



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

**FACULTAD DE BIOQUIMICA Y
CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Instituto Nacional de Limnología
(CONICET – UNL)
Laboratorio de Macrocrustáceos**

Tesis para optar al título de Doctor en Ciencias Biológicas

Título

**Decápodos dulceacuícolas del Paraná medio: relación entre la
dinámica de las poblaciones y del río en una escala
metapoblacional**

Autor: Lic. María Victoria Torres

Director: Dr. Pablo Agustín Collins

Codirector: Dr. Fernando Roberto Momo

AGRADECIMIENTOS

A la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral, sede del Doctorado en Ciencias Biológicas

Al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET) por las becas otorgadas, las cuales hicieron posible la realización de este doctorado

Al Instituto Nacional de Limnología

A Pablo, director de esta tesis, por sus enseñanzas y consejos; por confiar en mí, y *lograr que yo confíe en mí...*

A Fernando, codirector de esta tesis, por su apoyo, confianza y empatía.

A Fede, gran amigo y persona. Por su guía y apoyo incondicional; por confiar en mí, por las ganas y aportes. Por su acompañamiento durante el proceso y desarrollo de esta tesis.

A Vero, por su amistad, por los aportes brindados, el aliento y entusiasmo transmitido

A Gisela, por su dedicación y aportes claves en el desarrollo de esta tesis

A Leandro, por su amistad, por las campañas en buena compañía, por el diálogo y las risas

A todos los integrantes del laboratorio de macrocrustáceos, mi segunda familia, con quienes paso la mayor parte del tiempo (Pablo, Fede, Vero, Leo, Elo, Vale, Gabi, Geo, Debo, Juan, Gise, Juli, Flor) *por todo...por hacer del laboratorio un lugar agradable*. Por haberme recibido con mucho amor; y por el gran apoyo brindado en los fracasos y éxitos

A Miguel y Carolina, con quienes tuve el agrado de compartir el cursado universitario y ahora el cursado doctoral. Gracias por el aliento.

A Melina, por haberme recibido y ser la primera en abrirme las puertas del Instituto Nacional de Limnología

A becarios, investigadores y personal de apoyo que integran el Instituto Nacional de Limnología.

A mis padres, por apoyarme en cada paso, respetar mi libre elección de la carrera y profesión. Por confiar en mí. Por comprenderme, escucharme y acompañarme durante los aciertos y desaciertos de esta profesión. Por su incentivo y aliento constante; y sobre todo por su gran amor que hace la persona que soy hoy.

A mi hermano Agustín por hacerme conocer esta profesión, y a mi hermana Lucía por ayudarme en tantas.

A las monas, amigas del alma y compañeras del camino...por todo el amor brindado y su gran incondicionalidad.

ABREVIATURAS Y SIMBOLOS

AC: ancho del caparazón	M3 (momento 3): aguas bajas.
Ad: individuos adheridos a la población	MANCOVA: análisis multivariante de la covarianza
ADN: ácido desoxirribonucleico	MANOVA: análisis multivariante de la varianza
AIC: Criterio de Información de Akaike	Mb: <i>Macrobrachium borellii</i>
AL: Arroyo Leyes	MG: Morfometría Geométrica
ANCOVA: análisis de la covarianza	MS: media cuadrada
ANOVA: análisis de la variancia	My: Miriñay
AR: Arroyo Retobado	N: tamaño poblacional
AS: Arroyo Saladillo	P: tasa de presencia
CCA: Análisis de Correspondencia Canónica	Pa: <i>Palaemonetes argentinus</i>
Col: Colastiné	PCA: Análisis de Componentes Principales
Cy: Cayastá	PCR: Reacción en Cadena de Polimerasa
df: grados de libertad	PLS: Regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares)
DS: desviación estándar	R/C: número de recapturas/número capturados
Esq: Esquina	R1: recapturas del día 1
F: valor estadístico de la prueba de ANOVA	R2: recapturas del día 2
FSA: Funciones para la Evaluación de Métodos de Stock de Pesquerías	r ² : valor de explicación
GLM: Modelo Linear Generalizado	R3: recapturas del día 3
GPS: Sistema de Posicionamiento Global	R4: recapturas del día 4
H: valor estadístico de la prueba de de Kruskal-Wallis)	RS: Riacho Santa Fe
He: valor de la heterogocidad	RV: nivel de asociación entre bloques
ISSR: Inter-Secuencias Repetidas Cortas Inter Short-Sequence Repeats	SD: Saladillo Dulce
K: número de clusters más probable	SJ: San Javier
LC: largo del caparazón	SL: Santa Lucía
LCx: largo del cefalórax	SM: Salado Medio
LM: landmark; SML: semilandmark	ST: Santo Tomé
LP: Laguna Paiva	SV: Sauce Viejo
LP: largo del rostro	T: valor estadístico de la prueba T test
LS: Laguna Setúbal	Tb: <i>Trichodactylus borellianus</i>
M: número de individuos marcados acumulados	VIF: Factor de Inflación de la Varianza
M1 (momento 1): aguas intermedias con tendencia a bajar	W: valor estadístico de la prueba de Wilkoxon para datos no pareados (equivalente a la prueba de Mann-Whitney)
M2 (momento 2): aguas intermedias con tendencia a subir	Zc: <i>Zilchiopsis collastinensis</i>

ÍNDICE

ABREVIATURAS Y SIMBOLOS	4
RESUMEN	9
ABSTRACT	13
1. INTRODUCCIÓN	17
Dinámicas poblacionales en contextos heterogéneos: un abordaje metapoblacional	17
Cuenca del Río de La Plata, subcuenca del río Paraná y Uruguay	17
Sistemas dinámicos de llanura de inundación	19
Estudios poblacionales en sistemas de llanura de inundación	21
• Decápodos de agua dulce	21
• VARIABLES ambientales, gradientes de distribución y tamaño de los organismos	22
Movimientos de decápodos dulceacuícolas	24
Aspectos poblacionales en decápodos dulceacuícolas	25
• Estudios morfométricos	25
• Estudios genéticos	28
• Estudios de marca-recaptura	29
Ambientes leníticos: fluctuaciones hídricas y dinámicas poblacionales	30
Decápodos dulceacuícolas en ambientes de llanuras de inundación: una perspectiva metapoblacional	31
OBJETIVOS	33
HIPÓTESIS	33
2. MATERIALES Y MÉTODOS	34
2.1. <u>Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en ríos</u>	34
2.1.1. Estructura y dinámica poblacional	38
2.1.2. Variaciones de forma de camarones y cangrejos: estudios intra e interpoblacionales	40
Toma de imágenes	41
• Estudios preliminares de la forma del cefalotórax en camarones	43
Relaciones biométricas en el cefalotórax de <i>Macrobrachium borellii</i>	43
Análisis de la forma del rostro en camarones	44

• Configuraciones de landmarks en estructuras laterales y dorsales de las especies estudiadas en análisis definitivos interpoblacionales (entre sitios)	46
Seguridad en las imágenes; prueba del error, colocación de landmarks y simetría	49
• Variaciones de forma interpoblacionales en camarones y cangrejos	49
Análisis de alometría y dimorfismo sexual	49
Comparación morfométrica y relación con variables	50
Análisis de morfometría geométrica y programas utilizados	51
2.1.3. Estudios genético-poblacionales	54
Extracción de ADN	54
Amplificación por ISSR-PCR	55
Análisis de datos	55
<u>2.2. Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en lagunas</u>	55
2.2.1. Dinámica poblacional de camarones en lagunas temporalmente aisladas	56
Sitios de muestreo	56
Procedimientos de campo y de laboratorio	57
Análisis de datos	57
2.2.2. Estimación del tamaño poblacional y movimientos de camarones y cangrejos en una laguna conectada	58
Muestreo de campo	58
Análisis descriptivo de los datos	60
Estimación del tamaño poblacional	61
3. RESULTADOS	64
<u>3.1. Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en ríos</u>	64
3.1.1. Descripción general de los momentos de muestreo en ríos	64
3.1.2. Descripción de los sitios de muestreo y de la colecta de individuos	67
3.1.3. Estructura y dinámica poblacional	72
Consideraciones generales	88
• Análisis de la abundancia y del tamaño corporal	89
Macrobrachium borellii	89
Palaemonetes argentinus	93
Trichodactylus borellianus	97

Relaciones entre la abundancia de las especies analizadas conjuntamente	110
3.1.4. Variaciones de forma de camarones y cangrejos: estudios intra e interpoblacionales	105
• Estudios preliminares de la forma del cefalotórax en camarones y cangrejos	105
Relaciones biométricas en el cefalotórax de <i>Macrobrachium borellii</i>	105
Relaciones morfométricas en camarones y cangrejos: utilización de morfometría geométrica	108
Análisis de la forma del rostro en camarones	108
Prueba del error de foto, de colocación de landmarks y de simetría en estructuras laterales y dorsales de las especies estudiadas en análisis interpoblacionales	110
• Variaciones de formas interpoblaciones en camarones y cangrejos	111
Variaciones morfométricas entre individuos: entre poblaciones cercanas y alejadas (sitios) en relación a las variables ambientales, físicas y ubicación geográfica.	111
▪ <i>Macrobrachium borellii</i>	112
▪ <i>Trichodactylus borellianus</i>	121
▪ <i>Zilchiopsis collastinensis</i>	130
Variaciones morfométricas entre individuos: entre poblaciones cercanas (sitios) en los tres momentos de muestreo (M1, M2 y M3) en relación a la ubicación geográfica	136
▪ <i>Macrobrachium borellii</i>	137
▪ <i>Trichodactylus borellianus</i>	147
▪ <i>Zilchiopsis collastinensis</i>	152
3.1.5. Estudios genético-poblacionales	158
3.2. <u>Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en lagunas</u>	159
3.2.1. Dinámica poblacional de camarones en lagunas temporalmente aisladas	159
3.2.2. Estimación del tamaño poblacional y movimientos de camarones y cangrejos en una laguna conectada	165
Estimación del tamaño poblacional: Poblaciones abiertas (sitios)	169
▪ <i>Macrobrachium borellii</i>	169
▪ <i>Trichodactylus borellianus</i>	169
Estimación del tamaño poblacional: Población cerrada (laguna)	172

Número y frecuencias de recapturas en cada especie	174
4. DISCUSIÓN	175
4.1. <u>Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en ríos</u>	175
4.1.1. Estructura y dinámica poblacional	175
4.1.2. Variaciones de forma de camarones y cangrejos: estudios intra e interpoblacionales.	183
• Estudios preliminares de la forma del cefalotórax en camarones	184
Relaciones biométricas en el cefalotórax de <i>Macrobrachium borellii</i>	184
Análisis de la forma del rostro en camarones	186
• Variaciones de formas interpoblaciones en camarones y cangrejos	187
Variaciones morfométricas entre individuos: entre poblaciones cercanas y alejadas (sitios) en relación a las variables ambientales, físicas y ubicación geográfica	187
Variaciones morfométricas entre individuos: entre poblaciones cercanas (sitios) en los tres momentos de muestreo (M1, M2 y M3) en relación a la ubicación geográfica.	195
4.1.3. Estudios genético-poblacionales	201
4.2. <u>Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en lagunas</u>	204
4.2.1. Dinámica poblacional de camarones en lagunas temporalmente aisladas	204
4.2.2. Tamaño poblacional y movimientos de camarones y cangrejos en una laguna conectada	207
4.3. <u>Dinámica poblacional de decápodos dulceacuícolas desde un enfoque metapoblacional</u>	212
CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS FUTURAS	217
REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	224
APÉNDICES	

RESUMEN

Las fluctuaciones hídricas de los sistemas con llanura aluvial conectan el cauce principal del río y la zona de inundación promoviendo el intercambio de nutrientes y organismos entre ambientes lóticos y leníticos. Además, esta conectividad hidrológica se ha utilizado ampliamente en la descripción de las conexiones espaciales a nivel de paisajes fluviales promoviendo un corredor para la biota y materiales entre parches.

En estos sistemas dinámicos, las poblaciones de decápodos dulceacuícolas están ajustadas a la dinámica hídrica que presenta el río Paraná, mostrando ordenamiento y distribución espacial gobernados por factores físicos, químicos y biológicos. Estos marcan la heterogeneidad dentro del hidrosistema. Las variaciones en el nivel del río y velocidad de corriente adquieren importancia debido a que afectan las dinámicas poblacionales, distribución y movimientos de las comunidades biológicas, y entre ellas la de los decápodos dulceacuícolas.

Los movimientos y conectividad de las poblaciones de los crustáceos del río Paraná presentan ciertas dificultades en su estudio debido a las dimensiones del sistema y visibilidad. Estos se pueden evaluar a partir de las variaciones del fenotipo de los individuos, y el flujo génico entre las poblaciones. Además, estudios de dinámica poblacional, a partir de la estimación de la abundancia y los métodos de marca-recaptura de organismos pueden ser útiles para estimar dichos patrones.

Asimismo, las poblaciones de decápodos en ambientes de planicie de inundación pueden ser explicadas en términos metapoblacionales. Las migraciones, flujos activos y pasivos, conexiones y aislamientos de cuerpos de agua serían moldeados a partir de la duración y disponibilidad de los parches de hábitat. En éstos, las poblaciones se establecen a través de la colonización, extinciones estocásticas y recolonizaciones.

El objetivo de la presente tesis fue describir y analizar la dinámica metapoblacional de decápodos dulceacuícolas en relación a las fluctuaciones hídricas del río Paraná Medio y sus afluentes. Entre las dinámicas evaluadas, se analizaron los cambios y la estructura poblacional en distintos sitios en diferentes períodos del río. Además, se estimaron movimientos de decápodos entre poblaciones en distintos períodos del río, a partir de variaciones genéticas y de forma, y en lagunas conectadas y aisladas temporalmente.

Las escalas espaciales micro y mesogeográficas se consideraron de acuerdo a las distancias entre los sitios muestreados en los ríos (alejados y cercanos). Además se establecieron muestreos evaluando las condiciones de ambientes leníticos y lóticos y su

conectividad. Estas dimensiones de muestreo se determinaron con el objetivo de contemplar diferentes escalas y conexiones entre ambientes acuáticos de un sistema dinámico de llanura de inundación. Los muestreos en ríos se realizaron en tres momentos del ciclo hídrico, considerados como micro-fluctuaciones hídricas dentro de períodos ordinarios de crecidas y bajantes. Los individuos recolectados se utilizaron en los análisis de estructura y dinámica poblacional, y variabilidad morfométrica y genética. Las lagunas conectadas y aisladas temporalmente se muestrearon con el propósito de evaluar dinámica en los tamaños poblacionales y potenciales movimientos de los individuos.

En relación a las variaciones poblaciones de cada especie recolectada se evaluaron estructura y dinámica en sitios cercanos (escala microgeográfica) a partir de frecuencias de tallas, abundancia y tamaño corporal en diferentes momentos y con condiciones abióticas diferentes. Además, se analizaron las relaciones entre la abundancia de las especies en conjunto y las variables espaciales, ambientales (incluyendo el tipo de vegetación) y temporales.

El crecimiento del camarón *Macrobrachium borellii* fue estudiado a partir de las alometrías entre el largo del rostro y el largo del caparazón en sitios ubicados cercanamente en una visión microgeográfica. Luego, diversas especies de camarones fueron analizadas en cuanto a la variación de la forma del rostro. Las variaciones de forma intra e interpoblacionales en camarones y cangrejos fueron estudiadas entre sitios cercanos y alejados en relación a variables ambientales y espaciales (escala mesogeográfica). Las formas entre individuos también fueron evaluadas en tres momentos de ciclo hídrico en sitios cercanos (escala microgeográfica). Por otra parte, se compararon variaciones genéticas del camarón *M. borellii* recolectado en ríos pertenecientes a sitios distantes (escala mesogeográfica).

En los muestreos en ambientes lénticos se analizó la dinámica poblacional y las variaciones de tallas de camarones en lagunas aisladas temporalmente, con diferentes grados de conexión con el canal principal. Luego, se estimaron tamaños poblacionales de una especie de camarón y de cangrejo en una laguna conectada a partir de técnicas de marca-recaptura durante períodos de aguas bajas.

La abundancia de camarones y cangrejos de agua dulce cambió con las micro-fluctuaciones de los ríos: *M. borellii* y *Trichodactylus borellianus* aumentaron en aguas con tendencia a bajar y *P. argentinus* en aguas bajas. Además, las variaciones poblacionales dependieron de la presencia o ausencia de la vegetación acuática flotante o arraigada y de las variables de espacio (sitios): *M. borellii* y *T. borellianus* fueron más abundantes en sitios con

vegetación flotante libre, mientras que *P. argentinus* en sitios con aguas libres y vegetación arraigada. Asimismo, la abundancia de estas especies varió en relación a la temperatura durante las micro-fluctuaciones de los ríos. Estas variaciones mostraron un patrón inverso entre las abundancias de *M. borellii* y *T. borellianus* con *P. argentinus* que dependieron de las micro-fluctuaciones, presencia de vegetación y temperatura. Además, la abundancia de *P. argentinus* aumentó con la conductividad.

Los tamaños de las especies variaron en relación a las micro-fluctuaciones ocurridas en el año. Por ejemplo, las mayores tallas y hembras ovígeras se registraron predominantemente cuando el río comienza a bajar y en aguas bajas, coincidiendo con la estación de primavera. Además, las tallas de *M. borellii* y *P. argentinus* variaron con la disminución de la temperatura y aumento del pH; y las tallas de *T. borellianus* con el aumento del pH.

El crecimiento del camarón *M. borellii* no mostró diferencias entre poblaciones cercanas de ríos conectados considerando una escala microgeográfica. Además, el rostro indicó ser una estructura útil en estudios de variación de forma interpoblacionales e interespecíficos en camarones, mostrando dimorfismo sexual en las especies. Asimismo, la forma del cefalotórax de *M. borellii* y de *T. borellianus* fue diferente entre hembras y machos, indicando dimorfismo sexual.

Los movimientos de decápodos fueron indicados en ríos conectados, considerando una escala microgeográfica a partir de las similitudes entre el fenotipo de los individuos. Un intercambio menor de decápodos ocurrió cuando la distancia entre los sitios aumentó (escala mesogeográfica). Esto indicó una mayor relación entre cambios en el fenotipo y ubicación geográfica de los sitios observados.

Las relaciones entre las formas de individuos fueron diferentes en momentos distintos del ciclo hídrico (micro-fluctuaciones hídricas) indicando posibles movimientos en relación a la dinámica del río.

En cuanto a las variaciones de forma interpoblacionales en cada especie se observó algún tipo de dispersión diferencial entre los distintos morfotipos estudiados, en relación a la historia de vida y tipo de locomoción.

Las poblaciones del camarón *M. borellii* de los sitios alejados, considerando una escala mesogeográfica, estuvieron levemente estructuradas genéticamente. Esto determinó la existencia de flujo génico entre poblaciones y niveles altos de heterocigosis.

La densidad poblacional de los camarones *M. borellii* y *P. argentinus* variaron acorde a las fases de conexión de las lagunas con el sistema lótico adyacente. Además, la densidad poblacional fue diferente considerando la interacción de los dos camarones y fases de conexión. En relación a los tamaños de los camarones, estos fueron más grandes cuando la densidad poblacional fue menor.

Las variaciones en el tamaño poblacional del camarón *M. borellii* y del cangrejo *T. borellianus* en una laguna conectada sugirieron posibles movimientos y mortalidad en períodos de aguas bajas. El mayor porcentaje y frecuencia de recapturas observadas en *T. borellianus* indicarían tasas de dispersión diferencial en las especies *M. borellii* y *T. borellianus*. Las tallas de cangrejos y camarones más recapturados fueron las intermedias en ambas especies.

La ocurrencia de movimientos de individuos entre poblaciones, conectividades y aislamientos poblacionales, se evidenciaron durante el trabajo determinando dinámicas metapoblacionales de camarones y cangrejos en ambientes lóticos y leníticos de llanuras de inundación acorde al momento del ciclo hídrico.

En conclusión, las fluctuaciones y conectividades hídricas en un sistema dinámico de llanura de inundación regulan cambios y movimientos de subpoblaciones de decápodos en el marco de un concepto metapoblacional. En este sentido, las fluctuaciones hídricas constituyen un macrofactor que regula otras variables ambientales y explica la riqueza, distribución y abundancia de los decápodos que viven en estos sistemas.

ABSTRACT

The water fluctuations of floodplain systems connect the main river channel and the flood zone, bolstering the exchange of nutrients and organisms between lotic and lentic environments. In addition, this hydrological connectivity can be used to describe spatial connections at the level of river landscapes promoting a corridor for biota and materials to move among patches.

In these dynamic systems, freshwater decapod populations are adjusted to the hydrodynamic of the Parana River, showing spatial distribution governed by physical, chemical and biological factors. These factors provoke heterogeneity within a hydrosystem. Variations in the water level and current velocity are important in floodplain systems because they affect population dynamics, and the distribution and movements of freshwater decapods.

There are difficulties in the study of movements and connectivity of crustacean populations in the Parana River. This is mainly a consequence of systems size and visibility. The movements and connectivity can be evaluated from changes in the phenotype of individuals and gene flow among populations. Furthermore, studies focused on population dynamics may be useful to estimate these patterns since they concentrate in estimating the abundance of organism using mark-recapture methods.

In this sense, decapods populations in floodplain environments can be explained in metapopulation terms. Migrations, active and passive flows, connections and isolation of water bodies can be influenced by the duration and availability of habitat patches. In these cases, populations are settled through colonization, stochastic extinctions and re-colonization.

The aim of this dissertation is to describe and analyze the metapopulation dynamics of freshwater decapods regarding water fluctuations of the Middle Parana River and its tributaries. The analysis focused on the structure of the population and its changes, in different locations and phases of the river. Decapods movements among populations were estimated as well, using as a reference different periods of the river and considering: genetic and shape variations and differentiating temporarily connected and isolated ponds.

Meso and microgeographic scales were defined based on the distance among the locations where the samples were taken (distant and close). These samples were defined with the objective of assess the conditions of lentic and lotic environments and their connectivity. The sizes of the samples were determined in order to contemplate different scales and

connections among aquatic environments of a dynamic floodplain system. The samples in rivers were collected during three moments of the water cycle, considered as water micro-fluctuations in ordinary periods of rising and falling water. The individuals gathered were used in analyses focused on structure and population dynamics, as well as morphometric and genetic. Temporarily connected and isolated ponds were sampled with the objective of assessing the dynamic population sizes and movements of individuals.

Several aspects were examined regarding the variations of and within the population of each sampled species: the structure and dynamics in nearby sites (microgeographic scale). Size frequency and the abundance and body size in different times and with different abiotic conditions were also taken into account. Yet, the relationship between the abundance of the species altogether and spatial, environmental (including vegetation type) and temporal variables were analyzed too.

The growth of the prawn *Macrobrachium borellii* located in nearby sites defined by a microgeographic perspective was studied based on allometries between the rostrum and carapace length. Subsequently, various species of prawns were analyzed according to rostrum shape variations. Intra and inter-population shape variations in prawns and crabs were studied comparing nearby and distant sites, again taking into account environmental and spatial variables (mesogeographic scale). The shapes between individuals also were evaluated considering the three moments of the water cycle among adjacent sites (microgeographic scale). Additionally, genetic variations of the prawn *M. borellii* collected in rivers, belonging to distant sites (mesogeographic scale) were compared.

Samples in lentic environments were used to assess the variation on the dynamic and size of the prawn population in temporarily isolated ponds, with different degrees of connection with the main channel. Afterwards, the sizes of prawn and crab population were estimated in a connected pond using mark-recapture techniques during low waters periods.

The abundance of freshwater prawns and crabs changed in accordance with the micro-fluctuations of rivers: *M. borellii* and *Trichodactylus borellianus* increased in waters with tendency to fall and *Palaemonetes argentinus* in low waters. Furthermore, variations in the populations depended on the presence or absence of floating or rooted aquatic vegetation and spatial variables (sites). The *M. borellii* and *T. borellianus* populations were ampler in sites with free floating vegetation, while *P. argentinus* had a more generous presence in sites with open waters and rooted vegetation. Additionally, the ampleness of these species differed according to the temperature during the micro-fluctuations. These variations showed an

inverse pattern between the abundance of *M. borellii* and *T. borellianus* with *P. argentinus*. This situation depended on micro-fluctuations and the presence of vegetation and temperature. Finally, the abundance of *P. argentinus* increased with the conductivity.

It is plausible to affirm that the sizes of the species varied in relation to the micro-fluctuations occurred throughout the year. For instance, largest sizes and ovigerous females were collected predominantly when the river began to fall and in low waters, coinciding with the spring season. While sizes of *M. borellii* and *P. argentinus* varied with decreasing temperature and increasing pH; sizes of *T. borellianus* were related to increasing pH.

Considering a microgeographic scale, the growth of *M. borellii* showed no differences among nearby sampled locations in connected rivers. Additionally, the rostrum structure turned out to be a useful element of reference for studies on inter-populational and interspecific variation in prawns. This allowed to identify sexual dimorphism in species, such as the difference between the cephalothorax shapes of *M. borellii* and *T. borellianus*.

Still using a microgeographic scale and taking as a based the similarities between the phenotype of individuals, it was possible to identify movements of decapods in the case of connected rivers. A minor exchange of decapods occurred when the distance between the sampled locations was bigger (mesogeographic scale). This showed a strengthened relationship between changes of the phenotype and the geographical location of the examined locations.

The relationships among shapes of specimens were different in several moments of the water cycle (water micro-fluctuations), indicating possible movements related to the river dynamic.

Focusing on the variations of the inter-populational shape of each species it was observed a different dispersion among the morphotypes studied. This is related to the history of life and type of locomotion.

Using a mesogeographic scale it was possible to identify that the populations of *M. borellii* in the most remoted locations sites were slightly genetically structured. This demonstrates the existence of gene flow among populations and high levels of heterozygosity.

The population density in the cases of *M. borellii* and *P. argentinus* changed according to the connection phases of the ponds with the adjacent lotic system. Furthermore, the density varied considering the interaction of the two species and the connection phases. Regarding the size of prawns, largest individuals were identified in the cases of a low population density.

The changes in the size of *M. borellii* and crab *T. borellianus* populations in a connected pond suggested possible movements and deaths during low water periods. The highest percentage and frequency of recapture observed in *T. borellianus* indicated different dispersal rate between *M. borellii* and *T. borellianus*. Among the recaptured prawns and crabs the size that represented the higher number was the intermediate.

Aspects such as: the occurrence of movements of individuals among populations, connectivity and isolation of these populations were evidenced during the work. These factors illustrate meta-population dynamics of prawns and crabs in lotic and lentic environments of floodplain connected to the moment of the water cycle.

To conclude, water fluctuations and hydrological connectivity in a dynamic system of floodplain regulate the changes and movements of decapods subpopulations. This is a complex phenomenon that can be understood by the concept of meta-population. In this sense, water fluctuations constituted a macro-factor that regulates others environmental variables and explains the richness, distribution and abundance of decapods living in these systems.

1. INTRODUCCIÓN

Dinámicas poblacionales en contextos heterogéneos: un abordaje metapoblacional

Los primeros estudios sobre dinámicas poblacionales biológicas indagan sobre el equilibrio estable en contextos espaciales homogéneos (Pielou, 1969; Murray, 1989). Sin embargo, otros enfoques consideran la heterogeneidad espacial y ambiental en los intentos de comprender la estructura y funcionamiento de las poblaciones (Levins, 1969; Hanski, 1999). Estas consideraciones son abordadas por varios ecólogos que proponen la “Teoría de Metapoblaciones” como una forma de entender a las dinámicas poblacionales en un contexto de las dinámicas del hábitat (Levins, 1969; Hanski, 1999). El término metapoblación es acuñado por Levins en 1969, y a partir de entonces, la etapa de la Biología de Metapoblaciones inicia un discreto proceso de crecimiento hasta el año 1985, en que comienza a ser ampliamente considerada por la comunidad científica (Hanski y Simberloff, 1997). Una metapoblación es un conjunto de sub-poblaciones unidas por eventos de dispersión en un equilibrio dinámico de extinciones y recolonizaciones (Levins, 1969; Hanski, 1999). Los modelos de metapoblación incorporan la estructura dinámica del paisaje de acuerdo con los parches de hábitat adecuados que quedan para varias generaciones de especies (Hanski, 1999). Durante el tiempo de vida de un parche de hábitat, las poblaciones se establecen a través de la colonización, extinciones estocásticas y recolonizaciones (Hanski, 1997; Harrison y Taylor, 1997; Hanski y Gaggiotti, 2004). En este sentido, el tamaño de la población es afectado por la natalidad e inmigración que incrementan el tamaño poblacional; y mortalidad y emigración, que lo reducen (Hanski, 1999). Varios estudios empíricos se son necesarios para entender cómo las dinámicas de las poblaciones están influenciadas por las dinámicas del hábitat (Harrison y Taylor, 1997; Thomas, 1994, Thomas y Hanski, 1997). Por otra parte, las dinámicas poblacionales adquieren especial interés en sistemas fluctuantes como los de llanura de inundación, ya que la heterogeneidad de hábitats de éstos afecta la abundancia y distribución de las especies (Ward y col., 2002; Winemiller, 2004).

Cuenca del Río de La Plata, subcuenca del río Paraná y Uruguay

La cuenca del Río de La Plata es uno de los sistemas acuáticos más grandes de América del Sur con un área de más de tres millones de kilómetros cuadrados. Abarca importantes territorios pertenecientes a Argentina, Bolivia, Brasil, Uruguay y Paraguay. Está

conformada por el río Paraná (subcuenca más importante) y el río Uruguay (Figura 1) (Bonetto y Wais, 1995). El río Paraná tiene su origen en la confluencia del río Paranaíba y el río Grande; desde las cabeceras a la desembocadura presenta una alta diversidad de ambientes lóticos y leníticos que varían en sus características físicas y químicas (Drago, 2007). Por la extensión y la complejidad de este sistema fluvial, son reconocidas cuatro secciones generales del Paraná: Paraná Superior, Alto Paraná, Paraná Medio y Paraná Inferior (Bonetto y Drago, 1968). El Paraná Medio fluye entre una margen izquierda alta y otra derecha baja, caracterizando un valle aluvial. La llanura de inundación del Paraná Medio e Inferior se desarrolla desde la confluencia de los ríos Paraguay y Paraná hasta la desembocadura en el río de La Plata. Esta tiene acerca de 20 000 km² y se extiende por 1000 km a lo largo del valle del río (Bonetto y Wais, 1995). Los dos grandes ríos de la cuenca, el Paraná y el Uruguay, tienen una densa red de afluentes, subafluentes y tributarios menores, como los ríos Paraguay, Salado, Saladillo y Miriñay (Fig. 1). Las fuentes del río Salado surgen en las estribaciones orientales de los Andes y se unen al río Paraná en su curso medio (Iriondo y Paira, 2007). La región sureste del sistema del río Salado, ubicada en la provincia de Santa Fe, está compuesta por una serie de grandes paleocauces estables. La característica principal de estos es que poseen principalmente clastos del tamaño de arena bien seleccionada, marcados meandros, y una anchura de hasta 200 m. El resto de la región distal está formada por limo arcilloso de origen pantanoso. El área se inunda durante varios meses en años húmedos, presenta una forma plana, y los paisajes se caracterizan por praderas de hierbas con pequeñas superficies cubiertas de densos bosques llamados "isletas"(pequeñas islas) (Iriondo y Paira, 2007). El río Saladillo es un pequeño afluente del río Paraná que desemboca en la provincia de Santa Fe. La cuenca del río Saladillo incluye dos principales sistemas fluviales: Saladillo Dulce, de 600 km y Saladillo Amargo, de 490 km, ambos desembocan en el río Saladillo (Drago y Paira, 1985). En esta subcuenca hay una gran cantidad de pequeños ambientes acuáticos temporales y permanentes (José de Paggi y Koste, 1988). La subcuenca del Río Miriñay se desarrolla en la provincia de Corrientes y posee un sentido Norte-Sur, iniciándose en los Esteros del Iberá; este curso vierte sus aguas al río Uruguay en las cercanías de la localidad de Monte Caseros (Alarcón e Insaurrealde, 2011). Esta cuenca está compuesta de ocho subcuencas menores, cuatro de ellas se localizan al Oeste del colector principal (Ayuí Grande, Yaguarí, Curuzú Cuatiá e Yrupé), dos al Este (Quiyati y Ayuí) y dos propias del río Miriñay (al norte de la confluencia con el arroyo Ayuí Grande y la restante al sur de la confluencia con el mismo arroyo) (Alarcón e Insaurrealde, 2011).

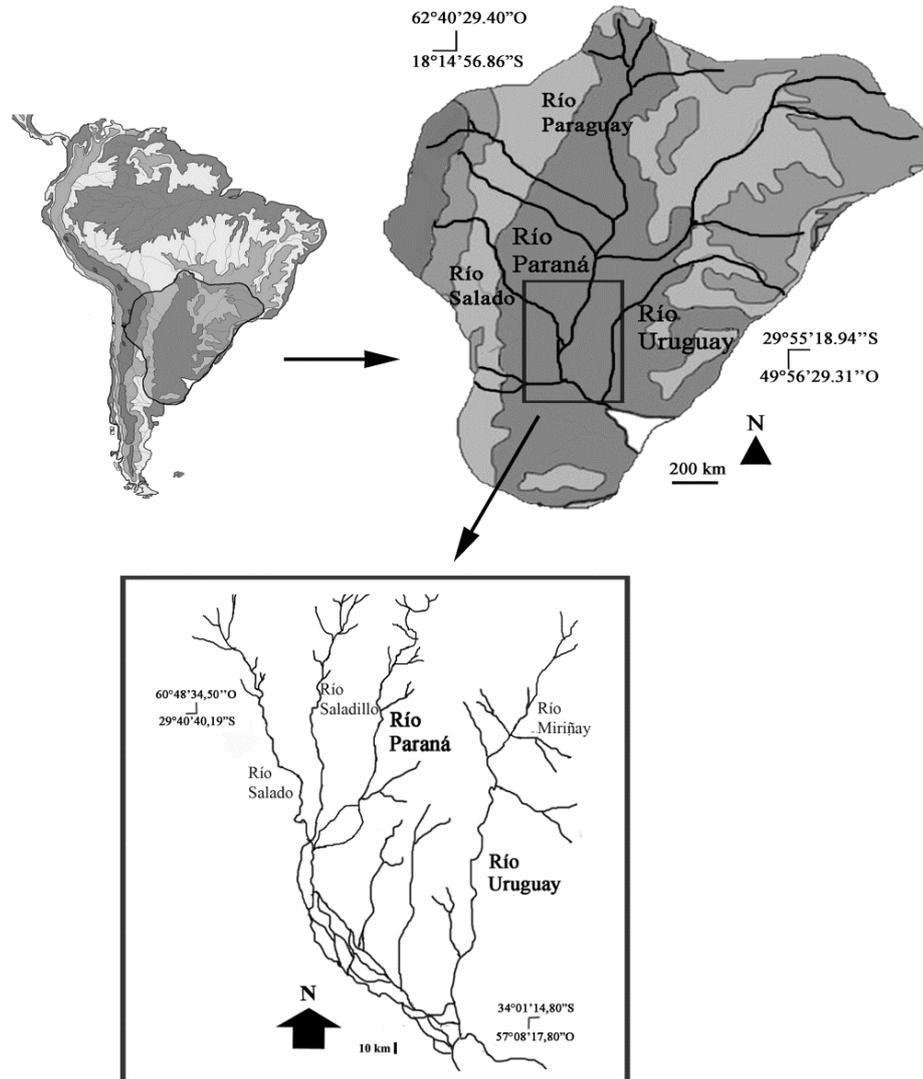


Fig. 1. Cuenca del Río de La Plata. El río Paraná (la subcuenca más importante) y el río Uruguay. Red de afluentes, subafluentes y tributarios menores (ríos Paraguay, Salado, Saladillo y Miriñay).

Sistemas dinámicos de llanura de inundación

Las redes fluviales de los sistemas con llanura de inundación proporcionan oportunidades para la especiación alopátrica de taxones acuáticos y también sirven como reservorios que acumulan las especies a través del tiempo evolutivo (Winemiller, 2004). Además, la alta heterogeneidad de hábitats y la naturaleza ecotonal de los paisajes de ríos con llanura aluvial también fomenta la riqueza de taxones terrestres (Winemiller, 2004). En este

sentido, las llanuras de inundación varían ampliamente en sus características ambientales influyendo en la dinámica espacial y biológica del sistema (Ward y col., 2002; Winemiller, 2004). El valle aluvial, ubicado principalmente en la sección media e inferior del río Paraná, es un complejo conjunto de ambientes lóticos y leníticos (Bonetto y Wais, 1995; Drago, 2007). El principal factor que modela la dinámica del sistema del río Paraná y su llanura de inundación es el ciclo hidrosedimentológico (Junk y col., 1989; Neiff, 1990). Períodos de aguas altas (potamofase) y bajas (limnofase) forman fases complementarias del ciclo, que tienen influencia en la estabilidad de los ecosistemas fluviales (Neiff, 1990). Los niveles hidrométricos de los ríos responden a un patrón sinusoidal originado en la diferencia entre exceso y deficiencia de agua. Esto determina curvas hidrométricas sinusoidales en los hidrómetros colocados en el curso del río (Neiff, 1999). El período de inundación (potamofase) ocurre históricamente durante primavera - verano, mientras que el periodo de estiaje (limnofase) es en otoño - invierno (Bonetto y Wais, 1995; Drago, 2007). El carácter distintivo de estos hidrosistemas es que afectan la riqueza, distribución y abundancia de organismos que viven en estos sistemas (Junk y col., 1989; Neiff, 1990; Winemiller, 2004; Williner y col., 2010).

En ríos con llanuras de inundación, las fluctuaciones hídricas conectan el canal principal y la zona de inundación. Esto determina la posibilidad de conexión entre ambientes leníticos y lóticos, como así también el tiempo de residencia del agua, lo que determina entre los cuerpos de agua distintas posibilidades de intercambio de nutrientes, organismos, entre otros (Junk y col., 1989; Neiff, 1990; Poff y Allan, 1995; Ward y Stanford, 1995; Winemiller, 2004). Los sistemas de llanuras aluviales proporcionan un gradiente de tamaño y permanencia de las lagunas temporales, y condiciones físicas y químicas que cambian con el nivel de inundación del río adyacente (Drago, 1989; Doss, 1993; Winemiller, 2004). Dependiendo del caudal del río, estos ambientes acuáticos están interconectados o aislados del río principal (Winemiller, 2004). Algunos hábitats acuáticos en una llanura de inundación están aislados unos de otros y sujetos a la influencia de fuerzas locales durante los períodos de aguas bajas, como los efectos de las interacciones biológicas, lluvias, entrada de afluentes laterales, la suspensión de sedimento y diferencias en las sucesiones ecológicas (Thomaz y col., 1997; Lewis y col., 2000; Carvalho y col., 2001).

Además de las fluctuaciones del río, que conectan o aíslan los ambientes leníticos al canal principal, la conectividad hidrológica se utiliza ampliamente para describir conexiones espaciales a nivel de los paisajes fluviales (Ward, 1989; Amoros y Bornette, 2002). Esta

conectividad ofrece un corredor para la biota y materiales para moverse entre los parches, y a menudo se supone que la presencia de agua actúa como un puente entre hábitats para los organismos (Jenkins y Boulton, 2003). Las conexiones dentro de cuencas y entre cuencas, activadas por la dinámica hídrica, son un excelente mecanismo de dispersión de organismos (José de Paggi y Paggi, 2007). En este sentido, la naturaleza dinámica y jerárquica de los ecosistemas lóticos se puede conceptualizar teniendo en cuenta cuatro dimensiones del hidrosistema fluvial: longitudinal, lateral, vertical y temporal (Ward, 1989). Las interacciones río arriba-abajo constituyen la dimensión longitudinal. La dimensión lateral incluye interacciones entre el canal principal, las llanuras de inundación y las lagunas. Las interacciones también pueden ocurrir entre el canal y las aguas subterráneas (dimensión vertical), y a lo largo de una escala temporal (dimensión temporal) (Ward, 1989).

Estudios poblacionales en sistemas de llanura de inundación

- **Decápodos de agua dulce**

En el extremo sur de América del Sur están representadas cinco familias de crustáceos decápodos de agua dulce, encontrándose en el territorio argentino cerca de 60 especies. Estas se agrupan en 4 grupos morfológicos: camarones (Sergestidae y Palaemonidae), langostas (Parastacidae), cangrejos (Trichodactylidae) y pseudo-cangrejos (Aeglididae) (Williner y col., 2009). Estos grupos forman parte de la estructura de la comunidad de ambientes lóticos y leníticos del valle aluvial del río Paraná (Collins y col., 2007; Williner y col., 2010). Sin embargo, la diversidad de esta sección del río es baja en comparación con la de otros ríos con llanuras de inundación. Esto se debe a que el nacimiento del río Paraná y sus principales afluentes se produce en zonas tropicales, mientras que su desembocadura se encuentra en una latitud más austral con clima templado (Williner y col., 2010). La evolución conjunta de las poblaciones de decápodos y sus ambientes y el ajuste a nuevas condiciones abióticas determinan la diversidad de decápodos y sus densidades en el río Paraná y su llanura de inundación (Collins, 2000a; Collins y col., 2002; Collins y col., 2009).

En los ambientes dulceacuícolas de Argentina se analizan aspectos sistemáticos, biológicos y ecológicos de algunas especies de los crustáceos mencionados (Collins y col., 2006a; Collins y col., 2007; Williner y col., 2009; Williner y col., 2010). Estos estudios indican que las poblaciones de decápodos dulceacuícolas están ajustadas a la dinámica hídrica

del río Paraná. Las poblaciones de macrocrustáceos muestran un ordenamiento y distribución espacial gobernados por factores físicos, químicos y biológicos que marcan cierta heterogeneidad dentro de un hidrosistema (Walker, 1994; Carter y col., 1996). Estas son afectadas por presiones intrínsecas y extrínsecas, cambiando sus densidades a lo largo del año, como ocurre en otros crustáceos (Palmer y col., 1996). La eliminación de decápodos en un área se produce con frecuencia o rara vez, por períodos de tiempo prolongados o cortos, debido a la intensidad de la perturbación (por ejemplo, inundaciones, sequías, temperaturas extremas, pérdida de refugio) (Collins, 2000b).

Algunos trabajos sobre las poblaciones de crustáceos indican la relación de sus dinámicas poblacionales con las fases del ciclo hídrico. Por ejemplo, son estudiados los efectos de bajantes extremas en poblaciones de crustáceos en un riacho tropical de Puerto Rico (Covich y col., 2003). Asimismo, en la región del Paraná Medio se pueden reconocer cuatro momentos diferentes en las densidades de palemónidos y tricodactílicos coincidente con el ciclo impuesto por el régimen hídrico (Collins, 2000b; Collins y col., 2007; Williner y col., 2010). De esta manera, se considera al régimen hídrico como un macrofactor importante que regula otros factores (como temperatura, conductividad, transparencia, velocidad de corriente, etc.) y que puede explicar la riqueza, distribución y abundancia de organismos que viven en estos sistemas (Junk y col., 1989; Neiff y col., 2001; Aoyagui y col., 2004; Winemiller, 2004; Arrington y col., 2006; Mayora y col., 2013).

- **Variables ambientales, gradientes de distribución y tamaño de los organismos**

Por otra parte, las condiciones ambientales y los procesos poblacionales pueden determinar la abundancia y distribución de las especies. Varios autores sugieren la relación entre la densidad poblacional local y la distribución espacial de los individuos en una escala geográfica (Andrewartha y Birch, 1954; Krebs, 1978; Bock y Ricklefs, 1983; Ehrlén y Morris, 2015). Asimismo, Birge (1897) encuentra que los hábitat acuáticos afectan la distribución de organismos, ya que pueden ser muy variables en diferentes factores tales como luz, temperatura, oxígeno, y limitación de nutrientes. En ríos dinámicos con llanura de inundación, las variables ambientales y los gradientes de distribución pueden ser claves en el estudio de las dinámicas y estructura poblacionales. Por ejemplo, la temperatura y velocidad de flujo del agua influyen en la abundancia y distribución del zooplancton en ríos con llanura de inundación. La falta de regularidad estacional en el comportamiento hidrométrico del río

Paraná interfiere en el impacto de la temperatura influyendo en la abundancia del zooplancton (Paggi y José de Paggi, 1990, José de Paggi y Paggi, 2007). Además se observan tendencias, río abajo, en relación al aumento de la biomasa del zooplancton y zoobentos a lo largo de un gradiente longitudinal en el río Paraná Medio (José de Paggi y Paggi, 2007; Ezcurra de Drago y Marchese, 2007). Asimismo, las conexiones entre cuencas y conexiones intracuenas, activadas por la dinámica hídrica, son un excelente mecanismo de dispersión que afecta las dinámicas poblacionales de rotíferos (José de Paggi y Paggi, 2007). Por otro lado, en ríos neotropicales se describen los efectos de los flujos variables del río por respuesta a disturbios naturales sobre la distribución y abundancia de camarones a lo largo de diferentes gradientes (Covich y col., 1996).

En sistemas con llanura aluvial, comúnmente, la temperatura coincide con el ciclo hídrico del agua, lo que hace difícil determinar qué factor es más importante. Estos ciclos podrían estar asociados con los ciclos biológicos de los decápodos, por ejemplo, el momento y duración de su ciclo reproductivo (Collins y col., 2007; Williner y col., 2010). En este sentido, la heterogeneidad de un sistema con llanura de inundación también tiene un impacto en la proporción de sexos y ciclo reproductivo en decápodos (Williner y col., 2010). En el río Paraná Medio, el crecimiento, desarrollo y reproducción son eventos activos durante los períodos de primavera hasta el otoño, cuando los macrofactores (ciclo hídrico y térmico) muestran sus máximos valores (Collins y col., 2007).

Por otra parte, los estudios poblacionales tienen en cuenta la variación de los tamaños de los organismos, relacionándolos con factores ambientales, espaciales y/o ecológicos. El tamaño del cuerpo es reconocido como un atributo importante de la biología funcional y ecología de los animales (Hart y Bychek, 2011). Está relacionado con rasgos ecológicos, fisiológicos e históricos y es considerado uno de los atributos más importantes de los organismos (Roy y Martien, 2001). Varios estudios focalizan en la distribución espacial del tamaño corporal a través de gradientes ambientales tales como aquellos asociados con la latitud y la profundidad (Rosenfield, 2002; Smith y Brown, 2002). La variación ambiental afecta a las diferencias de los tamaños en la estructura poblacional. En ambientes acuáticos, temperatura y tamaño del cuerpo son los mayores factores que influyen los procesos ecológicos y fisiológicos de los organismos (Hildrew y col., 2007). Por ejemplo, en microcrustáceos de agua dulce, los ambientes de temperaturas más altas presentan animales más pequeños debido a que la mayor temperatura acorta el tiempo de generación (Gillooly y Dodson, 2000). Asimismo, en sistemas con llanura de inundación, la dinámica del río puede

inducir cambios en las tallas de los individuos, observándose cambios en los tamaños del zooplancton durante períodos de aislamiento e inundación (José de Paggi y Paggi, 2007).

Movimientos de decápodos dulceacuícolas

Las poblaciones de decápodos experimentan movimientos continuos dentro de cada ambiente acuático de la llanura de inundación con ritmos definidos, lo que podría estar inducido por factores abióticos y bióticos en un sistema dinámico en relación a escalas espaciales y temporales (Williner y col., 2010). La dispersión está relacionada con los movimientos de los organismos, y se define como un movimiento de una distancia especificada o desde un parche predefinido a otro (Bennetts y col., 2003). El régimen hídrico de un sistema de llanura de inundación tiende a homogeneizar poblaciones entre cuerpos de agua en períodos de aguas altas, disminuyendo las diferencias entre las poblaciones de sitios cercanos (Gomes y col., 2012). Además, la corriente de agua adquiere importancia en sistemas con llanuras de inundación porque tiene un efecto sobre la distribución de la fauna y el movimiento de invertebrados acuáticos (Olden y col., 2004).

La dispersión y presencia de camarones y cangrejos en un ambiente dependen de la disponibilidad de refugios, sedimento, oferta trófica, competencia y presencia de depredadores. A estos condicionantes se suma el efecto modelador de las fluctuaciones hídricas (Fernandez y Collins, 2002; Collins y col., 2006a; Collins y col., 2007; Williner y col., 2010). Estudios en el camarón *Palaemon longirostris* muestran a las migraciones y movimientos, en un río del suroeste de Portugal, como respuesta a variaciones en las condiciones ambientales (Cartaxana, 1994). Otros autores (Walker y Ferreira, 1985) determinan que el aumento de las poblaciones del camarón *Macrobrachium amazonicum* en el río Amazonas está asociado a migraciones durante períodos de inundación. En cuanto a los decápodos del río Paraná, la disponibilidad de refugios y alimento en relación a la dinámica hídrica es un factor influyente en las variaciones poblacionales. Así, camarones como *M. borellii* (Nobili, 1896) y cangrejos como *Trichodactylus borellianus* (Nobili, 1896), encontrados en ambientes lóticos y leníticos asociados a la vegetación acuática sumergida o flotante (en raíces, hojas, etc.), dependen de la permanencia de dicha vegetación, regulada por el nivel del agua, velocidad de corriente y variaciones de temperatura (Collins y col., 2006b; Williner y col., 2010). Los movimientos de larga distancia de las especies de camarones como *M. borellii* y *Palaemonetes argentinus* (Nobili, 1901), y del cangrejo *Trichodactylus*

borellianus se producen de forma pasiva, transportados por el flujo del agua o la vegetación acuática. Las plantas flotantes libres son las macrófitas más productivas del valle aluvial del río Paraná, y la asociación de macroinvertebrados en las raíces de estas plantas fue registrada por varios autores (Poi de Neiff y Neiff, 1980; Poi de Neiff y Carignan, 1997; Collins y col., 2006b; Poi de Neiff y Neiff, 2006). Las especies de camarones también efectúan regularmente micro-desplazamientos dentro de lagos, lagunas o ríos (Williner y col., 2010). El régimen hídrico también afecta a las poblaciones de decápodos bentónicos, como los cangrejos de la especie *Zilchiopsis collastinensis* (Pretzmann, 1968), que construyen sus cuevas en áreas de barro con limo y arcilla y que pueden encontrar refugios en los restos de vegetación suspendidos en el fondo del río (ramas, troncos, etc.) (Collins y col., 2007; Williner y col., 2010).

Aspectos poblacionales en decápodos dulceacuícolas

La dispersión y conectividad de las poblaciones de invertebrados de agua dulce son difíciles de estudiar directamente. Estudios de carácter morfológico son importantes para dilucidar patrones en la variación fenotípica y de carácter genético entre poblaciones (Vasconcellos y col., 2008; Silva y col., 2010). La conectividad de las poblaciones puede deducirse de los estudios biológicos mediante la comparación de las diferencias en características que son influenciadas por factores ambientales y genéticos (Cowen y Sponaugle, 2009). En este sentido, los movimientos de los organismos y la conectividad de las poblaciones se pueden estudiar a partir de las variaciones de forma de los individuos y de la estimación del flujo génico de las poblaciones (Alibert y col., 2001; Waples y Gaggiotti, 2006; Torres y col., 2014a y b). Además, estudios de dinámica poblacional, a partir de la estimación de la abundancia y de métodos de marca-recaptura de organismos, pueden ser útiles para estimar dichos patrones (Gherardi y col., 1998, 2000; Collins y col., 2006b).

- **Estudios morfométricos**

La evaluación morfométrica de los individuos permite delinear las formas que caracterizan las diversas poblaciones de diferentes ambientes en los crustáceos (Rufino y col., 2006, Anastasiadou y col., 2008, 2009; Konan y col., 2010, Silva y col., 2010, Srijaya y col., 2010; Bissaro y col., 2012). Además, el estudio de las variaciones en los sexos de las formas

(dimorfismo sexual), dentro y entre poblaciones permite entender los procesos que caracterizan a hembras y machos en los decápodos (Giri y Collins, 2004; Giri y Loy, 2008; Barría y col., 2011).

La variación morfométrica entre poblaciones provee una base en las investigaciones de estructuras poblacionales y es aplicable al estudio de los cambios ambientales inducidos (Dimmock y col., 2004; Rufino y col., 2004; Anastasiadou y Leonardos, 2008; Anastasiadou y col., 2009; Konan y col., 2010; Srijaya y col., 2010). Estudios morfométricos existentes en decápodos, más precisamente en camarones, utilizan análisis biométricos con el objetivo de comparar poblaciones (Tzeng y col., 2001; Tzeng, 2004; Anastasiadou y Leonardos, 2008; Anastasiadou y col., 2009; Konan y col., 2010). Asimismo, algunos autores estudian las variaciones en el crecimiento del rostro en relación al caparazón en camarones (Sardà y Demestre, 1989; Kapiris y Thessalou-Legaki, 2001; May-Kú y col., 2005; Kapiris y Kavvadas, 2009; Ocasio-Torres y col., 2014). El crecimiento relativo en crustáceos decápodos fue propuesto por Hartnoll (1978) y es considerado una herramienta importante en indicar dimorfismo sexual y madurez reproductiva, caracterizar y comparar poblaciones de camarones (Tzeng y col., 2001; Mariappan y Balasundaram, 2004; El-Kasheif y col., 2012) y observar la influencia del ambiente en el crecimiento (Dimmock y col., 2004). En cuanto a las variaciones en el rostro en camarones, se reportan cambios en el número de espinas en camarones de agua dulce de la familia Palaemonidae (Ringuelet, 1949; García-Dávila y col., 2005; Torres y col., 2014a). La variabilidad del rostro es estudiada por varios autores en camarones de la familia Aristeidae indicando su relación con el sexo, madurez reproductiva, tamaño y comportamiento de nado (Burukovsky y Romensky, 1972); hábitat (Burukovsky, 1972); apareamiento (Palombi, 1939) y alimentación (Cartes y Sardà, 1989). Sin embargo la evidencia sobre las variaciones morfométricas de esta estructura en camarones de agua dulce es escasa (Anastasiadou y Leonardos, 2008; Anastasiadou y col., 2009; Konan y col., 2010; Torres y col., 2014a).

En individuos de poblaciones que habitan varias áreas, se puede observar una marcada diferencia en sus estructuras morfométricas cuando se analizan estadísticamente los datos (Srijaya y col., 2010). En cuanto a las variaciones de forma en decápodos, estudios biométricos son abordados en numerosas especies, sin embargo existen otros métodos eficaces que promueven aspectos cualitativos y cuantitativos de comparación de formas (Monteiro, 1999). Uno de ellos es la Morfometría Geométrica (MG), la cual consiste, básicamente, en el estudio de la variación de la forma y su covariación con otras variables,

entendiendo este proceso como una parte integral de la biología de los organismos (Adams, 1999). El campo de la morfometría sufrió una revolución en la que los enfoques tradicionales basados en conjuntos de mediciones de distancia dieron paso a métodos geométricos (Corti, 1993; Rohlf y Marcus, 1993). Estos nuevos métodos capturan la forma usando coordenadas cartesianas de landmarks homólogos. Un landmark es un punto determinado en un objeto (Dryden y Mardia, 1998). Las formas son capturadas después que los efectos no asociados a la variación de forma (localización, orientación y tamaño del individuo) son removidos. Estos métodos son bastantes potentes, generan un conjunto de variables de forma que puede ser usado como prueba de hipótesis y proporcionan una manera de describir visualmente patrones de diferencias de forma en los datos (Adams y col., 2013; Klingenberg, 2013). Esto puede realizarse a través de la deformación de cuadrículas inspirada por lo presentado por Thompson (1917).

Como se mencionó anteriormente, los estudios morfológicos sirven para dilucidar patrones en la variación fenotípica entre poblaciones. La conectividad y los movimientos de los individuos pueden ser estimados a partir de las variaciones de forma (Alibert y col., 2001; Sadeghi y col., 2009; Torres y col., 2014a y b). Algunos estudios utilizan morfometría geométrica para comparar las poblaciones de especies de decápodos de agua dulce (Giri y Collins, 2004; Giri y Loy, 2008; Barría y col., 2011; Idaszkin y col., 2013; Zimmermann y col., 2012; Torres y col. 2014a y b). Sin embargo sólo algunos dan cuenta acerca de los movimientos y conectividades poblacionales de decápodos en sistemas dinámicos de llanura de inundación (Torres y col. 2014a y b). En ríos dinámicos con llanura aluvial, las fluctuaciones hídricas, y con esto la corriente del agua (Olden y col., 2004) pueden provocar cambios en las poblaciones y movimientos de decápodos (Williner y col., 2010) influyendo en las relaciones de variación de forma entre los individuos de las poblaciones (Torres y col. 2014 a y b). Además, en sistemas lóticos, la conectividad hidrológica a menudo actúa como un puente entre hábitats en los organismos (Jenkins y Boulton, 2003) promoviendo la conectividad de las poblaciones, el intercambio génico y con esto la similitud de formas de los individuos entre las poblaciones (Torres y col. 2014 a y b). Por otra parte, las variaciones morfológicas son reconocidas como indicadores de patrones de gradientes de distribución geográfica en diferentes especies, mostrando diferencias en las poblaciones a lo largo de una escala temporal o geográfica (Cardini, y col., 2007; Vonlanthen y col., 2009). Esta variación puede ser producto del nivel de intercambio de individuos entre poblaciones más o menos distantes, con barreras o facilitadores de movimiento. Algunos estudios de morfometría

geométrica entre poblaciones de decápodos indican variaciones de forma a lo largo de gradientes de distribución geográfica (Hopkins y Thurman, 2010; Giri y Collins, 2014; Torres y col., 2014 a y b) y en relación a las distancias entre poblaciones (Konan y col., 2010; Torres y col., 2014a). Además, la plasticidad en la morfología como resultado de la expresión fenotípica ante la presión de las condiciones ambientales puede ser una respuesta sumada a la variación geográfica (Miner y col., 2005). De esta forma, cambios morfológicos en poblaciones de decápodos son estudiados en relación a diferencias ambientales (Dimmock y col., 2004; Rufino y col., 2004; Anastasiadou y Leonardos, 2008; Konan y col., 2010; Srijava y col., 2010).

- **Estudios genéticos**

Las variaciones morfométricas de los individuos, intra e interpoblacionales, pueden atribuirse al intercambio génico expresado en el fenotipo y a las variables ambientales que influyen en la plasticidad fenotípica (Schulz y col., 2004; Silva y col., 2009). Los análisis genéticos poblacionales pueden revelar aspectos importantes de la evolución y la ecología de la especie, como la selección natural, flujo de genes, variación y diferenciación genética. A modo de ejemplo, la cantidad de variabilidad genética puede determinar la capacidad de adaptación a los cambios ambientales, mientras que el flujo de genes permite la conectividad entre las poblaciones (Rousset, 2001). Por otra parte, a partir de la distribución de marcadores genéticos moleculares, se pueden inferir rasgos ecológicos importantes, como la forma en la que un grupo está estructurado en relación al comportamiento sexual (sistema de apareamiento) y los límites espaciales de la población (Rousset, 2001). Los estudios de la estimación del flujo génico de las poblaciones se basan principalmente en observar la distribución espacial de alelos en las poblaciones para hacer inferencias de los niveles o patrones de flujo génico (Slatkin, 1987; Giri y col., 2014). Estos estudios permiten definir la variabilidad genética de las poblaciones así como la estructura poblacional (Giri y col., 2014). Uno de los métodos utilizado en decápodos para estimar el flujo génico es el análisis de marcadores moleculares tipo ISSR (Inter Short-Sequence Repeats) (Schulz y col., 2004; Fernández y col., 2011; Giri y col., 2014). Esta es una técnica relativamente reciente (Bornet y Branchard, 2001) que evalúa la variación en las regiones de microsátélites. Una de las ventajas de ISSR es que amplifica universalmente el ADN de muchos grupos de taxa similares (Machkour-M'Rabet y col., 2009). Estudios sobre la variación genética clásica se

realizan mediante la amplificación aleatoria de ADN polimórfico (RAPD), pero algunos autores observan que los marcadores ISSR son una mejor elección para la detección de polimorfismo (Abbot, 2001; Qian y col., 2001).

En decápodos de agua dulce, los estudios de genética de poblaciones sugieren diferentes patrones de flujo génico que indican niveles estructurales según la distancia o la separación de las poblaciones, en el tiempo o espacio, o variaciones en relación al área y edad del hábitat y migración potencial (Fuller y Lester, 1980; Daniels y col., 1999; Daniels, 2003; Schubart y Huber, 2006; Shih y col., 2006; Xu y col., 2009; Klinbunga y col., 2010; Barber y col., 2011, 2012). Por ejemplo, Giri y col. (2014) describen la estructura genética y el flujo génico entre poblaciones del pseudocangrejo del género *Aegla* en Argentina. A pesar de la información existente en decápodos de agua dulce, no existen hasta el momento estudios genéticos en poblaciones a escalas micro y mesogeográficas, en contextos de sistemas con llanura de inundación. Asimismo, el estudio del flujo génico entre poblaciones de ríos conectados de llanura aluvial adquiere especial importancia al mantener la diversidad biológica y genética (Kupfer y Meitzen, 2012).

- **Estudios de marca-recaptura**

Conocer la estructura y dinámica poblacional en decápodos de agua dulce es de gran interés en estudios biológicos, ecológicos y de manejo de pesquerías (Dudgeon, 1985; Collins y col., 2006b; Scalici y Gherardi, 2007; Lucena-Fredou y col., 2010; Davanso y col., 2013; Taddei y col., 2015). Algunos estudios utilizan técnicas de marca-recaptura en estimar tamaños poblacionales en decápodos dulceacuícolas (Rabeni y col., 1997; Bueno y col., 2007; Pilotto y col., 2008; De Azevedo Carvalho y col., 2013; Bueno y col., 2014), y patrones espaciales y temporales de movimiento (Gherardi y col., 2000; Collins, 2000b; Robinson y col., 2000). El método de marca-recaptura es una herramienta frecuentemente utilizada para la estimación del tamaño de la población y de los movimientos de organismos móviles aplicado desde el siglo XVII (Graunt, 1662). Varios autores mejoraron las técnicas y métodos desarrollados en conjunción con las diferentes características de la población y del ambiente (Burnham y Overton, 1979; Yamamura y col., 1992, 2003; Wileyto y col., 1994; Bell y col., 2003; Crespin y col., 2008). La estimación del tamaño poblacional y los movimientos de decápodos en lagunas conectadas en sistemas de llanura de inundación, adquiere gran importancia debido al intercambio de organismos entre el canal principal y las lagunas

(Winemiller, 2004; Williner y col., 2010). Además, como se mencionó previamente, algunos decápodos en estos sistemas efectúan regularmente micro-desplazamientos activos dentro de las lagunas (Collins, 2000b; Williner y col., 2010).

Ambientes leníticos: fluctuaciones hídricas y dinámicas poblacionales

Como se mencionó previamente, las fluctuaciones hídricas de los sistemas con llanura aluvial conectan el cauce principal del río y la zona de inundación promoviendo el intercambio de nutrientes y organismos entre ambientes lóticos y leníticos (Junk y col., 1989; Neiff, 1990; Poff y Allan, 1995; Ward y Stanford, 1995; Winemiller, 2004). Durante los períodos de aguas bajas algunos hábitats están aislados unos de otros y sujetos a la influencia de fuerzas locales como los efectos de las interacciones biológicas, lluvias, entrada de afluentes laterales, la suspensión de sedimento y diferencias en las sucesiones ecológicas (Thomaz y col., 1997; Lewis y col., 2000; Carvalho y col., 2001).

El régimen anual de agua en lagunas de llanuras de inundación se puede dividir en cuatro fases (Drago, 1981): (1) **La fase de subida del agua**, en la que el agua del canal principal sube hasta el llenado del cauce y comienza a llegar a las lagunas. En esta fase comienza el suministro anual de material alóctono a las lagunas. (2) **La fase de inundación**, cuando el río supera el nivel del cauce lleno, el agua de la inundación se extiende sobre los cuerpos de agua y la mayoría de las lagunas pierden su característica lenítica (aguas sin flujo de corriente). La mezcla entre ambientes lóticos y leníticos alcanza su intensidad máxima durante esta fase. (3) **La fase de bajante del agua** cuando el nivel del río está por debajo del nivel de cauce lleno, originando un flujo de los cuerpos de agua leníticos a los canales de llanuras de inundación. Las aguas lóticas vuelven a estar confinadas progresivamente al canal y los cuerpos de agua leníticos regresan a sus condiciones lacustres. (4) **La fase de aislamiento** en la que ocurre la falta de comunicación entre cuerpos de agua lóticos y leníticos y la limitación de las aguas corrientes a sus canales. A veces, las lagunas se secan por completo si el nivel del río es muy bajo. Además, las condiciones limnológicas en los lagos pueden estar influidas por factores meteorológicos, como la temperatura del aire, el viento y la lluvia (Tockner y col., 2000). Varios autores describen el cambio en el número de especies y densidades en relación al ciclo hídrico, mostrando diferencias entre los cuerpos de agua leníticos y lóticos (Collins y col., 2006b; José de Paggi y Paggi, 2007; Rossi y col., 2007; Zalocar de Domitrovic y col., 2007). Durante el aislamiento, las lagunas, vinculadas a la

dinámica del río, actúan como áreas de refugio para las especies (Zalocar de Domitrovic y col., 2007), y esto puede influir en las interacciones bióticas entre especies de las lagunas asociadas. Por ejemplo, cuando el nivel de agua disminuye, los refugios se pierden y las poblaciones de cada especie se concentran, aumentando el contacto entre los individuos en las lagunas (Fernandez y Collins, 2002). De esta manera, las interacciones biológicas (como competencia y depredación) podrían también estar ajustadas al ciclo hídrico (Corti y col., 1997; Azevedo y Verdade, 2012). Así, la dinámica poblacional de decápodos de agua dulce en las lagunas están influenciadas por la variación cíclica del nivel de agua en el canal principal (Collins y col., 2007; Williner y col., 2010). Las poblaciones pueden cambiar debido al movimiento de decápodos entre cuerpos de agua durante bajantes o crecientes. La alta heterogeneidad de ambientes permite que la inestabilidad del sistema (aislamiento o conexión) pueda mantener a las poblaciones a través de los movimientos de los organismos (Williner y col., 2010). Por ejemplo, el desborde de los cuerpos leníticos en el valle aluvial diluye densidades bióticas en las lagunas, pero la abundancia biológica es recubierta rápidamente durante los períodos de aislamiento o aguas bajas (Bonetto y Waiss, 1995; Baranyi y col., 2002). Asimismo, como se mencionó en párrafos anteriores, el tamaño corporal de los individuos puede cambiar tras las crecientes o bajantes del río (José de Paggi y Paggi, 2007). Además de las fluctuaciones de los ríos, las variables ambientales también pueden influir en los cambios poblacionales en decápodos de agua dulce (Dudgeon, 1985; Collins y col., 2006b), como así también en el crecimiento, afectando el tamaño corporal (Dudgeon, 1985; Renzulli y Collins, 2000; Dimmock y col., 2004).

Decápodos dulceacuícolas en ambientes de llanuras de inundación: una perspectiva metapoblacional

Una forma de analizar las dinámicas poblacionales y los movimientos de decápodos en ambientes de llanuras de inundación es a través de una aproximación metapoblacional. Existe una tendencia en la orientación de los estudios ecológicos, que muestra que las dinámicas de las poblaciones naturales en ambientes heterogéneos deberían ser abordadas a nivel de metapoblación (Levins, 1969, 1970; Harrison, 1991; Harrison y Taylor, 1997; Hanski, 1999; Badii y Abreu, 2006; Granado Lorenzo, 2007). Este modelo de análisis postula que las metapoblaciones son poblaciones continuas, que están más o menos divididas en poblaciones locales, reflejando el movimiento de individuos a través de migraciones y de flujo de genes.

La estructura de la metapoblación así como la interacción entre dinámicas locales y patrones de migración, tienen consecuencias no sólo en la ecología de la población sino también en el comportamiento de los individuos, en la estructura genética y en la evolución de las poblaciones y de la metapoblación. En ocasiones, el ambiente físico y las propiedades de la especie, son un factor importante para el estudio de metapoblaciones (Hanski, 1999; Hanski y Gaggiotti, 2004). En el caso de las poblaciones de decápodos de ríos con planicie inundable, las dinámicas metapoblaciones se encuentran relacionadas al régimen hídrico que determina los distintos grados de conexión entre ambientes lóticos y leníticos y a las variaciones ambientales, en relación a la migración, flujo activo y pasivo y a la disponibilidad de refugios (Williner y col., 2010).

Si bien la información detallada en párrafos anteriores muestra una estrecha relación entre el régimen hídrico y la dinámica de las poblaciones de decápodos, no se han realizado aun estudios detallados acerca de los parámetros poblacionales y movimientos en relación con las fluctuaciones hídricas en el tramo medio del río Paraná, bajo el marco teórico de la dinámica que impone un análisis metapoblacional. En el caso de los decápodos en ambientes de planicie de inundación, las poblaciones pueden ser explicadas en términos metapoblacionales. Las migraciones, los flujos activos y pasivos, conexiones y aislamientos de cuerpos de agua, pueden ser moldeados por la duración y disponibilidad de parches de hábitat determinados por el régimen hídrico (Bilton y col., 2001; Williner y col., 2010).

OBJETIVOS

General:

- Describir y analizar la dinámica metapoblacional de decápodos dulceacuícolas en relación a las fluctuaciones hídricas del río Paraná Medio y sus afluentes.

Específicos:

1. Analizar la estructura y dinámica poblacional de decápodos de distintas poblaciones en distintos períodos del río.
2. Estimar movimientos de decápodos entre poblaciones, en distintos períodos del río, a partir de variaciones genéticas y de forma.
3. Describir y analizar los movimientos de decápodos en lagunas conectadas y aisladas temporalmente.

HIPÓTESIS

Hipótesis general:

- Las fluctuaciones hídricas provocan cambios en las estructuras poblacionales de los decápodos a partir de movimientos de sus individuos induciendo cambios en la dinámica metapoblacional.

A partir de esta hipótesis general se formulan las siguientes predicciones:

- La estructura de las poblaciones de camarones y cangrejos en los distintos cuerpos de agua cambiará tras las fases de creciente y bajantes de la dinámica hídrica.
- La proporción de camarones y cangrejos se modificará debido a movimientos durante las dinámicas hídricas.
- Las variaciones genéticas y de forma de los camarones y cangrejos en estudio se relacionarán con los movimientos de decápodos entre las poblaciones, afectados por la dinámica hídrica.

2. MATERIALES Y MÉTODOS

Durante el desarrollo del presente estudio se llevaron a cabo muestreos en ríos considerando escalas meso y microgeográficas en relación a las distancias entre los sitios de muestreo (Figura 2.1a) y también en lagunas (Figura 2.1b), con el fin de contemplar diferentes escalas y conexiones entre ambientes acuáticos de un sistema dinámico de llanura de inundación. Diferentes sitios (cercanos y alejados) de ríos conectados (Figura 2.1a) fueron muestreados en tres momentos del ciclo hídrico considerados como micro-fluctuaciones hídricas. Los individuos recolectados fueron utilizados en análisis de la estructura y dinámica poblacional, y en análisis morfométricos y genéticos. En una escala menor, lagunas aisladas temporalmente y lagunas conectadas (Figura 2.1b) fueron muestreadas con el propósito de evaluar la dinámica, tamaños poblacionales y movimientos de los individuos.

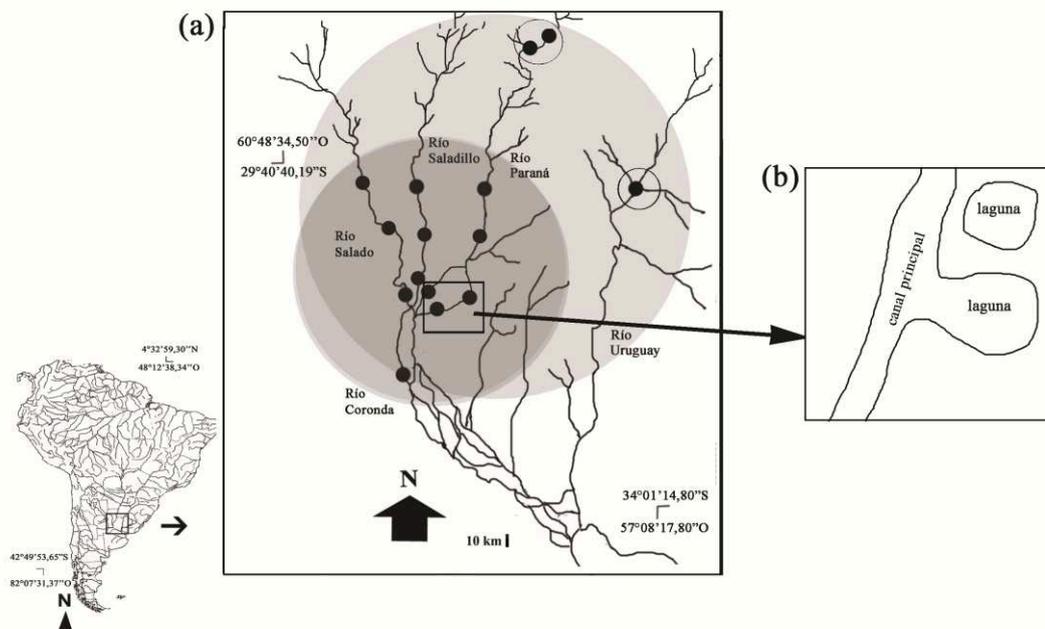


Figura 2.1. Escala mesogeográfica (círculo gris claro) y escala microgeográfica (círculo gris oscuro) consideradas en los muestreos en ríos (a). Puntos negros: sitios de muestreo. Sitios cercanos (círculo gris oscuro), sitios alejados (círculos pequeños negros). Lagunas aisladas y conectadas (b).

2.1. Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en ríos

Cangrejos y camarones fueron recolectados en los meses de octubre y noviembre de 2011, marzo, abril, septiembre y octubre de 2012. Estos períodos correspondieron a tres

momentos del ciclo hídrico de los ríos Paraná y Salado, considerados como micro-fluctuaciones dentro de períodos ordinarios de aguas altas y bajas. Es decir que dentro de períodos ordinarios (aguas altas y bajas), ocurren momentos en que las aguas suben y momentos en que bajan (micro-fluctuaciones). Estos períodos de micro-fluctuaciones fueron caracterizados como Momento 1 (M1): aguas intermedias con tendencia a bajar, ya que los ríos venían de un período de aguas altas comenzando a bajar; Momento 2 (M2): aguas intermedias con tendencia a subir porque los ríos venían de un período de aguas bajas, pero comenzando a subir, y Momento 3 (M3): aguas bajas, porque se trató de micro-fluctuaciones de aguas bajas dentro de un período ordinario de bajante.

Los individuos fueron obtenidos de sitios pertenecientes a los ríos Paraná, Saladillo y Salado (Figura 2.2). La selección de estos ríos se basó en que los tres se caracterizan por presentar diferencias en las variables ambientales, más específicamente, diferencias en la conductividad del agua. A su vez, se seleccionaron porque se encuentran separados entre sí, pero conectados río abajo en la confluencia con el río Coronda, el cual también fue muestreado (Fig. 2.2). Por último, este sistema de ríos de la ciudad de Santa Fe se encuentra influenciado por las dinámicas hídricas de los ríos Paraná y Salado, lo que regularía el intercambio de nutrientes y organismos entre estos. En cada río se seleccionó un sitio (punto), cada 50 km (aproximadamente), con excepción de algunos sitios del río Paraná que presentaron menor distancia, con el objetivo de lograr representatividad. Asimismo, los sitios entre los ríos se localizaron más o menos a la misma latitud entre sí (Fig. 2.2). Con esto se seleccionaron puntos de muestreo cercanos y distantes entre sí que representaron el rango de distribución del sistema de interés dentro de una escala meso y microgeográfica (Fig. 2.2). Por otra parte, también fueron muestreados sitios alejados de este sistema mencionado, que pertenecieron al río Paraná y al río Uruguay de la provincia de Corrientes.

De esta manera se obtuvieron individuos de tres puntos de muestreo (sitios) del río Salado: Arroyo Retobado (AR), Salado Medio (SM) y Santo Tomé (ST); tres puntos del río Saladillo: Saladillo Dulce (SD), Arroyo Saladillo (AS), Laguna Paiva (LP); seis puntos del río Paraná: San Javier (SJ), Cayastá (Cy), Arroyo Leyes (AL), Colastiné (Col), Riacho Santa Fe (RS), Laguna Setúbal (LS); y de un punto del río Coronda: Sauce Viejo (SV) (punto de confluencia entre los tres ríos antes mencionados) (Fig. 2.2). Estos puntos fueron considerados como sitios cercanos en una escala microgeográfica (Fig. 2.2). También se realizaron muestreos en el mes de octubre de 2011 en el río Santa Lucía (SL) (tributario del

río Paraná), en la ciudad de Esquina (Esq) (río Paraná) y en el río Miriñay (My) (tributario del río Uruguay) (Fig. 2.2). Estos tres puntos pertenecen a la provincia de Corrientes, y fueron seleccionados con el fin de obtener individuos de puntos más lejanos a los puntos antes mencionados, considerados en una escala mesogeográfica con respecto a los sitios cercanos (Fig. 2.2).

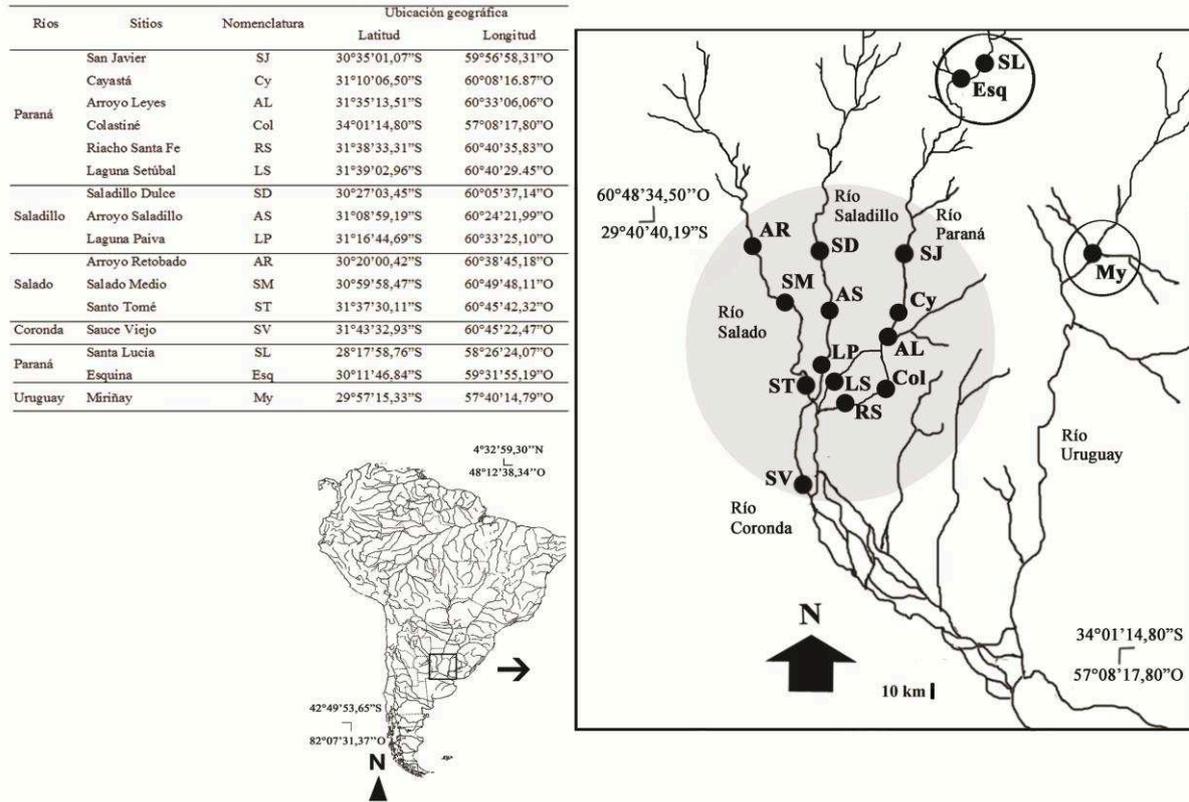


Figura 2.2. Ubicación geográfica (latitud y longitud), nomenclatura y mapa de los sitios de muestreo. El rectángulo representa una escala mesogeográfica de sitios cercanos (círculo grande gris) y alejados (círculos pequeños negros) pertenecientes a ríos conectados. Los sitios cercanos determinan una escala microgeográfica. Río Salado: Arroyo Retobado (AR), Salado Medio (SM), Santo Tomé (ST). Río Saladillo: Saladillo Dulce (SD), Arroyo Saladillo (AS), Laguna Paiva (LP). Río Paraná: San Javier (SJ), Cayastá (Cy), Arroyo Leyes (AL), Colastiné (Col), Riacho Santa Fe (RS), Laguna Setúbal (LS). Río Coronda: Sauce Viejo (SV). Río Santa Lucía (SL) (tributario del río Paraná), Esquina (Esq) (río Paraná), Miriñay (My) (tributario del río Uruguay).

Los datos de los niveles hidrométricos correspondieron a la “estación puerto de Santa Fe” para los sitios del río Paraná, y de la “estación San Justo” para los sitios Arroyo Retobado y Salado Medio (río Salado), “estación Santo Tome” para los sitios Santo Tomé (río Salado) y Sauce Viejo (río Coronda) proporcionados por el Centro de informaciones Meteorológicas

“Lic. Enrique Rodríguez”, Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas (Universidad Nacional del Litoral). Al no contar con un limnógrafo estandarizado, los niveles hidrométricos del río Saladillo se obtuvieron a partir de las relaciones entre los valores de los niveles del río Paraná y del río Saladillo, calculados a partir de los trabajos de Marchese y Ezcurra de Drago (1983). Los niveles de Santa Lucía y Esquina correspondieron a la “estación puerto Esquina” del río Paraná, mientras que los valores del sitio Miriñay al limnógrafo ubicado en la “estación Salto Grande” del río Uruguay. Estos datos fueron obtenidos de Prefectura Naval Argentina.

Los valores de conductividad, pH y temperatura se obtuvieron de cada sitio mediante un sensor digital (HANNA 198130). Las ubicaciones geográficas, a partir de las coordenadas geográficas, de los puntos de muestreo se obtuvieron a través de GPS de rastreo (Garmin Dakota 20). Las diferencias de los valores de las variables ambientales y nivel hidrométrico entre los ríos y momentos fueron evaluadas con un test de Kruskal-Wallis.

Diferentes técnicas de captura fueron utilizadas para obtener el material. Los cangrejos fueron obtenidos a través de colecta manual en cuevas y debajo de rocas. Los camarones, y en algunos casos además los cangrejos, se colectaron mediante una red de mano con mango (de 0,9 m² de superficie y 1 mm de malla) sobre la vegetación flotante, arraigada o en aguas libres de vegetación. Esto se realizó dependiendo de las características de los ambientes en relación a la presencia o no de vegetación flotante. La unidad de esfuerzo de muestreo se estableció por tiempo (media hora por punto de muestreo).

Descripciones y caracterizaciones del ambiente de cada sitio fueron realizadas en relación a la presencia de vegetación acuática flotante, vegetación flotante varada en la orilla, vegetación acuática arraigada, aguas libres de vegetación, barrancas y presencia de cuevas. Además, se registró la presencia o ausencia de las especies encontradas en cada uno de estos ambientes.

Después de la recolección, los individuos se conservaron en etanol al 96 % para el análisis de estructura y dinámica poblacional, biometría, morfometría geométrica (GM) y genética. Los individuos recolectados fueron depositados en el Laboratorio de Macrocrustáceos del Instituto Nacional de Limnología (INALI-CONICET-UNL). Las especies de camarones se determinaron siguiendo la clave de identificación realizada por Boschi (1981), y la de Magalhães y Türkay (1996) para definir las especies de cangrejos. Además, el reconocimiento del sexo en cada individuo se realizó a partir de la presencia del apéndice masculino en los camarones, y el pleópodo masculino en los cangrejos.

Todos los análisis fueron realizados con el software R version 2.13.2 (R development core team, 2011).

2.1.1. Estructura y dinámica poblacional

Los sitios seleccionados para este estudio fueron San Javier (SJ), Cayastá (Cy) del río Paraná; Saladillo Dulce (SD), A° Saladillo (AS) del río Saladillo; A° Retobado (AR), Salado Medio (SM), Santo Tomé (ST) del río Salado; Sauce Viejo (SV) del río Coronda.

En relación a los camarones y cangrejos capturados, se estimó el porcentaje de sexos y de hembras con huevos, abundancia y frecuencia de tallas de los ejemplares en cada sitio muestreado y momento del ciclo hídrico y climático. El largo del cefalotórax (LCx) en camarones, y ancho del caparazón (AC) en cangrejos fueron medidos a partir de imágenes obtenidas del lateral izquierdo del mismo en los camarones y del dorso en los cangrejos utilizando el programa tpsDig2 2.16 (Rohlf, 2010a). Previo a este procedimiento, los individuos de las fotos debieron ser escalados, estandarizando distancias y aumentos de la cámara digital. El LCx en camarones se midió desde la punta distal del rostro hasta la frontera posterior del cefalotórax, y el AC en cangrejos correspondió a las distancias entre las espinas postorbitales. Los camarones que presentaron rostros rotos o quebrados no fueron medidos. Con estos datos se analizó la estructura poblacional de las especies recolectadas en los distintos sitios, y en las tres fases del ciclo. Las diferencias en las abundancias de cada especie entre momentos, entre ríos y entre sitios fueron testeadas con un test de Kruskal Wallis cuando los datos fueron no paramétricos y con un ANOVA cuando se cumplieron los supuestos de normalidad y homocedasticidad. Un análisis de T test o un test de Wilcoxon para datos no pareados (equivalente a test de Mann Whitney), según la normalidad de los datos, fue aplicado para testear las diferencias entre sexos.

Las diferencias en los porcentajes de hembras con huevos entre momentos, entre ríos y entre sitios fueron testeados con un test de Kruskal Wallis.

Las frecuencias de tallas de hembras, machos, hembras con huevos y juveniles fueron analizadas descriptivamente en cada especie. Las diferencias entre las tallas entre momentos, entre ríos y entre sitios fueron evaluadas con test de Kruskal Wallis o ANOVA dependiendo del cumplimiento de los supuestos mencionados anteriormente de los datos. Las comparaciones entre sexos fueron analizadas con un T test o un test de Wilcoxon para datos no pareados (equivalente a test de Mann Whitney).

Las diferencias en las variables ambientales, como conductividad, pH, temperatura y nivel hidrométrico entre sitios fueron testeadas con un test de Kruskal Wallis o ANOVA de acuerdo a los supuestos indicados previamente.

Todos estos análisis descriptivos fueron realizados con el software R version 2.13.2 (R development core team, 2011).

Un Análisis de Componentes Principales (PCA) se realizó en cada especie, permitiendo explorar las relaciones entre la ubicación geográfica (latitud y longitud), variables ambientales (conductividad, pH y temperatura y nivel hidrométrico) y tamaño poblacional (abundancia) en relación a los sitios y momentos de muestreo. En un posterior análisis fueron analizados los cambios en la abundancia y de los tamaños de los individuos con el propósito de evaluar las variables que mejor explicaron estas variaciones.

La colinealidad entre las variables se identificó con un análisis de correlación de Spearman elucidando las relaciones entre las mismas. Además, un análisis con el Modelo Linear Generalizado y distribución Gaussiana (GLM) fue realizado, permitiendo proponer las mejores variables que explicaron la abundancia y variaciones de talla de cada especie. Luego, el Criterio de Información de Akaike (AIC) fue utilizado como método de selección de modelo. Nuevamente, al modelo seleccionado, se aplicó el Modelo Linear Generalizado identificando la significación y signos de los coeficientes en las relaciones entre las variables respuesta (abundancia y tallas) y variables seleccionadas a través del modelo de AIC. Estos análisis fueron realizados con el software R version 2.13.2 (R development core team, 2011).

Las relaciones entre la abundancia de las especies en conjunto y las variables espaciales, ambientales, y temporales se estudiaron a través de un Análisis de Correspondencia Canónica (CCA). En este se incluyó la matriz de abundancia de las especies como variable dependiente y la ubicación geográfica (latitud y longitud), variables ambientales (conductividad, pH, temperatura, nivel hidrométrico y tipo de vegetación) y los momentos (M1: aguas intermedias con tendencia a bajar; M2: aguas intermedias con tendencia a subir; M3: aguas bajas) como matriz de variable independiente. El tipo de vegetación acuática se incluyó en este análisis con el fin de dilucidar las relaciones entre la abundancia de las especies y la ausencia o presencia de vegetación acuática flotante o arraigada. Esta variable se codificó en cuatro categorías desde la ausencia hasta la presencia de vegetación: ausencia (aguas libres), vegetación arraigada, flotante y flotante+arraigada. Los momentos se codificaron en tres categorías desde el M1, M2 hasta el M3 en relación a la

altura del río. Las variables espaciales fueron modeladas a partir del “method of trend surface analysis” (análisis de superficie de tendencia) (Legendre y Legendre, 1998). Este método utiliza los residuos de las coordenadas de longitud (x) y latitud (y) para calcular los términos de una función polinómica cúbica ($x, y, x^2, y^2, xy^2, yx^2, x^3, y^3$). Es una de las herramientas de análisis más útil y fácil en analizar de patrones espaciales. El objetivo es expresar la variable respuesta y como una función no lineal de de las coordenadas geográficas X e Y de los puntos de muestreo donde se observó la variable (Legendre y Legendre, 1998). Luego del análisis de CCA, el Factor de Inflación de la Varianza (VIF) se utilizó para probar la colinealidad sobre el modelo de CCA que relaciona las dos matrices (abundancia y variables). Por último el Criterio de Información de Akaike (AIC) aplicado sobre el CCA fue utilizado como método de selección de modelo. El análisis de CCA se obtuvo del paquete Vegan, versión 2.3-1 (Oksanen y col., 2015) del programa R (R Development Core Team, 2015).

Por último, un Test de correlación de Spearman fue utilizado para establecer el grado de asociación entre las abundancias de las dos especies de camarones en estudio en cada uno de los momentos. Estos análisis fueron realizados con el software R version 2.13.2 (R development core team, 2011).

2.1.2. Variaciones de forma de camarones y cangrejos: estudios intra e interpoblacionales

Estudios de las variaciones de forma fueron realizados en camarones y cangrejos recolectados en los sitios de muestreos en ríos. A continuación se describen los procesos de toma de imágenes y los estudios preliminares de variación del rostro en camarones (análisis biométricos y de morfometría geométrica). Luego se describen las estructuras y configuraciones de landmarks que fueron utilizadas en análisis definitivos de morfometría geométrica. Estos análisis incluyeron comparaciones de forma intra e interpoblacionales (entre los sitios de interés) en relación a variables ambientales, físicas y espaciales, y en cada momento de muestreo (M1: aguas con tendencia a bajar; M2: aguas con tendencia a subir; M3: aguas bajas).

Toma de imágenes

Las imágenes digitales del cefalotórax que permitieron realizar el análisis de biometría y morfometría geométrica de los individuos recolectados en los sitios de muestreo se obtuvieron en laboratorio. Por otra parte, fueron obtenidas imágenes de diversas especies de camarones con el propósito de explorar la variabilidad intra, interpoblacional e interespecífica de la forma del rostro en camarones. Los individuos fotografiados presentaron el exoesqueleto en buenas condiciones permitiendo caracterizar a las poblaciones seleccionadas. El caparazón al ser una sola pieza de estructura rígida en crustáceos decápodos, es particularmente susceptible a estudios de morfometría geométrica, permitiendo la colocación de landmarks homólogos (Giri y Collins, 2004; Giri y Loy, 2008).

La etapa de toma de imágenes es fundamental en la metodología utilizada, debido a que el modo de obtención debe asegurar la representatividad de los objetos a estudiar. Este análisis se relaciona con elementos aislados en la superficie del objeto de estudio de la que luego se obtendrá la información descriptiva para evaluar (Rohlf, 1990). La distorsión de la forma en los objetos a estudiar debe evitarse o minimizarse, por ello estas técnicas de análisis deben tomar las imágenes respetando principalmente el plano focal, el que está influenciado por la posición y ubicación del objeto a ser fotografiado y la distancia focal. El plano focal debe ser el mismo, utilizando siempre los mismos parámetros que lo determinan. La distancia puede variar de una fotografía a otra pero esto debe ser considerado en los análisis aplicando una corrección a fin de proporcionalizar la escala. Este último punto es importante en la complementación del estudio de forma con el de tamaño (Monteiro y dos Reis, 1999, Zelditch y col., 2004). Así, la toma de imágenes se realizó respetando la distancia, el plano focal y la posición centrada de los ejemplares (Zelditch y col., 2004).

En un principio, para explorar la técnica de toma de fotos en camarones, se utilizó una lupa con cámara y se obtuvieron imágenes del rostro y del caparazón por separado ya que la imagen completa del camarón escapaba al campo visual. Las variaciones de estas estructuras por separado se estudiaron, pero al momento de colocar los landmarks para su estudio de morfometría geométrica, abdomen, antenas y pereiópodos impedían la visualización del contorno del caparazón. Luego se intentó unir el rostro y el caparazón con editores de fotos, ya que era importante tener en cuenta la variación conjunta de estas partes. Sin embargo no se logró obtener una representación fiel del cefalotórax (rostro + caparazón). Finalmente se optó por obtener fotos del cefalotórax completo con una cámara digital Sony Cyber-shot de 12.1

megapíxeles, pero antes se les extrajo abdomen, antenas y pereiópodos para contar con el cefalotórax libre de estructuras (Figura 3). Las fotos fueron tomadas del lateral izquierdo, derecho y dorso del cefalotórax de los camarones. La cámara se colocó sobre un trípode con un sistema de luces alrededor evitando las sombras, lo que permitió tomar fotos con mayor iluminación y representatividad. Los camarones fueron colocados en un dispositivo de acrílico construido especialmente con escala milimetrada y una aguja que sirvió de soporte y fijación del objeto (Fig. 3). Este dispositivo con el camarón se lo colocó en una plancha de apoyo que permitió obtener las fotos. Previamente los camarones fueron sumergidos en eritrosina diluida en alcohol para colorearlos y visualizarlos en las fotos con mayor detalle.

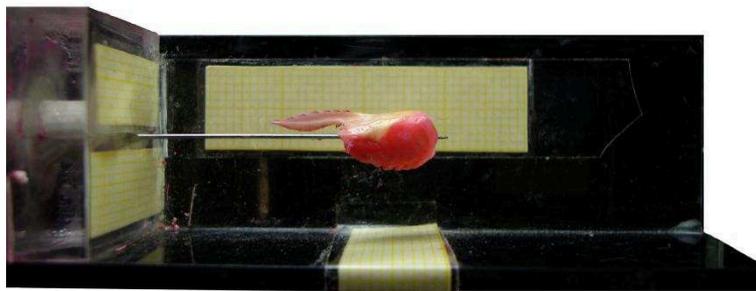


Figura 3. Dispositivo de acrílico para la toma de imágenes de camarones.

Los cangrejos fueron colocados directamente sobre una plancha de apoyo con una escala milimetrada de referencia. El caparazón fue extraído manualmente por su sector posterior y fueron obtenidas fotos del dorso (Figura 4). Las imágenes fueron obtenidas con la misma cámara y trípode con que se obtuvieron las de los camarones.



Figura 4. Caparazón de cangrejos en plancha de apoyo con papel milimetrado para la toma de fotos.

- Estudios preliminares de la forma del cefalotórax en camarones

Relaciones biométricas en el cefalotórax de *Macrobrachium borellii*

La forma del rostro y del caparazón (cefalotórax sin rostro) del camarón *M. borellii* fueron estudiadas a partir de análisis biométricos evaluando las alometrías y variaciones de forma intra e interpoblacional de estas estructuras.

Las relaciones entre el largo del caparazón (LC) y el largo del rostro (LR) fueron analizadas en individuos colectados en cuatro de los sitios de muestreo (ST, SD, RS, SV) (ceranos en una escala microgeográfica), cuando el nivel del río comenzó a disminuir (M1). El largo del rostro y del caparazón fueron medidos a partir de las imágenes tomadas del lateral izquierdo de los camarones, utilizando el programa tpsDig2 2.16 (Rohlf, 2010a). Previo a este procedimiento, los individuos de las fotos debieron ser escalados para estandarizar las distancias y los aumentos de la cámara digital. El rostro se midió desde la punta distal hasta detrás de la órbita del ojo, y el caparazón desde la órbita del ojo hasta la frontera posterior del cefalotórax (Figura 5) (Sardà y Demestre, 1989).

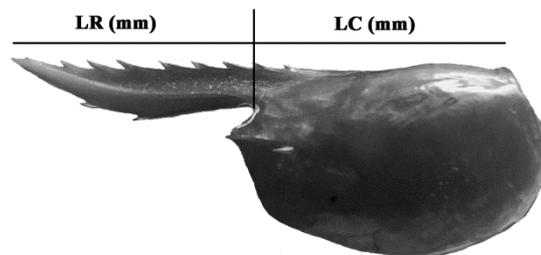


Figura 5. Medidas del largo del rostro (LR) y del largo del caparazón (LC) en el camarón *Macrobrachium borellii*.

El Modelo de Regresión con Relación Segmentada y punto de quiebre fue usado para establecer las relaciones entre el LR y el LC. Esta función fue realizada utilizando el paquete “segmented” (Muggeo, 2003, 2008) del software R version 2.13.2 (R development core team, 2011). Este modelo se basa en relaciones entre variables respuestas y una o más variables explicativas, siendo estas lineales de manera segmentada, es decir, representada por dos o más líneas rectas conectadas a los puntos de quiebres (Muggeo, 2008). El test de Davies fue usado

en el testeo de las diferencias significativas entre las pendientes segmentadas y, además la regresión no-constante en el predictor lineal (Davies, 1987). Las pendientes del primer y segundo segmento, cuando el test de Davies fue significativo, fueron estimadas a partir de los resultados del Modelo de Regresión con Relación Segmentada. Un valor de pendiente igual a uno representa crecimiento isométrico, un valor de pendiente menor a uno representa crecimiento alométrico negativo, y un valor de pendiente mayor a uno representa crecimiento alométrico positivo. Teniendo en cuenta los puntos de quiebres obtenidos (LC) en la diferenciación de pendientes, los datos fueron separados en subadultos y adultos. Análisis de ANCOVA fueron realizados para comparar las relaciones del LR y el LC entre hembras y machos y entre sitios, en subadultos y adultos. En cuanto a las variables ambientales medidas en cada sitio, se testearon las colinealidades con correlaciones de Pearson entre las mismas, considerando las variables con $r > 0,70$ como colineales. Por último, el método de selección de modelo AIC (Criterio de Información de Akaike) fue utilizado sobre la tasa de crecimiento LR/LC para determinar las variables ambientales que mejor explicaron esta relación en adultos y subadultos. Todos estos análisis fueron realizados con el programa R version 2.13.2 (R development core team, 2011).

Análisis de la forma del rostro en camarones

Diversas especies de camarones fueron analizadas en cuanto a la variación de la forma del rostro a través de la utilización de morfometría geométrica, con el propósito de comenzar a un estudiar las variaciones de esta estructura en camarones. Las especies utilizadas fueron *Macrobrachium borellii* y *Palaemonetes argentinus* (Santa Fe); *M. jelskii* (Miers, 1877) y *M. borellii* (Pilcomayo, Formosa); y *Pseudopalaemon bouvieri* (Sollaud, 1911) (Corrientes). Las variaciones de forma del rostro fueron evaluadas intrapoblacionalmente en cada especie y entre especies. Asimismo, fueron evaluadas interpoblacionalmente diferentes poblaciones de *M. borellii* (Santa Fe y Formosa).

En morfometría geométrica los objetos se comparan entre sí considerando referencias morfológicas estables que permiten establecer la configuración de landmarks. Es decir, todos los puntos que determinan y representan la forma de un objeto; la configuración está compuesta por k landmarks y m dimensiones ($m = 2$ o 3) (Zelditch y col., 2004).

Los landmarks son puntos homólogos que deben representar la forma a analizar. En un análisis morfométrico, la condición de homología que deben cumplir los landmarks no es la aplicada a la homología biológica (Bookstein, 1994) sino a la homología topológica.

El rostro, en esta primera etapa exploratoria, se representó por tres landmarks Tipo I (LM# 1, 3 y 4): se colocan donde hay unión discreta de tejidos; dos landmarks Tipo II (LM# 5 y 6): colocados en sitios de máxima concavidad o convexidad (Bookstein, 1991); y un semilandmark (SLM# 2), colocado a 70° de los landmarks # 1 y 3. Estos puntos se pueden utilizar cuando las estructuras de análisis no se encuentran puntos o referencias claras para establecer los landmarks, de modo tal que no se pierda información sobre la forma. De esta manera los semilandmarks aportarían información valiosa para la caracterización de los objetos en estudio (Adams y col., 2004) (Figura 6). El semilandmark se colocó debido a la dificultad de encontrar espinas superiores homólogas dada la variabilidad en el número de espinas, y a la necesidad de representar el rostro en su totalidad. El programa tpsDig2 2.16 fue usado en la digitalización de los landmarks (Rohlf, 2010a).

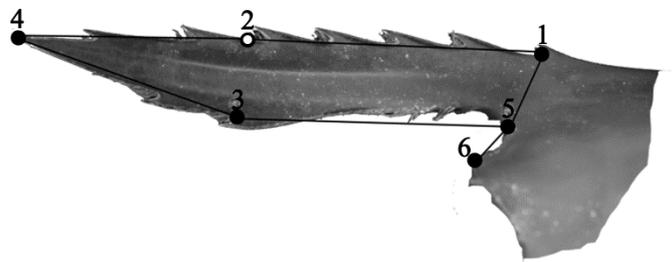


Figura 6. Configuración de landmarks utilizada para explorar las variaciones en el rostro en camarones. Landmark # 2: semilandmark.

En esta etapa, la alometría intrapoblacional e intraespecífica fue testada con regresiones multivariadas usando el tamaño de los individuos como variable independiente y los datos de forma como dependiente. La alometría se define como la variación en las variables morfométricas u otras características de organismos asociados con la variación en tamaño (Klingenberg, 1996). La regresión multivariada entre los datos de forma y el tamaño de los individuos a menudo se utiliza para corregir los efectos del tamaño en la forma (alometría) (Zelditch y col., 2004; Klingenberg, 1996). El dimorfismo sexual (diferencias en

la forma entre hembras y machos) (forma~sexo) intrapoblacional e intraespecífico también fue testeado.

La morfometría geométrica analiza las posiciones de landmarks anatómicos y conjunto de puntos usados para aproximar curvas y áreas, y cuantificar el tamaño del objeto y forma (Adams y col., 2004). En este estudio las variaciones de la forma del rostro fueron evaluadas a partir de un análisis de deformaciones relativas (Relative warps analysis). Este análisis se calculó usando el $\alpha=0$, lo que es equivalente a un Análisis de Componentes Principales (PCA), utilizando el software tpsRelw 1.49 (Rohlf, 2010b). La alometría fue testeada con el programa tpsReg 1.38 (Rohlf, 2011), el cual utiliza los datos de variación de forma (como variable dependiente) y los valores de centroide (tamaño) como variable independiente (ver página 53). El dimorfismo sexual y las comparaciones de forma entre especies y entre poblaciones fueron analizados con un MANOVA (cuando no hubo alometría) o MANCOVA (cuando hubo alometría). En este último, el valor del centroide se utilizó como covariable eliminando el efecto del tamaño en las comparaciones de forma. En estos análisis, la matriz de peso (Weight matrix) de los datos de variación de forma extraídos del análisis de deformaciones relativas (Relative warps analysis) fue utilizada como variable dependiente. Los análisis fueron realizados con el software R versión 2.13.2 (R development core team, 2011). La forma del rostro de los camarones de cada población de *M. borellii* y para cada especie se extrajo de las cuadrículas de deformación obtenidas del Relative warps analysis.

Luego de esta etapa preliminar los estudios definitivos siguientes fueron realizados a través del programa MorphoJ versión 1.06c (Klingenberg, 2011). Este genera matrices de covarianza de los conjuntos de datos y permite utilizarlos en otros análisis estadísticos de comparación de formas. En este apartado de estudios definitivos, las variaciones de forma se estudiaron a través de Análisis de Componentes Principales (PCA), y con un MANOVA (Análisis Multivariado de la Varianza) a partir de la utilización de los primeros ejes del PCA.

- **Configuraciones de landmarks en estructuras laterales y dorsales de las especies estudiadas en análisis definitivos interpoblacionales (entre sitios)**

Las variaciones de forma del cefalotórax lateral (rostro + caparazón), y caparazón dorsal sin rostro del camarón *M. borellii* fueron utilizadas en estudios interpoblacionales, a partir de diferentes configuraciones de landmarks (Figura 7 a y b). El total del cefalotórax lateral (rostro + caparazón) estuvo representado por 16 landmarks y el caparazón dorsal por

18 puntos. En el cefalotórax lateral, los landmarks fueron de Tipo I: LMs #1 a 10 (Bookstein, 1991) y de máxima curvatura (Tipo II: LMs #11 a 16) (Fig. 7 a).

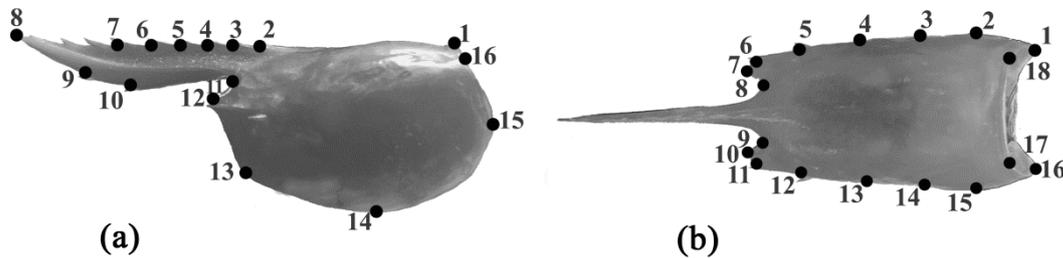


Figura 7. Configuraciones de landmarks utilizadas en *Macrobrachium borellii*. a) cefalotórax lateral (rostro+caparazón), b) caparazón dorsal.

En esta configuración, la representación total del rostro fue obtenida colocando landmarks en las espinas que se ubican en el borde dorsal del mismo. El rostro tiene un número variable de espinas, por lo que la homología de cada una fue definida a partir de los extremos (espinas postorbitales), y contando el mínimo de número de espinas de cada camarón. La fórmula rostral para *M. borellii* colectados en este estudio fue de $\frac{6-12}{2-4}$ (6-12 espinas del margen superior; 2-4 espinas del margen inferior, similar a lo encontrado por Boschi (1981). Esta configuración seleccionada para representar el cefalotórax (16 landmarks) fue el resultado de distintos análisis exploratorios realizados a partir de varias configuraciones de landmarks que presentaron similar patrón de variación interpoblacional.

El dorso del caparazón presentó 18 landmarks del Tipo I: LMs #5, 6, 11 y 12, del Tipo II: LMs #1, 7, 8, 9, 10, 16, 17 y 18, y del Tipo equidistantes: LMs #2, 3, 4, 13, 14 y 15 (Fig. 7 b). De esta manera una parte del caparazón dorsal (laterales) fue representada a través de la técnica de colocación de landmarks equidistantes en el contorno. La herramienta “Draw background curves” se seleccionó del programa tpsDig2 2.16 (Rohlf, 2010a). El contorno de los bordes laterales del caparazón dorsal fue dibujado desde el landmark #1 o 16 (dependiendo del lado que se trate) hasta llegar al landmark donde termina el mismo (LMs #5 o 12). Luego que la línea fue ajustada al contorno, fue definido el número de landmarks que la representó. En el programa tpsUtil versión 1.47 (Rohlf 2010c), se seleccionó la opción “append curves to landmarks”. Luego de estos procedimientos, los landmarks correspondientes al inicio y finalización de las curvas debieron ser borrados, ya que en ese lugar hubo landmarks duplicados. A pesar de que la técnica de colocación de landmarks

equidistantes en el contorno se considera que presenta poca precisión (Gunz, 2005), en este trabajo se la utilizó con otro fin: se intentó representar sólo una parte del caparazón dorsal (los bordes) de manera similar al procedimiento de dividir segmentos rectos a la mitad entre landmarks homólogos e ir colocando landmarks de manera “equidistante”.

En cuanto a los cangrejos, se seleccionaron 16 landmarks en *Zilchiopsis collastinensis* (Tipo I: LMs #2 a 7; LMs #11 a 16 y Tipo II: LMs #1, 8, 9 y 10) (Bookstein, 1991) (Figura 8 a) y 14 landmarks en *Trichodactylus borellianus* (Tipo I: LMs #2 a 7; LMs #9 a 14 y Tipo II: LMs #1 y 8) en la representación de caparazón dorsal (Fig. 8 b).

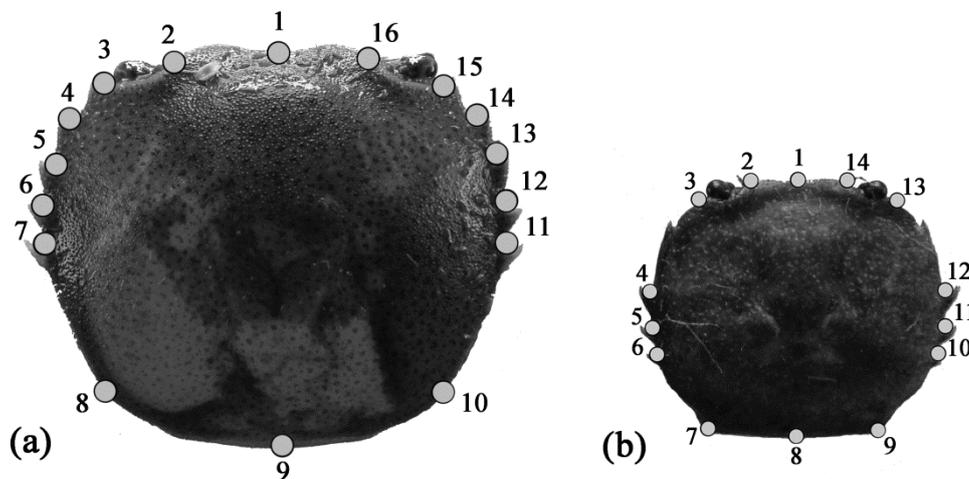


Figura 8. Configuraciones de landmarks en el caparazón de los cangrejos a) *Zilchiopsis collastinensis* y b) *Trichodactylus borellianus*.

El dorso del caparazón en cangrejos fue seleccionado como la estructura que representa las variaciones de forma interpoblacionales debido a que varios estudios han utilizado esta estructura con el mismo fin (Giri y Collins, 2004; Giri y Loy, 2008; Barría y col., 2011; Idaszkin y col., 2013). Así, estas configuraciones de landmarks en cangrejos fueron las que luego se utilizaron en los estudios definitivos de variación de forma.

El programa tpsDig2 2.16 fue usado en la digitalización de los landmarks en camarones y cangrejos (Rohlf, 2010a).

Estas estructuras (cefalotórax dorsal en camarones y cangrejos) fueron trabajadas como objetos simétricos en los posteriores análisis. La inclusión de landmarks pareados en objetos simétricos disminuye la dimensionalidad. Debido a la simetría, cada componente presenta sólo la mitad de la dimensionalidad del espacio de forma de la configuración

completa, utilizando sólo el componente relevante. Así, este método es eficaz para la reducción de la dimensión (Klingenberg, 2015).

Seguridad en las imágenes; prueba del error, colocación de landmarks y simetría

Las imágenes, por distintos motivos, se pueden obtener diferentes unas de otras. Algún leve cambio en el ángulo de la cámara de foto, ubicación de los ejemplares en planos focales diferentes son algunas entre otras causas. En este sentido es necesario evaluar la calidad del conjunto de fotos para que estas puedan ser tratadas en su totalidad. De esta manera el error en la toma de fotos y colocación de landmarks se evaluó en las diferentes especies recolectadas y nombradas anteriormente. El procedimiento fue el siguiente: se tomaron dos tandas de la misma estructura (ej. cefalotórax lateral) y se duplicó cada tanda de foto (obteniéndose cuatro imágenes de cada individuo). Luego se colocaron los landmarks en las imágenes y se comparó la variabilidad de cada landmark a fin de detectar errores en la digitalización y en la toma de fotos.

En el camarón *M. borellii* también se evaluó la simetría en el cefalotórax. El concepto de simetría izquierda-derecha se denomina objeto de simetría, y en esta existen dos estructuras separadas como imágenes especulares entre sí, uno en cada lado del cuerpo. Así, este procedimiento compara las formas originales de especímenes con sus respectivas copias de imagen especular y por lo tanto hace posible considerar la variación de la forma en componentes de forma simétrica y asimétrica (Klingenberg y col., 2002). El procedimiento para evaluar la simetría fue el mismo que el descrito anteriormente, y este se aplicó al lateral izquierdo y derecho del cefalotórax lateral (rostro + caparazón). El número de individuos utilizado para evaluar el error fue de 30 en cada especie.

Los programas y los análisis utilizados en el desarrollo de este estudio se indican más abajo (ver página 51).

- **Variaciones de forma interpoblacionales en camarones y cangrejos**

Análisis de alometría y dimorfismo sexual

La alometría (variación diferencial de la forma en relación al incremento en talla de las especies) intrapoblacional e interespecífica de las estructuras seleccionadas en camarones (cefalotórax y caparazón lateral) y cangrejos (caparazón dorsal) fueron testeadas con regresiones multivariadas usando el tamaño de los individuos (de los sitios de ríos) como variable independiente y la forma como dependiente. El dimorfismo sexual intrapoblacional e intraespecífico (forma~sexo) también fue testado en los individuos de los sitios. Una vez analizada la alometría y el dimorfismo sexual, fueron evaluadas comparaciones de las formas de los individuos entre los sitios. La regresión multivariada (forma~tamaño) a menudo se utiliza para corregir los efectos del tamaño en la forma (Zelditch y col., 2004; Klingenberg, 1996). Cuando existió alometría en una determinada estructura relacionada con el incremento en la talla, el efecto del tamaño de cada individuo fue corregido, permitiendo estudiar las relaciones de forma entre sexo y entre poblaciones sin tener en cuenta las variaciones de tamaño entre ejemplares.

Los programas y los análisis utilizados para el desarrollo de estos estudios se indican más abajo (ver página 51).

Comparación morfométrica y relación con variables

La forma de los individuos (camarones y cangrejos) recolectados en cada sitio fue comparada interpoblacionalmente (entre sitios) en los tres momentos del ciclo hidrológico. Antes de realizar estos estudios, como se mencionó anteriormente, la alometría y el dimorfismo sexual (DS) fueron evaluados en los individuos de cada población (sitio) (alometría intrapoblacional) y en la totalidad de los individuos (alometría intraespecífica). Cuando hubo alometría, en una determinada estructura, el efecto del tamaño fue corregido dejando solo las variaciones debido a las relaciones de forma entre sexo y poblaciones.

Los programas y los análisis utilizados para el desarrollo de estos estudios se indican más abajo (ver página 51).

Una vez estudiadas las variaciones de forma entre poblaciones, fueron evaluadas las formas de los individuos en relación a las variables ambientales (conductividad, temperatura, pH, nivel hidrométrico) y a la ubicación geográfica (latitud y longitud) de los sitios. Esto tuvo el objetivo de indicar si las variaciones de forma entre las poblaciones estuvieron relacionadas a estas variables que caracterizan cada sitio. Esto fue realizado en muestreos obtenidos durante el momento del ciclo hídrico en que el río estaba bajando (M1). Además, aquellos

sitios de muestreo relativamente cercanos fueron comparados en relación a la variación de forma entre los individuos durante cada uno de los tres momentos del ciclo hídrico en que se realizó la captura.

En todos los estudios detallados anteriormente, los individuos de las fotos debieron ser escalados con escala milimetrada previamente, estandarizando las distancias y los aumentos de la cámara digital.

Análisis de morfometría geométrica y programas utilizados

La morfometría geométrica analiza las posiciones de landmarks anatómicos y conjuntos de puntos usados, aproximando curvas y áreas, y de esta manera cuantificar el tamaño del objeto y forma (Adams y col., 2004). Una vez que los landmarks fueron colocados con el programa tpsDig2 2.16, fueron removidos los componentes de forma asociados con la posición (rotación y translación) y tamaño por un Análisis General de Procrustes en el programa MorphoJ (Klingenberg, 2011). Este programa usa un ajuste de Procrustes y proyecta los datos al espacio tangente por proyección ortogonal (Dryden y Mardia, 1998). El procedimiento de ajuste de Procrustes implica varias etapas de análisis, incluyendo la alineación de los individuos en relación con el sistema de coordenadas en la salida gráfica, y además, cuando el objeto es simétrico, incluye una etapa de emparejamiento de los landmarks generando el componente simétrico. Este componente representa el promedio de la variación entre el lado derecho e izquierdo de los individuos (Klingenberg y col., 2002). En este estudio fueron utilizadas la variación de los componentes simétricos de la forma en el cefalotórax dorsal de cangrejos y camarones. Después del ajuste de Procrustes se generaron matrices de covarianza de los conjuntos de datos permitiendo utilizarlos en los análisis estadísticos de comparación de formas.

El error en la adquisición de las imágenes, colocación de landmarks y simetría del lateral izquierdo-derecho (en camarones) fue testado con Procrustes ANOVA. Este es un método que cuantifica las variaciones a diferentes niveles (imágenes, landmarks y simetría) (Klingenberg y McIntyre, 1998; Klingenberg y col., 2002). En su mayoría se ha utilizado en estudios de la simetría izquierda-derecha, debido a que el error de medición ha sido considerado como un factor importante en esos estudios (e.g. Palmer y Strobeck, 1986).

La variación de forma de los individuos entre sexos y entre sitios fue explorada a través de Análisis de Componentes Principales (PCA) aplicado a las matrices de covarianza. Este método permite explorar las principales características de variación de la forma en un

conjunto de datos y también descubrir patrones en las relaciones entre las observaciones. Cuando hubo alometría, el PCA se aplicó sobre los residuos de la regresión multivariada (forma~tamaño) para eliminar el efecto alométrico.

La alometría fue testada con regresiones multivariadas usando el tamaño del centroide como variable independiente, y las coordenadas de Procrustes como variable dependiente. Un número de 10000 permutaciones fueron usadas para testear estas regresiones multivariadas. El tamaño del centroide se define como la raíz cuadrada de la suma de las distancias al cuadrado de cada landmark al centro (Zelditch y col., 2004). La regresión multivariada (forma~tamaño) se aplica en la corrección de los efectos del tamaño en la forma (Zelditch y col., 2004; Klingenberg, 1996). Con este propósito, la regresión en MorphoJ produce un nuevo conjunto de datos que contiene los residuos de la regresión y que pueden utilizarse en análisis posteriores (PCA, MANOVA y PLS entre otros). De esta manera, si la relación alométrica entre la forma y el tamaño se puede representar con una regresión lineal, los residuos de la regresión son los valores de la forma de la que se eliminan los efectos del tamaño (Drake y Klingenberg, 2008). El dimorfismo sexual intrapoblacional y las comparaciones entre las formas de los individuos de los sitios (poblaciones) fueron testados con un MANOVA (Análisis Multivariado de la Varianza) a partir de la utilización de los primeros ejes del PCA (los que explicaron el 70% de la variación) exportados de MorphoJ e importados en el software R. Cuando hubo efecto alométrico, fueron utilizados los valores de los ejes del PCA aplicado previamente sobre los residuos de la regresión. La utilización de los primeros ejes del PCA se realizó con el propósito de disminuir la dimensionalidad y hacer más robustos los análisis ya que en algunos casos se trabajó con números bajos (menores a 10) de individuos por sitio. Los MANOVA generales (entre todos los sitios) fueron analizados con test de Pillai y los de a par (entre sitios y entre sexos en cada sitio) con test de Hotelling-Lawley. El dimorfismo sexual intraespecífico fue testado con un Análisis Discriminante con 1000 permutaciones en el programa MorphoJ usando las coordenadas de Procrustes o los residuos de la regresión en los casos donde hubo alometría (Klingenberg, 2011). En este caso se decidió utilizar este análisis usando las coordenadas de Procrustes debido a que el número de individuos fue mayor (total de individuos) que el número por sitio, y no fue necesario utilizar los primeros ejes del PCA para disminuir la dimensionalidad.

Las cuadrículas de variación de formas de las especies (de hembras y machos) fueron obtenidas a partir del eje x del análisis discriminante (intraespecífico) representando las formas de hembras y machos, y del PC1 o PC2 de los Análisis de Componentes Principales y

del PLS1 del Bloque 1, representando las formas de los individuos de los sitios en programa MorphoJ.

Previo a analizar las relaciones entre las formas y las variables ambientales y ubicación geográfica mediante MANOVA, fueron estandarizadas las variables (ambientales y de ubicación). Con estos valores estandarizados se testearon las colinealidades entre las variables mediante correlaciones de Pearson en cada uno de los conjuntos de datos utilizados en cada caso. Luego, de las variables de a par que presentaron $r > 0,70$, sólo se seleccionó una para utilizar en los análisis posteriores. Las relaciones entre las formas y las variables ambientales de cada sitio y ubicación geográfica se realizaron con MANOVA. En estos se utilizaron las variables de forma de los individuos (valores de los PCA o residuos utilizados en el PCA) como variable dependiente y los valores estandarizados de las variables ambientales y ubicación geográfica como variables independientes.

Otra forma de analizar este tipo de relaciones entre formas y variables ecológicas es el el método de Partial least squares (PLS) (Regresión de mínimos cuadrados parciales). Este es un método de uso generalizado en morfometría geométrica para explorar patrones de covariación entre forma y otras variables (por ejemplo, variables ambientales, tratamientos, o formas de otras estructuras) (Klingenberg, 2011). En esta tesis también se utilizó este método con el propósito de explorar otras maneras de analizar estas relaciones. De esta manera, para el uso del mismo se tomaron como referencia los trabajos de varios autores que también utilizaron este método para analizar las relaciones entre formas y covariables (Piras y col., 2010; Noback y col., 2011; Benítez y col., 2014; Lemic y col., 2016). El PLS identifica características de la forma que tienen la covariación más fuerte dentro del otro conjunto de variables. El enfoque del análisis se basa en estos patrones de covariación, y en cierta medida en la fuerza de asociación. El análisis de PLS no implica una dirección en la asociación (Rohlf, 2014; Klingenberg, 2011). En este, los dos conjuntos de variables son tratados de forma simétrica en lugar de utilizar solo un grupo de variables (variables independientes) para predecir la variación en el otro conjunto de variables (variables dependientes) (Rohlf y Corti, 2000). Este análisis se realizó mediante el software MorphoJ con 10000 permutaciones, utilizando las matrices de coordenadas de Procrustes (cuando no hubo alometría) o los residuos de la regresión multivariada (forma~tamaño) (cuando hubo efecto alométrico) y los valores estandarizados de las matrices de variables ambientales y la ubicación geográfica por sitio. Debido a que estos análisis no fueron trabajados dentro de grupos (lo que hace que

disminuya el n poblacional), no fue necesario utilizar los primeros ejes del PCA para reducir la dimensionalidad.

2.1.3. Estudios genético-poblacionales

Con el fin de observar posibles conectividades e intercambios poblacionales, fueron evaluadas las variaciones genéticas en poblaciones distantes del camarón *M. borellii*. De esta manera, fue analizada la estructura genética interpoblacional relacionada al flujo génico.

Extracción de ADN

El ADN genómico del camarón *M. borellii* de los sitio Santo Tomé (ST: 18 individuos) y Miriñay (My: 18 individuos) del primer momento de muestreo fue extraído y amplificado con marcadores ISSR (Inter-Secuencias Repetidas Cortas) (Inter Short-Sequence Repeats); con el fin de analizar las secuencias y establecer la estructura genética. El ADN se extrajo acorde al protocolo de extracción de AccuPrep® Genomic DNA y fue cuantificado en gel de agarosa al 0,8% y teñido con GelGreen® (Biotium) (Figura 9).

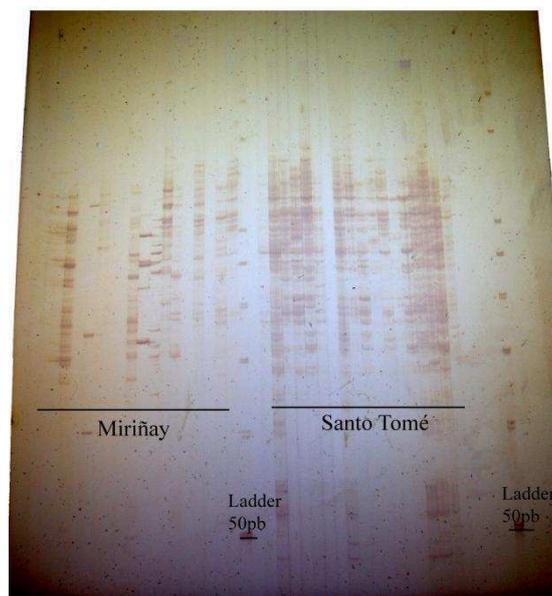


Figura 9. Gel acrilamida 10%, que muestra las poblaciones de Santo Tomé y Miriñay amplificadas con un marcador ISSR. pb: pares de bases

Amplificación por ISSR-PCR

El procedimiento de Inter simple sequence repeat (ISSR-PCR) es una técnica que implica el uso de secuencias de microsátélites como primers (cebadores) en una Reacción en Cadena de Polimerasa (PCR) para generar marcadores multilocus (Gupta y Varshney, 2000). Un primer es una secuencia de microsátélites que sirve como punto de partida para la replicación del ADN. En este estudio, el ADN genómico de cada individuo se amplificó mediante la Reacción en Cadena de Polimerasa (PCR) utilizando diferentes oligonucleótidos (Operon®). Un set de 10 UBC series de marcadores (Operon®) fueron testeados para seleccionar los marcadores que revelaron un buen nivel de polimorfismo. De las 10 series de marcadores, se seleccionaron 3 que mostraron la mejor resolución y reproducción de los resultados. Las reacciones PCR se realizaron en un Thermo-Ciclador MPI® en 25 μ l volumen de reacción como se detalla: 1 \times buffer, 3 mM MgCl₂, 300 μ M dNTPs, 2,5 μ M cada primer, 1 U Taq (PB-L®, Universidad Nacional del Litoral, Argentina) y 50 ng ADN genómico. El protocolo de PCR fue llevado a cabo de la siguiente manera: desnaturalización a 94°C por 1 minuto, temperatura de hibridación del primer (53-56°C) por 1,5 minutos y 72°C por 2 minutos; y una extensión final a 72°C por 10 minutos.

Análisis de datos

Para el análisis de datos se calculó el número medio de alelos por locus, porcentaje de loci polimórficos, y heterocigocidad observada en cada una de las poblaciones como parámetros estimadores de variabilidad genética intra e interpoblacional. La estructura poblacional se analizó mediante la utilización de índices de fijación F de Wright (1951). También se evaluó el número de clusters más probables. El cálculo de estos parámetros se realizó con el programa ARLEQUIN 3.0 (Excoffier y col., 2005) y la estructura poblacional se analizó con el programa STRUCTURE (Pritchard y col., 2000).

2.2. Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en lagunas

En este apartado se analizaron los cambios poblacionales de camarones en lagunas temporalmente aisladas durante fases de preaislamiento, aislamiento y postaislamiento en función de la conectividad de las lagunas con el cauce principal. Luego se estimaron tamaños

poblacionales y movimientos de camarones y cangrejos en una laguna conectada a través de la utilización de técnicas de marca-recaptura en campo.

2.2.1. Dinámica poblacional de camarones en lagunas temporalmente aisladas

Sitios de muestreo

El presente estudio se realizó en tres lagunas situadas en la llanura de inundación del río Paraná, "Don Felipe", "N° 1" y "Alejandra" (Figura 10). Don Felipe es una laguna poco profunda situada en la llanura de inundación del río Paraná, cerca del río Colastiné (Fig. 10). El volumen de esta laguna cambia dependiendo de la entrada de agua del río Colastiné. En el aislamiento, sus profundidades medias miden entre 2 y 0,66 m, respectivamente (Collins y Paggi, 1998). La laguna N° 1 está situada cerca del río Salado (Fig. 10). El volumen de esta laguna cambia dependiendo de los ríos Salado y Santa Fe. La laguna Alejandra presenta conexión directa con el río Coronda (Fig. 10) y su volumen depende de la dinámica de este río.

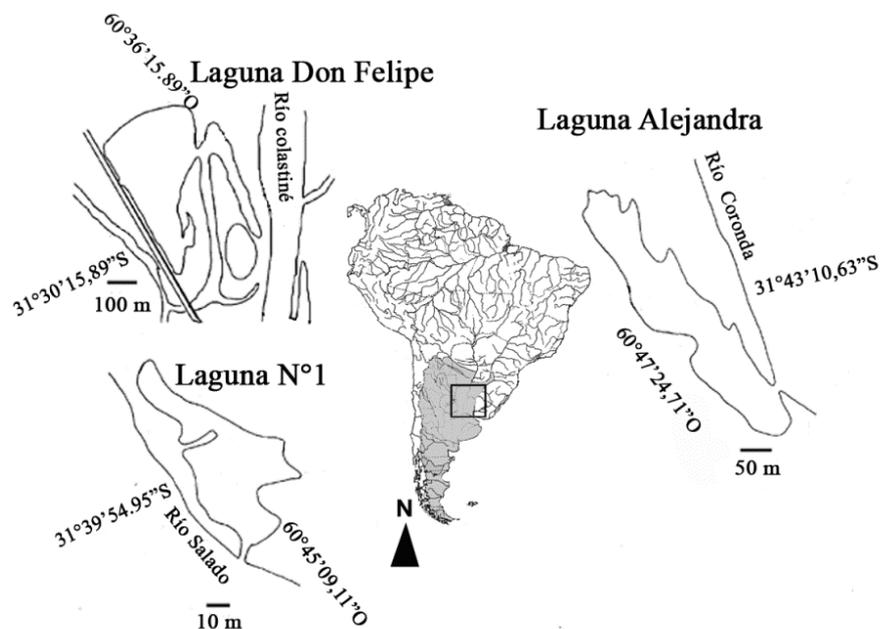


Figura 10. Localización del área de estudio. Lagunas muestreadas (Don Felipe, N°1 y Alejandra), localizadas en la llanura aluvial del Río Paraná.

Procedimientos de campo y de laboratorio

Los camarones fueron muestreados en las tres lagunas (Don Felipe, N° 1 y Alejandra). Tres muestras idénticas se recolectaron con una red de arrastre de fondo (de 8 m de longitud y de 1 mm de malla) en un sitio fijo en cada laguna (10 m² aproximadamente) y se conservaron inmediatamente, luego de anestesiarlos con frío, en alcohol al 96%. Estas muestras fueron tomadas mensualmente (agosto a noviembre) durante fases de preaislamiento, aislamiento y postaislamiento. Las fases se definieron en función de la conectividad de las lagunas con el cauce principal. Así, la fase de preaislamiento ocurrió cuando el agua del cauce principal tendió a bajar, pero este todavía estaba conectado con las lagunas, la fase de aislamiento ocurrió cuando el agua del cauce principal bajó y este no estaba conectado con las lagunas, y la fase de post-aislamiento ocurrió cuando el agua del cauce principal subió y volvió a entrar a las lagunas, reconectándose con las lagunas. La fase de aislamiento incluyó dos momentos en relación a los meses de duración (aislamiento 1 y aislamiento 2). Los datos sobre el nivel hidrométrico diario de cada sitio se obtuvieron de la Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas (Universidad Nacional del Litoral). La temperatura, la conductividad y el pH se tomaron usando un sensor digital (HANNA 198130). La transparencia se midió con un disco de Secchi, la profundidad usando una vara métrica en el centro de cada laguna (punto fijo) y la superficie de cada laguna con métodos topográficos utilizando GPS.

En el laboratorio se identificaron y sexaron las especies de camarones siguiendo el criterio de Boschi (1981), y luego se contabilizaron determinando la densidad poblacional (camarones /m²). El largo del cefalotórax (LCx) se midió desde la punta del rostro hasta el margen posterior en la línea media, usando un calibre bajo microscopio estereoscópico.

Análisis de datos

Las diferencias en las variables ambientales (nivel hidrométrico, transparencia del agua, profundidad, superficie de las lagunas, temperatura, conductividad y pH) entre las fases de las lagunas fueron evaluadas con un test de Kruskal-Wallis. Las comparaciones del tamaño del cefalotórax entre las fases fueron analizadas por un ANOVA de una vía.

Las relaciones entre las variables fueron exploradas a través de un Análisis de Componentes Principales (PCA). Este incluyó las variables ambientales y los parámetros poblacionales (densidad poblacional y tamaño de los camarones)

Un Modelo Lineal Generalizado (GLM), con una distribución de Gauss se realizó para proponer una explicación a la variación en la densidad poblacional. Con el fin de caracterizar la variación poblacional con respecto a la densidad de camarones, se incluyeron distintas variables en el GLM (por ejemplo, fases de las lagunas, lagunas, variables ambientales, especies, tamaño de los camarones). La colinealidad entre las variables ambientales fue calculada con un coeficiente de correlación de Pearson antes de aplicar el modelo.

El Criterio de Información de Akaike (AIC) se utilizó como método para la selección del modelo. El modelo se comprobó mediante la eliminación de las variables con el AIC, y la significación estadística de cada descriptor (que mostraron valores inferiores de AIC y no fueron retirados) se testeó con ANOVA. El logaritmo de la densidad poblacional (para lograr la normalidad) se utilizó poniendo a prueba las relaciones entre las variables en los modelos lineales de interacción y variables seleccionadas.

Todos los análisis se realizaron con el software R (R Development Core Team, 2011).

2.2.2. Estimación del tamaño poblacional y movimientos de camarones y cangrejos en una laguna conectada

Muestreo de campo

El trabajo de campo fue llevado a cabo en el mes de diciembre de 2013 (muestreo 1) y 2014 (muestreo 2) en una laguna del valle aluvial del Río Paraná. Esta laguna está directa y permanentemente conectada con el Río Ubajay ($31^{\circ}33'43,45''$ S; $60^{\circ}30'58,73''$ O) (Figura 11). En los dos muestreos fueron medidas las variables ambientales como pH, conductividad y temperatura con un sensor digital (HANNA 198130). Los niveles hidrométricos fueron obtenidos de la Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas (Universidad Nacional del Litoral), registrados del limnógrafo ubicado en la “estación puerto de Santa Fe”.

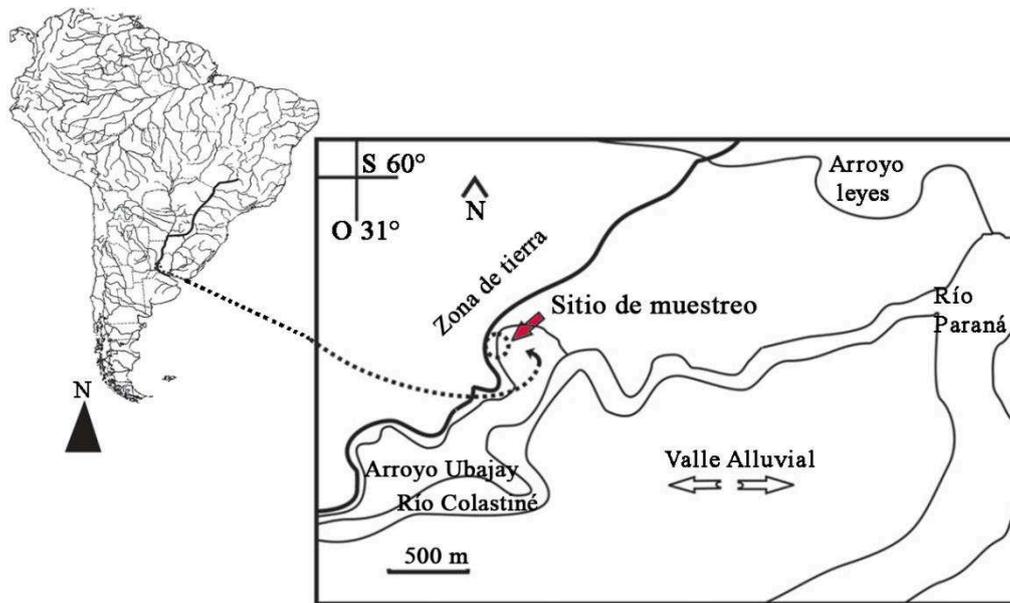


Figura 11. Sitio de muestreo en el cual se utilizó la técnica de marca-recaptura en campo. Laguna conectada permanentemente. Figura adaptada de De Azevedo Carvalho y col., (2013).

En el lugar de muestreo se establecieron 4 sitios (A, B, C y D) en los cuales se capturaron camarones (*Macrobrachium borellii*) y cangrejos (*Trichodactylus borellianus*) con copo de mano (de 0,9 m² de área y una malla de 1 mm) sobre la vegetación flotante. La distancia entre cada uno de estos sitios (o puntos) fue aproximadamente de 100 metros. El esfuerzo de muestreo se estableció por tiempo, siendo 30 minutos cada punto. En cada sitio, los camarones y los cangrejos colectados fueron marcados y capturados durante cinco días consecutivos. En el marcado de los animales, el cefalotórax de los individuos fue secado con papel absorbente. Una vez que los individuos estuvieron secos, fueron identificados en el dorso del cefalotórax en cangrejos (De Azevedo Carvalho y col., 2013) y en el lateral derecho en camarones con un lápiz de pintura (Edding792A, edding Argentina SA, Buenos Aires). A cada sitio se le asignó un color distinto de pintura y a cada día una posición distinta de la marca (Figura 12).

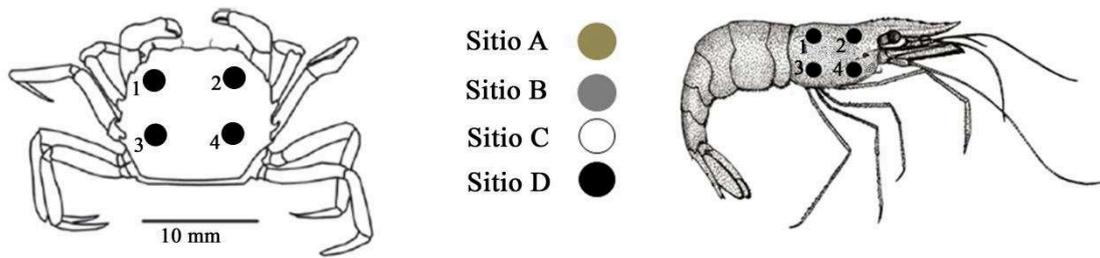


Figura 12. Marcas realizadas en el caparazón de *Trichodactylus borellianus* y *Macrobrachium borellii*. Los números indican los días de marcado (posiciones de las marcas) y los colores indican los sitios.

Una vez que los animales fueron marcados, se los devolvió al mismo sitio de donde fueron obtenidos, entre la vegetación flotante. Los individuos fueron colectados y marcados todos los días, con excepción del último día, que sólo fueron colectados sin marcar (Fig. 12). Los cangrejos y los camarones con y sin marcas (capturados y los recapturados) fueron contados, medidos con calibre y sexados, y la presencia de hembras con huevos fue registrada. El ancho del caparazón (AC) de *T. borellianus* se midió teniendo en cuenta las distancias entre las espinas postorbitales y el largo del cefalotórax (LCx) de *M. borellii* se midió desde la punta del rostro hasta el margen posterior en la línea media del cefalotórax.

Análisis descriptivo de los datos

El número total de camarones y cangrejos fue registrado en el muestreo 1 y 2. Las frecuencias de tallas fueron obtenidas en hembras y machos. Las diferencias entre los sexos fueron testeadas a partir del test de Wilcoxon para datos no pareados (equivalente a test de Mann Whitney). Los tipos de recapturas fueron registrados en relación a las frecuencias de tallas obtenidas, por ello se definieron R1 como recapturas del día 1; R2, recapturas del día 2; R3, recapturas del día 3; y R4, recapturas del día 4. También se obtuvieron porcentajes y frecuencias de hembras con huevos capturadas en cada momento para camarones y cangrejos. Los análisis estadísticos fueron realizados con el programa R (R Development Core Team, 2011).

Estimación del tamaño poblacional

El tamaño poblacional es un parámetro que permite establecer ciertas condiciones de dinámica en las especies y para ello se puede calcular a partir de varios métodos. Uno de ellos es el definido como captura – recaptura, y la metodología de obtener la información junto a los algoritmos para calcular el valor han sido desarrollados en diferentes oportunidades. En este caso se tomó como modelo la adaptación del diseño robusto de captura-recaptura sugerido por Pollock (1982). Este considera períodos primarios de captura de semanas o meses (considerando a la población como abierta), y dentro de estos, períodos secundarios de captura de corta duración (considerando a la población como cerrada). Una población cerrada es la que no cambia de tamaño durante el período de estudio, es decir, aquella en la que los efectos de los nacimientos, muertes y movimientos son insignificantes (Krebs, 1999). Una población abierta es más habitual, ya que supone un cambio en el tamaño de la población y en la composición de los nacimientos, muertes y movimientos (Krebs, 1999).

En la adaptación del diseño de este estudio se tuvo en cuenta a las poblaciones de los sitios (A, B, C y D), muestreadas cada día durante 5 días, como abiertas, y a la población de la laguna, la cual se obtuvo juntando los datos de los días de muestreo (1, 2, 3, 4 y 5) de todos los sitios, como cerrada (Figura 13). La población estimada en cada sitio (punto) se consideró abierta debido a las características del ambiente y de las especies. La asociación a las macrófitas le permite a los decápodos realizar micro-desplazamientos dentro y entre sitios (Williner y col. 2010; Torres y col., 2014). Además, en varios puntos se registró la ausencia de recapturas en algunos días en las dos especies, por lo que la relación de recapturas y capturas (R/C) no fue constante en relación al total de individuos marcados en los sitios (Krebs, 1999). Con esto se suponen a las poblaciones de los sitios como abiertas con cambios en el tamaño poblacional y en los movimientos en cada sitio durante un período de cinco días. Estos sitios son análogos a los períodos primarios de poblaciones abiertas en el diseño de Pollock (1982) (Fig. 13). Por otro lado, la población de cada especie estudiada en la laguna, en cada muestreo, se supuso cerrada, ya que el total de individuos en la laguna se estimó en relación a todos los días en todos los sitios (Fig. 13). Además, durante los muestreos, la orilla de la laguna estaba cubierta por vegetación flotante estancada (sin entrada ni salida de la laguna) debido a que fueron períodos de aguas bajas. Por esta razón y por el breve período de tiempo en el que fueron realizados los muestreos, las poblaciones de *M. borellii* y *T. borellianus* de la laguna se consideraron cerradas para los dos momentos (muestreo 1 y 2). La

totalidad de los días de captura teniendo en cuenta todos los sitios representó a la laguna entera, considerada en este diseño como período secundario según Pollock (1982) (Fig. 13).

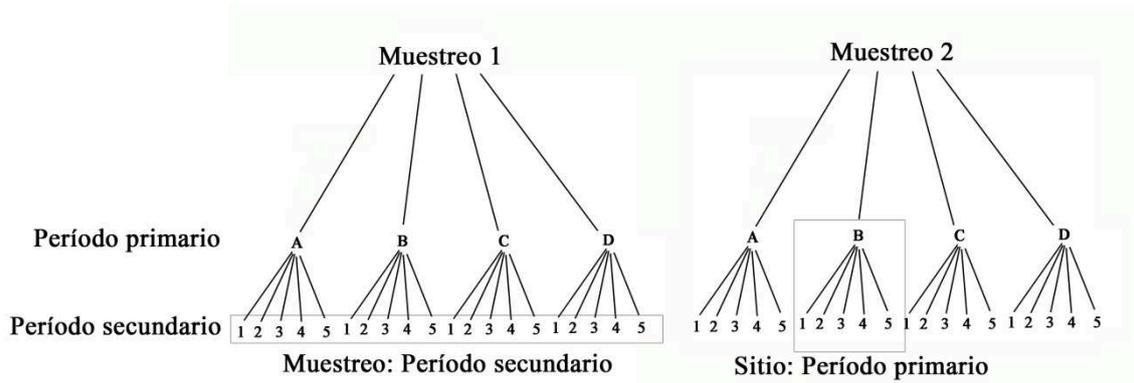


Figura 13. Adaptación del diseño robusto de Pollock (1982). El primer período incluye a los sitios de muestreo (A, B, C y D) con cada uno de los días (1, 2, 3, 4, 5), en los cuales las poblaciones se suponen abiertas. En el segundo período se considera a la población como cerrada y esta incluye a todos los días de todos los sitios, los cuales representan a la laguna en su totalidad. Los recuadros indican ejemplos de cómo se consideró a cada uno de estos períodos.

El tamaño poblacional (N), la tasa de presencia (P) (análoga a la tasa de supervivencia) y los individuos adheridos a la población (Ad) (lo cual indica el reclutamiento de individuos), entre cada par de períodos posible en cada sitio se estimó mediante el método de Jolly-Seber. Este método es asignado en poblaciones abiertas y no necesita asumir la ausencia de reclutamiento y de mortalidad. Los intervalos de confianza al 95 %, en la estimación del N con este método, fueron obtenidos a partir del método de Manly (1984).

Los supuestos de igual capturabilidad y de población cerrada de la laguna, fueron evaluados en la totalidad de individuos muestreados, teniendo en cuenta los individuos capturados y recapturados en todos los sitios y todos los días en la laguna. El supuesto de población cerrada se testea a partir del trazado de una regresión a través del origen de la proporción de individuos marcados (R/C) (número de recapturas/número capturados) en relación al número de individuos marcados acumulados (M), como lo indica el test de Schnabel (Krebs, 1999). Esta relación será lineal si se cumplen los supuestos (Krebs, 1999). La igual capturabilidad en los individuos fue analizada a partir de un test de Chapman (Krebs, 1999). En la especie de camarón *M. borellii*, los supuestos de población cerrada y de igual capturabilidad, sólo fueron evaluados en el sitio A del muestreo 1, ya que fue el único punto donde hubo recapturas. A su vez, sólo se incluyeron los días 1, 3, 4 y 5 de capturas y

recapturas, ya que en el día 2 se observaron valores extremos en la relación lineal de R/C (número de recapturas/número capturados), y el número de individuos marcados (M). Por este motivo, se analizaron los supuestos de población cerrada y de igual capturabilidad en relación a los días 1, 3, 4 y 5.

El tamaño poblacional de la laguna en las dos especies fue calculado a partir del método de Schnabel. Este estimador supone poblaciones cerradas e igual probabilidad de captura para todos los individuos. En contraste con otros estimadores que incluyen sólo un evento de marcado y uno de recaptura, este método tiene en cuenta múltiples episodios (Krebs, 1999). A su vez, este método fue el más preciso en la estimación del tamaño poblacional de *T. borellianus* en un estudio de comparación de estimadores para poblaciones cerradas (De Azevedo Carvalho y col., 2013). En la aplicación del método fueron utilizados los intervalos de confianza al 95% y distribución de Poisson.

La estimación poblacional de poblaciones abiertas y cerradas usando el método de Jolly-Seber y de Schnabel se calculó a través del paquete FSA (Funciones para la Evaluación de Métodos de Stock de Pesquerías) (Functions for Simple Fisheries Stock Assessment Methods), versión 0.7.6 (Ogle, 2012) del programa R (R Development Core Team, 2015). Las diferencias en los tamaños poblacionales estimados entre los sitios en cada muestreo fueron analizadas con un test de Kruskal Wallis o ANOVA según la normalidad y homocedasticidad de los datos. Las comparaciones entre la abundancia de los mismos sitios pero de distintos muestreos se realizaron con un T test. Las pendientes de las relaciones de R/C y M fueron comparadas entre los muestreos a través de un ANCOVA. Estos análisis estadísticos fueron realizados con el programa R (R Development Core Team, 2015). Por último, un test de Wilcoxon para muestras no pareadas se aplicó para testear las diferencias entre los porcentajes de recaptura entre *M. borellii* y *T. borellianus* con el programa R (R Development Core Team, 2015).

3. RESULTADOS

Los siguientes resultados se dividieron en los muestreos realizados en escalas a nivel de ríos (meso y microgeográficas) y lagunas, los cuales incluyeron la evaluación de las dinámicas y conectividades de las poblacionales. En los muestreos en ríos se realizó una descripción general y comparativa de los momentos del ciclo hídrico considerados como micro-fluctuaciones (M1: aguas intermedias con tendencia a bajar, M2: aguas intermedias con tendencia a subir, M3: aguas bajas), de los sitios de muestreo (puntos, poblaciones, tipo de vegetación) y colecta del material. Luego se analizó la estructura y dinámica poblacional de cada especie recolectada en sitios cercanos (escala microgeográfica), a partir de las frecuencias de tallas, abundancia y tamaño corporal en los momentos, entre sitios y entre variables ambientales y físicas. Además, se analizaron las relaciones entre la abundancia de las especies en conjunto y variables espaciales, ambientales (incluyendo el tipo de vegetación) y temporales. Posteriormente se estudiaron las variaciones de forma intra e interpoblacionales entre individuos de sitios cercanos y alejados (en una escala mesogeográfica); y en los tres momentos de muestreo entre sitios cercanos (escala microgeográfica). Luego se compararon las variaciones genéticas del camarón *Macrobrachium borellii* recolectado en ríos, pertenecientes a sitios distantes (escala mesogeográfica). En los muestreos en lagunas se analizó la dinámica poblacional de camarones en lagunas aisladas temporalmente, con diferentes grados de conexión con el canal principal y se estimaron los tamaños poblacionales de una especie de camarón y de cangrejo en una laguna conectada a partir de técnicas de marca-recaptura.

3.1. Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en ríos

3.1.1. Descripción general de los momentos de muestreo en ríos

Durante los períodos de muestreo, los ríos Paraná y Salado mostraron oscilaciones en el nivel hidrométrico que fueron entre los 2 y los 5 m de altura dentro de fluctuaciones ordinarias de períodos de aguas altas y bajas (Figura 14). En los momentos de muestreo de aguas con tendencia a bajar (M1), aguas con tendencia a subir (M2) y de aguas bajas (M3) se observaron diferentes niveles hidrométricos (Fig. 14). El M3 se consideró de aguas bajas por las dinámicas de los ríos, sin embargo se observó que el río Salado de la estación San Justo

presentó un período de aguas con tendencia a subir en este tercer momento (Fig. 14). A pesar de las variaciones de los ríos (Fig. 14), las dinámicas del río Paraná y del río Salado (estación Santo Tomé) fueron similares durante los períodos muestreados (H: 24,35; $p= 0,9500$) (Fig. 14), pero estos dos presentaron diferencias estadísticamente significativas con la dinámica de la estación San Justo del río Salado (H: 24,35; $p< 0,0500$).

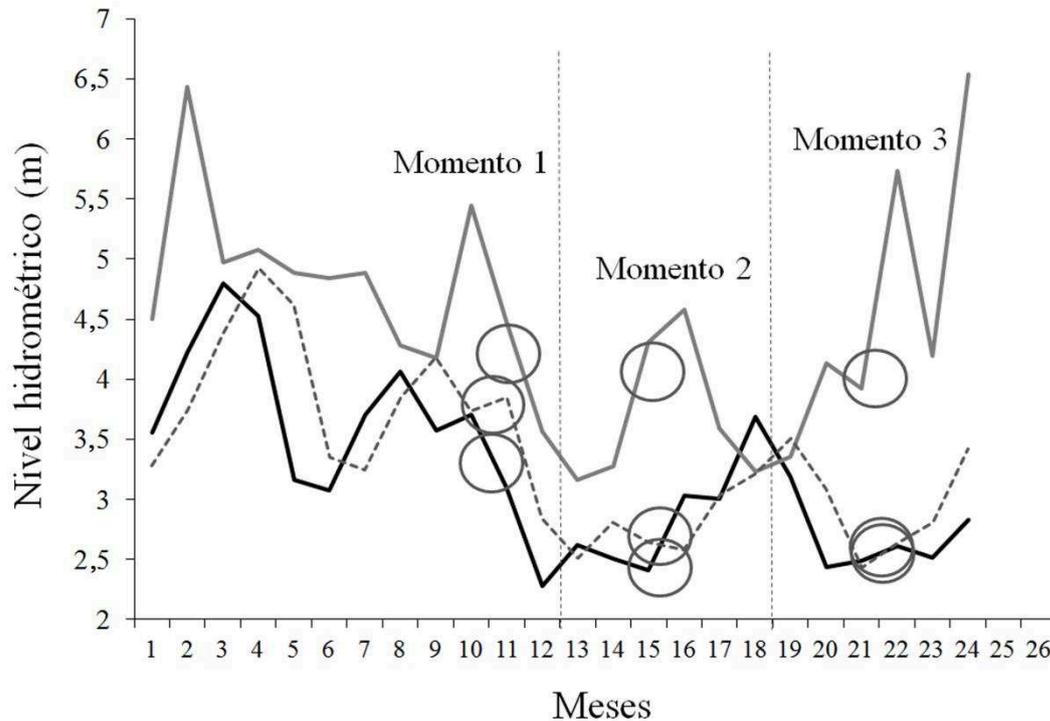


Figura 14. Momentos de muestreo en relación al nivel hidrométrico de los ríos Paraná (línea negra) y Salado (línea gris continua: puerto de San Justo; línea gris discontinua: puerto Santo Tomé). Los círculos muestran el momento exacto de recolección de los organismos. Momento 1: aguas con tendencia a bajar; momento 2: aguas con tendencia a subir; momento 3: aguas bajas.

En cuanto a la comparación de las variables ambientales entre los momentos, se observa que la conductividad y el pH no variaron entre las fases (H: 2,893, H: 5,112; $p> 0,0500$), pero la temperatura fue menor cuando el río estuvo bajo (M3), presentando diferencias significativas con el M1 y el M2 (H: 18,3; $p< 0,0500$) (Tabla 1 Apéndice 1). Los niveles hidrométricos mostraron diferencias entre los momentos cuando el agua tendió a bajar (M1) y cuando bajó (M3) (H: 6,90; $p= 0,0460$), observándose valores más bajos de altura de los ríos en el M3 (estiaje). El M1 y el M2 (aguas con tendencia a subir), y el M2 y el M3 fueron similares entre sí en cuanto al nivel hidrométrico (H: 6,90; $p> 0,0500$), a pesar de ser

caracterizados de distinta manera en este trabajo por el tipo de tendencia dentro de la dinámica general (Fig. 14) (Tabla 1 Apéndice 1).

En relación a la variables ambientales y niveles hidrométricos entre los ríos, los valores de conductividad del río Salado y del río Saladillo fueron similares ($H: 20,74; p= 1$) pero fueron diferentes a los del río Paraná ($H: 20,74; p< 0,0500$) presentando, los ríos Salado y Saladillo, conductividades más altas (Tabla 1 Apéndice 1). El pH y la temperatura mostraron poca variación entre los ríos muestreados ($H: 2,37, H: 0,03; p> 0,0500$) (Tabla 2). Los niveles hidrométricos de los ríos Paraná y Salado fueron más altos en relación a los del río Saladillo (Tabla 1) (Apéndice 1) observándose diferencias significativas ($H: 20,63; p< 0,0500$).

Tabla 1. Valores medios y desviación estándar de las variables ambientales: conductividad, pH, temperatura y nivel hidrométrico obtenidas en los tres momentos de muestreo y en los ríos. M1: aguas con tendencia a bajar; M2: aguas con tendencia a subir; M3: aguas bajas.

Momentos y Ríos	Conductividad ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	pH	Temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	Nivel hidrométrico (m)
M1	950,909 \pm 1397,429	8,114 \pm 0,270	24,390 \pm 3,280	3,322 \pm 0,999
M2	1029 \pm 1517,025	8,059 \pm 0,175	22,260 \pm 2,005	2,507 \pm 1,165
M3	1858,9 \pm 2367,93	8,326 \pm 0,389	18,390 \pm 2,626	2,285 \pm 1,009
Río Paraná	110 \pm 30,268	8,100 \pm 0,234	21,354 \pm 4,058	3,070 \pm 0,668
Río Saladillo	1925,25 \pm 2393,213	8,061 \pm 0,172	20,850 \pm 3,371	1,363 \pm 0,245
Río Salado	2415,444 \pm 1697,678	8,364 \pm 0,427	22,633 \pm 3,810	3,688 \pm 0,837
Río Coronda	329,333 \pm 88,325	8,076 \pm 0,135	23,133 \pm 2,891	2,850 \pm 1,025

3.1.2. Descripción de los sitios de muestreo y de la colecta de individuos

Las características de los sitios de muestreo se relacionaron con los ríos y con los momentos (Tabla 2). Así, los sitios del río Paraná presentaron en su mayoría vegetación (flotante y arraigada) y en la orilla, durante los tres momentos, con excepción de los sitios Cayastá y Colastiné en aguas bajas (M3), donde no se observó vegetación (aguas libres). Sin embargo, los sitios del río Saladillo sólo tuvieron vegetación arraigada o aguas libres de vegetación durante los tres momentos. Los sitios del río Salado se separaron en relación a sus características. En este sentido, los sitios A° Retobado y Salado Medio presentaron vegetación arraigada, aguas libres de vegetación y barranca (Salado Medio) durante los tres momentos. Contrario a las características de estos sitios, en el sitio Santo Tomé se observó mayor vegetación flotante y arraigada, similar a Sauce Viejo del río Coronda. La presencia de cuevas del cangrejo *Zilchiopsis collastinensis* fue una característica que estuvo presente en los sitios en los tres momentos independientemente de los ríos.

Tabla 2. Descripción de los sitios de muestreo de cada río en cada momento de muestreo en relación a la presencia y ausencia de vegetación, barranca y de cuevas del cangrejo *Zilchiopsis collastinensis*.

Momentos	Ríos	Sitios	Vegetación flotante en orilla	Vegetación flotante varada en orilla	Vegetación arraigada en orilla	Libre de vegetación	Barranca	Cuevas
Momento 1 (aguas con tendencia a bajar)	Paraná	San Javier	x					
		Cayastá	x		x			
		Colastiné	x					x (en orilla debajo del agua)
		Riacho Santa Fe	x					
	Saladillo	Saladillo Dulce	x		x			
		A° Saladillo			x			x
	Salado	A° Retobado			x			x
		Salado Medio			x		x	x
		Santo Tomé	x	x				
	Coronda	Sauce Viejo	x					x
Momento 2 (aguas con tendencia a subir)	Paraná	San Javier	x	x			x	x
		Cayastá		x	x			x (debajo de vegetación de la orilla)
		A° Leyes	x	x				x
	Saladillo	Saladillo Dulce			x			
		A° Saladillo				x		x (debajo del agua)
		Laguna Paiva	x		x			x (vacías)
	Salado	A° Retobado				x		x
		Salado Medio				x	x	x (toscas)
		Santo Tomé	x	x (en descomposición)				
	Coronda	Sauce Viejo	x	x				
Momento 3 (aguas bajas)	Paraná	San Javier		x	x			
		Cayastá				x		x
		Colastiné				x		x (vacías)
	Saladillo	Saladillo Dulce			x			
		A° Saladillo				x		x (secas y debajo del agua)
		Laguna Paiva			x			
	Salado	A° Retobado				x		x (secas)
		Salado Medio				x	x	x (secas)
Santo Tomé			x (en descomposición)					
Coronda	Sauce Viejo				x			

En cuanto a los momentos, se observó que en el primero (aguas con tendencia a bajar) fue más abundante la presencia de vegetación flotante en la orilla. Luego, cuando el río tendió a subir (M2) también se encontró la presencia de vegetación flotante. Asimismo, en este segundo momento y en el M3 de aguas bajas se observó la presencia de vegetación varada en la orilla. Inclusive, en algunos sitios en estos momentos, esta vegetación ya se encontraba en descomposición. La vegetación arraigada en la orilla no mostró un patrón en relación a los momentos, pero se observaron casos de ausencia de vegetación (libre de vegetación) principalmente cuando el agua tendió a subir y cuando estuvo baja (M2 y M3). Las cuevas de *Z. collastinensis* se encontraron en los tres momentos de muestreo en todos los sitios, sin embargo estas variaron en relación al lugar donde fueron visualizadas. Cuando el agua tendió a bajar (M1), las cuevas se encontraron en la orilla y debajo del agua, mientras que cuando comenzó a subir (M2) se observaron debajo de la vegetación en la orilla y en el agua. En este momento se comenzaron a encontrar cuevas vacías en varios sitios y cuevas con cangrejos debajo de toscas en la barranca en el sitio Salado Medio. Luego, cuando el río estuvo bajo (M3), se encontraron principalmente cuevas vacías y secas.

El sitio Laguna Setúbal, y los sitios de Corrientes no se muestran en la tabla debido a que sus características no se describieron en su totalidad, ya que los animales recolectados en estos sitios fueron utilizados sólo para algunos análisis de Morfometría Geométrica.

Durante los períodos de muestreo en los sitios fueron recolectados cangrejos de las especies *Trichodactylus borellianus* y *Zilchiopsis collastinensis*; y camarones de las especies *Macrobrachium borellii* y *Palaemonetes argentinus*. Estas especies fueron encontradas principalmente en la vegetación flotante de los sitios del río Paraná, del sitio Santo Tomé y Sauce Viejo cuando el río tendió a bajar y a subir (M1 y M2) (Tabla 3). En su mayoría esta vegetación estuvo compuesta por el camalote *Echiornia crassipes* y los individuos se encontraron entre las raíces (*T. borellianus* y *Z. collastinensis*) y asociados a estas (*M. borellii* y *P. argentinus*). Sin embargo, en algunos sitios, esta vegetación flotante estuvo compuesta por *E. azurea* y *Ludwigia* sp. Durante los tres momentos las especies también fueron encontradas en la vegetación flotante en la orilla (principalmente las especies *T. borellianus* y *Z. collastinensis*) (Tabla 3). En varios sitios (Saladillo Dulce, Laguna Paiva, A° Retobado y Salado Medio) los camarones fueron hallados en la vegetación arraigada durante los tres

momentos y en aguas libres en período de estiaje (M3) (Tabla 3). Los cangrejos no sólo se encontraron asociados a la vegetación, sino también debajo de piedras (*T. borellianus* y *Z. collastinensis*) y en cuevas (*Z. collastinensis*). Cabe aclarar que la Laguna Setúbal fue muestreada de noche y que en esta se encontraron cangrejos de la especie *Z. collastinensis* caminando en la orilla, entre la vegetación en la orilla y en cuevas.

Tabla 3. Especies de cangrejos y camarones recolectadas en los sitios de muestreos en relación al los hábitats que fueron encontrados. Camarones: Mb: *Macrobrachium borellii*; Pa: *Palaemonetes argentinus*. Cangrejos: Tb: *Trichodactylus borellianus*; Zc: *Zilchiopsis collastinensis*.

Momentos	Ríos	Sitios	Vegetación flotante en orilla	Vegetación flotante varada en orilla	Vegetación arraigada en orilla	Debajo de piedras en orilla	Aguas libres	Cuevas	
Momento 1 (aguas con tendencia a bajar)	Paraná	San Javier	Mb/Pa/Zc						
		Cayastá	Mb/Pa/Tb						
		Colastiné	Mb/Tb						
		Riacho Santa Fe	Mb/Tb						
		Laguna Setúbal		Zc				Zc	
	Saladillo	Saladillo Dulce	Mb/Pa/Tb/Zc						
		A° Saladillo				Pa		Zc	
	Salado	A° Retobado				Pa		Zc	
		Salado Medio				Pa		Zc	
		Santo Tomé	Mb/Pa/Tb	Zc					
Sauce Viejo		Mb/Tb/Zc					Zc		
Momento 2 (aguas con tendencia a subir)	Paraná	San Javier	Mb/Pa/Zc	Tb		Tb			
		Cayastá		Tb/Zc				Zc	
	Saladillo	Saladillo Dulce				Mb/Pa			
		A° Saladillo					Pa		
		Laguna Paiva	Mb/Pa/Tb						
	Salado	A° Retobado					Zc	Mb/Pa	
		Salado Medio						Pa	Zc
		Santo Tomé	Mb/Pa/Tb						
Sauce Viejo	Mb/Tb/Zc								
Momento 3 (aguas bajas)	Paraná	San Javier		Tb	Mb/Pa				
		Cayastá					Mb/Pa	Zc	
		Colastiné					Mb/Pa/Tb		
	Saladillo	Saladillo Dulce				Mb/Pa			
		A° Saladillo					Pa		
		Laguna Paiva				Pa/Tb			
	Salado	A° Retobado						Mb/Pa	
		Salado Medio						Pa	
Santo Tomé			Mb/Pa/Tb						
Sauce Viejo					Tb	Mb/Pa			

3.1.3. Estructura y dinámica poblacional

En total fueron recolectados 444 individuos del camarón *M. borellii*, 1218 individuos del camarón *P. argentinus*, 275 individuos del cangrejo *T. borellianus* y 145 individuos del cangrejo *Z. collastinensis*, en los sitios durante los tres momentos de muestreo. La estructura y dinámica poblacional no fueron evaluadas en el cangrejo *Z. collastinensis* debido a que no se capturó con métodos comparables de muestreo. Además esta especie fue recolectada de día y de noche. Como ya se mencionó en la sección de materiales y métodos, los sitios seleccionados para este estudio fueron San Javier (SJ), Cayastá (Cy) del río Paraná; Saladillo Dulce (SD), A° Saladillo (AS) del río Saladillo; A° Retobado (AR), Salado Medio (SM), Santo Tomé (ST) del río Salado; Sauce Viejo (SV) del río Coronda.

Del total de camarones de *M. borellii* y *P. argentinus* recolectados, el 5,53 % y el 10,10 % respectivamente, presentaron rostros rotos.

Durante los tres momentos de muestreo se observó la ausencia del camarón *M. borellii* en A° Saladillo y Salado Medio, y la ausencia del cangrejo *T. borellianus* en A° Saladillo, A° Retobado y Salado Medio (Apéndice 2 Figura 15). *Macrobrachium borellii* y *T. borellianus* fueron más abundantes en el primer momento (M1) de aguas con tendencia a bajar, mientras que *P. argentinus* fue más abundante en el segundo momento (M2) de aguas con tendencia a subir y en el tercer momento (M3) de aguas bajas (Tabla 4) (Apéndice 2). Sin embargo, ninguna especie presentó diferencias estadísticamente significativas en las abundancias entre los tres momentos ($p > 0,0500$). En general, las hembras de las dos especies de camarones tuvieron mayor abundancia que los machos en los sitios en los tres momentos (Fig. 15 a y b). Mientras que en *T. borellianus* los machos fueron más abundantes (Fig. 15 c). También se registraron en bajo número, juveniles de *P. argentinus* en el M1 en Saladillo Dulce y en el M2 en A° Saladillo (Apéndice 2 Fig. 15 b). A pesar de lo observado, las especies estudiadas no presentaron diferencias estadísticamente significativas en la abundancia entre sexos, sitios y momentos ($p > 0,0500$). En relación a los ríos, sólo fue estadísticamente significativa las diferencias en la abundancia de *P. argentinus* entre los ríos Paraná, Salado y Coronda con el río Saladillo (H: 10,1991; $p = 0,01695$), presentando este último río mayor número de individuos (Figura 16).

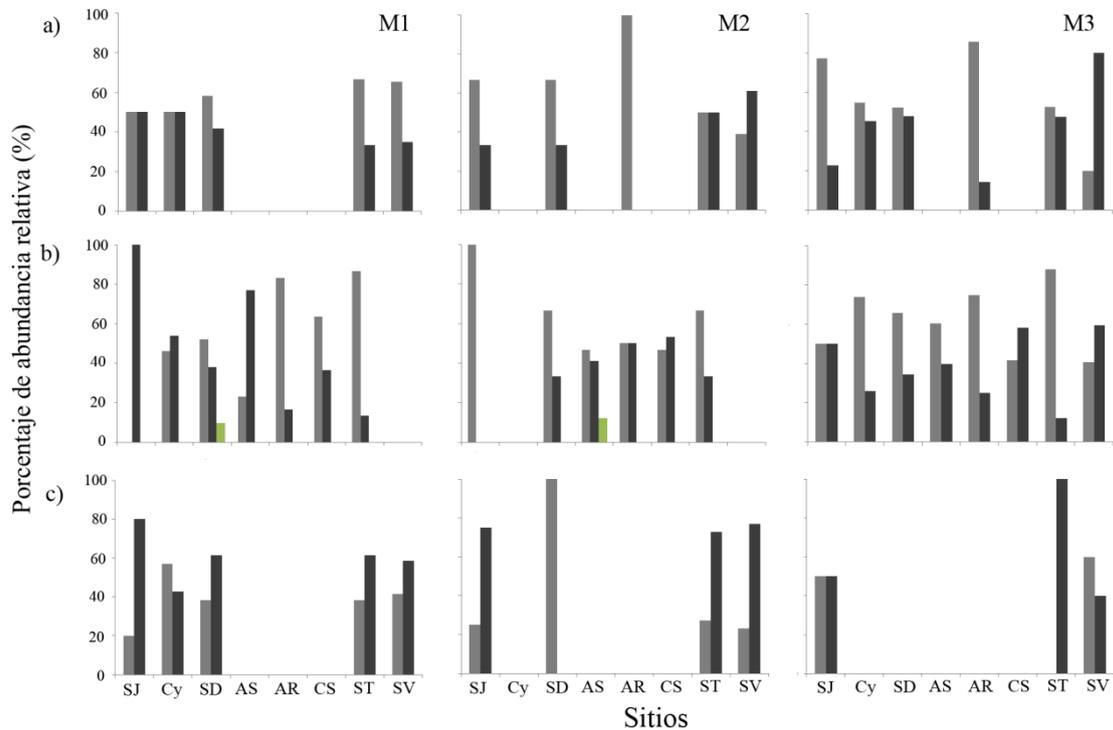


Figura 15. Porcentaje de abundancia (número de individuos) relativa al total de individuos en cada sitio para hembras (barras gris claro), machos (barras gris oscuro) y juveniles (barras verdes) de los camarones *Macrobrachium borellii* (a) y *Palaemonetes argentinus* (b) y del cangrejo *Trichodactylus borellianus* (c) en cada momento de muestreo. San Javier (SJ), Cayastá (Cy), Saladillo Dulce (SD), A° Saladillo (AS), A° Retobado (AR), Salado Medio (SM), Santo Tomé (ST) y Sauce Viejo (SV). Momentos de muestreo (M1, M2 y M3). M1: aguas intermedias con tendencia a bajar; M2: aguas intermedias con tendencia a subir; M3: aguas bajas.

Tabla 4. Valores medios (Media) y desviación estándar (DS) del número de individuos de los camarones *M. borellii* y *P. argentinus*, y del cangrejo *T. borellianus* recolectados en todos los sitios para cada momento. M1: aguas con tendencia a bajar; M2: aguas con tendencia a subir; M3: aguas bajas.

Especies	Abundancia Media \pm DS		
	M1	M2	M3
<i>Macrobrachium borellii</i>	13,62 \pm 16,97	6,75 \pm 10,20	11,12 \pm 9,70
<i>Palaemonetes argentinus</i>	20 \pm 24,84	45 \pm 60,39	36,25 \pm 16,48
<i>Trichodactylus borellianus</i>	11,75 \pm 12,23	6 \pm 9,42	2,37 \pm 5,18

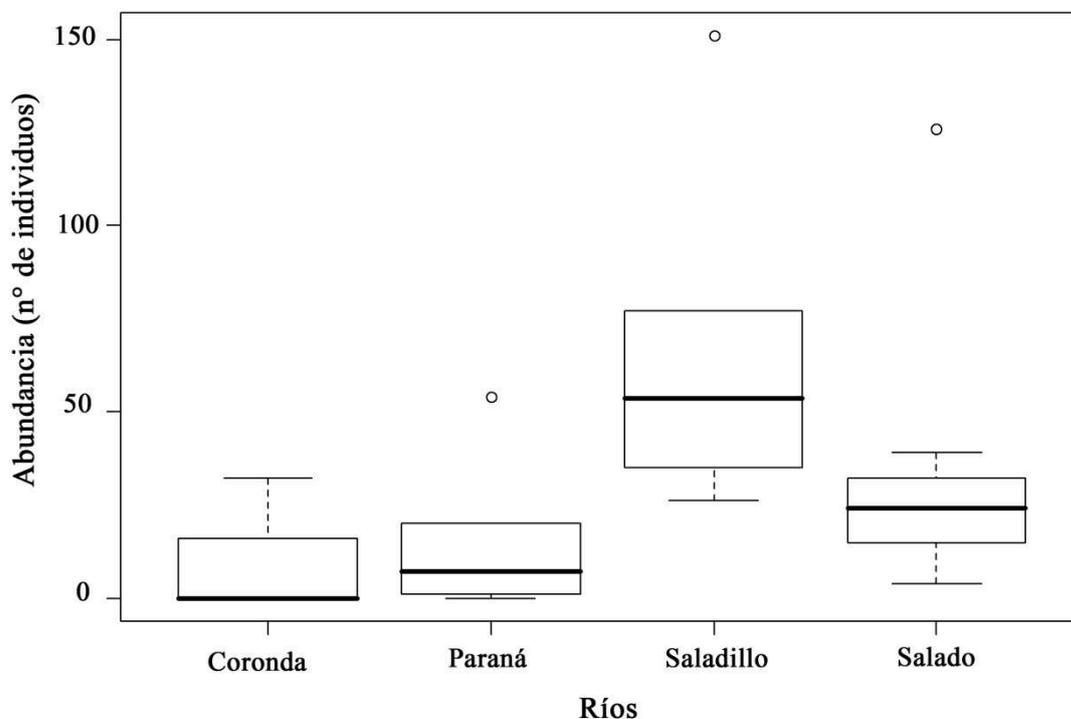


Figura 16. Diagramas de caja de la abundancia (número de individuos) de *Palaemonetes argentinus* de los ríos Coronda, Paraná, Saladillo y Salado durante los momentos de muestreo.

El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos). Los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos, y los puntos libres los valores atípicos.

En los momentos 1 y 3 (primavera) se recolectaron hembras ovígeras de *M. borellii*. En el M1, el 33,82% y en el M3, el 100% portaron huevos. Un gran número de

hembras de *P. argentinus* fueron ovígeras en el momento 1 (aguas con tendencia a bajar) (87,65%), y en el momento 3 (aguas bajas) (48,08%), disminuyendo en el momento 2 (aguas con tendencia a subir) (20,87%). Con esto se observa que el porcentaje de hembras con huevos en cada sitio fue mayor en el primer y tercer momento de muestreos (primavera) que en el segundo, registrándose los mayores porcentajes en el M1. Sin embargo, sólo se observaron diferencias estadísticamente significativas en el camarón *P. argentinus* entre el M1 y M2 en relación a los porcentajes de hembras con huevos (F: 5,10; $p=0,0123$). En *M. borellii*, el mayor porcentaje de hembras con huevos se observó en el río Coronda ($p<0,0500$), y *P. argentinus* en el río Paraná y Salado ($p<0,0500$). El porcentaje de hembras ovígeras fue similar entre los sitios en las dos especies de camarones ($p>0,0500$). El cangrejo *T. borellianus* presentó un 7,50 % de hembras ovígeras cuando el río comenzó a bajar (M1), pertenecientes al sitio Santo Tomé.

El rango de tallas de hembras del camarón *M. borellii*, teniendo en cuenta todos los sitios en el M1 (aguas con tendencia a bajar) fue entre 11,48-29,35 mm de largo del cefalotórax (LC), y la mayor frecuencia de tallas ocurrió entre 18,00 y 23,00 mm de LC (Figura 17 a). En el M2, cuando el agua comenzó a subir, se obtuvieron hembras de menor tamaño (7,38-24,06 mm), y las tallas que presentaron mayor frecuencia estuvieron representadas por un largo de cefalotórax entre 10,00 y 17,00 mm. Sin embargo, como se señaló previamente, en este momento esta especie no estuvo presente en la totalidad de los sitios (Fig. 17 a). En período de estiaje (M3) los tamaños de las hembras se distribuyeron de manera similar. El rango de tallas de las hembras en este momento fue de 7,87 a 29,68 mm y la mayor frecuencia de tallas se concentró entre 18,00 y 28,00 mm teniendo en cuenta todos los sitios (Fig. 17 a). Con esto se observa que los mayores tamaños de hembras de *M. borellii* se encontraron en el M1 y M3, presentando diferencias estadísticamente significativas con las tallas encontradas en el M2 (F: 1,85; $p<0,0001$). En los ríos Saladillo y Salado se registraron camarones hembras más grandes que los demás ríos, siendo estas diferencias estadísticamente significativas (F: 19,07; $p<0,0050$) (Figura 18). El tamaño de las hembras también fue diferente entre los sitios (F: 13,67; $p=5,549 \times 10^{-11}$), siendo los A° Retobado, Saladillo Dulce y Santo Tomé los que presentaron tallas más grandes (ver figura 29, página 93).

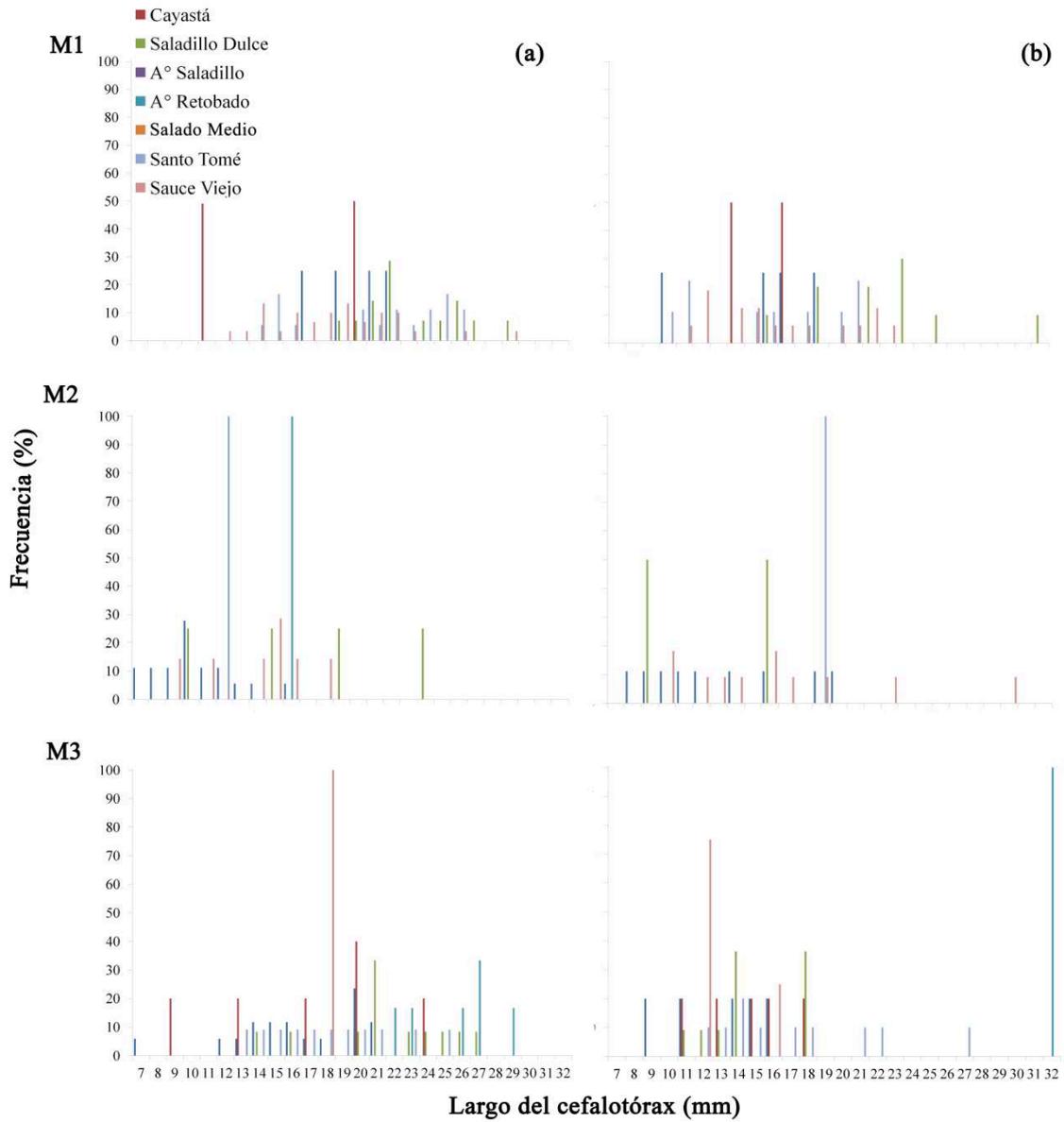


Figura 17. Frecuencia de tallas (largo del cefalotórax en mm) porcentual de hembras (a) y machos (b) del camarón *Macrobrachium borellii* de los sitios San Javier, Cayastá, Saladillo Dulce, A° Saladillo, A° Retobado, Salado Medio, Santo Tomé, y Sauce Viejo en cada momento de muestreo (M1, M2 y M3). M1: aguas intermedias con tendencia a bajar; M2: aguas intermedias con tendencia a subir; M3: aguas bajas.

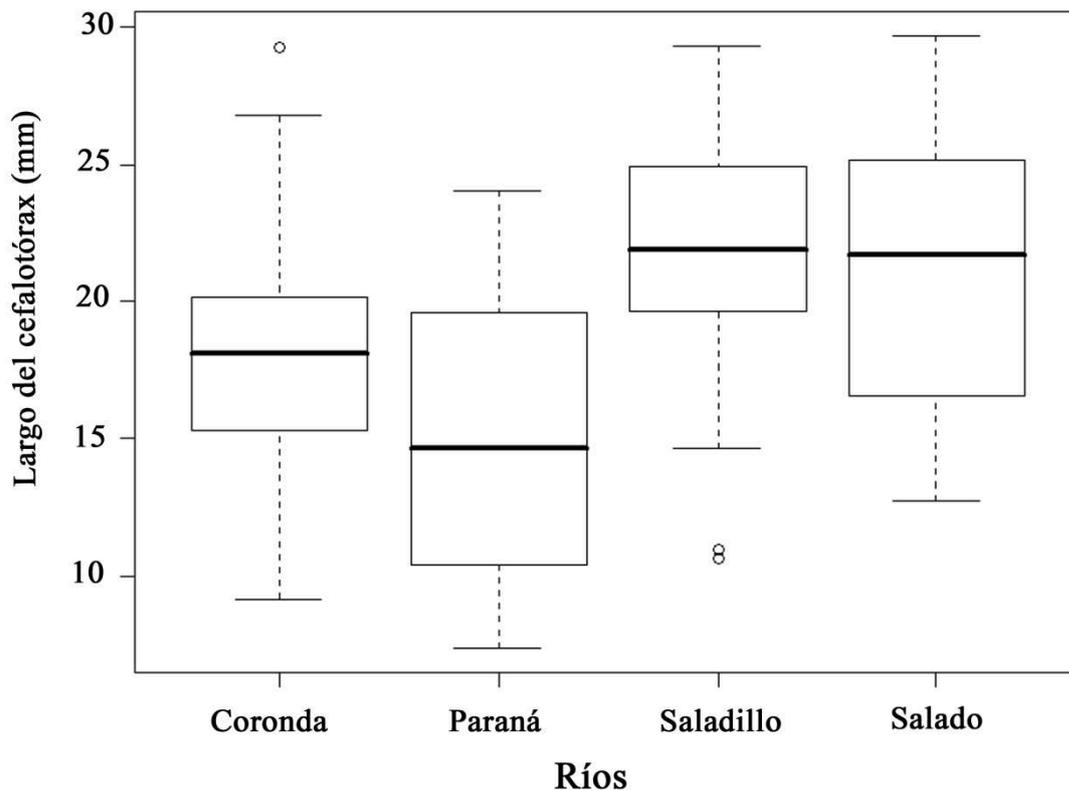


Figura 18. Diagramas de caja del largo del cefalotórax (en mm) de hembras de *Macrobrachium borellii* de los ríos Coronda, Paraná, Saladillo y Salado durante los momentos de muestreo. El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos). Los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos, y los puntos libres los valores atípicos.

Las frecuencias de tallas de los machos se distribuyeron de manera más similar que las hembras durante los tres momentos (Fig. 17 b). Los tamaños de los machos fueron desde 10,65 a 32,56 mm de LC cuando el río comenzó a bajar (M1), sin embargo la mayor frecuencia ocurrió entre 14-25 mm. En el M2, cuando el río comenzó a subir, el rango de tallas fue de 8,75 a 30,18 mm de LC, y los valores con mayor frecuencia estuvieron entre 9,00 y 20,00 mm (Fig. 17 b). Al igual que las hembras, los machos no estuvieron presentes en la totalidad de los sitios en el M2. El período de aguas bajas (M3) presentó un rango de tallas en los machos de 8,84 a 33,67 mm. Los valores de LCx entre 12,00 y 19,00 mm en los machos fueron más frecuentes en el momento de aguas bajas (M3). Sólo se observaron diferencias significativas entre los tamaños de los

camarones del M2 y M3 con el M1 ($H: 7,766; p=0,0205$). Cuando el agua estaba bajando (M1) se observaron tamaños más grandes de camarones machos (Fig. 17 b). En los camarones machos se observó en todos los momentos la presencia de individuos de gran tamaño en algunos sitios (Saladillo Dulce, A° Retobado y Sauce Viejo) (Fig. 17 b). Al igual que las hembras, los ríos Saladillo y Salado presentaron camarones machos más grandes (Figura 19), mostrando diferencias significativas entre las tallas de estos ríos con las del río Paraná ($H: 8,73; p= 0,0330$). También, similar a las hembras, los tamaños más grandes se observaron en A° Retobado, Saladillo dulce y Santo Tomé, presentando diferencias en las tallas entre los sitios ($H: 11,50; p = 0,0422$) (ver figura 29, página 93).

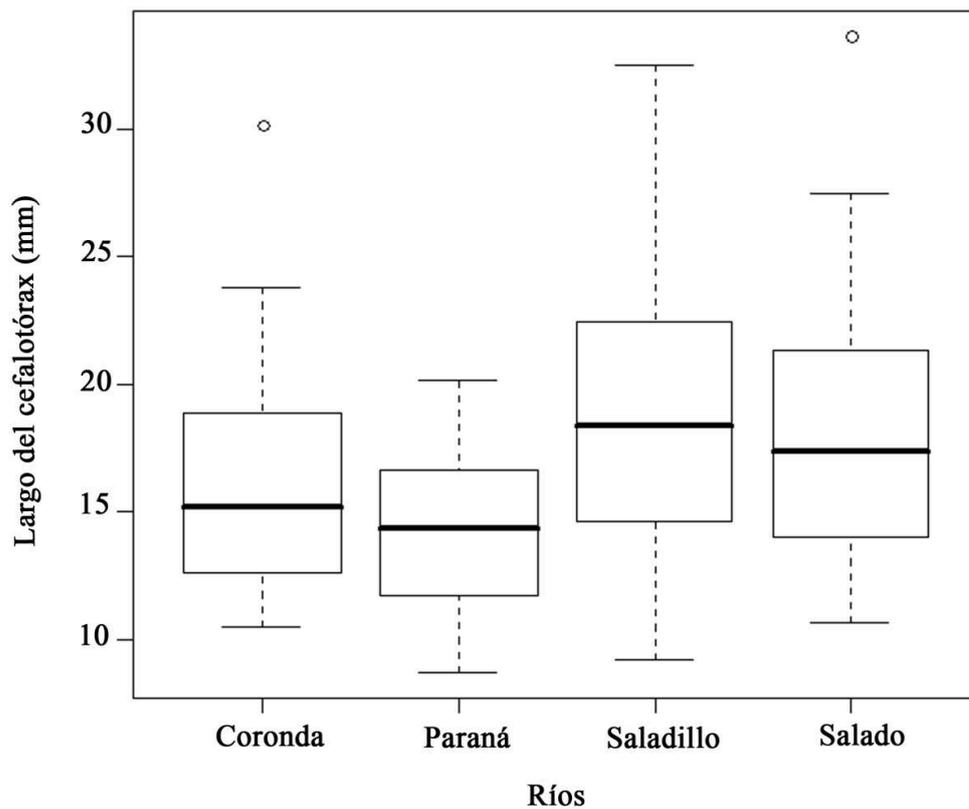


Figura 19. Diagramas de caja del largo del cefalotórax (en mm) de machos de *Macrobrachium borellii* de los ríos Coronda, Paraná, Saladillo y Salado durante los momentos de muestreo. El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos). Los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos, y los puntos libres los valores atípicos.

En el M1 (aguas con tendencia a bajar), del total de los tamaños de las hembras, las tallas de rango 17,56 a 29,35 mm de LC presentaron huevos y el mayor número de hembras con huevos tuvo entre 17,00 y 22,00 mm de LCx (Figura 20). En aguas bajas (M3) sólo dos hembras portaron huevos, con tamaños de 20,20 y 23,52 mm de LC cada una (Fig. 20).

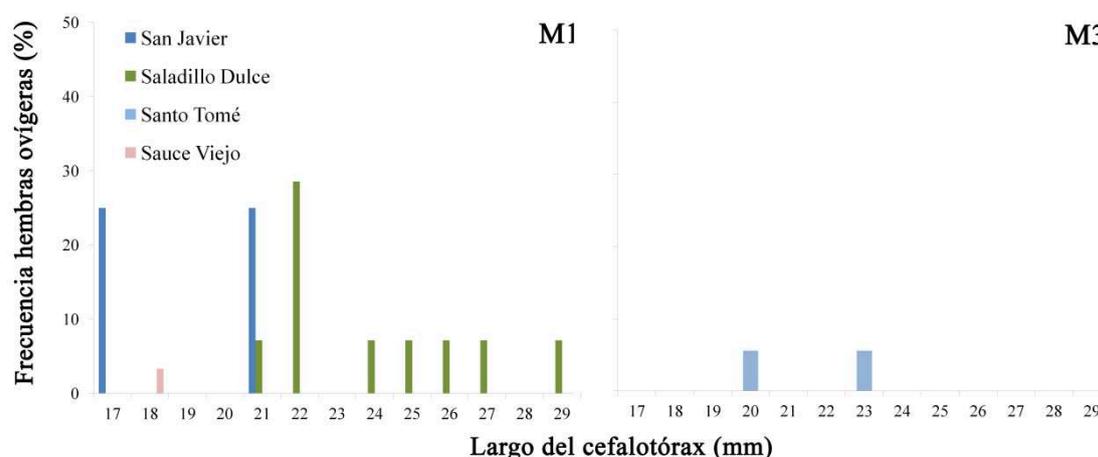


Figura 20. Frecuencia de tallas (largo del cefalotórax en mm) porcentual de hembras con huevos del camarón *Macrobrachium borellii* en el momento 1 (M1): aguas con tendencia a bajar (sitios San Javier, Saladillo Dulce, Santo Tomé y Sauce Viejo) y en el momento 2 (M2): aguas con tendencia a subir (sitio Santo Tomé).

La diferencia en tallas entre hembras y machos del camarón *M. borellii* fue significativa, presentando hembras de mayor porte que los machos ($T = 2,8027$, $p = 0,0055$) (ver figura 28, página 92).

En relación al camarón *P. argentinus*, las hembras presentaron un rango de talla de 6,12 y 21,34 mm en el momento 1 cuando el río estaba bajando, y las mayores frecuencias ocurrieron entre 12 y 18 mm de LC. En el M2, cuando el río tendió a subir se observaron tamaños menores y mayores, siendo el rango de tallas en hembras en este momento de 5,58 a 31,81 mm, sin embargo la mayor frecuencia ocurrió entre 8 y 15 mm de LC (Figura 21 a). Así, se puede observar un cambio en la distribución de

frecuencias de tallas desde el M1 al M2. El M1 presentó mayor cantidad de tallas intermedias, mientras que en el M2 las mayores frecuencias ocurrieron en tallas más pequeñas (Fig. 21 a). En el M3 de aguas bajas, se registraron rangos de tallas de hembras de 7,68 y 21,52 mm de LC, pero las mayores frecuencias se observaron entre 13 y 18 mm de LC. Los tamaños de los camarones hembras tuvieron diferencias estadísticamente significativas entre el momento 2 y los demás momentos (H: 142,89; $p < 0,0001$), observándose los camarones de menor tamaño en el M2 (cuando el río comenzó a bajar) (similar a *M. borellii*) (Fig. 21a). Los camarones hembras más grandes pertenecieron al río Paraná, y los más pequeños al río Saladillo (contrario a *M. borellii*) observándose diferencias estadísticamente significativas entre los ríos (H: 66,73; $p = 2,13 \times 10^{-14}$) (Figura 22). Los sitios que tuvieron camarones hembras de mayor tamaño fueron A° Retobado, Cayastá, Saladillo Dulce y San Javier (ver figura 33, página 97) mostrando diferencias significativas entre sitios (H: 138,65; $p < 0,0001$).

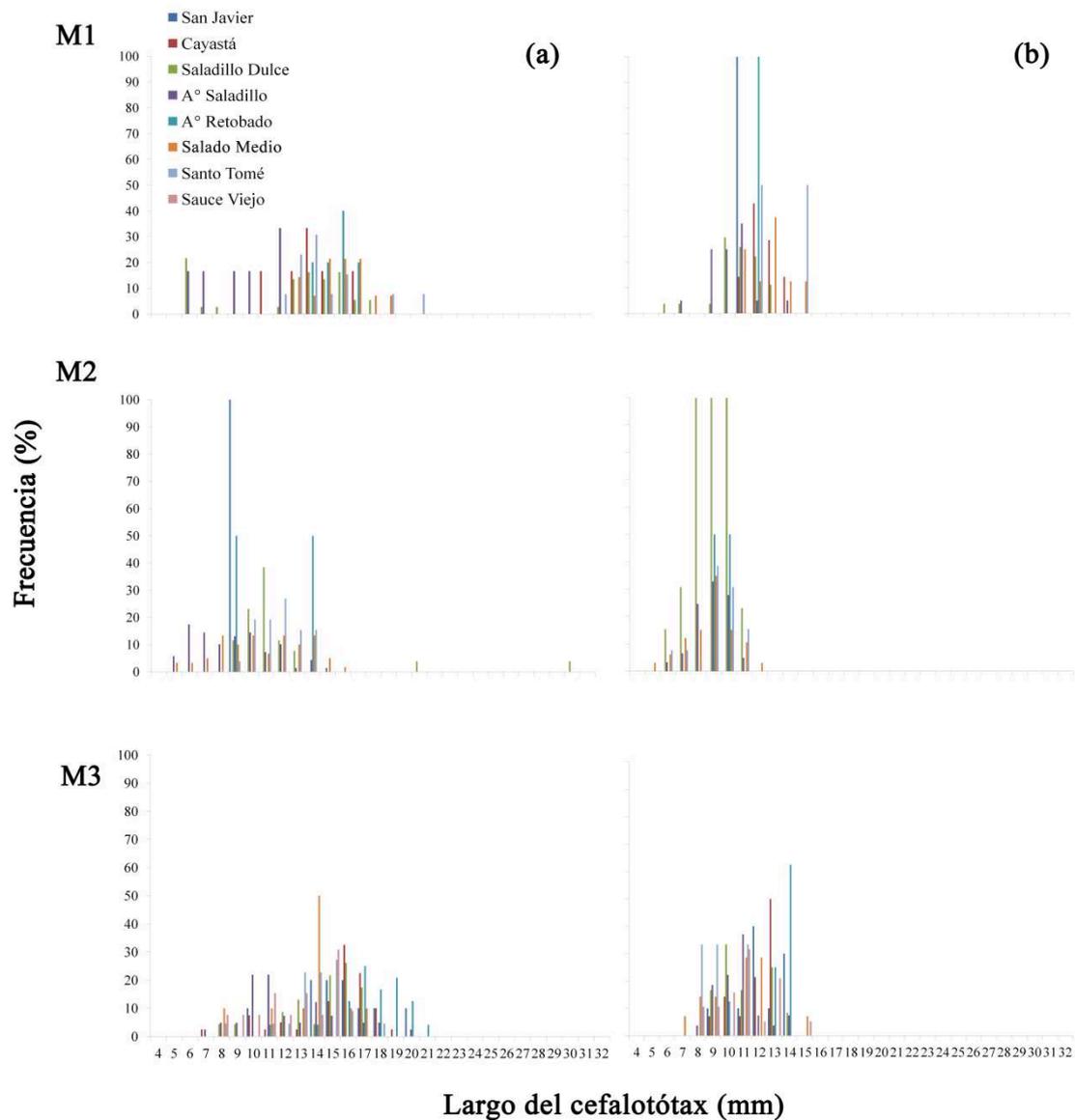


Figura 21. Frecuencia de tallas (largo del cefalotórax en mm) porcentual de hembras (a) y machos (b) del camarón *Palaemonetes argentinus* de los sitios San Javier, Cayastá, Saladillo Dulce, A° Saladillo, A° Retobado, Salado Medio, Santo Tomé, y Sauce Viejo en cada momento de muestreo (M1, M2 y M3). M1: aguas intermedias con tendencia a bajar; M2: aguas intermedias con tendencia a subir; M3: aguas bajas.

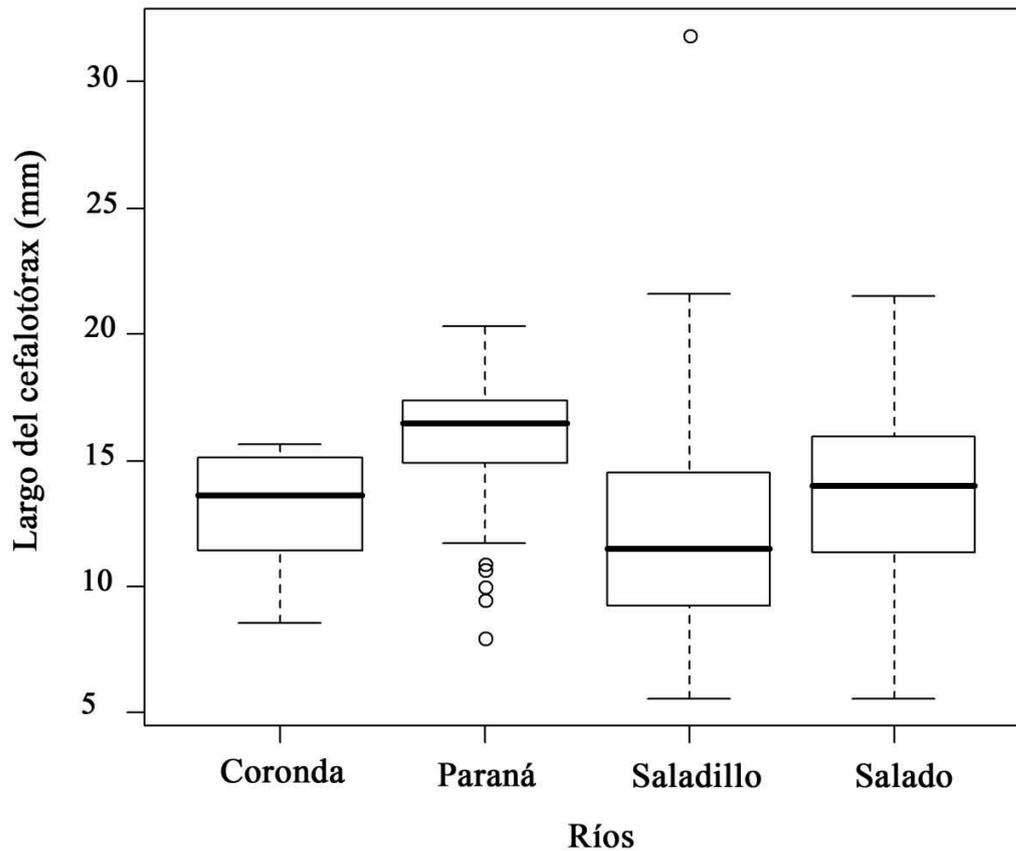


Figura 22. Diagramas de caja del largo del cefalotórax (en mm) de hembras de *Palaemonetes argentinus* de los ríos Coronda, Paraná, Saladillo y Salado durante los momentos de muestreo. El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos). Los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos, y los puntos libres los valores atípicos.

Los machos de *P. argentinus* presentaron un patrón similar al de las hembras en M1 y M2 (aguas con tendencia a bajar y subir) (Fig. 21 b). En el primero (M1), el rango de talla de machos osciló entre 6,83 y 15,55 mm, siendo las tallas entre 10,00 y 15,00 mm de LCx las más frecuentes (Fig. 21 b). Luego en el M2 la mayor frecuencia estuvo representada por tallas de 7,00 a 10,00 mm (tamaños menores) con rangos de tallas de 6,27 a 12,56 mm de LCx. El momento de estiaje (M3) presentó un rango de tallas de 7,8 a 15,58 mm y frecuencias mayores en los tamaños de 11 a 15 mm. Al igual que lo que

ocurrió con las hembras, fueron más frecuentes las tallas intermedias en los momentos en que el río comenzó a bajar (M1) y en que estuvo bajo (M3), mientras que cuando el río comenzó a subir (M2) fueron más frecuentes las tallas pequeñas (Fig. 21 b). Estas diferencias fueron estadísticamente significativas ($F: 14,45; p < 0,0001$). Los ríos Coronda y Paraná presentaron camarones machos de mayor tamaño, mientras que Saladillo y Salado los de menor porte, los cuales tuvieron diferencias significativas entre los valores de talla que corresponden a estos ríos ($H: 55,04, p = 6,715 \times 10^{-12}$) (Figura 23). Los camarones machos de mayor porte se registraron, similar a las hembras, en A° Retobado, Cayastá y San Javier (ver figura 33, página 97) y estos presentaron diferencias entre sitios ($H: 55,04; p = 6,715 \times 10^{-12}$). En esta especie de camarón no se observó la presencia de tamaños grandes en machos (como sí ocurrió con *M. borellii*).

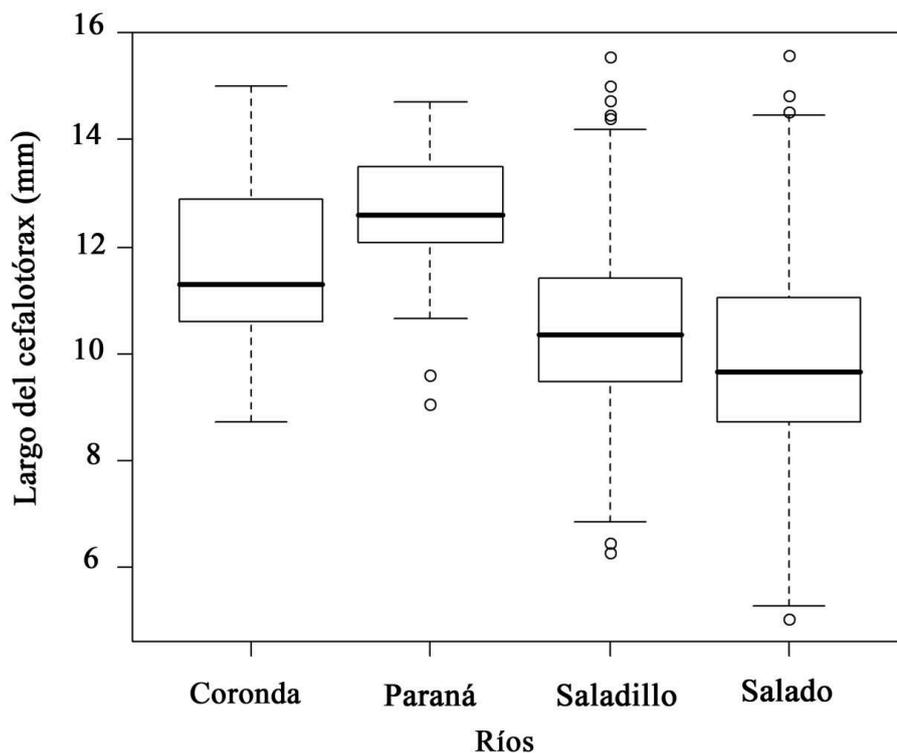


Figura 23. Diagramas de caja del largo del cefalotórax (en mm) de machos de *Palaemonetes argentinus* de los ríos Coronda, Paraná, Saladillo y Salado durante los momentos de muestreo. El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos). Los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos, y los puntos libres los valores atípicos.

Las hembras con huevos estuvieron presentes cuando el río estaba bajando (M1), y estas oscilaron en sus LCx entre 8,90 y 21,34 mm, siendo a su vez las tallas más frecuentes aquellas entre 14,00 y 18,00 mm. En el M2 (aguas con tendencia a subir) el rango de tallas de hembras ovígeras fue de 9,91 a 31,81 mm de LC y las tallas que predominaron fueron entre 11,00 y 15,00 mm de LCx (Figura 24). En este momento se puede observar una mayor frecuencia de hembras de menor tamaño con huevos, en relación al M1 (Fig. 24). El rango de tallas en el M3 (aguas bajas) incluyó hembras con huevos entre 11,37 y 21,52 mm de LC, pero las mayores frecuencias ocurrieron entre tallas de 14 y 19 mm. Así, en los momentos 1 y 3 se observaron hembras con huevos de mayor porte, siendo estas diferencias significativas entre los tres momentos ($H: 68,04, p = 1,674 \times 10^{-15}$) (Fig. 24). El río Paraná presentó hembras ovígeras de mayor tamaño ($H: 21,50, p = 2,136 \times 10^{-05}$). En relación a los sitios, las hembras con huevos de mayor tamaño se obtuvieron de A° Retobado, Cayastá y San Javier ($H: 49,7696, p = 5,229 \times 10^{-09}$).

Las hembras de *P. argentinus* mostraron mayor tamaño que los machos, siendo estas diferencias estadísticamente significativas ($W: 105492,5, p < 0,0001$) (ver figura 32 página 97).

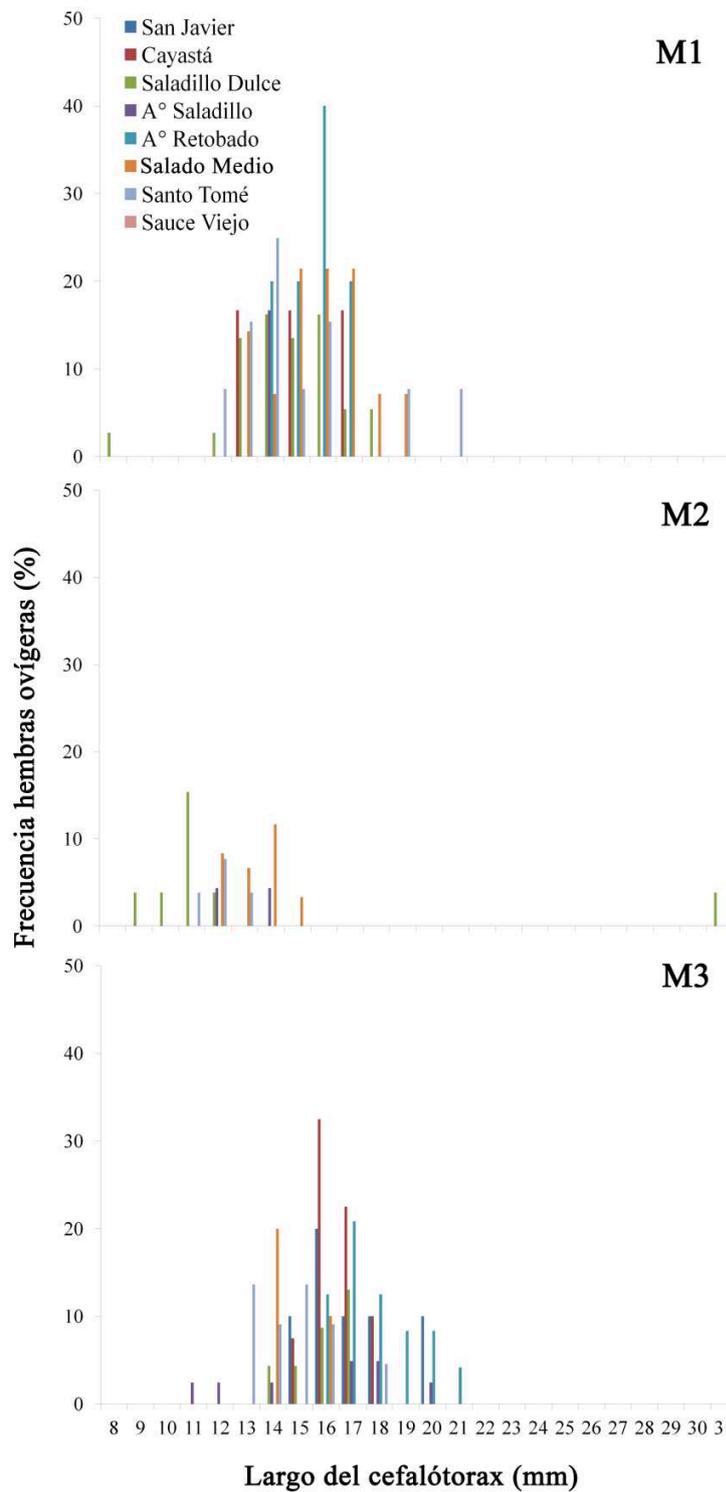


Figura 24. Frecuencia de tallas (largo del cefalotórax en mm) porcentual de hembras con huevos del camarón *Palaemonetes argentinus* de los sitios San Javier, Cayastá, Saladillo Dulce, A° Saladillo, A° Retobado, Salado Medio, Santo Tomé, y Sauce Viejo en cada momento de muestreo (M1, M2 y M3). M1: aguas intermedias con tendencia a bajar; M2: aguas intermedias con tendencia a subir; M3: aguas bajas.

En cuanto al cangrejo *T. borellianus*, a pesar del bajo número muestreado en los sitios, las hembras cuando el agua comenzó a bajar el (momento 1) presentaron un rango de talla de 5,94-12,59 mm de ancho del caparazón (AC), y las mayores frecuencias se observaron en tallas entre 9,00 y 11,00 mm de AC (Figura 25 a). Cuando el río comenzó a subir (M2), el AC de los ejemplares muestreados osciló entre 6,40 y 11,48 mm con predominio de las tallas entre 8,00 y 11,00 mm de AC. Luego mientras el río estaba bajo (M3), las tallas de las hembras presentaron un rango entre 6,25 y 11,09 mm de AC (Fig. 25 a). A diferencia de lo observado en camarones, los tamaños de las hembras en este cangrejo fueron diferentes entre los momentos cuando el río tendió a bajar y cuando estuvo bajo (M1 y M3), presentando el M1 las mayores tallas (F: 8,57; $p = 0,0140$) (Fig. 25 a). Las hembras no presentaron diferencias en el AC entre los ríos (F: 0,19; $p = 0,8983$) y tampoco entre los sitios (F: 0,42; $p = 0,7888$).

En el primer momento, de aguas con tendencia a bajar, el rango de talla de machos fue de 3,37 a 12,03 mm de AC pero las mayores frecuencias se observaron entre 7 y 11 mm. El segundo momento, de aguas con tendencia a subir, también presentó tallas pequeñas (2,57-11,35 mm), con predominio de tallas de 4,00 a 7,00 mm. Esto indica la mayor frecuencia de tallas menores en el M2 (individuos más pequeños) (Fig. 25 b). Las tallas en el M3, de aguas bajas, presentaron un rango entre 3,08 y 10,98 mm. Similar a lo observado en hembras, las diferencias en las tallas de machos fueron estadísticamente significativas entre M1 y M3 (F: 11,58; $p = 0,0354$) y también entre M1 y M2 (F: 11,58; $p = 0,0121$), registrándose en el momento 1 cangrejos machos de mayor tamaño (Fig. 25 b). En machos tampoco se observaron diferencias en las tallas los ríos muestreados y sitios evaluados ($p > 0,0500$).

Las hembras con huevos de *T. borellianus* (10,21-11,3 mm de AC) se recolectaron en el M1 en Santo Tomé, siendo la talla de 10 mm la que presentó mayor frecuencia.

En los cangrejos las hembras fueron más grandes que los machos (T: 5,21, $p = 6,108 \times 10^{-07}$) (ver figura 36, página 100).

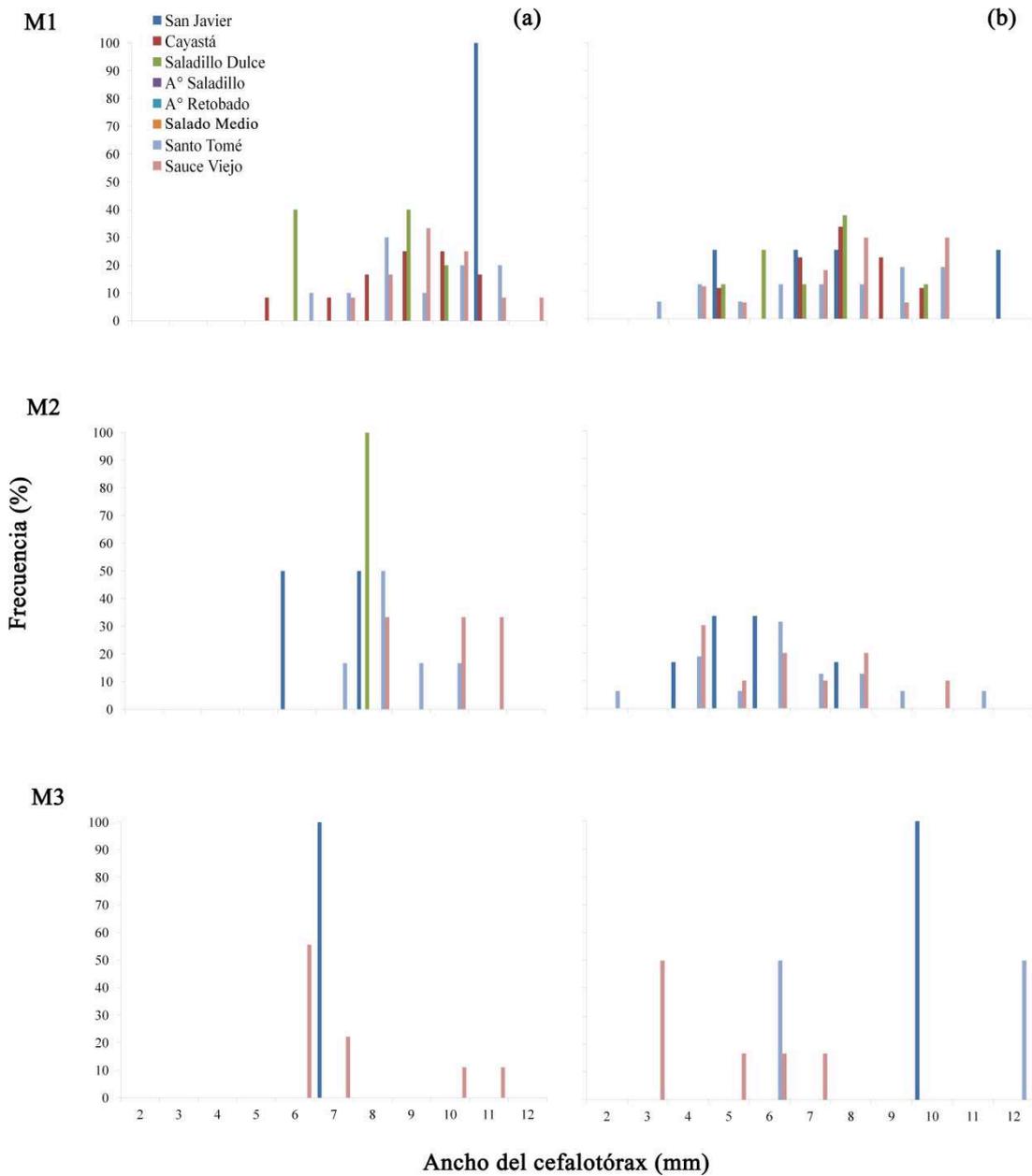


Figura 25. Frecuencia de tallas (ancho del cefalotórax en mm) porcentual de hembras (a) y machos (b) del cangrejo *Trichodactylus borellianus* de los sitios San Javier, Cayastá, Saladillo Dulce, A° Saladillo, A° Retobado, Salado Medio, Santo Tomé, y Sauce Viejo en cada momento de muestreo (M1, M2 y M3). M1: aguas intermedias con tendencia a bajar; M2: aguas intermedias con tendencia a subir; M3: aguas bajas.

Las variables ambientales medidas (conductividad, pH y temperatura) fueron similares entre los sitios seleccionados en este estudio (San Javier, Cayastá, Saladillo Dulce, A° Saladillo, A° Retobado, Salado Medio, Santo Tomé, y Sauce Viejo) ($p > 0,0500$).

Consideraciones generales

En cuanto a la abundancia, en general se observaron los mismos patrones en hembras y machos en las tres especies estudiadas. El número poblacional no difirió entre sexos, momentos, ríos y sitios en las especies evaluadas de decápodos. Sólo se registró una mayor abundancia en el río Saladillo en el camarón *P. argentinus*. Los porcentajes de hembras con huevos fueron mayores en los momentos cuando el río tendió a bajar y cuando estuvo bajo (M1 y M3) (primavera) en las tres especies, pero sólo hubo diferencias en *P. argentinus*.

En relación las frecuencias de tallas analizadas en cada especie, también se observaron similares patrones en hembras y machos. Los camarones presentaron en general mayor tamaño en los momentos 1 y 3 (aguas tendiendo a bajar y bajas), observándose animales más pequeños durante el momento de aguas con tendencia a subir (M2). En el cangrejo *T. borellianus*, se observaron tamaños pequeños en el M2 (cuando el agua comenzó a subir), pero también en el M3 (aguas bajas), ocurriendo las tallas más grandes en el M1 cuando el agua comenzó a bajar. El camarón *M. borellii* alcanzó valores altos de LCx en los ríos Saladillo y Salado, mientras que *P. argentinus* en el río Paraná. Los cangrejos no presentaron diferencias en las tallas entre los ríos. En A° Retobado se observaron camarones de gran porte de las dos especies. Pero *M. borellii* también alcanzó grandes tamaños en Saladillo Dulce y Santo Tomé, y *P. argentinus* en San Javier y en Cayastá. Los cangrejos no presentaron diferencias en las tallas entre los sitios.

A continuación se analizan los cambios en la abundancia (tamaño poblacional) y los tamaños de cada especie en relación a variables espaciales, temporales, ambientales y físicas.

- **Análisis de la abundancia y del tamaño corporal**

Los tamaños poblacionales de *M. borellii*, *P. argentinus* y *T. borellianus* en el Modelo Linear Generalizado (GLM) fueron representados por variables espaciales: latitud y longitud (representando los sitios); temporales: tres momentos de muestreo (M1, M2 y M3) y ambientales: conductividad, pH, temperatura y nivel hidrométrico. Estas mismas variables, incluyendo además el sexo, fueron utilizadas en explicar el largo del cefalotórax (LCx) tanto en *M. borellii* y *P. argentinus*, como el ancho del caparazón en *T. borellianus* a partir de la aplicación del GLM. Además, fueron analizadas las relaciones entre las especies (analizadas conjuntamente), y las variables espaciales (latitud y longitud), temporales: tres momentos de muestreo (M1, M2 y M3) y ambientales: conductividad, pH, temperatura, tipo de vegetación y nivel hidrométrico.

Macrobrachium borellii

Los sitios se ordenaron a lo largo del componente 1 y 2 (que explicaron el 31,47 % y el 20,96 % de la variación respectivamente), definidos principalmente por la latitud, longitud y nivel hidrométrico (Figura 26). Los tres momentos se ordenaron a lo largo del componente 2, en relación a la temperatura y abundancia. La temperatura disminuyó con el tiempo (momentos de muestreo). También se observa que el tamaño poblacional de *M. borellii* aumentó con la temperatura y disminuyó durante el estudio (momentos), con el aumento del pH y conductividad (Fig. 26). A pesar de lo observado en el PCA, ninguna de las variables presentó colinealidad ($r < 0,70$).

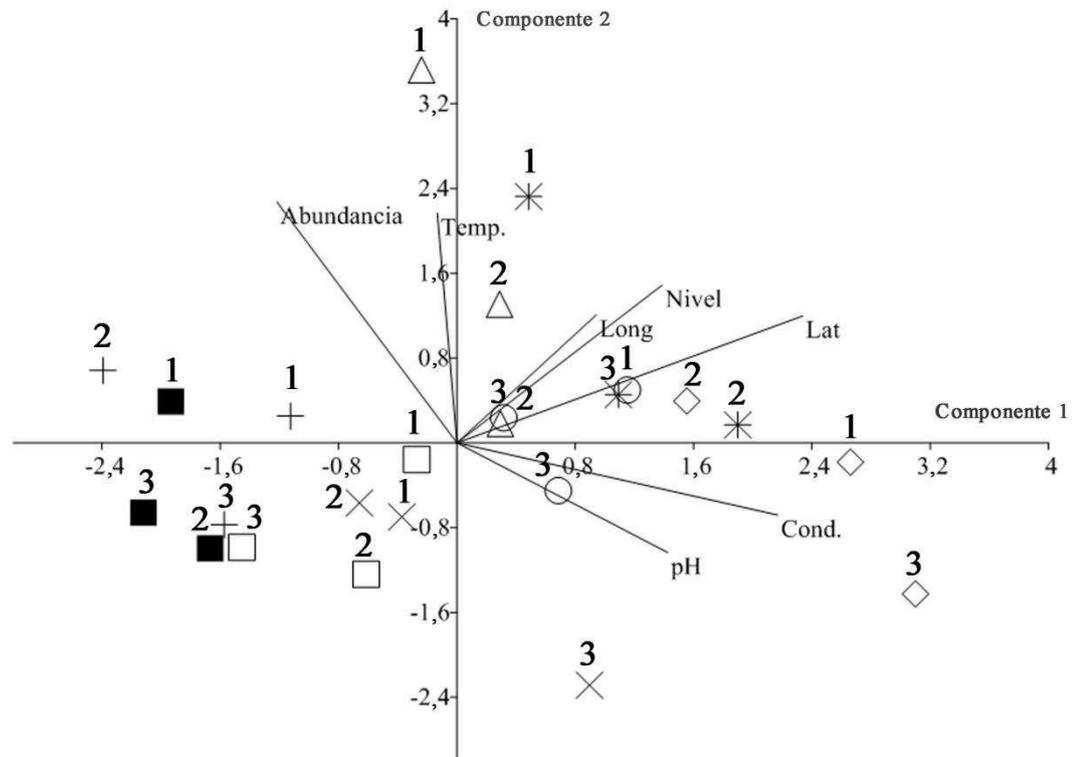


Figura 26. Relaciones entre los sitios de muestreo en los diferentes momentos a través de Análisis de Componentes Principales (PCA), respecto a la abundancia del camarón *Macrobrachium borellii*, Nivel (nivel hidrométrico), Cond. (conductividad), pH, Temp. (temperatura), Lat (latitud) y Long (longitud).

Sitios: San Javier (signo más), Cayastá (cuadrado vacío), Saladillo Dulce (cuadrado lleno), A° Saladillo (cruz), A° Retobado (círculo vacío), Salado Medio (rombo vacío), Santo Tomé (asterisco), Sauce viejo (triángulo vacío).

Momentos de muestreo: 1 (aguas intermedias con tendencia a bajar), 2 (aguas intermedias con tendencia a subir), 3 (aguas bajas).

El tamaño poblacional de *M. borellii* fue explicado por la latitud, longitud y temperatura en el modelo seleccionado por el AIC, con 20,45 % de explicación (Desviación Residual: 2862 y AIC: 192,9). La relación de la abundancia con la temperatura y latitud fue positiva, mientras que con la longitud fue negativa. Esto indica que el número de individuos de *M. borellii* fue mayor en los sitios con mayor latitud como Santo Tomé y Sauce Viejo y menor longitud, como Saladillo Dulce y San Javier

(Figura 27). Sin embargo, la abundancia no presentó diferencias estadísticamente significativas ($p > 0,0500$) en el Modelo Linear Generalizado aplicado a las variables seleccionadas por el AIC.

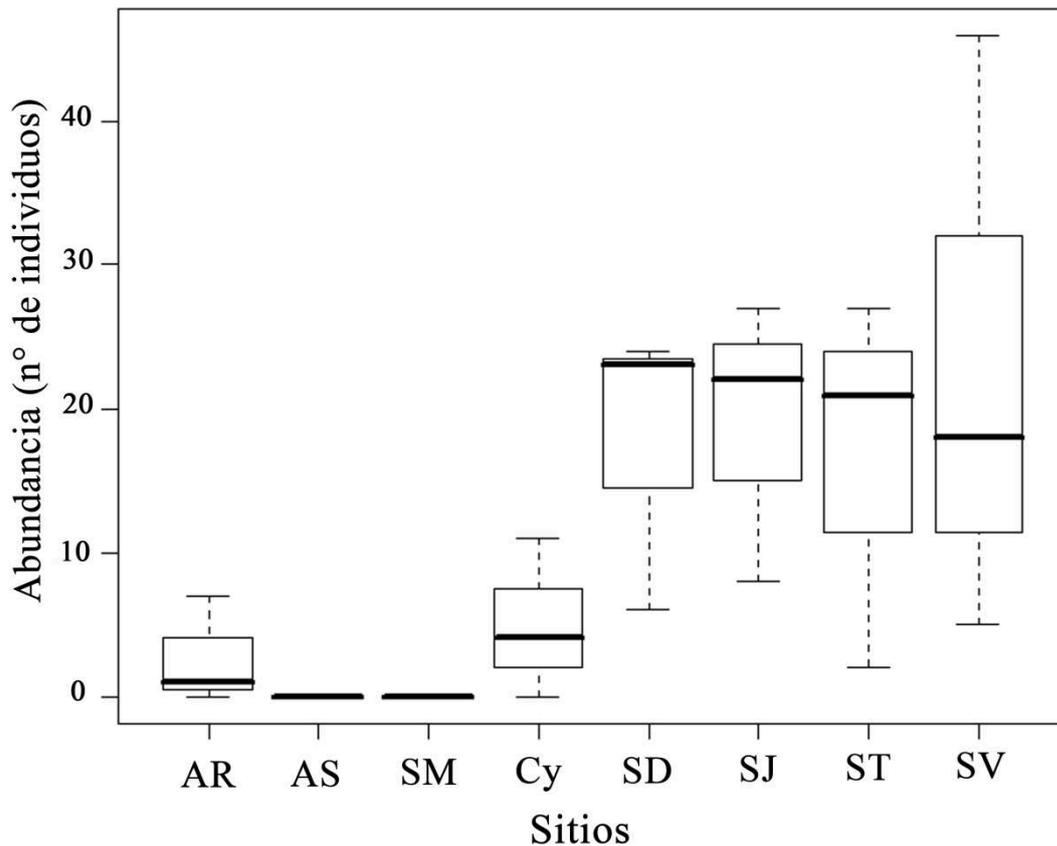


Figura 27. Diagramas de caja de la abundancia (número de individuos) del camarón *Macrobrachium borellii* en los sitios. AR (A° Retobado), AS (A° Saladillo), CS (Salado Medio), Cy (Cayastá), SD (Saladillo Dulce), SJ (San Javier), ST (Santo Tomé) y SV (Sauce Viejo). El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos) y los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos.

Las variables que explicaron el cambio en el largo del cefalotórax (LCx) en el camarón *M. borellii* fueron el sexo, latitud, longitud, pH, temperatura y nivel hidrométrico, con un 33,83 % de explicación (Desviación Residual: 4627 y AIC: 1481). El LCx tuvo diferencias estadísticamente significativas entre machos y hembras evaluados a partir del análisis GLM (T: -2,804; $p = 0,0054$) con valores negativos de

coeficientes, siendo las hembras más grandes que los machos (Figura 28). Sin embargo se observó la presencia de machos de gran tamaño (Fig. 28). Las tallas de los camarones presentaron diferencias estadísticamente significativas con la latitud ($T: -8,379$; $p= 4,06 \times 10^{-15}$) a través de una relación negativa, mientras que la longitud ($T: 8,723$; $p= 4,09 \times 10^{-16}$) se expresa en forma positiva en el GLM. En este sentido, contrario a lo ocurrido con la abundancia, los sitios con menor latitud y mayor longitud (como A° Retobado) presentaron camarones de mayor porte (Figura 29). El LCx aumentó con el aumento del pH (coeficiente positivo) y esta relación fue estadísticamente significativa ($T: 4,352$, $p= 1,98 \times 10^{-05}$); y disminuyó con el aumento de la temperatura, mostrando una relación negativa y estadísticamente significativa ($T: -1,072$, $p= 5,68 \times 10^{-08}$).

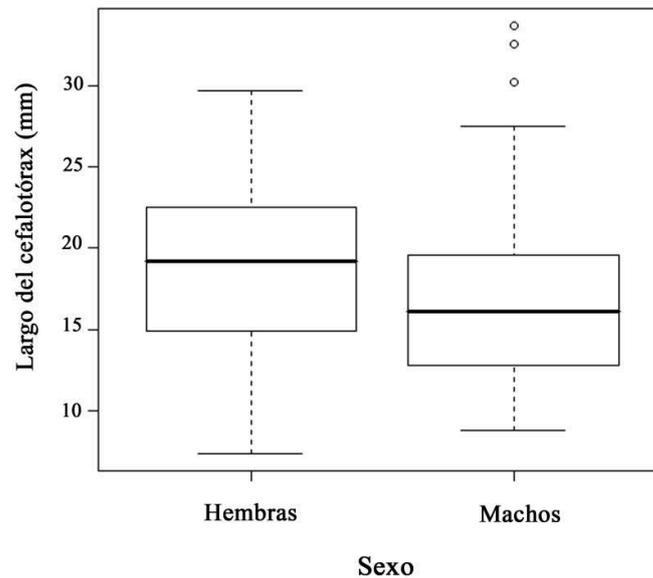


Figura 28. Diagramas de caja del largo del cefalotórax (en mm) de hembras y machos del camarón *Macrobrachium boreellii*. El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos). Los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos, y los puntos libres los valores atípicos.

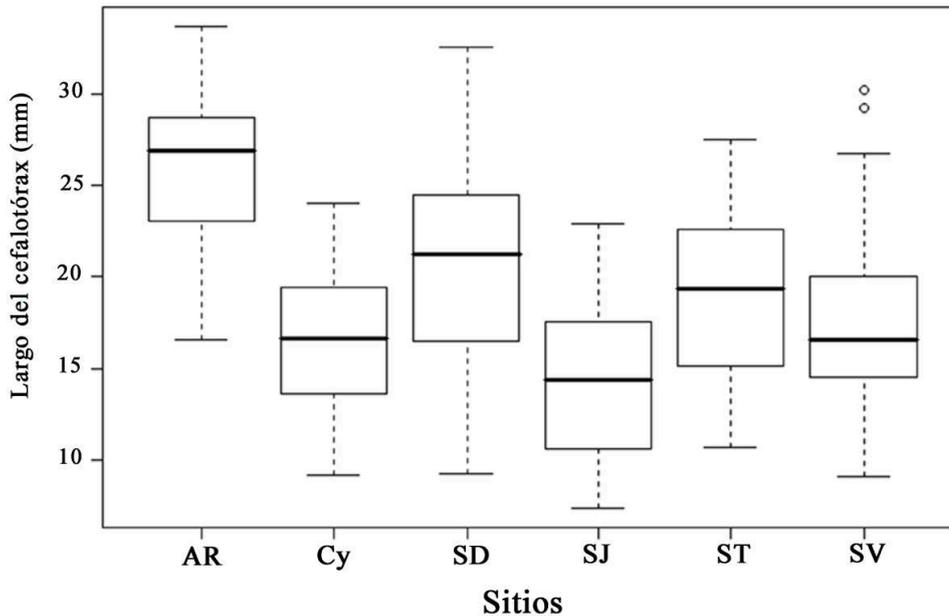


Figura 29. Diagramas de caja del largo del cefalotórax (en mm) del camarón *Macrobrachium borellii* en los sitios de muestreo. AR (A° Retobado), AS (A° Saladillo), Cy (Cayastá), SD (Saladillo Dulce), SJ (San Javier), ST (Santo Tomé) y SV (Sauce Viejo). El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos). Los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos, y los puntos libres los valores atípicos.

Palaemonetes argentinus

Al igual que en *M. borellii*, los sitios se ordenaron a lo largo del componente 1 (30,14 % de explicación de la variación) y del componente 2 (23,06% de explicación de la variación) en relación a la latitud, longitud y conductividad (Figura 30), presentando los sitios del río Salado mayor conductividad. Los tres momentos se ordenaron principalmente en el eje 2 por la temperatura y la abundancia (Fig. 30). La temperatura disminuyó durante los momentos (período de estudio). El tamaño poblacional de *P. argentinus* en el PCA mostró una relación inversa con la temperatura, nivel del río, y aumentó con los momentos (Fig. 30) (contrario a lo observado en el PCA de *M. borellii*). Las variables no presentaron colinealidad ($r < 0,70$).

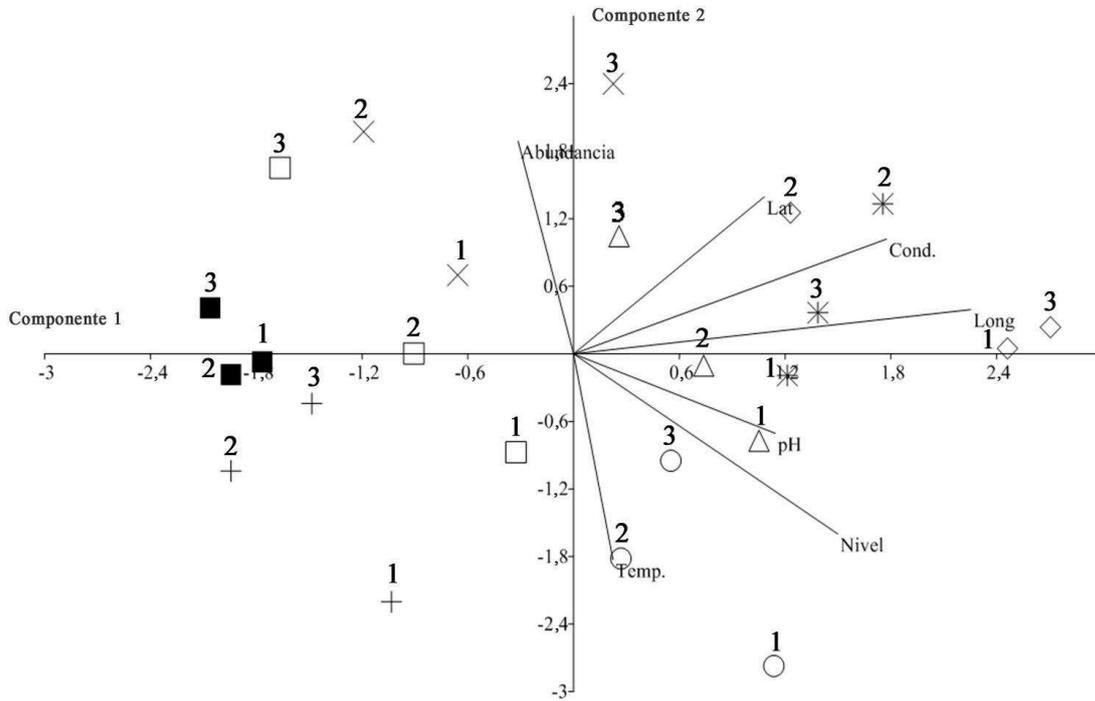


Figura 30. Relaciones entre los sitios de muestreo en los diferentes momentos a través de Análisis de Componentes Principales (PCA), respecto a la abundancia del camarón *Palaemonetes argentinus*, Nivel (nivel hidrométrico), Cond (conductividad), pH, Temp. (temperatura), Lat (latitud) y Long (longitud).

Sitios: San Javier (signo más), Cayastá (cuadrado vacío), Saladillo Dulce (cuadrado lleno), A° Saladillo (cruz), A° Retobado (círculo vacío), Salado Medio (rombo vacío), Santo Tomé (asterisco), Sauce viejo (triángulo vacío).

Momentos de muestreo: 1 (aguas intermedias con tendencia a bajar), 2 (aguas intermedias con tendencia a subir), 3 (aguas bajas).

El AIC seleccionó el nivel hidrométrico, con coeficiente negativo, como la variable que representó la abundancia del camarón *P. argentinus* con un 10,89 % de explicación (Desviación Residual: 34330 y AIC: 545,7). En el GLM la abundancia no presentó diferencias estadísticamente significativas entre los niveles (T: -11,206; p= 0,1151). Sin embargo, en el GLM original (el que incluyó todas las variables), aunque no se observaron diferencias significativas, la abundancia se relacionó negativamente con la latitud y temperatura, y positivamente con la longitud (contrario a *M. borellii*).

De esta manera, los sitios con menor latitud y mayor longitud (como A° Saladillo, Salado Medio) presentaron mayor abundancia (Figura 31).

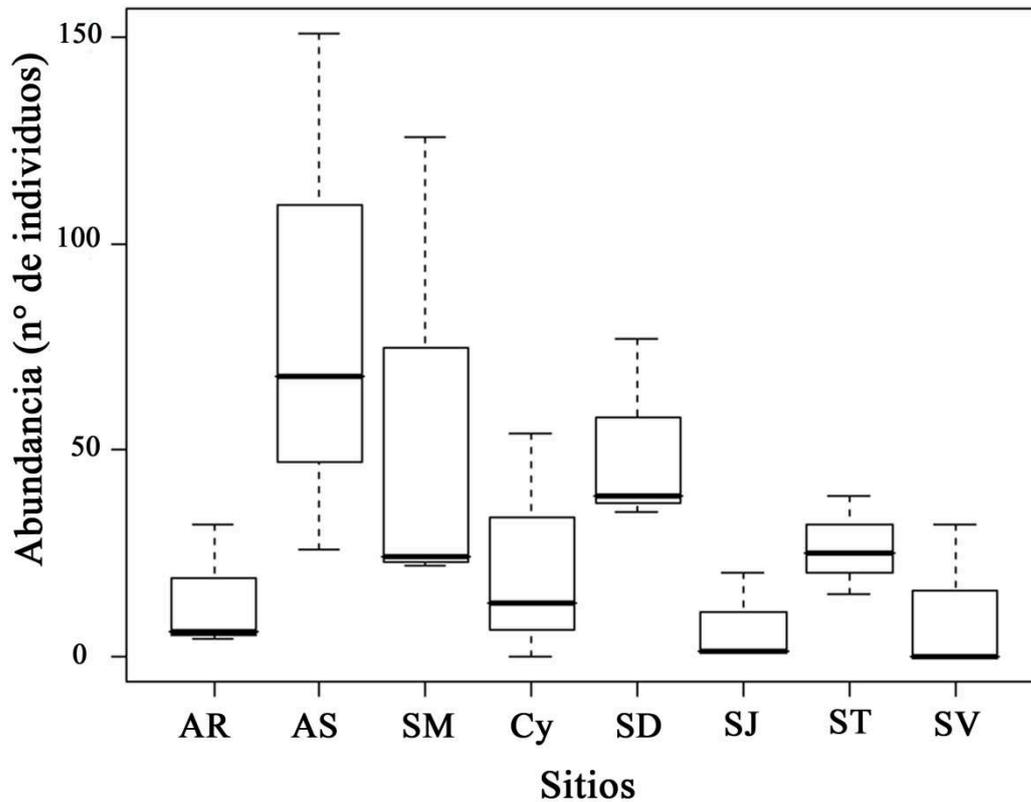


Figura 31. Diagramas de caja de la abundancia (número de individuos) del camarón *Palaemonetes argentinus* en los sitios de muestreo. AR (A° Retobado), AS (A° Saladillo), Salado Medio (Salado Medio), Cy (Cayastá), SD (Saladillo Dulce), SJ (San Javier), ST (Santo Tomé) y SV (Sauce Viejo). El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos) y los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos.

Las variables que mejor explicaron la variación del tamaño corporal de *P. argentinus* fueron el sexo, la longitud, pH, temperatura y nivel hidrométrico (29,76% de explicación; Desviación Residual: 5940; AIC: 3792). Al igual que *M. borellii* las hembras fueron más grandes que los machos presentando diferencias significativas en el GLM (T: 4,658; $p = 3,77 \times 10^{-06}$) (Figura 32). La relación del tamaño con la longitud geográfica fue negativa y estadísticamente significativa (T: -4,3166; $p < 0.0005$). En este

sentido, las mayores tallas se encontraron en sitios con menor longitud geográfica (como Cayastá y Saladillo Dulce) (Figura 33).

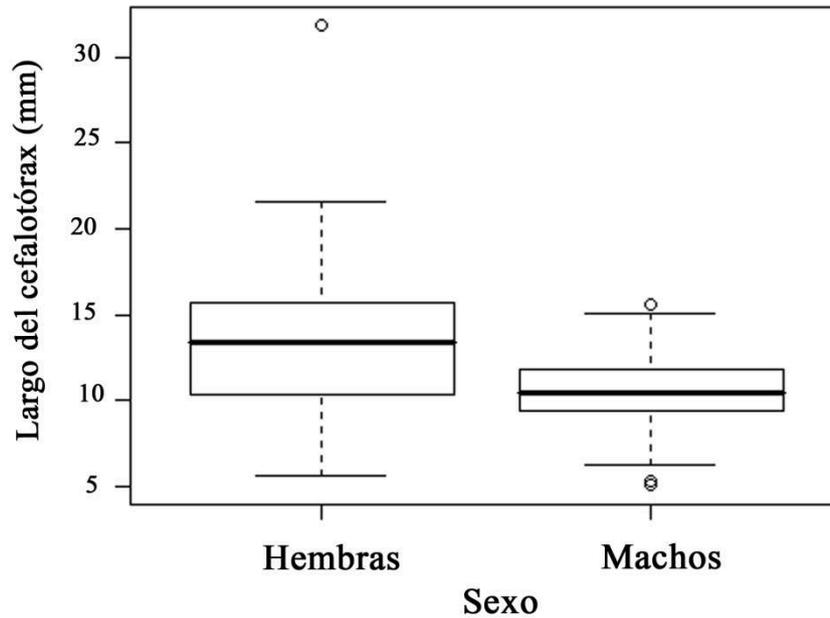


Figura 32. Diagramas de caja del largo del cefalotórax (en mm) de hembras y machos del camarón *Palaemonetes argentinus*. El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos). Los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos, y los puntos libres los valores atípicos.

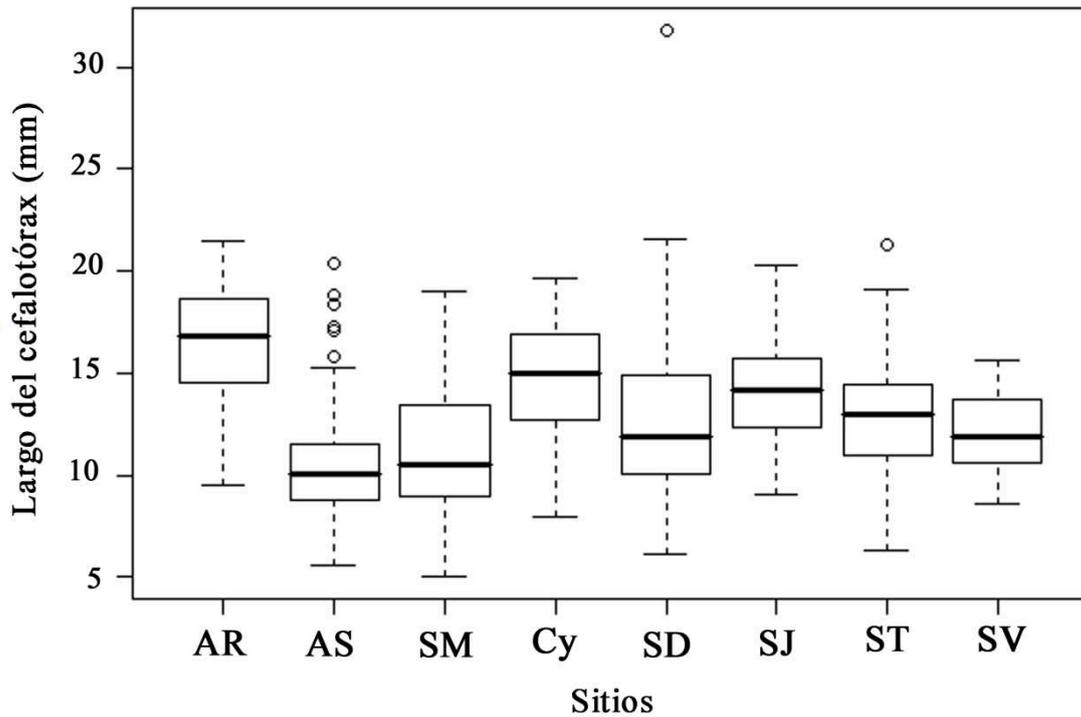


Figura 33. Diagramas de caja del largo del cefalotórax del camarón *Palaemonetes argentinus* en los sitios de muestreo. AR (A° Retobado), AS (A° Saladillo), SM (Salado Medio), Cy (Cayastá), SD (Saladillo Dulce), SJ (San Javier), ST (Santo Tomé) y SV (Sauce Viejo). El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos). Los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos, y los puntos libres los valores atípicos.

La relación del largo del cefalotórax con el pH y con la temperatura fue estadísticamente significativa ($p < 0,05$). El LCx aumentó con el incremento del pH (coeficiente positivo) y con la disminución de la temperatura (coeficientes negativos), al igual que en *M. borellii*.

Trichodactylus borellianus

Los sitios estuvieron definidos por la latitud, conductividad y nivel hidrométrico a lo largo del componente 1 y 2, que explicaron el 31,62 y 24,37 % de la variación respectivamente (Figura 34). En el eje 2 se observó un ordenamiento en relación inversa entre los tres momentos de muestreo, la abundancia y temperatura (Fig. 34). El tamaño poblacional de *T. borellianus* aumentó con el incremento de la temperatura y disminuyó

con los muestreos (momentos). Esto fue similar a lo observado en el camarón *M. borellii*.

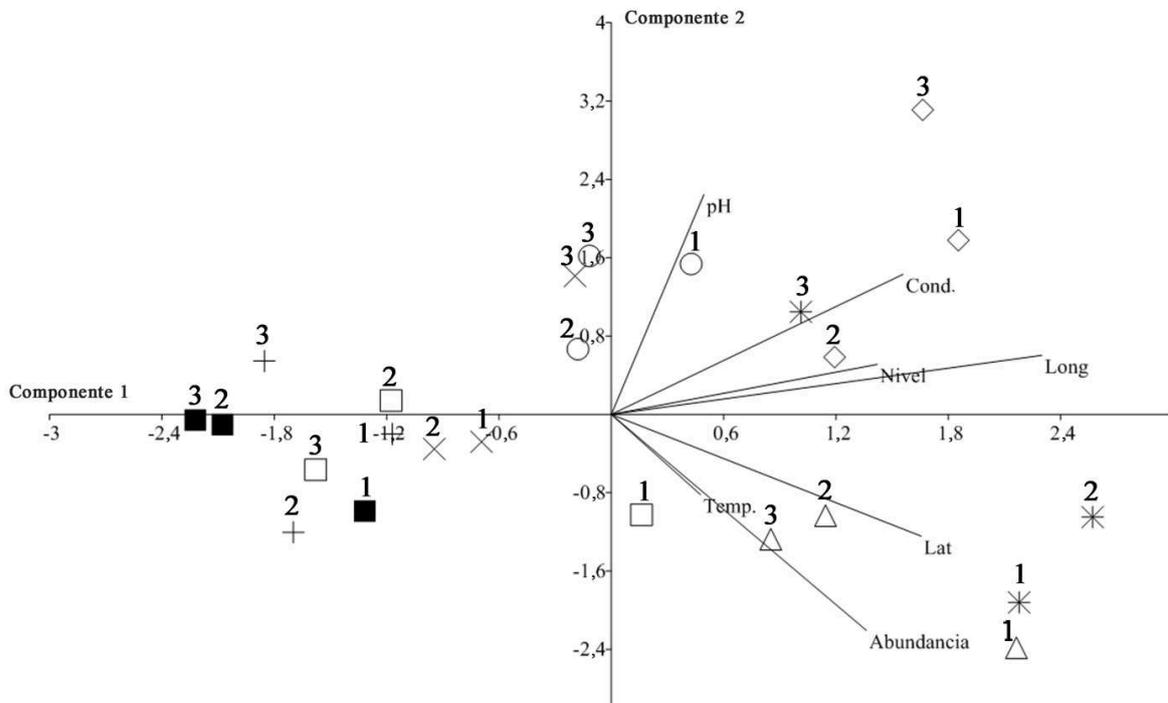


Figura 34. Relaciones entre los sitios de muestreo en los diferentes momentos a través de Análisis de Componentes Principales (PCA), respecto a la abundancia del cangrejo *Trichodactylus borellianus*, Nivel (nivel hidrométrico), Cond (conductividad), pH, Temp. (temperatura), Lat (latitud) y Long (longitud).

Sitios: San Javier (signo más), Cayastá (cuadrado vacío), Saladillo Dulce (cuadrado lleno), A° Saladillo (cruz), A° Retobado (círculo vacío), Salado Medio (rombo vacío), Santo Tomé (asterisco), Sauce viejo (triángulo vacío).

Momentos de muestreo: 1 (aguas intermedias con tendencia a bajar), 2 (aguas intermedias con tendencia a subir), 3 (aguas bajas).

La latitud, longitud, pH, temperatura y nivel hidrométrico fueron las variables que mejor explicaron el cambio en el tamaño poblacional de *T. borellianus*, con 64,45% de explicación (Desviación Residual: 787,4 y AIC: 165,9). La abundancia presentó diferencias estadísticamente significativas y positivas con la latitud (T: 4,159; p=

0,0005 y la temperatura ($T: 2,677; p= 0,0153$) en el GLM. Este patrón indica que los sitios con valores más altos de latitud (Santo Tomé y Sauce Viejo) tuvieron mayor número de individuos (Figura 35) y que la abundancia aumentó con la temperatura (similar a *M. borellii*). La longitud, pH y nivel no afectaron significativamente el tamaño poblacional, siendo las relaciones negativas con la longitud y pH, y positivas con el nivel.

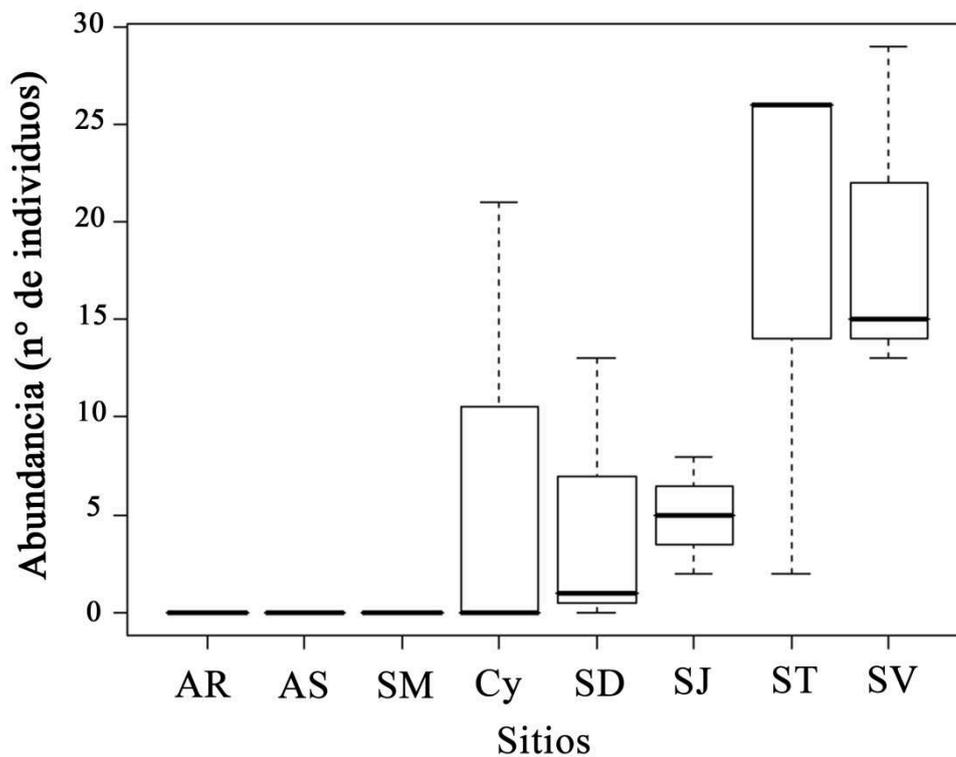


Figura 35. Diagramas de caja de la abundancia (número de individuos) del cangrejo *Trichodactylus borellianus* en los sitios de muestreo. AR (A° Retobado), AS (A° Saladillo), SM (Salado Medio), Cy (Cayastá), SD (Saladillo Dulce), SJ (San Javier), ST (Santo Tomé) y SV (Sauce Viejo). El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos) y los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos.

Las variables que mejor explicaron el cambio en el ancho del caparazón en *T. borellianus* fueron el sexo, pH y momentos en que se muestrearon las poblaciones, con un 26,15 % de explicación (Desviación Residual: 526.4 y AIC: 651,6). Al igual que

ambas especies de camarones, las hembras del cangrejo *T. borellianus* presentaron un ancho de caparazón mayor que los machos (Figura 36), siendo las diferencias estadísticamente significativas ($T: -5,244; p= 5,07 \times 10^{-07}$). Las tallas de los cangrejos difirieron significativamente y negativamente durante los momentos (período de estudio) ($T: -4,633; p= 7,58 \times 10^{-06}$), siendo la etapa en la que el río comienza a bajar (M1) la que se hallaron cangrejos de mayor tamaño (Figura 37). El ancho del caparazón se relacionó de manera significativa y positiva con el pH ($T: 2,585; p= 0,0107$). En este sentido, al igual que lo observado en las demás especies, el tamaño corporal de *T. borellianus* aumentó con el mayor pH.

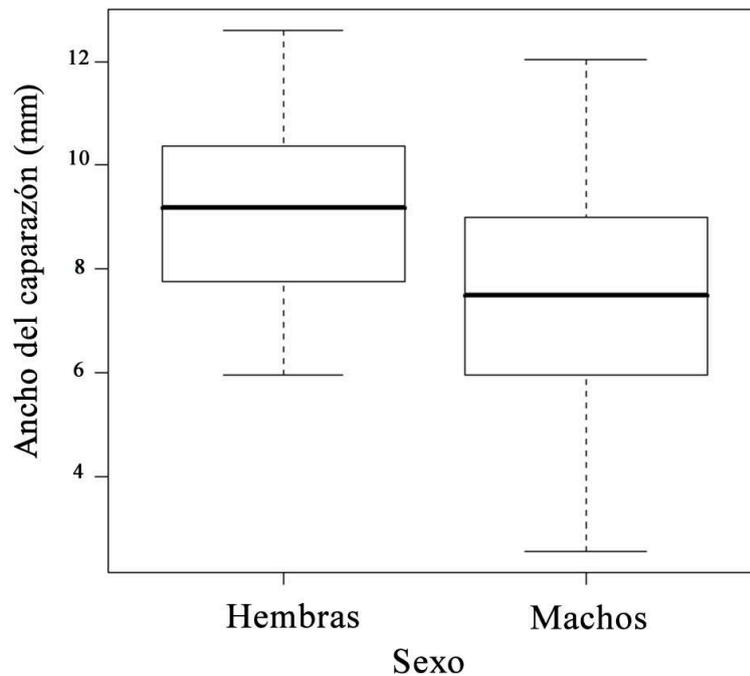


Figura 36. Diagramas de caja del ancho del caparazón (en mm) de hembras y machos del cangrejo *Trichodactylus borellianus*. El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos) y los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos.

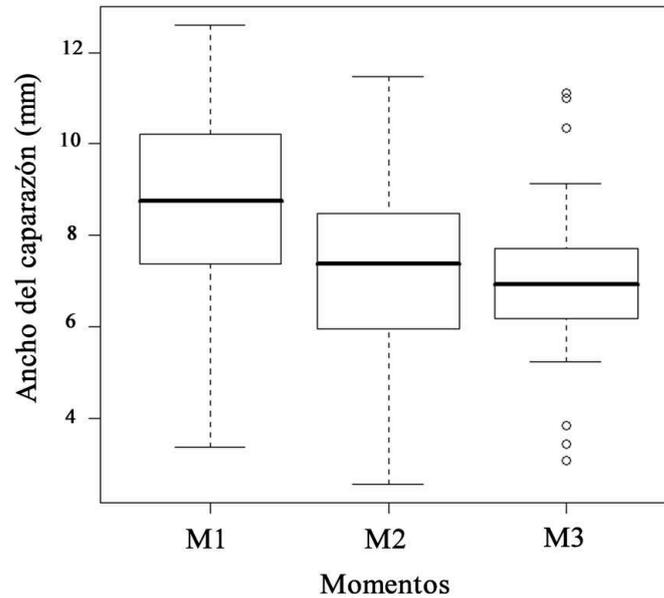


Figura 37. Diagramas de caja del ancho del caparazón (en mm) del cangrejo *Trichodactylus borellianus* en los momentos de muestreo. Momento 1: M1 (aguas intermedias con tendencia a bajar); momento 2: M2 (aguas intermedias con tendencia a subir); momento 3: M3 (aguas bajas). El límite inferior de cada caja representa el cuartil 1 (25% de los datos) y el límite superior el cuartil 3 (75% de los datos). La línea dentro de cada caja representa la mediana, cuartil 2 (50% de los datos). Los bigotes (colas) de las cajas representan los valores máximos y mínimos, y los puntos libres los valores atípicos.

A pesar de la ausencia de significación en la abundancia de las dos especies de camarones se observa que en las especies el tamaño poblacional varió en relación a las ubicaciones geográficas de los sitios y a la temperatura. A su vez, se observó un patrón inverso en las relaciones entre estas variables en *M. borellii* y *P. argentinus*. En cuanto a la variación del tamaño corporal de las especies, en general, las tres especies mostraron diferencias entre los sexos y con la temperatura (con una relación negativa) y el pH (mostrando una relación positiva).

Relaciones entre la abundancia de las especies analizadas conjuntamente

Las variables espaciales, el tipo de vegetación y la temperatura explicaron la abundancia entre las especies estudiadas (*M. borellii*, *T. borellianus* y *P. argentinus*) a través del eje 1 (CCA1) que presentó un porcentaje de explicación de 84,91% (Figura

38). Las demás variables se proyectaron en relación a los dos ejes (CCA1 y CCA2), siendo el CCA2 el eje con menor porcentaje de explicación (15,09%). En el CCA1, la abundancia de *M. borellii* y *T. borellianus* fue mayor con la presencia de vegetación flotante y flotante+arraigada, con el incremento de la latitud y longitud y temperatura. Mientras que *P. argentinus* aumentó con la presencia de vegetación arraigada y aguas libres (ausencia de vegetación), disminución de la latitud y longitud, y temperatura (Fig. 38). Asimismo, la abundancia de *M. borellii* y *T.* disminuyó con los momentos, con el pH y la conductividad, aumentando con el nivel. Este patrón fue contrario en *P. argentinus*. Además, se observó un incremento de la abundancia de este camarón con la conductividad (Fig. 38). En relación a las variables, la vegetación, temperatura y nivel disminuyeron con los momentos y la disminución del pH (Fig. 38). La conductividad se relacionó con algunas variables de espacio pero en general no presentó relación con las demás variables.

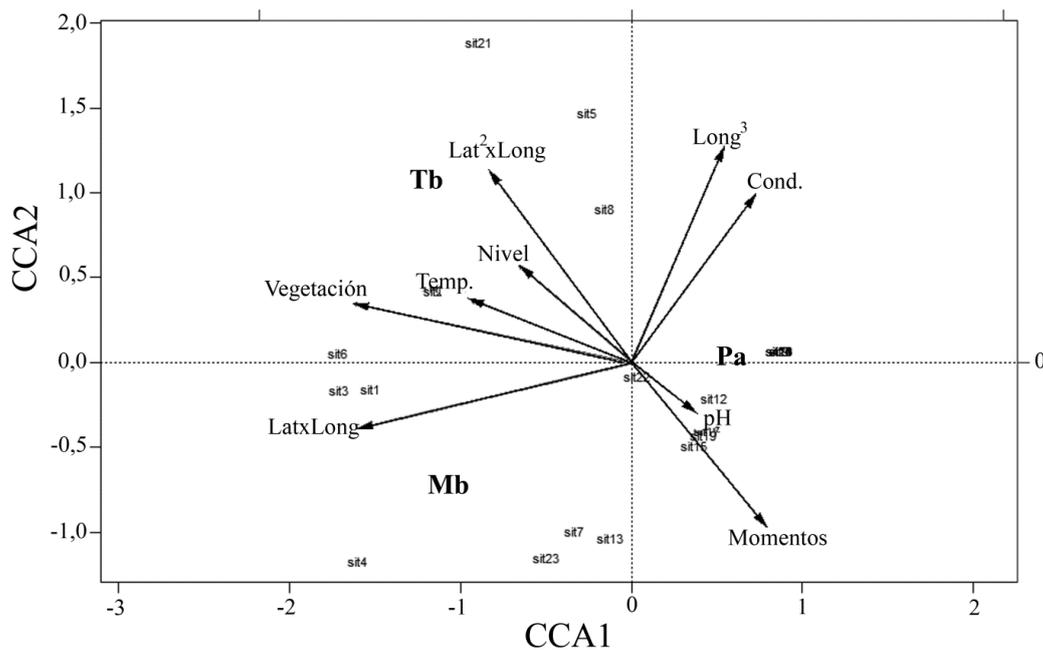


Figura 38. Relación entre la abundancia de *Macrobrachium borellii* (Mb), *Palaemonetes argentinus* (Pa) y *Trichodactylus borellianus* (Tb) a través Análisis de Correspondencia Canónica (CCA), respecto a las variables espaciales: LatxLong, Lat²xLong, Long³ (Lat: latitud y Long: longitud); temporales: momentos; ambientales: Cond. (conductividad), pH, Temp. (temperatura), tipo de vegetación y Nivel (nivel hidrométrico). El tipo de vegetación acuática incluyó cuatro categorías desde la ausencia hasta la presencia: ausencia (aguas libres), vegetación arraigada, flotante y flotante+arraigada. Los momentos incluyeron cuatro categorías desde el M1, M2 hasta el M3 en relación a la altura del río.

Las variables que mejor explicaron la abundancia de las tres especies fueron el tipo de vegetación y el espacio (distribución geográfica) con un 37,42% de explicación, y estas fueron significativas (Tabla 5). La abundancia de las tres especies varió en relación al tipo de vegetación (Figura 39). Así, se observó que *M. borellii* y *T. borellianus* aumentó en la vegetación flotante y flotante+arraigada, con la ausencia de *T. borellianus* en aguas libres (vegetación ausente) y en la vegetación arraigada (Fig. 39). La abundancia de *M. borellii* y *T. borellianus* fue mayor que la de *P. argentinus* en la vegetación flotante (Fig. 39). El camarón *P. argentinus* estuvo presente en la vegetación, pero fue más abundante en aguas libres, cuando la vegetación estuvo ausente (Fig. 39). Este camarón presentó mayor abundancia que las demás especies en aguas libres, vegetación arraigada y flotante+arraigada (Fig. 39).

Tabla 5. Valores de las variables que mejor explicaron la abundancia de las especies, seleccionadas por el Criterio de Información de Akaike.

	df	AIC	F	p
Vegetación	1	71,551	7,7345	0,0250*
Long ³	1	70,182	6,1898	0,0200*
Lat ² xLong	1	73,233	9,7625	0,0150*

Diferencias estadísticamente significativas, *p<0,05

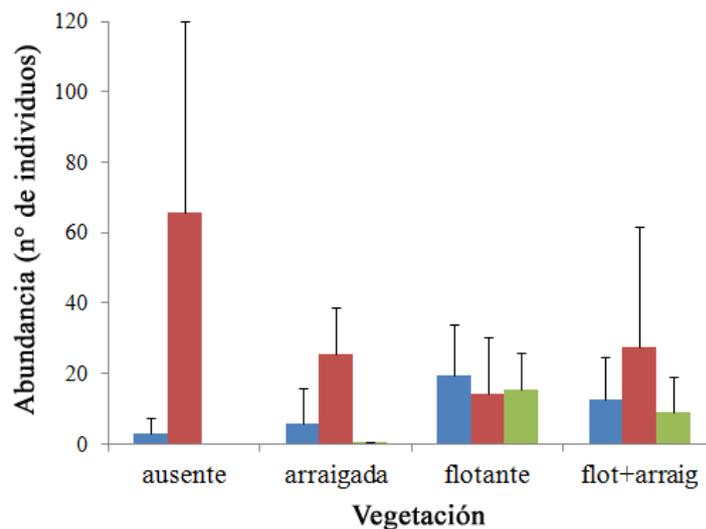


Figura 39. Abundancia media (número de individuos) y desviación estándar de las especies *Macrobrachium borellii* (barra azul), *Palaemonetes argentinus* (barra roja) y *Trichodactylus borellianus* (barra verde) en relación al tipo de vegetación.

En los tres momentos las correlaciones entre las abundancias de *M. borellii* y *P. argentinus* fueron bajas ($r < 0,70$) y negativas. En el momento 1 de aguas con tendencia a bajar (M1) ($r = -0,32$), se encontraron camarones de *M. borellii* en mayor abundancia que *P. argentinus* en San Javier, Santo Tomé y Sauce Viejo. Lo contrario se observó en A° Retobado, A° Saladillo y Salado Medio, en los cuales *P. argentinus* fue más abundante que *M. borellii* (Figura 40). En estos sitios, durante los tres momentos del ciclo hídrico, este camarón estuvo principalmente ausente o presente en muy baja abundancia (por ejemplo en A° Retobado en el M2 y M3) (Fig. 40). En el momento 2 (M2), de aguas con tendencia subir ($r = -0,44$), *M. borellii* presentó mayor abundancia que *P. argentinus* en San Javier y Sauce Viejo. En este último sitio no se encontró *P. argentinus* (Fig. 40). La mayor abundancia de *P. argentinus* y la ausencia o presencia en bajo número de *M. borellii* en A° Retobado, A° Saladillo y Salado Medio también se observó en este momento (M2) (Fig. 40). Este patrón de ausencia o presencia en bajo número en estos sitios también se observó en el M3, de aguas bajas ($r = -0,18$) (Fig. 40). En contraste con los demás momentos, el camarón *P. argentinus* presentó mayor abundancia que *M. borellii* en Santo Tomé y Sauce Viejo en el M3 (Fig. 40). A pesar de los valores bajos, estas correlaciones muestran relaciones negativas entre las abundancias de las dos especies de camarones, indicando un patrón inverso entre las mismas en los tres momentos en determinados sitios (Fig. 40).

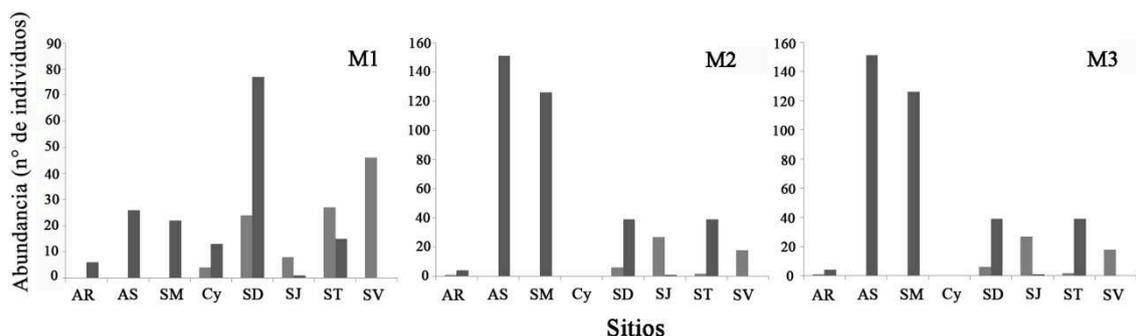


Figura 40. Abundancia (número de individuos) de los camarones *Macrobrachium borellii* (barras gris claro) y *Palaemonetes argentinus* (barras gris oscuro), en los sitios A° Retobado (AR), A° Saladillo (AS), Salado Medio (SM), Cayastá (Cy), Saladillo Dulce (SD), San Javier (SJ), Santo Tomé (ST) y Sauce Viejo (SV), en los tres momentos de muestreo (M1, M2, M3). M1 (aguas intermedias con tendencia a bajar), M2 (aguas intermedias con tendencia a subir), M3 (aguas bajas).

3.1.4. Variaciones de forma de camarones y cangrejos: estudios intra e interpoblacionales.

En esta etapa se estudiaron las variaciones de forma de camarones y cangrejos recolectados en los sitios de muestreos en ríos. Primero se realizaron análisis biométricos del cefalotórax de camarones con el objetivo de comenzar a estudiar esta estructura, analizando las relaciones entre el largo del rostro y del caparazón. Luego se analizaron las variaciones intrapoblacionales e interespecíficas de la forma del rostro en camarones a través de la utilización de morfometría geométrica (MG). En estudios de las formas de los rostros de camarones esta técnica ha sido poco utilizada, por lo que en este apartado se empezó a indagar acerca de la variación de forma en esta estructura mediante MG.

El error de toma de foto, colocación de landmarks en cangrejos y de simetría izquierda-derecha (en camarones) fue analizado en esta sección. Estos se midieron en las estructuras seleccionadas en camarones y cangrejos (cefalotórax lateral y dorsal) para estudios interpoblacionales (entre sitios), en los momentos de muestreo. Luego de testear el error, se analizaron las variaciones de forma, utilizando MG, entre sitios cercanos y alejados (en términos de ubicación geográfica) en relación a variables ambientales y espaciales. Por último, se estudiaron las variaciones de forma entre sitios cercanos en los momentos de muestreo (M1: aguas con tendencia a bajar; M2: aguas con tendencia a subir; M3: aguas bajas) en relación a la ubicación geográfica (latitud y longitud).

- **Estudios preliminares de la forma del cefalotórax en camarones y cangrejos**

Relaciones biométricas en el cefalotórax de *Macrobrachium borellii*

Las relaciones entre el largo del rostro (LR) y largo del caparazón (LC) fueron no constantes (p de Davies $< 0,05$) (Tabla 6), marcando un punto de quiebre (cambio de pendientes) entre los dos segmentos (Figura 41). En este sentido las relaciones biométricas entre el LR y LC en el camarón *M. borellii* indicaron que los subadultos

tuvieron un crecimiento cercano a la isometría, mientras que los adultos mostraron crecimiento alométrico negativo (Tabla 6 Fig. 41). En los camarones del sitio Saladillo Dulce no se visualizó el cambio de pendiente (Fig. 41). Esto se debió a que los camarones recolectados en este sitio fueron sólo adultos de tallas mayores. Asimismo, estos presentaron valores bajos de r^2 en la relación del LR y el LC (Tabla 6 Fig. 41). En subadultos y adultos, estas relaciones fueron similares entre hembras y machos y entre sitios ($p > 0,05$). Sin embargo, los valores del LC de cambio de pendiente (puntos de quiebres) fueron distintos para cada uno de los sitios (Tabla 6 Fig. 41). La relación LR/LC en subadultos presentó mayor relación con la temperatura (AIC= -268,12), siendo negativa la relación entre la temperatura y el crecimiento (coeficiente= -0,0157). En adultos, ninguna de las variables ambientales explicó la relación LR/LC.

Tabla 6. Valores de la regresión (LR~LC) con Relación Segmentada con punto de quiebre, estudiado con test de Davies para cambio de pendiente en el camarón *Macrobrachium borellii*. Estos incluyen las pendientes estimadas para subadultos (Sub) y adultos (Adul).

Sitio	Punto de quiebre estimado (LC en mm)	r^2	Intercepto	Valor de p del test de Davies para el cambio de pendiente	Edad	Pendiente	Alometría
RS	9,7140	0,5277	1,0487	$2,2 \times 10^{-16}$	Sub	0,9713	-
					Adul	-0,0279	-
SD		0,3074	7,0141	0,0060			
ST	12,3200	0,9077	0,6407	$2,2 \times 10^{-16}$	Sub	1,0059	+
					Adul	0,1453	-
SV	8,4950	0,8260	-1,1804	$2,2 \times 10^{-16}$	Sub	1,2085	+
					Adul	0,6546	-

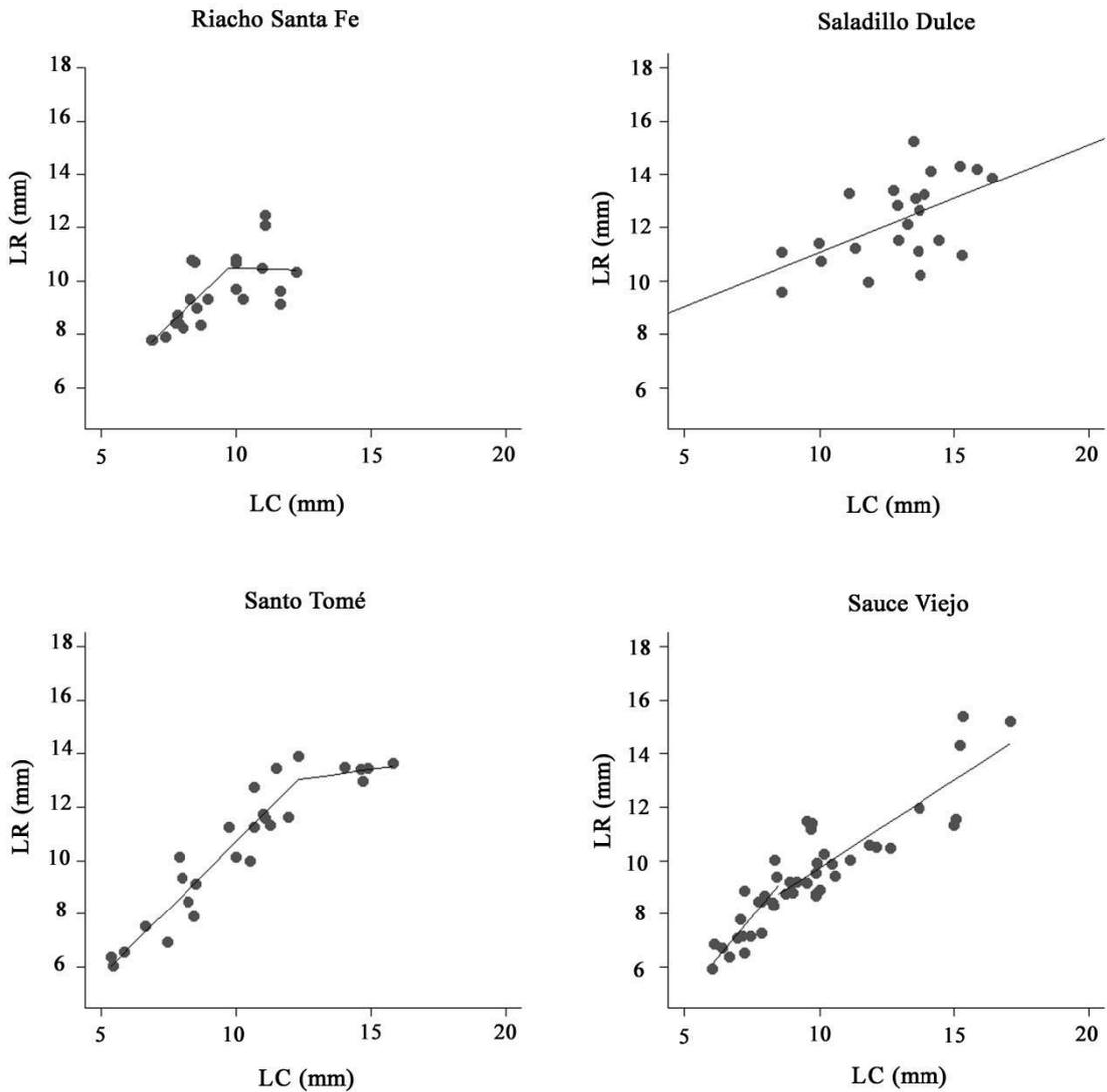


Figura 41. Relación entre el largo del rostro (LR) y largo del caparazón (LC) en el camarón *Macrobrachium borellii* de los sitios Riacho Santa Fe, Saladillo Dulce, Santo Tomé y Sauce Viejo del primer momento de muestreo. Las rectas indican regresiones segmentadas con punto de quiebre (cambio de pendiente).

Relaciones morfométricas en camarones y cangrejos: utilización de morfometría geométrica

Análisis de la forma del rostro en camarones

La variación de la forma del rostro en distintas especies de camarones presentó alometría significativa en relación a la talla. Esto se observó en las cuatro especies (*M. borellii*, *Palaemonetes argentinus*, *M. jeslkii*, *Pseudopalaemon bouvieri*) quienes presentaron alometría estadísticamente significativa ($p < 0,05$) en relación a la forma del rostro y la talla (forma~tamaño). Sin embargo, sólo dos especies, *M. borellii* y *Pseudopalaemon bouvieri* presentaron diferencias significativas en la forma del rostro entre sexos indicando dimorfismo sexual ($p = 0,0017$, Hotelling-Lawley = 0,9900 en *M. borellii* de Santa Fe; $p = 0,0006445$, Hotelling-Lawley = 5,6471 en *M. borellii* de Formosa; $p = 0,00264$, Hotelling-Lawley = 1,2777 en *P. bouvieri* de Corrientes). En cuanto a las variaciones interpoblacionales de la especie *M. borellii*, la forma del rostro difirió significativamente entre los camarones de Santa Fe y Formosa ($p < 0.0001$, Hotelling-Lawley = 12,5625). Las poblaciones fueron diferenciadas por la altura y el largo del rostro, observándose esta diferencia en el eje 1 (mayor porcentaje de variación) del análisis de deformaciones relativas (Relative warps analysis) (Figura 42). El rostro de los camarones de Santa Fe fue más comprimido en su generalidad, con la mitad anterior más larga que los provenientes de Formosa (Fig. 42).

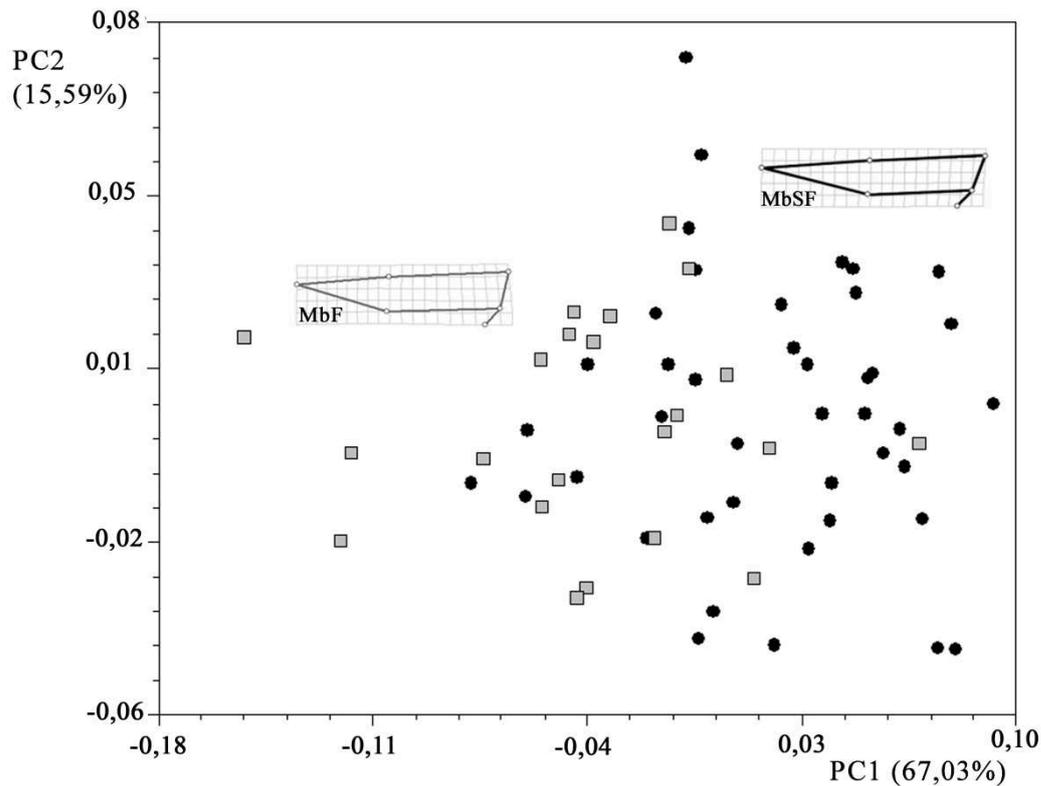


Figura 42. Relaciones entre las formas del rostro del camarón *Macrobrachium borellii* de dos poblaciones (Santa Fe y Formosa), a través de análisis de deformaciones relativas (Relative warps analysis) (PCA). Cuadrículas de deformación de la variación de forma del rostro de camarones de Santa Fe (MbSF) y Formosa (MbF). Círculos negros: Santa Fe, cuadrados grises: Formosa.

La forma del rostro fue diferente significativamente entre las especies estudiadas ($p < 0.0001$). Los camarones *P. bouvieri* y *M. jelski* presentaron rostros más comprimidos, aguzados y con la mitad anterior proyectada hacia arriba a diferencia de *P. argentinus* y *M. borellii*. (Figura 43). Estas variaciones se observaron a lo largo del eje 1 (PC1) con mayor porcentaje de explicación de la variación (Fig. 43).

A pesar de las diferencias significativas entre especies, *P. argentinus* de Santa Fe y *M. borellii* de Formosa presentaron mayor solapamiento en las formas de sus rostros (rostros más rectos y más altos en ambas). Sin embargo, las especies de *P. argentinus* y *M. borellii* colectados del mismo lugar (Santa Fe) tendieron a diferenciarse (Fig. 43). *Macrobrachium borellii* de Santa Fe presentó el rostro con la región anterior proyectada hacia abajo y fue más corto y comprimido que el rostro de *P. argentinus*

(Fig. 43). También se observa que el rostro de *P. argentinus* fue similar al de *M. borellii* con rostros más rectos y más altos que los de las demás especies (Fig. 43).

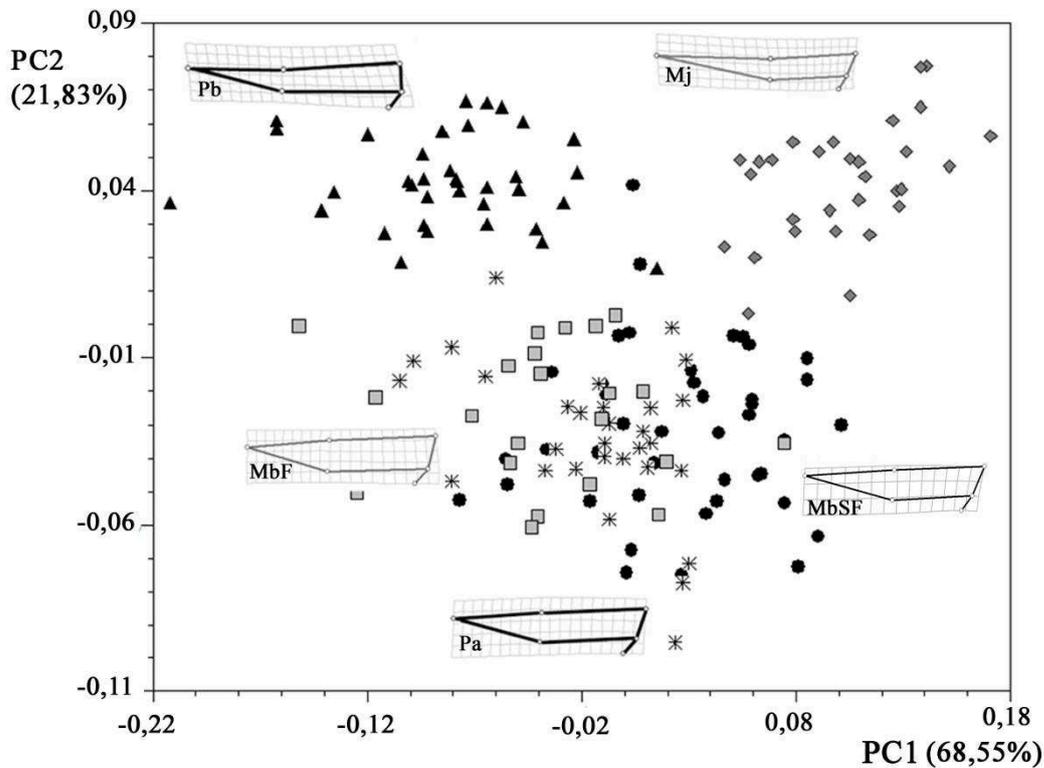


Figura 43. Relaciones entre las formas del rostro con cuadrículas de deformación, de las especies *Macrobrachium borellii* (Mb): de Santa Fe (MbST) y Formosa (MbF); *Palaemonetes argentinus* de Santa Fe (Pa); *Macrobrachium jeslkii* (Mj) y *Pseudopalaemon bouvieri* (Pb) de Formosa, a través de análisis de deformaciones relativas (Relative warps analysis) (PCA). Círculos negros: *M. borellii* de Santa Fe, cuadrados grises: *Macrobrachium borellii* de Formosa; asteriscos: *Palaemonetes argentinus* de Santa Fe; triángulos negros: *Pseudopalaemon bouvieri*, rombos grises: *Macrobrachium jeslkii*.

Prueba del error de foto, de colocación de landmarks y de simetría en estructuras laterales y dorsales de las especies estudiadas en análisis interpoblacionales

No hubo error de efecto en la variación de las formas de camarones (cefalotórax lateral y dorsal) y cangrejos (caparazón dorsal), y los lados lateral izquierdo y derecho en camarones no presentaron diferencias en su variación de forma, siendo indistinto

analizar uno u otro lado del cefalotórax del camarón (Tabla 7). Con esto se observa que la media cuadrada (MS) de la variación individual (Individuo) fue mayor que la de los otros efectos (lado, error 1 de toma de foto y de colocación de LM). Así, la MS del residuo (error de colocación de LM) fue menor a la MS del error 1 (error de toma de fotos) y ésta menor a la del lado (Tabla 7).

Tabla 7. Valores de ANOVA Procrustes de análisis del error de las variaciones de forma del cefalotórax lateral y caparazón dorsal de *Macrobrachium borellii*, y del caparazón dorsal de *Zilchiopsis collastinensis* y *Trichodactylus borellianus*. Individuo: error en la variación individual, Lado: error de simetría izquierda-derecha, Error 1: error de la toma de foto, Residuo: error de colocación de landmarks. MS= media cuadrada, df= grados de libertad, F y p= valores estadísticos y paramétricos de cada efecto del ANOVA.

Especie	estructura	Efecto	SS	MS	df	F	p
M. borellii	cefalotórax lateral	Individuo	0,72880201	0,0009640238	756	60,94	<0,0001
		Lado	0,00625104	0,0002232514	28	14,11	<0,0001
		Error1	0,02633499	0,0000167953	1568	3,57	<0,0001
		Residuo	0,01476140	0,0000047071	3136		
	cefalotórax dorsal	Individuo	0,05751992	0,0000619827	928	4,41	<0,0001
		Error1	0,01348351	0,0000140453	960	3,20	<0,0001
Residuo		0,00842021	0,0000043855	1920			
Z. collastinensis	caparazón dorsal	Individuo	0,03818826	0,0000879914	434	6,51	<0,0001
		Error1	0,01165356	0,0000118914	980	2,38	<0,0001
		Residuo	0,00851609	0,0000049860	1708		
T. borellianus	caparazón dorsal	Individuo	0,08603484	0,0002560561	336	9,34	<0,0001
		Error1	0,01741905	0,0000250274	696	1,96	<0,0001
		Residuo	0,01777330	0,0000127682	1392		

- **Variaciones de formas interpoblaciones en camarones y cangrejos.**

Variaciones morfométricas entre individuos: entre poblaciones cercanas y alejadas (sitios) en relación a las variables ambientales y ubicación geográfica.

En los siguientes estudios se utilizaron los tres primeros ejes (PC1, PC2 y PC3) de los Analisis de Componentes Principales que explicaron el 70% de la variación de

forma. Estos PCs se utilizaron en los análisis con MANOVA (interpoblacionales y entre variables de forma, ambientales y ubicación geográfica). Las coordenadas de Procrustes fueron utilizadas para evaluar el dimorfismo sexual intraespecífico en cada especie estudiada.

▪ **Macrobrachium borellii**

Los camarones analizados en la evaluación interpoblacional de *M. borellii* fueron los recolectados en el momento 1, cuando el río estaba bajando (M1). Así, fueron utilizados 147 camarones, de los cuales 8 (4 hembras y 4 machos) pertenecieron a San Javier (SJ), 22 (8 hembras y 14 machos) a Riacho Santa Fe (RS), 24 (14 hembras y 10 machos) a Saladillo Dulce (SD), 25 (16 hembras y 9 machos) a Santo Tomé (ST), 43 (28 hembras y 15 machos) a Sauce viejo (SV) y 25 individuos (8 hembras y 17 machos) a Miriñay (My) (Figura 44). Además, fueron usadas los valores estandarizados de variables ambientales y la ubicación geográfica (latitud y longitud) de estos sitios, los cuales fueron considerados como cercanos (SJ, RS, SD, ST y SV) y alejados (My) en una escala mesogeográfica (Fig. 44). Los sitios cercanos indicaron una escala microgeográfica. Asimismo, la estructura del cefalotórax lateral (rostro+caparazón) fue seleccionada en este estudio.

Sitios	Cond. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	pH	Temp.(°C)	Nivel hidrométrico (m)	Latitud	Longitud
SJ	130	8,29	27,4	3,53	30°35'01,07"S	59°56'58,31"O
RS	90	8,02	21,6	3,89	31°38'33,31"S	60°40'35,83"O
SD	760	8,02	26,1	1,69	30°27'03,45"S	60°05'37,14"O
ST	1470	7,87	24,1	3,98	31°37'30,11"S	60°45'42,32"O
SV	390	7,94	25,7	4,00	31°43'32,93"S	60°45'22,47"O
My	30	5,80	25,1	3,87	29°57'15,33"S	57°40'14,79"O

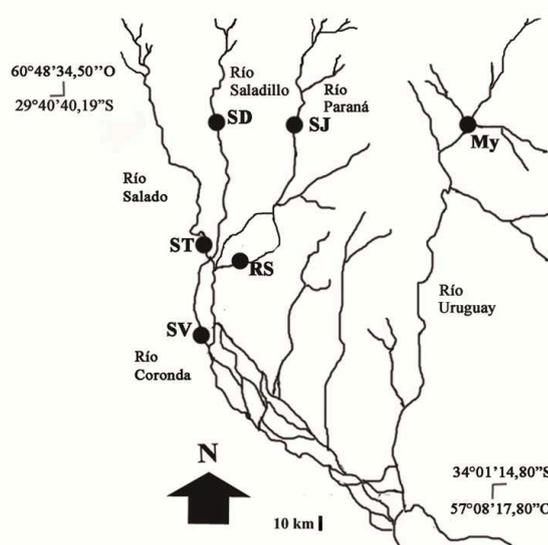


Figura 44. Variables ambientales, ubicación geográfica (latitud y longitud) y mapa de los sitios seleccionados para evaluación interpoblacional de *Macrobrachium borellii* en el momento 1. Poblaciones cercanas (escala microgeográfica): Riacho Santa Fe (RS); Saladillo Dulce (SD); Santo Tomé (ST); Sauce Viejo (SV). Población alejada: Miriñay (My). Conductividad (Cond.) y Temperatura (Temp.).

Todas las poblaciones exhibieron alometrías no significativas entre la forma del caparazón y el centroide (Tabla 8).

Tabla 8. Valores de la regresión multivariada intrapoblacional (forma ~ centroide) del cefalotórax del camarón *Macrobrachium borellii*.

Sitios	Forma del cefalotórax	
	p	% de explicación
SJ	0,1888	23,0085
RS	0,4033	4,2552
SD	0,8993	1,1706
ST	0,1779	6,4101
SV	0,1296	4,1548
My	0,0654	9,2353

La forma del cefalotórax fue significativamente diferente entre hembras y machos en la mayoría de los sitios aunque no hubo diferencias entre sexos en el sitio SD y SJ (Tabla 9).

Tabla 9. Valores de MANOVA intrapoblacional de la forma del cefalotórax de *Macrobrachium borellii* entre sexos (forma~sexo).

Sitios	Forma del cefalotórax	
	Hotelling-Lawley	p
SJ	1,1705	0,3303
RS	1,7293	0,0003***
SD	0,0227	0,9274
ST	1,1804	0,0008***
SV	0,58742	0,0003***
My	0,8717	0,0037**

Diferencias estadísticamente significativas, * p < 0,05, ** p < 0,005, *** p < 0,001.

El cefalotórax correspondiente a machos y hembras de los camarones de todas las poblaciones presentó diferencias estadísticamente significativas (dimorfismo intraespecífico) (T-cuadrado: 323,3056; p=0,0020). El rostro de los machos en relación al caparazón fue más largo, fino y orientado hacia abajo que el de las hembras (LMs # 2-11). De esta forma, el caparazón fue más pequeño en machos que en hembras, mientras que la región posterior del caparazón se exhibió más alta (LMs#1, 14 y 16) y larga (LMs #1 y 2) en hembras (Figura 45).

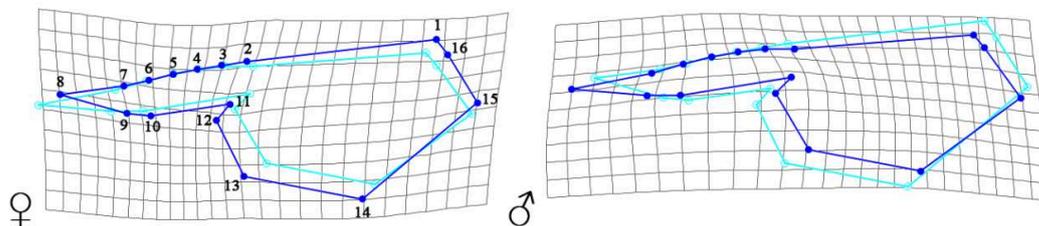


Figura 45. Representación de las formas del cefalotórax de hembras y machos de *Macrobrachium borellii* en cuadrículas de deformación obtenidas del eje x del análisis de componentes principales. El contorno celeste representa la configuración de consenso y el azul la forma de cada extremo del eje (hembras y machos).

La forma del cefalotórax de los individuos se ordenó a lo largo de los dos ejes (PC1 y PC2), que explicaron el 57,04% y 10,69% de la variación en hembras y el 53,85% y 16,80% de la variación en machos (Figura 46). En este análisis, las poblaciones tuvieron un alto grado de solapamiento con respecto a la forma del cefalotórax, con excepción de la población My, la cual difirió más en la forma que las otras poblaciones (Fig. 46).

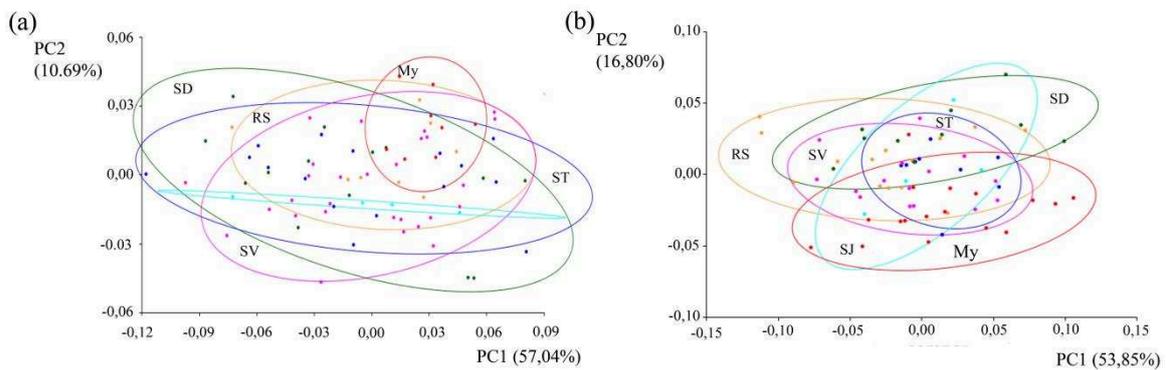


Figura 46. Relaciones entre las formas del cefalotórax de *Macrobrachium borellii* entre sitios a través de Análisis de Componentes Principales (PCA) basado en las distancias de Procrustes: (a) hembras, (b) machos. Las elipses representan intervalos de confianza de 90%. San Javier (SJ): celeste; Riacho Santa Fe (RS): anaranjado; Saladillo Dulce (SD): celeste; Santo Tomé (ST): azul; Sauce Viejo (SV): rosado; Miriñay (My): rojo.

La forma del cefalotórax de *M. borellii* fue diferente entre las poblaciones en hembras (Pillai: 0,4821; $p=0,0006$) y machos (Pillai: 0,6693; $p<0,0001$). En relación a los análisis pareados, a pesar de las diferencias observadas entre algunos sitios muy próximos entre sí, por ejemplo entre ST y SV en hembras, y en general la forma del cefalotórax fue similar entre las poblaciones consideradas cercanas en una escala microgeográfica (SJ, RS, SD, ST y SV) (ver figura 44) (Tabla 10) y todas estas poblaciones fueron diferentes a la población más alejada del río Miriñay (My) (escala mesogeográfica), afluente del río Uruguay (ver figura 44) (Tabla 10). Este patrón fue generalmente observado en hembras y machos, pero hubo algunas excepciones. No hubo diferencias significativas en las formas entre My y RS en hembras y entre My y SJ en machos (Tabla 10).

Tabla 10. Valores de MANOVA pareado entre las formas del cefalotórax de *Macrobrachium borellii* de las poblaciones. Los valores en estilo de letra cursiva indican los valores de p y los valores en estilo de letra normal indican los valores del test de Hotelling-Lawley.

Sitios	Forma del cefalotórax (hembras)					
	SJ	RS	SD	ST	SV	My
SJ	-	2,0334	0,2615	0,1874	0,4302	4,1122
RS	0,0249*	-	0,5362	0,3833	0,1114	0,4521
SD	0,3389	0,0474*	-	0,0049	0,1885	1,8159
ST	0,4183	0,0841	0,9880	-	0,2357	1,2594
SV	0,0170*	0,3297	0,0840	0,0356*	-	0,4974
My	0,0033**	0,1992	0,0002***	0,0008***	0,0044**	-
Sitios	Forma del cefalotórax (machos)					
	SJ	RS	SD	ST	SV	My
SJ	-	0,1386	0,5454	0,3017	0,0543	0,5560
RS	0,5976	-	0,3592	0,5809	0,1986	1,1725
SD	0,2075	0,0985	-	2,9289	1,5390	2,5021
ST	0,4759	0,0304*	<0,0001***	-	0,2335	0,6534
SV	0,8450	0,2021	0,0001***	0,2309	-	0,4890
My	0,0520	<0,0001***	<0,0001***	0,0102*	0,0100*	-

Diferencias estadísticamente significativas, * $p < 0,05$, ** $p < 0,005$, *** $p < 0,001$.

La forma de los camarones del sitio My difirió a la de las otras poblaciones (SJ, RS, SD, ST y SV) observándose diferencias en el largo y orientación (hacia arriba o abajo) del rostro (LMs #7 y 8) entre los individuos de sitios distantes (extremos del PC2) (Figura 47). Los individuos del sitio más alejado My (extremo positivo en hembras y extremo negativo en machos de la variación de forma del PC2) presentaron rostros más cortos y direccionados hacia abajo (LM #7 y LM #6) que los individuos de los demás sitios (extremo negativo en hembras y extremo positivo en machos de la variación de forma del PC2) (Fig. 47). La forma del caparazón fue más extendida en machos de la población My (LMs #12, 13 and 14).

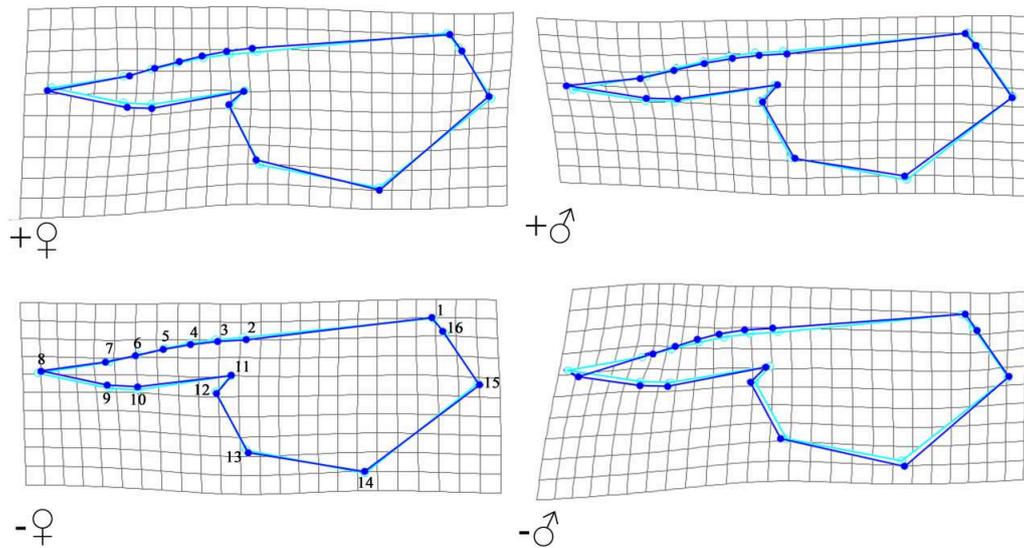


Figura 47. Representación de la forma del cefalotórax de hembras y machos de *Macrobrachium borellii* en cuadrículas de deformación mostrando la variación de la forma entre poblaciones sobre los extremos del PC2 (- y +) del PCA. El contorno celeste representa la configuración de consenso (forma media) y el azul la forma de cada extremo del PCA.

En hembras y machos, las variables como el pH y la longitud geográfica fueron eliminadas por presentar colinealidad entre sí y con la latitud ($r > 0,70$). Las variaciones de forma de las hembras de las poblaciones presentaron diferencias estadísticamente significativas con la variación de la latitud (Pillai= 0,15220; $p = 0,0175$) y con la conductividad (Pillai= 0,1692; $p = 0,0108$). En machos, las formas de los individuos de las poblaciones también fueron diferentes en relación a la latitud (Pillai= 0,1980; $p = 0,0032$) y la conductividad (Pillai= 0,1425; $p = 0,0222$). Estos también presentaron diferencias en relación con el nivel hidrométrico (Pillai= 0,33209; $p < 0,0001$). En este sentido las formas de los camarones de las poblaciones también variaron en relación al pH y a la longitud (variables colineales con la latitud). Asimismo, los valores de la significación con la latitud fueron más bajos en relación a los de las demás variables (conductividad).

La relación entre las variables de forma (Bloque 1), ambientales (conductividad, temperatura, pH y nivel hidrométrico) y ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2), en la regresión de mínimos cuadrados parciales (PLS), presentó valores bajos de nivel de asociación entre bloques (RV) y no fue significativa en hembras (RV=

0,0700; $p= 0,0548$). Mientras que en machos, el nivel de asociación entre bloques fue más alto y la relación fue estadísticamente significativa ($RV= 0,1601$; $p= 0,0007$).

La forma del cefalotórax de camarones hembras y machos mostró altos porcentajes de covariación entre las variables ambientales y la ubicación geográfica en el PLS1 (eje 1 del análisis de regresión de mínimos cuadrados parciales), y estas fueron estadísticamente significativas (Tabla 11). Además, las correlaciones entre estas variables fueron altas y significativas en hembras y machos en el PLS1 (Tabla 11).

Las formas de los camarones fueron similares entre las poblaciones cercanas, pero éstas tendieron a diferenciarse en la forma de los de la población más alejada (Miriñay) (Figura 48 a y c). Estas variaciones se observaron en el PLS1 del Bloque 1 (forma) (Fig. 48 c), y en relación al PLS1 del Bloque 2 (variables) (Fig. 48 a). Los patrones de variación del cefalotórax de las poblaciones en las grillas de deformación sobre el PLS1 fueron similares a los ya descritos en la figura 47 (variaciones sobre el PC2) (Fig. 48a).

La latitud, longitud y pH explicaron los cambios en la forma del cefalotórax de *M. borellii* entre My (el sitio más alejado) y los demás sitios (Fig. 48 b). Las formas de los camarones de sitios cercanos fueron similares entre sí a lo largo del PLS2 (eje 2 del análisis de regresión de mínimos cuadrados parciales) en hembras y en el PLS1 en machos (Fig. 48 c). Estas variaciones de forma (Bloque 1) de poblaciones cercanas, en relación a las variables (Bloque 2) no presentaron diferenciación (Fig. 48 a). Las variables ambientales (temperatura, conductividad y nivel hidrométrico) tendieron a diferenciarse entre estas poblaciones (Fig. 48 b), sin embargo estas no explicaron las variaciones de forma entre los camarones, los cuales mostraron un gran solapamiento (Fig. 48 a y c).

Tabla 11. Valores de las covariaciones y correlaciones en hembras y machos de *Macrobrachium borellii*, de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS), del primer eje (PLS1) y el segundo eje (PLS2), con 10000 permutaciones, entre la forma del cefalotórax de los camarones (Bloque 1) y las variables ambientales (conductividad, temperatura, pH y nivel hidrométrico) y la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2).

Hembras					
	Valor singular	% total de covariación	p	Correlación	p
PLS1	0,0209	84,1170	0,05940	0,4108	0,0199 *
PLS2	0,0076	11,2500	0,25100	0,4347	0,0088 *
Machos					
	Valor singular	% total de covariación	p	Correlación	p
PLS1	0,03372	77,8320	0,0030**	0,5693	<0,0001***
PLS2	0,01440	16,5570	0,0025**	0,3445	0,1236

Diferencias estadísticamente significativas * p < 0,05, ** p < 0,005, *** p < 0,001.

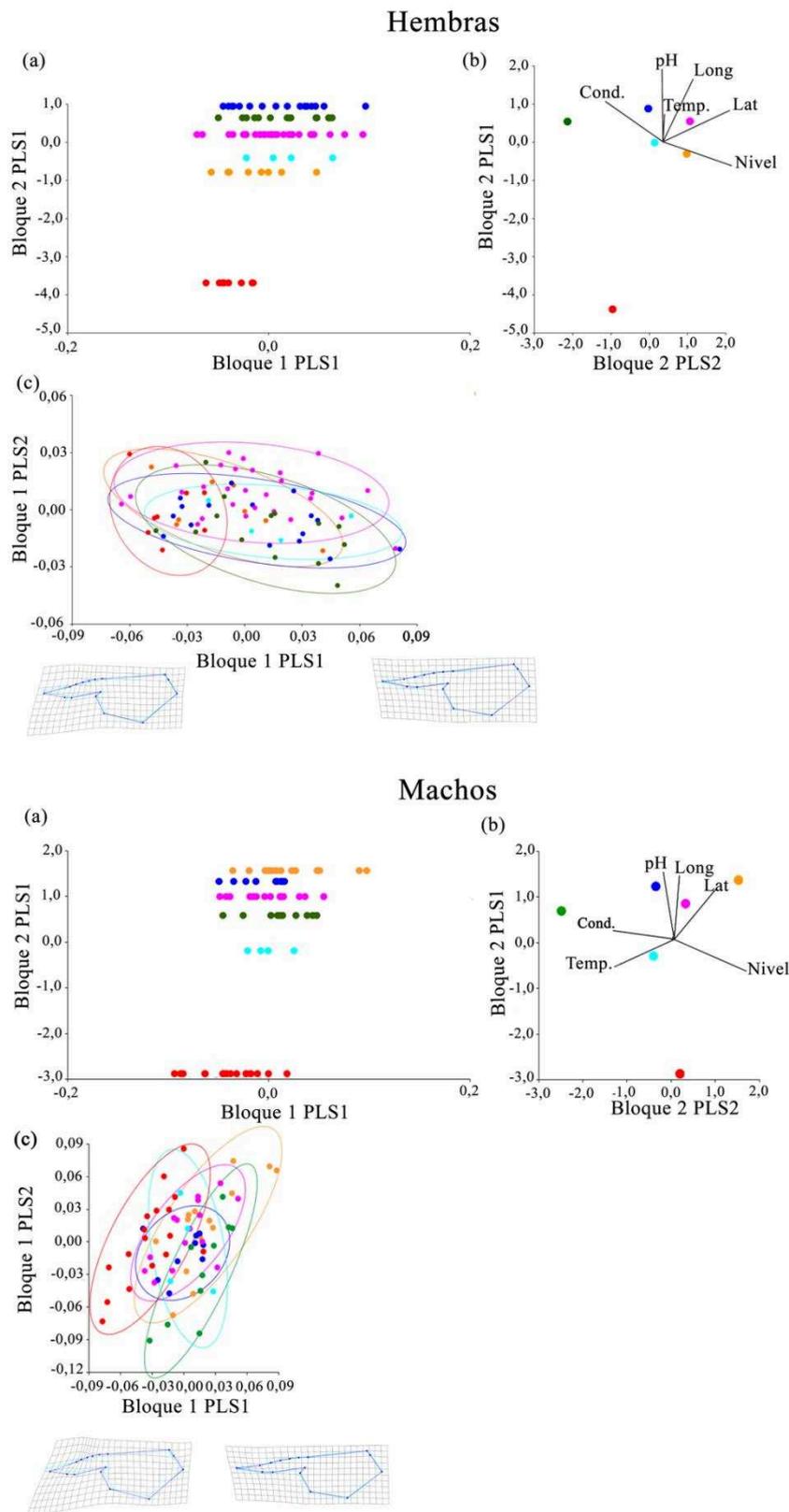


Figura 48. Relaciones entre las variaciones de forma (Bloque 1) y las variables ambientales (conductividad, temperatura, pH y nivel hidrométrico) y la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2) (a); entre las variables del Bloque 2 (b), y entre las variables del Bloque 1

con cuadrículas de deformación sobre el PLS1 (c), en hembras y machos de *Macrobrachium borellii*, a través de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS) con 10000 permutaciones. Variables ambientales: Cond. (conductividad), Temp. (temperatura), Nivel (nivel hidrométrico) y ubicación geográfica: latitud (Lat) y longitud (Long). San Javier: celeste; Riacho Santa Fe: anaranjado; Saladillo Dulce: verde; Santo Tomé: azul; Sauce Viejo: rosado; Miriñay: rojo. Las elipses (c) representan intervalos de confianza de 90%.

▪ ***Trichodactylus borellianus***

Al igual que en *M. borellii*, fueron utilizados ejemplares de *T. borellianus* obtenidos en el muestreo cuando el río estaba bajando (momento 1) en la evaluación de variación de forma interpoblacional utilizando en total 136 individuos. Estos pertenecieron a los sitios Cayastá (Cy): 21 (12 hembras y 9 machos); Colastiné (Col): 13 (7 hembras y 6 machos); Riacho Santa Fe (RS): 20 (8 hembras y 12 machos); Saladillo Dulce (SD): 13 (5 hembras y 8 machos); Santo Tomé (ST): 23 (8 hembras y 15 machos); Sauce Viejo (SV): 26 (9 hembras y 17 machos) y Equina (Esq): 19 (13 hembras y 7 machos) (Figura 49). Además, fueron usadas las variables ambientales y la ubicación geográfica (latitud y longitud) de estos sitios, los cuales fueron considerados como cercanos (Cy, Col, RS, SD, ST y SV) y alejados (Esq) en una escala mesogeográfica (Fig. 49). Los sitios cercanos fueron definidos dentro de una escala microgeográfica.

Sitios	Cond. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	pH	Temp. ($^{\circ}\text{C}$)	Nivel hidrométrico (m)	Latitud	Longitud
Cy	90	8,31	21,2	3,86	31°10'06,50"S	60°08'16,87"O
Col	60	7,82	26,8	3,55	34°01'14,80"S	57°08'17,80"O
RS	90	8,02	21,6	3,89	31°38'33,31"S	60°40'35,83"O
SD	760	8,02	26,1	1,69	30°27'03,45"S	60°05'37,14"O
ST	1470	7,87	24,1	3,98	31°37'30,11"S	60°45'42,32"O
SV	390	7,94	25,7	4,00	31°43'32,93"S	60°45'22,47"O
Esq	270	7,69	25,1	3,86	30°11'46,84"S	59°31'55,19"O

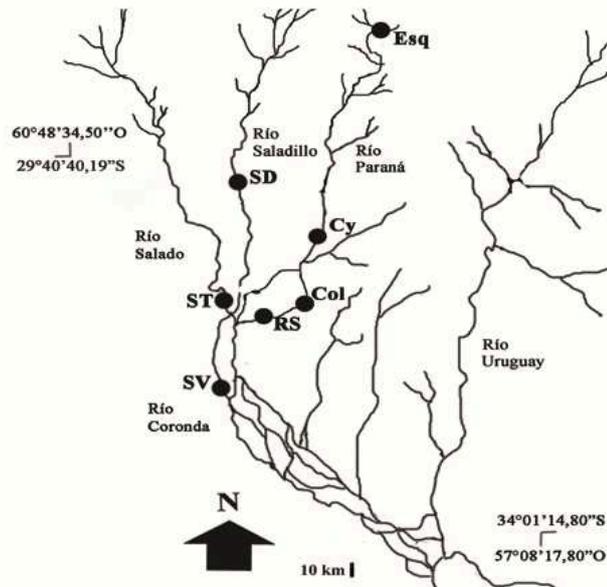


Figura 49. Variables ambientales, ubicación geográfica (latitud y longitud) y mapa de los sitios seleccionados para evaluación interpoblacional de *Trichodactylus borellianus* en el momento 1. Poblaciones cercanas (escala microgeográfica): Cayastá (Cy); Colastiné (Col); Riacho Santa Fe (RS); Saladillo Dulce (SD); Santo Tomé (ST); Sauce Viejo (SV). Población alejada: Esquina (Esq). Conductividad (Cond.) y Temperatura (Temp.).

Los cangrejos de los sitios tuvieron relación alométrica entre la forma dorsal del caparazón y el centroide: Cy ($p= 0,0010$; % de expl.= 26,4163%), Col ($p= 0,0001$; % de expl.= 53,1747%), SD ($p= 0,0475$; % de expl.= 18,2870%); ST ($p < 0,0001$; % de expl.= 27,8189%), SV ($p= 0,0047$; % de expl.= 15,1116%) y Esq ($p= 0,0010$; % de expl.= 25,5307%). Con excepción de RS ($p= 0,0936$; % de expl.= 9,3122%).

La mayoría de las poblaciones presentaron diferencias estadísticamente significativas entre las formas del caparazón en hembras y machos ($p < 0,005$). En Colastiné no se observaron diferencias entre sexos ($p > 0,05$). En las poblaciones donde los cangrejos presentaron alometría se utilizaron los residuos de la regresión multivariada (forma~tamaño) para testar las diferencias entre sexos. El dimorfismo sexual intraespecífico fue estadísticamente significativo a partir de la eliminación del

efecto alométrico (utilización de los residuos de la regresión) (T-cuadrado: 138,9833; $p < 0,0001$). Las diferencias de forma entre ambos sexos se registraron en la región anterior, media y posterior del caparazón, siendo más angosto en la región anterior (LM# 1, 2, 3, 13 y 14), y más ancho en la región media (LM# 4, 5, 6, 10, 11 y 12) y posterior (LM# 7, 8 y 9) en las hembras (Figura 50).

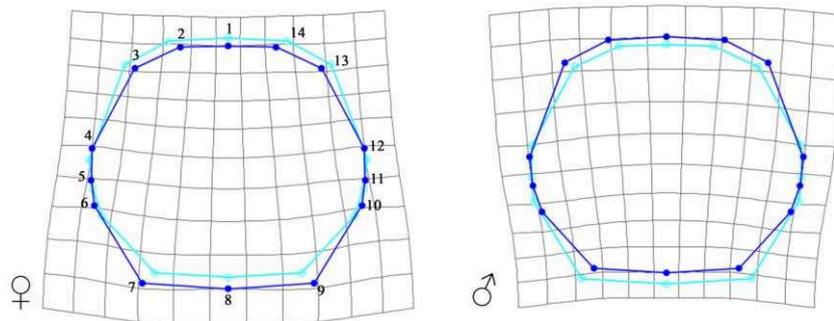


Figura 50. Representación de las formas del caparazón dorsal de hembras y machos de *Trichodactylus borellianus* (obtenidas de los residuos de la regresión) en cuadrículas de deformación extraídas del eje x del análisis discriminante. El contorno celeste representa la configuración de consenso y el azul la forma de cada extremo del eje (hembras y machos).

Las formas de los cangrejos de las poblaciones de hembras y machos (obtenidas de los residuos de la regresión) se ordenaron a lo largo del PC1 y PC2 (Figura 51). El PC1 explicó el 26,92% de la variación en hembras y el 28,72% de la variación en machos, y el PC2 el 18,41% y 18,04% de la variación en hembras y machos respectivamente. Las formas de los cangrejos presentaron un alto grado de solapamiento entre las poblaciones en hembras y machos (Fig. 51). Sin embargo se observó que la población de Esquina (Esq) tendió a separarse, a lo largo de los dos ejes (PC1 y PC2) en hembras (Fig. 51 a) y en el eje 1 (PC1) en machos (Fig. 51 b), en la forma de las demás poblaciones.

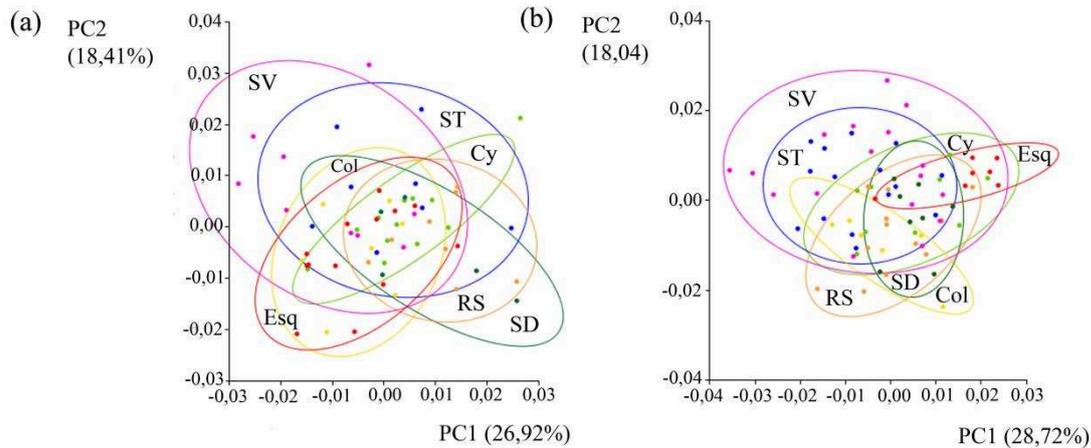


Figura 51. Relaciones entre las formas del caparazón de *Trichodactylus borellianus* entre sitios a través de Análisis de Componentes Principales (PCA) aplicado sobre los residuos de la regresión multivariada: (a) hembras, (b) machos. Las elipses representan intervalos de confianza de 90%. Cayastá (Cy): verde claro; Colastiné (Col): amarillo; Riacho Santa Fe (RS): anaranjado; Saladillo Dulce (SD): verde oscuro; Santo Tomé (ST): azul; Sauce Viejo (SV): rosado; Esquina (Esq): rojo.

Las formas de los individuos, eliminando el efecto alométrico a partir de la utilización de los PCs sobre los residuos de la regresión, presentaron diferencias estadísticamente significativas entre las poblaciones en hembras (Pillai= 0,8798; $p < 0,0001$) y en machos (Pillai= 1,0072; $p < 0,0001$). Luego, en la comparación de a pares, se observó que los cangrejos de las poblaciones más cercanas, en términos de ubicación geográfica (escala microgeográfica), fueron diferentes en forma a los de la población más alejada (Esq), en machos y en hembras (ver figura 49), con excepción de Cy que no presentó diferencias con Esq (Tabla 12). Por otro lado, no todas las poblaciones que estuvieron más cerca fueron similares entre sí. Las formas de las hembras de sitios más próximos como Cy y Col, y RS y Col, fueron diferentes estadísticamente (Tabla 12). También se observó la ausencia de diferencias entre las formas de individuos de poblaciones más alejadas entre sí (como por ejemplo ST con Cy y SD) (Tabla 12). No obstante, varias poblaciones difirieron con SV (uno de los sitios más alejados) (ver figura 49) (Tabla 12). En machos, la diferencia entre las formas de poblaciones próximas presentó un patrón más relacionado a las cercanías entre sitios. Así, los cangrejos machos de Cy, ST y SV (poblaciones que fueron más distantes a las demás), mostraron diferencias significativas en sus formas (Tabla 12, Fig. 52).

Tabla 12. Valores de MANOVA pareado entre las formas del cefalotórax de *Trichodactylus borellianus* de las poblaciones. Los valores en estilo de letra cursiva indican los valores de p y los valores en estilo de letra normal indican los valores del test de Hotelling-Lawley.

Sitios	Forma del caparazón (hembras)						
	Cy	Col	RS	SD	ST	SV	Esq
Cy	-	0,7160	0,4399	0,5627	0,1806	0,7101	0,3849
Col	0,0392*	-	2,4578	0,6782	0,9224	0,7314	1,1517
RS	0,1114	0,0026**	-	0,0575	0,5250	1,2176	1,1015
SD	0,1110	0,2235	0,9123	-	0,7486	1,1764	1,2365
ST	0,4340	0,0578	0,1536	0,1521	-	0,3107	0,8536
SV	0,0247*	0,0771	0,0133*	0,0434*	0,3023	-	0,8741
Esq	0,0720	0,0050*	0,0047**	0,0087*	0,0130*	0,0088*	-
Sitios	Forma del caparazón (machos)						
	Cy	Col	RS	SD	ST	SV	Esq
Cy	-	1,4054	1,0499	0,4288	1,7266	2,2659	0,5010
Col	0,0181*	-	0,0347	0,7147	0,6578	1,2103	5,4776
RS	0,0057*	0,9200	-	0,2254	1,1550	1,0809	1,7262
SD	0,1865	0,1305	0,3407	-	0,7934	1,8368	1,2057
ST	0,0001***	0,0316*	0,0033**	0,0018**	-	0,2183	2,3797
SV	<0,0001***	0,0014**	0,0003***	<0,0001***	0,1314	-	1,6763
Esq	0,1672	0,0005***	0,0014**	0,0285*	<0,0001***	0,0001***	-

Diferencias estadísticamente significativas, * $p < 0,05$, ** $p < 0,005$, *** $p < 0,001$.

Las formas del caparazón de hembras y machos de las poblaciones, obtenidas de los extremos del PC1 (- y +) del PCA aplicado sobre los residuos de la regresión multivariada mostraron diferencias a lo largo de este eje principalmente en la región anterior y posterior (Figura 52). El extremo negativo en hembras y positivo en machos (relacionado al sitio más alejado Esquina) mostró formas más anchas en la región anterior y más angosta en la posterior en los individuos de Esquina que los de los demás sitios (Fig. 52). La variación de la región anterior se debió a la orientación hacia afuera o hacia adentro de los landmarks del seno orbital (LM#2 y 3, 13 y 14), provocando senos más anchos en los cangrejos de Esquina y más angostos en los de las demás poblaciones (Fig. 52).

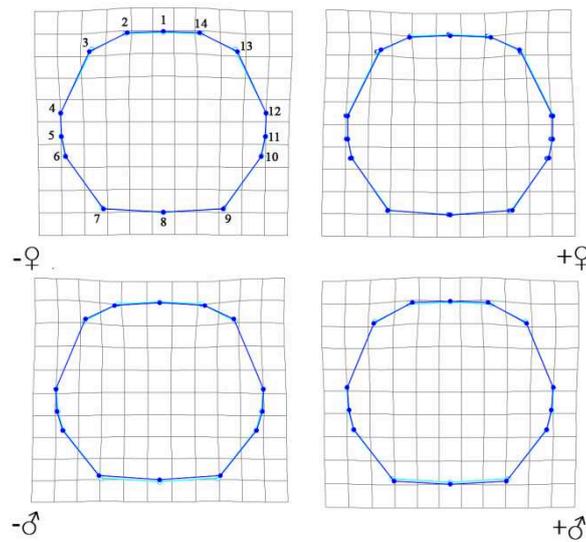


Figura 52. Representación de la forma del caparazón de hembras y machos de *Trichodactylus borellianus* en cuadrículas de deformación mostrando la variación de la forma entre poblaciones sobre los extremos del PC1 (- y +) del PCA aplicado sobre los residuos de la regresión. El contorno celeste representa la configuración de consenso (forma media) y azul la forma de cada extremo.

En hembras y machos, la temperatura y la longitud fueron eliminadas debido a que presentaron colinealidad con otras variables. Las formas del caparazón de hembras de *T. borellianus* de las poblaciones (obtenidas de los PCs del PCA aplicado sobre los residuos de la regresión) variaron significativamente con la latitud (Pillai= 0,2395; $p=0,0016$) y el pH (Pillai= 0,1684; $p=0,0166$). En machos, las variables que mayor afectaron la variación de forma de las poblaciones (obtenidas de los PCs del PCA aplicado sobre los residuos de la regresión), fueron la latitud (Pillai= 0,4178; $p<0,0001$), la conductividad (Pillai= 0,1802; $p=0,00381$) y el nivel hidrométrico (Pillai= 0,1302; $p=0,0242$). En este sentido las formas de los camarones de las poblaciones también variaron en relación a la longitud y a la temperatura (variables colineales). Además, los valores de la significación con la latitud fueron más bajos en relación a los de las demás variables.

Las variables de forma del caparazón de *T. borellianus*, obtenidas de los PCs del PCA aplicado sobre los residuos de la regresión (Bloque 1) se relacionaron a las variables ambientales (conductividad, temperatura, pH y nivel hidrométrico) y a la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2), exhibiendo valores moderadamente

altos de nivel de asociación (RV) entre ambos bloques y relaciones significativas en hembras (RV= 0,2221; $p < 0,0001$) y machos (RV= 0,2583; $p < 0,0001$).

La forma del caparazón de cangrejos hembras y machos tuvo altos porcentajes de covariación y correlación entre las variables ambientales y ubicación geográfica, y estas fueron estadísticamente significativas en el PLS1 y PLS2 (eje 1 y 2) de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (Tabla 13). Las formas de los cangrejos del sitio más alejado (Esq) tendieron a diferenciarse de la de los sitios cercanos sobre el PLS1 del Bloque 1 (forma) y entre el PLS del Bloque 2 (variables) (Figura 53 a y c). Las variaciones de la forma del caparazón de las poblaciones en las cuadrículas de deformación sobre el PLS1 fueron similares a las presentadas en la figura 52.

La latitud y longitud explicaron los cambios en la forma del caparazón de los cangrejos en los sitios muestreados, principalmente entre el sitio más alejado (Esquina) y los demás (Fig. 53 a y c). Estos sitios más próximos (Cy, Col, RS, SD, ST, SV) mostraron similitudes entre las formas de los individuos en el PLS2 en hembras y en el PLS 1 en machos. Sin embargo algunas poblaciones tendieron a diferenciarse, registrándose en machos menos solapamiento entre las mismas (Fig. 53 a y c). Las variables ambientales mostraron un patrón en relación a las poblaciones (Fig. 53 b) pero estas no explicaron las variaciones de forma de los individuos, los cuales presentaron formas similares entre sitios cercanos (Fig. 53 a y c). Por otra parte, se observó que en machos, la latitud y longitud, es decir la distancia entre puntos de muestreo, tuvo más peso en las variaciones de la forma del caparazón (Fig. 53 a y b).

Tabla 13. Valores de las covariaciones y correlaciones en hembras y machos de *Trichodactylus borellianus*, de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS), del primer eje (PLS1) y el segundo eje (PLS2), con 10000 permutaciones, entre la forma del caparazón de los cangrejos (obtenida de los residuos de la regresión). (Bloque 1) y las variables ambientales (conductividad, temperatura y pH), el nivel hidrométrico y la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2).

Hembras					
	Valor singular	% total de covariación	p	Correlación	p
PLS1	0,0101	64,4030	0,0004***	0,7103	< 0,0001***
PLS2	0,0058	21,5360	0,0019***	0,4841	0,0120*
Machos					
	Valor singular	% total de covariación	p	Correlación	p
PLS1	0,0114	72,5970	< 0,0001***	0,6949	< 0,0001***
PLS2	0,0062	20,8300	< 0,0001***	0,5840	< 0,0001***

Diferencias estadísticamente significativas * p < 0,05, ** p < 0,005, *** p < 0,001.

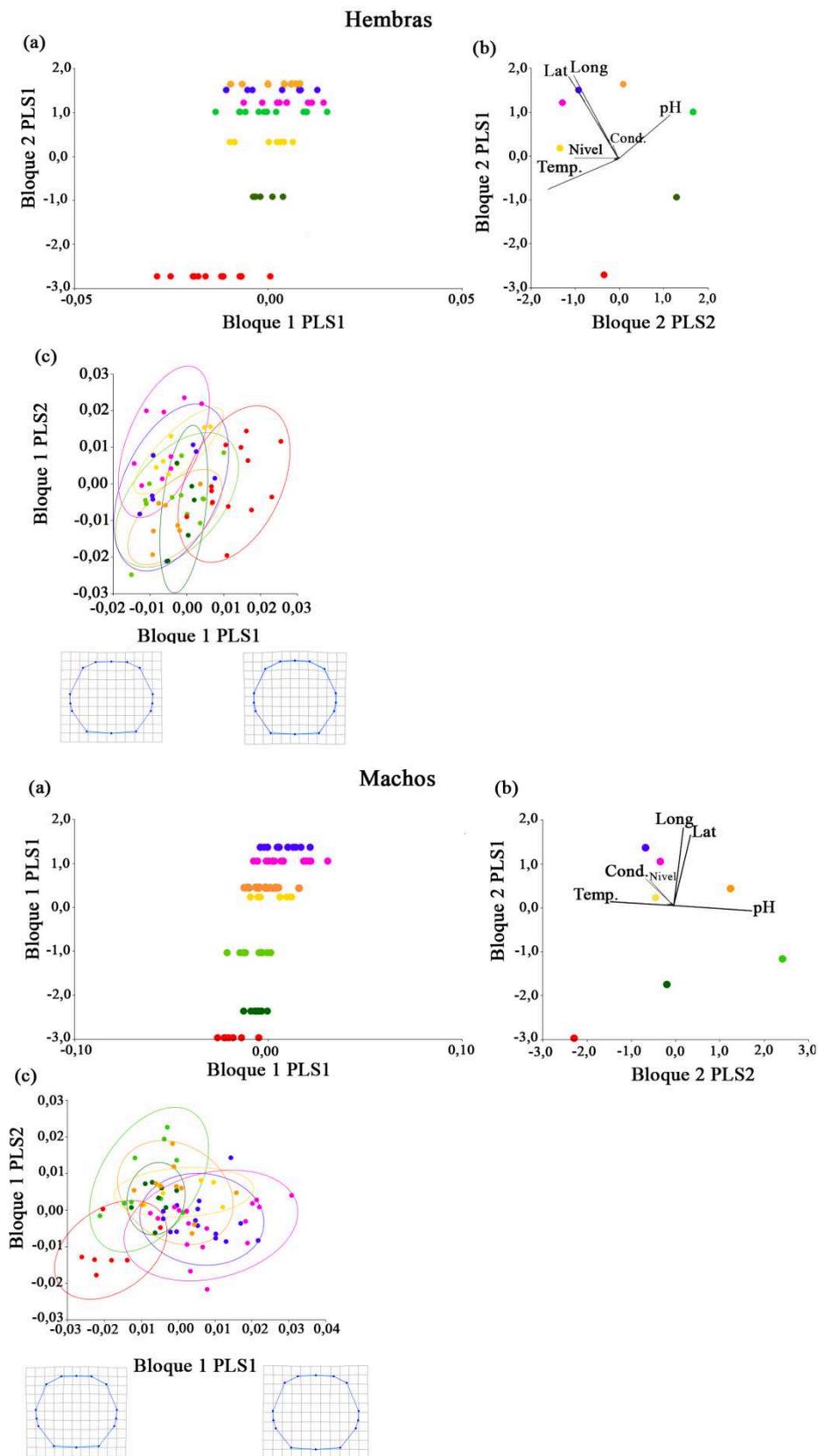


Figura 53. Relaciones entre las variaciones de forma (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y las variables ambientales (conductividad, temperatura, pH y nivel

hidrométrico) y la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2) (a); entre las variables del Bloque 2 (b), y entre las variables del Bloque1 con cuadrículas de deformación sobre el PLS1 (c), en hembras y machos de *Trichodactylus borellianus*, a través de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS) con 10000 permutaciones. Variables ambientales: Cond. (conductividad), Temp. (temperatura), Nivel (nivel hidrométrico) y ubicación geográfica: latitud (Lat) y longitud (Long). Cayastá: verde claro; Colastiné: amarillo; Riacho Santa Fe: anaranjado; Saladillo Dulce: verde oscuro; Santo Tomé: azul; Sauce Viejo: rosado; Esquina: rojo. Las elipses (c) representan intervalos de confianza de 90%.

▪ ***Zilchiopsis collastinensis***

Al igual que en las especies anteriores, los cangrejos utilizados en este estudio fueron los capturados en el momento 1 de aguas con tendencia a bajar. En total se analizaron 74 individuos pertenecientes a los sitios San Javier (SJ): 8 (2 hembras y 6 machos); Laguna Setúbal (LS): 20 (18 hembras y 2 machos); A° Retobado (AR): 2 hembras; Salado Medio (SM): 2 hembras; A° Saladillo (AS): 2 hembras; Santo Tomé (ST): 32 (15 hembras y 17 machos); Sauce Viejo (SV): 6 (4 hembras y 2 machos) y Santa Lucía (SL): 6 (3 hembras y 3 machos) (Figura 56). Además, fueron usadas las variables ambientales y la ubicación geográfica (latitud y longitud) de estos sitios, los cuales fueron considerados como cercanos (Cy, Col, RS, SD, ST y SV) y alejados (Esq) en una escala mesogeográfica (Fig. 54). Los sitios cercanos fueron definidos dentro de una escala microgeográfica.

Sitios	Cond. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	pH	Temp. ($^{\circ}\text{C}$)	Nivel hidrométrico (m)	Latitud	Longitud
SJ	130	8,29	27,4	3,53	30°35'01,07"S	59°56'58,31"O
LS	80	8,01	22,0	3,89	31°39'02,96"S	60°40'29,45"O
AS	1340	8,74	31,0	3,94	30°20'00,42"S	60°38'45,18"O
SM	4820	8,30	21,6	4,16	30°59'58,47"S	60°49'48,11"O
AS	1230	7,94	20,8	1,69	31°08'59,19"S	60°24'21,99"O
ST	1470	7,87	24,1	3,98	31°37'30,11"S	60°45'42,32"O
SV	390	7,94	25,7	4,00	31°43'32,93"S	60°45'22,47"O
SL	20	7,50	27,4	3,86	28°17'58,76"S	58°26'24,07"O

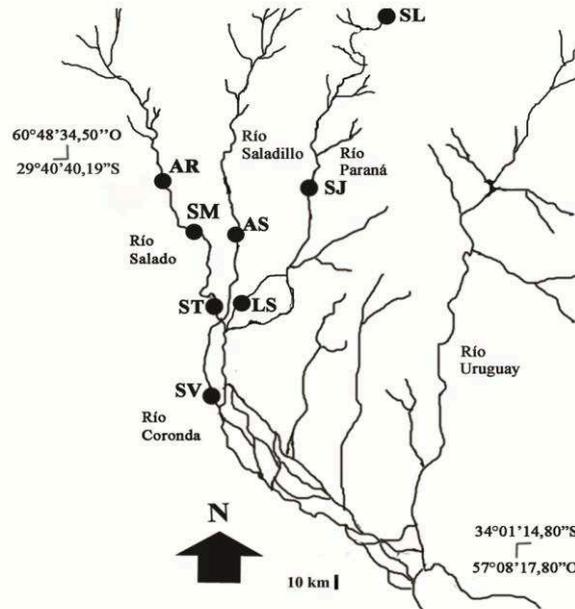


Figura 54. Variables ambientales, ubicación geográfica (latitud y longitud) y mapa de los sitios seleccionados para evaluación interpoblacional de *Zilchiopsis collastinensis* en el momento 1. Poblaciones cercanas (escala microgeográfica): San Javier (SJ); Laguna Setúbal (LS); A°Retobado (AR); Salado Medio (SM); A°Salado (AS); Santo Tomé (ST); Sauce Viejo (SV). Población alejada: Santa Lucía (SL). Conductividad (Cond.) y Temperatura (Temp.).

La alometría (forma~centroide) y el dimorfismo sexual se testeó sobre la totalidad de los individuos utilizados debido al bajo número de cangrejos encontrados en algunos sitios. La relación entre la forma del caparazón dorsal y el centroide fue estadísticamente significativa ($p < 0,0001$) con un 60,96% de explicación. Las formas de las hembras y la de los machos no fueron estadísticamente diferentes entre sí ($p = 0,4790$; T-cuadrado: 16,2717). Debido a la ausencia de dimorfismo sexual, los cangrejos no fueron separados en sexos en los análisis de variaciones de forma interpoblacional.

Las formas de los cangrejos de los sitios (obtenidas de los residuos de la regresión debido al efecto alométrico) se ordenaron a lo largo del PC1 (con el 57,24% de explicación de la variación), y algunas entre ambos ejes (PC1 y PC2), con el 19,37% de explicación de la variación en el PC2, exhibiendo un alto grado de solapamiento entre sí (Figura 55).

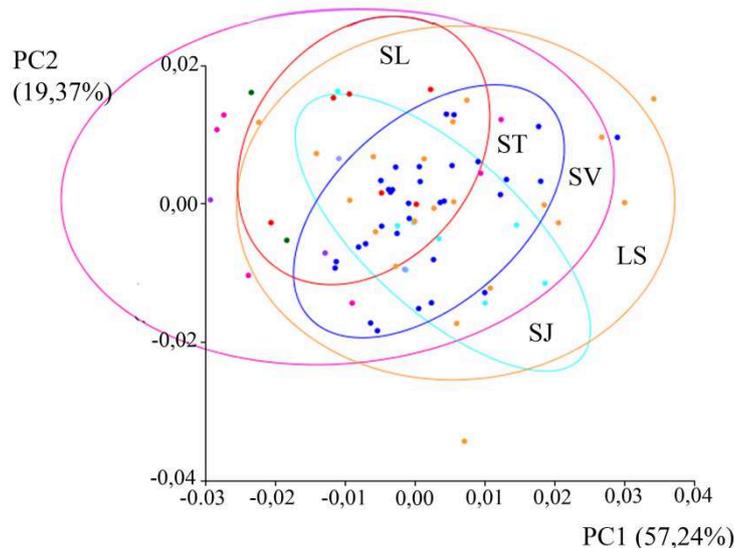


Figura 55. Relaciones entre las formas del caparazón de *Zilchiopsis collastinensis* entre sitios a través de Análisis de Componentes Principales (PCA) aplicado sobre los residuos de la regresión multivariada. Las elipses representan intervalos de confianza de 90%. Los sitios con bajo número de individuos no presentaron elipses, como por ejemplo A° Retobado (AR), Salado Medio (SM) y A° Saladillo (AS). San Javier: celeste; Laguna Setúbal: anaranjado; A° Retobado: lila; Salado Medio: violeta; A° Saladillo: verde oscuro; Santo Tomé (ST): azul; Sauce Viejo (SV): rosado; Santa Lucía (SL): rojo.

Las formas de los individuos de las poblaciones (obtenidas de los PCs del PCA aplicado sobre los residuos de la regresión) difirieron entre sí significativamente (Pillai: 0,4750; $p= 0.0136$). Luego, en la comparación de a pares, se observó que el sitio que estuvo más alejado (Santa Lucía) (ver figura 54) sólo presentó diferencias estadísticamente significativas en la forma del caparazón con ST (Tabla 14). Por otra parte, se observaron diferencias entre las formas del caparazón de *Z. collastinensis* de algunos de los sitios muestreados cercanos. Las formas de los cangrejos provenientes del punto de muestreo SV difirieron de los animales capturados en la LS y ST. Más

aún, los individuos recolectados de ST fueron diferentes a los de SM y AS. Además, los cangrejos de SM tuvieron formas diferentes a los colectados en SJ (Tabla 14). A pesar de estas diferencias, se observaron en general pocas diferencias entre las formas de los individuos de los sitios cercanos y del sitio alejado (Tabla 14).

Tabla 14. Valores de MANOVA pareado entre las formas del cefalotórax de *Zilchiopsis collastinensis* de las poblaciones. Los valores en estilo de letra cursiva indican los valores de p y los valores en estilo de letra normal indican los valores del test de Hotelling-Lawley. Los casilleros con línea de puntos indican los análisis que no pudieron realizarse debido al bajo número de individuos (número de filas) en relación al número de columnas.

Sitios	Forma del caparazón							
	SJ	LS	AR	SM	AS	ST	SV	SL
SJ	-	0,0458	0,3495	3,5116	2,2298	0,0371	0,4828	0,9171
LS	0,7774	-	0,1373	0,4529	0,4351	0,0336	0,4299	0,3159
AR	0,5860	0,4976	-	---	---	0,0655	0,0912	1,8133
SM	0,0217*	0,0751	---	-	---	0,4846	0,1483	1,8133
AS	0,0568	0,0830	---	---	-	0,7055	0,1014	2,7729
ST	0,7217	0,6582	0,5860	0,0072*	0,0009***	-	0,3885	0,8376
SV	0,2486	0,0452*	0,9426	0,8929	0,9340	0,0101*	-	0,1835
SL	0,0784	0,1035	0,2066	0,2066	0,1194	0,0001***	0,6992	-

Diferencias estadísticamente significativas, * $p < 0,05$, ** $p < 0,005$, *** $p < 0,001$

Los cangrejos del extremo negativo del PC1 del PCA, en el cual se ordenaron las poblaciones de SV y SL (Figura 56) presentaron la región anterior y posterior más angosta que los del extremo positivo (SJ, LS, ST). Esta variación se observó en los landmarks del lateral (LM# 3, 4, 5, 6, 7, 11, 12, 13, 14, 15) que se proyectaron hacia adelante, y en los landmarks posteriores (LM# 8, 9 y 10) que se orientaron hacia atrás, en contraste con los cangrejos del extremo positivo (SJ, LS, ST) (Fig. 56).

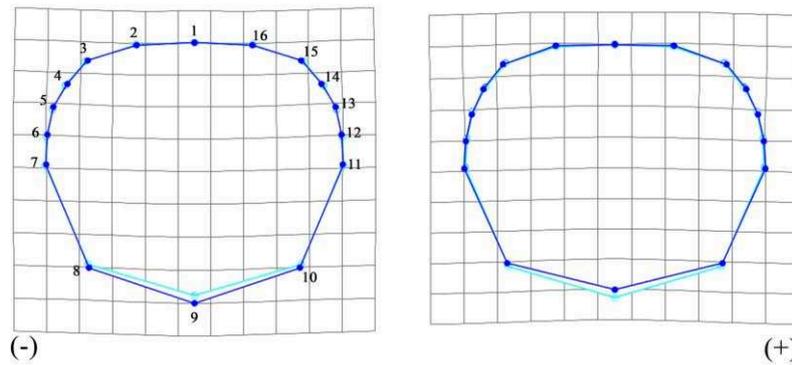


Figura 56. Representación de la forma del caparazón de *Zilchiopsis collastinensis* en cuadrículas de deformación mostrando la variación de la forma entre poblaciones sobre los extremos del PC1 (- y +) del PCA aplicado sobre los residuos de la regresión. El contorno celeste representa la configuración de consenso (forma media) y azul la forma de cada extremo.

La longitud fue eliminada de las regresiones multivariadas debido a que presentó colinealidad con la latitud. Las variaciones de forma de las poblaciones (obtenidas de los PCs del PCA aplicado sobre los residuos de la regresión) no presentaron diferencias estadísticamente significativas con ninguna de las variables (ambientales y ubicación geográfica) ($p > 0,05$).

La relación entre las variaciones de forma del caparazón dorsal de *Z. collastinensis* (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y las variables ambientales (conductividad, temperatura y pH y nivel hidrométrico) y la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2) fue baja y estadísticamente significativa ($RV=0,0956$; $p= 0,0251$). En el PLS1 y el PLS2 de la regresión de mínimos cuadrados (PLS) se observó la variación de las poblaciones aunque éstas presentaron solapamiento parcial (Figura 57 a y c). Las variaciones de forma en las cuadrículas de deformación fueron similares a las mostradas sobre el PC1 en la figura 56 (Fig. c). A pesar de la similitud entre las formas de sitios, algunos tendieron a diferir en estos ejes (por ejemplo, LS de AR, AS, SV y SL en el PLS1) (Fig. 57 a y c).

Valores altos de covariación y correlación se observaron el PLS1, pero sólo la correlación fue estadísticamente significativa (Tabla 15). El PLS 2 también presentó valores altos pero sólo la covariación fue significativa (Tabla 15). En estos dos ejes se

puede observar que LS, SJ y ST difirieron de los demás (Fig. 57 c). La conductividad, temperatura, nivel hidrométrico y latitud se ordenaron en relación al PLS1; y el pH y longitud en el PLS2 entre poblaciones (Fig. 57 b). Sin embargo, estas variables no explicaron las variaciones de forma entre los individuos de las poblaciones, las cuales presentaron un cierto grado de solapamiento entre las formas (Fig. 57 a y c)

Tabla 15. Valores de las covariaciones y correlaciones de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS), del primer eje (PLS1) y el segundo eje (PLS2), con 10000 permutaciones, entre la forma del caparazón de los cangrejos (obtenida de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y las variables ambientales (conductividad, temperatura y pH), el nivel hidrométrico y la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2).

Zilchiopsis collastinensis					
	Valor singular	% total de covariación	p	Correlación	p
PLS1	0,0064	61,8310	0,0612	0,4429	0,0418*
PLS2	0,0044	29,6130	0,0115*	0,3624	0,0865

Diferencias estadísticamente significativas * p < 0,05, ** p < 0,005, *** p < 0,001.

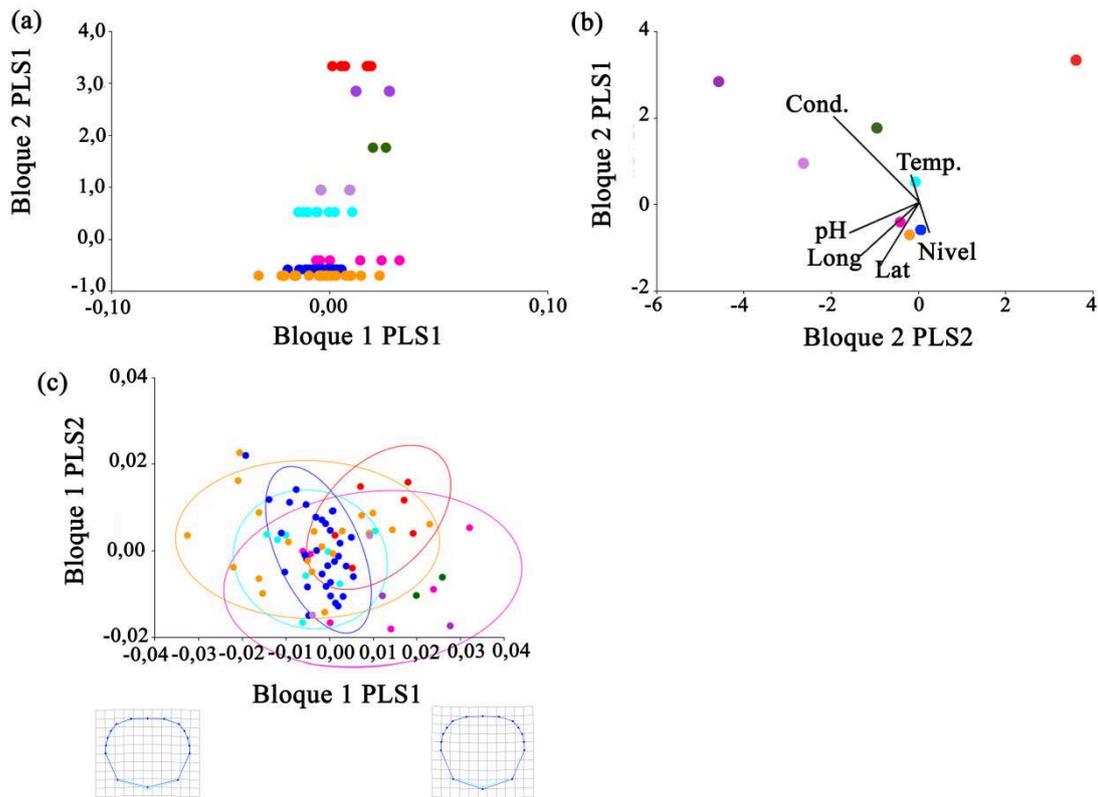


Figura 57. Relaciones entre las variaciones de forma (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y las variables ambientales (conductividad, temperatura, pH y nivel hidrométrico) y la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2) (a); entre las variables del Bloque 2 (b), y entre las variables del Bloque 1 con cuadrículas de deformación sobre el PLS1 (c), en *Zilchiopsis collastinensis*, a través de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS) con 10000 permutaciones. Variables ambientales: Cond. (conductividad), Temp. (temperatura), Nivel (nivel hidrométrico) y ubicación geográfica: latitud (Lat) y longitud (Long). San Javier: celeste; Laguna Setúbal: anaranjado; A° Retobado: lila; Salado Medio: violeta; A° Saladillo: verde oscuro; Santo Tomé: azul; Sauce Viejo: rosado; Santa Lucía: rojo. Las elipses (c) representan intervalos de confianza de 90%.

Variaciones morfométricas entre individuos: entre poblaciones cercanas (sitios) en los tres momentos de muestreo (M1, M2 y M3) en relación a la ubicación geográfica

En los siguientes estudios se utilizaron los tres cuatro primeros ejes (PC1, PC2 y PC3 y PC4) de los Analisis de Componentes Principales que explicaron el 70% de la variación de forma. Estos PCs se utilizaron en los análisis con MANOVA

(interpoblacionales y entre variables de forma, ambientales y ubicación geográfica). Las coordenadas de Procrustes fueron utilizadas para evaluar el dimorfismo sexual intraespecífico en cada especie estudiada.

- **Macrobrachium borellii**

La forma cefalotórax dorsal sin el rostro de *M. borellii* fue más conservativa que el lateral, esto motivó que esta estructura sea utilizada en las comparaciones de la forma entre sitios cercanos durante los momentos del ciclo hídrico muestreado. La vista lateral del cefalotórax incluyendo el rostro presentó una alta variabilidad debida a la heterogeneidad intra e interpoblacional en la ubicación de las espinas. Por ello, la forma del caparazón desde una vista dorsal fue menos variable al no incluir el rostro y al presentar puntos más precisos de colocación de landmarks. En este sentido, esta estructura se utilizó para observar diferencias entre poblaciones cercanas en los tres momentos del ciclo hídrico muestreado. Los individuos utilizados pertenecieron a sitios que estuvieron relativamente cerca (escala microgeográfica) en relación a las ubicaciones geográficas (latitud y longitud) (Tabla 16).

Tabla 16. Número de individuos de *M. borellii* utilizados en análisis morfométricos intepoblacionales en el primer momento del régimen hídrico (M1): aguas intermedias con tendencia a bajar; segundo momento (M2): aguas intermedias con tendencia a subir; tercer momento (M3): aguas bajas. Sitios del río Paraná: San Javier (SJ), Cayastá (Cy), Arroyo Leyes (AL), Colastiné (Col), Riacho Santa Fe (RS); del río Saladillo: Saladillo Dulce (SD), Laguna Paiva (LP); del río Salado: A° Retobado (AR) y Santo Tomé (ST); y del río Coronda: Sauce Viejo (SV).

Sitios	Río	Ubicación geográfica		M1 aguas intermedias con tendencia a bajar	M2 aguas intermedias con tendencia a subir	M3 aguas bajas
		Latitud	Longitud			
SJ	Paraná	30°35'01,07''S	59°56'58,31''O	8	27	21
Cy		31°10'06,50''S	60°08'16,87''O	3		11
AL		31°35'13,51''S	60°33'06,06''O		2	2
Col		34°01'14,80''S	57°08'17,80''O	4		38
RS		31°38'33,31''S	60°40'35,83''O	24		
SD	Saladillo	30°27'03,45''S	60°05'37,14''O	24	7	24
LP		31°16'44,69''S	60°33'25,10''O		3	
AR	Salado	30°20'00,42''S	60°38'45,18''O		1	7
ST		31°37'30,11''S	60°45'42,32''O	25	2	21
SV	Coronda	31°43'32,93''S	60°45'22,47''O	52	16	6
Total				140	58	130

La forma del caparazón dorsal de *M. borellii* presentó variación alométrica intraespecífica con la talla (centroide) en todos los momentos: M1 ($p < 0,0001$; % de expl.= 14,4756%), M2 ($p < 0,0001$; % de expl.= 27,6512%) y M3 ($p < 0,0001$; % de expl.= 27,1780%). Además, a partir de la utilización de los residuos de la regresión, este fue estadísticamente diferente entre sexos ($p < 0,0001$). Sin embargo hembras y machos mostraron variaciones similares en la forma entre los sitios durante los momentos muestreados. Debido a la similitud en las relaciones interpoblacionales de las formas en ambos sexos y al bajo número de camarones en algunos puntos de muestreo, los individuos no fueron separados por sexo en los análisis posteriores.

Cuando el agua tendió a bajar y a subir (M1 y M2), las formas de los camarones de las poblaciones (obtenidas de los residuos de la regresión) se ordenaron en el PC1 que explicó el 29,44% de la variación en el M1 y el 27,88% en el M2. Sin embargo, los individuos de algunas poblaciones se ordenaron en relación a la forma a lo largo del

PC2 que explicó el 27,68% y el 15,68% de la variación en el M1 y M2 respectivamente (Figura 58). En el M3 (aguas bajas) el ordenamiento de los sitios ocurrió a lo largo del PC2 (con 24,06% de explicación de la variación) (Figura 58).

Los tres momentos presentaron diferentes relaciones entre los sitios en las variaciones de forma (Tabla 17). En el M1, cuando el agua tendió a bajar las formas de los individuos de las poblaciones (obtenidas de los PCs del PCA aplicado sobre la regresión multivariada) fueron diferentes estadísticamente (Pillai= 0,4037; $p= 0,0001$). Además fueron observadas algunas diferencias entre los sitios de los ríos Paraná y Salado. Los camarones de RS difirieron estadísticamente en la forma de los de ST (Tabla 17). Sin embargo, Col y SJ (del río Paraná) no presentaron diferencias con ST (del Río Salado), mostrando un alto grado de solapamiento en las formas (Tabla 17 Fig. 58). Por otra parte, se observó que SV (ubicado río abajo) presentó diferencias con RS y SD, pero en general, los camarones de la mayoría de los sitios fueron similares a los de SV (Tabla 17 Fig. 58) en este momento de muestreo (M1). En este momento, las variaciones de forma a lo largo del PC1 correspondieron a cambios en la región posterior del caparazón (LM#1), siendo más ancha en los individuos de los sitios del extremo positivo del PC1 y más angosta en los del extremo negativo (Fig. 58).

En el segundo momento, cuando el agua tendió a subir, se observó un mayor solapamiento y mayor similitud entre las formas de los individuos de los sitios (Tabla 17 Fig. 58), mostrando diferencias no significativas entre las formas de los individuos de las poblaciones (Pillai= 0,3645; $p= 0,6666$) (Tabla 17). Los sitios del río Paraná (AL y SJ) fueron similares a ST (Río Salado) y a Sauce Viejo. Los camarones de SV fueron similares a los de los demás sitios en el M2, mostrando diferencias no significativas entre las formas (Tabla 17). Las variaciones de forma en el PC1 en este momento se observaron en la región anterior del caparazón (LM#11). Esta fue más angosta en los camarones de las poblaciones del extremo positivo y más ancha en los del extremo negativo (Fig. 58).

En el M3, cuando el río Paraná y el río Salado de Santo Tomé estuvieron bajos, los camarones presentaron diferencias estadísticamente significativas en las formas entre los sitios de ambos ríos (Pillai= 0,4481; $p= 0,0004$). Además, en este momento se observaron mayores diferencias en las formas entre los sitios de ambos ríos (Tabla 17). El sitio SJ (río Paraná) presentó diferencias estadísticamente significativas con ST (río

Salado), sin embargo no fue diferente a AR. El sitio SD en este momento presentó diferencias significativas con la mayoría de las poblaciones (Tabla 17 Fig. 58). Los camarones, en este período de muestreo, presentaron cambios en la región anterior y posterior del caparazón. En el extremo negativo del PC2 los landmarks del seno orbital (región anterior) (LM# 8 y 9) y los posteriores internos (LM# 17 y 18) se proyectaron hacia adelante, mientras los posteriores externos (LM# 1 y 16), hacia atrás (Fig. 58). En el extremo positivo del PC2 se observó un patrón contrario (LM# 8, 9, 17 y 18 orientados hacia atrás, y LM# 1 y 16 hacia adelante) (Fig. 58).

Con esto se observó que las formas de los camarones de algunos sitios de ambos ríos fueron similares entre sí cuando el agua comenzó a bajar (viniendo de un período de aguas altas) (M1), pero en este período también se empezaron a observar algunas diferencias. Luego, las formas fueron aún más similares cuando el río se encontraba en subida (con tendencia a subir) (M2). Por último, ya en aguas bajas (M3), los camarones de los sitios tendieron a diferenciarse en la forma (Fig. 58). Asimismo, los camarones de los sitios respecto de los ejes del PCA, en cada momento, no presentaron el mismo patrón de variación de forma.

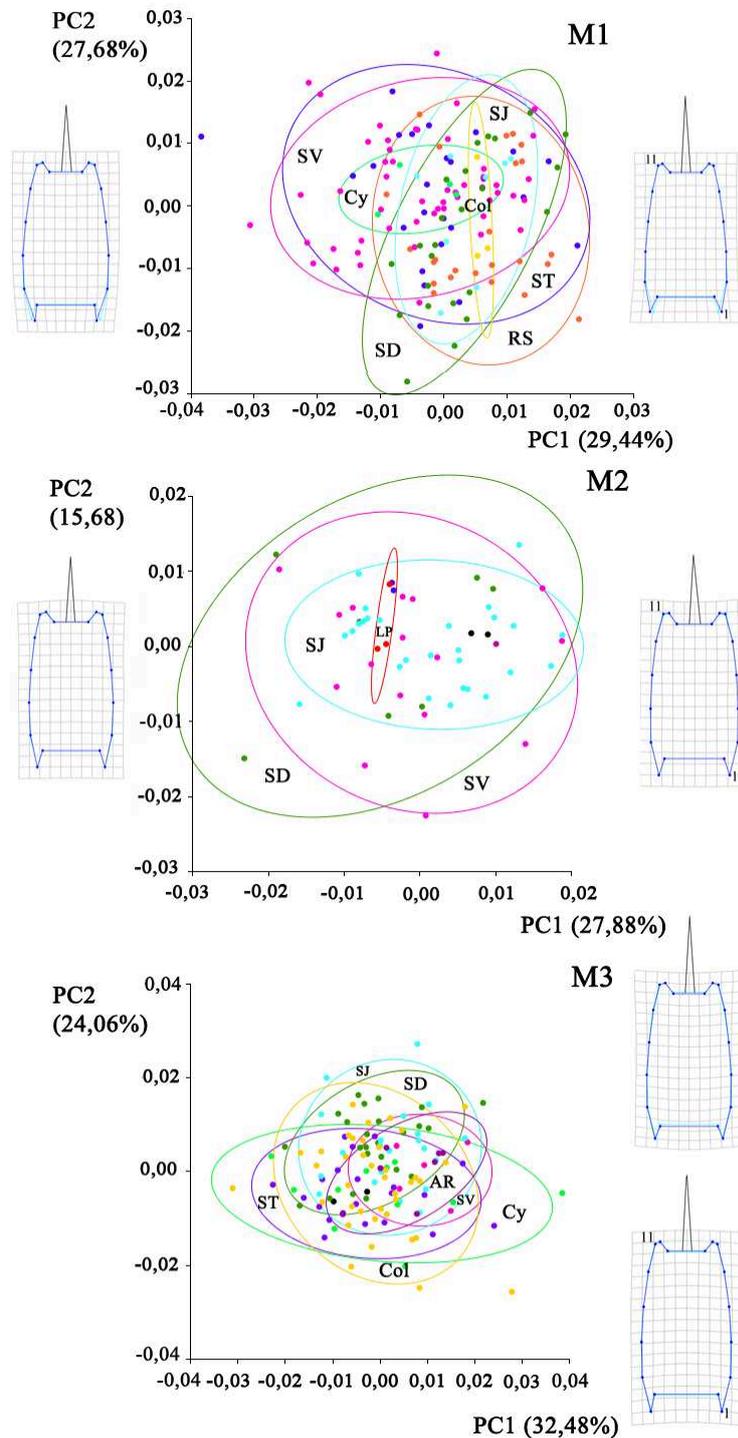


Figura 58. Relaciones entre las formas del caparazón dorsal de *Macrobrachium borellii* entre sitios en tres momentos del ciclo hídrico muestreados a través de Análisis de Componentes Principales (PCA) aplicado sobre los residuos de la regresión multivariada. Las elipses representan intervalos de confianza de 90%. Momento 1 (M1): aguas con tendencia a bajar, momento 2 (M2): aguas con tendencia a subir, momento 3 (M3): aguas bajas. En cada momento se muestra la variación de forma del caparazón dorsal entre poblaciones (en cuadrículas de

deformación) sobre los extremos (- y +) del PC1 (M1 y M2) y del PC2 (M3): el contorno celeste representa la configuración de consenso y el contorno azul la forma de cada extremo. Las elipses representan intervalos de confianza de 90%. Los sitios con bajo número de individuos no presentaron elipses como por ejemplo Arroyo Leyes, en negro (M2 y M3) y A° Retobado, en lila (M2). San Javier (SJ): celeste; Cayastá (Cy): verde claro; Arroyo Leyes: negro; Colastiné (Col): amarillo; Riacho Santa Fe (RS): anaranjado; Saladillo Dulce (SD): verde oscuro; Laguna Paiva (LP): rojo; A° Retobado (AR): lila; Santo Tomé (ST): azul; Sauce Viejo (SV): rosado.

Tabla 17. Valores de MANOVA pareado entre las formas del caparazón dorsal de *Macrobrachium borellii* de las poblaciones en tres momentos del ciclo hídrico muestreado. Los valores en estilo de letra cursiva indican los valores de p y los valores en estilo de letra normal indican los valores del test de Hotelling-Lawley. Los casilleros con línea de puntos indican los análisis que no pudieron realizarse debido al bajo número de individuos (número de filas) en relación al número de columnas. Río Paraná (SJ, Cy, AL, Col, RS); río Saladillo (SD, LP); río Salado (AR, ST); río Coronda (SV). Momento 1 (M1): aguas intermedias con tendencia a bajar; momento 2 (M2): aguas intermedias con tendencia a subir; momento 3 (M3): aguas bajas.

M1	SJ	Cy	Col	RS	SD	ST	SV	
SJ	-	0,9958	1,2257	0,3695	0,2339	0,06046	0,1257	
Cy	0,2445	-	2,9108	0,5357	0,5002	0,0186	0,0363	
Col	0,2405	0,4460	-	0,0732	0,1254	0,1735	0,1658	
RS	0,0665	0,0360*	0,8047	-	0,0412	0,4771	0,5686	
SD	0,2084	0,0455*	0,6067	0,7763	-	0,3596	0,4660	
ST	0,7905	0,9771	0,4287	0,0015**	0,0079*	-	0,0416	
SV	0,1567	0,7622	0,0982	<0,0001***	<0,0001***	0,5614	-	
M2	SJ	AL	SD	LP	AR	ST	SV	
SJ	-	0,1279	0,1501	0,0972	0,0595	0,3269	0,1146	
AL	0,5568	-	3,5965	---	---	---	0,2111	
SD	0,3804	0,1214	-	0,3979	1,7166	0,7799	0,0677	
LP	0,6607	---	0,7408	-	---	---	0,2111	
AR	0,8465	---	0,4350	---	-	---	0,1041	
ST	0,1328	---	0,5922	---	---	-	0,4077	
SV	0,3756	0,6141	0,8708	0,7854	0,8642	0,3121	-	
M3	SJ	Cy	AL	Col	AR	SD	ST	SV
SJ	-	0,4268	0,2275	0,3007	0,2023	0,3771	0,5516	0,2221
Cy	0,0415*	-	0,0494	0,0367	0,2485	0,6608	0,0437	0,3355
AL	0,4216	0,9798	-	0,0258	0,9792	0,2899	0,0146	2,5190
Col	0,0059*	0,8042	0,9217	-	0,0992	0,2534	0,1055	0,1992
AR	0,3526	0,5420	0,5079	0,4229	-	0,6938	0,6656	0,1845
SD	0,0107*	0,0034**	0,2319	0,0108*	0,0066*	-	0,8378	0,4582
ST	0,0022**	0,8784	0,9914	0,2382	0,0158*	<0,0001***	-	0,4582
SV	0,3301	0,4418	0,3141	0,1227	0,8244	0,0023**	0,0703	-

Diferencias estadísticamente significativas, * p < 0,05, ** p < 0,005, *** p < 0,001.

Las formas de los camarones de las poblaciones en el M1 cuando el agua tendió a bajar, presentaron diferencias estadísticamente significativas con la variación de la latitud (Pillai: 0,0794; $p= 0,0238$) y por lo tanto con la variación de la longitud por ser estas variables colineales entre sí. Luego en el segundo momento, cuando el agua comenzó a subir, la forma del caparazón de las poblaciones no presentó diferencias significativas con ninguna de las dos variables (latitud y longitud) (Pillai: 0,0283; $p=0,8992$). Por último, en el tercer momento de aguas bajas, las variaciones de forma de los individuos de las poblaciones se relacionaron con la variación de la latitud y longitud, presentando estas relaciones un alto nivel de significación (Pillai: 0,1761; $p<0,0001$). En este sentido, los camarones presentaron distintos patrones de variación de forma entre las poblaciones en los tres momentos. Las variaciones de forma estuvieron relacionadas a la ubicación geográfica en el M1 de aguas con tendencia a bajar y esta relación fue aún más significativa en el M3, cuando el río Paraná y del río Salado estuvieron bajos. En el M2 de aguas con tendencia a subir, las variaciones de forma no estuvieron relacionadas a la ubicación geográfica de los sitios. Así, sitios alejados y de distintos ríos presentaron similitud en la forma de los individuos en el M2.

La correlación general entre las variaciones de forma (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y la ubicación geográfica (Bloque 2) fue baja pero estadísticamente significativa cuando el río comenzó a bajar (M1) ($RV= 0,0512$; $p= 0,0086$). Las relaciones entre los bloques 1 y 2 (forma y espacio) en el PLS1 fueron significativas, pero con bajos valores de correlación (Figura 59 Tabla 18). Las formas de los camarones de los sitios fueron similares entre sí en este momento, observándose un alto grado de solapamiento en el Bloque 1 PLS1 (Fig. 59), sin embargo algunas poblaciones difirieron en la forma (Tabla 18) en relación a la ubicación geográfica (Bloque 2) (Fig. 59 Tabla 18). En este sentido, las variaciones de forma en este momento se relacionaron con la latitud y longitud de los sitios por mostrar un grado de significación entre las relaciones de la forma y espacio (Tabla 18), pero esta relación no fue fuerte, observándose similitudes en la forma entre sitios de distintos ríos (Fig. 59). Así, se observó un patrón intermedio de relación entre las formas y la ubicación geográfica, en este momento del ciclo hídrico, cuando el agua tendió a bajar. Es decir

que se observaron diferencias entre sitios lejanos (en cuanto a la latitud y longitud), pero también similitudes entre poblaciones alejadas de distintos ríos.

En el momento 2 (M2), con aguas con tendencia a subir, las relación entre las variables de forma (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y espaciales (Bloque 2) fue baja y no significativa ($RV= 0,0504$; $p= 0,3437$). Tampoco se observaron diferencias estadísticamente significativas en las correlaciones y covariaciones del PLS1 y del PLS2 (Tabla 18). Las formas de los camarones de los sitios presentaron un alto solapamiento en el Bloque 1 en este momento (Fig. 59) y no mostraron un patrón de diferenciación en relación a la ubicación geográfica (Bloque 2) (Fig. 59). En este sentido, los sitios alejados, y de distintos ríos presentaron similitud en las forma de los individuos en el M2. Asimismo, los patrones de variación de las cuadrículas de deformación fueron similares a los del PCA (Fig. 59).

En el tercer momento (M3), durante el estiaje, la relación entre la variación de forma (obtenidas de los residuos de la regresión) y la ubicación geográfica presentó una correlación más alta y más significativa en contraste con los demás momentos ($RV= 0,1090$; $p<0,0001$). A su vez, el PLS1 mostró correlaciones y covariaciones altas y significativas, y el PLS2, en el cual también se ordenaron las poblaciones, correlación alta y significativa (Tabla 18). Así, las formas de los camarones de los sitios en este período de estiaje tendieron a diferenciarse en relación al Bloque 2 (latitud y longitud) (Fig. 59). En este sentido, las variaciones de forma estuvieron relacionadas a la ubicación geográfica de los sitios en este momento, cuando el río Paraná y del río Salado estuvieron bajos (Fig. 59). Así, se observó una mayor diferenciación en las formas, como lo observado en el PCA, entre sitios de ambos ríos y de sitios alejados. Sin embargo, sitios cercanos también difirieron en la forma (por ejemplo ST y SV), lo cual explica la correlación (no muy alta) de la relación general entre los bloques ($RV= 0,1090$).

Por último, en estas relaciones se observó que los patrones de variación de la forma sobre las cuadrículas de deformación sobre el PLS1 en cada momento fueron similares a los del PCA (Fig. 59), pero en este eje (PLS1) las poblaciones de ordenaron en distintos extremos que en el PCA.

Tabla 18. Valores de las covariaciones y correlaciones de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS), del primer eje (PLS1) y el segundo eje (PLS2), con 10000 permutaciones, entre la forma del caparazón dorsal de *Macrobrachium borellii* (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2), en tres momentos del ciclo hídrico. Momento 1 (M1): aguas con tendencia a bajar, momento 2 (M2): aguas con tendencia a subir, momento 3 (M3): aguas bajas

Momentos	PLS	Valor singular	% total de covariación	p	Correlación	p
M1	PLS1	0,0016	99,6550	0,0074*	0,2895	0,0360*
	PLS2	0,0009	0,3450	0,3504	0,2451	0,0857
M2	PLS1	0,0017	99,0910	0,3355	0,4538	0,0733
	PLS2	0,0001	0,9090	0,8952	0,3114	0,5130
M3	PLS1	0,0024	98,3820	<0,0001***	0,4574	<0,0001***
	PLS2	0,0003	1,618	0,1546	0,3209	0,0079*

Diferencias estadísticamente significativas * p < 0,05, ** p < 0,005, *** p < 0,001.

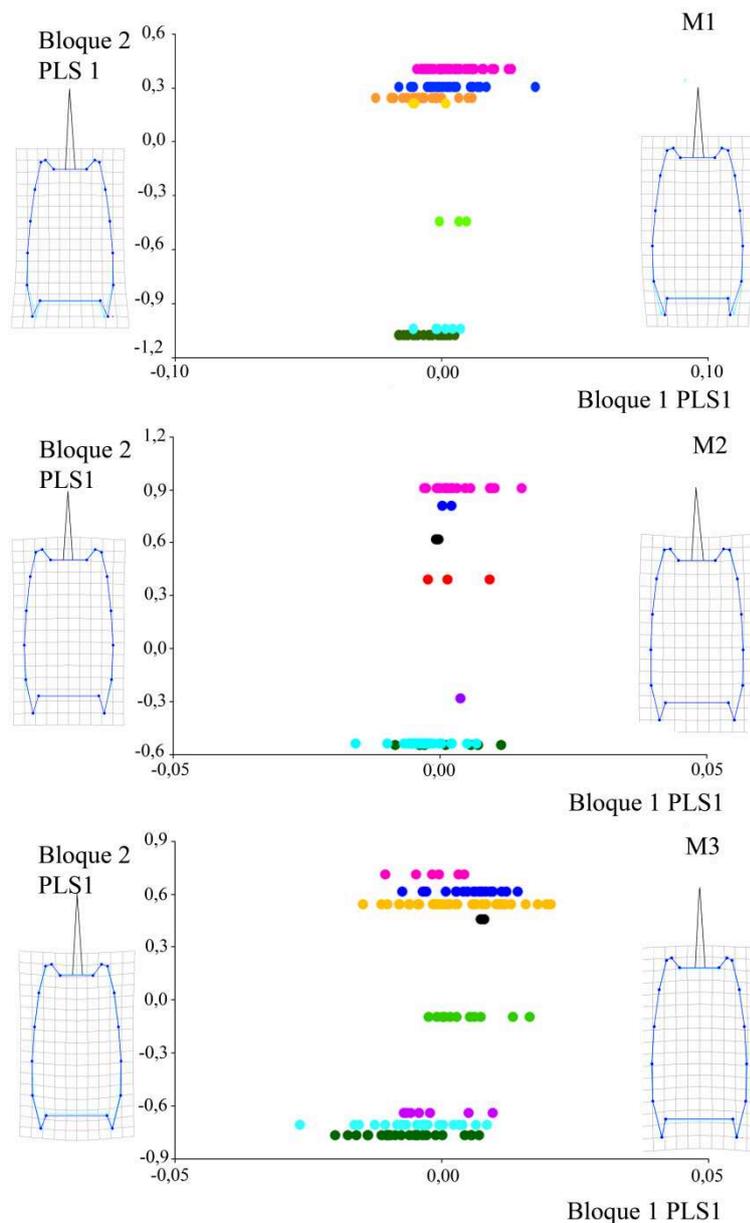


Figura 59. Relaciones entre las variaciones de forma (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y la ubicación geográfica (Bloque 2) en *Macrobrachium borellii* en tres momentos del ciclo hídrico, a través de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS) con 10000 permutaciones. En cada momento se muestra la variación de forma del caparazón dorsal entre poblaciones (en cuadrículas de deformación) sobre los extremos (- y +) del PLS1 del Bloque 1. Momento 1 (M1): aguas con tendencia a bajar, momento 2 (M2): aguas con tendencia a subir, momento 3 (M3): aguas bajas. San Javier (SJ): celeste; Cayastá (Cy): verde claro; Arroyo Leyes: negro; Colastiné (Col): amarillo; Riacho Santa Fe (RS): anaranjado; Saladillo Dulce (SD): verde oscuro; Laguna Paiva (LP): rojo; A° Retobado (AR): lila; Santo Tomé (ST): azul; Sauce Viejo (SV): rosado.

▪ **Trichodactylus borellianus**

Los individuos utilizados en este estudio pertenecieron al M1 (aguas intermedias con tendencia a bajar) y al M2 (aguas intermedias con tendencia a subir) debido a que en el M3 el número de cangrejos capturados fue bajo para realizar estudios morfométricos (Tabla 19). Con el mismo esfuerzo de muestreo, el número de individuos analizados difirieron en relación a cada momento del ciclo hídrico, y las distancias entre los sitios en donde se pudieron capturar esta especie fue baja (Tabla 19).

Tabla 19. Número de individuos de *T. borellianus* utilizados en análisis morfométricos intepoblacionales en el primer momento del régimen hídrico (M1): aguas intermedias con tendencia a bajar y el segundo momento (M2): aguas intermedias con tendencia a subir. Sitios del río Paraná: San Javier (SJ), Cayastá (Cy), Arroyo Leyes (AL), Colastiné (Col), Riacho Santa Fe (RS); del río Saladillo: Saladillo Dulce (SD), Laguna Paiva (LP); del río Salado: Santo Tomé (ST); y del río Coronda: Sauce Viejo (SV).

Sitios	Río	Ubicación geográfica		M1 aguas intermedias con tendencia a bajar	M2 aguas intermedias con tendencia a subir
		Latitud	Longitud		
SJ	Paraná	30°35'01.07''S	59°56'58.31''O	-	7
Cy		31°10'06.50''S	60°08'16.87''O	21	-
AL		31°35'13,51''S	60°33'06,06''O	-	11
Col		34°01'14,80''S	57°08'17,80''O	13	-
RS		31°38'33.31''S	60°40'35.83''O	20	-
SD	Saladillo Dulce	30°27'03.45''S	60°05'37.14''O	13	-
LP		31°16'44.69''S	60°33'25.10''O	-	27
ST		31°37'30.11''S	60°45'42.32''O	23	17
SV	Coronda	31°43'32.93''S	60°45'22.47''O	25	12
Total				115	74

La forma del caparazón dorsal de *T. borellianus* presentó relación alométrica intraespecífica significativa con el centroide en cada momento: M1 ($p < 0,0001$; % de expl.= 20,8464%), M2 ($p < 0,0001$; % de expl.= 23,3428%). Asimismo, ésta fue diferente entre hembras y machos ($p < 0,0001$) en los dos momentos muestreados a partir de la utilización de los residuos de la regresión (eliminando el efecto del tamaño).

Sin embargo, los ejemplares de ambos sexos no fueron separados posteriormente por este carácter debido a que mostraron variaciones similares en la forma entre sitios.

En los muestreos cuando el río estaba bajando (M1), las formas de los cangrejos (obtenidas de los residuos de la regresión) se ordenaron por sitios sobre el PC2 que explicó el 19,16% de la variación (Figura 60). En el M2, cuando el río estaba subiendo la mayoría de las poblaciones también se ordenaron a lo largo del PC2 que explicó el 14,16% de la variación (Fig. 60). Las formas de hembras y machos estuvieron ordenadas a lo largo del PC1 en los dos momentos. Este eje explicó el 38,65% de la variación en el M1 y 36,30% de la variación en el M2.

Diferencias en la variación de forma (obtenidas de los PCs del PCA aplicado sobre los residuos de la regresión) fueron observadas entre los cangrejos del río Paraná y Salado durante los dos momentos del régimen hídrico (Fig. 60 Tabla 20). En el M1, cuando el agua tendió a bajar, las formas difirieron significativamente entre las poblaciones (Pillai: 0.6452; $p < 0,0001$). De esta manera se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los sitios del río Paraná, y además, estos difirieron de los del río Salado. También se observaron diferencias entre SD (río Salado) y ST (río Salado). A su vez, las formas de los cangrejos de los sitios del río Paraná y Saladillo fueron diferentes a las de SV (sitio río abajo) (Fig. 60 Tabla 20). En este momento, las variaciones de forma sobre el PC2 se observaron en la región anterior del caparazón (LM#2). Los landmarks del seno orbital (LM# 2 y 3, 13 y 14) se orientaron hacia adentro, disminuyendo el ancho de cada área ocular en las formas del extremo positivo del PC2, y hacia afuera, aumentando el ancho, en las del extremo negativo (Fig. 60).

La variación de forma entre sitios (obtenidas de los residuos de la regresión) difirió cuando los niveles del agua tendieron a subir (M2) (Fig. 60 Tabla 20). Las formas de los cangrejos entre las poblaciones presentaron diferencias significativas (Pillai= 0,5676; $p = 0,0002$). Sin embargo, a pesar de las diferencias observadas entre sitios del río Paraná y del río Salado, los cangrejos de los sitios del río Paraná y del río Saladillo fueron similares en forma a los cangrejos de SV (Fig. 60 Tabla 20). En este sentido, se observó un mayor solapamiento (similitudes) en las formas entre los sitios en este momento (Fig. 60). La forma del caparazón en el PC2 varió en relación a la región anterior en este momento, de forma similar que en el M1 (Fig. 60).

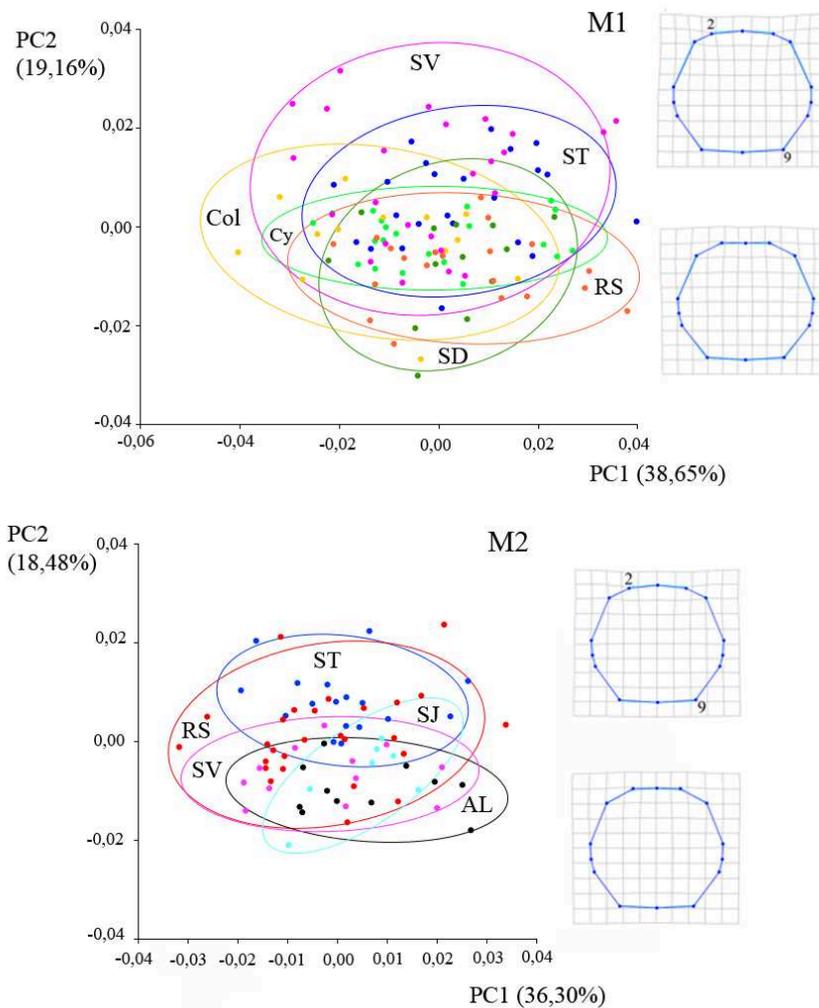


Figura 60. Relaciones entre las formas del caparazón dorsal de *Trichodactylus borellianus* entre sitios en tres momentos del ciclo hídrico muestreados a través de Análisis de Componentes Principales (PCA) aplicado sobre los residuos de la regresión multivariada. Las elipses representan intervalos de confianza de 90%. Momento 1 (M1): aguas con tendencia a bajar, momento 2 (M2): aguas con tendencia a subir. En cada momento se muestra la variación de forma del caparazón dorsal entre poblaciones (en cuadrículas de deformación) sobre los extremos (- y +) del PC2: el contorno celeste representa la configuración de consenso y el contorno azul la forma de cada extremo. Las elipses representan intervalos de confianza de 90%. San Javier (SJ): celeste; Cayastá (Cy): verde claro; Arroyo Leyes: negro; Colastiné (Col): amarillo; Riacho Santa Fe (RS): anaranjado; Saladillo Dulce (SD): verde oscuro; Laguna Paiva (LP): rojo; Santo Tomé (ST): azul; Sauce Viejo (SV): rosado.

Tabla 20. Valores de MANOVA pareado entre las formas del cefalotórax de *Trichodactylus borellianus* de las poblaciones en tres momentos del ciclo hídrico muestreado. Los valores en estilo de letra cursiva indican los valores de p y los valores en estilo de letra normal indican los valores del test de Hotelling-Lawley. Río Paraná (SJ, Cy, AL, Col, RS); río Saladillo (SD, LP); río Salado (ST); río Coronda (SV). Momento 1 (M1): aguas intermedias con tendencia a bajar; momento 2 (M2): aguas intermedias con tendencia a subir.

M1	Cy	Col	RS	SD	ST	SV
Cy	-	0,3799	0,3810	0,2347	0,4178	0,8490
Col	0,0468*	-	0,4397	0,4956	0,5258	0,3785
RS	0,0178*	0,0320*	-	0,0419	0,8335	1,1233
SD	0,1766	0,0654	0,8795	-	0,5682	0,8685
ST	0,0074*	0,0090*	<0,0001***	0,0061*	-	0,2091
SV	<0,0001***	0,0276*	<0,0001***	0,0002***	0,0795	-
M2	SJ	AL	LP	ST	SV	
SJ	-	0,1489	0,4568	1,7776	0,0995	
AL	0,7472	-	0,5908		0,2282	
LP	0,0236*	0,0033**	-	0,2403	0,3191	
ST	0,0004***	<0,0001***	0,0716	-	2,2540	
SV	0,8408	0,4201	0,0460*	<0,0001***	-	

Diferencias estadísticamente significativas * p < 0,05, ** p < 0,005, *** p < 0,001.

Las variaciones de forma de los cangrejos de las poblaciones presentaron relación estadísticamente significativa con la latitud y la longitud en el M1 de aguas con tendencia a bajar (Pillai= 5,9272; p= 0,0002). Luego, cuando el río comenzó a subir (M2), las variaciones de forma de las poblaciones no presentaron relación significativa con la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Pillai= 0,0857; p= 0,7107). En este sentido, las variaciones de forma estuvieron relacionadas a la ubicación geográfica (cercanía o lejanía de los sitios) cuando el río comenzó a bajar. Cuando el río comenzó a subir las formas de las poblaciones presentaron mayor similitud mostrando un patrón de variación que no estuvo relacionado a la ubicación geográfica de los sitios.

La forma del caparazón dorsal de *T. borellianus* (obtenidas de los residuos de la regresión) mostró una relación baja, pero estadísticamente significativa con la ubicación geográfica de los sitios en el M1 (RV= 0,0808; p< 0,0016). A su vez, el PLS1 presentó valores altos y significativos de correlación (Tabla 21). En este sentido, las variaciones

de forma de los cangrejos de los lugares de muestreo (Bloque 1), tendieron a diferir entre sí en relación a la latitud y longitud (Bloque 2) en el momento del ciclo hídrico que el nivel del río estuvo en bajante (M1) (Figura 61). En esta etapa se observó que las poblaciones presentaron cierto grado de separación entre las mismas en el Bloque 1 y con el sitio SV (Fig. 61). Así, los cangrejos de los sitios cercanos (basados en la latitud y longitud) fueron más similares en forma (Fig. 61 Tabla 21). La correlación entre la forma y ubicación geográfica fue más baja y no significativa en el M2, cuando el río estaba incrementando su nivel de altura (RV= 0,0328; p=0,4306). Tampoco se observaron diferencias estadísticamente significativas en las correlaciones y covariaciones del PLS 1 y 2 (Tabla 21). En este momento, las formas de los individuos de las distintas poblaciones tuvieron un alto grado de solapamiento (Fig. 61). Las variaciones de forma (Bloque 1) no se relacionaron con la ubicación geográfica de los sitios (Bloque 2). Poblaciones más alejadas presentaron mayor similitud; y los cangrejos del sitio SV fueron similares a los de los demás sitios (Fig. 61). Por último, los patrones de variación de forma de las cuadrículas de deformación de las poblaciones fueron similares a los del PCA (Fig. 61).

Tabla 21. Valores de las covariaciones y correlaciones de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS), del primer eje (PLS1) y el segundo eje (PLS2), con 10000 permutaciones, entre la forma del caparazón de *Trichodactylus borellianus* (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2), en dos momentos del ciclo hídrico. Momento 1 (M1): aguas con tendencia a bajar, momento 2 (M2): aguas con tendencia a subir.

Momentos	PLS	Valor singular	% total de covariación	p	Correlación	p
M1	PLS1	0,0024	98,429	0,0017**	0,4945	<0,0001***
	PLS2	0,0003	1,5710	0,1366	0,2101	0,3312
M2	PLS1	0,0010	95,0890	0,4387	0,2994	0,3261
	PLS2	0,0002	5,9140	0,2876	0,2200	0,6355

Diferencias estadísticamente significativas * p < 0,05, ** p < 0,005, *** p < 0,001.

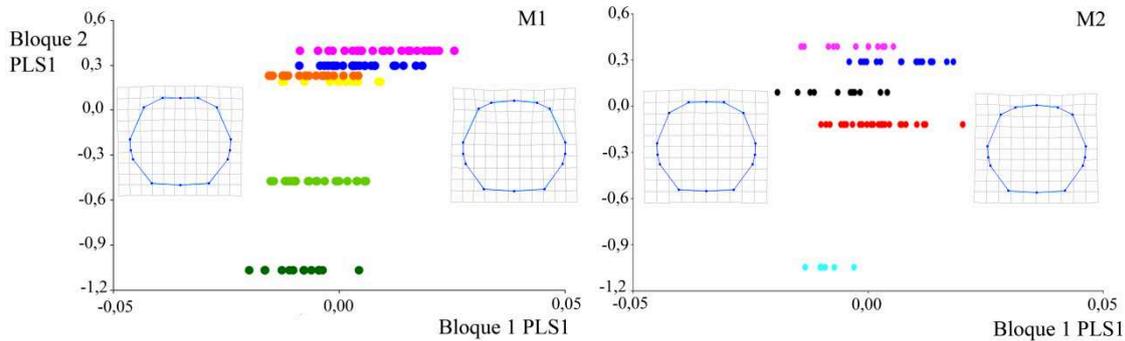


Figura 61. Relaciones entre las variaciones de forma (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y la ubicación geográfica (Bloque 2) en *Trichodactylus borellianus* en dos momentos del ciclo hídrico, a través de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS) con 10000 permutaciones. En cada momento se muestra la variación de forma del caparazón dorsal entre poblaciones (en cuadrículas de deformación) sobre los extremos (- y +) del PLS1 del Bloque 1. Momento 1 (M1): aguas con tendencia a bajar, momento 2 (M2): aguas con tendencia a subir. San Javier (SJ): celeste; Cayastá (Cy): verde claro; Arroyo Leyes: negro; Colastiné (Col): amarillo; Riacho Santa Fe (RS): anaranjado; Saladillo Dulce (SD): verde oscuro; Laguna Paiva (LP): rojo; Santo Tomé (ST): azul; Sauce Viejo (SV): rosado.

▪ ***Zilchiopsis collastinensis***

Al igual que en *T. borellianus*, los cangrejos utilizados en este estudio fueron muestreados durante la disminución y aumento del nivel de altura del río (M1 y M2). El número de individuos analizados difirieron en relación a cada momento y las ubicaciones geográficas de los sitios fueron relativamente cercanas (Tabla 22).

Tabla 22. Número de individuos de *Z. collastinensis* utilizados en análisis morfométricos intepoblacionales en el primer momento del régimen hídrico (M1): aguas intermedias con tendencia a bajar y el segundo momento (M2): aguas intermedias con tendencia a subir. Sitios del río Paraná: San Javier (SJ), Cayastá (Cy), Arroyo Leyes (AL) y Laguna Setúbal (LS); del río Saladillo: A° Saladillo (AS), Laguna Paiva (LP); del río Salado: A° Retobado, Salado Medio (SM) y Santo Tomé (ST) y del río Coronda: Sauce Viejo (SV).

Sitios	Río	Ubicación geográfica		M1 aguas intermedias con tendencia a bajar	M2 aguas intermedias con tendencia a subir
		Latitud	Longitud		
SJ	Paraná	30°35'01.07''S	59°56'58.31''O	8	5
Cy		31°10'06.50''S	60°08'16.87''O	-	11
AL		31°35'13,51''S	60°33'06,06''O	-	8
LS		31°39'02.96''S	60°40'29.45''O	20	-
AS	Saladillo	31°08'59,19''S	60°24'21,99''O	2	-
AR	Salado	30°20'00,42''S	60°38'45,18''O	2	1
SM		30°59'58.47''S	60°49'48.11''O	2	7
ST		31°37'30.11''S	60°45'42.32''O	32	2
SV	Coronda	31°43'32.93''S	60°45'22.47''O	6	14
Total				72	48

Los cangrejos, en los dos momentos del ciclo hídrico, presentaron relaciones alométricas significativas entre la forma del caparazón dorsal y tamaño del centroide: M1 ($p < 0,0001$; % de expl. = 27,414%), M2 ($p < 0,0001$; % de expl. = 44,4316%). Al igual que en las demás especies estudiadas, los individuos de *Z. collastinensis* no fueron separados en sexo.

Las variaciones de forma de los individuos de la mayoría de los sitios (obtenidas a partir de los residuos de la regresión) se ordenaron a lo largo del PC1 en el M1 (con 36,10% de explicación de la variación) (Figura 62). En el M2, las poblaciones de ordenaron a lo largo del PC1 y PC2 que explicaron el 31,27% y 19,67% de la variación respectivamente (Fig. 62).

Diferencias en la variación de forma a partir de los residuos de la regresión, fueron observadas entre los cangrejos del río Paraná y Salado durante los dos momentos del régimen hídrico (Fig. 62). Las formas entre los individuos de las poblaciones en el

M1, de aguas con tendencia a bajar fueron diferentes de manera significativa (Pillai= 0,7729; $p= 0,0001$). Sin embargo, en las comparaciones de par, los individuos de los sitios del río Paraná fueron similares en forma a los del río Salado en el M1 (cuando el agua estaba bajando). Adicionalmente, individuos colectados de SJ tuvieron formas similares a los de ST y SV (río Salado y Coronda) (Fig. 62) (Tabla 23). Los cambios de forma sobre el PC1 se observaron en las variaciones de las espinas laterales (LM#3, 4, 5, 6, 7 y 11, 12, 13, 14, 15) (mitad anterior) y en la región posterior (LM#8, 9 y 10) del caparazón dorsal. Los cangrejos del extremo negativo presentaron la región anterior más angosta (debido a la orientación de los landmarks laterales hacia adentro y adelante) y la región posterior más angosta (landmarks orientados hacia atrás). Los cangrejos del extremo positivo exhibieron un patrón contrario (región posterior y anterior más ancha) (Fig. 62).

En el momento 2 (M2), cuando el agua tendía a subir, los cangrejos de las poblaciones no presentaron diferencias estadísticamente significativas entre las formas del caparazón (Pillai=0,7453; $p=0,0546$). Sin embargo, en los análisis de a par se observó que los individuos de algunos de los sitios del río Paraná (cercanos) fueron diferentes en forma (por ejemplo SJ y Cy) y algunos similares (SJ y AL). Asimismo, algunos de estos presentaron diferencias con los sitios del río Salado y otros similitudes (Fig. 62) (Tabla 23). En este momento no se observaron diferencias en la forma entre los individuos de las poblaciones colectadas en ambos ríos en relación a la población de SV (río abajo). La variación de forma del caparazón dorsal en el PC1 se visualizó en todos los landmarks de la configuración. Así, en las formas de los individuos del extremo positivo del PC1, los landmarks de la región anterior (LM#1, 2 y 16) se proyectaron hacia adelante, los LM#3 y 15 (seno ocular) hacia afuera (ensanchando esta región), los laterales (LM#4, 5, 6, 7 y 11, 12, 13, 14) hacia adentro y atrás (haciendo más angosta esta región media), y los posteriores hacia afuera y atrás (provocando el ensanchamiento de la región posterior). Un patrón contrario se observó en los cangrejos del extremo positivo, con la región anterior más angosta, la media más ancha y la posterior más angosta (Fig. 62).

En este sentido, los cangrejos del río Paraná y Salado fueron más similares en la forma cuando los ríos comenzaron a bajar (M1) que cuando empezaron a subir (M2) (Fig. 62). En el M2 los cangrejos de los sitios del río Paraná presentaron solapamiento en las formas del caparazón entre sí pero estas formas fueron diferentes a la de los

cangrejos de los sitios del río Salado (Fig. 62). Asimismo, los patrones de variación de forma de los cangrejos de las poblaciones sobre el CV1 fueron distintos en cada momento.

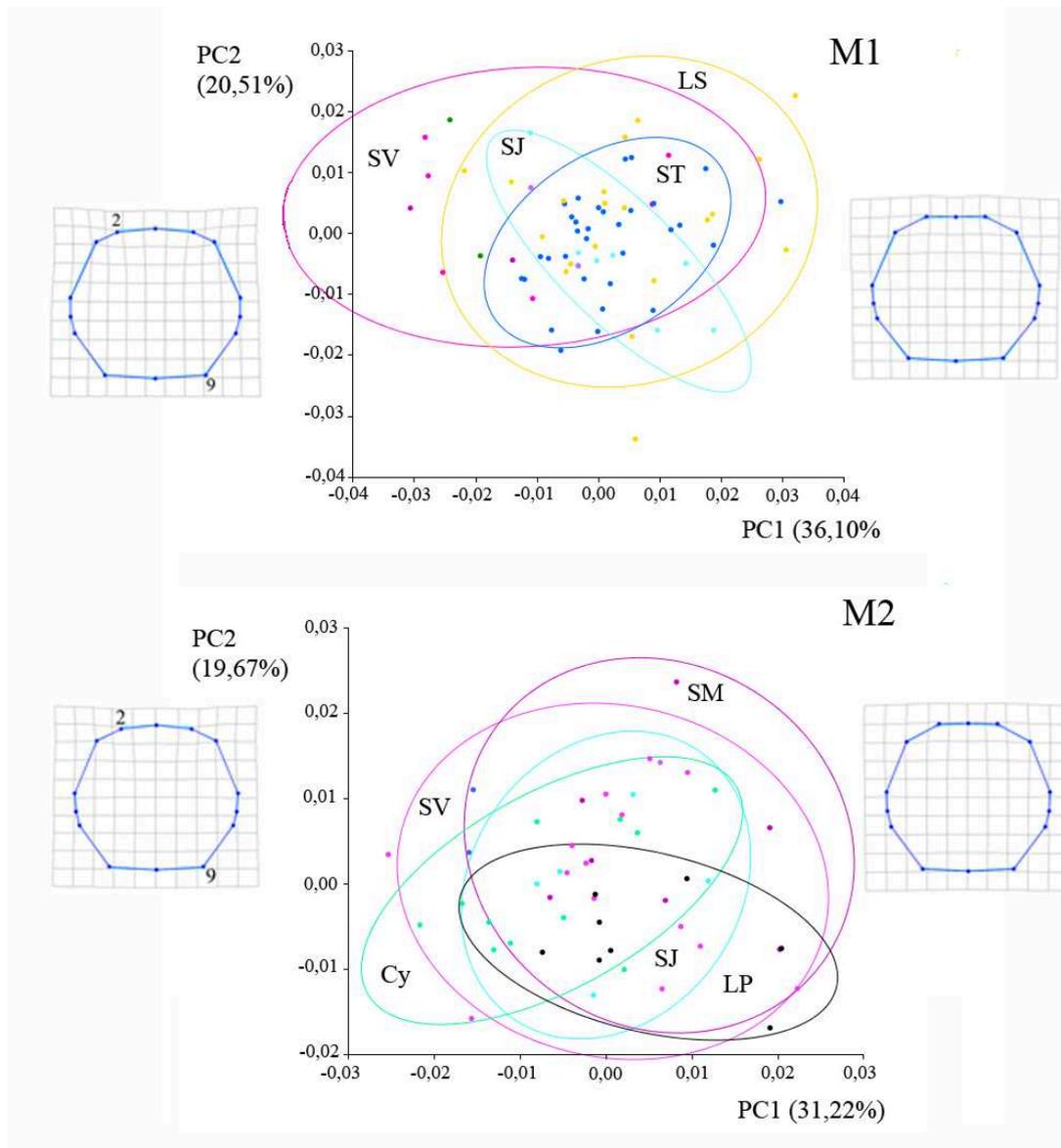


Figura 62. Relaciones entre las formas del caparazón dorsal de *Zilchiopsis collastinensis* entre sitios en tres momentos del ciclo hídrico muestreados a través de Análisis de Componentes Principales (PCA) aplicado sobre los residuos de la regresión multivariada. Las elipses representan intervalos de confianza de 90%. Momento 1 (M1): aguas con tendencia a bajar, momento 2 (M2): aguas con tendencia a subir. En cada momento se muestra la variación de forma del caparazón dorsal entre poblaciones (en cuadrículas de deformación) sobre los extremos (- y +) del PC1: el contorno celeste representa la configuración de consenso y el contorno azul la forma de cada extremo. Las elipses representan intervalos de confianza de

90%. Los sitios con bajo número de individuos no presentaron elipses, como por ejemplo Salado Medio (SM) en violeta (M1), A° Saladillo en verde oscuro (M1), A° Retobado en lila (M1 y M2). San Javier (SJ): celeste; Cayastá (Cy): verde claro; Arroyo Leyes: negro; Laguna Setúbal (LS): amarillo; A° Retobado (AR): lila; Cuenca Salado (CS): violeta; A° Saladillo (AS): verde oscuro; Santo Tomé (ST): azul; Sauce Viejo (SV): rosado.

Tabla 23. Valores de MANOVA pareado entre las formas del caparazón de *Zilchiopsis collastinensis* de las poblaciones en tres momentos del ciclo hídrico muestreado. Los valores en estilo de letra cursiva indican los valores de p y los valores en estilo de letra normal indican los valores del test de Hotelling-Lawley. Los casilleros con línea de puntos indican los análisis que no pudieron realizarse debido al bajo número de individuos (número de filas) en relación al número de columnas. Río Paraná (SJ, Cy, AL, LS); río Saladillo (AS); río Salado (AR, SM, ST); río Coronda (SV). Momento 1 (M1): aguas intermedias con tendencia a bajar; momento 2 (M2): aguas intermedias con tendencia a subir.

M1	SJ	LS	AS	AR	SM	ST	SV
SJ	-	0,2476	7,9527	0,2967	7,5851	0,0424	0,9637
LS	0,2578	-	0,8536	0,3208	0,8580	0,4535	0,4181
AS	0,0134*	0,0258	-	---	---	2,7322	
AR	0,8210	0,2879	---	-	---	0,1686	0,2517
SM	0,0148*	0,0254*	---	---	-	2,0274	9,3298
ST	0,8273	0,0012**	<0,0001***	0,3228	<0,0001***	-	0,9246
SV	0,1540	0,1045	---	0,9294	0,0709	0,0001***	-
<hr/>							
M2	SJ	Cy	AL	AR	SM	ST	SV
SJ	-	1,2528	0,4651	73,673	5,4909	168,74	0,1956
Cy	0,0466*	-	1,4634	0,5939	1,9469	1,7414	0,1480
AL	0,4926	0,0093*	-	2,5069	0,8318	4,2915	0,2395
AR	0,1728	0,4507	0,1976	-	3,7250	---	0,2447
SM	0,1684	0,0047**	0,1586	0,2125	-	43,1070	0,2237
ST	0,0117*	0,0626	0,0470*	---	0,0015**	-	0,3574
SV	0,6142	0,5757	0,4258	0,6637	0,4897	0,4560	-

Diferencias estadísticamente significativas * p < 0,05, ** p < 0,005, *** p < 0,001.

En el momento 1, cuando el río comenzó a bajar, las variaciones de forma de los cangrejos de las poblaciones no fueron diferentes significativamente en relación a la variación de la latitud-longitud (Pillai= 0,0281; p= 0,7462). En el segundo momento, cuando el río comenzó a subir, las formas de las poblaciones estuvieron relacionadas a un gradiente longitudinal, presentando diferencias estadísticamente significativas con la longitud (Pillai= 0,2543; p=0,0133) pero no con la latitud (Pillai= 0,0708; p= 0,5313). En este momento, la latitud y la longitud no presentaron colinealidad (r<0,070).

La relación entre las variaciones de forma (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y ubicación geográfica (Bloque 2) fue baja y no significativa en el M1 (RV= 0,0310; p=0,4306) (Figura 63). Los PLS tampoco presentaron diferencias significativas en las correlaciones (Tabla 24). Además, los valores de las correlaciones de ambos PLS fueron bajos (Tabla 24). En este momento, de aguas con tendencia a bajar, las variaciones de formas de los individuos no se relacionaron con la ubicación geográfica de los sitios. En este caso, los individuos de los sitios de los ríos Paraná y Salado fueron similares en la forma. En este momento, los cangrejos de los sitios de ambos ríos, y los más alejados fueron similares en la forma en el Bloque 1, y no se observaron diferencias entre estos en relación al Bloque 2 (Fig. 63). Sin embargo, en el segundo momento (con aguas con tendencia a subir), la correlación fue mayor, aunque no significativa (RV= 0,0455; p=0,6712). A pesar de la ausencia de significación entre las variaciones de forma y la ubicación geográfica en este momento, los PLS tuvieron valores altos de correlación (Tabla 24). En este sentido, los cangrejos de *Z. collastinensis* de los sitios del río Paraná estuvieron ordenados por forma (Bloque 1) en relación a un gradiente latitudinal-longitudinal (Bloque 2) en el M2, y este patrón estuvo separado de los individuos del sitio del río Salado (Fig. 63). Por último, los patrones de variación de forma de las cuadrículas de deformación de las poblaciones fueron similares a los del PCA (Fig. 63).

Tabla 24. Valores de las covariaciones y correlaciones de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS), del primer eje (PLS1) y el segundo eje (PLS2), con 10000 permutaciones, entre la forma del caparazón dorsal de *Zilchiopsis collastinensis* (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y la ubicación geográfica (latitud y longitud) (Bloque 2), en dos momentos del ciclo hídrico. Momento 1 (M1): aguas con tendencia a bajar, momento 2 (M2): aguas con tendencia a subir.

Momentos	PLS	Valor singular	% total de covariación	p	Correlación	p
M1	PLS1	0,0011	94,0860	0,4387	0,2994	0,3104
	PLS2	0,0001	22,1460	0,2876	0,2200	0,6355
M2	PLS1	0,0017	58,5410	0,8473	0,4910	0,8530
	PLS2	0,0009	41,4590	0,0543	0,5191	0,0905

Diferencias estadísticamente significativas * p < 0,05, ** p < 0,005, *** p < 0,001.

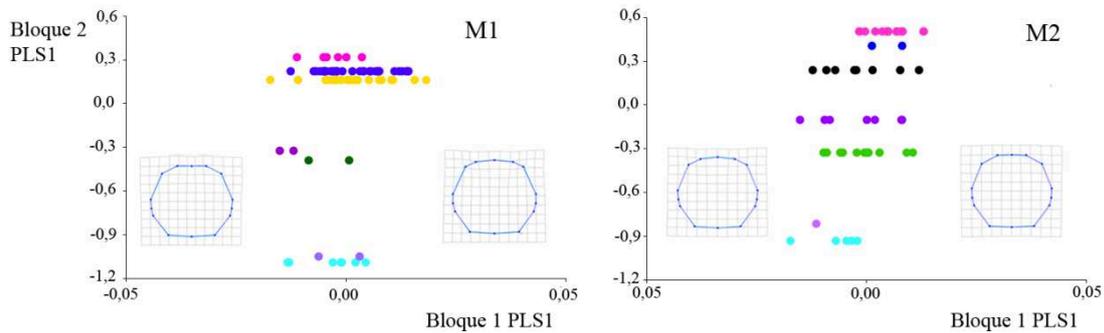


Figura 63. Relaciones entre las variaciones de forma (obtenidas de los residuos de la regresión) (Bloque 1) y la ubicación geográfica (Bloque 2) en *Zilchiopsis collastinensis* en dos momentos del ciclo hídrico, a través de la regresión de mínimos cuadrados parciales (Partial least squares) (PLS) con 10000 permutaciones. En cada momento se muestra la variación de forma del caparazón dorsal entre poblaciones (en cuadrículas de deformación) sobre los extremos (- y +) del PLS1 del Bloque 1. Momento 1 (M1): aguas con tendencia a bajar, momento 2 (M2): aguas con tendencia a subir. San Javier (SJ): celeste; Cayastá (Cy): verde claro; Arroyo Leyes: negro; Laguna Setúbal (LS): amarillo; A° Retobado (AR): lila; Cuenca Salado (CS): violeta; A° Saladillo (AS): verde oscuro; Santo Tomé (ST): azul; Sauce Viejo (SV): rosado.

3.1.5. Estudios genético-poblacionales

La heterocigicidad en el camarón *Macrobrachium borelii* fue mayor en los individuos de las poblaciones ubicadas en el sitio Santo Tomé (He: 0,4395, ds: \pm 0,09656) que en los de Miriñay (He: 0,41162, ds: \pm 0,12062). Con esto se observó que ambas poblaciones presentaron heterocigosis alta, con mayor variabilidad genética en Santo Tomé. El número de loci polimórficos en los ejemplares provenientes de ambos sitios fue 50.

El número de clusters más probable fue K=3 (Figura 64). Los individuos de las poblaciones de Miriñay y Santo Tomé difirieron genéticamente, siendo estadísticamente significativas las diferencias entre estas poblaciones ($F_{ST} = 0,11367$, $p = 0,00684$). El cluster 2 estuvo más representado en la población de Miriñay, y el cluster 3 en Santo Tomé. El cluster 1 estuvo más representado en la misma proporción en ambas poblaciones (Fig. 64). De esta manera las poblaciones estuvieron levemente estructuradas con la existencia de flujo génico entre ambas (Fig. 64).

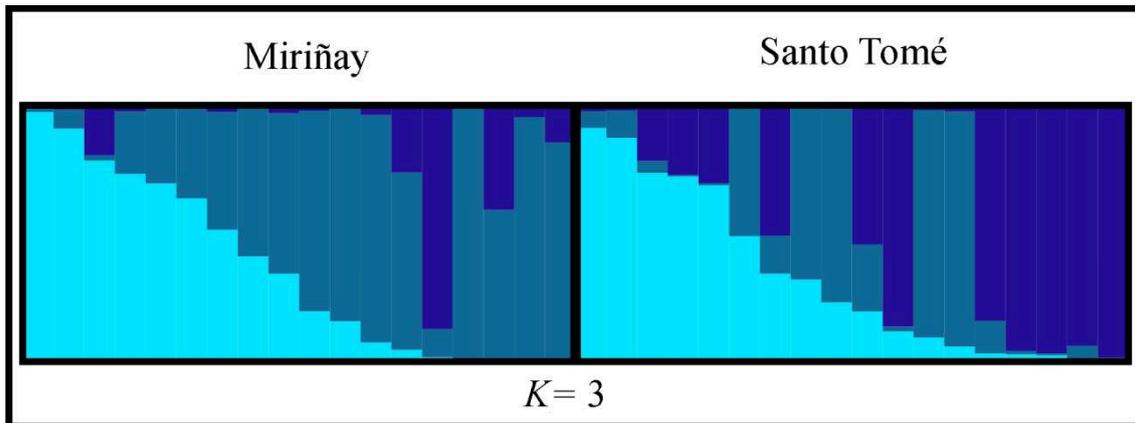


Figura 64. Asignación de probabilidades de pertenencia para cada individuo en uno de los tres clusters. Cluster 1: turquesa; cluster 2: gris azulado; cluster 3: azul.

3.2. Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en lagunas

3.2.1. Dinámica poblacional de camarones en lagunas temporalmente aisladas

El nivel hidrométrico de cada laguna durante las fases de aislamiento osciló entre los 2 y 4 metros (Figura 65) (Tabla 25) y fue estadísticamente diferente entre las fases (Tabla 26). Sin embargo, esta variable fue similar entre el primer y segundo mes de aislamiento (aislamiento 1 y aislamiento 2) ($H = 8,987$; $p = 0,8248$) cuando el agua estuvo baja y entre las fases de preaislamiento y postaislamiento ($H = 8,987$; $p = 0,184$) cuando el agua estuvo alta. La fase de preaislamiento ocurrió en Agosto, las fases de aislamiento 1 y 2 en septiembre y octubre, y de postaislamiento en noviembre (Fig. 65). La vegetación acuática flotante estuvo ausente durante las fases de aislamiento. La temperatura fue diferente entre las fases, incrementando su valor a medida que los muestreos se sucedían (meses) (Tabla 25 y 26). La conductividad, transparencia y profundidad fueron similares entre las diferentes fases de conexión (Tabla 26).

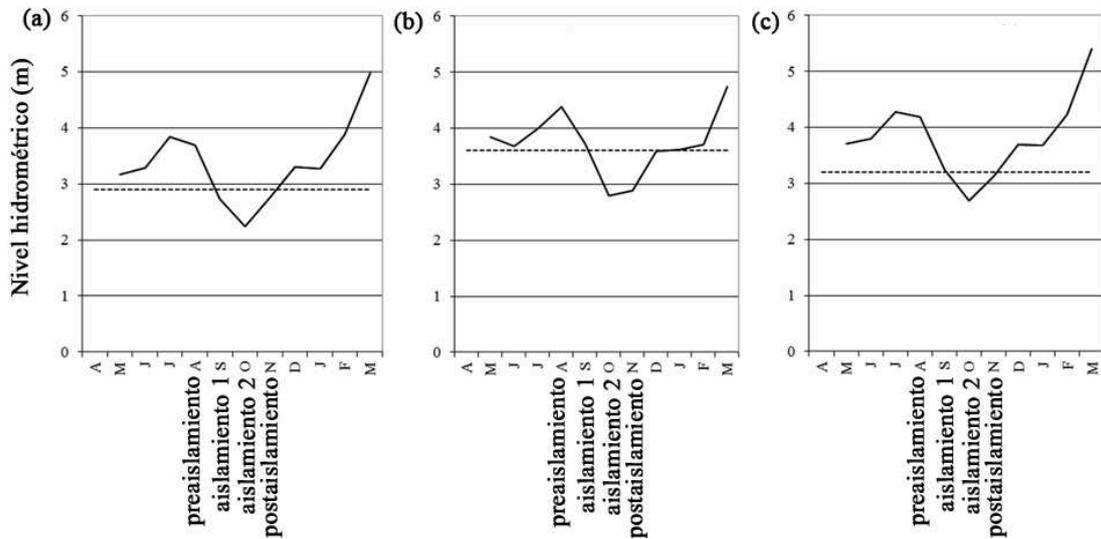


Figura 65. Nivel hidrométrico durante las fases de conexión. Preaislamiento, aislamiento 1, aislamiento 2, postaislamiento. (a) Laguna Don Felipe, (b) Laguna N°1 (c) Laguna Alejandra. La línea de puntos indica el nivel del agua durante el aislamiento en cada laguna.

Tabla 25. Valores medios y desviación estándar de las variables ambientales en cada fase de conexión. Nivel hidrométrico (NH), temperatura del agua (Temp), pH, conductividad (C), transparencia (T) y profundidad (P).

Fases de conexión	NH (m)	Temp (°C)	pH	C ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	T (cm)	P (m)
Preaislamiento	3,85 ± 0,63	13,96 ± 2,14	7,16 ± 1,00	1075 ± 1667,19	28,33 ± 22,54	1,60 ± 0,52
Aislamiento 1	2,61 ± 0,36	21,8 ± 3,64	7,4 ± 0,52	1123,33 ± 1712,20	25,33 ± 19,03	0,98 ± 0,56
Aislamiento 2	2,53 ± 0,23	22,66 ± 0,41	7,33 ± 0,85	1138,33 ± 1700,93	24,66 ± 8,50	0,58 ± 0,30
Postaislamiento	3,30 ± 0,21	25,46 ± 1,37	7,26 ± 1,05	1360 ± 1784,29	13,33 ± 4,16	1,19 ± 0,56

Tabla 26. Valores del test de Kruskal-Wallis de las variables ambientales entre las fases de conexión.

VARIABLES AMBIENTALES	H	p
Nivel hidrométrico	8,987	0,0294*
Temperatura del agua	8,423	0,0380*
pH	0,371	0,9460
Conductividad	0,371	0,9460
Transparencia	1,564	0,6676
Profundidad	5,359	0,1473

Diferencias estadísticamente significativas, * $p < 0,05$, ** $p < 0,005$, *** $p < 0,001$.

Durante el estudio, fueron colectados y medidos un total de 14100 individuos de *Palaemonetes argentinus* y *Macrobrachium borellii*. La densidad poblacional de *M. borellii* presentó diferencias significativas entre las fases de preaislamiento y aislamiento 2 ($F = 7,4121$; $p = 0,0073$), incrementando en el segundo mes de aislamiento (Figura 66). La densidad poblacional de *P. argentinus* no presentó diferencias significativas entre las fases de conexión ($F = 1,6223$; $p = 0,2595$).

El cefalotórax de *M. borellii* fue significativamente diferente en cada fase ($F = 138,45$; $p < 0,05$) e incrementó durante el progreso del estudio (Figura 66 y 67). El camarón *P. argentinus* tuvo menor variación en el tamaño del cefalotórax entre las fases de conexión (Figura 66 y 67). El tamaño del cefalotórax fue significativamente diferente entre las fases de preaislamiento y aislamiento 2; como así también entre aislamiento 2 y post aislamiento ($F = 8,7033$; $p < 0,05$).

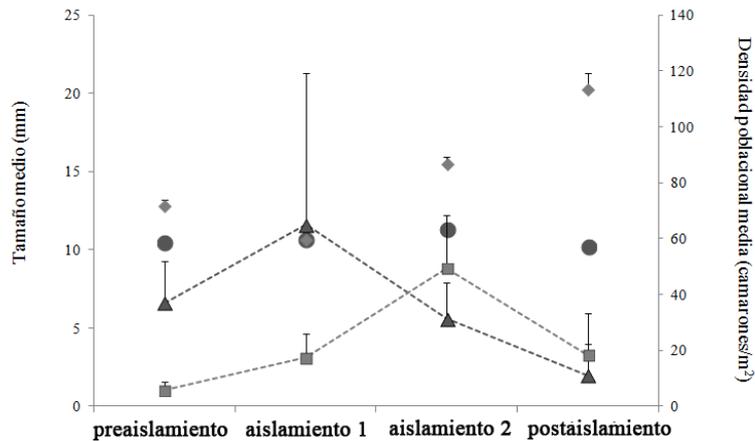


Figura 66. Valores medios de la densidad poblacional y del largo del cefalotórax de las dos especies de camarones durante las fases de conexión (preaislamiento, aislamiento 1, aislamiento 2 y postaislamiento). Densidad poblacional: *Macrobrachium borellii* (cuadrado gris claro), *Palaemonetes argentinus* (triángulo gris oscuro). Tamaño del cefalotórax: *Macrobrachium borellii* (rombo gris claro), *Palaemonetes argentinus* (círculo gris oscuro).

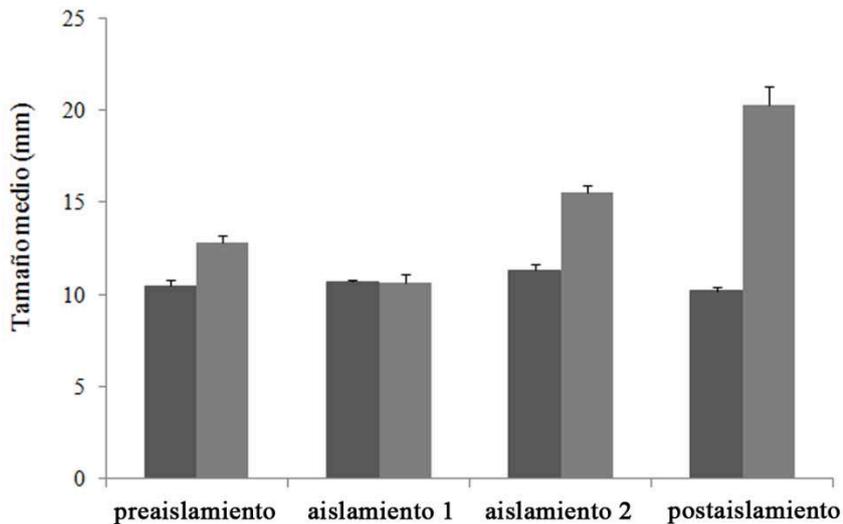


Figura 67. Talla media del largo del cefalotórax de los camarones (mm) durante las fases de conexión. Barra gris claro: *Macrobrachium borellii*; barra gris oscuro: *Palaemonetes argentinus*.

Las fases de conexión (preaislamiento, aislamiento y postaislamiento) se ordenaron a lo largo del componente 1 y del componente 2 (que explicaron el 39,95% y 23,44% de la variación respectivamente), en relación a las variables ambientales y poblacionales (Figura 68). Las fases de conexión fueron determinadas por la profundidad, nivel hidrométrico, temperatura, densidad del camarón *M. borellii* y por el tamaño de los camarones (Fig. 68). La temperatura, densidad de *M. borellii* y tamaño del camarón *P. argentinus* incrementaron durante el aislamiento 1 y 2 (Fig. 68). La talla de los ejemplares de *M. borellii* aumentó durante las fases de preaislamiento y postaislamiento (Fig. 68). Las variables ambientales como el pH y conductividad del agua, y aquellas poblacionales como la densidad de *P. argentinus* determinaron el ordenamiento de las lagunas (Fig. 68).

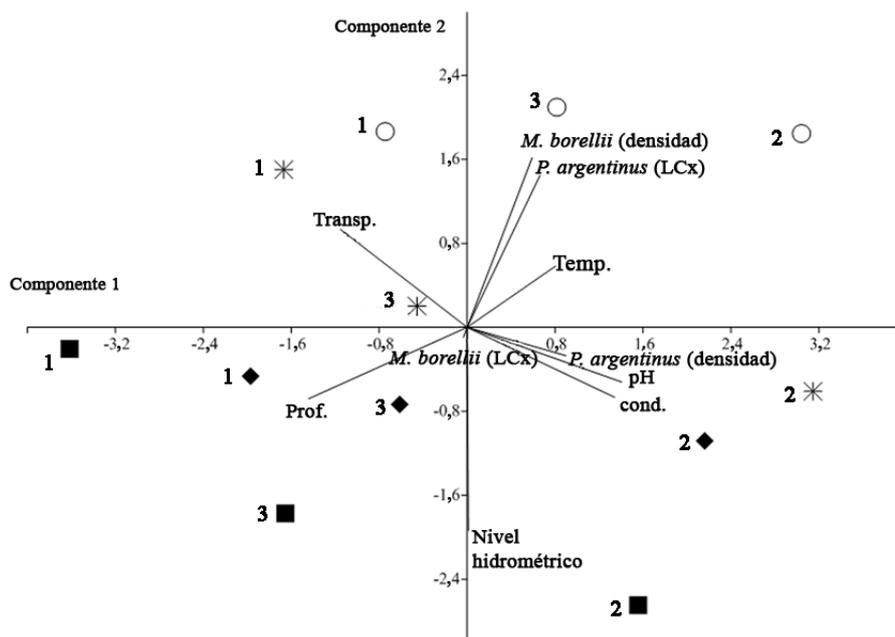


Figura 68. Relaciones entre las tres fases de conexión y las lagunas muestreadas a través de Análisis de Componentes Principales (PCA), respecto a la densidad de los camarones *Macrobrachium borellii* y *Palaemonetes argentinus*, nivel hidrométrico, Temp. (temperatura), pH, cond. (conductividad), Transp. (transparencia), Prof. (profundidad) y LCx (largo del cefalotórax).

■ preaislamiento, * aislamiento 1, ○ aislamiento 2, ◆ postaislamiento.

1, 2, 3 lagunas

En relación al testeo de la colinearidad, las variables conductividad y pH fueron excluidas del Modelo Linear Generalizado (GLM) porque fueron colineales con la profundidad y transparencia ($r > 0,70$). Así, la variación de la población con respecto a la densidad de los camarones en el GLM fue representada por: las fases de conexión, nivel hidrométrico, transparencia, profundidad, temperatura, especies de camarones y talla de los ejemplares. La densidad poblacional de los camarones fue mejor explicada por las fases de conexión, especies de camarones, talla de los ejemplares capturados y profundidad, alcanzando el 61 % de explicación en el modelo aplicado por el Criterio de Información de Akaike (AIC) (Tabla 27).

Tabla 27. Valores del Criterio de Información de Akaike (AIC) de las variables predictoras que mejor explicaron la densidad poblacional de los camarones en relación al modelo seleccionado (con menores valores de AIC). Desvianza residual: 6895 y valor de AIC: 220. El signo de coeficiente indica la relación entre las densidades de los camarones y las variables del modelo.

Variabes	gl	Desvianza	AIC	Coficiente
Fases de conexión	1	9892,7	226,62	(-)
Especie de camarones	1	9915,6	226,68	(+)
Tamaño de camarones	1	10807,4	228,75	(+)
Profundidad	3	1312,9	229,41	(-)

En cuanto a los modelos lineares con interacción y las variables seleccionadas, la densidad de *M. borellii* y *P. argentinus* difirieron entre las fases de conexión. La densidad poblacional fue estadísticamente significativa entre las especies de camarones durante las fases de conexión (Tabla 28). Además, la densidad de los camarones entre cada categoría de tamaño fue diferente en cada fase (por ej. preaislamiento, aislamiento 1, aislamiento 2 y postaislamiento). Sin embargo, los cambios en la profundidad de las lagunas no mostraron diferencias significativas (Tabla 28).

Tabla 28. Valores del ANOVA con interacción de la densidad entre las especies de camarones, tamaños y profundidad (variables seleccionadas por el Criterio de Información de Akaike), durante las fases de conexión.

Modelo de interacción	gl	F	p
log(densidad) ~ especies x fases de conexión	3	4,8064	0,0163*
log(densidad) ~ log(tamaño) x fases de conexión	3	3,6118	0,0364*
log(densidad) ~ log(profundidad) x fases de conexión	3	0,2746	0,8428

Diferencias estadísticamente significativas, * $p < 0,05$.

Los parámetros poblacionales difirieron entre las dos especies de camarones a lo largo de las fases; *M. borellii* fue más abundante en aislamiento 2 y postaislamiento, mientras que *P. argentinus* fue más abundante durante las fases de preaislamiento y aislamiento 1 (ver Fig. 66). Esto mostró un patrón divergente en la densidad poblacional entre las dos especies de camarones a lo largo de las fases. Luego de un incremento de la densidad durante el primer y segundo mes de aislamiento, la densidad de los camarones decreció cuando el agua ingresó a las lagunas (preaislamiento y postaislamiento). En el aislamiento 2, el camarón *P. argentinus* presentó el mayor tamaño en su especie con un decrecimiento de la densidad poblacional. Por otra parte, el camarón *M. borellii* mostró mayor talla cuando la densidad decreció en esta especie durante el postaislamiento (ver Fig. 66).

3.2.2. Estimación del tamaño poblacional y movimientos de camarones y cangrejos en una laguna conectada

Los tamaños poblacionales del camarón *M. borellii* y del cangrejo *T. borellianus* fueron estimados en una laguna conectada en dos años seguidos a partir de estimadores de marca-recaptura, utilizando individuos capturados en varios sitios entre la vegetación acuática. Los movimientos de estos organismos fueron apreciados a partir de considerar a las poblacionales dentro de la lagunas (sitios) como abiertas debido a que la asociación a las macrófitas le permite a los decápodos realizar micro-desplazamientos dentro y entre sitios.

En el muestreo realizado en diciembre de 2013 (muestreo 1), en la laguna, se obtuvieron en total, durante los cinco días de muestro, en los sitios, 276 camarones de la especie *M. borellii* (123 hembras y 153 machos) y 297 cangrejos de la especie *T. borellianus* (161 hembras y 136 machos). Al año siguiente, en diciembre de 2014 (muestreo 2), en total se recolectaron 23 camarones de *M. borellii* (12 hembras y 11 machos) y 244 cangrejos de *T. borellianus* (180 hembras y 64 machos). Los dos muestreos se realizaron en períodos de aguas bajas (3,10 y 3,53 metros). Las variables ambientales medidas en el muestreo 1 y en el 2 fueron de 92 y 103 $\mu\text{S cm}^{-1}$ de conductividad; 29,9 y 27,5°C de temperatura; 9,7 y 7,53 de pH respectivamente, siendo estas similares ($\text{Chi}^2=4,571$; $p=0,101$).

En el muestreo 1, la mayor frecuencia de tallas de hembras de *M. borellii* capturadas correspondió al intervalo 17-20 mm de largo del cefalotórax (LCx), mientras que en el muestreo 2, se observaron mayores capturas en hembras de 17 mm (Figura 69). Durante los dos muestreos, las hembras presentaron tamaños de $17,77 \pm 2,13$ mm de LCx. En machos, en el muestreo 1, las mayores frecuencias ocurrieron entre 13 y 17 mm, siendo las tallas de 14 mm las más abundantes. En el muestreo 2, los machos más abundantes midieron 16 mm, dentro de los rangos de tallas más frecuentes (entre 14 y 17 mm) (Fig. 72). Los machos midieron $15,32 \pm 2,09$ mm de LCx durante los muestreos.

Las hembras fueron más grandes que los machos presentando diferencias estadísticamente significativas ($W: 17969,5$; $p<0,0001$).

Las recapturas de camarones sucedieron principalmente luego del día 1, 3 y 4 (R1, recaptura del día 1; R3, recaptura del día 3 y R4, recaptura del día 4). Las tallas de los camarones más recapturados fueron aquellas que presentaron mayor frecuencia en hembras (17 y 19 mm) y en machos (14-19 mm) (Fig. 69).

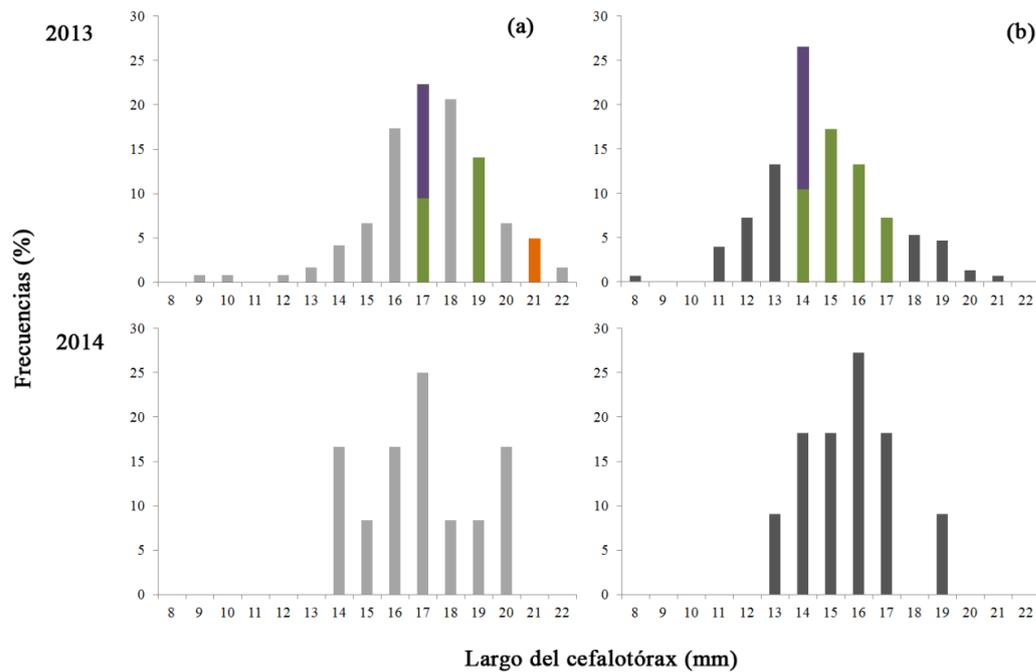


Figura 69. Frecuencia de tallas (largo del cefalotórax en mm) porcentual, de hembras (a) y machos (b) de *Macrobrachium borellii* capturados en diciembre de 2013 y 2014. Las barras grises indican las tallas que no fueron recapturadas (capturadas sólo una vez) y las barras de colores indican las tallas que presentaron recapturas. Verde: recaptura 1; anaranjado: recaptura 3; violeta: recaptura 4.

El 42,96 % de hembras presentaron huevos en el abdomen, y las mayores frecuencias se registraron entre 16 y 20 mm de LCx (Figura 70). Las recapturas se observaron en hembras con huevos de 17 mm de (R4) y de 21 mm de LCx (R3) (Fig. 70).

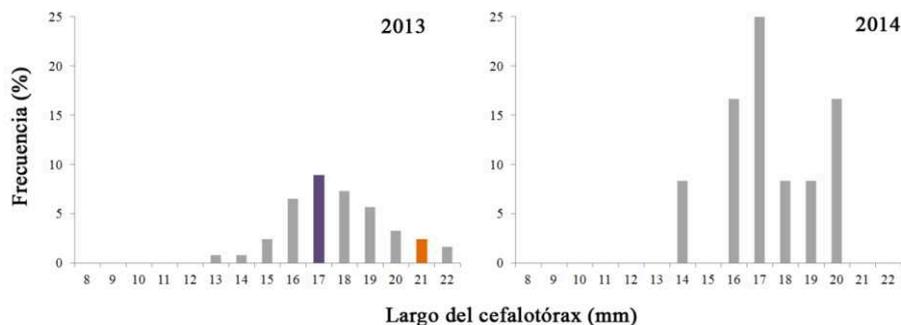


Figura 70. Frecuencia de tallas (largo del cefalotórax en mm) porcentual, de hembras ovígeras de *Macrobrachium borellii* capturadas en diciembre de 2013 y 2014. Las barras grises indican las tallas que no fueron recapturadas (capturadas sólo una vez) y las barras de colores indican las tallas que presentaron recapturas. Anaranjado: recaptura 3; violeta: recaptura 4.

En cuanto al cangrejo *T. borellinus*, en el muestreo 1 las hembras más abundantes (mayor frecuencia) presentaron 8 mm de AC, mientras que en el muestreo 2 predominaron las tallas más grandes (9 y 10 mm) (Figura 71). El mayor número de machos midió dentro de los rangos de 6 y 7 mm de AC en el muestreo 1, y 7 y 8 mm en el muestreo 2 (Fig. 71). Los tamaños de los cangrejos difirieron significativamente entre hembras y machos ($p < 0,0001$), presentando las hembras mayor porte. Las hembras midieron $9,02 \pm 1,31$ mm y los machos $7,36 \pm 1,22$ de AC. En los muestreos se obtuvieron recapturas de machos y hembras durante todos los días de recaptura. Las tallas que presentaron mayor frecuencia fueron las más recapturadas (Fig. 71).

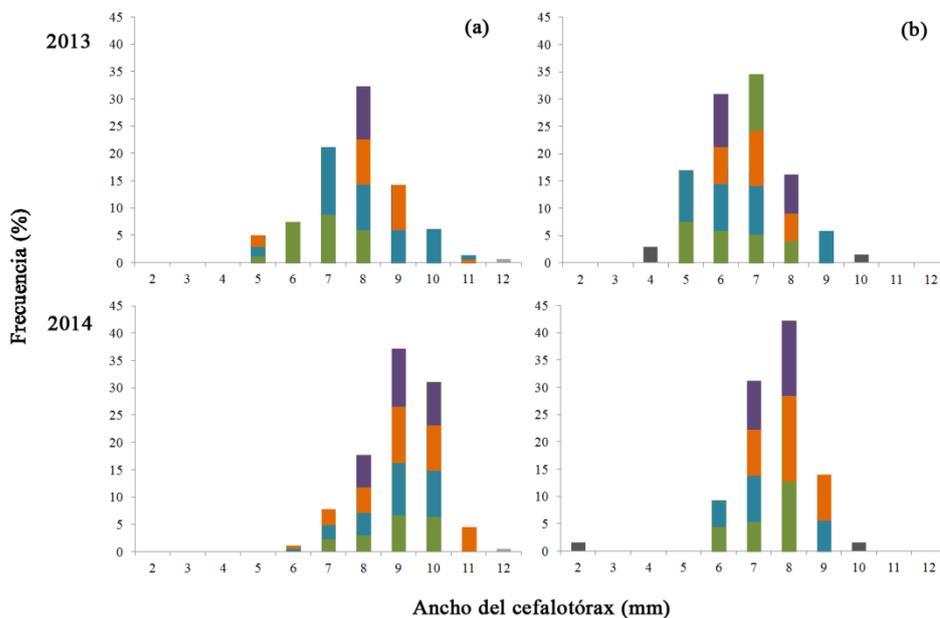


Figura 71. Frecuencia de tallas (largo del cefalotórax en mm) porcentual, de hembras (a) y machos (b) de *Trichodactylus borellianus* capturados en diciembre de 2013 y 2014. Las barras grises indican las tallas que no fueron recapturadas (capturadas sólo una vez) y las barras de colores indican las tallas que presentaron recapturas. Verde: recaptura 1; celeste: recaptura 2; anaranjado: recaptura 3; violeta: recaptura 4.

Durante los muestreos, el 22,28 % de hembras fueron ovígeras y el 4,69 % llevó juveniles en el abdomen. Las tallas más abundantes de hembras con huevos fueron de 8, 9 y 10 mm de AC (Figura 72). Recapturas 1, 2, 3 y 4 de hembras con huevos se observaron en los muestreos (Fig. 72).

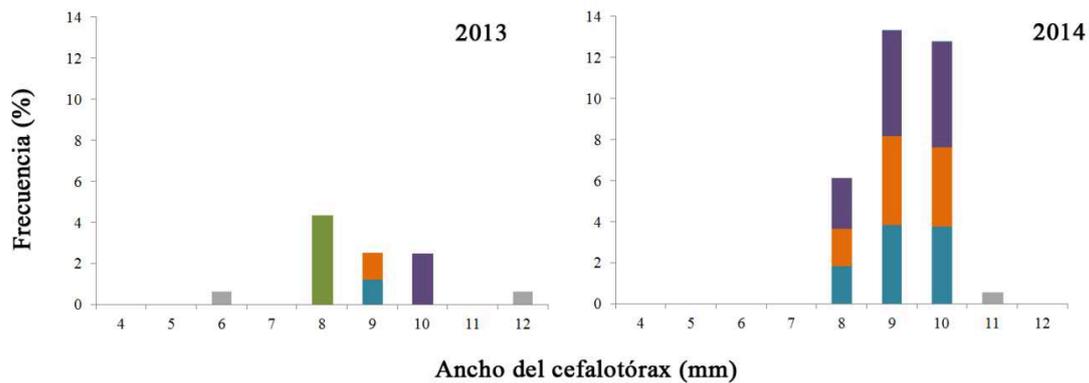


Figura 72. Frecuencia de tallas (largo del cefalotórax en mm) en %, de hembras ovígeras de *Trichodactylus borellianus* capturadas en diciembre de 2013 y 2014. Las barras grises indican las tallas que no fueron recapturadas (capturadas sólo una vez) y las barras de colores indican las tallas que presentaron recapturas. Verde: recaptura 1; celeste: recaptura 2; anaranjado: recaptura 3; violeta: recaptura 4.

Estimación del tamaño poblacional: Poblaciones abiertas (sitios)

▪ *Macrobrachium borellii*

En los sitios donde se encontraron camarones pero que no fueron recapturados el método de Jolly Seber arrojó sólo valores de N (tamaño poblacional) (Tabla 29). A pesar de la amplitud de los intervalos de confianza, se puede observar que el tamaño poblacional estimado de *M. borellii* en el muestreo 1 fue alto en el sitio A el día 2 (1352), con una adhesión (reclutamiento de individuos) (Ad) de 306 individuos, disminuyendo en el día 3 (693). La tasa de presencia (P) disminuyó del día 1 (0,547) al día 2 (0,286) (Tabla 29). En los demás sitios el número de camarones fue tan bajo que se estimaron valores de "0". En el muestreo 2, sólo se capturaron individuos en el sitio D (6 individuos estimados) (Tabla 29).

▪ *Trichodactylus borellianus*

En los cangrejos, se estimaron valores de N, de tasa de presencia (P) y de número de individuos adheridos a la población (Ad) (reclutamiento) entre cada par de periodo de muestreo posible (día 2, 3 y 4) (Tabla 29). A pesar de que algunas de las estimaciones de N no estuvieron dentro de los intervalos de confianza (Tabla 29), se observaron cambios en el tamaño poblacional entre los días en todos los sitios en los

dos muestreos (Figura 73). El número de individuos en la mayoría de los sitios disminuyó con los días, observándose valores altos en el día 3 (Fig. 73). En la mayoría de los sitios ocurrieron adhesiones de individuos en los días 2 y 3. Sin embargo, en el sitio C en el muestreo 2, se observaron valores negativos de adhesión (Fig. 73 b). En el muestreo 1, el sitio B presentó mayor tamaño poblacional (Fig. 73 a), sin embargo no presentaron diferencias estadísticamente significativas en el N entre sitios (H: 6,407; $p=0,0934$). Los sitios del muestreo 2 tampoco presentaron diferencias significativas entre el número de individuos estimados (F: 2,576; $p=0,156$), a pesar del alto número en el sitio C en relación a los demás (Fig. 73 b). En los sitios A, B, C y D se estimaron diferentes tamaños poblacionales entre un año y otro (Fig. 73). Sin embargo, estos no presentaron diferencias estadísticamente significativas en el N entre muestreos ($p>0,005$).

La tasa de presencia de *T. borellianus*, en general aumentó del día 1 al día 2 y disminuyó del día 2 al 3, con excepción del sitio A y D del muestreo 1, que aumentó en el último día (Figura 74).

Tabla 29. Tamaño poblacional (N), tasa de presencia (P) y número de individuos adheridos a la población (reclutamiento) (Ad) estimados entre cada par de período posible de muestreo, a través del método de Jolly-Seber para *M. borellii* y *T. borellianus* en los sitios A, B, C y D de los muestreos 1 y 2. Intervalos de confianza a los 95% para cada uno de estos estimadores con ajuste de Manly. Este ajuste no se aplica para valores de Ad.

Macrobrachium borellii												
Sitio	Muestreo 1						Muestreo 2					
	Días	N	Int. confianza	P	Int. confianza	Ad	Días	N	Int. confianza	P	Int. confianza	Ad
A	1	-	-	0,547	(0,056-6,495)	-	1	-	-	-	-	-
	2	1352	(122,1-57501,5)	0,286	(0,022-4,537)	306,7	2	0	-	-	-	-
	3	693	(117,3-14812,2)	-	-	-	3	0	-	-	-	-
B	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
	2	0	-	-	-	-	2	0	-	-	-	-
	3	0	-	-	-	-	3	0	-	-	-	-
C	1	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-
	2	0	-	-	-	-	2	0	-	-	-	-
	3	0	-	-	-	-	3	0	-	-	-	-
D	1	-	-	0	-	-	1	-	-	-	-	-
	2	0	-	-	-	-	2	6	(111-918,7)	0	-	-
	3	0	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-
Trichodactylus borellianus												
Sitio	Muestreo 1						Muestreo 2					
	Días	N	Int. confianza	P	Int. confianza	Ad	Días	N	Int. confianza	P	Int. confianza	Ad
A	1	-	-	0	0	-	1	-	-	-	-	-
	2	15	(102,0-480,5)	0,2	(0,073-0,453)	0	2	0	-	-	-	-
	3	3	(0,3-89,4)	1	(0,179-2,926)	6	3	0	-	-	-	-
	4	9	(34,4-112,4)	-	-	-	4	0	-	-	-	-
B	1	-	-	0	0	-	1	-	-	-	-	-
	2	17	(532,6-5828,8)	0,431	(0,056-3,373)	154	2	2	(5,4-13,9)	0,50	(0,108-1,164)	0
	3	161,3	(27,5-4725,9)	0,106	(0,027-0,430)	1,9	3	3	(5,1-9,0)	0,667	(0,155-1,525)	2
	4	19	(34,9-65,5)	-	-	-	4	2	(4,3-9,0)	-	-	-
C	1	-	-	0,108	(0,019-0,666)	-	1	-	-	0,046	(0,009-0,251)	-
	2	39,2	(13,2-706,3)	0,416	(0,150-0,946)	7,4	2	20,2	(10,1-266,1)	1,328	(0,470-2,741)	98,9
	3	23,7	(17,0-83,4)	0,358	(0,148-0,703)	9,5	3	125,7	(45,4-746,4)	0,354	(0,149-0,771)	-2,9
	4	18	(26,5-40,6)	-	-	-	4	41,6	(31,1-117,9)	-	-	-
D	1	-	-	0,385	(0,150-0,734)	-	1	-	-	0,167	(0,071-0,350)	-
	2	21	(28,5-40,3)	0,483	(0,201-0,941)	20,3	2	14	(17,3-22,2)	0,794	(0,357-1,168)	24,4
	3	30,4	(18,5-105,5)	0,632	(0,231-1,508)	1,8	3	35,6	(19,4-122,8)	0,57	(0,289-0,781)	4,9
	4	21	(9,9-102,5)	-	-	-	4	25,2	(23,0-41,3)	-	-	-

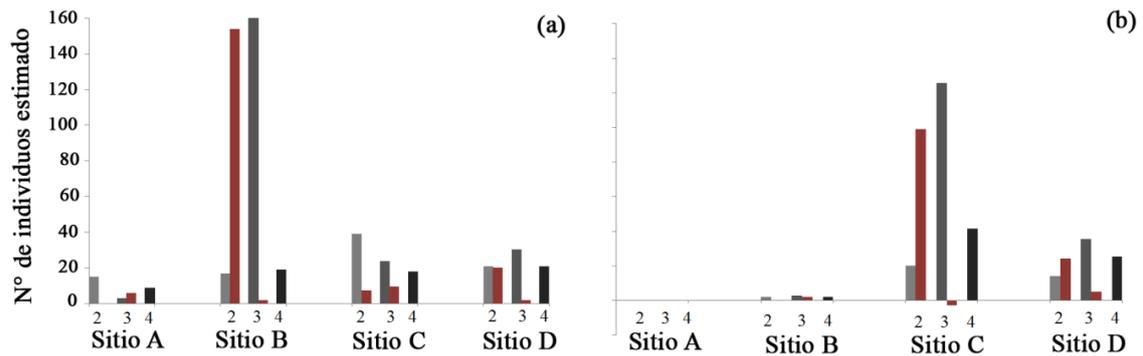


Figura 73. Número de individuos estimado (N) a través del método de Jolly-Seber del cangrejo *Trichodactylus borellianus*, los días 2, 3 y 4, en los sitios A, B, C y D, en el muestreo 1 (a) y el muestreo 2 (b). Las barras rojas indican el número de individuos adheridos a la población (Ad) los días 2 y 3.

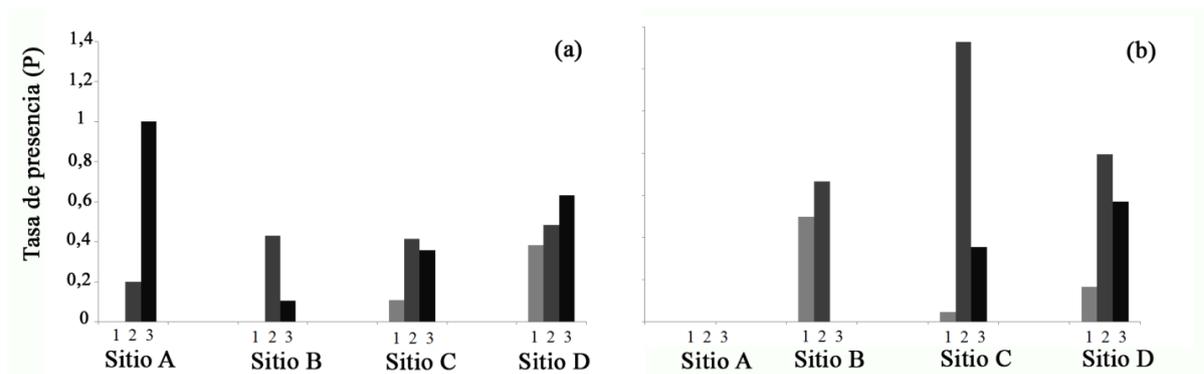


Figura 74. Tasa de presencia (P) a través del método de Jolly-Seber del cangrejo *Trichodactylus borellianus*, los días 1, 2 y 3, en los sitios A, B, C y D, en el muestreo 1 (a) y el muestreo 2 (b).

Estimación del tamaño poblacional: Población cerrada (laguna)

La población de *M. borelli* de la laguna se consideró cerrada y con igual probabilidad de captura debido a que los valores de R/C (número de recapturas/número capturados) y M (número de individuos marcados acumulados) se ajustaron a una regresión lineal ($r^2=0,74$) y en el límite de la significación ($p= 0,059$) (Figura 75). Por otra parte los camarones tuvieron igual capturabilidad (test de Chapman, $p=0,0590 > 0,01$).

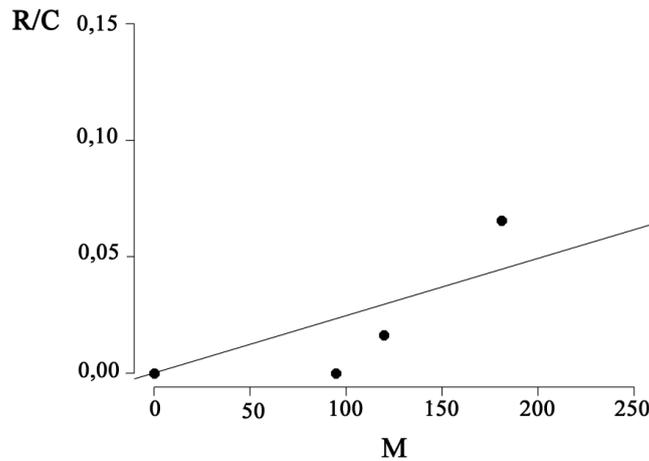


Figura 75. Relación entre el número de recapturas/número capturados (R/C) y el número de individuos marcados acumulados (M) con regresión lineal a través del origen en el camarón *Macrobrachium borelli*, los días 1, 3, 4, y 5 del muestreo 1.

La población de *T. borellianus* también se consideró cerrada en la laguna en el muestreo 1 ($r^2 = 0,95$; $p = 0,0007$) y en el muestreo 2 ($r^2 = 0,97$; $p = 0,0001$) (Figura 76 a y b). Además, el test de Chapman arrojó un valor de $p = 0,0590$ y de $p = 0,3056$ para cada muestreo, por lo que la hipótesis de igual capturabilidad no se rechaza ($p > 0,01$). De esta manera, todos los individuos tuvieron la misma probabilidad de captura. Las relaciones entre el número de recapturas/número capturados (R/C) y el número de individuos marcados acumulados (M) (pendientes), fueron similares entre los muestreos (T: 1,760; $p = 0,1219$).

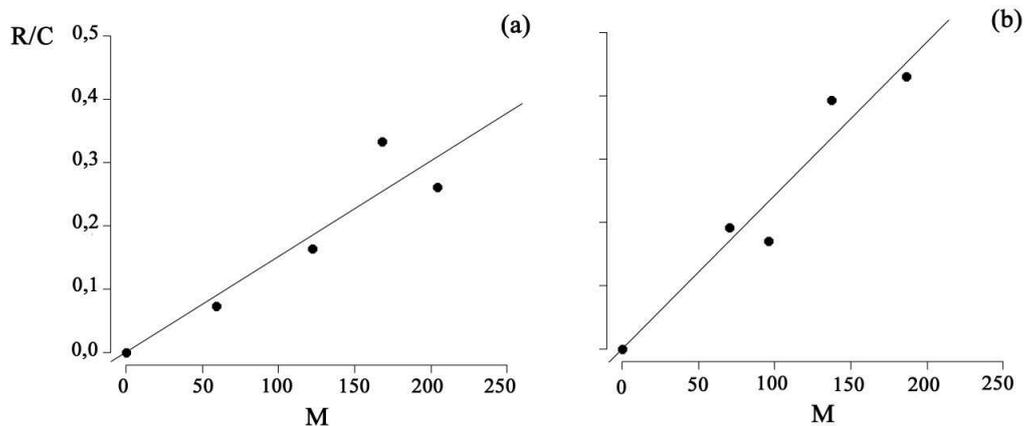


Figura 76. Relación entre el número de recapturas/número capturados (R/C) y el número de individuos marcados acumulados (M), con regresión lineal a través del origen en el cangrejo *Trichodactylus borellianus*, los días 1, 2, 3, 4 y 5 del muestreo 1 (a) y del muestreo 2 (b).

El tamaño poblacional (N) de *M. borellii* de la laguna, estimado para poblaciones cerradas a partir del método de Schnabel, fue de 4290 individuos, con intervalo de confianza de 1908-10263. Los valores estimados de N de *T. borellianus* en la laguna fueron de 616 individuos (467-830 de intervalo de confianza) en el muestreo 1 y de 408 cangrejos (303-563 de intervalo de confianza) en el muestreo 2. En total, entre los dos muestreos el tamaño poblacional fue de $512 \pm 147,07$ individuos.

Número y frecuencias de recapturas en cada especie

En relación a las recapturas en *M. borellii* y *T. borellianus*, se observó que los cangrejos presentaron mayor número de recapturas que los camarones en relación a la abundancia, presentando diferencias estadísticamente significativas entre los porcentajes de recapturas entre ambas especies ($W: 55; p = 0,0114$). A su vez, en el muestreo 1, del total de cangrejos capturados, el 14,64% fueron recapturados sólo una vez, el 2,14% dos veces, y el 0,35% tres veces. En el muestreo 2, los porcentajes de individuos recapturados una vez, dos veces y tres veces fueron similares a los del muestreo 1 (15,98%; 5,73% y 1,22% respectivamente). En ninguno de los muestreos se registraron cangrejos recapturados cuatro veces. Contrario a lo observado en *T. borellianus*, en el camarón *M. borellii* no se observaron individuos capturados más de una sola vez (2,88%) en el muestreo 1 y en el segundo muestreo no hubo individuos recapturados.

Por otra parte, las recapturas encontradas en este estudio pertenecieron todas al mismo sitio de captura. Es decir que en cada uno de los puntos fueron encontrados individuos recapturados de días anteriores (posición de la marca), y no de distintos sitios (distinto color).

4. DISCUSIÓN

4.1. Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en ríos

4.1.1. Estructura y dinámica poblacional

La abundancia de *M. borellii* y *T. borellianus* tendió a disminuir con los momentos, registrándose el mayor número de individuos cuando el agua comenzaba a bajar. A pesar de la ausencia de significación entre los momentos, estos incluyeron micro-fluctuaciones dentro de un período ordinario del ciclo hídrico, lo que podría afectar el tamaño poblacional de las especies. La abundancia de estas especies presentó relación significativa con el incremento de la latitud y la temperatura, y con la disminución de la longitud (en *M. borellii*). De esta manera los sitios San Javier, Cayastá, Saladillo Dulce, Santo Tomé y Sauce Viejo presentaron mayor número de organismos. Estos resultados coincidieron con la presencia de vegetación flotante (principalmente *Eichhornia crassipes*) durante el primer momento cuando el agua tendió a bajar. En estos sitios se encontraron cangrejos y camarones en las raíces de plantas flotantes libres cuando el río comenzaba a bajar, viniendo de un período de aguas altas (M1). Además, la variable que mejor explicó la variación de la abundancia de las tres especies estudiadas fue el tipo de vegetación y el espacio (ubicación geográfica), presentando *M. borellii* y *T. borellianus* mayor abundancia en la vegetación flotante y flotante-arraigada. En este sentido, el aumento del tamaño poblacional de *M. borellii* y *T. borellianus* se debería principalmente a la vegetación acuática flotante como refugio de macroinvertebrados (Poi de Neiff y Carignan, 1997; Poi de Neiff y Neiff, 2006). Además, se observó que la presencia de vegetación aumentó cuando el agua comenzaba a bajar, coincidiendo con el incremento de la abundancia de estas especies. Esto fue similar a lo encontrado en aguas altas del río Paraná (análogo al M1 de este estudio), en el cual la densidad de macroinvertebrados en *E. crassipes* aumentó como resultado del incremento del flujo del agua través de las raíces (Poi de Neiff y Carignan, 1997). Las plantas flotantes libres son las macrófitas más productivas del valle aluvial del río Paraná. La asociación de macroinvertebrados en las raíces de estas plantas fue registrada por varios autores, mostrando que el cangrejo *T. borellianus* es un miembro importante en la colonización de raíces de plantas flotantes de las

comunidades litorales (Poi de Neiff y Neiff, 1980; Poi de Neiff y Carignan, 1997; Collins y col., 2006b; Poi de Neiff y Neiff, 2006). Esto explicaría la ausencia de *T. borellianus* en aguas libres de vegetación y en plantas arraigadas en este estudio. También, el camarón *M. borellii* se encontró asociado a plantas acuáticas flotantes como *E. crassipes* en el río Paraná (Collins, 2000b; Collins, 2005; Poi de Neiff y Neiff, 2006; Williner y col., 2010).

Por otra parte, aunque los diferentes momentos se consideraron como microfluctuaciones dentro de períodos ordinarios de crecientes y bajantes, se observó mayor vegetación flotante en los sitios cuando el agua comenzó a bajar, viniendo de un período de aguas altas. Luego, cuando el agua empezó a subir (viniendo de un período de estiaje), y en aguas bajas en los sitios, la vegetación flotante se encontró ausente, sobre la orilla (sustrato) o en descomposición. Esto fue similar a lo observado por Neiff y col. (2001), quienes indicaron que en períodos prolongados de inundación favorecieron el crecimiento de *E. crassipes* en diferentes lagunas; y períodos de aguas bajas aumentaron la biomasa de vegetación muerta, debido a la limitación de nitrógeno (Neiff y col., 2001). Además, las plantas acuáticas flotantes libres como *E. crassipes* muestran desplazamientos hacia los espejos de agua o hacia la orilla de acuerdo con el nivel hidrométrico y el efecto del viento (Sabattini y Lallana, 2007).

El tamaño poblacional de camarones y cangrejos también podría estar afectado por la dispersión de macrófitas en un sistema dinámico de llanura de inundación. El movimiento del agua del régimen hídrico es uno de los principales factores que regulan el crecimiento y la distribución de plantas acuáticas en ríos y arroyos (Chambers y col., 1991), afectando esto los movimientos pasivos de camarones y cangrejos asociados (Williner y col., 2010). Una de las consecuencias visibles de todas las crecidas o bajantes del Río Paraná es la deriva de masas compactas de vegetación acuática, constituida por una o más especies conocidas como "camalotales" (es decir, islas flotando en el río) o "embalsados" (masas de plantas de agua flotantes) (Sabattini y Lallana, 2007). El arrastre de estos camalotales se produce periódicamente y se relaciona con los períodos de inundaciones, morfología de los cuerpos de agua e islas, la acción de los agentes climáticos, principalmente los vientos y precipitaciones (Bonetto, 1975; Fernandez y col., 1990). La deriva de camalotes mueve materia orgánica, macroinvertebrados y otros organismos de un lugar a otro en el sistema ecológico contribuyendo a la dispersión de las especies (Sabattini y Lallana, 2007) y a la

conectividad entre diferentes áreas (Neiff y Poi de Neiff, 2000). En ríos con régimen estacionales, el movimiento de camarones palaemónidos entre los hábitats acuáticos es importante en la persistencia de la población (Odinetz-Collard y Magalhães, 1994; Montoya y col., 2014).

La abundancia de *M. borellii* y *T. borellianus* aumentó con el incremento de la temperatura. Esta variable disminuyó con los momentos, siendo mayor en aguas con tendencia a bajar. En sistemas con llanura aluvial como el río Paraná, los altos niveles de temperatura ocurren durante el verano, y esto coincide con los niveles del río (José de Paggi y Paggi, 2008). El incremento del tamaño poblacional coincide con lo observado en el cangrejo *T. borellianus* en ambientes de llanura de inundación del río Paraná Medio, en el cual se registró un aumento de la abundancia en relación al nivel y a la temperatura del río (Collins y col., 2006b). Además, se registró un aumento del tamaño poblacional en el camarón *M. hainanense* con la temperatura del agua, en un río de Hong Kong (Dudgeon, 1985). También la mayor abundancia de adultos del camarón *M. iheringi* ocurrió durante los meses más cálidos y lluviosos en un río del estado de San Pablo (Fransozo y col., 2004). Estas observaciones correspondieron con el período reproductivo y el aumento de juveniles en las estaciones cálidas (Dudgeon, 1985; Fransozo y col., 2004). En relación a otros grupos taxonómicos, el mayor número de organismos encontrados en temperaturas altas también fue observado en el fitoplancton del río Paraguay Alto (Zalocar de Domitrovic, 2002). Asimismo, José de Paggi (1984) observó que la abundancia del zooplancton en el río tuvo correlaciones positivas con la temperatura y la transparencia del agua, pero correlaciones negativas con el nivel hidrométrico

Adicionalmente, las densidades de decápodos decrecen en invierno con la disminución de vegetación acuática como refugio, aumentando el efecto de depredación sobre estos crustáceos (Collins y col., 2007). La ausencia de organismos en invierno podría ser debido a la senescencia y la mortalidad de la vegetación acuática (Sabattini y Lallana, 2007).

Por otra parte, el incremento de la temperatura cuando el río comenzó a bajar coincidió con la presencia de plantas flotantes en este momento. La vegetación acuática es uno de los factores internos que influyen en la amplitud y la frecuencia de las fluctuaciones en la temperatura del agua (Martin, 1972). La densidad y tipo de vegetación acuática en las lagunas de llanuras de inundación son responsables de

diversas microestructuras térmicas que se detectan principalmente durante primavera, verano, y a principios de otoño (de Septiembre a Marzo) (Drago, 2007). Así, en la llanura de inundación del río Paraná, la vegetación acuática es responsable en determinar las propiedades físicas y químicas del agua, así como la estructuración de las comunidades litorales, proporcionando sitios potenciales de alimento y refugio para los organismos (Jeppesen y col., 1998; Poi de Neiff y Neiff, 2006).

En este estudio, también se observó un aumento de la abundancia de *P. argentinus* y disminución de *M. borellii* y *T. borellianus* en relación al incremento de la conductividad, a pesar de que no fue la variable que mejor explicó la abundancia de las especies. Esto podría deberse a la mayor capacidad de *P. argentinus* a tolerar ambientes salinos. Esta especie de camarón presenta alta tolerancia a incrementos en la salinidad, posiblemente debido a la actividad de la enzima $\text{Na}^+, \text{K}^+ \text{-ATPase}$ que le permite sobrevivir y reproducirse en ambientes de rangos amplios de salinidad (Ituarte y col., 2008). Además, no hay registros del camarón *M. borellii* en ambientes salobres, presentando esta especie menor tolerancia a rangos variables de salinidad. Además, aunque existen varias especies del género *Macrobrachium* que habitan estuarios exhibiendo ciclos de vida diádromos (Anger, 2013), muy pocas ocupan ambientes salinos en el estado adulto (Denne, 1968).

En el camarón *P. argentinus* se observó un patrón diferente e inverso a *M. borellii* y *T. borellianus* en relación a la abundancia. Descriptivamente se registró un aumento del tamaño poblacional con los momentos, incrementando los valores cuando el agua tendió a subir y a bajar. Además, la abundancia se relacionó negativamente con la latitud, temperatura y nivel hidrométrico, y positivamente con la longitud (contrario a *M. borellii*). De esta manera, los sitios con menor latitud y mayor longitud (como A° Saladillo, Salado Medio) presentaron mayores valores. También se observó que esta especie fue más abundante en el río Saladillo. El incremento numérico de *P. argentinus* con la disminución del nivel hidrométrico se relacionó al mayor número de individuos encontrados en el río Saladillo con valores más bajos de nivel en contraste con los demás ríos. La característica más notable de este río y del sitio Salado Medio fue la ausencia de vegetación acuática flotante, además de esto se caracterizó por la presencia de plantas arraigadas, y áreas extensas libres de vegetación. Así, se observó que el tamaño poblacional de *P. argentinus* aumentó en aguas libres de vegetación y con la presencia de vegetación arraigada. Además, la disminución de la vegetación se observó

en el M2 (cuando el agua comenzó a subir) y en aguas bajas, coincidiendo esto con el aumento de individuos de *P. argentinus*. La disminución o ausencia de vegetación en aguas bajas también fue observada por Collins (1999), Neiff y col. (2001) y Montoya y col. (2014). *Palaemonetes argentinus* también se encontró en la vegetación acuática flotante, pero en menor número que *M. borellii*, siendo más abundante en los sitios que presentaron vegetación arraigada y aguas libres, y en los momentos cuando la vegetación tendió a disminuir. Esto podría deberse a la microdisposición espacial que presentan las dos especies de camarones estudiadas en este trabajo. *Macrobrachium borellii* tiene una mayor preferencia a utilizar ambientes vegetados y éste desplazaría a *P. argentinus* hacia el fondo o zonas más internas no vegetadas (Collins, 2000b; Williner y Collins, 2000). La preferencia de *M. borellii* a utilizar ambientes vegetados se observó en el registro de mayor abundancia en este tipo de vegetación; y además, en los sitios donde no hubo vegetación flotante (A° Saladillo y Salado Medio) este camarón estuvo ausente. Esto también se encontró en el camarón *M. jelskii* que presentó mayor utilización de las zonas poco profundas con vegetación, debido al costo energético requerido para trasladarse a zonas de aguas abiertas (Williner y Collins, 2002). La presencia del camarón *P. argentinus* en zonas libres de vegetación así como también en plantas flotantes fue registrada por Collins (1999, 2000b, 2005). Sin embargo un número mayor de autores observaron la asociación de especies del género *Macrobrachium* a las raíces de *E. crassipes* (Collins, 2000b; Montoya, 2003; Collins, 2005; Poi de Neiff y Neiff, 2006; Williner y col., 2010). Por otra parte, una especie del género *Palaemonetes* fue encontrada en plantas acuáticas arraigadas sumergidas en sistemas con llanura de inundación de un río de Florida (Wessell y col., 2001), reconociendo que en estos ambientes no se encuentran especies del género *Macrobrachium*. Además, la disminución o aumento de decápodos puede deberse al afecto de depredación sobre estas poblaciones. Las plantas acuáticas actúan como refugio de invertebrados (Thomaz y col., 2008) afectando las relaciones tróficas debido al incremento de alimento disponible para los depredadores (Collins y col., 2006b). Con esto se observó que microcrustáceos en lagos subtropicales fueron menos numerosos en plantas flotantes libres (como *E. crassipes*) que en plantas arraigadas sumergidas o aguas abiertas debido al aumento de peces depredadores en la vegetación flotante libre (Meerhoff y col., 2003; Brendonck y col., 2003).

En este estudio también se indicó que el tamaño poblacional de *P. argentinus* aumentó con la disminución de la temperatura. Esto podría deberse a que en invierno, hay un comportamiento de selección espacial de acuerdo a la tolerancia térmica de estas dos especies de camarones. *Macrobrachium borellii* es más frecuente en el área cerca de la orilla (zona más cálida), mientras que *P. argentinus* muestra una mayor tolerancia a aguas frías (zonas libres de vegetación) (Collins, 2000b; Collins y col., 2007).

En este sentido, la mayor abundancia de *P. argentinus* en sitios con plantas arraigadas o aguas libres estaría relacionado a la mayor frecuencia de esta especie a habitar estos ambientes. Mientras que el camarón *M. borellii* aumentó en sitios con vegetación flotante libre, por la preferencia de ésta a utilizar ambientes vegetados. Asimismo, la interacción de las especies afectaría las dinámicas poblacionales de una y de otra. Por ejemplo, si *M. borellii* no está presente o lo está en bajas densidades (como ocurrió en este trabajo en los sitios A° Saladillo y Salado Medio), *P. argentinus* frecuenta zonas vegetadas (Collins, 2000b). Por otra parte, en este estudio se observaron correlaciones negativas entre las abundancias de estos camarones en varios sitios. En los ambientes acuáticos donde *M. borellii* está presente en altas densidades, *P. argentinus* se encuentra en bajas densidades (Collins y col., 2007), y es probable que esto se deba al comportamiento jerárquico y agresivo de *M. borellii* (por ejemplo, mayor tamaño) y/o a los movimientos migratorios (Williner y Collins, 2000; Williner y col., 2010).

Las dinámicas poblacionales de las especies estudiadas y sus interacciones biológicas varían en relación a las fluctuaciones hídricas de los sistemas con llanura de inundación, que regulan la dispersión y biomasa de macrófitas flotantes libres, y con esto, la distribución de especies asociadas (Odinetz-Collard y Magalhães, 1994; Sabattini y Lallana, 2007; Montoya y col., 2014). Además, la dinámica del río afecta la presencia de vegetación arraigada y flotante en la orilla, lo que influye en el tamaño poblacional de los decápodos. La característica de cada río y sitio también afectaría la ocurrencia de determinadas especies, ya que en varios sitios, independientemente de los momentos de los ríos, no se observó vegetación flotante libre. La temperatura influyó en los cambios poblacionales de decápodos, y esta varió con la vegetación y el régimen hídrico (diferentes momentos del río). Así, las fluctuaciones hídricas constituyen un macrofactor importante que regula las variables ambientales y explicaría la riqueza, distribución y abundancia de organismos que viven en estos sistemas (Junk y col., 1989;

Neiff y col., 2001; Aoyagui y col., 2004; Winemiller, 2004; Arrington y col., 2006; Mayora y col., 2013).

Las hembras ovígeras en *M. borellii*, *P. argentinus* y *T. borellianus* se registraron en mayor porcentaje cuando el río comenzó a bajar y en aguas bajas coincidiendo con la estación de primavera. El crecimiento, desarrollo y reproducción de decápodos aumenta con el éxito de la actividad trófica, entre primavera y otoño, cuando el ciclo hídrico y termal muestran sus máximos valores (Collins y col., 2007). Además, el nacimiento de nuevas cohortes en palaemónidos coinciden con el incremento en el nivel del agua, de refugios, mayores conexiones y la baja posibilidad de encuentros con competidores y depredadores (Collins y col., 2007). A pesar del mayor registro de hembras ovígeras en aguas con tendencia a bajar, en este estudio también se observó un mayor porcentaje durante el período de aguas bajas. Similar a esto, en el camarón *M. amazonicum* también se registraron dos picos reproductivos, uno en el medio de período de inundación y el otro en períodos secos y de aguas bajas (Lucena-Fredou y col., 2010).

Las mayores tallas de *M. borellii*, *P. argentinus* y *T. borellianus* también se registraron en el momento de aguas con tendencia a bajar y en aguas bajas (en camarones), lo que también podría deberse al aumento de alimento en primavera que favorece el crecimiento, desarrollo y reproducción (Collins y col., 2007). Además, similar a lo encontrado en este estudio, se encontraron individuos más pequeños del cangrejo *T. borellianus* en la estación de otoño (Williner y Collins, 2013).

En el camarón *M. borellii*, en algunos sitios, se observaron machos de gran tamaño. Esto se debe a los cambios en el ritmo de crecimiento que presenta esta especie con distribución contagiosa, indicando comportamiento agonístico y aumentos de la agresividad de algunos ejemplares. Contrariamente, no hay morfo dominantes en especies que presentan agregación al azar (como por ejemplo, *P. argentinus*) (Williner y Collins, 2000). La determinación de la morfo dominancia se demuestra por los cambios en el tamaño de la quela y / o el cuerpo (Collins, 2001). Estas formas de interacción intervienen en el comportamiento, dinámica de la población y respuestas evolutivas (Renzulli y Collins, 2000; Collins y col., 2007).

Similar a lo observado en este estudio en relación a las tallas registradas de hembras ovígeras, la estación reproductiva comienza con hembras mayores a 16 mm de largo de cefalotórax en *M. borellii*, mientras que en *P. argentinus* entre 8-20 mm

(Collins, 2000b; Collins y col., 2007). La madurez gonadal de especímenes grandes de *M. borellii* es otra evidencia de estructuras jerárquicas (Williner y Collins, 2000).

A pesar de que fueron observadas las mayores tallas cuando el agua tendió a bajar y en aguas bajas, los tamaños de las especies de camarones fueron afectados con la disminución de la temperatura y el incremento del pH en este estudio. En ambientes acuáticos, temperatura y tamaño del cuerpo son los mayores factores que influyen los procesos ecológicos y fisiológicos de los organismos (Hildrew y col., 2007). Por ejemplo, en microcrustáceos de agua dulce, los ambientes de temperaturas más altas presentan animales más pequeños debido a que la mayor temperatura acorta el tiempo de generación (Gillooly y Dodson, 2000). En crustáceos decápodos, la frecuencia de muda es afectada por factores extrínsecos como la temperatura, salinidad, intensidad de la luz y pH (Renzulli y Collins, 2000; Pervaiz y col., 2015; Chen y Chen, 2003). Contrario a lo observado en este estudio, se observó un incremento en el tamaño del cangrejo *T. borellianus* con el aumento de la temperatura en condiciones controladas de laboratorio (Renzulli y Collins, 2000). Sin embargo, en ambientes naturales, otros factores podrían estar regulando el tamaño corporal de los organismos. Como por ejemplo, el efecto de la depredación en la selección del tamaño del cuerpo de microcrustáceos de agua dulce (Hart y Bychek, 2011). Además, la temperatura y el suministro de comida muchas veces ejercen influencias contrarias sobre los tamaños corporales bajo determinadas circunstancias ambientales (Hart y Bychek, 2011). Por otra parte, en el camarón *Palaemonetes varians* hubo una reducción del período de intermuda cuando la temperatura incrementó (Jefferies, 1964), mientras que en *P. argentinus* el incremento en la temperatura no modificó la frecuencia de muda ya que la maduración ovárica estaría produciendo una mayor influencia en el crecimiento (Felix y Petriella, 2003). Además, la longitud de caparazón de las poblaciones de *Neocaridina serrata* (Atyidae) se correlacionó negativamente con el aumento de las temperaturas, registrándose pequeños tamaños a finales de verano con reclutamiento de juveniles (Dudgeon, 1985). En este trabajo, sólo se observaron juveniles de la especie *P. argentinus* cuando el agua estaba bajando, lo que coincidió con valores más altos de temperatura. En relación al pH, también se registró un retardo en el crecimiento del camarón de agua dulce *M. rosenbergii* con el aumento del pH (Chen y Chen, 2003).

A estas variaciones en los tamaños debido a las variables ambientales, se le suma el efecto de la presencia de vegetación flotante o de aguas libres de los sitios

muestreados. Como se mencionó anteriormente, las macrófitas regulan las condiciones físicas y químicas del agua (Poi de Neiff y Neiff, 2006) lo que podría influir indirectamente en el tamaño de decápodos asociados. Las tallas del camarón *M. borellii* fueron más grandes en sitios con aguas libres de vegetación (mayor longitud y menor latitud), y en *P. argentinus* en sitios con vegetación flotante (menor longitud). En un estudio llevado a cabo en el camarón *M. jelskii*, se registró la presencia de ejemplares adultos en zonas vegetadas durante la noche (Williner y Collins, 2002). En este trabajo, los muestreos fueron realizados de día y ejemplares de menor talla de *M. borellii* se registraron en zonas vegetadas. Esto evidenciaría, como en *M. jelskii*, que *M. borellii* tendría cierta elasticidad o ajuste de acuerdo a las características del ambiente, observándose variaciones relacionadas con la edad, sexo y presencia o ausencia de vegetación (Williner y Collins, 2002). Además, las macrófitas proporcionarían abundantes recursos alimentarios y mayor cantidad de refugios, favoreciendo el traslado de juveniles y hembras ovígeras a áreas de menor riesgo de ser depredados (Williner y Collins, 2002; Collins y col., 2007). Por otra parte, el pH del agua disminuye y la temperatura aumenta con la presencia de plantas flotantes y arraigadas (Poi de Neiff y Neiff, 2006), lo que podría afectar los tamaños de las especies de camarones asociadas.

Los mayores tamaños de camarones registrados en los sitios mostraron un patrón contrario a la abundancia. Es decir, que en los sitios donde los individuos presentaron mayor tamaño fueron menos abundantes y viceversa. Esto sugiere una relación inversa entre tamaño-abundancia que podría deberse a diferentes patrones de uso de hábitat y movimientos entre juveniles y adultos por presiones selectivas como la depredación y optimización de la reproducción (Freire y González-Gurriarán, 1998). Los crustáceos presentan, en general, movimientos diferenciados en el tiempo y el espacio, desplazándose las hembras y los juveniles por un lado y los machos por otro (Miquel y col., 1985). En el camarón *M. jelskii* se observó que la utilización de diferentes zonas por individuos de distintas tallas podría deberse a la capacidad natatoria diferenciada de adultos y juveniles, indicando posiblemente algún tipo de separación etaria con relación a las actividades tróficas (Williner y Collins, 2002).

4.1.2. Variaciones de forma de camarones y cangrejos: estudios intra e interpoblacionales.

- **Estudios preliminares de la forma del cefalotórax en camarones**

Relaciones biométricas en el cefalotórax de *Macrobrachium borellii*

Las relaciones entre el largo del rostro (LR) y del caparazón (LC) del camarón *Macrobrachium borellii* permitieron una aproximación sobre las variaciones intra e interpoblacionales de estas estructuras. Al separar el cefalotórax en rostro y caparazón, se observó con mayor detalle la dinámica de crecimiento en esta parte del cuerpo entre y en cada uno de los sitios de interés. Asimismo, si bien algunos estudios dan cuenta acerca de la relación del rostro y del caparazón en camarones (Sardà y Demestre 1989; Kapiris y Thessalou-Legaki, 2001; May-Kú y col., 2005; Kapiris y Kavvadas, 2009; Ocasio-Torres y col., 2014), la evidencia sobre las variaciones de estas estructuras en camarones de agua dulce es escasa.

Las relaciones entre el LR y el LC de *M. borellii* en cada uno de los sitios muestreados coinciden con los puntos propuestos por Hartnoll (1978) quien mostró que muchos crustáceos decápodos tienen diferencias en su crecimiento relativo. Así, patrones de crecimiento alométrico relativo han sido observados en *M. borellii* (Collins y Petriella, 1999), y otras especies del género *Macrobrachium* (Koshy, 1973; Jayachandran y Joseph, 1998; Mossolin y Bueno, 2003; Mariappan y Balasundaram, 2004; El-Kasheif y col., 2012) y en decápodos de agua dulce (Mansur y col., 2005; Lima y col., 2013; Silva y col., 2014; Williner y col., 2014). El crecimiento no constante (con puntos de quiebre) en *M. borellii*, también se observó en las relaciones del largo del cefalotórax entre premudas y posmudas en juveniles y adultos de esta especie (Collins y Petriella, 1999); observándose un mayor crecimiento en juveniles (isométrico) que en adultos (alometrías negativas), como lo observado en este estudio. El mayor crecimiento en subadultos, en contraste con los adultos, también se registró en la relación de otros apéndices del cuerpo en juveniles de *Aristeus antennatus* (Sardà y Cartes, 1997). En esta especie se observó una diferenciación en el crecimiento (LR~LC) entre machos inmaduros (rostros largos) y adultos (rostros intermedios y cortos) (Sardà y Demestre, 1989), similar a lo encontrado en este estudio. A su vez, como ocurrió en *M. borellii*, Ocasio-Torres y col. (2014) observaron que los juveniles del camarón *Xiphocaris elongata* presentaron mayor crecimiento relativo del rostro en relación al

caparazón. Estos resultados se atribuyen a la generalidad de la alta tasa de crecimiento de juveniles en algunas especies.

Las alometrías negativas en adultos de *M. borellii* también fueron observadas en adultos del camarón *A. antennatus* (Sardà y Demestre, 1989; Kapiris y Thessalou-Legaki, 2001). El menor crecimiento del rostro en los machos adultos sugiere que los machos maduros requieren rostros cortos para el cortejo antes del apareamiento (Sardà y Demestre, 1989; Kapiris y Thessalou-Legaki, 2001).

Estos tipos de crecimientos discontinuos parecen ser un factor importante en crustáceos, ya que pueden marcar el inicio de la madurez sexual (Mansur y col., 2005; Lima y col., 2013; Silva y col., 2014; Williner y col., 2014). Los datos del crecimiento relativo han sido ampliamente utilizados para predecir la aparición de la madurez sexual morfométrica en un número de organismos (Haley, 1969). Cuando los organismos crecen, algunas de sus dimensiones morfológicas aumentan a un ritmo diferente de los demás, que resulta en un cambio en las proporciones del cuerpo conocidas como crecimiento relativo (Hartnoll, 1978).

En este estudio se observó que el crecimiento relativo del rostro fue similar entre los camarones de los sitios en este estudio, pero los puntos de quiebres difirieron entre estos. Esto podría deberse a que a pesar de las diferencias ambientales, como la conductividad, entre sitios del río Paraná, Saladillo y Salado, el patrón alométrico del LR en relación al LC en *M. borellii* respondería al mayor intercambio génico entre sitios cercanos y conectados. Esto podría evitar el efecto ambiental y disminuir la diferenciación alométrica entre sitios (Konan y col., 2010; Silva y col., 2009). Además, las fluctuaciones hídricas afectarían los movimientos y las dinámicas poblacionales en estos crustáceos decápodos, aumentando el intercambio génico y con esto las similitudes en las variaciones morfométricas (Williner y col., 2010; Torres y col., 2014a). Por otra parte, los diferentes puntos de quiebres observados en cada sitio (diferentes tallas de madurez sexual) podrían deberse a las características ambientales de cada sitio. Las variables ambientales podrían influir en el momento en que los individuos comienzan a cambiar su tasa de crecimiento para alcanzar la madurez sexual (Dugan y col., 1994). La variable ambiental que mejor explicó la tasa de crecimiento LR/LC en subadultos fue la temperatura, presentando una relación inversa con el crecimiento. En crustáceos decápodos, la frecuencia de muda, y con esto el crecimiento, son afectados por factores extrínsecos como la temperatura, salinidad, intensidad de la

luz y pH (Renzulli y Collins, 2000; Pervaiz y col., 2015; Chen y Chen, 2003). Así, relaciones inversas entre el tamaño de madurez y la temperatura del agua han sido reportadas para algunos decápodos (Dugan y col., 1994). Además, el tamaño mostró correlaciones negativas con el aumento de las temperaturas en poblaciones de *Neocaridina serrata* (Atyidae) (Dudgeon, 1985).

Análisis de la forma del rostro en camarones

Las relaciones alométricas entre la forma y el tamaño (centroide) del rostro en las especies analizadas se debe al crecimiento relativo en decápodos (Hartnoll, 1978). Como ya se mencionó en párrafos anteriores patrones de crecimiento alométrico relativo han sido observados en especies el género *Macrobrachium* (Koshy, 1973; Jayachandran y Joseph, 1998; Collins y Petriella, 1999; Mossolin y Bueno, 2003; Mariappan y Balasundaram, 2004; El-Kasheif y col., 2012). El dimorfismo sexual observado en el rostro en algunas especies de camarones podría estar relacionado a la defensa del territorio, combate, visualización y cortejo en camarones (Boschi, 1981; Collins, 2001). Sin embargo, el rol del rostro en camarones es ampliamente discutido (Burukovsky y Romensky, 1972; Burukovsky, 1972; Palombi, 1939; Cartes y Sardà, 1989; Zimmermann y col., 2012; Torres y col., 2014a).

La forma del rostro fue distinta entre las poblaciones de Santa Fe y Formosa en *Macrobrachium borellii*. Estas diferencias interpoblacionales podrían estar relacionadas a las distancias entre los sitios (Konan y col., 2010). Estudios similares también han observado diferencias morfométricas entre las poblaciones de una misma especie de camarón (*M. vollenhovenii*), mostrando que cuanto mayor fueron las distancias entre los sitios, mayor fueron las diferencias fenotípicas en los camarones (Konan y col., 2010).

Al comparar las formas entre todas las especies, incluyendo las dos poblaciones de *M. borellii* (de Santa Fe y Formosa) se observó un mayor solapamiento entre *M. borellii* y *P. argentinus*. Las formas similares en el rostro de estas dos especies podrían deberse a que son especies simpátricas con similar distribución geográfica (Boschi, 1981), que coexisten presentando gran similitud en sus requerimientos ecológicos (Collins y Paggi, 1998; Collins, 1999; Collins, 2005). Por otra parte, *P. argentinus* y *M. borellii* del mismo sitio (Santa Fe), tendieron a diferenciarse en las formas de sus rostros. Esto podría estar indicando la existencia de desplazamiento de caracteres en

estas especies (Pfennig y col., 2006). Sin embargo, esto no se discutirá en detalle por no ser motivo de interés de esta tesis.

En este estudio se registró la alta variabilidad del rostro en camarones. Aunque se seleccionó una determinada configuración de landmarks para representar el rostro, las espinas superiores no fueron representadas en su totalidad debido a su gran variabilidad. La variación en el número de espinas en el rostro de camarones de agua dulce fue reportada por Ringuelet (1949). Sin embargo, a pesar de su gran variabilidad, el rostro indicó ser una estructura útil para estudios de variación de forma interpoblacionales e interespecíficos.

- **Variaciones de formas interpoblaciones en camarones y cangrejos.**

Variaciones morfométricas entre individuos: entre poblaciones cercanas y alejadas (sitios) en relación a las variables ambientales, físicas y ubicación geográfica.

En este estudio, la forma del caparazón del camarón *M. borellii* y del cangrejo *T. borellianus* fue diferente entre hembras y machos. El dimorfismo sexual en el caparazón ha sido encontrado en algunos estudios de morfometría geométrica en decápodos, en los cuales se reportaron una región posterior más ancha en hembras de especies del pseudocangrejo del género *Aegla*, como se observó en este estudio en *T. borellianus*. Estas variaciones de la forma es probable que esté vinculada al amplio pleon requerido por las hembras para llevar los huevos (Giri y Collins, 2004; Giri y Loy 2008; Rufino y col., 2004; Barría y col., 2011). En relación a los camarones, las hembras de *M. borellii* en este estudio presentaron un caparazón más alto y largo que los machos, lo cual resultaría en un mayor volumen relativo del desarrollo gonadal dentro del caparazón (Hartnoll, 1985). Estas diferencias en el largo del caparazón entre hembras y machos fueron también observadas en el camarón *Xiphopenaeus kroyeri* por Bissaro y col. (2012) y en *Palaemonetes antennarius* (Anastasiadou y col., 2009).

El alto grado de variación en la forma de *M. borellii* fue representado por el desplazamiento de las espinas superiores a la derecha o a la izquierda del rostro. Este fue afectado por el número variable de espinas en los márgenes superiores e inferiores

del rostro en esta especie. La variación en el número de espinas en el rostro de camarones de agua dulce, incluyendo *M. borellii* fue reportada por Ringuelet (1949). Adicionalmente, García-Dávila y col. (2005) mostraron una alta variabilidad intrapoblacional en el número de espinas en poblaciones de *Palaemonetes* spp. El rostro de *M. borellii* difirió en forma y tamaño entre hembras y machos en la mayoría de las poblaciones. El rostro largo y fino de machos podría ser explicado por las diferencias de sexos en decápodos, lo cual está relacionado a la defensa del territorio, combate, visualización y cortejo (Boschi, 1981; Collins, 2001). Sin embargo, como se mencionó en párrafos anteriores, el rol del rostro en el patrón de comportamiento general es discutido. En camarones, esta estructura está relacionada a la segregación sexual, madurez gonadal y tamaño, al hábitat, comportamiento de apareamiento, movilidad, alimentación, y a la respuesta de depredadores (Sardà y Demestre, 1989; Kapiris y Thessalou-Legaki, 2001; May-Kú y col., 2005; Kapiris y Kavvadas, 2009; Ocasio-Torres y col., 2014).

Las relaciones interpoblacionales entre las formas de los individuos de las poblaciones cercanas, y aquella ubicada en lugares más alejados presentaron, en general, el mismo patrón en *M. borellii* y *T. borellianus*. Los camarones y cangrejos de las poblaciones más cercanas, en términos de ubicación geográfica (latitud y longitud), fueron diferentes en forma a los de la población más alejada. Además, aunque las variables ambientales, físicas, latitud y longitud mostraron un ordenamiento en relación a las poblaciones, las diferencias morfométricas observadas entre los individuos de sitios cercanos y el más alejado se debieron a la ubicación geográfica (latitud y longitud). Observaciones similares han sido reportadas en un estudio del camarón *M. vollenhovenii*, en el cual las variaciones morfológicas entre poblaciones dependieron de las distancias entre cuatro ríos en Côte d'Ivoire (Konan y col., 2010), de tal manera que cuanto mayor fueron las distancias entre los sitios, mayor fueron las diferencias fenotípicas en los camarones (Konan y col., 2010). Adicionalmente, Tzeng y col. (2001) encontraron divergencias morfológica considerables entre diferentes grupos geográficos del camarón punto-rojo *Metapenaeopsis barbata* de Taiwan. Por otra parte, las variables morfométricas también fueron efectivas para comparar poblaciones alejadas del camarón *Atyaephyra desmarestii* de hábitats de agua dulce en el noroeste de Grecia (Anastasiadou y Leonardos, 2008). En el camarón *Penaeus monodon* fueron registradas diferencias morfométricas entre poblaciones geográficas indicando que la variación

morfológica refleja las diferencias en la distribución geográfica (Sun y col., 2013). Estudios de morfometría geométrica entre poblaciones de decápodos indican variaciones de forma a lo largo de gradientes de distribución geográfica (Hopkins y Thurman, 2010; Giri y Collins, 2014; Torres y col., 2014 a y b), y en relación a las distancias entre poblaciones (Torres y col., 2014a). Esta variación puede ser producto del nivel de intercambio de individuos entre poblaciones más o menos distantes, con barreras o facilitadores de movimiento (Cardini y col., 2007; Vonlanthen y col., 2009). Además, fueron encontradas diferenciaciones morfométricas entre truchas nativas de cuatro ríos de Grecia Occidental y esto fue atribuible en mayor medida a la diferenciación genética, visible en el fenotipo, de las poblaciones cercanas y alejadas, que a las variables ambientales (Liasko y col., 2012). Por otra parte, correlaciones positivas fueron registradas entre las formas de una especie de coleóptero y las distancias geográficas entre las poblaciones, considerando que los cambios de la forma reflejan una diferenciación genética entre las poblaciones (Alibert y col., 2001). Las variaciones morfológicas han sido reconocidas como indicadores de patrones de gradientes de distribución geográfica en diferentes especies, mostrando diferencias en las poblaciones a lo largo de una escala temporal o geográfica (Cardini y col., 2007; Vonlanthen y col., 2009). En este sentido, las diferencias en las formas entre las poblaciones cercanas y la población alejada en este estudio podría deberse a las distancias, en relación a un gradiente de distribución entre las mismas.

Sin embargo, a pesar de las diferencias observadas en las especies, algunas poblaciones tendieron a no diferenciarse, mostrando similitudes en las formas con la población más lejana. Este patrón de variación también se observó en el cangrejo *Z. collastinensis*, que presentó similitudes en la forma con la población más alejada. Esto podría deberse a que el sitio más alejado no se encontró “aislado” de los demás, pudiendo existir intercambio génico entre las poblaciones. De acuerdo a Macholán (2001) y Grave y Diaz (2001), el aislamiento geográfico juega un rol importante en impedir el flujo de genes entre poblaciones, permitiendo así la diferenciación en las formas. Aunque la población alejada tendió a diferir de la mayoría de las cercanas en la forma de sus individuos, las distancias no fueron suficientes en generar grupos aislados geográficamente. Las especies recolectadas pertenecieron a puntos de ríos conectados entre sí en una escala meso y microgeográfica, lo que permitiría el intercambio y conectividad entre las poblaciones (Cowen y Sponaugle, 2009; Carvalho-Batista y col.,

2014). En estas escalas, la conectividad, y su impacto en las dinámicas poblacionales, están fuertemente relacionados con las distancias entre las poblaciones y la dispersión de los individuos (Alibert y col., 2001). Esto hace a las poblaciones sensibles al aislamiento geográfico, lo cual va a depender de la escala, barreras, característica del ambiente y de individuos (Alibert y col., 2001). Además, la conectividad hidrológica de estos sistemas lóticos actúa como un puente entre hábitats y con esto el intercambio de organismos (Jenkins y Boulton, 2003).

Las variaciones morfométricas entre los individuos de poblaciones cercanas presentaron mayores similitudes entre sí que con la población más distante. Este solapamiento entre las formas de poblaciones próximas, se observó en general en las tres especies estudiadas, con algunas diferencias en las especies de cangrejos. Los estudios de la variación morfológica son importantes para dilucidar patrones observados en la variación de caracteres fenotípicos y genéticos entre poblaciones (O'Reilly y Horn, 2004). Esto ha sido observado en el cangrejo decápodo *Pachygrapsus marmoratus* (Fabricius 1787), en el cual se observa que la baja diferenciación geográfica es atribuible al flujo genético y a la consecuente homogenización que resulta de la distribución continua de esta especie y su libre dispersión (Silva y col., 2009). Además, en escalas microgeográficas (como la de este estudio), las relaciones morfométricas muestran relaciones con la distancias entre las poblaciones y con el grado de conectividad de las mismas (Alibert y col., 2001).

Adicionalmente, las relaciones entre poblaciones, por ejemplo, el flujo genético, en un sistema dinámico con llanura de inundación, dependen de las fluctuaciones hídricas (Williner y col., 2010). En sistemas con llanura de inundación, las conexiones dentro de cuencas y entre cuencas activadas por la dinámica hídrica son un excelente mecanismo de dispersión de organismos (José de Paggi y Paggi, 2007). La conectividad hidrológica provee un corredor a la biota; los componentes del sistema pueden moverse entre parches y asumir la presencia del agua como un puente entre los hábitats de los organismos (Jenkins y Boulton, 2003). En este sentido, mientras que la ubicación geográfica explicó las diferencias en las formas entre la población más lejana, la conectividad y dinámica de los ríos y la dispersión de las especies dentro de un sistema con llanura de inundación explicarían la baja diferenciación en la formas entre poblaciones más cercanas. Por ejemplo, fluctuaciones en el nivel del agua determinan el nivel de conectividad entre ambientes leníticos y lóticos, así como el tiempo de

residencia del agua define la tasa de intercambio de nutrientes y organismos (José de Paggi y Paggi 2007).

Las similitudes entre las formas de los camarones y cangrejos de poblaciones próximas también podrían atribuirse al flujo de la corriente de agua. Este se vuelve particularmente importante en sistemas con llanura de inundación debido a que el régimen de flujo organizaría los ecosistemas lóticos. En ríos, la estructura física del ambiente y así el hábitat, son influenciados en gran parte por procesos físicos, especialmente el flujo de agua del canal, y entre el canal y la llanura de inundación (Poff y col., 1997). La velocidad y la magnitud del flujo del agua pueden reflejar fuerzas experimentadas por los organismos en la corriente (Poff y Ward 1992). Estos factores tienen un efecto en la distribución de la fauna y en el movimiento de invertebrados acuáticos (Olden y col., 2004).

A pesar del patrón de diferenciación que mostraron las variables ambientales y físicas en relación a las poblaciones, los individuos de las poblaciones cercanas fueron similares en las formas de su cefalotórax. En este sentido, las variables ambientales no explicaron las variaciones morfométricas en camarones y en cangrejos. La mayoría de los estudios realizados en sistemas acuáticos con llanura de inundación mostraron que independientemente de las variables ambientales, las fluctuaciones hídricas constituyen un importante macrofactor temporal y espacial (Neiff y col., 2001; Winemiller, 2004; Arrington y col., 2006; Montoya y col., 2006; Rossi y col., 2007; Mayora y col., 2013). Estas fluctuaciones regulan las variables ambientales y explican la riqueza, distribución y abundancia de los organismos que viven en estos sistemas (Neiff y col., 2001; Rossi y col., 2007; Mayora y col., 2013). Con esto se observó que las conexiones entre cuencas y conexiones intra-cuencas, activadas por la dinámica hídrica son un excelente mecanismo de dispersión afectando dinámicamente las poblacionales de rotíferos (José de Paggi y Paggi, 2007). Por otro lado, fueron estudiados en ríos neotropicales los efectos de los flujos variables del río como respuesta a disturbios naturales sobre la distribución y abundancia de camarones a lo largo de diferentes gradientes (Covich y col., 1996). Por consiguiente, las fluctuaciones hídricas afectan fuertemente las dinámicas poblacionales y con esto los movimientos de los organismos. Así, fueron reconocidos cuatro diferentes estados en las densidades de palemónidos y tricodactílicos, en el Río Paraná Medio, coincidiendo con movimientos y períodos reproductivos durante el ciclo hídrico (Collins y col., 2007; Williner y col., 2010). El

incremento en las poblaciones del camarón *M. amazonicum* en el Río Amazonas estuvo relacionado con las migraciones durante las inundaciones (Walker and Ferreira 1985). Estudios en el camarón *Palaemon longirostris* muestran a las migraciones y movimientos, en un río del suroeste de Portugal, como respuesta a variaciones en las condiciones ambientales reguladas por la dinámica del río (Cartaxana, 1994). Movimientos de la langosta de agua dulce *Procambarus fallax* fueron registrados por variaciones en la abundancia en niveles altos o bajos del agua en ríos tropicales (Cook y col., 2014).

En escalas microgeográficas, la conectividad y su impacto en las dinámicas poblacionales están fuertemente relacionados con la capacidad de dispersión de los individuos, es decir, su capacidad para hacer frente a los obstáculos, así como para moverse a través de largas distancias (Alibert y col., 2001). En este sentido la similitud y diferencias entre las formas de individuos de las poblaciones pueden también ser entendidas a la luz del modo de dispersión de las especies de decápodos estudiadas. Las poblaciones de decápodos experimentan movimientos continuos dentro de cada ambiente acuático de la llanura de inundación con ritmos definidos, lo que podría estar inducido por factores abióticos y bióticos en un sistema dinámico en relación a escalas espaciales y temporales (Williner y col., 2010). Los movimientos de larga distancia del camarón *M. borellii* y del cangrejo *T. borellianus* se producen de forma pasiva, transportados por el flujo del agua o la vegetación acuática (Williner y col., 2010). La asociación del camarón *M. borellii* a plantas acuáticas flotantes como *E. crassipes* fue registrada por Collins (2005), Poi de Neiff y Neiff (2006) y Williner y col., (2010). Otros camarones del género *Macrobrachium* también fueron encontrados asociados a las raíces de *E. crassipes* en el Delta Orinoco (Montoya, 2003). El cangrejo *T. borellianus* es un miembro importante en la colonización de raíces de plantas flotantes de las comunidades litorales (Poi de Neiff y Neiff, 1980; Poi de Neiff y Carignan, 1997; Collins y col., 2006b; Poi de Neiff y Neiff, 2006). Adicionalmente, el movimiento del agua del régimen hídrico es uno de los principales factores que regulan el crecimiento y la distribución de plantas acuáticas en ríos y arroyos (Chambers y col., 1991), afectando movimientos pasivos de camarones y cangrejos asociados (Williner y col., 2010). Las crecidas o bajantes del Río Paraná provocan el movimiento de masas compactas de vegetación acuática (Sabattini y Lallana, 2007). La deriva de vegetación flotante mueve materia orgánica, macroinvertebrados y otros organismos de un lugar a otro en un

sistema dinámico de llanura de inundación contribuyendo a la dispersión de las especies (Sabattini y Lallana, 2007) y a la conectividad entre diferentes aéreas (Neiff y Poi de Neiff, 2000). En este sentido, las similitudes de las formas de *M. borellii* y *T. borellianus* entre poblaciones podría deberse a la dispersión a través de macrófitas flotantes. Estos movimientos generarían un mayor flujo génico y así una mayor homogenización morfométrica entre las poblaciones, promoviendo la conectividad poblacional (Silva y col., 2009). Además, el régimen hídrico de un sistema de llanura de inundación tiende a homogeneizar poblaciones entre cuerpos de agua en períodos de aguas altas, disminuyendo las diferencias entre las poblaciones de sitios cercanos (Gomes y col., 2012). Recientes estudios con otros decápodos de varios puntos de costas de Suramérica mostraron cierta homogeneidad genética entre las poblaciones debido a la alta capacidad de dispersión de larvas planctónicas (Terossi y Mantelatto, 2012; Rossi y Mantelatto, 2013). Aunque estos autores encontraron algunas incongruencias entre la dispersión y el fenotipo, estudios de la variación morfológica pueden dilucidar patrones observados en características genéticas entre poblaciones (O'Reilly y Horn, 2004).

En este estudio los grupos se separaron por el origen de captura de cada individuo (suponiendo la pertenencia a cada sitio). Sin embargo, esta separación se realizó con fines metodológicos con el objetivo de observar las relaciones entre los sitios. Luego de la interpretación de los datos, se observó que los decápodos efectúan posibles movimientos entre sitios cercanos de un sistema dinámico con llanura de inundación. Por lo tanto, al observarse cierto solapamiento entre las formas de poblaciones cercanas, la pertenencia de los individuos a cada sitio no sería tan precisa. A pesar de la gran similitud entre poblaciones próximas, en el cangrejo *T. borellianus* algunas poblaciones tendieron a ser algo más diferente que lo que ocurre en *M. borellii*. Más aún, el cangrejo *Z. collastinensis* mostró un patrón diferente de variación de forma entre las poblaciones (cercanas y alejadas) en comparación con *T. borellianus* y *M. borellii*. Esto podría deberse a los distintos morfotipos de las tres especies estudiadas y a los diferentes comportamientos, dispersión e historia de vida. *Trichodactylus borellianus* tiene una amplia distribución latitudinal desde Amazonas hasta Paraguay y el sur de la cuenca del Paraná (Magalhães y Türkay, 1996). Este cangrejo está estrechamente relacionado a las raíces de la vegetación acuática flotante (*Eichhornia* sp.), y varía sus densidades a lo largo del año de acuerdo con una frecuencia bimodal en

relación al régimen hídrico (Collins y col., 2006b; Collins y col., 2007). La dispersión de este cangrejo es pasiva, dependiendo del flujo del agua y del movimiento de la vegetación acuática flotante en ríos, pudiendo ser esta capacidad de dispersión menor que en los camarones (Williner y col., 2010). Esto podría explicar las similitudes entre las formas de cangrejos de sitios cercanos, sin embargo, las diferenciaciones observadas podrían deberse a la ausencia de movimientos natatorios de este cangrejo, que depende de la vegetación para dispersarse. Por otra parte, aunque el camarón *M. borellii* también realiza movimientos de larga distancia de forma pasiva a través de plantas flotantes, también efectúa regularmente micro-desplazamientos migratorios dentro de las lagunas o ríos (Williner y col., 2010). Estos movimientos activos podrían ser causados por el uso exhaustivo de parches y también por la búsqueda de nuevos parches (Williner y col., 2010). Además, el modo de locomoción entre el morfotipo camarón y cangrejo indicaría diferentes capacidades de dispersión entre ambos. Los camarones tienen un abdomen desplegado que le permite una mayor dispersión y movilidad, en contraste con otros decápodos como los cangrejos (Ruppert y Barnes, 1994). Adicionalmente, aunque *M. borellii* no es una especie de estuario, existen especies del género *Macrobrachium* que tienen respuestas migratorias a los cambios en la salinidad del agua y migran corriente abajo para reproducirse en ambientes más salinos (Anger, 2013). Asimismo, este camarón es uno de los más comunes y ampliamente distribuidos macrocrustáceos de la cuenca del Plata (norte de Argentina, Paraguay y sur de Brasil) (Morrone y Lopretto, 1995). Por lo tanto, es posible que las habilidades natatorias del morfotipo camarón, los movimientos pasivos y activos (micro-desplazamientos) y su historia de vida, combinadas con la dinámica y conectividades hídricas del sistema de llanura de inundación expliquen la baja diferenciación morfológica entre las poblaciones en este estudio. El cangrejo *Z. collastinensis* tiene una distribución restringida a Argentina (Magalhães y Türkay, 1996), una historia de vida y hábitos ecológicos distintos que *M. borellii* y *T. borellianus*. Estos cangrejos hacen cuevas profundas, por lo que presentan hábitos cavícolas y más terrestres, pasando la mayor parte de su ciclo de vida en las orillas de los ríos (Williner y col., 2010). Las diferencias entre las formas de *Z. collastinensis* entre sitios en comparación con *M. borellii* y *T. borellianus*, podrían deberse a la menor capacidad de dispersión de este cangrejo debido a presentar hábitos más terrestres. Sin embargo se observaron solapamientos y similitudes entre algunas poblaciones en relación a las formas, evidenciando cierta dispersión entre los individuos

de los sitios. Por ejemplo, el cangrejo *Z. oronensis* tiene comportamientos migratorios que desarrolla durante los períodos de bajante del río, exponiéndose a depredadores que habitan en los ecosistemas circundantes (Williner y col., 2009; Williner y col., 2010). Además, la localización de las cuevas de *Z. collastinensis* se modifica en relación al nivel del río (Williner y col., 2010), por lo que se podría pensar que estos cangrejos se mueven en relación a la dinámica del río. Asimismo, en este estudio se registraron ejemplares de *Z. collastinensis* de tallas pequeñas y medianas entre la vegetación flotante en algunos sitios, lo que evidenciaría la dispersión pasiva de esta especie. Sin embargo, existe escasa información acerca de las formas de dispersión de esta especie (Williner y col., 2010). En este sentido, los hábitos más terrestres de *Z. collastinensis* y el registro en macrófitas flotantes, junto con la conectividad y dinámica de ríos con llanura de inundación podrían explicar las diferencias y similitudes observadas entre las formas de cangrejos de diferentes sitios en este estudio.

Los resultados de este estudio documentaron las variaciones en la forma del cuerpo dentro y entre poblaciones del camarón *M. borellii* y de los cangrejos *T. borellianus* y *Z. collastinensis* en ríos conectados con llanura de inundación utilizando morfometría geométrica. La variación en la forma del cefalotórax entre poblaciones está relacionada a las conectividades hidrológicas, y a la dinámica poblacional modulada por las características del sistema con llanura aluvial, el cual permite que las poblaciones permanezcan conectadas influenciando la dispersión de los decápodos. Estos resultados consideraron la importancia de los sistemas acuáticos dinámicos como un macrofactor que modula la distribución de fauna y los movimientos de invertebrados acuáticos. Adicionalmente, la dispersión de los decápodos de agua dulce estaría relacionada con el morfotipo, la forma de locomoción e historia de vida junto con la dinámica y conectividades hidrológicas de un sistema de llanura de inundación. En este sentido, en ríos con régimen estacional, el movimiento de cangrejos y camarones entre los hábitats acuáticos debe ser importante en la persistencia de la población (Odinetz-Collard y Magalhães, 1994; Montoya y col., 2014). Lo mencionado en este apartado fue discutido por Torres y col. (2014a y b)

Variaciones morfométricas entre individuos: entre poblaciones cercanas (sitios) en los tres momentos de muestreo (M1, M2 y M3) en relación a la ubicación geográfica.

La relación de la forma del caparazón entre sitios, de las tres especies estudiadas (*M. borellii*, *T. borellianus* y *Z. collastinensis*) recolectadas de ríos conectados en una escala microgeográfica, fue diferente durante los momentos del régimen hídrico. En este sistema ecológico, las micro-fluctuaciones hídricas dentro de períodos ordinarios de crecientes y bajantes, impactaron en las relaciones entre las formas de las poblaciones, y con esto, en la conectividad poblacional. Esto sugiere que hubo intercambio de los individuos entre sitios por el proceso dinámico de los ríos. Generalmente, los ríos en sistemas de llanura de inundación exhiben heterogeneidad que varía a lo largo de múltiples escalas temporales y espaciales (Neiff y col., 2001). La variabilidad en escalas cortas de tiempo, como las inundaciones estacionales, afecta la viabilidad de las poblaciones dentro de ríos o arroyos a través de cambios en el reclutamiento, supervivencia y dispersión (Poff y col., 1997). En adición a esto, la conectividad hidrológica juega un rol importante en el movimiento de las poblaciones por la conexión de varios parches de paisaje (Ward, 1989; Amoros y Bornette, 2002; Pringle, 2003).

Las formas de *M. borellii* de los sitios de los ríos Paraná y Salado fueron más similares cuando el río se encontraba creciendo. Esto fue similar en *T. borellianus*, en el cual, a pesar de las diferencias observadas entre sitios del río Paraná y del río Salado, los cangrejos de los sitios del río Paraná y del río Saladillo fueron similares en forma a los cangrejos del sitio Sauce Viejo. En este sentido, se observó un mayor solapamiento (similitudes) en las formas entre los sitios en este momento en ambas especies. El cangrejo *Z. collastinensis* presentó un patrón contrario a *M. borellii* y *T. borellianus*. Así en esa especie, los cangrejos del río Paraná y Salado fueron más similares en la forma cuando los ríos comenzaron a bajar.

Las similitudes entre las formas en *M. borellii* y *T. borellianus* (en aguas con tendencia a subir) y en *Z. collastinensis* (en aguas con tendencia a bajar) podrían estar relacionadas a los movimientos de estas especies, a través de las conectividades y a las dinámicas hídricas de un sistema con llanura de inundación. Generalmente, los patrones de flujo se vuelven más importantes en sistemas con llanura aluvial porque las corrientes tienen un efecto en la distribución de la fauna y en los movimientos de invertebrados acuáticos (Olden y col., 2004; Grönroos y col., 2013). Los movimientos de decápodos de agua dulce son inducidos por factores bióticos y abióticos en un

sistema dinámico con llanura de inundación y estos movimientos pueden ocurrir a diferentes escalas espaciales y temporales (Williner y col., 2010). Como se mencionó en párrafos anteriores, el camarón *M. borellii* y el cangrejo *T. borellianus* se mueven pasivamente asociados a las migraciones de macrófitas (Collins y col., 2006b; Williner y col., 2010). *Zilchiopsis collastinensis* fue encontrado asociado con macrófitas en este estudio, lo que podría sugerir movimientos pasivos de esta especie entre cuerpos de agua. Así, como se indicó en el apartado anterior, el flujo del agua dentro de un régimen hídrico es uno de los principales factores que regulan el crecimiento y la distribución de plantas acuáticas en arroyos y ríos y afecta los movimientos pasivos de crustáceos (Chambers y col., 1991). Esto también fue reportado por Schiesari y col. (2003), quienes documentaron el rol potencial de las raíces de las macrófitas en la dispersión de organismos a través de bancos y posiblemente a través de largas distancias en ríos amazónicos.

Las formas de *M. borellii* y *T. borellianus* no se relacionaron a la ubicación geográfica durante el período de aguas en crecida, mientras que las formas de *Z. collastinensis* no se relacionaron a la ubicación cuando el agua tendió a disminuir el nivel, presentando mayor similitud. Esto implicaría que las características morfológicas no estuvieron relacionadas a la latitud-longitud, con un alto grado de solapamiento en la forma entre varios sitios independientemente del origen del río. De esta manera, los cangrejos de sitios distantes tuvieron similares características en sus formas. Así, el flujo de la corriente de agua se vuelve particularmente importante en un sistema con llanura de inundación porque el flujo del régimen organiza el ecosistema del río y afecta fuertemente las dinámicas poblacionales (Poff y col., 1997, Neiff y col., 2001). Como se mencionó en párrafos anteriores, se observaron cuatro momentos diferentes en las densidades de palemónidos y tricodactílicos en el Río Paraná Medio, coincidiendo con eventos del ciclo hidrológico (Collins y col., 2007, Williner y col., 2010). Además, el régimen hídrico tiende a homogeneizar las poblaciones entre los cuerpos de agua durante períodos de aguas altas, atenuando las diferencias entre poblaciones (Gomes y col., 2012).

Por otra parte, durante el período de aguas con tendencia a bajar, las formas de *M. borellii* y *T. borellianus*, y en aguas bajas (*M. borellii*), se ordenaron a lo largo de un gradiente distribucional en relación a la ubicación geográfica. Contrariamente, las formas de *Z. collastinensis* estuvieron relacionadas a la latitud-longitud en aguas con

tendencia a subir. Durante estas fases, los cangrejos de sitios cercanos fueron más similares en sus formas y los de sitios alejados más diferentes. En el camarón *M. vollenhovenii* también se observaron variaciones morfológicas entre las poblaciones en función de las distancias entre cuatro ríos en Côte d'Ivoire (Konan y col., 2010). Así, los análisis morfométricos son una importante herramienta para evaluar patrones de variación de forma en invertebrados en función de la ubicación geográfica (Alibert y col., 2001, Krapivka y col., 2007).

En consecuencia, en este estudio no se encontró un patrón general de distribución de las especies durante las fases del régimen hidrológico. Las relaciones entre la forma y un gradiente latitudinal-longitudinal (distribucional) podrían estar afectadas por la conectividad hidrológica entre los ríos y por las dinámicas del sistema con llanura de inundación. Estudios de la variación morfológica pueden dilucidar patrones observados en características genéticas entre poblaciones (O'Reilly y Horn, 2004). Por ejemplo, la baja diferenciación morfológica y geográfica para el cangrejo decápodo *Pachygrapsus marmoratus* fue atribuible al flujo abierto de genes y a la consecuente homogenización (Silva y col., 2009). Adicionalmente, estudios del cangrejo *Carcinus maenas* sugirieron un alto grado de conectividad con poca evidencia en la reducción del flujo génico (Silva y col., 2010). En relación a las similitudes entre las formas, se podría interpretar que el flujo génico entre poblaciones puede contrarrestar los cambios de frecuencias de genes por selección, imponiendo un límite en la adaptación local. La migración generalmente tiene un rol importante en la evolución, afectando los patrones espaciales y la adaptación a los ambientes locales (Hellberg y col., 2002).

En relación a lo indicado anteriormente, se podría interpretar que en bajante, la menor corriente del agua disminuye la dispersión de plantas flotantes y con esto los movimientos de organismos asociados (Sabattini y Lallana, 2007), como *M. borellii* y *T. borellianus*. La velocidad del agua varía en relación al régimen hídrico de un sistema de llanura de inundación, disminuyendo en aguas bajas (Drago, 2007). Además, la corriente y el movimiento del agua afectan la dispersión de plantas flotantes libres (Lacoul y Freedman, 2006; Downing-Kunz y Stacey, 2011). Según Sabattini y Lallana (2007), las plantas acuáticas flotantes libres como *E. crassipes* ocupan posiciones intermedias o muestran desplazamientos hacia el centro o hacia la orilla de acuerdo con

el nivel hidrométrico y el efecto del viento. En este sentido, y al tratarse de micro-fluctuaciones, se podría interpretar que en este momento intermedio de aguas con tendencia a bajar, las plantas flotantes muestran desplazamientos hacia el centro o hacia la orilla en los cuerpos de aguas. Así, la dispersión intermedia de macrófitas flotantes provocaría la diferenciación de las formas de los individuos asociados, como *M. borellii* y *T. borellianus*, (Collins y col., 2006b; Williner y col., 2010) entre los sitios, relacionada con la menor movilidad. Adicionalmente, en este momento, las variaciones de forma estuvieron relacionadas a la ubicación geográfica de los sitios, mostrando una mayor diferenciación, lo que indicaría una menor dispersión y con esto menor movimiento de alelos. La migración o dispersión implica flujo de genes: transferencia de alelos del conjunto de genes de una población al conjunto de otra población (Freeman y col., 2002). Estas características genéticas entre poblaciones pueden observarse en la variación morfológica del fenotipo (O'Reilly y Horn, 2004).

El camarón *M. borellii* en este momento presentó un patrón intermedio en las variaciones de forma, mostrando también similitud entre algunos sitios. Por lo que las formas de los camarones fueron similares entre sí cuando el agua comenzó a bajar, pero se empezaron a observar algunas diferencias, como ocurrió en *T. borellianus*. Esto podría sugerir diferentes tasas de dispersión entre *M. borellii* y *T. borellianus*, a pesar de mostrar similar patrón de variación morfométrica en los momentos. El camarón *M. borellii* presenta micro-desplazamientos (Williner y col., 2010), lo que podría indicar una dispersión activa en esta especie. Así, cuando el río comenzó a bajar, junto con la dispersión intermedia de macrófitas flotantes (Sabattini y Lallana, 2007), los camarones presentaron cierta movilidad, mostrando mayor similitud entre las formas. Pero al tratarse de micro-fluctuaciones y de un período intermedio de aguas con tendencia a bajar, comenzaron a diferenciarse en las formas entre algunos sitios, mostrando menor movilidad.

Luego, al empezar a subir el río, el flujo del agua provocaría el desplazamiento de plantas flotantes, permitiendo una mayor dispersión de los organismos asociados (Sabattini y Lallana, 2007), como *M. borellii* y *T. borellianus*; y con esto mayor similitud entre las formas y menor relación con la ubicación geográfica. Los períodos de inundación o tormenta, pueden romper segmentos de vegetación y formar islas o balsas flotantes transportados por el viento y la corriente del agua (Ngari y col., 2009; Downing-Kunz y Stacey, 2011). Así, la deriva de camalotes mueve materia orgánica,

macroinvertebrados y otros organismos de un lugar a otro contribuyendo a la dispersión de las especies (Sabattini y Lallana, 2007), a la conectividad entre diferentes aéreas (Neiff y Poi de Neiff, 2000) y con esto al mayor flujo génico. El efecto general de la migración o dispersión es que: tiende a homogeneizar las frecuencias alélicas a lo largo de las poblaciones (Freeman y col., 2002).

Por último, en el camarón *M. borellii*, la mayor diferenciación entre las formas de los sitios se observó con más detalle en el momento de estiaje, y estas variaciones morfométricas estuvieron relacionadas a la ubicación geográfica. Esto se relacionaría a que en aguas bajas, las plantas flotantes son retenidas en las lagunas en una posición intermedia o marginal (Sabattini y Lallana, 2007), provocando una menor dispersión entre los individuos y con esto una mayor diferenciación morfométrica entre las poblaciones.

En el cangrejo *Z. collastinensis*, como se mencionó en párrafos anteriores, se observó un patrón contrario al de *M. borellii* y *T. borellianus* en relación a las variaciones de formas en los momentos. Esto puede ser explicado por el comportamiento y la historia de vida de estas especies, indicando algún tipo de dispersión diferencial entre las mismas. La tasa real de migración entre poblaciones en especies distintas varía enormemente, dependiendo de lo móviles que sean los individuos en los distintos estadios del ciclo de vida (Freeman y col., 2002). Por ejemplo, *Z. collastinensis* es un cangrejo cavador de gran tamaño que pasa la mayor parte de su vida en los bancos de los ríos en cuevas (Williner y col., 2009). En contraste, *T. borellianus* es un cangrejo de tamaño pequeño que habita las raíces de plantas acuáticas, y sus movimientos dependen de las migraciones de macrófitas (Collins et y col., 2006b). *Macrobrachium borellii* se mueve pasivamente a través plantas flotantes pero también presenta micro-desplazamientos dentro de los cuerpos de agua (Williner y col., 2010). Esto indica que estas especies podrían tener tasas de dispersión diferentes, como fue previamente sugerido por Bohonak y Jenkins (2003) para invertebrados.

A pesar de las diferencias de forma encontradas en las especies durante los momentos, las formas fueron más similares a los individuos del sitio río abajo, localizado donde los ríos convergen entre sí, cuando el agua tendió a subir. Esto sugiere que hubo intercambios en los organismos a lo largo de un gradiente aguas arriba-aguas abajo, referido a una conexión longitudinal (Ward, 1989). En este apartado se mostraron evidencias de que las especies *M. borellii*, *T. borellianus* y *Z. collastinensis* de

diferentes sitios del Río Paraná Medio estuvieron conectadas; sin embargo, el flujo de organismos cambió con las diferentes fases del régimen hídrico. Más precisamente, esto es indicativo de un tipo específico de conectividad hidrológica (en un contexto ecológico) que resulta de la transferencia mediada por el agua de materia, energía y organismos dentro o entre los momentos del ciclo hídrico. Estas conexiones entre organismos pueden cambiar como una función de régimen hídrico en un sistema con llanura de inundación. Esta alteración en la conectividad es de esperarse debido a que la conectividad hidrológica opera en dimensiones longitudinales, laterales, verticales y temporales (Ward, 1989), aunque no fueron evaluadas las conexiones laterales y verticales en este estudio. Además, el carácter distintivo de los macrosistemas con llanura de inundación es que el nivel del agua afecta las dinámicas y las relaciones entre las poblaciones (Poff y col., 1997; Neiff y col., 2001). En este sentido, las evidencias de este estudio son particularmente relevantes en el contexto del flujo ecológico. Cuando los ríos se ven alterados por una actividad humana, la dinámica hídrica de una llanura de inundación podría ayudar a mantener la integridad ecológica de decápodos, influenciando el flujo y la conectividad poblacional.

4.1.3. Estudios genético-poblacionales

Las poblaciones del camarón *M. borellii* de los sitios Santo Tomé y Miriñay, considerando una escala mesogeográfica, estuvieron levemente estructuradas presentando flujo génico entre ambas. Los estudios genéticos en camarones del género *Macrobrachium* sugieren diferentes patrones de estructura genética entre poblaciones. Por ejemplo, Cook y col., (2002) observaron que no hay estructuración genética aparente en el camarón *M. australiense*, ya sea entre subcuencas o entre sitios dentro de las subcuencas debido a la alta capacidad de dispersión de esta especie. En este estudio, se observó flujo génico, pero también una leve estructuración de las poblaciones. Esto podría deberse a que aunque se observan micro-desplazamientos y movimientos pasivos en el camarón *M. borellii* (Williner y col., 2010), este no presenta patrones extensos de dispersión y recolonización, con estadio larval pelágico en su ciclo de vida como *M. australiense* (Cook y col., 2002). Las especies con una capacidad de dispersión pronunciada, presentan típicamente una estructura genética poblacional invariante (Daniels y col., 2002), lo cual no se observó en este estudio debido a la estructuración

encontrada. Contrario a lo observado, fueron registradas diferencias genéticas a nivel de cuencas entre poblaciones de *M. australiense*, indicando que las poblaciones se agrupan en dos clados (dos clusters) que corresponden geográficamente a dos cuencas (Carini y Hughes, 2004; Cook y col., 2002). También, en el camarón *M. nipponense* se observaron diferencias genéticas explicadas por las características ambientales y las barreras geográficas, sugiriendo la existencia de dos poblaciones (Ma y col., 2012). En este sentido, las variaciones genéticas entre poblaciones podrían depender de las escalas espaciales. Por ejemplo, en el cangrejo *Potamonautes perlatius*, se indicó la ausencia de estructura genética a pequeñas escalas espaciales, pero mayor diferenciación a escalas mayores (Daniels, 2003).

De esta manera, lo observado en este estudio correspondió a patrones intermedios de flujo génico y estructuración, sugiriendo el intercambio de individuos entre poblaciones más o menos distantes (Vonlanthen y col., 2009). El flujo génico sugiere que las poblaciones consideradas se encontraron conectadas. Aunque éstas presentaron diferencias y estuvieron levemente estructuradas, las distancias o las posibles barreras no fueron suficientes en generar poblaciones con niveles altos de estructuración. En el camarón *M. rosenbergii* los niveles de diferenciación genética entre poblaciones fueron bajos, indicando una relación estrecha entre los ríos con un alto nivel de flujo de genes (Khan y col., 2014). Los camarones en este estudio, pertenecieron a puntos de ríos conectados entre sí en una escala mesogeográfica, lo que permitiría el intercambio y conectividad entre las poblaciones (Cowen y Sponaugle, 2009; Carvalho-Batista y col., 2014). La conectividad hidrológica juega un rol importante en el movimiento de las poblaciones por la conexión entre los parches que definen el paisaje observado (Ward, 1989; Amoros y Bornette, 2002; Pringle, 2003). Además, el camarón *M. borellii* efectúa movimientos pasivos al ser transportados por la vegetación acuática flotante (Williner y col., 2010), influyendo en el flujo génico y las conectividades de las poblaciones de estudio. En poblaciones del camarón *M. olfersii*, la diferenciación genética decrece debido a que las larvas podrían ser transportadas a través de la vegetación acuática (Rossi y Mantelatto, 2013).

En relación a otros grupos de decápodos de agua dulce, poblaciones del pseudocangrejo *Aegla uruguayana* pertenecientes a la Cuenca del Plata mostraron conexiones más efectivas debido a las características hidrológicas de los ríos (Giri y col., 2014). Esto fue similar a lo observado en este estudio, debido a que ambas

poblaciones pertenecieron a esta misma cuenca. Por otro lado, equivalente a los registros de este trabajo, las poblaciones del cangrejo *P. calcaratus* estuvieron moderadamente estructuradas, indicando que las poblaciones comparten un ancestro común reciente, con niveles moderados de flujo génico reciente (Daniels y col., 2002). En contraste con esto, fueron encontradas diferencias genéticas entre poblaciones del cangrejo *P. perlatus* y la langosta *Austropotamobius torrentium* (Daniels y col., 1999; Schubart y Huber, 2006) y de algunas especies de cangrejos de ríos de Sudáfrica y Jamaica (Daniels, 2003; Schubart y Koller, 2005).

El alto grado de heterocigosis observado en las poblaciones de *M. borellii* coincide con lo observado por D'Amato y Corach (1996) quienes indican que la diversidad genética fue más baja en una laguna artificial, que en una población de un pequeño afluente del Río de La Plata. En otras especies del género *Macrobrachium* también fueron registrados altos niveles de variación genética (Divu y col., 2008; Khan y col., 2014). Según Busack (1988), las poblaciones aisladas en lagunas o ríos pequeños iniciales exhibirían niveles más bajos de variación genética que las poblaciones grandes en cuerpos de agua más antiguos abiertos a la migración, como sería el caso de las poblaciones de este estudio. Además, la dinámica de los ríos con llanura de inundación afecta la viabilidad de las poblaciones dentro de ríos o arroyos a través de cambios en el reclutamiento, supervivencia y dispersión de los organismos (Poff y col., 1997), lo que podría explicar la variabilidad genética observada en las poblaciones de este camarón. Asimismo, los ríos con llanura de inundación varían ampliamente en sus características ambientales (Ward y col., 2002; Winemiller, 2004). Esto sugiere un mayor nivel de heterocigosis en las poblaciones de estos ambientes debido a la inestabilidad ambiental (Maynard Smith, 1998; Giri y col., 2014).

En este estudio se observó una mayor heterocigosis en la población de Santo Tomé que en la de Miriñay. Esto podría sugerir un flujo génico aguas abajo, provocando una mayor variabilidad genética en la población de Santo Tomé. En el camarón *M. nipponense*, la diversidad genética de poblaciones aguas abajo fue más alta que las correspondientes aguas arriba debido al impacto del cierre de una represa (Ma y col., 2012). Asimismo, la corriente y las tormentas, junto con las fluctuaciones hídricas en ríos con llanura aluvial provocan la deriva de decápodos aguas abajo a través de movimientos pasivos o activos (Collins y col., 2007; Giri y col., 2014). Esto sugiere intercambios en este camarón a lo largo de un gradiente longitudinal (Ward, 1989).

Las relaciones genéticas entre las poblaciones de Santo Tomé y Miriñay coincidieron con lo observado en el apartado de “variaciones de formas interpopulacionales”, ya que aunque se observaron diferencias entre las formas, estas poblaciones no estuvieron aisladas, presentando un cierto grado de solapamiento. En este sentido, los individuos de ambas poblaciones fueron distintos morfológicamente y genéticamente, pero no se puede asegurar que pertenezcan a dos poblaciones definidas, debido a la existencia de gran variabilidad genética y al flujo génico entre ambas, lo cual pudo observarse en el grado de solapamiento (aunque bajo) entre las formas. De esta manera, similar a lo observado por otros autores, los estudios de la variación morfológica fueron importantes para dilucidar patrones observados en la variación de caracteres fenotípicos y genéticos entre poblaciones (O’Reilly y Horn, 2004).

4.2. Evaluación de las dinámicas y conectividades poblacionales en lagunas

4.2.1. Dinámica poblacional de camarones en lagunas temporalmente aisladas

En este estudio se encontró que la densidad poblacional de los camarones *M. borellii* y *P. argentinus* cambió acorde a las fases de conexión de las lagunas y a la interacción biológica entre estos. La densidad poblacional de los camarones aumentó durante las fases de aislamiento y fue diferente considerando la interacción de las dos especies y las fases de conexión. Además, los camarones fueron más grandes cuando la densidad poblacional fue menor. En este sentido, las poblaciones de camarones estuvieron afectadas por las interacciones biológicas como la relación entre estos, influenciadas por las fases hídricas de conexión.

Los factores más importantes en influenciar la dinámica poblacional considerada en este estudio fueron las fluctuaciones de los ríos, las cuales determinan la conectividad o el aislamiento de un ambiente, junto con la interacción entre las dos especies de camarones. De esta manera, como ya se ha mencionado en esta tesis, el régimen hídrico de los ríos con llanura de inundación es considerado un macrofactor que regula las variables ambientales y el funcionamiento ecológico (riqueza, distribución y abundancia) (Junk y col., 1989; Neiff, 1990; Winemiller, 2004; Mayora y col., 2013). Asimismo, fueron reconocidos cuatro momentos distintos en las densidades de palemónidos y tricodactílicos en el Río Paraná que coincidieron con eventos del

ciclo hídrico y estos fueron asociados a los movimientos de animales (Collins y col., 2006b; Collins y col., 2007; Williner y col., 2010). En un estudio similar, las poblaciones del camarón *M. amazonicum* en el Río Amazonas estuvieron asociadas con la migración del camarón durante las inundaciones (Walker y Ferreira, 1985). Otra evidencia de este efecto fue demostrada por el impacto de extremas sequías en poblaciones de crustáceos en un río en Puerto Rico (Covich y col., 2003).

Este estudio mostró que la mayor densidad poblacional de camarones ocurrió durante las fases de aislamiento de las lagunas, cuando el nivel del agua fue mínimo. Las fluctuaciones en el nivel del agua determina el nivel de conectividad entre ambientes leníticos y lóticos, así como la duración de residencia del agua, que a su vez determina las tasas de intercambio entre nutrientes y organismos (José de Paggi y Paggi, 2007). El desborde de los cuerpos leníticos en el valle aluvial diluye densidades bióticas, pero la abundancia biológica se recupera rápidamente durante los períodos de aislamiento o aguas bajas (Bonetto y Waiss, 1995; Baranyi y col., 2002). En el verano hay una disminución en la densidad de decápodos de agua dulce junto con el incremento en el nivel hídrico en la zona de lagunas y sus alrededores (Collins y col., 2007). Esto ocurre a través de procesos de dilución, combinados con eventos migratorios hacia nuevas áreas inundadas y otros canales (Collins y col., 2007). Con los cambios en el nivel del agua los organismos se ven obligados a dejar los parches de hábitat que se vuelven inadecuados y colonizan otros nuevos (Arrington y col., 2006; Layman y col., 2010; Montoya y col., 2014). Además, los efectos de inundación reducen la variabilidad espacial incrementando la homogenización y la conectividad entre los cuerpos de agua y con esto, la dispersión de organismos (Thomaz y col., 2007). Por ejemplo, las larvas de peces tienen dispersión pasiva hacia los cuerpos de agua del valle aluvial durante las inundaciones (Nakatani y col., 2004; Thomaz y col., 2007). También, el retroceso agua en niveles bajos, puede inducir movimientos de la langosta *Procambarus fallax* desde niveles altos a bajos de elevación, aumentando la abundancia y la concentración de individuos (Cook y col., 2014). Adicionalmente, la migración estacional de camarones desde el canal principal hacia las zonas inundadas parece explicar la baja abundancia de camarones en los ríos durante las inundaciones (Walker y Ferreira, 1985; Collins y col., 2007). De esta manera, el sistema de llanura aluvial influencia fuertemente las dinámicas poblacionales de los camarones de agua dulce. En ríos con régimen estacionales, el movimiento de camarones palemónidos entre los hábitats acuáticos

podría ser importante en la persistencia de la población (Odinetz-Collard y Magalhães, 1994; Montoya y col., 2014).

Por otra parte, los camarones fueron más grandes (en relación al tamaño del cefalotórax) y su densidad poblacional fue más baja durante la fase de postaislamiento. Aunque no hay reporte de esto en la literatura, se sugiere que esta relación tamaño-densidad podría deberse a las diferencias en el uso de hábitat y los patrones de movimientos de juveniles y adultos, los cuales muestran cambios de hábitat ontogenéticos relacionados con diferencias en las presiones selectivas (por ejemplo, el riesgo de depredación, el crecimiento y la optimización de la reproducción) (Freire y González-Gurriarán, 1998). Adicionalmente, los crustáceos presentan, en general, movimientos diferenciados en el tiempo y el espacio, desplazándose las hembras y los juveniles por un lado y los machos por otro (Miquel y col., 1985). En el camarón *M. jelskii* se observó la utilización de diferentes zonas por individuos de distintas tallas y que esta podría deberse a la capacidad natatoria diferenciada de adultos y juveniles, indicando posiblemente algún tipo de separación etaria con relación a las actividades tróficas (Williner y Collins, 2002). También, Gogola y col., (2013) observaron diferencias espaciales y temporales entre biotipos en la composición y estructura de ensamblajes de larvas de peces. Un patrón divergente de densidad poblacional fue observado con respecto a las dos especies de camarones. El camarón *P. argentinus* fue más abundante que *M. borellii* durante la fase de preaislamiento y durante el primer mes de aislamiento (aislamiento 1). Luego, en el segundo mes de aislamiento (aislamiento 2) y en la fase de postaislamiento, *M. borellii* fue más abundante que *P. argentinus*. Ambos palemónidos son especies simpátricas y tienen similar nicho trófico (Collins y Paggi, 1998; Collins, 1999). Cuando las especies utilizan similares recursos tienden a diferir en el uso espacial y/o temporal del recurso compartido (Volterra, 1927; Gause, 1934; Veen y col., 2010). Estas especies de camarones parecen coexistir debido a pequeños desplazamientos en varias dimensiones de sus nichos. Por ejemplo, difieren en su actividad de alimentación diaria; *M. borellii* se alimenta durante la noche, mientras la actividad de forrajeo de *P. argentinus* se produce durante el día (Collins, 2005). En los ambientes acuáticos donde *M. borellii* está presente en altas densidades, *P. argentinus* se encuentra en bajas densidades (Collins y col., 2007), y es probable que esto se deba al comportamiento jerárquico y agresivo de *M. borellii* (por ejemplo, mayor tamaño) y/o a los movimientos migratorios (Williner y Collins, 2000; Williner y

col., 2010). Adicionalmente, las fluctuaciones hídricas modulan estas interacciones porque afectan las dinámicas poblacionales y la presencia y dispersión de decápodos en un hábitat particular (Fernandez y Collins, 2002; Collins y col., 2006b; Collins y col., 2007; Williner y col., 2010). Durante el aislamiento, las lagunas, vinculadas a la dinámica del río, actúan como áreas de refugio para las especies (Zalocar de Domitrovic y col., 2007), y esto puede influir en las interacciones bióticas entre especies de las lagunas asociadas. Por ejemplo, cuando el nivel de agua disminuye, los refugios se pierden y las poblaciones de cada especie se concentran, aumentando el contacto entre los individuos en las lagunas (Fernandez y Collins, 2002). En este sentido, las interacciones biológicas (como competencia y depredación) podrían también estar ajustadas al ciclo hídrico (Corti y col., 1997; Azevedo y Verdade, 2011). De esta forma, Dorn y Trexler (2007) observaron que la variación hídrica y la competencia afectaron la dinámica poblacional de dos especies de cangrejos de río *Procambarus alleni* y *Procambarus fallax* que coexisten en un pantano subtropical en el sur de Florida (Dorn y Trexler, 2007).

En este estudio se presentó evidencia sobre los cambios en las poblaciones de dos camarones de agua dulce a lo largo de diferentes fases de conexión de lagunas. Este trabajo documenta la importancia de las interacciones entre las especies de decápodos en un contexto de llanura aluvial. Las interacciones biológicas adquieren importancia en un sistema de llanura de inundación debido a que las poblaciones de los organismos implicados en estas interacciones deben de estar adaptados a la dinámica del río, que determinan la conectividad o el aislamiento de las lagunas donde habitan. Las fluctuaciones hídricas constituyen un macrofactor que regula la dispersión de la fauna de agua dulce, las poblaciones y las interacciones bióticas de camarones (por ejemplo, competición). En ríos con regímenes de flujos estacionales, el movimiento y las interacciones biológicas a través de hábitats acuáticos puede ser importante para la persistencia de los camarones de agua dulce.

4.2.2. Tamaño poblacional y movimientos de camarones y cangrejos en una laguna conectada

Las variaciones en el tamaño poblacional del camarón *M. borellii* y cangrejo *T. borellianus* en lagunas conectadas, sugieren posibles movimientos de estas especies dentro de los cuerpos de agua. Asimismo, el mayor porcentaje y frecuencia de recapturas observadas en *T. borellianus* indicarían tasas de dispersión diferencial entre estas dos especies. Los tamaños de cangrejos y camarones más recapturados fueron los encontrados con mayor frecuencia, y estos correspondieron a tallas intermedias en ambas especies. Algo similar fue observado en *T. borellianus*, en el cual Renzulli y Collins (2001) y Collins y col. (2006b) observaron mayor número de tallas pequeñas y grandes en el cangrejo *T. borellianus* indicando la coexistencia de individuos adultos y juveniles en la población de esta especie. Los crustáceos presentan, en general, movimientos diferenciados en el tiempo y el espacio, desplazándose las hembras y los juveniles por un lado y los machos por otro (Miquel y col., 1985). Por ejemplo, en el camarón *Macrobrachium jelskii* se observó la utilización de diferentes zonas por individuos de distintas tallas que podría deberse a la capacidad natatoria diferenciada de adultos y juveniles (Williner y Collins, 2002). Esto podría deberse a la capacidad natatoria diferenciada de adultos y juveniles, indicando posiblemente algún tipo de separación etaria con relación a las actividades tróficas (Williner y Collins, 2002). Además, en el cangrejo *T. borellianus* se capturaron individuos más pequeños al atardecer, indicando movimientos diferenciados de diferentes tallas en relación a momentos del día (Renzulli y Collins, 2001). El efecto del tamaño en relación a los movimientos no es considerado por muchos autores y a veces presenta resultados contradictorios. Por ejemplo, en la langosta *Orconectes virilis*, la relación entre el tamaño y el movimiento fue débil en machos pero significativa en hembras (Hazlett y col., 1974). Merkle (1969) no encontró ninguna correlación entre el tamaño del área de distribución y el tamaño de los animales. En contraste, en el cangrejo de río, *Potamon fluviatile*, se encontró una correlación significativa entre el tamaño de los animales y la distancia recorrida en los machos (Gherardi y col., 1987).

Las hembras ovígeras de *M. borellii* y *T. borellianus* capturadas en los momentos de muestreo (diciembre) coincidieron con la estación de primavera. Entre otoño y primavera cuando el ciclo termal muestra sus máximos valores, se observa alto consumo de alimento acompañado con aumento del crecimiento, desarrollo y reproducción (Collins y col., 2007). La presencia de hembras ovígeras ocurre desde septiembre en *M. borellii* y aparecen al final del invierno en *T. borellianus* (agosto)

hasta marzo, con altos valores de ocurrencia en noviembre y enero (Collins, 2000b; Collins y col., 2006a; Collins y col., 2007).

Durante los muestreos que fueron realizados en períodos de aguas bajas, el tamaño poblacional de *M. borellii* fue alto y presentó individuos adheridos a la población (reclutamiento) pero disminuyó con los días de muestreo, junto con la tasa de presencia. La población del cangrejo *T. borellianus* presentó altos valores de adhesión y decreció con los días, con disminuciones abruptas y valores bajos de adhesión (hasta incluso negativos) y de tasa de presencia. Esto sugiere cambios poblacionales atribuibles a los movimientos y mortalidad (tasa de presencia) de estas especies durante los días en cada sitio en períodos de aguas bajas. Cultid-Medina y col. (2015) observaron reclutamientos (adhesión) de individuos y cambios poblacionales en especies de escarabajos a través del método de Jolly-Seber, y éstos fueron atribuidos a los movimientos de los individuos, considerando la importancia de la capacidad de movimiento y la preferencia de hábitat.

El camarón *M. borellii* efectúa micro-desplazamientos dentro de los cuerpos de agua, probablemente en búsqueda de nuevos parches de hábitats (Williner y col., 2010). Esta locomoción activa aumenta la actividad de los organismos a utilizar diferentes parches y a colonizar nuevas áreas (Robinson y col., 2000). Aunque en el cangrejo *T. borellianus* no se reconocen micro-migraciones, se sugiere algún tipo de actividad locomotora relacionada al ritmo trófico, al riesgo de ser depredado y a la presencia de refugios (Renzulli y Collins, 2001). La disminución del tamaño poblacional con el transcurso de los días de muestreo en los sitios, también podría deberse a que la competencia y depredación se vuelven más fuertes en las lagunas durante períodos de aguas bajas (Arrington y Winemiller, 2006). En decápodos de agua dulce, cuando el nivel de agua disminuye, los refugios se pierden y las poblaciones de las especies se concentran, incrementando el contacto entre individuos y la presión de depredación (Fernández y Collins, 2002, Collins y col., 2007). Estas variaciones ambientales provocan movimientos de camarones y cangrejos entre las áreas con vegetación y sin vegetación, entre el fondo y la columna de agua uniéndose a un ritmo de actividad diaria (Renzulli y Collins, 2001; Williner y Collins, 2002). Los decápodos dulceacuícolas en sistemas con llanura de inundación son depredados por peces, reptiles, aves y mamíferos (Collins y col., 2007). Durante el período de muestreo de aguas bajas en este estudio se observó un gran número de aves de la especie *Jacana jacana* la cual es un

depredador activo del cangrejo *T. borellianus* (Beltzer y Paporello de Amsler, 1984). En un estudio poblacional de la langosta *P. fallax*, algunos individuos no se encontraron durante aguas bajas por factores como depredación o emigración a otros hábitats (Cook y col., 2014). La abundancia de *Acetes paraguayensis* disminuyó durante períodos de aguas bajas en el río Orinoco y podría deberse a la mortalidad por depredación, y a efectos indirectos como movimientos en respuesta a amenazas de depredadores (Montoya y col., 2014).

Por otra parte, las especies capturadas en este estudio fueron encontradas asociadas a la vegetación acuática, como se observó por otros autores (Collins y col., 2006b; Poi de Neiff y Neiff, 2006; Williner y col., 2010). En aguas bajas, las plantas flotantes son retenidas en las lagunas en una posición intermedia o marginal (Sabattini y Lallana, 2007). Así, a pesar de que estas plantas actúan como refugio de invertebrados (Thomaz y col., 2008), la abundancia de decápodos (como *T. borellianus*) en macrófitas, podría afectar las relaciones tróficas debido al incremento de alimento disponible para los depredadores (Collins y col., 2006b).

Las poblaciones de ambas especies cumplieron los supuestos de población cerrada y de igual capturabilidad dentro en la laguna. Esto fue similar a lo observado por De Azevedo Carvalho y col., (2013) en el cangrejo *T. borellianus* en una laguna conectada. El tamaño poblacional estimado en *M. borellii* sólo pudo ser calculado en el primer muestreo (2013), ya que al año siguiente casi no se recolectaron camarones en los sitios, a pesar de tratarse del mismo período del régimen hídrico (aguas bajas). Por otro lado, el tamaño poblacional de *T. borellianus* estimado en este cangrejo en el muestreo del 2013, fue menor al tamaño registrado por De Azevedo Carvalho y col., (2013) en la misma laguna. Luego, en el muestreo del 2014, este tamaño fue más bajo que los registrados en 2013, y por De Azevedo Carvalho y col., (2013). Estos resultados sugieren cambios poblacionales en estas especies a través de una escala de tiempo mayor (meses o años), que se podrían deber a la dinámica hídrica que afecta la presencia de vegetación acuática y la abundancia de decápodos asociados (Poi de Neiff y Neiff, 2006; Sabattini y Lallana, 2007; Collins y col., 2006b). El tamaño poblacional de estas especies en las lagunas probablemente sea diferente en cada época del año y en cada año, por ejemplo en aguas altas, ya que la población de la laguna tendería a diluirse intercambiando individuos con el canal principal. El desborde de los cuerpos leníticos en el valle aluvial diluye densidades bióticas en las lagunas, pero la abundancia

biológica se vuelve a concentrar durante los períodos de aislamiento o aguas bajas (Bonetto y Waiss, 1995; Baranyi y col., 2002). Es por esto, que en este estudio aunque se trataron momentos similares a lo presentado por De Azevedo Carvalho y col., (2013) en relación al nivel del agua, las dinámicas poblaciones de decápodos en estos momentos de aguas bajas estarían influenciadas por períodos previos de aguas altas, es decir la historia previa de cada ambiente.

El mayor porcentaje y frecuencia de recapturas (individuos recapturados más de una vez) observados en *T. borellianus* en contraste con *M. borellii* indicarían tasas de dispersión diferencial entre estas dos especies. Como se mencionó en párrafos anteriores, estas especies efectúan movimientos pasivos a través de la dispersión de plantas flotantes (Williner y col., 2010). Sin embargo, cambios en la densidad poblacional del camarón *M. borellii* que ocurren durante fases de aislamiento e inundación podrían deberse a movimientos micro-migratorios (Williner y col., 2010). Esto estaría causado por el uso exhaustivo de parches y también por la búsqueda de nuevos parches de hábitat en este camarón (Williner y col., 2010). En adición a esto, el modo de locomoción entre el morfotipo camarón y cangrejo indicaría diferentes capacidades de dispersión entre ambos. Los camarones tienen un abdomen desplegado que le permite una mayor dispersión y movilidad, en contraste con otros decápodos como los cangrejos (Ruppert y Barnes, 1994). Asimismo, se registraron bajas tasas de recapturas en *Austropotamobius pallipes* en un río de Italia, sugiriendo tendencias de dispersión en esta langosta o altas tasas de mortalidad debida a depredadores (Gherardi y col., 1998). Además, la competencia intraespecífica podría provocar movimientos dentro de las poblaciones evitando confrontaciones entre diferentes grupos de edad o sexo y disminuyendo la cantidad de energía requerida diariamente (Williner y col., 2010). El camarón *M. borellii* presenta una distribución contagiosa y cambios en el ritmo de crecimiento indicando comportamiento agonístico y aumentos de la agresividad de algunos ejemplares (Williner y Collins, 2000). Estas formas de interacción intervienen en el comportamiento, dinámica de la población y respuestas evolutivas (Renzulli y Collins, 2000; Collins y col., 2007). El cangrejo *T. borellianus* también presenta distribución contagiosa y cambios en el ritmo de crecimiento (Collins y col., 2006b; Williner y col., 2014), sin embargo no se indican comportamientos agonísticos y de micro-migraciones en esta especie. En este sentido, la locomoción del morfotipo camarón, junto con los micro-desplazamientos y la competencia

intraespecífica del camarón *M. borellii* podrían explicar los menores porcentajes y frecuencias de recapturas en esta especie (relacionados a una mayor movilidad), contrario al cangrejo *T. borellianus*.

En el presente estudio se observaron cambios poblacionales en camarones y cangrejos durante días y en el transcurso de un año. Estas variaciones sugirieron posibles movimientos en relación a la búsqueda de nuevos parches de hábitat, y en respuesta a evitar la depredación y competencia intraespecífica en períodos de aguas bajas. Los efectos de la depredación y competencia se vuelven más fuertes en momentos de aguas bajas, cuando los animales tienden a concentrarse y a verse expuestos y vulnerables a posibles depredadores. Asimismo, en este estudio se observaron diferentes porcentajes y frecuencias de recapturas entre las especies, sugiriendo tasas de dispersión diferencial en cada una, debido a las características morfológicas en relación a la locomoción, posibilidad de efectuar micro-migraciones y características biológicas de las especies.

4.3. Dinámica poblacional de decápodos dulceacuícolas desde un enfoque metapoblacional

Una metapoblación es un conjunto de sub-poblaciones unidas por eventos de dispersión en un equilibrio dinámico de extinciones y recolonizaciones (Levins, 1969; Hanski, 1999). Este modelo de análisis postula que las metapoblaciones son poblaciones continuas, que están más o menos divididas en poblaciones locales, reflejando el movimiento de individuos a través de movimientos y/o migraciones y de flujo de genes (Hanski, 1999; Hanski y Gaggiotti, 2004). En este estudio se observó que desde una escala meso y microgeográfica, los cambios poblacionales y morfométricos de decápodos, en sitios de ríos conectados, dependieron de la presencia de vegetación y de los movimientos de los individuos (pasivos o activos) influenciados por las micro-fluctuaciones hídricas. Además, las relaciones entre las formas de los individuos cambiaron tras los diferentes momentos del río, sugiriendo intercambios y conectividades poblacionales que dependen de las distancias y conexiones entre los ambientes junto con la dinámica hídrica. De esta manera, en un contexto de llanura de inundación, las poblaciones de decápodos se podrían interpretar a través de un enfoque metapoblacional.

En las interpretaciones metapoblacionales se considera a la heterogeneidad espacial y ambiental en las nociones de comprender a la naturaleza, estructura y funcionamiento de las poblaciones (Levins, 1969; Hanski, 1999). En este sentido, la “Teoría de Metapoblaciones” es una forma de entender las dinámicas poblacionales en un contexto de variaciones del hábitat (Levins, 1969; Hanski, 1999). En relación a los sistemas con llanura de inundación, se reconoce que éstos varían ampliamente en sus características ambientales influyendo en la dinámica espacial y biológica del sistema (Ward y col., 2002; Winemiller, 2004). De esta forma se podría interpretar que en ambientes heterogéneos, como los sistemas de llanura de inundación, las poblaciones (sub-poblaciones) de decápodos de agua dulce se unen por eventos de dispersión a través de la conectividad hidrológica y dinámicas hídricas.

Los modelos de metapoblación incorporan la estructura variable del paisaje de acuerdo con los parches de hábitat adecuados que quedan para varias generaciones de especies (Hanski, 1999). Durante el tiempo de vida de un parche de hábitat, las poblaciones se establecen a través de la colonización, extinciones estocásticas y recolonizaciones (Hanski, 1997; Harrison y Taylor, 1997; Hanski y Gaggiotti, 2004). En este sentido, el tamaño de la población es afectado por la natalidad e inmigración que incrementan el tamaño poblacional; y mortalidad y emigración, que lo reducen (Hanski, 1999). En este estudio fueron consideradas las migraciones en relación a los movimientos de individuos a través de la vegetación flotante, influenciados por la corriente del agua de las dinámicas hídricas, y las conectividades hidrológicas. Asimismo, la natalidad en cada sitio se registró en relación a las hembras ovígeras encontradas. Luego, la ausencia de individuos en determinados sitios se podría interpretar como extinciones locales en esos parches, que luego pueden ser recolonizados en un tiempo posterior, por ejemplo, por la llegada de vegetación acuática en períodos de aguas altas. Además, también se mencionó a la depredación como evento activo en la disminución de decápodos en períodos de aguas bajas afectando a la mortalidad de camarones y cangrejos. Estas evidencias sugieren que las poblaciones de decápodos en los sitios de muestreo, se establecen a través de colonizaciones, extinciones estocásticas y recolonizaciones, natalidad y mortalidad afectadas por las fluctuaciones y conectividades hídricas, que constituyen un macrofactor importante que regula las variables ambientales y puede explicar la riqueza, distribución y abundancia

de organismos que viven en estos sistemas (Junk y col., 1989; Neiff y col., 2001; Aoyagui y col., 2004; Winemiller, 2004; Arrington y col., 2006; Mayora y col., 2013).

En ocasiones, el ambiente físico y las propiedades de la especie, son un factor importante para el estudio de metapoblaciones (Hanski, 1999; Hanski y Gaggiotti, 2004). En el caso de las poblaciones de decápodos estudiadas, se sugirieron diferentes tasas de dispersión entre las especies. La tasa real de migración entre poblaciones en especies distintas varía enormemente, dependiendo de lo móviles que sean los individuos en los distintos estadios del ciclo de vida (Freeman y y col., 2002). De esta forma, en escalas microgeográficas, la conectividad y su impacto en las dinámicas poblacionales están fuertemente relacionados con la capacidad de dispersión de los individuos, es decir, su capacidad para hacer frente a los obstáculos, así como en movimientos a través de largas distancias (Alibert y col., 2001).

La estructura de la metapoblación, así como la interacción entre dinámicas locales y patrones de migración, tiene consecuencias no sólo en la ecología de la población sino también en el comportamiento de los individuos, estructura genética y evolución de las poblaciones y metapoblación (Hanski, 1999; Hanski y Gaggiotti, 2004). La migración es el movimiento masivo de individuos entre subpoblaciones. En cierta forma es un efecto genético homogeneizador que poseen las subpoblaciones en conjunto, en el cual se establecen límites en relación a la divergencia genética que puede ocurrir (Hartl, 2000). La diferenciación genética poblacional depende de los movimientos de los individuos a corto plazo; cuanto mayor es el movimiento, mayor es la dispersión y menor la diferenciación entre subpoblaciones (Harrison y Hastings, 1996). En este sentido, las poblaciones de decápodos en este estudio se podrían interpretar bajo un enfoque metapoblacional, en el cual los individuos presentan altas tasas de dispersión (pasivas o activas) entre las subpoblaciones, influenciadas por eventos dinámicos de fluctuaciones y conectividades hídricas. Estas evidencias se observaron en las similitudes de las formas de los individuos entre las poblaciones, pudiendo indicar que las características genéticas entre poblaciones pueden ser observadas en la variación morfológica del fenotipo (O'Reilly y Horn, 2004).

Existen varios tipos de modelos de metapoblación que se desprenden del modelo clásico de Levins (1969). La metapoblación de decápodos estudiada en esta tesis en una escala microgeográfica, contemplando ríos conectados y con llanura aluvial, respondería al modelo de "población irregular". En este, las subpoblaciones pueden

estar fuertemente interconectadas por dispersión y las extinciones locales rara vez ocurren (Harrison y Hastings, 1996). Así, se trata de una "metapoblación" que no está realmente subdividida en una escala de tiempo demográfica (Harrison y Hastings, 1996). Este modelo metapoblacional podría ser una aproximación de la dinámicas entre las poblaciones consideradas "cercanas" en esta tesis. Sin embargo, como se mencionó anteriormente, las relaciones de las formas entre individuos de subpoblaciones cambian en relación a las dinámicas hídricas; además, se observó la ausencia de individuos en determinados sitios. Esto sugiere que la dispersión y el flujo génico no siempre consideran eventos reproductivos. Por ejemplo, a veces interesa conocer el número de individuos que se mueven a un parche y que interaccionan con otros individuos sin necesariamente reproducirse (Whitlock y Mccauley, 1999). Además, la dispersión puede ocurrir en relación a los ciclos de vida de los organismos. Los juveniles se pueden mover a un parche y reproducirse, o reproducirse en su propio parche y luego también en otro, contribuyendo en menor medida al parche nuevo (Whitlock y Mccauley, 1999).

Estas evidencias podrían asegurar la baja frecuencia de extinción local. Así, surgen algunos interrogantes en relación a los límites espaciales y temporales de las subpoblaciones de una metapoblación. La dispersión se encuentra en el corazón de la dinámica de la metapoblación ya que determina qué parches de hábitat comprenden colectivamente una metapoblación en cualquier momento dado (Okamura y Freeland, 2002). Por lo tanto, si una serie de parches representan por separado, "poblaciones independientes", "metapoblaciones verdaderas", o "poblaciones irregulares" (poblaciones dentro de los cuales hay parches discretos de recursos) (Menéndez y Thomas, 2000) se verán influenciados por la frecuencia y la magnitud de la dispersión a través del paisaje. Algunas subpoblaciones de decápodos pueden aislarse en períodos de aguas bajas y mostrar diferenciación con otras, pero luego conectarse en aguas altas (Collins y col., 2007). Por lo que en escalas de tiempo pequeñas (por ejemplo, durante micro-fluctuaciones hídricas), se podrían observar subpoblaciones con cierto grado de conectividad y aislamientos a corto plazo. Sin embargo, a escalas de tiempos mayores, incluyendo varias generaciones, las subpoblaciones de decápodos en ríos dinámicos con llanura aluvial podrían mostrar un alto grado de solapamiento (por ejemplo en las formas); indicando interconexiones fuertes por dispersión y bajas extinciones locales, respondiendo al modelo de "población irregular" (Harrison y Hastings, 1996).

A nivel de ríos conectados en una escala microgeográfica, la metapoblación respondería a una dinámica de “población irregular”, pero con posibles extinciones locales debido a eventos intrínsecos de las poblaciones, y dinámicas de los ríos que provocan el aislamiento de los sitios (por ejemplo, retención de vegetación flotante) (Sabattini y Lallana, 2007). A nivel de lagunas, las dinámicas metapoblacionales de decápodos se encuentran relacionadas al régimen hídrico que determina los distintos grados de conexión entre ambientes lóticos y leníticos y a las variaciones ambientales y biológicas, en relación a la migración, flujo activo y pasivo, y a la disponibilidad de refugios (Williner y col., 2010). Así, en una escala menor (lagunas), los cambios metapoblacionales se volverían más dinámicos, pudiendo existir en determinados momentos (por ejemplo en aguas bajas) lagunas aisladas o secas, con baja recolonización de individuos influyendo en la extinción local de la laguna. Luego las subpoblaciones pueden restablecerse por la entrada de individuos desde el cauce principal en períodos de aguas altas aumentando la conexión y la homogenización (Collins y col., 2007; Thomaz y col., 2007). De esta forma, Bilton y col. (2002), sugirieron que los límites metapoblacionales de organismos de estuarios varían según los regímenes hidrográficos locales y de mesoescala, indicando que algunos estuarios se pueden aislar genéticamente independientemente de la estrategia de dispersión de cada especie. Según Menéndez y Thomas (2000) y en relación a escala geográfica, la distribución y dinámica dependen de la persistencia de la metapoblación; a escala regional y subregional de la colonización y extinción; y a escala local de la frecuencia de movimientos de individuos entre los parches de recursos.

Por otro lado, las dinámicas metapoblacionales de decápodos mencionadas podrían responder a modelos combinados más complejos (Harrison y Hastings, 1996). En este estudio, aunque fueron similares las relaciones entre las formas de los individuos de subpoblaciones cercanas en una escala microgeográfica (“población irregular”), éstas tendieron a diferir de las poblaciones más alejadas sugiriendo un menor intercambio entre los individuos de poblaciones más distantes en una escala mesogeográfica. Además, las poblaciones de *M. borellii* presentaron una leve estructuración genética con flujo génico entre estas y altos niveles de heterocigosis. La frecuencia y la magnitud de la dispersión acompañan el flujo de genes influyendo en los patrones de diferenciación genética (Slatkin, 1987). Aunque no se hayan estudiado las variaciones genéticas entre las poblaciones cercanas en esta tesis, estas podrían

responder al modelo de “poblaciones irregulares” y converger hacia la panmixia con flujo genético frecuente, y poca diferenciación genética entre las poblaciones locales. Por otro lado, la población más alejada tendió a diferenciarse de las cercanas, mostrando una leve estructuración pero con conexiones a través del flujo génico entre las mismas en una escala mesopoblacional. Además, a nivel de lagunas y ríos, se pudieron observar diferentes grados de aislamiento y conexión entre las poblaciones durante las fluctuaciones. De esta manera, las dinámicas metapoblacionales de decápodos en sistemas dinámicos de llanura de estudiadas en esta tesis responderían a un “modelo combinado intermedio”, el cual incluye la combinación de varios modelos (Harrison y Hastings, 1996). Estas contemplarían al modelo clásico de Levins (1969), en el que todas las poblaciones locales son igualmente propensas a la extinción local y la metapoblación persiste a través de recolonizaciones; al modelo de “población irregular” (fuerte dispersión y baja extinción) y el de “no equilibrio” (pocas recolonizaciones) (Ver Figura 2 en Harrison y Hastings, 1996).

Estas inferencias metapoblacionales también fueron propuestas por Layman y col., (2010) en sistemas dinámicos de llanura aluvial, quienes indicaron que el nivel del agua fue la variable que más influyó en la colonización de parches de hábitats de peces, junto a la ubicación de la fuente de colonización, condiciones ambientales, velocidad del agua y a la escala del paisaje de la metapoblación. También, estudios genéticos en *Artemesia longinaris* apoyaron la hipótesis de considerar a las poblaciones como una metapoblación que se ajusta a un modelo de fuente-sumidero, debido a que este camarón migra largas distancias, y es capaz de establecer poblaciones en diferentes áreas (Carvalho-Batista y col., 2014).

CONCLUSIONES GENERALES Y PERSPECTIVAS FUTURAS

El estudio de las dinámicas poblacionales de decápodos de agua dulce en sistemas de llanura de inundación, desde un enfoque metapoblacional, puede ser abordado desde distintas escalas espaciales y temporales. Además, distintas herramientas son útiles en dilucidar dinámicas y movimientos poblacionales de camarones y cangrejos en sistemas heterogéneos y dinámicos como los de llanura aluvial. De esta manera fueron evaluadas las abundancias, estructuras poblacionales, variaciones morfométricas y genéticas entre poblaciones a nivel de sistemas lóticos

conectados, considerando una escala microgeográfica, durante micro-fluctuaciones hídricas dentro de períodos ordinarios de crecidas y bajantes. Por otro lado fueron estudiados los cambios y estructuras poblacionales de decápodos a nivel de sistemas leníticos en relación a diferentes fases de conexión con el canal principal; y en períodos de aguas bajas. Estas variaciones a nivel de sistemas lóticos y leníticos indefectiblemente se encuentran relacionadas, debido a que se trata de distintas escalas espaciales que se incluyen unas dentro de otras (Figura 77). En este sentido, a continuación se resumen las conclusiones y hallazgos considerados más importantes en relación a las dinámicas poblacionales de decápodos de agua dulce durante fluctuaciones hídricas, en una escala metapoblacional:

- **La abundancia de camarones y cangrejos de agua dulce cambió con las micro-fluctuaciones de los ríos.** Las poblaciones de *M. borellii* y *T. borellianus* aumentaron en aguas con tendencia a bajar (viniendo de un período de aguas altas) y *P. argentinus* en aguas bajas.
- **Las variaciones poblacionales dependieron de la presencia o ausencia de la vegetación acuática flotante o arraigada y de las variables de espacio (sitios).** Por ejemplo, *M. borellii* y *T. borellianus* fueron más abundantes en sitios con vegetación flotante libre, mientras que *P. argentinus* en sitios con aguas libres y vegetación arraigada.
- **La abundancia de estas especies varió en relación a la temperatura durante las micro-fluctuaciones de los ríos.** La abundancia de *M. borellii* y *T. borellianus* aumentaron con el aumento de la temperatura y *P. argentinus* con la disminución.
- **Las variaciones poblacionales de *M. borellii* y *T. borellianus* presentaron un patrón inverso a *P. argentinus* que dependieron de las micro-fluctuaciones, la presencia de vegetación y la temperatura.**
- **La abundancia de *P. argentinus* aumentó con la conductividad.**

- **Los tamaños de las especies variaron en relación a las micro-fluctuaciones coincidiendo con las estaciones de año.** Por ejemplo, las mayores tallas y las hembras ovígeras se registraron en mayor porcentaje cuando el río comenzó a bajar y en aguas bajas coincidiendo con la estación de primavera.
- **Los tamaños de *M. borellii* y *P. argentinus* fueron afectados con la disminución de la temperatura y el incremento del pH; y de *T. borellianus* con el aumento del pH.**
- **El crecimiento** del camarón *M. borellii* entre poblaciones cercanas de ríos conectados, considerando una escala microgeográfica, no mostró diferencias.
- **El rostro indicó ser una estructura útil** para estudios de variación de forma interpoblacionales e interespecíficos en camarones, mostrando **dimorfismo sexual** en las especies.
- **La forma del cefalotórax** de *M. borellii* y de *T. borellianus* fue diferente entre hembras y machos, indicando **dimorfismo sexual**.
- **Posibles movimientos de decápodos en ríos conectados fueron observados a partir de las similitudes entre las formas de los individuos de sitios cercanos, considerando una escala microgeográfica.**
- **Un menor intercambio de decápodos entre sitios cercanos y alejados (pero conectados hidrológicamente) en una escala mesogeográfica fue determinado a partir de distintos grados de solapamiento observados entre las formas;** mostrando una mayor relación entre las variaciones de formas y la ubicación geográfica de sitios cercanos y distantes.
- **Las relaciones entre las formas de individuos de sitios cercanos y su relación con la ubicación geográfica, considerando una escala microgeográfica,**

cambiaron durante las micro-fluctuaciones hídricas. *Macrobrachium borellii* y *T. borellianus* presentaron mayores similitudes entre las formas en aguas con tendencia a subir y *Z. collastinensis* en aguas con tendencia a bajar, mostrando una menor relación con las variables espaciales (latitud y longitud). Estas variaciones de forma presentaron una mayor diferenciación relacionadas a un gradiente distribucional cuando el agua estaba bajando en *M. borellii* y *T. borellianus*, y cuando el agua estaba subiendo en *Z. collastinensis*.

- **Acorde a las variaciones de forma interpoblacionales en cada especie, se observó algún tipo de dispersión diferencial entre los distintos morfotipos estudiados, en relación a la historia de vida y tipo de locomoción.**
- **Las poblaciones del camarón *M. borellii* de los sitios Santo Tomé y Miriñay, considerando una escala mesogeográfica, estuvieron levemente estructuradas genéticamente, presentando flujo génico entre ambas poblaciones y niveles altos de heterocigosis.**
- **La densidad poblacional de los camarones *M. borellii* y *P. argentinus* cambió acorde a las fases de conexión de las lagunas y el canal principal, aumentando durante las fases de aislamiento.**
- **La densidad poblacional fue diferente considerando la interacción de los dos camarones y las fases de conexión.**
- **Los camarones fueron más grandes cuando la densidad poblacional fue menor.**
- **Las variaciones en el tamaño poblacional del camarón *M. borellii* y cangrejo *T. borellianus* en una laguna conectada en períodos de aguas bajas, sugirieron posibles movimientos y mortalidad de estas especies dentro de los cuerpos de agua.**

- **El mayor porcentaje y frecuencia de recapturas observadas en *T. borellianus* indicarían tasas de dispersión diferencial entre *M. borellii* y *T. borellianus*.**
- **Los tamaños de cangrejos y camarones más recapturados fueron los encontrados con mayor frecuencia, y estos correspondieron a tallas intermedias en ambas especies.**
- **Las hembras ovígeras de *M. borellii* y *T. borellianus* capturadas en los momentos de muestreo (diciembre) coincidieron con la estación de primavera.**
- **En relación a las estimaciones de movimientos de los individuos, conectividades y aislamientos poblacionales, se evidencian dinámicas metapoblacionales de camarones y cangrejos en ambientes lóticos y leníticos de llanuras de inundación.**

Las principales conclusiones de la presente tesis se encuentran estrechamente relacionadas, ya que consideran diferentes escalas dentro de un sistema dinámico de llanura de inundación. A continuación, se muestra mediante un esquema, las relaciones entre los principales resultados obtenidos (Fig. 77). Las micro-fluctuaciones hídricas influyeron en la presencia o ausencia de vegetación. También regularon las variables ambientales que influyeron en la presencia de plantas. Estos cambios afectaron las dinámicas y estructuras poblacionales de decápodos de ríos conectados dentro de un sistema de llanura de inundación (Fig. 77 a). Asimismo, estos cambios poblacionales debido a las dinámicas hídricas influyeron en los movimientos de individuos entre las poblaciones. Los movimientos, las conectividades poblacionales y aislamientos pudieron observarse a través de las relaciones de forma y genéticas entre individuos. En sitios cercanos y conectados se observaron mayores conectividades poblacionales en una escala microgeográfica, las cuales cambiaron a través de las micro-fluctuaciones. Los individuos de sitios más alejados presentaron conectividad (flujo génico) con los

más cercanos, pero con un intercambio menor (diferenciación morfométrica y genética) en una escala mesogeográfica. Las dinámicas poblacionales observadas a nivel de ríos, afectaron los cambios poblacionales a nivel de lagunas (Fig. 70 b) y viceversa. Dentro de las lagunas, los decápodos efectuaron movimientos y presentaron cambios poblacionales que dependieron de la altura del canal principal (fluctuaciones de los ríos), que reguló la presencia de refugios y con esto las interacciones biológicas (depredadores y competencia).

En relación a esto, las fluctuaciones y las conectividades hídricas en un sistema dinámico de llanura de inundación regularon los cambios subpoblaciones de decápodos dentro de una dinámica metapoblacional. Esta dinámica respondería a una combinación de modelos metapoblaciones dependiendo de las escalas y los límites de las subpoblaciones. En este sentido, las fluctuaciones hídricas constituyeron un macrofactor que reguló las variables ambientales y pudo explicar la riqueza, distribución y abundancia de los decápodos que viven en estos sistemas.

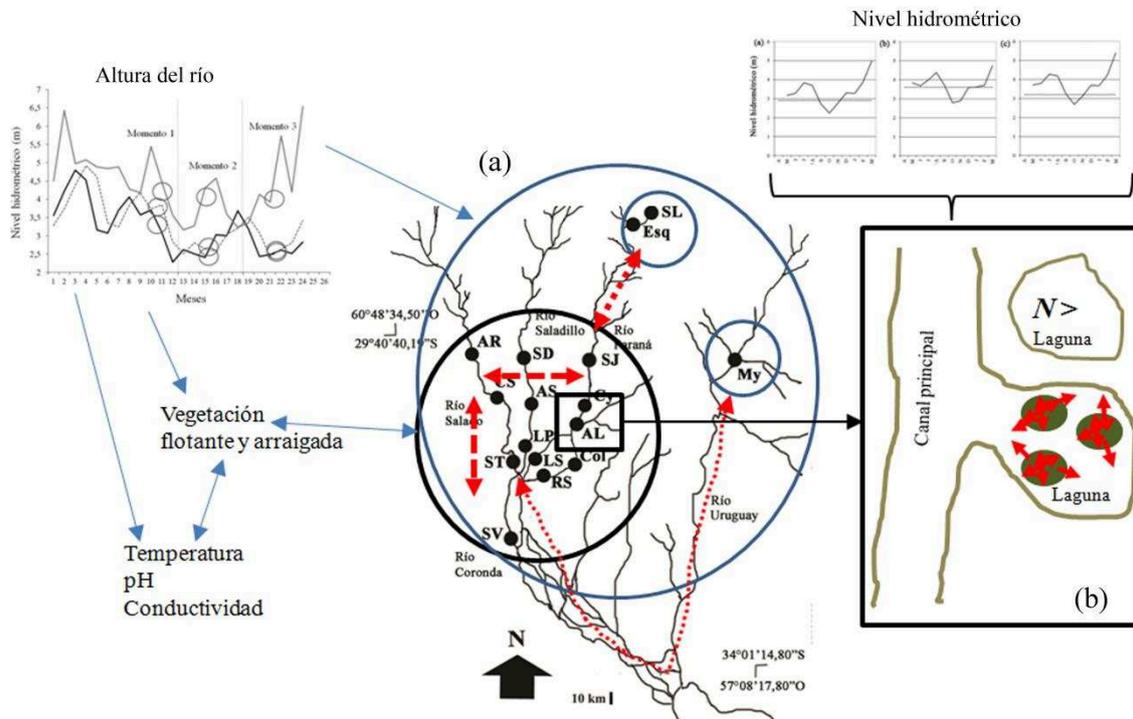


Figura 77. Relaciones entre los principales resultados obtenidos en la presente tesis de doctorado, acorde a la dinámica metapoblacional de decápodos dulceacuícolas. El círculo mayor azul representa la escala mesogeográfica estudiada a nivel de ríos conectados (a); el círculo negro las poblaciones consideradas “cercanas” (población irregular) en una escala

María Victoria Torres

Decápodos dulceacuícolas del Paraná medio: relación entre la dinámica de las poblaciones y del río en una escala metapoblacional

microgeográfica, y los círculos pequeños azules las poblaciones consideradas “lejanas”. Las flechas azules indican las relaciones y las influencias; las rojas los movimientos de los individuos (conectividades poblacionales). El grado de intermitencia de las flechas rojas muestra el grado de dispersión entre las poblaciones a diferentes escalas. El rectángulo negro indica la escala a nivel de lagunas que se desprende de la de ríos (b). Ambos sistemas (a y b) se encuentran relacionados con las micro-fluctuaciones hídricas (niveles) de los ríos (a) y con los niveles de las lagunas (b) regulados por la dinámica del canal principal.

REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Abbot, P. (2001) Individual and population variation in invertebrates revealed by Inter-simple Sequence Repeats (ISSRs). *J. Insect Sci.* 1: 1–3.

Adams, D.C. (1999) Methods for shapes analysis of landmark data from articulate structures. *Evol. Ecol. Res.* 1: 959–970.

Adams, D.C.; Rohlf, F.J. y Slice, D.E. (2004) Geometric morphometrics: Ten years of *progress following the 'revolution'*. *Ital. J. Zool.* 71: 5–16.

Adams, D.C.; Rohlf, F.J. y Slice, D.E. (2013) A field comes of age: geometric morphometrics in the 21st century. *Hystrix.* 24: 7–14.

Alarcón, M.F. y Insaurralde, J.A. (2011) Recursos hídricos y aprovechamiento de la cuenca del río Miriñay, provincia de Corrientes, Argentina. *Contribuciones Científicas GÆA.* 23: 21–36

Alibert, P.; Moureau, B.; Dommergues, J.L. y David, B. (2001) Differentiation at a microgeographical scale within two species of ground beetle, *Carabus auronitens* and *C. nemoralis* (Coleoptera, Carabidae): a geometrical morphometric approach. *Zool. Scr.* 31: 299–311.

Amoros, C. y Bornette, G. (2002) Connectivity and biocomplexity in waterbodies of riverine floodplains. *Freshwater Biol.* 47: 761–776.

Anastasiadou, Ch. y Leonardos, I.D. (2008) Morphological variation among populations of *Atyaephyra desmarestii* (Millet, 1831) (Decapoda, Natantia, Atyidae) from freshwater habitats of north-western Greece. *J. Crustacean Biol.* 28: 240–247.

Anastasiadou, Ch; Liasko, R. y Leonardos, I.D. (2009) Biometric analysis of lacustrine and riverine populations of *Palaemonetes antennarius* (H-Milne Edwards, 1837)

(Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from north-western Greece. *Limnologica*. 39: 244–254.

Andrewartha, H.G. y Birch, L.C. (1954) *The distribution and abundance of animals*. University of Chicago Press, Chicago.

Anger, K. (2013) Neotropical *Macrobrachium* (Caridea: Palaemonidae): on the biology, origin, and radiation of freshwater invading shrimp. *J. Crustac. Biol.* 33: 151–183.

Aoyagui, A.S.M. y Bonecker, C.C. (2004) Rotifers in different environments of the Upper Parana River floodplain (Brazil): richness, abundance and the relationship with connectivity. *Hydrobiologia*. 522: 281–290

Arrington, D.A. y Winemiller, K.O. (2006) Habitat affinity, the seasonal flood pulse, and community assembly in the littoral zone of a Neotropical floodplain river. *J.N. Am. Benthol. Soc.* 25(1): 126 – 141.

Arrington, D.A.; Davidson, B.K.; Winemiller, K.O. y Layman, C.A. (2006) Influence of life history and seasonal hydrology on lipid storage in three neotropical fish species. *J. Fish. Biol.* 68: 1347–1361.

Azevedo, F. C. C. y Verdade, L. M. (2012) Predator–prey interactions: jaguar predation on caiman in a floodplain forest. *J. Zool.* 286: 200–207.

Badii, M.H. y Abreu, J.L. (2006) Metapoblación, conservación de recursos y sustentabilidad. *Daena* 1: 37–51.

Baranyi, C.; Hein, T.; Holarek, C.; Keckeis, S. y Schiemer, F. (2002) Zooplankton biomass and community structure in a Danube River foodplain system: effects of hydrology. *Freshwater Biol.* 47: 473–482.

Barber, B.R.; Unmack, P.J.; Pérez-Losada, M.; Johnson, J.B y Crandall, K.A. (2011) Different processes lead to similar patterns: a test of codivergence and the role of sea level and climate changes in shaping a southern temperate freshwater assemblage. *BMC Evol. Biol.* 11: 343–351.

Barber, B.R.; Xu, J.; Pérez-Losada, M.; Jara, C.G. y Crandall, K.A. (2012) Conflicting evolutionary patterns due to mitochondrial introgression and multilocus phylogeography of the Patagonian freshwater crab *Aegla neuquensis*. *PLoS One.* 7: e37105.

Barría, E.M.; Sepúlveda, R.D. y Jara, C.G. (2011) Morphologic variation in *Aegla* Leach (Decapoda: Reptantia: Aeglidae) from central-southern Chile: interspecific differences, sexual dimorphism, and spatial segregation. *J. Crust. Biol.* 31: 231–239.

Bell, M.C.; Eaton, D.R.; Bannister, R.C.A. y Addison, J.T. (2003) A mark–recapture approach to estimating population density from continuous trapping data: application to edible crabs, *Cancer pangurus*, on the east coast of England. *Fish. Res.* 65: 361–378.

Beltzer, A.H. y Paporello de Amsler, G. (1984) Food and feeding habits of the Wattled Jacana *Jacana jacana* (Charadriiformes: Jacanidae) in the middle Paraná River floodplain. *Stud. Neotrop. Fauna E.* 19: 195 – 200.

Benítez, H. A.; Püschel, T.; Lemic, D.; Čačija, M.; Kozina, A. y Bažok, R. (2014). Ecomorphological variation of the wireworm cephalic capsule: studying the interaction of environment and geometric shape. *PloS one* 9(7): e102059.

Bennetts, R.E.; Nichols, J.D. y Lebreton, J.D. (2003) Methods for estimating dispersal probabilities and related parameters using marked animals. En: *Dispersal* (Eds.: Clobert, J.; Danchin, E.; Dhondt, A.A. y Nichols, J.D.) Oxford University Press, p. 3–17.

Bilton, D.T.; Freeland, J.R. y Okamura, B. (2001) Dispersal in freshwater invertebrates. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 32: 159–181.

Bilton, D.T.; Paula, J. y Bishop, J.D.D. (2002) Dispersal, genetic differentiation and speciation in estuarine organisms. *Estuar. Coast. Shelf S.* 55(6): 937 – 952.

Birge, E.A. (1897) Plankton studies on Lake Mendota II. The Crustacea of the plankton from July, 1894, to December, 1896. *Trans. Wis. Acad. Sci. Arts. Lett.* 11: 274–451.

Bissaro, F.G.; Gomes, J.L. y Madeira Di Benedetto, A.P. (2012) Morphometric variation in the shape of the carapace of shrimp *Xiphopenaeus kroyeri* on the east coast of Brazil. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 93:683–691.

Bock, C.E. y Ricklefs, R.E. (1983) Range size and local abundance of some North American songbirds: a positive correlation. *Am. Nat.* 122: 295–299.

Bohonak, A.J. y Jenkins, D.G. (2003) Ecological and evolutionary significance of dispersal by freshwater invertebrates. *Ecol. Lett.* 6: 783–796.

Bonetto, A.A. y Drago, E.C. (1968) Consideraciones faunísticas en torno a la delimitación de los tramos superiores del río Paraná. *Physis.* 27 (75): 437–444.

Bonetto A.A. y Wais I.R. (1995) Southern South American streams and rivers. En: *Ecosystems of the World. 22: River and stream ecosystems* (Eds.: Cushing C.E; Cummins K.W. y Minshall G.W.) Elsevier Press, Amsterdam, Netherlands, p. 257–293.

Bonetto, A.A. (1975) Hydrologic regime of the Paraná River and its influence on ecosystems. En: *Coupling of land and water systems* (Ed.: Hasler, A.D.) Springer, Berlin Heidelberg New York, p. 175–197.

Bookstein, F.L. (1991) *Morphometric tools for landmark data.* Cambridge University Press, Cambridge, UK, p. 435.

Bookstein, F.L. (1994) Can biometrical shape be a homologous character? En: Homology: The hierarchical basis of comparative biology (Ed.: Hall, B.K.) Academic Press, San Diego, p. 197–227.

Bornet, B. y Branchard, M. (2001) Nonanchored inter simple sequence repeat (ISSR) markers: reproducible and specific tools for genome fingerprinting. *Plant Mol. Biol. Report.* 19: 209–215.

Boschi, E.E. (1981) Decapoda Natantia. Fauna de Agua Dulce de la República Argentina. *FECIC.* 26:1–61.

Brendonck, L.; Maes, J.; Rommens, W.; Dekeza, N.; Nhiwatiwa, T.; Barson, M. y Marshall, B. (2003) The impact of water hyacinth (*Eichhornia crassipes*) in a eutrophic subtropical impoundment (Lake Chivero, Zimbabwe). II. Species diversity. *Archiv. Für. Hydrobiologie.* 158(3): 389–405.

Bueno, S.L.D.S.; Shimizu, R.M.; y Rocha, S.S. (2007) Estimating the population size of *Aegla franca* (Decapoda: Anomura: Aeglidae) by mark–recapture technique from an isolated section of Barro Preto stream, county of Claraval, state of Minas Gerais, southeastern Brazil. *J. Crust. Biol.* 27: 553–559.

Burnham, K.P. y Overton, W.S. (1979) Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals. *Ecology.* 60: 927–936.

Burukovsky, R.N. (1972) On the function of the rostrum in shrimps. *Trudy Atlanticheskii Nauchna-issledovatel'skii Inst.* 42: 176–179.

Burukovsky, R.N. y Romensky, L.L. (1972) On the variability of the rostrum in the *Aristeus varidens* (Decapoda, Penaeidae). *Trudy Atlanticheskii Nauchna-issledovatel'skii Inst.* 42: 156–161.

Busack, C. A. (1988) Electrophoretic variation in the red swamp (Procambarus clarkii) and white river crayfish (P. acutus) (Decapoda: Cambaridae). *Aquaculture*. 69: 211-226.

Cardini, A.; Anna-Ulla, J. y Elton S. (2007) A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys. *J. Biogeogr.* 34: 1663–1678.

Carini, G. y Hughes, J.M. (2004) Population structure of Macrobrachium australiense (Decapoda: Palaemonidae) in Western Queensland, Australia: the role of contemporary and historical processes. *Heredity* 93(4): 350 – 363.

Cartaxana, A. (1994) Distribution and migrations of the prawn Palaemon longirostris in the Mira River estuary (southwest Portugal). *Estuaries*. 17: 685–694.

Carter, J.L.; End, S.V. y Kenelly, S.S. (1996) The relationships among three habitat scales and stream benthic invertebrate community structures. *Freshwater Biol.* 35:109–124.

Cartes, J.E. y Sardà, F. (1989). Feeding ecology of the deepwater aristeid crustacean *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) in the Mediterranean Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 54: 229–238.

Carvalho, P.; Bini, L.M.; Thomaz, S.M.; Oliveira, L.G.; Robertson, B.; Tavecchio, W.L.G. y Darwisch, A.J. (2001) Comparative limnology of South-American lakes and lagoons. *Acta Sci.* 23: 265–273.

Carvalho-Batista, A.; Negri, M.; Pileggi, L.G.; Castilho, A.L.; Costa, R.C. y Mantelatto, F. L. (2014) Inferring population connectivity across the range of distribution of the stiletto shrimp *Artemesia longinaris* Spence Bate, 1888 (Decapoda, Penaeidae) from DNA barcoding: implications for fishery management. *ZooKeys* (457): 271–288.

Chambers, P.A.; Prepas, E.E.; Hamilton, H.R. y Bothwell, M.L. (1991) Current velocity and its effect on aquatic macrophytes in flowing waters. *Ecol. Appl.* 1: 249–257.

Chen, S.M. y Chen, J.C. (2003). Effects of pH on survival, growth, molting and feeding of giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture*. 218(1): 613–623.

Collins, P.A. y Paggi, C.J. (1998) Feeding ecology of *Macrobrachium borellii* (Nobili) (Decapoda: Palaemonidae) in flood valley of river Paraná Argentina. *Hydrobiologia*. 362: 21–30.

Collins, P.A. (1999) Feeding of *Palaemonetes argentinus* (Nobili) (Decapoda: Palaemonidae) in flood valley of river Paraná Argentina. *J. Crustacean Biol.* 19 (3): 485–492.

Collins, P. y Petriella, A. (1999) Growth pattern of isolated prawns of *Macrobrachium borellii* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Invertebr. Reprod. Dev.* 36(1): 87–91.

Collins, P.A. (2000a) A new distribution for *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877) in Argentina. *Crustaceana*. 73: 1167–1169.

Collins, P.A. (2000b) Mecanismos de coexistencia en poblaciones de Palaemónidos dulceacuícolas (Crustacea, Decapoda, Caridea). Tesis Doctoral Universidad Nacional de La Plata, La Plata.

Collins, P.A. (2001) Relative growth of the freshwater prawn *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1896) (Decapoda: Palaemonidae). *Nauplius*. 9(1): 53–60.

Collins, P.A.; Williner, V. y Giri, F. (2002) A new distribution record for *Zilchiopsis oronensis* (Miers, 1877) in Argentina. *Crustaceana*. 75: 931–934.

Collins, P.A. (2005) A coexistence mechanism for two freshwater prawns in the Paraná River floodplain, Argentina. *J. Crustacean Biol.* 25(2): 219–225.

Collins, P.A.; Williner, V. y Giri, F. (2006a) Trophic relationships in Crustacea Decapoda of a river with floodplain. En: Predation in organisms: a distinct phenomenon (Ed.: Ashraf, M.T.) Springer, Berlin Heidelberg New York, p. 59–86.

Collins, P.A.; Giri, F. y Williner, V. (2006b) Population dynamics of *Trichodactylus borellianus* (Crustacea Decapoda Brachyura) and interactions with the aquatic vegetation of the Paraná River (South America, Argentina). *Ann. Limnol.* 42: 19–25.

Collins, P.A.; Williner, V. y Giri, F. (2007) Littoral communities: Macrocrustaceans. En: The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer-Verlag, Heidelberg, p. 277–302.

Collins, P.A.; Giri, F. y Williner, V. (2009) New distributional records for three freshwater crab species (Crustacea: Decapoda: Trichodactylidae) in Southern South America. *Zootaxa.* 1977: 49–54.

Cook, B.D.; Bunn, S.E. y Hughes, J.M. (2002) Genetic structure and dispersal of *Macrobrachium australiense* (Decapoda: Palaemonidae) in western Queensland, Australia. *Freshwater Biol.* 47(11): 2098 – 2112.

Cook, M.I.; Call, E.M.; Kobza, R.M.; Hill, S.D. y Saunders, C.J. (2014). Seasonal movements of crayfish in a fluctuating wetland: implications for restoring wading bird populations. *Freshwater Biol.* 59(8): 1608–1621.

Corti, M. (1993) Geometric morphometrics: an extension of the revolution. *Trends Ecol. Evol.* 8: 302–303.

Corti, D.; Kohler, S.L. y Sparks, R.E. (1997) Effects of hydroperiod and predation on a Mississippi River floodplain invertebrate community. *Oecologia* 109:154–165.

Covich, A.P.; Crowl, T.A.; Johnson, S.L. y Pylon, M. (1996) Distribution and abundance of tropical freshwater shrimp along a stream corridor: response to disturbance. *Biotropica*, 484–492.

Covich, A. P.; Crowl, T.A. y Scatena, F.N. (2003) Effects of extreme low flows on freshwater shrimps in a perennial tropical stream. *Freshwater Biol.* 48:1199–1206.

Cowen, R.K. y Sponaugle, S. (2009) Larval dispersal and marine population connectivity. *Ann. Rev. Mar. Sci.* 1: 443–66.

Crespin, L.; Choquet, R.; Lima, M.; Merrit, J. y Pradel, R. (2008) Is heterogeneity of catchability in capture–recapture a mere sampling artifact or a biologically relevant feature of the population? *Popul. Ecol.* 50: 247–256.

Cultid-Medina, C.A.; Martínez-Quintero, B.G.; Escobar, F. y de Ulloa, P.C. (2015) Movement and population size of two dung beetle species in an Andean agricultural landscape dominated by sun-grown coffee. *J. Insect Conserv.* 19(4): 617 – 626.

D'Amato, M. E. y Corach, D. (1996) Genetic diversity of populations of the fresh-water shrimp *Macrobrachium borellii* (Caridea: Palaemonidae) evaluated by RAPD analysis. *J. Crustacean Biol.* 16: 650 – 655.

Daniels, S.R.; Stewart, B.A. y Gibbons, M.J. (1999) Genetic structure among populations of *Potamonautes perlatus* (Decapoda: Potamonautidae) from the Olifants River system in the Western Cape, South Africa. *J. Zool.* 249: 137 – 142.

Daniels, S.R.; Stewart, B.A. y Cook, P.A. (2002) Congruent patterns of genetic variation in a burrowing freshwater crab revealed by allozymes and mt DNA sequence analysis. *Hydrobiologia* 468(1-3): 171 – 179.

Daniels, S.R. (2003) Examining the genetic structure among populations of the common Cape River crab, *Potamonautes perlatus* from river systems in South Africa reveals hydrographic boundaries. *J. Crustacean Biol.* 24: 936 – 950.

Davanso, T.M.; Taddei, F.G.; Simões, S.M.; Fransozo, A. y Da Costa, R.C. (2013) Population dynamics of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* in tropical waters in southeastern Brazil. *J. Crustacean Biol.* 33(2): 235–243.

Davies, R.B. (1987) Hypothesis testing when a nuisance parameter is present only under the alternative. *Biometrika.* 74: 33–43.

De Azevedo Carvalho, D.; Collins, P.A., y De Bonis, C.J. (2013). The mark–recapture method applied to population estimates of a freshwater crab on an alluvial plain. *Mar. Fresh. Res.* 64: 317–323.

Denne, L.B. (1968) Some aspects of osmotic and ionic regulation in the prawns *Macrobrachium australiense* (Holthuis) and *M. equidens* (Dana). *Comp. Biochem Phys.* 26: 17 – 30.

Dimmock, A.; Williamson, I.; y Mather, P.B. (2004) The influence of environment on the morphology of *Macrobrachium australiense* (Decapoda: Palaemonidae). *Aquacult. Int.* 12: 435–456.

Divu, D.; Khushiramani, R.; Malathi, S.; Karunasagar, I. y Karunasagar, I. (2008) Isolation, characterization and evaluation of microsatellite DNA markers in giant freshwater prawn *Macrobrachium rosenbergii*, from South India. *Aquaculture.* 284(1): 281 – 284.

Dorn, N.J. y Trexler, J.C. (2007) Crayfish assemblage shifts in a large drought-prone wetland: the roles of hydrology and competition. *Freshwater Biol.* 52: 2399–2411.

Doss, .PK. (1993) The nature of a dynamic water table in a system of non-tidal, freshwater coastal wetlands. *J. Hydrol.* 141:107–126.

Downing-Kunz, M. y Stacey, M. (2011) Flow-induced forces on free-floating macrophytes. *Hydrobiologia.* 671(1): 121–135.

Drago, E.C. (1981) Grados de conexión y fases hidrológicas en ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná (Argentina). *Ecología (Argentina)*. 6:27–33.

Drago, E. y Paira, A. (1985) Limnología física. En: Cuenca del río Saladillo (Ed.: INALI) Informe (Convenio AyE e INALI), Santo Tome, Santa Fe, p. 19–78.

Drago, E.C. (1989) Morphological and hydrological characteristics of the floodplain ponds of the middle Parana River (Argentina). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 22:183–190.

Drago E.C. (2007) The physical dynamics of the River-lake floodplain system. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer-Verlag, Heidelberg, p. 83–122.

Drake, A.G. y Klingenberg, C.P. (2008) The pace of morphological change: Historical transformation of skull shape in St. Bernard dogs. *Proc. R. Soc. Lond. B. Biol. Sci.* 275: 71–76.

Dryden, I. L. y Mardia, K.V. (1998) *Statistical shape analysis*. John Wiley & Sons, Chichester, p. 347.

Dudgeon, D. (1985) The population dynamics of some freshwater carideans (Crustacea: Decapoda) in Hong Kong, with special reference to *Neocaridina serrata* (Atyidae). *Hydrobiologia*. 120(2): 141–149.

Dugan, J.E.; Hubbard, D.M. y Wenner, A.M. (1994) Geographic variation in life history of the sand crab, *Emerita analoga* (Stimpson) on the California coast: relationships to environmental variables. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 181(2): 255–278.

Ehrlén, J. y Morris, W.F. (2015) Predicting changes in the distribution and abundance of species under environmental change. *Ecol. Lett.* 18(3): 303–314.

El-Kasheif, M.A. y Habashy, M.M. (2012) Morphometric Relationships of Commercially Important Species of the Freshwater Prawn, *Macrobrachium rosenbergii*

(De Man 1879) from Mariout Fish Farming Company in Egypt. *Int. J. Fish. Aquac.* 2(1): 35–61.

Excoffier, L.; Laval, G. y Schneider, S. (2005) Arlequin (version 3.0): an integrated software package for population genetics data analysis. *Evol. Bioinform. Online.* 1: 47–50.

Ezcurra de Drago, I.; Marchese, M. y Montalto, L. (2007) Benthic Invertebrates. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer-Verlag, Heidelberg, p. 251–271.

Felix, M.M.L. y Petriella, A.M. (2003) Molt cycle of the natural population of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Palaemonidae) from Los Padres lagoon (Buenos Aires, Argentina). *Iheringia Sér. Zool.* 93(4): 399–411.

Fernandez, O.A.; Sutton, D.L.; Lallana, V.H.; Sabbatini, M.R. e Irigoyen, J.H. (1990) Aquatic weeds problems and management in South and Central America. En: *Aquatic weeds. The ecology and management of nuisance aquatic vegetation* (Eds.: Pieterse, A.H. y Murphy, K.J.) Oxford Science Publications, New York, p. 406–425.

Fernandez, D. y Collins, P. (2002) Supervivencia de cangrejos en ambientes dulceacuícolas inestables. *Natura Neotropicalis.* 33: 81–84.

Fernández, M.V.; Maltagliati, F.; Pannacciulli, F.G.; y Roldán, M.I. (2011) Analysis of genetic variability in *Aristaeomorpha foliacea* (Crustacea, Aristeidae) using DNA-ISSR (inter simple sequence repeats) markers. *C. R. Biol.* 334: 705–712.

Fransozo, A.; Rodrigues, F.D.; Freire, F.A.M. y Costa, R.C. (2004) Reproductive biology of the freshwater prawn *Macrobrachium iheringi* (Ortmann, 1897) (Decapoda: Caridea: Palaemonidae) in the Botucatu region, São Paulo, Brazil. *Nauplius.* 12: 119–126.

Freeman, S.H.; Jon, C.; Ménsua Fernández, J.L. y Fito, S.E. (2002) Análisis evolutivo. Pearson Educacion, p. 720.

Freire, J.; González-Gurriarán, E. (1998) New approaches to the behavioural ecology of decapod crustaceans using telemetry and electronic tags. *Hydrobiologia*. 371/372: 123–323.

Fuller, B. y Lester, L.S. (1980) Correlations of allozymic variation with habitat parameters using the grass shrimp, *Palaemonetes pugio*. *Evolution*. 34: 1099–1104.

García-Dávila, C.R.; Magalhães, C. y Guerrero, J.C.H. (2005) Morphometric variability in populations of *Palaemonetes* spp.(Crustacea, Decapoda, Palaemonidae) from the Peruvian and Brazilian Amazon Basin. *Iheringia. Ser. Zool.* 95(3): 327–334.

Gause, G.F. (1934) *The Struggle for Existence*. Baltimore: Williams and Wilkins.

Gherardi, F.; Barbaresi, S. y Salvi, G. (2000) Spatial and temporal patterns in the movement of the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, an invasive crayfish. *Aquat. Sci.* 62:179–193.

Gherardi, F.; Guidi, S. y Vannini, M. (1987) Behavioural ecology of the freshwater crab, *Potamon fluviatile*: preliminary study. *Invest. Pesq.* 51: 389 – 402.

Gherardi, F.; Barbaresi, S. y Villanelli F. (1998) Movement patterns of the white clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes*, in a Tuscan Stream. *J. Fresh. Ecol.* 13: 413–424.

Gillooly, J.F. y Dodson, S.I. (2000) Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnol. Oceanogr.* 45: 22–30.

Giri, F. y Collins, P.A. (2004) A geometric morphometric analysis of two sympatric species of the family Aeglidae (Crustacea, Decapoda, Anomura) from the La Plata basin. *Ital. Zool.* 71: 85–88.

Giri, F. y Loy, A. (2008) Size and shape variation of two freshwater crabs in Argentinean Patagonia: the influence of sexual dimorphism, habitat, and species interactions. *J. Crust. Biol.* 28: 37–45.

Giri, F.; Ojeda, G.; Rueda, E.; Amavet, P.; Williner, V. y Collins, P. A. (2014) Population genetic structure of the pseudo-crab *Aegla uruguayana* Schmitt, 1942 (Decapoda, Aeglidae) in the central region of Argentina. *Crustaceana.* 87: 414 – 429.

Gogola, T.M.; Sanches, P.V.; Gubiani, É.A. y Da Silva, P.R.L. (2013) Spatial and temporal variations in fish larvae assemblages of Ilha Grande National Park, Brazil. *Ecol. Fresh. Fish.* 22(1): 95–105.

Gomes, L.C.; Bulla, C.K.; Agostinho, A.A.; Vasconcelos, L.P. y Miranda, L.E. (2012) Fish assemblage dynamics in a Neotropical floodplain relative to aquatic macrophytes and the homogenizing effect of a flood pulse. *Hydrobiologia.* 685: 97–107.

Granado Lorenzo, C. (2007) Avances en ecología. Hacia un mejor conocimiento de la naturaleza. Universidad de Sevilla, p. 228.

Graunt, J. (1662) Natural and political observations made upon the bills of mortality. [Http://www.edstephan.org/Graunt/bills.html](http://www.edstephan.org/Graunt/bills.html)

Grave, S.D. y Diaz D. (2001) Morphometric comparison between Mediterranean and Atlantic populations of *Pontophilus norvegicus* (Decapoda, Crangonidae). *Hydrobiologia.* 449: 179–186.

Grönroos, M.; Heino, J.; Siqueira, T.; Landeiro, V.L.; Kotanen, J. y Bini, L.M. (2013) Metacommunity structuring in stream networks: roles of dispersal mode, distance type, and regional environmental context. *Ecol. Evol.* 3(13): 4473–4487.

Gupta, P.K. y Varshney, R.K. (2000) The development and use of microsatellite markers for genetic analysis and plant breeding with emphasis on bread wheat. *Euphytica*. 113: 163–185.

Gunz, P.; Mitteroecker, P. y Bookstein, F.L. (2005) Semilandmarks in three dimensions. En: *Modern morphometrics in physical anthropology* (Eds.: Slice, D.) Springer US, 73-98.

Haley, S.R. (1969) Relative growth and sexual maturity of the Texas ghost crab, *Ocy-pode quadrata* (Fabr.) (Brachyura, Ocypodidae). *Crustaceana*. 17: 285–297.

Hanski, I. y Simberloff, D. (1997) The metapopulation approach, its history, conceptual domain and application to conservation. En: *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution* (Eds.: Hanski, I. y Gilpin, M.) Academic Press, London, UK, p. 5–26.

Hanski, I.A. y Gilpin, M.E. (1997) *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution*. Academic Press.

Hanski, I.A (1999) *Metapopulation Ecology*. Oxford University Press, p. 328.

Hanski, I. y Gaggiotti, O.E (2004) *Ecology, Genetics, and Evolution of Metapopulations*. 1a edition, Academic Press, p. 696.

Harrison, S. (1991) Local extinction in a metapopulation context: an empirical evaluation. *Biol. J. Linn. Soc.* 42: 73–88.

Harrison, S. y Hastings, A. (1996) Genetic and evolutionary consequences of metapopulation structure. *Trends Ecol. Evol.* 11(4): 180 – 183.

Harrison, S. y Taylor, A. (1997) Empirical evidence for metapopulation dynamics. En: *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution* (Eds.: Hanski, I. y Gilpin, M.) Academic Press, London, UK, p. 27–68.

Hart, R.C. y Bychek, E.A. (2011) Body size in freshwater planktonic crustaceans: an overview of extrinsic determinants and modifying influences of biotic interactions. *Hydrobiologia*. 668(1): 61–108.

Hartl, D.L. (2000) *A Primer of Population Genetics*. 3 ed. Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, p. 221.

Hartnoll, R. G. (1978) The determination of relative growth in crustacea. *Crustaceana*. 34: 281–293.

Hazlett, B.A.; Ritschof, D. y Rubenstein, D. (1974) Behavioral biology of the crayfish *Orconectes virilis* I. Home range. *Am. Midl. Nat.* 92: 301 – 319.

Hellberg, M.; Burton, R.; Neigel, J. y Palumbi, S. (2002) Genetic assessment of connectivity among marine populations. *B. Mar. Sci.* 70: 273–290.

Hildrew, A.G.; RaVaelli, D.G. y Edmonds-Brown, R. (2007) *Body size: the structure and function of aquatic ecosystems*. Cambridge University Press, UK.

Hopkins, M.J. y Thurman, C.L. (2010). The geographic structure of morphological variation in eight species of fiddler crabs (Ocypodidae: genus *Uca*) from the eastern United States and Mexico. *Biol. J. Linn. Soc.* 100(1): 248–270.

Idaszkin, Y.L.; Márquez, F. y Nocera, A.C. (2013) Habitat-specific shape variation in the carapace of the crab *Cyrtograpsus angulatus*. *J. Zool.* 290: 117–126.

Iriondo, M.H. y Paira, A.R. (2007) Physical geography of the basin. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer-Verlag, Heidelberg, p. 7–31.

Ituarte, R.B.; Mañanes, A.A.L.; Spivak, E.D. y Anger, K. (2008) Activity of Na⁺,K⁺-ATPase in a freshwater shrimp, *Palaemonetes argentinus* (Caridea, Palaemonidae): ontogenetic and salinity-induced changes. *Aquatic Biol.* 3: 283 – 290.

Jayachandran, K.V. y Joseph, N. I. (1988) Length weight relationship of two Palaemonid prawns *Macrobrachium idella* and *M. scabriculum*. A comparative study. *Fish. Technol.* 25: 189–195.

Jefferies, D.J. (1964) The moulting behaviour of *Palaemonetes varians* (Leach) (Decapoda, Palaemonidae). *Hydrobiologica.* 24: 457–488.

Jenkins, K.M. y Boulton, A.J. (2003) Connectivity in a dryland river: short-term aquatic microinvertebrate recruitment following floodplain inundation. *Ecology.* 84: 2708–2723.

Jeppesen, E.; Søndergaard, M.A.; Søndergaard, M.O. y Christoffersen, K. (1998) The structuring role of submerged macrophytes in lakes. Springer-Verlag, New York, p. 423.

José de Paggi, S.B. (1984) Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del río Paraná: distribución estacional del zooplancton. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral.* 15:135–155.

José de Paggi, S.B. y Koste, W. (1988) Rotífera from Saladillo (Santa Fe province, Argentina). *Hydrobiologia.* 157: 3–20.

José de Paggi, S. y Paggi, J.C. (2007) Zooplancton. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer-Verlag, Heidelberg, p. 229–245.

José de Paggi, S.B. y Paggi, J.C. (2008) Hydrological connectivity as a shaping force in the zooplankton community of two lakes in the Paraná River floodplain. *Int. Rev. Hydrobiol.* 93(6): 659–678.

Junk W.J., Bayley P.B., Sparks R.E. (1989) The flood pulse concept in river-floodplain systems. En: *Proceedings of the International Large River Symposium* (Ed.: Dodge D.P) Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 106: 110–127.

Kapiris, K. y Thessalou-Legaki, M. (2001) Sex-related variability of rostrum morphometry of *Aristeus antennatus* (Decapoda: Aristeidae) from the Ionian Sea (Eastern Mediterranean, Greece). *Hydrobiologia.* 449: 123–130.

Kapiris, K. y Kavvadas, S. (2009) Morphometric study of the red shrimp *Aristeus antennatus* in the Eastern Mediterranean. *Aquat. Ecol.* 43: 1061–1071.

Khan, S.R.; Akter, H.; Sultana, N.; Khan, M.G.Q.; Wahab, M.A. y Alam, M.S. (2014) Genetic Diversity in Three River Populations of the Giant Freshwater Prawn (*Macrobrachium rosenbergii*) in Bangladesh Assessed by Microsatellite DNA Markers. *Int. J. Agric. Biol.* 16: 195 – 200.

Klinbunga, S.; Yuvanatemiya, V.; Wongphayak, S.; Khetpu, K. Menasveta, P. y Khamnamtong, B. (2010) Genetic population differentiation of the blue swimming crab *Portunus pelagicus* (Portunidae) in Thai waters revealed by RAPD analysis. *Genet. Mol. Res.* 9: 1615–1624.

Klingenberg, C.P. (1996) Multivariarate Allometry. En: *Advances in morphometrics* (Eds.: Marcus, L.E; Corti, M.; Loy, A.; Naylor, G.J.P. y Slice, D.E.) Plenum: New York, p. 23–50.

Klingenberg, C.P. y McIntyre, G.S. (1998) Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. *Evolution.* 52: 1363–1375.

Klingenberg, C.P.; Barluenga, M. y Meyer, A. (2002) Shape analysis of symmetric structures: quantifying variation among individuals and asymmetry. *Evolution*. 56(10): 1909–1920.

Klingenberg, C.P. (2011) MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometrics. *Mol. Ecol. Resour.* 11: 353–357.

Klingenberg, C.P. (2013) Visualizations in geometric morphometrics: how to read and how to make graphs showing shape changes. *Hystrix*. 24: 15–24.

Klingenberg, C.P. (2015) Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications. *Symmetry*, 7(2): 843-934.

Konan, K.M.; Adépo-Gourène, A.B.; Ouattara, A.; Nyingy, W.D. y Gourène, G. (2010) Morphometric variation among male populations of freshwater shrimp *Macrobrachium vollenhovenii* Herklots, 1851 from Côte d'Ivoire Rivers. *Fish. Res.* 103: 1–8.

Koshy, M. (1973) Studies on the sexual dimorphism in the freshwater prawn *Macrobrachium dayanum* (Henderson, 1893) (Decapoda, Caridea), II. *Crustaceana*. 24: 110–118.

Krapivka, S.; Toro, J.E.; Alcapán, A.C.; Astorga, M.; Presa, P.; Pérez, M. y Guíñez, R. (2007) Shell-shape variation along the latitudinal range of the Chilean blue mussel *Mytilus chilensis* (Hupe 1854). *Aquac. Res.* 38: 1770–1777.

Krebs, C.J. (1978) *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. Harper & Row, New York.

Krebs, C.J. (1999) *Ecological Methodology*. 2nd edn. Addison-Wesley Educational Publishers: Vancouver, Canada, p. 620.

Kupfer, J.A. y Meitzen, K.M. Modeling Flood Inundation & Hydrological Connectivity Across the Congaree River Floodplain, Congaree National Park. *Proceedings of the*

2012 South Carolina Water Resources Conference, Columbia Metropolitan Convention Center, 10 al 11 de Octubre de 2012, p. 4.

Lacoul, P. y Freedman, B. (2006) Environmental influences on aquatic plants in freshwater ecosystems. *Environ. Rev.* 14: 89 – 136.

Layman, C.A.; Montaña, C.G.; Allgeier, J.E. (2010) Linking fish colonization rates and water level change in littoral habitats of a Venezuelan floodplain river. *Aquat. Ecol.* 44: 269–273.

Legendre, P. y Legendre, L. (1998). *Numerical Ecology*. 2nd ed. Elsevier, Amsterdam.

Lemic, D.; Benítez, H. A.; Püschel, T. A.; Gašparić, H. V., Šatvar, M. y Bažok, R. (2016). Ecological morphology of the sugar beet weevil Croatian populations: Evaluating the role of environmental conditions on body shape. *Zool. Anz.* 260: 25–32.

Levins, R. (1969) Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15:237–240.

Lewis, W.M. Jr.; Hamilton, S.K.; Lasi, M.A.; Rodríguez, M. y Saunders III J.F. (2000) Ecological determinism on the Orinoco floodplain. *BioScience* 50: 681–692.

Liasko, R.; Anastasiadou, C.; Ntakis, A.; Gkenas, C. y Leonardos, I.D. (2012) Morphological differentiation among native trout populations in North-Western Greece. *J. Biol. Res.* 17: 33–43.

Lima, D.J.; Cobo, V.J.; Alves, D.F.R.; Barros-Alves, S.P. y Fransozo, V. (2013) Onset of sexual maturity and relative growth of the freshwater crab *Trichodactylus fluviatilis* (Trichodactyloidea) in south-eastern Brazil. *Invertebr. Reprod. Dev.* 57: 105–112.

Lucena-Fredou, F.; Rosa Filho, J.S.; Silva, M.C. y Azevedo, E.F. (2010) Population dynamics of the river prawn, *Macrobrachium amazonicum* (Heller, 1862)(Decapoda, Palaemonidae) on Combu island (Amazon estuary). *Crustaceana.* 83(3): 277–290.

Ma, K.Y.; Feng, J.B. y Li, J.L. (2012) Genetic variation based on microsatellite analysis of the oriental river prawn, *Macrobrachium nipponense* from Qiandao Lake in China. *Genet. Mol. Res.* 11(4): 4235–4244.

Machkour-M'rabet, S.; Hénaut, Y.; Dor, A.; Pérez-Lachaud, G.; Péliissier, C.; Gers C. y Legal, L. (2009) ISSR (Inter Simple Sequence Repeats) as molecular markers to study genetic diversity in tarantulas (Araneae, Mygalomorphae). *J. Arachnol.* 37: 10–14.

Macholán, M. (2001) Multivariate analysis of morphometric variation in Asian Mus and Sub-Saharan *Nannomys* (Rodentia: Muridae). *Zool. Anz.* 240: 7–14.

Magalhães, C. y Türkay, M. (1996) Taxonomy of the neotropical freshwater crab family Trichodactilidae I. The generic system with description of some new genera. *Senckenb. Biol.* 75: 63–95.

Manly, B.F. (1984). Obtaining confidence limits on parameters of the Jolly-Seber model for capture-recapture data. *Biometrics.* 749-758.

Mansur, C.B.; Hebling, N.J. y Souza J.A. (2005) Crescimento relativo de *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 e *Sylviocarcinus australis* Magalhães & Türkay, 1996 (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) no Pantanal do Rio Paraguai, Porto Murtinho, Mato Grosso do Sul. *Bol. Inst. Pesca.* 31: 103–107.

Marchese, M. y Ezcurra de Drago, I. (1983) Zoobentos de los principales tributarios del Río Paraná medio en el tramo Goya-Diamante. Su relación con el cauce principal y cauces secundarios. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit.* 14: 95–109.

Mariappan, P. y Balasundaram, C. (2004) Studies on the morphometry of *Macrobrachium nobilii* (Decapoda, Palaemonidae). *Braz. Arch. Biol. Techn.* 47(3): 441–449.

Martin, N.A. (1972) Temperature fluctuations within English lowland ponds. *Hydrobiologia*. 40: 455–469.

May-Kú, M.A.; Ordóñez-López, U. y Defeo, O. (2006) Morphometric differentiation in small juveniles of the pink spotted shrimp (*Farfantepenaeus brasiliensis*) and the southern pink shrimp (*F. notialis*) in the Yucatan Peninsula, Mexico. *Fish. B-NOAA*. 104(2): 306–310.

Maynard Smith, J. (1998) *Evolutionary genetics*. Oxford University Press, Cary, NC, p. 1-330.

Mayora, G.; Devercelli, M. y Giri, F. (2013) Spatial variability of chlorophyll-a and abiotic variables in a river–floodplain system during different hydrological phases. *Hydrobiologia* 717: 51–63.

Meerhoff, M.; Mazzeo, N.; Moss, B. y Rodríguez-Gallego, L. (2003). The structuring role of free-floating versus submerged plants in a subtropical shallow lake. *Aquatic Ecol.* 37(4): 377–391.

Menéndez, R. y Thomas, C.D. (2000) Metapopulation structure depends on spatial scale in the host-specific moth *Wheeleria spilodactylus* (Lepidoptera: Pterophoridae). *J. Anim. Ecol.* 69: 935 – 951.

Merkle, E.L. (1969) Home range of crayfish *Orconectes jwenalis*. *Am. Midl. Nat.* 81: 228 –235.

Miner, B.G.; Sultan, S.E.; Morgan, S.G.; Padilla, D.K. y Relyea, R.A. (2005) Ecological consequences of phenotypic plasticity. *Trends Ecol. Evol.* 20: 685–692.

Miquel, J.C.; Arnaud, P.M y Do-Chi, T. (1985) Population structure and migration of the stone crab *Lithodes murrayi* in the Crozet Islands, Subantarctic Indian Ocean. *Mar. Biol.* 89: 263–269.

Monteiro, L.R. (1999) Multivariate regression models and geometric morphometrics: the search for causal factors in the analysis of shape. *Syst. Biol.*48: 192–199.

Monteiro, L.R. y Dos Reis, S.F. (1999) Principios de morfometría geométrica. Holos, Riberão Preto, p. 198.

Montoya, J.V. (2003) Freshwater shrimps of the genus *Macrobrachium* associated with roots of *Eichhornia crassipes* (Water Hyacinth) in the Orinoco Delta (Venezuela). *Carib. J. Sci.* 39:155–159.

Montoya, J.V.; Roelke, D.L.; Winemiller, K.O.; Cotner, J.B. y Snider, J.A. (2006) Hydrological seasonality and benthic algal biomass in a neotropical floodplain river. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25(1): 157–170.

Montoya, J.V.; Arrington, D.A. y Winemiller, K.O. (2014) Seasonal and diel variation of shrimp (Crustacea, Decapoda) on sandbanks of a tropical floodplain river. *J. Nat. Hist.* 4 (9-10): 557–574.

Morrone, J.J. y Lopretto, E.C. (1995) Parsimony analysis on endemism of freshwater Decapoda (Crustacea: Malacostraca) from southern South America. *Neotropica.* 41: 3-8.

Mossolin, E.C. y Bueno, S.L.S. (2003) Relative growth of second pereiopod in *Macrobrachium olfersi* (Wiegmann, 1836) (Decapoda, Palaemonidae). *Crustaceana.* 76: 363–376.

Muggeo, V.M.R. (2003) Estimating regression models with unknown break-points. *Stat. Medic.* 22: 3055–3071.

Muggeo, V.M.R. (2008) segmented: an R Package to fit regression models with broken-line relationships. *R. News* 8/1: 20–25.

Murray, J.D. (1989) *Mathematical Biology*. Springer, New York.

Nakatani, K.; Bialeztki, A.; Baumgartner, G.; Sanches, P.V. y Makrakis, M.C. (2004) Temporal and spatial dynamics of fish eggs and larvae. En: The Upper Parana River and its floodplain: Physical aspects, ecology and conservation (Eds.: Thomaz, S.M.; Agostinho, A.A. y Hahn, N.S.) Backhuys Publishers, Leiden, p. 293–308.

Neiff, J.J. (1990) Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*. 15: 424-441.

Neiff, J.J. (1999). El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica. *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica*. 229.

Neiff, J.J. y Poi de Neiff, A.S.G. (2000) Connectivity processes as a basis for the management of aquatic plants. En: *Ecología e manejo de macrófitas acuáticas* (Eds.: Thomaz, S.M. y Bini, L.M.) Maringá, Editora Universidad Estadual de Maringá, p. 39–45.

Neiff, J.J.; Poi de Neiff, A. y Casco, S. (2001) The effect of prolonged floods on *Eichhornia crassipes* growth in Paraná River floodplain lakes. *Acta Limnol. Bras.* 13(1): 51–60.

Ngari, A.N.; Kinyamario, J.I.; Ntiba, M.J y Mavuti, K.M. (2009) Factors affecting abundance and distribution of submerged and floating macrophytes in Lake Naivasha, Kenya. *Afr. J. Ecol.* 47(1): 32–39.

Noback, M. L.; Harvati, K. y Spoor, F. (2011) Climate-related variation of the human nasal cavity. *Am. J. Phys. Anthropol.* 145(4): 599–614.

O'Reilly, K.M. y Horn, M.H. (2004) Phenotypic variation among populations of *Atherinops affinis* (Atherinopsidae) with insights from a geometric morphometric analysis. *J. Fish. Biol.* 64: 1117–1135.

Ocasio-Torres, M.E.; Crowl, T.A. y Sabat, A.M. (2014) Long rostrum in an amphidromous shrimp induced by chemical signals from a predatory fish. *Freshw. Sci.* 33(2): 451–458.

Odinetz-Collard, O; Magalhães, C. (1994) Ecological constraints and life history strategies of palaemonid prawns in Amazonia. *Verh. Internat. Verein. Theor. Angew. Limnol.* 25: 2460–2467.

Ogle, D.H. (2012). FSA: Fisheries stock analysis. R package version 0.2–8.

Okamura, B. y Freeland, J.R. (2002). Gene flow and the evolutionary ecology of passively dispersing aquatic invertebrates. En *Dispersal Ecology: 42nd Symposium of the British Ecological Society*. Cambridge University Press, p. 192.

Oksanen, J.; Blanchet, F.G; Kindt, R.; Legendre, P.; Minchin, P.R.; O'Hara, R. B.; Simpson, G.L.; Solymos, P.; Stevens, M.H. y Wagner, H. (2015) *Vegan: Community Ecology Package*. R package versión 2.3-1.

Olden, J.D.; Hoffman, A.L., Monroe, J.B. y Poff N.L. (2004) Movement behaviour and dynamics of an aquatic insect larva in a stream benthic landscape. *Can. J. Zool.* 82: 1135–1146.

Paggi, J.C. y José de Paggi, S.B. (1990) Zooplankton of lotic and lenitic environments of the Middle Paraná River. *Acta Limnol. Brasil.* 3: 685–719.

Palmer, A.R., y Strobeck, C. (1986) Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17:391–421.

Palmer, M.; Arensburger, P.; Martín, A. y Denman, W. (1996) Disturbance, and path-specific responses: the interactive effects of woody debris and floods on lotic invertebrates. *Oecologia.* 105: 247–257.

Palombi, A. (1939) Note biologiche sui Peneidi. La fecondazione e la deposizione delle uova in *Eusicyonia carinata* (Olivi). *Boll. Zool.* 10: 223–227.

Pervaiz, P.A.; Sudan, M. y Manohar, S. (2015) Studies on the Effect of Photoperiodism and Temperature on Moulting of a Freshwater Prawn *Macrobrachium dayanum*. *Int. J. Fish. Aquat. Stud.* 3(1): 325–328.

Pfennig, D.W.; Rice, A.M. y Martin, R.A. (2006) Ecological opportunity and phenotypic plasticity interact to promote character displacement and species coexistence. *Ecology.* 87(3): 769–779.

Pielou, E.C. (1969) *An Introduction to Mathematical Ecology.* Wiley-Interscience, New York.

Pilotto, F.; Free, G.; Crosa, G.; Sena, F.; Ghiani, M.; y Cardoso, A.C. (2008) The invasive crayfish *Orconectes limosus* in Lake Varese: estimating abundance and population size structure in the context of habitat and methodological constraints. *J. Crust. Biol.* 28: 633–640.

Piras, P.; Marcolini, F.; Raia, P.; Curcio, M. y Kotsakis, T. (2010). Ecophenotypic variation and phylogenetic inheritance in first lower molar shape of extant Italian populations of *Microtus (Terricola) savii* (Rodentia). *Biol. J. Linnean Soc.* 99(3): 632–647.

Poff, N.L. y Ward, J.V. (1992) Heterogeneous currents and algal resources mediate in situ foraging activity of a mobile stream grazer. *Oikos.* 65: 465–478.

Poff, N.L. y Allan, J.D. (1995) Functional organization of stream fish assemblages in relation to hydrological variability. *Ecology.* 76: 606–627.

Poff, N.L.; Allan, J.D.; Bain, M.B.; Karr, J.R.; Prestegard, K.L.; Richter, B.D.; Sparks, R.E. y Stromberg, J.C. (1997) The natural flow regime. *BioScience.* 47: 769–784.

Poi de Neiff, A. y Neiff J.J. (1980) Los camalotales de *Eichhornia crassipes* en aguas lóxicas del Paraná y su fauna asociada. *Ecosur* 7(14): 185–199.

Poi de Neiff, A. y Carignan, R. (1997) Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*. 345: 185–196.

Poi de Neiff, A. y Neiff, J.J. (2006) Riqueza de especies y similaridad de los invertebrados que viven en plantas flotantes de la planicie de inundación del Río Paraná (Argentina). *Interciencia*. 31: 220–225.

Pollock, K.H. (1982) A capture–recapture design robust to unequal probability of capture. *J. Wildlife Manage.* 46: 757–760.

Pringle, C. (2003) What is hydrologic connectivity and why is it ecologically important? *Hydrol. Process.* 17: 2685–2689.

Pritchard, J.K.; Stephens, M. y Donnelly, P. (2000) Inference of population structure using multilocus genotype data. *Genetics*. 155: 945–959.

Qian, W.; Ge, S. y Hong, D.Y. (2001) Genetic variation within and among populations of a wild rice *Oryza granulata* from China detected by RAPD and ISSR markers. *Theor. Appl. Genet.* 102: 440–449.

R Development Core Team (2011) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

R Development Core Team (2015) R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.

Rabeni, C.F.; Collier, K.J.; Parkyn, S.M. y Hicks, B.J. (1997) Evaluating techniques for sampling stream crayfish (*Paranephrops planifrons*). *New Zeal. J. Mar. Fresh. Res.* 31: 693–700.

Renzulli, P. y Collins, P. (2000). Influencia de la temperatura en el crecimiento del cangrejo *Trichodactylus borellianus*. FABICIB. 4: 129–136.

Renzulli, P. y Collins, P. (2001) Ritmo nictimeral de la actividad locomotora de los cangrejos dulceacuícolas *Dilocarcinus pagei* Simpson, 1861 y *Trichodactylus borellianus* Nobili, 1896. Fabicib 5(1): 145 – 153.

Ringuelet, R.A. (1949) Camarones y cangrejos de la zona de Goya (Sergéstidos, Palamonidae y Trichodactylidae). Notas Mus. La Plata Zool. 14: 79–109.

Robinson, C. A.; Thom, T. J. y Lucas, M. C. (2000) Ranging behaviour of a large freshwater invertebrate, the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*. Freshwater Biol. 43: 509–521.

Rohlf, F.J. y Marcus, L.F. (1993) A revolution in morphometrics. Trends Ecol. Evol. 8: 129–132.

Rohlf, F.J. y Slice, D. (1990) Extensions of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks. Syst. Biol. 39: 40–59.

Rohlf, F.J. y Corti, M. (2000) The use of two-block partial least-squares to study covariation in shape. Syst. Biol. 49: 740–753.

Rohlf, F.J. (2010a) TpsDig2, version 2.16. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. [Http://life.bio.sunysb.edu/morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/)

Rohlf, F.J. (2010b) TpsRelw, version 1.49. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. [Http://life.bio.sunysb.edu/morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/)

Rohlf, F.J. (2010c). TpsUtil, version 1.47. Department of Ecology and Evolution, State University of New York (SUNY) Stony Brook. [Http://life.bio.sunysb.edu/morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/)

Rohlf, F.J. (2011) TpsRegr, version 1.38. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. [Http://life.bio.sunysb.edu/morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/)

Rohlf F.J. (2014) TpsPLS, version 1.22. Department of Ecology and Evolution, State University of New York at Stony Brook. [Http://life.bio.sunysb.edu/morph/](http://life.bio.sunysb.edu/morph/)

Rosenfield, J.A. (2002) Pattern and process in the geographical ranges of freshwater fishes. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 11: 323–332.

Rossi, N. y Mantelatto, F.L. (2013) Molecular analysis of the freshwater prawn *Macrobrachium olfersii* (Decapoda, Palaemonidae) supports the existence of a single species throughout its distribution. *PLoS One.* 8: e54698.

Rossi, L.; Cordoviola, E. y Parma, M.J. (2007) Fishes. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer-Verlag, Heidelberg, p. 305–325.

Rousset, F. (2001) Genetic approaches to the estimation of dispersal rates. En: *Dispersal* (Eds.: Clobert, J.; Danchin, E.; Dhondt, A.A. y Nichols, J.D) Oxford University Press, Oxford, p. 18–28.

Roy, K. y Martien, K.K. (2001) Latitudinal distribution of body size in north-eastern Pacific marine bivalves. *J. Biogeogr.* 24: 485–493.

Rufino, M.; Abelló, P. y Jones, D.A. (2004) An application of geometric morphometrics to crustaceans: male and female carapace shape differences in *Liocarcinus depurator* (Decapoda: Brachyura). *Ital. J. Zool.* 71: 79–83.

Rufino, M.; Abelló, P. y Yule, A.B. (2006) Geographic and gender shape differences in the carapace of *Liocarcinus depurator* (Brachyura: Portunidae) using geometric morphometrics and the influence of a digitizing method. *J. Zool.* 269: 458–465.

Ruppert, E.E. y Barnes, R.D. (1994) *Invertebrate Zoology*. 6th edition, Saunders College Publ., Philadelphia, PA, p. 1056.

Sabattini, R.A. y Lallana V.H. (2007) *Aquatic Macrophytes*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer-Verlag, Heidelberg, p. 205–224.

Sadeghi, S.; Adriaens, D. y Dumont, H.J. (2009). Geometric morphometric analysis of wing shape variation in ten European populations of *Calopteryx splendens* (Harris, 1782)(Zygoptera: Odonata). *Odonatologica*. 38(4): 343–360.

Sardà, F. y Demestre, M. (1989) Shortening of the rostrum and rostral variability in *Aristeus antennatus* (Risso, 1816) (Decapoda: Aristeidae). *J. Crust. Biol.* 9: 570-577.

Sardà, F. y Cartes, J.E. (1997) Morphological features and ecological aspects of juvenile specimens of the aristeid shrimp *Aristeus antennatus* (Risso, 1816). *Mar. Freshwater Res.* 48: 73-77.

Scalici, M. y Gherardi, F. (2007) Structure and dynamics of an invasive population of the red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in a Mediterranean wetland. *Hydrobiologia*. 583(1): 309–319.

Schiesari, L.; Zuano, J.; Azevedo-Ramos, C.; Garcia, M.; Gordo, M.; Messias, M. y Monteiro Vieira, E. (2003) Macrophyte rafts as dispersal vectors for fishes and amphibians in the Lower Solimoes River, Central Amazon. *J. Trop. Ecol.* 19: 333–336.

Schubart, C.D. y Koller, P. (2005) Genetic diversity of freshwater crabs (Brachyura: Sesarmidae) from central Jamaica with description of a new species. *J. Nat. Hist.*, 39: 469 – 481.

Schubart, C.D. y Huber, M.G.J. (2006) Genetic comparisons of German populations of the stone crayfish, *Austropotamobius torrentium* (Crustacea: Astacidae). *B. Fr. Peche. Piscic.* 380-381: 1019 – 1028.

Schulz, H. K.; Smietana, P. y Schulz, R. (2004) Assessment of DNA variations of the noble crayfish (*Astacus astacus* L.) in Germany and Poland using Inter-Simple Sequence Repeats (ISSR). *Bull. Fran. Pêche Piscicul.* 372-373: 387–399.

Shih, H.; Hung, H.; Schubart, C.D; Chen, C.A y Chang, H. (2006) Intraspecific genetic diversity of the endemic freshwater crab *Candidiopotamon rathbunae* (Decapoda, Brachyura, Potamidae) reflects five million years of the geological history of Taiwan. *J. Biogeogr.* 33: 980–989.

Silva, I.C.; Hawkins, S.J. y Paula, J. (2009) A comparison of population differentiation in two shore crab species with contrasting distribution along the Portuguese coast, using two morphological methodologies. *Mar. Freshw. Res.* 60: 833–844.

Silva, I. C.; Alves, M.J.; Paula, J. y Hawkins, S.J. (2010) Population differentiation of the shore crab *Carcinus maenas* (Brachyura: Portunidae) on the southwest English coast based on genetic and morphometric analyses. *Sci. Mar.* 74: 435–444.

Silva, T.R.; Rocha, S.S. y Costa Neto, E.M. (2014) Relative growth, sexual dimorphism and morphometric maturity of *Trichodactylus fluviatilis* (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae) from Santa Terezinha, Bahia, Brazil. *Zoologia (Curitiba)* 31: 20–27.

Slatkin, M. (1987) Gene flow and the geographic structure of natural populations. *Science* 236: 787–792.

Smith, K.F. y Brown, J.H. (2002) Patterns of the diversity, depth range, and body size among pelagic fishes along a gradient of depth. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 11: 313–322.

Srijaya, T.C.; Pradeep, P.J.; Mithun, S.; Hassan, A.; Shaharom, F. y Chatterji, A. (2010) A new record on the morphometric variations in the populations of Horseshoe Crab (*Carcinoscorpius rotundicauda* Latreille) obtained from two different ecological habitats of Peninsular Malaysia. *Our. Nat.* 8: 204–211.

Sun, M.M.; Huang, J.H.; Jiang, S.G.; Yang, Q.B.; Zhou, F.L.; Zhu, C.Y. y Su, T.F. (2013) Morphometric analysis of four different populations of *Penaeus monodon* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Aquac. Res.* 45(1): 113–123.

Taddei, F.G.; Davanso, T.M.; Castiglioni, L.; Herrera, D.R.; Fransozo, A. y Da Costa, R.C. (2015). Population structure, recruitment, and mortality of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Brachyura, Trichodactylidae) in Southeastern Brazil. *Invertebr. Reprod. Dev.* 1-11.

Terossi, M.; Mantelatto, F.L. (2012) Morphological and genetic variability in *Hippolyte obliquimanus* Dana, 1852 (Decapoda, Caridea, Hippolytidae) from Brazil and the Caribbean Sea. *Crustaceana.* 85: 685–712.

Thomas, C.D. (1994) Extinction, colonization, and metapopulations: environmental tracking by rare species. *Conserv. Biol.* 8: 373–378.

Thomas, C.D. y Hanski, I. (1997) Butterfly metapopulations. En: *Metapopulation biology: ecology, genetics, and evolution* (Eds.: Hanski, I. y Gilpin, M.) Academic Press, London, UK, p. 359–386.

Thomaz, S.M.; Roberto, M.C. y Bini, L.M. (1997) Caracterização limnológica dos ambientes aquáticos e influência dos níveis fluviométricos. En: *A planície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos* (Eds.: Vazzoler, A.E.A.M.; Agostinho, A.A. y Hahn, N.S. Eduem, Maringá, p. 74–102.

Thomaz, S.M.; Bini, L.M. y Bozelli, R.L. (2007) Floods increase similarity among aquatic habitats in river floodplain systems. *Hydrobiologia.* 579: 1–13.

Thomaz, S.M.; Dibble, E.D.; Evangelista, L.R.; Higuti, J. y Bini, L.M. (2008) Influence of aquatic macrophyte habitat complexity on invertebrate abundance and richness in tropical lagoons. *Freshwater Biol.* 53(2): 358 – 367.

Thompson, D.W (1917) *On Growth and Form*. Cambridge University Press, Cambridge, p. 793.

Tockner, K.; Malard, F. y Ward, J.V. (2000) An extension of the flood pulse concept. *Hydrol. Process.* 14: 2861–2883.

Torres, M.V.; Giri, F. y Collins, P.A. (2014a) Geometric morphometric analysis of the freshwater prawn *Macrobrachium borellii* (Decapoda: Palaemonidae) at a microgeographical scale in a floodplain system. *Ecol. Res.* 29: 959–968.

Torres, M.V.; Collins, P.A. y Giri, F. (2014b) Morphological variation of freshwater crabs *Zilchiopsis collastinensis* and *Trichodactylus borellianus* (Decapoda, Trichodactylidae) among localities from the middle Paraná River basin during different hydrological periods. *ZooKeys.* (457): 171–186.

Tzeng, T.D., Chiu C.S. y Yeh, S.Y. (2001) Morphometric variation in red-spot prawn (*Metapenaeopsis barbata*) in different geographic waters of Taiwan. *Fish. Res.* 53:211–217.

Tzeng, T.D. (2004) Stock identification of sword prawn *Parapenaeopsis hardwighii* in the East China Sea and Taiwan Strait inferred by morphological variation. *Fisheries Sci.* 70: 758–764.

Vasconcellos, A.V.; Viana, P.; Paiva, P.C.; Schama, R. y Solè-Cava, A. (2008) Genetic and morphometric differences between yellowtail snapper (*Ocyurus chrysurus*, Lutjanidae) populations of the tropical West Atlantic. *Genet. Mol. Biol.* 31: 308–316.

Veen, T.; Sheldon, B.C.; Weissing, F.J.; Visser, M.E.; Qvarnström, A. y Sætre, G.P. (2010) Temporal differences in food abundance promote coexistence between two congeneric passerines. *Oecologia.* 162: 873–884.

Volterra, V. (1927) *Variazioni e fluttuazioni del numero d'individui in specie animali conviventi* Memorie del R. Comitato Talassografico Italiano. 131: 1–142.

Vonlanthen, P.; Roy, D.; Hudson, A.G.; Largiadèr, C.R.; Bittner, D. y Seehausen, O. (2009) Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.). *J. Evolution. Biol.* 22: 498–514.

Walker, I. y Ferreira, M.J.N. (1985) On the populations dynamics and ecology of the shrimp species (Crustacea, Decapoda, Natantia) in the Central Amazonian river Taruma-Mirim. *Oecologia.* 66: 264–270.

Walker, I. (1994) The benthic litter-dwelling macrofauna of the Amazonian forest stream Taruma-rim: patterns of colonization and their implications for community stability. *Hydrobiologia* 291:75–92.

Waples, R.S. y Gaggiotti, O. (2006) What is a population? An empirical evaluation of some genetic methods for identifying the number of gene pools and their degree of connectivity. *Mol. Ecol.* 15: 1419–1439.

Ward, J.V. (1989) The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *J. North Am. Benthol. Soc.* 8: 2–8.

Ward, J.V. y Stanford, J.A. (1995) Ecological connectivity in alluvial river ecosystems and its disruption by flow regulation. *Regul. Rivers. Res. Manage.* 11: 105–119.

Ward, J.V.; Tockner, K. Arscott, D.B. y Claret C. (2002) Riverine landscape diversity. *Freshw. Biol.* 47: 517–539.

Wessell, K.J.; Merritt, R.W. y Cummins, K.W. (2001) Distribution, diel movement, and growth of the grass shrimp *Palaemonetes paludosus* in the Kissimmee River-floodplain ecosystem, Florida. *Ann. Limnol-Int. J. Lim.* 37 (2): 85–95.

Whitlock, M.C. y McCauley, D.E. (1999) Indirect measures of gene flow and migration: $F_{ST} \approx 1/(4Nm + 1)$. *Heredity* 82(2): 117-125.

Wileyto, E. P.; Ewens, W. J. y Mullen, M. A. (1994) Markov-recapture population estimate: a tool for improving interpretation of trapping experiments. *Ecology* 75: 1109–1117.

Williner, V. y Collins, P.A. (2000) ¿Existe jerarquización en las poblaciones de Palaemónidos del valle aluvial del Río Paraná? *Natura Neotropicalis*. 31(1-2): 53–60.

Williner, V. y Collins, P. (2002) Variación espacio-temporal de la actividad del camarón dulceacuícola *Macrobrachium jelskii* (Miers, 1877)(Crustacea, Decapoda, Caridea, Palaemonidae). *Ecol. Austral.* 12(1): 3–10.

Williner, V.; Giri, F. y Collins, P.A. (2009) Los crustáceos decápodos dulceacuícolas en Argentina. *FABICIB*. 13: 107-125.

Williner V., Giri F., Collins P.A. (2010) Metapopulations of Decapods in the floodplain of Parana River, South America. En: *Floodplains: physical geography, ecology and societal interactions* (Ed.: Alvarez, M.A.) Nova Science Publication, New York, p. 179–199.

Williner, V. y Collins, P.A. (2013) Feeding ecology of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Decapoda: Trichodactylidae) in the floodplain of the Paraná River, Southern South America. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 41: 781–792.

Williner, V.; Torres, M.V; Azevedo Carvalho, D. y König, N. (2014) Relative growth and morphological sexual maturity size of the freshwater crab *Trichodactylus borellianus* (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) in the Middle Paraná River, Argentina. *ZooKeys* 457: 159–170.

Winemiller, K.O. (2004) Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management. En: *Proceedings of the second international symposium on the management of large rivers for fisheries* (Eds.: Welcomme, R.L. y Petr T.) Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, p. 285–309.

Wright, S. (1951) The genetical structure of populations. *Ann. Eugen.* 15: 323–354.

Xu, J., Pérez-losada, M.; Jara, C.G. y Crandall, K.A. (2009) Pleistocene glaciation leaves deep signature on the freshwater crab *Aegla alacalufi* in Chilean Patagonia. *Mol. Ecol.* 18: 904–918.

Yamamura, K.; Kishita, M.; Arakaki, N.; Kawamura, F. y Sadoyama, Y. (2003) Estimation of dispersal distance by mark–recapture experiments using traps: correction of bias by the artificial removal by traps. *Pop. Ecol.* 45: 149–155.

Yamamura, K.; Wakamura, S. y Kozaim, S. (1992) A method for population estimation from a single release experiment. *App. Entomol. Zool.* 27: 9–17.

Zalocar de Domitrovic, Y. (2002). Structure and variation of the Paraguay River phytoplankton in two periods of its hydrological cycle. *Hydrobiologia.* 472(1-3): 177-196.

Zalocar de Domitrovic, Y.; Devercelli, M. y García de Emiliani, M.O. (2007) Phytoplankton. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* (Eds.: Iriondo, M.H.; Paggi, J.C. y Parma, M.J.) Springer-Verlag, Heidelberg, p. 175–203.

Zelditch, M.L.; Swiderski, D.L.; Sheets, H.D. y Fink, W.L. (2004) *Geometric Morphometrics for Biologists: A primer.* Elsevier Academic Press, San Diego, p. 443.

Zimmermann, G.; Bosc, P.; Valade, P.; Cornette, R.; Améziane, N. y Debat, V. (2012) Geometric morphometrics of carapace of *Macrobrachium australe* (Crustacea: Palaemonidae) from Reunion Island. *Acta Zool.* 93: 492-500.

APÉNDICES

Apéndice 1. Valores de variables ambientales (Cond.: conductividad, pH, Temp.: temperatura y nivel hidrométrico) de los sitios muestreados durante los tres momentos (fases) del ciclo hídrico. Los niveles hidrométricos de los sitios fueron obtenidos de la estación del puerto de Santa Fe y de la estación Esquina (río Paraná), de la estación San Justo y Santo Tomé (río Salado) y de la estación de Salto grande (río Uruguay). Los casilleros con iones indican los sitios que no fueron muestreados en esos momentos.

Ríos	Sitios	Nom.	Momento 1: aguas intermedias con tendencia a bajar				Momento 2: aguas intermedias con tendencia a subir				Momento 3: aguas bajas			
			Cond. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	pH	Temp. ($^{\circ}\text{C}$)	Nivel hidrométrico (m)	Cond. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	pH	Temp. ($^{\circ}\text{C}$)	Nivel hidrométrico (m)	Cond. ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	pH	Temp. ($^{\circ}\text{C}$)	Nivel hidrométrico (m)
Paraná	San Javier	SJ	130	8,29	27,4	3,53	130	7,78	23,7	2,55	155	8,40	18,4	2,48
	Cayastá	Cy	90	8,31	21,2	3,86	120	8,25	17,5	2,48	141	7,75	13,5	2,22
	Arroyo Leyes	AL	-	-	-	-	130	8,25	23,3	2,52	-	-	-	-
	Colastiné	Col	60	7,82	26,8	3,55	-	-	-	-	84	8,23	19,5	2,80
	Riacho Santa Fe	RS	90	8,02	21,6	3,89	-	-	-	-	-	-	-	-
	Laguna Setúbal	LS	80	8,01	22,0	3,89	-	-	-	-	-	-	-	-
Saladillo	Saladillo Dulce	SD	760	8,02	26,1	1,69	280	8,13	23,2	1,22	598	7,97	19,5	1,18
	Arroyo Saladillo	AS	1230	7,94	20,8	1,69	280	8,13	23,2	1,22	3756	8,40	15,0	1,18
	Laguna Paiva	LP	-	-	-	1,69	1340	7,82	20,3	1,22	7158	8,08	18,7	1,18
Salado	A°Retobado	AR	1340	8,74	31,0	3,94	280	8,13	23,2	4,44	942	8,51	20,1	3,93
	Salado Medio	SM	4820	8,30	21,6	4,16	2680	7,90	21,3	4,38	3999	9,03	16,8	3,82
	Santo Tomé	ST	1470	7,87	24,1	3,98	4680	7,99	23,2	2,52	1528	8,81	22,4	2,03
Coronda	Sauce Viejo	SV	390	7,94	25,7	4,00	370	8,21	23,7	2,52	228	8,08	20,0	2,03
Paraná	Santa Lucia	SL	20	7,50	27,4	3,86	-	-	-	-	-	-	-	-
	Esquina	Esq	270	7,69	25,1	3,86	-	-	-	-	-	-	-	-
Uruguay	Miriñay	My	30	5,80	25,1	3,87	-	-	-	-	-	-	-	-

Apéndice 2. Número de individuos utilizados para análisis de estructura y dinámica poblacional. SJ: San Javier; Cy: Cayastá; SD: Saladillo Dulce; AS: A°Saladillo; AR: A° Retobado; SM: Salado Medio; ST: Santo Tomé; SV: Sauce Viejo. H: hembras; M: machos; J: juveniles

Especie	Ríos	Sitio	Momento 1				Momento 2				Momento 3			
			H	M	J	Total	H	M	J	Total	H	M	J	Total
Macrobrachium borellii	Paraná	SJ	4	4	0	8	18	9	0	27	17	5	0	22
		Cy	2	2	0	4	0	0	0	0	6	5	0	11
	Saladillo	SD	14	10	0	24	4	2	0	6	12	11	0	23
		AS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Salado	AR	0	0	0	0	1	0	0	1	6	1	0	7
		SM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		ST	18	9	0	27	1	1	0	2	11	10	0	21
Coronda	SV	30	16	0	46	7	11	0	18	1	4	0	5	
Palaemonetes argentinus	Paraná	SJ	0	1	0	1	1	0	0	1	10	10	0	20
		Cy	6	7	0	13	0	0	0	0	40	14	0	54
	Saladillo	SD	37	27	7	71	26	13	0	39	23	12	0	35
		AS	6	20	0	26	69	61	18	148	41	27	0	68
	Salado	AR	5	1	0	6	2	2	0	4	24	8	0	32
		SM	14	8	0	22	59	66	0	125	10	14	0	24
		ST	13	2	0	15	26	13	0	39	22	3	0	25
Coronda	SV	0	0	0	0	0	0	0	0	13	19	0	32	
Trichodactylus borellianus	Paraná	SJ	1	4	0	5	2	6	0	8	1	1	0	2
		Cy	12	9	0	21	0	0	0	0	0	0	0	0
	Saladillo	SD	5	8	0	13	1	0	0	1	0	0	0	0
		AS	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Salado	AR	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		SM	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		ST	10	16	0	26	6	16	0	22	0	2	0	2
Coronda	SV	12	17	0	29	3	10	0	13	9	6	0	15	

María Victoria Torres

Decápodos dulceacuícolas del Paraná medio: relación entre la dinámica de las poblaciones y del río en una escala metapoblacional