

# Peces del río Paraná Medio predadores de una especie invasora: *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae)\*

Montalto, Luciana <sup>(1,2)</sup>; Oliveros, Olga B. <sup>(1)</sup>; Ezcurra de Drago, Inés <sup>(1)</sup>; Demonte, Lucio Danilo <sup>(1)</sup>

<sup>(1)</sup> Instituto Nacional de Limnología (INALI – CONICET), José Maciá 1933 (3016) Santo Tomé, Prov. de Santa Fe. Fax 342-4750394.

<sup>(2)</sup> Facultad de Formación Docente en Ciencias (FAFODOC), Paraje El Pozo, Santa Fe.

**RESUMEN:** *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), es hallada en Argentina en 1991, alcanzando actualmente una amplia distribución y alta densidad en la llanura aluvial del río Paraná, causando problemas en instalaciones de tomas de agua de ciudades ubicadas sobre el río. Dado el consumo de almejas autóctonas por peces de la región, se formuló la siguiente hipótesis general: *Limnoperna fortunei* es predaada en sus distintos estadios de desarrollo por especies icticas del río Paraná Medio. Los objetivos del trabajo son detectar la presencia de este bivalvo en peces de distintas especies y tallas, determinando su porcentaje relativo en la ingesta, tamaño y grado de digestión.

Los peces se extrajeron de ambientes lóticos y leníticos del Paraná Medio. *L. fortunei* fue hallada en especies de Potamotrygonidae, Anostomidae, Doradidae, Pimelodidae y Loricariidae, constituyendo en algunas el 99 % de la ingesta. La fragmentación de las valvas se relaciona con la estructura del aparato trófico de los peces.

**SUMMARY: PREDATORY FISHES OF THE INTRODUCED SPECIE LIMNOPERMA FORTUNEI (BIVALVIA, MYTILIAE) IN THE MIDDLE PARANA RIVER.** Montalto, Luciana <sup>(1,2)</sup>; Oliveros, Olga B. <sup>(1)</sup>; Ezcurra de Drago, Inés <sup>(1)</sup>; Demonte, Lucio Danilo <sup>(1)</sup>. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) was found in Argentina in 1991, reaching at present a large distribution and high density in the floodplain of the Middle Paraná River. This species originates serious problems in the raw water systems with economic damage of several riverside cities. Because of the ingesta of native mussels by the Paraná's fishes the following general hypothesis was formulated: *Limnoperna fortunei* is predated in its different development stages by several fish species of the Middle Paraná River. The scope of the work is to detect the presence of this mussel in fishes of different species and sizes, estimating the relative percentage in the ingesta, and also the size and digestion degree. The fishes were sampled in lotic and lentic habitats of the Middle Paraná River. *Limnoperna fortunei* was found in several fish species of the families Potamotrygonidae, Anostomidae, Doradidae, Pimelodidae and Loricariidae. In some species was found near of 99 % of the ingesta. The digestion degree is correlated with the trophic structure of the fishes.

## Introducción

*Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), es una especie asiática, originaria de China y de los ríos del Sudeste de Asia (1), siendo la única dulciacuicola de la familia. Fue hallada por primera vez en América en 1991 (2), en el Río de la Plata. En muy pocos años logró una amplia distribución geográfica con densas poblaciones en la cuenca del río Paraná y algunos de sus tributarios. En 1996 se la encontró, tanto en el cauce principal del río Paraná y en cauces secundarios próximos a las ciudades de Paraná y Santa Fe, como en el río Salado del Norte (3, 4, Darrigran y Ezcurra de Drago, inf. inéd.). A partir

de 1997 fue hallada en las proximidades de la ciudad de Corrientes, en el río Corriente (tributario del río Paraná Medio) y en el río Paraguay (Asunción) (Darrigran y Ezcurra de Drago, inf. inéd.). Su desarrollo larval y estrategias adaptativas le han permitido lograr una invasión masiva que incluye toda la llanura de inundación del río Paraná Medio (Ezcurra de Drago *et al.*, inf. inéd.).

*L. fortunei*, de abolengo marino, se diferencia notablemente por su forma de reproducción y estrategias adaptativas de los bivalvos autóctonos, en su mayor parte de hábitat bentónico, e infaunales (5-8). Contrariamente al tipo de reproducción de estas especies, *L. fortunei* posee un desarrollo típico de las marinas. De las investigaciones realizadas recientemente acerca de los distintos estadios larvales de *L. fortunei* (Ezcurra de Drago, *et al.*, inf. inéd.), el desarrollo larval, hábitat y estrategias adaptativas, son semejantes a lo observado en otra especie invasora, también dulciacuicola, presente

\* Datos parciales fueron presentados en la XIX Reunión de Ecología, Tucumán, Abril de 1999. El trabajo fue parcialmente financiado mediante una beca otorgada a L. Montalto por la Subsecretaría de Cultura de la provincia de Santa Fe.

en Europa y Norteamérica: *Dreissena polymorpha* (Pallas) (9, 10). Los estudios efectuados en *L. fortunei* (Ezcurra de Drago *et al.*, inf. inéd.) demuestran que el poseer larva veliger planctónica y bisco desde su estadio larval plantigrado, la habilitan para colonizar todo tipo de sustrato ubicado a muy distintos niveles verticales. Esto le permite una masiva invasión, por ejemplo en la vegetación arraigada de la llanura aluvial del río Paraná en épocas de creciente. Le ha posibilitado, asimismo, producir efectos indeseables, tal como la obturación de cañerías sumergidas de industrias o plantas potabilizadoras de agua, lo que generó el interés de implementar medidas correctivas y de control de su desarrollo.

Como en todo organismo introducido, no se conocía aún la existencia de enemigos naturales que pudieran disminuir el crecimiento de sus poblaciones.

Dado el consumo de moluscos autóctonos por peces de la zona, se formuló la siguiente **hipótesis general**: *Limnoperna fortunei* es predada en sus distintos estadios de desarrollo por especies icticas del río Paraná Medio. Se formularon además, las siguientes **hipótesis derivadas**: a) La talla ingerida de *L. fortunei* se relaciona directamente con el tamaño de los peces que predan sobre ella. b) El grado de digestión de *L. fortunei* se relaciona con la

morfología funcional del aparato trófico de los peces que la ingieren. c) La diversidad de hábitats en los que se desarrolla *L. fortunei* y su implantación epifaunal, favorecen su predación por especies icticas de diferentes hábitos alimentarios.

Los objetivos del trabajo fueron detectar la presencia de *L. fortunei* en peces de distintas especies y tallas, determinando el porcentaje relativo del bivalvo en la ingesta, su tamaño y grado de digestión en relación a la morfología del aparato trófico de las especies icticas.

## Materiales y Métodos

El material ictico procedió de la pesca comercial y de muestreos experimentales (Fig. 1), realizados semanalmente entre setiembre de 1998 y marzo de 1999. Asimismo se tuvo acceso a material procedente de un muestreo de marzo de 1998, en el río Paraná (puerto de dicha ciudad).

Los peces fueron determinados utilizando la clave de Ringuelet *et al.* (11). Para la actualización sistemática se consultaron los trabajos de López *et al.* (12); López y Miquelarena (13) y Braga (14).

Los ejemplares fueron medidos con un ictiometro, registrándose la longitud total y estándar. Posteriormente se procedió a la disección del tubo

Fig. 1. Puntos de muestreo de las especies icticas



digestivo fijándose en formol al 10%.

El análisis de la ingesta se hizo separadamente para estómago e intestino.

Se determinaron los ítemes alimentarios mediante el uso de claves (15-20), registrándose su número e importancia relativa. Estos estudios se llevaron a cabo con el uso de microscopio estereoscópico y óptico.

En *L. fortunei* se realizó el recuento de los ejemplares, se midió la longitud máxima de las valvas (con calibre), agrupándolas en tres rangos: talla 1:

hasta 6 mm (estadio juvenil); talla 2: > 6 mm hasta 15 mm (adultos de tamaño medio) y talla 3: > 15 mm (adultos de tamaño mayor).

Se analizó el estado de digestión de los ejemplares de *L. fortunei* considerándose 7 categorías.

Cuando las valvas de *L. fortunei* estaban fragmentadas, se procedió a su reconstrucción para conocer el número de ejemplares y sus medidas. Al respecto se establecieron tres formas de llevarla a cabo: 1- Si puede medirse el largo de la valva, se extrapola el alto o viceversa, con referencia a datos

**Tabla 1.** Categorías de grados de digestión de *Limnoperna fortunei* (C1-C7)

<i>L. fortunei</i>	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7
Valvas	Enteras Cerradas Poco alteradas	Enteras Cerradas Alteradas	Enteras Abiertas Poco alteradas	Enteras Abiertas Poco alteradas	Enteras Abiertas Alteradas	Enteras Abiertas Alteradas	Fragmentadas (restos)
Partes blandas del organismo	Presentes	Presentes	Presentes	Ausentes	Presentes	Ausentes	Ausentes

Valvas enteras: ejemplares con ambas.

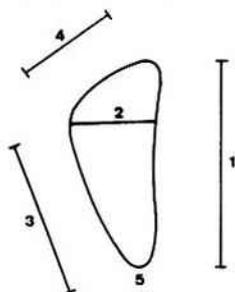
Valvas poco alteradas: luego del pasaje por el tracto digestivo, presentan ambas buen estado de conservación.

Valvas alteradas: luego del pasaje por el tracto digestivo, se presentan desgastadas, o con fisuras, conservándose ambas.

obtenidos de la relación entre ambas medidas. 2- Si se conserva la charnela completa, en base a su longitud se extrapola el largo total. 3- Si se halla completo el lado postero-superior de la valva, en base a la distancia entre sus puntos extremos, se extrapola el largo total (Fig. 2). Para *D. polymorpha*

(21) se sugiere considerar la zona del umbo para su cuantificación, debido a la diferencia en grosor de esta estructura, que generalmente permanece menos alterada. En el caso de *L. fortunei*, en general no ocurre lo mismo debido a que por tratarse de una valva más delgada, el umbo no es siempre fá-

**Fig. 2.** Representación esquemática de un ejemplar de *Limnoperna fortunei*



1- Longitud total; 2- Alto; 3- Longitud de la charnela; 4- Distancia entre los puntos extremos del lado postero-superior; 5- Umbo

cilmente distinguible. Es por ello que debió recurrirse a la metodología anteriormente citada.

El análisis de otros moluscos hallados como parte de la dieta de los peces se realizó, asimismo, en forma detallada: fueron determinados, cuantificados y se observó el estado general de sus conchas o valvas luego de su pasaje por el tracto digestivo.

En algunos ejemplares de peces se calculó el volumen relativo de los integrantes de la ingesta, adoptando el método volumétrico de Hellawell y Abel en Prejs y Colomine (22), que consiste en esparcir el material a una profundidad uniforme en una cámara de vidrio con base milimetrada. El volumen se deduce del área cubierta.

Con los datos obtenidos se calculó la frecuencia de ocurrencia (%Oc.) y el porcentaje numérico (%N) (Bowen en 23). Para el análisis de la importancia de cada ítem alimentario se aplicó un "índice de importancia relativa" (24), utilizando los porcentajes mencionados, expresado como:  $IR = \% Oc \times \% N$ .

## Resultados y Discusión

Para la detección de *L. fortunei* se estudió un total de 161 peces pertenecientes a 32 especies. Dicho bivalvo fue registrado en 49 especímenes correspondientes a 9 especies, 6 de las cuales se incluyen en el orden Siluriformes (Tabla 2).

**Tabla 2.** Especies icticas analizadas, número de ejemplares estudiados (N), procedencia y presencia de *Limnoperna fortunei* en los contenidos del tracto digestivo

Especies icticas	Nombre común	N	Procedencia	Rango de L.T. en cm.	Presencia de <i>L. fortunei</i>
<b>Myliobatiformes</b> Potamotrygonidae					
<i>Potamotrygon</i> cfr. <i>brachurus</i>	Raya	1	R. C.		X
<b>Cypriniformes</b>					
Characidae					
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	Perro colorado	10	R. C.; C; B. P.	16,3-36,1	
<i>Raphiodon vulpinus</i>	Machete	1	C.	56,2	
<i>Salminus maxillosus</i>	Dorado	1	C.	51,5	
Serrasalminidae					
<i>Serrasalmus (S.) spilopleura</i>	Palometa	6	C; L. E.	11,9 - 26,1	
Erythrinidae					
<i>Hoplias m. malabaricus</i>	Tararira	7	L. E.	16,1 - 28,3	
Anostomidae					
<i>Leporinus obtusidens</i>	Boga	16	R. C.; L. E.; B. P.	12,6 - 48,5	X
<i>Schizodon borellii</i>	Boga lisa	4	L. E.; B. P.	13,5 - 26,9	X
Curimatidae					
<i>Prochilodus lineatus</i>	Sábalo	16	R. C.; L. E.; B. P.	16,5 - 45	

Tabla 2. Continuación

<i>Cyphocharax platanus</i>		2	C.	14 - 18,9	
<b>Siluriformes</b>					
Doradidae					
<i>Pterodoras granulosus</i>	Armado común	13	R. C.; P. L. P	31,8 - 56	X
<i>Rhinodoras dorbignyi</i>	Armado amarillo	1	P. P.	28,1	X
Auchenipteridae					
<i>Auchenipterus nuchalis</i>	Hocicón	1	P. P.	14,9	
<i>Trachelyopterus</i> cfr. <i>striatulus</i>	Torito	1	L. E.	11,6	
Pimelodidae					
cfr. <i>Bergiaria westermanni</i>	Bagre trompudo	1	P. P.	21,3	
<i>Pimelodella gracilis</i>	Bagre cantor	4	P. P.; C.	10,1 - 15,1	
<i>Pimelodus albicans</i>	Moncholo	24	R. C.; L. E.	19,9 - 47,2	X
<i>Pimelodus argenteus</i>	Bagre	1	P. P.	14,9	
<i>Pimelodus maculatus</i>	Amarillo	15	R. C.; L. L. O.	18,1 - 34,3	X
<i>Pimelodus</i> sp.*		4	R. C.; C.	7,5 - 29,2	X
<i>Pseudopimelodus z. zungaro</i>	Tape	2	R. C.	29,7 - 35,5	
<i>Pinirampus argentinus</i>	Patí de aletas negras	2	P. P.	18,7	
<i>Luciopimelodus pati</i>	Patí	6	R. C.	33,9 - 38,6	
<i>Megalonema platanum</i>	Bagre blanco	1	P. P.	25,5	
<i>Pseudoplatystoma f. fasciatum</i>	Surubí	1	B. P.	51,5	
Ageneiosidae					
<i>Ageneiosus brevifilis</i>	Mandubé	7	R. C.	40,5 - 49,5	
<i>Ageneiosus valenciennesi</i>	Mandubé fino	1	P. P.		
Loricariidae					
<i>Hypostomus</i> cfr. <i>lapatae</i>	Vieja del agua	1	R. C.	43,3	X
<i>Lamontichthys filamentosa</i>	Vieja del agua	2	R. C.	36,2 - 37,2	
<i>Pterygoplichthys anisitsi</i>	Vieja del agua	3	B. P.	27,7 - 53	
<i>Sturisoma robustum</i>	Vieja del agua	2	C.	19,5 - 20	
<b>Perciformes</b>					
Cichlidae					
<i>Crenicichla lepidota</i>	San Pedro	3	B. P.	29,3 - 39,2	

\* Especie en estudio para su determinación

Tabla 3. Taxa registrados en la ingesta de especies icíticas; % numérico (%N); frecuencia de ocurrencia (%Oc) e índice de importancia relativa (IR)

	Polamolygon brachiurus *			Leporinus obtusidens			Schizodon borellii *			Pterodora granulosa			Rhinodoras dorbignyi *			Pimeiodus albicans			Pimeiodus maculatus			Pimeiodus sp.			Hypostomus lapilata *					
	% N	% Oc	IR	% N	% Oc	IR	% N	% Oc	IR	% N	% Oc	IR	% N	% Oc	IR	% N	% Oc	IR	% N	% Oc	IR	% N	% Oc	IR	% N	% Oc	IR			
Moluscos																														
<i>L. fortunei</i>	53	100	5300	59	100	5900	94	100	9400	87	100	8700	40	100	4000	63	79	4977	99	100	9900	100	100	1000						
Otros Moluscos						3128			600			0,7						2133												
Hyridae spp.				2	67																									
<i>Corbicula fluminea</i>					42						15							7												
<i>Neocaribicula</i> sp.					8																									
<i>Eupera platenis</i>				3	75																									
<i>Psidium</i> sp.					33													14												
<i>Pomacea canaliculata</i>					33													7												
<i>Asolene</i> sp.					8													7												
<i>Polamolythus</i> sp.											8							7												
<i>Heeobia guaranítica</i>				27	83													15	14											
<i>Heeobia parChappel</i>					33		6	100										5	36											
<i>Hebetancylius</i> sp.					8																									



El espectro trófico total perteneciente a los peces que ingirieron *L. fortunei* se detalla en la Tabla 3. En las especies en las que se registró un mayor número de ejemplares de dicho bivalvo los valores más altos del IR correspondieron a *Pterodoras granulosus*, *Leporinus obtusidens*, *Pimelodus maculatus* y *P. albicans*. En *Hypostomus* cfr. *laplatae*, *L. fortunei* constituyó el único alimento (Fot. 1). En *Pimelodus* sp. *L. fortunei* fue el ítem de mayor importancia. En *Schizodon borellii*, si bien *L. fortunei* es importante en la ingesta, los restos vegetales representaron, en volumen, aproximadamente el 90 % del total. En *Rhinodoras dorbignyi* los insectos fueron más importantes que *L. fortunei*. En *Potamotrygon* cfr. *brachiurus* el volumen de los restos de peces, supera ampliamente al de dicho bivalvo.

El rango de tamaño ingerido de *L. fortunei*, osciló entre 1 y 33 mm. La longitud máxima registrada en el ambiente fue de 34 mm.

Respecto al resto de los moluscos ingeridos, éstos fueron importantes tanto en importancia relativa como en riqueza específica en *L. obtusidens* y *P. maculatus* (Tabla 3). Dichos moluscos, representados por especies autóctonas (a excepción de *Corbicula fluminea* que es otro bivalvo invasor), corresponden, en su mayor parte, a la comunidad bentónica y, en menor porcentaje, al perifiton (Fot. 2 y 3).

Es importante la relación que se ha observa-

do entre el tamaño de los peces y el de *L. fortunei*. Los de menor tamaño tienen un mayor porcentaje de *L. fortunei* en las tallas 1 y 2 y los de mayor tamaño, pueden acceder a la talla 3. Observaciones similares fueron efectuadas en las especies ícticas que ingieren *D. polymorpha* (46). Debe señalarse que, a diferencia de lo observado en esta especie (ejemplares de longitud de hasta 22 mm), los mayores organismos ingeridos de *L. fortunei* han sido de 33 mm.

En las especies ícticas con mayor número de ejemplares analizados, se observaron diferencias en cuanto a la ingesta de las distintas tallas de *L. fortunei* (Fig. 3 a-d). En *L. obtusidens* la 1 (hasta 6 mm) representa el 90 % del total. El consumo de la talla 2 (> 6 – 15 mm) aumentó con el incremento en longitud de los peces, y finalmente, la talla 3 (> 15 mm), sólo fue consumida por los peces de mayor tamaño (Fig. 3 a). Asimismo, en *P. maculatus* el mayor porcentaje pertenece a la talla 1 (70 %); el resto está representado por la 2. En *P. albicans* las tallas 1 y 2 son las de mayor importancia (95%) (Fot. 4). En *P. granulosus* los porcentajes de éstas son similares (45 y 48 % respectivamente), y la talla 3 representa un 7 %. En *Pimelodus* sp., *H. laplatae*, *S. borellii*, *R. dorbigny* y *P. brachiurus* los ejemplares de *L. fortunei* pertenecieron a la talla 1.

En cuanto al grado de digestión, las dos primeras categorías (C1 y C2) fueron las menos representadas, y de C3 a C7 las de mayor representación (Fig. 3 a-d).

Fig. 3a. *Leporinus obtusidens*

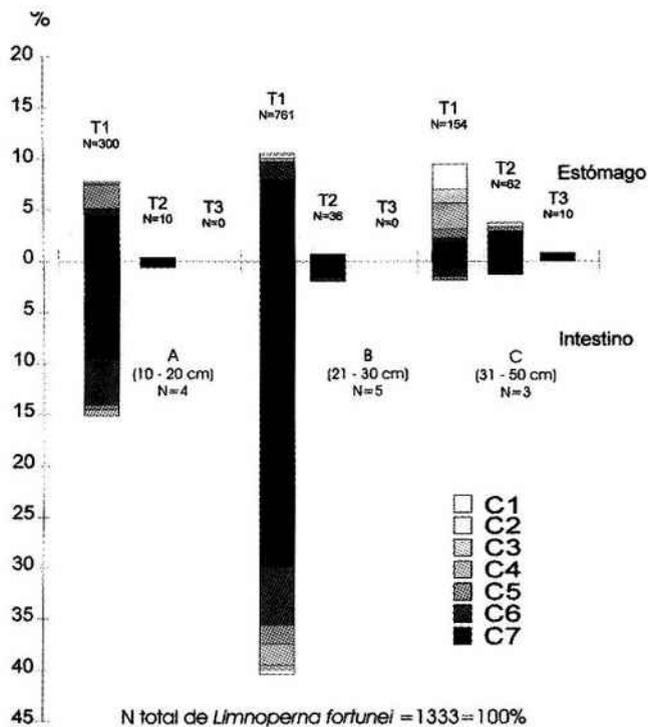


Fig. 3b. *Ptedodoras granulosus*

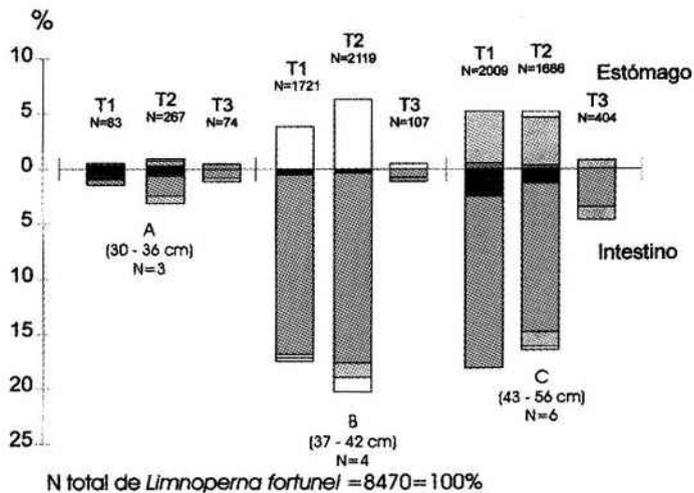
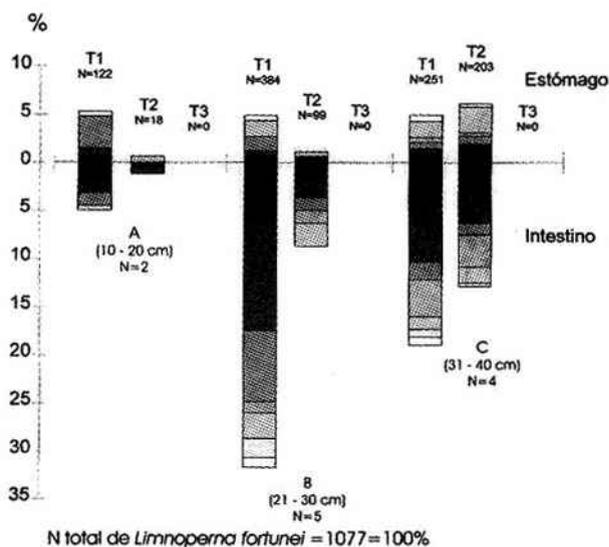
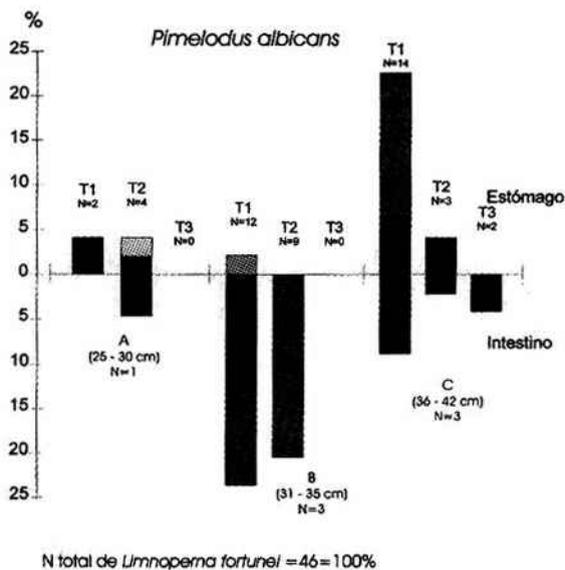


Fig. 3c. *Pimelodus maculatus*Fig. 3d. *Pimelodus albicans*

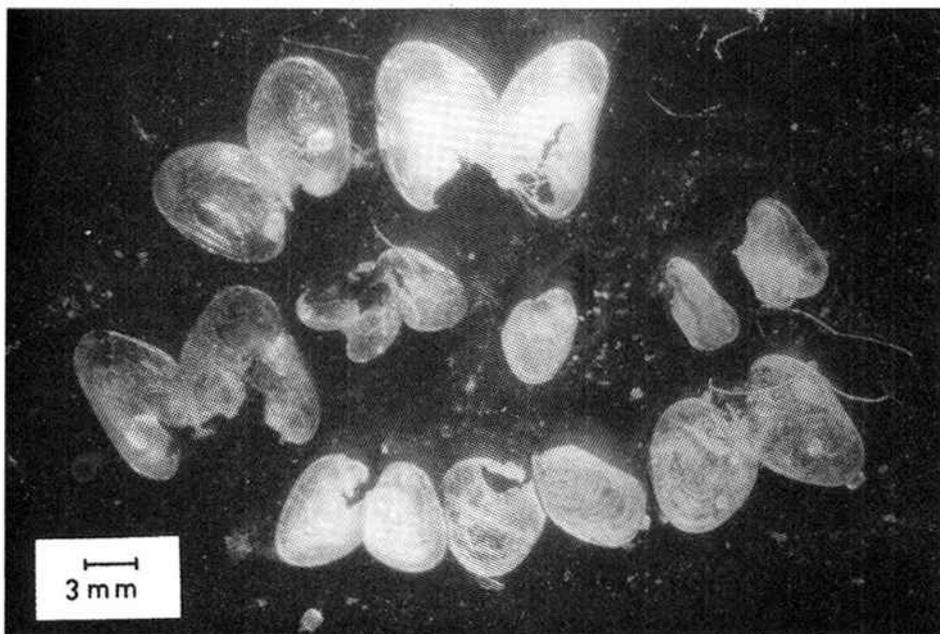


Foto 1

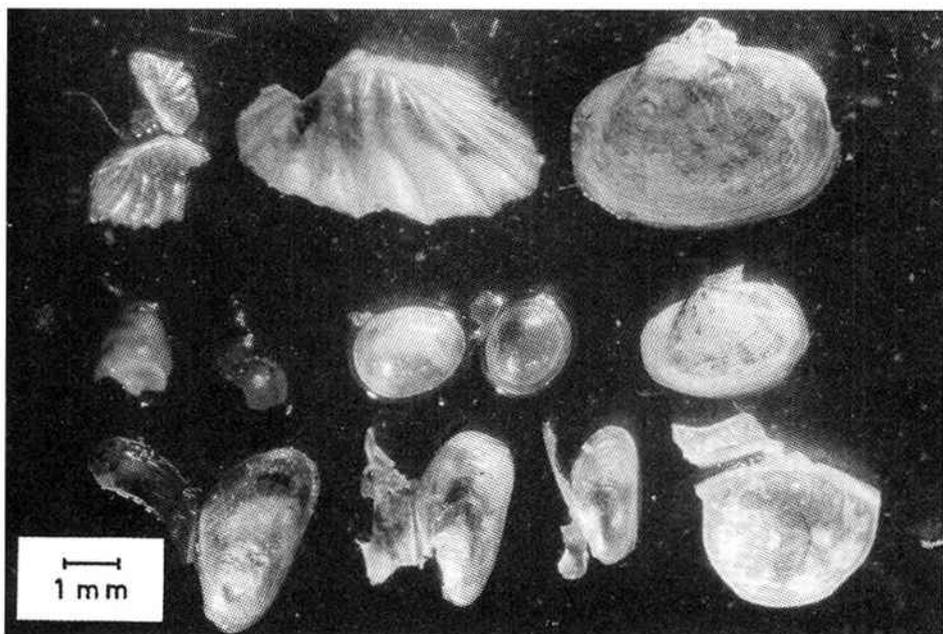
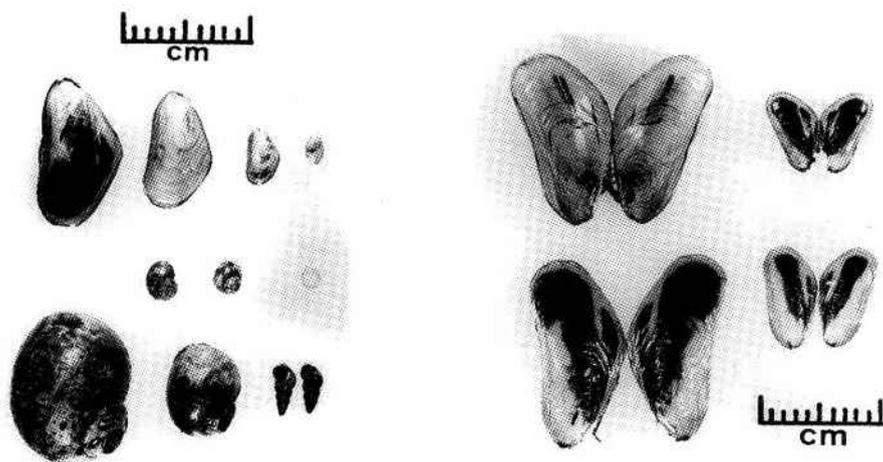
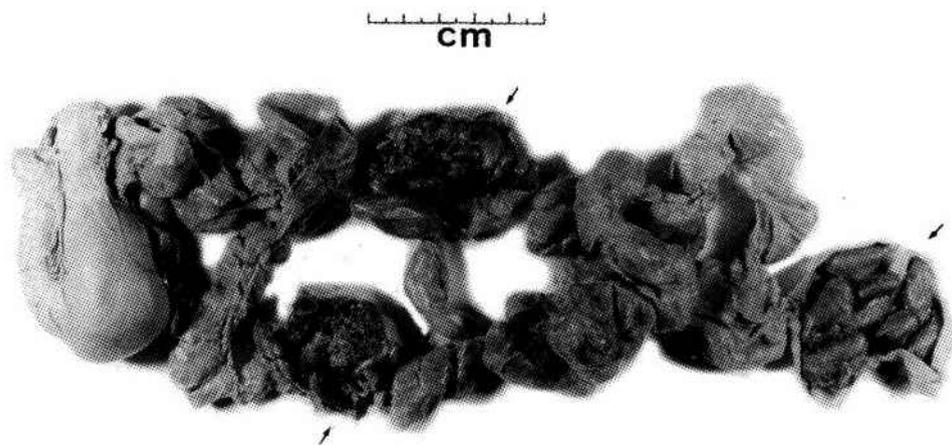


Foto 2

**Foto 1.** Valvas de *Limnoperma fortunei* del contenido intestinal de *Hypostomus* cfr. *laplate*. **Foto 2.** Moluscos del tracto digestivo de *Leporinus obtusidens* ("boga").



**Foto 3.** Moluscos del tracto digestivo de *Pimelodus maculatus* ("amarillo"). **Foto 4.** Valvas de *Limnoperna fortunei* del tracto digestivo de *Pimelodus albicans* ("moncholo")



**Foto 5.** Tracto digestivo de *Pterodoras granulosus* ("armado") abierto en sectores, en los que se observan los ejemplares de *Limnoperna fortunei*.



Foto 6. Detalle de una asociación de *Limnoperna fortunei* hallado en el contenido estomacal de un ejemplar de *Pterodoras granulosus* ("armado").

En *P. granulosus* se observaron ejemplares con alto contenido de especímenes de *L. fortunei* en sus diversas tallas y categorías, cuyos intestinos estaban muy distendidos aunque sin presentar daños a simple vista (Fot. 5). En esta especie la categoría C4 fue la más representada (Fig. 3 b). En algunos estómagos se hallaron ejemplares pertenecientes a C1 y C2, en asociaciones de hasta 150 ejemplares (correspondientes a las tres tallas) con un diámetro de 3 a 6 cm aproximadamente y asentadas sobre un único sustrato (Fot. 6). En *P. maculatus* estuvieron todas las categorías con predominio de C5 a C7 (Fig. 3 c). Los ejemplares fragmentados (C7), presentaron altos porcentajes en *L. obtusidens* (64 %) y en *P. albicans* (61 %). *L. obtusidens* presenta ya en el estómago la mayor parte de los ejemplares de *L. fortunei* con diferentes grados de fragmentación. Ello fue observado asimismo en los restantes moluscos de la ingesta (Fot. 2). En *Pimelodus* sp. los ejemplares de *L. fortunei* pertenecen a la C4 C6 y C7, en *H. lapatae* y *R. dorbigny* a la C6; en *S. borellii* a las C4, C5 y C7 y en *P. brachiurus* a la C7.

Como se observa en la Fig. 3 a y b, *L. obtusidens* y *P. granulosus*, presentan los extremos del gradiente de mayor a menor trituración de los ejemplares de *L. fortunei* dentro del tracto digestivo.

Otro de los aspectos considerados, es la importancia de las características morfofuncionales del aparato trófico, según Pianka (25), de las especies ícticas en relación con el número, tamaño y

grado de desintegración que presenta *L. fortunei* en el tracto digestivo (Fot. 1 - 6).

En *L. obtusidens* la boca es terminal, pequeña, con la cavidad bucal estrecha, y si bien no es la más indicada para tomar los alimentos del fondo, la especie soluciona este problema adoptando una posición oblicua que le permite capturar los organismos del bentos (26), como se observó lo hace asimismo con los moluscos autóctonos. La estrechez de la cavidad bucal fue limitante en la ingesta de las diferentes tallas de *L. fortunei*, como fue mencionado. Los dientes orales de la "boga", voluminosos, fuertes y con superficies triturantes, son óptimos para la fragmentación de organismos con partes duras y de mayor tamaño (26). Mastrarrigo (27), asimismo, hace referencia a la forma en que la "boga" se alimenta como un verdadero "roedor" fragmentando los alimentos. Este comportamiento fue el observado en los ejemplares que se analizaron, dado que tanto *L. fortunei*, como los moluscos autóctonos y las diferentes semillas, fueron encontradas fragmentadas ya en el estómago, corroborando el hecho de que la trituración se produce con los dientes orales. Los dientes faríngeos por su conformación y disposición, podrían contribuir a desmenuzar elementos blandos pero no los duros, ya que no tienen superficies triturantes (26). El régimen alimentario de esta especie ha sido descrito como omnívoro con tendencia a la alimentación con frutos y semillas destacándose el importante consumo de moluscos, fundamentalmente pelecípodos

y gasterópodos, siguiéndole en importancia cladóceros, copépodos y quironómidos (26-28).

Con respecto a la morfología del aparato trófico de *P. granulatus*, la especie presenta una boca terminal, ancha, con una banda de dientes viliformes (11). Los dientes faríngeos son pequeños y están dispuestos en placas. Su dieta ha sido descrita como omnívora, constituida principalmente por frutos silvestres, crustáceos, moluscos y otros componentes animales y vegetales (11, 29-31, Amestoy *et al.* en 32).

En *P. maculatus*, la boca es terminal, de tamaño medio, con dientes orales viliformes, cónicos y ligeramente curvados dispuestos en placas premaxilares y mandibulares (33). Estos dientes no tienen función triturante, sino que sirven para la captura. Los dientes faríngeos, de características similares a los orales, se disponen en placas pares superiores e inferiores y sirven para la prehensión de los organismos y como auxiliares de la deglución (34). Para la llanura aluvial del río Paraná Medio, Bonetto *et al.* (35) describen la alimentación del "amarillo" como muy variable, omnívora, con la inclusión de elementos planctónicos, nectónicos y bentónicos, en relación principalmente, a la edad de los ejemplares, a las características de los diferentes ambientes y a la abundancia local y temporaria de determinados nutrientes. Hay autores que consideran a esta especie más carnívora que herbívora (36-38). Alonso (39) describe las características omnívoras del régimen alimentario del "amarillo" para el Uruguay, poniendo énfasis en la predominancia de los organismos bentónicos, con la presencia de moluscos (*Pisidium* sp., *Heleobia* sp., *Potamolithus* sp., entre otros) y crustáceos, como elementos permanentes de la dieta y destaca que aparentemente, este pez consumiría lo que encuentra con más abundancia en el hábitat trófico. En este punto coincide con los resultados enunciados por Baiz *et al.* (40) y Oliva *et al.* (41) para el Río de la Plata.

Los ejemplares de *P. maculatus* analizados procedentes de ambientes leníticos consumieron *L. fortunei*, *C. fluminea* y una importante riqueza de especies de moluscos autóctonos, además de otros invertebrados (Tabla 3). En cambio en los procedentes del río Coronda, no fue registrada *L. fortunei*.

La boca de *P. albicans* es terminal, de tamaño medio, con placas dentarias premaxilares y mandibulares, con dientes viliformes, cónicos y li-

geramente curvados. Las estructuras faríngeas también constan de placas con dientes viliformes, con características similares a los orales (33, 34, 42). La función de los dientes orales y faríngeos es la misma que en *P. maculatus*. En cuanto a la dieta, resulta difícil de definir. En general, los autores coinciden en considerar el régimen alimentario del "moncholo", como omnívoro, con notoria tendencia a la ictiofagia dependiendo del ambiente y de la disponibilidad del alimento (34, 42). Bonetto *et al.* (35) registran en su análisis un muy bajo porcentaje de moluscos en todas las estaciones muestreadas.

En los ejemplares de *P. albicans* capturados en ambientes lóticos, *L. fortunei* tuvo una importancia relativa mayor a la de los demás ítems (insectos, crustáceos y peces), lo que demuestra que el consumo de dicho bivalvo en ambientes lóticos resultó significativo.

*R. dorbignyi* posee una boca angosta de labios gruesos con numerosos dientes viliformes. Su régimen alimentario es a base de peces y crustáceos e incluye toda clase de restos animales y vegetales (11). En un estudio realizado en Brasil acerca de los moluscos como alimento de esta especie, Veitenheimer y Dreher Mansur (43) mencionan la presencia de bivalvos en el tracto digestivo del único ejemplar estudiado, destacando que no fueron encontradas las partes blandas, lo que implicaría que éstas son utilizadas como alimento. En relación a las valvas describen que son halladas en perfecto estado de conservación, sin señales de trituración.

Para el género *Potamotrygon* el aparato trófico fue descrito por Ringuélet *et al.* (11), siendo la boca chica, ventral, con dientes pequeños dispuestos en más de 25 hileras (en pavimento). Los individuos adultos se alimentan sobre todo de cangrejos, almejas, caracoles y pequeños peces (Martínez Achenbach y V. de Martínez Achenbach en 44).

En *S. borellii* la boca es terminal, pequeña, con dientes orales delicados, frágiles y sin superficies triturantes. Su estructura se relaciona estrechamente con el consumo de material vegetal (45). En cuanto a los dientes faríngeos, son pequeños y se hallan dispuestos en placas. A esta especie se la describe como herbívora generalizada, consumiendo vegetales superiores (raíces, tallos y hojas) y algas. Los ítems animales presentes son escasos, representados fundamentalmente por poríferos y

microcrustáceos, no registrándose la presencia de moluscos en ningún estadio de desarrollo (45).

Los resultados obtenidos demuestran que, dado que *L. fortunei* es de hábito epifaunal, es más accesible para la fauna íctica que los bivalvos autóctonos. Estos en su mayoría, a excepción de *Byssanodonta paranensis* y ciertas especies de *Eupera*, no halladas en el Paraná Medio (8) son infaunales.

Lo expuesto es comparable a lo observado por diversos autores para *D. polymorpha*. En efecto, esta especie, también de hábito epifaunal, integra la dieta de peces tanto en Europa como en Norteamérica (46,48-53). Debido a que se desarrolla principalmente en lagos o en ríos de bajos órdenes, es típicamente bentónica, lo que limita su consumo por parte de peces que predan sobre otras comunidades. A diferencia de ello dada la extensión de la llanura aluvial del río Paraná en su tramo Medio, *L. fortunei* dispone de una gran diversidad de sustratos colonizables, tanto en las riberas de los ríos, en las lagunas así como en la zona de transición acuático-terrestre (54). Ello se hace más favorable para la especie cuando el período de inundación es más extenso temporalmente, como sucedió en el año 1998. Por este motivo, *L. fortunei* si bien se desarrolla también en el bentos, ha sido registrada en muy elevado número como parte del perifiton. Esto determina que *L. fortunei* pueda ser consumida por especies ícticas de diferentes hábitos alimentarios.

En el presente estudio, como fue detallado, se han analizado especies con diferentes hábitos alimentarios. Si bien los peces presentan una dieta característica, pueden ocurrir cambios en ella, es decir la sustitución de los alimentos de la comida principal, por otros que constituyan una comida ocasional o de emergencia. Los cambios de régimen en el medio natural son frecuentes en la vida de los peces (47). French III y Bur (52) determinaron una variación en la dieta de algunas especies ícticas luego de la invasión de *D. polymorpha*. Un hecho similar se registró en algunas de las especies de peces estudiadas. Debemos diferenciar por un lado, las especies ya reconocidas por la presencia de moluscos en la ingesta. Tal es el caso de *L. obtusidens* (26, 27) y *P. maculatus* (35, 39), que agregan ahora a *L. fortunei*. A diferencia de ellas, existen especies eurípagas, que, dada la abundancia de dicho bivalvo en el medio, lo ingirieron en número elevado así como en un amplio rango de

tallas. Tal sería el caso de *P. granulatus*, en la que la presencia de *L. fortunei* es constante en la ingesta de los especímenes estudiados, llegando a representar hasta un 99 %.

En Estados Unidos (55) y Europa (French III en 48), se ha señalado la incidencia en la reducción de *D. polymorpha* debido a la predación por peces. Los resultados demostraron que las especies que consumieron en mayor número *L. fortunei* fueron *P. granulatus*, *L. obtusidens*, *P. maculatus* y *P. albicans*. Si bien no puede considerarse que dichas especies controlen el desarrollo de este bivalvo invasor, ha quedado demostrada su importancia en la reducción de las poblaciones de *L. fortunei*.

## Conclusiones

*Limnoperna fortunei* constituye una parte importante de la ingesta de varias especies de peces.

Las especies ícticas ingieren a *L. fortunei* en un amplio rango de tallas y en número decreciente desde la talla 1 a la 3.

La longitud total de los peces y el tipo de abertura bucal se relacionan directamente con la talla de *L. fortunei*.

Las características morfofuncionales del aparato trófico de los peces condicionan el gradiente de digestión de *L. fortunei*.

Por tratarse de una especie que se desarrolla en muy distintos hábitats, es consumida por peces de diversos hábitos alimentarios.

Al poseer desarrollo epifaunal, *L. fortunei* presenta mayor accesibilidad para su consumo que las especies de bivalvos autóctonos, de hábitos infaunales.

A partir de la invasión de *L. fortunei* se registran variaciones en las dietas de algunas especies de peces.

Las especies ícticas que ejercen mayor predación sobre *L. fortunei* en ambientes lóticos y leníticos del Paraná Medio son, en orden de importancia decreciente, *Pterodoras granulatus*, *Leporinus obtusidens*, *Pimelodus maculatus* y *P. albicans*.

Los resultados obtenidos permiten corroborar las hipótesis formuladas.

## Agradecimientos

Al P.T.C. A. Paira por la confección de algunas de las figuras de este trabajo; al Téc. J. Casablanca por las fotografías; muy especialmente a la Sra. N. Marsó, al Sr. U. Molet, a los Técns. R. Regner, E. Lordi y al Sr. J. López Marull por habernos suministrado el material íctico de estudio, al Sr. L. Bonomo por su colaboración, a la MSc. L. Rossi por sus sugerencias y a la Prof. E. C. de Yuan, Directora de la institución durante el período de desarrollo del presente estudio, por autorizar gentilmente el uso de las instalaciones.

## Bibliografía

- 1- Morton, B. 1977. Freshwater fouling bivalve. Proc. of the Fish International *Corbicula* Symposium. Texas, Christian University. 1-14.
- 2- Pastorino, G.; G. Darrigran; S. Martin y L. Lunaschi. 1993. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del Río de la Plata. Neotrópica, **39**, 34: 101-102.
- 3- Di Persia, D. y A. A. Bonetto. 1997. Nuevas citas de *Limnoperna fortunei* para la cuenca del río Paraná, Argentina. Neotrópica, **43**, 109-110: 119-120.
- 4- Villar, C.; L. Mercado; A. Rodríguez Capitulo y C. Bonetto. 1997. Presencia del molusco invasor *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia; Mytilidae) en el Bajo Paraná. Gayana Zool. **61**, 2: 87-96.
- 5- Bonetto, A. A. 1954. Náyades del río Paraná. El género *Diplodon* en el biotopo isleño del Paraná Medio e Inferior. Sec. Agr. Gan. Ind. Santa Fe, Argentina. 56 p.
- 6- Bonetto, A. A. 1961. Investigaciones acerca de las formas larvales del género *Diplodon* y su aplicación a los estudios sistemáticos. Min. Agric. y Ganadería.
- 7- Bonetto, A. A. e I. Ezcurra. 1962. El desarrollo del *lasidium* de *Anodontites trapesiaalis forbesianus* (Lea) (Moll. Lamell.). Physis, **23**, 65: 195-203.
- 8- Ituarte, C. F. 1989. Los géneros *Byssanodonta* d'Orbigny, 1846 y *Eupera* Bourguignat, 1854 (Bivalvia: Sphaeriidae) en el área paranoplatense. Descripción de *Eupera iguazuensis* n. sp. del río Iguazú, Misiones, Argentina. Neotrópica, **35**, 93: 53-63.
- 9- Nalepa, T. F. y D. W. Schloesser. 1993. "Zebra Mussels. Biology, Impacts and Control". Lewis publishers. (Boca Ratón). 810 p.
- 10- Claudi, R. y G. L. Mackie. 1994. "Zebra mussel monitoring control". Lewis Publishers. (Boca Ratón). 227 p.
- 11- Ringuelet, R. A.; R. H. Arámburu y A. Alonso de Arámburu. 1967. "Los peces argentinos de agua dulce". Com. Inv. Cient. (Buenos Aires). 602 p.
- 12- López, H.; R. C. Menni y A. M. Miquelarena. 1987. Lista de los peces de agua dulce de la Argentina. Biología Acuática. **12**. Bs. As. 50 p.
- 13- López, H. L. y A. M. Miquelarena. 1991. Los Hypostominae (Pisces: Loricariidae) de Argentina. Fauna de agua dulce de la República Argentina. Fecic **40**, 2. 64p.
- 14- Braga, L. 1993. Los Anostomidae (Pisces, Characiformes) de Argentina. Fauna de agua Dulce de la República Argentina. Fecic **40**, 3. 61p.
- 15- Ageitos de Castellanos, Z. y N. Landoni. 1990. La familia Mycetopodidae Gray, 1840 en la República Argentina. Fauna de agua dulce de la República Argentina. Fecic. **16**, 86 p.
- 16- Ageitos de Castellanos, Z. y N. Landoni. 1995. Mollusca Pelecypoda y Gastropoda. En Lopretto y Tell (dir.). "Ecosistemas de aguas continentales, metodología para su estudio". Ed. Sur. (La Plata). II: 759-781.
- 17- Fernández, D. 1981. Fauna de Agua Dulce de la República Argentina. Mollusca, Gastropoda, Ancyliidae. Fecic. **15**, 7: 101-109.
- 18- Gaillard, C. y Z. Ageitos de Castellanos. 1976. Mollusca, Gastropoda, Hydrobiidae. Fecic. **15**, 2. 39p.
- 19- Usinger, R. L. (ed). 1968. "Aquatic Insects of California with keys to North American genera and California species". University of California Press. Berkeley. (Los Angeles). 508 p.
- 20- Lopretto, E. C. y G. Tell (Dir.). 1995. "Ecosistemas de aguas continentales, metodología para su estudio". Ed. Sur. (La Plata). II y III: 379-1401.
- 21- Hamilton, D. J. 1992. A method for reconstruction of Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) length from shell fragments. Can. J. Zool. **70**: 2486-2490.
- 22- Prejs, A y G. Colomine. 1981 "Métodos para el estudio de los alimentos y las relaciones tróficas de los peces". Univ. Central de Venezuela (Caracas). 129 p.
- 23- Marrero, C. 1994. "Métodos para cuantificar contenidos estomacales en peces". Talleres gráficos de LIBERIL S. R. L. (Caracas). 37 p.
- 24- Laroche, J. L. 1982. Trophic patterns among larvae of fish species of sculpins (Family:Cottidae) in Maine Estuary. Fish., Bul. US. Seattle **80**, 4: 827-840.
- 25- Pianka, E. R. 1982. "Ecología evolutiva". Ed. Omega. (Barcelona). 365 p.
- 26- Occhi, R. N. y O. B. Oliveros. 1974. Estudio anatómo-histológico de la cavidad bucofaringea de *Leporinus obtusidens* Valenciennes y su relación con el régimen alimentario (Pisces, Tetraogonopteridae). Physis B, **33**, 86: 77-90.
- 27- Mastrarrigo, V. 1950. La Boga. Contribución a su conocimiento biológico. Almanaque Min. Agric. Gan. **25**: 417-426.
- 28- Volkmer—Ribeiro, C. y K. M. Grosser. 1981. Gut contents of *Leporinus obtusidens* "sensu" von Ihering (Pisces, Characoidei) used in a survey of freshwater sponges. Rev. Bras.

- Biol., 41, 1: 175-183.
- 29- Devincenzi, G. L. y G. W. Teague. 1933. Peces de Uruguay, Notas complementarias. Notas ictiológicas. 2da. Serie, 4, 3 y 4. 100 p.
- 30- FUEM. 1987. "Relatorio do projeto Ictiofauna e biologia pesqueira". (Maringá-Paraná). I y II. 638 p.
- 31- Panattieri, A. E. y D. del Barco. 1982. Peces de la Provincia de Santa Fe. 8. Peces omnívoros, preferentemente de fondo, de verano. Armado gallego (*Pterodoras granulatus*). CYTA 25: 21-23.
- 32- Spinetti, M.; R. Foti y S. Olivera. 1992. Comparación de eficiencias de tres modalidades de extracción de *Corbicula fluminea* (Bivalvia, Corbiculidae) y estudio de su densidad en la playa de Nueva Palmira (Colonia, Uruguay). Publ. Com. Adm. del río Uruguay. Serie Técnico-Científica. 5: 30-35.
- 33- Bellisio, N. B. 1965. Anatomía e histología del tracto digestivo de algunos Pimelódidos argentinos. Anais do Segundo Congresso Latino-americano de Zoología. Sao Paulo, Brasil. 2: 107-123.
- 34- Menin, E. y O. Martins Mimura. 1991. Anatomía funcional da cavidade bucofaringea de *Pimelodus* sp. (Siluriformes, Pimelodidae). Rev. Ceres, 38, 218: 286-304.
- 35- Bonetto, A. A.; C. Pignalberi y Cordiviola, E. 1963. Ecología alimentaria del "amarillo" y "moncholo", *Pimelodus clarias* (Bloch) y *Pimelodus albicans* (Valenciennes) (Pisces, Pimelodidae). Physis, 24, 67: 87-94.
- 36- Nomura, H., R. Pozzi y F. A. Manreza. 1972. Caracteres merísticos e dados biológicos sobre o Mandi-Amarelo, *Pimelodus clarias* (Bloch, 1782), do Rio Mogi Guaçu (Pisces, Pimelodidae). Rev. Brasil. Biol., 32, 1: 1-14.
- 37- Oliveros, O. B. 1980. Campaña Limnológica "Keratella I" en el Río Paraná Medio: Aspectos Tróficos de los Peces de Ambientes Leníticos. Ecoogía, 4: 115-126.
- 38- Godinho, H. 1967. Estudos anatômicos sobre o trato alimentar de um Siluroidei, "*Pimelodus maculatus*" Lacépède. Rev. Bras. Biol., 27, 4: 425-433.
- 39- Alonso, C. 1978. Estudio del contenido gástrico de *Pimelodus clarias maculatus* (LACEPÈDE, 1803) (Pisces, Pimelodidae). Iheringia Sér. Zool. Porto Alegre, 51: 47-61.
- 40- Baiz, M. L. y S. E. Cabrera. 1968. Alimentación natural del Bagre Amarillo (*Pimelodus clarias*) de la zona de Punta Lara (Río de la Plata). CARPAS, Doc. Téc. 44. 7p.
- 41- Oliva, A.; C. A. Ubeda; I. E. Vignes y A. Uriondo. 1981. Contribución al conocimiento de la ecología alimentaria del bagre amarillo (*Pimelodus maculatus* Lacépède 1803) del Río de la Plata (Pisces, Pimelodidae). Rev. Mus. Arg. Cien. Nat. 1, 4: 30-50.
- 42- Pignalberi de Hassan, C.; E. Cordiviola de Yuan y R. Occhi. 1973. Anatomía e histología del aparato digestivo de *Pimelodus albicans*. (Pisces, Pimelodidae). Physis 32, 85: 297-308.
- 43- Veithenheimer, I. L. y M. C. D. Dreher Mansur. 1975. Primeiras observações de bivalves dulciaquícolas como alimento de "Armado amarillo", *Rhinodoras d'orbigny* (KROYER, 1855) BLEEKER, 1862. Iheringia, Zool. Porto Alegre, 46: 25-37.
- 44- Del Barco, D. y A. E. Panattieri. 1983. Peces de la Provincia de Santa Fe. 12. Peces predadores, de fondo, de verano. Rayas de río (*Potamotrygon* spp.). Cyta, 34: 14-16.
- 45- Mendez dos Santos, G. 1981. Estudos de alimentação e hábitos alimentares de *Schizodon fasciatus* Agassiz, 1829, *Rhytiodus microlepis* Kner, 1859 e *Rhytiodus argenteofuscus* Kner, 1859, do lago Janaúacá - AM (Osteichthyes, Characoidei, Anostomidae). Acta Amazonica 11, 2: 267-283.
- 46- French III, J. R. P. y J. G. Love. 1995. Size limitation on Zebra Mussels consumed by Freshwater Drum may preclude the effectiveness of Drum as a biological controller. Journ. Freshwat. Ecol. 10, 4: 379-383.
- 47- Angelescu, V. y F. S. Gneri. 1949. Adaptaciones del aparato digestivo al régimen alimenticio en algunos peces del río Uruguay y del Río de la Plata. Rev. Mus. Arg. Cien. Nat. Bs. As. 1, 6: 161-256.
- 48- Cloe, W. W.; G. C. Garman y S. A. Stranko. 1995. The potential of the Bull Chub (*Nocomis biguttatus*) as a predator of Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*) in mid-Atlantic Coastal Rivers. Am. Midl. Nat., 133: 170-176.
- 49- Dreves, D. P.; T.J. Timmons y J. Henson. 1996. Age, growth, and food of Freshwater Drum, *Aplodinotus grunniens* (Sciaenidae), in Kentucky Lake, Kentucky/Tennessee. Trans. Ky. Acad. Sci. 57, 1: 22-26.
- 50- French III, J. R. P. 1997. Pharyngeal Teeth of the Freshwater Drum (*Aplodinotus grunniens*) a predator of the Zebra Mussel *Dreissena polymorpha*. Journ. Freshwat. Ecol. 12, 3: 495-498.
- 51- French III, J. y M. N. Morgan. 1995. Preference of Redear Sunfish on Zebra Mussels and Rams-Horn Snails. Journ. of Freshwat. Ecol. 10, 1: 49-55.
- 52- French III, J. R. P. y M. T. Bur. 1996. The effect of Zebra Mussel consumption on growth of Freshwater Drum in Lake Erie. Journ. Freshwat. Ecol., 11 3: 283-290.
- 53- Ghedotti, M. J.; J. C. Smihula y G. R. Smith. 1995. Zebra Mussel predation by round gobies in the laboratory. J. Great Lakes Res., 21, 4: 665-669.
- 54- Junk, W. J.; B. P. Bayley y E. R. Sparks. 1989. The flood pulse concept in River-Floodplain Systems. In D. P. Dodge (ed.) Proceeding of the International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 106: 110-127.
- 55- French III, J. R. P. y M. T. Bur. 1993. Predation of the zebra mussel, *Dreissena polymorpha* by freshwater drum in western Lake Erie, 453-464 p. En: T. F. Nalepa y D. S. Schloesser (eds.). "Zebra mussels: biology, impacts, and control". Lewis Publishers, Inc. (Boca Raton). 810 p.