

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas



Tesis para la obtención del Grado Académico de Doctor en Ciencias Biológicas

**TRAMAS TRÓFICAS Y RÉGIMEN HIDROSEDIMENTOLÓGICO EN EL
VALLE DE INUNDACIÓN DEL RÍO PARANÁ MEDIO: EL CANGREJO
TRICHODACTYLUS BORELLIANUS COMO MODELO DE ESTUDIO**

Débora de Azevedo Carvalho

Director: Dr. Pablo Agustín Collins

Co-Director: Dra. Verónica Williner

Lugar de realización: Instituto Nacional de Limnología – CONICET - UNL

2014

Dedicatória e agradecimentos

Agradeço à *Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas*, ao *Instituto Nacional de Limnología* e ao *Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas*.

Dedico estas páginas àquelas pessoas que de uma maneira ou de outra me ajudaram no seu desenvolvimento e compartilharam horas de vida entre mates e conversas.

Ao pessoal dos laboratórios de Bentos, Zooplâncton, Vegetação, Ictiologia por toda ajuda brindada, principalmente nas identificações dos diversos organismos.

Ao pessoal do laboratório de Macrocrustáceos por tantas horas de convivência diária, conversas científicas (ou não!), “picadas” e “tortas”.

Ao meu orientador Pablo Collins por antes de tudo ser boa gente e por me dar a oportunidade de realizar esta tesis no INALI.

Ao meu companheiro de vida Cristian, pelo seu amor e por estar em cada momento ao meu lado, transmitindo os seus valores de vida e me ajudando sempre a ser melhor pessoa.

À minha filha Bianca, que desde do começo desta tese esteve presente e cresceu entre carangueijos e computadoras perguntando: “Mami, ¿ya terminaste de trabajar?”.

E antes de tudo aos meus pais, a quem devo tudo! Sem vocês eu estas linhas nunca seriam escritas... Eu dedico cada realização da minha vida à vocês.

Índice

Abreviaturas	5
Resumen	6
Abstract	10
Introducción General	14
El régimen hidrosedimentológico	14
Aspectos ecológicos y tróficos de cangrejos trichodactílicos del valle aluvial del Paraná medio	15
Tramas tróficas de sistemas dulciacuícolas: un breve resumen	18
CAPÍTULO 1: Aplicación de métodos de marca-recaptura para la estimación poblacional de <i>Trichodactylus borellianus</i>	
1. Introducción	20
Objetivos e hipótesis	21
2. Material y métodos	22
2.1. Ensayo en mesocosmo	22
2.2. Estudio de campo	24
2.3. Análisis de datos	26
3. Resultados	27
3.1. Ensayo en mesocosmo	27
3.2. Estudio de campo	31
4. Discusión	32
CAPÍTULO 2: Ritmo diario de la actividad trófica de <i>Trichodactylus borellianus</i> en mesocosmos y en campo	
1. Introducción	36
Objetivos e hipótesis	37
2. Material y métodos	38
2.1. Estudio en mesocosmo	38
2.2. Estudio de campo	38
2.3. Diseño de muestreo	39
2.4. Análisis en laboratorio	39
2.5. Análisis de datos	40
3. Resultados	41
3.1. Estudio en mesocosmo	41

3.2. Estudio de campo	45
4. Discusión	49
CAPÍTULO 3: Morfología funcional del estómago de <i>Trichodactylus borellianus</i>: adaptaciones a una dieta omnívora	
1. Introducción	53
Objetivos e hipótesis	55
2. Material y métodos	55
2.1. Procesamiento de los estómagos para microscopía	55
2.2. Microscopía estereoscópica (ME)	55
2.3. Microscopía electrónica de barrido (SEM)	56
3. Resultados	56
3.1. Aspectos generales de la morfología del molinillo gástrico de <i>T. borellianus</i>	56
3.1.1. Osículo urocardiaco	56
3.1.2. Osículos zigocardiaco	57
3.1.3. Osículos pectineal y válvula cardiopilórica	57
4. Discusión	61
4.1. Análisis de la forma	61
4.2. Análisis de la función	62
CAPÍTULO 4: Dieta natural de <i>Trichodactylus borellianus</i>, oferta trófica y posibles depredadores: variaciones a lo largo del régimen hidrosedimentológico	
1. Introducción	65
Objetivos e hipótesis	67
2. Material y métodos	68
2.1. Sitios de estudio	68
2.2. Caracterización de los parámetros bióticos y abióticos	69
2.3. Caracterización de los eslabones inferiores	71
2.4. Caracterización de eslabones superiores	72
2.5. Composición de la dieta de peces	73
2.6. Composición de la dieta de <i>T. borellianus</i>	73
2.7. Análisis de datos	76
3. Resultados	81

3.1. Caracterización del hábitat	81
3.2. Caracterización de los sitios de muestreo	83
3.3. Parámetros bióticos y abióticos	90
3.4. Caracterización de los eslabones inferiores	93
3.4.1. Correlación de la composición de las comunidades de invertebrados a lo largo del ciclo hidrosedimentológico	104
3.5. Caracterización de los eslabones superiores	107
3.5.1. Composición de la dieta de peces	116
3.6. Caracterización de la poblaciones de <i>T. borellianus</i>	127
3.6.1. Composición de la dieta de <i>T. borellianus</i>	129
3.6.2. Variaciones espacio-temporales en la composición de la dieta de <i>T. borellianus</i>	154
3.6.3. Selectividad trófica de <i>T. borellianus</i>	156
3.6.4. Composición de la dieta de <i>T. borellianus</i> vs. variables ambientales	160
4. Discusión	162
4.1. Variación de las variables ambientales a los largo del régimen hidrosedimentológico	162
4.2. Composición de la oferta trófica	163
4.3. Composición de la dieta de peces	167
4.4. Otros depredadores vertebrados de <i>T. borellianus</i>	170
4.5. Composición de la dieta de <i>T. borellianus</i>	171
CAPÍTULO 5: Variación espacio-temporal en las redes tróficas en lagunas del valle aluvial del Paraná medio: el cangrejo <i>Trichodactylus borellianus</i> como especie foco	
1. Introducción	178
Objetivos e hipótesis	180
2. Material y métodos	180
2.1. Red topológica	180
2.2. Red bipartida	182
2.3. Análisis de datos	186
3. Resultados	187
3.1. Red topológica	187
3.2. Red bipartida	190

4. Discusión	198
Conclusiones generales y perspectivas futuras	204
Referencias Bibliográficas	208
Apéndices	246

a: adulto	LF: <i>Limnoperla fortunei</i>
AA: aguas altas	MC: Microcrustaceos
AB: agias bajas	MESOR: <i>midline estimating statistic of rhythm</i>
ACA: Acari	MO: material orgánica no identificable
AF: alga filamentosa	MOL: Mollusca
AI: aguas intermedias	MW: Mann-Whitney
ALT. RIO: altura del río	n: ninfa
AMP: <i>Hyalella curvispina</i>	NEM: Nematoda
ARA: Aranae	NI: no identificado
AU: alga unicelular	O: esófago
B: estimados de Bailey	ODO: Odonata
CC: cámara cardíaca	OLI: Oligochaeta
CER: Ceratopogonidae	OP: osículo pectineal
CHI: Chironomidae	OST: Ostracoda
CI: contenido intestinal	OU: osículo urocardíaco
CLA: CLadocera	OZ: osículo zigocardíaco
COB: Collembola	P: estimador de Petersen
COL: Coleoptera	PAL: Palaemonidae
COP: Copepoda	PC: cámara pilórica
DA: diente accesorio	R1: pileta 1
DE: detritus	R2: pileta 2
DIP: Diptera	RC: replación de la cámara cardíaca
DM: diente medio	RE: repleción del estómago
EPH: Ephemeroptera	ROT: Rotifera
FB: fase de bajante	RP: repleción de la cámara pilórica
FE: fase de estiaje	RV: restos vegetales
FI: fase de inundación	SE: estimador de Schumacher-Eschmeyer
HEM: Hemiptera	SE: semillas
HIR: Hirudinea	t: terrestre
HYD: Hydracarina	TB: <i>Trichodactylus borellianus</i>
HYM: Hymenoptera	TRI: Trichoptera
I: Laguna Irupé	VEG. FLOT.: vegetación flotante
INS: Insecta no identificado	VEG. PAL.: vegetación palustre
KW: Kruskal-Wallis	VPC: válvula cardio-pilórica
L: Lagura Larga	
l: larva	
LEP: Lepidoptera	

Resumen

El conocimiento acerca de la ecología trófica de los decápodos de agua dulce de Argentina comenzó hace casi dos décadas. Una porción de estos estudios se concentra en los decápodos que habitan la llanura de inundación del río Paraná medio. En ellos ya se vislumbraba que el régimen hidrosedimentológico, característico de los ríos del sistema del Plata, ejerce una fuerza estructuradora en las comunidades acuáticas. Si bien la información sobre los hábitos tróficos de estos crustáceos es creciente, poco se sabe sobre los cambios estacionales en la composición de la dieta que permita evaluar las tramas tróficas y vincule las variaciones de los factores bióticos y abióticos. Los principales factores bióticos considerados en este caso son la oferta trófica y los potenciales depredadores, mientras que el principal factor abiótico es el régimen hidrosedimentológico. La obtención de estos datos posibilita una visión más holística del sistema a través de la construcción de redes tróficas. El logro de este enfoque se realizó a partir de una especie de cangrejo como modelo de estudio.

Trichodactylus borellianus pertenece a la única familia de cangrejos de agua dulce que habita las planicies de inundación de Sudamérica. En la llanura aluvial del río Paraná este cangrejo es comúnmente encontrado entre la vegetación acuática flotante, siendo parte de la comunidad litoral-bentónica. Si bien el objetivo inicial de la presente tesis fue analizar la variación en la composición de la dieta de *T. borellianus*, en la oferta trófica y en la presencia de depredadores en una escala espacio-temporal para luego estudiar las tramas tróficas desde el punto de vista de esta especie, otras indagaciones surgieron durante este estudio. En este sentido se trató de integrar otros tópicos relacionados a cuestiones poblacionales, comportamentales y morfológicas que están implícitamente involucradas en la comprensión de la ecología trófica de esta especie y su relación con el régimen hidrosedimentológico.

Por este motivo, esta tesis doctoral fue dividida en cinco capítulos. El primero de ellos evalúa la estimación poblacional de *T. borellianus* a través de métodos de marca y recaptura, el segundo examina el ritmo diario de la actividad trófica, el tercero analiza la morfología funcional del molinillo gástrico en función de una dieta omnívora, el cuarto engloba todos los análisis de dieta, oferta trófica y depredadores de *T. borellianus* haciendo hincapié en la selectividad trófica y en los cambios estacionales relacionados al régimen hidrosedimentológico y, finalmente, el quinto reúne los resultados obtenidos en la construcción de redes tróficas topológicas y bipartidas.

En el capítulo 1 se aplicaron tres métodos de marca-recaptura (Petersen, Schnabel y Schumacher-Eschmeyer) en un estudio preliminar para estimar el tamaño poblacional del cangrejo *T. borellianus* obteniendo información que apoye el uso de estos métodos en el campo. La precisión de estas estimaciones se verificó analizando el porcentaje de sesgo, amplitud de los intervalos de confianza y a través de un test de chi-cuadrado. Los supuestos de igualdad de captura, población cerrada y aquellos relacionados a la eficiencia de las marcas fueron verificados. La metodología ajustada fue aplicada en un estudio a corto plazo en una laguna del valle aluvial del río Paraná. Los resultados mostraron que los supuestos fueron satisfechos tanto en el estudio preliminar como en campo. El estimador Schnabel fue el más preciso en ambos estudios. A pesar de que el estimador Schumacher-Eschmeyer también presentó resultados precisos en campo, en este se necesita un tamaño muestral (más días de recaptura) para que las estimaciones sean adecuadas. La aplicación de estos métodos depende del momento en que se encuentran los niveles hidrométricos. La elección de una investigación a corto plazo y durante el período de bajante o estiaje asegura el supuesto de población cerrada y que éste sea válido en estudios de este tipo en una planicie aluvial.

En el capítulo 2 se analizó la actividad trófica diaria del cangrejo *T. borellianus* en condiciones experimentales y en campo durante un período de estiaje excepcional sucedido durante el verano. Los muestreos fueron realizados cada cuatro horas durante tres días incluyendo momentos crepusculares. A nivel de mesocosmos se simuló las condiciones naturales pero en ausencia de depredadores y otras especies simpátricas de decápodos. La repleción del estómago se utilizó para caracterizar el ciclo trófico que fue analizado con el método MESOR (“midline-estimating statistic of rhythm”) y relacionándolo en una serie de tres días. El ritmo de juveniles y adultos fue analizado separadamente en el campo. El ritmo trófico fue bimodal con máximos de actividad al medio día y a la media noche observados en los adultos, mientras que los juveniles mostraron una asincronía de la actividad. Los cangrejos en el mesocosmos no mostraron un patrón cíclico definido. Las respuestas a señales no fóticas pueden ser el resultado del “trade-off” entre la búsqueda del alimento en el momento óptimo y el desplazamiento del ritmo hacia momentos del día con menor riesgo de depredación y competencia. La asincronía de la actividad trófica observada en los juveniles puede ser una estrategia que les permite convivir junto a los adultos.

En el capítulo 3 se describió la morfología de los osículos del molinillo gástrico de *T. borellianus* analizando aquellas estructuras involucradas en la digestión del alimento de origen animal y vegetal. El estómago de cangrejos adultos fue extraído, limpiado en KOH 10 % y preparado para ser observado en microscopio estereoscópico y en microscopio electrónico de barrido. Los osículos zigocardiácos (OZ) y urocardiáco (OU) son las principales estructuras involucradas en la maceración del alimento. El OU soporta, posteriormente, el diente medio que, a su vez, posee un proceso, desprovisto de aristas transversales. Anteriormente al diente medio se encuentran un par de cúspides laterales prominentes. Los OZ son la mayor estructura masticatoria en el estómago, soportando el diente lateral. Este posee de tres a cuatro protuberancias ventrales y dorsales separadas por una cavidad. Por un lado, las protuberancias ventrales de los dientes laterales se encajan ayudando a mezclar el contenido de la cámara cardíaca y fragmentando el material vegetal. Por otro lado, la cavidad de los dientes laterales se alinea con las cúspides laterales del diente medio, sirviendo como un mortero del tejido animal. De acuerdo a estas observaciones, *T. borellianus* posee rasgos morfológicos necesarios en el procesamiento tanto de material animal como vegetal, reflejando una dieta omnívora.

En el capítulo 4 se muestran los resultados de los análisis de la dieta natural de *T. borellianus*, la composición de la oferta trófica, caracterizada por las comunidades bentónicas, pleustónicas y zooplanctónicas y la caracterización de los posibles depredadores de este cangrejo. Cada uno de los muestreos correspondió a un momento del régimen hidrosedimentológico y en dos lagunas con diferentes grados de conexión al cauce principal y tiempo de permanencia del agua. En cada fecha y sitio de muestreo se tomaron muestras de zooplancton, bentos y pleuston que luego fueron analizados cuali-cuantitativamente. También se realizaron muestreos de peces y observación de aves y mamíferos. Los peces fueron identificados hasta especie y el contenido estomacal fue observado e identificado. De los cangrejos capturados entre la vegetación se les extrajo el estómago analizando el contenido bajo microscopio óptico. La composición de taxa de las comunidades fue evaluada aplicando el índice de diversidad de Shannon Wiener (H), el índice de Simpson (D) y el índice de dominancia (1-D). Para determinar el grado de similitud entre la composición de los taxa de cada comunidad según el nivel hidrométrico, se realizó un análisis de agrupamiento utilizando el índice de Bray-Curtis utilizando el método de ligamiento promedio de pares de grupos no ponderados (UPGMA).

Finalmente en el capítulo 5, se propuso estudiar las interacciones tróficas a las cuales *T. borellianus* participa en distintos momentos del régimen hidrosedimentológico en dos lagunas diferentes (escala espacio-temporal). Para esto se construyeron redes tróficas topológicas (más de dos niveles tróficos, datos empíricos y bibliográficos) y bipartidas (dos niveles tróficos, sólo datos empíricos) con los paquetes foodweb y bipartite del programa estadístico R, respectivamente. Para verificar la existencia de variaciones espacio-temporales en los distintos atributos calculados se aplicó el análisis multivariado de varianza (MANOVA). Tanto en las redes topológicas como en las bipartidas no se observó variaciones en el espacio y en el tiempo. Sin embargo, descriptivamente algunos atributos variaron. En la red topológica estos fueron: riqueza de taxones, densidad de uniones, fracción de omnivoría y de canibalismo. En la red bipartida fueron: el número de especies tróficas inferiores, las ligaciones por especies, la generalidad y la densidad de ligación ponderada. La utilización de datos bibliográficos pudo haber ocultado variaciones estacionales y entre lagunas. Además, el análisis en conjunto de todos los atributos no identificó pequeñas variaciones que se dieron en cada uno en particular. Por ejemplo, el aumento de las interacciones tróficas durante la bajante del agua se reflejó en el aumento de la fracción de omnivoría y canibalismo en las redes topológicas, y en la generalidad y densidad de uniones ponderada en las redes bipartidas. En cuanto a la importancia de *T. borellianus* en las redes tróficas, el análisis permitió visualizar que los restos vegetales componen la mayor proporción de las interacciones, aunque los ítems animales son importantes durante todo el año. Además, la depredación de este cangrejo por el bagre amarillo, *Pimelodus maculatus*, ocurrió durante la fase de bajante cuando se verificó el aumento de las interacciones tróficas en general.

Los resultados de esta tesis abren nuevas preguntas que deben ser respondidas en futuras investigaciones, integrando aspectos fisiológicos, morfológicos y comportamentales. Estos aspectos permitirán entender como los decápodos pueden identificar, capturar, ingerir, digerir y asimilar el alimento, ayudando a la comprensión del rol que estos organismos tienen en el ciclado de nutrientes en los sistemas de río Paraná. Por otra parte, la primera aproximación de las redes tróficas que ocurren en este sistema abren numerosos interrogantes que deberán ser respondidos en futuros estudios

Abstract

The knowledge about the trophic ecology of Argentinian freshwater decapod is due to the research efforts of nearly two decades. A portion of these studies focuses on the decapods inhabiting the floodplain of the Middle Paraná River. Hydrosedimentological regime, characteristic of the La Plata River system, exerts a structuring force in aquatic communities. Although the information on the feeding habits of these crustaceans is still in advancement, little is known about the seasonal changes in the diet composition associated with biotic and abiotic factors. Biotic factors are considered in this case trophic availability and predators, while the main abiotic factor is the hydrosedimentological regime. Obtaining these data enables a more holistic view of the system through the construction of food webs. To achieve this approach a kind of crab was used as a study model.

Trichodactylus borellianus belongs to one family of freshwater crabs inhabiting the floodplains of South America. In the Paraná River floodplain this crab is commonly found among the floating aquatic vegetation, being part of the littoral-benthic community. While the initial aim of this thesis was to analyze the variation in the composition of *T. borellianus*' diet, in trophic availability and the presence of predators in a spatial and temporal scale and then study food webs from the point of view of this species, other inquiries arose during this study. In this sense I tried to integrate other topics related to population, behavioral and morphological issues that are implicitly involved in understanding the trophic ecology of this species and its relationship with the hydrosedimentological regime.

For this reason, this thesis was divided into five chapters. The first evaluates the population estimate of *T. borellianus* through mark-recapture methods, the second examines the daily rhythm of feeding activity, the third analyzes the functional morphology of the gastric mill based on an omnivorous diet, the fourth covers all diet analysis, trophic availability and predators of *T. borellianus* emphasizing in trophic selectivity and seasonal changes related to hydrosedimentological regime, and finally, the fifth combine the results obtained in the construction of topological and bipartite food webs.

In Chapter 1, three mark-recapture methods (Petersen, Schnabel and Schumacher-Eschmeyer) were applied in a preliminary trial to estimate the population size of the crab *Trichodactylus borellianus* and to gain information that would support

the use of the methods in the field. The accuracy of these estimates was verified by analysing the percentage of bias, the width of the confidence intervals, and by a chi-square test. The assumptions of equal catchability and closed population were verified, along with assumptions related to the efficiency of marking. The adjusted methodology was applied in a short-term study of a pond on the Paraná floodplain. The results showed that the assumptions were satisfied for both the experimental and field studies. The Schnabel was the most accurate method evaluated in both studies. Although the Schumacher–Eschmeyer method also provided accurate results in the field study, it needed large samples (more recapture days) to give reliable estimates. The applicability of these methods depends on the stage of the hydrological cycle. The choice of a short-term research design will ensure that the assumption of a closed population is valid for research of this type on an alluvial plain.

In Chapter 2, the 24-h cyclic feeding behavior of the freshwater crab *T. borellianus* was investigated in mesocosm and natural field conditions during summer. Sampling occurred throughout the day and included the dawn and dusk periods. The fullness of the stomach was used to characterize the feeding cycle and was analyzed with MESOR and a three-day time series plot. The rhythms of juveniles and adults were analyzed in the field. A bimodal feeding rhythm with midday and midnight peaks was observed in adults in the field, while juveniles had an asynchronous behavior. Mesocosm animals also showed no cyclic behavior. Rhythmic responses to nonphotic cues may result from a trade-off between foraging at an optimum time and shifting the diel rhythm to avoid competition and predation risk. Juvenile feeding asynchrony could be a strategy that allows them to be active in the same habitat as adults.

In Chapter 3, the morphology of the gastric mill ossicles of *T. borellianus* was described and analyzed emphasizing those structures involved in the digestion of animal and vegetable food. The stomach of adult crabs was removed, cleared in 10% KOH and prepared to be observed on a stereoscopic microscope and scanning electron microscope. The zigocardiac (OZ) and urocardiac (OU) ossicles are the principals structures involved in the food maceration. The OU supports posteriorly the medial tooth which, in turn, has a process devoid of transverse ridges. Anteriorly to the medial tooth is a pair of prominent lateral cusps. The OZ are the major masticatory structure, supporting the lateral tooth. This has 3 to 4 ventral and dorsal protrusions separated by a cavity. On the one hand, the lateral teeth ventral protrusions are embedded helping to mix the contents of the cardiac chamber and fragmenting the plant material. On the

other hand, the cavity of the lateral teeth is aligned with the lateral cusps of the medial tooth serving as a mortar of animal tissue. According to these observations *T. borellianus* possesses morphological features for processing both animal and plant material, reflected an omnivorous diet.

Chapter 4, shows the results of the natural diet analyzes of *T. borellianus*, the composition of the trophic offer (benthic, pleustonic and zooplanktonic communities), and the characterization of the crab's predators. Samples corresponded to a moment of the hydrosedimentological regime in two lakes with different degrees of connection to the main channel and with different water residence time. Samples of zooplankton, benthos and pleuston are taken at each sampling date and site and then analyzed qualitatively. Fish sampling and observation of birds and mammals were also conducted. Fishes were identified to species and the stomach contents was observed and identified. Crabs caught among vegetation were measured and dissected to the stomach extraction. Stomach contents were observed under microscope. Communities' composition was analyzed using the Shannon Wiener diversity index (H), Simpson index (D) and dominance index (1-D). To determine the degree of similarity between the composition of taxa in each community at each hydrometric level, was performed a cluster analysis using the index of Bray-Curtis using the unweighted pair-group average (UPGMA).

Finally, in Chapter 5 was examined the trophic interactions to which *T. borellianus* are involved at different periods of the hydrosedimentologic regime in two different ponds (spatial and temporal scale). For this purpose, topological (more than two trophic levels, empirical and bibliographic data) and bipartite (two trophic levels, only empirical data) food webs were built with foodweb and bipartite packages of the R statistic program, respectively. To verify the existence of spatial and temporal variations in different calculated attributes, a multivariate analysis of variance (MANOVA) was applied. There was no variation in space and time in both topological and bipartite networks. However, descriptively some attributes varied. In the topological food web these were: species richness, linkage density, omnivory and cannibalism fraction. In the bipartite food web were: number of lower trophic species, linkage per species, generality and weighted linkage density. The use of bibliographic data may have masked seasonal variations and between ponds. In addition, the joint analysis of all attributes not identify small changes that occurred in each one individually. For example, increased trophic interactions during low water was reflected in the increase in the

fraction of cannibalism and omnivory in topological networks, and the generality and weighted linkage density in bipartite networks. Regarding the importance of *T. borellianus* in food webs, the graphical output of bipartite package allowed visualize that plant debris make up the greater proportion of interactions, although animals are important items throughout the year. In addition, the predation of this crabs by *P. maculatus* occurred during low water when trophic interactions increased.

The results of this thesis raises new questions that must be answered in future research, integrating physiological, morphological and behavioral aspects. These aspects allow to understand how the decapod can identify, capture, ingest, digest and assimilate the food, helping the understanding of the role that these organisms have on nutrient cycling in the Middle Paraná River systems. Moreover, the first approximation of food webs that occur in this system opens numerous questions that must be answered in future studies

Introducción general

El régimen hidrosedimentológico

El régimen hidrosedimentológico es considerado el factor más importante que modela el funcionamiento ecológico y los patrones de biodiversidad en los ríos con llanura de inundación (Junk y col. 1989, Neiff 1990, Bunn y Arthington 2002). En ríos como el Paraguay y el Paraná los eventos de creciente y estiaje conforman dos fases complementarias del pulso: la limnofase (aguas bajas) y la potamofase (aguas altas). Durante la fase de aguas bajas, los materiales son transportados en el sentido planicie-río a medida que los cuerpos de agua de la llanura se aíslan paulatinamente, hasta la extinción temporal de los cuerpos de agua en algunos casos. En cambio, durante la fase de inundación los cuerpos de agua del sistema fluvial se interconectan, lo que lleva al transporte de materiales del río hacia la planicie mientras que la materia orgánica y minerales del suelo son intercambiados desde la llanura hacia el río (Neiff 1999). Durante este período la similitud entre los cuerpos de agua de la llanura aluvial aumenta (Thomaz y col. 2007).

Los principales atributos del pulso hidrosedimentológico fueron definidos por Neiff (1990) y Neiff y col. (1994) como siendo: frecuencia, intensidad, tensión, regularidad, amplitud y estacionalidad de un pulso. En el valle aluvial del río Paraná las fases de inundación y estiaje, ocurren en un patrón sinusoidal con cierta predictibilidad entre enero-julio y julio-diciembre, respectivamente. Variaciones extraordinarias en los atributos mencionados resultan en perturbaciones que pueden tener consecuencias ecológicas en la biodiversidad acuática (Bunn y Arthington 2002).

A pesar de la predictibilidad en las fases de estiaje e inundación, durante el siglo pasado se pudo distinguir dos épocas históricas: una marcada por inundaciones poco frecuentes y estiajes prolongados hasta 1960, y otra posterior con períodos de inundación más prolongados, intensos y frecuentes (Neiff 1999). De hecho, Giacosa y col. (2000) destacaron el aumento de las descargas durante los últimos 25 años del siglo pasado. Además, los períodos de creciente no sólo ocurrieron durante los meses en que se prevén aguas altas (febrero-marzo) sino que también en momentos en que se esperarían eventos de estiaje (mayo, junio, julio). Al analizar los primeros 10 años del siglo XXI, es visible la disminución de la amplitud de los períodos de inundación, caracterizando en algunos casos eventos de La Niña.

Los organismos acuáticos han desarrollado estrategias de vida como respuesta al régimen hidrosedimentológico (Bunn y Arthington 2002). Por ejemplo, el mantenimiento de los patrones naturales de conectividad lateral y longitudinal es esencial en la viabilidad de las poblaciones de especies ribereñas. De esta manera, las alteraciones extraordinarias de los pulsos de inundación y sequía pueden modificar los patrones de la composición biótica. El reclutamiento y crecimiento de la vegetación acuática pueden ser afectados por alteraciones en los atributos del pulso, debido al rango de tolerancia y resiliencia de las distintas especies bajo condiciones modificadas (Bunn y Arthington 2002). Se sabe que el 95% de la biota de los sistemas fluviales está concentrada a nivel de la vegetación. Así, cualquier modificación que se dé en la composición y estructura vegetal tendrá consecuencias en la oferta de hábitat y, por consiguiente, en las tramas tróficas (Neiff 1999).

Aspectos ecológicos y tróficos de cangrejos trichodactílicos del valle aluvial del Paraná medio

Los cangrejos trichodactílicos que habitan el sistema aluvial del Paraná medio están representados por cangrejos de porte pequeño a grande correspondientes a cinco géneros registrados en esta zona: *Trichodactylus*, *Silviocarcinus*, *Dilocarcinus*, *Zilchiopsis* y *Poppiana* (P. Collins, comunicación personal). Entre ellos, *Trichodactylus borellianus* Nobili, 1896, *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 y *Zilchiopsis collastinensis* Pretzman, 1968 son las especies encontradas con mayor frecuencia en los últimos tiempos en la región mencionada pudiendo desarrollar poblaciones muy abundantes en determinados momentos del año (observación personal).

Debido a eventos de migración y a los movimientos de dispersión a lo largo del régimen pulsátil del río, la densidad poblacional de cada una de las especies de cangrejos puede variar hasta tal punto de temporalmente desaparecer en ciertas zonas de la planicie de inundación (Collins y col. 2007). Durante la potamofase, la fauna asociada a la vegetación acuática deriva junto a ella colonizando las áreas anegadas. A pesar de que no se ha realizado un estudio específico sobre el efecto de la deriva de la vegetación acuática en poblaciones de cangrejos trichodactílicos, se sabe que esto ocurre en otros *taxa* (Sazima y Zamprogno 1985, Rossi y Parma de Croux 1992, Schiesari y col. 2003). En cambio, durante la limnofase la vegetación acuática queda retenida en los cuerpos de agua lénticos, principalmente en aquellos que pierden la conectividad con los cuerpos lóticos. Si el estrés hídrico es muy intenso, los cangrejos

exhiben diferentes estrategias que les permite sobrevivir ante la desecación. Según la capacidad de movimiento de la especie, pueden migrar en busca de ambientes menos hostiles, permanecer hasta un nuevo evento de inundación enterrándose o morir (Fernández y Collins 2002). Considerando entonces el efecto del régimen pulsátil en las poblaciones de cangrejos trichodactílicos, la estimación del tamaño poblacional en la planicie aluvial es una tarea compleja (Carvalho y col. 2013 c).

Para que los organismos sobrevivan y persistan en el sistema luego de reiterados eventos de inundación y estiaje, es esencial que puedan suplir las necesidades nutricionales del metabolismo. El conocimiento actual de la ecología trófica de los cangrejos dulciacuícolas es el resultado del análisis del contenido estomacal (Collins y col. 2007) de las especies existentes en el valle aluvial de Paraná medio y de algunos ensayos experimentales y en campo (Giri y col. 2002, Giri y Collins 2004, Carvalho y col. 2011, 2013, Carvalho y Collins 2011). Hasta la fecha los análisis de contenido estomacal de cangrejos trichodactílicos se realizaron en un total de 4 especies distintas: *Trichodactylus borellianus*, *T. kensleyi*, *Dilocarcinus pagei* y *Zilchiopsis oronensis* (Williner y Collins 2002, 2013, Collins y col. 2007, König y Williner 2009), siendo *T. kensleyi* una especie que habita únicamente ambientes acuáticos de Misiones.

De los trabajos realizados se concluyó que estos decápodos tienen una dieta omnívora y que los restos vegetales ocupan una fracción importante. En *Z. oronensis*, König y Williner (2009) verificaron una alta diversidad de tipos celulares indicando una amplia variedad de vegetales consumidos por este cangrejo. En *D. pagei* los restos vegetales tienen gran importancia en cuanto a frecuencia y volumen en la dieta natural, además de la alta frecuencia y diversidad del consumo de algas (Williner y Collins 2002). En cambio, a pesar de que la importancia relativa de los restos vegetales es alta en la dieta de *T. kensleyi*, las algas unicelulares y filamentosas parecen tener menor importancia que en *D. pagei* (Williner y col. no publicado). Ya en *T. borellianus*, la fracción vegetal puede ser más importante en determinados períodos del año, mientras que las algas son ítems menos frecuentes en la dieta (Williner y Collins 2013). Considerando la fracción animal, oligoquetos y larvas de quironómidos son las dos presas que aparecen con mayor frecuencia en la dieta de todos los cangrejos (Collins y col. 2006, 2007), teniendo una alta importancia relativa principalmente en *T. kensleyi* y *T. borellianus*. Otros organismos de la comunidad litoral-bentónica, como larvas de insectos y moluscos, también son identificados, aunque en menor proporción. Ya los microcrustáceos y los organismos zooplanctónicos pueden ser frecuentes en algunos

estómagos, pero tienen en general una importancia relativa baja en la dieta de *D. pagei* y *Z. oronensis*.

La composición de la dieta es el resultado de varios factores, tanto intrínsecos (ontogenia, ciclo de muda, ritmo de actividad, preferencia trófica, necesidades nutricionales, entre otros) como extrínsecos (disponibilidad de recursos, presión de depredación, competencia, entre otros) que resultan en la incorporación de un determinado alimento (Collins y col. 2007). De una manera simple, el proceso de depredación consiste en la búsqueda, captura e ingestión de la presa (Gibson y col. 1995) involucrando el balance entre la ganancia y los gastos energéticos relacionados en cada etapa del proceso. Como se ha, los cangrejos trichodactílicos consumen, por un lado, materia vegetal y, por otro, micro y macroinvertebrados de las comunidades litoral-bentónica y zooplanctónica. En el sistema del Plata, la vegetación acuática es considerada un recurso poco explotado debido a la baja abundancia de trituradores (Neiff y Poi de Neiff 1990, Ezcurra de Drago y col. 2007). A pesar de ser un recurso abundante, la calidad nutricional y los rasgos defensivos de la planta pueden influenciar la preferencia trófica de sus consumidores (Bolser y col. 1998). En cambio, las larvas de quironómidos y los oligoquetos son organismos abundantes en el ambiente además de presentar altas proporciones de proteínas (Hepher 1989), lo que implica una mayor ganancia nutricional en el proceso de la alimentación.

Incorporar ítems tanto animales como vegetales implica una serie de adaptaciones para la captura y procesamiento del alimento (Eubanks y col. 2003). Por ejemplo, las estrategias de forrajeo y captura de presas vivas puede variar según el tipo de presa en *T. borellianus* (Carvalho y col. 2013 a) y varían a lo largo del día según el ritmo endógeno. En *D. pagei* y *T. kensleyi* la actividad trófica, medida a través del grado de repleción del estómago, es más intensa luego del atardecer (Williner y Collins 2002, Williner y col. no publicado). Con respecto a la morfología, el sistema digestivo de decápodos en general ha sido ampliamente estudiado (McGaw y Curtis 2013). En el caso de la armadura gástrica, la información sobre los cangrejos trichodactílicos es puramente descriptiva y restricta solamente a tres especies del norte de Brasil (Alves y col. 2010).

El conocimiento sobre los aspectos ecológicos y tróficos de cangrejos trichodactílicos del sistema del Plata sigue en ascenso. En el caso de los estudios de dieta natural, un análisis más global debe incluir las variaciones espacio-temporales (Winemiller 1990) sin desvincular los organismos de su ambiente. En la llanura aluvial

del río Paraná, el régimen hidrosedimentológico es el principal factor que modela el funcionamiento ecológico y los patrones de biodiversidad (Junk y col. 1989, Neiff 1990, Bunn y Arthington 2002). De esta manera, incluir esta variable en cualquier estudio es crucial para una comprensión más global del funcionamiento de este sistema acuático. A pesar de todo eso, la relación que existe entre la dieta natural de cangrejos trichodactílicos y los cambios estacionales vinculados al régimen hidrosedimentológico es un tema todavía poco explorado en la llanura aluvial del Paraná.

Tramas tróficas de sistemas dulciacuícolas: un breve resumen

Las redes tróficas son una manera robusta de representar los patrones de biodiversidad y flujos de energía en un marco fácilmente cuantificable y sujeto a análisis comparativos (Thompson y Townsend 2012). En los sistemas de agua dulce, Forbes (1887) publicó el primer aporte en este tema. Muchos años después, Charles Elton (1927) inició el concepto de ciclos tróficos, que luego fue cambiado por redes tróficas. Más tarde, Lindeman publicó en 1942 el clásico trabajo sobre dinámica trófica, marcando las bases de gran parte de la moderna ecología trófica.

El desarrollo de las investigaciones sobre redes tróficas fue dividido temporalmente por Dunne (2006) en tres etapas: “Primera fase: investigaciones pioneras”, “Fase intermedia: crítica y reevaluación”, y “Fase actual: nuevos modelos, nuevas direcciones”. En general, los primeros estudios enfocaban sus análisis en las propiedades de las redes tróficas que conferían estabilidad a los ecosistemas. Esta fase se extendió de mediados de la década de los 70 y durante los 80. Luego, estudios empíricos parecieron corroborar los aspectos de la teoría complejidad-estabilidad dinámica. Sin embargo, la calidad de los datos y la variedad de métodos utilizados pusieron en duda la exactitud de los estudios pioneros. Esta etapa comprendió la década de los 90. A partir de entonces, los conjuntos de datos empezaron a ser más detallados que los predecesores, incluyendo por ejemplo los eventos de canibalismo y omnivoría previamente ignorados (ver Dunne 2006 y Thompson y Townsend 2012).

Las redes tróficas de sistemas dulciacuícolas se destacaron entre estos nuevos estudios con mejor calidad de datos (Winemiller 1990, Martínez 1991, Thompson y Townsend 1999). La utilización de otros métodos, como los análisis de isótopos estables permitió la cuantificación de la intensidad de las ligaciones tróficas de los flujos de energía (Hoeinghaus y col. 2007, Winemiller y col. 2011). A pesar de la vasta cantidad de trabajos existentes, son escasos los estudios realizados en el sistema del río

Paraná. Entre los existentes, se destacan el de Angelini y Agostinho (2005), que cuantificaron un modelo de la red trófica del río Paraná superior, el de Marchese y col. (2012) sobre la transferencia de carbono a través de isótopos estables en las tramas tróficas del Paraná medio y el de Saigo y col. (2012) sobre las proporciones de isótopos estables en invertebrados bentónicos y pleustónicos también en el río Paraná medio.

Los enfoques de las redes tróficas en la actualidad son ampliamente reconocidos por su potencial para reconciliar los patrones observados en la biodiversidad con los mecanismos evolutivos que subyacen a la coexistencia (Thompson y Townsend 2012). Sobre este enfoque es apropiado mencionar uno de los factores que actualmente más influyen sobre las tramas tróficas, la actividad antrópica (Winemiller y Polis 1996). Las influencias van desde la remoción de depredadores tope a la introducción de especies exóticas. Las capturas de peces en la Cuenca del Plata constituyen casi la totalidad de la producción pesquera continental de la Argentina (Baigún y col. 2003). Además, la introducción de especies exóticas, como *Limnoperna fortunei* y *Corbicula fluminea* (Darrigran y Pastorino 1993, Sylvester y col. 2007) son ejemplos de la influencia humana sobre los ecosistemas acuáticos.

Desde este punto de vista, los estudios de redes tróficas aportan una cantidad muy útil de información para la comprensión de la estructura y dinámica de los ecosistemas. En este contexto, la utilización de especies que son tanto presas como depredadores (por ejemplo, decápodos), pueden ser buenos modelos para este tipo de investigaciones, ya que proporcionan datos sobre desde donde y hacia donde fluye la materia y energía en los sistemas. Conjuntamente, la dinámica de los grandes ríos con llanura de inundación suma variabilidad espacio-temporal en el mosaico de potenciales redes tróficas que pueden ocurrir en cada ambiente de la planicie.

**Aplicación de métodos de marca-recaptura para la estimación poblacional de
*Trichodactylus borellianus***

1. Introducción

El método de marca-recaptura es una herramienta frecuentemente usada para estimar el tamaño poblacional de organismos móviles y ha sido aplicado desde el siglo XVII (Graunt, 1662). A lo largo del tiempo muchos autores han mejorado la técnica y desarrollado métodos específicos apropiados para diferentes características de las especies de interés y el ambiente en lo cual habitan (Bailey 1952, Jolly 1965, Seber 1965, Roff 1973, Burnham y Overton 1979, Yamamura y col. 1992, 2003, Wileyto y col. 1994, Bell y col. 2003, Crespín y col. 2008). A pesar de todas las mejoras hechas, las características inherentes de cada población y ambiente varían y, por lo tanto, requieren el uso de aproximaciones específicas. De esta manera, muchas veces los supuestos de los métodos existentes no pueden ser cumplidos (Roff 1973, Mares y col. 1981) y ni siquiera pueden ser completamente entendidos por usuarios ocasionales (Minta y Mangel 1989).

A pesar de la variedad de supuestos específicos de cada estimador, la mayoría de ellos tiene por lo menos algunos en común: los animales no deben perder las marcas, los animales marcados y no marcados deben ser correctamente clasificados, las marcas no deben afectar la supervivencia ni el comportamiento de los animales y, finalmente, los animales capturados deben representar una muestra aleatoria de la población (Krebs 1999, Pollock y col. 1990). Entre tantos estimadores están los métodos de Petersen (*P*), Schnabel (*S*) y Schumacher-Eschmeyer (*SE*). Estos métodos tienen dos principales supuestos: la población bajo estudio debe ser cerrada y todos los individuos de la población deben tener la misma probabilidad de captura. El método *P* es simple porque es necesario solo un evento de marca y un evento de recaptura. En cambio, los otros dos estimadores involucran múltiples episodios de recaptura. Es preciso realizar estudios preliminares para evaluar y mejorar la eficiencia de las marcas. Además, es muy útil investigar la precisión de los estimadores seleccionados con respecto a las características de los datos utilizados en las estimaciones previamente a la aplicación del método en campo.

El método de marca-recaptura no ha sido aplicado previamente en especies de cangrejos trichodactílidos que habitan valles de inundación. De esta manera y

considerando lo expuesto, la aplicación de esta técnica para la estimación poblacional de cangrejos de agua dulces que habitan valles aluviales debe contemplar los aspectos del ambiente y de la especie a estudiar. *Trichodactylus borellianus* pertenece a la familia Trichodactylidae y es muy común en el valle aluvial del sistema del río Paraná (Collins y col. 2007). Es un cangrejo de pequeño porte (< 15 mm de ancho de cefalotórax) y abundante que habita principalmente las raíces de las macrófitas (principalmente la especie flotante *E. crassipes*) usualmente en aguas lénticas. En cuanto al ambiente en donde habitan, las lagunas tienen distintos grados de conectividad con los cuerpos de agua lóticos y, por lo tanto, la deriva de la vegetación acuática flotante dependerá del grado de conexión y del nivel hidrométrico (Collins y col. 2007, Thomaz y col. 1997). Debido a la oscilación de los parámetros limnológicos, la reducción de la penetración de la luz durante el período de aguas bajas (Thomaz y col. 1997) y la densa vegetación acuática presente durante el verano, resulta dificultosa la aplicación del método de captura-reavistamiento. Por lo tanto se hace necesario el uso de una marca eficiente. Una característica obvia, pero no menos importante del cangrejo es el hecho de ser acuático y ser un animal que crece a través de mudas. De esta manera, el tipo ideal de marca debe ser a prueba de agua y resistir el proceso de muda. Sin embargo, las marcas resistentes a la muda son generalmente invasivas, costosas y de difícil implantación en un cangrejo de pequeño porte. Si el objetivo de la investigación no incluye el análisis del crecimiento, migración o reclutamiento de la especie (i.e. investigación a largo plazo), la resistencia de la marca no es una necesidad. Por lo tanto, debido a la dispersión pasiva de los cangrejos y la corta duración de las marcas, la metodología en este caso debe ser diseñada para ser aplicada en un corto período de tiempo (días).

La evaluación de una técnica precisa en la estimación poblacional de *T. borellianus* es esencial para la mejor comprensión del rol de este decápodo en las tramas tróficas del valle de inundación del Paraná medio. Las poblaciones no son abundantes en todos lugares y tampoco aumentan o declinan indefinidamente, siendo dinámicas en el espacio y en el tiempo (Morris 1996). Sumado a esto, la estructura y función de las tramas tróficas son influenciadas por la abundancia relativa de las especies y su distribución (Winemiller 1996).

En este contexto el **objetivo** de este capítulo fue evaluar tres métodos de estimación ampliamente utilizados (simple - Petersen modificado por Bailey (*P*);

múltiples - Schnabel (S) y Schumacher-Eschmeyer (SE)), para inferir el tamaño de una población de *T. borellianus* en el valle de inundación del Paraná medio. En este contexto, se formuló la siguiente **hipótesis**: Los métodos múltiples de marca-recaptura son más precisos que los simples en la estimación de la densidad poblacional de *T. borellianus*. Para cumplir con el objetivo propuesto, se evaluaron los métodos mencionados a partir de un experimento preliminar realizado en mesocosmos. Esta etapa del estudio sirvió para verificar la eficiencia de dos tipos de marcas, el cumplimiento de los supuestos y la precisión de los estimadores en el cangrejo *T. borellianus*. Luego, se aplicó a pequeña escala la metodología ajustada en una laguna de la planicie de inundación del río Paraná para evaluar el tamaño poblacional de este cangrejo durante el período de estiaje en verano.

2. Material y métodos

2.1. Ensayo en mesocosmos

Los cangrejos fueron recolectados en el campo con un copo manual de 1 mm de abertura de malla y separados manualmente de la vegetación acuática. Todos los individuos fueron trasladados al laboratorio para su mantenimiento en 4 acuarios de 50 L cada uno y provistos con refugio (macrófitas, piedras y caños de PVC). Los individuos fueron mantenidos en estos acuarios hasta que una cantidad suficiente de cangrejos fuese capturada. Los cangrejos fueron separados por sexo y el ancho de cefalotórax (AC) fue medido con un calibre digital. No se utilizaron organismos juveniles en este estudio preliminar.

Los experimentos fueron realizados durante el verano en dos piletas circulares (designadas *R1* y *R2*) (Figura 1.1). Las piletas, de 2,44 m de diámetro, se llenaron con 1000 L de agua de perforación y provistas de vegetación acuática flotante (principalmente *E. crassipes*). La simulación de las condiciones naturales de campo y los movimientos normales de los cangrejos entre las raíces de las macrófitas, en el fondo y en la columna de agua, se logró a través del enriquecimiento de las piletas con organismos pleustónicos, bentónicos y planctónicos provenientes del mismo ambiente natural que los cangrejos. El pleuston fue colectado de la vegetación acuática con un copo manual de 200 μm de abertura de malla. Todas las macrófitas colectadas fueron primeramente examinadas evitando la adición cangrejos. Con el objeto de mantener una cantidad similar de vegetación en ambas piletas, 4 copos con la misma característica

mencionada anteriormente fueron usados como medida para cada una de ellas. Los organismos zooplanctónicos fueron muestreados y filtrados en el campo una trampa de Schindler-Patalas. Un total de 200.000 cm³ de agua fue filtrada y diluida en cada pileta, simulando densidades informadas para las lagunas del valle aluvial de estos sistemas (José de Paggi y Paggi 2007, 2008). Un total de 20.000 cm³ de arena y 300 cc³ de sedimento conteniendo oligoquetos de la especie *Limnodrilus udekemianus* fueron colocados en el fondo de cada pileta. Las piletas, sin cangrejos, fueron acomodadas bajo la sombra de un árbol (oreja de negro, *Enterolobium contortisiliquum*) durante una semana para la aclimatación de los organismos.

Durante esta misma semana, 10 cangrejos adultos de ambos sexos y seleccionados al azar fueron marcados con un lápiz correctivo (Liquid Paper®), 10 cangrejos fueron marcados con una fibra permanente y resistente al agua (Paint marker, Edding®792A) y otros 10 fueron dejados sin marcas. Los cangrejos fueron entonces separados en grupos de acuerdo a cada tipo de marca y colocados en recipientes de 20L con macrófitas (una pecera por grupo). Durante un período de 5 días se verificó en los tres grupos dos veces al día si las marcas producían modificaciones en el comportamiento de los cangrejos y/o causaban mortalidad. Luego de este estudio preliminar fueron colocados en cada una de las piletas 97 cangrejos medidos previamente (48 machos y 49 hembras) donde permanecieron durante dos días para lograr la aclimatación y distribución homogénea. El experimento fue conducido durante 4 días consecutivos, el primer día se marcó a los animales y los 3 siguientes correspondieron a días de recaptura. Los individuos fueron siempre muestreados con un copo manual de 615 cm² de área y con una malla de 0,5 mm. Las piletas fueron divididas con dos líneas imaginarias en 4 sectores de igual tamaño los cuales fueron sorteados diariamente para determinar la secuencia de muestreo. Cada sector fue muestreado dos veces. En el primer día (día 0) los animales fueron capturados en cada sector con el copo manual, separados de la vegetación, secados con papel absorbente y marcados en la parte dorsal del caparazón. Las marcas fueron específicas para cada día de muestreo (Figura 1.2). Los animales, luego de la marcación o la recaptura fueron devueltos a las piletas de experimentación. Luego del día 0, la cantidad de individuos marcados y no marcados fue registrada.



Figura 1.1: Fotografía de las piletas en las cuáles se llevó a cabo el experimento en mesocosmo de marca-recaptura y ritmo diario de alimentación (capítulo 2) de *Trichodactylus borellianus*

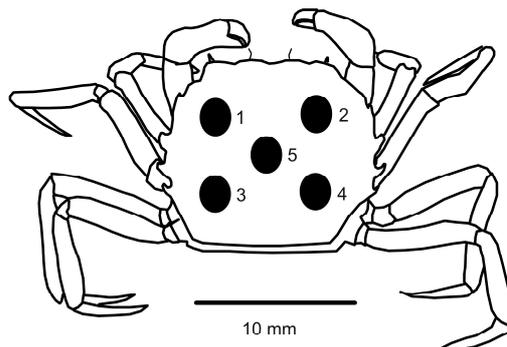


Figura 1.2: Posición de las marcas en el lado dorsal del caparazón de *Trichodactylus borellianus*. El número correspondiente a cada marca indica el día en que fue recapturado.

2.2. Estudio de campo

El estudio de campo fue conducido durante el verano en una laguna del valle aluvial del río Paraná. La laguna posee conexión directa y permanente con el arroyo Ubajay (S 31°33'43.45'', W 60°30'58.73'') de la provincia de Santa Fe, localidad de Arroyo Leyes (Figura 1.3). Los parámetros ambientales (temperatura, pH y conductividad) fueron medidos con sensores digitales todos los días del muestreo. El área del muestreo fue determinada a través de la ubicación de diferentes puntos correspondientes a las

laguna obtenidos con un GPS (Garmin eTrex® Vista Cx). Esto permitió calcular, a partir de un área definida, la densidad poblacional. El borde de la laguna estaba cubierto por vegetación acuática flotante y emergente con predominancia de *E. crassipes*. Debido al bajo nivel del río registrado durante el verano de 2012 (aproximadamente 2,25 m en el Puerto de Santa Fe), la vegetación acuática permaneció estancada durante el período del estudio. Por este motivo, la población pudo ser considerada cerrada durante el período de la experiencia. Individuos de *T. borellianus* fueron colectados de la vegetación con un copo manual de 1230 cm² de 1 mm de abertura de malla. Los cangrejos provenientes de cuatro copos muestreados al azar entre la vegetación fueron utilizados en la experiencia. Con la misma metodología de muestreo descrita anteriormente, los cangrejos marcados fueron recapturados y, de acuerdo a la metodología establecida, remarcados cuando correspondiese durante 6 días consecutivos. El ancho del caparazón, (AC), sexo, número de individuos no marcados y recapturados fue contabilizado en cada día. Individuos entre 3 y 6 mm de AC fueron considerados juveniles de acuerdo al desarrollo de los pleópodos y la madurez sexual (Williner y col. no publicado).

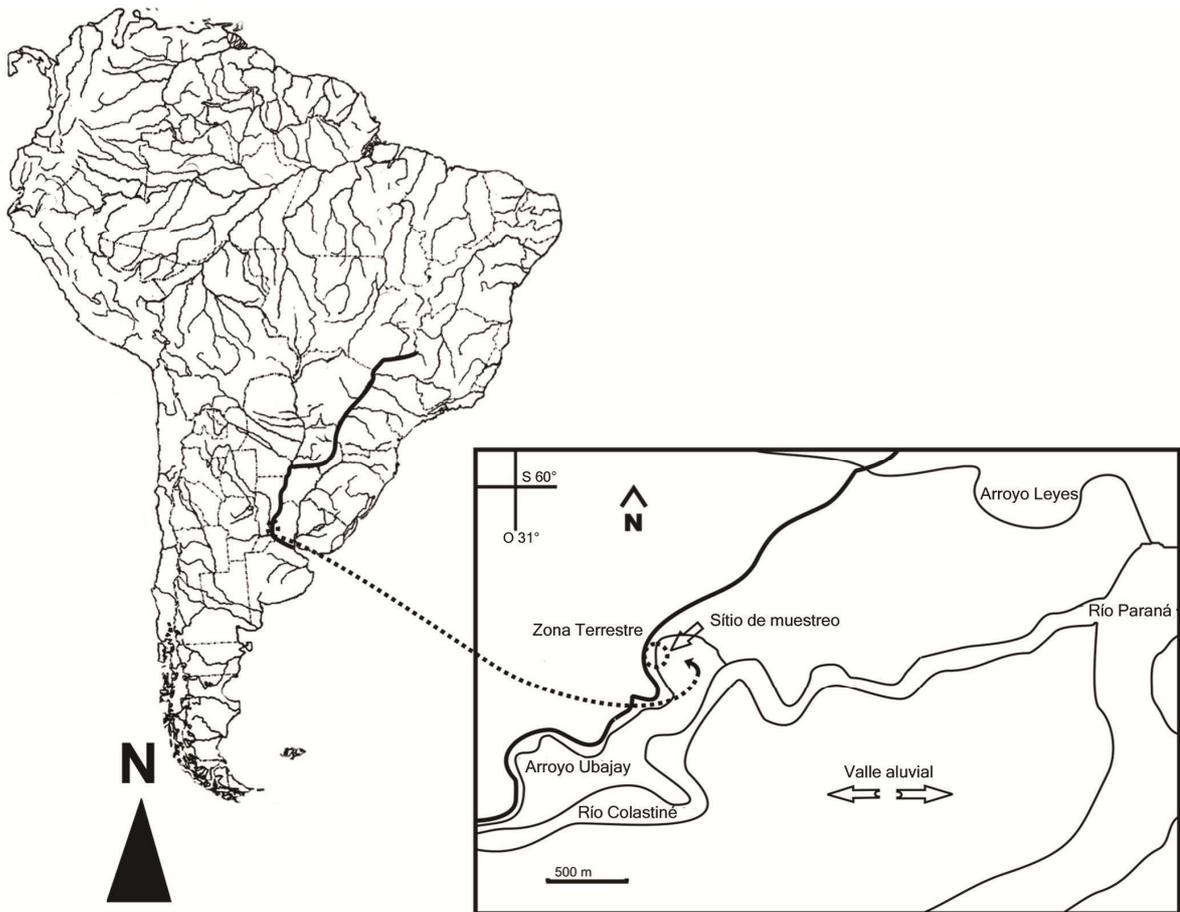


Figura 1.3: Mapa esquemático de la planicie de inundación donde el estudio fue llevado a cabo

2.3. Análisis de datos

Los valores de los tres estimadores y el 95% de límite de confianza fueron calculados tanto en el estudio de mesocosmos como en el de campo. Todas las fórmulas y límites de confianza, así como los fundamentos de cada método fueron ajustados de acuerdo a Krebs (1999). En el método más simples (P), los cálculos fueron realizados usando dos tipos de datos: el del primer día de marca (día 0) y de un día de recaptura (día 1, día 2 o día 3). De esta manera, las estimaciones fueron hechas para cada día de recaptura. En los métodos múltiples (*S* y *SE*) las estimaciones fueron calculadas acumulativamente en el período entre el segundo y último día de recaptura. Esto significa que en el día 3 se utilizaron tres datos (día 0, día 1 y día 2), en el día 3 se utilizaron 4 datos (día 0, día 1, día 2 y día 3) e así sucesivamente. Un test de chi-cuadrado fue realizado en el

experimento de mesocosmos evaluando diferencias entre el tamaño de la población real y la calculada (Zar, 1996).

La evaluación de los supuestos de igualdad de captura y población cerrada se estableció a partir de una regresión a través del origen del número acumulado de individuos marcados (M) en función de la proporción de individuos marcados (R/C) (número de recapturas/número de capturas) de cada día de muestreo. La función ajustada responde a una función lineal si los supuestos que fundamentan los métodos fueron cumplidos (Krebs, 1999). La regresión a través de la origen (“through-the-origin regression”) fue calculada y analizada con el programa R (versión 2.15.1) (R Development Core Team, 2011). La evaluación del supuesto de igualdad de captura en el estudio de campo se evaluó a partir del test de Chapman (Krebs 1999).

La precisión de los resultados obtenidos en el mesocosmos, fue analizado mediante el porcentaje de sesgo y los límites de confianza de los estimadores. El porcentaje de sesgo (*%Bias*) fue calculado con la fórmula (Manly 1979).

$$\%Bias = (Nc - Nr) / Nr \cdot 100$$

donde:

Nc: tamaño poblacional calculado

Nr: tamaño poblacional real.

Los límites de confianza calculados para cada método fueron basados en las especificaciones de Krebs (1999) y sirvieron como una medida de precisión (Roff 1973).

3. Resultados

3.1. Ensayo en mesocosmos

Los animales marcados como los no marcados mostraron comportamiento similar. Aquellos en los que se usó “paint marker” no perdieron las marcas luego de cinco días, mientras que el 60% de aquellos que fueron marcados con lápiz corrector perdieron total o parcialmente las marcas. Ningún individuo mudó durante el período del experimento. Debido a la mayor persistencia del “paint marker” y la ausencia de efecto en el comportamiento y supervivencia de los cangrejos, este marcador fue seleccionado para realizar los siguientes ensayos.

El valor medio de la talla de los cangrejos utilizados en el ensayo en mesocosmos fue de $8,7 \pm 1,6$ mm de AC para los machos y $10,0 \pm 1,7$ mm de AC para

las hembras en R1 y $10,0 \pm 10,1$ mm de AC para los machos y $9,8 \pm 1,4$ mm de AC para las hembras en R2. Los supuestos que fundamentan el método fueron satisfechos, puesto que el análisis de regresión de R/C v. M dio resultados significativos (R1: $p = 0.0042$, $R^2 = 0.9386$; R2: $p = 0.0158$, $R^2 = 0.8543$) (Figura 1.4 a, b). Los límites de confianza siguieron las distribuciones binomial, de Poisson y normal para los métodos P, S y SE, respectivamente. Los resultados variaron ampliamente entre cada método, Sin embargo, dos grupos de estimaciones no difirieron del tamaño poblacional real, estos fueron el estimador P en R2 ($\chi^2 = 5,69$, $p = 0,11992$) y el estimador S en R1 ($\chi^2 = 3,58$, $p = 0,16547$). A pesar del similar número de individuos capturados por primera vez en R1 y R2, el total de cangrejos recapturados fue mayor en R2 que en R1. Sin embargo, el número total de capturas en ambas piletas fue aparentemente muy pequeño para que el estimador SE pueda calcular valores adecuados. A pesar de que algunas estimaciones de este método fueron cercanas a la población real, el límite de confianza inferior fue negativo y el superior no incluyó la estimación dentro del intervalo de confianza, por ejemplo en R1 el método SE calculó un tamaño poblacional de 113 con un límite inferior de -21 y uno superior de 15. De este modo, no se incluyeron los resultados calculados por este método debido a la baja confiabilidad de las estimaciones.

Las estimaciones variaron entre los días y mostraron el mayor sesgo positivo en R2 con el método S. Por otro lado, el método P produjo la mayores subestimaciones (Tabla 1.1). Los métodos P y S calcularon las estimaciones más cercanas al valor real para R2 en el día 1 y para R1 en el día 2, respectivamente, con menos de 5% de sesgo (Tabla 1.2). Sin embargo, el método P tuvo el intervalo de confianza menos amplio (Tabla 1.1) siendo más preciso.

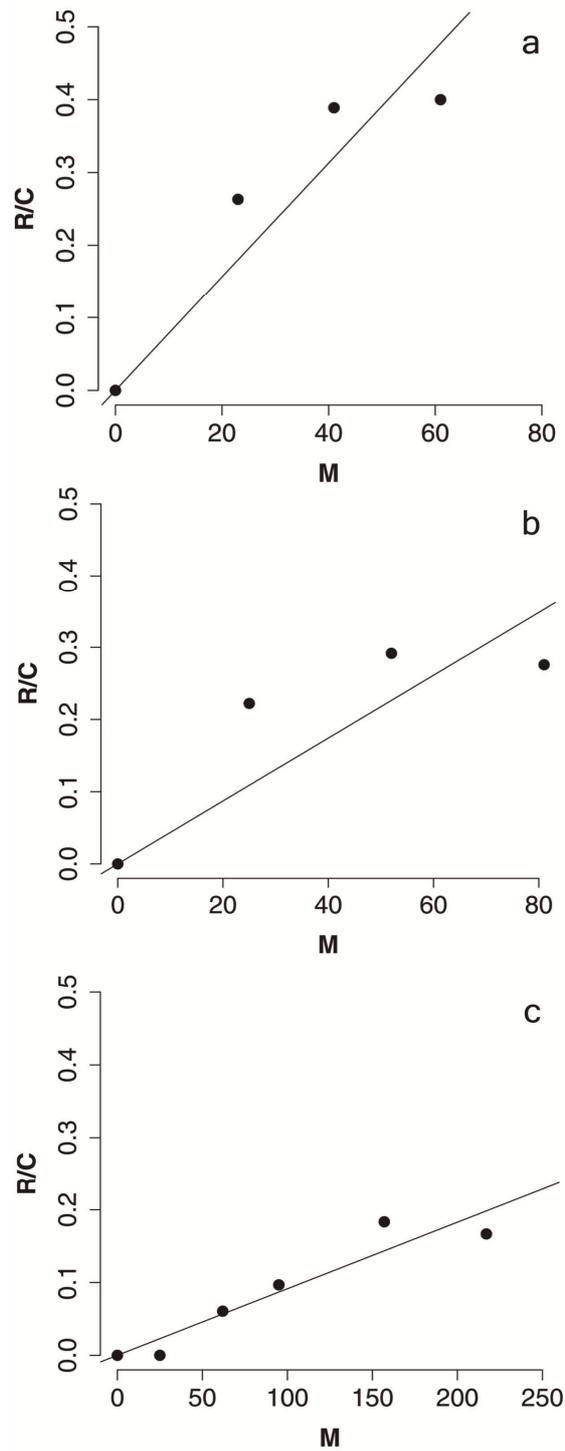


Figura 1.4: Número acumulado de individuos marcados (M) frente a la proporción de individuos marcados de cada muestra (R/C) en R1 (a), R2 (b) y campo (c).

Tabla 1.1: Tamaño poblacional calculado (N) de *Trichodactylus borellianus* en mesocosmos, basado en los tres estimadores, con los límites de confianza de 95% inferiores y superiores. Las estimaciones fueron realizadas del día 1 al día 3 para el método de Petersen (P) y del día 2 al día 3 para el método de Schnabel (S). R1: pileta 1, R2: pileta 2.

Pileta	Método	Día	Inferior	N	Superior
R1	P	día 1	30	55	100
		día 2	34	77	136
		día 3	31	54	105
	S	día 1	–	–	–
		día 2	56	92	155
		día 3	78	115	175
R2	P	día 1	66	100	386
		día 2	42	78	133
		día 3	53	83	193
	S	día 1	–	–	–
		día 2	86	137	250
		día 3	131	194	309

Tabla 1.2: Porcentaje de sesgo en la población estimada de *Trichodactylus borellianus* calculada para cada método. P: Petersen, S: Schnabel, SE: Schumacher-Eschmeyer.

Método	R1			R2		
	Día 1	Día 2	Día 3	Día 1	Día 2	Día 3
P	-44	-21	-45	3	-19	-14
S	–	-5	18	–	45	100
SE	–	17	40	–	64	141

3.2 Estudio de campo

Los parámetros ambientales permanecieron estables durante el período de muestreo (pH: $7,7 \pm 0,6$; conductividad: $200 \pm 10 \mu\text{S cm}^{-2}$; temperatura: $23,4 \pm 2,2^\circ\text{C}$). El área muestreada tiene una superficie aproximada de 359 m^2 . Un total de 271 cangrejos (63 hembras, 66 machos y 142 juveniles) fueron capturados y marcados durante 6 días de muestreo consecutivos. Del total de cangrejos, solo 3 tuvieron el caparazón blando debido a haber mudado recientemente (1,1% del total). Entre las hembras, 30% eran ovígeras o portaban individuos recién eclosionados. El valor medio de la talla de los cangrejos capturados en el estudio de campo fue de $9,67 \pm 2,1 \text{ mm}$ de AC para machos, $11,06 \pm 2,6 \text{ mm}$ de AC para hembras y $4,24 \pm 0,65 \text{ mm}$ para juveniles.

Los supuestos que fundamentan el método fueron satisfechos puesto que el análisis de regresión de R/C vs mostró resultados significativos ($p = 0,00013$; $R^2 = 0,948$) (Figura 1.4 c). Además, la hipótesis nula de igualdad de captura no puede ser rechazada (test de Chapman, $p = 0,1052$). Por lo tanto, todos los individuos tuvieron la misma probabilidad de captura.

Los límites de confianza de cada estimador siguieron la distribución obtenida en el experimento en mesocosmos. Solamente los día 2 y 3 siguieron una distribución de Poisson en el método P. Las estimaciones poblacionales variaron en cada método (Tabla 1.3). Estimaciones relativamente altas y relativamente bajas fueron proporcionadas con los métodos P y SE, respectivamente. El método SE nuevamente realizó estimaciones no confiables para el día 2. Sin embargo, a partir del día 3 el número total de capturas aumentó y las estimaciones calculadas permanecieron adentro de los límites de confianza. Con base a los resultados del mesocosmos, es probable que el método S calculara los tamaños poblacionales más precisos. El intervalo de confianza menos amplio para este método fue calculado en el día 5. Basado en este resultado, la densidad poblacional estimada para el área de estudio fue de $2,9 \text{ cangrejos/m}^2$. Sin embargo, el intervalo de confianza del día 5 en el método SE también fue poco amplio y muy similar al obtenido en el método S del mismo día, calculando una densidad poblacional de $3,1 \text{ cangrejos/m}^2$.

Tabla 1.3: Tamaño poblacional calculado (N) de *Trichodactylus borellianus* en el estudio de campo, basado en los tres estimadores, con los límites de confianza de 95% inferiores y superiores. Las estimaciones fueron realizadas del día 2 al día 5.

Método	Día	Inferior	N	Superior
P	día 2	111	283	627
	día 3	114	225	436
	día 4	76	127	241
	día 5	77	138	252
S	día 2	444	990	2225
	día 3	557	985	2068
	día 4	610	914	1501
	día 5	736	1034	1496
SE	día 2	–	–	–
	día 3	563	1022	5602
	día 4	639	904	1546
	día 5	873	1082	1422

4. Discusión

Este estudio desarrolló una aproximación al uso de métodos de marca y recaptura en poblaciones cerradas de cangrejos que habitan entre macrófitas del valle de inundación. Diversos estudios previos en decápodos involucran especies marinas (Drummond-Davis and Pottle 1982, Beyer 1994, Bell y col. 2003, Corgos y col. 2007, Le Vay y col. 2007) o crustáceos de agua dulce de pequeños arroyos o lagos sin abundante vegetación acuática (Rabeni y col. 1997, Bueno y col. 2007, Pilotto y col. 2008). Variaciones estacionales en el ciclo hidrológico, en la comunidad de macrófitas y en los factores físico-químicos (e.g. transparencia y sólidos en suspensión) que caracterizan a una planicie aluvial (Thomaz y col. 1997) y hacen de la aplicación del método de marca-recaptura una tarea que requiere planeamiento. Si se desea asegurar una población cerrada en el sitio de estudio, por ejemplo, el período de aguas bajas es el mejor momento para desarrollar el estudio. En cambio, el tipo de marca debe ser seleccionada de acuerdo a la escala de tiempo de la investigación.

En esta experiencia, las marcas fueron permanentes y claramente visibles a lo largo de todo el tiempo utilizado. Además, las marcas fueron de fácil aplicación tanto en

adultos como en juveniles. Muchos otros tipos de marcas han sido probadas en otras especies de decápodos, incluyendo etiquetas de micro hilo (Le Vay y col. 2007), cauterización (Bueno y col. 2007), pintura a base de resina epoxy (Bell y col. 2003), implantes de elastómeros visibles (Pilotto y col. 2008), etiquetas de anclaje de barra-T (Corgos y col. 2007) e inclusive métodos de tinción (Drolet y Barbeau 2006). Dependiendo del objetivo del estudio es preciso adecuar las marcas a la escala de tiempo del estudio debe ser adecuada. El tipo de etiqueta seleccionada dependerá de factores tales como el tiempo de permanencia, tiempo de manipulación y costo. En el presente estudio, el “paint marker” cumplió los supuestos citados en la sección Introducción siendo de muy bajo costo y de fácil aplicación en un intervalo corto de tiempo. En el trabajo de campo conducido durante unos pocos días y durante el período de aguas bajas, procesos como reclutamiento y migración, pueden ser considerados ínfimos en una población cerrada (Williner y col. 2011). Sin embargo, investigaciones futuras podrían extender los muestreos diarios a zonas inundadas a las afueras del área de trabajo garantizando la ausencia de migración. Por otra parte, redes también podrían ser utilizadas en el aislamiento del área de estudio.

Los supuestos de igualdad de captura y muestras aleatorias son más difíciles de satisfacer. A pesar de que ciertos algoritmos pueden ser usados para verificar la validez de estos supuestos (ver Krebs 1999), ellos son solamente aplicados después de la recolección de datos. Por esta razón, el estudio preliminar en mesocosmos puede ser muy útil en este aspecto permitiendo determinar los supuestos de igualdad de captura y para seleccionar los métodos más precisos de estimación poblacional. Conjuntamente, el análisis de resultados experimentales identificó estimadores cuya precisión fue baja y el porcentaje de sesgo alto. La subsecuente aplicación de la metodología de marca-recaptura en el campo debería evitar entonces el uso de estimadores con poca precisión. De acuerdo a Chao (1987), estimadores de tipo Schnabel pueden dar resultados negativamente sesgados debido a la heterogeneidad de las probabilidades de captura. Sin embargo, este estimador produjo resultados sobrestimados en este caso.

Efectivamente, el análisis de regresión indicó que los supuestos (población cerrada e igualdad de captura) fueron satisfechos en todos los casos. Por esta razón, pareciera ser que los resultados sesgados son debidos a otra causa y no a la desigualdad de captura. Muestras no azarosas son posiblemente la razón del sesgo de los resultados. La técnica de captura manual puede haber intrínsecamente sesgado la muestra hacia áreas de mejor accesibilidad lo que provocaría que la población no fuera muestreada al

azar (Minta y Mangel 1989). Estas cuestiones son difíciles de resolver porque otros tipos de técnicas de muestreo, como por ejemplo el uso de trampas, también son conocidas por ser fuente de sesgo (Yamamura y col. 2003). El uso de métodos de captura-reavistamiento podría permitir el cumplimiento de este supuesto (Minta y Mangel 1989), pero es imposible aplicar este método en un ambiente de aguas turbias y densa vegetación acuática, como las del presente estudio. Un análisis preliminar de los distintos métodos de captura y usos de trampas, como el estudio conducido con la langosta *Paranephrops planifrons* (Rabeni y col. 1997), pueden proveer valiosa información acerca de la técnica más adecuada y ayudar a la selección de estimadores con poco sesgo.

Mejores resultados serán obtenidos si todos los supuestos de los estimadores seleccionados son satisfechos. Sin embargo, la precisión requerida es diferente de acuerdo al objetivo de la investigación (Krebs 1999, Roff 1973). En este estudio, el experimento preliminar sirvió para identificar el método más preciso y ayudó a mejorar los resultados del estudio de campo. Si los estudios preliminares no son posibles de realizar, los límites de confianza indicarán la confiabilidad de las estimaciones y debería incluir la población real (Roff 1973). Los resultados del estudio de campo mostraron que el intervalo de confianza fue disminuyendo de amplitud con el tiempo en el caso de los métodos múltiples. El estimador SE produjo una estimación con un intervalo de confianza poco confiable en el día 2 del estudio en campo y en todos los días de la experiencia en mesocosmos. El intervalo de confianza por aproximación normal usado en la estimaciones de SE es esencialmente un método de “muestras grandes” de acuerdo a Krebs (1999). Sin embargo, de acuerdo a este mismo autor, las aproximaciones normales deben ser usadas sin tener en cuenta el número de recapturas. De esta manera, intervalos de confianza poco fiables obtenidos en este estudio deben ser una consecuencia del limitado período de muestreo con un reducido número de cangrejos recapturados. Por lo tanto, los métodos que involucren múltiples capturas necesitan un apropiado balance entre el número de recapturas y la cantidad de esfuerzo de muestreo. En el caso del método simple (P), el presente estudio mostró que los resultados pueden diferir substancialmente dependiendo del número de individuos capturados y recapturados cada día. De este modo, es preferible el uso de métodos múltiples a aquellos simples. En el presente trabajo, el estimador S dio las estimaciones más precisas tanto en campo como en mesocosmos. Por otro lado, el método SE también

calculó estimaciones acorde a los valores reales en campo, pero necesita un número mínimo de recapturas que den intervalos de confianza mínimos.

A pesar de que en el campo el verdadero tamaño poblacional del cangrejo *T. borellianus* todavía es desconocido, la aproximación calculada de cada estimador permitió la inferencia de que el tamaño poblacional real fue aproximadamente igual a los valores obtenidos en el día 5 en los métodos múltiples (Tabla 3). La densidad estimada por el método S es mayor que el valor previamente determinado por Renzulli y Collins (2001) en esta misma especie de cangrejos en el Río Pilcomayo. Sin embargo, hay que enfatizar que el presente estudio presenta la primera estimación a partir del método de marca-recaptura obtenidos en poblaciones de *T. borellianus*. Ciertamente la densidad poblacional de este cangrejo en el sitio de muestreo estudiado será diferente en momentos distintos del año, es decir, cuando el período de aguas altas causa deriva de las poblaciones y la mezcla con otras poblaciones que habitan el valle aluvial. De cualquier manera, estas estimaciones proporcionan información valiosa sobre el estado poblacional de esta especie, por ejemplo, luego de un prolongado período de estiaje. De hecho, durante el último estiaje extraordinario ocurrido en 2009 debido al fenómeno de La Niña, las poblaciones de este cangrejo decrecieron marcadamente en la vegetación acuática de las lagunas del Paraná medio (observación personal). Las estimaciones obtenidas en este estudio mostraron que las poblaciones de este cangrejo se han restablecido. La metodología demostrada en este estudio contribuye a futuras investigaciones a corto plazo de estimaciones poblacionales de organismos que habitan las planicies de inundación. Además, el tamaño poblacional es un valioso dato para ser aplicado en los análisis de las redes tróficas de ambientes acuáticos (Winemiller 1996).

Ritmo diario de la actividad trófica de *Trichodactylus borellianus* en mesocosmos y en campo

1. Introducción

El estudio de ritmos biológicos de crustáceos decápodos y la sincronización con los factores ambientales ha avanzado en la última mitad del siglo pasado (Brown 1961, Webb y Brown 1965, Barnwell 1966, Barnwell 1968, Naylor y Williams 1968). Los ciclos basados en el Sol y la Luna han sido de particular interés en los subsecuentes estudios de la ritmicidad comportamental y fisiológica (De Coursey 1983, Palmer y Williams 1986, Palmer 1989, Aréchiga y Rodríguez-Sosa 1997, Stillman y Barwell 2004, Aguzzi y col. 2005). Entre ellos, muchas investigaciones usaron la actividad locomotora como una medida del reloj biológico (Abelló y col. 1991, Aguzzi y col. 2004, Stillman y Barnwell 2004, Chabot y col. 2010). Estos estudios están restringidos a las especies marinas, y la actividad rítmica de decápodos de agua dulce ha sido examinada recientemente. Otro ítem poco explorado es el efecto de la edad en el comportamiento rítmico. En Latinoamérica, los avances en la comprensión de los comportamientos rítmicos de decápodos de agua dulce han sido hechos en México (Miranda-Anaya 2004), Argentina (Collins 1997, Renzulli y Collins 2001, Williner y Collins 2002) y Brasil (Zimmermann y col. 2009, Sokolowicz y col. 2007).

En Sudamérica los decápodos de agua dulce son representados por los cangrejos verdaderos (Pseudothelphusidae, Trichodactylidae), pseudo-cangrejos (Aeglidae), camarones (Atyidae, Palaemonidae, Sergestidae) y langostas (Parastacidae) (Melo 2003). Estos organismos ocurren en muchos tipos de hábitats con una variedad de características ambientales habitando tanto en sistemas lóticos como lénticos (Collins y col. 2007). En el valle aluvial del río Paraná, especies de cangrejos y camarones coexisten en la zona litoral-bentónica. Entre estas especies, *Trichodactylus borellianus* es el cangrejo más común y ampliamente distribuido de la familia Trichodactylidae (Melo 2003). Como se ha mencionado, esta especie es frecuentemente encontrada asociada a las raíces de las macrófitas (Collins y col. 2006), donde puede encontrar alimento y refugio. *Trichodactylus borellianus* depreda sobre organismos tanto de origen animal como vegetal y es presa de peces, anfibios, aves y mamíferos (Bonetto y col. 1963, Oliva y col. 1981, Beltzer 1983 a b, 1984, Beltzer y Paporello 1984; Lajmanovich y Beltzer 1993, Massoia 1976, Bianchini y Delupi 1993, López y col. 2005). Estas relaciones tróficas indican el importante rol de esta especie en la

transferencia de materia y energía entre las comunidades del litoral vegetado, bénticas, lóticas y no-acuáticas (Williner y Collins 2013).

El perfil ecológico de la alimentación de una determinada población es resultante de la co-evolución de las especies y de la presencia de oscilaciones ambientales e interacciones ecológicas (Collins y col. 2012). La organización temporal del comportamiento trófico puede ser modulada por múltiples factores, entre los cuáles la luz solar cumple su rol influenciando el patrón de la actividad. En este contexto se supone que los decápodos dulciacuícolas que son frecuentemente encontrados lejos del mar exhiban un patrón de actividades basados en intervalos de luz-oscuridad y no en las mareas (Palmer 1973). Estas especies tendrían entonces que ajustar tanto la frecuencia como la fase de ritmos al ciclo de rotación de la Tierra (Brown 1961, Daan y Aschoff 2001). En términos específicos, esto es el entrenamiento de los sistemas circadianos. La fase luz-oscuridad es el estímulo externo más constante y previsible. Sin embargo, las variables ambientales tienen efectos directos en la expresión de los sistemas circadianos y pueden enmascarar el proceso de entrenamiento (Connel 1980, Daan y Aschoff 2001).

El ritmo diario de alimentación puede ser estudiado durante el ciclo de 24 horas a través de la observación del vaciamiento y llenado del estómago a lo largo del tiempo (Collins 1997, Aguzzi y col. 2004, Aguzzi y col. 2005). Algunos estudios de patrones rítmicos de *T. borellianus* fueron realizados en el sistema del río Pilcomayo. Renzulli y Collins (2001) estudiaron el ritmo de la actividad locomotora de esta especie durante el otoño, tomando muestras cada cuatro horas en la zona litoral durante tres días. Estos autores encontraron una mayor actividad locomotora durante la tarde y sugirieron una ligación con el comportamiento trófico. Williner y Collins (2013), en un estudio sobre la ecología trófica de *T. borellianus* encontraron diferencia en la actividad de alimentación entre adultos y juveniles. Durante la tarde, los adultos tienen una mayor repleción estomacal que los juveniles. Además, el llenado del estómago de los adultos fue significativamente diferente entre la mañana y la tarde. Estos estudios proveen las primeras informaciones acerca de los patrones de actividad de este cangrejo y evidencias sobre las diferencias entre adultos y juveniles. No obstante, la relación entre el ritmo trófico de *T. borellianus* y el ciclo luz-oscuridad de juveniles y adultos no fue profundizado exhaustivamente.

El **objetivo** del presente capítulo fue estudiar el ritmo diario de la actividad trófica del cangrejo dulciacuícola *T. borellianus* bajo dos condiciones de fotoperiodo natural durante el verano. En este sentido se formuló la siguiente **hipótesis**: La mayor

actividad trófica durante el ritmo diario de *T. borellianus* coincide con los horarios crepusculares. Primeramente, se estudió el ritmo diario del comportamiento trófico del cangrejo dulciacuícola *T. borellianus* a través de un ensayo experimental realizado a nivel de mesocosmos. En este estudio se simuló las condiciones naturales en ausencia de depredadores (e.g. peces), otros decápodos co-ocurrentes (e.g. camarones y otras especies de cangrejos) y con un número conocido de cangrejos. Un segundo estudio fue llevado a cabo en campo bajo el mismo fotoperiodo, pero en presencia de depredadores naturales y otras especies de decápodos. En este último estudio se realizó una comparación entre cangrejos juveniles y adultos para elucidar posibles diferencias en la actividad trófica debido a la etapa ontogenética. El ritmo diario bajo estas dos condiciones (mesocosmos y condiciones naturales) fue comparado afín de identificar posibles cambios temporales en la actividad debidos a diferentes señales no fóticas.

2. Material y Métodos

2.1 Estudio en mesocosmo

Los cangrejos fueron colectados en campo con la ayuda de un copo manual con malla de 1 mm de abertura y separados manualmente de la vegetación. Debido al bajo número de juveniles capturados, ellos no fueron incluidos en este trabajo. El experimento fue llevado a cabo durante el verano en piletas con las mismas características descritas en la sección 1.2.1 (Figura 1.1). Las piletas fueron provistas con vegetación acuática flotante, principalmente *E. crassipes*, pero también con *Pistia stratiotes*, *Limnobium spongia* y *Salvinia biloba*. Aproximadamente 100 cangrejos, en igual proporción de sexos fueron adicionados a cada pileta.

En la simulación, las condiciones del campo y el normal comportamiento trófico y de locomoción de los cangrejos entre vegetación, piso del mesocosmo y columna de agua, se realizó a través del mismo procedimiento de enriquecimiento con organismo pleustónicos, bentónicos y zooplanctónicos descritos en la sección 1.2.1. No se suplementó comida en ningún momento del experimento.

2.2 Estudio de campo

El estudio fue conducido en una laguna adyacente a la descrita en la sección 1.2.2, de características similares durante el mismo período de verano de 2012 en aguas bajas ($2,25 \pm 0.01$ m en el Puerto Santa Fe) (Figura 1.3). La laguna mostraba características lenticas durante esta fase del ciclo hídrico. La vegetación acuática se mantuvo estancada

en la zona litoral y estaba compuesta por especies flotantes y arraigadas: *E. crassipes*, *E. azurea*, *Pistia stratiotes*, *Azolla filiculoides*, *Salvinia biloba* y *Panicum elephantipes*. Los parámetros abióticos y las características físico-químicas (pH, temperatura, conductividad y oxígeno disuelto) fueron medidos en cada punto de muestreo con sensores electrónicos (Hanna HI 98130/9146).

2.3 Diseño de muestreo

El mismo diseño de muestreo fue aplicado en campo y en mesocosmo. Muestras de *T. borellianus* fueron colectadas de la vegetación acuática usando un copo manual de 1230 cm² y 615 cm² con 500 µm de abertura de malla en campo y en mesocosmo, respectivamente. Los muestreos se realizaron en preferencia a áreas con mayor proporción de *E. crassipes*. El esfuerzo de muestreo fue constante durante el estudio, siempre muestreando dos copos entre la vegetación. Las raíces de las macrófitas fueron manualmente examinadas. Los cangrejos fueron separados y colocados en recipientes con agua fría y hielo para reducir el metabolismo, inhibir la continuación de la maceración por parte del molinillo gástrico y evitar regurgitación. Luego de algunos minutos, los cangrejos fueron sacrificados adicionando alcohol 96% al agua helada. El mismo procedimiento fue repetido cada cuatro horas durante tres días consecutivos. Los muestreos se realizaron inmediatamente después de la salida del Sol (6:25) e previamente a la puesta del Sol (19:40).

2.4 Análisis en laboratorio

A cada cangrejo se le midió el ancho máximo del caparazón (AC) con un calibre bajo microscopio estereoscópico (0,01 mm de precisión), y el sexo fue determinado por la presencia del pleópodo masculino. La presencia de hembras con huevos o juveniles recién eclosionados fue indicada y contabilizada. Solamente cangrejos en período de intermuda fueron considerados en los análisis. Individuos menores a 6 mm de AC fueron considerados juveniles en base al desarrollo del pleópodo y la madurez sexual (Williner y col. no publicado). Los cangrejos fueron disecados, el estómago removido y los restos musculares fueron retirados para facilitar la visualización del contenido estomacal. Una escala subjetiva de 0 a 3 (0: vacío, 1: 1/3 lleno, 2: 2/3 lleno, 3: lleno) fue usada en la categorización de la repleción total del estómago (RE) (es decir, la repleción de las cámaras cardíacas y pilóricas). Además, la misma escala fue aplicada en el estudio de campo categorizando la repleción de la cámara cardíaca (RC) y pilórica (RP)

por separado (Figura 2.1). La presencia o ausencia de contenido intestinal (CI) también fue observada.

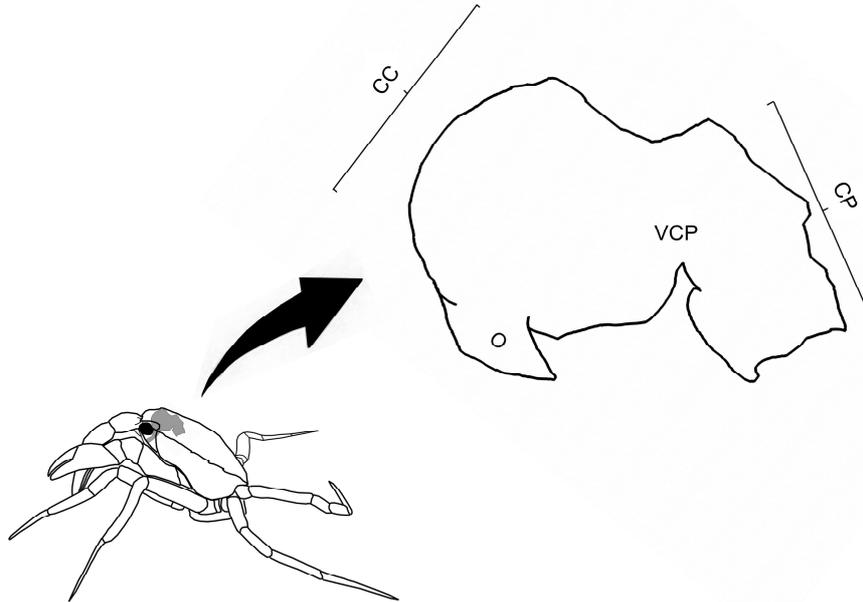


Figura 2.1: Representación esquemática del estómago de *Trichodactylus borellianus* en vista lateral. O: esófago, CC: cámara cardíaca, CP: cámara pilórica, VCP: válvula cardio-pilórica.

2.5 Análisis de datos

En un análisis exploratorio, las proporciones relativas de los grado de repleción en cada serie de tiempo fue computada y graficada visualizando el ritmo trófico de los índices RE, RC y RP en cada categoría de talla (juveniles y adultos). El mismo procedimiento fue aplicado en presencia o ausencia de CI. En el estudio de campo, el análisis fue realizado considerando cangrejos juveniles y adultos separadamente. Sí bien la escala visual utilizada es subjetiva, sus extremos no pueden ser mal categorizados. Por lo tanto, los índices 0 y 3 fueron usados cuantificando la intensidad de la actividad trófica durante el día. Los datos de la serie temporal de tres días se representaron mediante el porcentaje de estómagos vacíos y llenos en relación a las horas de muestreo. A continuación, un análisis de 24 horas, utilizando los valores promedio de los tres días, se realizó mostrando el momento de los máximos porcentajes de estómagos vacíos y llenos en relación a las horas de muestreo. En esto se observa y compara las fases durante las cuales la actividad de alimentación se reduce y aumenta, respectivamente. Estos

porcentajes se calcularon a partir de los coeficientes de vacuidad (V) (Albertini-Berhaut 1979) y repleción, que se expresan como

$$V = ES/TS \times 100 \text{ y } F = FS/TS$$

donde:

ES : número de estómagos vacíos

FS : número de estómagos llenos

TS : número total de estómagos examinados en el grupo.

La línea media estadística de la estimación del ritmo (del inglés: midline estimating statistic of rhythm - MESOR) fue identificada con las curvas de vacuidad y repleción determinando los máximos en relación a las horas del día. MESOR puede ser definido como el valor medio de la variable rítmica (es decir, coeficiente de vacuidad o repleción) en datos equidistantes que cubren un período de 24 horas (Aguzzi y col. 2005). Valores por encima del MESOR son indicativos de máximos en el ciclo rítmico. Este análisis de datos fue aplicado solamente para en el índice RE.

Diferencias entre sexos en el grado de repleción a cada hora de observación se analizaron mediante el test de Kruskal-Wallis. En el estudio de campo, diferencias entre juveniles y adultos también fueron examinadas con el mismo test. Para determinar el ritmo trófico y corroborar la significancia de los máximos encontrados con el MESOR, se realizaron comparaciones entre categorías de talla dentro del mismo grupo de horas durante los tres días y entre las horas de muestreo para cada categoría de talla. Las observaciones de RE, RC, RP y CI fueron analizadas con el test de Kruskal-Wallis (KW) y, en caso de registrarse diferencias significativas, con el post-test de Mann-Whitney (MW). Todos los análisis fueron realizados con el paquete estadístico libre PAST (versión 2.169) (Hammer y col. 2001).

3. Resultados

3.1. Estudio en mesocosmo

Un total de 153 cangrejos fueron analizados, de los cuáles 44,4% eran machos ($8,03 \pm 1,7$ mm de AC) y 55,6% eran hembras ($9,09 \pm 1,7$ mm de AC). De las hembras, el 18,3% estaban en condición de ovígeras y el 8,5% portaban juveniles recién eclosionados. A pesar del alto número de hembras ovígeras, no hubo diferencias significativas en RE entre sexos y en ningún momento del muestreo ($p > 0,05$). El

coeficiente de vacuidad fue alto, alcanzando casi el 50% de los estómagos analizados. El ritmo trófico, registrado en un ciclo de 3 días, no mostró patrones evidentes a nivel de mesocosmos. Entretanto, máximos de vacuidad ocurrieron principalmente durante la noche (23:00) (Figura 2.2). En el análisis de 24 horas con MESOR, el ritmo trófico fue graficado a través del valor promedio de estómagos vacíos y llenos. La proporción de estómagos vacíos aumentó durante la tarde, excediendo la línea media a las 19:00 y alcanzó el pico máximo durante la noche (23:00 a 03:00) (Figura 2.3). De la misma manera, la proporción de estómagos llenos mostró una tendencia hacia una mayor actividad trófica a las 11:00, decreciendo a lo largo del período vespertino y alcanzando el menor pico a la noche (23:00 a 03:00) (Figura 2.3). A pesar de estas tendencias, no hubo diferencias significativas para RE entre los grupos de horas (KW: 2,091, p: 0,791). La presencia de CI fue observada en un alto porcentaje de cangrejos (62,6%) en todos los días, con una tendencia al aumento durante la noche (Figura 2.4). Sin embargo, esta tendencia tampoco fue significativa (KW: 6,876, p: 0,07736).

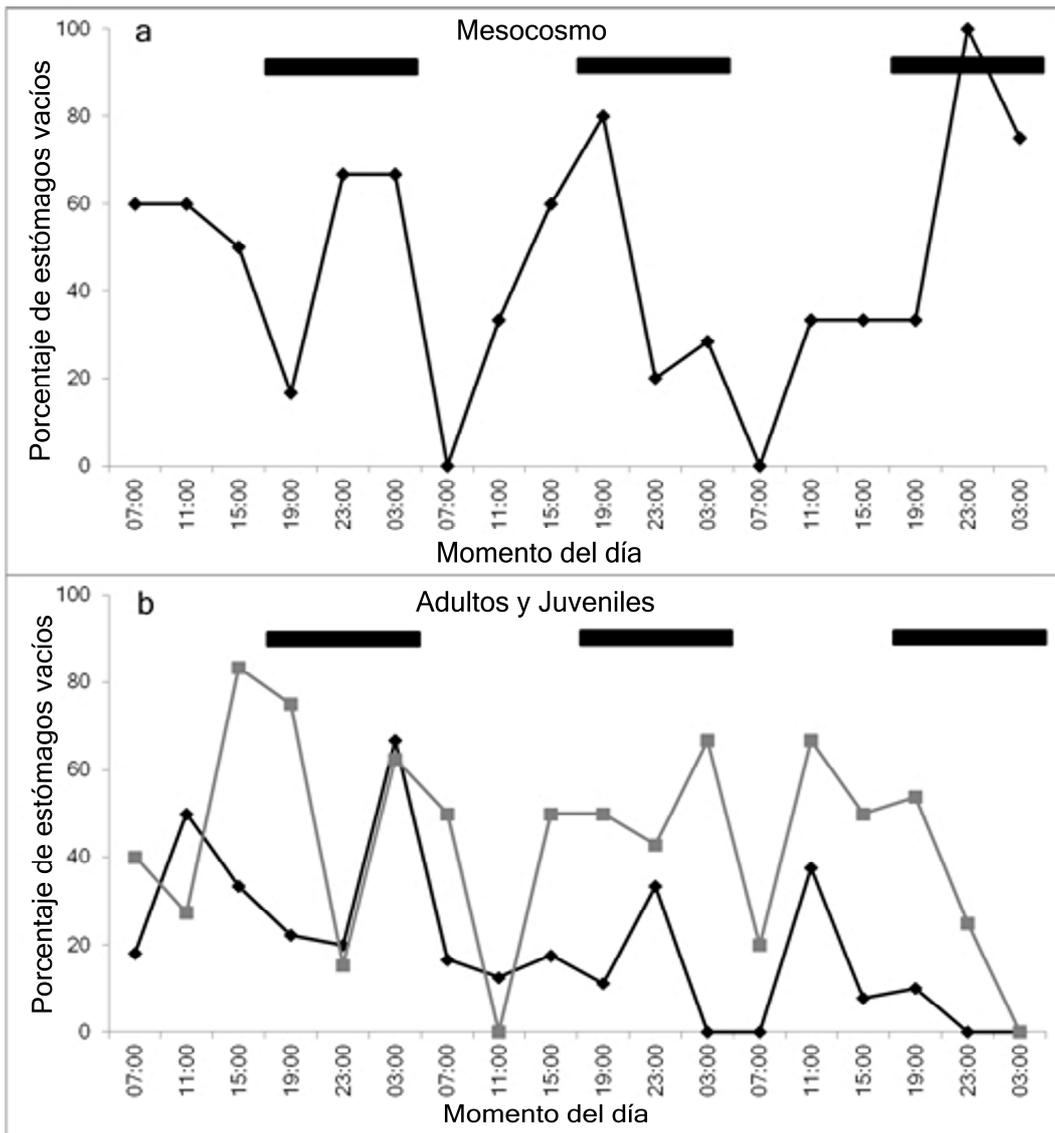


Figura 2.2: Porcentaje de estómagos vacíos según el momento del día (capturas realizadas cada 4 horas) en mesocosmo (a) y en campo (b). Línea gris: adultos, línea negra: juveniles.

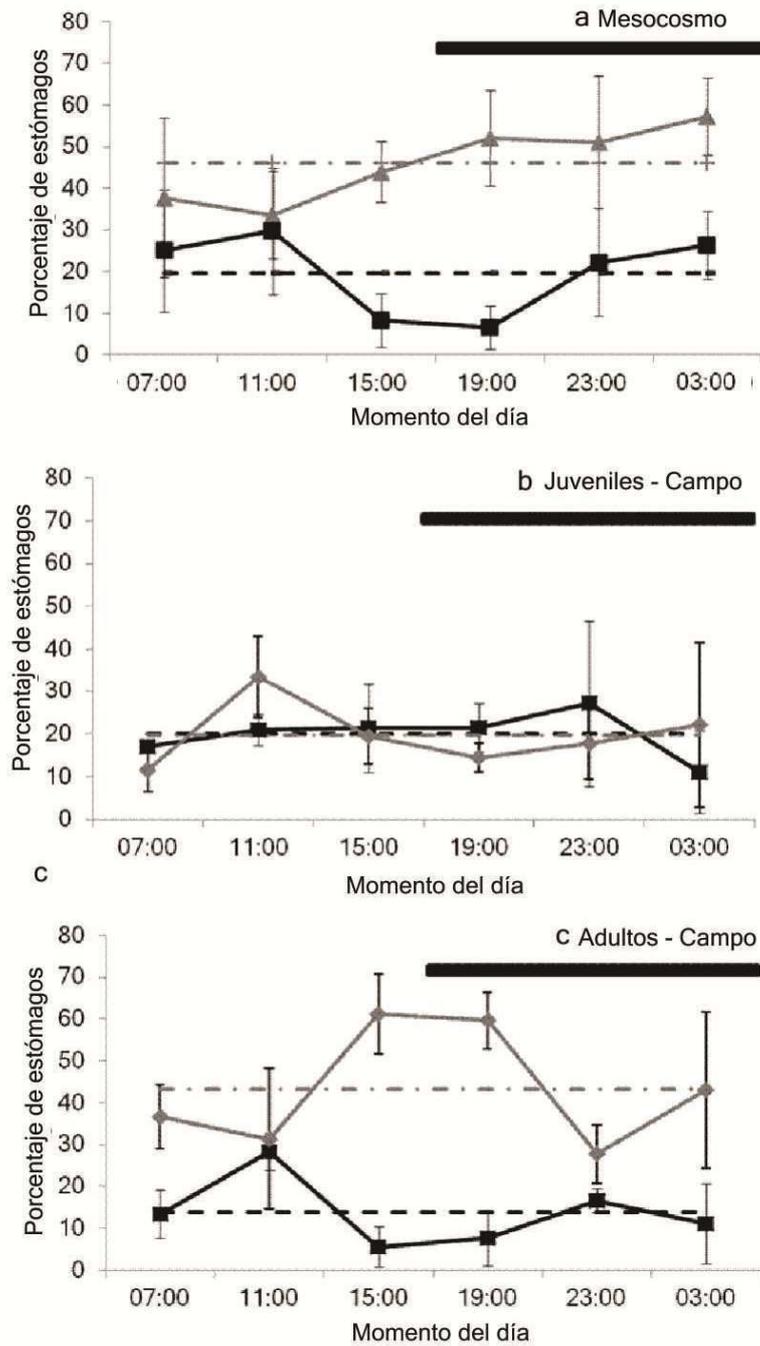


Figura 2.3: Porcentaje promedio de estómagos vacíos (línea gris) y repletos (línea negra) observados cada 4 horas en mesocosmo (a) y en campo en juveniles (b) y adultos (c). Línea de puntos gris: MESOR del coeficiente de vacuidad, línea de puntos negra: MESOR del coeficiente de repleción.

3.2. *Estudio de campo*

Un total de 269 cangrejos fueron analizados, de los cuáles 53,96% eran juveniles, 32% machos y 14,1% hembras. Solamente unas pocas hembras (2,2% del total) con juveniles pos-eclosionados fueron capturadas. En más del 90% de los juveniles se registraron tamaños entre 3 y 5 mm de AC, mientras que casi el 50% de los adultos registraron valores de talla entre 9 y 11 mm de AC (Figura 2.5). Los parámetros físicos y químicos permanecieron estables durante el período del estudio (valores medios \pm DE; temperatura: $26 \pm 2,55$ °C, conductividad: 140 ± 20 μScm^{-2} , pH: $7,8 \pm 0,23$, oxígeno disuelto: $18 \pm 0,68$ ppm).

El ritmo trófico varió a lo largo del tiempo entre cangrejos de diferentes tamaños. A pesar de esta variabilidad, algunos máximos significativos fueron identificados. En la repleción del estómago (RE), de la cámara cardiaca (RC), de la cámara pilórica RP y el contenido intestinal (CI), los valores de los índices de repleción estomacal no fueron significativamente diferentes a lo largo del tiempo cuando adultos y hembras fueron analizados en conjunto (KW, $p > 0,05$ para todos los índices). Sin embargo, juveniles y adultos tuvieron diferencias en el ritmo diario de la actividad trófica. Diferencias significativas en la repleción del estómago entre las horas del día fueron encontradas en RE, RC y RP solamente en adultos (KW; RE: $p=0,0259$, CR: $p=0,0155$, PR: $p=0,027$) (Figura 2.3). La proporción de estómagos vacíos también varió entre juveniles y adultos. Al analizar los porcentajes se registró que el 29,1% de los estómagos (tanto adultos como juveniles) se hallaron vacíos, correspondiendo en 43,7% a los adultos y 14,9% a los juveniles. El análisis del ciclo de 3 días mostró que la mayoría de los valores registrados exceden el 40% de estómagos vacíos en adultos, mientras que en juveniles, la mayoría de estos valores permaneció por debajo de porcentaje (Figura 2.2).

El ritmo trófico observado a través del ciclo de 3 días mostró fluctuaciones más marcadas en cangrejos adultos que en juveniles. Estos patrones se visualizan más claramente en el gráfico de 24 horas. La proporción de estómagos vacíos indicó una menor actividad de alimentación durante la tarde (15:00 a 19:00) en una menor proporción luego del amanecer hasta el mediodía (7:00 a 11:00) y durante la noche (23:00). Igualmente, la proporción de estómagos llenos aumentó luego del amanecer y alcanzó un máximo a la 11:00, decreciendo hasta por debajo de la línea media durante las horas vespertinas (15:00 a 19:00) y aumentando en una menor proporción a las 23:00 (Figura 2.3). La importancia de estos picos es soportada por las diferencias

significativas en los índices de repleción encontrados entre estos momentos del día (MW; 11:00 vs 15:00: $p=0,0355$, 11:00 vs 19:00: $p=0,04218$, 23:00 vs 15:00: $p=0,0179$, 23:00 vs 19:00: $p=0,01711$, 23:00 vs 3:00: $p=0,03301$). En cambio, el ritmo trófico de los juveniles fue aparentemente constante durante todo el día, con una superposición de los porcentajes de repleción y vacuidad (Figura 2.3). Solamente un punto a las 11:00 por encima de la línea media mostró una tendencia a una menor actividad trófica (Figura 2.3). Sin embargo, no se encontraron diferencias significativas entre las horas (KW; $p=0,4085$).

Examinando cada compartimiento del estómago, solamente la cámara cardiaca de los adultos mostró un mayor proporción de estómagos llenos a las 23:00 con respecto a las otras horas (MW; 23:00 vs 15:00: $p=0,02848$, 23:00 vs 19:00: $p=0,02947$) (Figura 2.6). En la cámara pilórica, alta proporción de estómagos repletos fue observada en ambas categorías de tamaños. Sin embargo, solo los adultos mostraron significativamente menos repleción pilórica a las 15:00 con respecto a la mañana y la noche (MW; 15:00 vs 7:00: $p=0,01512$, 15:00 vs 11:00: $p=0,006873$, 15:00 vs 23:00: $p=0,01529$) (Figura 2.6). El contenido intestinal estuvo presente en una alta proporción tanto en cangrejos juveniles (71,7%) como adultos (74%). El porcentaje de cangrejos con contenido intestinal fue aparentemente menor a las 15:00 y 19:00 en adultos y a las 23:00 en juveniles (Figura 2.4), pero estas diferencias no fueron significativas (KW test; $p=0,251$).

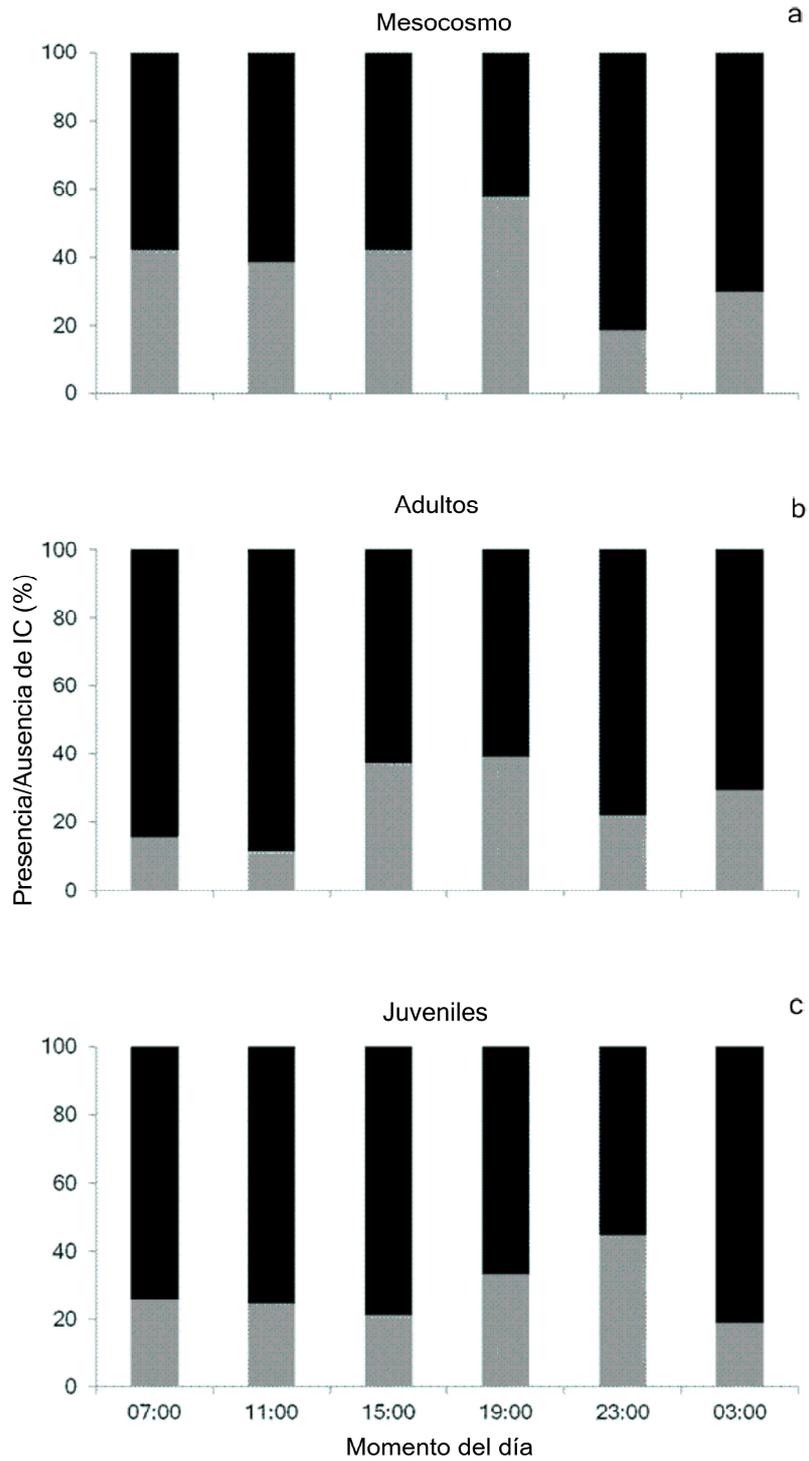


Figura 2.4: Proporción de presencia y ausencia de CI de *T. borellianus* en mesocosmo (a) y en campo en adultos (b) y juveniles (c).

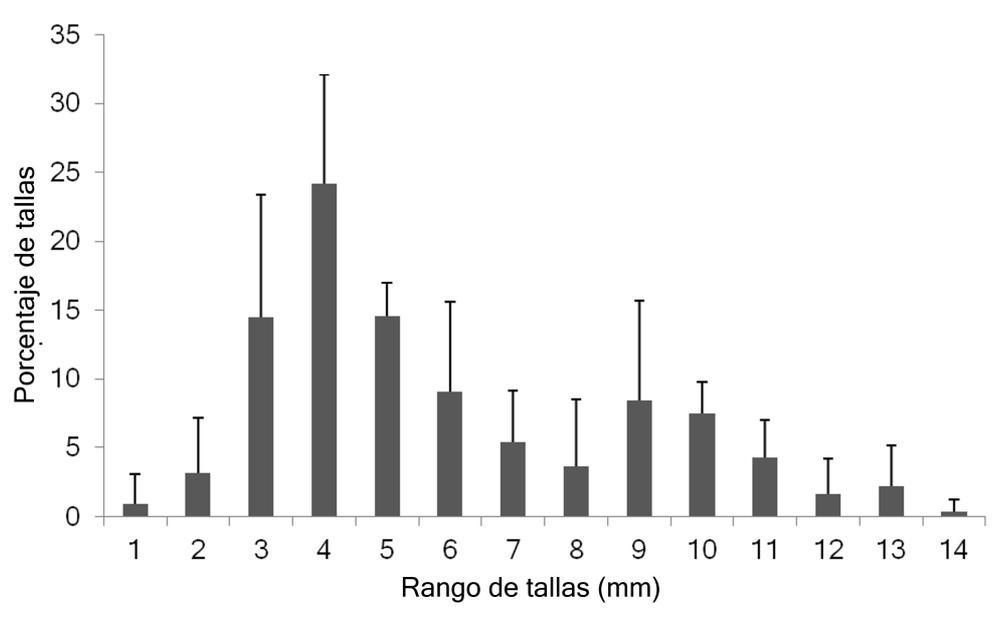


Figura 2.5: Valores medios y desviación estándar del porcentaje de tallas de *T. borellianus* capturados en campo. Rango de tallas cada 1 mm.

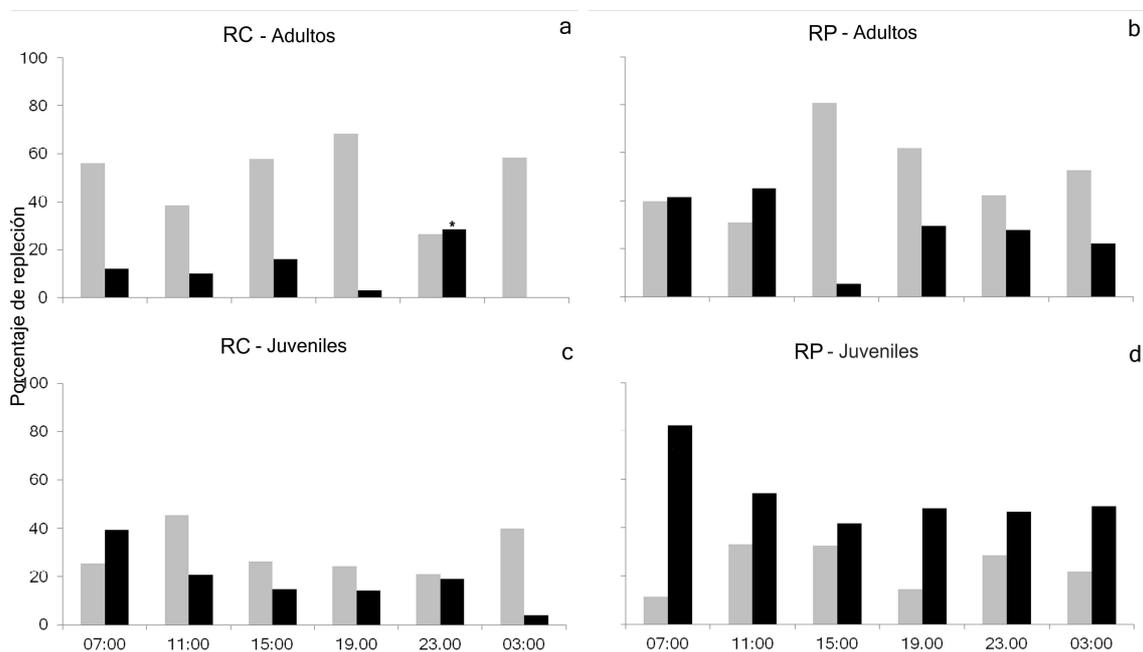


Figura 2.6: Proporción relativa de RC y RP de adultos (a, b) y juveniles (c, d) de *T. borellianus* determinada cada 4 horas en campo. Gris claro (0: vacío) y negro (3: repleto). Asteriscos indican diferencias significativas.

4. Discusión

La actividad trófica de adultos en mesocosmo y en los ambientes naturales fue similares. Sin embargo, máximos significativos de actividad fueron solamente encontrados en los ejemplares obtenidos en la laguna muestreada. Por otro lado, hubo una marcada diferencia en la actividad trófica entre juveniles y adultos. Bajo condiciones de verano y en el ambiente natural, los adultos exhibieron un ritmo bimodal de actividad trófica mientras que los juveniles no mostraron un claro patrón rítmico. Los picos en el ritmo de los adultos no coincidieron con los horarios crepusculares y generalmente ocurrieron al medio día y a la media noche. Esto difiere de estudios previos en especies de decápodos de aguas continentales, los cuales indican un ritmo trófico crepuscular (Collins 1997, Williner y Collins 2002, Aguzzi y col. 2005, Zimmermann y col. 2009). En el caso de *T. borellianus* en particular, los estudios previos coinciden parcialmente con los presentes resultados mostrando la elasticidad de la especie. Diferencias entre juveniles y adultos en el período de la actividad trófica demostrados por Williner y Collins (2013) son consistentes con los resultados del presente estudio. A pesar de que estos autores basaron sus comparaciones solamente en el amanecer y atardecer, el grado de repleción estomacal en adultos fue significativamente diferente entre la mañana (9:00-10:00) y la tarde (18:00-19:00), mientras que en juveniles no lo fue. En cambio, Renzuli y Collins (2001) observaron una alta actividad locomotora durante la tarde (15:00) en ambientes a latitudes menores, predominantemente en adultos. En el corriente estudio, la actividad trófica de adultos durante la tarde fue baja. La discordancia entre ritmo trófico y locomotor fue observada previamente en la langosta nórdica *Nephrops norvegicus* (Linnaeus, 1758). A pesar del comportamiento de emergencia crepuscular, la actividad trófica ocurría durante las horas del día (Aguzzi y col. 2004). De hecho, las actividades trófica y locomotora pueden ser dirigidas por osciladores diferentes y pueden ser el resultado de un sistema de doble reloj en crustáceos (Fernández de Miguel y Aréchiga 1994). La relación entre estos dos comportamientos rítmicos necesita mayores aclaraciones en el cangrejo *T. borellianus*. A pesar de que los resultados previos y actuales sugieren actividades rítmicas distintas en *T. borellianus*, las diferentes estaciones en que fueron realizados los estudios y la localización latitudinal diferente pueden haber influenciado la expresión del comportamiento rítmico.

La expresión de la actividad rítmica circadiana (es decir, actividad trófica) es el resultado de la respuesta del reloj circadiano endógeno a los efectos externos

estimulatorios e inhibitorios (Kronfeld-Schor y Dayan 2003, Chiesa y col. 2010). Estos efectos externos pueden ser tanto fóticos como no fóticos, siendo la oscilación en la intensidad de la luz la señal más previsible del ambiente (Daan y Aschoff 2001). Sin embargo, respuestas a estímulos no fóticos son de valor adaptativo y reflejan la plasticidad de cambiar el ritmo diario y aumentar la eficacia biológica (es decir, “fitness”) (Kronfeld-Schor y Dayan 2003). Algunas señales no fóticas importantes, que pueden enmascarar el entrenamiento real, son la presencia de competidores, presas y depredadores. Este cangrejo es una presa frecuente de depredadores tanto diurnos como nocturnos, incluyendo peces, aves y anfibios (Bonetto y col. 1963, Oliva y col. 1981, Lajmanovich y Beltzer 1993, López y col. 2005, Beltzer y col. 2009). También coexiste en simpatria con otros decápodos, como el camarón *Macrobrachium borellii* (Nobili, 1986), que puede desarrollar densas poblaciones (Collins 2005). La dieta natural de este camarón es similar a la de *T. borellianus* (Collins y col. 2007) con un período de actividad trófica crepuscular en la estación invernal (Collins 1997). Las diferencias temporales en los patrones de actividad diaria pueden representar una estrategia en la coexistencia en el mismo ambiente (Miranda-Anaya 2004, Collins 2005). De la misma manera, el riesgo a ser depredado también puede influir sobre los patrones de la actividad temporal y puede restringir el momento de forrajeo (Kronfeld-Schor y Dayan 2003). Por lo tanto, el comportamiento trófico puede ser el resultado del balance entre forrajear en el momento óptimo o cambiar el ritmo diario evitando la competencia y el riesgo a ser depredado.

A pesar del hecho de que el ritmo trófico de *T. borellianus* en mesocosmo pareció ser similar a lo observado en campo, los cambios diarios en la RE no fueron estadísticamente significativos posiblemente debido a la cantidad de cangrejos analizados y a la variabilidad individual (Daan y Aschoff 2001, Refinetti 2012). Con todo, es interesante notar que el comportamiento trófico observado en mesocosmo puede ser el resultado del efecto de enmascaramiento específico de los factores externos que estuvieron presentes bajo condiciones naturales antes que los cangrejos fuesen capturados en campo (Daan y Aschoff 2001). Se puede pensar en una analogía con respecto al “fantasma del pasado competitivo” (del inglés, “*ghost of competition past*”) (Connell 1980), es decir, los patrones de actividad se tornan “fijos” como respuesta a presiones competitivas y ya no son susceptibles a manipulación (Kronfeld-Schor y Dayan 2003). Del mismo modo, el período de climatización (una semana) a las condiciones de la pileta puede no haber sido suficiente en recomponer el efecto de

enmascaramiento del campo. De cualquier manera, la posibilidad del efecto de enmascaramiento es meramente especulativa. De hecho, otra manera de explicar las diferencias encontradas entre los resultados del mesocosmo y campo es la ausencia de alguna señal estimuladora o inhibitoria presente en condiciones naturales.

Al contrario de los adultos, los juveniles en campo exhibieron máximos no significativos en la actividad trófica a lo largo del día. *Trichodactylus borellianus* posee desarrollo directo, cuidado parental de los juveniles y los cangrejos recién eclosionados poseen similares características de los adultos (von Sternberg y col. 1999). El tamaño de los juveniles varió entre 3 a 6 mm. En este rango de tamaño los cangrejos no reciben cuidado paternal y tienden a vivir en las raíces del camalote (observación personal). Muchos estudios previos demostraron que la edad puede afectar la manifestación del ritmo circadiano en crustáceos (ver Aguzzi y Company 2010). A través del cambio de la fase de actividad, los juveniles pueden estar activos en el mismo hábitat de los adultos en distintos momentos de día. Además, diferencias en la dieta de acuerdo a la edad del cangrejo (Williner y Collins 2013) y la capacidad de depredación de los animales (Carvalho y col. 2013 a) puede modelar el comportamiento trófico. Los cangrejos pequeños son menos perceptibles a depredadores visuales y podrían ser capaces de forrajear con seguridad en momentos que la presión de depredación es mayor para individuos adultos. Bajo estas circunstancias, la importancia de la edad como un factor en los análisis debe ser considerada.

El coeficiente de vacuidad fue diferente entre adultos y juveniles. Un alto porcentaje de estómagos vacíos fue observado en adultos en mesocosmo y en campo. Aguzzi y col. (2004) también registraron altos porcentajes de estómagos vacíos en la langosta *N. norvegicus*. Estos autores sugieren que la duración del proceso digestivo puede ser la razón para el alto porcentaje de vacuidad. A pesar de que no hay información sobre el tiempo de digestión en *T. borellianus*, este proceso puede involucrar un mayor retraso en adultos que en juveniles. El retorno del apetito, asociado al tiempo requerido en la digestión, promueve un nuevo evento de forrajeo. En *Cherax quadricarinatus*, el retorno del apetito ocurre en promedio entre 5 y 10 horas después de la ingestión, cuando el residuo del alimento anterior es aproximadamente 60% o menos (Loya-Javellana y col. 1995). La actividad trófica en adultos siguió aparentemente un ciclo de 12 horas, mientras que ningún ritmo fue observado en juveniles. Estas diferencias pueden reflejar a partir de presas de distintas características (es decir, con partes duras) asociando diferentes tipos de digestión (Carvalho y col. 2011).

Algunos aspectos del proceso digestivo son evidenciados a partir del análisis de repleción de las cámaras cardíacas y pilóricas y de los datos de contenido intestinal. Un alto porcentaje de individuos de ambas edades presentó la cámara pilórica repleta a lo largo de las horas de experimentación. Niveles bajos de contenido intestinal fueron verificados solamente en los adultos durante la tarde (15:00). Además, el contenido intestinal estuvo presente en alta proporción tanto en cangrejos adultos como juveniles a lo largo del período de observación. Estos resultados demuestran la continuidad del proceso digestivo durante 24 horas del ciclo diario (Giri y col. 2002, Carvalho y col. 2011).

Todavía muchos aspectos de reloj interno deben ser dilucidados para una mejor comprensión sobre las respuestas a los factores externos. El ritmo bimodal observado en el presente capítulo puede ser el resultado de la habilidad en responder a los eventos de depredación y competencia en una escala de tiempo ecológica (Kronfeld-Schor y Dayan 2003, Hut y col. 2012). Sin embargo, esta hipótesis es meramente especulativa y necesita ser validada. En futuros trabajos, la remoción del efecto de enmascaramiento debido a los estímulos no fóticos podrían indicar la respuesta original del reloj interno (Waterhouse y col. 1996). Por ejemplo, los cangrejos pueden ser privados de todas las condiciones ecológicas externas y los resultados comparados con aquellos en condiciones naturales. En este sentido, las manipulaciones experimentales en conjunto con los estudios de campo podrían ofrecer una mejor comprensión de las interacciones entre los factores internos y externos en los patrones de actividad diaria de estos organismos. Otro tema de investigación de potencial interés podría centrarse en analizar si, en ausencia de otras señales del ambiente, el alimento puede afectar la actividad del ritmo circadiano y dirigir un sistema de doble reloj en esta especie de decápodo, como fue sugerido por Miguel y Aréchiga (1994). Asimismo, conjugar estudios de ritmo locomotor y de alimentación puede proporcionar valiosa información acerca de la concordancia o discordancia en las fases de estas dos actividades. Aumentar los esfuerzos de investigación en este campo permitirá hacer comparaciones entre las estaciones del año. En estudios de decápodos que habitan valles aluviales, el nivel hidrométrico es otro factor extrínseco adicional que debe ser considerado. La adaptación de los decápodos a las condiciones dulciacuícolas hacen de esos organismos un modelo biológico interesante y adecuado en el estudio de la expresión de comportamientos circadianos.

**Morfología funcional del molinillo gástrico de *Trichodactylus borellianus*:
adaptaciones a una dieta omnívora**

1. Introducción

Los crustáceos decápodos son modelos adecuados para estudios sobre morfología funcional puesto que presentan una variedad de formas y adaptaciones morfológicas al ambiente (Ruppert y Barnes 1994, Watling y Thiel 2013). Entre las varias morfologías asumidas por estos crustáceos, aquellas influenciadas por la alimentación muestran una amplia diversidad (Meiss y Norman 1977). Este es el caso de la armadura gástrica. Esta estructura posee características que son por un lado atribuidas al hábito trófico y por otro a los rasgos filogenéticos (Felgenhauer y Abele 1983, 1985, 1989). Algunos estudios muestran que a pesar de las formas más conservativas, la morfología interna del estómago puede sugerir hábitos alimentarios generales de las especies (Kunze y Anderson 1979, Allardyce y Linton 2010, Williner 2010). Sin embargo, muchos autores soportan la conclusión de que la morfología del molinillo gástrico se encuentra más modelada por la filogenia que por la dieta de los animales (Abele y Felgenhauer 1986, Sakai 2005, Brösing y col. 2007, Brösing y Türkay 2011). Entre los decápodos, el grupo conocido como cangrejos verdaderos (Infraorden Brachyura) posee el tipo de armadura gástrica más compleja y robusta (Felgenhauer y Abele 1983, 1989). Los estudios relacionados a esta estructura tan particular del aparato digestivo de crustáceos son vastos y pioneros (Milne Edwards 1834). Sin embargo, la gran mayoría de las contribuciones en el tema fueron y son realizadas con especies marinas. La literatura sobre los crustáceos de agua dulce aún es muy escasa.

Los cangrejos pertenecientes a la familia Trichodactylidae habitan las cuencas de los ríos de llanura de América Central y América del Sur, con excepción de los ríos con vertiente al Pacífico (Melo 2003, César y col. 2004). La distribución de las especies de esta familia implica una gran diversidad de hábitats y hábitos alimentares. (Collins y col. 2007). A pesar de estas características, muy poco se conoce sobre la morfología general de los integrantes de este grupo. Recientemente, Alves y col. (2010) publicaron las primeras contribuciones en este tema, describiendo la morfología de los osículos estomacales de tres especies de trichodactílidos. Sin embargo, este trabajo no hace referencia a la funcionalidad de los osículos gástricos. De esta manera, se puede afirmar que hasta la fecha no existen estudios sobre la morfología funcional en especies de esta familia.

Los cangrejos trichodactílicos del sistema del Plata consumen una gran variedad de alimentos de origen animal y vegetal. Entre ellos, *Trichodactylus borellianus* presenta un amplio espectro trófico compuesto por ítems animales (e.g. amebas, rotíferos, oligoquetos, copépodos, cladóceros y larvas de insectos) y vegetales (algas unicelulares y filamentosas, diatomeas y restos de macrófitas) de la comunidad litoral, bentónica y planctónica (Collins y col. 2007, Williner y Collins 2013, D. Carvalho presente estudio). De esta manera, los individuos de esta especie deben ser capaces de reducir los restos vegetales en partículas menores y romper las fibras de celulosa para facilitar la acción enzimática. Por otro lado, también deben triturar estructuras más blandas como el cuerpo de oligoquetos y larvas de insectos.

El estómago anterior (del inglés “foregut”) es la primera parte del tubo digestivo de los decápodos y ocupa la mitad anterior del cefalotórax. Está dividido en dos regiones: una anterior compuesta por el esófago y la cámara cardíaca, y una posterior compuesta por la cámara pilórica (Icely y Nott 1992). La cámara cardíaca se caracteriza por tener paredes flexibles que permiten estirarse y mantener un gran volumen de presas consumidas, no está calcificada y es el principal lugar donde el alimento es fragmentado y se inicia el proceso enzimático. En cambio, la cámara pilórica ocupa un volumen mucho menor, está constituida por estructuras muy calcificadas y es responsable por la filtración y procesamiento del material residual (Icely y Nott 1992, Brösing y Türkay 2011). Ambas cámaras están compuestas por un número variado de placas y osículos con distintos grados de calcificación y que difieren en tamaño y morfología (Felgenhauer 1992)

Los osículos del esqueleto gástrico fueron divididos en siete categorías funcionales según Maynard y Dando (1974). Una de estas categorías comprende los osículos del molinillo gástrico, involucrados directamente en el proceso de maceración del alimento. Una vez que el alimento pasa al estómago a través del esófago, es retenido en la cámara cardíaca donde la maceración mecánica toma lugar a través de los movimientos coordinados de los osículos zigocardiácos (con los dientes laterales) y del uropilórico (con el diente medio) (Heinzel 1988, Heinzel y col. 1993).

La extensa literatura sobre la morfología de molinillo gástrico y el tipo de dieta de cangrejos decápodos ha demostrado la fuerte relación que existe entre la forma de esta estructura y la función en el proceso digestivo (Caine 1975, Kunze y Anderson 1979, Suthers y Anderson 1981, Ngoc-Ho 1984, Woods 1995, Allardyce y Linton 2010). En el caso de las especies con dieta macrofágica los principales rasgos son la mayor

calcificación y dentición de los osículos relacionados a la masticación. Sin embargo, la morfología principalmente de los osículos zigocardíacos y urocardíaco demuestra si la dieta es mayormente herbívora, carnívora u omnívora (Kunze y Anderson 1979). A grandes rasgos, en las especies carnívoras, el diente medio del osículo urocardíaco posee procesos molares para triturar alimento de origen animal (Skilleter y Anderson 1986). En cambio, en los herbívoros el diente medio es provisto de aristas transversales que sirven para cortar material fibroso (Giddins y col. 1986). Los omnívoros pueden presentar aristas transversales poco pronunciadas.

Considerando lo expuesto, el **objetivo** de este capítulo fue describir la morfología de los osículos del molinillo gástrico de *T. borellianus* y analizar las características que aluden a una dieta omnívora haciendo referencia a la función de estas estructuras en el proceso digestivo. En este sentido, se formuló la siguiente **hipótesis**: Los rasgos morfológicos del molinillo gástrico de *T. borellianus* reflejan una dieta omnívora.

2. Material y Métodos

2.1. Procesamiento de los estómagos para microscopia

Los especímenes utilizados en este estudio corresponden a algunos individuos colectados durante la campaña de ritmo trófico descrito en el Capítulo 2. Los estómagos ya extraídos fueron limpiados en solución en ebullición de KOH 10% durante 60 minutos y luego teñidos adicionando Rojo de Alizarina 1% a la solución básica (Brösing y col. 2002). Después de este proceso, los estómagos fueron lavados en agua destilada eliminando el exceso de KOH y removiendo restos de alimento que ocasionalmente quedaran en el interior. El estómago limpio fue conservado en alcohol 70% para posterior observación.

2.2. Microscopia estereoscópica (ME)

Los estómagos preparados, como se detalló en el punto anterior, fueron sumergidos en un recipiente con alcohol y observados bajo microscopio estereoscópico (Leika S8APO). Diez estómagos de 6 fueron observados. Con una cámara fotográfica Canon EOS Rebel T2i adherida al microscopio estereoscópico, se tomaron fotos de vistas ventral (Figura 3.1a), dorsal (Figura 3.1b) y lateral de los estómagos de *T. borellianus*. Luego, se abrió el saco que recubre el estómago y se expuso las partes internas de la armadura gástrica (Figura 3.1). Especial atención fue dada a las estructuras que están directamente

involucradas en el proceso de digestión. Estos osículos son: zigocardíaco (OZ), urocardíaco (OU), pectineal (OP) y válvula cardiopilórica (VCP) (Figura 3.1 y 3.2). Fotos específicas de los osículos de interés fueron tomadas y la morfología fue observada. Las descripciones se realizaron de acuerdo a la terminología utilizada en los estudios de Meiss y Norman (1977).

2.3. Microscopia electrónica de barrido (SEM)

Tres de los estómagos ya limpios, abiertos y conservados en alcohol 70% fueron deshidratados en un gradiente de alcohol (70%, 90%, 100%) y se adhirieron a un portamuestras metálico utilizando cinta adhesiva doble faz conductora. Una vez montadas las muestras, se recubrieron con oro empleando un Sistema de Deposición Combinado metal/carbono SPI SUPPLIES, 12157-AX operado en atmósfera de Argón a 18mA y durante 120 segundos. Los especímenes se examinaron con un Microscopio Electrónico de Barrido, JEOL, JSM-35C, equipado con un sistema de adquisición de imágenes digitales Sem Afore. La observación se realizó bajo el modo de electrones secundarios utilizando una tensión de aceleración de 20kV.

3. Resultados

Los osículos estomacales de *T. borellianus* se ajustan en general a las descripciones morfológicas realizadas por Alves y col. (2010) de tres especies de la familia Trichodactylidae. Las observaciones bajo microscopio estereoscópico mostraron el patrón general de la morfología y ubicación de los osículos de interés. Sin embargo, se logró un mayor detalle de las superficies y la visualización de pequeñas estructuras a través del SEM.

3.1. Aspectos generales de la morfología del molinillo gástrico de T. borellianus

3.1.1. Osículo urocardíaco

El osículo urocardíaco está ubicado en la línea media dorsal de la cámara cardíaca del estómago, es un osículo impar, fuertemente calcificado, formando una “T” en conjunto con los osículos mesocardíaco y pterocardíaco (Figura 3.1 c y Figura 3.2 a, b). Este es aplanado dorsoventralmente extendiéndose lateralmente hacia la extremidad posterior. El lado posterior del osículo urocardíaco soporta el diente medio (Figura 3.1 d y Figura 3.2 e). Este último es una placa en forma de “V” con un gran proceso desprovisto de

aristas transversales. En la parte más anterior de este proceso existe un par de pronunciadas cúspides en cada borde lateral, seguidas posteriormente por dos o tres cúspides de menor tamaño. En este caso, se pueden observar diferencias entre dos especímenes del mismo sexo (hembras) y ancho de cefalotórax (10,75 mm aproximadamente) con respecto al desgaste de las cúspides laterales del diente medio (Figura 3.2 a, b). Circundando la región lateral y posterior del diente medio se pueden observar grupos de setas.

3.1.2. Osículos zigocardiácos

El osículo zigocardiáco es una estructura pareada, fuertemente calcificado, en forma de placa triangular con acentuada curvatura dorso-ventral que se extiende medialmente por la cámara cardíaca (Figura 3.1 c y Figura 3.2 a, b). Es la mayor estructura masticatoria. La porción media es grande con márgenes provistos de protuberancias/dentículos que forman el diente lateral (Figura 3.1 d y Figura 3.2 c). Una cúspide anterior y de mayor tamaño es seguida generalmente por tres cúspides ventrales y cinco dorsales que disminuyen de tamaño posteriormente. Entre cada una de ellas existe una cavidad profunda que se observa menos pronunciada en especímenes en los cuales las cúspides presentan desgaste (Figura 3.2 a). Las cúspides son agudas, siendo las ventrales mayores que las dorsales. Separando a las cúspides ventrales y dorsales existe una depresión cóncava a lo largo de la extensión del diente lateral. Esta concavidad aparenta alinearse bien con las cúspides laterales y/o al proceso del diente medio.

3.1.3. Osículos pectineales y válvula cardiopilórica

El osículo pectineal es pareado ubicado lateralmente en la cámara cardíaca (Figura 3.1 e y Figura 3.2 c). En vista lateral se lo puede observar debajo de cada diente lateral. Es un osículo diminuto pero fuertemente calcificado en la faz interna y externa. En la extremidad del osículo pectineal se encuentra el diente accesorio (Figura 3.2 d). La visualización de este diente por microscopía estereoscópica es dificultosa y poco precisa. A través del SEM se pudo observar una protuberancia o dentículo en la extremidad del osículo.

La válvula cardiopilórica es un osículo impar, fuertemente calcificado que se extiende del lado ventral del estómago hacia el piso de la cámara cardíaca (Figura 3.1 e y Figura 3.2 a). Paralelo a la superficie lateral de la válvula está ubicado el osículo pectineal. Este posee una serie de largas setas en la faz interna que se superponen a la

válvula (Figura 3.1 e y Figura 3.2 f). Sobre los bordes laterales de la válvula también se disponen una serie de setas cortas que se inclinan hacia la región media de la válvula. Circundando el borde dorsal, en la región de encuentro con el diente medio, existe una serie de setas más largas que las laterales (Figura 3.2 f).

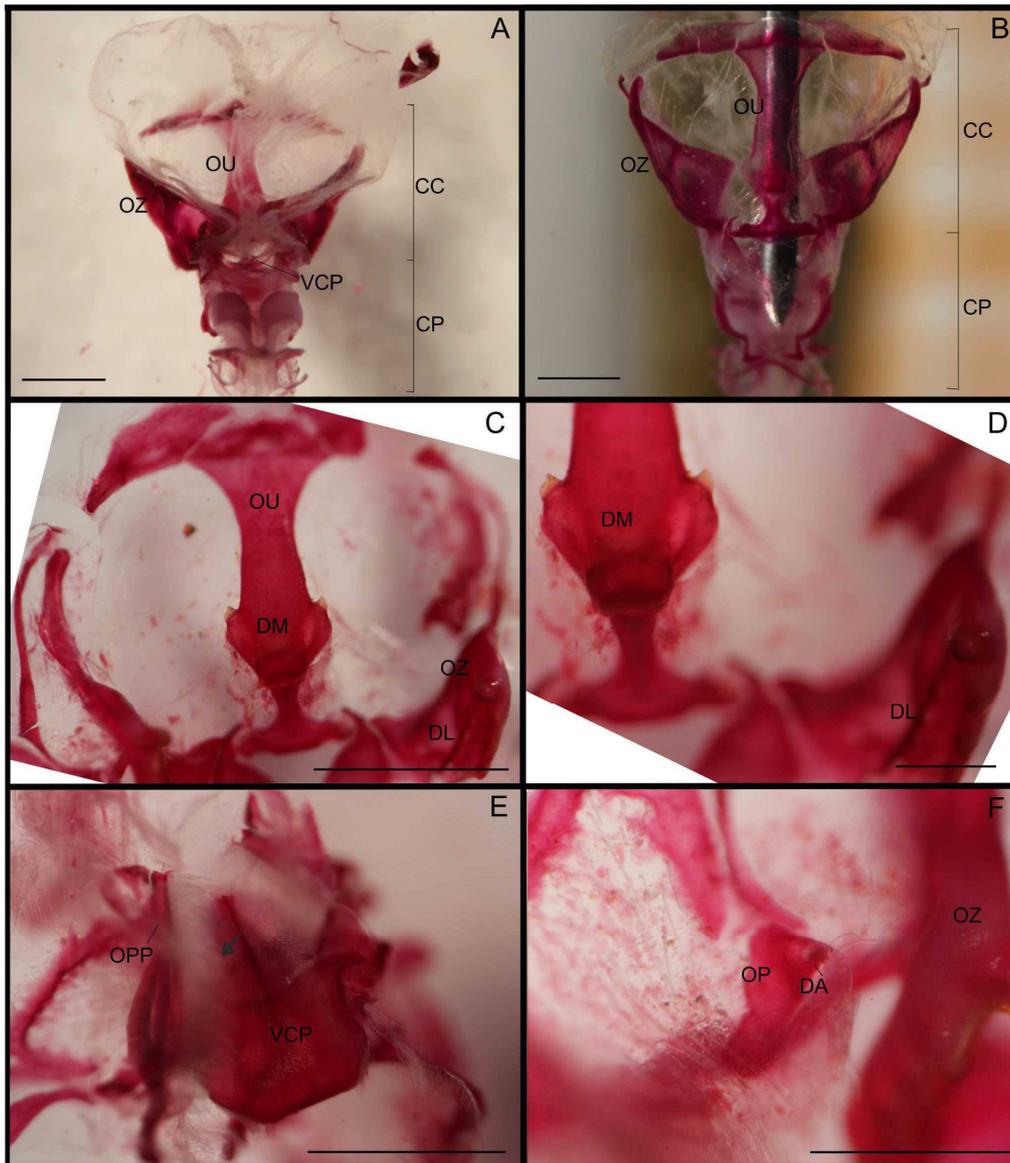


Figura 3.1: Imágenes capturadas a través de microscopía estereoscópica del estómago del *Trichodactylus borellianus* y de las estructuras relacionadas a la masticación. (A) Vista ventral del estómago, (B) vista dorsal del estómago, (C) estómago abierto mostrando los osículos del molinillo gástrico, (D) detalle de los osículos del molinillo gástrico, (E) válvula cardiopilórica con detalle de las setas del osículo pos-pectineal (flecha), (F) osículo pectineal y del diente accesorio. CC: cámara cardíaca, CP: cámara pilórica, DA: diente accesorio, DL: diente lateral, DM: diente medio, OP: osículo pectineal, OPP: osículo pos-pectineal, OU: osículo urocardíaco, OZ: osículo zigocardíaco, VCP: válvula cardiopilórica.

Escalas: A, B, C, E: 1 mm; D, F: 0,5 mm.

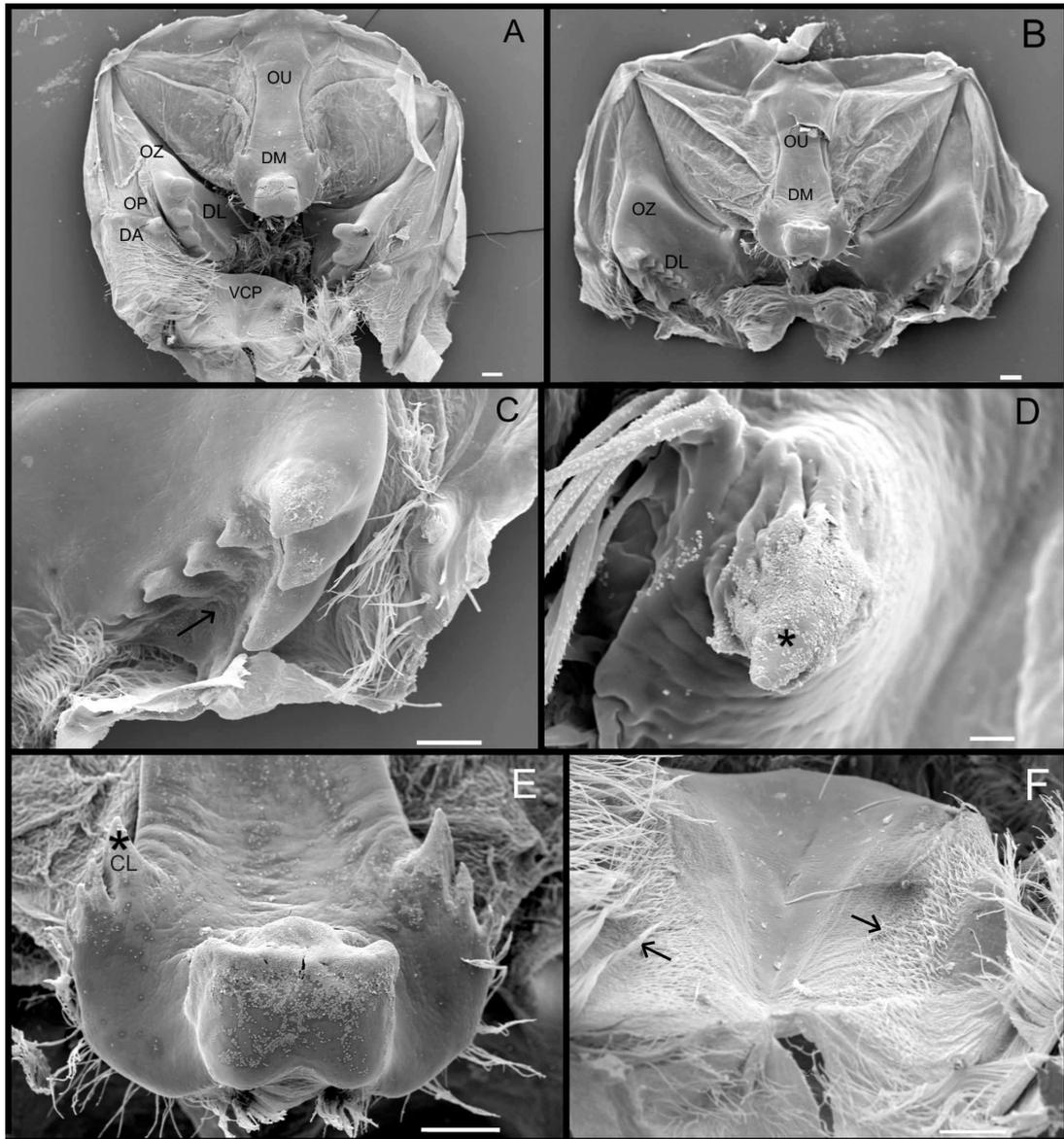


Figura 3.2: Imágenes capturadas a través de microscopía electrónica de barrido del estómago del *Trichodactylus borellianus* y de las estructuras relacionadas a la masticación. (A) Vista ventral de un estómago abierto con válvula cardiopilórica, (B) vista ventral de un estómago abierto sin válvula cardiopilórica, (C) detalle del osículo zigocardíaco mostrando las cúspides del diente lateral y la concavidad entre las cúspides, (D) detalle del diente accesorio, (E) detalle del diente medio mostrando las cúspides laterales (*), (F) válvula cardiopilórica con detalle de las setas cortas laterales y las setas longitudinales del osículo pos-pectineal (flechas). DA: diente accesorio, DL: diente lateral, DM: diente medio, OP: osículo pectineal, OU: osículo urocardíaco, OZ: osículo zigocardíaco, VCP: válvula cardiopilórica, CL: cúspides laterales. Escalas: A, B, C, E, F: 100 μm , D: 10 μm .

4. Discusión

4.1. Análisis de la forma

De las observaciones y descripciones realizadas en *T. borellianus*, es importante resaltar algunas características de las estructuras masticatorias: las cúspides ventrales y dorsales de los dientes laterales poseen forma similar, aguzada y pronunciada; el diente medio posee cúspides laterales y un proceso sin aristas transversales, el diente accesorio es una estructura poco desarrollada, y la válvula cardiopilórica posee una faja longitudinal de pequeñas setas pero no se observaron espinas. Al analizar y comparar estas descripciones con la morfología de otros cangrejos, se puede llegar a las siguientes conclusiones a las que se refiere a continuación.

Los dientes laterales en otras especies de cangrejos se caracterizan por la notable diferencia entre las cúspides ventrales y las llamadas crestas (del inglés “ridge”), de posición dorsal. Las descripciones, a partir de ilustraciones y micrografías del molinillo gástrico realizadas en cangrejos carnívoros *Ozius truncatus* (Skilleter y Anderson 1986), *Geograpsus grayi* y *G. crinipes* (Allardyce y Linton 2010), como también en herbívoros *Neosarmatium smithi* (Giddins y col. 1986), *Gecarcoidea natalis* y *Discoplax hirtipes* (Allardyce y Lintons 2010) y en el cangrejo omnívoro *Nectocarcinus tuberculatus* (Salindeho y Johntson 2003) muestran la repetición de esta característica sin importar el hábito trófico. Sin embargo, algunas diferencias entre carnívoros y herbívoros pueden ser identificadas. En los herbívoros, las cúspides son más aplanadas y las crestas pueden tener forma de gancho (Giddins y col. 1986, Allardyce y Linton 2010). En los carnívoros, las cúspides son más aguzadas como en *N. tuberculatus* (Salindeho y Johntson 2003) o menos pronunciadas como en *G. grayi* (Allardyce y Linton 2010), pero no se verificaron crestas en forma de gancho. En *T. borellianus* es peculiar la similitud entre las cúspides ventrales y dorsales, no registrándose ninguna descripción de la literatura.

Otra estructura que posee características marcadas según el tipo de alimentación es el diente medio. En *T. borellianus* esta estructura se asemeja más a las descripciones de las especies carnívoras y omnívoras citadas anteriormente. El proceso liso y sin aristas transversales es particular de especies con bajo componente fibroso en la dieta. Además, las cúspides laterales del diente medio observadas en *T. borellianus* son descritas en cangrejos consumidores de ítems de origen animal. La morfología de los dientes laterales y medio de este cangrejo trichodactílido se asemeja, a modo general, a aquellas observadas en el cangrejo portunoideo *N. tuberculatus* (Salindeho y Johntson

2003). La válvula cardiopilórica parece ser una estructura simple en comparación a otras especies de hábito trófico carnívoro u omnívoro. Existe una correlación entre la macrofagia y el aumento de la amplitud, número y flexibilidad de las crestas de la válvula (Caine 1975, Kunze y Anderson 1979). Sin embargo, en *T. borellianus* se observó una superficie lisa sin crestas y la presencia de setas en el borde dorsal de la válvula.

Una peculiaridad no menos importante es la morfología del diente accesorio. En *T. borellianus* esta estructura es diminuta mientras que en muchas descripciones de la literatura es evidente su presencia, siendo más o menos desarrollada según la especie y el tipo de alimentación. Por un lado, el pequeño tamaño de esta estructura puede ser relacionado a un rasgo de la familia Trichodactylidae, una vez que ya se observó esta característica en otras especies de trichodactílicos (observación personal). Por otro lado, es posible que la reducción de esta estructura esté relacionada a su función en el proceso de masticación. En otros decápodos se verificó que la macrofagia está relacionada con el aumento de dientes y espinas y una reducción en la abundancia de setas en el diente accesorio (Caine 1975). En cambio, Heeren y Mitchell (1997) señalaron la ausencia de esta estructura en el cangrejo gigante *Pseudocarcinus gigas*.

4.2. Analizando la función

Las características resaltadas anteriormente son típicas de un cangrejo macrófago y con adaptaciones en triturar y moler el alimento ingerido. Las similitudes con cangrejos carnívoros confirman que, a pesar de que *T. borellianus* posee una dieta omnívora, es un cangrejo con rasgos más de depredador que de ramoneador. Los análisis de contenido estomacal de *T. borellianus* muestran una dieta compuesta por una variedad de presas de diferentes tamaños, formas y movilidad, además del consumo de algas y restos vegetales. De acuerdo a Williner y Collins (2013) y a los resultados encontrados en el capítulo 4, los ítems de origen animal ocupan una fracción importante en el espectro trófico mientras que el componente vegetal puede tener una menor importancia en ciertos momentos del año. Luego de la captura, el alimento es manipulado por las quelas y los apéndices bucales. En el caso de *T. borellianus* esta acción parece, en algunos casos, no dañar demasiado el material previamente a la ingestión. Algunas observaciones del comportamiento en la captura del alimento indican que presas como cladóceros y oligoquetos no son desgarradas previamente a la ingestión (Carvalho y col. 2013 a). Esto sugiere un menor uso de los apéndices bucales en la masticación de este

tipo de presa. Presas recién ingeridas pueden ser encontradas enteras en el estómago (por ejemplo rotíferos, cladóceros, copépodos, quironómidos, ácaros), aunque son raras las ocasiones en que el material es encontrado intacto. Por otro lado, la presencia de estructuras duras, como valvas de moluscos rotas, indica una eficiente trituración del molinillo gástrico.

Los movimientos del molinillo gástrico son complejos y pueden ser agrupados en tres patrones generales: el modo “estrujar” en el cual los dientes laterales y medio se mueven simultáneamente de manera que las cúspides de los dientes laterales y el proceso del diente medio interactúan durante la masticación; el modo “cortar y moler” en el cual las cúspides de los dientes laterales se cierran como un engranaje cortando y, luego, se mueven hacia atrás a lo largo del diente medio que, a su vez, se mueve hacia adelante; y finalmente, en el tercer modo, los dientes laterales se mueven en conjunto sin la participación del diente medio (Heinzel 1988, Heinzel y col. 1993). Luego de la ruptura física y química del material ingerido, una serie de filtros separan las partículas finas y gruesas en la cámara pilórica que serán derivadas al hepatopáncreas e intestino, respectivamente (Icely y Nott 1992).

Una vez que el alimento ingresa a la cámara cardíaca del estómago, la válvula esofágica se encarga de evitar el reflujo y empuja el contenido hacia el molinillo gástrico con la ayuda del diente accesorio (Kunze y Anderson 1979). Esta última estructura podría también evitar la entrada del alimento a la región ventral de la cámara cardíaca (Ngoc-Ho 1984). Adentro de la cámara cardíaca se inicia la trituración. Las aguzadas cúspides de los dientes laterales indican que *T. borellianus* está adaptado en cortar a sus presas. La acción conjunta de ambos osículos zigocardiácos, según Heinzel (1998) y Heinzel y col. (1993), tiene la función de mezclar el contenido en el interior de la cámara cardíaca. Sin embargo, el movimiento de “engranaje” que pueden desplegar las cúspides ventrales de los dientes laterales podría reducir el material en fragmentos de menor tamaño. Esto ocurriría en aquellas presas, como las de pequeño porte que son ingeridas enteras (algas unicelulares, protozoos, rotíferos, microcrustáceos). Durante el modo “cortar y moler” de la masticación, el desplazamiento de los dientes laterales sobre el proceso liso del diente medio cumpliría la función de moler el material ingerido. Además, la depresión existente entre las cúspides ventrales y dorsales del diente lateral se alinean con las cúspides laterales del diente medio. Esto facilitaría la como fue sugerido en *G. grayi* y *G. crinipes* (Allardyce y Linton 2010). Durante este momento, el exoesqueleto de insectos como el que poseen las larvas de quironómidos sería triturado.

Por otro lado, elementos duros similar a las valvas de moluscos podrían ser fragmentados por el modo “estrujar” y luego pueden ser molidos por el encuentro de las cúspides de los dientes laterales y medio en una acción del tipo “mortero”.

Durante el proceso de masticación, los grandes fragmentos de alimentos son empujados por encima de la válvula cardiopilórica hacia el molinillo gástrico por los dientes accesorios (Caine 1975). Como fue mencionado anteriormente, el diente accesorio es una estructura muy pequeña y por esta razón podría tener una función reducida o secundaria en el proceso de masticación. La válvula cardiopilórica también puede funcionar como un osículo masticador, así como también una barrera entre las porciones cardíaca y pilórica del estómago (Caine 1975). El movimiento ventral del diente medio, medial del diente lateral y antero-dorsal de la válvula cardio-pilórica proporcionarían una masticación adicional de estructuras duras mientras que excluiría a los ítems parcialmente digeridos de la entrada del estómago pilórico (Caine 1975, Salindeho y Johntson 2003). Luego de la digestión mecánica completa del alimento en la cámara cardíaca, las setas de los osículos pos-pectineal dirigen las partículas de diferentes tamaños a los canales hacia la cámara pilórica.

**Dieta natural de *Trichodactylus borellianus*, oferta trófica y posibles depredadores:
variaciones a lo largo del régimen hidrosedimentológico**

1. Introducción

El Paraná es el segundo río más grande de América del Sur, denominándose Paraná medio después de la confluencia con el río Paraguay. Éste fluye hacia el sur formando un valle aluvial que se expande progresivamente. Desde ahí, el curso del río se divide en una serie de canales integrando un complejo de pequeñas islas que componen la planicie de inundación y que soporta muchos cuerpos de agua lénticos y lóticos (Bonetto 1986, Iriondo 2007).

Estos ambientes de la planicie de inundación están sujetos a constantes cambios durante el ciclo anual del flujo del río (Bonetto y col. 1969, Paira y Drago 2007). Las lagunas internas pueden quedar aisladas, hasta el extremo de secarse durante los períodos de aguas bajas, o conectadas al cauce principal durante los períodos de aguas altas (Bonetto 1986, Drago 2007). El paisaje en cada etapa del pulso de inundación del río Paraná difiere significativamente afectando las características bióticas y abióticas (Thomaz y col. 1997). Estos períodos de contacto y aislación entre los distintos ambientes lénticos y lóticos establecen una dinámica especial de este ecosistema poseyendo un gran significado ecológico. Durante los períodos de aguas bajas, las lagunas aisladas que se forman son caracterizadas por una alta productividad, o sea, la producción primaria es mayor que la respiración y descomposición. Mientras que en períodos de aguas altas, esas lagunas pasan por una etapa de renovación, en la cual los procesos de respiración y descomposición superan a la producción primaria (Bonetto 1986, Thomaz y col. 1997). Por estos y otros motivos, el nivel hidrométrico es considerado como el factor que mejor explica los patrones de variación temporal y espacial de los diversos parámetros ecológicos en los ambientes lóticos, semilóticos y lénticos (Junk y col. 1989). De estos ambientes, las lagunas poco profundas son las que presentan mayores variaciones temporales en las condiciones abióticas y bióticas (Thomaz y col. 1997), desarrollándose allí comunidades ajustadas y distintas de aquellos hábitats más estables. Esto es similar a lo que ocurre con otros grandes ríos que presentan llanuras de inundación complejas, como son las de los ríos Amazonas y Orinoco (Port-Carvalho y col. 2004).

Estudios previos han indicado que las redes tróficas, en conjunto con los factores abióticos, pueden trabajar como una fuerza estructuradora de las comunidades

acuáticas (Weber y Lodge, 1990) formando ensambles complejos influenciados por la interacción y dinámica entre los componentes de la red (Kerfoot y DeMott, 1984). Para todos los animales, estudios referidos a la ecología trófica son esenciales en la comprensión de sus propias necesidades energéticas y nutricionales (Mente 2003), las interacciones con otros organismos y hasta la misma evolución de las comunidades en el tiempo paleohistórico (Lampert y col. 1992).

Entre los crustáceos decápodos dulciacuícolas, *Trichodactylus borellianus* es un cangrejo común encontrándose, como ya mencionado, entre la vegetación acuática. Además de tener amplia distribución (Magalhães 2003) pueden desarrollar abundantes poblaciones en la llanura aluvial del Paraná Medio (Collins y col. 2006 a). De esta manera se hace importante conocer la densidad poblacional que pueden alcanzar y así mejorar la comprensión del impacto de esta especie en las interacciones ecológicas (e.g depredador-presa) en la comunidad litoral bentónica.

En la actualidad, el conocimiento sobre la ecología trófica de decápodos de la llanura de inundación del Paraná Medio es creciente (Collins y col. 2006 b, Collins y col. 2007) pero aún es necesario investigar muchos aspectos ecológicos e inclusive morfológicos para una mejor comprensión del rol de cada especie en la comunidad. En el caso de *T. borellianus*, Williner y Collins (2013) hacen referencia al carácter generalista de la dieta de este cangrejo dulciacuícola, siendo diversa la variedad de ítems alimentarios, incluyendo principalmente los restos de plantas, larvas de insectos y oligoquetos. Los mismos autores encontraron que la composición e inclusive el momento de la actividad trófica pueden variar entre individuos adultos y juveniles. Por otro lado, Carvalho y col. (2013 a) verificaron que la capacidad de depredación de este cangrejo también puede variar según el tamaño/edad de los individuos así como de acuerdo al tipo de presa ingerida. A pesar de que existen diferencias en la composición de la dieta entre individuos juveniles y adultos, el espectro trófico de ambas etapas del desarrollo es amplio y la estrategia para capturar cada presa es similar. En este sentido, la competencia intraespecífica entre individuos juveniles y adultos sería reducida por las diferencias en el momento de la actividad trófica (Carvalho y col. 2013 b).

Los cangrejos junto a los camarones conforman un grupo que es utilizado en las cadenas tróficas de una serie de vertebrados como peces, anfibios, reptiles, aves y mamíferos. Esto presupone que pueden direccionar el flujo de materia y energía en el sistema siendo controversial que en muchos tratados aún no son considerados dentro de las tramas tróficas del sistema. Bonetto y col. (1963) y Oliva y col. (1981) han

verificado que los peces *Pimelodus clarias* y *P. albicans* depredan cangrejos, así como los adultos de la rana *Leptodactylus ocellatus* (López y col. 2005). Las especies de aves, *Butorides striatus* (garcita azulada), *Pitangus sulphuratus* (benteveo), *Aramides ypecaha* (ipacaá), *Jacana jacana* (gallito de agua), *Agelaius cyanopus cyanopus* (varillero negro) e *Gallinula chloropus* (pollona negra) también fueron mencionadas como consumidoras de *T. borellianus* (Beltzer 1983 a b, 1984, Beltzer y Paporello 1984, Lajmanovich y Beltzer 1993). Además, estos macrocrustáceos también son parte del espectro trófico de algunos mamíferos, como *Lontra longicaudis* (lobito de río), *Procyon cancrivorus* (aguará guazú) y *Cerdocyon thous* (zorro) (Massoia 1976; Bianchini y Delupi 1993, Pautasso 2008, Chemes y col. 2010). Por otra parte el mono *Cebus apella*, del este amazónico, también utiliza cangrejos como parte de la dieta (Port-Carvalho y col. 2004).

Es por esto que los decápodos dulciacuícolas y entre estos el cangrejo *T. borellianus* podrían ser importantes conectores tróficos entre las comunidades a las cuales pertenece. Sin embargo, poco se conoce sobre la biología y ecología de estos que permitiera su presencia y permanencia en los sistemas acuáticos, principalmente en aquellos bajo el régimen hidrosedimentológico (Ringuelet 1949, Lopretto 1976, Williner y Collins 1999). De esta manera, las variaciones en la composición de la dieta, en la disponibilidad de recursos tróficos y en la presencia de depredadores proporcionarían valiosa información sobre cómo se comportan las interacciones tróficas a lo largo de los ciclos anuales de flujo del río Paraná.

Considerando lo expuesto, los **objetivos** de este capítulo fueron: (1) Estudiar la composición de la dieta de *T. borellianus* en dos lagunas con distintos grados de conexión y analizarla según la oferta trófica y los momentos del régimen hidrosedimentológico: fase de inundación, fase de bajante y fase de estiaje; (2) Analizar la oferta trófica (comunidades zooplanctónicas, bentónicas y pleustónica) y los posibles depredadores de *T. borellianus* a través del análisis de contenido estomacal de peces y búsqueda bibliográfica; (3) Verificar la selectividad trófica de *T. borellianus* en los distintos momentos del régimen hidrosedimentológico. En este sentido, se formuló la siguiente **hipótesis**: *Trichodactylus borellianus* participa en las tramas tróficas del río Paraná medio conectando recursos tróficos de origen animal y vegetal a las comunidades acuáticas y terrestres.

2. Material y métodos

2.1. Sitios de estudio

Los sitios de muestreo fueron seleccionados en una campaña preliminar en la cual se evaluó el grado de conexión de las lagunas y la factibilidad de ingreso. Se decidió por estudiar dos lagunas con distintos grados de conexión al río Colastiné (cauce secundario de mayor jerarquía): laguna Irupé (conexión indirecta y permanente) (S 31°40'17,2'' O 60°34'07,4'') y laguna Larga (conexión directa y temporaria) (S 31°40'44,31'' O 60°37'55,9''). La Figura 4.1 muestra las lagunas seleccionadas durante el período de aguas bajas e intermedias.

La ubicación geográfica de las áreas de estudio seleccionadas comprenden la zona de la llanura aluvial entre las ciudad de Santa Fe (Provincia de Sata Fe) y Paraná (Provincia de Entre Ríos). La laguna Larga es un cuerpo de agua considerablemente más largo que ancho y muy próxima al cauce del río Colastiné, constituyendo una laguna de desborde. Según Drago (1976), “las aguas de inundación originan acumulaciones de sedimentos de variables extensión y espesor. Parte del agua de inundación puede quedar retenida en las zonas bajas limitadas por estas acumulaciones, originando las lagunas de desborde”. Durante los períodos de bajante y estiaje, esta laguna se aísla del río Colastiné extinguiéndose temporalmente en niveles hidrométricos inferiores a 2,15 m, aproximadamente. Durante el período de inundación el río desborda sobre el albardón a niveles hidrométricos superiores a los 4 m aproximadamente. Los bosques formados en la zona terrestre inundable son mixtos formados principalmente por sauzales (*Salix humboldtiana*) y alisales (*Tessaria integriflora*).

La laguna Irupé se ubica entre el arroyo Mini y el río Tiradero Viejo conectándose directa y permanentemente al arroyo Mini. Este último está conectado al río Tiradero Viejo que, por su vez, une el río Colastiné al río Paraná. Según el estudio de Drago (1976) sobre la origen y clasificación de los ambientes lénticos, la laguna Irupé podría ser clasificada como una laguna de expansión lateral, la cual se forma por erosión de los albardones y la consiguiente invasión por el agua de las áreas bajas adyacentes. Esta laguna, por sus características, no se seca aún en períodos de estiaje extraordinarios. En la zona más alta de transición entre el arroyo Mini y la laguna Irupé se encuentra un sauzal.



Figura 4.1: Imagen satelital de las lagunas Larga e Irupe durante un período de aguas bajas (arriba) e intermedias (abajo).

Para unificar la terminología referente a los momentos del régimen hidrosedimentológico utilizada en esta tesis, se hará referencia a: fase de inundación (FI) o aguas altas (AA), fase de bajante (FB) o aguas intermedias (AI) y fase de estiaje (FE) o aguas bajas (AB).

2.2. Caracterización de los parámetros bióticos y abióticos

Con el objetivo de caracterizar las condiciones bióticas y abióticas de cada punto de muestreo y en cada momento de año, se midieron por un lado los parámetros del agua y por otro se estimó la cobertura vegetal y se midió el nivel de clorofila-a. Los parámetros abióticos fueron medidos en campo con la ayuda de sensores digital cuando necesario. Estos fueron: temperatura, pH, conductividad, oxígeno disuelto, transparencia (Secchi), profundidad y altura del río. Este último parámetro fue cedido por la Facultad de Ciencias Hídricas de la UNL.

Cuanto a la caracterización biótica es importante tener en cuenta los diferentes microhábitats con base en la cobertura vegetal, una vez que el cangrejo bajo estudio es un organismo asociado a la vegetación y principalmente encontrado entre los tallos y raíces del camalote *E. crassipes*. En cada punto de muestreo y en el área donde se recolectaron los cangrejos, la proporción de macrófitas acuáticas flotantes (e.g. *E. crassipes*), emergentes (e.g. *Typha*) y fijas con hojas flotantes (e.g. *Nymphaea*) fue estimada. Las coberturas obtenidas se convirtieron a la escala de importancia de Domin-Krajina (Thomaz y col. 2004). Se determinó cualitativamente las especies de plantas acuáticas más abundantes presentes en cada punto de muestreo.

Otra característica biótica considerada fue la productividad primaria, medida a través de la concentración de clorofila-a. En cada muestreo se recolectó, en un bidón, agua de las lagunas, y se lo protegió del sol afín de evitar la foto oxidación de los pigmentos. El protocolo para la extracción de clorofila-a esta basado en Apha (1992). Se filtró un volumen conocido de agua, generalmente 500 ml para ambientes lénticos, con ayuda de una bomba de vacío y filtro de fibra de vidrio (Whatman GF/F o GF/C). Inmediatamente los filtros se colocaron en sobres de aluminio rotulados con la fecha y lugar de muestreo para determinación de clorofila y llevados al freezer por al menos 24 horas. Esto facilita la ruptura de las paredes celulares y la liberación del pigmento. Luego, los filtros fueron macerados con 10 ml de acetona 90% en envases envueltos en papel aluminio para evitar la degradación de pigmentos y almacenados en heladera durante por lo menos 4 horas. Para clarificar la muestra se filtró el extracto con bomba de vacío pasándolo a una bureta graduada donde se midió el volumen final. 3 ml del extracto fueron pasados a una cubeta para su lectura en espectrofotómetro en densidad óptica (DO) de 750 y 664 nm, utilizando como blanco acetona. Las muestras fueron entonces acidificada en la cubeta con ácido clorhídrico (HCl) al 0,1 N y luego de 90 segundos se leyó en espectrofotómetro el extracto acidificado a una DO de 750 y 665 nm. Se aplicó la fórmula:

$$\text{Clorofila-a (mg/m}^3\text{)} = (26,7 * [(664a.a - 750a.a) - (665d.a - 750d.a)] * v) / (V*a)$$

Donde: v: volumen del extracto (mililitros), V: volumen de la muestra (litros), 664a.a, 750a.a= densidad óptica antes de acidificar, 665d.a, 750d.a= densidad óptica después de acidificar, 26,7: corrección de absorbancia, a: Ancho de cubeta (cm).

2.3. Caracterización de los eslabones inferiores

La caracterización de los niveles tróficos inferiores (oferta trófica) presentes al momento de cada muestreo fue realizada a partir de la toma de muestras de zooplancton, bentos y pleuston en cada campaña realizada.

a. Muestreo, separación e identificación del zooplancton

Las muestras de zooplancton fueron tomadas con un copo de 36 μm con ayuda de una trampa de Schindler-Patalas, filtrando 60 litros de agua de la laguna. La trampa fue siempre sumergida en la transición entre la zona vegetación y la columna de agua. Fueron tomadas tanto muestras cualitativas como cuantitativas. Una vez tomadas las muestras, estas fueron fijadas en alcohol 96% y teñidas en eritrosina. Para la metodología de observación e identificación se procedió según lo sugerido por Paggi y José de Paggi (1995). Las claves utilizadas en la identificación de los organismos del zooplancton fueron: Rotifera - Koste y Shiel (1989, 1990), Shiel y Koste (1992), José de Paggi (1995, 2004); Cladóceras – Paggi (1995); Copépodos: Battistoni (1995).

El conteo de los organismos fue diferenciado en dos grupos: macrozooplancton (Cladocera, Copepoda y Ostracoda) y microzooplancton (Rotifera, nauplii y véliger de *Limnoperna fortunei*). Primeramente las muestras fueron llevadas a un volumen conocido, homogeneizadas y una submuestra del volumen total fue analizada bajo microscopio óptico. El micro y macrozooplancton fueron contados en cámaras de Sedgewick Rafter de 1 ml y 5 ml, respectivamente, hasta llegar a los 100 individuos del *taxa* más abundante (Paggi y José de Paggi 2007).

b. Muestreo, separación e identificación del pleuston y bentos

La fauna bentónica fue muestreada mediante draga modelo Ekman, tamizada en malla de 250 μm y fijada inmediatamente en formol 10%. Luego de 24 horas las muestras fueron lavadas, conservadas en alcohol 96% y teñidas con eritrosina. Los organismos fueron separados del sedimento y de los restos vegetales y agrupados en grandes grupos para la posterior identificación bajo microscopio estereoscópico. En el caso de la fauna asociada a la vegetación acuática, las muestras fueron tomadas con un copo manual en forma de “D” de 1260 cm^2 de área y 500 μm de abertura de malla. Se eligió las zonas con abundante presencia de *E. crassipes* para la toma de las muestras. El copo fue introducido verticalmente debajo de las raíces y levantado horizontalmente para facilitar la captura de los invertebrados asociados a las raíces. En el laboratorio la vegetación fue

lavada y los organismos desprendidos de las raíces y tallos y luego fijados en formol 4%. Luego se siguió el mismo procedimiento realizado con las muestras de bentos. Cuando en las muestras de bentos y pleuston aparecieron cladóceros y copépodos, estas no se tuvieron en cuenta debido a que el tamaño del poro del tamiz es superior a la talla de estos organismos esto podría provocar estimaciones erróneas de abundancia. Las claves utilizadas en la identificación de los organismos bentónicos y pleustónicos fueron las de: Lopretto y Tell (1995), Merrit y Cummins (1996) y Dominguez y Fernandez (2009).

La composición y densidad de la fauna fue obtenida a través del conteo de los organismos presentes en cada muestra de acuerdo a técnicas convencionales (ver Edmonson y Winberg 1971, Bicudo y Bicudo 2004). El nivel taxonómico alcanzado correspondió a los objetivos de evaluar su importancia en la actividad trófica.

2.4. Caracterización de los eslabones superiores

Los potenciales depredadores de *T. borellianus* en el tramo medio de río Paraná, se realizó primero mediante una búsqueda bibliográfica abarcando especies de vertebrados de peces, anfibios, aves y mamíferos con el objetivo de elaborar un listado de referencia. Luego a estos datos bibliográficos, se adosaron muestreos de peces y observación en campo de aves y otros vertebrados.

El muestreo de peces consistió en la colocación de 50 m de red con 5 cm de apertura de malla en aguas abiertas durante aproximadamente 1 hora. Luego de este período, las mallas fueron retiradas y los peces fueron conservados en hielo y luego congelados hasta su procesamiento. No se consideraron la comunidad de peces asociadas a las macrófitas debido a que su estructura corresponde mayoritariamente a pequeños peces que, por una cuestión de la relación del tamaño entre presa y depredador, no serían potenciales depredadores de *T. borellianus* en su estado adulto. Esta decisión se basó además, en el estudio de Oliveros (1980), quién muestreando en 17 cuerpos de agua a lo largo del río Paraná medio, no se encontraron registros de peces de pequeña y mediana talla (entre 10 y 20 cm) que consumiesen el cangrejo *T. borellianus*.

Durante el período en que se realizaba la toma de muestras en las lagunas, se procedió con la observación de presencia de aves, que fueron caracterizadas cualitativamente utilizando una guía de campo (Naroski & Yzurieta 1987).

Ya en el caso de los mamíferos, hay registros de que el lobito de río *Lontra longicaudis* es un potencial depredador de cangrejos (Chemes y col. 2010). De esta

manera, se buscó identificar la presencia de estos mustélidos en los puntos de muestreo a través de avistamiento, presencia de huellas, comederos y sitios de defecación (Pautasso 2008).

2.5. Composición de la dieta de peces

En laboratorio, los peces fueron identificados a nivel específico (Lopretto y Tell 1995, Almirón y col. 2008), a estos se midieron el largo total y estándar de cada uno y se les extrajo el estómago conservándolo en alcohol 96%. Luego, sobre una caja de Petri fue abierto estómago de cada pez y se categorizó el grado de repleción estomacal a través de una escala subjetiva de 0 a 3 (0: vacío, 1: 1/3 lleno, 2: 2/3 lleno, 3: lleno). Posteriormente, el contenido fue observado bajo microscopio estereoscópico. La identificación de las presas fue realizada hasta grandes grupos taxonómico con las mismas claves citadas en secciones anteriores. Se tomó especial atención en la observación de ítems que pudiesen ser parte de algún macrocrustáceo, principalmente *T. borellianus*.

2.6. Composición de la dieta de T. borellianus

Durante cada campaña, especímenes de *T. borellianus* fueron colectados en el campo bajo la vegetación acuática utilizando un copo de 1 mm de malla y separados de las raíces y hojas manualmente. Para estandarizar la cantidad de cangrejos muestreados, se buscó a los cangrejos bajo la vegetación durante un período no mayor a 20 minutos. El método de fijación y conservación fue similar al descrito en secciones anteriores. La distribución de tallas de los cangrejos capturados en cada muestreo fue comparada a través del test de Kruskal-Wallis y del pos-test de Mann-Whitney con el programa estadístico PAST (Hammer y col. 2001).

Los organismos colectados pasaron por el mismo procedimiento descrito en secciones anteriores de medición, categorización por talla (juveniles, hembras y machos adultos), extracción del estómago y categorización del grado de repleción. Luego de extraídos, los estómagos fueron conservados en tubos Ependorf con alcohol 96% y teñidos con eritrosina. Cada estómago fue abierto y el contenido depositado en su totalidad en un portaobjetos sobre una gota de glicerina. El contenido fue cubierto con un cubreobjetos y sellado con esmalte de uñas. Luego, estos preparados fueron observados bajo microscopio óptico con un aumento inicial de 100X, aumentando o disminuyendo la magnificación según el tamaño de la partícula identificable. La

identificación fue hecha cuali-cuantitativamente utilizando las mismas claves especificadas anteriormente.

El contenido de la mayoría de los crustáceos decápodos es de difícil identificación debido a la maceración sufrida antes y después de la ingestión (Wassenberg y Hill 1989). Por este motivo, en varias ocasiones el nivel taxonómico alcanzado fue generalizado y poco específico. Sin embargo, para el análisis de datos, los ítems encontrados en el contenido estomacal fueron agrupados en 19 grupos taxonómicos según el tipo de presa. Todo tipo de restos de fanerógamas fueron incluidos dentro del ítem “restos vegetales”. Las algas filamentosas y unicelulares, que ocurrieron en baja frecuencia, fueron agrupadas en estas dos unidades morfológicas sin importar el nivel de identificación logrado. Lo mismo ocurrió con el ítem “hongos”. Los rotíferos, copépodos, cladóceros y ostrácodos también fueron agrupados de esta manera. Los órdenes de insectos usados como grupos taxonómicos fueron Ephemeroptera, Coleoptera e Insecta no identificados. Las larvas de quironómido (Diptera) fueron consideradas como un único grupo debido a la abundancia en que aparecían en los contenidos estomacales. Los oligoquetos, nematodos, moluscos y ácaros también formaron cada uno un grupo taxonómico debido a la imposibilidad de lograr una identificación más específica de estas presas. El anfípodo *Hyalella curvispina* (nombrado solamente como anfípodo en los análisis por ser la única especie que ocurre en la región) y el mejillón dorado *L. fortunei* aparecieron con considerable abundancia en varios meses por lo que se consideró cada uno como un grupo independiente. La larva de pez fue una presa identificada en solo un individuo, por lo que este ítem fue incluido en los análisis solamente en el mes en que ocurrió. La materia orgánica de material no identificable no fue considerada en los análisis debido a la dificultad de asignar un valor de volumen y frecuencia en cada estómago, siendo considerada solamente la presencia o ausencia. Para estimar el volumen de los restos vegetales ingeridos, se midió con una regla ocular el largo y ancho del área de campo visual ocupado por este ítem. El mismo procedimiento fue realizado con las algas filamentosas e hifas de hongos. Los ítems animales fueron identificados a través de la reconstrucción de las partes o a través de un individuo entero identificable. La Tabla 4.1 lista las partes identificables de los ítems presa que podían reconstituir un organismo y como fueron contabilizados. Los valores de volumen en los otros organismos fueron obtenidos a partir de bibliografía y de la transformación de los valores numéricos registrados en las observaciones de los contenidos estomacales a través de metodologías como

desplazamiento de líquido, aproximación a formas geométricas regulares y transformación de longitud a volumen (Edmondson y Winberg 1971, Collins 2000, Pinto-Coelho 2004, Williner 2007) (Apéndice 1).

Tabla 4.1: Lista de partes identificables y métodos de conteo de los organismos-presa encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus*.

Ítems	Partes identificables	Métodos de conteo
Restos vegetales	Células vegetales	Medida de largo y ancho
Alga unicelular	Organismo entero	Por individuo
Alga filamentosa	Filamentos	Medida de largo y ancho
Fungi	Hifas	Medida de largo
Rotifera	Organismo entero	Por individuo
Cladocera	Organismo entero, antena, post-abdomen, valvas, aparatos filtradores	Organismo entero o conteo de partes
Copepoda	Organismo casi enteros, urosoma, apéndices natatorios	Por número de estructuras que reconstituían un individuo entero
Ostracoda	Valvas	Por número de estructuras que reconstituían un individuo entero
Amphipoda	Organismo casi entero, mandíbulas, maxilas, apéndices natatorios	Por número de estructuras que reconstituían un individuo entero
Hydracarina	Organismo entero	Por individuo
Coleoptera	Fragmentos del cuerpo, antenas, mandíbulas	Por número de estructuras que reconstituían un individuo entero
Diptera-Chironomidae	Organismo entero capsula cefálica, pro-pata posterior, mentón, mandíbulas	Por número de estructuras que reconstituían un individuo entero o por número de estructuras singulares (mentón)
Insectos no identificados	Patas, parte de alas, antenas	Por número de estructuras que reconstituían un individuo entero o por número de estructuras singulares
Nematoda	Organismo entero	Por individuo
Oligochaeta	Quetas	Por presencia de quetas las cuales fueron consideradas siempre como un individuo.
Mollusca	Fragmentos de conchas	Un individuo por tipo de valva diferente a aquellas de <i>L. fortunei</i>
<i>L. fortunei</i>	Fragmento de valvas que difieren de otros Mollusca por la textura de la valva	Por número de umbos
Larva de pez	Huesos vertebrales	Por fragmentos de vértebras

2.7 Análisis de datos

a. Densidad, riqueza y diversidad de taxa

Los datos cualitativos obtenidos en el conteo e identificación de las comunidades del zooplancton, pleuston, bentos y peces fueron utilizados en los cálculos de algunos parámetros de comunidades como densidad, riqueza y diversidad.

La densidad del zooplancton (D_z) se calculó a través de la siguiente fórmula:

$$D_z = [(N_t \times V_m)/V_{sm}]/V_f$$

Donde N_t es el número de individuos de un mismo *taxa*, V_m es el volumen total de la muestra, V_{sm} es el volumen de la submuestra observada y V_f es el volumen de agua filtrada de la laguna (60 L).

La densidad del pleuston y del bentos fue calculada multiplicando el número de individuos de cada *taxa* por 8 y 44, respectivamente. Estos valores se refieren al área de cada muestreador y convierten el número de individuos de cada *taxa* a valores de densidad de individuos/m².

En el caso de los peces solamente se refirió a la abundancia de *taxa* debido a que no se cuenta con una medida de área o volumen para el cálculo de densidad.

La riqueza de *taxa* (S) fue considerada como el número total de *taxa* presentes en cada sitio y fecha de muestreo.

La diversidad de especies fue calculada utilizando el índice de diversidad de Shannon Wiener (H), el índice de Simpson (D) y el índice de dominancia (1-D) (Magurran, 1988) con el paquete estadístico PAST (Hammer y col. 2001). El índice H se expresa como un número positivo con un rango entre 0 y no tiene límite superior definido. El límite se define según la riqueza de especies. La Tabla 4.2 muestra los valores máximo que H asume para cada comunidad y sitio de muestreo. Este índice cuantifica la incertidumbre de predecir la identidad de individuo de una especie seleccionado al azar en un set de datos. El índice D varía de 0 a 1 y representa la probabilidad de que dos individuos seleccionados al azar pertenezcan a la misma especie considerando la abundancia proporcional de cada una de ellas. Por otro lado el índice de dominancia (1-D) indica si todos los *taxa* están igualmente representados (1-D = 0) o si un *taxa* domina la comunidad completamente (1-D = 1).

Tabla 4.2: Valores máximos que el índice de Shannon-Wiener asume en cada comunidad y sitio de muestreo.

Comunidades	Irupé	Larga
Zooplancton	3,714	3,526
Bentos	3,466	3,296
Pleuston	4,317	3,664
Peces	3,135	2,303

El test de Kruskal-Wallis fue aplicado para identificar posibles diferencias entre los valores de abundancia total en cada fecha de muestreo y en cada laguna. Cuando necesario, se realizó el pos-test de Mann-Whitney de comparación de pares. Estos análisis fueron realizados con el programa PAST (Hammer y col. 2001).

b. Similitud entre la composición de las comunidades en cada nivel hidrométrico

Para determinar el grado de similitud entre la composición de los *taxa* de las diferentes comunidades según el nivel hidrométrico, se realizó un análisis de agrupamiento utilizando el índice cuali-cuantitativo de Bray-Curtis. El análisis se realizó a partir de una matriz conteniendo los valores de densidad de los *taxas* de una determinada comunidad en cada momento del ciclo hídrico. Los dendrogramas resultantes fueron obtenidos utilizando el método de ligamiento promedio de pares de grupos no ponderados (UPGMA). Este análisis fue realizado con el programa estadístico PAST (Hammer y col. 2001).

c. Composición de la dieta de peces

Los ítems estomacales identificados fueron cuantificados como “frecuencia de aparición”, calculada como el número total de estómagos con un ítem alimentario respecto del total de estómagos en la muestra) en cada sitio y fecha de muestreo. Los análisis descriptivos fueron realizados considerando todas las especies de peces en conjunto. Esto se debió a la baja representatividad de algunas especies. Por lo tanto, los análisis de contenido estomacal de algunas especies en particular fueron realizados cuando se consideró necesario.

d. Composición de la dieta de T. borellianus

Métodos convencionales de análisis de datos (porcentaje y frecuencia de ocurrencia) frecuentemente no representan los valores relativos reales de los ítems de la dieta (Pinkas y col.1971). De esta manera, el uso de índices que consideran el volumen y frecuencia del espectro de ítems alimentarios es recomendable. En este estudio la composición de la dieta fue analizada a través del uso de dos índices diferentes: el índice de importancia relativa (*Index of Relative Importance*) (IRI) (Pinkas 1971) y el índice de ponderación resultante (*Weighted Resultant Index*) (Rw) (Mohan and Sankaran 1988). El IRI categoriza a los ítems por orden de importancia combinando datos de frecuencia y volumen a través de la fórmula:

$$\mathbf{IRI = FO\%*(N\%+V\%)}$$

donde:

FO%: porcentaje de la frecuencia de ocurrencia del ítem 1

N%: porcentaje numérico del ítem1

V%: porcentaje volumétrico del ítem 1.

Por otro lado, el índice Rw representa gráficamente la importancia de ocurrencia y volumen relativa de cada ítem. El Rw fue aplicado usando la siguiente fórmula:

$$Rw = \frac{Q \sqrt{(v_i^2 + o_i^2)}}{\Phi Q \sqrt{(v_i^2 + o_i^2)}} \cdot 100$$

donde:

v: porcentaje de volumen de los ítems alimentarios de cada estómago

y: porcentaje ocurrencia de los ítems alimentarios de cada estómago

Φ : tangente inversa de o_i/v_i

Q: desviación corregida de Φ de la media.

Esta última variable organiza los ítems en orden de importancia a través de la siguiente fórmula:

$$Q = \frac{(45 - |\Phi - 45|)}{45}$$

El valor del ángulo asignado para cada ítem indica una menor o mayor importancia de la presa en la dieta. Por otro lado, los valores que se encuentren entre 0° y 45° tienen un

mayor aporte en volumen, mientras que los que se ubican entre 45° y 90° tienen mayor aporte en frecuencia.

Para verificar si existieron diferencias en la composición de la dieta de *T. borellianus* entre la laguna Larga y la Irupé se aplicó el análisis no-paramétrico de similitud (ANOSIM) basado en el índice de Bray-Curtis sobre los datos de abundancia de *taxa* de los períodos de aguas altas e intermedias, cuando se contó con datos para ambas lagunas. El test post-hoc ANOSIM de a pares es realizado por defecto en el programa PAST (Hammer y col. 2001) para identificar diferencias entre los pares de grupos.

Por otro lado, la posible existencia de variaciones temporales en la composición de la dieta de *T. borellianus* entre los períodos de aguas altas, intermedias y bajas fue verificada a través del análisis multivariado de correspondencia sin tendencia estocástica (detrended correspondence analysis-DCA) a la matriz de datos de dieta de ambas lagunas (118 muestras y 19 ítems). Debido a que algunos ítems de la dieta poseen valores altos de abundancia, los datos fueron transformados a raíz cuadrada. Los grupos de datos analizados fueron: marzo-abril 2010 (aguas altas), junio-julio 2010 (aguas intermedias), octubre-noviembre 2010 (aguas bajas), abril 2011 (aguas altas) y noviembre de 2011 (aguas intermedias). En la laguna Larga sólo existen datos en los dos primeros períodos debido a que esta laguna sufrió un proceso de desecamiento total del cuerpo de agua. Este análisis fue realizado utilizando el programa CANOCO versión 5.0 (ter Braak y Smilauer 2012).

e. Selectividad trófica

La probable selectividad trófica de las presas identificadas en el contenido estomacal de *T. borellianus* fue analizada mediante el índice de chi-cuadrado (C) (Pearre 1982) según la siguiente fórmula:

$$C = \pm \left(\frac{(|a_d b_a - b_d a_d| - n/2)^2}{a \cdot b \cdot d \cdot e} \right)^{1/2}$$

Donde:

a_d : Ítem en la dieta

b_a : Ítem en el ambiente

b_d : resto de los ítems en la dieta

a_a : resto de los ítems en el ambiente

a : $a_d + a_a$

b : $b_a + b_d$

d : $a_d + b_d$

e : $a_d + b_d + b_a + b_d$

A través de una tabla de contingencia 2 x 2, este índice proporciona una manera simple de probar la significancia de cualquier grado de selección trófica sin importar el tamaño de la muestra. Este índice oscila entre valores -1 a +1, donde el valor cero significa ninguna selección. Para evaluar la significancia de los resultados se utilizó el test exacto de Fisher (Pearre 1982).

Además de verificar la selectividad trófica de *T. borellianus*, se aplicó el test de Mantel de asociación entre matrices para verificar si existe una correlación entre la oferta trófica y la dieta de *T. borellianus*. Este análisis fue realizado considerando solamente a los ítems animales identificados en el contenido estomacal del cangrejo. Este test es un método de permutaciones que correlaciona la distancia o similitud entre matrices (Mantel 1967). En este caso se verificó la similitud entre las matrices aplicando el índice de correlación de Pearson. El coeficiente resultante varía de -1 a +1, y el valor de p informado es de una cola. Este test fue realizado con el programa estadístico PAST (Hammer y col. 2001).

Debido a que en algunos meses no se alcanzó una cantidad de muestras representativas para realizar los análisis de selectividad trófica, se tomó como criterio el número de presas totales consumidas por todos los cangrejos capturados en un determinado mes. Se estableció un mínimo de 15 presas totales como mínimo para realizar este análisis. De esta manera, los análisis fueron realizados solamente para la Laguna Irupé en los siguientes meses: octubre y diciembre de 2010 (fase de estiaje), abril (fase de inundación) y noviembre (fase de bajante) de 2011.

f. Ordenación de la composición de la dieta de T. borellianus y la relación con algunos parámetros ambientales

La relación entre las variables ambientales medidas y la composición de la dieta de *T. borellianus* fue analizada mediante el análisis de correspondencia canónica (ACC). Este análisis es una técnica de ordenación restringida por las variables ambientales. Los ejes del ACC son restringidos para combinaciones lineales de las variables ambientales

(Kindt y Coe 2005). En los testes de ordenación restringido, si el número de variables predictoras es grande en comparación al número de observaciones (12 en total en este caso, ocho en la laguna Irupé y 4 en la laguna Larga), el modelo de ordenación restringido se torna inrestringido y el test de permutación se hace poco confiable (ter Braak y Smilauer 2012). De esta manera, de las 11 variables ambientales que se contaban previamente, se eligieron 3 luego de un análisis exploratorio de componentes principales. Las variables colineales fueron eliminadas conjuntamente con aquellas de menor interés en relación a la variabilidad de la composición de la dieta del cangrejo. Las variables predictoras utilizadas fueron altura del río, vegetación flotante y vegetación palustre.

3. Resultados

3.1. Caracterización del hábitat

Análisis del régimen hidrosedimentológico

El limnigrama presenta la serie histórica correspondiente al período de 31 años comprendidos entre 1980 y 2011 (Figura 4.2). Allí se puede observar los períodos de inundación y estiaje recurrentes en el tiempo que oscilan desde 7,10 m de máxima a 1,53 m de mínima (valores registrados en el Puerto de Santa Fe). Sin embargo, estos niveles excepcionales correspondieron a eventos de El Niño y La Niña. Desde 1980 han ocurrido tres eventos extremos de inundación: 1982-1983, 1992 y 1998 (Figura 4.2), siendo el primero de ellos el más importante en cuanto al tiempo de permanencia de la fase de inundación en el sistema (268 días de inundación, desde diciembre de noviembre de 1982 a agosto de 1983). Luego de la inundación del año 1998, se verifica una disminución en la magnitud de los períodos de desborde debido a la influencia del fenómeno La Niña. De esta manera, el período que precedió a la serie de tiempo estudiada registró valores máximo hidrométricos que no alcanzaron los 4 m desde junio de 2007 hasta octubre de 2009 (Figura 4.3). A partir de noviembre de 2009 el nivel hidrométrico comenzó a aumentar, manteniéndose durante 79 días por encima del nivel máximo de alerta de 5,3 m establecido para el Puerto de Santa Fe. Este período correspondió a los tres últimos días del año de 2009 y se extendió hasta mediados del mes de marzo de 2010. La altura máxima fue de 6,02 m durante los días 10 y 11 de febrero de 2010. Luego, los eventos de inundación y estiaje siguieron el patrón predecible para la zona, ocurriendo un período de estiaje durante la primavera de 2010 y de inundación durante el otoño de 2011 (Figura 4.3).

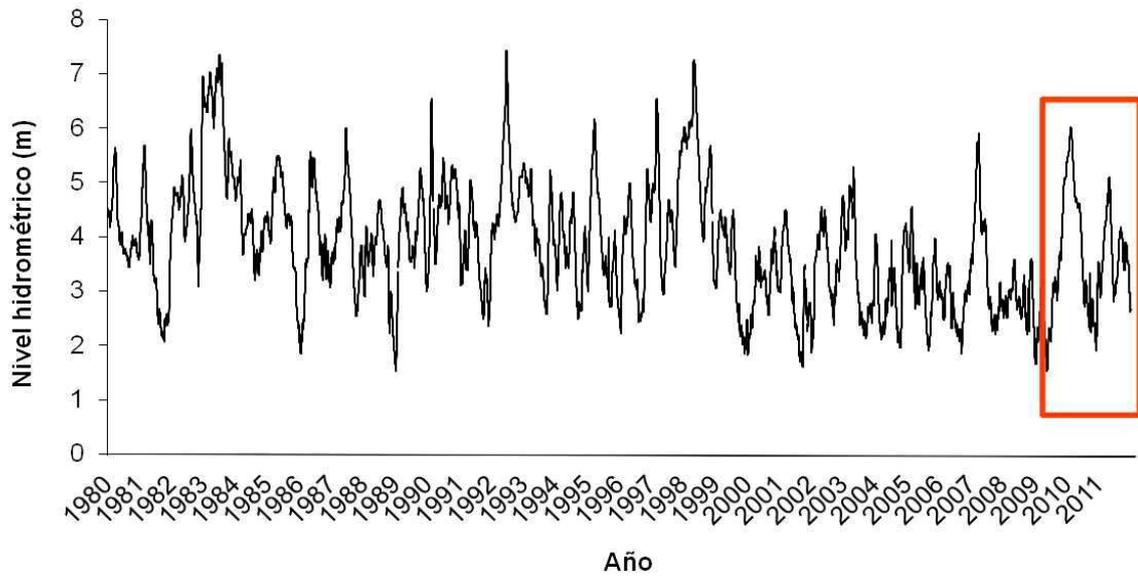


Figura 4.2: Nivel hidrométrico correspondiente al período de 1980 a 2011. El rectángulo indica el período en que fueron realizadas las campañas de este estudio.

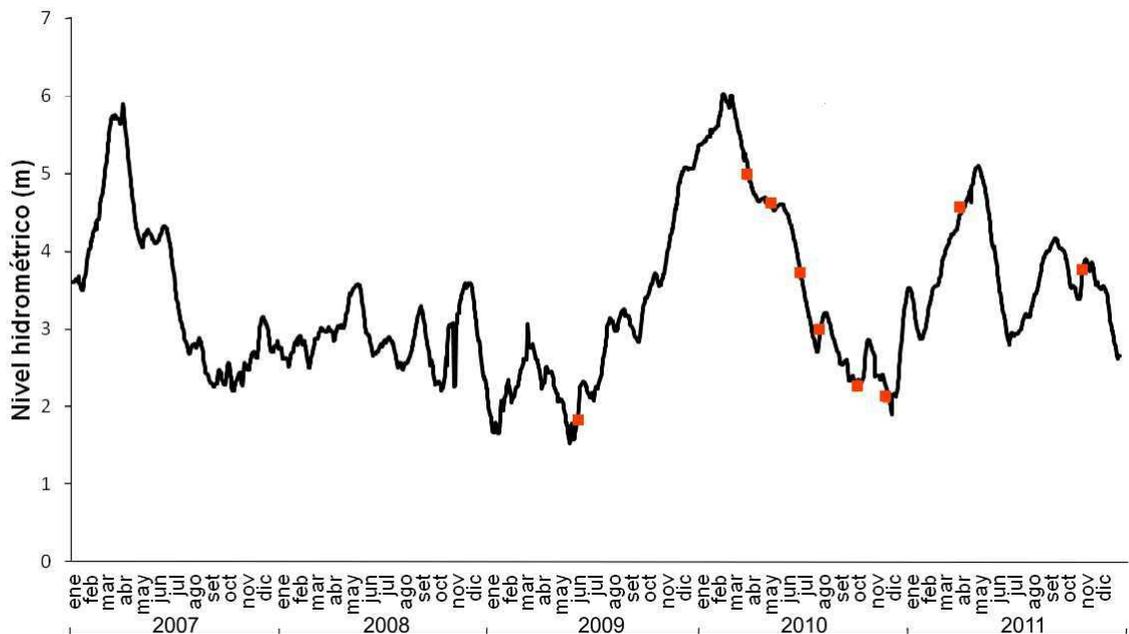


Figura 4.3: Nivel hidrométrico correspondiente al período de 2007 a 2011. Los puntos marcados en el limnigrama corresponden a las fechas de los muestreos realizados en este estudio.

3.2. Caracterización de los sitios de muestreo

Durante la primera campaña preliminar, realizada en el período de estiaje de 2009, la Laguna Larga estaba completamente seca mientras que la Laguna Irupé permanecía con agua pero con poca vegetación acuática. En esa oportunidad no se encontraron cangrejos en ningún de los dos sitios, observándose también baja densidad y riqueza de invertebrados acuáticos. En reiteradas ocasiones se procedió a la búsqueda de cangrejos en otros sitios diferentes de los elegidos en este estudio y se constató que este patrón se repetía y se mantuvo a lo largo de los meses. De esta manera, se decidió esperar el siguiente período de inundación para dar continuidad a las campañas.

Las primeras campañas en que se pudo recolectar muestras fueron el 30 de marzo y el 12 de abril de 2010. En este momento el nivel hidrométrico todavía se encontraba en período de aguas altas registrando valores de 4,86 m en marzo y 4,64 en abril (Figura 4.3). En estas dos campañas se observó que la principal vegetación acuática presente fueron abundantes camalotales de *E. crassipes* y también el canutillo *Panicum elephantipes*. Durante este período la laguna Larga se encontraba directamente conectada al Río Colastiné, permitiendo el ingreso con embarcación (Figura 4.4). Las campañas realizadas durante el invierno de 2010 comprendieron el período de aguas intermedias o aguas descendientes. El 29 de junio de 2010 el nivel del río se encontraba en 3,53 m y el 28 de julio en 2,97 m (Figura 4.3). Durante el mes de junio la laguna Larga presentó abundantes camalotales de *E. crassipes*. Sin embargo, este camalotal quedó retenido en la zona costera debido al descenso del nivel del agua. Ya en julio, la bajante del agua dio lugar a la abrupta reducción de la vegetación acuática en el espejo de agua de la laguna Larga (Figura 4.4). Durante este mes, los ejemplares de *T. borellianus* capturados en esta laguna fueron encontrados bajo la corteza de un tronco seco cerca de la orilla y no bajo la vegetación acuática (Figura 4.5). Es preciso mencionar que el aletargamiento por el frío de los especímenes era evidente, puesto que tardaron en reaccionar luego de la captura. En la laguna Irupé, durante los meses de junio y julio, hubo una acentuada disminución de *E. crassipes* y predominancia de la falsa verdolaga *Ludwigia peploides* (Figura 4.6). Además, muchos de los ejemplares de camalotes se encontraban quemados por las heladas lo que resultó en una escasa captura de cangrejos.

Los muestreos de aguas bajas correspondieron a las fechas de 4 de octubre y 1 de diciembre de 2010, cuando se registraron los niveles hidrométricos de 2,30 y 2,15 m, respectivamente (Figura 4.3). En el mes de octubre también se registró una

acentuada disminución de *E. crassipes* y predominancia de *L. peploides* en la laguna Irupé. En el mes de diciembre algunos bancos de camalote reaparecieron probablemente debido a un pequeño aumento en el nivel hidrométrico entre estas fechas (Figura 4.3). En estos momentos ocurrieron arrastres de vegetación acuática desde el río hacia la laguna (Figura 4.7). En cambio, en la laguna Larga el paisaje cambió completamente de octubre a diciembre. En octubre la laguna tenía muy poca agua y prácticamente ausente de vegetación acuática. Luego de dos meses se observó un marcado desarrollo de la vegetación terrestre, impidiendo el libre acceso al interior de la laguna (Figura 4.8).

Las dos últimas campañas fueron realizadas en el año de 2011, una en aguas altas el 5 de abril (4,56 m) y la otra en aguas intermedias el 24 de noviembre (3,84 m). Esta última, a diferencia del año 2010, fue un muestreo durante la fase de crecida. En abril, la laguna Irupé presentó densos camalotales en las orillas del sauzal. Ya en noviembre la densidad de *E. crassipes* disminuyó, aumentando *Nymphoides indica* en la laguna (Figura 4.7). El ingreso a la laguna Larga siguió comprometido en estas últimas campañas por la vegetación terrestre desarrollada. En el muestreo de abril se al cuerpo de agua cubierto por una carpeta de vegetación acuática junto a una orilla completamente vegetada. Algo similar se observó en el mes de noviembre (Figura 4.8).



Figura 4.4: Fotos de la Laguna Larga durante la fase de inundación (marzo y abril) y bajante (junio y julio) de 2010.



Figura 4.5: Foto de cangrejos capturados durante la bajante (julio) de 2010 bajo la corteza de un tronco caído en la orilla de la laguna Larga.

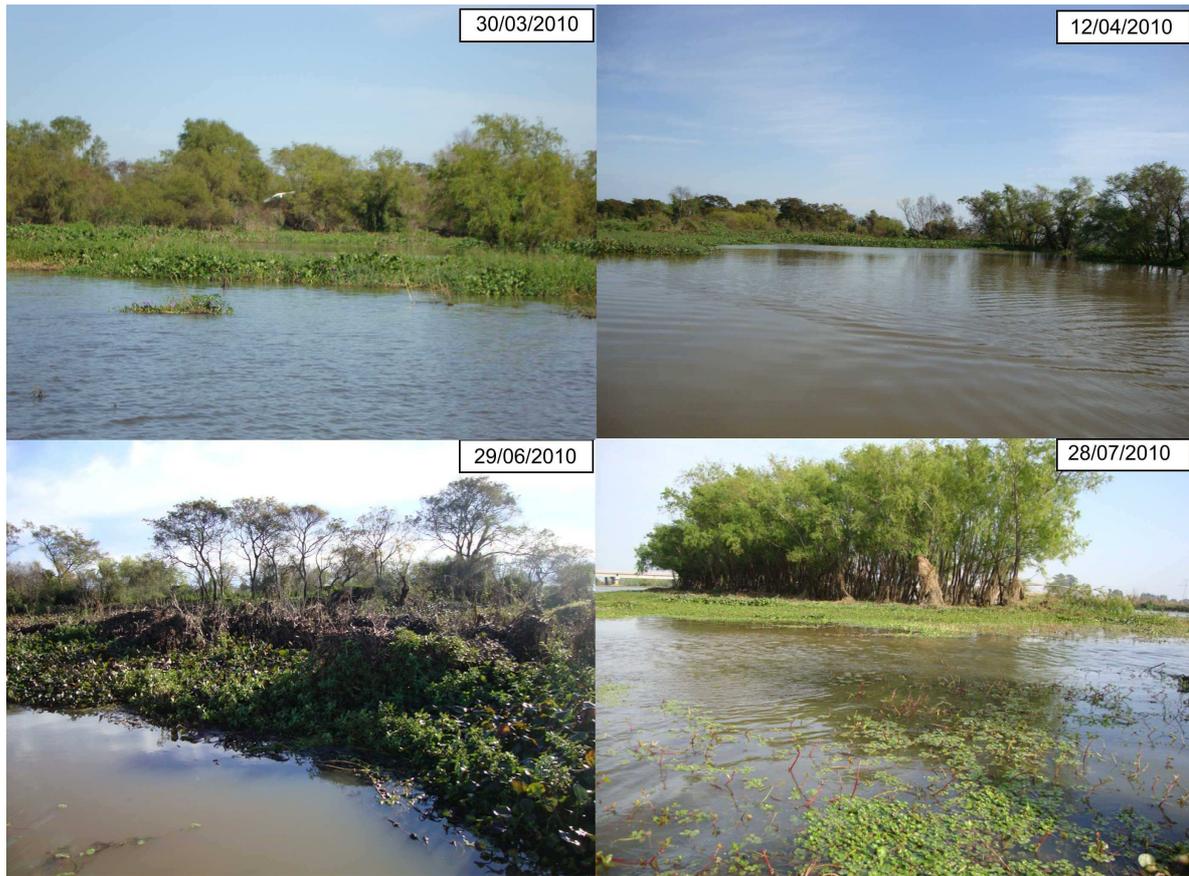


Figura 4.6: Fotos de la Laguna Irupé durante la fase de inundación (marzo y abril) y bajante (junio y julio) de 2010.



Figura 4.7: Fotos de la Laguna Irupé durante la fase de estiaje (octubre y diciembre) de 2010, inundación (abril) y bajante (noviembre) de 2011.

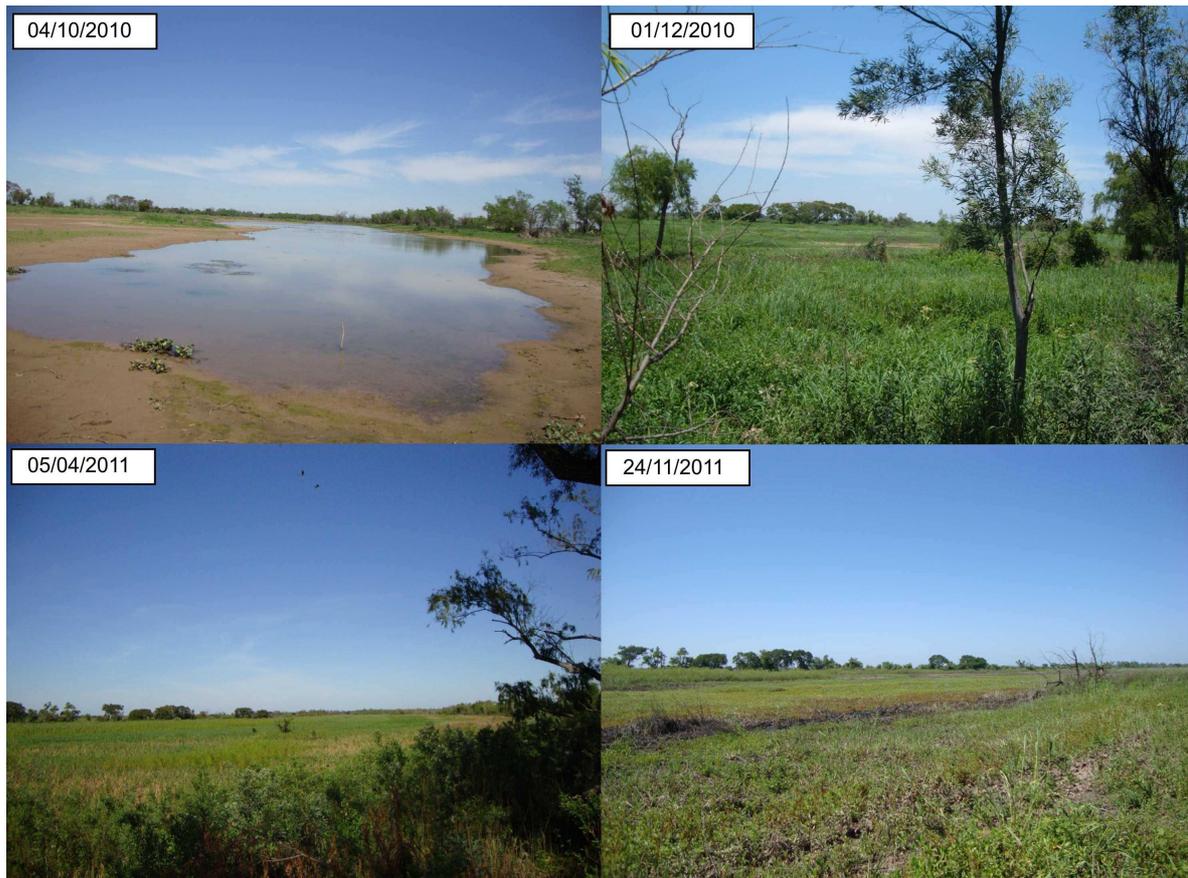


Figura 4.8: Fotos de la Laguna Larga durante la fase de estiaje (octubre y diciembre) de 2010, inundación (abril) y bajante (noviembre) de 2011.

3.3. Parámetros bióticos y abióticos

Las variables ambientales (parámetros físico-químicos) registradas en cada sitio y fecha de muestreo son mostradas en la Tabla 4.3. En la laguna Irupé, se verifica una disminución de la transparencia a medida que el nivel hídrico disminuye, registrándose los menores valores en octubre y diciembre de 2010. Inversamente, la conductividad aumentó los valores registrados a medida que disminuyeron los niveles hidrométricos. Los valores de temperatura variaron acorde a las estaciones del año mientras que la concentración de oxígeno disuelto varió sin un patrón regular. Los valores de pH se mantuvieron relativamente estables en general. En la laguna Larga, la transparencia aumentó con el descenso del nivel hidrométrico. Sin embargo, en el mes de julio se registró el valor más bajo de transparencia. La conductividad fue más alta en junio, cuando la profundidad de la laguna estaba descendiendo. El restante de los parámetros varió de la misma manera que aquellos observados en la laguna Irupé.

Tabla 4.3: Parámetros físico-químicos tomados en campo en cada sitio y fecha de muestreo. s.d: sin datos, prof: profundidad (m), Secchi: transparencia (m), temp: temperatura (°C), cond: conductividad (μScm^{-2}), oxig: oxígeno disuelto (ppm), s.d: sin datos. FI: fase de inundación, FR: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

		Prof.	Secchi	Temp.	pH	Cond.	Oxig.
Irupé							
FI	03/10	1,15	0,46	26	6,43	64	2,7
	04/10	1	0,41	22,7	6,54	64	3,48
FR	06/10	1,1	0,24	11,9	6,31	79	1,84
	07/10	1,1	0,3	11,6	6,95	s.d.	4,73
FE	10/10	0,51	0,14	18	6,15	89	3,85
	12/10	0,6	0,2	26,3	7,5	101	5,4
FI	04/11	2,5	0,33	22	8,61	110	7,63
FR	11/11	1,35	0,27	26,8	8,18	60	5,15
Larga							
FI	03/10	0,8	0,13	28,1	6,43	81	4,35
	04/10	0,7	0,29	23,7	6,42	55	6,54
FR	06/10	0,6	0,34	10,3	6,67	104	3,08
	07/10	0,5	0,08	11,3	7,26	s.d.	10,12

Los valores correspondientes a las mediciones del nivel de clorofila-a disminuyeron en los meses de menor temperatura y nivel hidrométrico. Sin embargo, la mayor productividad ocurrió durante el estiaje con un pico en primavera de 2010 en la laguna Irupé (Figura 4.9).

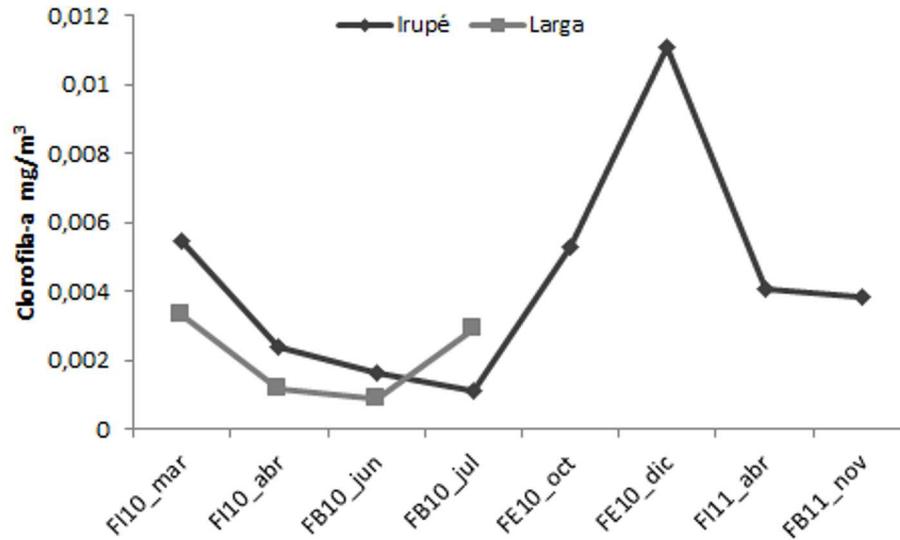


Figura 4.9: Concentración de clorofila-a en las Lagunas Irupé y Larga en cada hidroperíodo de 2010 y 2011. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

En cuanto a la cobertura vegetal, se observaron variaciones principalmente en la proporción de vegetación acuática flotante y palustre (Tabla 4.4). Las principales planta acuáticas encontradas en cada fecha y sitio de muestreo son detalladas en la Tabla 4.5.

Tabla 4.4: Proporción estimada de macrófitas flotantes (F), palustres (P) y sumergidas (S) encontradas en cada laguna e hidroperíodo. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

		FI 03/10	FI 04/10	FB 06/10	FB 07/10	FE 10/10	FE 12/10	FI 04/11	FB 11/11
Irupé	F	80	60	90	100	90	90	90	50
	P	20	40	0	0	10	0	9	0
	S	0	0	10	0	0	10	1	50
Larga	F	80	40	80	0	--	--	--	--
	P	20	60	20	0	--	--	--	--
	S	0	0	0	0	--	--	--	--

Tabla 4.5: Lista de especies (presencia/ausencia) de vegetación acuática sumergida (S), flotante (F) y palustre (P) encontradas en cada laguna e hidropériodo. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

	Irupé						Larga					
	FI 03/10	FI 04/10	FB 06/10	FB 07/10	FE 10/10	FE 12/10	FI 04/11	FB 11/11	FI 03/10	FI 04/10	FB 06/10	FB 07/10
S <i>Cabomba caroliniana</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Ceratophyllum demersum</i>	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Myriophyllum aquaticum</i>	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0
F <i>Lemnáceas</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Salvinia biloba</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Panicum elephantipes</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	1	1
<i>Eichornia azurea</i>	1	1	1	0	0	0	0	1	1	1	1	0
<i>Pistia stratiotes</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>Limnobium spongia</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Eichornia crassipes</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	1	1
<i>Polygonum punctatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Polygonum acuminatum</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>Nymphoides indica</i>	0	0	1	0	0	1	0	1	0	0	0	0
<i>Ludwigia peploides</i>	1	0	1	1	1	1	0	1	0	0	1	0
<i>Hydrocotyle bonaerensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Ludwigia sp</i>	1	1	1	0	1	1	0	0	0	0	0	0
P <i>Echinochloa polystachya</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Panicum pernambucense</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0

3.4. Caracterización de los eslabones inferiores

En general se observaron oscilaciones a lo largo del ciclo hidrosedimentológico en la diversidad, riqueza y densidad de las comunidades zooplanctónicas, bentónicas y pleustónicas.

El número total de *taxa* en la comunidad zooplanctónica identificados en todo el período de muestreo fue de 41 en la Laguna Irupé y de 34 en la Laguna Larga. Estos *taxa* pertenecieron a tres *phyla* (Arthropoda, Rotifera y Mollusca). El *taxa* Copepoda Cyclopoidea fue el más abundante y frecuente en la mayoría de los meses de muestreo en ambas lagunas, tanto en la fase adulta como de nauplii. Por otro lado, otros *taxa* pertenecientes al Suborden Cladocera de las familias Chydoridae y Bosminidae, y los rotíferos *Lecane*, *Polyarthra*, *Testudinella* y *Trichocerca*, fueron muy frecuentes en los muestreos (Apéndice 2).

La composición del zooplancton fue diferente solamente en la laguna Irupé en relación a los distintos momentos del régimen hidrosedimentológico (KW, H = 17,47; p

= 0,007034). Estas diferencias fueron siempre referentes a muestreos de distintos niveles hidrométricos (Tabla 4.6).

Tabla 4.6: Valores de probabilidad arrojados por el post test de Mann-Whitney en la comparación de la composición del zoopláncton de la laguna Irupé en cada momento del régimen hidrosedimentológico. El asterisco indica $p < 0,05$. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

	FI		FB		FE		FI	FB	
	03/10	04/10	06/10	07/10	10/10	12/10	04/11	11/11	
FI	03/10	—	0,4224	0,1303	0,0023*	0,6643	0,0730	0,8038	0,3614
	04/10	—	0,0262*	0,0001*	0,215	0,0117*	0,2962	0,0795	
FB	06/10		—	0,2533	0,3009	0,7467	0,176	0,4913	
	07/10			—	0,0191*	0,4931	0,0047*	0,0395*	
FE	10/10				—	0,1835	0,8091	0,6611	
	12/10					—	0,0916	0,2893	
FI	04/11						—	0,4767	
FB	11/11							—	

La riqueza de *taxa* del zooplancton fue en general menor en las fases de bajante (FB) y estiaje (FE) (junio, julio y diciembre de 2010, con excepción del mes de octubre de 2010) (Figura 4.10 y Figura 4.11) en ambas lagunas. Cuanto a la densidad de individuos, la laguna Irupé registró valores más altos (máximo 120 ind./L) en comparación a la laguna Larga (máximo 60 ind./L). El patrón de oscilación de densidad de la fracción de zooplancton compuesta por crustáceos fue similar a la de rotíferos. Los valores más altos de densidad se registraron en la Laguna Irupé durante el estiaje (octubre y diciembre de 2010) y el más bajo durante la bajante del agua (julio) en 2010. En cambio, en la Laguna Larga el valor de densidad más alto fue en fase de inundación (FI) (marzo) de 2010 mientras que los siguientes muestreos registraron valores mucho menores (Figura 4.12). La diversidad de *taxa* fue alta en general pero con algunos períodos de menor diversidad debido a la dominancia de algunos grupos (Figura 4.10, 4.11). Durante la fase de estiaje (octubre) de 2010 se registró altas densidades principalmente de nauplii y también Copepoda Cyclopoidea (Apéndice 2) en la Laguna Irupé. También se registraron valores altos de densidad relativa de los géneros

Brachionus y *Keratella* (diciembre). Por otro lado, en la Laguna Larga en fase de inundación (marzo y abril de 2010) también se observó una alta densidad relativa de larvas del mejillón dorado *L. fortunei* (Apéndice 2).

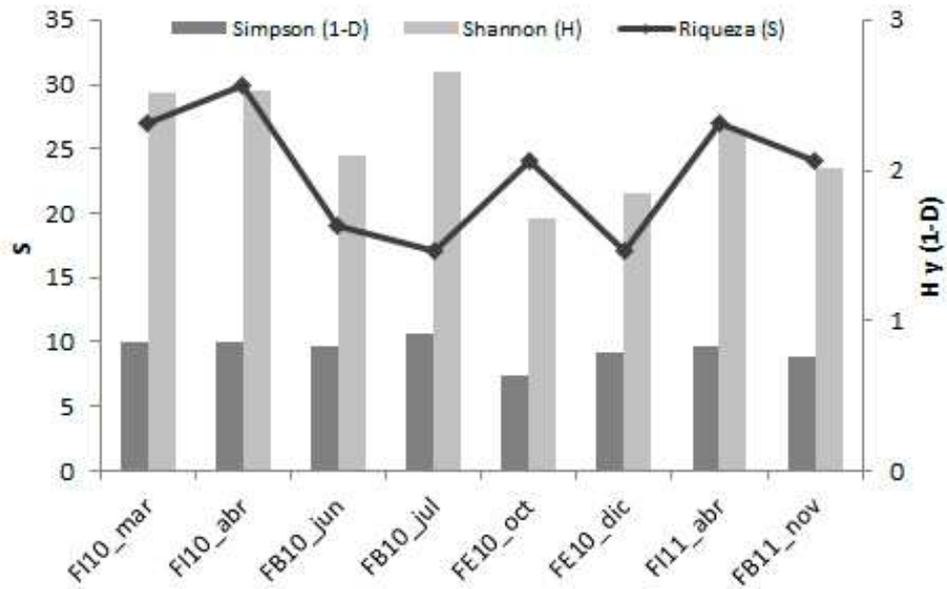


Figura 4.10: Valores de riqueza taxonómica (S), índice de diversidad de Shannon (H) y Simpson (1-D) de la comunidad zooplanctónica en cada hidroperíodo en la Laguna Irupé. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

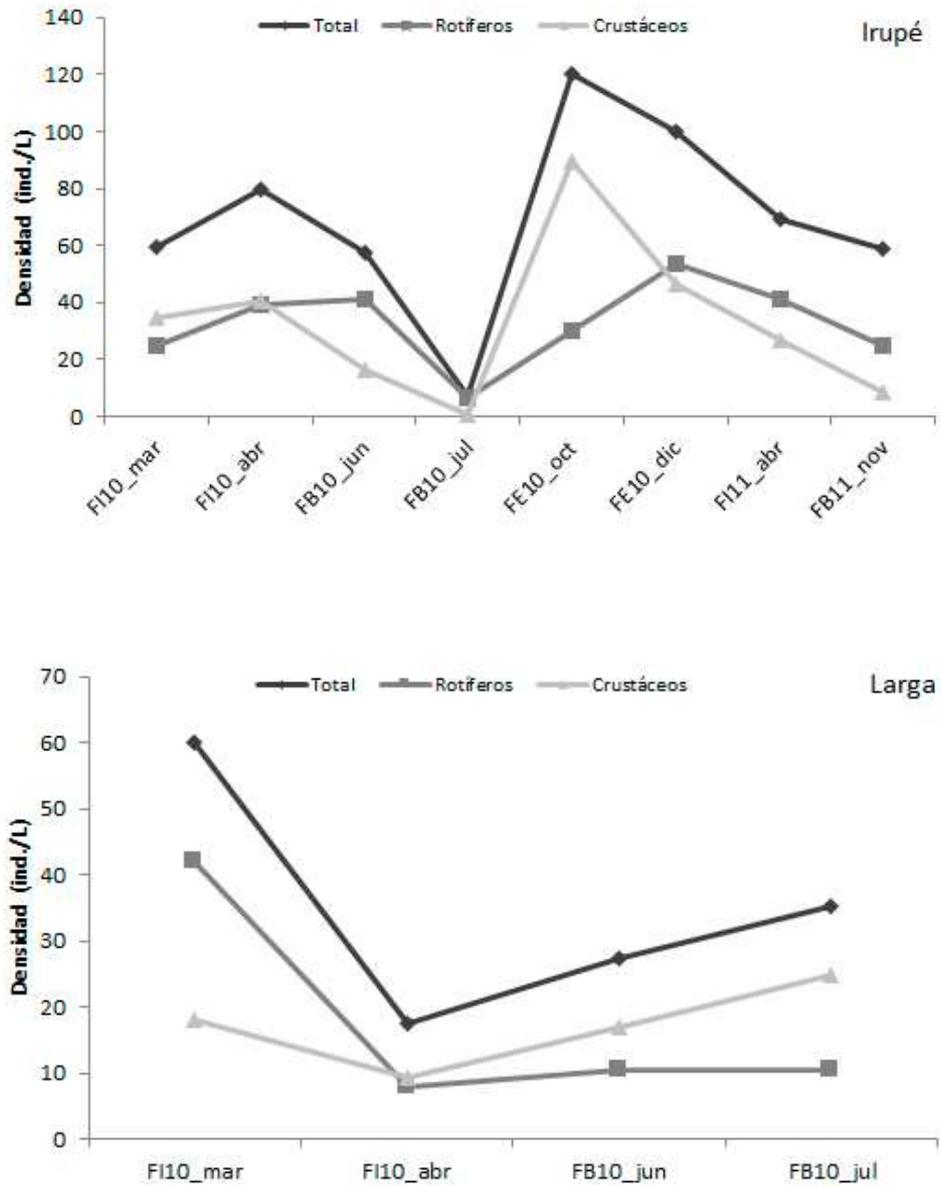


Figura 4.11: Densidad (individuo/L) de los *taxas* que componen la comunidad zooplanctónica en las lagunas Irupé (arriba) y Larga (abajo) en cada hidroperíodo. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

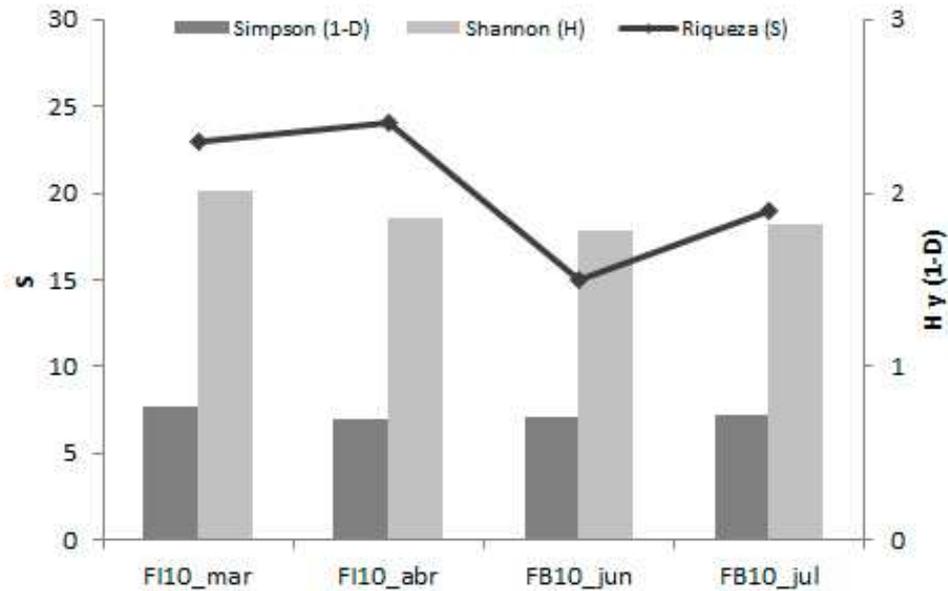


Figura 4.12: Valores de riqueza taxonómica (S), índice de diversidad de Shannon (H) y Simpson (D) de la comunidad zooplanctónica en cada hidoperíodo en la Laguna Larga. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante

El número total de *taxa* en la comunidad bentónica registrados en todo el período de muestreo fue de 32 en la Laguna Irupé y de 27 en la Laguna Larga. Estos *taxa* pertenecieron a seis *phyla* (Platyhelminthes, Nematoda, Annelida, Mollusca, Arthropoda y Chordata). Los *taxa* Oligochaeta y Chironomidae fueron los más abundantes y frecuentes en todos los meses de muestreo. Por otro lado, los *taxa* Ephemeroptera, Hirudinea y Platyhelminthes fueron muy frecuentes a pesar de una densidad menor (Apéndice 2).

Contrariamente a lo verificado en la comunidad zooplanctónica no se identificó diferencias significativas (KW, H = 6,134; p = 0,2683) en la composición del bentos entre los meses de muestreo en la laguna Irupé. En cambio, en la laguna Larga existieron diferencias (KW, H = 10,69; p = 0,001059) entre la fase de bajante e inundación (junio *versus* marzo, p = 0,01281; junio *versus* abril, p = 0,00025) y entre los dos meses de muestreo de la fase de bajante (junio *versus* julio, p = 0,0101) de 2010.

La densidad total del bentos tuvo una marcada variación con máximos registrados en la fase de inundación de 2010 y 2011 y de bajante de 2011 en la Laguna Irupé, mientras que en la laguna Larga los valores de densidad fueron similares durante todo el período muestreado (Figura 4.13). Por otro lado, la riqueza tuvo los mayores valores en meses de bajante y baja temperatura (junio) como también en otoño y

primavera con altura del río alta e intermedia, respectivamente (Figura 4.14 y Figura 4.15). Los valores de los índices de diversidad fueron bajos, con predominancia de oligoquetos y quironómidos (Tabla 4.6). Los mayores valores de diversidad registrados ocurrieron durante el período de bajante (Figura 4.14 y Figura 4.15), coincidiendo con la disminución de la densidad total de individuos (Figura 4.13). Sin embargo, la densidad total de individuos en este período fue reducida en ambas lagunas (Figura 4.13). Por otro lado, durante la primavera y en fase de bajante se observaron los valores más altos de riqueza y densidad de algunos grupos obteniendo comparativamente valores intermedios de diversidad y dominancia.

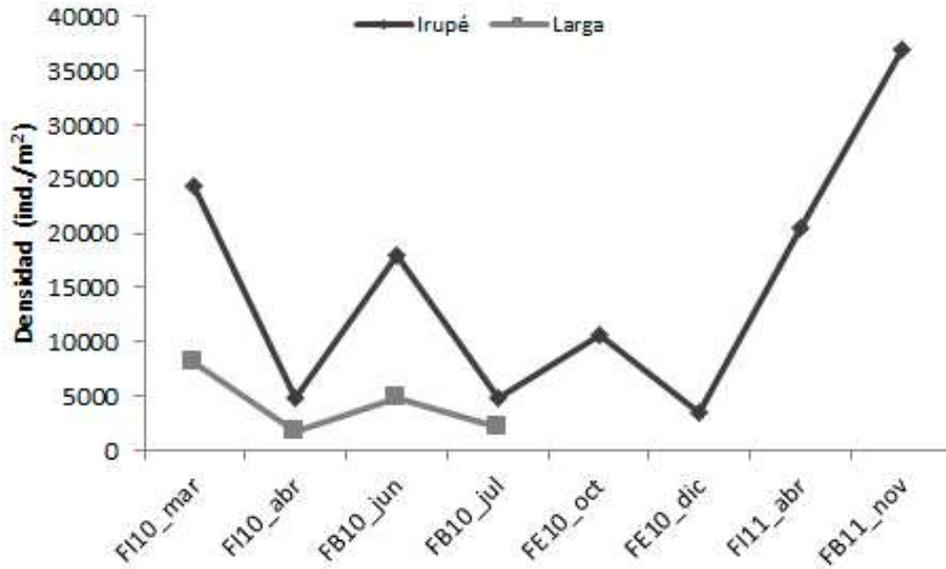


Figura 4.13: Densidad (individuo/L) de los *taxas* que componen la comunidad bentónica en las lagunas Irupé y Larga en cada hidropériodo. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

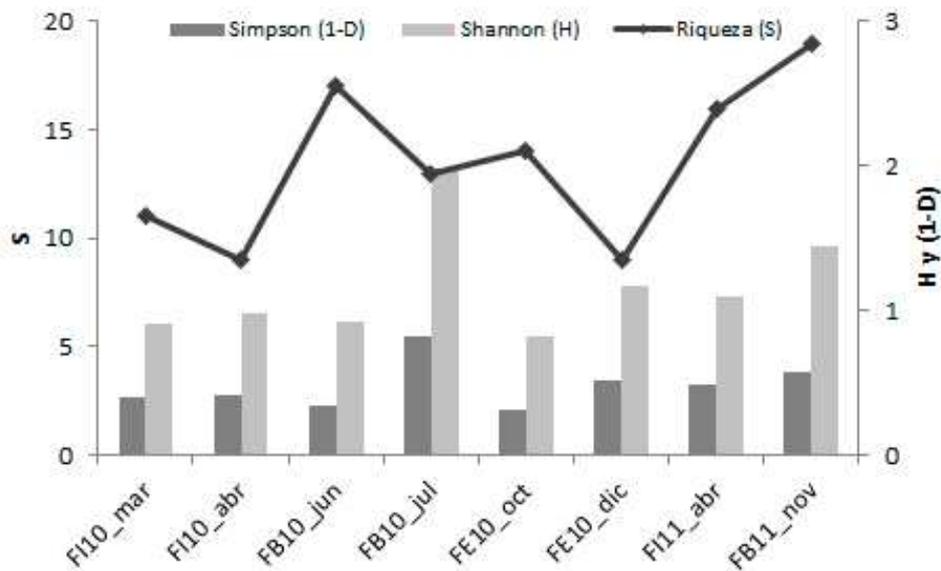


Figura 4.14: Valores de riqueza taxonómica (S), índice de diversidad de Shannon (H) y Simpson (D) de la comunidad bentónica en cada hidropériodo en la Laguna Irupé. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

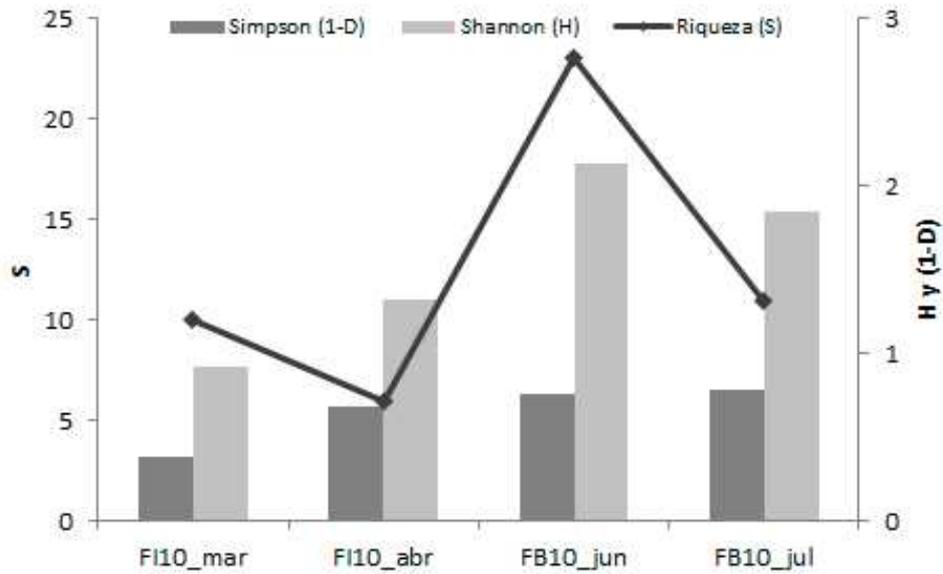


Figura 4.15: Valores de riqueza taxonómica (S), índice de diversidad de Shannon (H) y Simpson (D) de la comunidad bentónica en cada hidroperíodo en la Laguna Larga. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante.

El número total de *taxa* en la comunidad pleustónica identificados en todo el período de muestreo fue 75 en la Laguna Irupé y 39 en la Laguna Larga. Estos *taxa* pertenecieron a seis *phyla* (Platyhelminthes, Nematoda, Annelida, Mollusca, Arthropoda y Chordata). De la misma manera que en el bentos, los *taxa* Oligochaeta y Chironomidae fueron los abundantes y frecuentes en todos los meses de muestreo al igual que los *taxa* Caenidae, Hyalellidae (*Hyalella curvispina*) y Ancyliidae. Por otro lado, los *taxa* Hirudinea y Platyhelminthes fueron muy frecuentes con densidades altas según el mes de muestreo (Apéndice 3).

La composición de los *taxas* identificados en el pleuston fue diferente en ambas lagunas con relación a los distintos momentos del régimen hidrosedimentológico (KW, Irupé: $H = 14,62$; $p = 0,0070$; Larga: $H = 5,105$; $p = 0,02442$). En la laguna Irupé estas diferencias estuvieron principalmente relacionadas al período de bajante que difirió de todos los otros períodos con excepción de la fase de inundación de 2010 (Tabla 4.7). En laguna Larga, solamente la fase de bajante e inundación difirieron (marzo *versus* junio, $p = 0,00652$).

Tabla 4.7: Valores de probabilidad arrojados por el post test de Mann-Whitney en la comparación de la composición del pleuston de la laguna Irupé en cada momento del régimen hidrosedimentológico. El asterisco indica $p < 0,05$. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

		FI		FR		FS		FI	FR
		03/10	04/10	06/10	07/10	10/10	12/10	04/11	11/11
FI	03/10	—	0,5592	0,0453*	0,9198	0,9559	0,2657	0,1262	0,0968
	04/10		—	0,1548	0,4355	0,5494	0,1036	0,0316*	0,0271*
FR	06/10			—	0,0259*	0,0423*	0,0033*	0,0004*	0,0004*
	07/10				—	0,857	0,3522	0,1374	0,1208
FS	10/10					—	0,2928	0,1045	0,0971
	12/10						—	0,7129	0,6359
FI	04/11							—	0,8542
FR	11/11								—

La densidad total de la comunidad pleustónica fue en general mayor que las densidades totales de las comunidades zooplanctónicas y bentónicas. Los valores de densidad muy altos fueron obtenidos con *L. fortunei*, principalmente en fase de estiaje (Figura 4.16 y Figura 4.17). Con respecto a la riqueza en la laguna Irupé, se observó que luego de la fase de bajante del invierno de 2010 el número de *taxa* registrados aumentó, alcanzando los valores máximos en otoño y primavera en fase de inundación y bajante de 2011, respectivamente. Además del incremento de la riqueza, durante la primavera de 2010 y 2011 la densidad de *L. fortunei* aumentó provocando la disminución del índice de diversidad (Figura 4.18). Si no se incorpora en el cálculo los valores de *L. fortunei* la diversidad calculada también fue alta (Figura 4.18 y 4.19). En la Laguna Larga la vegetación alcanzó el extremo de la desaparición en invierno junto con la desecación de la laguna. Sin embargo, en otoño junto a la fase de inundación, los valores de riqueza y densidad fueron bajos, aumentando a fines de otoño durante la fase de estiaje (Figura 4.20). En relación a los índices de diversidad, en otoño junto a la fase de inundación se registró la menor diversidad con dominancia de larvas de quironómidos. La densidad de individuos aumentó hasta alcanzar el valor más alto en invierno junto con el momento de estiaje (Figura 4.17).

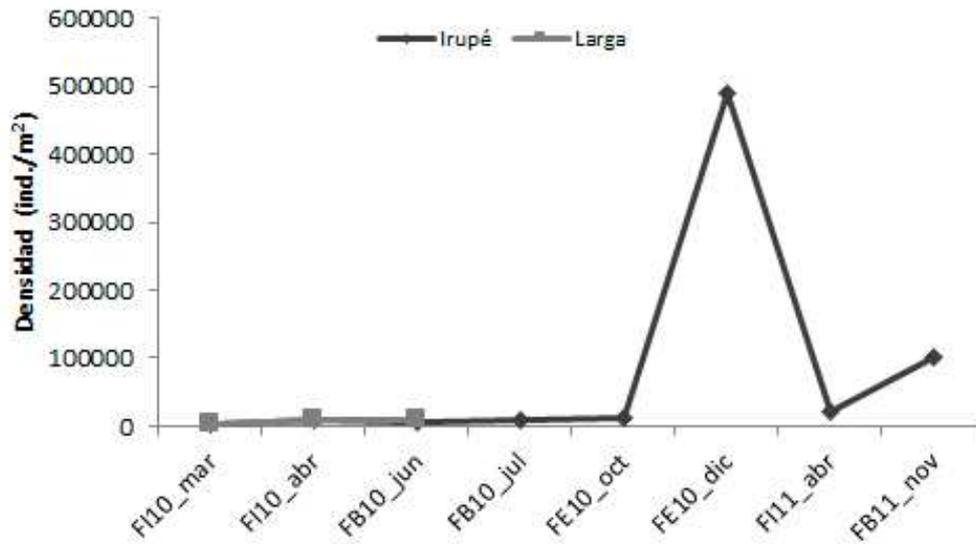


Figura 4.16: Densidad (individuo/L) de los *taxas* que componen la comunidad pleustónica en las lagunas Irupé y Larga en cada hidroperíodo incluyendo los registros de *L. fortunei*. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

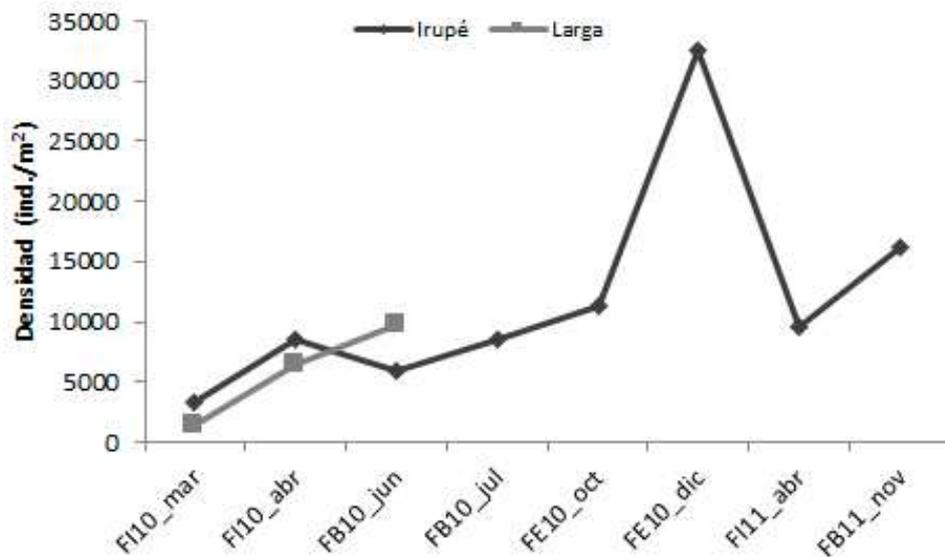


Figura 4.17: Densidad (individuo/L) de los *taxas* que componen la comunidad pleustónica en las lagunas Irupé y Larga en cada hidroperíodo excluyendo la presencia de *L. fortunei*. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

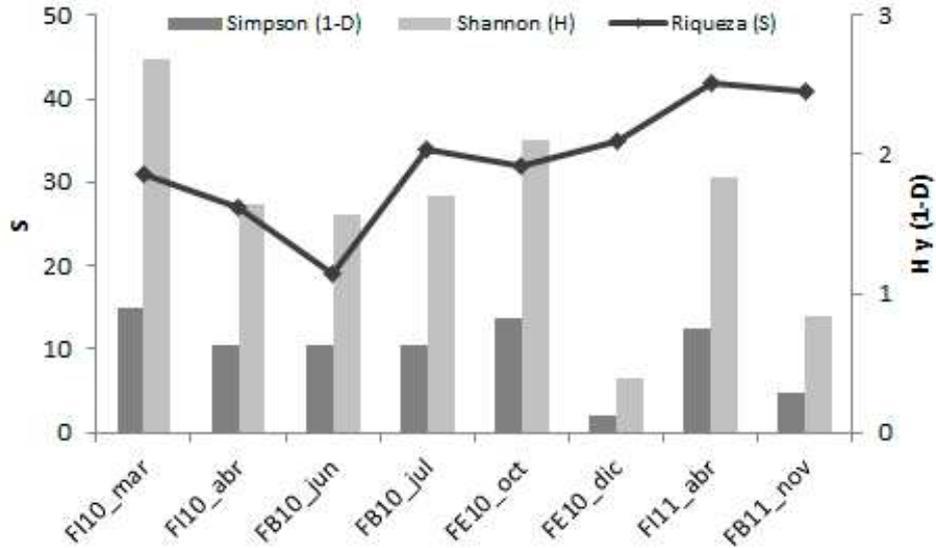


Figura 4.18: Valores de riqueza taxonómica (S), índice de diversidad de Shannon (H) y Simpson (D) de la comunidad pleustónica en cada hidroperíodo en la Laguna Irupé incluyendo la presencia de *L. fortunei*. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

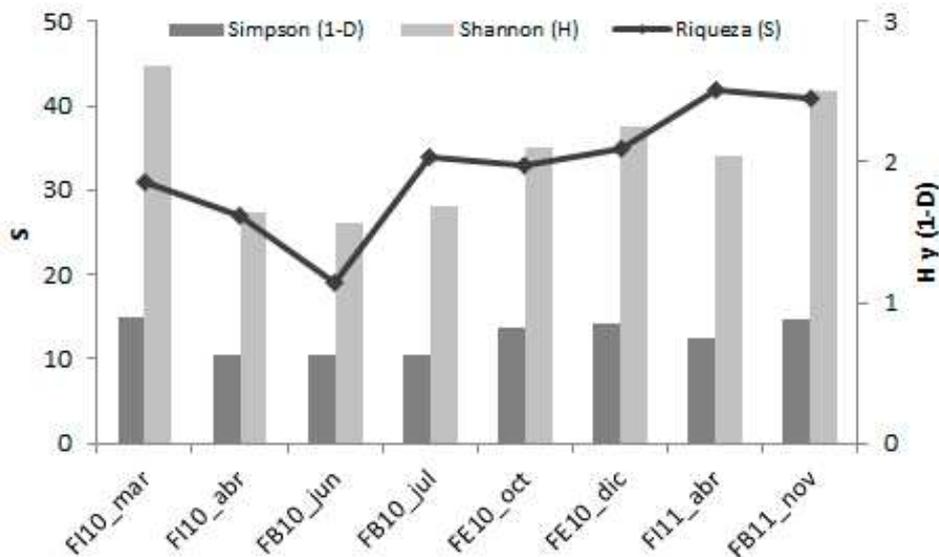


Figura 4.19: Valores de riqueza taxonómica (S), índice de diversidad de Shannon (H) y Simpson (D) de la comunidad bentónica en cada hidroperíodo en la Laguna Irupé excluyendo la presencia de *L. fortunei*. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

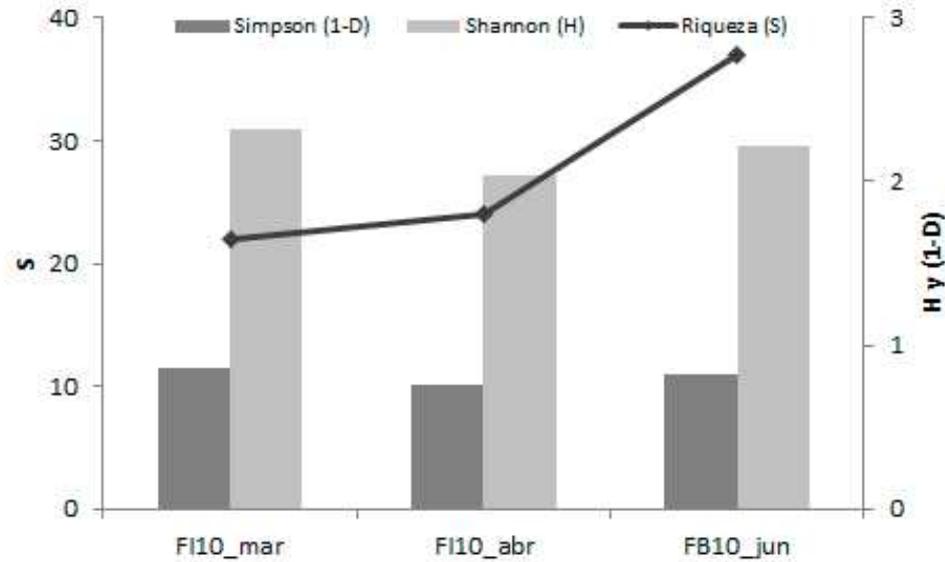


Figura 4.20: Valores de riqueza taxonómica (S), índice de diversidad de Shannon (H) y Simpson (D), en cada hidoperíodo en la Laguna Larga. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante.

3.4.1. Correlación de la composición de las comunidades de invertebrados a lo largo del ciclo hidrosedimentológico

Las correlaciones en la composición de las comunidades raramente se agruparon según el período del ciclo hidrosedimentológico. Sin embargo, los valores obtenidos por el coeficiente de correlación de Pearson fueron altos (Figura 4.21, Figura 4.22 y Figura 4.23). En el caso de la comunidad pleustónica de la laguna Irupé, se pudo observar que no hubo una clara diferenciación de la composición de la fauna entre ambas lagunas. Los últimos tres meses de muestreo (diciembre de 2010, abril y noviembre de 2011) fueron los disímiles del restante. Esta disimilitud puede estar relacionada a la presencia de individuos de *L. fortunei* y al aumento de la riqueza de *taxas* en estos meses (Figura 4.21).

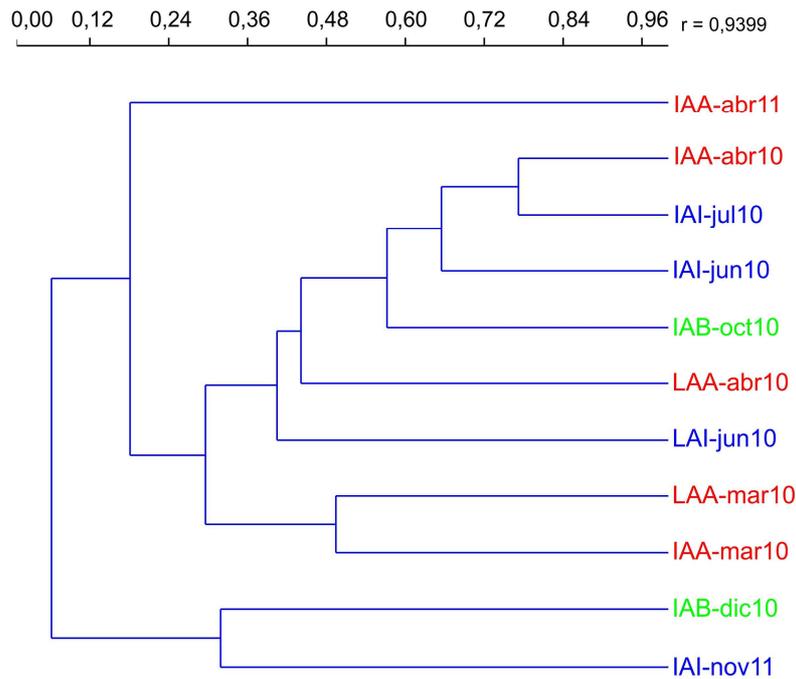


Figura 4.21: Dendrograma de afinidad a partir del coeficiente de Bray-Curtis en el que se indica la similitud de la composición de las comunidades pleustónicas entre los hidroperíodos en la laguna Irupé (I) y en la laguna Larga (L). AA: aguas altas, AI: aguas intermedias, AB: aguas bajas.

El análisis de la comunidad bentónica evidenció una mayor similitud entre el grupo conformado por junio y marzo de 2010 y abril y noviembre de 2012, contemplando el período de aguas altas e intermedias. Nuevamente no se observó una diferenciación de la composición de la fauna bentónica entre las lagunas. El agrupamiento de los meses de abril y julio de 2010 coincide con los menores valores de riqueza y diversidad de *taxas* registrados en la laguna Larga (Figura 4.22).

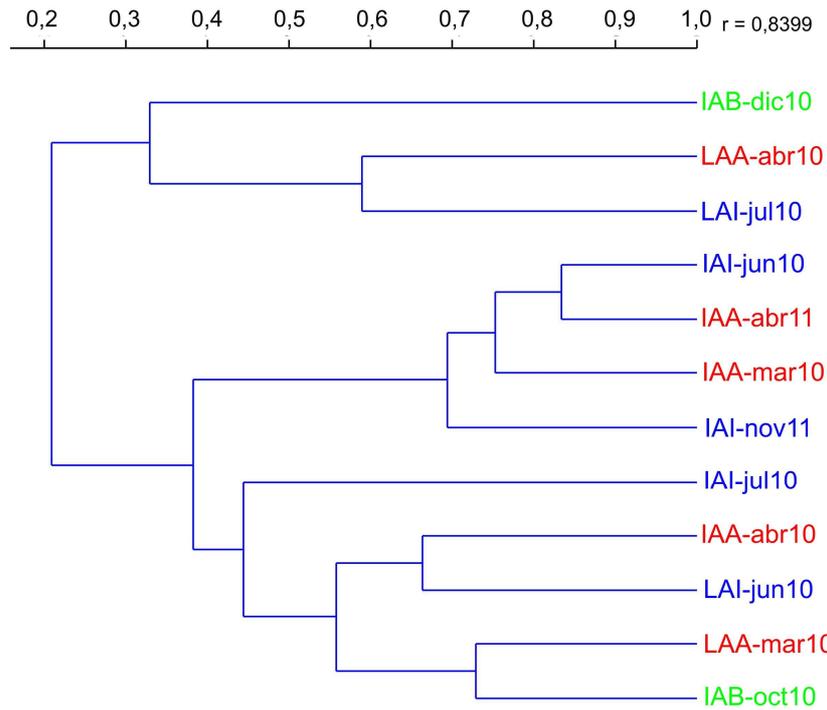


Figura 4.22: Dendrograma de afinidad a partir del coeficiente de Bray-Curtis en el que se indica la similitud de la composición de las comunidades bentónica entre los hidroperíodos en la laguna Irupé (I) y en la laguna Larga (L). AA: aguas altas, AI: aguas intermedias, AB: aguas bajas.

Con respecto a la comunidad zooplanctónica en la laguna Irupé, la mayor similitud fue verificada durante el período de aguas intermedias de la laguna Larga. Por otro lado, los meses de julio y diciembre de 2010 fueron los más disímiles en comparación al resto. Julio estuvo caracterizado por la baja densidad de individuos, mientras que en diciembre se registró el valor de densidad más alto (Figura 4.23).

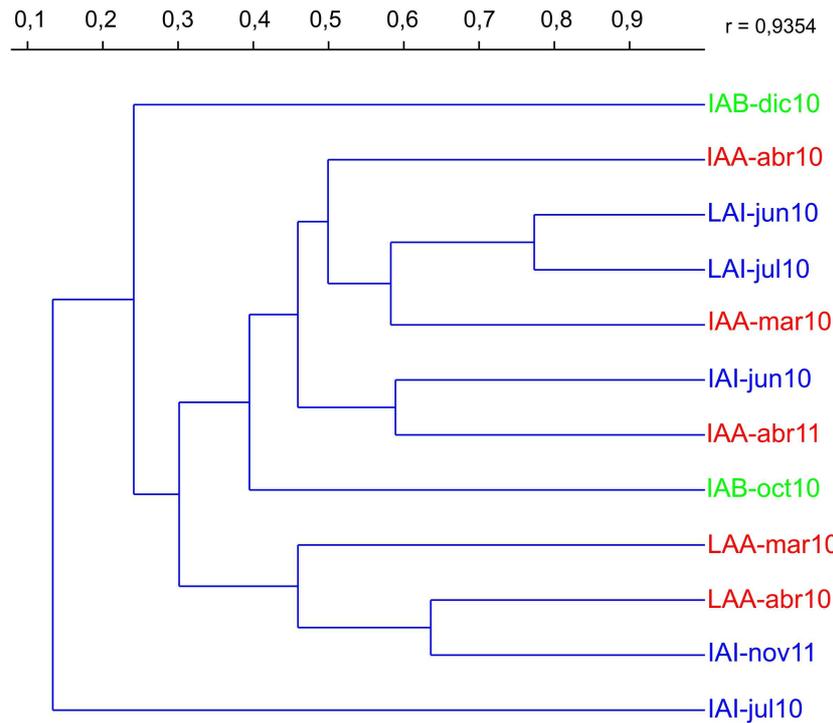


Figura 4.23: Dendrograma de afinidad a partir del coeficiente de Bray-Curtis en el que se indica la similitud de la composición de las comunidades zooplanctónica entre los hidroperíodos en la laguna Irupé (I) y en la laguna Larga (L). AA: aguas altas, AI: aguas intermedias, AB: aguas bajas.

3.5. Caracterización de los eslabones superiores

La riqueza específica de peces capturados fue mayor en la laguna Irupé (23) que en la laguna Larga (10). Estas especies pertenecieron a cinco órdenes (Characiformes, Siluriformes, Gimnotiformes, Perciformes y Myliobatiformes) y 13 familias. El dorado (*Salminus brasiliensis*) fue la especie más frecuente en los muestreos (Tabla 4.8).

En la laguna Irupé durante otoño y primavera de 2010 se registraron los mayores valores de riqueza, teniendo los máximos de abundancia durante la fase de estiaje. La mayor diversidad de especies se verificó en las mismas estaciones de mayor abundancia mientras que los menores valores pertenecen a invierno y fines de primavera junto a las fases de bajante e inundación de 2010 (Figura 4.24). En invierno ocurrió el aumento de la abundancia relativa de *P. maculatus* obteniéndose además en este período el menor índice de diversidad (Tabla 4.8). En la Laguna Larga, la riqueza de especies fue mayor durante la inundación con máximo de abundancia en la fase de bajante. La diversidad de especies también fue alta en los meses de aguas altas y menor en el período de agua intermedias) (Figura 4.25). De esta manera, los meses de junio y julio

de 2010 registraron los valores de mayor dominancia con pocas especies y abundancia relativa de una de ellas. En junio fue el caso de *P. lineatus* y en julio de *P. maculatus* (Tabla 4.8).

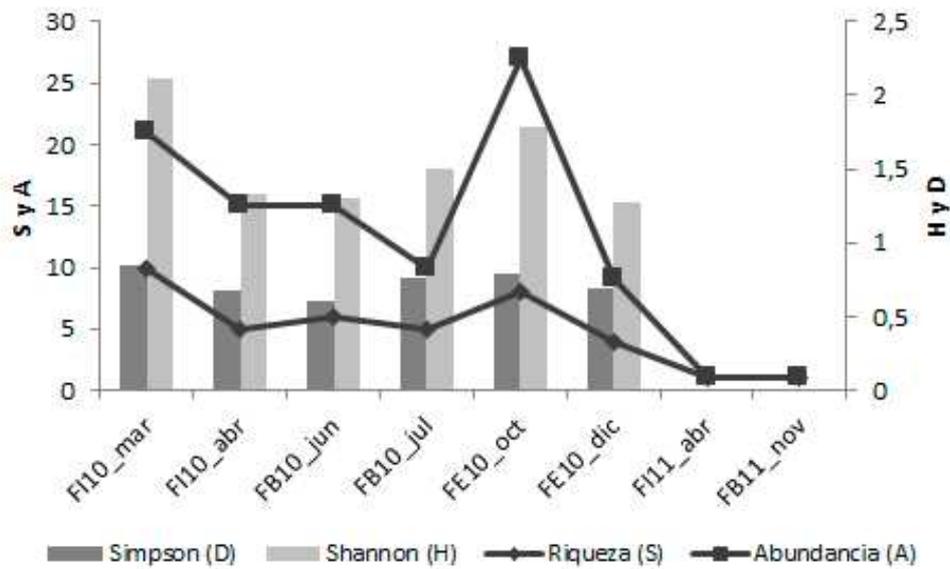


Figura 4.24: Valores de abundancia (A), riqueza específica (S), índice de diversidad de Shannon (H) y Simpson (D) de la comunidad íctica en cada hidroperíodo en la Laguna Irupé. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

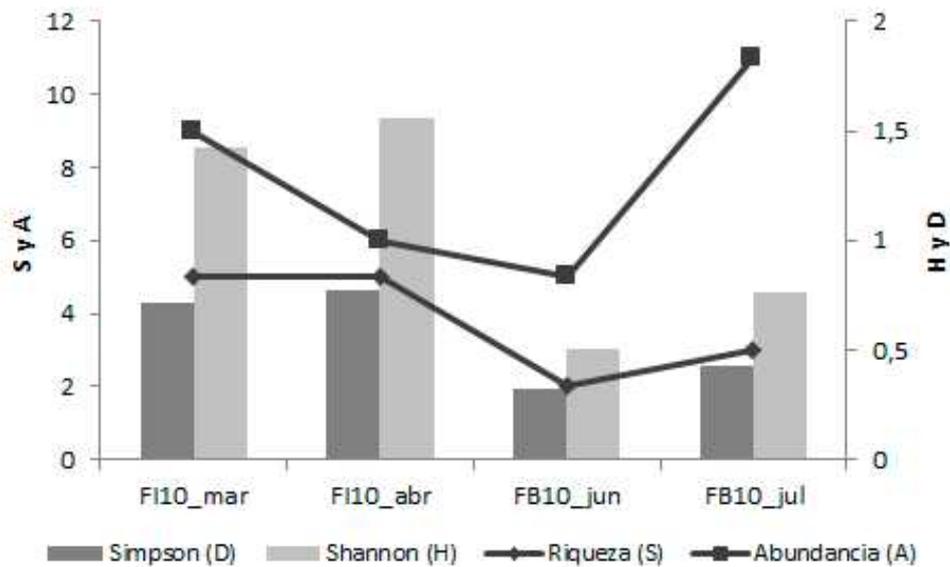


Figura 4.25: Valores de abundancia (A), riqueza específica (S), índice de diversidad de Shannon (H) y Simpson (D) de la comunidad íctica en cada hidroperíodo en la Laguna Irupé. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante.

Tabla 4.8: Abundancia de las especies de peces capturados en cada laguna e hidroperíodo. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

	Irupé						Larga					
	FI 03/10	FI 04/10	FB 06/10	FB 07/10	FE 10/10	FE 12/10	FI 04/11	FB 11/11	FI 03/10	FI 04/10	FB 06/10	FB 07/10
<i>Salminus brasiliensis</i>	2	4	2	3	2	0	0	0	1	1	1	0
<i>Brycon orbignyanus</i>	1	7	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0
<i>Pygocentrus nattereri</i>	2	0	0	0	0	4	0	0	0	1	0	0
<i>Serrasalmus maculatus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Tetragonopterus argenteus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Triportheus nematurus</i>	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Charax stenopterus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Bryconamericus sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
<i>Leporinus obtusidens</i>	0	0	0	0	1	1	0	1	2	1	0	0
<i>Schizodon borellii</i>	6	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Schizodon platae</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Cyphocharax platanus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Raphiodon vulpinus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i>	1	0	0	2	5	0	0	0	0	0	0	0
<i>Prochilodus lineatus</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	4	0
<i>Prochilodus platensis</i>	0	2	1	1	2	0	0	0	1	2	0	0
<i>Hoplias malabaricus</i>	0	0	0	3	10	0	0	0	0	0	0	0
<i>Pimelodus maculatus</i>	0	1	9	0	0	0	0	0	1	0	0	8
<i>Parapimelodus valenciennis</i>	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	0
<i>Sorubim lima</i>	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>Hoplosternum littorale</i>	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Eigenmannia trilineata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Crenicichla lepidota</i>	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0
<i>Crenicichla vittata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Potamotrygon motoro</i>	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
suma	21	15	15	10	27	9	1	1	9	6	5	11

La caracterización de los otros grupos de vertebrados no fue realizada cuantitativamente y sólo se trató de registrar la presencia de vertebrados acuáticos (aves, mamíferos y anfibios) en los sitios de muestreo. En el caso de las aves se registraron un total de 21 especies a lo largo de todas las campañas (Tabla 4.9). Es evidente que este registro está subestimado una vez que el horario de los avistamientos no fue el recomendado para este tipo de estudio.

La presencia de reptiles y mamíferos fue registrada en pocas oportunidades, mientras que la observación directa fue aún más escasa. Solamente una especie de tortuga y una de mamífero fueron observadas en el Laguna Larga. La tortuga *Phrynops hilarii* fue vista en el mes de junio de 2010 dentro de la laguna. En otras dos oportunidades, junio y octubre de 2010 se registraron huellas de pequeños mamíferos (Figura 4.26). En estos meses la Laguna Larga se encontraba desconectada del Río

Colastiné lo que posibilitó la observación de las huellas en el barro de la zona costera. La Laguna Irupé, por ser permanentemente conectada, no presenta zona de tierra firme aún en aguas bajas lo que imposibilita el registro de huellas. Luego de la observación y comparación de las huellas con ayuda de bibliografía específica (Pautasso 2008) se concluyó que ellas pertenecen a la comadreja común *Didelphis albiventris* (Marsupialia: Didelphidae).

De los registros bibliográficos de depredadores vertebrados de decápodos del valle aluvial del río Paraná medio se observó que las aves son las más frecuentes depredadoras de decápodos. De las 24 especies citadas como potenciales depredadoras, 14 corresponden a aves y de éstas, 7 son indicadas como potenciales depredadoras de *T. borellianus* (Tabla 4.9). Los demás vertebrados correspondieron a 6 especies de peces, 1 de anfibio y 3 de mamíferos. Sin embargo, solamente los peces del género *Pimelodus* y la rana criolla *L. ocellatus* presentaron registros de la especie de interés. Los datos disponibles para las especies de mamíferos mencionan la presencia de cangrejos pero no hacen referencia a la especie. Se estima que los cangrejos depredados pueden ser de los géneros *Dilocarcinus* y/o *Zilchiopsis* por el porte de los restos de cangrejos observados en la foto de la referencia citada. Además, se identificó restos del cangrejos *Dilocarcinus* sp en una muestra de restos fecales de *P. cancrivorus* capturada por Cristian Walker el 30 de setiembre de 2009 en una selva en galería del Arroyo Potrero (Arroyo Leyes, Santa Fe) (observación personal).

De los vertebrados avistados durante las campañas del presente estudio (Tabla 4.10), se destacan tres especies que poseen registros de depredación en *T. borellianus*. Ellos son varillero negro, biguá común y gallito común.

Tabla 4.9: Registros bibliográficos de depredadores de decápodos en el valle aluvial del Paraná medio.

Especies	Vernáculo	Decápodos	Referencia
Aves			
<i>Butoride striatus</i>	garcita azulada	<i>T. borellianus</i> , <i>M. borelli</i> y <i>P. argentinus</i>	Beltzer y Muñoz (2001) Beltzer (1983a), Beltzer y col. (2001)
<i>Casmerodius albus</i>	garza blanca	Crustáceos	Beltzer y col. (2001)
<i>Ncticorax ncticorax</i>	garza bruja	Crustáceos	Beltzer y col. (2001)
<i>Egretta alba</i>		Crustáceos	Beltzer y Oliveros (1981)
<i>Egretta thula</i>	garcita blanca	Crustáceos	Beltzer y Oliveros (1981)
<i>Chloroceryle amazona</i>	Martín pescador	Decápodos	Beltzer y Oliveros (1987)
<i>Taraba major</i>	batará grande	<i>T. borellianus</i>	Beltzer (1987)
<i>Agelainus cyanopus cyanopus</i>	tordo negro	<i>T. borellianus</i>	Beltzer y Paporello (1983)
<i>Aramides ypecaha</i>	ipecaá	<i>T. borellianus</i>	Beltzer (1984)
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	biguá común	<i>Palaemonidae</i>	Beltzer (1983b), Oliveros y Beltzer (1983)
<i>Podiceps major</i>	macá grande	<i>Palaemonidae</i> y <i>Trichodactylidae</i>	Beltzer y Oliveros (1982)
<i>Pitangus sulphuratus</i>	benteveo	<i>T. borellianus</i> y <i>M. borellii</i>	Beltzer (1983c)
<i>Gallinula chloropus</i>	pollona negra	<i>T. borellianus</i>	Lajmanovich y Beltzer (1993)
<i>Jacana jacana</i>	gallito común	<i>T. borellianus</i>	Beltzer y Paporello de Amsler (1984)
Peces			
<i>Pimelodus albicans</i>	moncholo blanco	<i>T. borellianus</i> y <i>T. pictus</i>	Bonetto y col. (1963)
<i>Pimelodus maculatus</i>	bagre amarillo	<i>T. borellianus</i>	Bonetto y col. et al (1963)
<i>Hoplias malabaricus</i>	tararira	<i>Palaemonidae</i>	Oliveros y Rossi (1991)
<i>Parapimelodus valenciennis</i>	bagre porteño	Decápodos	Cabrera y col. (1973)
<i>Sorubim lima</i>	surubí	<i>M. borellii</i>	Presente estudio
<i>Salminus brasiliensis</i>	dorado	<i>Palaemonidae</i>	Presente estudio
Anfibio			
<i>Leptodactylus ocellatus</i>	rana criolla	<i>T. borellianus</i>	López y col. (2005)
Mamíferos			
<i>Lontra longicaudis</i>	lobito de río	cangrejos	Pautasso (2008)
<i>Cerdocyon thous</i>	zorro de monte	cangrejos	Pautasso (2008)
<i>Procyon cancrivorus</i>	aguará popé	cangrejos	Pautasso (2008)



Figura 4.26: Huellas de las patas anteriores de la comadreja común *D. albiventris* observadas sobre suelo de arena húmedo en las proximidades de la zona acuática durante invierno y primavera de 2010 en la Laguna Larga.

Tabla 4.10: Lista de especies (presencia/ausencia) de aves, mamífero y reptil avistados en cada laguna e hidroperíodo. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

		Irupé						Larga					
		FI	FI	FB	FB	FE	FE	FI	FB	FI	FI	FB	FB
		03/10	04/10	06/10	07/10	10/10	12/10	04/11	11/11	03/10	04/10	06/10	07/10
Aves													
<i>Aramus guarauna</i>	Carau	1	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Vanellus chilensis</i>	Tero común	1	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0
<i>Polyborus plancus</i>	Carancho común	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Rostrhamus sociabilis</i>	Caracolero	1	1	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	Biguá	0	0	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0
<i>Egretta sp</i>	Garza o Garcita blanca	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	1	1
<i>Nycticorax nycticorax</i>	Gracita bruja	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Guira guira</i>	Pirincho	0	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Copaltres melanotus</i>	Carpintero real común	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>Notiochelidon cyanoleuca</i>	Golondrina barranquera	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Peroaria capitata</i>	Cardenilla	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Himantopus melanurus</i>	Tero real	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	1
<i>Rallus sanguinolentus</i>	Gallineta común	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1
<i>Jacana jacana</i>	Gallito común	0	0	0	0	1	0	1	1	0	0	0	0
<i>Harpiprion caerulescens</i>	Bandurria mora	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0
<i>Agelaius cyanopus</i>	Varillera negro (negrucho)	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0
<i>Megaceryle torquata</i>	Martin pescador	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Mimus saturninus</i>	Calandria	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Dendrocygna viduata</i>	Sirirí	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Myopsitta monachus</i>	Cotorra	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>Buteo polyosoma</i>	Aguilucho	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0

Capítulo 4 – Dieta natural, presas depredadores vs. régimen hidrosedimentológico

Mamíferos														
<i>Lontra longicaudis</i>	Lobito de río	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Reptiles														
<i>Phrynops hilarii</i>	Tortuga picuda	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0

3.5.1. Composición de la dieta de peces

Un total de 132 peces fueron capturados, siendo 101 en la Laguna Irupé y 31 en la Laguna Larga. El número, tamaño promedio y el grado de repleción de cada especie capturada es detallado en la Tabla 4.11. El porcentaje de peces con estómago repleto (3) y casi repleto (2) fue alto alcanzando el 62% de los peces de la Laguna Irupé y el 71% de la Laguna Larga (Figura 4.11). Los ítems encontrados en la dieta de los peces correspondieron a 28 grupos taxonómicos pertenecientes a siete *phyla*: Angiosperma, Chlorophyta, Nematoda, Annelida, Arthropoda, Mollusca y Chordata, además del ítem “detritus” que no es considerado un grupo taxonómico. Algunos de los ítems más frecuentes registrados en los contenidos analizados de todas las especies de peces fueron: restos vegetales, detritus, moluscos, larvas de quironómido y ninfas de efemeróptera. Las especies con mayor contenido de restos vegetales fueron *Brycon orbignyianus* y *Schizodon borellii*. Ya el contenido de los individuos de *Prochidolus lineatus* nunca varió, evidenciando en todos los casos gran cantidad de sedimento de fondo (detritus). Las especies con mayor riqueza de presas consumidas fueron *B. orbignyianus* y *Pimelodus maculatus* (Apéndice 5).

Durante la fase de inundación de 2010 los peces de la laguna Irupé consumieron con mayor frecuencia restos vegetales en comparación a otros ítems (Figura 4.27, 4.28). Estos resultados se deben al mayor número de *S. borellii* y *B. orbignyianus* capturados en este período. El mismo patrón se observó en la Laguna Larga en este momento registrando mayor frecuencia de detritus debido a la presencia de *Prochidolus platensis* (Figura 4.29, 4.30). La alta riqueza de ítems, así como la alta frecuencia relativa de restos vegetales, es debido a la presencia de *B. orbignyianus* (Apéndice 4).

En la fase de crecida y bajante se observó mayor riqueza de presas en ambas lagunas (Figura 4.31 y Figura 4.32). En ambos casos se registró la presencia del bagre *P. maculatus* en un alto porcentaje, lo que confirió esa alta diversidad. Es de suma importancia resaltar que este pez es un potencial depredador de *T. borellianus*, registrándose 22 individuos en los contenidos estomacales durante los muestreos de invierno. En este período también se registró el consumo de *M. borellii* por *P. maculatus* (Figura 4.33 y Figura 4.44) (Apéndice 5). Las presas más frecuentes en ambas lagunas son los peces, seguidos de las larvas de odonatos y quironómidos y luego de crustáceos como *T. borellianus*. Al contrario de lo ocurrido en los momentos mencionados, los peces durante los momentos de invierno estuvieron caracterizados por

la baja diversidad de presas (Figura 4.35 y Figura 4.36). En la laguna Irupé, la alta frecuencia de ocurrencia de peces se debe a la captura principalmente de especies piscívoras como *S. brasiliensis*, *Acestrorhincus pantaneiro* y *Hoplias malabaricus*. Por otro lado, la presencia de detritus se debe a la ocurrencia del pez detritívoro *P. platensis*. Algo similar ocurrió en la Laguna Larga, con mayor frecuencia de detritus debido a la presencia de *P. lineatus*. Ya la presencia de peces piscívoros estuvo representada por un único ejemplar de *S. brasiliensis* (Apéndice 5).

Durante el muestreo de octubre en la laguna Irupé, durante la fase de estiaje, a pesar de la mayor diversidad de peces capturados, estos presentaron en sus estómagos una menor diversidad de presas (Figura 4.24). De los ítems registrados, los microcrustáceos presentaron una alta frecuencia debido a la presencia del pez planctívoro *Parapimelodus valenciennis* (Figura 4.37). En este momento se encontraron 5 ejemplares de palaemónidos en el contenido de la boga *L. obtusidens*, siendo algunos identificados como *M. borellii*.

Aún en período de estiaje (diciembre), la abundancia de peces capturados disminuyó. En ese muestreo se capturaron tres especies de peces (Apéndice 5), de los cuáles la palometa *Pygocentrus nattereri*, provocó la mayor frecuencia de ocurrencia del ítem peces en los contenidos estomacales (Figura 4.38), mientras que el detritus estuvo representado intensamente por la presencia de *P. lineatus*. Restos vegetales y moluscos fueron encontrados en el estómago de *L. obtusidens*. Esto es debido al uso de raíces y hojas de camalote *E. crassipes*. Otro dato interesante es la presencia de 26 especímenes de *M. borellii* en el contenido estomacal de 2 *Sorubim lima*, siendo 19 de ellos encontrados en un mismo pez.

En los muestreos del año de 2011 se capturó solamente un ejemplar por mes. A pesar de haberse aplicado la misma metodología que los meses anteriores, la malla se recogió prácticamente sin peces. Sin embargo, el único espécimen de *L. obtusidens* capturado el mes de noviembre de 2011 tenía, al igual que el mes de diciembre de 2010, el estómago repleto de raíces de camalote con aproximadamente 250 pequeños mejillones dorados adheridos a ellas.

Con respecto a la composición de la dieta de peces en los distintos momentos del régimen hidrosedimentológico, se verificó que existen diferencias significativas tanto en la laguna Irupé (ANOSIM, $R = 0,118$; $p = 0,0001$) como en la Larga (ANOSIM, $R = 0,196$; $p = 0,001$). De hecho el valor de R sugiere una disimilitud en la composición

de los ítems en cada momento del ciclo hídrico. Los comparación de a pares mostró que las diferencias se dan entre todos los niveles hidrométricos ($p < 0,05$).

Tabla 4.11: Lista de especies informando el número de peces capturados, largo estándar promedio (LE) \pm desvío estándar (DE), grado de repleción del estómago (0, 1, 2 y 3) y porcentaje de estómagos con grado de repleción 2 y 3 (%R) en cada laguna e hidroperíodo. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

Fecha	Especie	N	LE	DE	0	1	2	3	%R
Laguna Irupé									
FI 03/10	<i>S. brasiliensis</i>	2	23,15	5,02	1	0	0	1	50
	<i>S. borellii</i>	6	21,48	1,04	0	2	2	2	66,7
	<i>C. platanus</i>	1	13,00		0	0	0	3	100
	<i>P. nattereri</i>	2	18,45	1,34	0	1	1	0	50,0
	<i>S. maculatus</i>	2	10,40	0,85	0	1	0	1	50,0
	<i>T. argenteus</i>	2	7,90	0,42	0	0	1	1	100
	<i>T. nematurus</i>	3	12,40	12,40	0	0	1	2	100
	<i>R. vulpinus</i>	1	25,20		1	0	0	0	0
	<i>B. orbignyus</i>	1	19,30		0	0	0	1	100
	<i>A. pantaneiro</i>	1	24,20		1	0	0	0	0
FI 04/10	<i>S. brasiliensis</i>	4	28,23	9,30	2	2	0	0	0
	<i>B. orbignyus</i>	7	21,69	1,03	0	0	2	5	100
	<i>P. maculatus</i>	1	15,70		0	1	0	0	0
	<i>P. platensis</i>	2	16,25	1,48	0	0	1	1	100
	<i>S. borellii</i>	1	21,50		0	0	0	1	100
FB 06/10	<i>P. maculatus</i>	9	24,48	4,46	0	1	1	7	88,9
	<i>S. brasiliensis</i>	2	24,15	5,44	0	0	1	0	50
	<i>P. platensis</i>	1	16,80		0	0	0	1	100
	<i>G. inaequilabiatus</i>	1	15,30		0	0	0	1	100
	<i>C. stenopterus</i>	1	5,80		0	1	0	0	0
	<i>C. lepidota</i>	1	6,90		0	0	1	0	100
FB 07/10	<i>S. brasiliensis</i>	3	31,10	4,33	2	0	0	1	33,3
	<i>A. pantaneiro</i>	2	27,30	0,71	1	0	0	1	50
	<i>H. malabaricus</i>	3	30,30	9,42	2	0	0	1	33,3
	<i>P. platensis</i>	3	18,70	0,17	0	1	0	2	66,7
	<i>S. platae</i>	1	22,00		0	0	0	1	100
FE 10/10	<i>S. brasiliensis</i>	2	37,75	0,35	2	0	0	0	0
	<i>H. malabaricus</i>	10	32,01	6,31	8	0	0	2	20

Capítulo 4 – Dieta natural, presas depredadores vs. régimen hidrosedimentológico

	<i>H. littorale</i>	2	15,85	0,21	2	0	0	0	0
	<i>A. pantaneiro</i>	5	27,32	1,03	4	0	1	0	20
	<i>P. valenciennis</i>	4	20,14	0,81	0	1	2	1	75
	<i>C. vittata</i>	1	28,80		0	0	1	0	100
	<i>P. platensis</i>	2	19,80	1,41	0	1	0	1	50
	<i>L. obtusidens</i>	1	20,00		0	0	0	1	100
FE 12/10	<i>L. obtusidens</i>	1	27,80		0	0	0	1	100
	<i>S. lima</i>	2	31,05	0,21	0	0	0	2	100
	<i>P. lineatus</i>	2	18,90	0,14	0	0	0	2	100
	<i>P. nattereri</i>	4	14,05	2,64	0	0	2	2	100
FI 04/10	<i>L. obtusidens</i>	1	28,50		0	0	1	0	100
FB11/11	<i>P. motoro</i>	1							0
Laguna Larga									
FI 03/10	<i>S. brasiliensis</i>	1	19,80		0	1	0	0	0
	<i>P. maculatus</i>	1	15,80		0	0	0	1	100
	<i>P. platensis</i>	1	17,50		0	0	0	1	100
	<i>B. orbignyianus</i>	4	21,30	0,80	0	0	1	3	100
	<i>L. obtusidens</i>	2	19,45	0,07	0	0	2	0	100
FI 04/10	<i>P. nattereri</i>	1	18,50		1	0	0	0	0
	<i>S. maculatus</i>	1	12,00		1	0	0	0	0
	<i>S. brasiliensis</i>	1	26,00		0	0	0	1	100
	<i>L. obtusidens</i>	1	20,50		0	1	0	0	0
	<i>P. platensis</i>	2	16,75	1,48	0	1	0	1	50
FB 06/10	<i>P. lineatus</i>	4	16,63	0,45	0	0	0	4	100
	<i>S. brasiliensis</i>	1	23,20		0	1	0	0	0
FB 07/10	<i>P. maculatus</i>	8	13,15	1,88	1	2	2	3	62,5
	<i>E. trilineata</i>	1	14,70		0	0	0	1	100
	<i>Bryconamericus sp</i>	2	4,25	0,21	0	0	1	1	100

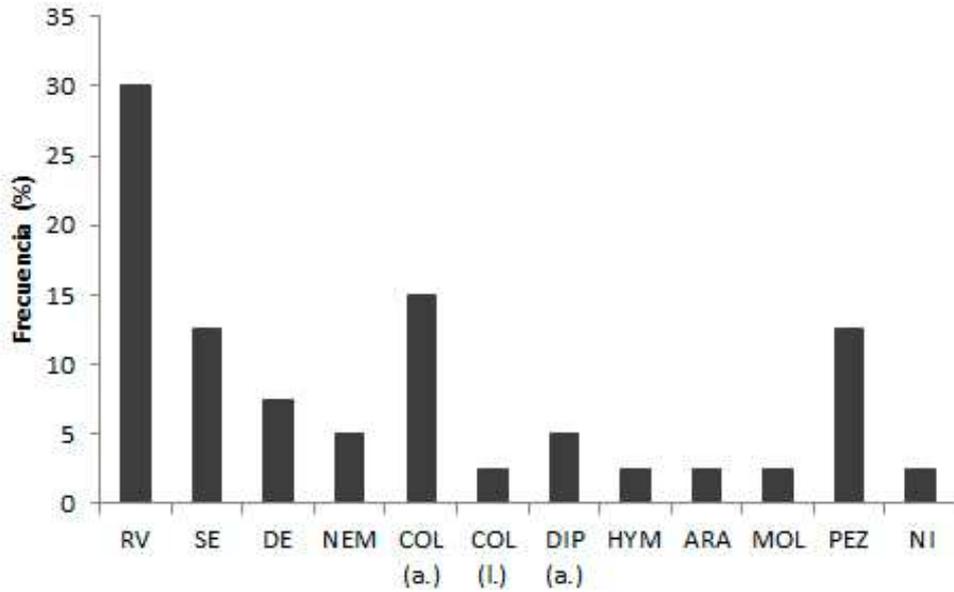


Figura 4.27: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en los contenidos estomacales de los peces capturados en fase de inundación (marzo) 2010 en la Laguna Irupé (ver leyenda en Tabla 4.12).

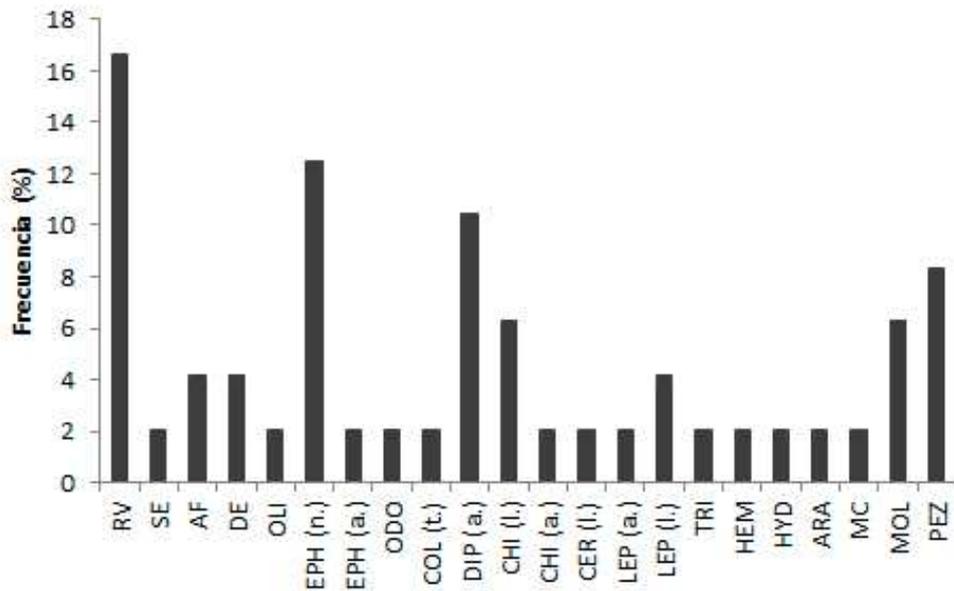


Figura 4.28: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en los contenidos estomacales de los peces capturados en fase de inundación (abril) de 2010 en la Laguna Irupé (ver leyenda en Tabla 4.12).

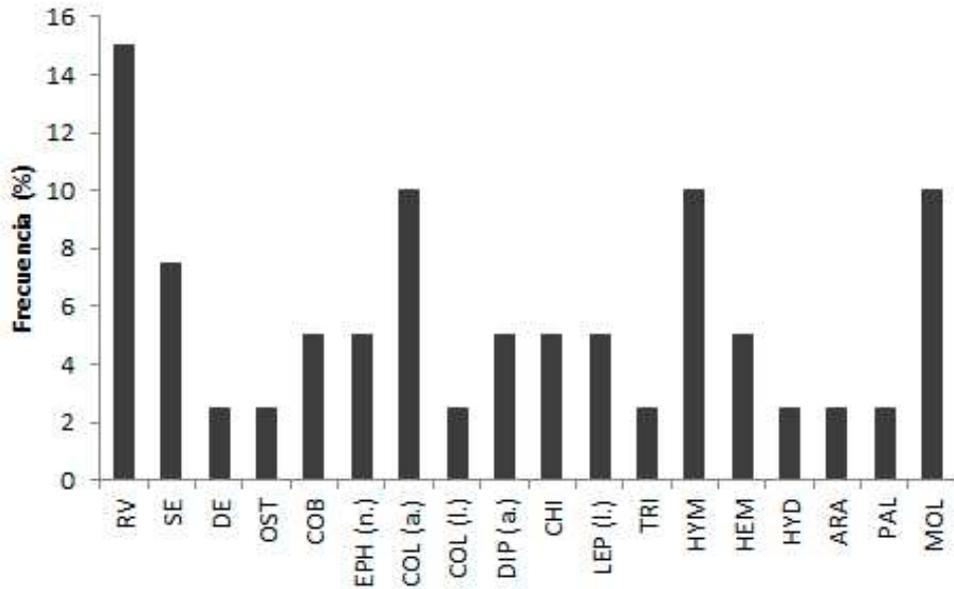


Figura 4.29: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en los contenidos estomacales de los peces capturados en fase de inundación (marzo) 2010 en la Laguna Larga (ver leyenda en Tabla 4.12).

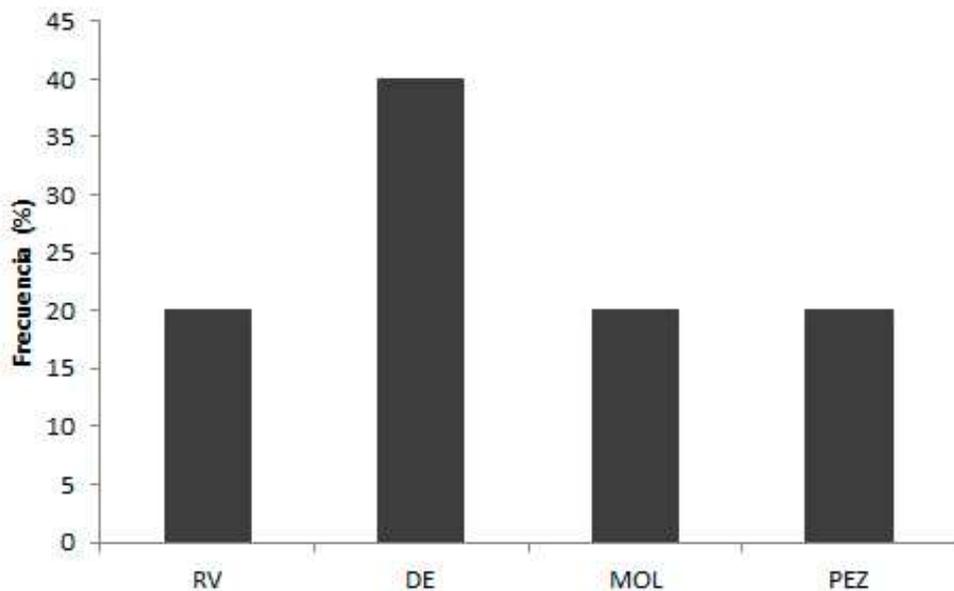


Figura 4.30: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en los contenidos estomacales de los peces capturados en fase de inundación (abril) de 2010 en la Laguna Larga (ver leyenda en Tabla 4.12).

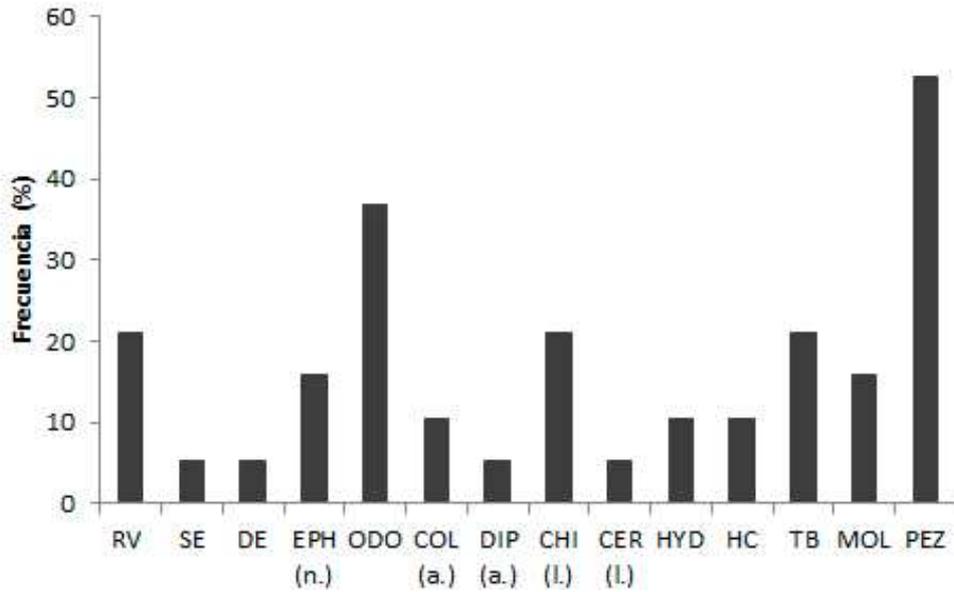


Figura 4.31: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en los contenidos estomacales de los peces capturados en fase de bajante (junio) 2010 en la Laguna Irupé (ver leyenda en Tabla 4.12).

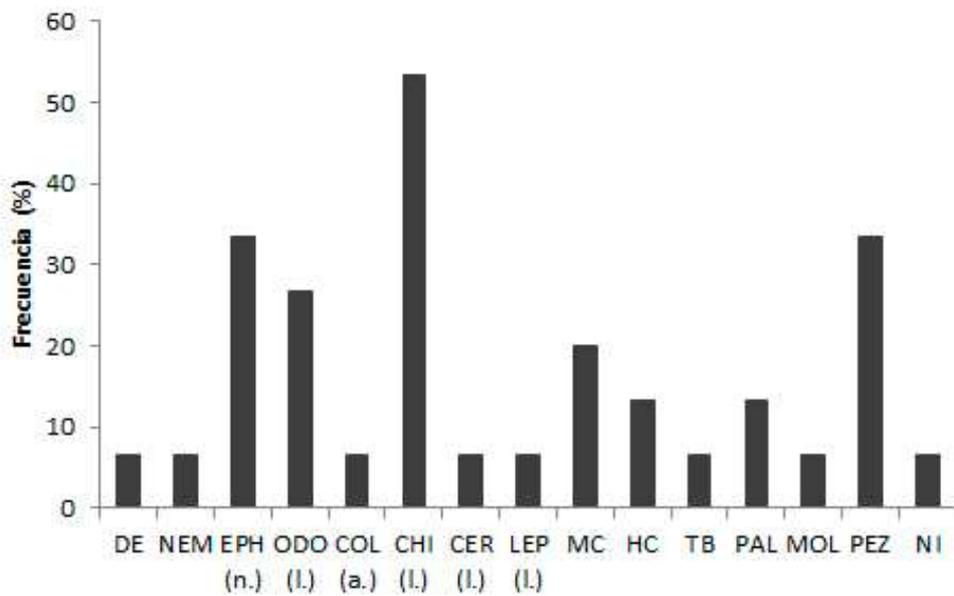


Figura 4.32: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en los contenidos estomacales de los peces capturados en fase de bajante (julio) de 2010 en la Laguna Larga (ver leyenda en Tabla 4.12).

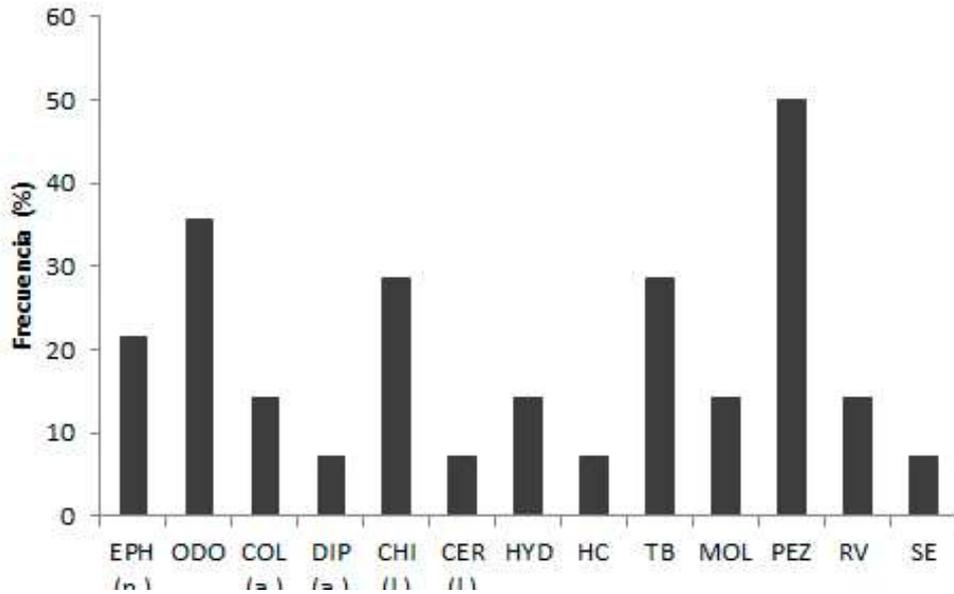


Figura 4.33: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en el contenido estomacales de los ejemplares de *P. maculatus* capturados en fase de bajante (junio) de 2010 en la Laguna Irupé (ver leyenda en Tabla 4.12).

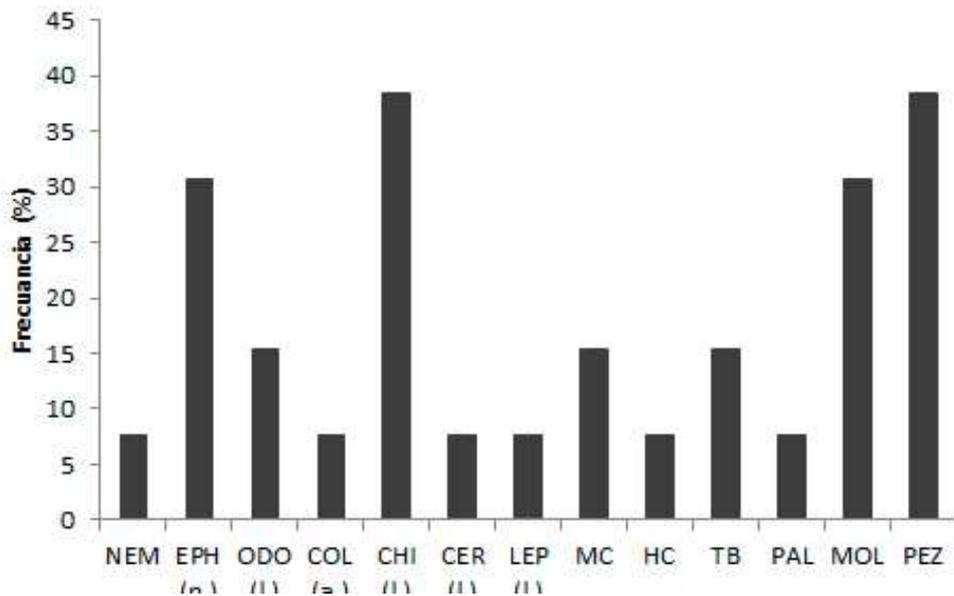


Figura 4.34: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en los contenidos estomacales de los ejemplares de *P. maculatus* capturados en fase de bajante (julio) de 2010 en la Laguna Larga (ver leyenda en Tabla 4.12).

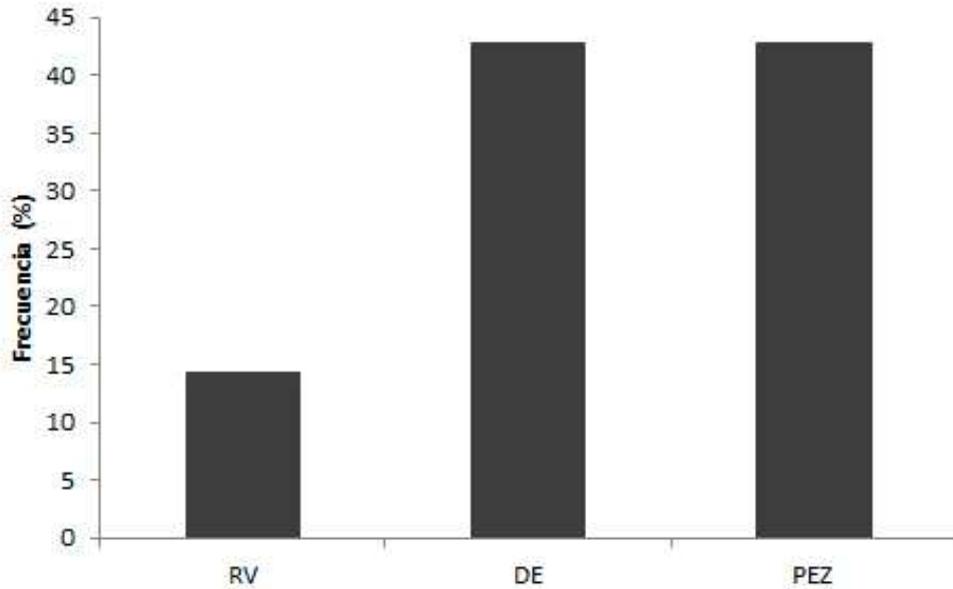


Figura 4.35: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en los contenidos estomacales de los peces capturados en fase de bajante (julio) de 2010 en la Laguna Irupé (ver leyenda en Tabla 4.12).

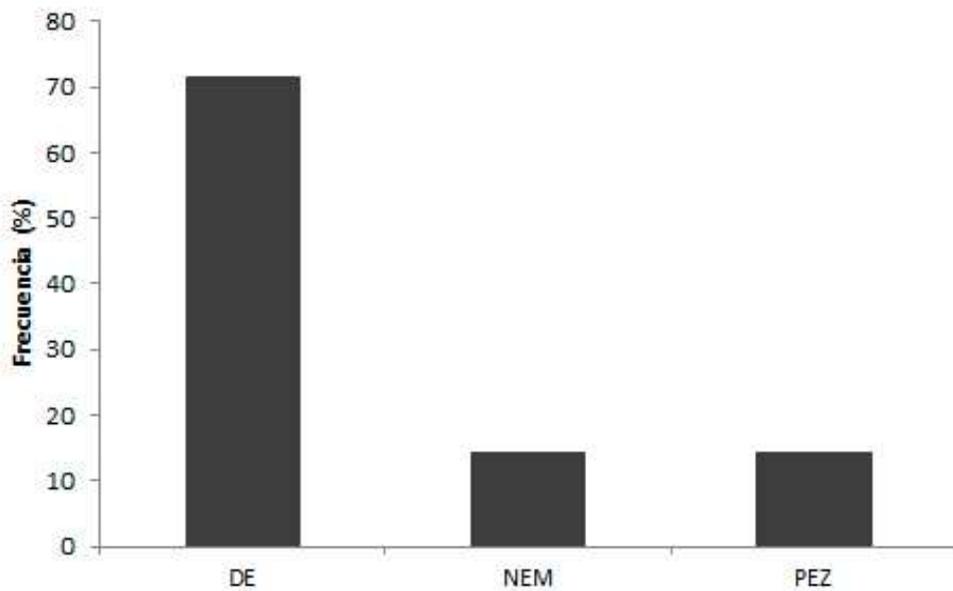


Figura 4.36: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en los contenidos estomacales de los peces capturados en fase de bajante (junio) de 2010 en la Laguna Larga (ver leyenda en Tabla 4.12).

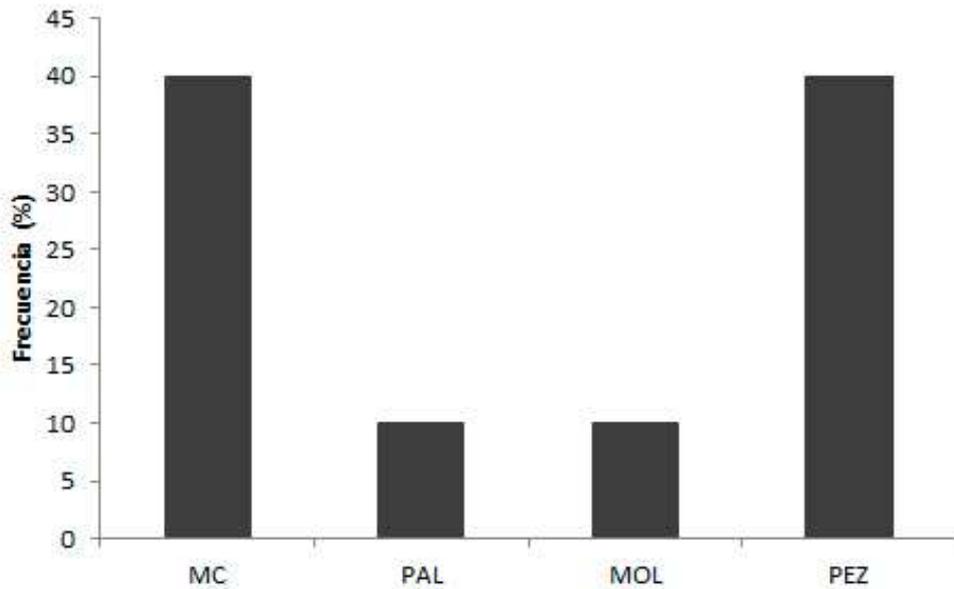


Figura 4.37: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en los contenidos estomacales de los peces capturados en fase de estiaje (octubre) de 2010 en la Laguna Irupé.

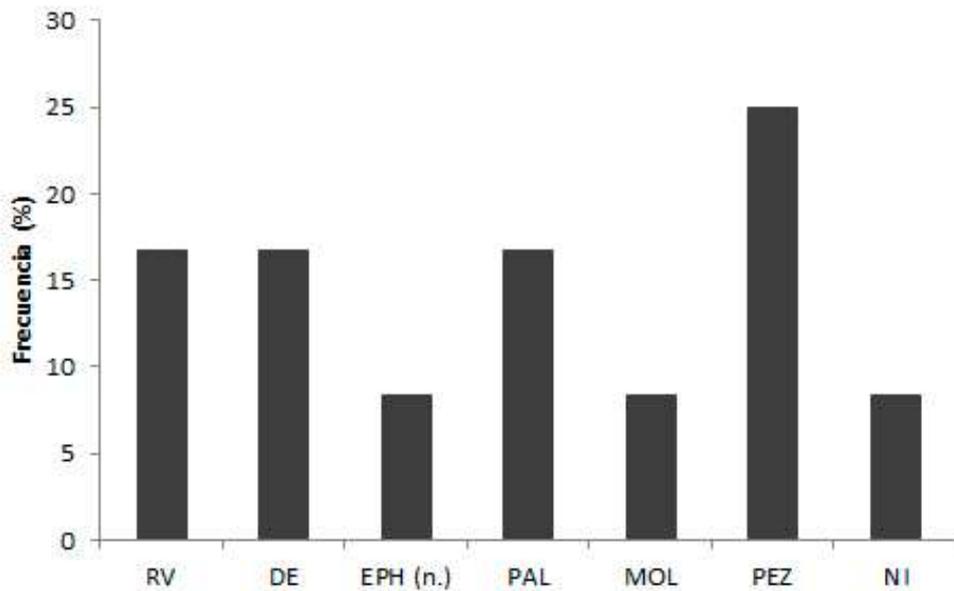


Figura 4.38: Frecuencia de ocurrencia de los ítems presa registrados en los contenidos estomacales de los peces capturados en fase de estiaje (diciembre) de 2010 en la Laguna Irupé (ver leyenda en Tabla 4.12).

Tabla 4.12: Abreviaturas utilizadas para denominar a las presas encontradas en los contenidos estomacales de peces.

Abreviaturas	Denominaciones	Abreviaturas	Denominaciones
RV	Restos vegetales	HYM	Hymenoptera
AF	Algas filamentosas	HEM	Hemiptera
SE	Sedimento	HYD	Hydrachnidia
DE	Detritus	ARA	Araneae
NEM	Nematoda	OST	Ostracoda
OLI	Oligochaeta	MC	Microcrustáceos
HIR	Hirudinea	HC	<i>Hyalella curvispina</i>
COB	Collembola	TB	<i>T. borellianus</i>
EPH	Ephemeroptera	PAL	Palaemonidae
ODO	Odonata	MOL	Mollusca
COL	Coleoptera	PEZ	Pez no identificado
CHI	Chironomidae	NI	No identificado
DIP	Diptera	a.	Adultos
CER	Ceratopogonidae	l.	Larva
LEP	Lepidoptera	n.	Ninfa
TRI	Trichoptera	t.	Terrestre

3.6. Caracterización de las poblacionales de *T. borellianus*

Laguna Irupé

Un total de 168 cangrejos fueron capturados en la Laguna Irupé durante este estudio. El 43,6 % fueron hembras, 50,3 % machos y 22,8 juveniles (Tabla 4.13).

La distribución de talla fue variando en los diferentes hidroperíodos (KW, H = 29,06; p = 0,00014). Las diferencias encontradas fueron entre el mes de octubre y los meses de marzo (p = 0,03187), julio (p = 0,00269) y diciembre (p = 0,00246) de 2010; y entre el mes abril de 2011 y los meses de marzo (p = 0,00098), julio (p = 0,00026), y diciembre de 2010 (p = 0,00012) y noviembre de 2011 (p = 0,00667). En los meses de aguas altas se capturó un mayor porcentaje de cangrejos de talla media a grande y muy pocos individuos pequeños (Figura 4.39 y Figura 4.40). Durante el la fase de bajante del invierno hubo una disminución en el número de ejemplares con gran variación en proporción relativa de tallas, (Figura 4.39). Durante aguas bajas, la población estuvo representada por más del 50% de individuos de talla media (Figura 4.40).

Tabla 4.13: Porcentaje de hembras, machos y juveniles de *T. borellianus* en cada laguna e hidroperíodo.

Fechas	Laguna Irupé			Laguna Larga		
	hembras	machos	juveniles	hembras	machos	juveniles
FI 03/10	40	40	25	71,4	28,6	0
FI 04/10	23,8	47,6	28,6	40	60	0
FB 06/10	50	0	50	71,4	28,6	0
FB 07/10	61,5	38,5	0	40	60	0
FE 10/10	42,9	42,9	14,3			
FE 12/10	66,7	33,3	0			
FI 04/11	32,4	21,6	45,9			
FB 11/11	31,25	50	18,75			

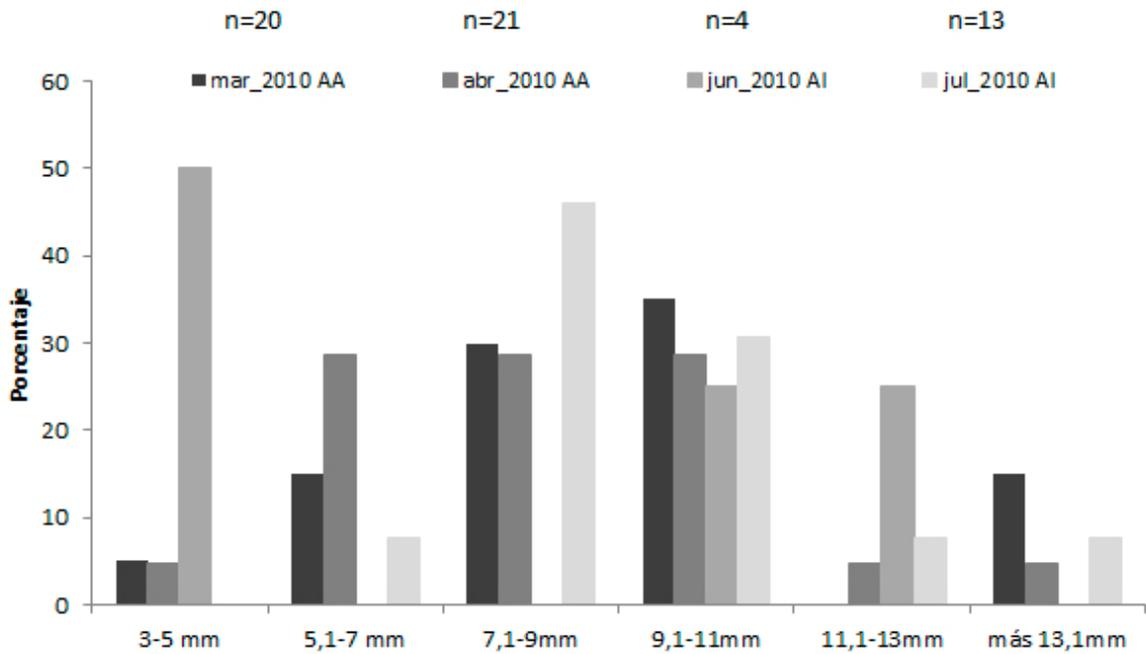


Figura 4.39: Distribución de los rangos de tamaño de los individuos capturados en aguas altas (AA) e intermedias (AI) de 2010 en la Laguna Irupé. Arriba se detalla el número de individuos capturados en cada fecha de muestreo.

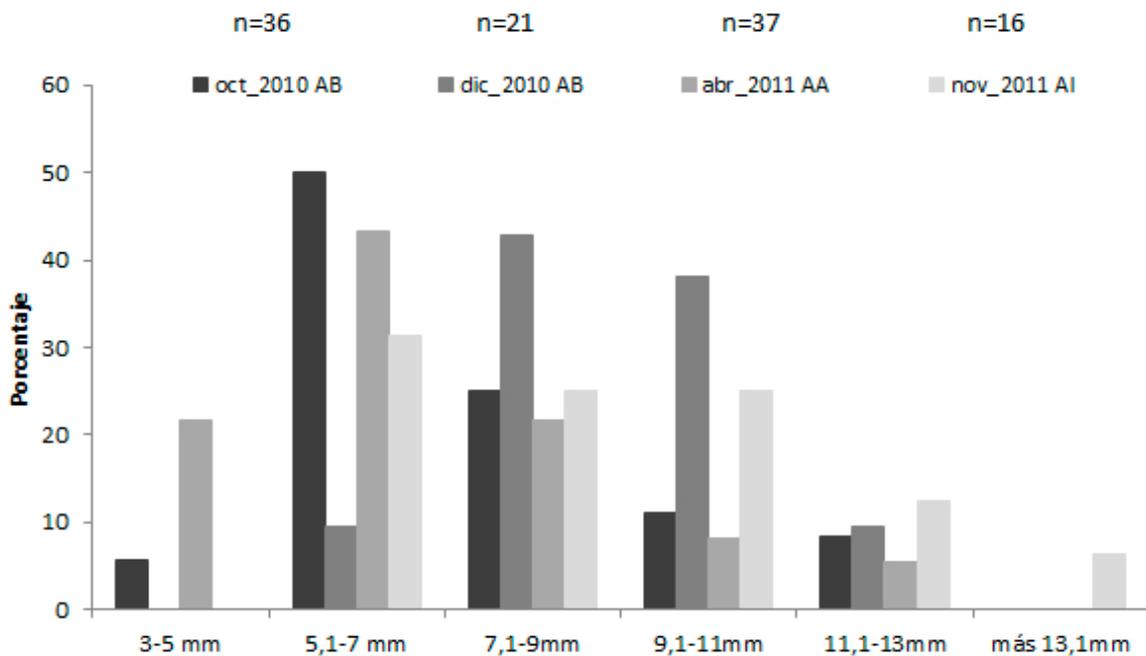


Figura 4.40: Distribución de los rangos de tamaño de los individuos capturados en aguas bajas (AB) de 2010 y aguas altas (AA) e intermedias (AI) de 2011 en la Laguna Irupé. Arriba se detalla el número de individuos capturados en cada fecha de muestreo.

Laguna Larga

Un total de 29 cangrejos fueron capturados en la laguna Larga, siendo 55,7% hembras y 44,3% machos. Ningún juvenil entre 3 y 5 mm fue muestreado (Tabla 4.13).

Cuanto a la distribución de tallas, no se encontraron diferencias significativas (KW, H = 3,865; p = 0,2764) entre los meses de muestreo. En aguas altas se capturaron más individuos de tallas intermedias (entre 7,1 y 11 mm) y menos individuos en los extremos (Figura 4.41). En cambio, durante aguas intermedias se capturó un alto porcentaje de cangrejos grandes (9,1 y 11 mm AC) y algunos muy grandes (más de 11 mm de AC) (Figura 4.41).

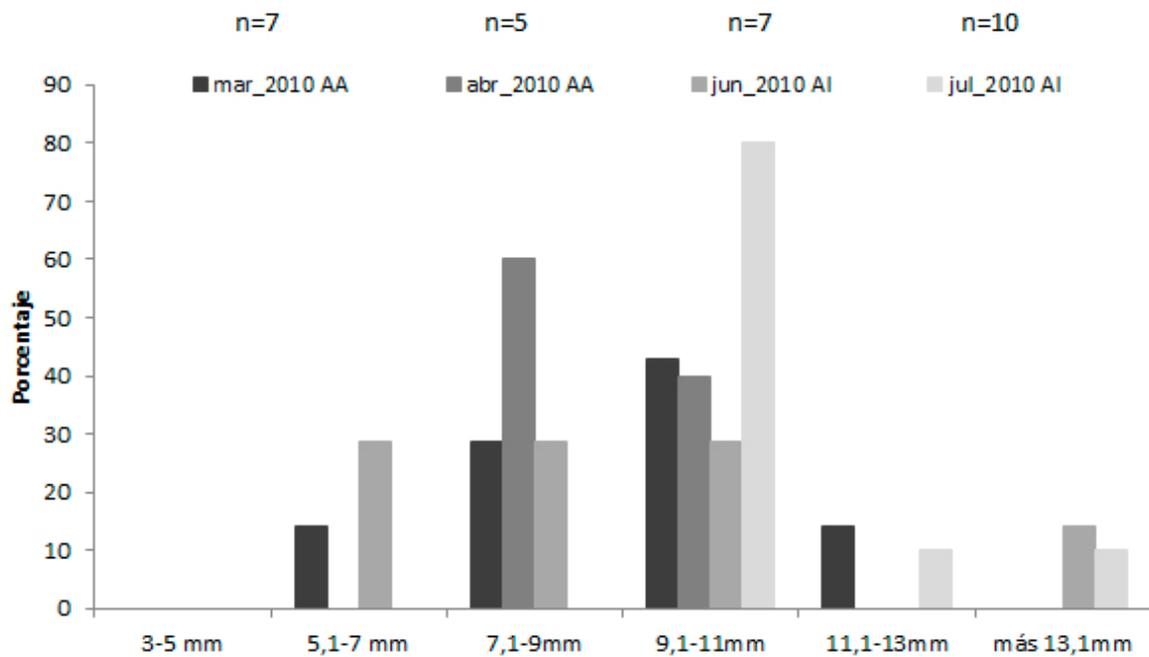


Figura 4.41: Distribución de los rangos de tamaño de los individuos capturados en agua altas (AA) e intermedias (AI) de 2010 en la Laguna Larga. Arriba se detalla el número de individuos capturados en cada fecha de muestreo.

3.6.1. Composición de la dieta de *T. borellianus*

El espectro trófico de *T. borellianus* estuvo representado por una gran variedad de ítems tanto animales como vegetales pertenecientes a 7 *phyla*: Angiosperma, Chlorophyta, Nematoda, Annelida, Arthropoda, Mollusca y Chordata. Los ítems de la dieta fueron agrupados en 19 grupos taxonómicos que variaron desde presas muy pequeñas como

Capítulo 4 – Dieta natural, presas depredadores vs. régimen hidrosedimentológico

algas unicelulares y rotíferos a otras de dimensiones mayores como copépodos y anfípodos (Figuras 4.42, 4.43, 4.44, 4.45 y 4.46).

El porcentaje de vacuidad de los estómagos analizados alcanzó en promedio del total del trabajo 41% en la laguna Larga y 35% en la laguna Irupé, variando de acuerdo a los diferentes momentos del régimen hidrosedimentológico y estacional. Este osciló entre más del 50% de los estómagos analizados durante la bajante del agua y bajas temperaturas del invierno. Lo mismo ocurrió durante el estiaje en primavera. (Figura 4.47 y Figura 4.48).

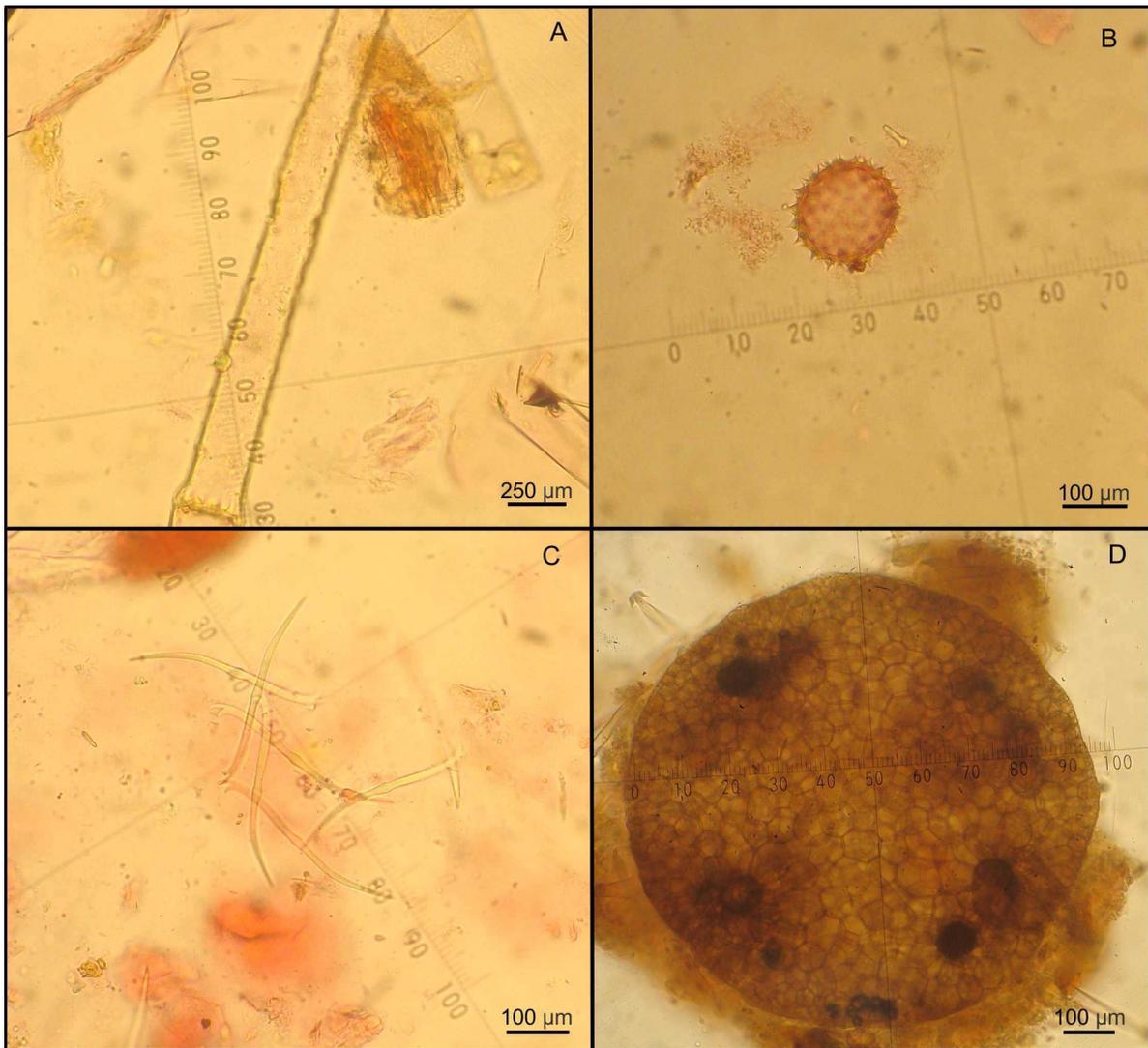


Figura 4.42: Fotografías de los ítems presas registrados en el contenido estomacal de *T. borellianus*. Restos vegetales (A), alga unicelular *Pediastrum sp* (B), quetas de oliquetos (C), ítem de origen vegetal no identificado (D).

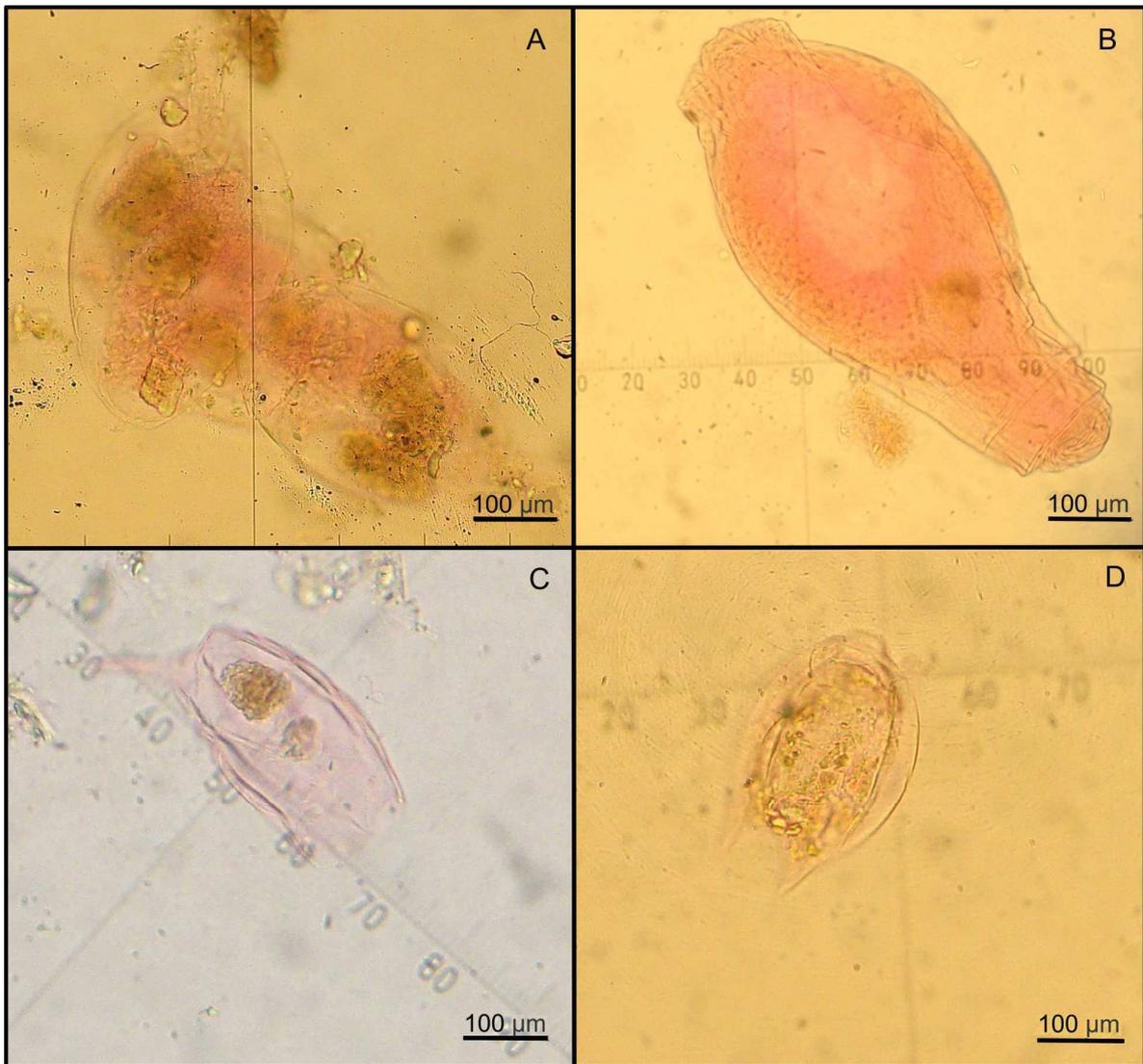


Figura 4.43: Fotografías de los rotíferos registrados en el contenido estomacal de *T. borellianus*. *Colurella sp* (A), *Bdelloidea* (B), *Lecane sp* (C), *Lecane sp* (D).

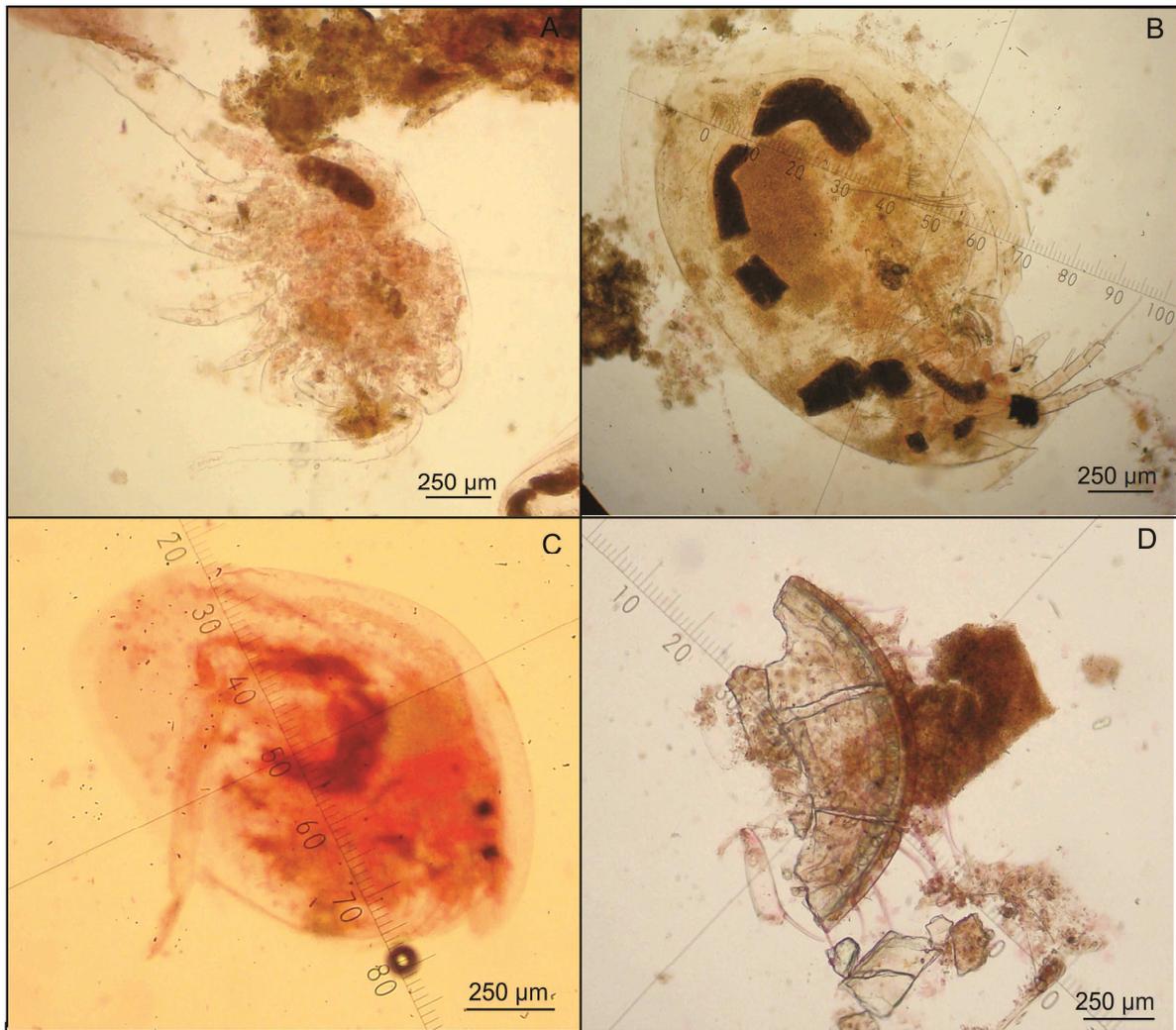


Figura 4.44: Fotografías de los microcrustáceos registrados en el contenido estomacal de *T. borellianus*. Copepoda Ciclopoidea (A), Cladocera Moinidae (B), Cladocera Chidoridae (C), valva de Ostracoda (D).

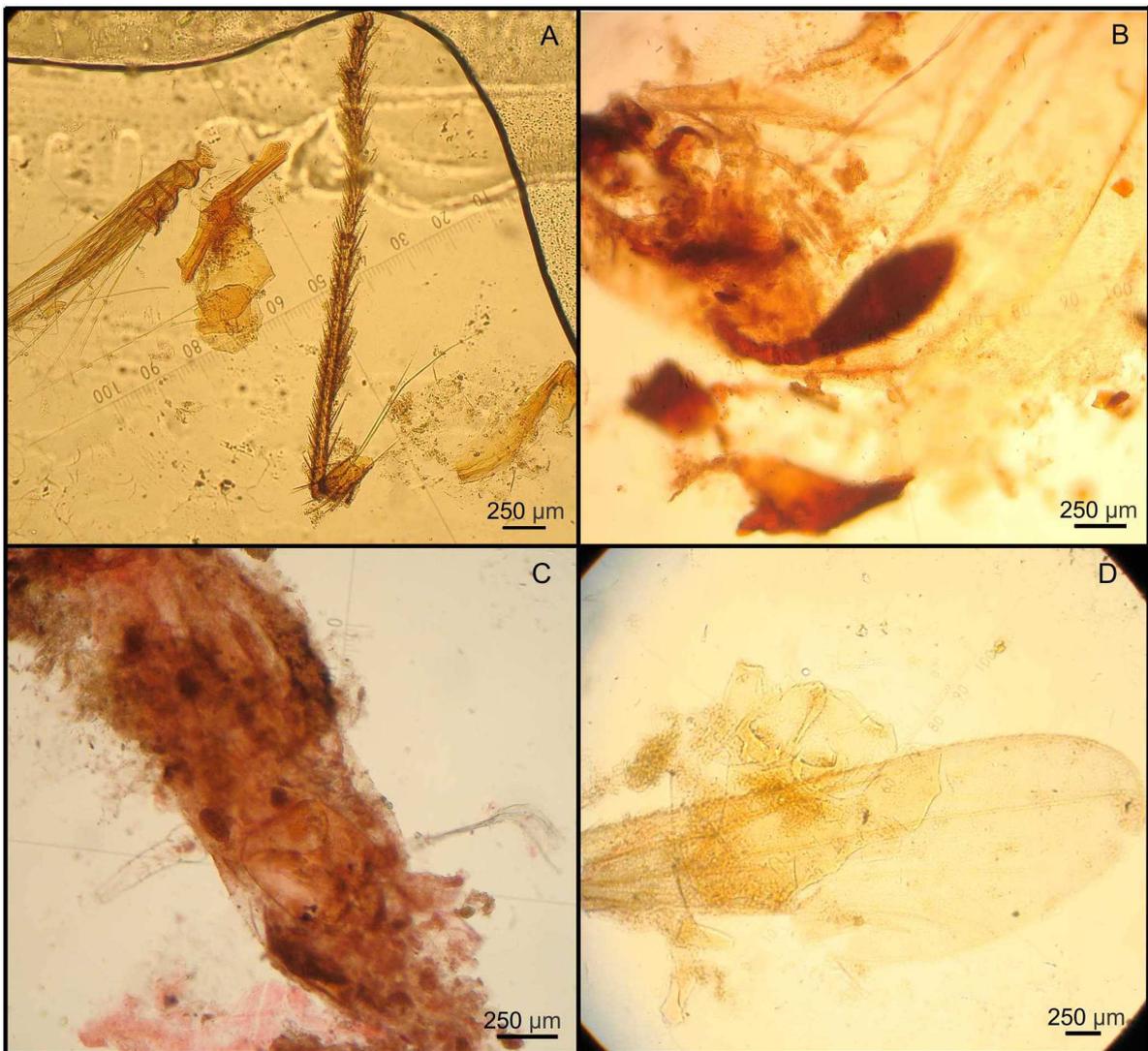


Figura 4.45: Fotografías de los ítems presas registrados en el contenido estomacal de *T. borellianus*. Pata y partes de insecto no identificado (A), antena y restos de un Coleoptera Curculionidae (B), cuerpo y cápsula cefálica de un Diptera Chironomidae (C), ala de un Diptera no identificado (D)

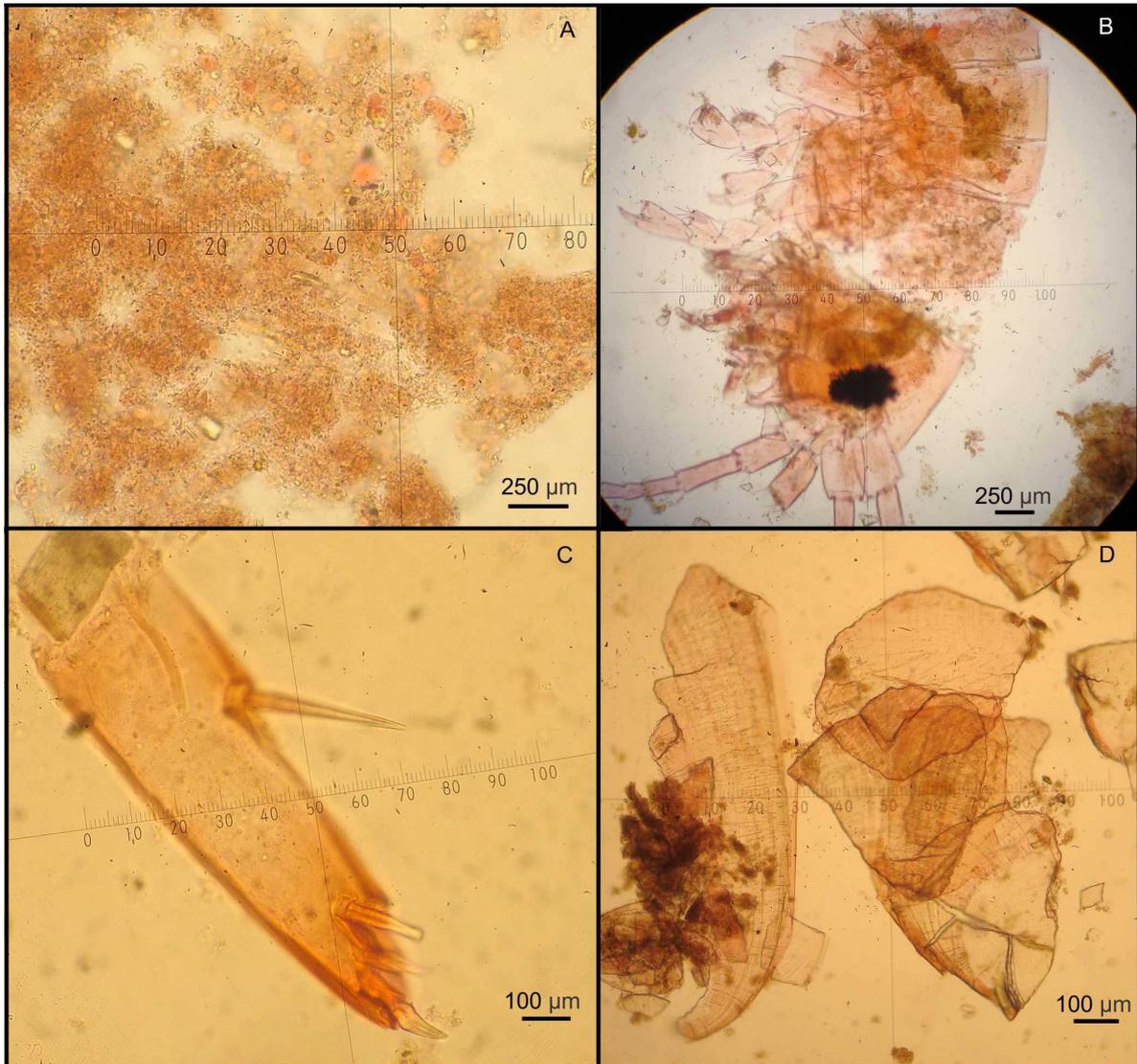


Figura 4.46: Fotografías de los ítems presas registrados en el contenido estomacal de *T. borellianus*. Restos de materia orgánica de origen no identificado (A), Amphipoda *Hyalella curvispina* (B), parte de un apéndice de *H. curvispina* (C), valvas del molusco *Bivalva L. fortunei* (D).

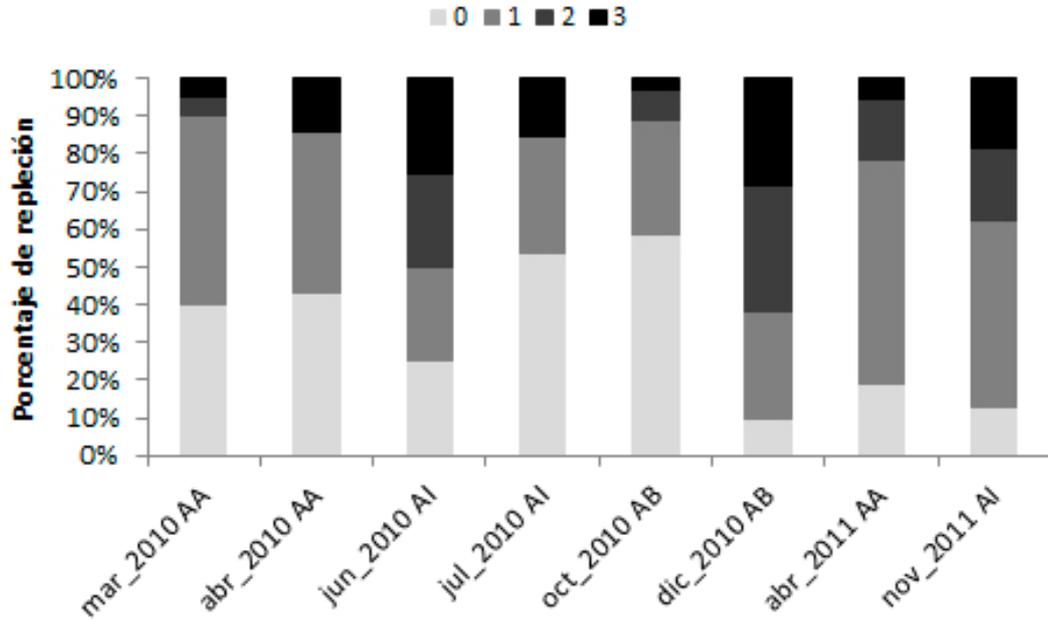


Figura 4.47: Porcentaje de repleción estomacal de los especímenes de *T. borellianus* capturados en la laguna Irupé en cada hidroperíodo. AA: aguas altas, AI: aguas intermedias, AB: aguas bajas.

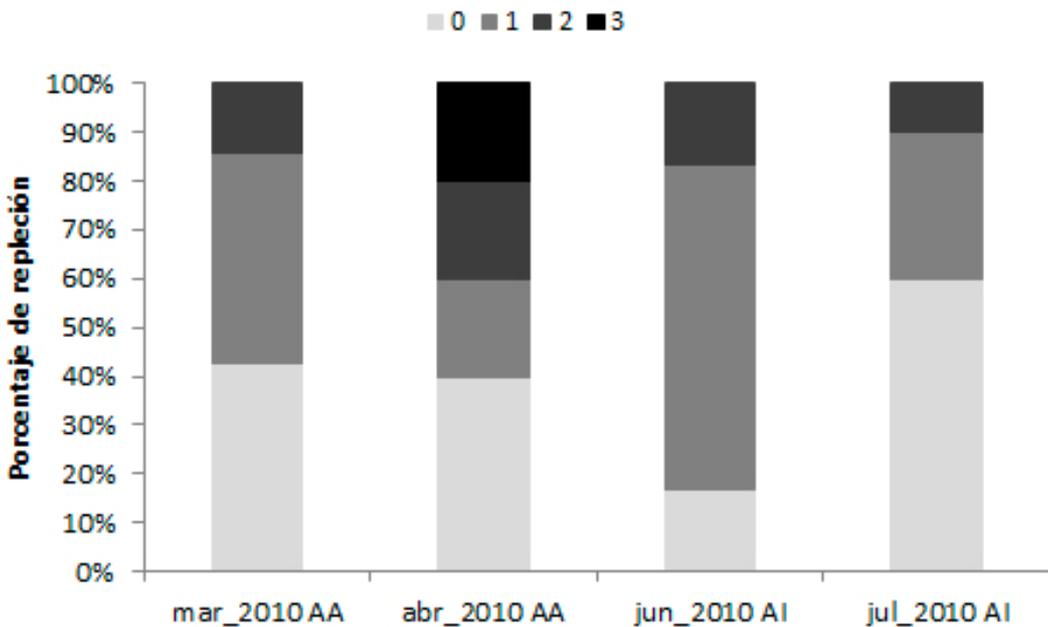


Figura 4.48: Porcentaje de repleción estomacal de los especímenes de *T. borellianus* capturados en la laguna Larga en cada hidroperíodo. AA: aguas altas, AI: aguas intermedias.

Laguna Irupé

Trichodactylus borellianus consumió tanto presas de origen vegetal como animal en todos los momentos del régimen hidrosedimentológico. En fase de inundación se registraron 10 ítems presa diferentes (resto vegetal-RV, alga filamentosa-AF, alga unicelular-AU, hongos-FUN, nematodos-NEM, rotífero-ROT, quironómido-CHI, ácaros-ACA, anfípodo-AMP, insecto no identificado-INS). Los valores más altos de importancia relativa asignados fueron a los restos vegetales con un valor de 4041 (Figura 4.49) y a los hongos, 21332 (Figura 4.53). Hay que resaltar que la presa hongo fue consumida en gran cantidad por solo un individuo. Luego, le siguieron las algas y en menor proporción los quironómidos. Al aplicar el índice de ponderación se observó mayor contribución en volumen de los restos vegetales y hongos superando ampliamente los valores observados para los ítems anfípodos y quironómidos (Figura 4.50 y Figura 4.54). Rotíferos, algas unicelulares y filamentosas tuvieron una menor contribución en relación a la frecuencia (Figura 4.50). Cuando se analizó la dieta por separado, los adultos consumieron un total de cinco presas siendo dos de filiación animal (Figura 4.51), mientras que los juveniles depredaron la misma cantidad siendo tres de filiación animal (Figura 4.52). Los restos vegetales aportaron un volumen alto tanto en juveniles como en adultos, seguidos de anfípodos y larvas de quironómido. Los cuales mostraron un mayor aporte en juveniles.

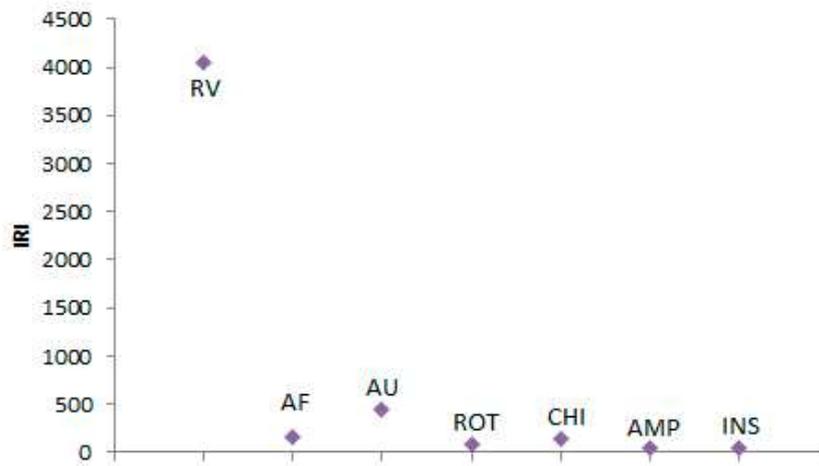


Figura 4.49: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de inundación (marzo) de 2010.

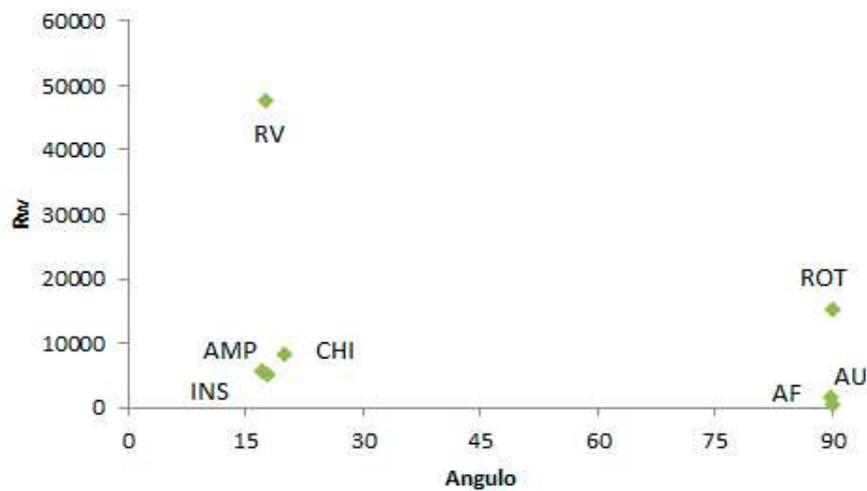


Figura 4.50: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de inundación (marzo) de 2010.

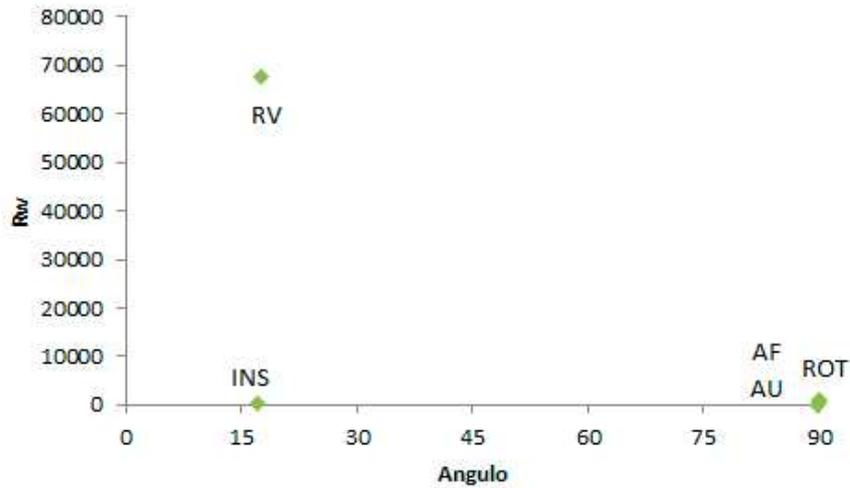


Figura 4.51: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de los adultos de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de inundación (marzo) de 2010.

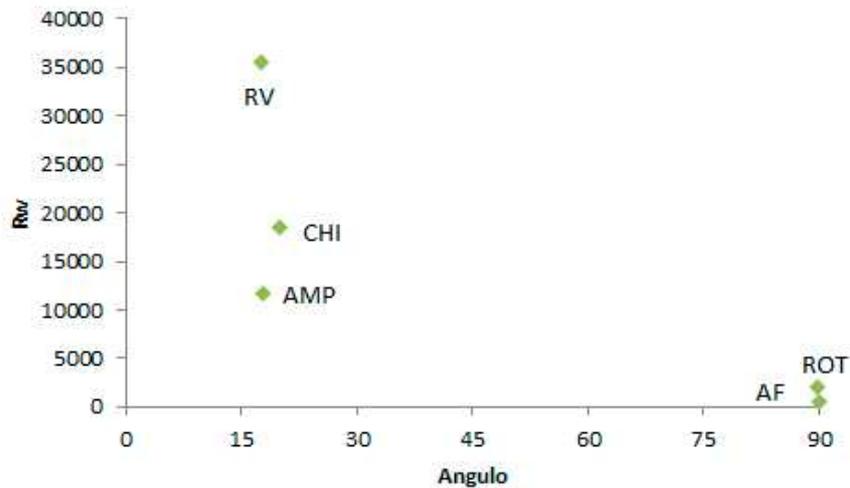


Figura 4.52: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de los juveniles de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de inundación (marzo) de 2010.

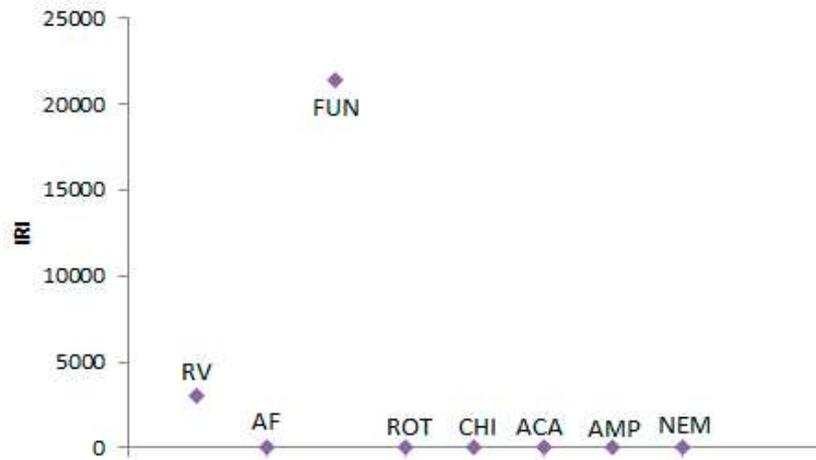


Figura 4.53: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de inundación (abril) de 2010.

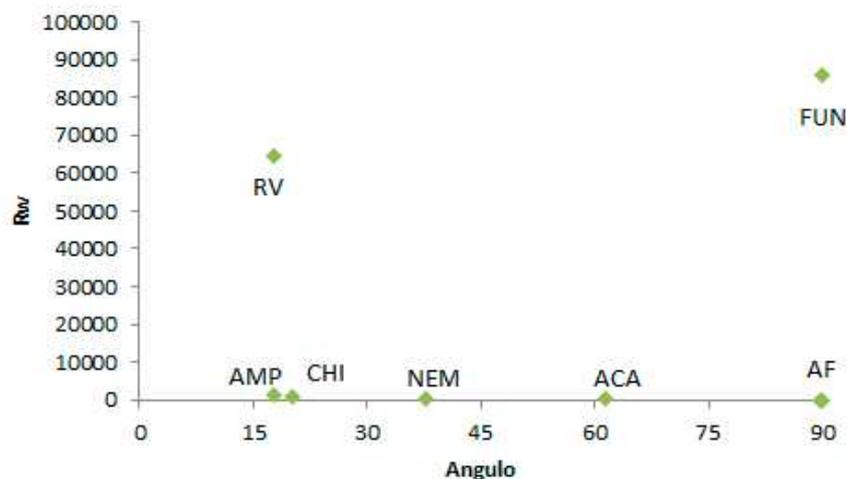


Figura 4.54: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de inundación (abril) de 2010.

En la fase de bajante de 2010, nueve fueron las presas consumidas (resto vegetal-RV, algas unicelulares-AU, rotíferos-ROT, oligoqueto-OLI, coleópteros-COL, copéodos-COP, anfípodos-AMP, tricópteros-TRI e insecto no identificado-INS). Nuevamente los restos vegetales presentaron el mayor valor de IRI (4838) (Figura 4.55) seguidos de los anfípodos (1584) (Figura 4.57), seguido del ítem coleóptero (309) y demás presas (Figura 4.57). Puntualmente, los anfípodos fueron las presas más

importantes en el mes de julio. Los resultados del índice de ponderación mostraron un mayor aporte en volumen de la presas consumidas siendo los restos vegetales, coleópteros y anfípodos las de mayor índice (Figura 4.56 y Figura 4.58). Las restantes algas unicelulares, rotíferos y copépodos aportaron en frecuencia (Figura 4.58).

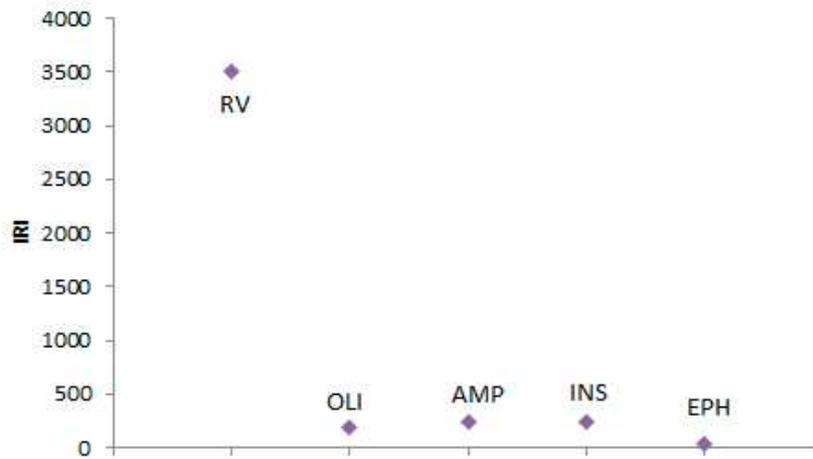


Figura 4.55: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de bajante (junio) de 2010.

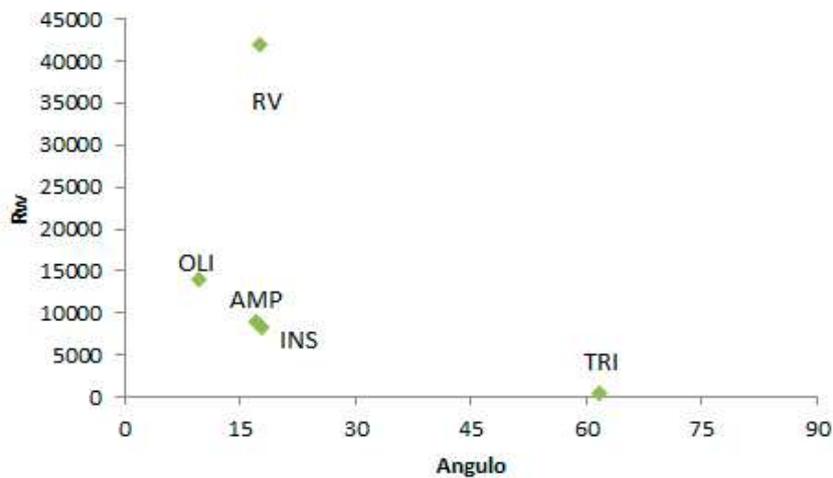


Figura 4.56: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de bajante (junio) de 2010.

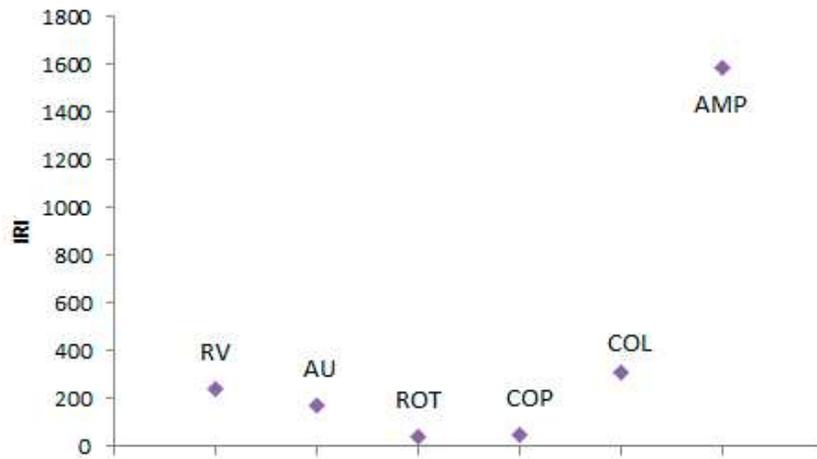


Figura 4.57: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de bajante (julio) de 2010.

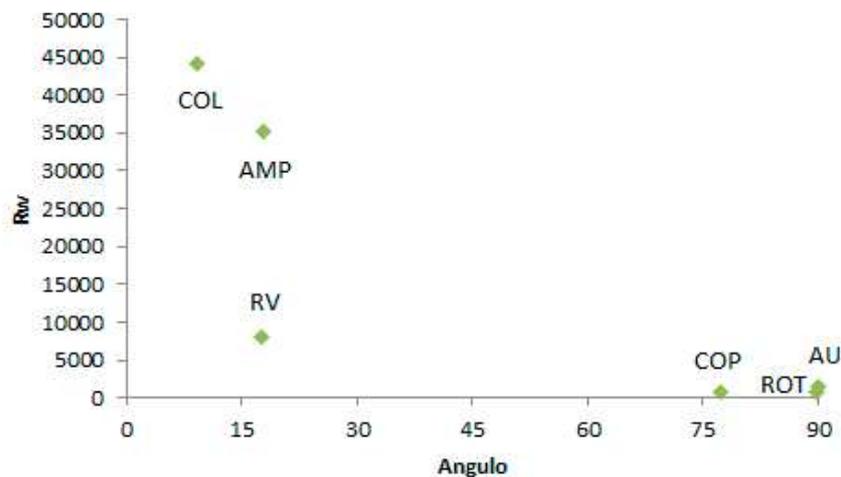


Figura 4.58: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de bajante (julio) de 2010.

El número de presas consumidas en el período de estiaje de 2010 aumentó a 12 (restos vegetales-RV, algas unicelulares-AU, oligoquetos-OLI, rotíferos-ROT, copépodos-COP, cladóceros-CLA, ostrácodos-OST, quironómidos-CHI, anfípodos-AMP, moluscos-MOL, *L. fortunei*-LIM e insectos no identificados-INS). En este período 4 presas animales tuvieron un valor de importancia relativa superior a 250, siendo los anfípodos el que presentó mayor valor con 607, seguidos de los quironómidos (309), cladóceros (307) y oligoquetos (253) (Figura 4.59). A pesar de que

los restos vegetales presentaron el mayor valor de IRI (4987) (Figura 4.63) en el período, los anfípodos fueron más importantes en el mes de octubre. El índice de ponderación indicó a los oligoquetos como el ítem animal que más aportó en volumen seguido de los anfípodos, quironómidos e insectos. Los cladóceros, copépodos, rotíferos y *L. fortunei* realizaron el aporte en frecuencia (Figura 4.60 y Figura 4.64). Sin embargo el molusco *L. fortunei* fue la presa más frecuente registrada en 8 individuos. Cuando analizados por separado, los adultos consumieron un total de 4 ítems diferentes mientras que los juveniles consumieron 6. En el caso de los adultos los restos vegetales tuvieron mayor importancia en volumen, seguido de los anfípodos y oligoquetos y luego de los copépodos que aportaron en cuanto a frecuencia a la dieta (Figura 4.61). Por otro lado, las presas de volumen a la dieta de los juveniles siendo el ítem más importante los oligoquetos, seguido de los quironómidos e insectos no identificados. Los restos vegetales aportaron muy poco en volumen y los cladóceros y rotíferos aportaron en frecuencia (Figura 4.62).

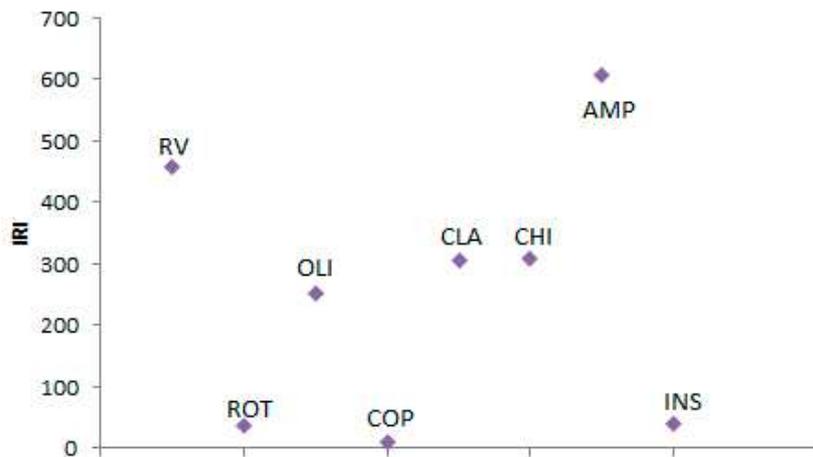


Figura 4.59: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de estiaje (octubre) de 2010.

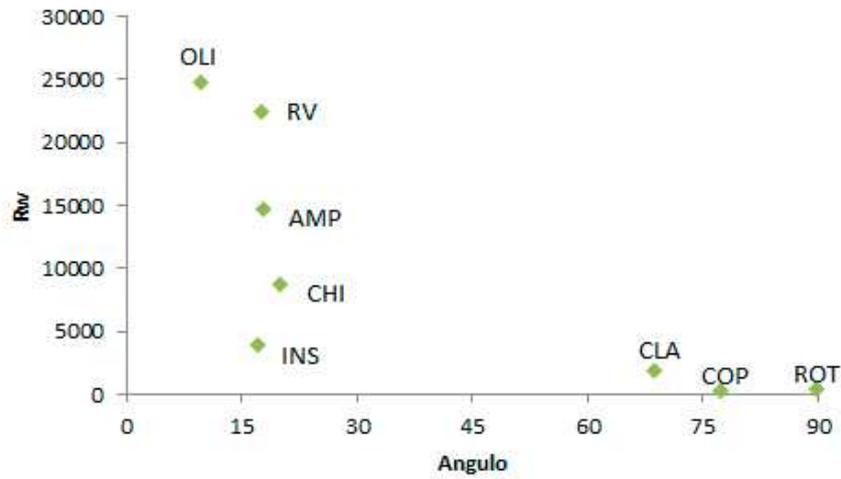


Figura 4.60: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de estiaje (octubre) de 2010.

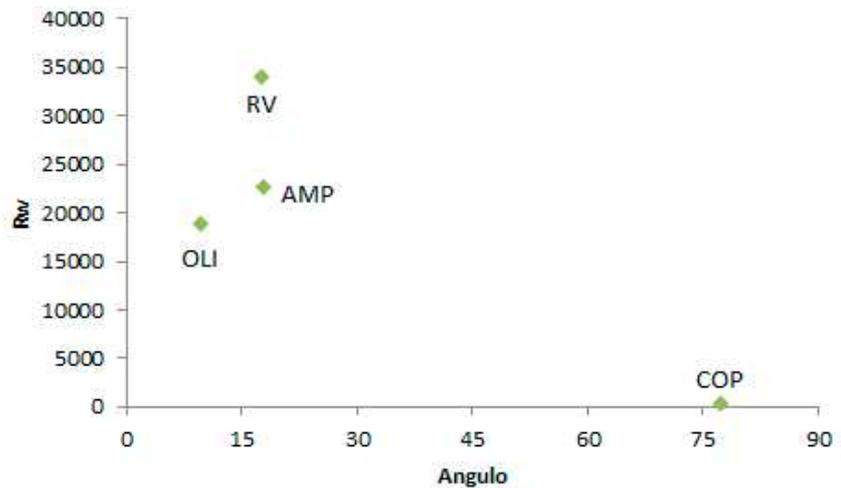


Figura 4.61: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de los adultos de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de estiaje (octubre) de 2010.

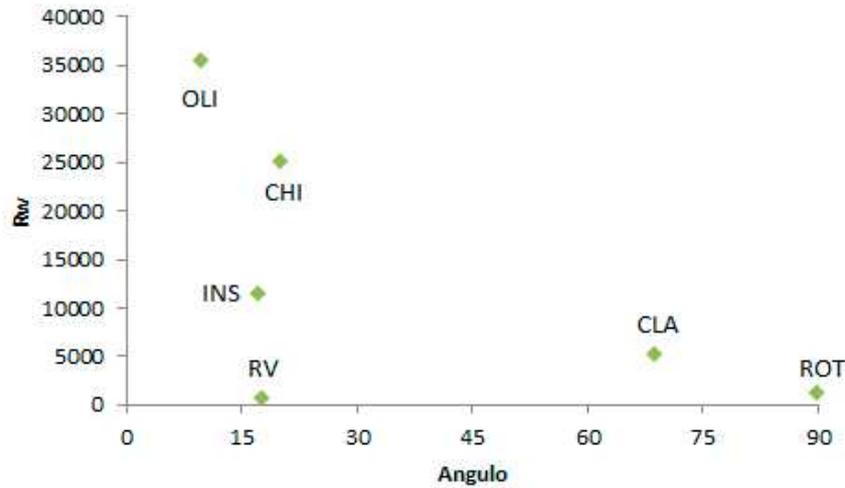


Figura 4.62: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de los juveniles de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de estiaje (octubre) de 2010.

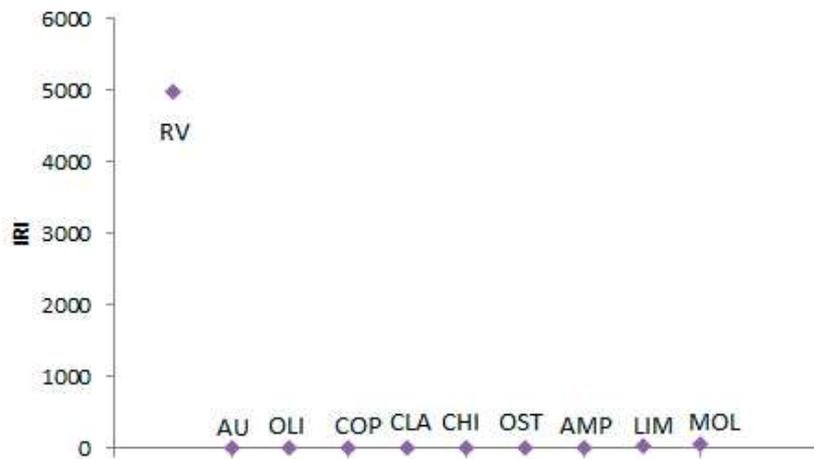


Figura 4.63: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de estiaje (diciembre) de 2010.

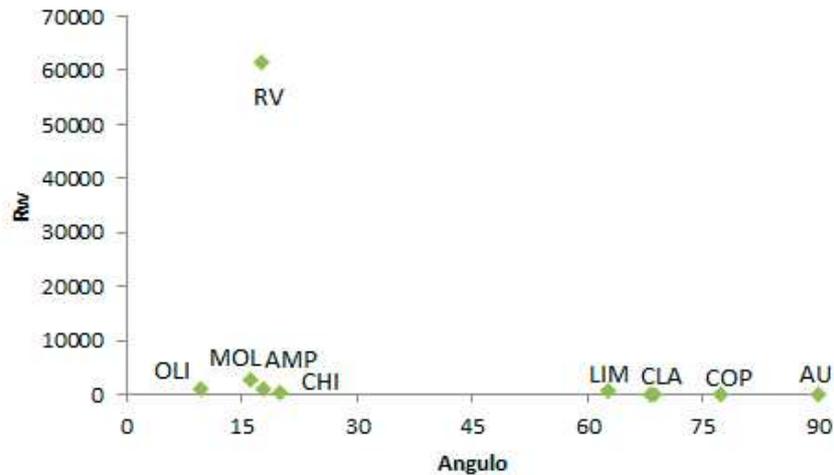


Figura 4.64: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de los juveniles de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de estiaje (diciembre) de 2010.

En el período de inundación de 2011 se registró un total de 12 ítems presa identificados en los contenido estomacales de *T. borellianus* (restos vegetales-RV, rotíferos-ROT, oligoquetos-OLI, copépodos-COP, cladóceros-CLA, ostrácodos-OST, quironómidos-CHI, coleópteros-COL, insectos no identificados-INS, anfípodos-AMP, moluscos-MOL y *L. fortunei*-LIM). El valor de IRI más alto registrado fue de nuevo para los restos vegetales (2892) seguido de los oligoquetos (380) y de las demás presas (Figura 4.65). El índice de ponderación indicó a 7 ítems con mayor importancia en volumen, siendo los restos vegetales el ítem de mayor valor seguido de los oligoquetos, quironómidos, coleópteros, anfípodos, moluscos e insectos no identificados. Cuanto a la importancia en frecuencia, la presa *L. fortunei* fue de nuevo la más frecuente, siendo registrada en 7 individuos, seguida de los microcrustáceos copépodos, ostrácodos y cladóceros (Figura 4.66). Cuando analizados por separado, se registró un total de 9 ítems presas para los adultos y 10 para los juveniles. El análisis de ponderación indicó un mayor aporte de los restos vegetales en los adultos (Figura 4.67) mientras que en los juveniles fueron los oligoquetos (Figura 4.68). En ambos casos, el mejillón *L. fortunei* fue el que tuvo el mayor valor del índice de ponderación en cuanto a la frecuencia.

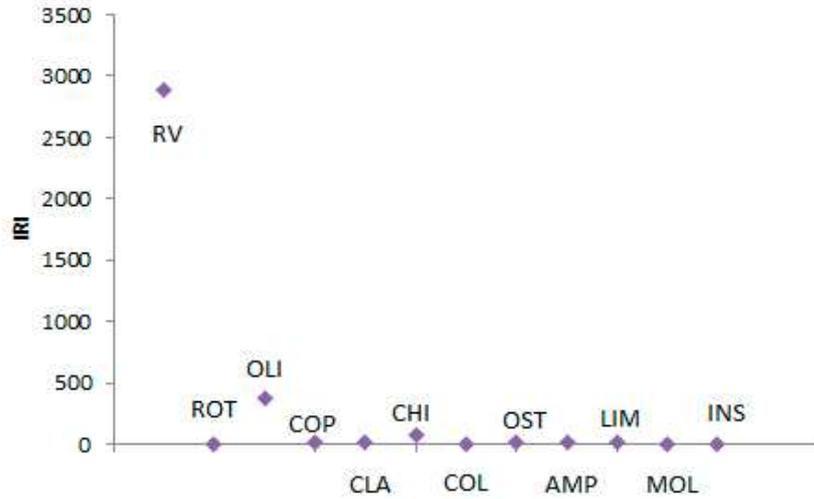


Figura 4.65: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de inundación (abril) de 2011.

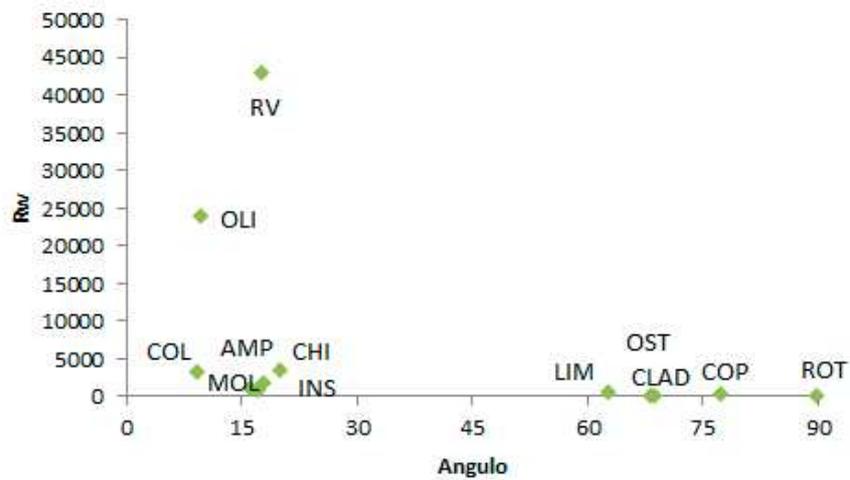


Figura 4.66: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de inundación (abril) de 2011.

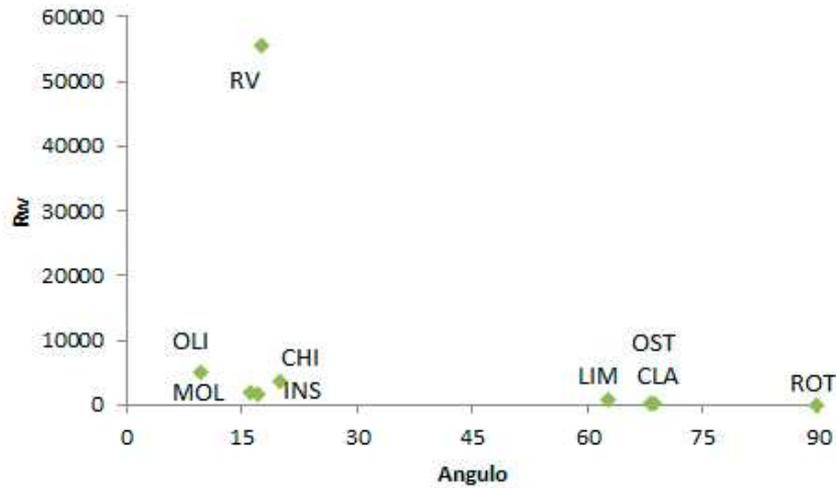


Figura 4.67: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de los adultos de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de inundación (abril) de 2011.

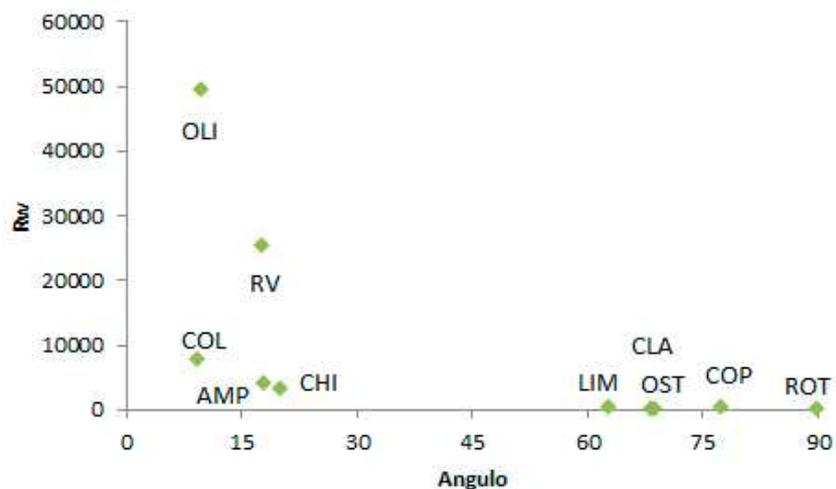


Figura 4.68: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de los juveniles de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de inundación (abril) de 2011.

Finalmente, en la fase de bajante de 2011 se registró un total de 11 ítem presa (restos vegetales-RV, algas unicelulares-AU, hongos-FUN, oligoquetos-OLI, copépodos-COP, cladóceros-CLA, ostrácodos-OST, quironómidos-CHI, insectos no identificados-INS, moluscos-MOL y *L. fortunei*-LIM). Como en períodos anteriores los restos vegetales registraron el valor de IRI (3198) ampliamente mayor a las demás presas (Figura 4.69). El índice de ponderación también registró a este ítem como el más

importante cuanto al volumen aportado a la dieta. Los oligoquetos, moluscos, quironómidos e insectos no identificados también aportaron en volumen mientras que las demás presas lo hicieron en frecuencia. En este caso el mejillón *L. fortunei* fue identificado en 7 cangrejos registrando un valor de R_w de 556 (Figura 4.70).

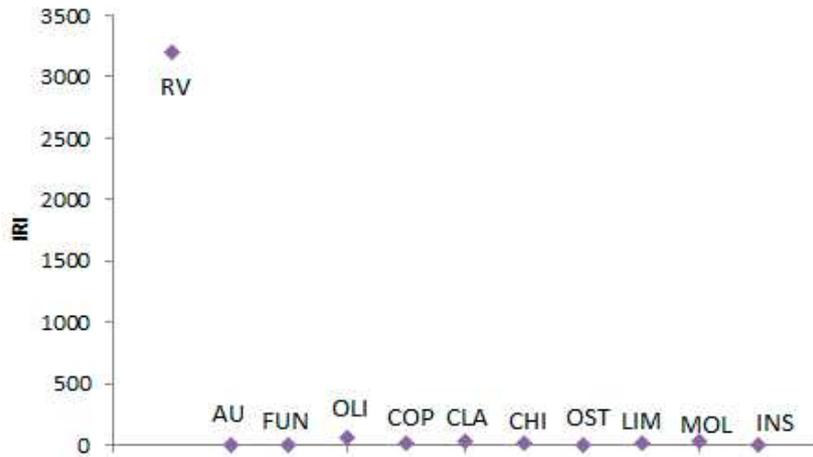


Figura 4.69: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de bajante (noviembre) de 2011.

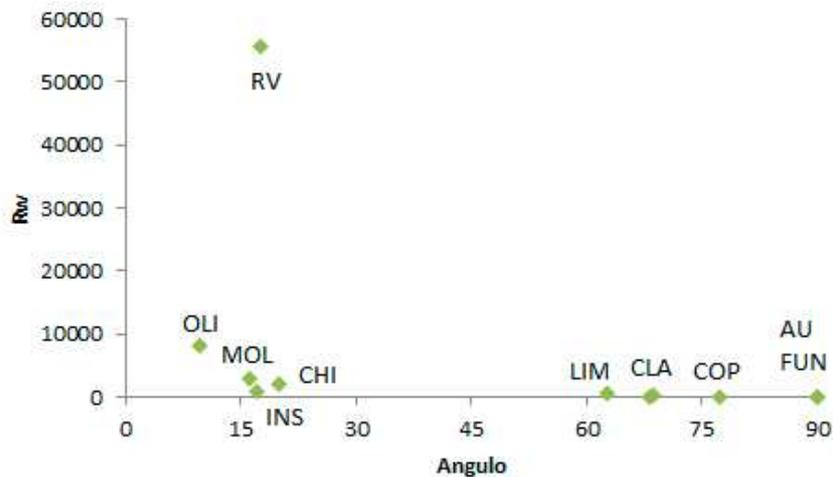


Figura 4.70: Índice de Ponderación (R_w) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Irupé en fase de bajante (noviembre) de 2011.

Laguna Larga

Durante el período de inundación se registraron 9 ítems en los contenidos estomacales de *T. borellianus* (restos vegetales-RV, algas unicelulares-AU, algas filamentosas-AF, rotíferos-ROT, ácaros-ACA, anfípodos-AMP, quironómidos-CHI, copépodos-COP e insectos no identificados-INS). El ítem restos vegetales fue el más importante según el IRI (6332) (Figura 4.73). Los demás ítems registraron valores considerablemente más bajos (Figura 4.71 y Figura 4.73). Calculando el índice de ponderación, el mayor aporte en volumen a la dieta fue realizado por los restos vegetales seguidos por los anfípodos, quironómidos e insectos. Los copépodos, las algas y los ácaros hicieron un menor aporte en frecuencia (Figura 4.72 y Figura 4.74).

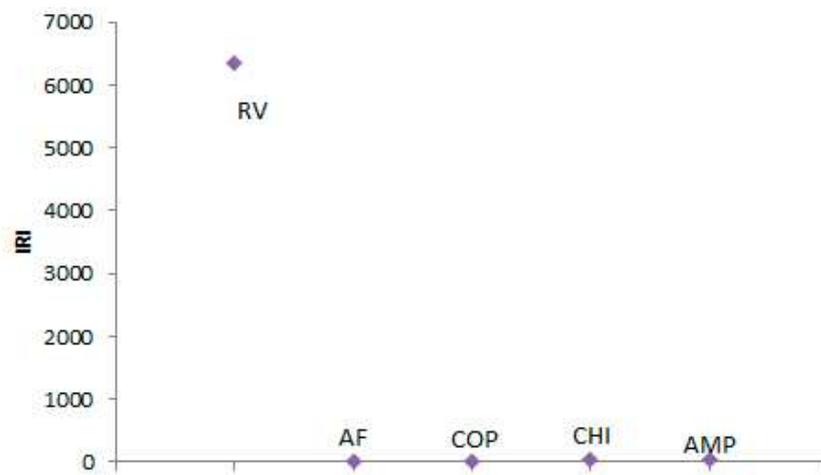


Figura 4.71: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Larga en fase de inundación (marzo) de 2010.

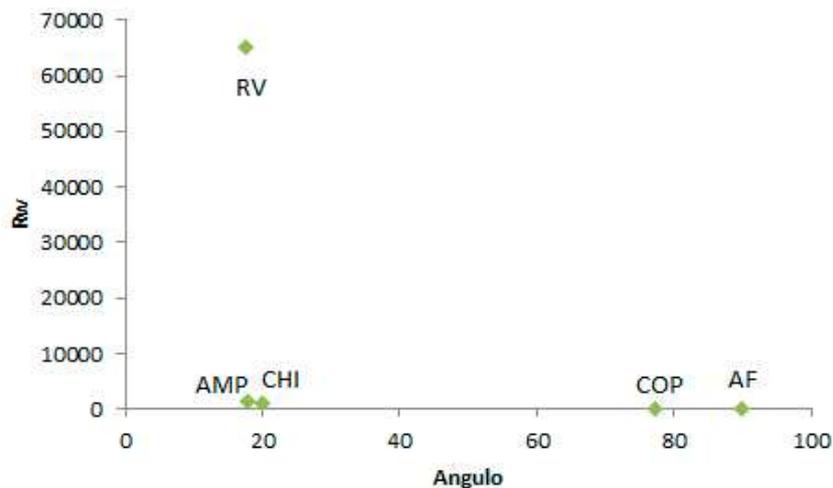


Figura 4.72: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Larga en fase de inundación (marzo) de 2010.

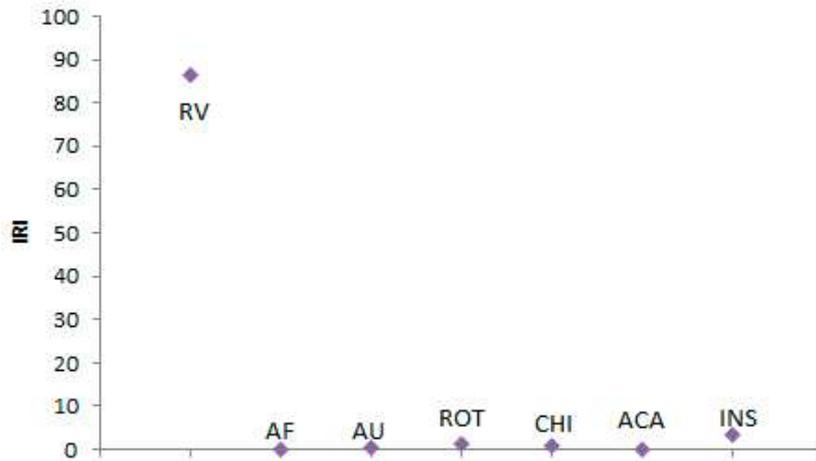


Figura 4.73: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Larga en fase de inundación (abril) de 2010.



Figura 4.74: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Larga en fase de inundación (abril) de 2010.

Durante el retroceso del agua, los ítems consumidos redujeron a 6 (restos vegetales-RV, algas filamentosas-AF, rotíferos-ROT, copépodos-COP, oligoquetos-OLI

y moluscos-MOL). El IRI indicó a los copépodos (4959) (Figura 4.77) y a los restos vegetales (4838) (Figura 4.75) como los más importantes en la dieta este período. Al aplicar el índice de ponderación, los ítems que más aportan en cuanto a volumen en la dieta son primeramente los restos vegetales, seguido de los oligoquetos y por último de los moluscos (Figura 4.76). Los copépodos fueron los que más contribuyeron en frecuencia (Figura 4.78).

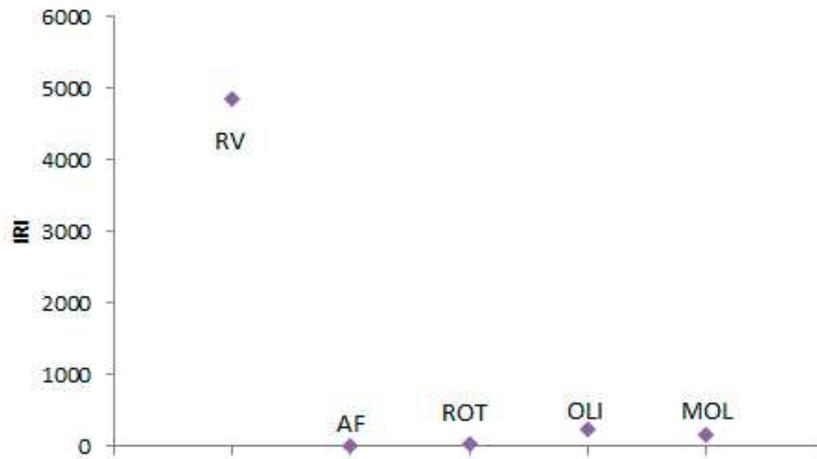


Figura 4.75: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Larga en fase de bajante (junio) de 2010.

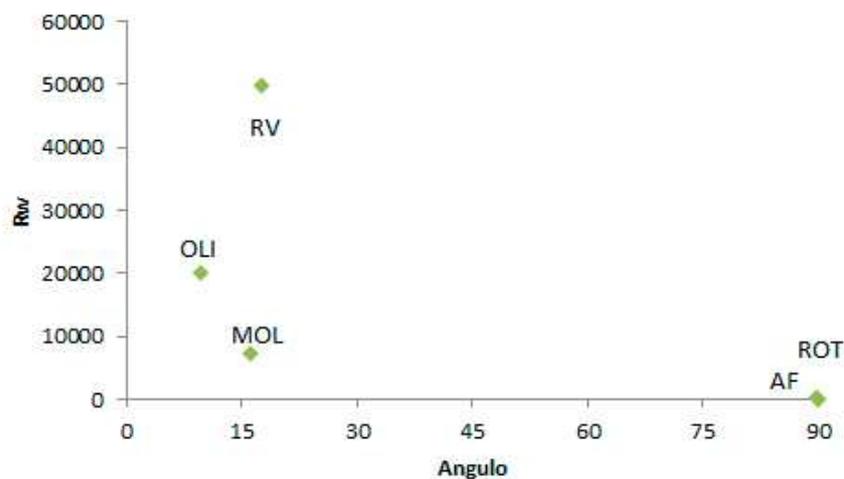


Figura 4.76: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Larga en fase de bajante (junio) de 2010.

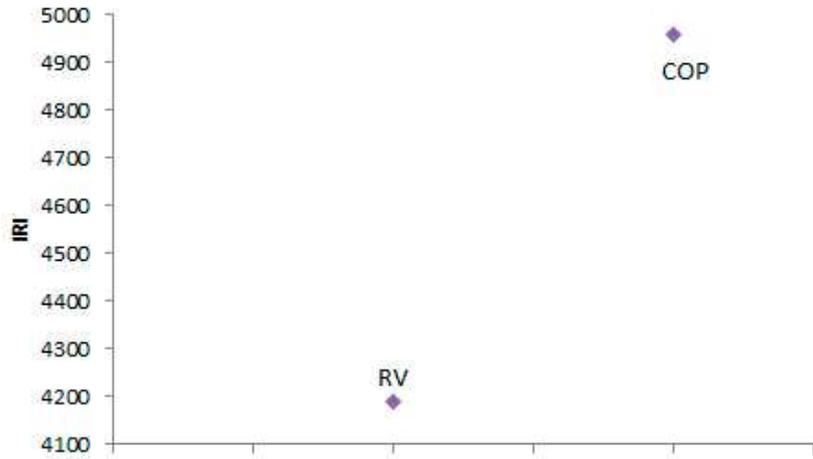


Figura 4.77: Índice de Importancia Relativa (IRI) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Larga en fase de bajante (julio) de 2010.

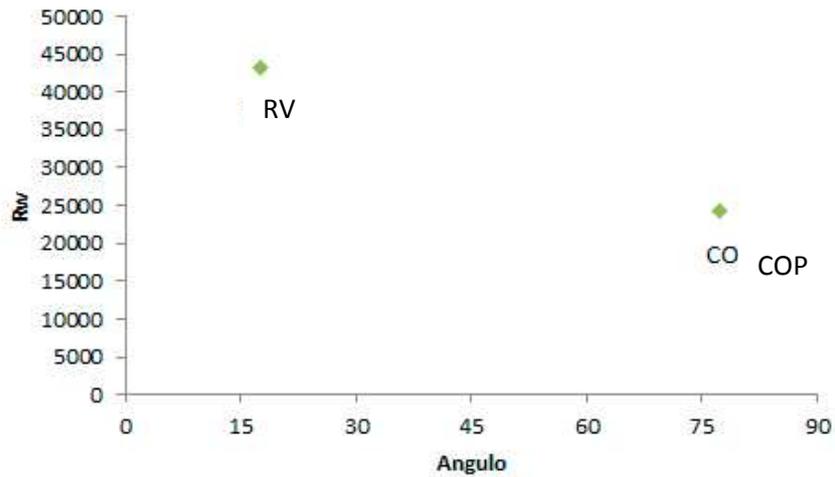


Figura 4.78: Índice de Ponderación (Rw) aplicado a los ítems presas encontrados en el contenido estomacal de *T. borellianus* en la laguna Larga en fase de bajante (julio) de 2010.

3.6.2. Variaciones espacio-temporales en la composición de la dieta de *T.*

borellianus

La composición de la dieta de *T. borellianus* entre las lagunas Irupé y Larga no fue significativamente diferente (ANOSIM, $R = 0,0472$; $p = 0,2248$). Por otro lado, el análisis de correspondencia no indicó variaciones temporales. La ordenación resultó en muestras mezcladas sobre el cuadrante positivo de los ejes 1 y 2, pero con una baja explicación de la variación de los datos (20,44% entre los ejes 1 y 2) (Figura 4.79). De esta manera, no se puede afirmar que ocurren cambios en la composición de la dieta en los diferentes niveles hidrométricos.

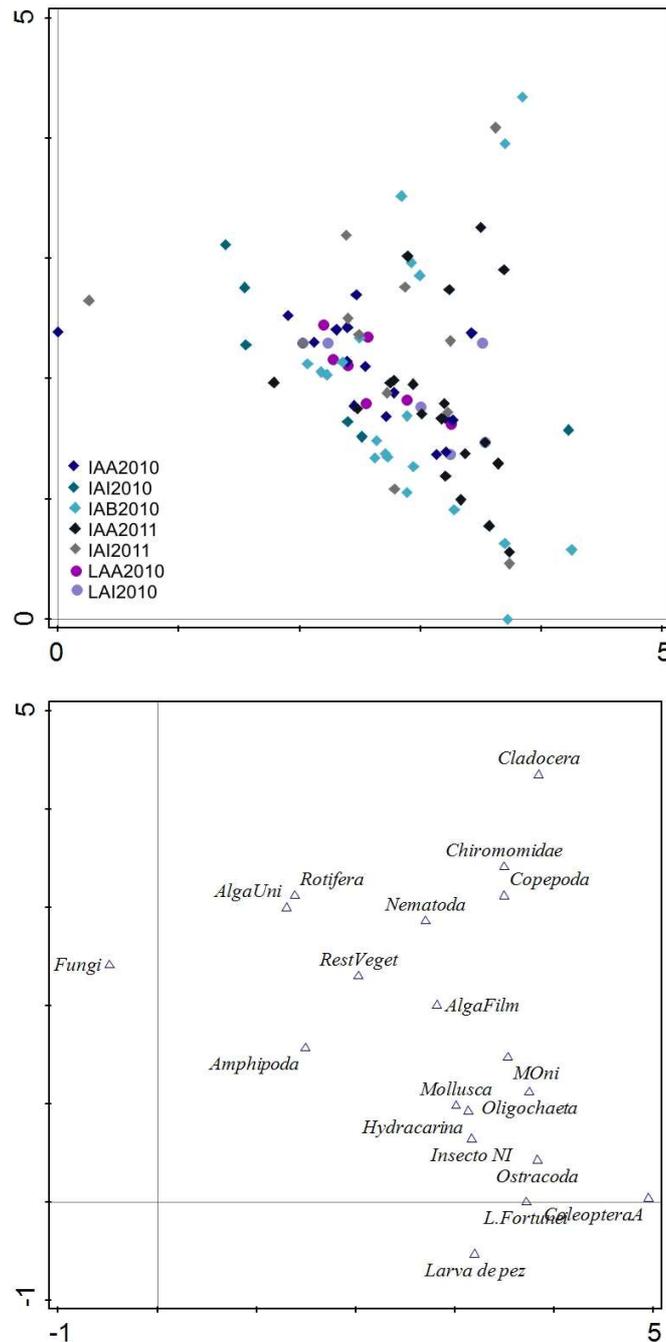


Figura 4.79: Ordenación de temporal de la composición de la dieta de *T. borellianus* en los períodos del ciclo hidrológico en las lagunas Irupé usando el análisis de correspondencia sin tendencia estocástica (RDA) en las lagunas Irupé (I) y Larga (L). Ordenación temporal de los muestreos de ambas lagunas (arriba), ordenación de la abundancia de ítems de la dieta (abajo). AA: aguas altas, AI: aguas intermedias, AB: aguas bajas. MOni: materia orgánica no identificada.

3.6.3. *Selectividad trófica de T. borellianus*

El espectro trófico de *T. borellianus* comprendió a los organismos de la comunidad litoral-bentónica y zooplanctónica (Tabla 4.14). La aplicación del índice de selectividad de Pearre (1982) registró tanto valores positivos como negativos en la selección de presas por *T. borellianus*. Durante la primavera y en fase de estiaje, se registró un total de 19 presas con selectividad positiva hacia los ítems Cladocera, Chironomidae e Insecta, siendo significativa la selección de los cladóceros ($p < 0,05$). Por la abundancia obtenida en el ambiente, los ítems rotíferos, copépodos, oligoquetos y anfípodos registraron valores negativos de selectividad, siendo esta última presa la única con resultado no significativo ($p > 0,05$) (Figura 4.80).

Durante el mismo período de estiaje, se contabilizaron 47 presas en los estómagos de individuos de *T. borellianus*, la mayor cantidad de presas registradas. Todos los valores del índice de selectividad resultaron significativos ($p < 0,05$), con excepción de las presas Oligochaeta y Chironomidae, que presentaron valores muy cercanos a cero. Del restante de las presas, los ostrácodos, seguidos de los moluscos mostraron el mayor índice de selectividad positiva. En cambio, los copépodos fueron los que presentaron el menor índice junto a los cladóceros (Figura 4.81).

Tabla 4.14: Listado de ítems encontrados en el ambiente (A) e identificados en el estómago (E) de *T. borellianus* en la laguna Irupé en cada fecha de muestreo. (n): ninfa, (l): larva, (a): adulto. P: pleuston, B: bentos, Z: zooplancton, (*): indica presencia del ítem en el contenido del cangrejo. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

	FI		FI		FB		FB		FE		FE		FI		FB	
	03/10		04/10		06/10		07/10		10/10		12/10		04/11		11/11	
	A	E	A	E	A	E	A	E	A	E	A	E	A	E	A	E
Ephemeroptera (n)	B		P/B		P/B	*	P/B									
Odonata (l)	P		P/B		P/B		P		P		P/B		P/B		P	
Coleoptera (l)			P		B		P		P		P		P/B		P/B	
Coleoptera (a)	P		P		P		P		P	*	P	*	P	*	P	*
Lepidoptera	P		P		P/B		P		P		P		P		P	
Hemiptera	P		P				P		P		P		P		P	
Trichoptera			P		P		P/B		P		P		P		P/B	
Diptera (l)	B	*	P/B	*	P/B		P/B		P/B	*	P/B	*	P	*	P/B	*
Diptera (a)					P	*					P		P		P	
Hymenoptera							P		P		P		P			
Orthoptera																
Colembolla							P		P		P		P			
Hydrachnidia			P	*	P/B				P		P/B		P		P/B	
Araneae			P		P				P		P		P			
Rotifera	Z	*	Z	*	Z		Z	*		*				*		
Cladocera	Z		Z		Z		Z			*		*		*		*
Copepoda	Z		Z		Z		Z			*		*		*		*
Ostracoda	Z				Z						Z	*	Z		B/Z	*
Amphipoda	P	*	P	*	P/B	*	P	*	P	*	P	*	P		P/B	
Decapoda			P		P		P		P		P		P		P	
Mollusca	P/B	*	P	*	P/B		P/B		P/B		P/B	*	P/B	*	P/B	*
Oligochaeta	B		B		P/B	*	P/B		P/B	*	P/B	*	P/B	*	P/B	*
Nematoda	B		N	*	B		P/B		P/B		P/B		P/B		B	
Platyhelminthes	B								P		P/B		P/B		P	
Hirudinea	P/B				P/B		B				P/B		P/B		P/B	
Pisces	P		P		P		P									*

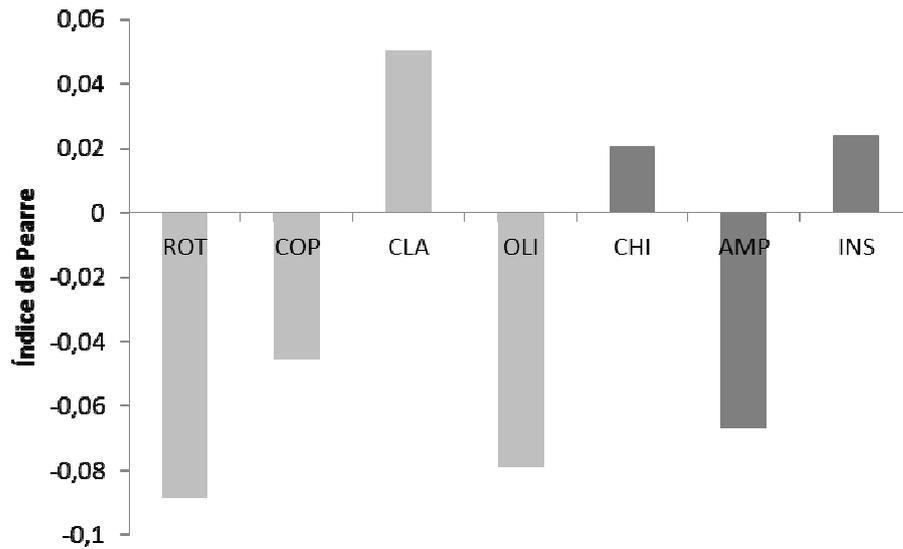


Figura 4.80: Índice de selectividad de Pearre (1982) aplicado a las presas encontradas en el contenido estomacal de individuos de *T. borellianus* capturados en la Laguna Irupé en fase de estiaje (octubre) de 2010. El color gris claro indica los resultados que fueron estadísticamente significativos. ROT: Rotifera, COP: Copepoda, CLA: Cladocera, OLI: Oligochaeta, CHI: Chironomidae, AMP: Amphipoda, INS: Insecta no identificado.

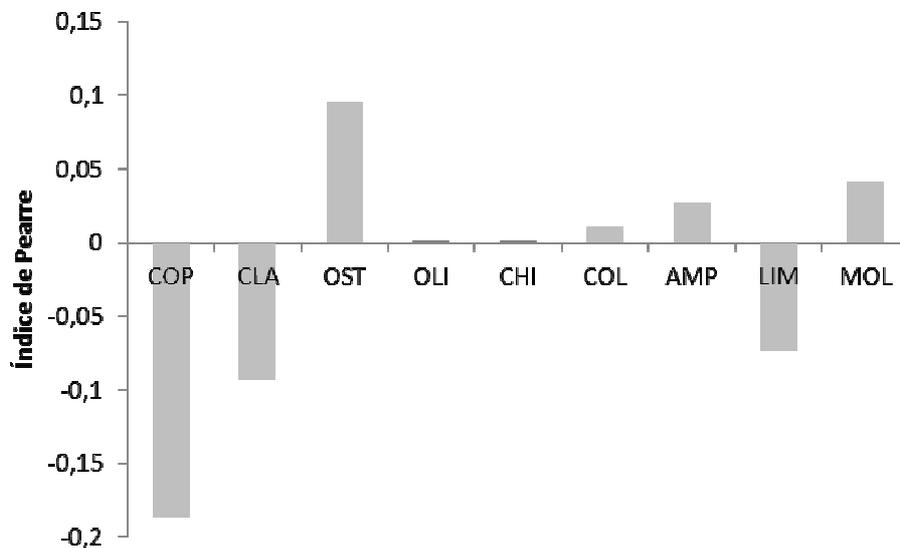


Figura 4.81: Índice de selectividad de Pearre (1982) aplicado a las presas encontradas en el contenido estomacal de individuos de *T. borellianus* capturados en la Laguna Irupé en fase de estiaje (diciembre) de 2010. El color gris claro indica los resultados que fueron estadísticamente significativos. COP: Copepoda, CLA: Cladocera, OST: Ostracoda, OLI: Oligochaeta, CHI: Chironomidae, AMP: Amphipoda, LIM: *L. fortunei*, MOL: Mollusca.

En los estómagos de los ejemplares de *T. borellianus* capturados en la fase de inundación de 2011 se registró un total de 37 presas. Aplicando el índice de Pearre (1982) se verificó que los valores de selectividad fueron tanto positivos como negativos. Sin embargo, la mayoría de ellos fue comparativamente más bajo que el valor presentado por los rotíferos. Este organismo presentó la selectividad negativa más alta, seguido de los oligoquetos. Ambos resultados fueron significativos ($p < 0,05$). El restante de las presas presentó baja selectividad con valores entre + 0,05 y - 0,05 (Figura 4.82).

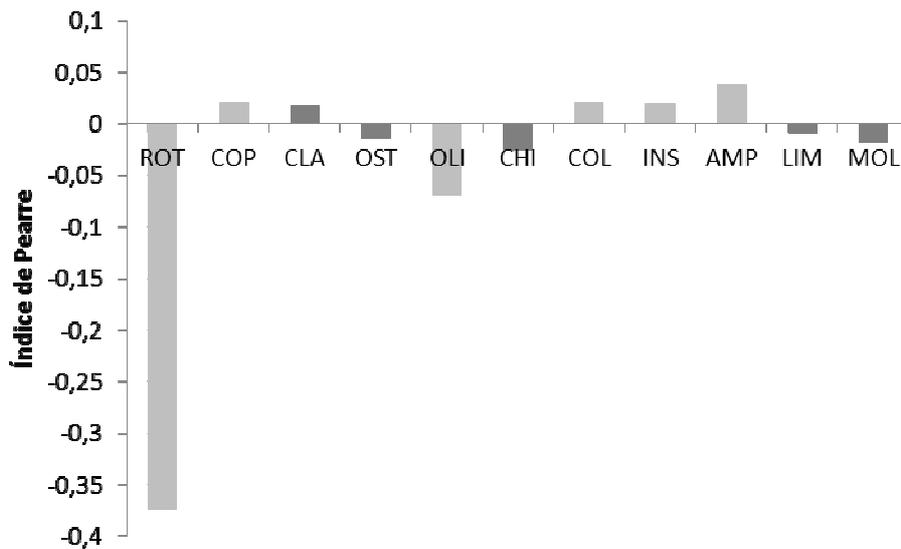


Figura 4.82: Índice de selectividad de Pearre (1982) aplicado a las presas encontradas en el contenido estomacal de individuos de *T. borellianus* capturados en la Laguna Irupé en fase de inundación (abril) de 2011. El color gris claro indica los resultados que fueron estadísticamente significativos. ROT: Rotifera, COP: Copepoda, CLA: Cladocera, OST: Ostracoda, OLI: Oligochaeta, CHI: Chironomidae, INS: Insecta, AMP: Amphipoda, LIM: *L. fortunei*, MOL: Mollusca.

Finalmente, en la fase de bajante (noviembre) de 2011 se registró un total de 27 presas en todos los estómagos de *T. borellianus*. El mayor valor del índice fue verificado para la presa Copepoda, con una selectividad negativa y estadísticamente significativa ($p < 0,05$). Cuanto a una selección positiva, la presa Mollusca fue la que presentó el valor más alto y significativo ($p < 0,05$). De las restantes presas, los valores del índice no excedieron + 0,01 o - 0,01, siendo que solo los insectos y el mejillón *L. fortunei* presentaron valores significativos (Figura 4.83).

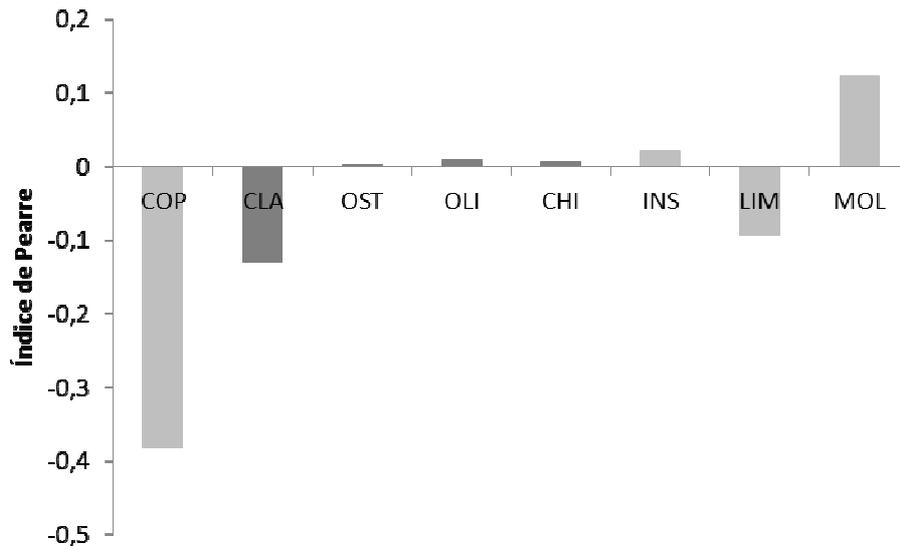


Figura 4.83: Índice de selectividad de Pearre (1982) aplicado a las presas encontradas en el contenido estomacal de individuos de *T. borellianus* capturados en la Laguna Irupé en fase de bajante (noviembre) de 2011. El color gris claro indica los resultados que fueron estadísticamente significativos. COP: Copepoda, CLA: Cladocera, OST: Ostracoda, OLI: Oligochaeta, CHI: Chironomidae, INS: Insecta, AMP: Amphipoda, LIM: *L. fortunei*, MOL: Mollusca.

El análisis de la variación de la oferta ambiental y de la dieta de *T. borellianus* a través del test de Mantel mostró la existencia de una correlación significativa entre ambas variables solamente en la laguna Irupé. El test arrojó un coeficiente de correlación en este caso de 0,4208 con un $p = 0,0132$, mientras que para la laguna Larga el coeficiente fue negativo (-0,1002) y con un valor de probabilidad no significativo ($p = 0,5785$).

3.6.4. Composición de la dieta de *T. borellianus* vs. variables ambientales

El resultado del ACC obtuvo un 57% de la variación explicado por los dos primeros ejes. La variabilidad de las variables predictoras “vegetación palustre” y “vegetación flotante” estuvieron mayormente explicadas por el eje 1, mientras que la “altura del río”, por el eje 2. La composición de la dieta de los especímenes de *T. borellianus* capturados en la laguna Irupé durante el período de aguas intermedias, tanto de 2010 como de 2011, fueron más similares y opuestamente relacionadas a la altura del río. En este sentido, a medida que el nivel hidrométrico baja, es esperable encontrar una mayor abundancia de los ítems ubicados en el cuadrante positivo del eje 1 y 2. Estas presas se

relacionan con el aumento de la proporción de especies flotantes en la cobertura vegetal. En cambio, la vegetación palustre está opuestamente relacionada a estas especies. Los períodos de aguas altas (marzo de 2010 y abril de 2011) en ambas lagunas mostraron una variabilidad similar, diferenciándose un período de inundación (abril) de la laguna Larga. En la laguna Larga, la composición de la dieta de *T. borellianus* en invierno (julio de 2010) fue la más diferente con respecto al resto y opuestamente relacionada a la altura del río (Figura 4.84).

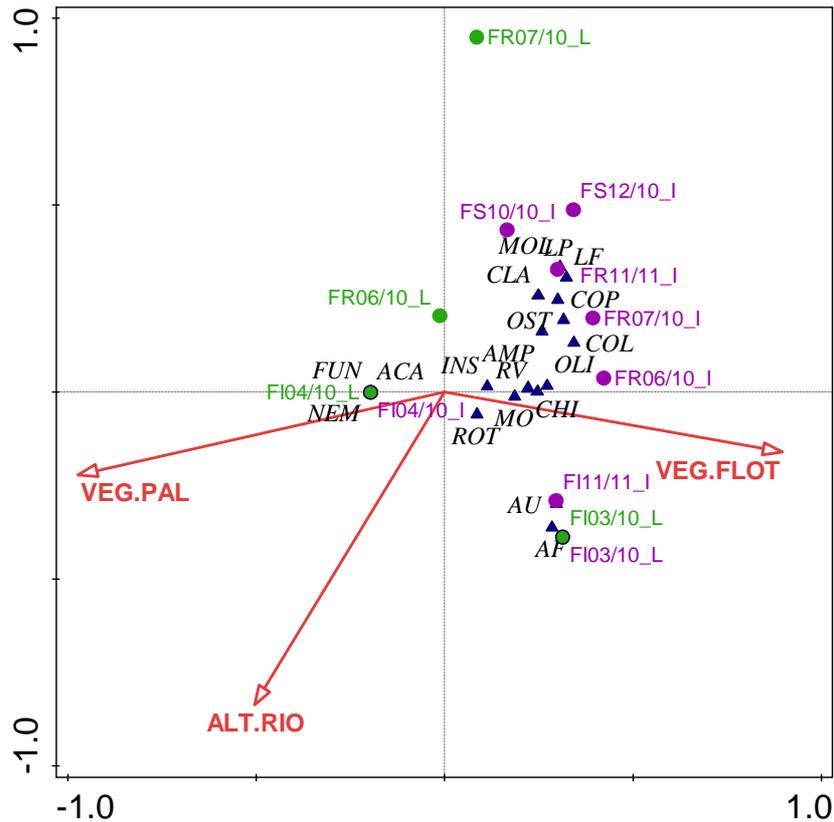


Figura 4.84: Triplot del análisis de correspondencia canónica relacionando la composición de la dieta de *T. borellianus* y las variables ambientales VEG.PAL (vegetación palustre), VEG.FLOT (vegetación flotante) y ALT.RIO (altura del río). RV: restos vegetales, AU: algas unicelulares, AF: algas filamentosas, FUN: Fungi, ROT: Rotifera, COP: Copepoda, CLA: Cladocera, OST: Ostracoda, NEM: Nematoda, OLI: Oligochaeta, CHI: Chironomidae, COL: Coleoptera, INS: Insecta no identificado, ACA: Hydrachnidia, AMP: Amphipoda (*H. curvispina*), LF: *L. fortunei*, MOL: Mollusca, LP: larva de pez, MO: materia orgánica no identificable. FS: fase de inundación, FR: fase de retroceso, FS: fase de estiaje, I: laguna Irupé, L: laguna Larga.

4. Discusión

4.1. Variación de las variables ambientales a los largo del régimen hidrosedimentológico

El año de 2009, período que precedió este estudio, los valores hidrométricos registrados fueron bajos aún durante febrero-marzo, lo que podría ser considerado como un año “seco”. Luego, en el año de 2010, la influencia de El Niño aumentó los registros hidrométricos, caracterizando un año “húmedo” (Figura 4.3). El prolongado período de estiaje durante 2009 se vio reflejado en las comunidades acuáticas, y en particular en las poblaciones de cangrejos de varias especies. Durante el inicio de este período las densidades poblacionales muchas veces superan la capacidad de soporte del sistema, limitando la disponibilidad de recursos, como la calidad y cantidad de hábitat y alimentos. Por otro lado, la vulnerabilidad a la depredación también aumenta (Neiff 1999). De esta manera, la supervivencia de las poblaciones dependería de las estrategias y adaptaciones a estas condiciones, persistiendo los organismos eurípticos. A partir del aumento en el nivel hidrosedimentológico e inicio de la fase de creciente registrada a fines de 2009, el sistema sufrió un proceso de homogenización o “reseteo” (Junk y col. 1989, Thomaz y col. 1997) a través del ingreso de las aguas de desborde fluvial hacia la planicie de inundación. Durante este momento la entrada del agua, además de promover una mayor similitud entre los cuerpos de agua, habría iniciado el ingreso de poblaciones desde los sistemas fluviales adyacentes hacia otros cuerpos de agua, restaurando, o “rejuveneciendo” el sistema de acuerdo a lo propuesto por Bonetto (1976).

La deriva de la vegetación acuática durante el período de inundación contribuye a la dispersión de diversos organismos que viven asociados a sus raíces y tallos. Efectivamente, las macrófitas acuáticas son el hábitat y refugio para una gran parte de las comunidades acuáticas, contribuyendo a través de su biomasa y nutrientes a las redes tróficas (Sabattini y Lallana 2007). De esta manera, las variaciones en la diversidad y composición de las especies vegetales según el momento del año y los pulsos de inundación y estiaje, tienen una influencia directa en las comunidades litoral-bentónicas de invertebrados (Poi de Neiff y Bruquetas de Zozaya 1989). A lo largo del ciclo hídrico, la vegetación va pasando por procesos de renovación y sucesión, predominando diferentes especies de plantas según las condiciones físico-químicas. Por ejemplo, se sabe que la concentración de nutrientes en el agua y en el suelo favorece a las especies flotantes y a las enraizadas, respectivamente. Por otro lado, la radiación subacuática limita el crecimiento de las especies sumergidas. Además de los nutrientes

y la radiación, la temperatura también ejerce un papel importante en la dinámica poblacional de la vegetación acuática durante el año. Sin embargo, las precipitaciones y el nivel hidrométrico asumen un papel central en este caso (Thomaz y Esteves 2011).

En este sentido, la frecuencia y el tiempo de conexión al río influyen en la composición de las macrófitas acuáticas. En el caso de *E. crassipes*, estudios previos verificaron que el aumento de la biomasa ocurre durante el período de inundación con la subsecuente reducción durante el estiaje debido a las bajas temperaturas del invierno (Da Silva y Esteves 1993). En el presente estudio, las macrófitas flotantes libres (principalmente *E. crassipes*) estuvieron presentes durante todo el año, alcanzando mayor dominancia y cobertura durante los períodos de aguas altas en ambas lagunas. Ya durante el estiaje, que coincidió con los meses de invierno, hubo dominancia de la falsa verdolaga *L. peploides*, en detrimento de *E. crassipes* en la laguna Irupé. La disminución de la temperatura y la herbivoría aceleran el decaimiento de las hojas del camalote afectando la biomasa total en las lagunas de inundación (Poi de Neiff y Casco 2003).

Las oscilaciones estacionales también fueron observadas en relación a la productividad primaria del fitoplancton. Haciendo una evaluación descriptiva, se verificó que la concentración fue menor durante los meses de aguas intermedias principalmente en la laguna Irupé. Este momento coincidió con el invierno, donde la intensidad lumínica y la temperatura son menores. En cambio, los valores registrados durante aguas bajas fueron mayores, principalmente a fines de la primavera de 2010 en la laguna Irupé. Estos resultados coinciden con el trabajo de Mayora y col. (2013). Según estos autores, el incremento del tiempo de residencia del agua y las condiciones hidráulicas más favorables para el crecimiento algal durante el período de aislamiento pueden permitir un mayor desarrollo del fitoplancton. Además, este período coincidió con la primavera y mayor intensidad lumínica para el desarrollo algal.

4.2. Composición de la oferta trófica

Las lagunas que presentan una conexión directa e ininterrumpida tienen mayor riqueza de *taxas* que, luego, pueden ser aprovechadas por los cangrejos en su alimentación. Los resultados obtenidos en los análisis de la composición de las comunidades mostraron que la riqueza total de los *taxas* identificados en ambas lagunas fue siempre mayor en la laguna Irupé que en la laguna Larga. A pesar de esto, el análisis de agrupamiento no mostró patrones claros de similitud entre la composición de *taxa* de comunidades de una

misma laguna. El parón temporal tampoco fue muy marcado a través de este análisis. Sin embargo, no se identificaron diferencias en los valores de abundancia de *taxas* entre los meses correspondientes a un mismo nivel hidrométrico, con excepción de la comunidad bentónica de la laguna Irupé y de la comunidad zooplanctónica de la laguna Larga. Son múltiples los factores que pueden regular la abundancia y distribución de las comunidades de invertebrados acuáticos que habitan la planicie de inundación. Además de la conectividad entre las lagunas y los ambientes lóticos, como se mencionó recientemente, existe un gradiente longitudinal desde el cauce principal hacia las lagunas internas de la llanura aluvial donde se observa el aumento de la biomasa, riqueza y diversidad de especies (Ezcurra de Drago y col. 2007, José de Paggi y Paggi 2007).

Los análisis de la comunidad zooplanctónica mostraron que la riqueza, la diversidad y la densidad del zooplancton fueron en general mayores en la laguna Irupé en comparación a la laguna Larga. Esta característica podría relacionarse a la influencia del grado de conexión de cada una de esas lagunas al cauce del río Colastiné, una vez que las lagunas indirectamente conectadas (e.g Irupé) tienen comparativamente mayor abundancia. Además, la abundancia y riqueza de especies del zooplancton es directamente relacionada al aumento de la heterogeneidad ambiental y el tiempo de residencia del agua (José de Paggi y Paggi 2007). Durante el pulso de inundación y según el grado de conexión, las lagunas pueden presentar características de ambientes lóticos. En aguas lóticas es esperable encontrar una menor abundancia de especies, con dominancia de pequeños organismos como rotíferos, cladóceros de la familia Bosminidae y nauplii (Shiel y col. 1982, José de Paggi 2007). Este patrón fue verificado durante el período de inundación, cuando se observó en la laguna Larga una mayor abundancia de rotíferos en comparación a los crustáceos, que a su vez estuvieron compuestos mayormente por los nauplii. Ya en la laguna Irupé, los bosmínidos y los nauplii fueron los crustáceos más abundantes. Es importante resaltar la presencia de larvas del mejillón invasor *L. fortunei* en la laguna Larga durante el período de inundación alcanzando un máximo en abril de 45,8 ind./l. La amplia tolerancia que este molusco presenta a los factores abióticos permite que sea una especie invasora tan exitosa (Oliveira y col. 2011). Boltovskoy y Cataldo (1999) registraron una densidad de hasta 10 ind./l durante la misma época del año en el río Paraná de las Palmas, Buenos Aires, y un máximo de 27 ind./l en diciembre. Estas densidades muestran la disponibilidad de este recurso trófico para consumidores como *T. borellianus*.

Cuando la fase de bajante se inicia, generalmente en otoño, la laguna conectada disminuye la densidad del zooplancton mientras que la laguna aislada evidencia procesos de concentración. Además comienza la disminución de la riqueza de taxones debido a la menor tolerancia térmica que presentan algunas especies. Otros factores que pueden haber contribuido a esta reducción pueden ser la menor concentración de clorofila-a registrada en los meses de bajas temperaturas, reducción de la cobertura vegetal y aumento de las interacciones bióticas (depredación y competencia). José de Paggi (1993) también observó una notable disminución de la abundancia y riqueza de rotíferos en los meses de baja temperatura en lagunas conectadas.

La fase de estiaje promueve la disminución de las densidades y riquezas luego de un proceso de concentración. No obstante, este período ocurrió en primavera cuando ocurrieron valores altos de densidad y bajos de diversidad y riqueza. La densidad total fue dada por algunos taxones dominantes. Por un lado los crustáceos dominantes en período de estiaje fueron copépodos calanoideos, ciclopoideos, nauplii y rotíferos del género *Polyarthra*, *Keratella* y *Brachionus*. El inicio del estiaje en primavera no impactó fuertemente la densidad de copépodos probablemente debido a la baja depredación por peces. Sin embargo, la presencia del siluriforme *P. valenciennis* verificada en este momento evidencia el inicio de la depredación, principalmente sobre microcrustáceos. La alta densidad de copépodos aumenta la presión de depredación sobre los rotíferos, lo que explicaría la menor densidad de rotíferos (José de Paggi y Paggi 2007). Por otro lado, es posible que en diciembre la densidad de crustáceos haya disminuido junto al aumento de las interacciones biológicas durante aguas bajas (José de Paggi y Paggi 2007). Por último, el aumento de la densidad total del zooplancton puede haber sido favorecido por el aumento de los niveles de clorofila-a, de la transparencia y de la temperatura.

Durante los dos últimos muestreos se registró nuevamente la presencia de larvas del mejillón dorado, con una alta densidad en noviembre de 2011. Lo mismo fue verificado durante marzo y abril de 2010 en la laguna Larga, lo que explicaría la mayor similitud encontrada entre estos meses. Oliveira y col. (2011) verificaron que la temperatura del agua es uno de los factores abióticos que más favorece el desarrollo de larvas y juveniles de *L. fortunei*. La temperatura durante el fin de la primavera y principio del verano probablemente ha favorecido el desarrollo de esta especie invasora. Durante este período también se verificó altas densidades de adultos de *L. fortunei*.

Rojas Molinas y col. (2010) verificaron que este mejillón ejerce una presión de depredación selectiva sobre los organismos pequeños del zooplancton, seleccionando positivamente a los cladóceros de la familia Chydoridae y los nauplii. Los registros de densidad de estos taxones y del mejillón en el período mencionado mostraron que el descenso en la densidad de *L. fortunei* fue acompañado de un aumento del número de quidóridos y nauplii.

Las variaciones en la composición y estructura de la comunidad bentónica pueden ser influenciadas por muchos factores de los cuales el pulso de inundación, condiciones hidráulicas, grado de conexión, cobertura vegetal y calidad del agua son considerados los principales (Ezcurra de Drago y col. 2007). El gradiente que se observa desde el cauce principal hasta las lagunas internas de la planicie obedece en general a un patrón de disminución de la densidad y aumento de la riqueza y diversidad (Ezcurra de Drago y col. 2007, Marchese y col. 2005).

La comunidad bentónica presentó los mayores valores de riqueza durante la bajante del agua y estiaje en ambas lagunas. En este período se observaron picos de densidad de taxones. Estos valores fueron seguidos por un descenso en los registros de estos atributos en la fase de estiaje. Durante el período de inundación, el aumento de la cobertura vegetal provoca la deposición de materia orgánica en el suelo provocando situaciones de hipoxia/anoxia principalmente durante el estiaje y a principios del pulso de inundación, causando efectos negativos en la comunidad bentónica (Ezcurra de Drago y col. 2007). Por un lado, durante el inicio del invierno la reducción de la cobertura vegetal habría favorecido el aumento de la riqueza y densidad del bentos, que luego, descendiera hasta alcanzar los valores más bajos a fines de la primavera.

Los dos últimos muestreos de 2011 fueron los más disímiles a comparación del resto y entre sí. Sin embargo, ambos meses estuvieron caracterizados por valores altos de riqueza y densidad, además de la notable presencia de individuos del molusco invasor *L. fortunei*. La densidad de este molusco en la comunidad pleustónica fue largamente mayor en la laguna Irupé. Boltovskoy y Cataldo (1999) verificaron que entre los meses de setiembre y diciembre, los individuos menores a 2 mm de largo de valva dominaron el 95% de la población. Similarmente, en este estudio se registraron altas densidad de *L. fortunei* en el mismo período, cuando la talla de la mayoría de los individuos correspondía a juveniles de aproximadamente 2 a 3 mm.

El análisis de agrupamiento mostró que la composición de la comunidad pleustónica de los últimos tres muestreos (estiaje, inundación y bajante) difirió del resto.

No coincidentemente este fue el período en que se registró la presencia del mejillón dorado en altas densidades. Sardiña y col. (2011) sugieren que la presencia de *L. fortunei* posee un fuerte efecto de homogenización en la composición de la fauna bentónica. De esta manera, es esperable que lo mismo ocurra en la comunidad pleustónica una vez que las raíces de las plantas acuáticas, principalmente de *E. crassipes*, son unos de los sustratos donde se encuentra densas poblaciones de este mejillón (G. Musín y col. no publicado).

De hecho, *E. crassipes* es una de las macrófitas acuáticas con mayor diversidad y abundancia de macroinvertebrados. Poi de Neiff y Neiff (2006), encontraron un total de 79 especies asociadas a estas macrófitas y una alta relación entre el número de especies y la biomasa de las macrófitas. El alto desarrollo radicular de *E. crassipes* aporta mayor oferta de hábitat, por lo que sirve de sustrato a una variedad de organismos (Poi de Neiff y Carignan 1997, Poi de Neiff y Neiff 2006). Contrariamente a lo encontrado por Poi de Neiff y Carignan (1997), en el presente estudio la mayor densidad de invertebrados registrada correspondió a la fase de estiaje. El valor de densidad extraordinariamente alto se debió principalmente a la cantidad de individuos juveniles de *L. fortunei* encontrados adheridos a las raíces del camalote. Sin embargo, otros taxones como los de la familia Chironomidae, Caenidae, Hyallellidae, Hidrobiidae y los oligoquetos también fueron abundantes aportando en densidad aún sin considerar el mejillón.

El aumento de la diversidad de invertebrados dentro de un gradiente longitudinal en la planicie de inundación verificado para otras comunidades (Ezcurra de Drago y col. 2007, José de Paggi y Paggi 2007) puede no ser totalmente aplicable para el pleuston. Mormul y col. (2011) verificaron que la densidad y diversidad de invertebrados del pleuston aumenta con la complejidad del hábitat pero disminuye con la distancia de una fuente. Por un lado, la mayor diversidad observada en aguas altas puede ser un efecto de la mayor conectividad entre los cuerpos de agua lo que disminuiría la distancia a una “fuente” de invertebrados. Por otro lado, la mayor densidad registrada se puede deber a la mayor complejidad del hábitat.

4.3. Composición de la dieta de peces

El número de peces encontrados en el presente estudio representa un porcentaje reducido del número total de especies (216 especies) informado para el tramo medio del río Paraná (Rossi e y col. 2007). Esto se debe a que no se realizaron muestreos

intensivos y tampoco en la vegetación acuática, donde se encuentran una alta diversidad de peces, principalmente pequeños carácidos (Rossi y Parma de Croux 1992, Neiff y col. 2009). Además, la abundancia de peces puede variar estocásticamente en las lagunas (Lowe-McConnell 1987). Por lo tanto, los resultados presentados seguramente subestiman la real diversidad y densidad de peces en estos ambientes.

A pesar de eso, los análisis de la dieta de los peces capturados mostraron resultados interesantes. Los organismos asociados a las macrófitas constituyen el principal recurso trófico en la composición de la dieta de muchos peces (Rossi y col. 2007). Durante aguas altas, el intercambio de invertebrados entre los cuerpos de agua (Mesa y col. 2012) aumenta la retención de organismos en las raíces de las plantas acuáticas (Poi de Neiff y Carignan 1997). De esta manera, las relaciones tróficas entre la comunidad de invertebrados del litoral y los peces que lo consumen aumentarían durante el pulso de inundación. Durante el pulso de inundación, Luz-Agostinho y col. (2008) verificaron el aumento de la diversidad de ítems consumidos por especies carnívoras. En el período de aguas altas en el presente estudio se registró la presencia *P. maculatus* y *B. orbignyanus* tanto en la laguna Irupé como en la Larga. De hecho, estas fueron las especies con mayor riqueza de ítems en la dieta, compuesta por organismos, mayoritariamente invertebrados de la comunidad litoral. Cuanto a la presencia de decápodos en los estómagos analizados en este período, se encontró un ejemplar de camarón palaemónido en el contenido de *S. brasiliensis*. La ingestión de estos decápodos puede ser frecuente en especies carnívoras como *S. brasiliensis*, principalmente durante el descenso de los niveles hidrométricos (Almeida y col. 1997).

Cuando se inició la fase de estiaje en invierno, se capturó una cantidad relativa mayor de especímenes de *P. maculatus*. Cuando el aislamiento de los ambientes las interacciones tróficas aumentan, principalmente la depredación por peces (Winemiller 1990). La ausencia de vegetación acuática y, consecuentemente, la disminución de refugios registrada en invierno, seguramente intensificó la presión de depredación en la laguna Larga. La identificación de organismos de la comunidad litoral bentónica, incluyendo un ejemplar de *T. borellianus* y dos de *M. borellii*, sostiene esta observación. En la laguna Irupé, fue considerable la depredación del bagre amarillo sobre la población de *T. borellianus* con un registro de 22 especímenes depredados. Estos resultados coinciden con la literatura donde *P. maculatus* ya fue identificado como potencial depredador de este cangrejo (Bonetto y col. 1963).

Los especímenes de *T. borellianus* y *M. borellii* registrados en el estómago del bagre amarillo se encontraban enteros con poco o ningún daño externo. Las características estructurales de la cavidad bucofaríngea de *P. maculatus* demuestran la tendencia a la ingestión de material de origen animal, sin un procesamiento del alimento previo a la deglución. Además, los pliegues comisurales permiten una amplia abertura bucal y la captura de animales de distintos portes (Menin y Minura 1991).

En el período de estiaje de 2010 se registró la mayor cantidad de peces capturados en la laguna Irupé, principalmente en el mes de octubre. No obstante, durante este período también se verificó el mayor porcentaje de estómagos sin contenido. Por ejemplo, de los especímenes de *H. malabaricus* capturados en octubre en la laguna Irupé, el 90% tenía el estómago vacío. Por un lado, esta especie es típica de aguas lénticas (Oldani 1990) y posee una estrategia de captura más sedentaria, emboscando a la presa. Además, los adultos tienen una notable capacidad de soportar períodos de ayuno (Rossi y col. 2007). Por otro lado, la alta vacuidad puede estar relacionada a que al final del período de inundación y durante el estiaje, la competencia es mayor (Lowe-McConnell 1999) lo que limitaría la disponibilidad de recursos. Efectivamente, los valores de abundancia de invertebrados registrados en el presente estudio fueron en general menores durante el período de estiaje (con excepción de diciembre para la comunidad pleustónica).

A pesar de la reducción de la disponibilidad de recursos tróficos, se verificó que dos especímenes de *S. lima* depredaron sobre una importante cantidad (26) de camarones (*M. borellii*) en el período mencionado. Este siluriforme ya fue previamente mencionado como “comedor de camarón” en la cuenca del río Amazonas (Goulding y Ferreira 1984). Estos mismos autores mencionan que la forma alargada de la mandíbula superior de *S. lima* es una adaptación morfológica especializada para la captura de camarones y consideran que este crustáceo puede ser el principal ítem de la dieta de este pez en una amplia área de distribución.

Por último, y no menos importante fue el registro de la depredación del mejillón invasor *L. fortunei* por la boga *L. obtusidens*. Este molusco representa una abundante oferta alimentaria, especialmente a la comunidad íctica, una vez que desarrolla densas poblaciones (Cataldo y col. 2002). Luego de su introducción en la cuenca del Plata (Darrigran y Pastorino 1995) la incidencia de molusco en la dieta de peces aumentó considerablemente (Cataldo y col. 2002). Montalto y col. (1999) registró la presencia de *L. fortunei* en el estómago de 9 especies de peces, de las cuales 6 eran

Siluriformes, como por ejemplo *Pimelodus spp.* Entre los Characiformes, *L. obtusidens* y *S. borellii* fueron las especies que mostraron mayor importancia relativa de este molusco en el contenido. Cataldo y col. (2002) encontraron resultados similares para las mismas especies citadas, entre otras mencionadas. Es posible que el hábito epifaunal de este mejillón aumente la accesibilidad a la depredación por peces a comparación de las especies autóctonas (Montalto y col. 1999). Por otro lado, el asentamiento de asociaciones de *L. fortunei* en lugares protegidos del acceso directo de peces evidencia las estrategias para evitar la depredación (Cataldo y col. 2002).

4.4. Otros depredadores vertebrados de *T. borellianus*

En la revisión bibliográfica se destaca la ocurrencia de 10 registros de vertebrados que depredan sobre *T. borellianus* de los cuales siete son aves: garcita azulada, batará grande, tordo negro, ipecaá, benteveo, pollona negra y gallito común. Cada una de estas aves posee distintos hábitos de forrajeo. De acuerdo a Wilson (1974), existen tres componentes principales que definen a los gremios: el tipo de alimento, la manera y el lugar de consumirlo.

Algunas aves utilizan el picoteo rápido como estrategia de alimentación, capturando vertebrados e invertebrados acuáticos, como las garzas del género *Egretta* y *B. stritus* (garcita azulada). Las aves fitófagas-carnívoras, como la pollona negra, se alimentan de invertebrados asociados a las macrófitas en la película del agua, en la vegetación emergente o debajo de ella. También están las aves carnívoras, buceadoras, que se zambullen bajo el agua capturando vertebrados e invertebrados acuático, como el macá grande. Otro grupo son las aves carnívoras-omnívoras que caminan por la ribera, como es el caso del gallito común, o también nadan como el ipecaá, poseyendo una dieta compuesta por semillas de macrófitas y fauna asociada a la vegetación acuática. Por otro lado, el batará grande es una especie que consume principalmente insectos y larvas picoteando y recogiendo los organismos del suelo y del follaje (Beltzer y Quiroga 2007).

Analizando a los distintos hábitos de búsqueda y captura de alimentos, se puede constatar que existe una amplia variedad de gremios de aves capaces de depredar sobre los organismos asociados a la vegetación, incluyendo a decápodos como *T. borellianus*. De esta manera, es esperable que el listado de aves potencialmente depredadoras de cangrejos y camarones sea aún mayor a los encontrados en la literatura. Por ejemplo, es posible que otras especies de la familia Rallidae, de hábito caminador y

nadador en la zona litoral (Beltzer y Quiroga 2007) consuman a estos cangrejos, así como las garzas de familia Ardeidae (Miranda y Collazo 1997).

Con respecto a los mamíferos, existen tres especies citadas como depredadoras de cangrejos: aguará popé, zorro de monte y lobito de río (Pautasso 2008). A pesar de que los registros no informan a nivel específico los cangrejos encontrados en las fecas de estos animales, seguramente se tratan de ejemplares de grande porte de la familia Trichodactilidae. Los hábitos semi-terrestres de adultos de las especies del género *Zilchiopsis* y *Dilocarcinus* permiten inferir la mayor vulnerabilidad a la depredación por estos mamíferos. Por otro lado, el hábito más acuático del lobito de río, *L. longicaudis*, permite deducir la utilización de *T. borellianus* como recurso trófico.

4.5. Composición de la dieta de *T. borellianus*

El número de cangrejos capturados en la laguna Irupé siempre fue mayor al de la laguna Larga. Esta última es una laguna de conexión sobre el albardón con el río Colastiné, quedándose aislada y seca durante períodos de estiaje cuando los niveles hidrométricos registrados son inferiores a los 3 m aproximadamente. Los disturbios causados por el estiaje durante aguas bajas pueden reducir la riqueza de macrófitas y la estabilidad de esta comunidad (Thomaz y col. 2009). Debido a que *T. borellianus* es una especie de cangrejo asociada a la vegetación acuática, la correspondencia entre la biomasa de macrófitas y el número de cangrejos es positivamente relacionada (Collins y col. 2006 a). Por otro lado, la laguna Irupé, está indirecta y permanentemente conectada al cauce del río Colastiné, manteniéndose con agua aún durante períodos de sequía extrema. Este hecho facilitaría el continuo ingreso de propágulos desde los cuerpos de agua adyacentes manteniendo la diversidad de la vegetación acuática en la laguna (Thomaz y col. 2009) y, por consiguiente, la estabilidad poblacional de los cangrejos.

Este estudio es el primero en analizar la dieta de *T. borellianus* y la disponibilidad en el ambiente del recurso trófico. El amplio espectro trófico de este cangrejo, compuesto por organismos vegetales y animales de las comunidades pleustónicas, bentónicas y planctónicas indica una dieta omnívora con hábito oportunista y generalista, corroborando las observaciones de Williner y Collins (2013). Por un lado, los 19 grupos taxonómicos identificados en los contenidos estomacales confirman la dieta generalista. Por otro lado, la comparación entre la dieta y la oferta trófica y los análisis de selectividad confirmaron el comportamiento oportunista de esta especie. Otra observación reside en el hecho de que, a través del análisis de

ordenamiento, no se muestra un patrón claro de variabilidad en la composición de la dieta de *T. borellianus* a lo largo del régimen hidrosedimentológico. Además, tampoco se identificaron diferencias en la dieta entre las lagunas. Sin embargo, la dieta del cangrejo estudiado tiene una tendencia a relacionarse positivamente con el aumento de la cobertura de vegetación acuática flotante.

La ausencia de variabilidad espacio-temporal en la dieta de *T. borellianus* puede ser interpretado como una respuesta plástica a las oscilaciones ambientales. La caracterización de la oferta trófica mostró que los ítems más frecuentes en la dieta son los restos vegetales y algunos organismos como oligoquetos y quironómidos. Además, la dominancia de oligoquetos y quironómidos en los ambientes acuáticos es un patrón observado en una serie de estudios realizados en ríos de la cuenca del Plata (Marchese y col. 2005, Ezcurra de Drago 2007, Montalto 2008). Analizando la composición de la dieta a lo largo del tiempo, el componente vegetal fue el más importante en volumen y en frecuencia en la mayoría de las muestras analizadas. Sin embargo, la diversidad de presas animales y la importancia relativa de algunos de ellos fue considerable, siendo los más destacados las larvas de quironómidos, oligoquetos y anfípodos por la frecuencia de ocurrencia en los meses de muestreo. Williner y Collins (2013) también encontraron que los oligoquetos y quironómidos fueron importantes en la dieta de *T. borellianus*, muchas veces superando la importancia de los restos vegetales. La selectividad casi nula o negativa hacia estas presas indica que el consumo se da por la disponibilidad de este alimento en el ambiente más que por una preferencia trófica o esta está enmascarada por su abundancia.

Pensando en el beneficio energético de cada tipo de presa, oligoquetos y quironómidos son energéticamente ventajosas ya que ofrecen un alto contenido de proteínas (Popchenko 1971, Berg y Hellenthal 1992, Ciancio y Pascual 2006, Ciancio y col. 2007), son susceptibles a la depredación (movimientos lentos) y tienen alta disponibilidad en el ambiente. Carvalho y col. (2011) verificaron que la digestión de oligoquetos y larvas de dípteros puede tardar hasta 10 horas antes de la evacuación completa en el camarón *M. borellii*. El tiempo necesario para la digestión del alimento puede estar directa y positivamente relacionada al gasto energético en el proceso digestivo (McGaw y Curtis 2013). Por otro lado, el retorno del apetito puede llevar más tiempo, lo que reduciría los eventos de búsqueda de alimento y, por lo tanto, la susceptibilidad a la depredación. De cualquier manera, el estómago de *T. borellianus* cuenta con un molinillo gástrico que imprime mayor eficiencia de la trituración del

alimento con respecto a los camarones (Icely y Nott 1992). El grado de trituración causado por el molinillo dificulta la identificación de los ítems de la dieta. Esta característica, sumada a los organismos de cuerpo blando o de rápida digestión podría subestimar el espectro trófico real de los cangrejos (Wassenberg y Hill 1987).

Los componentes del zooplancton estuvieron presentes en la dieta de *T. borellianus* durante todo el año, pero con mayor importancia, por ejemplo, durante el período de estiaje en la laguna Irupé. En este momento también se observó una mayor densidad de estos organismos en el ambiente, lo que explica el comportamiento trófico oportunístico hacia este tipo de presa. En este sentido, el efecto de concentración por la reducción en los niveles hidrométrico no sólo aumenta la probabilidad del encuentro entre depredadores y presas (Titelman 2001) sino también reduce la actividad natatoria de los componentes del zooplancton (Dodson y col. 1997, Carvajal-Salamanca y col. 2008), lo que facilitaría la captura de estos pequeños organismos. La capacidad de capturar e ingerir microcrustáceos ya fue confirmado en estudios previos (Gutiérrez y col. 2012, Carvalho y col. 2013 a), aunque esta es menor en comparación a otros decápodos con mayor capacidad natatoria como son los camarones (Gutierrez y col. 2012). A pesar de que ya se identificaron copépodos calanóideos en la dieta de *T. borellianus* (Williner y Collins 2013) el consumo de este organismo es bajo en comparación a cladóceros (Gutierrez y col. 2012) y copépodos ciclopoideos (presente estudio). Copépodos calanóideos poseen respuestas de escape mejor desarrolladas (Ohman 1988) siendo altamente sensibles a disturbios hidrodinámicos (Hartline y col. 1996), lo que dificulta su captura. Los rotíferos también fueron frecuentes en la dieta, encontrándose géneros litorales, como *Lecane* y *Brachionus*, bentónicos, como *Colurella* y plactónicos, como *Keratella* (José de Paggi 1995).

Considerando nuevamente el costo-beneficio del consumo de cada tipo de presa, los microcrustáceos también poseen una alta proporción de proteínas, superando el 50% del peso seco (Riccardi y Mangoni 1999). Esto representa una buena fuente de elementos esenciales como nitrógeno, carbono e hidrógeno, incluyendo vitaminas y algunos compuestos precursores de hormonas. Sin embargo, poseen menor tamaño, lo que hace necesario un aumento en el consumo que supliría las demandas energéticas del cangrejo. Durante los períodos en que se escasean otros recursos, los microcrustáceos pueden ayudar a complementar las demandas de energía. Tal vez esta sea la razón por la cual se observa un mayor consumo del zooplancton durante el período de invierno o de estiaje en otro decápodo como el camarón *M. borellii* (Collins y Paggi 1998).

Similarmente, en el presente estudio se verificó la presencia de estos organismos aún durante el invierno, cuando se redujo la diversidad de ítems depredados por *T. borellianus*.

En cuanto a la fracción vegetal, este ítem ocupa un lugar importante en la dieta de los decápodos dulciacuícolas del Paraná medio (Collins y col. 2004), incluyendo a *T. borellianus*. Sin embargo, la importancia relativa de este ítem puede variar a lo largo del año. Durante el período de invierno se observó una reducción en el consumo de restos vegetales directamente relacionado a la disminución de la cobertura vegetal. En este momento el consumo de ítems de origen animal tiene mayor importancia relativa. En el estudio de Williner y Collins (2013) los oligoquetos cumplieron en general un papel más importante en la dieta que los restos vegetales. Según estos autores, las variaciones en el consumo de materia vegetal pueden ocurrir entre cangrejos de distintas tallas, existiendo una tendencia a aumentar el consumo en los individuos más grandes. Carvalho y col. (2013 a) encontraron un mayor grado de vacuidad en adultos que en juveniles. Si el tiempo de digestión del material vegetal es mayor debido al contenido de celulosa, es probable que el índice de vacuidad registrado en este estudio se deba a la predominancia de individuos adultos. A pesar de la proporción de estómagos vacíos observados en *T. borellianus*, el espectro trófico fue similar al observado por Williner y Collins (2013).

Dentro del espectro trófico observado, el registro del consumo de algas fue bajo, con una mayor variedad de algas filamentosas presentes principalmente durante aguas altas. Los registros de densidad de organismos, principalmente pleustónicos y bentónicos fueron bajos en general durante este período, reflejando una menor diversidad de ítems en la dieta. Es posible que el consumo de algas refleje la menor disponibilidad de presas en este momento. Las algas en el contenido estomacal de *T. borellianus* poseen una característica en común: son asociadas a la vegetación (Vélez y Maidana 1995) indicando que el consumo de este recurso se da en las macrófitas. Por otro lado, las algas unicelulares fueron muy poco representadas tanto en frecuencia como en diversidad.

Analizando la importancia del componente vegetal en la dieta de *T. borellianus*, hay que resaltar el rol de este cangrejo, así como de otros decápodos, en el procesamiento y trituración de este recurso altamente disponible en el sistema del Plata. Muchos autores enfatizan la baja explotación de la vegetación acuática en estos sistemas debido al reducido número de organismos trituradores (Neiff y Poi de Neiff 1990, Poi

de Neiff y Casco 2001, Poi de Neiff 2003, Capello y col. 2004, Poi de Neiff y col. 2006, Ezcurra de Drago y col. 2007). La capacidad de incorporar recursos alimentarios de menor valor energético (como los restos vegetales) y transferirlos hacia los niveles superiores con una mayor calidad nutricional, destaca el valor de los decápodos en las redes tróficas en las cuales pertenecen, ya que la calidad del recurso alimentario aumenta junto a cada nivel (Denno y Fangan 2003). De este modo, los decápodos son importantes recursos tróficos, transfiriendo energía a peces de importancia económica (*P. maculatus*, *P. albicans*, *S. lima*), además de conectar los sistemas terrestres a los acuáticos (Collins y col. 2007, 2012).

En este contexto, el valor nutricional de la materia vegetal es un tema de interés debido a la abundancia de este recurso en grandes ríos con llanura aluvial como los es Paraná. En este sentido, es importante conocer la capacidad de los crustáceos decápodos en digerir celulosa. Por un lado se propone que la digestión se puede dar a través de microorganismos simbiotes presentes en el tracto digestivo de crustáceos (Zimmer y Topp 1998) y, por otro lado, por la ingestión de microorganismos descomponedores de la materia vegetal. Sin embargo, la última opción es menos probable una vez que estos organismos serían digeridos en el estómago una vez ingeridos (Zimmer y Topp 1998). En el contenido estomacal de *T. borellianus* no se observó frecuentemente la presencia de microorganismos como hongos y bacterias. La baja importancia de este ítem en la dieta de *T. borellianus* también fue observada por Williner y Collins (2013).

La variabilidad de presas fue mejor explicada por la presencia y abundancia de vegetación flotante, la cual aporta una gran diversidad de microhábitats que pueden utilizar este cangrejo. Por ello es esperable encontrar una mayor diversidad de organismos asociados a ese tipo de ambiente, intensificando en períodos de bajante del agua y estiaje. Aquí hay que resaltar que el período de estiaje coincidió con la primavera. De lo contrario, el invierno hubiera propiciado la reducción del atributo mencionado. Por otro lado, la presencia de algas en la dieta aumenta con el nivel hidrométrico y la cobertura de vegetación flotante. La vegetación acuática no sólo ofrece alimento a los organismos asociados sino también refugio (Collins y col. 2007, Henninger y col. 2009). Asimismo, la ausencia de macrófitas disminuye drásticamente la oferta de alimento y aumenta el riesgo a ser depredado, principalmente por depredadores de percepción visual como las aves.

En este sentido, la depredación y competencia puede restringir la densidad de las comunidades locales, de modo a que estas pueden tener distribución y abundancia relativa no aleatoria, exhibiendo estructura persistente (Arrington y Winemiller 2006). Estas interacciones pueden ser aún más intensas durante el estiaje en cuerpos de agua que se aíslan, en la que además se observó reducción de refugios (vegetación acuática) disponibles. En el caso de *T. borellianus*, la distribución de los especímenes bajo la corteza de un tronco seco puede ser considerado una estrategia evitando la depredación y manteniendo la humedad necesaria en la cámara branquial. La presencia del bagre *P. maculatus* y de aves de la familia Ardeidae, potenciales depredadores de decápodos, confirman la mayor presión de depredación en este momento y en esta laguna. Además, las huellas encontradas en este momento sugieren una probable depredación por mamíferos. Por otro lado, el consumo por peces de *T. borellianus* verificado durante la bajante del agua tanto en la laguna Irupé como en la laguna Larga confirma la existencia de depredación en ambas lagunas.

En lagunas poco profundas y sin conexión permanente, la renovación de la biota ocurre a cada nuevo ingreso del agua en el sistema, es decir en la fase de inundación. El largo tiempo de desconexión que algunas lagunas pueden sufrir (e.g. laguna Larga) sumado a la progresiva disminución del espejo de agua y la ausencia de refugio genera condiciones estresantes que limitan la supervivencia de los organismos. Los cangrejos tienen la capacidad de realizar desplazamientos, caminando por tierra firme, buscando nuevos refugios y nuevos ambientes acuáticos (Fernández y Collins 2002). En cambio los peces quedan atrapados en los cuerpos de agua, aumentando la probabilidad de que la densidad se reduzca drásticamente debido a la presión de depredación (Winemiller y Jepsen 1998). Durante el estiaje, Power (1984) observó que tres especies de Siluriformes evitaban las zonas poco profundas y marginales para evitar la depredación por aves. Aves caminadoras, como las del género *Egretta*, estarían aprovechando la disponibilidad de recursos de fácil acceso, contribuyendo para la reducción de la densidad de organismos. Además, la presión de depredación también podría ser ejercida por peces piscívoros, como *S. brasiliensis*, así como por el mustélido *L. longicaudis*.

Vivir en un ambiente donde las condiciones oscilan, muchas veces, de forma impredecible desafía a los organismos a responder adaptativamente a los procesos ecológicos que operan a una escala de tiempo variable (Levin 1992). Los decápodos ocupan un lugar intermedio en las tramas tróficas y por eso despliegan respuestas

adaptativas que lidian con los cambios en la disponibilidad de recursos así como el riesgo a la depredación (Hawlena y col. 2011). Por un lado, *T. borellianus* tienen la capacidad de capturar, ingerir y digerir organismos de distintos niveles tróficos y diferentes comportamientos, morfologías y composiciones químicas, caracterizando un comportamiento omnívoro y generalista (Diehl 2003, Carvalho y col. 2013 a). Además, pueden ajustar la dieta a la oferta trófica del ambiente. Por otro lado, los rasgos crípticos asociados a la vida en la vegetación acuática, el comportamiento de tanatosis (Scarton y col. 2009) y la búsqueda de sitios menos hostiles (Fernández y Collins 2002) indican los mecanismos anti-depredación.

Variación espacio-temporal en las redes tróficas en lagunas del valle aluvial del Paraná medio: el cangrejo *Trichodactylus borellianus* como especie foco

1. Introducción

Las redes tróficas son diagramas que representan las interacciones entre las especies en una comunidad. Así como las caricaturas, son representaciones distorsionadas de la realidad pero que contienen veracidad suficiente para su estudio (Pimm 1982). Polis (1991), afirma que las redes tróficas reales son muchos más complejas de las que se pueden encontrar en la literatura. Por cierto, una de las razones es la excesiva dificultad de adquirir datos que permita construir una red, sumada a que la estimación de las interacciones tróficas es siempre imperfecta (Winemiller 2007). Para una mejor aproximación, una de las principales características que deben ser consideradas es la escala espacio-temporal (Pahl-Wostl 1993, Closs y Lake 1994, Winemiller y Polis 1996), debido a que la composición de la dieta de los organismos frecuentemente cambia en respuesta a las variaciones estacionales y a la disponibilidad de recursos tróficos (Winemiller 2007).

Uno de los problemas más complejos y discutidos en los estudios sobre las redes tróficas es la resolución taxonómica (Cohen y col. 1993, Martinez 1993, Yodzis y Winemiller 1999, Thompson y Townsend 2000). Sin embargo, el aumento de la resolución implica un considerable aumento del esfuerzo requerido (Lancaster y Robertson 1995). La mayoría de las redes son enfocadas en el grupo taxonómico de interés del investigador (Winemiller 2007), lo que tiene bastante sentido ya que la confiabilidad de las identificaciones es menor en los grupos ajenos a la especialidad del científico. Las agregaciones de especies son en algunos casos recomendados debido a la complejidad de analizar redes tróficas altamente resueltas taxonómicamente (Yodzis y Winemiller 1999). En este sentido, la estandarización de la resolución taxonómica es una tarea importante (Thompson y Townsend 2000).

En el estudio de las redes tróficas una serie de atributos son utilizados para identificar características importantes de las interacciones entre especies de una comunidad ecológica. En la mayoría de estos estudios, principalmente los pioneros, no se incluyen medidas de magnitud de las conexiones entre especies (Tylianakis y col. 2007), considerando solamente la presencia o ausencia de una interacción. El análisis de dieta natural es una ventaja en este caso porque permite cuantificar las conexiones tróficas (Winemiller y col. 2001). De esta manera, en los estudios de tramas tróficas se

pueden identificar redes compuestas por datos de presencia/ausencia (redes topológicas) que indican interacciones tróficas estáticas; otras que cuantifican el flujo de materia y energía (redes bioenergéticas) y, finalmente, las que buscan identificar a las especies y a las conexiones tróficas más influyentes en la dinámica de la estructura y composición de las comunidades (Paine 1980, Winemiller y Polis 1996, Sabo y col. 2009).

La estructuración de las comunidades y las conexiones tróficas entre las especies son fuertemente influenciadas por la disponibilidad de energía en el sistema (Thompson y Townsend 2005). En el río Paraná medio se observa un gradiente caracterizado por una mayor complejidad de las redes tróficas y aumento de grupos funcionales hacia la planicie de inundación (Ezcurra de Drago y col. 2007). Por un lado, el aumento de la heterogeneidad espacial promueve la presencia de más especies de invertebrados (Thompson y Townsend 2005, Thomaz y Cunha 2010). Por otro lado, la mayor disponibilidad de recursos tróficos en el valle aluvial como detritus, algas y materia vegetal derivada de la descomposición de macrófitas principalmente (materia orgánica particulada) favorece el mantenimiento de redes más complejas. Este último ítem en especial es un importante recurso energético en los ambientes de la planicie (Ezcurra de Drago y col. 2007).

Hoeinghaus y col. (2007) verificaron que el recurso energético dominante que soporta la producción secundaria en el tramo superior del río Paraná proviene de plantas acuática C_3 y del fitoplancton. Sin embargo, estos autores confirman que las redes tróficas de los ríos con planicie de inundación son basadas principalmente en las macrófitas. En la llanura aluvial de río Paraná medio Marchese y col. (2012) confirmaron que la principal fuente de carbono utilizada por los consumidores primarios provienen de macrófitas como *E. crassipes* y *C. demersum*. No obstante, en el sistema del Plata este recurso parece ser poco explotado debido a la baja abundancia de trituradores (Neiff y Poi de Neiff 1990, Poi de Neiff 2003, Ezcurra de Drago y col. 2007). Algunos quironómidos, coleópteros y crustáceos son clasificados como trituradores en estos sistemas (Poi de Neiff 2003, Ezcurra de Drago y col. 2007, Zilli y col. 2008, Saigo y col. 2009). Entre los crustáceos, los decápodos pueden ejercer un rol importante por exhibir hábitos tróficos tanto de trituradores como de predadores, pudiendo ser considerados como omnívoros “verdaderos” en el sentido estricto del término (Thompson y col. 2012). Además, son eslabones intermediarios en las tramas tróficas del Paraná medio (Collins y col. 2007).

En sistemas de agua dulce como los ambientes de la planicie de inundación, las oscilaciones en el régimen hidrosedimentológico imprimen una fuerza estructuradora en las comunidades (Iriondo y col. 2007). En este sentido, aún en ambientes menos variables, las oscilaciones estacionales cambian la composición de las especies, la biomasa de algas, el suministro de detritus, la intensidad de interacciones de competencia, la disponibilidad de alimento y la productividad primaria (Thompson y Townsend 1999 y citas). En este sentido, las tramas tróficas pueden mostrar variaciones en los atributos de las redes tróficas en una escala espacio-temporal diferente.

Considerando a los decápodos como grupos importantes en el río Paraná medio, debido al tamaño de las especies, abundancia poblacional, amplio espectro trófico y persistencia de las poblacionales, es insólito observar que pocas veces fueron mencionados como parte de las redes tróficas, siendo citados por ejemplo en un diagrama hipotético del flujo de materia y energía (Ezcurra de drago y col. 2007). En este contexto, el **objetivo** del actual capítulo fue estudiar los parámetros de la red trófica a la cual pertenece *T. borellianus* y analizarlos dentro de una escala espacio-temporal: en dos lagunas y considerando los momentos del régimen hidrosedimentológico. Para esto, se analizaron redes tróficas basadas en dos tipos de datos: (1) red topológica (más de dos niveles tróficos): datos binarios obtenidos de la bibliografía y de los análisis de contenido estomacal de *T. borellianus*, *M. borellii* y peces, (2) red bipartida (dos niveles tróficos): incluye datos cuantitativos obtenidos de los análisis de contenido estomacal de *T. borellianus* y peces. En este sentido, la siguiente **hipótesis** fue formulada: *T. borellianus* participa en las tramas tróficas del río Paraná medio conectando recursos tróficos de origen animal y vegetal a las comunidades acuáticas y terrestres.

2. Material y métodos

2.1. Red topológica

En la construcción de esta red se utilizaron los datos de contenido estomacal de *T. borellianus*, camarones y peces capturados en cada laguna y en cada nivel hidrométrico. Los datos de contenido estomacal de camarones fueron cedidos por Carina Vaccari en el marco del desarrollo de su tesina de grado. Con el objeto de unificar la metodología en la elaboración de las matrices en los análisis se consideraron los siguientes criterios:

1° Las especies que constituyen la red topológica son *T. borellianus*, *M. borellii*, peces y todas las presas presentes en el contenido estomacal de estos organismos.

2° A partir de la construcción de la matriz de presas-depredadores utilizando los datos de contenido estomacal, se estimó las interacciones tróficas que pudieron ocurrir entre las presas de los decápodos.

3° La estimación de las interacciones entre presas fue obtenida de la bibliografía disponible (José de Paggi 1978, Lopretto y Tell 1995, Domínguez y Fernández 2012, Saigo y col. 2009, Rojas Molinas y col. 2010, Galizzi y col. 2012). Ningún *taxa* fue añadido a la red que no fueran aquellos hallados en los contenidos de decápodos y peces analizados.

4° Las posibles presas de los organismos depredados por *T. borellianus* y peces sólo fueron incluidos en la red si su presencia fuera registrada en los análisis de las comunidades.

5° Se utilizó un nivel taxonómico general (orden para los insectos y moluscos, familia para peces y decápodos y agrupaciones taxonómicas como “algas” y “restos vegetales”) para la construcción de las matrices de interacciones tróficas. Este criterio facilita la estimación de las interacciones entre presas, la cuales no se cuenta con datos empíricos, y optimiza la estandarización de la resolución taxonómica.

Teniendo en cuenta estos criterios, se construyó una matriz binaria (presencia/ausencia) y simétrica de presa y depredadores donde todos los organismos presentes en una columna se repiten ordenadamente en las filas. Son considerados productores aquellos organismos que no poseen datos en la columna, o sea, no poseen presas. En cambio, aquellos con ausencia de datos en la fila indican a un organismo sin depredador. El mismo nivel taxonómico fue utilizado en todos las redes.

A través del paquete *foodweb* (Perdommo, 2012) del software estadístico R (*Development Core Team* 2008) se calcularon los siguiente parámetros de la red: riqueza de especies, conexiones totales, conectividad, fracción de omnivoría, fracción de canibalismo, posiciones tróficas totales, fracción basal, fracción intermedia, fracción superior, fracción de herbívoros y relación presa:depredador (Tabla 5.1). Además se utilizó la función “plotweb” para graficar la matriz de datos y visualizar las tramas tróficas de cada momento del régimen hidrológico. Los análisis fueron realizados para cada muestro, totalizando 8 redes tróficas para la laguna Irupé y 4 para la laguna Larga.

Tabla 5.1: Atributos de la red topológica calculados por el paquete *foodweb* (Perdomo y col. no publicado).

Atributos	Fórmulas	Significado
Riqueza de spp	S	Número de taxones en la red trófica
Conexiones totales	L	Número de conexiones entre los taxones
Conectividad	$C = L/S^2$	Proporción de las conexiones tróficas que pueden ocurrir
Fracción de omnivoría	—	Número de especies que consumen en más de un nivel trófico
Tamaño medio de la cadena	—	Número medio de conexiones encontradas
Tamaño máximo de la cadena	—	Número máximo de ligaciones encontradas en cualquier cadena trófica de una red trófica
Fracción basal (b)	—	Número de taxones que no consumen otro taxón
Fracción intermedia (i)	—	Número de taxones que son tanto consumido como consumidores de otros taxones
Fracción tope (t)	—	Número de taxones que no son consumidos por otros taxones
Relación presa:depredador	$N:P = b+i/t+i$	Medida de la “forma” de la red

2.2. Red bipartida

Las redes bipartidas son consideradas aquellas en las cuales los miembros de un nivel trófico son conectados con aquellos de otro nivel trófico. Las interacciones entre los niveles intermedios no son consideradas (Dormann y col. 2008). En la elaboración de esta red se utilizaron únicamente datos cuantitativos de los contenidos estomacales de *T. borellianus* y peces. En el caso de los restos vegetales y detritus la cuantificación de la abundancia se basó en valores categóricos de acuerdo al volumen ocupado por estos ítems en el estómago (Tabla 5.2). Esta categorización fue modificada a partir de la escala de Braun-Blanquet utilizada en estudios de vegetación acuática (Thomaz y col. 2004). Debido a que el tamaño de las muestras de peces fue variable para cada especie,

se decidió cuantificar la dieta considerando la suma de cada ítem en la totalidad de los estómagos, multiplicado por la frecuencia de aparición (número de estómagos con un determinado ítem/número total de estómagos). Los valores fueron obtenidos para cada especie de pez. Además de los datos cuantitativos, en esta etapa se aplicó una mayor resolución de los niveles taxonómicos tanto de presas como de depredadores. Todos los depredadores fueron analizados a nivel de especie y las presas hasta la mayor resolución taxonómica alcanzada.

Tabla 5.2: Valores categóricos utilizados en la cuantificación de la abundancia de restos vegetales y detritus en la dieta de *T. borellianus* y peces. (Modificado de la escala de Braun-Blanquet (Thomaz y col. 2004).

% de repleción en el estómago	Valor categórico asignado
<5	1
5-25	2
25-50	3
50-75	4
75-100	5

De esta manera, se construyó una matriz cuali-cuantitativa, no simétrica que fue analizada con ayuda del paquete *bipartite* (Dormann y col. 2008) del software estadístico R (Development Core Team 2008). Los parámetros calculados de la red fueron de dos tipos: aquellos que utilizan y aquellos no utilizan datos cuantitativos. Los que no lo utilizan son: conexiones por especie, conectividad y asimetría de la red. Aquellos que si utilizan son: generalidad, vulnerabilidad y densidad ponderada de conexiones (Tabla 5.3). El índice “conectividad” del paquete *bipartite* difiere de aquel calculado por el paquete *foodweb*. Abajo se definen las siguientes entidades (Dormann y col. 2009):

L: número de ligaciones realizadas en una red

I: número de especies tróficas inferiores

J: número de especies tróficas superiores

m: número total de interacciones entre las especies

a_{ij} : número de interacciones entre especies i del nivel trófico inferior y especies j del nivel trófico superior, también referido como “peso de las ligaciones”

A_i : número total de interacciones de especies i del nivel trófico inferior, entonces,

$$A_i = \sum_{j=1}^J a_{ij}$$

A_j : número total de interacciones de especies j del nivel trófico superior, entonces,

$$A_j = \sum_{i=1}^I a_{ij}$$

Utilizando la función “plotweb” se graficaron redes bipartidas para cada momento del régimen hídrico. En este caso la totalidad de las redes analizadas fueron: 3 para la laguna Irupé y 2 para la laguna Larga, correspondiendo a los períodos de aguas altas, intermedias y bajas de 2010. No se analizaron los muestreos de 2011 debido a la ausencia de datos en los peces. La red trófica graficada por el programa muestra las especies representadas por rectángulos cuya amplitud es proporcional a la suma de interacciones que involucran una especie. Por otro lado, las interacciones entre las especies son conectadas por líneas cuyo espesor es, nuevamente, proporcional al número de interacciones (Dormann y col. 2008). Para dibujar a los gráficos se utilizó el método “cca”, que considera el menor cruce de interacciones posibles (Dormann y Gruber 2012). A las presas que conforman cada red se les asignó un número con el objetivo de mejorar la visualización de la figura (Tabla 5.4).

Tabla 5.3: Atributos de la red bipartida calculados por el paquete *bipartite* (Dormann y col. 2009).

Atributos	Fórmulas	Significado
Índices basados en conexiones no ponderadas (redes cualitativas)		
Conexiones por especies	$L_x = L/(I+J)$	Número medio de conexiones por especie.
Conectividad	$C = L/(IJ)$	Proporción realizada de posibles conexiones
Asimetría de la red	$W = (I-J)/(I+J)$	Balance entre el número de eslabones tróficos superiores e inferiores.
Índices basados en conexiones ponderadas (redes cuantitativas)		
Generalidad	$G_{qw} = \sum_{j=1}^J \frac{A_j}{m} 2^{H_j}$	Número de presas por depredador
Vulnerabilidad	<i>Sustituir j por i y J por I en la ecuación G_{qw}*</i>	Número de depredador por presa
Densidad ponderada de conexiones	$L_q = 0.5 \left(\sum_{j=1}^J \frac{A_j}{m} 2^{H_j} + \sum_{i=1}^I \frac{A_i}{m} 2^{H_i} \right)$	Número medio de conexiones por especies, pero ponderado por el número de interacciones

* H_j corresponde al índice de diversidad de Shannon para las interacciones de las especies depredadoras.

Tabla 5.4: Números asignados a cada ítem presa encontrado en el contenido estomacal de *T. borellianus* y peces para la construcción de la figura de las redes bipartidas.

Código	Taxones	Código	Taxones
1	Restos vegetales	29	Chironomidae (larva)
2	Semillas	30	Chironomidae (adulto)
3	Algas filamentosas	31	Ceratopogonidae (larva)
4	Algas unicelulares	32	Lepidoptera (larva)
5	Fungi	33	Lepidoptera (adulto)
6	Detritus	34	Trichoptera
7	Rotifera	35	Hemiptera
8	Copepoda	36	Pleidae
9	Cladocera	37	Hymenoptera
10	Ostracoda	38	Formicidae
11	Microcrustáceos	39	Collembola
12	Oligochaeta	40	Hydrachnidia
13	Hirudinea	41	Aranae
14	Nematoda	42	Insecta (no identificado)
15	Polymitarcidae	43	<i>H.curvispina</i>
16	Caenidae	44	<i>T.borellianus</i>
17	Ephemeroptera (adulto)	45	<i>M.borellii</i>
18	Anysoptera	46	Mollusca (no identificado)
19	Zygoptera	47	Planorbidae
20	Curculionidae (adulto)	48	Hydrobiidae
21	Curculionidae (larva)	49	Ancylidae
22	Elmidae (adulto)	50	<i>L. fortunei</i>
23	Lampyridae (larva)	51	Ampullaridae
24	Haliplidae (larva)	52	Sphaeriidae
25	Noteridae (larva)	53	Pimelodella
26	Coleoptera (adulto)	54	Gymnotidae
27	Coleoptera (terrestre)	55	Characidae
28	Diptera (adulto)	56	<i>Crenicichla sp</i>
		57	Pez (no identificado)

2.3. Análisis de datos

Las variaciones espacio-temporales en los atributos de las redes tróficas fueron analizadas a través del análisis multivariado de varianza (MANOVA) en los períodos en que se contaba con datos para ambas lagunas. Se utilizó en este análisis el criterio de Wilks lambda utilizando el programa estadístico PAST (Hammer y col. 2001).

3. Resultados

3.1. Red topológica

Los atributos de la red topológica no mostraron variaciones en el espacio y en el tiempo. El MANOVA, utilizando el criterio de Wilks lambda, no reveló diferencias significativas espacio-temporales en los períodos de aguas altas e intermedias de 2010 ($F_{21, 2} = 0,8823$; $p = 0,2684$). Descriptivamente, la riqueza de taxones no varió considerablemente dentro de cada laguna durante 2010. Sin embargo, las conexiones totales fueron mayores en aguas medias y bajas en la laguna Irupé. Esto se observa en el aumento de la densidad de conexiones en el período mencionado. La mayor conectividad correspondió al año de 2011, así como la fracción superior. Sin embargo, esta diferencia debe estar relacionada al hecho de que no se obtuvieron datos de contenido estomacal de peces en este período. Aún con la ausencia de estos datos, se pudo contabilizar cuatro niveles tróficos en las redes tróficas de 2011. Un dato importante fue el aumento progresivo de la fracción de omnivoría y de canibalismo en la laguna Irupé en 2010. Esta misma tendencia parece también ocurrir en la laguna Larga. La fracción basal, intermedia, de herbívoros y la relación presa:depredador mostró muy poca variación en general, aun cuando se comparan los muestreos sin datos de dieta de peces (Tabla 5.5). La variación de los atributos también puede ser interpretada a través de la visualización gráfica de las redes topológicas (Figura 5.1 y 5.2).

Tabla 5.5: Resultados de los atributos de la red calculados por el paquete *foodweb* para las lagunas Irupé y Larga durante aguas altas, intermedias y bajas de 2010 y 2011.

	Irupé			2011*		Larga	
	2010			2010		2010	
	Altas	Medias	Bajas	Altas	Medias	Altas	Medias
Riqueza de especies	26	31	26	16	10	26	23
Conexiones totales	49	72	69	40	18	53	58
Conectividad	0,07248	0,07492	0,102	0,156	0,18	0,0784	0,1096
Densidad de conexiones	1,8846	2,3225	2,6538	2,5	1,8	2,0384	2,5217
Fracción omnivoría	0,2692	0,3325	0,4615	0,25	0,2	0,1923	0,2608
Fracción canibalismo	0,0384	0,0967	0,1153	0	0	0,0384	0,0869
Total posiciones tróficas	5	6	5	4	4	4	4
Fracción basal	0,2692	0,2258	0,2307	0,25	0,3	0,2307	0,2173
Fracción intermedia	0,6923	0,7096	0,6923	0,625	0,6	0,7307	0,7391
Fracción superior	0,0384	0,0645	0,0769	0,125	0,1	0,0384	0,0434
Fracción herbivoría	0,423	0,387	0,3461	0,5	0,5	0,5384	0,4782
Presa:depredador	1,3157	1,2083	1,2	1,166	1,285	1,25	1,22

* Los resultados referentes al año de 2011 no poseen datos de contenido de peces.

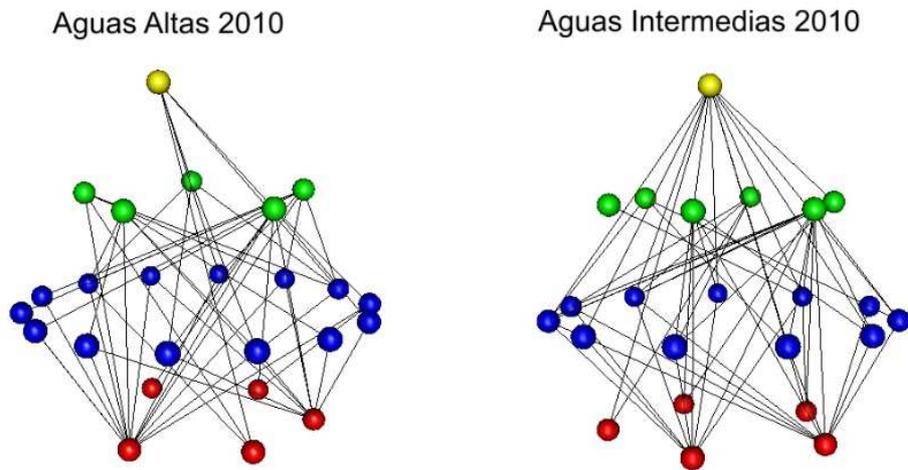


Figura 5.1: Redes tróficas topológicas graficadas por el paquete *foodweb* para la laguna Larga durante aguas altas e intermedias de 2010. Cada color representa un nivel trófico.

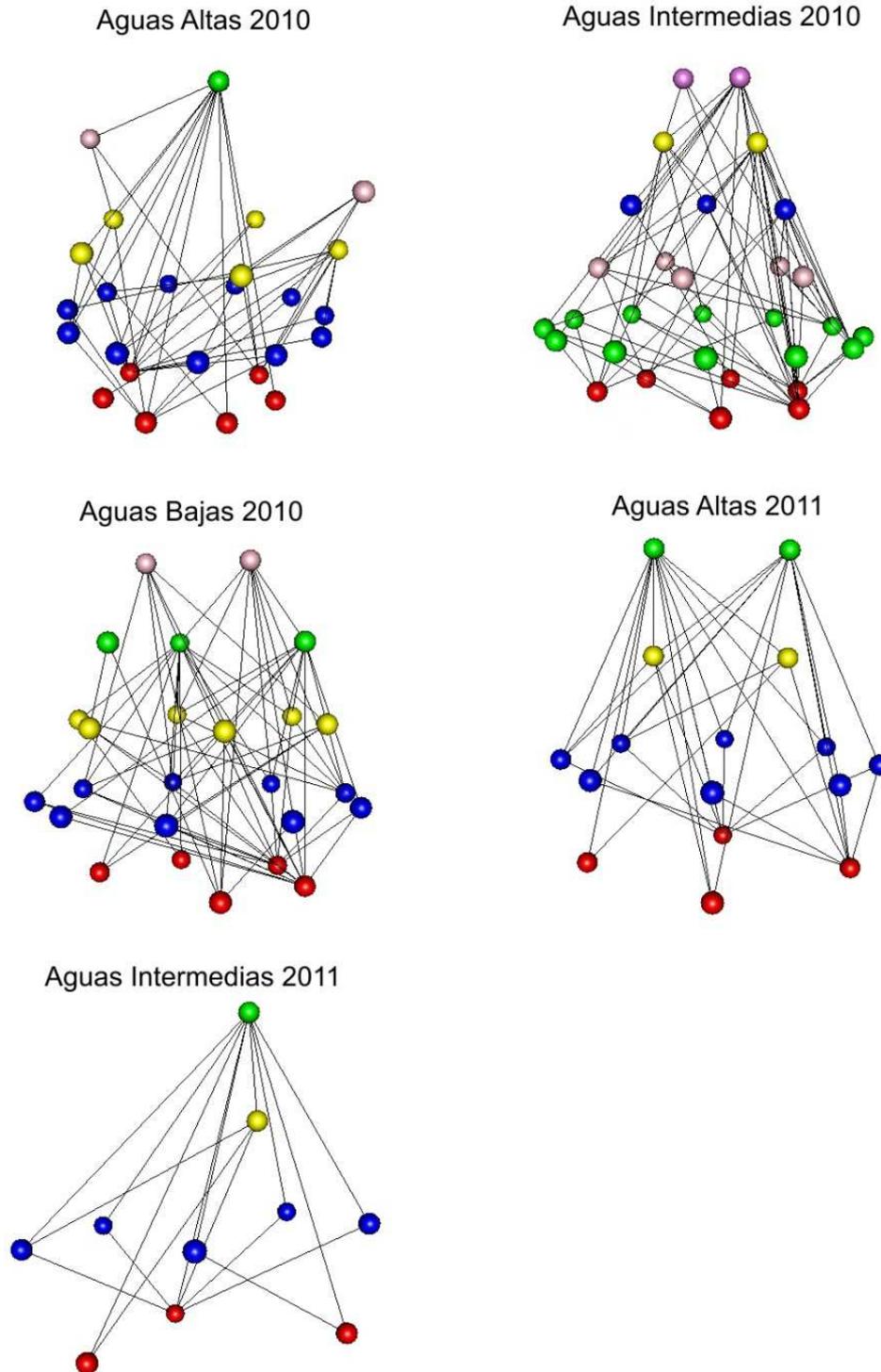


Figura 5.2: Redes tróficas topológicas graficadas por el paquete *foodweb* para la laguna Irupé durante aguas altas, intermedias y bajas de 2010 y 2011. Cada color representa un nivel trófico.

3.2. Red bipartida

Los atributos de la red bipartida tampoco mostraron variaciones en el espacio y en el tiempo. El MANOVA utilizando el criterio de Wilks lambda no mostró diferencias significativas entre las lagunas en los períodos de aguas altas e intermedias ($F_{11, 2} = 0,04131$; $p = 0,9597$). Descriptivamente, el número total de taxones que componen la red fue disminuyendo progresivamente de aguas altas a bajas en la laguna Irupé. Esto se debió al descenso del número de especies tróficas inferiores. Esta misma tendencia debe haber ocurrido en la laguna Larga. A pesar de que no hay datos en aguas bajas de esta laguna, hay que considerar que esta se secó y, por lo tanto, es esperable encontrar una reducción del número de taxones. Por otro lado, la conectividad fue mayor en la laguna Larga en ambos períodos analizados. A pesar de esto, parece haber poca variación en este atributo si analizamos cada laguna por separado. La reducción del número de taxones se reflejó en un pequeño descenso de los valores de conexiones por especie. Sin embargo, la densidad de ligaciones ponderada fue mayor en aguas medias, reduciendo bruscamente en aguas bajas de la laguna Irupé. Este mismo comportamiento se observó en el atributo generalidad. Por otro lado, la vulnerabilidad tuvo escasa variación en general. Con respecto a la asimetría de la red, este atributo fue negativo (Tabla 5.6).

Tabla 5.6: Atributos de la red calculados por el paquete *bipartite* en las lagunas Irupé y Larga durante aguas altas, intermedias y bajas de 2010 y 2011.

	Irupé			Larga	
	Altas	Medias	Bajas	Altas	Medias
N° especies tróficas superiores	10	10	9	6	6
N° especies tróficas inferiores	34	25	22	25	22
Conexiones por especies	1,272	1,057	1	1,290	1,107
Conectividad	0,165	0,148	0,156	0,267	0,235
Asimetría de la red	-0,545	-0,428	-0,419	-0,613	-0,571
Generalidad	2,573	4,406	1,853	4,446	3,404
Vulnerabilidad	1,820	1,679	1,467	1,755	1,407
Densidad ponderada de conexiones	2,196	3,042	1,660	3,101	2,405

La red bipartida proporciona una salida gráfica mucho más informativa en comparación a la red topológica. En la laguna Irupé se puede observar que *B. orbignyana* presenta la mayor proporción de interacciones (19 ítems presa) durante

aguas altas, consumiendo principalmente efemerópteros (Polymitarcidae y Caenidae). El consumo de vegetación también fue importante, siendo este ítem utilizado por 7 especies distintas. En cuanto a *T. borellianus*, el espectro trófico estuvo compuesto por 10 presas siendo, en este momento, los restos vegetales y las algas filamentosas los ítems más importantes (Figura 5.3).

Durante aguas intermedias en la laguna Irupé, *P. maculatus* fue el organismo con mayor proporción de interacciones (18 ítems presa). En este caso, los efemerópteros (Polymitarcidae) y odonatos (Anysoptera) fueron los insectos más consumidos. En una escala de importancia, *T. borellianus* fue la 4ª presa con mayor representatividad. En este período se registraron cinco especies consumiendo el ítem “restos vegetales”, mientras que la representatividad del detritus en la red fue debido a la presencia del sábalo (*P. platensis*). En este período se registraron nueve presas en la dieta de *T. borellianus*. Los restos vegetales, seguidos por los anfípodos (*H. curvispina*) fueron las presas más representativas. Además se observó una mayor ictiofagia con respecto a la fase de inundación y de estiaje (Figura 5.4)

Finalmente, en aguas bajas, la proporción de interacciones estuvo mejor distribuida entre las especies de depredadores. *T. borellianus* fue la especie con el mayor número de presas (12 ítems) registradas, seguida por *L. obtusidens* (8 ítems). En este período se observó un incremento del consumo de moluscos, representados por la familia Hydrobiidae y por el mejillón *L. fortunei*. Los datos relacionados a los hidróbidos deben estar sobrestimado por el la presencia de sólo un ejemplar de *C. vittata*. Sin embargo, se optó por incluirlo en los análisis una vez que estos moluscos fueron muy abundantes en el período mencionado (Apéndice 3 y 4). Además, en el mismo muestreo se registró que la especie de pez tararira (*H. malabaricus*) consumió *Crenicichla sp* que, a su vez, tenía el estómago repleto de hidróbidos. Los camarones (*M. borellii*) representaron un porcentaje importante de las interacciones tróficas, siendo consumidos por *S. lima*. En este período se verificó un menor número de especies utilizando a los restos vegetales como recurso trófico (Figura 5.5).

En la laguna Larga, las interacciones tróficas tuvieron mayormente representadas por la presencia conjunta de 3 especies de peces omnívoros (*B. orbignyianus*, *P. maculatus*, *L. obtusidens*) durante el periodo de aguas altas. En este caso se puede observar un menor solapamiento de la dieta de *B. orbignyianus* con respecto a las otras dos especies de peces, e inclusive con *T. borellianus*. Este cangrejo consumió un total de nueve ítems diferentes, siendo nuevamente los restos vegetales el más

importante. Con respecto a este recurso trófico se observó que, a pesar de que se registraron sólo tres especies que lo consumieron, fue el ítem con mayor representatividad (Figura 5.6).

Por último, durante aguas intermedias en la laguna Larga, la mayor proporción de las interacciones tróficas estuvieron representadas por el bagre amarillo, *P. maculatus*, consumiendo un total de 15 presas distintas. Las tres principales, por orden de importancia, fueron: cladóceros, efemerópteros y larvas de quironómido. A pesar de que se registró el consumo de *T. borellianus*, este fue bajo con respecto al resto de las presas. En este período se observó una reducción de la importancia de los restos vegetales en la dieta de los organismos depredadores, siendo consumido solamente por *T. borellianus*. Igualmente se verificó una reducción de la riqueza de taxones depredados por este cangrejo (6 ítems). Por otro lado, los detritus ocuparon la mayor proporción de las interacciones, siendo un recurso utilizado por *P. lineatus* y *E. trilineata* (Figura 5.7).

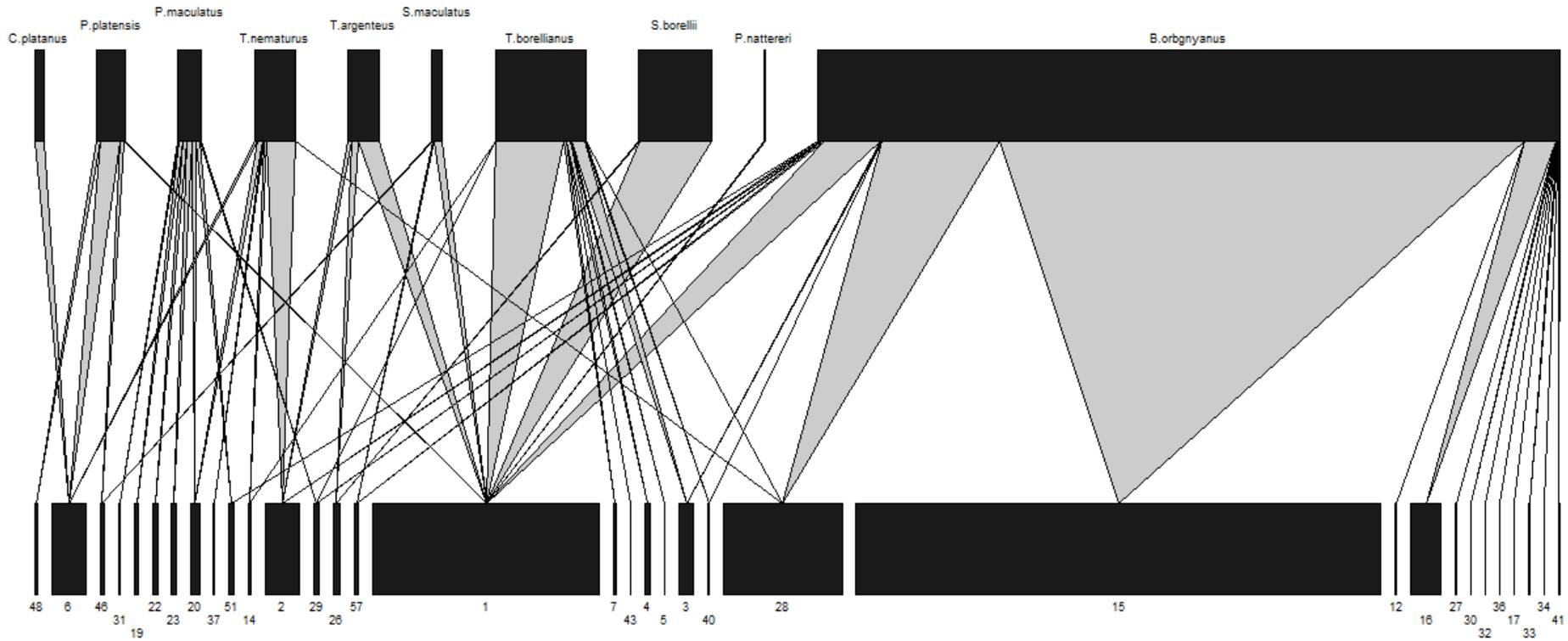


Figura 5.3: Gráfico de la red bipartida durante el período de aguas altas de 2010 en la laguna Irupé. Leyenda en Tabla 5.4.

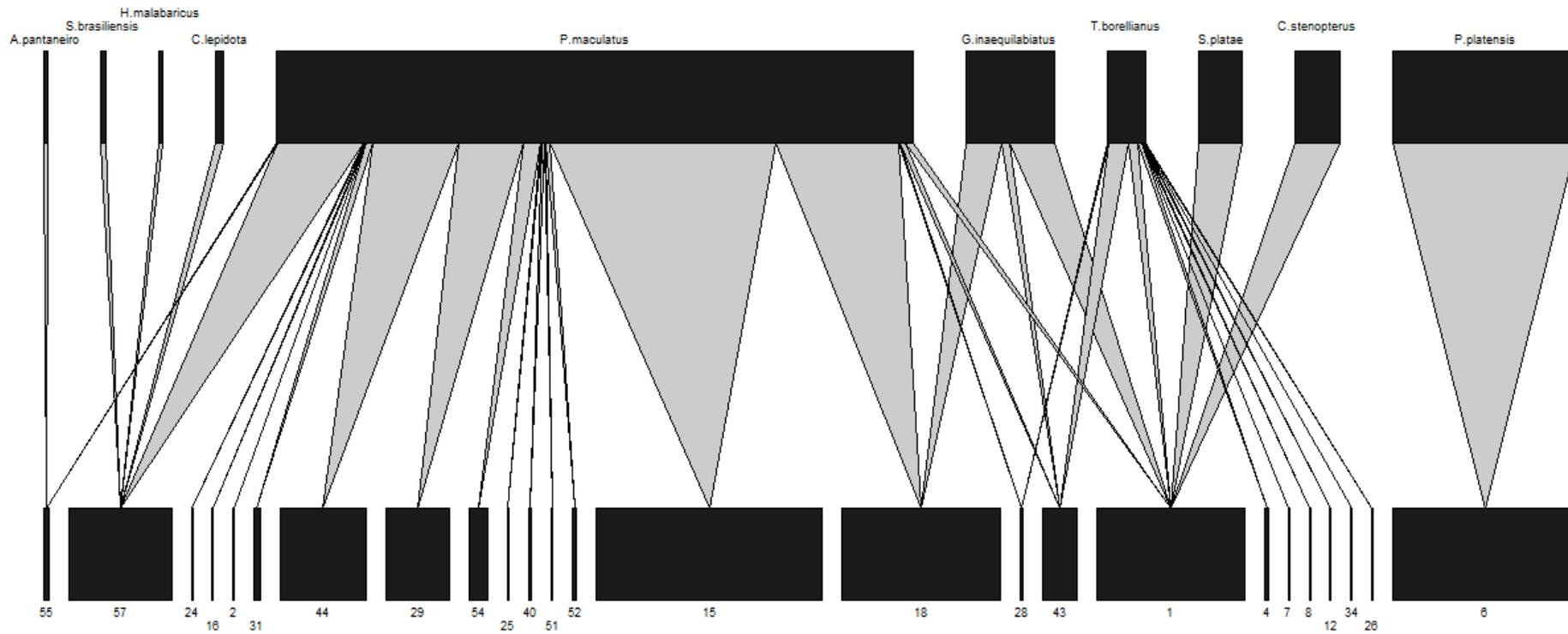


Figura 5.4: Gráfico de la red bipartida durante el período de aguas intermedias de 2010 en la laguna Irupé. Leyenda en Tabla 5.4.

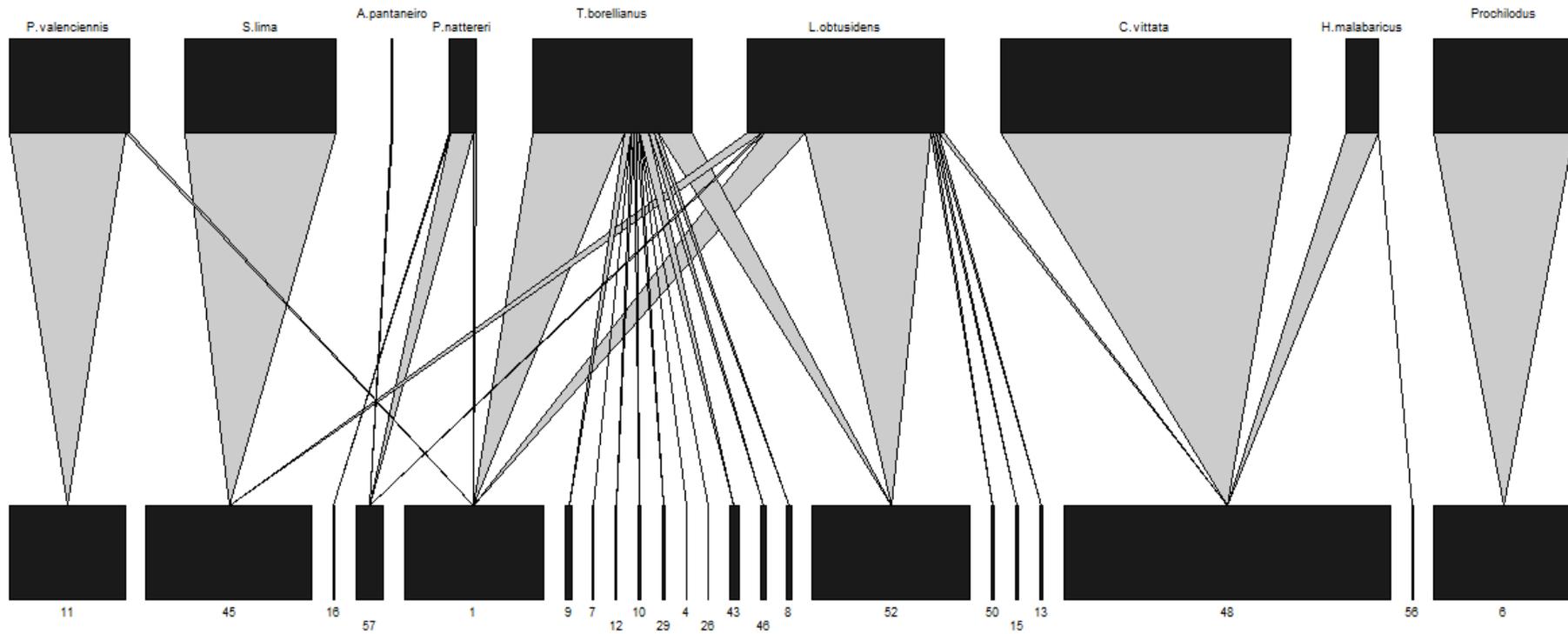


Figura 5.5: Gráfico de la red bipartida durante el período de aguas bajas de 2010 en la laguna Irupé. Leyenda en Tabla 5.4.

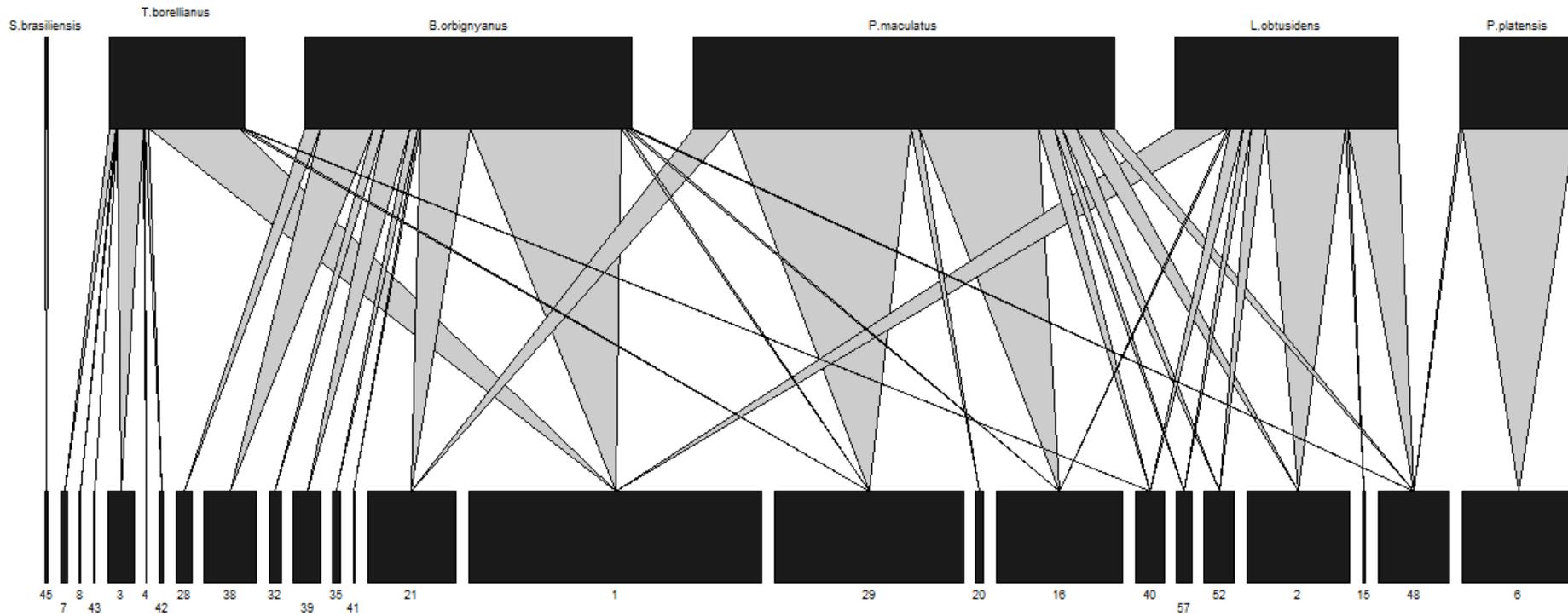


Figura 5.6: Gráfico de la red bipartida durante el período de aguas altas de 2010 en la laguna Larga. Leyenda en Tabla 5.4.

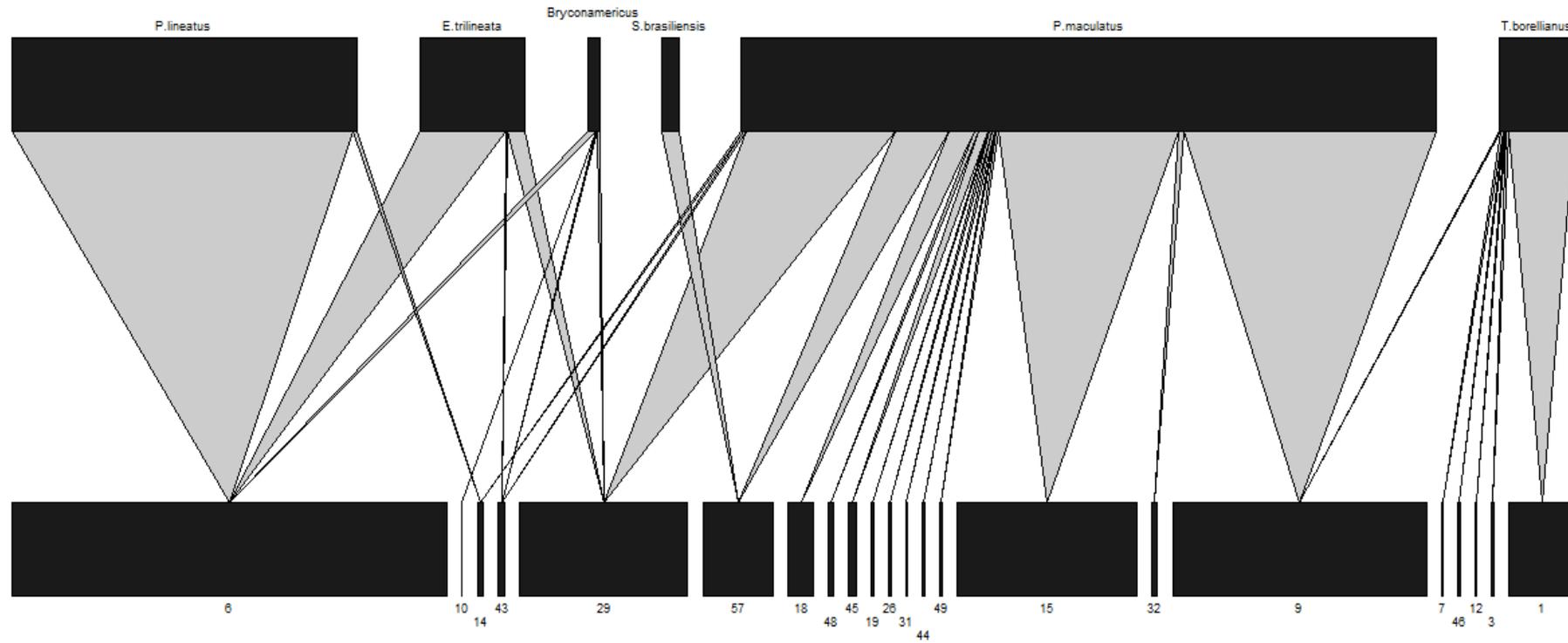


Figura 5.7: Gráfico de la red bipartida durante el período de aguas intermedias de 2010 en la laguna Larga. Leyenda en Tabla 5.4.

4. Discusión

Las variaciones espacio-temporales en los atributos de las redes tróficas, tanto topológicas como bipartidas no cambiaron sustancialmente. Una serie de trabajos previos han mostrado que las redes tróficas poseen patrones estructurales consistentes (Cohen y col.1990, Pimm y col. 1991, Schoenly y Cohen 1991). No obstante, estos patrones pueden ser causados por prácticas comunes en la recolección de los datos como, por ejemplo, el agrupamiento de las especies, la introducción arbitraria de datos variables en el espacio y en el tiempo, además de algunos artefactos matemáticos (Pahl-Wostl 1993, Closs y Lake 1994). A pesar de que en el presente estudio se consideró la escala espacio-temporal, las agrupaciones de especies basales y la inferencia bibliográfica de las interacciones tróficas pueden haber camuflado las variaciones estacionales y entre lagunas. Por otro lado, hay que considerar que los análisis realizados fueron aplicados sobre la totalidad de los atributos, no resaltando las variaciones que se dieron en algunos de ellos en particular.

En las redes topológicas algunos atributos tuvieron una tendencia a variar en cada momento del régimen hidrosedimentológico. La densidad de conexiones, la fracción de omnivoría, de canibalismo y, en menor proporción, la fracción superior tendieron a aumentar a medida que el nivel hídrico disminuyó en ambas lagunas durante 2010. La densidad de ligaciones es un atributo considerado relativamente robusto, aún con la reducción de la resolución taxonómica (Paine1988). Este autor explica que esto se debe a que los ítems presa de un determinado depredador tienden a ser taxonómicamente distantes uno del otro y del *taxa* del depredador. Esta relación es posiblemente una función del tamaño diferencial entre familias operando a diferentes niveles tróficos (Cohen y col. 1993). El aumento de este atributo refleja la acentuación de interacciones tróficas durante el período de bajante del agua.

El aumento del canibalismo y de la fracción superior también indica un aumento de las interacciones biológicas a medida que el agua retrocede en el sistema. Durante aguas intermedias se registró en general los menores valores de densidad de invertebrados en las comunidades. La disminución de los recursos tróficos y del volumen del agua dio lugar a condiciones más hostiles. Durante el principio de la estación del estiaje, Winemiller (1989, 1990) verificó el aumento de la presión de depredación y la disminución de la disponibilidad de recursos. De esta manera, a través del análisis de los atributos de las redes topológicas y de evidencias previas, es coherente inferir el aumento de la presión de depredación con la reducción del nivel

hidrométrico. Por otro lado, la fracción de omnivoría registrada principalmente durante aguas bajas, corrobora el hecho de que la mayoría de los depredadores en sistemas de agua dulce son omnívoros, en el sentido de que depredan en más de un nivel trófico (Warren 1989, Rawcliffe y col. 2010). En este sentido, los decápodos que habitan la llanura aluvial del Paraná medio pueden ser considerados como omnívoros verdaderos porque consumen efectivamente materia animal y vegetal (Thompson y col. 2012).

Los atributos que mostraron poca variación fueron la fracción basal, intermedia, de herbívoros, relación depredador:presa y conectividad. Este último atributo mostró ser sensible al número de especies en la red, ya que en el año de 2011 la conectividad fue mayor. Thompson y Townsend (2000) verificaron que el menor número de elementos en la red aumenta marcadamente este atributo, sugiriendo una reducción del énfasis puesto en la conectividad como una propiedad de las redes tróficas, en concordancia con Paine (1988). La fracción basal e intermedia son altamente sensibles a la calidad de los datos y a la agregación de especies (Martinez 1993). En este sentido es claro que la fracción basal en el presente estudio está subestimada una vez que estos organismos fueron asociados en grupos taxonómicos. En cuanto a la relación depredador:presa, Thompson y Townsend (2000) verificaron que la reducción de la resolución a nivel de familia resulta en un aumento de este atributo. De esta manera, tanto la resolución taxonómica utilizada como la agregación de especies basales pueden haber sobrestimado esta relación.

Hasta el momento, la mayoría de los estudios sobre redes tróficas han utilizado datos de presencia/ausencia de taxones, lo que ha sido de buena utilidad para encontrar patrones fundamentales en las organizaciones tróficas (Schimid-Araya y col. 2002, Thompson y col. 2012). A pesar de esto, redes basadas solamente en datos binarios pierden mucha información ecológica porque no incluyen medidas de magnitud de las interacciones tróficas (Bersier y col. 2002). Además, la salida gráfica del paquete *foodweb* no nombra a los taxones, resultando difícil de interpretar. En este sentido, la utilización de datos cuantitativos resulta en redes más informativas. Las redes bipartidas utilizadas en este estudio son ampliamente aplicadas en redes de interacción como planta-polinizador, huésped-parasitoide, pero raras veces en relaciones presa-depredador. Tal vez porque se limitan a dos niveles tróficos, pero fueron de gran utilidad en este estudio, permitiendo trabajar solamente con datos empíricos y cuantitativos.

De los atributos basados en conexiones no ponderadas, la conectividad fue mayor en el ambiente aislado (laguna Larga). Esto se debe a que el número de especies que representan el eslabón superior fue menor que en la laguna Irupé. Acá nuevamente hay que hacer hincapié en la sensibilidad de este atributo a la reducción de los integrantes de la trama trófica (Thompson y Townsend 2000). Las conexiones por especies variaron poco mostrando una tendencia a disminuir con la bajante del agua. Por otro lado, la densidad de conexiones utilizando la ponderación de las interacciones tróficas mostró una notable diferencias entre los valores resultantes. Por ejemplo, en la laguna Irupé (conectada) durante aguas intermedias, la densidad ponderada de conexiones fue 3,04, lo que significa que cada *taxa* tiene en promedio 3 presas y 3 depredadores, mientras que en aguas bajas este valor fue de 1,66. Cuando analizamos la generalidad, se observa que, en el mismo período en la laguna Irupé, los *taxa* consumidores tenían en promedio 4,41 presas, mientras que en aguas bajas este valor disminuyó a 1,85. Este dato corrobora lo que había sido observado en las redes topológicas indicando el aumento de la presión de depredación y la disminución de la disponibilidad de recursos como verificado en estudios previos (Winemiller 1989, 1990). Sin embargo, pareciera que la mayor intensidad de las interacciones tróficas ya ocurría en aguas altas en la laguna Larga, disminuyendo progresivamente con la bajante del agua. Por otro lado, la vulnerabilidad (número de consumidores por presa) no mostró grandes variaciones.

La asimetría de la red resultó siempre en valores negativos indicando un mayor número de especies tróficas superiores. Esta característica identifica una deficiencia en la matriz de datos, debido al escaso número de especies basales que fueron agrupados en unidades taxonómicas generales. A pesar de esto, la salida gráfica del paquete *bipartite* facilitó la interpretación de las relaciones depredador-presa e identificó a los taxones con mayor proporción e intensidad de interacciones en cada período y laguna. En general, se pudo observar que, de los organismos considerados como especies tróficas superiores, pocos se especializan en un recurso, consumiendo en general sobre más de un nivel trófico.

Mantel y col. (2004) verificaron que efemerópteros y quironómidos son las presas dominantes en el contenido estomacal de algunas especies de peces de un arroyo en Hong Kong, destacándose como conectores primarios entre los recursos tróficos basales y los consumidores secundarios. En la laguna Irupé, los efemerópteros aparecieron con mucha frecuencia en los contenidos de *P. maculatus* y *B. orbgnyanus*

durante aguas altas e intermedias, reflejando la abundancia de estos organismos en el sistema. En aguas bajas los moluscos fueron responsables de una importante porción de las conexiones tróficas. En la laguna Larga, además de los efemerópteros, los quironómidos también representaron una importante proporción de las interacciones en aguas altas, mientras que en aguas intermedias se sumaron los cladóceros contribuyendo a la transferencia de energía hacia los niveles superiores. Algunos efemerópteros bentónicos que ocurren en el río Paraná son clasificados como colectores-recolectores (Zilli y col. 2008). Las ninfas poseen un importante papel en el ciclado de nutrientes estando involucradas en el procesamiento de la materia orgánica de arroyos, lagunas y ríos (Dominguez y col. 2006). Por otro lado, los quironómidos pueden ser depredadores, ramoneadores y colectores-recolectores (Zilli y col. 2008) y son utilizados por una amplia variedad de consumidores tanto vertebrados como invertebrados (Oliveros 1983, Beltzer y Neffen 1989, Beltzer 1997, Collins y col. 2007). En aguas bajas fueron los moluscos el grupo de organismos con mayor representatividad en la laguna Irupé. De hecho en este período fue cuando se registraron los mayores valores de densidad de estos organismos, principalmente de hidróbidos y del mejillón dorado (Apéndices 3 y 4). Estos datos destacan la importancia de estos invertebrados en la transferencia de materia y energía en las lagunas del río Paraná medio.

Las redes tróficas acuáticas difieren de las terrestres por el tipo de productividad primaria en que se basan. Mientras que las terrestres se basan en productores de vida larga, como los árboles, las redes acuáticas utilizan recursos basales de ciclos más cortos de vida (es decir, algas y macrófitas) (Winemiller 2007). Además, el tamaño corporal de los organismos aumenta con el nivel trófico (Elton 1927). En este estudio, la importancia relativa del consumo de materia vegetal y del detritus (que deriva principalmente de las macrófitas) presentó algunas diferencias estacionales. Durante aguas altas, la materia vegetal comprendió la mayor porción de las interacciones entre los recursos basales y las especies tróficas superiores en ambas lagunas (7 en la laguna Irupé y 3 en la laguna Larga). Esta proporción se fue reduciendo en los siguientes niveles hidrométricos, mientras que el detritus apareció como un importante recurso en esta fase. Sin embargo, el aumento de la importancia del detritus se debió a la presencia de especies de sábalo (*Prochilodus spp*). Los prochilodóntilos son especies migratorias que consumen generalmente sobre el detritus, algas y microorganismos asociados (Bowen 1983, Bowen y col. 1984). Además son presas importantes para los peces ictiófagos transfiriendo materia y energía de los recursos

basales directamente a los niveles tróficos superiores a través de cadenas tróficas cortas, lo que aumenta la eficiencia ecológica de la producción piscívora (Winemiller 1996). Considerando a la ictiofagia, el aumento del consumo de peces ocurrió en aguas intermedias, probablemente reflejando el aumento de la presión de depredación debido a la concentración de los organismos en este período, como ha sido señalado por Winemiller (1990). En este momento también se registró el mayor consumo de decápodos, principalmente en la laguna Irupé. Corroborando a las observaciones del presente estudio, Winemiller (1996) verificó una mayor importancia del uso del detritus por los peces durante el período de transición y sequía debido a la senescencia de la vegetación acuática. Asimismo, la depredación de peces por peces ictiófagos también aumenta.

Considerando a los decápodos en las redes tróficas, estos organismos estuvieron presentes en menor o mayor proporción en los contenidos estomacales de los peces capturados en todos los niveles hidrométricos. Este hecho demuestra la importancia que estos organismos pueden tener en la transferencia de materia y energía principalmente hacia especies de importancia comercial como *P. maculatus* y *S. lima*. Hay que resaltar que no se incluyeron a las aves en las redes construidas en este estudio, subestimando al número efectivo de depredadores de los decápodos y, entre ellos, *T. borellianus*. Como se ha visto en el capítulo 4, las aves constituyen un amplio grupo de potenciales depredadores de camarones y cangrejos, superando en número a las especies de peces registradas como consumidoras de estos organismos. En este sentido, los decápodos son importantes en la transferencia de materia y energía tanto en los sistemas acuáticos como en los terrestres.

Debido a que los decápodos consumen restos vegetales y presas animales, tienen una función importante en el mantenimiento del sistema como un todo (Pringle y Hamazaki 1998, Crowl y col. 2001, Wantzen y Wagner 2006). En el caso de los grupos funcionales, las especies de decápodos neotropicales son frecuentemente clasificadas como trituradoras, una vez que consumen vegetación acuática tanto autóctona como alóctona (Crowl y col. 2001, Dobson y col. 2002, Cogo y Santos 2013). Triturar y procesar la materia orgánica en descomposición no es la única función trófica que estos decápodos pueden presentar. Muchas de las especies, así como *T. borellianus*, consumen en más de un nivel trófico, siendo clasificadas como omnívoras. De acuerdo a las predicciones de Diehl (1993), el mayor tamaño corporal de organismos omnívoros ejerce un fuerte efecto trófico en los consumidores primarios menores y en los recursos

primarios. Los decápodos suelen tener mayor tamaño, movilidad y un tiempo de vida más largo que otros invertebrados, lo que podría tener un efecto directo en la estructuración, en este caso, de las comunidades litoral-bentónicas (Pringle y Hamazaki 1998). Ya fue demostrado que algunos macroconsumidores decápodos tienen un fuerte efecto “top-down” en la estructuración de las comunidades (Lodge y col. 1994).

Los aportes presentados en este capítulo son una aproximación, desde la perspectiva de los decápodos, sobre cómo se estructuran las tramas tróficas en el valle de inundación del río Paraná medio considerando una escala espacio-temporal. Es claro, que los datos aquí presentados serían más precisos si se pudiera contar una mayor resolución taxonómica y con datos empíricos del contenido estomacal de todas las especies que componen la red. Sin embargo, esto es un trabajo interdisciplinario y necesita el esfuerzo de investigación del conjunto de especialistas en las distintas comunidades.

Conclusiones generales y perspectivas futuras

El estudio de las relaciones tróficas entre los organismos en comunidades y ecosistemas es una tarea que puede ser abordada desde distintos puntos de vista. Enfocando este abordaje hacia la mayor comprensión de la ecología trófica de la especie de cangrejo en cuestión, se consideraron algunos aspectos en particular: el tamaño poblacional, el ritmo diario de la actividad trófica, la morfología funcional y la dieta natural. No obstante, cada uno de estos ítems tiene relación con lo que ocurre en el entorno, siendo inevitable considerar las características del ambiente dentro de una escala espacio-temporal. En este sentido, se resumen acá las conclusiones y hallazgos considerados más importantes.

En el estudio de marca-recaptura, la aplicación de distintos métodos de estimación poblacional en *T. borellianus* identificó al estimador Schnabel como el más eficiente, aunque el de Schumacher-Eschmeyer también presentó resultados similares a medida que se aumentaron los días de recaptura. Este trabajo deja un antecedente que puede ser tomado con ejemplo en futuros trabajos de estimación poblacional, principalmente aquellos con crustáceos que habitan llanura aluvial. Para complementar este estudio, sería interesante pensar en una metodología para ser aplicada durante aguas altas y también con otras especies de decápodos de diferentes comportamientos.

Considerando al ritmo de la actividad trófica, se puede concluir que a pesar de que los decápodos poseen una mayor actividad durante el período crepuscular, esto puede no cumplirse cuando se trata de la actividad trófica. Además, es necesario considerar que adultos y juveniles pueden presentar diferencias en el ritmo de actividad, como observado para el cangrejo *T. borellianus*. Muchos factores pueden estar involucrados en la sincronización de los ritmos biológicos con los factores ambientales. Entre ellos la competencia y la depredación representan señales no-fóticas capaces de alterar temporalmente el ritmo de las actividades. Como ya se ha mencionado en el capítulo 2, la expresión real del reloj interno de *T. borellianus* debe ser estudiada a través de la privación de los estímulos no fóticos y comparada con los resultados en campo. Además, futuras investigaciones del ritmo de la actividad trófica deben abordar otros momentos del año y considerar al régimen hidrosedimentológico como otro factor no-fótico modelando los ritmos biológicos. El conocimiento acerca del ritmo trófico en cada momento de año optimizaría la calidad de los datos reduciendo el porcentaje de cangrejos capturados con el estómago vacío.

El análisis de la morfología funcional del estómago de *T. borellianus* mostró que existe una correspondencia entre la dieta y los osículos del molinillo gástrico. Estas estructuras fueron similares en *T. borellianus* y otros cangrejos carnívoros y omnívoros. Considerando, por un lado, el registro de presas enteras adentro del estómago y, por otro lado, la dificultad de identificar a los organismos altamente triturados, se puede concluir que el molinillo gástrico de *T. borellianus* es eficiente en la digestión mecánica de ítems de origen animal. En cuanto al material vegetal, queda la duda si lo que los fragmentos encontrados en el contenido estomacal son el resultado de la trituración por el molinillo gástrico o no. En este sentido se podrían verificar dos posibilidades: (1) la mayor manipulación de este tipo de alimento por los apéndices bucales, a diferencia de los ítems animales, (2) la captura de vegetales ya en descomposición y fragmentados en lugar de materia vegetal fresca. Ensayos en laboratorio con materia vegetal en distintos grados de descomposición y el estudio de la morfología funcional de los apéndices ayudarían a la mejor comprensión de la ecología trófica de este cangrejo.

Con respecto a la dieta natural de *T. borellianus* se puede concluir, corroborando evidencias previas, de que este cangrejo posee un hábito trófico oportunista/generalista. La presencia en el estómago de presas abundantes en el ambiente indica el oportunismo y el ajuste de la dieta a los cambios estacionales en el ambiente y en la oferta trófica. A pesar de que los análisis realizados no identificaron diferencias significativas en la composición de la dieta entre lagunas y a lo largo del régimen hidrosedimentológico esto se puede relacionar a que los ítems más frecuentes encontrados en la dieta son a la vez los más abundantes en el ambiente (e.g. restos vegetales, oligoquetos y quironómidos). Considerando a los depredadores, el número de consumidores de *T. borellianus* en este estudio está seguramente subestimado si lo comparamos con los registros de la literatura. Estas evidencias indican la utilización de este cangrejo principalmente por depredadores vertebrados. Sería interesante en este caso analizar el contenido estomacal de algunos depredadores invertebrados, como los del orden Odonata, para verificar si estos organismos pueden depredar sobre cangrejos juveniles.

Ensamblando todos los resultados obtenidos y analizándolos desde el punto de vista de una red trófica, se destacan algunas cuestiones. A pesar de que datos de presencia/ausencia dan una idea general de la estructura de la red, la utilización de datos cuantitativos es esencial para la mejor comprensión de la magnitud de las interacciones tróficas. Este aspecto se reflejó en el análisis de las redes bipartidas que, a pesar de

incluir sólo dos niveles tróficos, la ponderación de los atributos y la salida gráfica arrojaron resultados de mejor interpretación. Por ejemplo, se pudo corroborar la predominancia de especies omnívoras y en qué momento del año una determinada presa o recurso basal representa el mayor porcentaje de las interacciones. Algo importante de resaltar fue el aumento de la presión de depredación durante la bajante del agua. En este sentido, la importancia de *T. borellianus* como depredador y presa es más evidente en este período. Por un lado se verifica la alternancia entre el mayor consumo de restos vegetales y presas animales y, por otro lado, la depredación de *P. maculatus* sobre este cangrejo en ambas lagunas. A pesar de que los registros bibliográficos y de los resultados del presente estudio indican que *T. borellianus* es consumido por una variedad de organismos vertebrados, sería necesario un estudio enfocado específicamente en estos depredadores para establecer la importancia estacional de este cangrejo como presa. Además, la utilización de otras herramientas, como los isótopos estables, complementarían las informaciones obtenidas para la comprensión de la transferencia de materia y energía en las tramas tróficas del río Paraná medio.

Una información ya corroborada es que los decápodos, así como *T. borellianus* son animales omnívoros. Esta característica es de gran importancia en el sistema e impulsa una serie de preguntas que pueden ser respondidas en futuros trabajos. Los organismos omnívoros son, por definición, generalistas capaces de encontrar, capturar, ingerir y digerir presas de distintos niveles tróficos y diferentes comportamientos, morfologías y composiciones químicas (Diehl 2003). A pesar estas adaptaciones, el régimen hidrosedimentológico suma variabilidad en la disponibilidad y calidad del alimento necesario para suplir las demandas energéticas a lo largo del desarrollo ontogenético. Esto implica que estos decápodos deben tener adaptaciones comportamentales, sensoriales, morfológicas y fisiológicas que permitan incorporar a la dieta una variada gama de alimentos tanto de origen animal como vegetal (Eubanks y col. 2003). No obstante, el conocimiento acerca de los aspectos recién mencionados deja abiertos nuevos caminos de investigación.

Sobre algunos aspectos comportamentales de *T. borellianus* se sabe que las estrategias de forrajeo y captura de presas vivas pueden variar según el tipo de presa (Carvalho y col. 2013). Sobre la percepción sensorial se especula una búsqueda no-visual de acuerdo a algunas observaciones comportamentales (Carvalho y Collins 2011, Carvalho y col. 2013) y la baja transparencia del agua. Con respecto a la morfología, se ha demostrado que la armadura gástrica, además de reflejar la historia filogenética de un

grupo (Brösing y Türkay 2011), puede dar pistas del tipo de dieta de una especie (Allardyce y Linton 2010), como lo verificado para *T. borellianus* en el capítulo 3 del presente trabajo. Considerando a los aspectos fisiológicos, mucha información se ha obtenido en los estudios de acuicultura. La actividad enzimática (Figueiredo y col. 2001) y la digestibilidad aparente de nutrientes (Cruz Suárez y col. 2008) son algunos de los tópicos más estudiados. En este sentido, la investigación de estos aspectos permitirá entender como los decápodos pueden identificar, capturar, ingerir, digerir y asimilar el alimento, ayudando a la comprensión del rol que estos organismos tienen en el ciclado de nutrientes en los sistemas de río Paraná medio.

Referencias Bibliográficas

Abelló, P.; Reida, D.G. y Naylor E. (1991). *Comparative locomotor activity patterns in the portunid crabs Liocarcinus holsatus and L. depurator*. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 71(1):1-10.

Aguzzi, J.; Company, J. B. y Sardà, F. (2004). *Feeding activity rhythm of Nephrops norvegicus of the western Mediterranean shelf and sloe grounds*. Mar. Biol. 144(3):463-472.

Aguzzi, J.; Cuesta, J. A.; Librero, M. y Toja, J. (2005). *Daily and seasonal feeding rhythmicity of Palaemonetes varians (Leach 1814) from southwestern Europe*. Mar. Biol. 148(1): 141-147.

Albertini-Berhaut, J. (1979). *Rythme alimentaire chez les jeunes Mugil capito (Téléostéens, Mugilidae) dans le golfe de Marseille*. Téthys. 9(1): 79-82.

Almirón, A.; Casciotta, J.; Ciotek, L. y Giorgis. (2008). *Guía de los peces del Parque Nacional Pre-Delta*. Editorail APN, Buenos Aires, Argentina. 216 p.

Allardyce, B. J. y Linton, S. M. (2010). *Functional morphology of the gastric mil of carnivorous, omnivorous and herbivorous land crabs*. J. Morph. 271: 61-72.

Almeida, V. L. L.; Hahn, N. S. y Vazzoler, A. E. A. de M. (1997). *Feeding patterns in five predatory fishes of the high Paraná River floodplain (PR, Brazil)*. Ecol Freshwater. Fish. 6: 125-133.

Alves, S. T. M.; Abrunhosa, F. A. y Lima, J. F. (2010) *Foregut morphology of Pseudothelphusidae and Trichodactylidae (Decapoda: Brachyura) from northeastern Pará, Brazil*. Zoologia. 27(2): 228-244.

Amsler, M. L.; Drago, E. C. y Paira, A. R. (2007). *Fluvial Sediments: Main Channel and Floodplain Interrelationships*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a*

Subtropical Wetland. (Eds.: Iriondo, M. H.; Paggi, J. C. y Parma, M. J). Springer, Berlin, Alemania. p. 123-142.

Angelini, R. y Agostinho, A. A. (2005). *Food web model of the Upper Paraná River Floodplain*. *Ecol Model*. 181: 109-121.

APHA (1992). *Standard methods for the examination of water and wastewater*. American Public Health Association, Washington, DC, Estados Unidos.

Aréchiga, H. y Rodríguez-Sosa, L. (1997). *Coupling of environmental and endogenous factors in the control of rhythmic behaviour in decapod crustaceans*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 7(1): 17-29.

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.

Aschoff, J. (1981). *Handbook of behavioral Neurobiology: Biological Rhythms*. En: *Freerunning and entrained circadian rhythms*. (Eds.: Aschoff, J.). New York.

Bailey, N. T. J. (1952). *Improvements in the interpretation of recapture data*. *J. Anim. Ecol* 21: 120-127.

Baigún, C.; Sverlij S. B. y López H. L. (2003). *Informes de la División Zoología Vertebrados de la Universidad Nacional de la Plata, Argentina*. Capítulo I. *Recursos pesqueros y pesquerías del Río de la Plata interior y medio (Margen argentina)*- Informe final: 1-66. En: *Protección Ambiental del Río de la Plata y su Frente Marítimo: Prevención y Control de la Contaminación y Restauración de Hábitats*, FREPLATA, PROYECTO PNUD / GEF / RLA 99 / G31, Montevideo, Uruguay.

Barnwell, F. H. (1966). *Daily and tidal pattern of activity in individual fiddler crab (genus *Uca*) from the Woods Hole region*. *Biol. Bull.* 130(1): 1-17.

- Barnwell, F. H. (1968). *Comparative aspects of the chromatophoric responses to light and temperature in fiddler crabs of the genus Uca*. Biol. Bull. 134(2): 222-234.
- Battistoni, P. A. (1995). *Copepoda*. En: *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio*. (Eds.: Lopretto, E. C. y Tell, G.). Ediciones Sur, La Plata, Argentina. Tomo II. p. 643-668.
- 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. (1983a). *Alimentación de la "garcita azulada" (Butorides striatus) en el valle aluvial del río Paraná medio (Ciconiformes: Ardeidae)*. Rev. Hydrobiol. Trop. 16(2): 203-206.
- Beltzer, A. H. (1983b) *Nota sobre fidelidad y participación trófica del "Biguá común" (Phalacrocorax olivaceus) en ambientes del Río Paraná medio (Pelecaniformes: Phalacrocoracidae)*. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit. 14:111-114
- Beltzer, A. H. (1983c). *Alimentación del "benteveo" (Pitangus Sulphuratus) en el valle aluvial del río Paraná medio. (Passeriformes: Tyrannidae)*. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit. 14(1): 47-52.
- Beltzer, A. H. (1984). *Ecología alimentaria de Aramides ypecaha (Aves: Rallidae) en el valle aluvial del río Paraná medio (Argentina)*. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit. 16(1): 73-83.
- Beltzer, A. H. (1987). *Ecología alimentaria de batará grande Taraba major (Aves: Formicariidae) en el valle aluvial del río Paraná medio, Argentina*. Stud. Neotrop. Fauna E. 22(3): 137-144.
- Beltzer, A. H. (1997). *Cinclodes fuscus (Aves: Furnariidae). A benthophagous bird in the Paraná River floodplain, Argentina*. Natura Neotropicalis. 28(2): 85-93.

Beltzer; A. H. y Oliveros, O. B. (1982). *Alimentación del “maca grande” (Podiceps major) en el valle aluvial del río Paraná medio. (Podicipediformes: Podicipedidae).* Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral. 13: 5-10.

Beltzer; A. H. y Oliveros, O. B. (1981). *Alimentación de aves en el valle aluvial del río Paraná medio II. Egretta alba egretta (Gmelin, 1789) y Egretta thula thula (Molina, 1782) (Ciconiiformes, Ardeidae).* Ecología. 6: 119-124.

Beltzer; A. H. y Oliveros, O. B. (1987). *Alimentación de los “Martín pescadores” (Ceryle torquata, Chloroceryle amazona y Chloroceryle americana) en la llanura aluvial del río Paraná medio (Coraciiformes: Alcedinidae).* Ecología. 8: 1-10.

Beltzer, A. H. y Paporello, G. (1983). *Alimentación de aves en el valle aluvial del río Paraná. IV. Agelaius cyanopus cyanopus. Vieillot, 1819 (Passeriformes, Icteridae).* Iheringia. Ser. Zool. 62: 55-60.

Beltzer, A. H. y Paporello, G. (1984). *Alimentación de aves en el valle aluvial del río Paraná. IV Agelaius cyanopus cyanopus Viellot, 1819 (Passeriformes: Icteridae).* Iheringia Ser. Zool. 62: 55-60.

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

Beltzer, A. H. y Neffen, M. I. (1989). *Primeros aportes al conocimiento de la alimentación de la remolinera común Cinclodes fuscus (Aves: Furnidae) en el Paraná medio, Argentina.* Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit. 20(1 y 2): 1-6.

Beltzer, A. H. y Muñoz, D. (2001). *Espectro trófico, selección del hábitat y ritmo circadiano de actividad alimentaria de Butorides striatus (Aves: Ardeidae) en el valle de inundación del río Paraná, Argentina.* Natura Neotropicalis. 32(1): 1-11.

Beltzer, A. H.; Quiroga, M. y Schnack, J. A. (2005). *Algunas ardeidas del valle de inundación del río Paraná: consideraciones sobre el nicho ecológico y mecanismos de aislamiento*. Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino. Insugeo, Miscelánea. p. 449-526.

Beltzer, A. H. y Quiroga, M. (2007). *Birds*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo, M. H.; Paggi, J. C. y Parma, M. J.). Springer, Berlin, Alemania. p. 363-377.

Berg, M. B.; Hellenthal, R. A. (1992). *The role of Chironomidae in energy flow of a lotic*. Neth. J. Aquat. Ecol 26: 471-476.

Bersier, L. F.; Banasek-Richter, C. y Cattin, M. F. (2002). *Quantitative descriptors of food-web matrices*. Ecology 83(9):2394-2407.

Beyer, C. J. de B. (1994). *Population size and density of the deep-sea red crab Chaceon maritae (Manning and Holthuis) of Namibia determined from tag-recapture*. S. Afr. J. Mar. Sci. 14: 1-9.

Bianchini, J. J. y Delupi, L. H. (1993). *Mammalia*. En: *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*. (Ed.: Ageitos de Castellanos, Z.). Vol. 44 (2) (actualización). PROFADU, Buenos Aires. p. 1-79.

Bicudo, E. M. y Bicudo, D. C. (2004). *Amostragem em limnologia*. RIMA, São Carlos, Brasil. 352 p.

Bolser, R. C.; Hay, M. E.; Lindquist, N.; Fenical, W. y Wilson D. (1998). *Chemical defenses of freshwater macrophytes against crayfish herbivory*. J. Chem. Ecol 24(10): 1639-1658.

Boltovskoy, D. y Cataldo, D. H. (1999). *Population dynamics of Limnoperna fortunei an invasive fouling mollusc, in the Lower Paraná River (Argentina)*. Biofouling. 14(3): 255-263.

- Bonetto, A. A. (1986). *The Paraná River system*. En: *The ecology of River Systems*. (Eds.: Davies, B. R. y Walker, K. F). Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands. p. 541-555.
- Bonetto, A. A. y Waiss, I. R. (1995). *Southern South American streams and rivers*. En: *Ecosystems of World 22: River and Streams Ecosystems*. (Eds.: Cushing C. E.; Cummins, K. W. y Minshall, G. W.). Elsevier, Amsterdam. p. 257-293.
- Bonetto, A. A.; Dioni, W. y Pignalberi, C. (1969). *Limnological investigations of biotic communities in the Middle Paraná River valley*. Verh. Int. Ver. Limnol. 17:1035-1050.
- Bonetto, A. A.; Pignalberi, C. y Cordiviola, E. (1963). *Ecología alimentaria del amarillo y moncholo, Pimelodus clarias (Bloch) y Pimelodus albicans (Valencinnes)*. Physis. 24: 87-94.
- Bowen, S. H. (1983). *Detritivory in neotropical fish communities*. Environ. Biol. Fish. 9: 137–144.
- Bowen, S. H., Bonetto, A. A. & Ahlgren, M. O. (1984). *Microorganisms and detritus in the diet of a typical neotropical riverine detritivore, Prochilodus platensis (Pisces: Prochilodontidae)*. Limnol. Oceanogr. 29: 1120–1122.
- Brösing, A.; Richter, S. y Scholtz, G. (2002). *The foregut-ossicle system of Dromia wilsoni, Dromia personata and Lauridromia intermedia (Decapoda, Brachyura, Dromiidae) studies with a new staining method*. Arthropod. Struct. Dev. 30: 329-338.
- Brösing, A. y Türkay, M. (2011). *Gastric teeth of some Thoracotreme crabs and their contribution to the brachyuran phylogeny*. J. Morph. 272: 1109-1115.
- Brown, F. A. (1961). *Diurnal rhythm in cave crayfish*. Nature. 191:929-930.

- Bueno, S. L. 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.
- Bunn, S. E. y Arthington, A. H. (2002). *Basic Principles and ecological consequences of altered flow régime for aquatic biodiversity*. Environ Manage. 30(4): 492-507.
- Burnham, K. P. y Overton, W. S. (1979). *Robust estimation of population size when capture probabilities vary among animals*. Ecology. 60: 927-936.
- Cabrera, S. E.; Baiz, M. L.; Candia, C. y Christiansen, E. (1973). *Algunos aspectos biológicos de las especies de ictiofauna de la zona de Punta Lara (Río de la Plata). Alimentación natural del bagre porteño (Parapimelodus valenciennesi)*. SHN, Servicio de Hidrografía Naval, Buenos Aires. 47 p.
- Caine, E. A. (1975). *Feeding and masticatory structures of selected Anomura (Crustacea)*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol 18: 277-301.
- Capello, S.; Marchese, M. y Ezcurra de Drago, I. (2004). *Descomposición y colonización por invertebrados de hojas de Salix humboldtiana en la llanura aluvial del río Paraná medio*. Amazoniana. XVIII (1/2): 125-143.
- Carvajal-Salamanca, J. L.; Aránguiz-Acuña, A.; Ramos-Jiliberto, R. y Zúñiga, L. R. (2008). *Immediate and delayed life-history responses of Daphnia ambigua to conspecific cues*. J Plankton Res. 30(10):1117–1122.
- Carvalho, D. A.; Collins, P. A. y De Bonis, C. J. (2011). *Gut evacuation time of Macrobrachium borellii (Caridea: Palaemonidae) feeding on three types of prey from the littoral-benthic community*. J. Crust. Biol. 31(4):630-634.

Carvalho, D. A. y Collins, P. A. (2011). *Ontogenetic predation capacity of Macrobrachium borellii (Caridea: Palaemonidae) on prey from littoral-benthic communities*. Nauplius, 19(1): 71-77.

Carvalho, D. A.; Collins, P. A. y De Bonis, C. J. (2013a). *Predation ability of freshwater crabs: age and prey-specific differences in Trichodactylus borellianus (Brachyura: Trichodactylidae)*. Journal of Freshwater Ecology. 28(4): 573-584.

Carvalho, D. A.; Collins, P. A. y De Bonis, C. J. (2013b). *The diel feeding rhythm of the freshwater crab Trichodactylus borellianus (Decapoda: Brachyura) in mesocosm and natural conditions*. Mar. Freshw. Beha. Phy. 46: 86-104.

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

Cataldo, D.; Boltovsky, D. Marini, V. y Correa, N. (2002). *Limitantes de Limnoperna fortunei en la cuenca del Plata: la predación por peces*. Presentado en: "Tercera jornada sobre conservación de la fauna íctica en el río Uruguay" Organizada por la Comisión Administradora de Río Uruguay. Entre el 25 y 26 de abril del 2002, Paysandu Uruguay.

César, I. I.; Armendáriz, L. C.; Becerra, R. V. y Liberto, R. (2004). *Biodiversidad de Crustácea (Anostraca, Notostraca, Spinicaudata, Laevicaudata, Ostracoda, Amphipoda, y Brachyura Trichodactylidae) de la Mesopotamia argentina*. Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino. Insugeo, Miscelánea. 12: 247-252.

Chao, A. (1987). *Estimating the population size for capture-recapture data with unequal catchability*. Biometrics. 43: 783-791.

Chabot, C. C.; Yelle, J. F.; O' Donnell, C. B. y Watson, W. H., III. (2010). *The effect of water pressure, temperature, and current cycles on circatidal rhythms*

expressed by American horseshoe crab, Limulus polyphemus. Mar. Freshw. Behav. Phy. 44:43-60.

Chemes, S. B.; Giraudó, A. R. y Gil, G. (2010). *Dieta de Lontra longicaudis (Carnivora, Mustelidae) en el parque nacional El Rey (Salta, Argentina) y su comparación con otras poblaciones de la cuenca del Paraná (2010)*. Mastozoología Neotropical. 17(1): 19-29.

Ciancio, J. E. y Pascual, M. A. (2006). *Energy density of freshwater patagonian organisms*. Ecología Austral. 16: 91-94.

Ciancio, J. E.; Pascual, M. A. y Beauchamp, D. A. (2007). *Energy density of Patagonian aquatic organisms and empirical predictions based on water content*. Trans. Am. Fish. Soc. 136: 1415-1422.

Closs, G. P. y Lake, P. S. (1994). *Spatial and Temporal Variation in the Structure of an Intermittent-Stream Food Web*. Ecol Monogr. 64(1):1-21.

Cogo, G. B. y Santos, S. (2013). *The role of aeglids in shredding organic matter in neotropical streams*. J. Crust. Biol. 33:519-526.

Cohen, J. E. (1990). A stochastic theory of community food webs. VI. Heterogeneous alternatives to the cascade model. Theor. Popul. Biol. 37(1): 55-90.

Cohen, J. E.; Beaver, R. A.; Cousins, S. H.; DeAngelis, D. L.; Goldwasser, L.; Heong, K. L.; Holt, R. D.; Kohn, A. J.; Lawton, J. H.; Martinez, N.; O'Malley, R.; Page, L. M.; Patten, B. C.; Pimm, S. L.; Polis, G. A.; Rejmánek, M.; Schoener, T. W.; Schoenly, K.; Sprules, W. G.; Teal, J. M.; Ulanowicz, R. E.; Warren, P. H.; Wilbur, H. M. y Yodzis, P. (1993). *Improving Food Webs*. Ecology. 74(1):252-258.

Collins, P. A. (1997). *Ritmo diario de alimentación en el camarón Macrobrachium borellii (Decapoda, Palaemonidae)*. Iheringia Ser. Zool. 82:19-24.

Collins, P. A. (2000). *Mecanismos de coexistencia en poblaciones de palaemónidos dulciacuícolas*. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de la Plata, Argentina.

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

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

Collins, P. A.; Williner, V. y Giri, F. (2002). *A new distribution record for Zichiopsis oronensis (Pretzman, 1968) (Decapoda, Trichodactylidae) in Argentina*. Crustaceana 75(7):931-934.

Collins, P. A.; Williner, V. y Giri, F. (2004). *Crustáceos decápodos del litoral fluvial argentino*. Temas de la biodiversidad del litoral fluvial argentino. Insugeo, Miscelánea, 12: 253-264.

Collins, P. A.; Giri, F. y Williner, V. (2006a). *Population dynamics of Trichodactylus borellianus (Crustacea Decapoda Brachyura) and interactions with the aquatic vegetation of the Paraná River (South America, Argentina)*. Annales de Limnologie – Int. J. Limnol. 42(1): 19-25.

Collins, P. A.; Williner, V. y Giri, F. (2006b). *Trophic relationships in Crustacea Decapoda of a river with floodplain*. En: *Predation in Organisms: A Distinct phenomenon*. (Ed.: Elewa, Ashraf M. T.). Springer, Verlag. pp 59-86.

Collins, P. A.; Williner, V.; 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, Berlin, Alemania. p. 277-301.

Collins, P. A.; Carnevalli, R.; Carvalho, D. A. y Williner, V. (2012). *Dynamics of Decapod Crustaceans in a Trophic Web of Continental Aquatic Environments in Southern South America*. En: *Advances in environmental research*. (Ed. Daniels). Nova Science Publisher, New York, EUA. Volume 21, Capítulo 5, p. 159-185.

Connell, J. H. (1980). *Diversity and the coevolution of competitors, or the ghost of competition past*. *Oikos*. 35:131-138.

Corgos, A.; Sampedro, M. P.; González-Gurriarán, E. y Freire, J. (2007). *Growth at moult, intermoult period, and moulting seasonality of the spider crab Maja brachydactyla: combining information from marking-recapture and experimental studies*. *J. Crust.Biol.* 27: 255–262.

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.

Crowl, T. A.; McDowell, W. H.; Covich, A. P. y Johnson, S. (2001). *Freshwater shrimp effects on detrital processing and nutrients in a tropical headwater stream*. *Ecology*. 82:775–783.

Cruz Suárez, L. E.; Villareal-Colmenare, H.; Tapia-Salazar, M.; Nieto López, M. G.; Villareal-Cavazoz, D. A. y Ricque-Marie, D. (2008). *Manual de metodologías de digestibilidad in vivo e in vitro para ingredientes y dietas para camarón..* México: Universidad Autónoma de Nuevo León. 238 p.

Daan, S. y Aschoff, J. (2001). *Handbook of behavioral neurobiology: circadian clocks*. En: *The entrainment of circadian systems*. (Eds.: Takahashi, J. S.; Turek, F. W. y Moore, R. Y.). New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers; Vol. 12, p. 7 - 43.

Darrigran, G. y Pastorino, G. (1993). *Bivalvos invasores en el río de La Plata, Argentina*. *Com. Soc. Malac. Urug.* Vol. VII, N° 64-65.

Darrigran, G. y Pastorino G. (1995). *The Recent Introduction of Asiatic Bivalve, Limnoperna fortunei (Mytilidae) into South America*. The Veliger. 38(2):183-187.

Da Silva, C. y Esteves, F. A. (1993). *Biomass of three macrophytes in the Pantanal of the Mato Grosso, Brazil*. Int. J. Ecol Environ. Sci. 19: 11-23.

De Coursey, P. J. (1983). *Biological timing*. En: *The Biology of Crustacea*. (Ed: E. Bliss) Vol. 7, *Behaviour and ecology*. (Ed.: Vernberg, J. y Vernberg, W. B.). Academic Press, Nueva York, (EUA), p. 107-162.

Denno, R. F. y Fagan, W. F. (2003). *Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods?* Ecology. 84(19): 2522-2531.

Diehl, S. (1993). *Relative consumer sizes and the strengths of direct and indirect interactions in omnivorous feeding relationships*. Oikos. 68: 151-157.

Diehl, S. (2003). *The evolution and maintenance of omnivory: dynamic constraints and the role of food quality*. Ecology. 84: 2557-2567.

Dobson, M.; Magana, A.; Mathooko, J. M. y Ndegwa, F. K. (2002). *Detritivores in Kenya Highland streams: more evidence for the paucity of shredders in the tropics?* Freshwater Biol. 47:909-919.

Dodson, S. I.; Ryan, S.; Tollrian, R. y Lampert, W. (1997). *Individual swimming behavior of Daphnia: effects of food, light and container size in four clones*. J. Plankton Res. 19(10):1537–1552.

Domínguez, C. M.; Pescador, M. L.; Hubbard M. D. y Nieto, C. (2006). *Ephemeroptera of South America*. En: *Aquatic biodiversity in Latin America*. (Eds.: Adis, J.; Arias, J. R.; Rueda-Delgado, G. y Watzen, K. M.). Volumen 2. Pensoft Publisher, Sofia-Moscow, Bulgaria. 646 p.

Domínguez, E.; Molineri, C. M.; Pescador, L.; Hubbard, M. D.; Nieto, C. (2006). *Ephemeroptera of South America. Aquatic Biodiversity of Latin America* (ABLA Series), Vol. 2. Sofia, Bulgaria: Pensoft Publishers.

Dominguez, E. y Fernández, H. R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos de Sudamérica: sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo. Tucumán, Argentina. 654 p.

Dormann, C. F.; Gruber, B. y Fründ, J. (2008). *Introducing the bipartite package: Analysing ecological networks*. R News. 8(2):8-11.

Dormann, C. F.; Fründ, J.; Blüthgen, N. y Gruber, B. (2009). *Indices, graphs and null models: Analysing bipartite ecological networks*. The Open Ecology Journal. 2: 7-24.

Dormann, C. F. y Gruber, B. (2012). *Package 'bipartite'. Visualizing bipartite networks and calculating some (ecological) indices*. Versión 1.18. R Core Development Team.

Drago, E. C. (1976). *Origen y clasificación de ambientes leníticos en llanura aluviales*. Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit. 7:132-137.

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, Berlin, Alemania. p. 83-122.

Drolet, D. y Barbeau, M. A. (2006). *Immersion in neutral red solution as a mass-marking technique to study the movement of the amphipod Corophium volutator*. J. Crust. Biol. 26: 540-542.

Drummond-Davis, N. C.; Mann, K. H. y Pottle, R. A. (1982). *Some estimates of population density and feeding habits of the rock crab, Cancer irroratus, in a kelp bed in Nova Scotia*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 636-639.

Dunne, J. A. (2006). *The network structure of food webs*. En: *Ecological Networks: Linking structure to dynamics in food webs*. (Eds. Pascual, M. y Dunne, J. A.). Oxford University Press, Nueva York. Estados Unidos.

Edmonson, W.F. y Winberg, G.G. (1971). *A manual for the assesment of secondary productivity in fresh waters*. Oxford, Blackwell Scientific Publications, 358 p.

Elton, C. (1927). *Animal Ecology*. London: Sidgwick y Jackson.

Eubanks, M. D.; Styrsky, J. D. y Denno, R. F. (2003). *The evolution of omnivory in heteropterans insects*. *Ecology*. 84: 2548-2556.

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, Berlin, Alemania. p. 251-275.

Felgenhauer, B. E. (1992). *Internal anatomy of the Decapoda: an overview*. En: *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Decapod Crustacea*. (Eds.: Harrison F. W. y Humes, A. G.). Wiley-Liss, Nueva York. Vol. 10, p. 45-75.

Felgenhauer, B. E. y Abele, L. G. (1989). *Evolution of the foregut in the lower Decapoda*. En: *Evolution of the foregut in the lower Decapoda*. (Felgenhauer, D. E.; Watling, L. y Thistle, A. B.). Rotterdam: A. A. Balkema.

Felgenhauer, B. E. y Abele, L. G. (1983). *Phylogenetic relationships among the shrimp-like decapods (Penaeoidea, Caridea, Stenopodidea)*. En: *Crustacean issues 1: Crustaceanp phylogeny*. (Ed.: Schram, F. R.). Balkema, Rotterdam. pp. 40.

Felgenhauer, B. E. y Abele, L. G. (1985). *Feeding structures of two atyd shrimps, with comments on caridean phylogeny*. *J. Crust. Biol.* 5(3): 397-419.

Fernández, D. y Collins, P. A. (2002). *Supervivencia de cangrejos em ambientes dulciacuícolas inestables*. *Natura Neotropicalis*. 33(1-2): 81-84.

Fernandez de Miguel, F. y Aréchiga, H. (1994). *Circadian locomotor activity and its entrainment by food in the crayfish Procambarus clarkii*. *J. Exp. Biol.* 190(1):9-21.

Figueiredo, M. S. R. B.; Kricker, J. A. y Anderson, A. J (2001). *Digestive enzyme activities in the alimentary tract of redclaw crayfish, Cherax quadricarinatus (Decapoda: Parastacidae)*. *J. Crust. Biol.*, 21(2): 334-344.

Forbes, S. A. (1887). *The lake as a microcosm*. *Bulletin of the Peoria Scientific Association*, 7: 7–87.

Galizzi, M. C.; Zilli, F. y Marchese, M. (2012). *Diet and functional feeding groups of Chironomidae (Diptera) in the Middle Paraná River floodplain (Argentina)*. *Iheringia Ser. Zool.* 102(2): 117-121.

Giacosa, R.; Paoli, C. y Cacik, P. (2000). *Conocimiento del régimen hidrológico*. En: *El río Paraná en su tramo medio*. 69-103. Cap. 2. (Eds.: Paoli, C. y Schreide, M.). Tomo I. UNL. Santa Fe.

Gibson, R. N; Yin, M. C. y Robb, L. (1995). *The behavioural basis of predator-prey size relationships between shrimp (Crangon crangon) and juvenile plaice (Pleuronectes platessa)*. *J. Mar Biol. Assoc. UK.* 75: 337-349.

Giddins, R. L.; Lucas, J. S. Neilson, M. J. y Richards, G. N. (1986). *Feeding ecology of the mangrove crab Neosarmatium smithi (Crustacea: Decapoda: Sesarmidae)*. *Mar. Ecol Prog. Ser.* 33: 147-155.

Giri, F.; Williner, V. y Collins, P. A. (2002). *Tiempo de evacuación del camarón dulceacuícola Palaemonetes argentinus alimentado con larvas de mosquito Culex pipiens s.l.* *Fabacib.* 6: 37:41.

- Giri, F. y Collins, P. A. (2004). *Eficiencia de captura del camarón dulceacuícola Palaemonetes argentinus (Nobili, 1901) sobre larvas de mosquito Culex pipiens s.l. (Linnaeus 1758)*. Hidrobiologica. 14(2): 84-90.
- Goulding, M. y Ferreira, E. J. G. (1984). *Shrimp-eating fishes and a case of prey-switching in Amazon rivers*. Rev. Bras. Zool. 2(3): 85-97.
- Graaf, M. (2007). *Tag retention, survival and growth of marron Cherax tenuimanus (Crustacea: Decapoda) marked with coded micro wire tags*. Mar.Freshwater Res. 58: 1044–1047.
- Graunt, J. (1662). *'Natural and political observations made upon the bills of mortality.'* Disponible en: <http://www.edstephan.org/Graunt/bills.html>. [Accesado 1^{ro} Agosto de 2012].
- Gutierrez, M. F.; Rojas Molinas, F. y Carvalho, D. A. (2012). *Bahavioural responses of freshwater zooplankton vary according to the diferente alarm signals of their invertebrate predators*. Mar. Freshw. Beha. Phy. 45(5): 317-331.
- Haddon, M. y Wear, R. G. (1987). *Biology of feeding in the New Zealand paddle crab Ovalipes catharus (Crustacea, Portunidae)*. New Zeal. J. Mar Fresh. 21(1):55-64.
- Hammer, Ø.; Harper, D. A. T. y Ryan, P. D. (2001). *PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis*. Palaeontologia Electronica 4(1): 9pp. Disponible en: http://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm Hammer et al 2001
- Hartline, D. K.; Lenz, P. H. y Herren, C. M. (1996). *Physiological and behavioral studies of escape responses in calanoid copepods*. Mar. Freshw. Behav. Phy. 27(2-3): 199-212.

- Hawlena, D.; Hughes, K. M. y Schmitz, O. J. (2011). *Trophic trait plasticity in response to changes in resource availability and predation risk*. *Funct. Ecol* 25: 1233-1231.
- Heeren, T. y Mitchell, B. D. *Morphology of the mouthparts, gastric mill and digestive tract of the giant crab, Pseudocarcinus gigas (Milne Edwards) (Decapoda: Oziidae)*. *Mar. Freshwater Res.* 48: 7-18.
- Heinzel, H. G. (1988). *Gastric mill activity in the lobster. I. Spontaneous modes of chewing*. *J. Neurophysiol.* 59(2): 528-550.
- Heinzel, H. G., Weimann, J. M. y Marder, E. (1993). *The behavioral repertoire of the gastric mill in the crab, Cancer pagurus: an in situ endoscopic and electrophysiological examination*. *The Journal of Neuroscience.* 13(4): 1793-1803.
- Henninger, T.O.; Froneman, P. W.; Richoux, N. B. y Hodgson, A. N. (2009). *The role of macrophytes as a refuge and food source for the estuarine isopod Exosphaeroma hylocoetes (Barnard, 1940)*. *Estuar. Coast. Shelf S.* 82(2): 285-293.
- Hepher, B. (1989). *Fish culture in warm water systems: problems and trends*. En: *Principles of fish nutrition*. (Eds.: Shilo, M. y Sarig, S.). Boca Raton: CRC Press. p. 121-141.
- Hoeinghaus, D. J.; Winemiller, K. O. y Agostinho, A. A. (2007). *Landscape-scale hydrologic characteristics differentiate patterns of carbon flow in large-river food webs*. *Ecosystems.* 10:1019–1033.
- Hut, R. A.; Kronfeld-Schor, N.; van der Vinne, V. y de la Iglesia, H. (2012). *In search of a temporal niche: environmental factors*. *Prog. Brain. Res.* 199: 281-304.
- Icely, J. D. y Nott, J. A. (1992). *Digestion and absorption: digestive system and associated organs*. En: *Microscopic Anatomy of Invertebrates, Decapod Crustacea*. (Eds.: Harrison F. W. y Humes, A. G.). Wiley-Liss, New York. Vol. 10, p. 146-201.

Iriondo M. H. (2007). *Geomorphology*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo M. H.; Paggi, J. C. y Parma, M. J.). Springer, Berlin, Alemania. p. 33-52.

Jolly, G. M. (1965). *Explicit estimates from capture-recapture data with both death and immigration - Stochastic model*. *Biometrika*. 52: 225-247.

José de Paggi, S. (1978). *Introducción al estudio de los rotíferos*. Colección Climax n° 1. Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, Santa Fe, Argentina. p. 49

José de Paggi, S. (1995). *Rotifera*. En: *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio*. (Eds.: Lopretto, E. C. y Tell, G.). Ediciones Sur, La Plata, Argentina. Tomo II. p. 643-667.

José de Paggi, S. (1993). *Composition and seasonality of planktonic rotifers in limnetic and litoral regions of a floodplain lake (Paraná River system)*. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 26(1): 53-63.

José de Paggi, S. y Paggi, J. C. (2007). *Zooplankton*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo M. H.; Paggi, J. C. y Parma, M. J.). Springer, Berlin, Alemania. p. 229-249.

José de Paggi, S. 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. Hydrob.* 93(6):659-678.

Junk, W. J.; Bailey, P. y Sparks, R. E. (1989). *The flood pulse concept in river-floodplain systems*. En: *Proceedings of the International Large River Symposium, Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*. (Ed.: Dodge, D.). p. 106: 110-127.

Kerfoot, W. C. y DeMott, W. R. (1984). *Food web dynamics: dependent chains and vaulting*. En: *Trophic interactions within aquatic ecosystems*. (Eds.: Meyer, D. G. y Strickler, J. R.). AAAS Selected Symposium 85. Westview. Boulder. p. 347-382.

Kindt, R. y Coe, R. (2005). *Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. Nairobi: world Agroforestry Centre (ICRAF).

König, N y Williner, V. (2009). *Dieta natural del cangrejo Zilchiopsis oronensis (Crustacea, Decapoda, Trichodactylidae) en la laguna Setúbal, ciudad de Santa Fe*. X Jornada de Ciencias Naturales del Litoral – II Reunión Argentina de Ciencias Naturales p. 101. Santa Fe, Argentina, 18 a 21 de octubre de 2009.

Koste, W. y Shiel, R. J. (1989). *Rotifera from Australian inland waters IV. Colurellidae (Rotifera: Monogononta)*. T. Roy. Soc. South Aust. 114: 1-36.

Koste, W. y Shiel, R. J. (1990). *Rotifera from Australian inland waters V. Lecanidae (Rotifera: Monogononta)*. T. Roy. Soc. South Aust. 113: 119-143.

Krebs, C. J. (1994). *Ecology: The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper Collins College Publisher, New York. 801p.

Krebs, C.J. (1999). *Ecological Methodology*. 2^a edición. Addison-Wesley Educational Publishers, Inc: Vancouver. 620 p.

Kronfeld-Schor, N. y Dayan, T. (2003). *Partitioning of time as an ecological resource*. Annu. Rev. Ecol Evol. Syst. 34:153-181.

Kunze, J. y Anderson, D. T. (1979). *Functional morphology of the mouthparts and gastric mil in the hermit crabs Clibanarius taeniatus (Milne Edwards), Clibanarius virescens (Krauss), Paguristes squamosus McCulloch and Dardanus setifer (Milne-Edwards) (Anomura: Paguridae)*. Aust. J. Mar. Freshwater Res. 30: 683-722.

Lahitte, H.B.; Hurrell, J.A.; Belgrano, J.A.; Jankowski, L.S. y Mehlreter, K. (2004). *Plantas de la costa*. Biota Rioplatense 1, L.O.L.A. Buenos Aires. pp. 200..

- Lajmanovich, R. C. y Beltzer, A. H. (1993). *Aporte al conocimiento de la biología alimentaria de la pollona negra Gallinula chloropus en el Paraná Medio, Argentina*. El Hornero. 13: 289-291.
- Lampert, W.; Gabriel, W. y Rothhaupt, K. O. (1992). *Ecophysiological models: A tool for understanding interactions in freshwater communities?* Verhandlungen der Deutschen Zoologische Gesellschaft. 85: 95-110.
- Lancaster, J. y Robertson, A. (1995). *Microcrustacean prey and macroinvertebrates predators in a stream food web*. Freshwater Biol. 34: 123-134.
- Le Vay, L.; Ut, V. y Walton, M. (2007). *Population ecology of the mud crab Scylla paramamosain (Estampador) in an estuarine mangrove system; a mark-recapture study*. Mar. Biol. 151: 1127–1135.
- Levin, S. A. (1992). *The problem of pattern and scale in ecology*. Ecology. 73(6): 1943-1967. Bol. Asoc. Herpetol. Esp. 16(1-2):32-39.
- Lodge, D. M.; Kershner, M. W.; Aloï, J. E. y Covich, A. P. (1994). *Effects of an omnivorous crayfish (Orconectes rusticus) on a freshwater littoral food web*. Ecology. 75(5): 1265-1281.
- López, L. A.; Arias, M. M.; Peltzer, P. M. y Lajmanovich, C. (2005). *Dieta y variación morfométrica de Leptodactylus ocellatus (Linnaeus, 1758) (Anura: Leptodactylidae) en tres localidades del centro.este de Argentina*. Bol. Asoc. Herpetol. Esp. 16(1-2): 32-39.
- Lopretto, E. y Tell G. (1995). *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio*. Tomo I, II y III. Ediciones Sur, La Plata, Argentina.
- Lowe-McConnell, R. H. (1987). *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge. University Press, Cambridge. 382 p.

Lowe-McConnell, R. H. (1999). *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais*. Título original: *Ecological studies in tropical fish communities*. Tradução de Vazzoler, A. E. A. de M., Agostinho, A. A. y Cunnighan, P. T. M. Editora da Universidade de São Paulo, Coleção Base, São Paulo, 535 p.

Loya-Javellana, G. N.; Donald, R. F. y Malcolm, J. T. (1995). *Foregut evacuation, return of appetite and gastric fluid secretion in the tropical freshwater crayfish, Cherax quadricarinatus*. *Aquacult.* 134: 295 - 306.

Luz-Agostinho, K. D. G., Agostinho, A. A, Gomes, L. C. y Júlio Jr, H. F. (2008). *Influence of flood pulses on diet composition and trophic relationships among piscivorous fish in the Upper Paraná River floodplain*. *Hydrobiologia.* 607: 187-198.

Magalhães, C. (2003). *Famílias Pseudothelphusidae e Trichodactylidae*. En: *Manual de identificação dos crustáceos decápodos de água doce do Brasil*. (Ed.: Melo G. A. S.) Loyola, São Paulo. pp. 143-287.

Magalhães, C. y Türkay, M. (1996) a. *Taxonomy of the Neotropical freshwater crab family Trichodactylidae I. The generic system with description of some new genera (Crustacea: Decapoda: Brachyura)*. *Senckenbergiana biologica.* 75(1/2): 63-95.

Magalhães, C. y Türkay, M. (1996) b. *Taxonomy of the Neotropical freshwater crab family Trichodactylidae II. The genera Forsteria, Melocarcinus, Sylviocarcionus, and Zilchiopsis (Crustacea: Decapoda: Brachyura)*. *Senckenbergiana biologica.* 75(1/2): 97-130.

Magalhães, C. y Türkay, M. (1996) c. *Taxonomy of the Neotropical freshwater crab family Trichodactylidae III. The genera Fredilocarcinus and Goyazana (Crustacea: Decapoda: Brachyura)*. *Senckenbergiana biologica* 75(1/2): 131-142.

Manly, B. F. J. (1970). *A simulation study of animal population estimation using the capture-recapture method*. *J. Appl. Ecol* 7: 13-39.

Mantel, K. S.; Salas, M. y Dudgeon, D. (2004). *Foodweb structure in a tropical Asian forest stream*. J. N. Am. Benthol. Soc. 23(4): 728-755.

Mantel, N. (1967). *The detection of disease clustering and a generalized regression approach*. Cancer Res. 27:209-220.

Marchese, M.; Wantzen, K. M. y Ezcurra de Drago, I. (2005). *Benthic invertebrate assemblages and species diversity patterns of the Upper Paraguay River*. River Res. Appl. 21: 485-499.

Marchese, M.; Saigo, M.; Zilli, F. L.; Devercelli, M. Montalto, L. y Paporello, G. (2012). *Transferencia de carbono en las tramas tróficas de una laguna de la llanura aluvial del río Paraná medio analizadas a través del uso de isótopos estables*. 5º Congreso Argentino de Limnología. Santa Fe, 28 de noviembre a 1 de diciembre de 2012.

Mares, M. A., Streilein, K. E. y Willig, M. R. (1981). *Experimental assessment of several population estimation techniques on an introduced populations of eastern chipmunks*. J. Mammal. 62: 315-328.

Martinez, N. D. (1991). *Artifacts or attributes? Effects of resolution on the Little Rock Lake food web*. Ecol Monogr. 61(4): 367-392.

Martinez, N. D. (1993). *Effects of resolution on food webs structure*. Oikos. 66(3): 403-412.

Massoia, E. (1976). *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*. Buenos Aires (Argentina): Ringuelet RA. Chapter 44(1), Mammalia; p. 1-128.

Maynard, D. M. y Dando, M. R. (1974). *The structure of the stomatogastric neuromuscular system in Callinectes sapidus, Homarus americanus and Panulirus argus (Decapoda Crustacea)*. Philos. T. R. Soc. B. 268(892): 161-220.

- Mayora, G., Devercelli, M. y Giri, F. (2013). *Spatial variability of chlorofill-a and abiotic variables in a river-floodplain system during different hydrological phases*. *Hydrobiologia*. 717: 51-63.
- McGaw, I. J. y Curtis, D. L. (2013). *A review of gastric processing in decapod crustaceans*. *J. Comp. Physiol. B*. 183: 443-465.
- Meiss, D. E. y Norman, R. S. (1977). *Comparative study of the stomatogastric system of several decapod Crustacea. I Skeleton*. *J. Morph.* 152: 21-54.
- Melo, G. A. S. (2003). *Manual de Identificação dos Crustáceos Decapoda de Água Doce do Brasil*. 1ª edición. Edições Loyola, Centro Universitário São Camilo, Museu de Zoologia, Universidade de São Paulo São Paulo (Brasil).
- Menin, E. y Mimura, M. O. (1991). *Anatomía funcional da cavidade bucofaríngeana de Pimelodus sp. (Siluriformes, Pimelodidae)*. *Revista Ceres*. 218(38): 286-304.
- Mente, E. (2003). *Nutrition, Physiology and Metabolism of Crustaceans*. Plymouth (UK): Science Publishers, Inc. 160 p.
- Merritt, R. W. y Cummins, K. W. (1996). *An introduction to the aquatic insects of North America*. 3ª edición. Kendall/Hunt Publishing Company. 862 p.
- Mesa, L. M.; Marchese, M. R., Montalto, L. y Zilli, F. L. (2012). *Bidirectional exchanges of benthic invertebrates in a large river-floodplain system (Paraná River, Argentina)*. *Ann. Limnol. – Int. J. Lim.* 48: 425-436.
- Milne Edwards, M. (1834). *Histoire naturelle des Crutaces, comprenant anatomie, la physiologie et la classification de ces animaux*. Librairie Encyclopédique de Roret, Paris, Francia. 468 p.
- Minta, S. y Mangel, M. (1989). *A simple population estimate based on simulation for capture-recapture and capture-resight data*. *Ecology* 70, 1738-1751.

- Miranda-Anaya M, Barrera-Mera B, Ramírez-Lomelí E. (2003). *Circadian locomotor activity rhythm in the freshwater crab Pseudothelphusa americana (De Daussure, 1857): effect of eyestalk ablation*. Biol. Rhythm Res. 34(2):167-176.
- Miranda-Anaya, M. (2004). *Circadian locomotor activity in freshwater decapods: an ecological approach*. Biol. Rhythm Res. 35(1-2):69-78.
- Miranda, L. y Collazo, J. A. (1997). *Food habits of 4 species of wading birds (Ardeidae) in a tropical mangrove swamp*. Colon. Waterbird. 20(3): 413-418.
- Mohan, M. V. y Sankaran, T. M. (1988). *Two new indices for stomach content analysis of fishes*. J. Fish Biol. 33: 289-292.
- Montalto, L. (2008). *Dinámica espacio-temporal de asociaciones de invertebrados en un humedal marginal fluvial de la llanura del río Paraná medio*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires.
- Montalto, L.; Oliveros, O. B. Ezcurra de Drago, I. y Demonte, L. D. (1999). *Peces del río Paraná medio predadores de una especie invasora: Limnoperna fortunei (Bivalva, Mytilidae)*. FABICIB. 3: 85-101.
- Mormul, R. P.; Thomaz, S. M.; Takeda, A. M. y Behrend, R. D. (2011). *Structural complexity and distance from source habitat determine invertebrate abundance and diversity*. Biotropica. 43(6): 738-745.
- Morris, D. W. (1996). *Temporal and spatial population dynamics among patches connected by habitat selection*. Oikos. 75: 207-219.
- Morrone, J. J. y Lopretto, E. C. (2001). *Trichodactylid biogeographic patterns (Crustacea: Decapoda) and the Neotropical region*. Neotrópica 47: 49-55.

- Narosky, T. y Yzurieta, D. (1987). *Guía para la identificación de las aves de Argentina y Uruguay*. (Ed.: Vazquez Mazzini). Asoc. Ornit. del Plata, Buenos Aires,. 345 p.
- Naylor, E. y Williams, B. G. (1968). *Effects of eyestalk removal on rhythmic locomotor activity in Carcinus*. J. Exp. Biol. 49(1):107-116.
- Neiff, J. J. (1990). *Ideas para la interpretación ecológica del Paraná*. Interciencia. 15(6): 424-441.
- Neiff, J. J. y Poi de Neiff, A. (1990). *Litterfall, leaf decomposition and litter colonization of Tessaria integrifolia (Compositae) in the Parana River floodplain*. Hydrobiologia 203:45-52.
- Neiff, J. J. (1999). *El régimen de pulsos en ríos y grandes humedales de Sudamérica*. En: *Tópicos sobre grandes humedales sudamericanos*. (Eds.: Malvarez, A. I. y Kandus, P.). ORCYT-MAB (UNESCO). pp. 90-139.
- Neiff, J. J.; Iriondo M. H., y Carrignan R. (1994). *Large tropical South American wetlands: an overview*. En: *The Ecology and Management of Aquatic-terrestrial Ecotones*. (Eds.: Link, G. L. y Naiman, R. J.). Proceedings book, Univ. of Washington. pp. 156-165.
- Ngoc-Ho, N. (1984). *The functional anatomy of the foregut of Porcellana platychetes and a comparison with Galathea squamifera and Upogebia deltaura (Crustacea: Decapoda)*. J. Zool. Lond. 203: 511-535.
- Ohman, M. D. (1988). *Behavioral responses of zooplankton to predation*. B. Mar. Sci. 43(3): 530-550.
- Oldani, N. O. (1990). *Variaciones de la abundancia de peces del valle del río Paraná (Argentina)*. Ver. Hydrobiol. Trop. 23(1): 67-76.

- Oliva, A.; Ubeda, C.; Vignes, E. I. y Iriondo, A. (1981). *Contribución al conocimiento de la ecología alimentaria del bagre amarillo (Pimelodus maculatus Lacépède 1803) del río de la Plata (Pisces, Pimelodidae)*. *Comun Mus Argent Cienc Nat 'Bernardino Rivadavia'* Ecol 1(4):31–50.
- Oliveira, M. D., Calheiros, D. F. Jacobi, C. M. y Hamilton, S. K. (2011). *Abiotic factors controlling the establishment and abundance of the invasive golden mussel Limnoperna fortunei*. *Biol. Invasions*. 13: 717-729.
- Oliveros, O. B. (1980). *Campaña limnológica “Keratella1” en el río Paraná medio. Aspectos tróficos de los peces de ambientes leníticos*. *Ecología* 4:115–126.
- Oliveros, O. B. y Beltzer, A. H. (1983). *Alimentación del “biguá común” (Phalacrocorax olivaceus) en el valle aluvial del río Paraná medio (Pelecaniformes: Phalacrocoracidae)*. *Neotrópica*. 29(82). 225-230.
- Oliveros, O. B. y Rossi, L. M. (1991). *Ecología trófica de Hoplias malabaricus malabaricus (Pisces, Erythrinidae)*. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit.* 22(2): 55-68.
- Paggi, J. C. (1995). *Crustacea: Cladocera*. En: *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio*. (Eds.: Lopretto, E. C. y Tell, G.). Ediciones Sur, La Plata, Argentina. Tomo III, p. 909-951.
- Iriondo M. H.; Paggi, J. C. y Parma, M. J. (2007). *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: I.). Springer, Berlin, Alemania. 382 p.
- Pahl-Wostl, C. (1993). *Food webs and ecological networks across temporal and spatial scales*. *Oikos*. 67(3):415-432.
- Paine, R. T. (1980). *Food webs: Linkage, interaction strength and community infrastructure*. *The J. Anim. Ecol* 49(3):666-685.
- Paine, R. T. (1988). *Road maps of interactions or grist for theoretical development?* *Ecology*. 69(6):1648-1654.

Paira, A. R. y Drago, E. C. (2007). *Origin, evolution, and types of floodplain water bodies*. En: *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland*. (Eds.: Iriondo M. H.; Paggi, J. C. y Parma, M. J.). Springer, Berlin, Alemania. p. 53-81.

Palmer, J. D. y Williams, B. G. (1986). *Comparative studies of tidal rhythms. II. The dual clock control of the locomotor rhythms of two decapod crustaceans*. *Mar. Beha. Physiol.* 12(4): 269-278.

Palmer, J. D. (1989). *Comparative studies of tidal rhythms. VII. The circalunidian locomotor rhythm of the brackish-water fiddler crab, Uca minax*. *Mar. Beha. Physiol.* 14(3): 129-143

Palmer, J. D. (1973). *Tidal rhythms: the clock control of the rhythmic physiology of marine organisms*. *Biological Reviews.* 48(3): 377-418.

Paporelo de Amsler, G. (1987). *Fauna asociada a las raíces de Eichhornia crassipes en una laguna del valle aluvial del río Paraná (“Los Matadores”, Santa fe, Argentina)*. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Lit.*, 18: 93-103.

Pascual, M. y Dunne, J. A. (1996). *From small to large ecological networks in a dynamic world*. En: *Ecological Networks: linking structure to dynamics in food webs*. (Eds.: Pascual, M. y Dunne, J. A.). Oxford University Press, New York. p. 3-24.

Pautasso, A. A. (2008) *Mamíferos de las provincia de Santa Fe, Argentina. Comunicaciones del Museo Provincial de Ciencias Naturales “Florentino Ameghino” (Nueva Serie)*. 13(2): 1-248.

Pearse A. S. (1922). *The effect of environmental on animals*. *The American Naturalist.* 56(643):144-158.

Perdommo, G. (2012) *Package ‘foodweb’. Visualization and analysis of food web networks*. Versión 1-0. R Core Development Team.

Pilotto, F.; Free, G.; Crosa, G.; Sena, F.; Ghiani, M. y Cristina, A. (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.

Pimm, S. L. (1982). *Food webs*. Population and Community Biology. 1-11.

Pinkas L.; Oliphant M. S. y Iversor, I. L. K. (1971). *Food habits of albacore, bluefin tuna and bonito in California waters*. Fish. B-NOAA. 152: 1-105.

Pinto-Coelho, R. M. (2004). *Métodos de coleta, preservação, contagem e determinação de biomassa em zooplâncton de águas epicontinentales*. En: Amostragem em limnologia. (Eds.: Bicudo, C. E. M. y Bicudo, D. C.). RIMA, São Carlos, Brasil. 351 p.

Poi de Neiff, A. (2009). *Macroinvertebrates living on Eicchornia azurea Kunth in the Paraguay River*. Acta Limnologica Brasiliensia. 15(1):55-63.

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 Bruquetas de Zozaya, I. Y. (1989). *Efecto de las crecidas sobre las poblaciones de invertebrados que habitan macrófitas emergentes en islas del río Paraná*. Revue d'Hydrobiologie Tropicale, 22(1): 13-20.

Poi de Neiff, A. y Casco, S. L. (2003). *Biological agents which accelerate winter decay of aquatic plants in the Northeast of Argentina*. En: *Ecología e Manejo de Macrófitas Acuáticas*. (Eds. Thomaz, S. M. y Bini L.M.). Universidade Estadual de Maringá, Paraná, Brazil. p. 127-144.

Poi de Neiff, A. y Neiff, J. J. (1980). *Los camalotes de Eichhornia crassipes en aguas lóxicas del Paraná y su fauna asociada*. ECOSUR 7(14): 185-199.

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(3): 220-225.

Polis, G. A. (1991). *Complex trophic interactions in deserts: an empirical critique of food-web theory*. *The American Naturalist*. 138(1): 123-155.

Pollock, K.; Nichols, J. D.; Brownie, C. y Hines, J. E. (1990). *Statistical inference for capture-recapture experiments*. *Wildlife Monographs*. 107: 3-97.

Popchenko, V. I. (1971). *Consumption of Oligochaeta by fishes and invertebrates*. *J. Ichthyol.* 11: 75-80.

Port-Carvalho, M.; Ferrari S. F. y Magalhães C. (2004). *Predation of crabs by Tufted Capuchins (Cebus apella) in Eastern Amazonia*. *Folia Primatol.* 75:154-156.

Power, M. E. (1984). *Depth distributions of armored catfish: predator-induced resource avoidance?* *Ecology* 65, 523–528.

Pringle, C. M. y Hamazaki, T. (1998). *The role of omnivory in a neotropical stream: separating diurnal and nocturnal effects*. *Ecology*. 79:269-280.

Rawcliffe, R.; Sayer, C. D.; Woodward, G.; Grey, J.; Davidson, T. A. y Iwan Jones, J. (2010). *Back to the future: using palaeolimnology to infer long-term changes in shallow lake food webs*. *Freshw. Biol.* 55:600-613.

R Development Core Team (2011). *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. Freshw.* 31: 693-700.

- Refinetti, R. (2012). *Integration of biological clocks and rhythms*. Compr. Physiol. 2:1213-1239.
- Renzulli, P. y Collins, P. A. (2001). *Ritmo nictimeral de la actividad locomotora de los cangrejos dulciacuícolas Dilocarcinus pagei pagei Simpson1861 y Trichodactylus borellianus Nobili 1896*. FABICIB. 5:145-153.
- Riccardi, N. y Mangoni, M. (1999). *Considerations on biochemical composition of some freshwater zooplankton species*. J. Limnol. 58(1): 58-65.
- Ringuelet, R. (1949). *Camarones y cangrejos de la zona de Goya (Sergestidae, Palaemonidae, Trichodactylinae)*. Notas del Museo de La Plata. Tomo XIV Zoología, N° 119, La Plata, 129 p.
- Roff, D. A. (1973). *On the accuracy of some mark-recapture estimators*. Oecologia: 12, 15-34.
- Rojas Molina, F. Paggi, J. C. y Devercelli, M. (2010). *Zooplanktophagy in the natural diet and selectivity of the invasive mollusk Limnoperna fortunei*. Biol. Invasions. 12: 1647-1659.
- Rossi, L. M. y Parma de Croux, M. J. (1992). *Influencia de la vegetación acuática en la distribución de peces del río Paraná, Argentina*. Ambiente Subtropical. 2: 65-75.
- Ruppert, E. E. y Barnes, R. D. (1994). *Invertebrate Zoology*. 6ª edición. Saunders College Publishing, Harcourt Brace and Company, Orlando, Florida. Pp. 1100.
- 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, Berlin, Alemania. p. 205-226.
- Sabo, J. L.; Finlay, J. C. y Post, D. M. (2009). *Food chains in freshwaters*. The Year in Ecology and Conservation Biology. 1162:187–220.

- Saigo, M.; Marchese, M. R. y Montalto, L. (2009). *Hábitos alimentarios de Hyaella curvispina Shoema Ker, 1942 (Amphipoda: Gammaridea) en ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná medio*. *Natura Neotropicalis*. 40(1-2):43-59.
- Sakai, K. (2005). *The diphyletic nature of the infraorder Thalassinidea (Decapoda: Pleocyemata) as derived from the morphology of the gastric mil*. *Crustaceana*. 77(9): 1117-1129.
- Salindeho, R. I. y Johnston, D. J. (2003). *Functional morphology of the mouthparts and proventriculus of the rock crab Nectocarcinus tuberculosis (Decapoda: Portunidae)*. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.* 83: 821-834.
- Sardiña, P.; Chaves, E. y Marchese, M. (2011). *Benthic community responses to invasión by the Golden mussel, Limnoperna fortunei Dunker: biotic homogenization vs environmental driving forces*. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 30(4): 1009-1023.
- Sazima, I. y Zamprogno C. (1985). *Use of water hyacinths as shelter, foraging place, and transport by young piranhas, Serrasalmus spilopleura*. *Environ. Biol. Fish.* 12: 237-240.
- Scarton, L. P.; Zimmermann, B. L.; Machado, E.; Wrublevski Aued, A.; Manfio, D. y Santos, S. (2009). *Thanatosis in the freshwater crab Trichodactylus panoplus (Decapoda: Brachyura: Trichodactylidae)*. *Nauplius*. 17(2): 97-100.
- Schiesari, L.; Zuanon J.; Azevedo-Ramos, C.; Garcia, M., Gordo, M.; Messias, M. y Vieira, E. M. (2003). *Macrophyte rafts as dispersal vectors for fishes and amphibians in the Lower Solimões River, Central Amazon*. *J. Trop. Ecol* 19: 333-336.
- Schimid-Araya, J. M.; Schimid, P. E.; Robertson, A.; Winterbottom, J.; Gjerløv C. y Hildrew, A. G. (2002). *Connectance in stream food webs*. *J. Anim. Ecol* 71:1056-1062.
- Schoenly, K. y Cohen J. E. (1991). *Temporal variation in food web structure: 16 empirical cases*. *Ecol Monogr*. 61(3): 267-298.

- Seber, G. A. F. (1965). *A note on the multiple recapture census*. *Biometrika* 52, 249-259.
- Shiel, R. J, Walker, K. F. y Williams, W. D. (1982). *Plankton of the lower River Murray South Australia*. *Aust. J. Mar. Freshwater. Res.* 33: 301-327.
- Shiel, R. J. y Koste W. (1992). *Rotifera from Australian inland waters VIII. Trichocercidae (Monogononta)*. *T. Roy. Soc. South Aust.* 116: 1-27.
- Skilleter, G. A. y Anderson, D. T. (1986). *Functional morphology of the chelipeds, mouthparts and gastric mil of Ozius truncatus (Milne Edwards) (Xanthidae) and Leptograpsus variegatus (Fabricius) (Grapsidae) (Brachyura)*. *Aust. J. Mar. Freshw. Res.* 37: 67-79.
- Sokolowicz, C.; Ayres-Peres, L. y Santos, S. (2007). *Atividade nictimeral e tempo de digestão de Aegla longirostri (Crustacea, Decapoda, Anomura)*. *Iheringia Ser. Zool.* 97(3):235-238.
- Stillman, J. H. y Barwell, F. H. (2004). *Relationship of daily and circatidal rhythms of the fiddler crab Uca princeps, to the harmonic structure of semidiurnal and mixed tides*. *Mar. Biol.* 144(3): 473-482.
- Suthers, I. M. y Anderson, D. T. (1981). *Functional morphology of mouthparts and gastric mill of Ibacus peronei (Leach) (Palinura: Scyllaridae)*. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 32: 931-944.
- Sylvester, F.; Boltovsky, D. y Cataldo, D. (2007). *The invasive bivalve Limnoperna fortunei enhances invertebrates densities in South American floodplain rivers*. *Hydrobiologia.* 589: 15-27.
- ter Braak, C.J.F. y Šmilauer, P. (2012). *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community*

Ordination (version 5.0). Ithaca, NY, USA (www.canoco.com): Microcomputer Power.

Pearre S. (1982). *Estimating prey preference by predator: uses of various indices, and a proposal of of another based on Chi-square*. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39: 914-923.

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. De M.; Agostinho, A. A. y Hahn, N. S. EDUEM, Maringá, Brasil. p. 73-102.

Thomaz, S. M.; Bini, M. L. M. y Pagioro, T. A. (2004). *Métodos em limnologia: macrófitas aquáticas*. En. *Amostragem em limnologia*. (Eds.: Bicudo, C. y Bicudo, D. C.). RIMA, São Carlos, Brasil p. 193-212.

Thomaz, S. M.; Carvalho, P.; Padial, A. A. y Kobayashi, J. T. (2009). *Temporal and spatial patterns of aquatic macrophyte diversity in the Upper Paraná River floodplain*. Braz. J. Biol. 69(2): 617-625.

Thomaz, S. M. y Cunha, E. R. (2010). *The role of macrophytes in habitat structuring in aquatic ecosystems: methods of measurement, causes and consequences on animal assemblages' composition and biodiversity*. Acta Limnologica Brasiliensia. 22(2):218-236.

Thomaz, S. M. y Esteves, F. A. (2011). *Comunidade de macrófitas aquáticas*. En: *Fundamentos de Limnologia*. (Ed.: Esteves, F. A.). 3ª Edición. Editora Interciência. Rio de Janeiro, Brasil. pp. 461-521.

Thompson, R. M.; Dunne, J. A. y Woodward, G. (2012). *Freshwater food webs: towards a more fundamental understanding of biodiversity and community dynamics*. Freshwater Biol. 57:1329-1341.

Thompson, R. M. y Townsend, C. R. (1999). *The effect of seasonal variation on the community structure and food-web attributes of two streams: implications for food-web science*. *Oikos*. 87(1):75-88.

Thompson, R. M. y Townsend, C. R. (2000). *Is resolution the solution?: Effect of the taxonomic resolution on the calculated properties of three streams food webs*. *Freshwater Biol.* 44:413-422.

Thompson, R. M. y Townsend, C. R. (2005). *Energy availability, spatial heterogeneity and ecosystem size predict food-web structure in streams*. *Oikos*. 108: 137-148.

Titelman, J. (2001). *Swimming and escape behavior of copepod nauplii: implications for predator-prey interactions among copepods*. *Mar. Ecol Prog. Ser.* 213:203–213.

Tylianakis, J. M.; Tscharntke, T. y Lewis, O. T. (2007). *Habitat modification alters the structure of tropical host–parasitoid food webs*. *Nature*. 445:202-205.

Vélez, C. G. y Maidana N. I. (1995). *Algae*. En: *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio*. (Eds.: Lopretto, E. C. y Tell, G.). Ediciones Sur, La Plata, Argentina. Tomo II. p. 379-442.

von Sternberg, R.; Cumberlidge, N. y Rodriguez, G. (1999). *On the marine sister groups of the freshwater crabs (Crustacea: Decapoda: Brachyura)*. *J. Zoo. Syst. Evol. Res.* 37:19-38.

Wantzen, K. M. y Wagner, R. (2006). *Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical–temperate comparison*. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25:216–232.

Warren, P. H. (1989). *Spatial and temporal variation in the structure of a freshwater food web*. *Oikos*. 55:299-311.

Wassenberg, T. J. y Hill, B. J. (1987). *Natural diet of the tiger prawns Penaeus esculentus and P. semisulcatus*. Aust. J. Mar. Freshw. Res. 38: 169-182.

Waterhouse, J.; Minors, D.; Akerstedt, T.; Hume, K. y Kerkhof, G. (1996). *Circadian rhythms adjustment: difficulties in assessment caused by masking*. Pathologie Biologie. 44:205-207.

Watling, L. y Thiel M. (2913). *Functional Morphology and diversity (Natural history of the Crustacea)*. Oxford University Press, Nueva York, Estados Unidos. Vol. 1. pp. 500

Webb, M. y Brown, F. A. (1965). *Interactions of diurnal and tidal rhythms in the fiddler crab, Uca pugnax*. Biol. Bull. 129(3):582-591.

Weber, L. M. y D. M. Lodge (1990). *Periphyton food and crayfish predator: roles in determining snail distribution*. Oecologia 82: 33-39.

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.

Williams, M. J. (1986). *Evaluation of anchor tags for marking the commercial sand crab, Portunus pelagicus (L.) (Portunidae: Decapoda)*. Mar. Freshwater Res. 37: 707-712.

Williner, V. (2007). *Ecología trófica de poblaciones de especies de la familia Aeglidae en la Argentina*. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

Williner, V. y Collins, P. A. (1999). *Estudio preliminar sobre la ecología trófica del cangrejo Trichodactylus borellianus Nobili, 1986 (Crustacea, Decapada, Trichodactylidae)*. 64ª Reunión de Comunicaciones Científicas, ACNL 8p.

- Williner, V. (2010). *Foregut ossicles morphology and feeding of the freshwater anomuran crab Aegla uruguayana (Decapoda, Aeglidae)*. Acta Zoologica. 91: 408-415.
- Williner, V. y Collins, P. A. (2002). *Variación espacio-temporal de la actividad del camarón dulciacuícola Macrobrachium jelskii (Miers, 1877) (Crustacea, Decapoda, Caridea, Palaemonidae)*. Ecología Austral. 12(1):3-10.
- 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(4): 781-792.
- Williner, V.; Giri, F. y Collins, P. A. (2011). *Metapopulations of decapods in the floodplain of Paraná River, South America*. En: *Floodplains: Physical Geography, Ecology and Societal Interactions*. (Ed.: Álvarez, M. A.). Nova Publishers. Chapter 7. pp: 179-199.
- Wilson, M. F. (1974). *Avian community organization and habitat structure*. Ecology. 55:1017-1029
- Winemiller, K. O. (1989). *Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments*. Oecologia. 81:225-241.
- Winemiller, K. O. (1990). *Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks*. Ecol Monogr. 60(3):331-367.
- Winemiller, K. O. (1996). *Factors driving temporal and spatial variation in aquatic floodplain food webs*. En: *Food Webs: Integration of patterns and dynamics* (Ed. Polis, G. A. y Winemiller K. O.). Chapman and Hall, New York. p. 298-313.
- Winemiller, K. O. (2007). *Interplay between scale, resolution, life history and food web properties*. En: *From Energetics to Ecosystems: The Dynamics and Structure of Ecological Systems*, K. McCann, D. Noakes, and N. Rooney, editors. Springer, Dordrecht, The Netherland Pages 101-126

Winemiller, KO, Polis GA. 1996. *Food webs: What can they tell us about the world?* En: *Food Webs: Integration of Patterns and Dynamics*. (Eds.: Polis, G. A. y Winemiller, K. O.). Chapman and Hall, New York. pp. 1-22.

Winemiller, K. O. y Jepsen, D. B. (1998). *Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs*. J. Fish Biol. 53(A): 267-296.

Winemiller, K. O.; Zeug, S. C.; Robertson, C. R.; Winemiller, B. K. y Honeycutt, R. L. (2011). *Food web structure of coastal streams in Costa Rica revealed by dietary and stable isotope analyses*. J. Trop. Ecol 27: 463-476.

Woods, C. M. C. (1995). *Functional morphology of the foregut of the spider crab Notomithrax ursus (Brachyura: Majidae)*. J. Crust. Biol. 15(2): 220-227.

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*. Popul. Ecol 45, 149-155.

Yamamura, K.; Wakamura, S. y Kozaim, S. (1992). *A method for population estimation from a single release experiment*. Appl. Entomol. Zool. 27: 9-17.

Yodzis, P. y Winemiller, K. O. (1999) *In search of operational trophoespecies in a tropical aquatic food web*. Oikos. 87:327-340.

Zar, J. H. (1996). *'Biostatistical Analysis.'* 3^a edición. Prentice Hall, Nueva York.

Zilli, F. L.; Montalto, L.; Marchese, M. R. (2008). *Benthic invertebrate assemblages and functional feeding groups in the Paraná River floodplain (Argentina)*. Limnologica. 38:159–171.

Zimmer, M. y Topp, W. (1998) *Microorganisms and cellulose digestion in the gut of the woodlouse Porcelio scaber*. J. Chem. Ecol 24: 1397-1408.

Zimmermann, B. L.; Aued, A. W.; Machado, S.; Manfio, D.; Scarton, L. P. y Santos, S. (2009). *Behavioral repertory of Trichodactylus panoplus (Crustacea: Trichodactylidae) under laboratory conditions*. *Zoologia* 26(1): 5-11.

Apéndice 1: Detalle de las metodologías y fórmulas utilizadas en el cálculo volumétrico aplicada en lo análisis de la dieta de *T. borellianus*. AG: aproximación a forma geométrica, PH: peso húmedo, VD: volumen desplazado.

Ítems presa	Método	Fórmula	Volumen promedio (mm ³)	Referencia
Agas filamentosas	AG	$V = 3,14.r^2.h$	0,000375	Collins (2000)
Algas unicelulares	AG	$V = L.h.P$	0,000011	Collins (2000), Echenique y Estevez (2002)
Restos vegetales	AG	$V = L.h.P$	3,14	Williner (2007)
Hongos	AG	$V = 3,14.r^2.h$	0,00022	Williner (2007)
Nematoda	AG	$V = 3,14.r^2.h$	1,29	Collins (2000)
Rotifera	AG	$V = a*b*c$	0,0026	Pinto Coelho (2004)
Oligochatea	VD		5,88	Collins (2000)
Cladocera	PS	$W = X.L-Y$	0,399	Edmonson y Winberg (1971)
Copepoda	PS	$W = 0,34.L - 0,03$ $L = 1mm$	0,225	Edmonson y Winberg (1971)
Ostracoda	AG	$V = 3,14.r^2.L$	0,031	Williner (2007)
Chironomidae (larvas)	VD		2,74	Collins (2000)
Ephemeroptera (ninfa)	AP	$V = 3,14.r^2.L$	3,25	Williner (2007)
Hydracarina	AG	$V = 3,14.r^2.L$	0,54	Williner (2007)
Mollusca no identificado	VD		3,448	Presente trabajo
<i>L. fortunei</i>	VD		0,519	Presente trabajo
<i>H. curvispina</i>	VD		3,125	Presente trabajo

Apéndice 2: Valores de densidad (Individuos/L) de los *taxa* del zoopláncton identificados en cada laguna e hidroperíodo. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

<i>Taxa</i>	Irupé						Larga					
	FI 03/10	FI 04/10	FB 06/10	FB 0/10	FE 10/10	FE 12/10	FI 04/11	FB 11/11	FI 03/10	FI 04/10	FB 06/10	FB 07/10
Rotifera												
<i>Digononta</i>												
<i>Bdelloidea</i>	4,3	2,0	0	0,7	0	0,5	1,5	0,5	7,3	0,7	1,1	0,2
<i>Monogonta</i>												
<i>Asplanchna</i>	0	0	15,5	0,7	0,4	0	13,3	0,8	0	0	0	0,6
<i>Asplancnopus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2
<i>Anuraeopsis</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Brachionus</i>	1,8	0	0,5	0,7	1,0	33	1	2	0	0,2	0	0
<i>Kellicottia</i>	0	0	0	0	0	0	0,3	0	0	0	0	0
<i>Keratella</i>	0,3	0,5	0,5	0,3	3,8	17,5	0	10,7	0	0	0	0
<i>Notholca</i>	0	0	0	0	0,6	0	0	0	0	0	0	0
<i>Platyas</i>	1,7	0,5	0	0	0	0	1	0	8,1	0	0,1	0,2
<i>Dicranophorus</i>	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0
<i>Epiphanes</i>	0	0	2,0	1,1	0,4	0	0,3	0	0,8	0	0,1	0
<i>Beauchampiella</i>	0	0,5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Euchlanis</i>	0,2	2,5	0	0	1,9	0	0	2,0	0,4	0,2	1,4	0,2
<i>Ascomorpha</i>	0	0	0	0	0	0	1,7	1,5	1,2	0	0	0
<i>Lecane</i>	4,3	8,0	0,5	0,3	0,8	1,3	6,5	0,3	4,2	0,3	1	0,9
<i>Colurella</i>	0	1,5	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	1,3
<i>Lepadella</i>	0,8	0	0	0,4	2,3	0	4,2	0,5	3,1	0,2	1	0,2
<i>Mytilina</i>	0,8	0	0,5	0	0,6	0	0	0	1,9	0,2	0,4	0,6

<i>Cephalodella</i>	0,5	1	2	0,7	1,7	0	0,5	1,2	1,9	0,2	0	0,2
<i>Ploesoma</i>	0,3	0,5	0	0	0	0	0	0,2	0	0	0	0
<i>Polyarthra</i>	0,2	3,5	8,5	0,6	8,3	0,5	3,8	1,8	6,5	1,2	0	0
<i>Synchaeta</i>	0	4	7,5	0	5,2	0	0	0,8	0	2,5	0	0
<i>Trichocerca</i>	2,5	1	2	0,1	2,3	0,3	2,2	1,5	2,7	0,5	3,9	3,9
<i>Macrochaetus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0
Wolga												
<i>Trichotria</i>	1,3	0,5	1	0,4	0,2	0	0,8	0,7	1,5	0,5	0,9	1,3
<i>Filinia</i>	0,3	0	0,5	0	0	0,3	3	0,3	0	0	0	0
<i>Pompholix</i>	0	2,5	0	0	0,4	0	0	0	0	0,8	0	0
<i>Testudinella</i>	4	1,5	0	0,1	0,2	0,3	0,8	0	1,9	0,3	0,6	0,6
<i>Rotifera sp</i>	1,3	7,0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Arthropoda												
Cladocera												
Chidoridae	1,3	1,8	0,2	0,2	0,3	0,1	0,8	0,3	0,3	0,2	1,0	1,3
Sididae	1,0	0,8	0,1	0	0	0,9	0,2	0	0	0	0	0
Daphnidae	0,5	0,3	0,3	0	0,3	0,7	0,4	0	0	0,1	0	0
Bosminidae	8,0	1,0	0	0	4,3	1,6	0,7	0,4	0,1	0,8	0	0
Macrothricidae	0,1	0,1	0	0	0	0	0	0	0	0,2	0	0
Ilyocriptidae	0	0	0	0	0	0	0,1	0	0	0	0	0
Moinidae	0	1,6	0	0	0	6,1	0,1	0,1	0,1	0,8	0	0
Copepoda												
Cyclopoidea	3,3	8,0	1,0	0,2	12,6	1,9	0,8	1,4	0,4	0,7	1,6	6,4
Calanoidea	0,2	0,2	1,3	0,2	1,1	21,5	0,1	0,1	0,1	0	0,2	0,1
Harpacticoidea	0,7	0,1	0	0	0,2	0	0,1	0,1	0,1	0,1	0	0,2
Nauplii	18,6	26,3	13,5	0,4	71	13,5	23,5	5,7	16,9	6,5	14	16,7
Ostracoda	0,9	0,5	0,2	0	0	0,3	0,1	0,1	0,2	0	0,1	0,1
Mollusca												
Larva (<i>L. fortunei</i>)	0,5	0,3	0	0	0,6	0	1,3	25,8	45,8	18,3	0	0

Apéndice 3: Valores de densidad (Individuos/L) de los *taxa* del bentos identificado en cada laguna e hidroperíodo. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

<i>Taxa</i>	Irupé						Larga					
	FI 03/10	FI 04/10	FB 06/10	FB 07/10	FE 10/10	FE 12/10	FI 04/11	FB 11/11	FI 03/10	FI 04/10	FB 06/10	FB 07/10
Platyhelminthes												
Turbellaria	352	0	220	0	44	0	132	0	44	0	0	0
Nematoda	440	110	726	286	103	73	411	1628	176	44	44	0
Annelida												
Oligochaeta	18392	3623	14564	1188	8844	631	14065	23760	6248	682	682	807
Hirudinea	543	132	132	220	44	0	44	249	176	0	0	44
Arthropoda												
Arachnida												
Araneae	0	0	44	0	0	0	44	0	0	0	0	0
Hydracarina	0	0	0	0	44	44	88	264	0	0	0	44
Crustacea												
Cladocera	0	0	0	0	0	0	0	88	0	0	0	0
Copepoda	0	0	0	0	44	0	0	0	0	0	0	0
Ostracoda	0	0	0	0	0	0	0	968	0	0	0	0
Amphipoda												
Hyallemidae (<i>H. curvispina</i>)	0	0	44	0	88	0	0	44	0	44	44	0
Decapoda												
Trichodactylidae (<i>T. borellianus</i>)	0	0	0	0	44	0	0	0	0	0	0	0
Insecta												
Ephemeroptera												
Caenidae (n.)	176	88	117	198	601	88	44	352	66	0	0	44

Ephemeridae (n.)	0	0	0	0	0	0	132	0	0	704	704	352
	432	648	88	456	1784	9304	512	1008	272	520	0	
Odonata												
Zygoptera												
Calopterygidae (l.)	0	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coenagrionidae (l.)	0	0	0	0	0	44	0	0	0	0	0	0
Anisoptera												
Gomphidae (l.)	0	44	0	0	0	0	44	0	0	0	0	0
Libellulidae (l.)	0	0	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Coleoptera												
Curculionidae (l.)	0	0	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Elmidae (a.)	0	0	0	0	0	0	0	44	0	0	0	0
Lepidoptera												
Crambidae (l.)	0	0	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Hemiptera												
Mesoveliidae (a.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	44	0
Trichoptera												
Hydroptilidae (l.)	0	0	0	0	0	0	0	132	110	0	0	0
Hydropsychidae (l.)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Polycentropodidae (l.)	0	0	0	88	0	0	0	0	44	0	0	0
Glossomatidae (l.)	0	0	0	0	0	0	0	0	44	0	0	0
Diptera												
Chironomidae												
Chironominae (l.)	3549	374	603	1364	147	73	821	2611	704	59	59	279
Tanypodinae (l.)	528	337	279	286	176	154	154	411	455	293	293	44
Chironomidae (p.)	88	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	44
Ceratopogonidae (l.)	44	44	0	44	0	0	0	264	0	0	0	132
Mollusca												
Planorbidae	0	0	44	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Ancylidae	0	0	44	88	66	0	44	0	0	0	0	0
Ampularidae	132	0	66	44	0	0	88	616	0	0	0	0
Hydrobiidae	0	0	616	836	308	88	374	939	0	0	0	198
Sphaeridae	44	0	374	44	88	0	132	851	0	0	0	44
Mytilidae (<i>L. fortunei</i>)	0	0	0	110	66	2376	3828	3637	0	0	0	0
Chordata												
Amphibia												
Hylidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	44	0
Pisces												
Synbranchidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	44	0
Hypopomidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	44	0

Apéndice 4: Valores de densidad (Individuos/L) de los *taxa* del pleuston identificados en cada laguna e hidroperíodo. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

<i>Taxa</i>	Irupé						Larga				
	FI 03/10	FI 04/10	FB 06/10	FB 0/10	FE 10/10	FE 12/10	FI 04/11	FB 11/11	FI 03/10	FI 04/10	FB 06/10
Platyhelminthes											
Turbellaria	0	0	0	0	80	992	24	40	0	0	0
Nematoda	16	0	0	64	0	0	21	0	0	0	40
Annelida											
Oligochaeta	272	0	496	224	1472	4888	1169	472	16	35	224
Hirudinea	48	0	136	0	8	0	2	24	16	0	48
Arthropoda											
Arachnida											
Araneae	56	24	8	0	112	136	6	56	0	0	40
Hydracarina	24	0	80	0	16	312	22	256	8	0	0
Amphipoda (<i>H. curvispina</i>)	816	5112	3512	5032	3648	2480	176	3568	144	189	3008
Decapoda											
Palaemonidae (<i>M. borellii</i>)	0	0	272	64	136	1152	48	48	0	8	2016
Trichodactylidae (<i>T. borellianus</i>)	24	24	0	24	120	120	128	16	8	0	8
Collembola	0	0	0	136	136	56	8	8	0	0	0
Insecta											
Ephemeroptera											
Leptophlebiidae (n.)	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0
Baetidae (n.)	0	0	24	0	0	0	0	1744	0	0	0
Caenidae (n.)	432	648	88	456	1784	9304	512	1008	272	520	0
Odonata											

Zygotera											
Pseudotigmatidae (l.)	0	0	0	16	0	0	0	0	0	8	0
Coenagrionidae (l.)	216	0	0	0	32	872	144	440	80	168	96
Anysoptera											
Aeshnidae (l.)	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0
Libellulidae (l.)	40	40	0	112	96	16	56	0	24	88	1056
Coleoptera											
Curculionidae (l.)	0	0	0	0	40	56	32	0	0	0	0
Curculionidae (a.)	56	56	0	8	40	280	64	0	8	24	16
Noteridae (a.)	40	72	56	176	0	8	82	8	72	200	1736
Hydrophilidae (l.)	0	8	0	0	0	64	0	72	0	0	0
Hydrophilidae (a.)	0	0	0	0	16	0	0	0	0	0	0
Haliplidae (a.)	0	24	0	0	0	0	0	0	0	112	16
Dysticidae (l.)	8	32	0	0	0	0	112	56	16	0	0
Dystiscidae (a.)	72	0	0	80	0	0	0	16	16	0	48
Chrysomelidae (a.)	24	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0
Elmidae (a.)	0	0	0	0	0	24	0	0	0	0	0
Staphylinidae (a.)	0	0	0	0	0	40	0	0	0	0	0
Gyrinidae (l.)	16	8	0	0	0	0	0	24	0	0	0
Gyrinidae (a.)	0	0	0	24	0	0	0	208	0	0	0
Georissidae (l.)	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0
Lampyridae (l.)	0	8	0	8	0	56	0	16	0	0	0
Lepidoptera											
Crambidae (l.)	32	64	64	16	0	760	32	152	8	88	24
Cosmopterigidae (l.)	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0
Tortricidae (l.)	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0
Tortricidae (a.)	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0
Pyralidae (l.)	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0
Nepticulidae (l.)	0	0	0	8	8	0	8	0	0	8	8

Hemiptera											
Belastomatidae (a.)	0	0	0	16	32	8	0	16	8	0	8
Pleidae (a.)	8	8	0	8	16	24	32	32	0	0	0
Notonectidae (a.)	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0
Gerridae (a.)	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	8
Hebridae (a.)	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0
Corixidae (a.)	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Trichoptera											
Hydroptilidae (l.)	48	40	0	80	16	288	224	928	72	16	0
Hudropsychidae (l.)	8	0	0	0	0	0	0	0	16	144	24
Leptoceridae (l.)	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0
Polycentropodidae (l.)	104	432	272	192	0	256	24	808	0	680	136
Glossomatidae (l.)	0	112	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Diptera											
Chironomidae											
Chironominae (l.)	360	440	720	976	1464	5832	4400	2048	424	3744	32
Tanypodinae (l.)	168	200	16	504	88	768	1224	2904	104	240	128
Chironomidae (p.)	0	0	0	0	0	0	32	0	0	0	0
Chironomidae (a.)	0	0	0	0	0	0	40	64	0	0	0
Culicidae (l.)	0	0	0	0	0	0	40	16	0	0	0
Ceratopogonidae (l.)	16	0	0	0	0	0	32	80			
Ceratopogonidae (p.)	0	0	0	0	0	0	8	344	0	10	0
Tipulidae (a.)	0	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0
Ephydriidae (l.)	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0
Muscidae (l.)	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0
Stratiomyidae (l.)	0	0	0	0	0	0	16	0	0	0	0
Dolichopodidae (l.)	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0
Hymenoptera	0	0	0	8	0	0	8	0	0	0	0
Orthoptera											

Grylidae	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	0
Acridoidea	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	8
Insectos no ident.	0	0	24	8	64	0	0	24	0	0	0
Mollusca											
Planorbidae	24	848	0	8	96	8	24	24	16	43	24
Ancylidae	80	152	112	24	424	48	48	264	16	20	104
Ampularidae	120	104	0	24	8	832	72	224	0	8	16
Lymnaeidae	0	56	0	0	0	0	0	0	0	48	0
Hydrobiidae	136	0	0	112	1344	2896	712	184	0	0	144
Sphaeridae	0	56	0	0	0	0	0	32	0	0	0
Succineidae	0	0	0	8	0	16	0	8	0	0	48
Mytilidae (<i>L.fortunei</i>)	0	0	0	24	0	4566048	280	85192	200	21	112
Corbiculidae (<i>Corbicula sp</i>)	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	64
Chordata											
Amphibia											
Hylidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	208
Pisces											
Synbranchidae	40	8	0	16	0	0	0	0	8	24	16
Gymnotidae	0	8	0	0	8	8	0	0	0	0	40
Clupeidae	0	8	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Curimatidae	0	0	40	0	0	0	0	0	0	0	0
Characidae	24	0	16	8	0	0	0	0	0	0	0
Sternopygidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	96
Crenuchidae	0	0	0	32	0	0	0	0	0	0	0
Hypopomidae	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0	16
Callichthyidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2
Cichlidae	0	0	0	0	16	8	0	0	0	0	160
Lebiasinidae	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	144

Apéndice 5: Detalle del número de peces de cada especie que consumió cada uno de los ítems presa en cada laguna e hidroperíodo. RV: resto vegetal, AF: alga filamentosa, SE, semillas, DE: detritus, NEM: Nematoda, OLI: Oligochaeta, HIR: Hirudinea, COB: Collembola, EPH: Ephemeroptera, ODO: Odonata, COL: Coleoptera, DIP: Diptera, CHI: Chironomidae, CER: Ceratopogonidae, LEP: Lepidoptera, TRI: Trichoptera, HYM: Hymenoptera, HEM: Hemiptera, HYD: Hydracarina, ARA: Aranae, MC: microcrustáceos, AMP: *Hyallela curvispina*, TB: *Trichodactylus borellianus*, PAL: Palaemonidae, MOL: Mollusca, PEZ: peces, NI: no identificado, n.: ninfa, l.: larva, a.: adulto, t.: terrestre. FI: fase de inundación, FB: fase de bajante, FE: fase de estiaje.

Fecha	especies	RV	AF	SE	DE	NEM	OLI	HIR	COB	EPH	EPH	ODO	COL	COL	COL	CHI	CHI	DIP	CER	LEP	LEP	LEP	TRI	HYM	HEM	HYD	ARA	MC	AMP	TB	PAL	MOL	PEZ	NI				
		n.	a.	l.	a.	l.	t.	l.	a.	a.	l.	a.	l.	t.	l.	a.	a.	l.	a.	l.	t.	l.																
Laguna Irupé																																						
FI 03/10	<i>S. brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>S. borellii</i>	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>C. platanus</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>P. nattereri</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0
	<i>S. maculatus</i>	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0
	<i>T. argenteus</i>	2	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>T. nematurus</i>	0	0	3	1	2	0	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
	<i>R. vulpinus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>B. orbignyanus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>A. pantaneiro</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
FI 04/10	<i>S. brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
	<i>B. orbignyanus</i>	6	2	1	0	0	1	0	0	6	1	0	0	0	1	2	1	5	0	1	1	0	1	0	1	1	1	0	0	0	0	0	0	1	3	0	0	
	<i>P. maculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	<i>P. platensis</i>	1	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>S. borellii</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

FB 06/10	<i>P. maculatus</i>	2	0	1	0	0	0	0	0	3	0	6	2	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0	0	1	4*	0	2	8	0		
	<i>S. brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		
	<i>P. platensis</i>	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0		
	<i>G. inaequilabiatus</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	<i>C. stenopterus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	<i>C. lepidota</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
FB 07/10	<i>S. brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
	<i>A. pantaneiro</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
	<i>H. malabaricus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
	<i>P. platensis</i>	0	0	0	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>S. platae</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
FE 10/10	<i>S. brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	<i>H. malabaricus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	
	<i>H. littorale</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
	<i>A. pantaneiro</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
	<i>P. valenciensis</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	0	0	
	<i>C. vittata</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	
	<i>P. platensis</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
FE 12/10	<i>L. obtusidens</i>	1	0	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1	0	
	<i>L. obtusidens</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0
	<i>S. lima</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2*	0	0	0	
	<i>P. lineatus</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
FI 04/10	<i>P. nattereri</i>	1	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1	
	<i>L. obtusidens</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1*	0	0	
FB 11/11	<i>P. motoro</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Laguna Larga																																					
FI 03/10	<i>S. brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

	<i>P. maculatus</i>	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		
	<i>P. platensis</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		
	<i>B. orbignyana</i>	4	0	0	0	0	0	2	1	0	0	3	0	0	1	0	2	0	0	2	0	1	0	0	0	0	1	0	0	0			
	<i>L. obtusidens</i>	2	0	2	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		
	<i>P. nattereri</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	<i>S. maculatus</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
FI 04/10	<i>S. brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1		
	<i>L. obtusidens</i>	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0		
	<i>P. platensis</i>	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
FB 06/10	<i>P. lineatus</i>	0	0	0	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0		
	<i>S. brasiliensis</i>	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0		
	<i>P. maculatus</i>	0	0	0	0	1	0	0	0	4	0	3	1	0	0	5	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	2	1	1	2	1	4	1
FB 07/10	<i>E. trilineata</i>	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	
	<i>Bryconamericus sp</i>	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	

