), registrando valores menores en el grupo Ayuno: *B. iheringi, O. jenynsii, C. rachovii* y *S. biornata* (Tabla A3).

Tabla 9. Masa corporal (g) para cada especie y grupo a l7ºC. Los valores se presentan como medias absolutas ± 1 SE.

Especie	Control	Ayuno	%	N	F	P
AaffF	9,7599 ± 1,1825	7,4884 ± 1,3221	-23,28	5/4	1,64	0,241
BI	3,3096 ± 0,2710	2,8114 ± 0,2710	-15,06	10/10	1,69	0,210
HL	2,8234 ± 0,2545	2,6613 ± 0,2545	-5,75	10/10	0,20	0,658
OJ	24,0345 ± 3,9239	12,0505 ± 5,0657	-49,87	10/6	3,50	0,082
CR	1,3968 ± 0,0744	1,1906 ± 0,0909	-14,77	10/10	3,84	0,066
SB	15,9413 ± 2,4781	11,4033 ± 2,9619	-28,47	10/7	1,38	0,258
CD	0,6841 ± 0,0524	0,5851 ± 0,0523	-14,48	10/10	1,79	0,198
AF	**12,1940 ± 1,1331**	**7,1822 ± 1,1331**	**-41,11**	**10/10**	**9,78**	**0,005**
CP	2,4739 ± 0,4727	2,7577 ± 0,4316	11,47	5/6	0,20	0,669

Largo de los órganos digestivos. Una especie (*H. luetkenii*) mostró valores menores para el largo estomacal en el grupo Ayuno, mientras que otra (*C. paleatus*) mostró valores mayores en dicho grupo. *Bryconamericus iheringi* presentó una disminución marginalmente significativa en el grupo Ayuno (Tabla 11). En cuanto al largo del intestino delgado se encontraron valores significativamente menores en el grupo Ayuno en tres de las nueve especies evaluadas (*S. biornata*, *C. decemmaculatus* y *C. paleatus*; Tabla 12), mientras que otra especie (*O.jenynsii*) presentó una disminución marginalmente significativa en dicho grupo.

Tabla 10. Largo estándar (cm) para cada especie y grupo a l7ºC. Los valores se presentan como medias absolutas ± 1 SE.

Especie	Control	Ayuno	%	N	F	P
AaffA	7,82 ± 0,37	7,06 ± 0,37	-9,72	5/5	2,10	0,186
BI	5,38 ± 0,16	5,24 ± 0,16	-2,61	10/10	0,39	0,545
HL	4,95 ± 0,14	4,86 ± 0,14	-1,82	10/10	0,21	0,648
OJ	11,66 ± 0,91	8,97 ± 1,17	-23	10/6	3,30	0,091
CR	4,24 ± 0,11	4,20 ± 0,11	-0,05	10/10	0,07	0,792
SB	8,05 ± 0,59	7,18 ± 0,71	-10,74	10/7	0,87	0,366
CD	3,38 ± 0,08	3,21 ± 0,08	-5,03	10/10	2,19	0,156
AF	**6,65 ± 0,25**	**5,59 ± 0,25**	**-15,94**	**10/10**	**8,81**	**0,008**
CP	3,90 ± 0,26	4,12 ± 0,24	5,55	5/6	0,37	0,559

Peso de los órganos digestivos. El peso del estómago disminuyó 24,62% en *B. iheringi* y 18,95% en *S. biornata* durante el ayuno, mientras que el peso estomacal de *C. paleatus* aumentó un 58,76 % (Fig. 8 a-c; Tabla A3). *Hyphessobrycon luetkenii* mostró una disminución marginalmente significativa en el grupo Ayuno. Por otro lado, *C. decemmaculatus* disminuyó un 26% el peso del intestino, mientras *C. paleatus* lo hizo en un 6,95% (Fig. 9a-b Tabla A3). De las seis especies que presentan ciegos pilóricos, *B. iheringi* mostró valores significativamente menores en el peso de dichos órganos (25,44%) y *O. jenynsii* una disminución marginalmente significativa en el grupo Ayuno, mientras *A. aff. fasciatus* disminuyó el peso de los ciegos y de la suma de éstos y el intestino (Fig. 9c; Tabla A3).

Peso de los órganos de reserva. Bryconamericus iheringi aumentó significativamente el peso del hígado luego del ayuno, mientras *C. decemmaculatus* y *C. paleatus* mostraron valores significativamente menores (Tabla 13). Ninguna de las especies evaluadas presentó diferencias significativas en el peso de los cuerpos grasos luego del experimento (Tabla 14).

Tabla 11. Largo total del estómago (cm) para cada especie y grupo a l7ºC. Los valores se presentan como medias ajustadas (covariable = largo estándar) ± 1 SE.

Especie	Control	Ayuno	%	N	F	P
AaffF	2,01 ± 0,09	1,84 ± 0,09	-8,51	5/5	1,65	0,239
BI	2,02 ± 0,08	1,81 ± 0,08	-10,28	10/10	3,51	0,078
HL	**1,71 ± 0,06**	**1,51 ± 0,06**	**-11,48**	**10/10**	**5,73**	**0,028**
OJ	2,93 ± 0,17	2,69 ± 0,21	-8,35	10/6	0,76	0,400
CR	1,13 ± 0,03	1,07 ± 0,03	-5,40	10/10	1,75	0,203
SB	2,45 ± 0,08	2,27 ± 0,09	-7,31	10/7	2,11	0,169
AF	0,90 ± 0,08	0,89 ± 0,07	-0,08	10/10	0,00	0,995
CP	**0,87 ± 0,06**	**1,10 ± 0,05**	**26,35**	**5/6**	**7,59**	**0,025**

Tabla 12. Largo del intestino delgado (cm) para cada especie y grupo a l7ºC. Los valores se presentan como medias ajustadas (covariable = largo estándar) ± 1 SE.

Especie	Control	Ayuno	%	N	F	P
AaffF	4,65 ± 0,29	4,12 ± 0,29	-11,45	5/5	1,48	0,263
BI	4,58 ± 0,19	4,26 ± 0,19	-6,05	10/10	1,43	0,248
HL	3,74 ± 0,15	3,64 ± 0,15	-2,58	10/10	0,22	0,648
OJ	4,27 ± 0,28	3,29 ± 0,35	-22,87	10/6	4,28	0,059
CR	1,36 ± 0,05	1,43 ± 0,05	4,35	10/10	0,82	0,377
SB	**87,28 ± 4,15**	**68,9116 ± 4,93**	**-21**	**10/7**	**7,89**	**0,014**
CD	**8,30 ± 0,18**	**6,5193 ± 0,18**	**-21,5**	**10/10**	**45,92**	**<0,001**
AF	5,67 ± 0,29	5,0968 ± 0,29	-10,07	10/10	1,58	0,225
CP	**3,89 ± 0,25**	**2,7108 ± 0,23**	**-30,39**	**5/6**	**11,80**	**0,009**

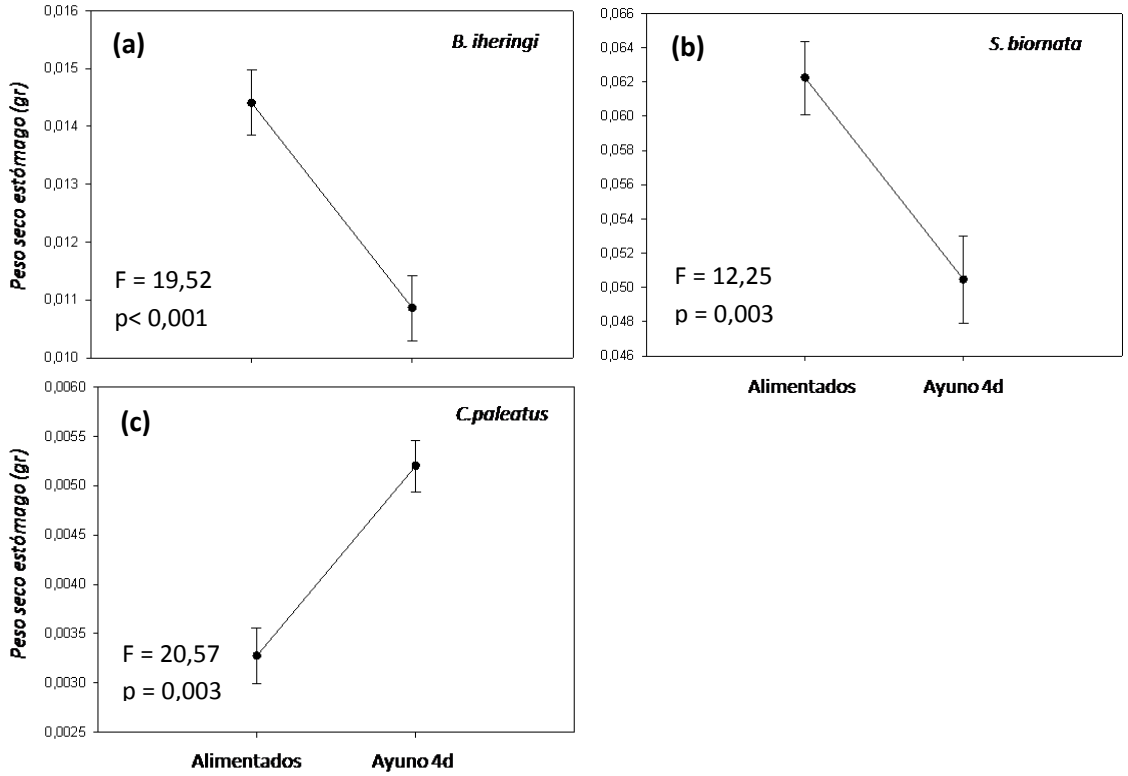

Figura 8. Normas de reacción para peso seco estómago de las especies con cambios significativos a 17ºC. Se presentan las medias ajustadas ± 1 SE.

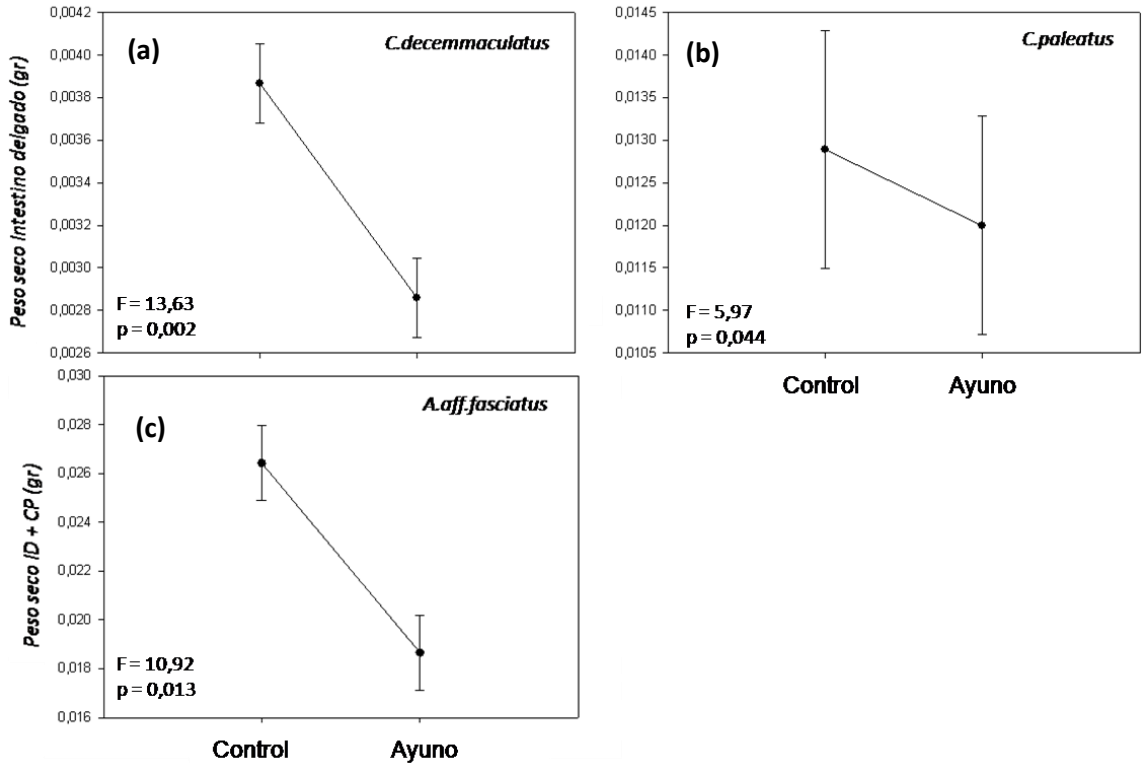

Figura 9. Normas de reacción para el peso seco intestino (+ ciegos pilóricos en A.aff.f) para las especies que presentaron cambios significativos a 17ºC (medias ajustadas ± 1 SE).

Tabla 13. Peso seco hígado (g) para cada especie y cada grupo experimental a l7ºC. Se presentan las medias ajustadas (covariable = peso seco de la carcasa) ± 1 SE.

Especie	Control	Ayuno	%	N	F	P
AaffF	0,0158 ± 0,0021	0,0168 ± 0,0022	5,83	5/5	0,07	0,792
BI	**0,0054 ± 0,0003**	**0,0073 ± 0,0004**	**36,0**	**10/10**	**13,97**	**0,002**
HL	0,0070 ± 0,0006	0,0098 ± 0,0006	41,07	10/10	2,21	0,157
OJ	0,0354 ± 0,0056	0,0308 ± 0,0070	-13,13	10/6	0,24	0,634
CR	0,0039 ± 0,0003	0,0042 ± 0,0003	6,5	10/10	0,41	0,528
SB	0,0300 ± 0,0034	0,0289 ± 0,0040	-3,65	10/7	0,04	0,841
CD	**0,0039 ± 0,0003**	**0,0021 ± 0,0003**	**-45,59**	**10/10**	**12,32**	**0,003**
AF	0,0368 ± 0,0038	0,0332 ± 0,0038	-9,87	10/10	0,37	0,550
CP	**0,0091 ± 0,0007**	**0,0056 ± 0,0006**	**-38,29**	**5/6**	**14,04**	**0,006**

Tabla 14. Peso de cuerpos grasos (g) ± 1 SE para cada especie y cada grupo a l7ºC. Superíndice "[1]" indica valores de datos transformados con log10.

Especie	Control	Ayuno	%	N	F	P
AaffF	0,0600 ± 0,0209	0,0031 ± 0,0209	-94,87	5/5	3,13	0,120
BI	0,0069 ± 0,0021	0,0095 ± 0,0021	37,5	10/10	0,72	0,407
HL	0,0014 ± 0,0012	0,0034 ± 0,0012	133,33	10/10	0,77[1]	0,393[1]
OJ	0,0218 ± 0,0075	0,0031 ± 0,0094	-85,62	10/6	2,13	0,168
CR	0,0086 ± 0,0027	0,0088 ± 0,0026	2,32	10/10	0,00	0,935
SB	0,0353 ± 0,0131	0,0595 ± 0,0156	68,7	10/7	1,37	0,261
CD	0,0005 ± 0,0002	0,0007 ± 0,0002	37,28	10/10	0,38	0,547
AF	0,0157 ± 0,0109	0,0240 ± 0,0109	52,56	10/10	0,23	0,635
CP	0,0139 ± 0,0040	0,0064 ± 0,0037	-53,82	5/6	1,89	0,206

Correlación entre la flexibilidad de los órganos digestivos estimada a 17ºC y 26ºC

La flexibilidad observada (d) para los distintos órganos digestivos fue mayor a 26ºC que a 17ºC, siendo dicho aumento significativo o marginalmente significativo en todos los casos (Tabla 15). No obstante, la variabilidad a nivel de cada órgano y especie fue grande (Tabla 16), particularmente en el experimento desarrollado a temperatura ambiente de 17ºC. En la mayoría de los casos la flexibilidad presentó valores positivos, o sea que el peso o largo de los órganos fue menor en el grupo Ayuno (Tabla 16).

Tabla 15. Flexibilidad media (± SE) de cada órgano para cada temperatura ambiental, % de cambio y significancia estadística de los mismos (prueba de medias repetidas, cada repetición es una especie). LEst = Largo del estómago; LID = largo del intestino delgado; W Est = peso seco del estómago; W Est* = pesos seco del estómago sin considerar *Corydoras paleatus*; W CP = peso seco de los ciegos pilóricos; W ID = peso seco del intestino delgado; W CP+ID = peso seco ciegos pilóricos e intestino; W Hig= peso seco hígado.

Variable	17ºC	26ºC	%	F	P
d(LEst)	**0,3465 ± 0,2902**	**0,6530 ± 0,1541**	**88,43**	**9,23**	**0,015**
d(LID)	0,9933 ± 0,3321	1,2658 ± 0,5163	27,43	4,03	0,068
d(W Est)	**0,0903 ± 0,5248**	**1,9213 ± 0,3461**	**2026,78**	**18,74**	**0,003**
d(W Est*)	**0,4997 ± 0,3792**	**2,0827 ± 0,3535**	**316,80**	**14,79**	**0,008**
d(W CP)	**0,8008 ± 0,3057**	**1,4704 ± 0,2865**	**83,60**	**11,09**	**0,023**
d(W ID)	**0,5527 ± 0,2004**	**2,1277 ± 0,2501**	**284,95**	**41,37**	**<0,001**
d(W CP+ID)	**0,7770 ± 0,2775**	**2,3559 ± 0,2782**	**203,20**	**31,43**	**<0,001**
d(W Hig)	0,1204 ± 0,4016	0,6981 ± 0,3224	479,65	3,39	0,093

Tabla 16. Flexibilidad (d) de cada órgano digestivo para cada especie y temperatura ambiental. En negrita se resaltan valores de flexibilidad negativos. Otras abreviaciones como en Tabla 14.

Especie	d(Lest)		d(Lid)		d(West)		d(Wcp+id)/ d(Wid)		d(Whig)	
	17ºC	26ºC	17ºC	26ºC	17ºC	26ºC	17ºC	26ºC	17ºC	26ºC
AaffF	0,776	0,401	0,734	0,081	0,092	1,885	2,050	4,095	0,765	**-0,305**
BI	0,807	0,647	0,515	0,978	1,907	2,228	0,283	2,477	**-1,61**	0,321
HL	1,029	0,831	0,200	1,363	0,802	1,523	-0,23	2,180	**-1,37**	**-0,29**
OJ	0,444	0,834	1,033	0,288	0,196	1,682	0,534	0,916	0,251	**-0,18**
CR	0,567	1,109	**-0,39**	**-0,32**	**-0,70**	0,471	0,289	3,161	**-0,29**	0,899
SB	0,688	0,592	1,313	3,194	1,661	2,864	1,847	1,761	0,097	0,407
CD	---	---	2,985	4,407	---	---	1,640	2,436	1,559	2,402
AF	0,003	1,093	0,590	0,911	**-0,46**	2,600	0,321	2,453	0,289	1,619
CP	**-1.54**	**-0.22**	1,939	0,300	**-2,78**	0,791	0,261	1,951	2,086	1,467

Dicha variabilidad resultó, en general, en correlaciones no significativas entre la flexibilidad observada a las dos temperaturas dentro de cada variable: si bien en casi todos los casos la correlación entre ambas estimaciones fue positiva, sólo se alcanzaron probabilidades marginalmente significativas, para el caso del largo estomacal (Fig. 10.a), peso seco estomacal (Fig. 10.c) y peso seco del hígado (Fig. 10.e).

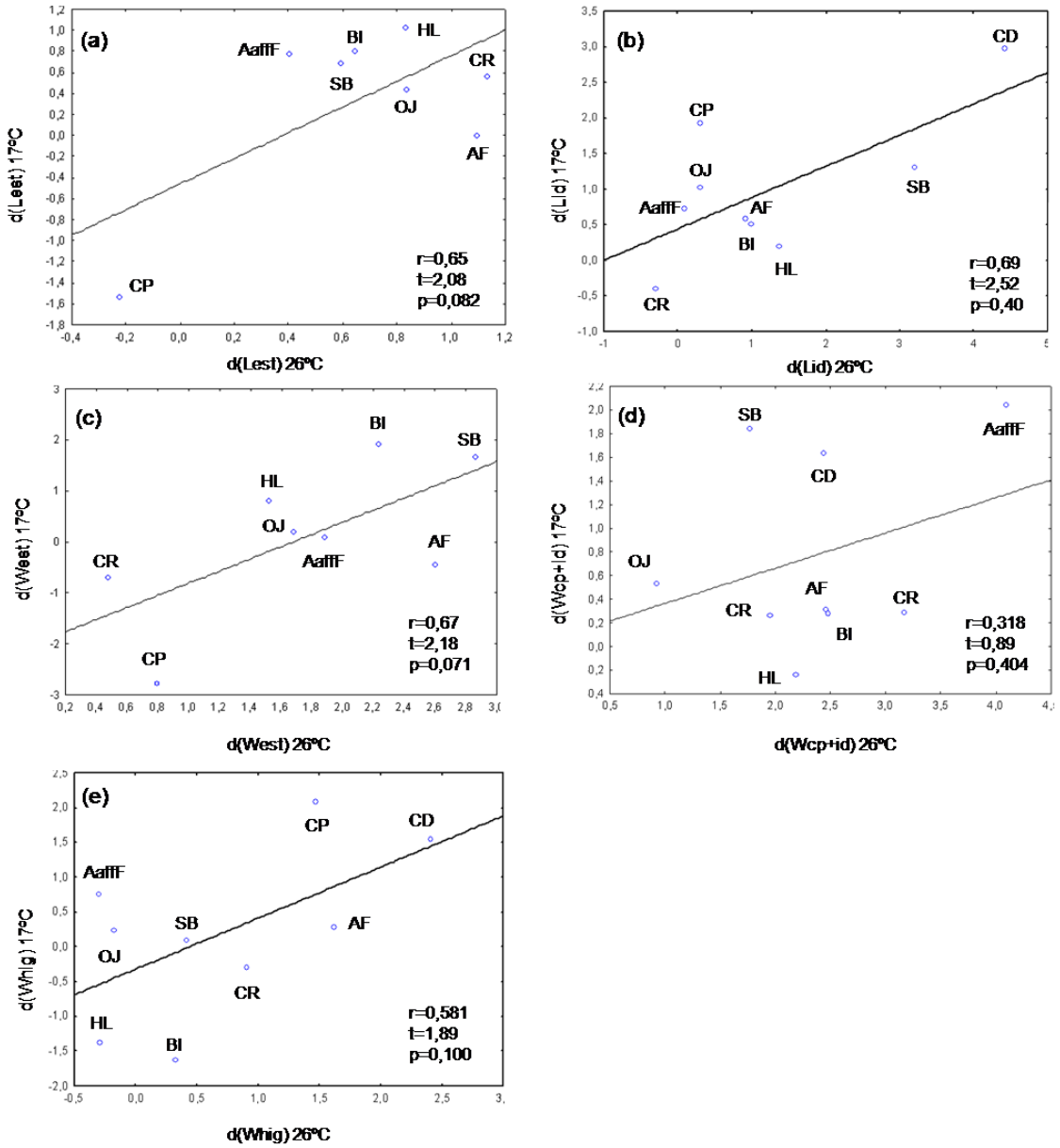

Figura 10. Correlación entre la flexibilidad para el largo y el peso seco de los distintos órganos estimada a temperatura ambiental de 26ºC y 17ºC. En cada gráfico se indica el coeficiente de correlación (r), estadístico (t) y significancia estadística (p) obtenidos.

PUESTA A PRUEBA DE LAS HIPÓTESIS

Correlación entre la flexibilidad digestiva, la masa corporal y la posición trófica

En los individuos evaluados, la masa corporal no se correlacionó significativamente con la posición trófica (r = 0,11; P = 0,757), por lo cual las hipótesis de partida y sus predicciones no serían excluyentes.

La hipótesis relacionada con el tamaño corporal plantea que los requerimientos energéticos masa- específicos disminuyen con la masa corporal, y predice una relación negativa entre la flexibilidad digestiva a nivel morfométrico y la masa corporal.

Esta hipótesis no tuvo sustento empírico. En varios casos la relación encontrada fue negativa pero no significativa (Tabla 17). La única correlación marginalmente significativa, entre m_b y la flexibilidad del peso del estómago a 26ºC, fue positiva.

Por su parte, en la segunda hipótesis se plantea que la frecuencia de alimentación en la naturaleza disminuye con el aumento en la posición trófica, con lo cual se predice una correlación positiva entre la flexibilidad digestiva frente al ayuno y la posición trófica.

En el ensamble estudiado, la posición trófica se correlacionó positivamente con la flexibilidad en cuatro variables, pero no de forma estadísticamente significativa. La significancia se alcanzó sólo con la flexibilidad en el largo intestinal, en el experimento a 26ºC (Tabla 17). Pero dicha correlación fue negativa (contrario a lo esperado). O sea que el largo del intestino varió más en especies de posición trófica más baja, a consecuencia del ayuno. Además, se observó una correlación negativa y marginalmente significativa entre la flexibilidad en el peso de ciegos pilóricos e intestino sumados y la posición trófica a 17ºC (Tabla 17).

Como las hipótesis planteadas no tuvieron sustento empírico, se exploraron otras relaciones. Al combinar éstos resultados de flexibilidad a nivel digestivo con datos de la dieta de las especies del ensamble del Aº de la Barra Falsa (Machín 2012), surgen resultados interesantes. Por ejemplo, se encontró una correlación positiva entre el porcentaje de material no animal en la dieta y la flexibilidad en el largo intestinal (r = 0,88; P = 0,009) a 26ºC. Esto significa que en las especies más herbívoras los cambios en el largo del intestino en respuesta al ayuno son mayores. También se encontró una correlación positiva entre la amplitud de la dieta (estimada a partir del índice de Levins) y las flexibilidades en el largo del estómago (r = 0,93; P

=0,002), la masa del intestino (r = 0,82; P = 0,024) y la masa del intestino más ciegos pilóricos (r = 0,82; P = 0,025), a 26 °C. O sea que, las especies más generalistas del ensamble (*C. rachovii* y *D. terofali* según Machín 2012) presentarían mayor flexibilidad ante el ayuno, al menos en algunos órganos digestivos.

Tabla 17. Correlación entre la flexibilidad para el largo y peso de distintos órganos y la masa corporal (m_b) o la posición trófica (PT). Abreviaciones como en Tabla 8.

T amb	Variable	m_b	PT
17ºC	**d(LEst)**	r = 0,15; P = 0,726	r = 0,06; P = 0,891
	d(LID)	r = -0,05; P = 0,893	r = -0,43; P = 0,237
	d(West)	r = -0,23; P = 0,556	r = 0,19; P = 0,655
	d(Wcp)	r = 0,13; P = 0,798	r = 0,32; P = 0,541
	d(Wid)	r = 0,23; P = 0,551	r = -0,17; P = 0,652
	d(Wcp+id)	r = 0,23; P = 0,556	r = -0,59; P = 0,094
	d(Whig)	r = 0,01; P = 0,977	r = -0,25; P = 0,509
26ºC	**d(LEst)**	r = 0,32; P = 0,367	r = 0,31; P = 0,379
	d(LID)	r = -0,05; P = 0,883	**r = -0,62; P = 0,04**
	d(West)	r = 0,59; P = 0,073	r = -0,21; P = 0,555
	d(Wcp)	r = -0,18; P = 0,669	r = 0,03; P = 0,920
	d(Wid)	r = -0,44; P = 0,176	r < -0,01; P = 0,999
	d(Wcp+id)	r = -0,15; P = 0,720	r = 0,06; P = 0,882
	d(Whig)	r = -0,29; P = 0,386	r = -0,36; P = 0,297

DISCUSIÓN

Discusión

Nuestro planeta está experimentando grandes cambios ambientales, los cuales se relacionan principalmente con el denominado Cambio Global, integrado por el cambio climático, el cambio en el uso del suelo, la sobre-explotación de los recursos naturales, la polución y las invasiones biológicas (Gaston & Spicer, 2004; Matesanz *et al*., 2010). La información actual sugiere que la plasticidad fenotípica de rasgos relacionados con la adecuación biológica estaría determinando la capacidad de persistencia de distintas poblaciones bajo dicho escenario de cambio global. Por ello, la determinación de patrones generales sobre la plasticidad fenotípica, que puedan ser incluidos de forma relativamente sencilla en los modelos destinados a predecir el efecto del cambio global, deben ser considerado un tema de importancia central en la agenda de investigación ecológica y evolutiva (Naya *et al*., 2012).

Dentro de este contexto, el análisis de los cambios a nivel del sistema digestivo cobra vital importancia, ya que el mismo posee ciertos atributos que lo convierten en un sistema modelo para el estudio de la flexibilidad fisiológica en particular y de la plasticidad fenotípica en general. Muchos estudios han analizado los ajustes digestivos a distintos niveles de organización, frente a cambios en diversas condiciones ambientales y para una gran variedad de animales vertebrados. Para el caso concreto de los peces, es sabido que éstos enfrentan periodos de ayuno en condiciones naturales, por ejemplo durante la producción de huevos o esperma, el desove o en épocas frías del año (Bogé *et al*., 1981). De forma general, el ayuno en peces genera cambios a nivel morfológico, enzimático, histológico y celular fundamentalmente en el intestino (ver referencias en la introducción). En línea con esto, todas las especies consideradas en esta tesis mostraron algún tipo de cambio morfométrico luego de experimentar el período de ayuno, lo que coincide con estos antecedentes.

Evaluación de las hipótesis de partida

Ninguna de las dos hipótesis planteadas tuvo sustento empírico. Con respecto a la hipótesis relacionada con el tamaño corporal, no se encontró una relación negativa significativa entre la flexibilidad morfológica y la masa corporal para ningún órgano y a ninguna de las dos temperaturas ambientales utilizadas. Esto puede indicar que los costos energéticos que inducen las respuestas a nivel de los atributos considerados no estarían relacionados con la masa corporal (por lo menos de la forma considerada), sino con otros factores, posiblemente

ambientales, especie-específicos, o estrategias individuales. Otra explicación posible, no excluyente con la anterior, es que las relaciones entre la ingesta y la masa corporal propuestas, las cuales están basadas en patrones de escalamiento para grandes diferencias en la masa corporal, no se cumplan para los rangos de tamaños con los que se trabajó en esta tesis (*ca.* 40x). En este sentido, Karasov & Martínez del Rio (2007) plantean que las teorías basadas en el escalamiento de rasgos y/o funciones con la masa corporal deben ser consideradas como "teorías logarítmicas", es decir, teorías cuyas predicciones deben ser evaluadas comparando cambios de varios órdenes de magnitud en el tamaño corporal.

En el caso de la hipótesis relacionada con la posición trófica, se encontró una correlación significativa pero opuesta a lo esperado. Es decir, los resultados indican una correlación negativa entre la flexibilidad en el largo intestinal y la posición trófica a 26ºC. O sea que el largo del intestino varió más en especies de menor posición trófica, a consecuencia del ayuno. Esto podría indicar un efecto de la calidad de la comida sobre la flexibilidad digestiva, y no de la frecuencia de alimentación como fuera planteado en la hipótesis. Para los individuos de menor posición trófica el ayuno estricto puede ser muy poco común en condiciones naturales, ya que en general se alimentan de forma casi continua y tienen el tracto digestivo lleno. Por lo tanto, es posible que la ausencia de alimento sea una señal ambiental muy intensa, que lleva a reducir rápidamente los elevados costos metabólicos asociados a grandes tractos digestivos. Por el contrario, los individuos de mayor posición trófica tienen intestinos cortos y su reducción no implicaría un ahorro energético mayor. Dicha reducción podría acarrear un costo asociado a la disminución de eficiencia de extracción de nutrientes de la próxima comida por no tener la "maquinaria digestiva" pronta para su utilización (Blier *et al.*, 2006). Por lo tanto, parece ser que las ventanas temporales necesarias para inducir respuestas plásticas, biológicamente significativas, podrían ser diferentes según la posición trófica o alimentación de los individuos. La hipótesis podría sostenerse en ensambles que contengan predadores más bien piscívoros, como *Acestrorhynchus pantaneiro* (dientudo), *Salminus brasiliensis* (Dorado), *Hoplias sp.* (tarariras) o *Catathyridium jenynsii* (Lenguado) (Teixeira de Mello *et al*., 2011). Dichas especies posiblemente se asemejen más a los clásicos modelos animales estudiados en el área de la flexibilidad fenotípica, como *Phyton molurus* (Secor & Diamond, 1998) y otros reptiles, en los cuales se basan los supuestos de la hipótesis.

Finalmente, hay que considerar la posibilidad de que el ayuno represente una condición relativamente extraña en la naturaleza para todas las especies aquí estudiadas, ya que estudios

recientes de dieta indican que la mayoría de ellas parecen ser generalistas que aprovechan de forma oportunista los recursos que hay en el ambiente (Machín 2012). Por lo tanto, el rango de posiciones tróficas analizadas puede ser insuficiente para inferir los efectos del ayuno en el ensamble.

Sí se puede afirmar que, para el caso de las especies analizadas, es esperable que las diferencias inter-específicas en la flexibilidad digestiva estén más relacionadas con otros aspectos de la dieta que con la presencia o ausencia de alimento. En este sentido, la correlación entre el contenido no animal de la dieta y la flexibilidad del largo intestinal refuerza la correlación negativa encontrada entre la posición trófica (producto del material asimilado) y el largo intestinal. La correlación entre la amplitud de la dieta y la flexibilidad de los órganos digestivos sugiere que para el ensamble analizado, donde los niveles tróficos no difieren marcadamente entre especies, la cantidad de ítems incluidos en la dieta determina los niveles de flexibilidad digestiva observados. Sabiendo que el arroyo estudiado presenta cierta zonificación estructural (pozones, zonas rápidas, diferencias en la vegetación acuática y litoral), es posible que las especies evaluadas se diferencien en su capacidad de aprovechamiento de la oferta de recursos, así como en su respuesta a los cambios temporales (Machín 2012) y espaciales del mismo.

Comparación en la flexibilidad de distintos órganos

Al igual que en trabajos previos para distintos grupos de vertebrados (Burrin *et al*., 1988; Secor & Diamond, 1998; Cramp & Franklin, 2005; Cramp *et al*., 2005), se encontró que las respuestas más comunes frente al ayuno fueron cambios a nivel del tracto digestivo y particularmente en los órganos donde ocurre la absorción del alimento. Al respecto, una reducción en la masa de los ciegos pilóricos ocurrió en 6 de las 8 especies evaluadas que presentan estos órganos; en la masa del intestino en 8 de 11 especies; en la masa de ambos órganos sumados en 5 de 8 especies y, finalmente, en el largo del intestino en 6 de 11 especies. En cuanto a los niveles de flexibilidad observados, dos hechos merecen ser destacados: (1) La flexibilidad en los órganos destinados a la absorción del alimento no sólo fue más ubicua sino que también constituyó los cambios de mayor magnitud; (2) La flexibilidad observada para el peso de los órganos digestivos en general fue mayor que la flexibilidad observada en el largo de los mismos órganos.

Los dos puntos arriba mencionados probablemente estén estrechamente relacionados con el modelo de regulación digestiva propuesto para los vertebrados ectotérmicos (Starck 2005). Para estos animales, la regulación digestiva durante el ayuno implicaría cambios en la configuración del epitelio de la mucosa intestinal (de columnar simple a pseudoestratificado), una disminución del flujo sanguíneo al intestino y también una reducción en el tamaño de los enterocitos debida a la desaparición de gotas lipídicas en su interior. En cambio, en los vertebrados endotérmicos la regulación digestiva durante los ciclos de ayuno y alimentación está relacionada con cambios en las tasas de duplicación celular a nivel de los enterocitos. La estrategia de regulación de "inflado y desinflado" de los ectotermos sería más rápida y económica que la de los endotermos, especialmente para aquellas especies que deben regular la capacidad funcional del intestino frecuentemente (Starck 2005). Esto se debe a que no involucraría la síntesis de tejidos nuevos (Starck & Beese, 2002). Si bien la estrategia de regulación ectotérmica ha sido originalmente planteada para vertebrados tetrápodos, estudios recientes desarrollados en peces indican que los cambios histológicos son coincidentes con dicho modelo, aunque cambios adicionales en las tasas de recambio celular aun no deberían ser descartados (Gaucher *et al*., 2012). Entonces, la estrategia de regulación digestiva en las especies estudiadas podría explicar la magnitud y velocidad de los cambios observados, así como que los cambios sean más notables a nivel del peso de los órganos que a nivel del largo de los mismos.

Comparación de la flexibilidad a distintas temperaturas

Los cambios en la flexibilidad de los distintos órganos variaron con la temperatura ambiente, siendo más notorios a altas temperaturas (26 ºC) que a bajas temperaturas (17 ºC). Este resultado es esperable dado el incremento en el metabolismo energético con la temperatura en animales ectotérmicos (Gillooly *et al*., 2001). Además, cabe notar que el efecto de la temperatura fue más marcado en la flexibilidad de los órganos de absorción que para el resto de los órganos evaluados. Por ejemplo, el cambio en el largo intestinal fue significativo para 5 especies a 26 °C, pero sólo para 3 a 17 °C. De igual forma, el cambio en la masa del intestino más los ciegos pilóricos fue significativo (o marginalmente significativo) para 9 especies a 26 °C, pero sólo para 5 especies a 17°C. Por el contrario, la cantidad de especies que modificaron el largo estomacal y el peso del estómago, hígado y cuerpos grasos fue relativamente similar a ambas temperaturas. Esta respuesta diferencial en la flexibilidad de los distintos órganos a

distintas temperaturas apoya resultados previos, los cuales indican que el intestino posee un elevado costo energético, pudiendo llegar a constituir entre un 20 y 30 % de los costos de mantenimiento (McBride & Kelly, 1990; Cant *et al*., 1996).

Por otro lado, si bien el diseño experimental seguido en esta tesis no permite una evaluación del efecto de la temperatura sobre la flexibilidad digestiva independientemente del efecto del ayuno (i.e., no hay grupos alimentados a distintas temperaturas), los resultados obtenidos son concordantes con trabajos que han evaluado este factor. En este sentido, dichos estudios reportan una disminución en el tamaño de los órganos digestivos a altas temperaturas, la cual estaría relacionado con la necesidad de disminuir los elevados costos de mantenimiento a dichas temperaturas (McLeese & Moon, 1989; Russell *et al*., 1996). Por tanto, es esperable que la flexibilidad digestiva sea menor a bajas temperaturas (donde la necesidad de ahorro energético es menor) que a altas temperaturas, como fue encontrado en este trabajo.

Cambios en los órganos de reserva y en la condición corporal

En varias especies de peces se propone que el tejido hepático es una fuente energética inmediata, la que debe ser sustituida por otras fuentes ante períodos de ayuno prolongados, como ser el tejido adiposo visceral y posteriormente el tejido muscular (Jobling, 1980; Collins & Anderson, 1995; Simpkins *et al.*, 2003; Naya *et al*., 2009). Si bien en este trabajo no se analizó el cambio a nivel muscular, los cambios en el hígado y los cuerpos grasos apoyan la secuencia propuesta, ya que tres especies disminuyeron las reservas hepáticas mientras que sólo una disminuyó las reservas grasas.

Por otro lado, en cuanto a los cambios en la condición corporal algunos autores plantean que los índices de condición corporal son una medida inadecuada de la condición fisiológica debido a su insensibilidad a cambios en la composición tisular. Por ejemplo, estos índices no tiene en cuenta la relación inversa entre contenido hídrico y lipídico que ocurren en diversos tejidos corporales (Collins & Anderson, 1995; Simpkins *et al.*, 2003). En el caso de las especies consideradas en esta tesis, 6 especies no variaron el ICC en ninguna de las dos temperaturas evaluadas mientras sí mostraron cambios significativos en otras variables morfométricas. Por lo tanto estos resultados apoyan en cierta medida el planteo de que el ICC no es un indicador adecuado de la condición fisiológica. En consecuencia no sería recomendable usarlo en estudios morfométricos, a menos que sea acompañado de análisis de

la composición de los tejidos o, mejor aún, de la determinación directa del contenido energético de los mismos.

Para terminar esta tesis, es importante considerar algunas limitantes de la misma. En primer lugar, se puede mencionar la ya reconocida limitación que presentan los trabajos en laboratorio para simular las condiciones naturales en las que viven los animales. En este sentido, durante las últimas décadas ha ocurrido un cierto reconocimiento de la necesidad de utilizar condiciones experimentales más realistas, por ejemplo, mediante el análisis simultáneo de diversos factores ambientales sobre la flexibilidad digestiva (Kristan & Hammond 2000; 2003; 2006). En segundo lugar, el ayuno es una situación de estrés cuyos efectos finales dependen de la condición de cada organismo (Flores 2002). La gran variabilidad observada en las respuestas puede deberse a diferencias entre los individuos colectados, por encontrarse en diferente condición reproductiva, inmunológica, por tener distinta tolerancia a la manipulación y cautiverio, etc. Una forma de disminuir parte de dicha variabilidad podría ser la realización de los experimentos en el propio curso de agua (i.e. bioensayo en campo). Por otro lado, el rango de tamaños y de posiciones tróficas consideradas quizás no fue suficiente como para hacer una puesta a prueba más definitiva de las predicciones de las hipótesis de partida. En este sentido, creemos que sería fácil ampliar ambos rangos realizando nuevos estudios similares en sistemas que tengan especies carnívoras de mayor tamaño. De hecho, para la parte alta del mismo Arroyo de la Barra Falsa se ha reportado la presencia de especies predadoras de mayor tamaño, como la tararira (*Hoplias malabaricus*) y el bagre negro (*Rhamdia quelen*). Por otro lado, sería deseable evaluar el posible efecto de la filogenia sobre la respuesta al ayuno en cuanto las relaciones entre las especies del ensamble estén mejor definidas. Finalmente, el hecho de que el ayuno total puede ser una condición extrema, poco frecuente en la naturaleza, indica que quizás se deba considerar otros factores determinantes de la flexibilidad como la cantidad de alimento disponible y/o la composición del mismo. Al respecto, la relación encontrada entre la flexibilidad digestiva y la amplitud de dieta, sugiere que sería muy interesante hacer un diseño experimental que evalúe la flexibilidad digestiva para las mismas especies pero variando la identidad de las presas ofrecidas.

Conclusiones

Como se ha mencionado anteriormente, la identificación de patrones generales sobre la plasticidad fenotípica constituye un tema central en la agenda de investigación ecológica y

evolutiva. En este sentido, si bien los resultados obtenidos no muestran un cambio sistemático en la flexibilidad digestiva con la masa corporal o con la posición trófica, la identificación de una correlación positiva entre la flexibilidad digestiva y la amplitud de la dieta representa una observación promisoria. Al respecto, se podría concluir que para especies de similar tamaño corporal y posición trófica es esperable un aumento de la flexibilidad digestiva en paralelo a la cantidad de presas incluidas en la dieta, hecho que constituye una nueva hipótesis a ser analizada más profundamente en futuros estudios.

BIBLIOGRAFÍA

Addo-Bediako A., Chown S.L. & Gaston K.J., 2000. Thermal tolerance, climatic variability and latitude. Proc. Roy. Soc. Lond. 267B: 739-745.

Almirón A., Casciotta J., Ciotek L. & Giorgis P., 2008. Guía de los peces del Parque Nacional Pre-Delta. 216 pp. Editorial APN, Buenos Aires, Argentina.

Arim M., Bozinovic F. & Marquet P., 2007. On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. OIKOS 116 (9): 1524-1530.

Arim M., Abades S.R., Laufer G., Loureiro M. & Marquet P., 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. Oikos 119: 147-153.

Baeverfjord G. & Krogdahl A., 1996. Development and regression of soybean meal induced enteritis in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., distal intestine: A comparison with the intestines of fasted fish. J Fish Dis 19: 375–387.

Barros S.E., 2004. Alimentación de *Oligosarcus jenynsii* (Characiformes: Characidae) en dos embalses sobre el río Juramento, Salta, Subtrópico de Argentina. Revista AquaTIC 20: 44-50.

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.

Bélanger F., Blier P.U. & Dutil J.-D., 2002. Digestive capacity and compensatory growth in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Fish Physiology and Biochemistry 26: 121–128.

Blier P.U., Dutil J.-D., Lemieux H., Bélanger F. & Bitera L., 2006. Phenotypic flexibility of digestive system in Atlantic cod (*Gadus morhua*). Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology 146 (2): 174-179.

Bogé G., Rigal A. & Peres G., 1981. A study of in vivo glycine absorption by fed and fasted rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J Exp Biol 91: 285–290.

Bowen S.H., Lutz E.V. & Ahlgren M.O., 1995. Dietary protein and energy as determinants of food quality: trophic strategies compared. Ecology, 76 (3): 899-907.

Brommer J. E., Rattiste K. & Wilson A. J., 2007. Exploring plasticity in the wild: laying date–temperature reaction norms in the common gull *Larus canus*. Proc. Roy. Sci. Lond. 275B: 687-693.

Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M. & West G.B., 2004. Toward a metabolic theory of ecology. Ecology 85: 1771-1789.

Burrells C., Williams P.D., Southgate P.J. & Wadsworth S.L., 2001. Dietary nucleotides: a novel supplement in fish feeds. 2 Effects on vaccination, salt water transfer, growth rates and physiology of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Aquaculture 199: 171-184.

Burrin DG, Britton RA, Ferrell CL., 1988. Visceral organ size and hepatocyte metabolic activity in fed and fasted rats. Journal of Nutrition 118: 1547-1552.

Caballero M.J., Izquierdo M.S., Kjørsvik E. Montero D., Socorro J., Fernández A.J. & Rosenlund G., 2003. Morphological aspects of intestinal cells from gilthead seabream (Sparus aurata) fed diets containing different lipid sources. Aquaculture 225: 325-340.

Callahan H. S., Wells C. L. & Pigliucci M., 1999. Light-sensitive plasticity genes in Arabidopsis thaliana: Mutant analysis and ecological genetics. Evol. Ecol. Res. 1: 731-751.

Cant J.P., McBride B.W. & Croom, WJ. Jr., 1996. The regulation on intestinal metabolism and its impact on whole animal energetics. Journal of Animal Science 74: 2541-2553.

Clauss M., Schwarm A., Ortmann S., Streich W.J. & Hummel J., 2007. A case of non-scaling in mammalian physiology? Body size, digestive capacity, food intake, and ingesta passage in mammalian herbivores. Comparative Biochemistry and Physiology - Part A: Molecular & Integrative Physiology 148(2): 249−265.

Collins A.L. & T.A. Anderson, 1995. The regulation of endogenous energy stores during starvation and refeeding in the somatic tissues of the golden perch. Journal of Fish Biology 47: 1004-1015.

Cramp R.L. & Franklin C.E., 2005. Arousal and re-feeding rapidly restores digestive tract morphology following aestivation in green-striped burrowing frogs. Comparative Biochemistry and Physiology, Part A 142: 451-460.

Cramp RL, Franklin CE, Meyer EA., 2005. The impact of prolonged fasting during aestivation on the structure of the small intestine in the green-striped burrowing frog, *Cyclorana alboguttata*. Acta Zoologica 86:3-24.

David J.R., Gibert P. & Moretaeu B., 2004. Evolution of Reaction Norms. En Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches, Capitulo 4 Pp 50-63. Eds. DeWitt T.J & Scheiner S.M. Oxford University Press.

Davis M.A., 2009. Impacts of invasions. En Invasion biology Capitulo 7 Pp: 101-131. Oxford University Press.

Denver R. J., Mirhadi N. & Phillips M., 1998. Adaptative plasticity in amphibians metamorphosis: response of *Scaphiopus hammondii* tadpoles to habitat desiccation. Ecology 76, 1859-1872.

Dewitt T.J. & Scheiner S.M., 2004. Phenotypic Variation from Single Genotypes: A Primer. En Phenotypic plasticity: functional and conceptual approaches, Capitulo 1 Pp 1-9. Eds. DeWitt T.J & Scheiner S.M. Oxford University Press.

Dou S., Masuda R., Tanaka M., & Tsukamoto K., 2002. Feeding resumption, morphological changes and mortality during starvation in Japanese flounder larvae. Journal of Fish Biology 60: 1363–1380.

Drewe K.E., Horn M.H., Dickson K.A. & Gawlicka A., 2004. Insectivore to frugivore: ontogenetic changes in gut morphology and digestive enzyme activity in the characid fish *Brycon guatemalensis* from Costa Rican rain forest streams. Journal of Fish Biology 64: 890–902.

Elliot J. P. & Bellwood D.R., 2003. Alimentary tract morphology and diet in three coral reef fish families. Journal of Fish Biology 63: 1598–1609.

Felsenstein J., 1985. Phylogenies and the comparative method. American Naturalist 125: 1-15.

Flores C., 2002. Respuestas neuroendócrinas al estrés en peces teleósteos. Revista Ictiología 10 (1/2): 57-78.

Fry B., 2006. Stable Isotope Ecology. Springer Science.

Fuller, A., T. Dawson, B. Helmuth, R. S. Hetem, D. Mitchell & S. K. Maloney, 2010. Physiological mechanisms in coping with climate change. Physiological and Biochemical Zoology 85: 713-720.

García A.M., Hoeinghaus D.J., Vieira J.P., Winemiller K.O., Motta Marques D.M.L. & Bemvenuti M.A., 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.

Garland T., Bennet A.F. & Rezende E.L., 2005. Phylogenetic approaches in comparative physiology. The Journal of Experimental Biology 208: 3015-3035.

Garland T. Jr & Kelly S.A., 2006. Phenotypic plasticity and experimental evolution. J. Exp. Biol. 209: 2344-2361.

Gas N. & Noailliac-Depeyre J., 1976. Studies on intestinal epithelium involution during prolonged fasting. J Ultrastruct Res 56: 37–151.

Gaston K. J. & Spicer J.I., 2004. Biodiversity. An introduction. Blackwell Publishing, Massachusetts.

Gaucher L., Vidal N., D´Anatro A. & Naya D.E., 2012. Digestive flexibility during fasting in the characid fish *Hyphessobricon luetkenii*, a model of digestive down-regulation for vertebrates. Journal of Morphology 273: 49-56.

Gawlicka A.K. & Horn M.H., 2005. Storage and Absorption in the Digestive System of Carnivorous and Herbivorous Prickleback Fishes (Teleostei: Stichaeidae): Ontogenetic, Dietary, and Phylogenetic Effects. Physiological and Biochemical Zoology 78(6):879–892.

German D.P., Neuberger D.T., Callahan M.N., Lizardo N.R. & Evans D.H., 2010. Feast to famine: The effects of food quality and quantity on the gut structure and function of a

detritivorous catfish (Teleostei: Loricariidae). Comparative Biochemistry and Physiology, Part A 155: 281–293.

Gienapp P., C. Teplitsky, J. S. Alho, J. A. Mills & Merila J., 2008. Climate change and evolution: disentangling environmental and genetic responses. Molecular Ecology 17:167-178.

Gillooly, J.M., Brown J.H., West G.B., Savage V.M. & Charnov E.L., 2001. Effects of size and temperature on metabolic rate. Science 293: 2248-2251.

González-Bergonzoni I., Meerhoff M., Davidson T.A., Teixeira-de Mello F., Baattrup-Pedersen A. & Jeppesen E., 2012. Meta-analysis Shows a Consistent and Strong Latitudinal Pattern in Fish Omnivory Across Ecosystems. Ecosystems 15: 492–503.

Graciolli G., Azevedo M.A. & de Melo F.A.G., 2003. Comparative study of the diet of glandulocaudinae and tetragonopterinae (Ostariophysi: Characidae) in a small stream in southern Brazil. Studies on Neotropical fauna and environment 38 (2): 95-103.

Gurevitch J. & Hedges L.V., 2001. Meta-analysis: combining the results of independent experiments. En Scheiner S.M. & Gurevitch J., Editors. Design and analysis of ecological experiments. Chapman & Hall, New York, NY, USA.

Gwak W-S., Seikai T. & M.Tanaka., 1999. Evaluation of starvation status of laboratory-reared Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* larvae and juveniles based on morphological and histological characteristics. Fisheries Science 65 (3): 339-346.

Hall K.C. & Bellwood D.R., 1995. Histological effects of cyanide, stress and starvation on the intestinal mucosa of *Pomacentrus celestis*, a marine aquarium fish species. Journal of Fish Biology 47: 438–454.

Hartz S.M., Martins A. & Barbieri G., 1996. Dinamica de alimentacao e dieta de *Oligosarcus jenynsii* (Gunther, 1864) na Lagoa Caconde, Rio Grande do Sul, Brasil (Teleostei, Characidae). B. Inst. Pesca 23: 21-29.

Hendry A. P., Farrugia T. J. & Kinnison M. T., 2008. Human influences on rates of phenotypic change in wild animal populations. Molecular Ecology 17: 20-29.

Hoffman A. A.& Sgro C. M., 2011. Climate change and evolutionary adaptation. Nature 470: 479-485.

Horn M.H., Gawlicka A.K., German D.P., Logothetis E.A., Cavanagh J.W. & Boyle K.S., 2006. Structure and function of the stomachless digestive system in three related species of New World silverside fishes (Atherinopsidae) representing herbivory, omnivory, and carnivory. Marine Biology 149: 1237-1245.

Hossain A.M. & Dutta H.M., 1991. Food deprivation induces differential changes in contents and microstructures of digestive tract and appendages in Bluegill fish, *Lepidomis macrochirus*. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology 100 (3): 769-772.

Hugueny B. & Pouilly M., 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. Journal of Fish Biology 54: 1310–1325.

Intendencia de Montevideo (IM), 2010. Programa de Monitoreo de cuerpos de agua. Informe año 2010. URL: http://www.montevideo.gub.uy/ciudadania/desarrollo-ambiental/cursos-de-agua. Julio 2012.

Jennings S., Pinnegar J.K., Polunin N.V.C. & Boon T.W., 2001. Weak cross-species relationships between body size and trophic level belie powerful size based trophic structuring in fish communities. J. Anim. Ecol. 70: 934-944.

Jeppesen E., Meerhoff M., Holmgren K., González-Bergonzoni I., Teixeira-de Mello F., Declerck S. A. J., De Meester L., Søndergaard M., Lauridsen T.L., Bjerring R., Conde-Porcuna J.M., Mazzeo N., Iglesias C., Reizenstein M., Malmquist H.J., Liu Z., Balayla D. & Lazzaro X., 2010. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. Hydrobiologia 646: 73-90.

Jeppesen E., Mehner T., Winfield I.J., Kangur K., Sarvala J., Gerdeaux D., Rask M., Malmquist H.J., Holmgren K., Volta P., Romo S., Eckmann R., Sandström A., Blanco S., Kangur A., Ragnarsson Stabo H., Tarvainen M., Ventelä A.M., Søndergaard M., Lauridsen T.L. & Meerhof M., 2012. Impacts of climate warming on the long-term dynamics of key fish species in 24 European lakes. Hydrobiologia 694 (1): 1-39.

Jobling M., 1980. Effects of starvation on proximate chemical composition and energy utilization of plaice, *Pleuronectes platessa* L. Journal of Fish Biology 17: 325-334.

Karasov W.H. & Hume I., 1997. Vertebrate gastrointesteinal system. En Handbook of Physiology, Comparative Physiology, Capitulo 7 Pp: 409-480.

Karasov W.H. & Martinez del Rio C., 2007. Physiological Ecology. How animals process energy, nutrients, and toxins. Princeton University Press.

Karasov W.H., Martinez del Rio C., Caviedes-Vidal E., 2011. Ecological physiology of diet and digestive systems. Annu Rev Physiol 73: 69-93.

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.

Kristan D.M. & Hammond K.A., 2000. Combined effects of cold exposure and sub-lehtal intestinal parasites on host morphology and physiology. Journal of Experimental Biology 203: 3495-3504.

Kristan D.M. & Hammond K.A., 2003. Physiological and morphological response to simultaneous cold exposure and parasite infection by wild-derived house mouse. Functional Ecology 17: 464-471.

Kristan D.M. & Hammond K.A., 2006. Effects of three simultaneous demands on glucose transport, resting metabolism and morphology of laboratory mice. Journal of Comparative Physiology 176B: 139-151.

Krogdahl A. & Bakke-McKellep A.M., 2005. Fasting and refeeding cause rapid changes in intestinal tissue mass and digestive enzyme capacities of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). Comparative Biochemistry and Physiology, Part A: 450 – 460.

Lake P.S., 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. Freshwater Biology 48: 1161–1172.

Layman C.A., Winemiller K.O., Arrington D.A. & Jepsen D.B., 2005. Body size and trophic position in a diverse tropical food web. Ecology 86: 2530-2535.

Linzey D., 2003. Gnathostome fishes. En Vertebrate Biology Capitulo 5 Pp: 90-129. The McGraw-Hill Companies.

Machín E., 2012. Estudio de la relación entre el nicho trófico, el nicho isotópico y los atributos digestivos en un ensamble de peces. Tesis de Maestría en Biología, Opción Zoología. PEDECIBA. Universidad de la República.

Masdeu M., 2011. Estructura trófica de las comunidades de peces de arroyos subtropicales (Uruguay) y templados (Dinamarca): implicancias de la dieta,el tamaño corporal y la temperatura. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (PEDECIBA-UDELAR).

Matesanz S., Gianoli E. & Valladares F., 2010. Global change and the evolution of phenotypic plasticity in plants. Annals of the New York Academy of Sciences 1206:35-55.

McBride B.W. & Kelly J.M. 1990. Energy cost of absorption and metabolism in the ruminant gastrointestinal tract and liver: a review. Journal of Animal Science 68: 2997-3010.

McLeese J.M. & Moon T.W., 1989. Seasonal changes in the intestinal mucosa of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus* (Walbaum), from Passamaquoddy Bay, New Brunswick. Journal of Fish Biology 35: 381-393.

McWhorter, T.J. Caviedes-Vidal, E. & Karasov W.H., 2009. The integration of digestion and osmoregulation in the avian gut. Biological Reviews 84: 533–565.

McWilliams S.R. & Karasov W.H., 2001. Phenotypic flexibility in digestive system structure and function in migratory birds and its ecological significance. Comp Biochem Physiol 128A:579-593.

Mirande J.M. 2009. Weighted parsimony phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes). Cladistics: 25:574-613.

Mirande J.M. 2010. Phylogeny of the family Characidae (Teleostei: Characiformes): from characters to taxonomy. Neotropical Ichthiology 8: 385-568.

Naya D.E. & Bozinovic F., 2004. Gut phenotypic flexibility in post-metamorphic amphibians: studies of a model organism. Biol Res 37: 365-370.

Naya D.E., Farfán G., Sabat P., Méndez M.A. & Bozinovic F., 2005. Digestive morphology and enzyme activity in the Andean toad *Bufo spinulosus*: hard-wired or flexible physiology? Comparative Biochemistry and Physiology, Part A 140: 165-170.

Naya D.E., Karasov W.H. & Bozinovic F., 2007. Phenotypic plasticity in laboratory mice and rats: a meta-analysis of current ideas on gut size flexibility. Evol Ecol Res 9: 1363-1374.

Naya, D.E., F. Bozinovic & W. Karasov. 2008a. Latitudinal trends in physiological flexibility: testing the climatic variability hypothesis with data on the intestinal length of rodents. The American Naturalist 172: E122-E134.

Naya D.E., Veloso C. & Bozinovic F., 2008b. Physiological flexibility in the Andean lizard *Liolaemus belli*: seasonal changes in energy acquisition, storage and expenditure. Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology 178 (8): 1007-1015.

Naya, D.E., C. Veloso, P. Sabat & Bozinovic F., 2009. The effect of long- and short-term fasting on phenotypic flexibility and integration in the Andean toad, *Bufo spinulosus*. The Journal of Experimental Biology 212: 2167-2175.

Naya D.E., 2010. La plasticidad fenotípica en el contexto actual de cambio global. En: Darwin en el Sur, ayer y hoy. (eds A. Massarini & E. Hasson). Editorial Centro Cultural Ricardo Rojas, Universidad de Buenos Aires. Argentina.

Naya D. E., L. Spangenberg, H. Naya, F. Bozinovic. 2012. Latitudinal patterns in rodent metabolic flexibility. American Naturalist 179: 000-000.

Newsome S., Martínez del Rio C., Phillips D.L. & Bearhop S., 2007. A niche for isotopic ecology. Frontiers in Ecology and the Environment, 5:429–436.

Nordrum S., Bakke-McKellep A.M., Krogdahl A. & Buddington R.K., 2000. Effects of soybean meal and salinity on intestinal transport of nutrients in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Comparative Biochemistry and Physiology Part B 125: 317-335.

Nussey D.H., Postma E., Gienapp P. & Visser M.E., 2005. Selection on heritable phenotypic plasticity in a wild bird population. Science 310: 304-306.

Oliveira C., Avelino G.S., Abe1 K.T., Mariguela T.C., Benine R.C., Ortí G., Vari R.P. & Corrêa-Castro R.M., 2011. Phylogenetic relationships within the speciose family Characidae (Teleostei: Ostariophysi:Characiformes) based on multilocus analysis and extensive ingroup sampling. BMC Evolutionary Biology 11:275.

Ott B.D & Secor S.M., 2007. Adaptive regulation of digestive performance in the genus Phyton. The Journal of Experimental Biology 210: 340-356.

Pedersen B.H., Ueberschär B. & Kurokawa T., 2003. Digestive response and rates of growth in pre-leptocephalus larvae of the Japanese eel *Anguilla japonica* reared on artificial diets. Aquaculture 215: 321–338.

Penisi E., 2005. The dynamic gut. Science 307: 1896-1899.

Piersma T. & Lindstrom A., 1997. Rapid reversible changes in organ size as a component of adaptive behaviour. TREE 12: 134-138.

Piersma, T. & Drent, J., 2003. Phenotypic plasticity and the evolution of organismal design. Trend in Ecology and Evolution 18: 228-233.

Piersma T. & van Gils J.A., 2011. The Flexible Phenotype: A body-centred integration of ecology, physiology, and behaviour. Oxford University Press.

Pigliucci M., 2001. Phenotypic Plasticity. Beyond Nature and Nurture. John Hopkins University Press.

Pigliucci M. & Schmitt J., 1999. Genes affecting phenotypic plasticity in Arabidopsis: pleiotropic effect and reproductive fitness of photomorphogenic mutants. J. Evol. Biol. 12: 551-552.

Quintans F., Scasso F., Loureiro M. & Yafe A., 2009. Diet of *Cnesterodon decemmaculatus* (Poeciliidae) and *Jenynsia multidentata* (Anablepidae) in a hypertrophic shallow lake of Uruguay. Iheringia 99 (1): 99-105.

Relyea R. A., 2003. Predators come and predators go: the reversibility of predator-induced traits. Ecology 84: 1840-1848.

Rios F.S., Kalinin A.L., Fernandez M.N. & Rantin F.T., 2004. Changes in gut gross morphology of Traira, *Hoplias malabaricus* (Teleostei, Erythrinidae) during long-term starvation and after refeeding. Brazilian Journal of Biology 64(3B): 683-689.

Ribeiro F., Orjuela R.L., Magalhaes M.F. & Collares-Pereira M.J., 2007. Variability in feeding ecology of a South American cichlid: a reason for successful invasion in mediterranean-type rivers? Ecology of Freshwater Fish 16: 559–569.

Romanuk T.N., Hayward A. & Hutchings J.A., 2011. Trophic level scales positively with body size in fishes. Global Ecology and Biogeography 20: 231–240.

Rosenberg, M. S., D. C. Adams & Gurevitch J., 2000. METAWIN, version 2.1. Statistical Software for Meta-Analysis. Sinauer Associates Inc.

Russel N.R., Fish J.D. & Wootton R.J., 1996. Feeding and growth of juvenile sea bass: the effect of ration and temperature on growth rate and efficiency. Journal of Fish Biology 49: 206-220.

Salhi M., Hernández-Cruz C.M., Bessonart M., Izquierdo M.S. & Fernández-Palacios H., 1999. Effect of different dietary polar lipid levels and different ny3 HUFA content in polar lipids on gut and liver histological structure of gilthead seabream (*Sparus aurata*) larvae. Aquaculture 179: 253-263.

Santigosa E., Sánchez J., Médale F., Kaushik S., Pérez-Sánchez J. & Gallardo M.A., 2008. Modifications of digestive enzymes in trout (*Oncorhynchus mykiss*) and the sea bream (*Sparus aurata*) in response to dietary fish meal replacement by plant protein sources. Aquaculture 282: 68-74.

Saunders D.L., Meeuwig J.J & Vincent A.C.J., 2002. Freshwater protected areas: strategies for conservation. Conservation Biology 16 (1): 30–41.

Scheiner S.M., 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. Annu. Rev. Ecol. Syst. 24: 35–68.

Scheiner S.M., 2002. Selection experiments and the study of phenotypic plasticity. J. Evol. Biol. 15: 889-898.

Schlichting C.D., 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annu. Rev. Ecol. Syst. 17: 667–693.

Secor S.M., 2001. Regulation of digestive performance: a proposed adaptive response. Comp. Biochem. Physiol. 128A: 565-577.

Secor S.M., 2005. Physiological responses to feeding, fasting and estivation for anurans. The Journal of Experimental Biology 208: 2595-2608.

Secor S.M. & Diamond J., 1998. A vertebrate model of extreme physiological regulation. Nature 395 (15): 659-662.

Sibly R.M., 1981. Strategies of digestion and defecation. En Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to resource Use. Pp: 109-139. Towsend C.R. & Calow P., Sinauer, Sunderland, MA (USA).

Simpkins D.G., Hubert W.A., Martinez del Rio C. & Rule D.C., 2003. Physiological responses of juvenile Rainbow Trout to fasting and swimming activity: effects on body composition and condition indices. Transactions of the American Fisheries Society 132: 576-589.

Smith H., 2000. Phytochromes and light signal perception by plants – an emerging synthesis. Nature 407: 585-591.

Soneira P.A., Ruiz-Díaz F.J., Bechara J.A., Almirón A.E. & Casciotta J.R., 2006. Hábitos tróficos de las especies del genero Hyphessobrycon (Characidae) en los Esteros de Iberá. Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, Universidad Nacional del Noreste.

Starck J.M., 1999. Structural flexibility of the gastro-intestinal tract of vertebrates - Implications for evolutionary morphology. Zool Anz 238: 87-101.

Starck J.M., 2005. Structural flexibility of the digestive system of tetrapods – Patterns and processes at the cellular and tissue level. In: Starck JM, Wang T, editors. Physiological and ecological adaptations to feeding in vertebrates. Enfield: Science Publishers. p 175-200.

Starck J.M. & Beese K., 2002. Structural flexibility of the small intestine and liver of garter snakes in response to feeding and fasting. The Journal of Experimental Biology 205: 1377–1388.

Stevens C.E. & Hume I.D., 1995. General characteristics of the vertebrate digestive system. En Comparative physiology of the vertebrate digestive system, Capitulo 2 Pp: 11-23. Cambridge University Press.

Stomp M., van Dijk M. A., van Overzee H. M. J., Wortel M. T., Sigon C. A. M., Egas M., Hoogveld H., Gons H. J. and Huisman J., 2008. The timescale of phenotypic plasticity and Its Impact on competition in fluctuating environments. Am. Nat. 172: E169-E175.

Teixeira de Mello F., 2007. Efecto del uso del suelo sobre la calidad del agua y las comunidades de peces en sistemas lóticos de la cuenca baja del Río Santa Lucía (Uruguay). Tesis de Maestría en Ciencias Ambientales. Universidad de la República.

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

Teixeira de Mello F., González-Bergonzoni I. & Loureiro M., 2011. Peces de agua dulce del Uruguay. PPR-MGAP. 188 pp.

Vander Zanden M.J., Shuter B.J., Lester N.P. & Rasmussen J.B., 2000. Within- and among population variation in the trophic position of a pelagic predator, lake trout *Salvelinus namaycush* . Can. J. Fish. Aquat. Sci. 57: 725-731.

Wagner C.E., McIntyre P.B., Buels K.S., Gilbert D. & Michel E., 2009. Diet predicts intestine length in Lake Tanganika´s cichlid fishes. Functional Ecology 23: 1122-1131.

Wang T., Hung C. & D. Randall, 2006. The comparative physiology of food deprivation: from feast to famine. Annual Review of Phisyology 68:223-251.

Weatherley A.H. & Hill H.S., 1981. Recovery growth following periods of restricted rations and starvation in rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. Journal of Fish Biology 18: 195-208.

West-Eberhard M.J., 2003. Developmental plasticity and evolution. Oxford University Press.

Westoby M., M. R. Leishman & Lord J.M., 1995. On misinterpreting the "phylogenetic correction". Journal of Animal Ecology 83: 531-534.

Whitman D.W. & Ananthakrishnan T.N., 2009. Phenotypic plasticity of insects. Mechanism and consequences. Science Publishers.

Xenopoulus M.A., Lodge D.M., Alcamo J., Märker M., Schulze K. & van Vuuren D.P., 2005. Scenarios of freshwater fish extinctions from climate change and water withdrawal. Global Change Biology 11: 1557-1564.

ANEXOS

Tabla A1. Tamaños de muestra para cada grupo y especie.

Especie	Control	Ayuno 26ºC	Ayuno 17ºC
AaffF	5	4	5
BI	10	9	10
HL	10	9	10
OJ	10	9	6
CR	10	9	10
SB	10	9	7
CD	10	9	10
AF	10	9	10
CP	5	8	6
DT	10	9	0
CI	10	7	0

Tabla A2. Cambios observados en los órganos digestivos luego de cuatro días de ayuno a 26ºC.

Especie	Variable	Control	Ayuno	%	n	F	P
AafF	Ws est	0,0150 ± 0,0010	0,0104 ± 0,0010	-30,7	5/4	3,79	0,109
	Ws CP	0,0126 ± 0,0012	0,0053 ± 0,0013	-58,0	5/4	13,49	0,010
	Ws ID	0,0150 ± 0,0014	0,0090 ± 0,0015	-40,0	5/4	7,70	0,032
	Ws CP+ID	0,0273 ± 0,0013	0,0143 ± 0,0014	-46,6	5/4	40,88	<0,001
	ICC	0,0202 ± 0,0006	0,0210 ± 0,0007	4,0	5/3	0,86	0,391
BI	Ws est	0,0136 ± 0,0006	0,0092 ± 0,0006	-32,31	10/9	21,35	<0,001
	Ws CP	0,0071 ± 0,0004	0,0044 ± 0,0004	-38,58	10/9	17,85	0,001
	Ws ID	0,0114 ± 0,0006	0,0061 ± 0,0007	-46,42	10/9	27,55	<0,001
	Ws CP+ID	0,0185 ± 0,0010	0,0105 ± 0,0010	-43,39	10/9	26,39	<0,001
	ICC	0,0211 ± 0,0004	0,0192 ± 0,0004	-9,0	10/9	9,67	0,006
HL	Ws est	0,0072 ± 0,0004	0,0052 ± 0,0004	-17,24	10/9	11,76	0,003
	Ws CP	0,0031 ± 0,0002	0,0017 ± 0,0002	-44,78	10/9	16,58	0,001
	Ws ID	0,0070 ± 0,0006	0,0032 ± 0,0006	-54,07	10/9	19,79	<0,001
	Ws CP+ID	0,0102 ± 0,0007	0,0050 ± 0,0008	-51,22	10/9	24,12	<0,001
	ICC	0,0230 ± 0,0006	0,0214 ± 0,0007	-6,06	10/9	2,79	0,113
OJ	Ws est	0,0397 ± 0,0030	0,0197 ± 0,0043	-50,38	10/9	0,72	0,410
	Ws CP	0,0149 ± 0,0030	0,0106 ± 0,0043	-28,3	10/9	5,47	0,033
	Ws ID	0,0374 ± 0,0063	0,0230 ± 0,0065	-38,36	10/9	2,00	0,176
	Ws CP+ID	0,0500 ± 0,0071	0,0242 ± 0,0103	-51,55	10/9	1,07	0,317
	ICC	0,0141 ± 0,0004	0,0132 ± 0,0004	-6,40	10/9	2,21	0,155
CR	Ws est	0,0023 ± 0,0002	0,0019 ± 0,0002	-16,08	10/9	0,99	0,333
	Ws CP	0,0012 ± 0,0001	0,0008 ± 0,0001	-32,61	10/9	7,50	0,014

	Ws ID	0,0017 ± 0,0001	0,0009 ± 0,0001	-47,06	10/9	36,32	<0,001
	Ws CP+ID	0,0029 ± 0,0001	0,0018 ± 0,0157	-37,04	10/9	44,88	<0,001
	ICC	0,0182 ±0,0005	0,0183 ± 0,0005	0,55	10/9	0,01	0,917
SB	Ws est	0,0691 ± 0,0020	0,0501 ± 0,0021	-27,50	10/9	42,57	<0,001
	Ws CP	0,0253 ± 0,0030	0,0144 ± 0,0032	-42,93	10/9	6,00	0,026
	Ws ID	0,0794 ± 0,0090	0,0418 ± 0,0095	-47,37	10/9	8,24	0,011
	Ws CP+ID	0,1047 ± 0,0083	0,0562 ± 0,0088	-46,30	10/9	16,09	0,001
	ICC	0,0274 ± 0,0005	0,0242 ± 0,0006	-17,68	10/9	17,21	<0,001
CD	Ws ID	0,0038 ± 0,0002	0,0020 ± 0,0002	-47,5	10/9	24,18	<0,001
	ICC	0,0176 ± 0,0001	0,0167 ± 0,0008	-5,12	10/9	0,609	0,446
AF	Ws est	0,0115 ± 0,0006	0,0065 ± 0,0005	-43,33	10/9	6,09	0,026
	Ws ID	0,0396 ± 0,0019	0,0256 ± 0,0015	-35,25	10/9	0,08	0,784
	ICC	0,0400 ± 0,0011	0,0403 ± 0,0012	0,75	10/9	0,03	0,861
CP	Ws est	0,0035 ± 0,0003	0,0029 ± 0,0002	-17,27	5/8	2,15	0,173
	Ws id	0,0133 ± 0,0011	0,0079 ± 0,0009	-40,08	5/8	13,08	0,005
	ICC	0,0380 ± 0,0011	0,0379 ± 0,0008	-0,27	5/8	<0,01	0,933
DT	Ws est	0,0075 ± 0,0021	0,0062 ± 0,0022	-16,6	10/9	0,12	0,730
	Ws CP	0,0020 ± 0,0002	0,0020 ± 0,0002	-5,6	10/9	0,02	0,887
	Ws ID	0,0029 ± 0,0002	0,0021 ± 0,0001	-28,59	10/9	5,85	0,028
	Ws CP+ID	0,0049 ± 0,0003	0,0042 ± 0,0003	-14,29	10/9	2,23	0,155
	ICC	0,0177 ± 0,0004	0,0150 ± 0,0004	-15,26	10/9	18,72	<0,001
CI	Ws est	0,0052 ± 0,0003	0,0056 ± 0,0003	8,3	10/7	0,72	0,410
	Ws CP	0,0021 ± 0,0003	0,0018 ± 0,0004	-11,2	10/7	0,32	0,580
	Ws ID	0,0046 ± 0,0004	0,0038 ± 0,0006	-18,1	10/7	1,30	0,271
	Ws CP+ID	0,0067 ± 0,0008	0,0056 ± 0,0009	-16,6	10/7	0,87	0,367

	ICC	0,0220 ± 0,0005	0,0225 ± 0,0007	1,80	10/7	0,29	0,597

Tabla A3. Cambios observados en órganos digestivos luego de cuatro días de ayuno a 17ºC. Superíndice "[2]" indica valores de datos transformados con RC.

Especie	Variable	Control	Ayuno	%	n	F	P
AaffF	Ws est	0,0152 ± 0,0009	0,0150 ± 0,0009	-1,32	5/5	0,02	0,886
	Ws CP	0,0122 ± 0,0013	0,0066 ± 0,0013	-45,6	5/5	7,71	0,027
	Ws ID	0,0143 ± 0,0010	0,0120 ± 0,0010	-15,56	5/5	2,16	0,185
	Ws CP+ID	0,0264 ± 0,0015	0,0187 ± 0,0015	-29,39	5/5	10,92	0,013
	ICC	0,0201 ± 0,0009	0,0199 ± 0,0011	-1,16	5/4	0,02	0,879
BI	Ws est	0,0144 ± 0,0006	0,0109 ± 0,0006	-24,62	10/10	19,52	<0,001
	Ws CP	0,0075 ± 0,0004	0,0056 ± 0,0004	-25,44	10/10	10,38	0,005
	Ws ID	0,0104 ± 0,0012	0,0111 ± 0,0012	5,85	10/10	0,14	0,715
	Ws CP+ID	0,0180 ± 0,0014	0,0167 ± 0,0014	-7,24	10/10	0,43	0,520
	ICC	0,0210 ± 0,0007	0,0188 ± 0,0007	-10,48	10/10	5,54	0,030
HL	Ws est	0,0074 ± 0,0004	0,0063 ± 0,0004	-14,49	10/10	3,45	0,079
	Ws CP	0,0032 ± 0,0012	0,0050 ± 0,0012	55,52	10/10	$0,57^2$	$0,46^2$
	Ws ID	0,0072 ± 0,0006	0,0065 ± 0,0006	-8,51	10/10	0,46	0,508
	Ws CP+ID	0,0104 ± 0,0015	0,0115 ± 0,0015	11,32	10/10	0,29	0,594
	ICC	0,0230 ± 0,0009	0,0225 ± 0,0009	-2,18	10/10	0,17	0,686
OJ	Ws est	0,0454 ± 0,0027	0,0436 ± 0,0034	-3,0	10/6	0,15	0,709
	Ws CP	0,0187 ± 0,0031	0,0112 ± 0,0043	-40,38	10/6	3,86	0,073
	Ws ID	0,0360 ± 0,0061	0,0230 ± 0,0076	-36,0	10/6	1,56	0,233
	Ws CP+ID	0,0567 ± 0,0091	0,0406 ± 0,0114	-28,43	10/6	1,08	0,317
	ICC	0,0141 ± 0,0002	0,0119 ± 0,0003	-15,61	10/6	34,54	<0,001
CR	Ws est	0,0023 ± 0,0002	0,0028 ± 0,0002	22,0	10/10	2,40	0,140

	Ws CP	0,0012 ± 0,0001	0,0010 ± 0,0001	-17,74	10/10	2,16	0,159
	Ws ID	0,0017 ± 0,0001	0,0018 ± 0,0001	2,44	10/10	0,07	0,794
	Ws CP+ID	0,0029 ± 0,0002	0,0028 ± 0,0002	-5,82	10/10	0,40	0,530
	ICC	0,0182 ± 0,0006	0,0162 ± 0,0006	-10,90	10/10	4,46	0,049
SB	Ws est	0,0622 ± 0,0021	0,0505 ± 0,0025	-18,95	10/7	12,25	0,003
	Ws CP	0,0234 ± 0,0034	0,0146 ± 0,0040	-37,42	10/7	2,66	0,125
	Ws ID	0,0680 ± 0,0068	0,0410 ± 0,0081	-39,63	10/7	0,50	0,493
	Ws CP+ID	0,0917 ± 0,0058	0,0562 ± 0,0069	-38,75	10/7	0,00	0,985
	ICC	0,0274 ± 0,0005	0,0247 ± 0,0006	-9,86	10/7	13,13	0,002
CD	Ws ID	0,0039 ± 0,0002	0,0029 ± 0,0002	-26,06	10/10	13,63	0,002
	ICC	0,0176 ± 0,0008	0,0171 ± 0,0008	-2,85	10/10	0,12	0,726
AF	Ws est	0,0064 ± 0,0006	0,0073 ± 0,0006	15,0	10/10	0,93	0,347
	Ws ID	0,0270 ± 0,0016	0,0254 ± 0,0016	-6,22	10/10	0,46	0,507
	ICC	0,0400 ± 0,0013	0,0399 ± 0,0013	-0,25	10/10	<0,01	0,96
	Ws est	0,0033 ± 0,0003	0,0052 ± 0,0003	58,76	5/6	20,57	0,003
CP	Ws id	0,0129 ± 0,0014	0,0120 ± 0,0013	-6,95	5/6	5,97	0,044
	ICC	0,0380 ± 0,0007	0,0384 ± 0,0007	1,05	5/6	0,19	0,674

Información sobre las especies de peces evaluadas.

Astyanax sp. aff fasciatus (Characiformes, Characidae) puede alcanzar los 20 cm de largo estándar. Habita ríos, arroyos, lagos y lagunas de todo el país (Teixeira de Mello *et al*., 2011). Es omnívora, alimentándose de invertebrados acuáticos y de perifiton (Masdeu, 2011), restos de plantas, insectos, peces y sus huevos (Graciolli *et al*., 2003).

Bryconamericus iheringii (Characiformes, Characidae) es una especie que puede alcanzar los 11,4 cm de largo estándar. Habita ríos, arroyos y lagos, lagunas de todo el país (aunque su

distribución puede ser más acotada debido a confusiones taxonómicas con la especie recientemente descrita *B. ytu*). Es omnívora, alimentándose principalmente de microcrustáceos (cladóceros y copépodos) y de perifiton, algas crisófitas y clorofitas (Almirón *et al*., 2008; Teixeira de Mello *et al*., 2011). La dieta de verano en individuos colectados en el Aº de la Barra Falsa estuvo constituida principalmente por material vegetal (29%) y crustáceos, diatomeas y detritus (todos ellos en frecuencia relativa de 23%); también se encontraron escamas (Machín, 2012).

Cheirodon interruptus (Characiformes, Characidae) presenta pequeño tamaño, alcanzando los 6 cm. Habita en arroyos, lagunas, bañados y charcos temporales en todo el país. También puede habitar ambientes de agua salobre. Es omnívora, alimentándose de zooplancton (cladóceros y copépodos), invertebrados acuáticos (ej. quironómidos y larvas de insectos), perifiton, algas crisófitas y clorofitas (Almirón *et al*., 2008; Teixeira de Mello *et al*., 2011). En individuos colectados en el Aº de la Barra Falsa la dieta de verano estuvo compuesta por material vegetal (42%), crustáceos (30%), huevos (18%), y en menor medida insectos (7%) y diatomeas (Machín, 2012).

Diapoma terofali (Characiformes, Characidae) alcanza los 7 cm de largo estándar. Se la encuentra en ríos, cañadas y lagunas de todo el país (Teixeira de Mello *et al*., 2011). La dieta de verano en individuos colectados en el Aº de la Barra Falsa estuvo constituida principalmente por insectos (49%), crustáceos (26%) y material vegetal (14%); y en menor medida huevos (9%) y arácnidos (Machín, 2012).

Hyphessobrycon luetkenii (Characiformes, Characidae) es una especie que puede llegar a los 6,9 cm de largo estándar. Habita arroyos, lagos, lagunas y bañados de todo el país. Es una especie omnívora, que se alimenta de algas filamentosas del perifiton, 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). En individuos del Aº de la Barra Falsa se encontró principalmente material vegetal (39%), huevos (18%), diatomeas (17%), insectos (10%) y crustáceos (8%), y en menor proporción escamas y detritus (Machín, 2012).

Oligosarcus jenynsii (Characiformes, Characidae) puede superar los 20 cm de largo estándar. Habita ríos, arroyos y lagunas de todo el país (Teixeira de Mello *et al*., 2011). Es un activo depredador diurno, que consume camarones de agua dulce (e.g. *Paleomonetes sp*.), insectos

acuáticos y terrestres, larvas de quironómidos, zoo y fitoplancton, microcrustráceos, peces y restos vegetales (Hartz *et al*., 1996; Almirón *et al.*, 2008). En individuos del Aº de la Barra Falsa se encontró 37,5% de insectos, 30% de materia vegetal, 10% de peces, 7,5% de crustáceos y de huevos, 5% de escamas, y arácnidos en menor proporción (Machín, 2012). Según Barros (2004) los individuos de menos de 12,0 cm de longitud estándar son microcarnívoros, mientras que las tallas mayores son macrocarnívoras con una tendencia a la piscivoría.

Characidium rachovii (Characiformes, Crenuchidae) es una especie de hasta 5 cm de largo estándar. Se distribuye en todas las cuencas de nuestro país, en arroyos, lagos, lagunas y bañados. Su alimentación está compuesta principalmente de zooplancton (cladóceros y copépodos), insectos y larvas de insectos, especialmente quironómidos y tricópteros (Almirón *et al.*, 2008; Teixeira de Mello *et al*., 2011). En individuos colectados en verano se encontró que un 50% del contenido estomacal estaba compuesto por crustáceos, seguidos de insectos (28%), material vegetal (17%) y huevos (5%) (Machín, 2012).

Steindachnerina biornata (Characiformes, Curimatidae) puede llegar a medir 12,0 cm de largo estándar. Es una especie principalmente detritívora que consume alimento de bajo valor nutricional pero de gran disponibilidad; pero puede complementar su dieta con invertebrados (Almirón *et al*., 2008). En verano esta especie consume material vegetal (26%), diatomeas, detrito y crustáceos (todos ellos en frecuencia relativa de 20%), y en menor proporción huevos (14%) (Machín, 2012).

Cnesterodon decemmaculatus (Cyprinodontiformes, Poeciliidae) es una especie de entre 2,5 y 4,5 cm de largo estándar en estado adulto. Presenta dimorfismo sexual marcado, donde el macho es de menor tamaño y presenta la aleta anal modificada en un gonopodio. Se distribuye en todo el país, en arroyos, lagos, lagunas y bañados. Es una especie omnívora, alimentándose principalmente de zooplancton, invertebrados acuáticos como larvas de insectos y perifiton (Soneira *et al*., 2006; Quintans *et al*., 2009; Teixeira de Mello *et al*., 2011). En verano esta especie consume principalmente detrito (24%), seguido de material vegetal y diatomeas (ambos en frecuencia relativa de 22%), crustáceos (22%) y huevos (12%) (Machín, 2012).

Australoheros facetus (Perciformes, Cichlidae) puede alcanzar los 12,7 cm de largo estándar (Teixeira de Mello 2007). Se la encuentra en cañadas, ríos, arroyos, lagos y lagunas de todo el país. Es una especie omnívora, alimentándose de pequeños peces, insectos acuáticos, larvas

de quironómidos, copépodos, cladóceros, gasterópodos, anfípodos, plantas y perifiton; los individuos más grandes también consumen camarón de agua dulce (Gracioli *et al*., 2003; Ribeiro *et al*., 2007; Almirón *et al*., 2008; Teixeira de Mello *et al*., 2011). El análisis del contenido estomacal de individuos capturados en el Aº de la Barra Falsa en verano indica que los insectos son el principal ítem consumido (37%), seguido de material vegetal (21%), escamas (13%), moluscos (11%), crustáceos (9%) y arácnidos (7%) (Machín, 2012).

Corydoras paleatus (Siluriformes, Callichthyidae) puede alcanzar los 6,9 cm de largo estándar. Habita arroyos, lagos, lagunas y bañados de todo el país. Es una especie omnívora, que consume zooplancton, insectos, invertebrados acuáticos (e.g. larvas de insectos) y algas (Teixeira de Mello *et al*., 2011).