



UNIVERSIDAD  
DE LA REPÚBLICA  
URUGUAY



FACULTAD DE  
**CIENCIAS**

UDELAR | [fcien.edu.uy](http://fcien.edu.uy)

# Tesina para optar por el grado de Licenciado en Ciencias Biológicas

## “Estructura trófica de peces en tajamares bajo diferente intensidad de uso del suelo”

*Emilia Heber Dominici*

Profundización en Ecología

2023

*Orientador: Anahí López Rodríguez*

*Co-orientador: Franco Teixeira de Mello*

*Facultad de Ciencias - CURE - Universidad de la República*

## **Agradecimientos**

Quiero agradecerle primero a Ani, por ser una tutora extremadamente presente y comprensiva.

A Franco, por ser además de un referente, un sostén emocional a lo largo de este proceso.

A Mari, por darme esta oportunidad y empujarme a salir de mi zona de confort.

A todo el grupo de Ponderful y del Laboratorio de Ecología y Monitoreo que hizo que este trabajo sea aún más disfrutable.

Al tribunal por estar aquí presente.

A mi Papá, por ser un ejemplo de dedicación y esfuerzo, por enseñarme a confiar en mí y nunca bajar los brazos.

A mi hermana Vic, por ser mi dos y compartir incontables horas de estudio en casa.

A mis amigas de facultad Lu, Belu y Flo por aguantar todos mis picos de estrés durante la carrera y hacer todo más llevadero.

A mis amigas de siempre, por prestar una oreja e interesarse en mis temas.

Y a Pancho, por ser el compañero más fiel a mis ideales y empujarme a llevarlos a cabo.

## Resumen

Las comunidades dentro de un ecosistema dependen de la preservación de los ciclos naturales existentes, sin embargo los sistemas de agua dulce experimentan severos problemas de contaminación, eutrofización y fragmentación del hábitat que impactan tanto en los procesos ecológicos como en la biodiversidad. En Uruguay el incremento en la creación de cuerpos de agua artificial (tajamares) para uso agropecuario fomenta la necesidad de mayores esfuerzos en el conocimiento de estos sistemas para establecer políticas de protección. En este estudio analizamos 30 tajamares (0.01-0.50 há) con diferente intensidad de uso del suelo: extensivo (sin fines productivos o pocas densidades de ganado) e intensivo (altas densidades de ganado y fertilización). Se evaluó la estructura y composición de la comunidad de peces así como los grupos tróficos y métricas de redes alimenticias (número y densidad de conexiones) y su relación con variables ambientales afectadas por los distintos tipos de uso del suelo. Identificamos un total de 12 especies de peces. Por otra parte, observamos efectos significativos del uso del suelo tanto a nivel de especie como de grupos tróficos. En este sentido, especies más tolerantes a estresores ambientales como *C. decemmaculatus* se vieron significativamente favorecidas (aumento de abundancia y biomasa total), en sitios de uso intensivo del suelo. Por el contrario, especies como *C. rachovii* alcanzaron una abundancia relativa significativamente mayor en sitios de uso extensivo del suelo. En base a la proporción de ítems alimenticios consumidos por cada especie, se logró la clasificación de los peces en tres grupos tróficos estadísticamente diferenciados: 1- carnívoros (5 especies); 2-omnívoros-herbívoros (4 especies); 3-omnívoros-detritívoros (3 especies). La abundancia y biomasa total de omnívoros-detritívoros fue significativamente mayor en sitios de uso intensivo; y la abundancia relativa de carnívoros se relacionó significativamente de forma positiva con los sitios de uso extensivo. En los análisis a nivel de métricas de redes tróficas, no se encontraron diferencias significativas entre los distintos usos del suelo. Este trabajo representa uno de los primeros estudios que analiza la estructura trófica de la comunidad de peces en tajamares con diferente uso del suelo en nuestro país y aporta a un mayor entendimiento del funcionamiento de estos sistemas. Asimismo, detectamos la posible existencia de dos estados alternativos en los tajamares, un estado claro dominado por vegetación acuática y un estado turbio caracterizado por una elevada biomasa de algas que se condicen con la teoría de los estados estables. Se espera que esta información sirva como insumo para la generación de diferentes planes de manejo que aporten a favorecer un mayor número de servicios ecosistémicos.

## Introducción

Los sistemas de agua dulce experimentan severos problemas de contaminación, eutrofización y fragmentación de hábitats que tienen repercusiones tanto en los procesos ecológicos como en la biodiversidad (e.g. Goyenola et al., 2021). Dichas condiciones promueven una importante pérdida de los servicios ecosistémicos que estos sistemas brindan (Carpenter et al., 2011). Por su parte, las comunidades dentro de un ecosistema varían en su organización y funcionamiento según las fluctuaciones naturales existentes y por ende, dependen de la preservación de los ciclos naturales (Beisner et al., 2003; Rocha et al., 2015). Sin embargo, el crecimiento exponencial de los impactos ambientales en manos del hombre, sobre todo la deforestación, urbanización y cambios en la hidrología, han provocado cambios en el ensamble de la estructura y pérdida de la diversidad taxonómica y funcional de especies en sistemas de agua dulce (Pelicice et al., 2021).

La modificación de sistemas naturales a través de la generación de sistemas artificiales se ha vuelto cada vez más frecuente a nivel global. En el caso de Uruguay se estima que existen más de 172.000 embalses y tajamares (charcos artificiales) (Visualizador IDE, 2022), donde la mayor parte son pequeños sistemas con un área menor a 1 há. Estos sistemas pueden estar cumpliendo funciones ecológicas, más allá de los objetivos por los que fueron concebidos, funciones que han sido escasamente exploradas o inexploradas en nuestro país. A nivel global, los cuerpos de agua pequeños en general no eran considerados relevantes en su aporte a la diversidad, sin embargo estudios actuales muestran la relevancia de estos sistemas en el mantenimiento y aporte a la diversidad biológica (Biggs et al., 2017) y a su potencial como oportunidad para mitigar los efectos del cambio climático (Ollivier et al., 2019) y establecer políticas de protección (Goyenola et al., 2021).

La alta demanda de agua para ganadería e irrigación en producciones agrícolas y la expansión de las áreas urbanas en los balnearios en Uruguay, ha generado el aumento de la creación de lagos artificiales en nuestro país (Varela Martínez, 2017; Ley de riego N° 19.553) así como en otros países (Smith et al., 2002). Este desarrollo ha desencadenado distintos impactos sociales, económicos y ambientales, con algunas consecuencias ya detectadas como el aumento del consumo de agua, el aporte de nutrientes y químicos a las napas y cursos de agua, lo que implica un aporte a la eutrofización de la zona alterando los ecosistemas (Varela Martínez, 2017). Los aportes de nitrógeno y fósforo de las producciones agrícolas y el aumento de materia orgánica en los cuerpos de agua, además

de otros factores, hacen de estos sistemas fuentes o sumideros de gases de efecto invernadero (Holgerson & Raymond, 2016). Además, el exceso de fósforo en sistemas someros puede favorecer floraciones algales tóxicas, y la desaparición de las macrófitas sumergidas, incrementando la turbidez del agua, pudiendo afectar negativamente los ensambles de peces (Sondergaard et al., 2001). En este contexto se plantea la existencia de dos estados estables alternativos, uno donde predominan las aguas turbias debido a las floraciones algales y otro estado con predominancia de plantas sumergidas y presencia de aguas claras (Scheffer et al., 1993). Estos estados por diferentes mecanismos de feedbacks positivos suelen prolongarse en el tiempo. También existen otros estados que pueden estar dados por la dominancia de plantas flotantes con generación de sistemas anóxicos (Moi et al., 2021).

Estos diferentes estados provocan cambios en la riqueza de especies, abundancia y biomasa, así como en los grupos tróficos de peces, por ejemplo favoreciendo las especies de pequeño tamaño omnívoras (Jeppesen et al., 2003; Meerhoff et al., 2007; Meerhoff et al., 2007; Teixeira-de Mello et al., 2016), con efectos en las tramas tróficas y el funcionamiento de los ecosistemas (Moi et al., 2021). En este sentido, el estudio de las tramas tróficas resulta crucial para comprender los flujos de energía y carbono dentro del ecosistema (Carpenter et al., 1985; Paine, 1980). Al analizar las redes tróficas, se observan las interacciones de las especies y sus posibles efectos en la estructura y funcionamiento de los ecosistemas (Woodward, 2009), de esta manera se podrían reconocer indicadores y/o patrones que permitan alcanzar una mayor estabilidad (Danet et al., 2021) y resiliencia de los sistemas (Paine, 1980; Scheffer et al., 2001). Esto puede permitir entender cómo los cambios en el estado trófico derivados de los diversos usos del suelo pueden impactar en el funcionamiento de las redes tróficas.

La configuración de las redes en un ecosistema es el producto tanto de factores regionales (dispersión entre hábitats, especiación y efectos climáticos a gran escala) como históricos que han ido variando con la modificación del ecosistema a través de largos procesos evolutivos, y su estructura es gobernada por interacciones a nivel local (Belgrano, 2004). Las redes alimenticias se pueden representar en diferentes niveles tróficos, donde cada nivel puede interpretarse como una población funcional y según la posición del nivel será el rol que adquirirá dentro de la red en particular y en el sistema general (Belgrano, 2004). Según Hairston, & Hairston (1993), un nivel trófico es un grupo de organismos que adquiere la mayor parte de su energía a partir del nivel adyacente más cercano a la fuente abiótica,

de manera que cada población se verá limitada por el nivel inmediatamente inferior (Mecanismos “Bottom-up”). Pero además hay otros factores que juegan un rol importante en la limitación de cada nivel trófico. Mientras los productores primarios se encuentran restringidos por la accesibilidad a los recursos como agua, luz y nutrientes, los herbívoros si no se encuentran limitados por la disponibilidad de alimento, son restringidos a través de la predación y los carnívoros dependiendo de la disponibilidad de presas, se verán limitados por la competencia entre especies depredadoras (Mecanismos “Top-down”) (Hairston et al., 1960).

Pero para comprender las tramas tróficas acuáticas, es necesario primero entender los hábitos alimenticios de los peces, en cuanto a la composición de los ítems alimenticios, la gama y la variabilidad de sus presas, la forma en la que lo obtienen y las dinámicas de alimentación que presentan las distintas especies (Pavlov & Kasumyan, 2002). Las características del hábitat determinarán los hábitos alimenticios de las especies. En aquellos sitios donde exista mayor estabilidad y disponibilidad de recursos, los peces tenderán a tener dietas más especializadas, de lo contrario, cuando los alimentos en el entorno varían en cuanto a su diversidad y disponibilidad, los peces tenderán a consumir una gama más amplia de alimentos, muchas veces con una menor efectividad en su asimilación (Pavlov & Kasumyan, 2002).

Una manera de evaluar las interacciones entre las especies y los flujos de energía y carbono a través del sistema es a partir del estudio de las redes alimenticias. Entre las métricas comúnmente utilizadas para describir la estructura de la red, encontramos el número de nodos relacionado a la riqueza de especies y la conectividad como la cantidad y densidad de conexiones entre nodos. Las métricas dependen de la energía expresadas como fuentes de carbono disponible del sistema, la cual, ocupa un rol importante como modelador de las redes alimenticias, que es determinada en gran parte por el tamaño del ecosistema y la heterogeneidad del hábitat, que genera cambios en la riqueza de especies, conectividad y largo de la cadena (Thompson & Townsend, 2005).

Los distintos impactos que genera el uso diferencial del suelo, pueden alterar el funcionamiento natural de los cuerpos de agua, afectando las tramas tróficas del sistema. Además, otras consecuencias incluyen extinciones locales, cambios en la composición del ensamble y la alimentación de los peces y diferentes resultados en la competitividad, donde son favorecidas aquellas especies que toleran altas temperaturas y bajas concentraciones de oxígeno (Jeppesen et al., 2010). Con impactos a escala de paisaje, estas especies

tienden a expandirse provocando la homogeneización donde las distintas comunidades se hacen cada vez más parecidas (Carpenter et al., 2011). Una mayor heterogeneidad espacial en los usos del suelo puede favorecer a una mayor heterogeneidad entre sistemas y por ende una mayor diversidad (Moi et al., 2023).

En este contexto, este trabajo pretende contribuir al conocimiento de la estructura de las comunidades y las tramas tróficas de peces en tajamares artificiales de pequeño tamaño insertos en áreas con diferentes usos del suelo.

Las preguntas que se abordan en este trabajo son:

¿La calidad del agua y las comunidades de peces presentes en los tajamares son dependientes del uso del suelo existente en su cuenca de drenaje?

¿Los usos del suelo (agrícola y ganadero) asociados a los tajamares condicionan las características de las redes tróficas de la comunidad de peces?

#### **Objetivo general:**

Determinar las características de la estructura y composición de las comunidades de peces y sus redes tróficas en pequeños cuerpos de agua artificiales (tajamares) con diferentes usos del suelo en Uruguay.

#### **Objetivos específicos:**

1.0. Describir y analizar la estructura (abundancia, biomasa y riqueza) y composición (abundancia y biomasa relativa) de la comunidad de peces y su relación con la intensidad del uso del suelo y el gradiente de calidad de agua en tajamares.

1.1. Describir y analizar los grupos tróficos y la estructura de la red trófica (i.e., número de conexiones y densidad de conexiones) de la comunidad de peces y evaluar su relación con la intensidad del uso del suelo y el gradiente de calidad de agua.

## **Hipótesis:**

1.0. Una mayor intensidad en el uso de suelo, genera un mayor ingreso de nutrientes y un deterioro en la calidad del agua de los ecosistemas acuáticos. Por lo tanto, en los sitios de alta intensidad de uso del suelo hay menor riqueza de especies en comparación con los sitios de baja intensidad de uso del suelo, ya que se encuentran únicamente las especies que poseen tolerancia a los estresores ambientales. Además, a medida que aumenta la eutrofización, las especies tolerantes tienen menor competencia y alcanzan rápidamente una abundancia y biomasa total mayor en los sitios con uso intensivo. Por otra parte, la heterogeneidad del hábitat en los sitios de uso extensivo, favorece una mayor diversidad de recursos que permite la coexistencia de más especies, alcanzando altas abundancias y biomásas relativas.

1.1. La degradación de los sitios con uso intensivo del suelo provoca la disminución de recursos disponibles. Esto impacta de manera diferencial según el grupo trófico, donde los omnívoros al alternar entre la variedad de recursos se ven más favorecidos con relación a otros grupos más especialistas. Además, la menor diversidad de recursos alimenticios en los sitios de uso intensivo resulta en menor densidad de conexiones, como también, niveles tróficos más bajos que en aquellos sitios con un uso extensivo del suelo.

## **Materiales y métodos**

### Área de estudio

El presente estudio se enmarca dentro del proyecto PONDERFUL (POND Ecosystems for Resilient Future Landscapes in a changing climate, H2020) que tiene el fin de estudiar el rol de los pequeños cuerpos de agua como soluciones basadas en la naturaleza para la adaptación al cambio climático. Luego se amplía en el marco del proyecto CSIC i+d 2020 (responsable Dra. Mariana Meerhoff) que busca prolongar en el tiempo el estudio de los tajamares en Uruguay, evaluando la implicancia entre la capacidad de los tajamares de proveer diferentes servicios ecosistémicos en función a los factores que lo gobiernan, con el fin de encontrar indicadores de estabilidad y resiliencia frente a cambios ambientales promovidos por estresores antrópicos.

En este contexto se trabajó con 30 tajamares entre los departamentos de Maldonado y Rocha que tienen al menos 10 años de construcción y que se ubican en áreas con distinta intensidad de uso del suelo (Fig. 1).



Figura 1. Ubicación de los 5 subgrupos de tajamares: ACH: Altos del Chorro, CV: Valle del Cordillera, y SC: Sierra de los Caracoles (Maldonado), y LP: La Pedrera y LG: Laguna Garzón (Rocha).

Los sistemas seleccionados cubren un gradiente amplio de área (rango 0.01 - 0.50 há) y de profundidad (rango 0.5 – 4.0 m). Los datos de edad y área fueron determinados mediante imágenes aéreas mientras que para la profundidad se realizó un mapeo de las profundidades con el uso de un profundímetro.

Los tajamares fueron agrupados en un total de 5 subgrupos que se encuentran a una distancia de al menos 20 km entre sí. Cada grupo comprende 6 tajamares localizados a menos de 5 km entre sí que representan las variables generales de la zona, 3 asociados a un uso intensivo del suelo (su código incluye la H al final que indica uso intensivo por su nomenclatura en inglés: “high”) y otros 3 asociados a un uso extensivo del suelo (L al final indica uso extensivo por su nomenclatura en inglés: “low”). El uso del suelo se determinó mediante el software SIG (QGis versión 2.10) y Google Earth Pro, además de incluir recorridas por el territorio determinando *in situ* los distintos usos del suelo, teniendo en cuenta el porcentaje de uso agrícola, cobertura de vegetación y presencia de ganado en un

radio de hasta 200 m respecto de la orilla y/o en toda la microcuenca (Declerck et al., 2006). A su vez, se les consultó a los productores y propietarios de los predios cuál es el uso del suelo principal en el área circundante de los tajamares.

Los predios que fueron considerados como de uso intensivo del suelo, fueron aquellos que son utilizados para el suministro de agua directa para ganado y con pasturas fertilizadas. También se anexó esta categoría, algunos tajamares construidos con fines paisajísticos que incluyen fertilización del pasto (e.g., club de golf). En cambio los sitios que designamos como de baja intensidad o uso extensivo del suelo, se corresponden con predios utilizados con bajas densidades de ganado (0.7 ind./há según DIEA, 2020) sin fertilización y aquellos tajamares en zonas rurales sin fines productivos, sino más bien estéticos.

Los muestreos se realizaron durante la primavera de 2021 (noviembre-diciembre) cuando la tasa de producción neta de todo el sistema suele ser mayor. Además todos los tajamares de una misma zona fueron muestreados el mismo día para minimizar la variabilidad en las condiciones climáticas.

### Metodologías de muestreo

En cada tajamar, se midieron variables fisicoquímicas usualmente utilizadas como indicadores del estado trófico de los tajamares. Para el caso de los sitios de La Pedrera que fueron inicialmente clasificados como de uso intensivo "H", los resultados de los valores de nutrientes indicaron que estos se corresponden con sitios "L" y por lo tanto se decidió tomarlos como de uso extensivo del suelo. Específicamente para la medición de la temperatura, conductividad, pH y O<sub>2</sub> disuelto, se utilizó una sonda multiparamétrica YSI modelo 6600V2; para la transparencia del agua se utilizó la profundidad del disco de Secchi. Para determinar las concentraciones de nutrientes totales fósforo ([PT], mg/L) y nitrógeno ([NT], mg/L) y clorofila-a (Chl-a), se tomaron muestras de agua utilizando tubos de PVC de 1.5 m de largo y 10 cm de diámetro en los puntos más profundos del tajamar a modo de integrar toda la columna de agua. Dichas muestras fueron mantenidas en oscuridad y en frío para posterior análisis en laboratorio de la concentración de nutrientes (Valderrama, 1981) y Chl-a (mediante extracción con etanol frío). Para cuantificar la presencia de plantas acuáticas se midió la cobertura y el volumen ocupado de plantas en el tajamar (% PVI, según Canfield et al., (1984)). Éste fue estimado a partir de transectas midiendo la altura

de las plantas, la profundidad del agua y estimando visualmente la cobertura en un marco de 0.25m<sup>2</sup>. Se tomaron en cuenta todas aquellas plantas que ocuparan la columna de agua, sumergidas y de hojas flotantes que se encontraran enraizadas.

Para el muestreo de la comunidad de peces, se utilizó la técnica de pesca eléctrica, aplicando un esfuerzo estandarizado de 50 pulsos o menos, en caso de que no se colectaran especies nuevas. Una vez colectados, los peces fueron sacrificados mediante sobredosis de eugenol, siguiendo recomendaciones y protocolo aprobado CEUA-CURE (Protocolo n° 1143). Los peces fueron fijados en formol 10% y luego conservados en alcohol 70% para su posterior análisis en laboratorio.

En el laboratorio, los peces fueron clasificados hasta la menor resolución taxonómica posible, generalmente a nivel de especie, mediante el uso de claves para Uruguay (ej., Serra, 2014). Con la información recolectada se estimó la abundancia y biomasa total y relativa de cada especie en cada sitio de muestreo.

#### Metodología del análisis de contenido estomacal e interacciones tróficas

En laboratorio se analizó el contenido estomacal de 10 individuos de cada especie por sitio (en aquellos sitios que no se llegó a n=10 por especie, se analizó el contenido estomacal de todos los individuos colectados). Para cada individuo se identificó su contenido (ítems alimenticios diferentes) bajo lupa binocular, hasta el máximo nivel de resolución taxonómica posible, mediante el uso de claves (Domínguez & Fernández, 2009; Hamada et al., 2015). El volumen de cada ítem fue cuantificado utilizando el método volumétrico indirecto estandarizado que consiste en medir el área ocupada por cada ítem o grupo de elementos que fueron clasificados en el contenido estomacal (Hyslop, 1980) o mediante el uso de probetas graduadas en el caso de ítems de mayor tamaño, donde el volumen medido es la diferencia entre el volumen desplazado y el volumen inicial de agua de la probeta (Jude, 1973).

Luego, a partir de los datos obtenidos se calculó el volumen relativo de cada ítem en la dieta de los individuos para luego obtener la frecuencia de ocurrencia (FO) de cada ítem alimenticio por especie y así calcular el índice de importancia alimenticia (IIA) (información utilizada para el análisis de grupos tróficos).

Posteriormente con los datos de abundancia relativa de ítems consumidos por cada individuo, se calcularon las abundancias relativas de los ítems consumidos por cada especie en cada uno de los tajamares. Finalmente, con esta información se calculó la posición trófica de cada especie de pez en cada sistema, siguiendo la ecuación modificada de (Lazzaro et al., 2009; Winemiller, 1990):  $Pos.T = \sum(A_i \times Pos.T_i) + 1$ , donde Pos. T es la posición trófica de la especie de pez analizado,  $A_i$  es la abundancia relativa del ítem  $i$  en la dieta de la especie de pez y  $Pos.T_i$  es la posición trófica estimada del ítem  $i$ . Las posiciones tróficas de los ítems consumidos por las especies de peces fueron estimadas de acuerdo a la bibliografía.

Además, se realizaron matrices de dieta para cada uno de los tajamares estudiados, donde se presentaron las interacciones tróficas con las correspondientes posiciones tróficas de cada uno de los componentes de la red. Finalmente, se reconstruyeron las redes y se calcularon métricas ampliamente utilizadas en la literatura para el estudio de redes tróficas. Entre ellas el número de nodos, donde cada nodo representa a un componente de la red, el número de conexiones (*links*) que da cuenta del número total de conexiones entre nodos, y que refiere a las relaciones alimenticias dentro de la red. En función del número de nodos y de conexiones, se calculó la densidad de conexiones, que es el número de conexiones por especie en la red (Bersier et al., 2002). Los análisis de métricas de redes tróficas se realizaron utilizando el paquete Cheddar (Hudson et al., 2013) del software libre Statistical Software Package R (RDevelopment Core Team). Para un análisis cualitativo de las características de las redes y el uso del suelo, se generaron redes sintéticas que representaron el conjunto de tajamares de distinto uso del suelo (uno extensivo y otro intensivo). Para la construcción de estas redes se siguieron los mismos pasos que para la generación de las redes generadas para cada tajamar, utilizando la posición trófica promedio de cada especie de pez a partir de las distintas posiciones tróficas de cada especie calculadas según el tipo de uso del suelo.

### Análisis de datos

#### Comunidad de peces y su relación con las variables ambientales

Para cumplir el primer objetivo, a modo de evaluar la existencia de patrones de similitud entre tajamares, se estudiaron las variables ambientales (previamente centradas y

estandarizadas): pH, [PT] (mg/L), [NT] (mg/L), [Clo-a] ( $\mu\text{g/L}$ ), volumen de plantas (% PVI) y área ( $\text{m}^2$ ) del tajamar, en función de cada sitio (30 tajamares). Con el fin de reducir el número de variables a estudiar, se analizó la correlación entre las variables ambientales. En este sentido, las variables  $\text{PO}_4$  y  $\text{NO}_3$  no fueron tomadas en cuenta en los siguientes análisis ya que presentaron una correlación significativa mayor a 0.7 con los nutrientes totales, optando por trabajar con los totales. Se realizó un ACP (Análisis de Componente Principal) de las variables ambientales seleccionadas, y a partir de dicho análisis se seleccionó el eje 1 (Dim1) como nueva variable resumen de las características ambientales de los 30 sistemas. Considerando la asociación con variables ambientales, la Dim 1 se denominó gradiente de eutrofización (Fig. 2). En este sentido, las variables que la conformaron fueron [NT], [PT], [Clo-a] con una correlación positiva al eje y el Volumen de plantas opuesta a las anteriores, con una correlación negativa con el eje.

Por otra parte, se estimó la abundancia total por especie de peces (CPUE 50 pulsos eléctricos) como el total de individuos capturados por especie en cada tajamar. Para el cálculo de la biomasa, los peces fueron pesados (0.01gr) y al igual que para la abundancia, se corrigió como CPUE (50 pulsos eléctricos). Finalmente se consideró la riqueza total como el total de especies de peces por sitio (tajamar). Una vez definidas las estimaciones de la comunidad, se estudió la interacción entre éstas, el uso del suelo y el gradiente de eutrofización, utilizando modelos lineales generalizados (GLM) a modo de inferir cómo se relacionan las variables ambientales con los atributos de la comunidad que fueron previamente seleccionados. Previo a la generación de todos los modelos para los distintos objetivos, se estudió la distribución de los datos de las variables respuesta abundancia y biomasa (relativa y total) y riqueza (total) con el fin de determinar cuál es el mejor ajuste. Para evaluar la distribución de los datos de abundancia y biomasa, al tratarse de variables continuas, se probó la distribución normal y la Log-normal. Para el caso de la riqueza, al tratarse de datos provenientes de conteos, se probaron distribuciones para variables discretas como lo es la distribución Poisson y Binomial negativa. La validación de los modelos se realizó mediante el análisis visual de la distribución de los residuos.

### Especies y su relación con las variables ambientales

Para los análisis de las comunidades de peces y la estructura trófica, se descartaron los sistemas con ausencia de peces (10 de 30 sistemas estudiados; por lo que se trabajó con  $n=20$  tajamares). Esta decisión fue tomada debido a que no se puede asegurar si la

ausencia de peces se debe a las características ambientales dentro del tajamar o si por otras razones estos sistemas nunca fueron colonizados por peces.

A nivel comunitario, se analizó la abundancia relativa de especies mediante un ACP con el fin de determinar la relación de las distintas especies con la intensidad del uso del suelo y al gradiente de eutrofización (Dim1). De esta manera podemos evaluar cómo la presencia de las diferentes especies se asocia al tipo de tajamar según su uso del suelo o a las variables ambientales resumidas como Dim1.

Para evaluar cómo influyen las variables ambientales en la abundancia y biomasa total y relativa de las especies más abundantes, se seleccionaron sólo las especies de peces que se encontraron en al menos 10 tajamares (i.e., *Cnesterodon decemmaculatus* y *Characidium rachovii*). Mediante el uso de modelos lineales generalizados (GLM) se estudió su relación con el uso del suelo (intensivo vs. extensivo) y con el gradiente de eutrofización.

#### Grupos tróficos y su relación con las variables ambientales

A partir de los datos del IIA se realizó un análisis de ordenamiento (análisis de Cluster) utilizando el índice de discimilaridad de Bray-Curtis comúnmente seleccionado para el análisis de comunidades ecológicas, y posterior análisis de varianza multivariante permutacional (PERMANOVA) utilizando el programa de software libre PAST (PAleontological STatistics) para la separación en grupos de acuerdo a similitudes en la dieta, con el fin de identificar los distintos grupos tróficos.

Luego de la clasificación en grupos tróficos, se generó una matriz de datos para cada grupo trófico, agrupando los datos de abundancia y biomasa total y relativa de las diferentes especies pertenecientes a cada grupo trófico, trabajando solo con los sitios donde estuvo presente cada grupo trófico.

Finalmente, se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) donde se estudió la abundancia y biomasa relativa y total de cada grupo trófico en relación al uso del suelo y al gradiente de eutrofización para inferir cómo influyen las variables ambientales en cada grupo trófico.

#### Redes tróficas, relación entre las métricas de la red y las variables ambientales

Para la construcción de las redes tróficas se utilizaron los ítems alimenticios. En las redes tróficas se incluyeron aquellos invertebrados encontrados en la dieta, obteniendo la posición

trófica de estos taxa de la bibliografía. Una vez construidas las redes se analizó visualmente la estructura trófica de los distintos sitios.

Con el fin de evaluar el posible efecto de las variables ambientales sobre las métricas de las redes (número de nodos, número de conexiones y densidad de conexiones), se realizaron modelos lineales generalizados (GLM) entre éstas, el uso del suelo y el gradiente de eutrofización.

## **Resultados**

### Comunidad de peces y su relación con las variables ambientales

Los peces estuvieron presentes en 20 de los 30 tajamares analizados, de los cuales la mayoría (70%) presentaron un uso extensivo del suelo (Fig. 2a). La ausencia de peces se dio principalmente en los sitios de mayor impacto, que se corresponden con un uso intensivo del suelo (Fig. 2a) donde los valores de nitrógeno, fósforo y clorofila en agua fueron los más altos.

De los sitios con mayor impacto, el LG\_H2 fue el único que presentó peces. Los sitios con ausencia de peces, al igual que los sitios de uso intensivo del suelo presentan una mayor variabilidad en sus características ambientales, como se puede observar en el área de los polígonos delimitados en los ACP (Fig. 2a y 2b).

El ACP de las variables ambientales explicó en sus dos primeras dimensiones el 57% de la variabilidad observada. Se observó un gradiente de eutrofización en el eje 1 (Dim 1, 33.7% de la varianza explicada), en donde las variables que se correlacionaron positivamente fueron la concentraciones de nitrógeno (0.79), fósforo total (0.69) y clorofila (0.68), los cuales son indicaron que los sitios corresponden a sistemas eutróficos y con desarrollo de algas (aguas verdes). Mientras que en el lado opuesto del gradiente, el volumen de plantas se asocia negativamente con la Dim1 (-0.66), por lo que en esta zona se ubican los sistemas dominados por plantas con baja clorofila en agua y menores niveles de nutrientes. Al observar la distribución de los sitios en función de las variables ambientales (Fig. 2b) se observó que aquellos sitios que presentaron un uso extensivo del suelo, estuvieron agrupados principalmente en función del volumen de plantas y el área, excepto por el sitio LP\_L3 que además de no presentar plantas (i.e., 0% en volumen de plantas), alcanzó

niveles de nitrógeno altos de 1.31 (mg/L), en comparación con los otros sistemas categorizados como de bajo impacto (Tabla 1). Contrariamente los sitios que tienen un uso intensivo del suelo, se asociaron más con el nitrógeno, fósforo total y clorofila (Fig. 2b).

Las estimaciones de la comunidad de peces reflejaron que tanto la abundancia (CPUE) como la biomasa (CPUE) son mayores en los sitios de uso intensivo que en los sitios de uso extensivo del suelo (abundancia media:  $917 \pm 699.6$  vs.  $267 \pm 271.4$  y biomasa media:  $9180 \pm 7731.6g$  vs.  $5743 \pm 9333.4g$ , en uso intensivo y extensivo, respectivamente) (Tabla 2). La riqueza de especies de peces fue baja en general y promedialmente igual entre sitios de uso intensivo ( $3 \pm 0.8$ ) y sitios de uso extensivo ( $3 \pm 1.2$ ). Sin embargo, los valores máximos de riqueza de especies se encontraron en sitios de uso extensivo: LG\_L3 y ACH\_L3 con una riqueza de 4 y 5 especies respectivamente, mientras que en los sitios de uso intensivo solo un sitio SC\_H2 alcanzó una riqueza de 4 especies. Si bien este último fue clasificado como un tajamar intensivo por el uso del suelo, en cuanto a las variables ambientales se relaciona negativamente con el eje 1, por lo que se corresponde con tajamares de mayor volumen de plantas sumergidas y menor nivel de nutrientes, es decir, similar a los tajamares con uso del suelo extensivo (Fig. 2b).

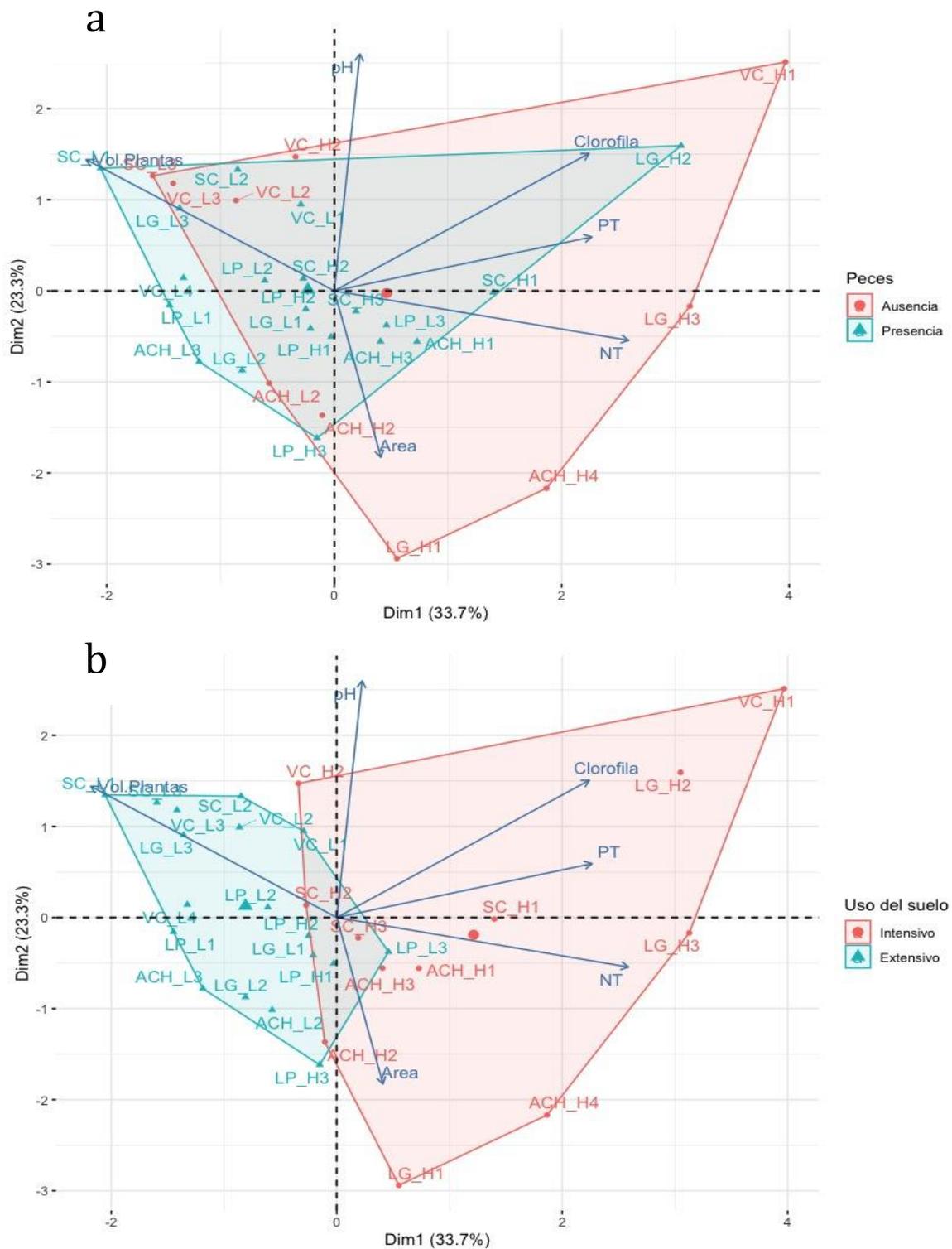


Figura 2. Análisis de componentes principales de las variables ambientales (pH, Clorofila, PT, NT, área y volumen de plantas). a) Los polígonos indican los sitios con ausencia (rojo) y presencia (azul) de peces. b) Los polígonos indican la intensidad del uso del suelo (rojo: uso intensivo; azul: uso extensivo).

Tabla 1. Variables ambientales por sitio en función del tipo de uso del suelo, extensivo (azul) e intensivo (rojo) y presencia o ausencia de peces. Se muestra también la media y el desvío de cada variable en función de la ausencia y presencia de peces. Las flechas verdes indican los valores más altos y las rojas los valores más bajos entre las métricas según la ausencia y presencia de peces.

	Sitio	Uso del suelo	pH	NT (mg/L)	PT (mg/L)	Clorofila (µg/L)	Area (m <sup>2</sup> )	Vol Plantas (PVI%)
Ausencia Peces	ACH_H2	Intensivo	6,88	0,79	0,07	4,74	3182,00	0,00
	ACH_H4	Intensivo	4,99	2,66	0,14	9,87	221,00	0,00
	ACH_L2	Extensivo	6,36	0,60	0,04	0,49	1102,00	0,00
	LG_H1	Intensivo	5,65	1,17	0,22	1,48	4901,00	0,00
	LG_H3	Intensivo	6,86	1,89	1,16	53,82	1475,00	0,00
	SC_L3	Extensivo	7,87	0,37	0,04	10,06	203,00	50,00
	VC_H1	Intensivo	9,61	2,00	0,32	215,66	2592,00	3,00
	VC_H2	Intensivo	8,47	1,05	0,12	24,12	363,00	40,00
	VC_L2	Extensivo	7,88	0,58	0,05	20,89	310,00	30,00
	VC_L3	Extensivo	7,80	0,56	0,04	7,89	85,00	50,00
	Media		↓ 7,24	↑ 1,17	↑ 0,22	↑ 34,90	↓ 1443,40	↓ 17,30
	Desvío estándar		1,37	0,77	0,34	65,43	1624,28	22,40
Presencia Peces	ACH_H1	Intensivo	7,35	0,98	0,33	28,25	2631,00	0,00
	ACH_H3	Intensivo	7,39	1,10	0,10	19,70	2101,00	0,00
	ACH_L3	Extensivo	6,93	0,62	0,04	4,93	3729,00	50,00
	LG_H2	Intensivo	8,66	1,06	1,63	60,55	1662,00	0,00
	LG_L1	Extensivo	7,45	0,93	0,14	17,76	3168,00	30,00
	LG_L2	Extensivo	6,50	0,63	0,11	6,73	2421,00	30,00
	LG_L3	Extensivo	6,67	0,79	0,13	31,08	225,00	80,00
	LP_H1	Extensivo	7,67	0,88	0,08	2,96	2272,00	0,00
	LP_H2	Extensivo	7,73	0,75	0,06	2,37	1596,00	0,00
	LP_H3	Extensivo	7,22	0,69	0,06	1,97	4606,00	0,00
	LP_L1	Extensivo	7,36	0,46	0,04	6,66	3229,00	55,00
	LP_L2	Extensivo	7,84	0,79	0,08	6,91	2248,00	30,00
	LP_L3	Extensivo	7,26	1,31	0,09	11,84	937,00	0,00
	SC_H1	Intensivo	5,97	0,89	0,17	137,79	827,00	0,00
	SC_H2	Intensivo	7,71	0,75	0,06	5,92	688,00	0,00
	SC_H3	Intensivo	6,90	0,90	0,12	29,60	567,00	0,00
	SC_L1	Extensivo	7,38	0,58	0,06	9,87	403,00	90,00
	SC_L2	Extensivo	8,81	0,44	0,04	14,21	812,00	20,00
	VC_L1	Extensivo	7,35	1,16	0,08	44,50	288,00	50,00
	VC_L4	Extensivo	7,34	0,45	0,03	5,22	1690,00	40,00
	Media		↑ 7,37	↓ 0,81	↓ 0,17	↓ 22,44	↑ 1805,00	↑ 23,75
	Desvío estándar		0,65	0,24	0,35	31,28	1242,10	28,97

Tabla 2. Abundancia (CPUE), biomasa (CPUE) y riqueza total de especies de peces por sitio, representada con un gráfico de barras en gris con su correspondiente abundancia, biomasa y riqueza media considerando el uso del suelo. Las flechas corresponden a los promedios de todos los sitios de uso intensivo y extensivo. Las flechas verdes indican los valores más altos y las rojas los valores más bajos entre las métricas según el uso del suelo. En esta tabla se utilizaron sólo los sitios con presencia de peces.

Sitio	Uso del suelo	Abundancia (CPUE)	Biomasa (CPUE)	Riqueza Total
ACH_H1	Intensivo	2121,00	23190,94	3,00
ACH_H3	Intensivo	1080,83	6295,33	2,00
SC_H2	Intensivo	993,75	9166,85	4,00
SC_H3	Intensivo	772,00	11213,28	2,00
LG_H2	Intensivo	487,00	3972,85	2,00
SC_H1	Intensivo	46,00	1242,10	2,00
Media - Intensivo		↑ 916,76	↑ 9180,23	↑ 2,50
Desvío estándar		699,56	7731,58	0,84
LG_L3	Extensivo	770,00	8977,97	4,00
LG_L2	Extensivo	724,00	5465,81	3,00
LP_L2	Extensivo	513,00	5424,19	3,00
LP_L3	Extensivo	449,00	35769,73	3,00
LP_H2	Extensivo	427,00	4425,19	2,00
LP_L1	Extensivo	357,00	3411,64	2,00
SC_L1	Extensivo	215,00	2193,00	1,00
LP_H3	Extensivo	79,00	783,14	3,00
VC_L1	Extensivo	66,00	11694,30	2,00
SC_L2	Extensivo	46,00	566,56	2,00
LG_L1	Extensivo	28,75	332,22	1,00
VC_L4	Extensivo	24,00	921,60	1,00
ACH_L3	Extensivo	20,00	336,70	5,00
LP_H1	Extensivo	14,00	96,70	3,00
Media - Extensivo		↓ 266,63	↓ 5742,77	↑ 2,50
Desvío estándar		271,37	9333,43	1,16

Los modelos lineales generalizados detectaron relaciones significativas de la abundancia total de peces con el uso del suelo (Tabla 3), donde se evidenció mayores valores en los sitios con uso intensivo del suelo que en los de uso extensivo (Fig. 3). La biomasa mostró una relación similar pero no significativa, mientras que la riqueza de especies no mostró una relación específica con respecto al uso del suelo y el gradiente de eutrofización.

Tabla 3. Métricas y ajustes del modelo lineal generalizado final de la abundancia total (CPUE) en función de la variable predictora: uso del suelo (extensivo e intensivo).

Abundancia total (CPUE)				
Distribución normal				
Predictor	Coefficiente	Error estándar	Estadística t	p-valor
Uso del suelo	650.1	212.2	3.064	0.007*
-				
R <sup>2</sup>	0.34			

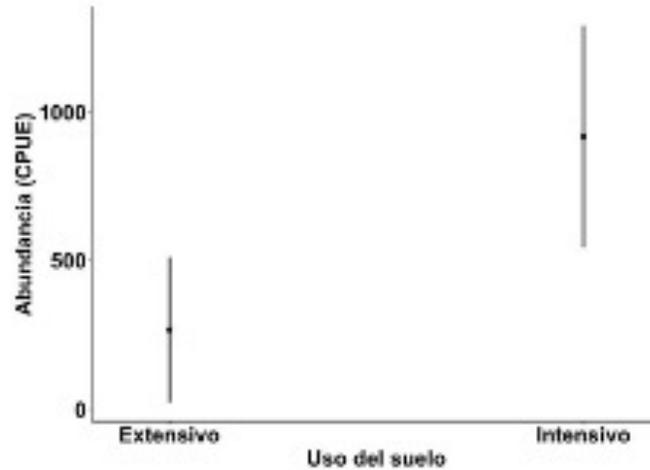


Figura 3. Abundancia (CPUE) de especies en función del uso del suelo extensivo e intensivo.

### Especies y su relación con las variables ambientales

El ACP realizado con las abundancias relativas de las especies de peces que se encuentran en los distintos sitios, explicó un 39% de la variabilidad total (Fig. 4). La Dim1 explicó el 21.4% de la variabilidad, donde las especies *Charax stenopterus* (Correlación con Dim1: 0.95), *Oligosarcus jenynsii* (0.95) y *Jenynsia lineata* (0.71) se correlacionaron de manera positiva a la Dim1. La Dim2 en cambio, explica el 17.6% de la variabilidad con especies como *Characidium rachovii* (0.89), *Hoplias argentinensis* (0.65) y *Andromakhe stenohalina*

(0.55) con una correlación positiva a la Dim2 y *Cnesterodon decemmaculatus* (-0.60) con una correlación negativa.

Al observar la disposición de los sitios según su composición de especies en el ACP, la mayoría de los tajamares tanto de uso intensivo como de uso extensivo del suelo no mostraron una segregación espacial. Sin embargo, algunos sitios como LP\_L3 y LP\_H1 ambos de uso extensivo del suelo (explicado anteriormente), se destacaron por tener un comportamiento distinto al resto de los sitios según la dimensión. Su correlación positiva con la Dim2 los muestra asociados a una mayor abundancia relativa de *C. rachovii*, *H. argentinensis* y *A. stenohalina* y muy poca presencia o ausencia de *C. decemmaculatus* (Fig. 4). A su vez, el sitio ACH\_L3 de uso extensivo, se diferencia por tener mayor presencia de *C. stenopterus*, siendo además, el único sitio donde estuvo presente *O. jenynsii*, y de los pocos sitios que no presentó *C. decemmaculatus*.

Los mencionados tres sitios son, en definitiva, quienes le confieren al grupo de los tajamares de uso extensivo la mayor variabilidad en cuanto a la abundancia relativa de especies, generando una gran dispersión entre los sitios. A su vez observamos que dentro del grupo de sitios que comparte las mismas especies (superpuestos en el ACP), los sitios de uso extensivo se encuentran en mayor parte definidos por la abundancia relativa de *Cheirodon interruptus*, *Psalidodon eigenmanniorum* e *Hyphessobrycon togoi*, mientras que los sitios de uso intensivo se ven definidos en su mayor parte por una mayor abundancia relativa de *C. decemmaculatus* y *Synbranchus marmoratus*. Es importante mencionar que *C. decemmaculatus* estuvo presente en todos los tajamares de uso intensivo, aunque no se encontró en todos los sitios de uso extensivo.

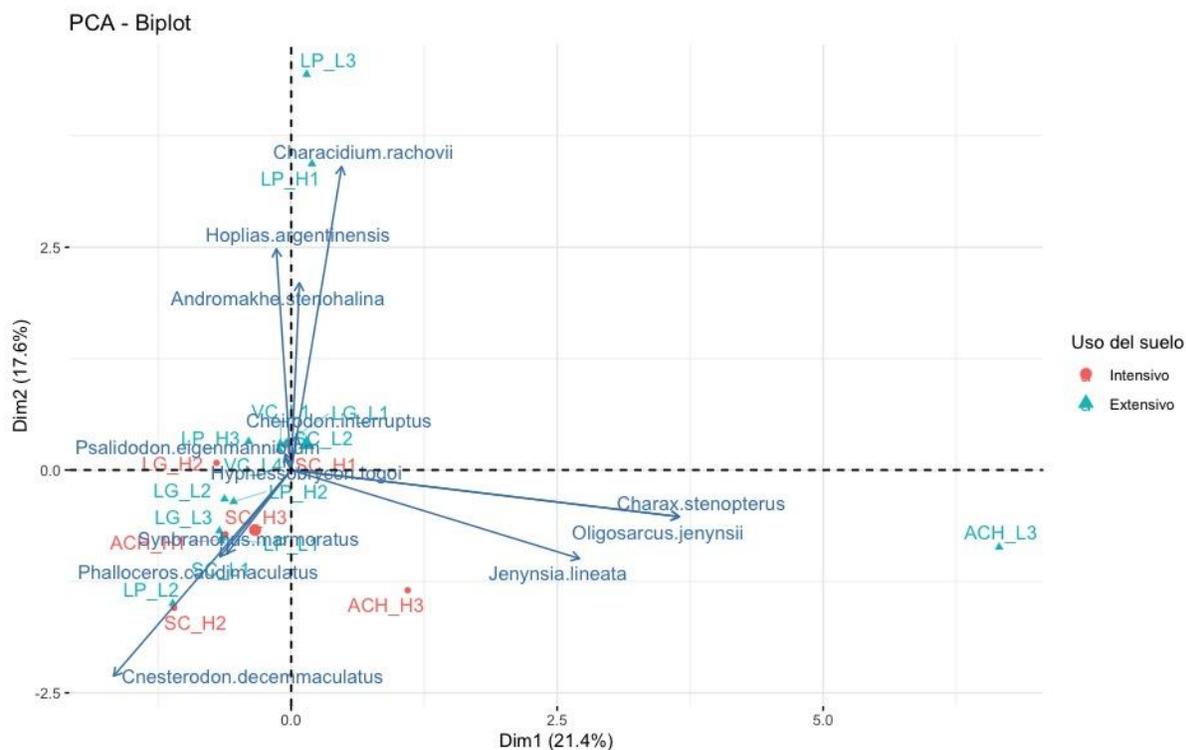


Figura 4. Análisis de componentes principales (ACP) de la abundancia relativa de especies por sitio, donde se muestran los sitios según el uso del suelo intensivo (rojo) y extensivo (azul).

Las especies con mayor frecuencia de ocurrencia en función de la cantidad de sitios en los que se encontraron, fueron *C. decemmaculatus* y *C. rachovii*, las cuales se encontraron en 15 y 12 tajamares respectivamente del total de los 20 que tuvieron peces. *C. interruptus* también se encontró presente en 9 tajamares, luego la presencia de las demás especies se reduce a 2 y 1 tajamar (Fig. 5).

*C. decemmaculatus*, *C. rachovii*, *C. interruptus*, *H. argentinensis* y *J. lineata* mostraron una gran variabilidad en cuanto a su frecuencia de ocurrencia a lo largo del gradiente de eutrofización. Estas especies además, aparecen tanto en tajamares de uso intensivo como de uso extensivo del suelo, siendo en definitiva, especies compartidas por los dos tipos de tajamares (Fig. 5).



Se pudo observar una menor riqueza de especies en los sistemas más eutróficos como *A. stenohalina*, *Phalloceros caudimaculatus*, *P. eigenamniorum*, *C. stenopterus*, *O. jenynsii*, *H. togoi* y *S. marmoratus*. Además, todas estas especies, a excepción de *S. marmoratus*, se encontraron en sitios de uso extensivo del suelo, siendo exclusivas de este tipo de tajamares, mientras que *S. marmoratus* es la única especie exclusiva de los sitios de uso intensivo (Fig. 5).

Los modelos lineales generalizados realizados con las especies con mayor frecuencia de ocurrencia en los 20 tajamares reflejaron que, para el caso de *C. rachovii*, la abundancia total no mostró una relación significativa al uso del suelo y el gradiente de eutrofización. Sin embargo, la abundancia relativa de *C. rachovii* se relacionó significativamente con el uso del suelo (Tabla 4a), donde se observó una mayor abundancia relativa de esta especie en los sitios de uso extensivo del suelo que en aquellos de uso intensivo (Fig. 6a). Además observamos una relación positiva y marginalmente significativa del gradiente de eutrofización con la la abundancia relativa (Fig. 6b).

Para el caso de la abundancia total de *C. decemmaculatus*, encontramos que responde de manera significativa al uso del suelo (Tabla 4b). En este caso, encontramos una mayor abundancia total en sitios de uso de suelo intensivo (Fig. 6c). En cambio, los modelos no mostraron un efecto significativo del uso del suelo con la abundancia relativa.

En cuanto a la biomasa total de *C. rachovii*, ésta no mostró relaciones significativas con el uso del suelo ni el gradiente de eutrofización. Los modelos generados con la biomasa relativa en cambio, reflejaron una significancia marginal (Tabla 4c) con el uso del suelo. Al igual que lo observado para la abundancia relativa, existe mayor biomasa relativa de *C. rachovii* en los sitios de uso extensivo del suelo (Fig. 6d).

En el caso de *C. decemmaculatus* la biomasa total se comportó de la misma manera que la abundancia total presentando una relación significativa (Tabla 4d) entre *Cnesterodon decemmaculatus* y el uso del suelo. La biomasa total fue significativamente mayor en los sitios con uso intensivo del suelo (Fig. 6e) al igual que la abundancia total. La biomasa relativa no mostró una relación significativa con las variables ambientales.

Tabla 4. Métricas y ajustes de los modelos lineales generalizados para las especies con mayor frecuencia de ocurrencia: *Characidium rachovii* y *Cnesterodon decemmaculatus*, en función de las variables predictoras: uso del suelo (niveles: extensivo e intensivo) y gradiente de eutrofización. Se presentan los modelos finales: a) Abundancia relativa de *C. rachovii*, b) Abundancia total de *C. decemmaculatus*, c) Biomasa relativa de *C. rachovii* y d) Biomasa total de *C. decemmaculatus*.

a

***C. rachovii* abundancia relativa**

**Distribución logarítmica**

Predictor	Coeficiente	Error estándar	Estadística t	p-valor
Uso del suelo	-4.589	1.118	-4.106	0.003*
Gradiente de eutrofización	1.375	0.639	2.152	0.060
-				
R <sup>2</sup>	0.65			

b

***C. decemmaculatus* abundancia total**

**Distribución normal**

Predictor	Coeficiente	Error estándar	Estadística t	p-valor
Uso del suelo	553.1	256.5	2.156	0.050*
-				
R <sup>2</sup>	0.26			

c

***C. rachovii* biomasa relativa**

**Distribución logarítmica**

Predictor	Coeficiente	Error estándar	Estadística t	p-valor
Uso del suelo	-3.687	2.243	-1.644	0.131
-				
R <sup>2</sup>	0.21			

d

***C. decemmaculatus* biomasa total**

**Distribución normal**

Predictor	Coeficiente	Error estándar	Estadística t	p-valor
Uso del suelo	5756	2753	2.091	0.057*
-				
R <sup>2</sup>	0.25			

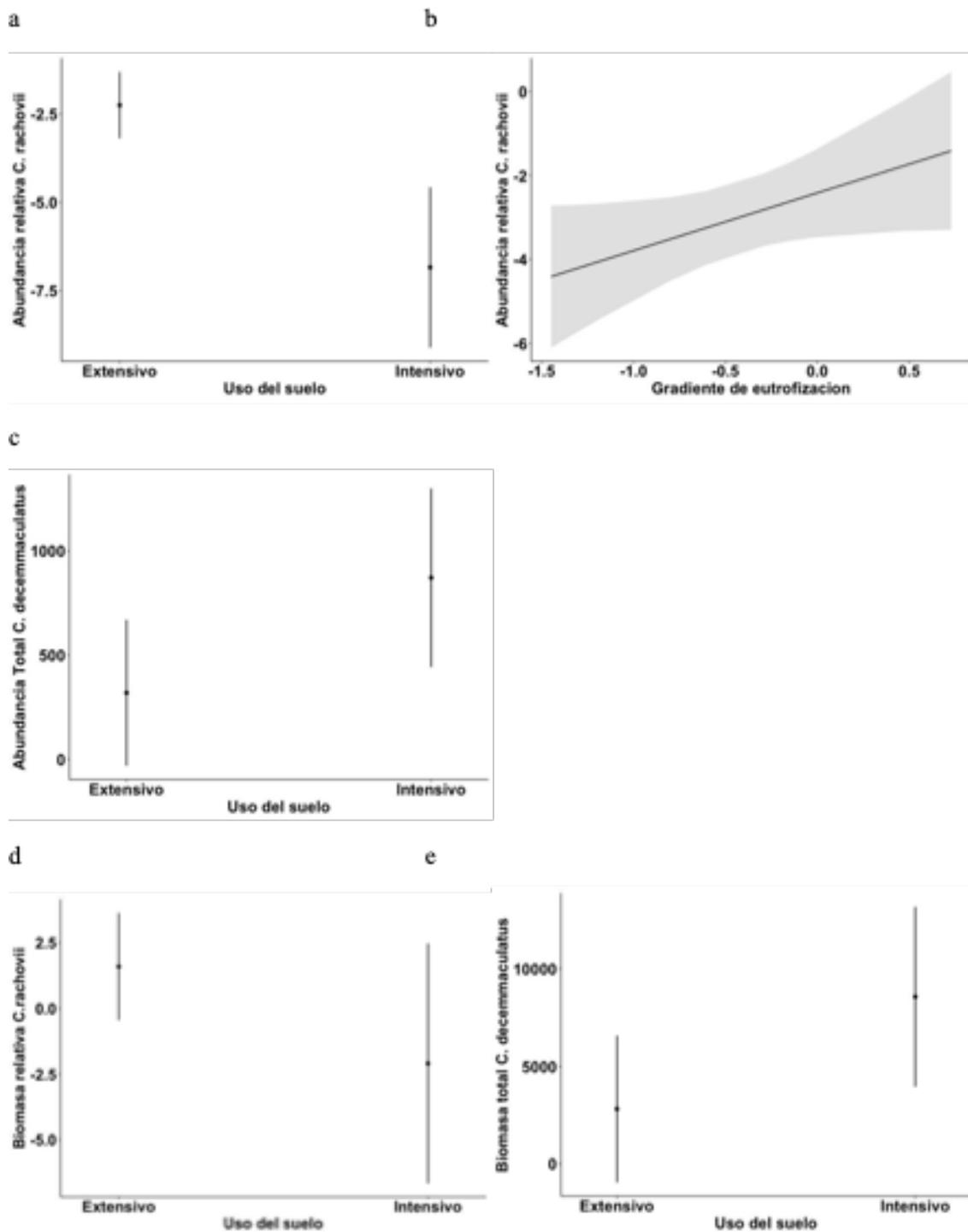


Figura 6. Gráficos de los modelos lineales generalizados para las especies con mayor frecuencia de ocurrencia: *Characidium rachovii* y *Cnesterodon decemmaculatus*, en función de las variables predictoras: uso del suelo (niveles: extensivo e intensivo) y gradiente de eutrofización. a) Abundancia relativa de *Characidium rachovii* en función del uso del suelo y según b) el gradiente de eutrofización; c) Abundancia total de *C. decemmaculatus* en

función del uso del suelo. d) Biomasa relativa de *Characidium rachovii* en función del uso del suelo; e) Biomasa total de *Cnesterodon decemmaculatus* en función del uso del suelo.

### Grupos tróficos y su relación con las variables ambientales

El análisis de agrupación clúster realizado con el índice de importancia alimentar (IIA) permitió identificar un total de tres grupos tróficos (Fig. 7), los cuales se diferenciaron estadísticamente (PERMANOVA:  $p < 0.05$ ). Los grupos identificados se diferencian en los ítems alimenticios consumidos y se categorizaron como: 1. Omnívoros-Herbívoros: compuesto por *P. eigenmanniorum*, *C. interruptus*, *A. stenohalina*, *J. lineata*. Consumen en su mayoría restos vegetales (hasta un 67% de su dieta, incluyendo vegetación acuática y terrestre además de algas) y diferentes especies de artrópodos; 2. Omnívoros-Detritívoros: formado por *S. marmoratus*, *C. decemmaculatus* y *P. caudimaculatus*. Este grupo es el que presenta la menor diversidad de ítems consumidos, con una dieta compuesta de detrito (79% del consumo de su dieta) y quironómidos (hasta 15%); 3. Carnívoros: integrado por *O. jenyssii*, *C. rachovii*, *H. togoi*, *C. stenopterus* y *H. argentinensis*. Se caracteriza por una dieta compuesta en su mayoría por zooplancton (40% de ostrácodos y 20% de copépodos y cladóceros), además de peces y distintas larvas de macroinvertebrados depredadores como ácaros, odonatos y chinches (Fig. 7). Éste es el grupo que presenta la dieta más amplia en cuanto a variedad de ítems alimenticios, y con bajo o nulo consumo de material vegetal.

Los análisis de GLM muestran que en el caso del grupo de los omnívoros-herbívoros no se encontraron efectos significativos de las variables ambientales (tipo de uso del suelo y gradiente de eutrofización) sobre la abundancia total ni relativa de este grupo.

En cambio, el grupo trófico de los omnívoros-detritívoros mostró una relación significativa (Tabla 5a) entre la abundancia total (CPUE) y el uso del suelo con mayores abundancias en los sitios de uso de suelo intensivo (Fig. 8a). Por su parte, la abundancia relativa de los omnívoros-detritívoros también presentó una relación marginalmente significativa con el uso del suelo y con el gradiente de eutrofización (Tabla 5b), siendo mayor en los sitios de uso extensivo (Fig. 8b) y aumentando con el gradiente de eutrofización (Fig. 8c).

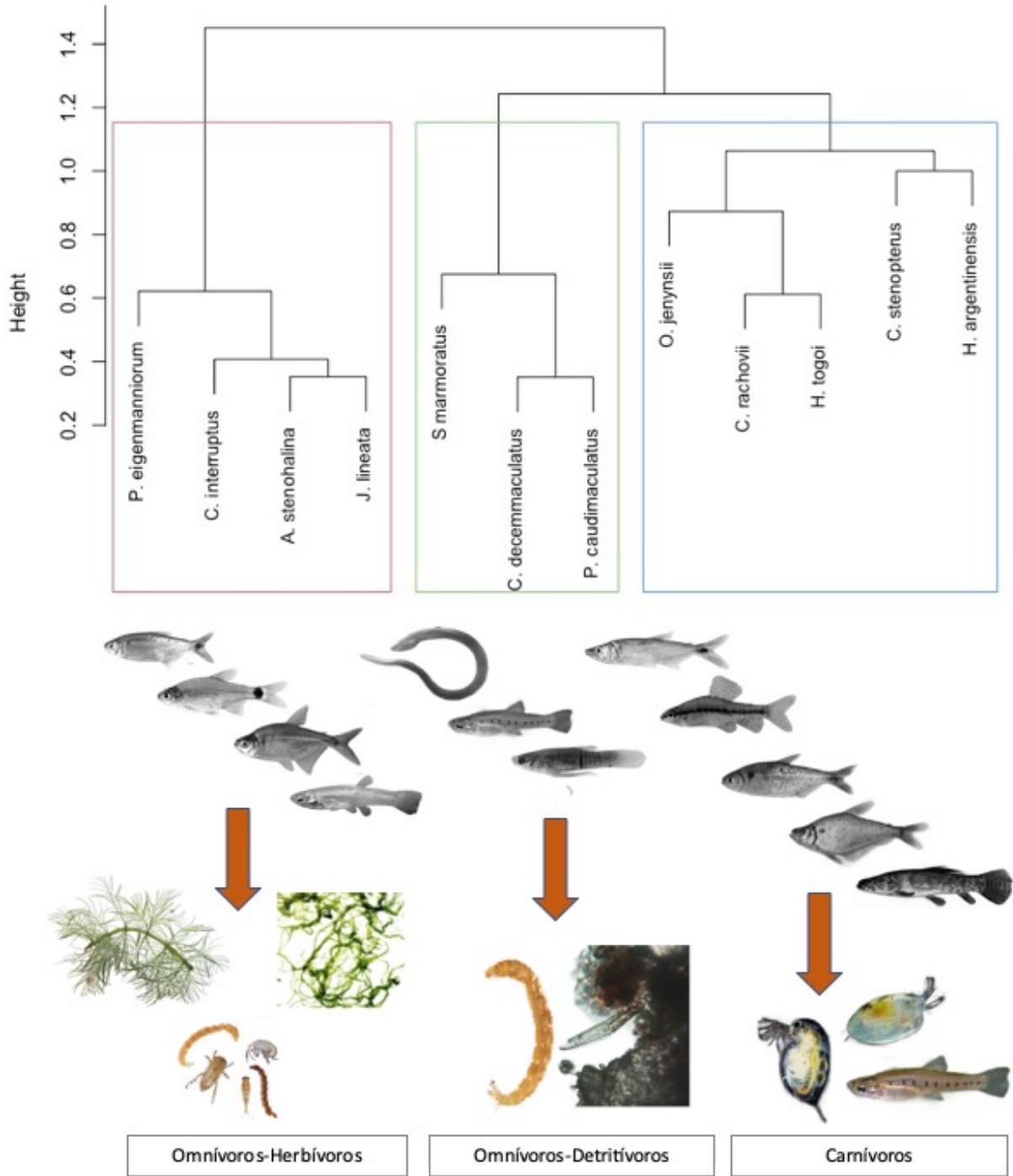


Figura 7. Análisis de cluster de las distintas especies de peces según los ítems alimenticios consumidos. Se observan tres grupos tróficos: 1: Omnívoros-herbívoros; 2. Omnívoros-detrítívoros; 3. Carnívoros. Debajo se encuentran las especies que componen cada grupo y los ítems mayormente consumidos. Las distintas imágenes no se encuentran a escala.

Por otro lado, la abundancia relativa de los carnívoros se relacionó significativamente con el tipo de uso del suelo (Tabla 5c), donde los mayores valores estuvieron asociados a sitios con uso extensivo (Fig. 8d). La abundancia total del grupo de los carnívoros no se relacionó con el tipo de uso del suelo ni con el gradiente de eutrofización.

En cuanto a la biomasa total, el único grupo que mostró una relación significativa con las variables ambientales fue el de los omnívoros-detritívoros (Tabla 5d). En este sentido, la biomasa total de los omnívoros-detritívoros fue más alta en los sitios con uso intensivo (Fig. 9a). La biomasa relativa de los distintos grupos tróficos no mostró relación significativa con las variables ambientales a excepción de una significancia marginal (Tabla 5e) con el gradiente de eutrofización para el grupo de peces omnívoros-herbívoros, con una tendencia a un aumento a medida que aumenta la eutrofización del sistema (Fig. 9b).

Tabla 5. Métricas y ajustes de los modelos lineales generalizados para los grupos tróficos: Omnívoros-detritivóros, Carnívoros y Omnívoros-herbívoros, en función de las variables predictoras: uso del suelo (niveles: extensivo e intensivo) y gradiente de eutrofización. Se presentan los resultados de los modelos finales: a) Abundancia total de Omnívoros-detritivóros, b) Abundancia relativa de Omnívoros-detritivóros, c) Abundancia relativa de Carnívoros, d) Biomasa total de Omnívoros-detritivóros y e) Biomasa relativa de Omnívoros-herbívoros.

a

**Omnívoros-detritivóros abundancia total**

**Distribución normal**

Predictor	Coficiente	Error estándar	Estadística t	p -valor
Uso del suelo	550.1	257.1	2.139	0.052*
-				
R <sup>2</sup>	0.26			

b

**Omnívoros-detritivóros abundancia relativa**

**Distribución logarítmica**

Predictor	Coficiente	Error estándar	Estadística t	p -valor
Uso del suelo	-3.847	1.814	-2.121	0.063
Gradiente de eutrofización	2.309	1.199	1.925	0.086
-				
R <sup>2</sup>	0.35			

c

**Carnívoros abundancia relativa**

**Distribución logarítmica**

Predictor	Coficiente	Error estándar	Estadística t	p -valor
Uso del suelo	-3.733	1.061	-3.520	0.004*
-				
R <sup>2</sup>	0.51			

d

**Omnívoros-detritivóros biomasa total**

**Distribución normal**

Predictor	Coficiente	Error estándar	Estadística t	p -valor
Uso del suelo	5.756	2.753	2.091	0.057*
-				
R <sup>2</sup>	0.25			

e

**Omnívoros-herbívoros biomasa relativa**

**Distribución logarítmica**

Predictor	Coficiente	Error estándar	Estadística t	p -valor
Gradiente de eutrofización	1.706	1.626	1.049	0.321
-				
R <sup>2</sup>	0.11			

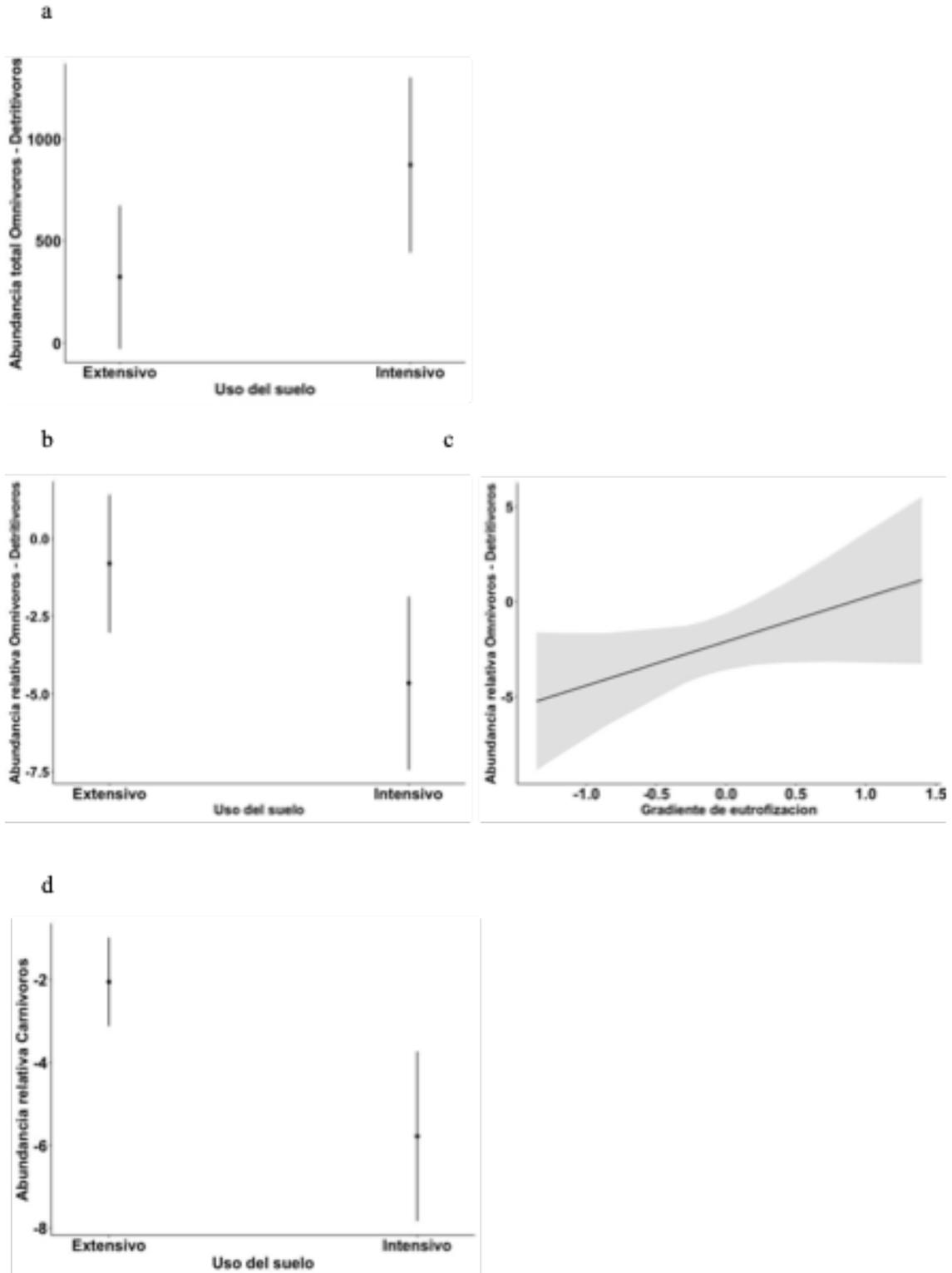


Figura 8. Gráficos de los modelos lineales generalizados de la abundancia total y relativa de los grupos tróficos: Omnívoros-detritívoros, Carnívoros y Omnívoros-herbívoros, en función de las variables predictoras: uso del

suelo (niveles: extensivo e intensivo) y gradiente de eutrofización. a) Abundancia total omnívoros-detrívoros según el uso del suelo; b) Abundancia relativa omnívoros-detrívoros en función del uso del suelo y c) el gradiente de eutrofización; d) Abundancia relativa carnívoros según el uso del suelo

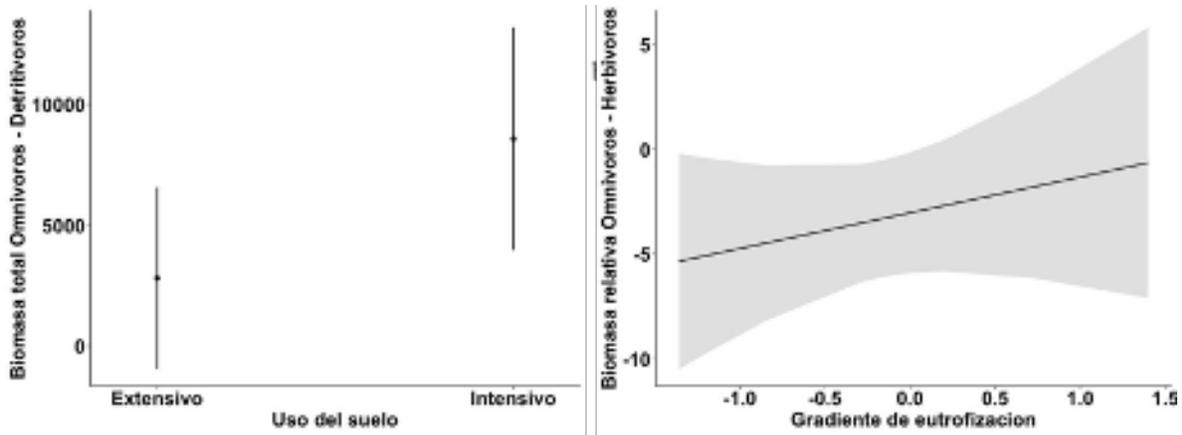


Figura 9. Gráficos de los modelos lineales generalizados de la biomasa total y relativa de los grupos tróficos: Omnívoros-detrívoros, Carnívoros y Omnívoros-herbívoros, en función de las variables predictoras: uso del suelo (niveles: extensivo e intensivo) y gradiente de eutrofización. a) Biomasa total omnívoros-detrívoros en función en función del uso del suelo; b) Biomasa relativa omnívoros-herbívoros en función del gradiente de eutrofización.

### Redes tróficas, relación entre las métricas de la red y las variables ambientales

El análisis de la relación entre las métricas de las redes con el uso del suelo o el gradiente de eutrofización no mostró relaciones significativas. Por lo que se presenta un análisis cualitativo de las redes tróficas construidas a partir de la matriz de dieta para cada tajamar. Si bien hay una gran variabilidad en las redes, se observó una tendencia a que las redes tróficas de los sitios con uso extensivo presentaron un mayor número de nodos y de conexiones que los sitios con uso intensivo (Fig. 10, Tabla 6).

En referencia a las métricas, no se observó un patrón particular con el tipo de uso del suelo o el gradiente de eutrofización (Tabla 6). Sin embargo, en algunos sitios con uso extensivo, se evidenció un mayor número de nodos (máximo 21 y mínimo 2) que los de uso intensivo (máximo 15 y mínimo 5) (Tabla 6). En cuanto al número de conexiones, notamos la misma tendencia, donde se pudo observar que aquellos sitios con uso extensivo alcanzaron un valor máximo mayor de conexiones en comparación a los sitios con uso intensivo del suelo. La densidad de conexiones mostró la misma variabilidad, aunque el valor máximo perteneció a un sitio de uso intensivo (Tabla 6).

A partir de los promedios según el tipo de uso del suelo, se observó que aquellos sitios con un uso intensivo y mayor nivel de eutrofización, tienden a tener menor número de nodos, conexiones y densidad de conexiones. Por otro lado, los sitios de uso extensivo con bajos niveles de eutrofización tienden a tener mayor número de nodos, conexiones y densidad de conexiones.

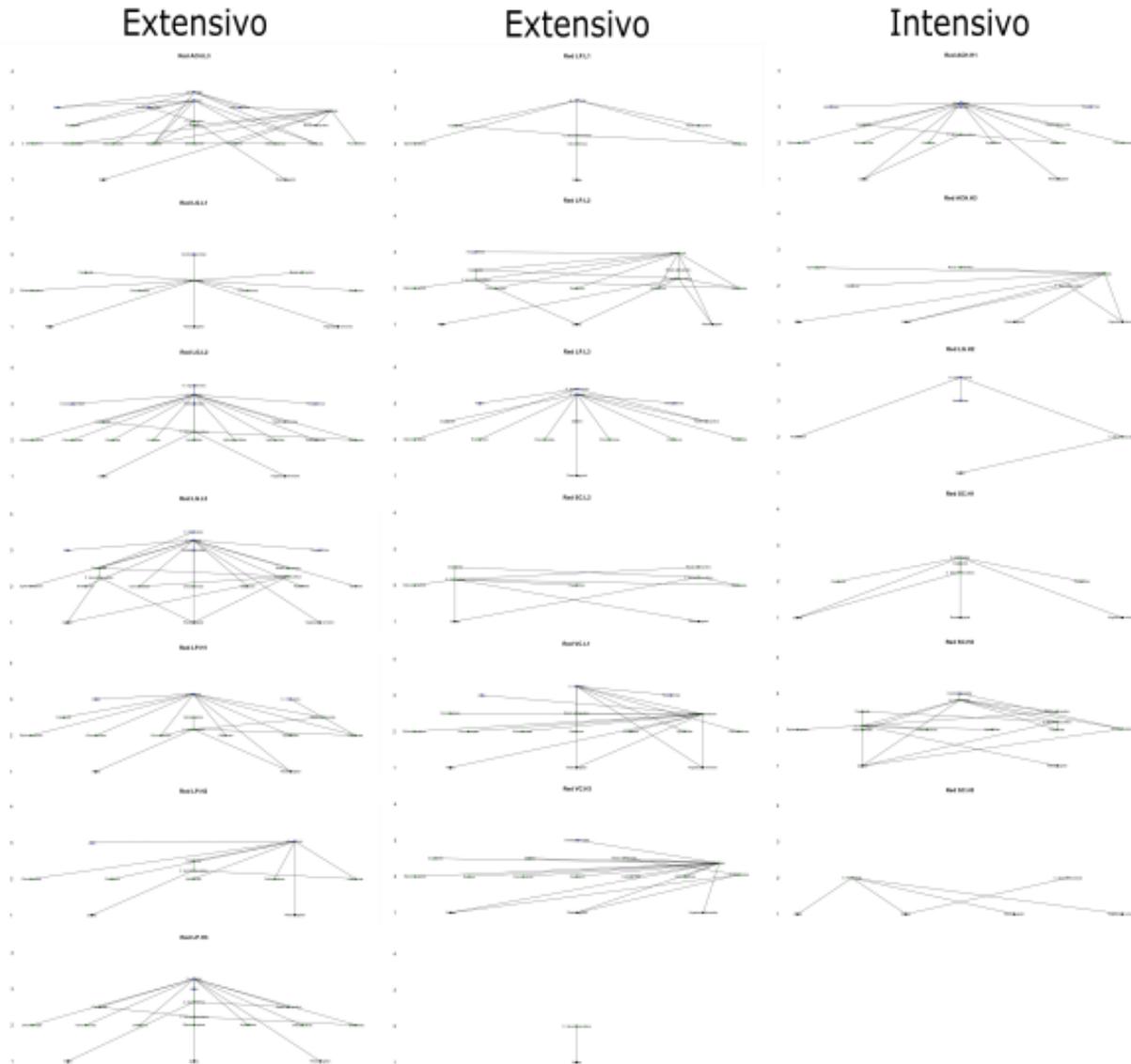


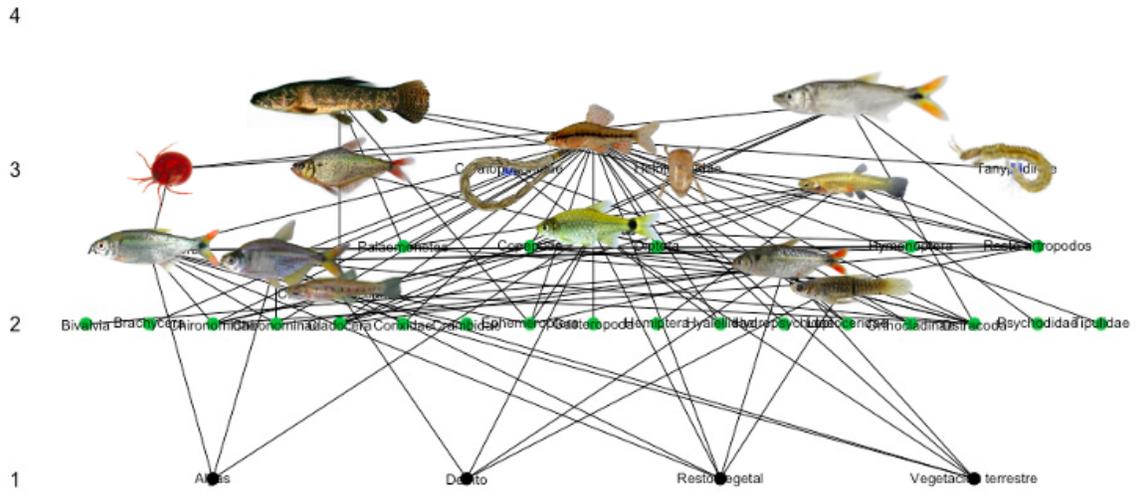
Figura 10. Diagrama de redes tróficas, mostrando las relaciones alimenticias entre las especies de peces y los ítems consumidos por sitio. En el eje vertical se encuentran las posiciones tróficas, los nodos representan los peces y los ítems consumidos y las líneas son las conexiones entre éstos. Las redes se encuentran en columnas según el uso del suelo, las primeras dos son de uso extensivo (un total de 14 tajamares de bajo impacto) y la tercera de uso intensivo (un total de 6 tajamares de alto impacto).

Cuando observamos las redes sintéticas que representan ambos grupos con distintos usos del suelo, notamos que en los sitios de uso extensivo del suelo hubo una mayor cantidad de especies de peces que ocupan posiciones tróficas altas. Por ejemplo, *H. argentinensis*, *O. jenynsii* y *C. rachovii* fueron por lo general, los depredadores topos de este tipo de tajamares (Fig. 11).

Tabla 6. Métricas de las redes tróficas para cada sitio según el tipo de uso del suelo (intensivo y extensivo) y en relación con el gradiente de eutrofización. Se muestra el promedio y el desvío de cada métrica según el uso del suelo que además fue señalado con una flecha verde cuando fue mayor y roja cuando fue menor. El gradiente de eutrofización también fue representado de mayor a menor según los colores (rojo el mayor, verde el menor).

Sitio	Uso del suelo	Numero de nodos	Numero de links	Densidad de links	Gradiente de eutrofización
LG_H2	Intensivo	5,00	4,00	0,80	3,05
SC_H1	Intensivo	8,00	8,00	1,00	1,40
ACH_H1	Intensivo	15,00	16,00	1,07	0,73
ACH_H3	Intensivo	9,00	9,00	1,00	0,41
SC_H3	Intensivo	6,00	5,00	0,83	0,19
SC_H2	Intensivo	14,00	20,00	1,43	-0,27
	Media	↓ 9,50	↓ 10,33	↓ 1,02	
	Desvío estándar	4,14	6,35	0,23	
LP_L3	Extensivo	14,00	13,00	0,93	0,46
LP_H1	Extensivo	15,00	17,00	1,13	-0,03
LP_H3	Extensivo	16,00	18,00	1,13	-0,15
LG_L1	Extensivo	11,00	10,00	0,91	-0,21
LP_H2	Extensivo	11,00	11,00	1,00	-0,25
VC-L1	Extensivo	16,00	18,00	1,13	-0,29
LP_L2	Extensivo	14,00	18,00	1,29	-0,61
LG_L2	Extensivo	19,00	20,00	1,05	-0,81
SC_L2	Extensivo	9,00	10,00	1,11	-0,85
ACH_L3	Extensivo	21,00	26,00	1,24	-1,19
VC-L4	Extensivo	15,00	16,00	1,07	-1,33
LG_L3	Extensivo	19,00	22,00	1,16	-1,36
LP_L1	Extensivo	8,00	8,00	1,00	-1,45
SC_L1	Extensivo	2,00	1,00	0,50	-2,06
	Media	↑ 13,57	↑ 14,86	↑ 1,05	
	Desvío estándar	5,03	6,46	0,19	

### Tajamares con uso extensivo del suelo



### Tajamares con uso intensivo del suelo

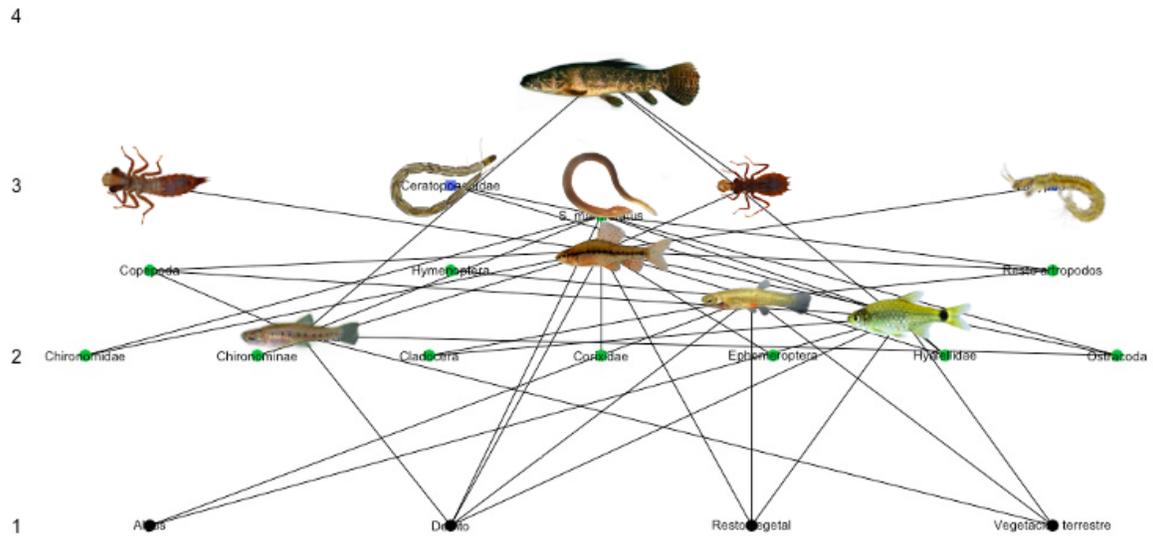


Figura 11. Red sintética de las relaciones alimenticias entre los peces y los ítems consumidos en el conjunto de tajamares de uso extensivo del suelo (arriba) y uso intensivo del suelo (abajo). El eje vertical refiere a la posición trófica, los nodos representan los peces y los ítems consumidos, las líneas son las conexiones que refieren a relaciones de consumo. Se utilizaron imágenes para la representación de todos los peces y sólo los macroinvertebrados con nivel trófico más alto.

Contrariamente, en los sitios de uso intensivo, si bien existen algunas especies en común con los tajamares de uso extensivo, los peces ocuparon posiciones tróficas más bajas. En la Fig. 11 podemos ver cómo la posición trófica promedio de varias especies decrece con la intensidad de uso del suelo: *C. rachovii* pasa de una posición trófica de 3.2 a una de 2.6; *J. lineata* pasa de PT: 2.9 a 2.3 y *C. interruptus* de 2.6 a 2.2 en sitios de uso extensivo y de uso intensivo respectivamente. En los sitios de uso intensivo *H. argentinensis* continúa siendo el predador tope y las posiciones tróficas más altas se encuentran ocupadas por invertebrados acuáticos depredadores como Ceratopogonidae, Aeshnidae, Libellulidae y Tanypodinae. Además, en los sitios de uso intensivo, existió un mayor consumo de detrito que en los tajamares de uso extensivo.

## **Discusión**

### Variables ambientales y estructura comunitaria

En este estudio encontramos que los sitios con un uso intensivo del suelo se caracterizaron por ser tajamares con altas concentraciones de nutrientes y clorofila-a, y con ausencia de peces en hasta el 50% de los casos. El comportamiento de los nutrientes se corresponde con sistemas con fines productivos como la agricultura y la ganadería que pueden modificar las comunidades de peces (Cross & Jacobson, 2013). En este sentido, se ha observado que altas concentraciones de nutrientes y clorofila-a llevan a la eutrofización de los lagos, provocando un incremento en la proporción de algas no palatables, afectando los recursos alimenticios disponibles (Moore et al., 2003). Por otra parte, la anoxia que se puede generar en algunos momentos en los sistemas eutrofizados, puede generar la mortandad de peces sensibles (Moss et al., 2011), alterando la composición de los peces que habitan estos ecosistemas (Mehner et al., 2005).

Coincidente con nuestros resultados, los sitios de uso extensivo se relacionaron con menores concentraciones de nutrientes y clorofila-a, lo cual se asocia con aguas menos turbias (Zimmer et al., 2009) al igual que la presencia de macrófitas (%PVI) (Kruk et al., 2009) que también fue mayor en los tajamares con uso extensivo. La presencia de peces en sitios con mayor cantidad de macrófitas podría vincularse a la heterogeneidad del hábitat que permite una mayor disponibilidad de diversos microhábitats para los peces. Además la

disminución en la carga de fósforo provoca que los niveles de clorofila-a disminuyan (Wang et al., 2008) y exista una mayor riqueza de plancton y de especies de determinados grupos (Kruk et al., 2009) aumentando la diversidad en los recursos disponibles.

En los sistemas analizados, observamos que la ausencia de peces ocurrió principalmente en los tajamares con uso intensivo, mientras que la presencia se asoció a los sitios de uso extensivo. Sin embargo, existen sitios de uso intensivo donde sí encontramos peces (6 de 12). Dichos tajamares tienen altas concentraciones de nutrientes, pero se encuentran en una situación intermedia en comparación con otros sitios donde no encontramos peces. Este fenómeno puede estar relacionado a la tolerancia de las especies a los distintos estresores, donde se pueden ver favorecidas las especies tolerantes que logran desarrollarse en dichos sistemas (Jacobson et al., 2017). Sin embargo, y cómo fue mencionado anteriormente, no podemos saber si los tajamares que no presentaron peces se corresponde a su estado trófico o que simplemente nunca tuvieron peces porque nunca fueron colonizados.

Considerando sólo los sistemas con presencia de peces, la abundancia total fue significativamente mayor en sistemas de uso intensivo que en aquellos de uso extensivo. Otros trabajos han encontrado que para lagos someros subtropicales, la abundancia y la biomasa de peces aumenta a medida que aumenta la productividad, donde dominan los grupos tróficos de zooplanctívoros y omnívoros (Yu et al., 2021). Si bien la riqueza de especies de peces no mostró diferencias significativas entre sitios de uso extensivo e intensivo del suelo, sí se encontró una tendencia a una mayor riqueza en sitios con presencia de macrófitas y menor nivel de nutrientes. Estas tendencias coinciden con otros trabajos que han mencionado que el uso del suelo impacta en la productividad de los lagos y puede tener una relación negativa con la riqueza y diversidad de algunas especies (Miranda et al., 2014).

#### Variables ambientales y especies

Las especies *C. interruptus*, *C. decemmaculatus* y *C. rachovii* que son típicas de sistemas de agua dulce poco profundas y vegetadas (Bonifacio et al., 2017; Teixeira De Mello et al., 2011), fueron las especies más abundantes en este trabajo en cuanto a su presencia en los distintos tajamares a lo largo del gradiente de eutrofización y a los distintos usos del suelo. Además, especies como *J. lineata* y *H. argentinensis* también fueron encontradas en los

distintos tajamares sin aparente preferencia en cuanto a las condiciones ambientales y el uso del suelo.

Tanto *C. decemmaculatus* como *J. lineata* se caracterizan por ser especies tolerantes a distintos estresores (Benejam et al., 2016; Bonansea, 2016; Bonifacio et al., 2017). Estas especies tienen la capacidad de habitar ambientes con bajas concentraciones de oxígeno (Capitulo et al., 2010; Paracampo et al., 2020) y con diferente grado de impacto (Maggioni et al., 2012; Vidal et al., 2018), lo cual podría explicar su distribución en los distintos tajamares, principalmente en aquellos de uso intensivo del suelo. *Cnesterodon decemmaculatus* es la única especie que se encuentra en todos los sitios de uso intensivo y además su abundancia total es significativamente mayor en estos sitios que en aquellos de uso extensivo. Su éxito probablemente se deba en parte al desarrollo de mecanismos de defensa frente a los distintos estresores (Bonifacio et al., 2017), pero particularmente al incremento de algas a causa de la eutrofización, ya que tienden a alimentarse en gran parte de fitoplancton y perifiton, incluyendo varios tipos de cianobacterias (Quintans et al., 2009). Además, la pérdida de especies en sistemas más impactados provoca la disminución de la competencia interespecífica o predación lo que también puede explicar su gran abundancia (Paredes Del Puerto et al., 2022; Yu et al., 2021).

De forma contraria la abundancia relativa de *C. rachovii* se vincula significativamente de manera positiva con sitios de uso extensivo del suelo probablemente por la presencia de vegetación, ya que estas especies tienden a preferir este tipo de ambientes (Bastos et al., 2013). Sin embargo, nuestros resultados también indican que su abundancia incrementa a medida que aumenta el gradiente de eutrofización, lo cual es contradictorio con su alta presencia en los sitios de uso extensivo. Probablemente este resultado se deba a que la mayor abundancia relativa de *C. rachovii* se dio en el sitio LP\_L3 que si bien es un sitio categorizado como de uso extensivo, su alto contenido de nitrógeno lo posiciona en los sitios con mayor gradiente de eutrofización, pero aparte de las elevadas concentraciones de nitrógeno aún presenta una configuración de un sistema poco impactado. Además en este sitio, la presencia de *C. decemmaculatus* y *H. argentinensis* es muy baja y la comunidad se encuentra casi en su totalidad compuesta por *C. rachovii*. Tal vez esta especie sea capaz de aumentar su abundancia relativa con el gradiente de eutrofización cuando la abundancia de las otras especies es menor.

Por otra parte, la presencia de *C. interruptus* en ambos tipos de tajamares puede explicarse por su hábito alimenticio, ya que es una especie omnívora que puede consumir fitoplancton

(Frau et al., 2015), esto le daría una ventaja en ambos ambientes y suele ser una especie generalmente presente en una gran diversidad de tajamares (Teixeira de Mello, com. pers.). *Hoplias argentinensis* presenta cambios ontogénicos en su dieta aumentando el consumo de peces a medida que crece (Fernández et al., 2012; Teixeira de Mello et al., 2006), lo que favorece su presencia en sitios con gradiente de eutrofización bajo. Sin embargo puede sobrevivir largos períodos sin alimentarse y puede tolerar bajas concentraciones de oxígeno (Rios et al., 2002), lo que le podría conferir una ventaja para tolerar los tajamares más eutrofizados (Rantin et al., 1992).

Si bien la riqueza de especies no mostró relaciones significativas con el uso del suelo o el gradiente de eutrofización, los sitios de uso del suelo extensivo acumularon una mayor diversidad de especies (12 versus 6 especies en los de uso intensivo). Un mayor uso del suelo reduce la diversidad beta de las comunidades, que suelen homogeneizarse en sitios con mayor impacto y menor diversidad de macrófitas y disponibilidad de recursos (Johnson & Angeler, 2014). Sin embargo, en todos los casos la presencia y ausencia de las especies en los diferentes tajamares y usos del suelo podría deberse a diferentes procesos de colonización. Como no contamos con una forma de identificar estas particularidades, asumimos que en aquellos tajamares que sí encontramos peces, todas las especies presentes en este estudio podrían haber colonizado.

#### Variables ambientales y grupos tróficos

El grupo de los omnívoros-detritívoros estuvo compuesto por *C. decemmaculatus*, la cual, depende fuertemente de la materia orgánica en los sedimentos y la producción primaria (Quintans et al., 2009). También por *P. caudimaculatus* que se alimenta de detrito, algas y algunos macroinvertebrados (Deus & Petrere-Junior, 2003). Si bien en nuestro trabajo la especie *S. marmoratus* fue clasificada como omnívoro-detritívoro, trabajos previos afirman que esta especie consume en su mayoría otros peces y macrocrustáceos (Fernández et al., 2012), por lo que no entraría en esta clasificación trófica. Sin embargo, nuestra clasificación puede deberse a que los individuos analizados fueron de pequeño tamaño, consumiendo mayormente quironómidos y detrito, sugiriendo posibles cambios ontogénicos en la dieta, hacia una dieta más carnívora en individuos adultos.

Por otro lado, en el grupo de los carnívoros se encuentra *O. jenynsii*, especie que consumió peces y macrocrustáceos, al igual que lo reportado en otros trabajos (Fernández et al.,

2012). Otra especie clasificada como carnívora fue *H. argentinensis*, que si bien es un pez piscívoro, suele alimentarse también de invertebrados acuáticos (Pompeu & Godinho, 2001; Teixeira de Mello et al., 2006) al igual que encontramos en nuestros resultados. A este grupo también pertenece *C. rachovii*, la cual, suele tener un hábito alimenticio más invertívoro, con gran consumo de anfípodos mediante forrajeo de la comunidad bentónica y se lo calificara como oportunista ya que muchas veces consume ítems raros (Bastos et al., 2013), lo cual coincide con lo que encontramos, con presencia de odonatos, tricópteros y coleópteros en la dieta. Algunos estudios sostienen que *Hyphessobrycon eques*, un pez planctívoro, que se alimenta de microcrustáceos, sobre todo de cladóceros (Quirino et al., 2021) al ser del mismo género que *H. togoi*, se corresponde con nuestros resultados en cuanto a su alimentación y grupo trófico. Por otro lado, *C. stenopterus* fue clasificada como carnívora debido a que en nuestro estudio consumió exclusivamente ostrácodos. Sin embargo, en trabajos previos fue clasificada como omnívora-invertívora (López-Rodríguez et al., 2019). Las diferencias en la clasificación pueden deberse a que en este trabajo sólo unos pocos del total de individuos muestreados presentaron contenido, aspecto que suele vincularse con peces carnívoros.

Dentro de los grupos tróficos, la abundancia y biomasa total de los omnívoros-detritívoros fueron significativamente mayor en sitios de uso intensivo. Este resultado coincide con varios trabajos previos donde este grupo se ve favorecido en los sistemas eutróficos (Meerhoff et al., 2003; Teixeira-de Mello et al., 2009). Particularmente en dichos trabajos, la especie dominante es *C. decemmaculatus* al igual que en nuestros resultados. Esta especie es una especie pequeña que suele tener altas tasas de crecimiento, logrando colonizar ambientes fuertemente impactados gracias a su adaptabilidad de madurar tempranamente y desovar muchas crías (Winemiller, 1989). Sin embargo, cabe resaltar que si bien la biomasa puede incrementar con el deterioro ambiental, a medida que incrementa la pérdida de especies puede existir un colapso de la comunidad y la respuesta no sigue siendo lineal, lo que puede generar un patrón en joroba (Tesitore & Teixeira De Mello, 2023).

Con respecto al grupo de los carnívoros la abundancia relativa es significativamente mayor en sitios de uso extensivo de suelo. La presencia de una mayor diversidad de macrófitas aumenta la heterogeneidad del ambiente favoreciendo la diversidad de especies de peces y artrópodos (Moi et al., 2023). Además, estos ambientes con mayor complejidad estructural pueden estar ofreciendo mayor riqueza de zooplancton, ítem mayormente consumido por este grupo (Abd. Razak & Sharip, 2019).

En principio la dominancia de peces omnívoros es esperada para lagos subtropicales (Teixeira-de Mello et al., 2009) y común en sitios más impactados (Pereira-Barbosa & Siqueira, 2022). El aumento en la intensificación del uso del suelo provoca la homogeneización funcional de los ensamblajes de peces (Moi et al., 2023) donde los omnívoros suelen beneficiarse del aumento de la productividad de los lagos mientras que los piscívoros decrecen (Newbold et al., 2015; Yu et al., 2021). La capacidad que tienen algunas especies para diversificar su dieta le confiere una ventaja en relación con aquellas especies más estrictas cuando la disponibilidad de recursos del ambiente cambia (Deus & Petrere-Junior, 2003). La alta plasticidad trófica de los peces omnívoros tiende a aumentar la estabilidad de la red frente a las distintas presiones humanas (Kratina et al., 2012; McCann & Hastings, 1997) al controlar el crecimiento en la biomasa de algunos recursos primarios cuando los depredadores de dichos recursos decrecen (Granados et al., 2019). Sin embargo los consumidores que son capaces de consumir tanto presas autotróficas como detrito no siempre producen redes estables, la estabilidad dependerá de las tasas de consumo (Wolkovich et al., 2014). De manera que según el consumo que el grupo de los omnívoros-detritívoros tengan sobre ambas vías, el grado de estabilidad o inestabilidad que aportarán a la red, con lo que el aumento de este grupo es de vital importancia para futuras implicancias en la estructura de la red.

#### Variables ambientales y redes tróficas

La degradación de los ecosistemas genera grandes cambios en la estructura trófica de los peces, desde cambios en la diversidad de las especies, decrecimiento en la abundancia de peces de gran tamaño y aumento de peces pequeños como poeciliidos como consecuencia de la degradación (Alvarenga et al., 2021). En nuestro caso, los sistemas con mayor nivel de eutrofización (intensivos) no presentaron depredadores topos como *O. jenynsii*, *C. stenopterus* y *H. togoi*, que sí estuvieron presentes en los sitios de uso extensivo. Se ha observado que ante cambios en las condiciones ambientales, como la eutrofización, los taxones que se encuentran en los niveles superiores tienden a ser los primeros en perderse ya que poseen dietas más especializadas y tienen mayores requerimientos tanto energéticos como de disponibilidad de hábitat (Woodward et al., 2010).

Si bien las variables específicas que actúan sobre las métricas de las redes son difíciles de identificar, nuestros resultados reflejan alteraciones en las posiciones tróficas de algunas especies obteniendo en la mayoría de los casos una posición trófica más baja en sitios con

uso intensivo. Estos resultados conciben con el estudio de Effert-Fanta (2022) donde se encontró que los peces tienden a tener una menor posición trófica en suelos de uso agrícola. En grupos como los carnívoros, la reducción de la posición trófica en sitios con uso intensivo, puede responder a disminuciones en las conexiones tróficas, relacionado a la baja diversidad de macroinvertebrados en estos sitios (datos no publicados). Además, observamos que existió un aumento del consumo de los recursos basales y una pérdida de depredadores que disminuyen la posición trófica de las especies.

## **Conclusiones**

En este trabajo encontramos evidencia empírica de efectos del uso del suelo tanto a nivel de especie como de grupo trófico, mientras que no se encontraron evidencias de efectos a nivel de métricas de redes tróficas. A nivel específico, observamos que existen diferencias que se asocian al uso del suelo, donde especies más tolerantes a los distintos estresores ambientales provocados por la intensidad en el uso del suelo como es la especie *C. decemmaculatus*, se ven significativamente favorecidas en sitios de uso intensivo del suelo. Por otra parte, especies como *C. rachovii* que necesitan de sitios con mayores requerimientos en cuanto a heterogeneidad ambiental y mayor oferta de recursos se vieron asociados de manera significativa a sitios con un uso extensivo del suelo. En relación a estos resultados, el efecto del uso del suelo también se reflejó en los grupos tróficos, la abundancia y biomasa total de los omnívoros-detritívoros fue significativamente mayor en sitios de uso intensivo, relacionado a un mayor consumo de material vegetal y detrito. Por otro lado, la abundancia relativa del grupo de los carnívoros se relaciona significativamente con los sitios de uso extensivo donde encontramos mayor diversidad de recursos y nichos. Finalmente, en cuanto a nivel de redes, no encontramos diferencias significativas entre los distintos usos del suelo. Puede que los efectos que encontramos a nivel de especies, aún no alcancen a ser identificados tan fácilmente a nivel de redes. Es importante resaltar que los efectos del uso del suelo dependen de la escala a la que observamos los cambios y es necesario utilizar distintas técnicas a medida que aumentamos la escala para poder observar cambios que pueden ser más sutiles.

Por otra parte, en este trabajo observamos dos configuraciones diferentes de los tajamares, uno con altas concentraciones de nutrientes (nitrógeno y fósforo) y clorofila-a, con altos niveles de turbidez y materia orgánica, que se vieron reflejados en una baja calidad de agua. Estas condiciones se asociaron mayormente a los sitios con un uso intensivo del suelo

como es la agricultura y el acceso de ganado. Este estado se relacionó con una menor riqueza de peces cuyas especies se caracterizaron por tener altos niveles de tolerancia y verse favorecidas por el aumento en la productividad de los tajamares. Por otra parte, el grupo trófico de los omnívoros-detrítivos cumple un rol importante en la estructura de la red ya que a través del consumo tanto de autótrofos como de detrito, podría influir en la estabilidad del sistema (Wolkovich et al., 2014). De esta manera, los diversos usos del suelo provocan cambios en la alimentación de diversas especies al afectar la accesibilidad a los recursos y su éxito dependerá de la plasticidad que tengan en la dieta (Wang et al., 2021).

La otra configuración observada se caracterizó por presentar macrófitas sumergidas y flotantes enraizadas que se asociaron con aguas menos turbias y bajas concentraciones de nutrientes y clorofila-a. Este tipo de tajamar se caracterizó por tener un uso extensivo del suelo donde el ganado presente se encontró en bajas densidades, de manera ocasional, y muchas veces sin acceso a los sistemas. Este estado se asoció a una mayor riqueza de especies de peces (Teixeira-de Mello et al., 2016), y mayor diversidad de ítems alimenticios (Kruk et al., 2009). En esta configuración el grupo trófico carnívoros fue el que se vió más favorecido, resultado a destacar, ya que, la presencia de especies carnívoras resulta de gran importancia en los ecosistemas por su capacidad de regular la abundancia de especies de menor tamaño (Petry et al., 2010).

Estas dos configuraciones concuerdan fuertemente con la teoría de los estados estables alternativos para lagos someros: un estado claro dominado por la vegetación acuática y un estado turbio caracterizado por una elevada biomasa de algas (Scheffer et al., 1993). En estas configuraciones, los sistemas de aguas claras con plantas sumergidas suelen presentar mayor diversidad (Moi et al., 2023).

Si bien, podría esperarse que varios aspectos del funcionamiento de tajamares puedan ser similares al de los lagos someros, este trabajo representa uno de los primeros estudios que analiza la estructura trófica de la comunidad de peces en tajamares con dos tipos de uso del suelo en nuestro país. En este contexto, el gran número de tajamares construidos (aprox. 170.000) en Uruguay, los que suelen estar fuertemente manipulados por el hombre, genera la necesidad de aumentar los estudios sobre el funcionamiento de los mismos para generar manejos que aporten a favorecer un mayor número de servicios ecosistémicos (e.g. reserva de agua y aumento local de la diversidad). Por otra parte, la gran diversidad de tamaño, años de construcción, usos y entornos nos brindan una gran oportunidad para el estudio y puesta a prueba de un gran número de teorías ecológicas.

## Bibliografía

- Abd. Razak, S. B., & Sharip, Z. (2019). Spatio-temporal variation of zooplankton community structure in tropical urban waterbodies along trophic and urban gradients. *Ecological Processes*, 8(1), 44. <https://doi.org/10.1186/s13717-019-0196-2>
- Alvarenga, L. R. P., Pompeu, P. S., Leal, C. G., Hughes, R. M., Fagundes, D. C., & Leitão, R. P. (2021). Land-use changes affect the functional structure of stream fish assemblages in the Brazilian Savanna. *Neotropical Ichthyology*, 19(3), e210035. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0035>
- Balboni, L. (2009). *CAMBIOS EN LOS INDICES BIOLÓGICOS DE LA TARARIRA, Hoplias malabaricus (BLOCH, 1794) EN UN CICLO ANUAL EN LA LAGUNA YALCA, PROVINCIA DE BUENOS AIRES, ARGENTINA.*
- Barrios, M., Tesitore, G., Burwood, M., Suárez, B., Meerhoff, M., Alonso, J., Ríos Touma, B., & Teixeira De Mello, F. (2023). Environmental and aquatic macroinvertebrates metrics respond to the Eucalyptus afforestation gradient in subtropical lowland streams. *Hydrobiologia*, 851(2), 343-365. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05248-w>
- Bastos, R. F., Miranda, S. F., & Garcia, A. M. (2013). *Dieta e estratégia alimentar de Characidium rachovii (Characiformes, Crenuchidae) em riachos de planície costeira do sul do Brasil.*
- Beisner, B., Haydon, D., & Cuddington, K. (2003). *Alternative Stable States in Ecology*. 8.
- Belgrano, A. (Ed.). (2004). *Aquatic food webs: An ecosystem approach*. Oxford University Press.
- Benejam, L., Saura-Mas, S., Bardina, M., Solà, C., Munné, A., & García-Berthou, E. (2016). Ecological impacts of small hydropower plants on headwater stream fish: From individual to community effects. *Ecology of Freshwater Fish*, 25(2), 295-306. <https://doi.org/10.1111/eff.12210>
- Bennemann, S. T., Gealh, A. M., Orsi, M. L., & Souza, L. M. de. (2005). Ocorrência e ecologia trófica de quatro espécies de Astyanax (Characidae) em diferentes rios da bacia do rio Tibagi, Paraná, Brasil. *Iheringia. Série Zoologia*, 95(3), 247-254. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212005000300004>
- Bersier, L.-F. L., Ek-Richter, C. B., & Cattin, M.-F. (2002). *QUANTITATIVE DESCRIPTORS OF FOOD-WEB MATRICES.*
- Bertora, A., Grosman, F., Sanzano, P., & Rosso, J. J. (2018). Composición y estructura de los ensambles de peces en un arroyo pampeano con uso del suelo contrastante. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales.*
- Biggs, J., von Fumetti, S., & Kelly-Quinn, M. (2017). The importance of small waterbodies for biodiversity and ecosystem services: Implications for policy makers. *Hydrobiologia*, 793(1), 3-39. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-3007-0>
- Bonansea, R. I. (2016). Behavioral swimming effects and acetylcholinesterase activity changes in *Jenynsia multidentata* exposed to chlorpyrifos and cypermethrin individually and in mixtures. *Ecotoxicology and Environmental Safety*.
- Bonifacio, A. F., Ballesteros, M. L., Bonansea, R. I., Filippi, I., Amé, M. V., & Hued, A. C. (2017). Environmental relevant concentrations of a chlorpyrifos commercial formulation affect two neotropical fish species, *Cheirodon interruptus* and *Cnesterodon decemmaculatus*. *Chemosphere*, 188, 486-493. <https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2017.08.156>
- Cagnolo, L., & Valladares, G. (2011). *Fragmentación del hábitat y desensamble de redes tróficas.*
- Canfield, D. E., Shireman, J. V., Colle, D. E., Haller, W. T., Watkins li, C. E., & Maceina, M. J. (1984). Prediction of Chlorophyll a Concentrations in Florida Lakes: Importance of

- Aquatic Macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 41(3), 497-501. <https://doi.org/10.1139/f84-059>
- Capitulo, A. R., Gomez, N., Giorgi, A., & Feijoo, C. (2010). *Global changes in pampean lowland streams (Argentina): Implications for biodiversity and functioning*.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F., & Hodgson, J. R. (1985). *Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity*. 7.
- Carpenter, S. R., Stanley, E. H., & Vander Zanden, M. J. (2011). State of the World's Freshwater Ecosystems: Physical, Chemical, and Biological Changes. *Annual Review of Environment and Resources*, 36(1), 75-99. <https://doi.org/10.1146/annurev-environ-021810-094524>
- Cross, T. K., & Jacobson, P. C. (2013). Landscape factors influencing lake phosphorus concentrations across Minnesota. *Lake and Reservoir Management*, 29(1), 1-12. <https://doi.org/10.1080/10402381.2012.754808>
- Danet, A., Mouchet, M., Bonnaffé, W., Thébault, E., & Fontaine, C. (2021). Species richness and food-web structure jointly drive community biomass and its temporal stability in fish communities. *Ecology Letters*, 24(11), 2364-2377. <https://doi.org/10.1111/ele.13857>
- Declerck, S., De Bie, T., Ercken, D., Hampel, H., Schrijvers, S., Van Wichelen, J., Gillard, V., Mandiki, R., Losson, B., Bauwens, D., Keijers, S., Vyverman, W., Goddeeris, B., De meester, L., Brendonck, L., & Martens, K. (2006). Ecological characteristics of small farmland ponds: Associations with land use practices at multiple spatial scales. *Biological Conservation*, 131(4), 523-532. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2006.02.024>
- Deus, C. P., & Petreire-Junior, M. (2003). Seasonal diet shifts of seven fish species in an Atlantic rainforest stream in Southeastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 63(4), 579-588. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000400005>
- DIEA 2020. Anuario Estadístico Agropecuario. Estadísticas agropecuarias. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca. [Internet], [2021 Nov 14]. Montevideo. Available from: <https://descargas.mgap.gub.uy/DIEA/Anuarios/Anuario2020/ANUARIO2020.pdf>
- Domínguez, E., & Fernández, H. R. (2009). Macroinvertebrados Bentónicos Sudamericanos—Sistemática y Biología. *Annals of the Entomological Society of America*, 103(4), 695-695. <https://doi.org/10.1603/008.103.0401>
- Effert-Fanta, E. L., Fischer, R. U., & Wahl, D. H. (2022). Riparian and watershed land use alters food web structure and shifts basal energy in agricultural streams. *Aquatic Sciences*, 84(4), 61.
- Fernández, E. M., Ferriz, R. A., Bentos, C. A., & López, G. R. (2012). Dieta y ecomorfología de la ictiofauna del arroyo Manantiales, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*.
- Frau, D., Devercelli, M., José de Paggi, S., Scarabotti, P., Mayora, G., Battauz, Y., & Senn, M. (2015). Can top-down and bottom-up forces explain phytoplankton structure in a subtropical and shallow groundwater-connected lake? *Marine and Freshwater Research*, 66(12), 1106. <https://doi.org/10.1071/MF14177>
- Goyenola, G., Kruk, C., Mazzeo, N., Nario, A., Perdomo, C., Piccini, C., & Meerhoff, M. (2021). Producción, nutrientes, eutrofización y cianobacterias en Uruguay armando el rompecabezas. *INNOTECA*, 22(2021). <https://doi.org/10.26461/22.02>
- Granados, M., Pagnucco, K. S., & Ricciardi, A. (2019). *Consequences of consumer origin and omnivory on stability in experimental food web modules*.
- Granitto, M., Rosso, J. J., Boveri, M. B., & Rennella, A. M. (2016). *Impacto del uso del suelo sobre la condición de ribera en arroyos pampeanos y su relación con la estructura de la comunidad de peces*.

- Hairston, N. G., & Hairston, N. G. (1993). Cause-Effect Relationships in Energy Flow, Trophic Structure, and Interspecific Interactions. *The American Naturalist*, 142(3), 379-411. <https://doi.org/10.1086/285546>
- Hairston, N. G., Smith, F. E., & Slobodkin, L. B. (1960). Community Structure, Population Control, and Competition. *The American Naturalist*, 94(879), 421-425. <https://doi.org/10.1086/282146>
- Hamada, N., Thorp, J. H., & Rogers, D. C. (2015). *Thorp and Covich's freshwater invertebrates* (4th ed). Academic press, an imprint of Elsevier.
- Holgerson, M. A., & Raymond, P. A. (2016). Large contribution to inland water CO<sub>2</sub> and CH<sub>4</sub> emissions from very small ponds. *Nature Geoscience*, 9(3), 222-226. <https://doi.org/10.1038/ngeo2654>
- Hudson, L. N., Emerson, R., Jenkins, G. B., Layer, K., Ledger, M. E., Pichler, D. E., Thompson, M. S. A., O'Gorman, E. J., Woodward, G., & Reuman, D. C. (2013). Cheddar: Analysis and visualisation of ecological communities in R. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(1), 99-104. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12005>
- Hyslop, E. J. (1980). Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*, 17(4), 411-429. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1980.tb02775.x>
- Jacobson, P. C., Hansen, G. J. A., Bethke, B. J., & Cross, T. K. (2017). Disentangling the effects of a century of eutrophication and climate warming on freshwater lake fish assemblages. *PLOS ONE*, 12(8), e0182667. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0182667>
- 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(1), 73-90. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0171-5>
- Jeppesen, E., Søndergaard, M., & Jensen, J. P. (2003). Climatic warming and regime shifts in lake food webs-some comments. *Limnology and Oceanography*, 48(3), 1346-1349. <https://doi.org/10.4319/lo.2003.48.3.1346>
- Johnson, R. K., & Angeler, D. G. (2014). Effects of agricultural land use on stream assemblages: Taxon-specific responses of alpha and beta diversity. *Ecological Indicators*, 45, 386-393. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.04.028>
- David J. Jude (1973) Food and Feeding Habits of Gizzard Shad in Pool 19, Mississippi River, Transactions of the American Fisheries Society, 102:2, 378-383, DOI: 10.1577/1548-8659(1973)102<378:FAFHOG>2.0.CO;2
- Kratina, P., LeCraw, R. M., Ingram, T., & Anholt, B. R. (2012). Stability and persistence of food webs with omnivory: Is there a general pattern? *Ecosphere*, 3(6), 1-18. <https://doi.org/10.1890/ES12-00121.1>
- Kruk, C., Rodríguez-Gallego, L., Meerhoff, M., Quintans, F., Lacerot, G., Mazzeo, N., Scasso, F., Paggi, J. C., Peeters, E. T. H. M., & Marten, S. (2009). Determinants of biodiversity in subtropical shallow lakes (Atlantic coast, Uruguay): *Species richness in shallow subtropical lakes*. *Freshwater Biology*, 54(12), 2628-2641. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02274.x>
- Lazzaro, X., Lacroix, G., Gauzens, B., Gignoux, J., & Legendre, S. (2009). Predator foraging behaviour drives food-web topological structure. *Journal of Animal Ecology*, 78(6), 1307-1317. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2009.01588.x>
- Ley de riego N° 19.553. <https://www.impo.com.uy/bases/leyes/19553-2017>
- López-Rodríguez, A., Silva, I., De Ávila-Simas, S., Stebniki, S., Bastian, R., Massaro, M. V., Pais, J., Tesitore, G., Teixeira de Mello, F., D'Anatro, A., Vidal, N., Meerhoff, M.,

- Reynalte-Tataje, D. A., Zaniboni-Filho, E., & González-Bergonzoni, I. (2019). Diets and Trophic Structure of Fish Assemblages in a Large and Unexplored Subtropical River: The Uruguay River. *Water*, 11(7), 1374. <https://doi.org/10.3390/w11071374>
- Maggioni, T., Hued, A. C., Monferran, M. V., Bonansea, R. I., Galanti, L. N., & Ame, M. V. (2012). Bioindicators and Biomarkers of Environmental Pollution in the Middle-Lower Basin of the Suquía River (Córdoba, Argentina). *Arch Environ Contam Toxicol*.
- Maltchik, L., Lanés, L. E. K., Stenert, C., & Medeiros, E. S. F. (2010). Species-area relationship and environmental predictors of fish communities in coastal freshwater wetlands of southern Brazil. *Environ Biol Fish*.
- McCann, K., & Hastings, A. (1997). Re-evaluating the omnivory–stability relationship in food webs. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 264(1385), 1249-1254. <https://doi.org/10.1098/rspb.1997.0172>
- Meerhoff, M., Clemente, J. M., Teixeira de Mello, F., Iglesias, C., Pedersen, A. R., & Jeppesen, E. (2007). Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken the clear water state in shallow lakes? *Global Change Biology*, 13(9), 1888-1897. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01408.x>
- Meerhoff, M., Iglesias, C., Teixeira de Mello, F., Clemente, J. M., Jensen, E., Lauridsen, T. L., & Jeppesen, E. (2007). Effects of habitat complexity on community structure and predator avoidance behaviour of littoral zooplankton in temperate versus subtropical shallow lakes. *Freshwater Biology*, 52(6), 1009-1021. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01748.x>
- Meerhoff, M., Mazzeo, N., Moss, B., & Rodríguez-Gallego, L. (2003). The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecology*, 37(4), 377-391. <https://doi.org/10.1023/B:AECO.0000007041.57843.0b>
- Mehner, T., Diekmann, M., Bramick, U., & Lemcke, R. (2005). Composition of fish communities in German lakes as related to lake morphology, trophic state, shore structure and human-use intensity. *Freshwater Biology*, 50(1), 70-85. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2004.01294.x>
- Miquelarena, A. M., & López, H. L. (2006). Hyphessobrycon togoi, a new species from the La Plata basin (Teleostei: Characidae) and comments about the distribution of the genus in Argentina. *Revue Suisse de Zoologie*, 113, 817-828. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.80378>
- Miranda, L. E., Andrews, C. S., & Kröger, R. (2014). Connectedness of land use, nutrients, primary production, and fish assemblages in oxbow lakes. *Aquatic Sciences*, 76(1), 41-50. <https://doi.org/10.1007/s00027-013-0310-y>
- Moi, D. A., Alves, D. C., Antiqueira, P. A. P., Thomaz, S. M., Teixeira de Mello, F., Bonecker, C. C., Rodrigues, L. C., García-Ríos, R., & Mormul, R. P. (2021). Ecosystem Shift from Submerged to Floating Plants Simplifying the Food Web in a Tropical Shallow Lake. *Ecosystems*, 24(3), 628-639. <https://doi.org/10.1007/s10021-020-00539-y>
- Moi, D. A., Barrios, M., Tesitore, G., Burwood, M., Romero, G. Q., Mormul, R. P., Kratina, P., Juen, L., Michelin, T. S., Montag, L. F. A., Cruz, G. M., García-Girón, J., Heino, J., Hughes, R. M., Figueiredo, B. R. S., & Teixeira de Mello, F. (2023). Human land-uses homogenize stream assemblages and reduce animal biomass production. *Journal of Animal Ecology*, 92(6), 1176-1189. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.13924>
- Moore, J. W., Schindler, D. E., Scheuerell, M. D., Smith, D., & Frodge, J. (2003). Lake Eutrophication at the Urban Fringe, Seattle Region, USA. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 32(1), 13-18. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-32.1.13>
- Moss, B., Kosten, S., Meerhoff, M., Battarbee, R. W., Mazzeo, N., Havens, K., Lacerot, G., Liu, Z., Meester, D., Paerl, H., & Scheffer, M. (2011). Allied attack: Climate change and eutrophication. *Inland Waters*.

- Newbold, T., Hudson, L. N., Hill, S. L. L., Contu, S., Lysenko, I., Senior, R. A., Börger, L., Bennett, D. J., Choimes, A., Collen, B., Day, J., De Palma, A., Díaz, S., Echeverria-Londoño, S., Edgar, M. J., Feldman, A., Garon, M., Harrison, M. L. K., Alhusseini, T., ... Purvis, A. (2015). Global effects of land use on local terrestrial biodiversity. *Nature*, *520*(7545), 45-50. <https://doi.org/10.1038/nature14324>
- Ollivier, Q. R., Maher, D. T., Pitfield, C., & Macreadie, P. I. (2019). Punching above their weight: Large release of greenhouse gases from small agricultural dams. *Global Change Biology*, *25*(2), 721-732. <https://doi.org/10.1111/gcb.14477>
- Paine, R. T. (1980). Food Webs: Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure. *The Journal of Animal Ecology*, *49*(3), 666. <https://doi.org/10.2307/4220>
- Paracampo, A., Marrochi, N., García, I., Maiztegui, T., Carriquiriborde, P., Bonetto, C., & Mugni, H. (2020). Fish Assemblages in Pampean Streams (Buenos Aires, Argentina): Relationship to Abiotic and Anthropic Variables. *Anais Da Academia Brasileira de Ciências*, *92*(2), e20190476. <https://doi.org/10.1590/0001-3765202020190476>
- Paredes Del Puerto, J. M., García, I. D., Maiztegui, T., Paracampo, A. H., Rodrigues Capitulo, L., Garcia De Souza, J. R., Maroñas, M. E., & Colautti, D. C. (2022). Impacts of land use and hydrological alterations on water quality and fish assemblage structure in headwater Pampean streams (Argentina). *Aquatic Sciences*, *84*(1), 6. <https://doi.org/10.1007/s00027-021-00836-1>
- Pavlov, D. S., & Kasumyan, A. O. (2002). *Feeding Diversity in Fishes: Trophic Classification of Fish*. 42.
- Pelicice, F. M., Bialecki, A., Camelier, P., Carvalho, F. R., García-Berthou, E., Pompeu, P. S., Teixeira de Mello, F., & Pavanelli, C. S. (2021). Human impacts and the loss of Neotropical freshwater fish diversity. *Neotropical Ichthyology*, *19*(3), e210134. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0134>
- Pereira-Barbosa, G., & Siqueira, T. (2022). *A multi-continental analysis of the responses of freshwater food webs to climate and land use change* [Preprint]. *Ecology*. <https://doi.org/10.1101/2022.04.18.488700>
- Petry, A. C., Gomes, L. C., Piana, P. A., & Agostinho, A. A. (2010). The role of the predatory trahira (Pisces: Erythrinidae) in structuring fish assemblages in lakes of a Neotropical floodplain. *Hydrobiologia*, *651*(1), 115-126. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0281-0>
- Pingram, M. A., Collier, K. J., Özkundakci, D., & Garrett-Walker, J. (2020). Food web characteristics of fish communities across degraded lakes provide insights for management in multi-stressor environments. *Aquatic Ecology*, *54*(1), 401-419. <https://doi.org/10.1007/s10452-020-09750-4>
- Pompeu, P. dos S., & Godinho, A. L. (2001). Mudança na dieta da traíra *Hoplias malabaricus* (Bloch) (Erythrinidae, Characiformes) em lagoas da bacia do rio Doce devido à introdução de peixes piscívoros. *Revista Brasileira de Zoologia*, *18*(4), 1219-1225. <https://doi.org/10.1590/S0101-81752001000400016>
- 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. Série Zoologia*, *99*(1), 99-105. <https://doi.org/10.1590/S0073-47212009000100014>
- Quirino, B. A., Teixeira de Mello, F., Deosti, S., Bonecker, C. C., Cardozo, A. L. P., Yofukuji, K. Y., Aleixo, M. H. F., & Fugui, R. (2021). Interactions between a planktivorous fish and planktonic microcrustaceans mediated by the biomass of aquatic macrophytes. *Journal of Plankton Research*, *43*(1), 46-60. <https://doi.org/10.1093/plankt/fbaa061>

- Rantin, F. T., Kalinin, A. L., Glass, M. L., & Fernandes, M. N. (1992). Respiratory responses to hypoxia in relation to mode of life of two erythrinid species (*Hoplias malabaricus* and *Hoplias lacerdae*). *Journal of Fish Biology*, 41(5), 805-812. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1992.tb02708.x>
- Rios, F. S., Kalinin, A. L., & Rantin, F. T. (2002). The effects of long-term food deprivation on respiration and haematology of the neotropical fish *Hoplias malabaricus*. *Journal of Fish Biology*, 61(1), 85-95. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2002.tb01738.x>
- Rocha, J. C., Peterson, G. D., & Biggs, R. (2015). Regime Shifts in the Anthropocene: Drivers, Risks, and Resilience. *PLOS ONE*, 10(8), e0134639. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134639>
- Rodrigues Do Prado, M., Carvalho, D. R. D., Alves, C. B. M., Moreira, M. Z., & Pompeu, P. S. (2020). Convergent responses of fish belonging to different feeding guilds to sewage pollution. *Neotropical Ichthyology*, 18(1), e190045. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2019-0045>
- Scheffer, H., Hosper, S.H., Meijer, M-L, Moss, B., & Jeppesen, E. (1993). *Alternative Equilibria in Shallow Lakes*.
- Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J. A., Folke, C., & Walker, B. (2001). Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature*, 413(6856), 591-596. <https://doi.org/10.1038/35098000>
- Serra, S. (2014). *Peces del Río Negro*. Ministerio de Ganadería, Agricultura y Pesca, Dirección Nacional de Recursos Acuáticos--DINARA.
- Smith, S. V., Renwick, W. H., Bartley, J. D., & Buddemeier, R. W. (2002). Distribution and significance of small, artificial water bodies across the United States landscape. *Science of The Total Environment*, 299(1-3), 21-36. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(02\)00222-X](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(02)00222-X)
- Sondergaard, M., Jensen, P. J., & Jeppesen, E. (2001). Retention and Internal Loading of Phosphorus in Shallow, Eutrophic Lakes. *The Scientific World JOURNAL*, 1, 427-442. <https://doi.org/10.1100/tsw.2001.72>
- Teixeira de Mello, F., González-Bergonzoni, I., & Loureiro, M. (2011). *Peces de agua dulce del Uruguay*.
- Teixeira de Mello, F., de Oliveira, V. A., Loverde-Oliveira, S. M., Huszar, V. L. M., Barquín, J., Iglesias, C., Silva, T. S. F., Duque-Estrada, C. H., Silió-Calzada, A., & Mazzeo, N. (2016). The structuring role of free-floating plants on the fish community in a tropical shallow lake: An experimental approach with natural and artificial plants. *Hydrobiologia*, 778(1), 167-178. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2447-2>
- Teixeira de Mello, F., Iglesias, C., Borthagaray, A. I., Mazzeo, N., Vilches, J., Larrea, D., & Ballabio, R. (2006). Ontogenetic allometric coefficient changes: Implications of diet shift and morphometric traits in *Hoplias malabaricus* (Bloch) (Characiforme, Erythrinidae). *Journal of Fish Biology*, 69(6), 1770-1778. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2006.01245.x>
- Teixeira de Mello, F., Meerhoff, M., Pekcan-Hekim, Z., & Jeppesen, E. (2009). Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology*, 54(6), 1202-1215. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02167.x>
- Tesitore, G., & Teixeira de Mello, F. (2023). A humped pattern of standing fish biomass in lowland subtropical streams as a response to a gradient of environmental degradation, species richness and season. *Hydrobiologia*, 851(2), 367-381. <https://doi.org/10.1007/s10750-023-05255-x>
- Thompson, R. M., & Townsend, C. R. (2005). Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams. *Oikos*, 108(1), 137-148. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2005.11600.x>

- Valderrama, J. C. (1981). The simultaneous analysis of total nitrogen and total phosphorus in natural waters. *Marine Chemistry*, 10(2), 109-122. [https://doi.org/10.1016/0304-4203\(81\)90027-X](https://doi.org/10.1016/0304-4203(81)90027-X)
- Varela Martínez, A. (2017). Paraísos exclusivos: emprendimientos turístico-residenciales cerrados emergentes en Maldonado.
- Vidal, N., Loureiro, M., Hued, A. C., Eguren, G., & Teixeira de Mello, F. (2018). Female masculinization and reproductive success in *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842) (Cyprinodontiforme: Poeciliidae) under anthropogenic impact. *Ecotoxicology*, 27(10), 1331-1340. <https://doi.org/10.1007/s10646-018-1985-6>
- Visualizador IDE. (2022). Recuperado de [https://visualizador.ide.uy/ideuy/core/load\\_public\\_project/ideuy/#](https://visualizador.ide.uy/ideuy/core/load_public_project/ideuy/#) el día 7/07/22.
- Wang, H.-J., Liang, X.-M., Jiang, P.-H., Wang, J., Wu, S.-K., & Wang, H.-Z. (2008). TN: TP ratio and planktivorous fish do not affect nutrient-chlorophyll relationships in shallow lakes. *Freshwater Biology*, 53(5), 935-944. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2007.01950.x>
- Wang, Y., Jia, Y., Li, Z., Tao, J., Lin, L., Chen, K., Liu, Z., Tan, X., & Zhang, Q. (2021). Trophic structure in response to land use in subtropical streams. *Ecological Indicators*, 127, 107746. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2021.107746>
- Winemiller, K. O. (1989). Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81(2), 225-241. <https://doi.org/10.1007/BF00379810>
- Winemiller, K. O. (1990). Spatial and Temporal Variation in Tropical Fish Trophic Networks. *Ecological Monographs*, 60(3), 331-367. <https://doi.org/10.2307/1943061>
- Wolkovich, E. M., Allesina, S., Cottingham, K. L., Moore, J. C., Sandin, S. A., & De Mazancourt, C. (2014). Linking the green and brown worlds: The prevalence and effect of multichannel feeding in food webs. *Ecology*, 95(12), 3376-3386. <https://doi.org/10.1890/13-1721.1>
- Woodward, G. (2009). Biodiversity, ecosystem functioning and food webs in fresh waters: Assembling the jigsaw puzzle. *Freshwater Biology*, 54(10), 2171-2187. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2008.02081.x>
- Woodward, G., Perkins, D. M., & Brown, L. E. (2010). Climate change and freshwater ecosystems: Impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 365(1549), 2093-2106. <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0055>
- Yu, J., Zhen, W., Kong, L., He, H., Zhang, Y., Yang, X., Chen, F., Zhang, M., Liu, Z., & Jeppesen, E. (2021). Changes in Pelagic Fish Community Composition, Abundance, and Biomass along a Productivity Gradient in Subtropical Lakes. *Water*, 13(6), 858. <https://doi.org/10.3390/w13060858>
- Zimmer, K. D., Hanson, M. A., Herwig, B. R., & Konsti, M. L. (2009). Thresholds and Stability of Alternative Regimes in Shallow Prairie–Parkland Lakes of Central North America. *Ecosystems*, 12(5), 843-852. <https://doi.org/10.1007/s10021-009-9262-4>