

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL LITORAL

Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas



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

**TRAMAS TRÓFICAS ACUÁTICAS DE LA
PLANICIE ALUVIAL DEL RÍO PARANÁ MEDIO:
LOS CAMARONES PALEMÓNIDOS COMO
MODELO DE ESTUDIO**

María Florencia Viozzi

Directora de Tesis: Dra. Verónica Williner

Co-director de Tesis: Dr. Pablo Agustín Collins

Lugar de realización: Instituto Nacional de Limnología
(UNL-CONICET)

-2022-

Agradecimientos

Agradezco a la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral, sede del Doctorado en Ciencias Biológicas y al Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas por haber hecho posible la realización de este doctorado.

Esta tesis se la quiero dedicar a mi familia por el apoyo y el acompañamiento que me han brindado durante todo este recorrido, que no ha sido poco

A Vero por llenar esta experiencia de bellísimos momentos, por tu generosidad y enorme capacidad para infundir confianza y conocimientos.

A Pablo y Vero por haberme dado la oportunidad de trabajar en laboratorio de Macrocrustáceos y de desarrollar este doctorado. A todas las personas que integran el Laboratorio de Macrocrustáceos por hacer más llevaderas las tareas complejas, acompañar y compartir conocimientos y experiencias.

A todas las personas que integran el INALI que han estado dispuestas a brindarme su ayuda, recursos y conocimientos y muy especialmente a quienes me ayudaron a meterme en el mundo de los isótopos.

PUBLICACION

Viozzi MF, Martínez del Río C, Williner V. 2021. Tissue-specific isotopic incorporation turnover rates and trophic discrimination factors in the freshwater shrimp *Macrobrachium borellii* (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae). *Zool Stud* 60:32. doi:10.6620/ZS.2021.60-32.

ÍNDICE

Abreviaturas	4
RESUMEN	6
ABSTRACT	9
Estructura de la tesis	12
INTRODUCCION	13
Objetivos	17
Capítulo 1	18
Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce <i>Macrobrachium borellii</i> (Crustácea: Decapoda: Palaemonidae)	18
Introducción	18
Objetivo	20
Materiales y Métodos	20
Resultados	25
Discusión	28
Capítulo 2: Dinámicas tróficas de <i>Macrobrachium borellii</i> y <i>Palaemon argentinus</i> , evidencias desde el análisis del contenido estomacal	32
Introducción	32
Objetivos	34
Materiales y Métodos	34
Resultados	44
Discusión	66
Capítulo 3: Dinámicas tróficas de <i>Macrobrachium borellii</i> y <i>Palaemon argentinus</i> , evidencias desde el análisis de isótopos estables	68
Introducción	68
Objetivos	70
Materiales y Métodos	70
Resultados	75
Discusión	94
Conclusiones	104
Bibliografía	106
Apéndice I	118
Apéndice II	120

Abreviaturas

IRI: Índice de Importancia Relativa

LC: largo de cefalotórax

FO: Frecuencia de Ocurrencia

P_i : abundancia específica de cada presa

A_i : Frecuencia de ocurrencia de cada ítem

RW: (*Weighted Resultant Index*) Índice Resultante Ponderado

DCA (*Detrended Correspondence Analysis*) Análisis de correspondencia sin tendencia

RDA (*Redundancy análisis*) análisis de redundancia

nMDS: (*non-parametric multidimensional scaling*) escalamiento multidimensional no métrico

ANOSIM: (*Analysis of similarities*) análisis de similitud

SIMPER: (*Similarity percentage análisis*) análisis de porcentaje de similitud

RW: *Weighted Resultant*

RI: rango intercuartílico

AA: aguas altas del ciclo hidrosedimentológico

AB: aguas bajas del ciclo hidrosedimentológico

AAF: laguna Ferranda en aguas altas

AAI: laguna Irupé en aguas altas

AAM: laguna Miní en aguas altas

ABF: laguna Ferranda en aguas bajas

ABI: laguna Irupé en aguas bajas

ABM: laguna Miní en aguas bajas

SEA: área estándar de las elipses bayesianas

SEAC: área estándar de las elipses bayesianas corregidas para muestras pequeñas.

VIF: (Variance inflation factors) factores de inflación de varianza

SIA: (*Stable Isotope Analysis*) *Análisis de Isótopos Estables.*

RESUMEN

El estudio de la importancia relativa de las diferentes fuentes de alimentación en las tramas tróficas de agua dulce es un eje clave para comprender la función de los ecosistemas. Dos herramientas necesarias para evaluar el flujo de los diferentes recursos a los consumidores son los análisis de contenidos estomacales y los análisis de isótopos estables de carbono $\delta^{13}\text{C}$ y nitrógeno $\delta^{15}\text{N}$. Los camarones *Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus* revisten gran interés para el estudio de las tramas tróficas debido a que son especies simpátricas y omnívoras; a su vez, la presencia de estructura jerárquica en *M. borellii*, el desplazamiento espacial de *P. argentinus* por parte de *M. borellii* en períodos de coexistencia y las variaciones del nivel hidrométrico podrían incidir en su dinámica trófica. A pesar del uso generalizado de isótopos estables para reconstruir redes tróficas en ambientes de agua dulce, existen muy pocos trabajos tendientes a estimar la tasa de recambio de los tejidos y el factor de discriminación isotópico (Δ) entre los consumidores y sus ítems alimentarios. La tasa de recambio cuantifica el tiempo en que los elementos de la dieta son incorporados en los distintos tejidos del consumidor, es decir la velocidad a la que los animales absorben y eliminan elementos determinará la rapidez en la que el valor isotópico de un recurso nuevo se verá reflejado en los tejidos del consumidor. El conocimiento sobre cómo difieren las tasas de incorporación isotópica entre individuos, tejidos en estos individuos y diferentes taxones es necesario para interpretar los datos isotópicos de campo. El Factor de Discriminación (Δ) estima la diferencia existente entre los valores isotópicos del consumidor y su alimento, y permite calcular la contribución proporcional de los ítems de la dieta. En general, estos valores son incorporados a los modelos a través de información obtenida en otras especies de características similares que se encuentran disponibles en síntesis bibliográficas. Sin embargo, esto no es recomendado por la bibliografía actual porque si bien las especies de las que se toman estos valores pueden estar emparentadas filogenéticamente no siempre las rutas metabólicas son un rasgo conservado y la variabilidad es alta. En el capítulo 1 se detalla un ensayo de cambio de dieta, en camarones de la especie *Macrobrachium borellii* en el cual se midió el crecimiento y se tomaron muestras sucesivas de músculo y hepatopáncreas (a partir del cambio de dieta) para determinar la tasa de recambio isotópica de nitrógeno y carbono. Los camarones fueron alimentados inicialmente con una dieta a base de *Chlorella vulgaris* ($\delta^{13}\text{C} = -26.1\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 2.1\text{‰}$) durante 45 días y luego con una dieta a base de harina de pescado ($\delta^{13}\text{C} = -16.1\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 15.8\text{‰}$) durante 187 días. El Δ para $\delta^{13}\text{C}$ fue significativamente mayor en el hepatopáncreas ($0.7 \pm 0.36\text{‰}$) que en el músculo ($-0.1 \pm 0.83\text{‰}$) aunque se observó lo opuesto para $\delta^{15}\text{N}$ ($1.7 \pm 0.43\text{‰}$ y $3.6 \pm 0.42\text{‰}$, respectivamente). En el hepatopáncreas el

tiempo de residencia media del ^{13}C fue de 26.3 ± 4.3 y del ^{15}N fue de 16.6 ± 5.51 días. En el músculo el tiempo de residencia media fue de 75.8 ± 25 días para el ^{13}C y 40 ± 25 días para el ^{15}N . Nuestros resultados coinciden con los rangos tradicionalmente aceptados para muestras de músculo provenientes de diferentes taxa ($\Delta^{15}\text{N}$ 3–3.5‰ y $\Delta^{13}\text{C}$ 0–1‰), pero también evidencian que esos valores usados tradicionalmente pueden variar en otros tejidos, ya que encontramos que en el hepatopáncreas el $\Delta^{15}\text{N}$ es 1.70 ± 0.43 ‰. Para realizar los análisis de contenido estomacal desarrollados en el capítulo 2 se colectaron durante aguas altas y aguas bajas especímenes adultos de *M. borellii* y *P. argentinus* en lagunas del valle de inundación del Paraná medio. Los preparados con el contenido estomacal fueron observados bajo microscopio óptico e identificados según claves taxonómicas. Se calculó el índice de importancia relativa (IRI) y el tipo de estrategia alimentaria mediante la gráfica bidimensional de Costello-Amundsen. Para analizar variaciones en la composición de la dieta entre especies y entre períodos del ciclo hidrosedimentológico se construyó una matriz de disimilitud utilizando el índice de Bray-Curtis, y con ella se realizó un escalado multidimensional no métrico (nMDS). Posteriormente, se realizaron análisis de porcentaje de similitud entre los grupos que difirieron significativamente. Para estimar la amplitud de nicho se calculó el Índice de Levins y para estimar el solapamiento se calculó el índice de Pianka y se probó si los índices de superposición eran diferentes de los esperados por azar. También se calculó el nivel trófico de cada especie y se analizaron los parámetros ambientales que incidieron en el espectro trófico. Se encontró que los ítems mayormente consumidos fueron los restos vegetales, las larvas de quironómidos y los oligoquetos, aunque la importancia de los ítems mencionados varió a lo largo del ciclo hidrosedimentológico y según la especie. Ambas especies presentaron un escaso consumo de algas durante todo el ciclo hidrosedimentológico. La amplitud de nicho de *M. borellii* es mayor que la de *P. argentinus*. A partir del análisis de contenido estomacal, se pudo constatar que esto se debe a que *M. borellii* consume larvas de efemerópteros durante todo el año y larvas de dípteros (tipúlidos) y de gasterópodos durante aguas bajas. Se observó que las especies alcanzan menores niveles de solapamiento durante aguas bajas. Durante aguas bajas el nivel trófico de *P. argentinus* disminuye debido a la mayor importancia de fracción vegetal en la dieta. En cuanto a los factores ambientales que inciden en la dieta, se ha evidenciado que en ambas especies el consumo de quironómidos está relacionado con mayores niveles de transparencia lo cual ocurre en aguas bajas cuando hay una menor carga de sedimentos en el sistema. Durante aguas altas el consumo de algas filamentosas por parte *M. borellii* está relacionado con mayores valores de temperatura y profundidad. Esto podría deberse a que las temperaturas más cálidas aumentan las tasas de metabolismo microbiano, ciclo de nutrientes, producción primaria y alimentación para ectotermos. Para realizar los análisis de isótopos estables desarrollados en el capítulo 3 se

colectaron durante aguas altas y aguas bajas especímenes adultos de *M. borellii* y *P. argentinus* en lagunas del valle de inundación del Paraná medio y se les extrajo músculo y hepatopáncreas. Se colectaron las siguientes fuentes potenciales de carbono: seston (fitoplancton + zooplancton+ materia orgánica fina suspendida), biofilm, epifiton adherido a macrófitas, bentos y pleuston. Se utilizó PERMANOVA, para determinar el grado de variación en las proporciones de isótopos dentro del conjunto de datos. Se calculó el nivel trófico isotópico, y para observar los patrones de flujo de energía entre los recursos y los consumidores acuáticos se realizaron bi-plots con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$. Para determinar la contribución proporcional de cada fuente se utilizó el paquete MIXSIAR. Se analizó amplitud de nicho calculando el área estándar las elipses bayesianas de los isótopos estables corregida para muestras pequeñas (SEAc) utilizando el paquete SIBER. Se calculó la superposición de nichos de *M. borellii* y *P. argentinus* utilizando el paquete de nicheROVER. Se calcularon las métricas comunitarias de Layman de los siguientes grupos de consumidores: camarones (*M. borellii* y *P. argentinus*), consumidores primarios (*Omalonix*), colectores-recolectores (oligoquetos y quironómidos) con el paquete SIBER y se analizó la incidencia de los parámetros ambientales sobre las métricas utilizando modelos lineales generalizados. En la alimentación de ambas especies de camarones las macrófitas C3 cumplen un rol fundamental y las fuentes principales para la alimentación de ambas especies fueron las macrófitas C3, los quironómidos y oligoquetos (colectores- recolectores). Los análisis señalan que la amplitud de nicho de *M. borellii* es mayor que la de *P. argentinus*, esto se debe a que *P. argentinus* ocupa con menor probabilidad el nicho de *M. borellii*. Sin embargo, en la laguna Miní en la que se encontraron escasos ejemplares de *P. argentinus*, *M. borellii* posee menor amplitud de nicho que en las otras lagunas en las que ambas especies coexistieron. Los análisis que relacionan las variables ambientales con las métricas comunitarias de Layman muestran que la disponibilidad de recursos y la longitud de cadena es significativamente mayor en aguas altas para los consumidores analizados. También se observó que en aguas altas uno de los factores que aumenta la disponibilidad de recursos es la clorofila *a*. En este sentido, las métricas de Layman aportan un contexto interesante para explicar por qué en aguas bajas las especies tienen que disminuir y particionar su nicho en un contexto de menor heterogeneidad de recursos y mayor competencia.

ABSTRACT

The study of the relative importance of the different food sources in freshwater food webs is a key component to understand the function of ecosystems. Two tools necessary to assess the flow of different resources to consumers are stomach content analyzes and stable isotope analyzes of carbon $\delta^{13}\text{C}$ and nitrogen $\delta^{15}\text{N}$. *Macrobrachium borellii* and *Palaemon argentinus* are of great interest for the study of food webs because they are sympatric and omnivorous species. However, the presence of a hierarchical structure in *M. borellii*, the spatial displacement of *P. argentinus* by *M. borellii* in periods of coexistence, and variations in hydrometric level could influence trophic dynamics. Despite the widespread use of stable isotopes to reconstruct food webs in freshwater environments, there are very few studies aimed at estimating the tissue turnover rate and the isotopic discrimination factor (Δ) between consumers and their food items. The turnover rate quantifies the time in which the elements of the diet are incorporated into the different tissues of the consumer, that is, the speed at which the animals absorb and eliminate elements determines the speed with which the isotopic value of a new resource will be acquired in the tissues of an animal. Knowledge of how isotopic incorporation rates differ between individuals, tissues in these individuals, and different taxa is useful and sometimes necessary for interpreting field isotope data. The Discrimination Factor (Δ) estimates the difference between the isotopic values of the consumer and his food and allows calculating the proportional contribution of the items in the diet. In general, these values are incorporated into the models through information obtained in other species with similar characteristics that are available in bibliographic syntheses. However, this is not recommended by the current literature because although the species from which these values are taken may be phylogenetically related, the metabolic pathways are not always a conserved trait and variability is high. Chapter 1 details a diet change trial in shrimp of the *Macrobrachium borellii* species in which growth was measured and successive samples of muscle and hepatopancreas were taken (from the diet change) to determine the turnover rate of nitrogen and carbon isotopes. Shrimp were initially fed a *Chlorella vulgaris*-based diet ($\delta^{13}\text{C} = -26.1\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 2.1\text{‰}$) for 45 days and then a fishmeal-based diet ($\delta^{13}\text{C} = -16.1\text{‰}$, $\delta^{15}\text{N} = 15.8\text{‰}$) for 187 days. The Δ for $\delta^{13}\text{C}$ was significantly higher in hepatopancreas ($0.7 \pm 0.36\text{‰}$) than in muscle ($-0.1 \pm 0.83\text{‰}$), although the opposite was observed for $\delta^{15}\text{N}$ ($1.7 \pm 0.43\text{‰}$ and $3.6 \pm 0.42\text{‰}$, respectively). In the hepatopancreas, the mean residence time of ^{13}C was 26.3 ± 4.3 and ^{15}N was 16.6 ± 5.51 days. In muscle, the mean residence time was 75.8 ± 25 days for ^{13}C and 40 ± 25 days for ^{15}N . Our results coincide with the

traditionally accepted ranges for muscle samples from different taxa ($\Delta^{15}\text{N}$ 3–3.5‰ and $\Delta^{13}\text{C}$ 0–1‰), but they also provide evidence that these traditionally used values may vary in other tissues, since we found that in hepatopancreas $\Delta^{15}\text{N}$ is 1.70 ± 0.43 ‰. To carry out the stomach content analyzes developed in chapter 2, adult specimens of *M. borellii* and *P. argentinus* were collected during high and low waters in lagoons of the flood valley of the middle Paraná. The preparations with the stomach content were observed under an optical microscope and identified according to taxonomic keys. The relative importance index (IRI) and the type of feeding strategy were calculated using the two-dimensional Costello-Amundsen graph. To analyze variations in the composition of the diet between species and between periods of the hydro-sedimentological cycle, a dissimilarity matrix was constructed using the Bray-Curtis index. Non-metric multidimensional scaling (nMDS) was performed. Subsequently, percentage similarity analyzes were performed between the groups that differed significantly. To estimate the width of the niche, the Levins Index was calculated and to estimate the overlap, the Pianka index was calculated, and it was tested if the overlap indices were different from those expected by chance. The trophic level of each species was also calculated and the environmental parameters that affect the trophic spectrum were analyzed. It was found that the most consumed items are plant remains, chironomid larvae and oligochaetes, although the importance of these items varies throughout the hydro-sedimentological cycle and according to the species. Both species showed a low consumption of algae throughout the hydro-sedimentological cycle. The niche width of *M. borellii* is greater than that of *P. argentinus*. From the analysis of stomach content, it was possible to confirm that this is because *M. borellii* consumes mayflies' larvae throughout the year and dipteran (tipulids) and gastropod larvae during low waters. It was observed that the species reached lower levels of overlap during low water. During low waters, the trophic level of *P. argentinus* decreases due to the greater importance of the vegetal remains in the diet. Regarding the environmental factors that affect the diet, it has been shown that in both species the consumption of chironomids is related to higher levels of transparency, which occurs in low waters when there is a lower sediment load in the system. During high waters, the consumption of filamentous algae by *M. borellii* is related to higher values of temperature and depth. This could be because warmer temperatures increase rates of microbial metabolism, nutrient cycling, primary production, and feeding for ectotherms. To carry out the stable isotope analyzes developed in chapter 3, adult specimens of *M. borellii* and *P. argentinus* were collected during high and low waters in lagoons of the flood valley of the middle Paraná and muscle and hepatopancreas were extracted. The following potential carbon sources were collected: seston (phytoplankton + zooplankton + fine suspended organic matter), epipelon, epiphyton attached to macrophytes, benthos, and pleuston.

PERMANOVA was used to determine the degree of variation in isotope ratios within the data set. The isotopic trophic level was calculated, and biplots were performed with the values of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ to observe the patterns of energy flow between aquatic resources and consumers. To determine the proportional contribution of each source, the MIXSIAR package was used. Niche amplitude was analyzed by calculating the standard area of the stable isotope Bayesian ellipses corrected for small samples (SEAc) using the SIBER package. The niche overlap of *M. borellii* and *P. argentinus* was calculated using the nicheROVER package. The Layman community metrics of the following consumer groups were calculated: prawns (*M. borellii* and *P. argentinus*), primary consumers (*Omalonix*), collector-gatherers (oligochaetes and chironomids) with the SIBER package and the incidence of the environmental parameters on the metrics using generalized linear models. In the feeding of both species of shrimp, C3 macrophytes play a fundamental role and the main sources for feeding both species are C3 macrophytes, chironomids and oligochaetes (collectors-collectors). The analyzes indicate that the niche width of *M. borellii* is greater than that of *P. argentinus*, this is because *P. argentinus* occupies the niche of *M. borellii* with less probability. However, in the Mini lagoon where few specimens of *P. argentinus* were found, *M. borellii* has a smaller niche width than in the other lagoons in which both species coexisted. Analyzes relating environmental variables to Layman's community metrics show that resource availability and chain length is significantly higher during high water for the analyzed consumers. It was also observed that during low waters one of the factors that increases the availability of resources is chlorophyll α . In this sense, Layman's metrics provide an interesting context to explain why, during low waters, species must decrease and partition their niche in a context of less heterogeneity of resources and greater competition.

Estructura de la tesis

En el capítulo 1 se aborda el objetivo 1 en el que se determina el factor de discriminación y la tasa de recambio de los isótopos estables de carbono y nitrógeno en musculo y hepatopáncreas de *Macrobrachium borellii*.

En el capítulo 2 se estudian las dinámicas tróficas de *Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus* durante el ciclo hidrosedimentológico utilizando como herramienta de estudio el contenido estomacal de las especies

En el capítulo 3 se estudian las dinámicas tróficas de *Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus* durante el ciclo hidrosedimentológico utilizando como herramienta de estudio el análisis de las proporciones de isótopos estables de carbono y nitrógeno

En la discusión del capítulo 3 se retoman algunas conclusiones arribadas en el capítulo 2 (análisis de contenido estomacal) para poder compararlas con los resultados obtenidos usando isótopos estables, ya que se considera que la información obtenida se puede interpretar de modo más adecuado en conjunto y complementando las evidencias aportadas por ambos tipos de análisis.

INTRODUCCION

En América del Sur, el río Paraná es un macrosistema fluvial caracterizado por períodos hidrosedimentológicos de pulsos de aguas altas y aguas bajas, considerados como uno de los factores más importantes que impulsa la función ecológica y los patrones de biodiversidad de los sistemas con llanuras aluviales (Junk et al., 1989; Neiff, 1990; Wantzen & Junk, 2000). Estos periodos propician instancias de conexión y aislamiento que favorecen la heterogeneidad del macrosistema y la formación de un mosaico diverso de cuerpos acuáticos (Zilli & Marchese, 2011). La característica distintiva de estos periodos es que actúan como macrofactores regulando a otros factores (conductividad, transparencia, velocidad de flujo, nutrientes) que afectan la riqueza, distribución y abundancia de organismos que viven en estos sistemas (Junk et al., 1989; Neiff, 1990; Tockner et al., 2000; Winemiller, 2004; Thomaz et al., 2007; Zilli & Marchese, 2011; Mayora et al., 2013) y por la tanto afectan la disponibilidad de estos recursos para sus consumidores. Durante los períodos de creciente (aguas altas) diferentes fuentes de materia orgánica son impulsadas hacia el área de la llanura aluvial (Junk & Wantzen, 2004, 2006; Wantzen & Junk, 2006). Durante los períodos de bajante (aguas bajas), la biomasa resultante de la producción primaria por algas adheridas, fitoplancton y macrófitas acuáticas es fundamental para el flujo de energía y las reservas de carbono en las llanuras aluviales de los grandes ríos (Martinelli et al., 1994; Benedito-Cecílio et al., 2000; Marchese et al., 2014). En este sentido, ha sido documentado que las vías del carbono, tanto alóctonas como autóctonas, presentan diferentes características para cada tipo de sistema, lo cual hace interesante el estudio de casos particulares (Junk et al., 1989; Thorp et al., 2006)

En los sistemas con valle de inundación, la complejidad espacial y temporal (Ward et al., 2002) determina una elevada biodiversidad debido a la multiplicidad de hábitats que coexisten simultáneamente en un período dado. La dimensión lateral en estos tipos de sistemas implica diferentes grados de conectividad de las lagunas con el cauce principal del río Paraná como así también con otros ambientes lóticos de menor caudal. Esta complejidad se evidencia particularmente, en las comunidades litorales de ambientes leníticos (Neiff, 1990; Poi de Neiff & Carrignan, 1997). Estas comunidades litorales albergan, por su alta complejidad de microhábitats, organismos de diversas taxa. Entre estos organismos se encuentran los macrocrustáceos, que junto a los peces planctófagos representan los grupos de mayor densidad y calidad nutricional (Collins et al., 2007). En el caso de los decápodos, estos pueden formar densas poblaciones en lagos, arroyos y estanques y pueden dominar la biomasa de invertebrados (Stenroth & Nyström, 2003).

Desde hace un tiempo se está analizando el rol de los macrocrustáceos neotropicales dulciacuícolas de las Familias Sergestidae, Palaemonidae, Trichodactylidae y Aegliidae en distintos ambientes (Collins, 1995; 1997; 1999; Collins & Paggi; 1998, Collins et al., 2006; Collins & Williner, 2003; Williner, 2010; Williner & Collins, 2002; 2013). Dentro de la Familia Palaemonidae se encuentran los camarones *Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus*, con amplia distribución en el territorio argentino (Figura 1). Ambas especies tienen una independencia absoluta del mar en sus etapas reproductivas, con la particularidad de que *P. argentinus* aún conserva luego de su eclosión un primer estadío como postlarva (Williner et al., 2009). En las comunidades litorales, *M. borellii* tiene una disposición espacial de tipo agrupada, mientras que *P. argentinus* muestra un arreglo de tipo azaroso. Estas disposiciones espaciales se relacionan con la presencia o no de una estructura jerárquica en sus poblaciones. En *M. borellii* se ha registrado la presencia de morfos-dominantes con conductas agresivas, mientras que en la otra especie esto no fue corroborado (Williner & Collins, 2000). Estas interacciones, junto a las particularidades de las comunidades litorales, definen las respuestas comportamentales, la dinámica poblacional y dinámica trófica de cada especie. Por ejemplo, en determinados momentos del ciclo hidrosedimentológico se evidencia la ausencia o escasez de macrocrustáceos en algunos ambientes, estas ausencias pueden ser por un tiempo prolongado o corto, dependiendo de la intensidad y tipo de disturbio (inundación, sequía, extremos térmicos, pérdida de refugio, competencia, depredación). Estos registros muestran la dinámica y variabilidad de las poblaciones de estas especies (Collins et al., 2006; Williner et al., 2009).

En cuanto a sus características tróficas, los decápodos que habitan el río Paraná y sus hidrosistemas son caracterizados como organismos generalistas, oportunistas y omnívoros (Collins et al., 2012). Dentro de esta caracterización general se presentan particularidades que le imprimen a cada una de las especies estudiadas un rol en el entramado trófico. Estas particularidades pueden ser el resultado de la dinámica de aguas altas y aguas bajas del hidrosistema como también de la incidencia de otras variables como el ritmo nictimeral (Collins, 1995; 1997), los ciclos de muda, las etapas del ciclo reproductivo, entre otras (Collins et al., 2007). Hasta el momento el conocimiento sobre los aspectos tróficos de decápodos en esta región ha sido abordado a partir de los análisis de contenidos estomacales (Collins, 1999; Collins & Paggi, 1998), ensayos de selectividad, preferencia alimentaria (Collins 1999) y tiempo de llenado y vacuidad de los estómagos (Collins et al., 2007; 2012; Giri et al., 2002). Sin embargo, estos resultados, aunque fundamentales y fundacionales, no aportan información sobre el uso efectivo, la asimilación y la dinámica metabólica de los recursos tróficos consumidos. En esta segunda etapa de conocimiento es necesario incorporar otros abordajes, como las

determinaciones enzimáticas, la cuantificación de elementos y metabolitos (Carvalho et al., 2020; Musin et al., 2017; 2018; 2019) y el uso de isótopos estables para responder a esos nuevos interrogantes (Marchese et al., 2014; Saigo et al., 2016). En el caso de la presente tesis, aunque la dieta de *M. borellii* y *P. argentinus* mediante análisis de contenidos estomacales ha sido documentada (Collins & Paggi, 1998; Collins, 1995; Carvalho et al., 2016), consideramos apropiado realizar juntamente con los análisis de isótopos estables el registro de lo consumido en los estómagos. De acuerdo con la bibliografía (Parkyn et al., 2001) estos datos son un respaldo y una fuente importante y simultánea para dilucidar los valores que muestran los análisis de isótopos estables (Blanchette et al., 2014; Davis et al., 2012). Thompson et al. (2009) mostraron que para comprender el papel energético funcional de la omnivoría es necesario combinar enfoques como el análisis de isótopos estables con los enfoques tradicionales de análisis de contenido estomacal. Con los diferentes tipos de datos obtenidos de estos análisis, es posible abordar la prevalencia real y la importancia de la omnivoría como estrategia trófica y sus efectos en la trama. El uso de múltiples métodos para abordar el tema puede complementar algunas debilidades de cada método individual y brindar evidencia de peso para la interpretación de los resultados (Rudnick & Resh, 2005).

La omnivoría, que estos macrocrustáceos revisten, es considerada un rasgo beneficioso desde el punto de vista ecosistémico en muchos sistemas acuáticos continentales. Este rasgo es ampliamente compartido por otros macroinvertebrados que habitan comunidades litorales de sistemas acuáticos (Merritt et al., 2008; Tomanova et al., 2006; Pedroza-Ramos et al., 2020). Esta estrategia trófica es dinámica y puede ser afectada por muchos factores (Wootton, 2017). Los estudios previos destacan que esta estrategia aumenta la reticulación de las tramas y brinda capacidades a los organismos para responder a las diferentes situaciones a las que tienen que responder cuando habitan sistemas inestables (Winemiller, 2004; Pusey et al., 2010). Al alimentarse en diferentes niveles tróficos, los omnívoros pueden sobrevivir alimentándose de recursos basales en períodos o entornos donde los recursos son escasos y prosperar alimentándose de ítems con niveles tróficos superiores cuando los recursos son abundantes (Wootton, 2017). Su 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 su importancia en las redes tróficas ya que aumentan la calidad del recurso alimenticio disponible para los eslabones superiores (Denno & Fangan, 2003). Por otro lado, la relevancia del estudio de los organismos omnívoros radica en la posibilidad que tienen de provocar efectos sutiles o poco explorados sobre las poblaciones de los ítems consumidos. Katrina et al. (2012) mencionan que este puede ser el caso de la selección de tallas y del consumo

Introducción

selectivo de algunos estadios reproductivos. La ubicuidad de este tipo de opción trófica en sistemas poco estables y la posibilidad de que sea un factor relevante en la regulación de las tramas hacen que su estudio muestre aristas relevantes para avanzar en esta línea de estudio (Thompson et al., 2007; Benkendorf & Whiteman, 2021).

A partir de lo expuesto se hipotetiza que el nivel trófico de ambas especies y la posición en las redes resultantes de estos análisis serán diferentes en las etapas del ciclo hidrosedimentológico. Se espera que el consumo de fuentes primarias varíe en cada período del ciclo hidrosedimentológico, debido a su disponibilidad cambiante en cada uno de estos períodos. Además, de acuerdo con los patrones de desplazamientos y a la jerarquía encontrada, se espera que *M. borellii* utilice más fuentes y refleje un amplio aprovechamiento del espacio trófico.

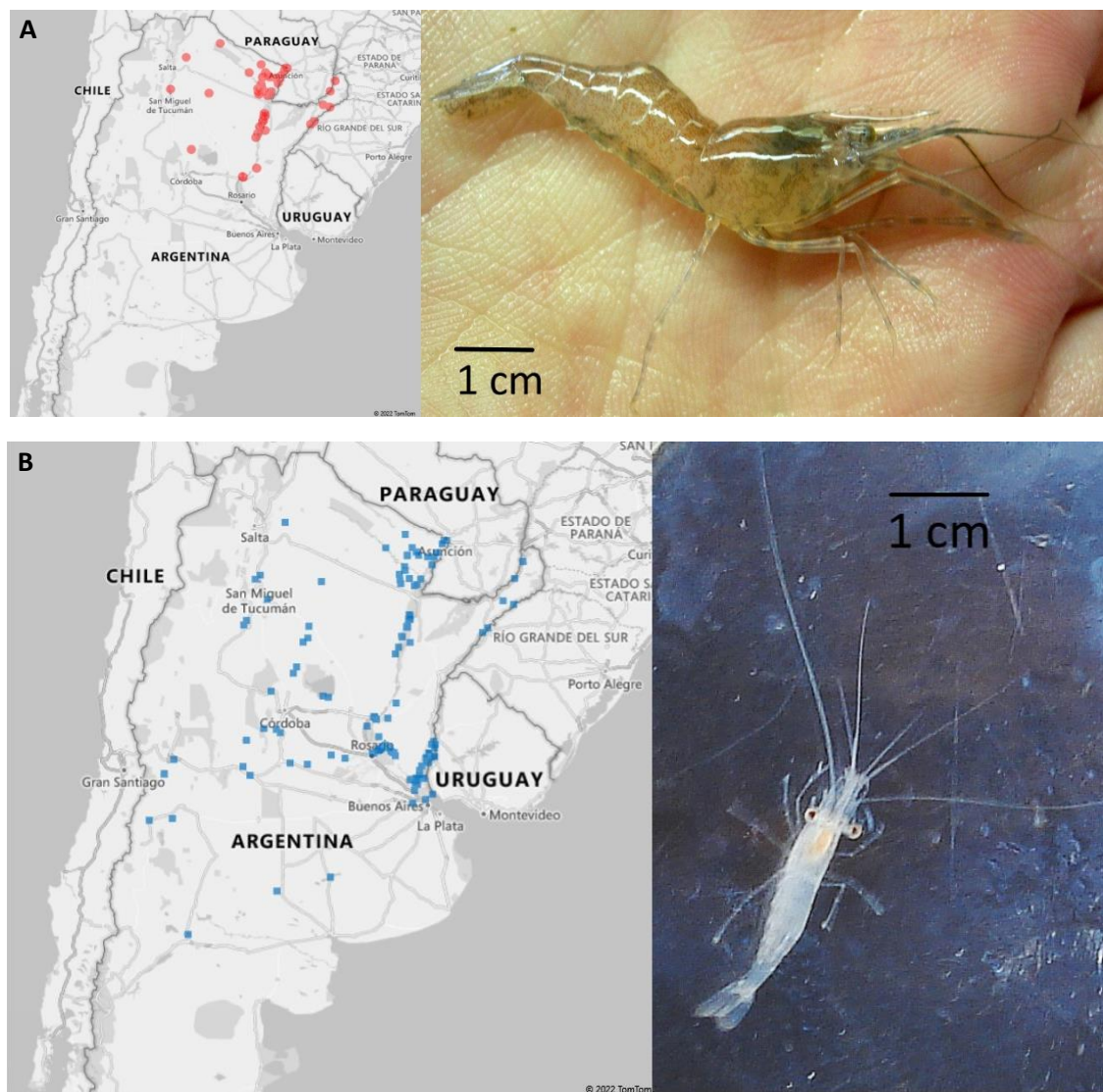


Figura 1: Distribuciones a partir de muestreos realizados por integrantes del Laboratorio de Macrocrustáceos (INALI) y fotografías de ejemplares adultos. A) *Macrobrachium borellii* B) *Palaemon argentinus*.

Objetivos

Objetivo general:

El presente proyecto tiene como objetivo generar un modelo cuantitativo del funcionamiento de la trama trófica, a través del rol de macrocrustáceos decápodos, para determinar los flujos de materia-energía más relevantes en un sistema con llanura de inundación con énfasis en el análisis de los recursos consumidos por *Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus*.

Objetivos específicos:

1. Determinar experimentalmente la tasa de recambio y el factor de discriminación o espaciamento isotópico ($\Delta 15\text{ N}$ y $\Delta 13\text{ C}$) en *Macrobrachium borellii*.
2. Establecer el nivel trófico de *Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus* en la trama trófica analizados a través de la información de contenidos estomacales y mediante el análisis de proporciones de isótopos estables de nitrógeno
3. Conocer la contribución relativa de las fuentes de producción primaria a través del análisis de isótopos de Carbono y del contenido estomacal.
4. Evaluar posibles cambios que ocurran en la estructura de las tramas tróficas durante el ciclo hidrosedimentológico.

Capítulo 1

Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce Macrobrachium borellii (Crustácea: Decapoda: Palaemonidae)

Introducción

El estudio de la importancia relativa de las diferentes fuentes de alimentos en las tramas tróficas de agua dulce se establece como un elemento clave para comprender la función de los ecosistemas (Marchese et al., 2014). El análisis de isótopos estables (SIA) de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ se ha establecido como una herramienta central para investigar la estructura y la dinámica de las comunidades ecológicas (Peterson & Fry, 1987; Post, 2002; Benstead et al., 2006) y evaluar el flujo de diferentes recursos hacia los consumidores. La interpretación de los patrones isotópicos en los sistemas ecológicos depende de dos piezas fundamentales de información: la pequeña diferencia que a menudo se observa entre el valor isotópico de los tejidos y el de la dieta (DeNiro & Epstein, 1978) y la respuesta temporal del cambio en los valores isotópicos de los tejidos del consumidor (Tieszen et al., 1983; Karasov & Martínez del Río, 2007).

La diferencia de los valores isotópicos entre el tejido del consumidor y su dieta se denomina factor de discriminación trófica y se simboliza por Δ ($\Delta = \delta \text{ tejido} - \delta \text{ dieta}$) (Peterson & Fry, 1987; Post, 2002; McCutchan et al., 2003). Este es un componente clave para ajustar los modelos de mezcla que estiman las contribuciones de los diferentes componentes de la dieta (Phillips & Gregg, 2003; Caut et al., 2010). A pesar de la gran variabilidad en los factores de discriminación de nitrógeno y carbono, la mayoría de los estudios de modelos de isótopos han utilizado un único factor de discriminación para el carbono 0–1‰ y para el nitrógeno 3,4‰ obtenidos de trabajos de revisión (Fry & Sherr, 1984; Minagawa & Wada, 1984; Post, 2002; Vanderklift & Ponsard, 2003; Caut et al., 2009; Sabat et al., 2013). Estos valores constituyen promedios de grandes conjuntos de datos que combinan mediciones de laboratorio y de campo y que contienen valores de variación relativamente grandes. Debido a que el uso de valores inapropiados para los factores de discriminación puede generar grandes errores o resultados sin sentido (Caut et al., 2009), los factores de discriminación determinados empíricamente son más confiables para la reconstrucción de la dieta con modelos de mezcla (Boecklen et al., 2011).

Dado que los tejidos incorporan los elementos asimilados en diferentes proporciones y velocidades, utilizar diferentes tejidos permite integrar información de diferentes escalas temporales (Bearhop et al., 2002). Esta información determina la ventana temporal a través de la cual se pueden percibir los cambios en la composición isotópica de la dieta de un animal

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

(Newsome et al., 2007), por lo que, al tomar muestras de diferentes tipos de tejidos en un solo individuo, los análisis de isótopos estables se pueden usar para explorar cómo un animal usa los recursos tróficos en diferentes escalas temporales (Martínez del Río, 2008). La ventana temporal que un tejido representa se determina con experimentos de cambio de dieta diseñados para medir las tasas de recambio, o rotación y los tiempos de residencia de diferentes elementos en un tejido (Martínez del Río et al., 2008; Martínez del Río & Carleton, 2012). Llevar a cabo este tipo de experimentos no solo es importante para comprender los datos isotópicos de esa especie en particular, sino que también se suma a un cuerpo de datos que hará que sea innecesario realizar estos experimentos en el futuro (Martínez del Río & Carleton, 2012).

Numerosos estudios han investigado las funciones tróficas y las interacciones de los macroinvertebrados mediante el análisis de isótopos estables (March et al.; 2002; Atkinson et al.; 2010; Schoeller et al.; 2010; Marchese et al.; 2014; Saigo et al.; 2016; Mao et al.; 2016; Lipták et al.; 2019). Sin embargo, hasta donde conocemos, solo hay un único trabajo publicado en donde se reportan los factores de discriminación de carbono y nitrógeno ($\Delta^{15}\text{N}$ y $\Delta^{13}\text{C}$) de un crustáceo de agua dulce de la especie *Cherax destructor* (Carolan et al., 2012). En este trabajo se informó un valor inusualmente bajo para el $\Delta^{15}\text{N}$ ($1,5 \pm 1,0\text{‰}$) del músculo. Este resultado plantea el interrogante de si el $\pm 3,4\text{‰}$ que normalmente se utiliza es apropiado para los crustáceos de agua dulce.

Dentro del grupo de macrocrustáceos omnívoros que habitan la planicie de inundación del río Paraná, *Macrobrachium borellii* se destaca como la especie más adecuada para realizar este tipo de estudio, ya que es una especie frecuente en la Cuenca del Plata (Brasil, Argentina, Paraguay y Uruguay). Además, *M. borellii* tiene un tamaño y un ciclo de vida (Vogt, 2012) apto para realizar este tipo de estudios que requieren al menos un año de extensión y una cantidad mínima de muestra para realizar análisis de isótopos estables en los tejidos de interés (Martínez del Río & Carleton, 2012). La dieta natural de *M. borellii* se caracteriza principalmente por contener elementos animales y también algas y restos vegetales (Collins & Paggi, 1998; Collins, 2005; Carvalho et al., 2016), aunque, la variedad y disponibilidad de presas potenciales cambia con las condiciones ambientales asociadas a los ríos con ciclos hidrosedimentológicos. Saigo et al. (2015) construyeron un modelo de red alimentaria para invertebrados bentónicos en diferentes lagunas pertenecientes a la planicie de inundación del río Paraná y destacaron que *M. borellii* puede experimentar cambios en sus relaciones tróficas causados por las fluctuaciones periódicas en la disponibilidad de recursos dada por la dinámica de pulsos en ríos de llanura aluvial.

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

En consecuencia, es relevante conocer las tasas de incorporación isotópica de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (tasa de recambio) en diferentes tejidos, ya que estos cubren diferentes ventanas de tiempo que pueden insertarse en los diferentes períodos del régimen hidrosedimentológico del río Paraná, y por lo tanto establecer relaciones con los cambios que ocurren en la disponibilidad de los recursos tróficos. En este sentido, el hepatopáncreas de los crustáceos reflejaría incorporaciones recientes al circuito metabólico y el tejido muscular proporcionaría información en una ventana de tiempo más amplia (Martínez del Rio et al. 2009). Por lo tanto, al determinar tanto las tasas de recambio como el factor de discriminación trófica de *M. borellii*, podremos analizar con mayor precisión su papel trófico en las redes alimentarias acuáticas y dilucidar cómo este puede variar con el tiempo en estudios posteriores.

Objetivo

Determinar experimentalmente la tasa de recambio y el factor de discriminación o espaciado isotópico ($\Delta^{15}\text{N}$ y $\Delta^{13}\text{C}$) en *Macrobrachium borellii*.

Materiales y Métodos

Origen y mantenimiento de los camarones

Los ejemplares adultos de *M. borellii* (con una longitud de caparazón mayor a 15 mm) fueron colectados en el río Salado (Santa Fe, Argentina 31°40'28.4"S; 60°45'16.7"W) durante mayo de 2017, y transportados al Instituto Nacional de Limnología (INALI, Santa Fe, Argentina). Un total de 174 camarones se distribuyeron en nueve acuarios de 35 litros (18–20 camarones por acuario) con agua de clorada a una temperatura constante ($25,4 \pm 0,7$ °C), fotoperíodo de 12/12 (luz/oscuridad), y se registraron los siguientes parámetros semanalmente: oxígeno disuelto ($6,5 \pm 0,47$ mg/l), porcentaje de saturación de oxígeno ($79,1 \pm 6,0$ %), pH ($7,6 \pm 0,2$), conductividad ($145,7 \pm 18,7$ ppm), con sensores digitales (Hanna HI 98130/9146). Los valores de amonio ($0,14 \pm 0,19$ ppm), nitrito ($1,26 \pm 0,80$) y nitratos ($0,19 \pm 0,30$ ppm) se determinaron mediante el método Nessler, NitriVer®3 1 HACH 8507 (con cumplimiento de USEPA como reporte de efluentes y reducción de cadmio según el método Ac 8171, respectivamente). Los camarones fueron alimentados diariamente *ad libitum* (para evitar la inanición), y después de la alimentación se renovó el 30% del agua de los acuarios para evitar la contaminación del agua.

Selección de las dietas utilizadas en el ensayo

Se seleccionaron dietas artificiales que al ser utilizadas en estudios anteriores evidenciaron tasas de supervivencia adecuadas a este tipo de experimentos para así reducir la variabilidad asociada

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

con el tipo de alimento suministrado (Choi et al., 2016; Collins & Petriella, 1999). También se buscó asegurar que las dietas tuvieran una alta calidad nutricional para descartar respuestas metabólicas no deseadas con respecto a una dieta de baja calidad (Carvalho et al., 2020) y también que las mismas presentasen diferencias isotópicas conocidas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (test de Welch de dos muestras: $\delta^{15}\text{N}$: $t = -386,32$, $\delta^{13}\text{C}$: $t = -363,88$, $p < 0,0001$) para maximizar la separación de los valores obtenidos antes y después del cambio de dieta y así obtener parámetros confiables (Martínez del Río & Carleton, 2012). En la Tabla 1.1 se amplían detalles sobre la composición y los valores de isótopos de las dietas experimentales utilizadas. A su vez se tomó en cuenta que ambas dietas tuviesen un contenido similar de proteínas, lípidos y carbohidratos (dieta 1: proteína 45,7 %, lípidos 24,4 % y carbohidratos 29,57 %, dieta 2: proteína 49,4 %, lípidos 20 % y carbohidratos 28,6 %) y nutrientes esenciales que no pueden ser sintetizados por los camarones (Carvalho et al., 2020). Finalmente, para elaborar las dietas se tuvo en consideración que ambas representaran rutas de alimentación registradas en estudios previos referidos a la especie en experimentación (Marchese et al. 2014; Saigo et al. 2015; Carvalho et al. 2016), por lo que la dieta 1 estuvo compuesta principalmente por algas y la dieta 2 por fuentes de origen animal. Para lograr cubrir estas particularidades en las dietas se incorporó *Chlorella vulgaris* en la dieta 1 (Choi et al. 2016) y harina de pescado en la dieta 2 (Tabla 1.1).

Tabla 1.1 Composición y valores isotópicos de las dietas experimentales

	Composición	Valores isotópicos
Dieta 1	harina de trigo 22%, harina de soja concentrada 33%, <i>Chlorella vulgaris</i> 12%, aceite de canola 16%, aceite de soja 6%, colesterol 1%, gelatina 4%, mezcla de vitaminas ^a y minerales 2%, fosfato bicalcico 4%	$\delta^{13}\text{C} = -26,1\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N} = 2,1\text{‰}$
Dieta 2	harina de pescado 60%, almidón 27%, aceite de pescado 2%, colesterol 1%, gelatina 4%, mezcla de vitaminas y minerales ^a 2%, fosfato bicalcico 4%	$\delta^{13}\text{C} = -16,1\text{‰}$ $\delta^{15}\text{N} = 15,8\text{‰}$

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

^aFabricado por Nutralia S.R.L. (Santa Fe, Santa Fe, Argentina). Valores máximos de principios activos en g/1,000 g: vitamina B1 ((0,550); vitamina B2 (1,925); vitamina B6 (1,238); vitamina B12 (4,125); niacina; ácido pantoténico (5,978); vitamina C (27,500); biotina (5,500); vitamina A (3,385); vitamina D (0,550); vitamina E (44,000); vitamina K (11,000); hierro (50,417); zinc (64,706; cobre (15,714); manganeso (0,917); selenio (18,750); fósforo (0,314); y maltodextrina (excipiente).

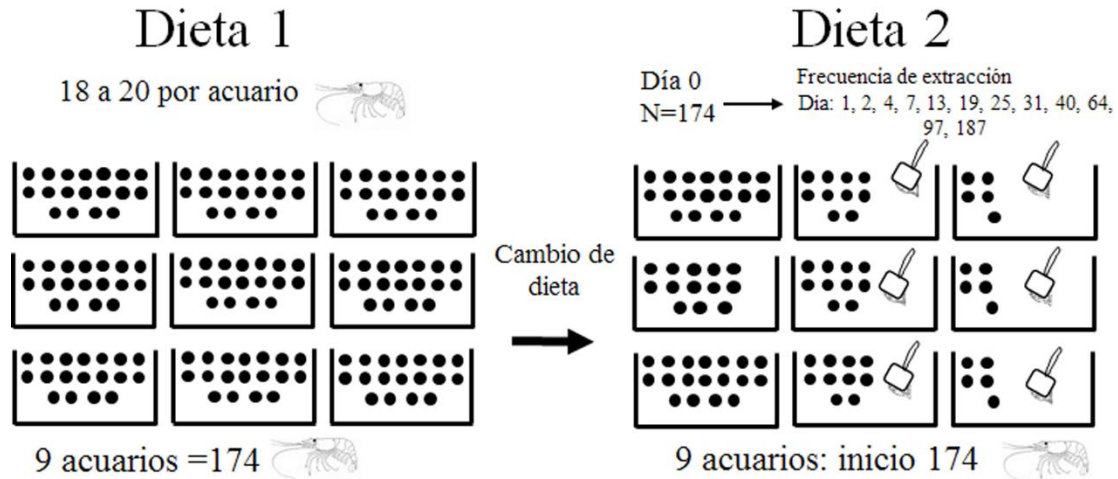


Figura 1.1: Esquema del diseño del ensayo para determinar las tasas de recambio y el factor de discriminación trófica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*. Los círculos negros representan los camarones. La composición de las dietas se detalla en la Tabla 1. La extracción de los especímenes se realizó completamente al azar. Los días de la extracción se obtuvieron muestras de hepatopáncreas y músculo.

Diseño experimental y parámetros calculados

A lo largo de todo el experimento, tanto la asignación de los organismos en los acuarios, como la extracción de los ejemplares para la extracción de tejidos se realizó totalmente al azar.

Durante 45 días, desde el momento de la captura hasta el comienzo del experimento (cambio de dieta), los camarones fueron alimentados con la dieta 1 (Tabla 1.1). Se utilizó este período de tiempo debido a que 45 días contabilizan aproximadamente cuatro semividas isotópicas según la masa corporal de los camarones (promedio: 0,6 g), también se tuvo en consideración la tasa de crecimiento específica calculada durante este período y los períodos de tiempo seguidos por otros autores que realizaron ensayos con organismos de tamaño corporal similar o mayor (Hobson & Clark, 1992; Karasov & Martínez del Rio, 2007; Thomas & Crowther, 2015; deVries et al., 2015). Pasados los 45 días se dio inicio al experimento (Día 0 del experimento) y a partir de ese momento los individuos fueron alimentados con la dieta 2 (Tabla 1.1).

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

Al inicio (día 0) y final del experimento se registró la masa de un subconjunto de 64 individuos (tres por cada uno de los nueve acuarios iniciales) con estos valores se calculó el crecimiento durante el transcurso del experimento. Al extraer los camarones de los acuarios se secaron con papel, se verificó que estuviesen en intermuda, y cada una de las mediciones se hizo por triplicado en intervalos de 15 segundos hasta el valor μg más estable. Además, la totalidad de los individuos se midió al inicio (longitud media del cefalotórax: $18,20 \pm 0,7$) y al final de la prueba (longitud media del cefalotórax: $18,26 \pm 0,9$) con un calibrador digital electrónico (0–150 mm; Schwyz). Al final del experimento, se calcularon los parámetros ganancia de peso (GP), tasa de crecimiento específica (TCE) y supervivencia (S) utilizando las siguientes fórmulas:

$PG(g)$: *peso final – peso inicial*

$$TCE(\% \text{días}^{-1}) = \frac{\ln \text{ peso final} - \ln \text{ peso inicial}}{\text{cantidad de días}} \times 100$$

$$S(\%) = \frac{\text{cantidad final de camarones}}{\text{cantidad inicial de camarones}} \times 100$$

Los cambios significativos en las variables de crecimiento se evaluaron mediante una prueba de muestras pareadas de Wilcoxon.

De los 110 individuos restantes se tomaron muestras de músculo y hepatopáncreas para posteriormente realizar el análisis de isótopos estables. Por esta razón, en el día 0 del experimento, se seleccionaron aleatoriamente nueve individuos para sacrificarlos en hielo y luego diseccionarlos para extraer su hepatopáncreas y músculo. En las posteriores extracciones se utilizó el mismo procedimiento. El esquema seguido para extraer las muestras de tejidos fue el siguiente: se muestrearon aleatoriamente de 3 a 6 individuos en los días 1, 2, 4, 7 (momento de mayor cambio isotópico). Luego se tomaron muestras los días 13, 19, 25, 31, 40, 64, 97 y las últimas muestras se recolectaron después de 187 días del cambio de dieta (Figura 1.1). Las extracciones de lípidos de los tejidos se realizaron con cloroformo-metanol en base a los protocolos originales de Bligh & Dyer (1959). Luego, las muestras se secaron a 50 °C hasta masa constante, se molieron con mortero hasta obtener un polvo fino, se colocaron en cápsulas de estaño selladas (580-1920 μg) y se almacenaron en placas plásticas en un desecador.

Análisis de isótopos estables

Las composiciones isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de las muestras se obtuvieron con un analizador elemental Carlo Erba 1110 acoplado a un IRMS Thermo Delta V en la Universidad de Wyoming

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

(EEUU). Las proporciones de isótopos estables se expresaron utilizando la notación δ estándar en partes por mil (‰) como:

$$\delta X = \left(\frac{R_{muestra}}{R_{estandar}} - 1 \right) \times 1000$$

donde $R_{muestra}$ y $R_{estandar}$ son las relaciones molares del isótopo pesado/ligero de la muestra y la referencia, respectivamente. Las muestras fueron referenciadas con los estándares internacionales: VPDB para $\delta^{13}\text{C}$ y N atmosférico (AIRE) para $\delta^{15}\text{N}$. Se usaron ácido Glutámico 1 (Material de referencia estándar 36-UWSIF-Glutamic 1, $n=24$, $\delta^{13}\text{C} = -28,3 \pm 0,3\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} = -4,6 \pm 0,09\text{‰}$), ácido Glutámico 2 (Material de referencia estándar 39-UWSIF- *Glutamic* 2, $n = 20$, $\delta^{13}\text{C} = 24,4 \pm 0,14\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} = 27,9 \pm 0,06\text{‰}$) e hígado (Material de referencia estándar UWSIF01 $n = 28$, $\delta^{13}\text{C} = -17,8 \pm 0,03\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} = 6,8 \pm 0,06\text{‰}$) como referencias internas.

Análisis estadístico

Los análisis estadísticos se realizaron con R Core Team (2019) (Development Core Team, The R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria). Se usaron modelos co-exponenciales de uno y dos compartimentos para describir el curso temporal de la incorporación isotópica (tasa de recambio) y el criterio de información de Akaike (AIC) para evaluar si los modelos de uno o dos compartimentos estaban mejor respaldados por los datos. Se calculó el r^2 como una estimación cualitativa del ajuste de los modelos no lineales ajustados de incorporación isotópica (Martínez del Río & Anderson-Sprecher, 2008).

Debido a que, en todos los casos, los modelos de un compartimento recibieron un mejor soporte ($\Delta \text{AICc} > 3.0$), solo se presentan datos de estos modelos. Brevemente, estos modelos se ajustan a la siguiente ecuación:

$$\delta X(t) = a + b(\exp(-\lambda t))$$

En esta ecuación X es el isótopo estable (^{13}C o ^{15}N), $\delta X(t)$ es el valor isotópico del tejido en el tiempo (t), a es el valor isotópico asintótico del tejido después del cambio de dieta y b es la diferencia entre el valor isotópico asintótico del tejido y el valor antes del cambio de dieta. El valor de λ representa la tasa instantánea de incorporación isotópica (con unidades iguales al tiempo⁻¹), y su recíproco ($1/\lambda$) es igual al tiempo medio de residencia τ (en unidades = días⁻¹). El último parámetro proporciona una medida intuitiva del tiempo de residencia en días.

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

El factor de discriminación isotópica (dieta-tejido) también se calculó a partir del modelo de tasa de recambio. Los factores de discriminación se calcularon para ambos isótopos como:

$$\Delta^h = \delta^h X_{\infty} \text{ camarón} - \delta^h \text{presa}$$

donde Δ^h es el factor de discriminación trófica para el isótopo estable, $\delta^h X_{\infty}$ camarón es el valor estimado de la composición isotópica en estado estable del tejido del camarón y la presa δ^h es el valor isotópico promedio de la nueva dieta (dieta 2).

Resultados

La ganancia de peso (GP) al final del experimento fue de $0,195 \pm 0,45$ g (peso inicial: $0,692 \pm 0,23$; peso final: $0,886 \pm 0,39$), la tasa de crecimiento específico (TCE) fue de $0,003\%$ y la supervivencia (S) fue de 52% . No se encontraron diferencias significativas entre las masas final e inicial (test de Wilcoxon para dos muestras $Z = 1,7497$, $p = 0,08057$) ni en las longitudes final e inicial del cefalotórax (test de Wilcoxon para dos muestras $Z = 0,30458$, $p = 0,7633$).

La composición de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ aumentó rápidamente después del cambio de dieta (Figura 1.2). La composición isotópica de *M. borellii* cambió durante el experimento y se acercó a la dieta 2. No se encontraron diferencias significativas estadísticamente entre el $\delta^{13}\text{C}$ del músculo y el hepatopáncreas, pero se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los valores de $\delta^{15}\text{N}$ del músculo y el hepatopáncreas (diferencia media $\approx 2\%$, $t = 4,4$, $p < 0,01$).

Los valores de $\Delta^{13}\text{C}$ para el tejido muscular oscilaron entre $-0,93$ y $0,73\%$ y para $\Delta^{15}\text{N}$ entre $3,18$ y $4,02\%$, mientras que en el hepatopáncreas los valores del $\Delta^{13}\text{C}$ oscilaron entre $0,34$ y $1,06\%$ y los del $\Delta^{15}\text{N}$ variaron entre $1,27$ y $2,13\%$. En los dos tejidos el factor de discriminación isotópica (Δ) fue mayor para $\delta^{15}\text{N}$ que para $\delta^{13}\text{C}$. Este parámetro para $\delta^{13}\text{C}$ fue mayor en el hepatopáncreas que en el músculo. Sin embargo, en el caso de $\delta^{15}\text{N}$ el factor de discriminación isotópica (Δ) fue mayor en el músculo que en el hepatopáncreas (tabla 1.2). Debido a que los camarones no crecieron durante el ensayo, la tasa instantánea de incorporación isotópica (λ) se puede interpretar como una estimación del recambio elemental en equilibrio (Martínez del Río & Carleton, 2012).

La incorporación de ambos elementos (C y N) se ajusta a un modelo de un solo compartimento. La tasa de recambio (o tasa de incorporación isotópica) del hepatopáncreas fue más rápida que la del músculo, tanto para $\delta^{15}\text{N}$ como para $\delta^{13}\text{C}$. En el hepatopáncreas, la tasa de recambio (λ) para $\delta^{13}\text{C}$ fue de $0,038 \pm 0,006$ día⁻¹. Este parámetro toma más tiempo para $\delta^{15}\text{N}$ en el hepatopáncreas y presenta un valor de $0,063 \pm 0,020$ día⁻¹. En el músculo, los valores registrados de la tasa de recambio tanto para $\delta^{15}\text{N}$ como para $\delta^{13}\text{C}$ son más bajos que en el hepatopáncreas.

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

Los valores respectivos fueron $0,0132 \pm 0,004$ días para $\delta^{13}\text{C}$ y $0,023 \pm 0,01315\text{N}$ días para $\delta^{15}\text{N}$ (Tabla 1.2). En consecuencia, en el hepatopáncreas el tiempo de residencia media (τ) de $\delta^{13}\text{C}$ fue de $26,3 \pm 4,3$ días y para $\delta^{15}\text{N}$ el tiempo de residencia fue de $16,6 \pm 5,51$ días, mientras que el τ en el músculo fue de $75,8 \pm 25$ días para $\delta^{13}\text{C}$ y de 40 ± 25 días para $\delta^{15}\text{N}$ (Figura 1.2).

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

Tabla 1.2 Parámetros del modelo \pm error estándar de los modelos de tasa de incorporación isotópica de un compartimento predichos para el camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*.

M=músculo, H=hepatopáncreas, n=tamaño de la muestra.

*** = $P < 0,001$

Tejido	Isótopo	n	Modelo	r^2 (ajuste del modelo)	Tiempo de residencia media τ (d)	Tasa de recambio λ (d^{-1})	Valor de equilibrio δ_{∞} (‰)	Factor de discriminación Δ (‰)
H	^{13}C	47	$-15,47-(6,7)e^{-0,038t}$	0,88***	$26,3 \pm 4,3$	$0,038 \pm 0,006$	$-15,47 \pm 0,36$	$0,7 \pm 0,36$
H	^{15}N	47	$17,38-(4,73)e^{-0,063t}$	0,70***	$16,6 \pm 5,51$	$0,063 \pm 0,020$	$17,38 \pm 0,43$	$1,7 \pm 0,43$
M	^{13}C	48	$-16,19-(4,95)e^{-0,0132t}$	0,78***	$75,8 \pm 25$	$0,013 \pm 0,004$	$-16,19 \pm 0,83$	$-0,1 \pm 0,83$
M	^{15}N	48	$19,3-(1,74)e^{-0,023t}$	0,59***	$40,0 \pm 25$	$0,023 \pm 0,013$	$19,3 \pm 0,42$	$3,6 \pm 0,42$

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

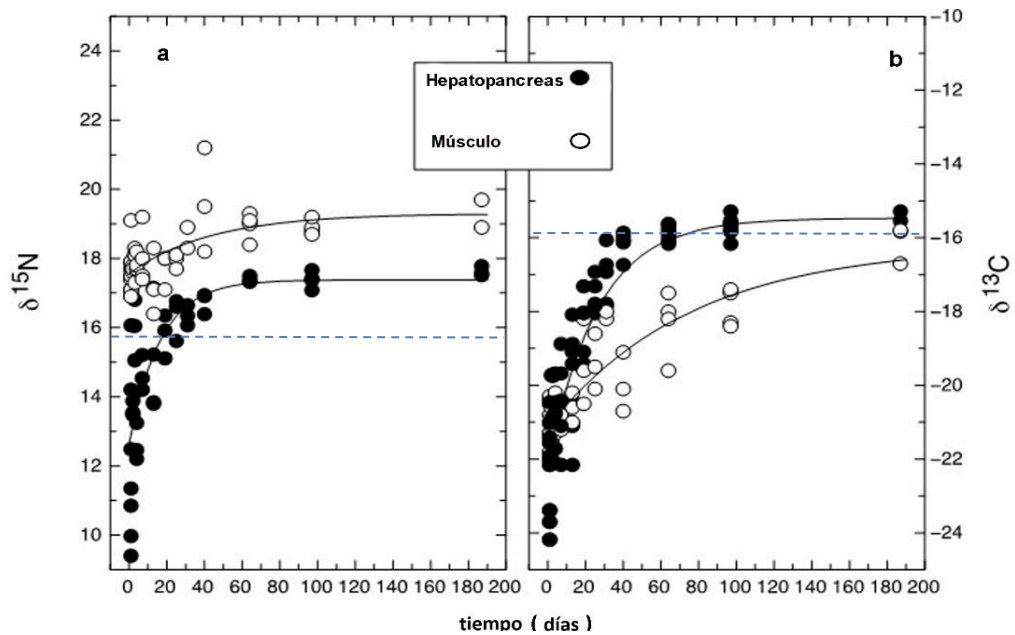


Figura 1.2 Cambios en el valor isotópico de los tejidos de *Macrobrachium borellii* después del cambio de dieta. Los modelos de un compartimento describieron adecuadamente en los cambios en $\delta^{13}\text{C}$ (a) y $\delta^{15}\text{N}$ (b). La línea segmentada azul representa los valores $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ de la dieta 2. Los valores isotópicos de la dieta 1 fueron $\delta^{13}\text{C} = -26.1\text{‰}$ y $\delta^{15}\text{N} = 2.1\text{‰}$.

Discusión

La incorporación de los isótopos de carbono y nitrógeno de la dieta en los tejidos de *Macrobrachium borellii* fue bien descrita por un modelo de un solo compartimento. Estos modelos permitieron estimar la tasa de incorporación fraccional de isótopos estables (también denominada tasa de recambio) de carbono y nitrógeno en el músculo y el hepatopáncreas de los camarones, y el factor de discriminación isotópica (Δ) entre estos tejidos y la dieta suministrada.

Durante el ensayo, los ejemplares de *M. borellii* no crecieron significativamente. En la revisión de Vogt (2012) se explica que, aunque esta especie continúa mudando a lo largo de su vida, los intervalos de tiempo entre mudas aumentan con la edad y el crecimiento que acompaña a cada muda decae (Vogt, 2012). Debido a que los ensayos incluyeron individuos adultos de los tamaños más grandes disponibles en condiciones naturales, se espera que la tasa de crecimiento y la supervivencia observadas sean menores que los valores considerados para la población con el rango completo de tallas (Collins & Petriella, 1999). En este caso, la dieta suministrada ha demostrado sostener altos niveles de supervivencia (89.7%) (Carvahlo, et al. 2020) en ejemplares juveniles de la misma especie, mientras que en el presente trabajo la tasa de supervivencia fue cercana al 50%. Esto puede deberse al propio período de senescencia de la especie cercano a los 2 años (Vogt, 2012; DeVries 2015), el cual estuvo cerca de alcanzarse al final del experimento, debido a la extensión de este y el tamaño de los camarones utilizados en

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

él. No obstante, y a pesar de que los camarones no crecieron durante el ensayo, los mismos se alimentaron con normalidad y, como lo demostraron los valores positivos de la tasa de incorporación, asimilaron el alimento ofrecido.

En una gran variedad de especies animales se han utilizado los valores tradicionalmente aceptados para $\Delta^{13}\text{C}$ y $\Delta^{15}\text{N}$ oscilan entre $-0,6\text{‰}$ y $+2,7\text{‰}$ y entre 3 y 5‰, respectivamente (DeNiro & Epstein, 1978; Minagawa & Wada, 1984, Post, 2002) pero se ha demostrado (McCutchan et al, 2003; Caut et al. 2009) que estos valores varían en función de la dieta y los tipos de tejido. Por lo cual, los factores de discriminación determinados empíricamente son los más fiables para su uso en los modelos de reconstrucción de la dieta. En el presente estudio los valores de $\Delta^{13}\text{C}$ calculados en músculo ($-0,93$ a $0,73\text{‰}$) coincidieron con los valores sugeridos por Post (2002) ($0,39 \pm 1,3\text{‰}$) y con los valores obtenidos por Latli et al. (2017) para dos larvas de peces de agua dulce ($-0,3$ y $-0,1\text{‰}$). Sin embargo, contrastan con los valores sugeridos en otros trabajos que indican un mayor fraccionamiento para muestras de músculo de peces de agua dulce ($\Delta^{13}\text{C} \sim 2\text{‰}$) y de crustáceos ($\Delta^{13}\text{C}$ de 2 a 4‰) (Parker et al., 1989; Yokoyama et al., 2005; deVries et al., 2015). Lo mismo ocurre con el nitrógeno, aunque los valores obtenidos en el presente estudio (3,18 a 4,02‰) concuerdan con los $\Delta^{15}\text{N}$ comúnmente citados en la literatura y con el fraccionamiento encontrado en el músculo de algunos crustáceos marinos (3,6 a 4,0‰) (Yokoyama et al., 2005). A su vez, difieren de los valores obtenidos en otros crustáceos; por ejemplo, 2.2‰ en *Litopenaeus vannamei* (Downs et al., 2014) y 0–1‰ para *Neogonodactylus bredini* (deVries et al. 2015). En los dos últimos casos, la calidad de la dieta suministrada y la tasa de crecimiento de los crustáceos durante el ensayo pueden haber influido en la diferencia de los valores. Robbins et al. (2010) informaron una correlación interespecífica negativa altamente significativa entre el $\Delta^{15}\text{N}$ y el valor proteico de la dieta. Relacionado al crecimiento, Martínez del Río et al. (2009) predijeron que el $\Delta^{15}\text{N}$ debería ser menor en los animales en crecimiento que en los que no lo están. Asimismo, deVries et al. (2015) afirmaron que, en los crustáceos de rápido crecimiento, los valores bajos de $\Delta^{15}\text{N}$ pueden resultar del consumo de dietas con un alto contenido de proteínas que tienen una relación C: N inferior a 6. En el caso de *M. borellii*, el alimento suministrado a los camarones contenía proteína de alta calidad (C: N = 5.9), sin embargo, en el ensayo realizado deVries et al. (2015) la relación C: N del alimento suministrado fue de 3.9 y esto podría explicar las diferencias obtenidas en los valores de $\Delta^{15}\text{N}$, ya que en ambos ensayos los animales no reportaron un crecimiento significativo. Por otra parte, en el ensayo realizado por Downs et al. (2014) con el camarón blanco del Pacífico *Litopenaeus vannamei* los autores reportaron que los camarones crecieron durante el mismo lo cual permitiría explicar al menos en parte, el menor valor de $\Delta^{15}\text{N}$ obtenido en el camarón blanco

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

del pacífico en comparación con los obtenidos para *M. borellii*. En este sentido, Lefebvre & Dubois (2016) mostraron que los valores del factor de discriminación trófica (Δ) están relacionados con el crecimiento de los individuos y que es muy relevante estimar tasa de crecimiento en los experimentos y estudios de campo para estimar los valores del factor de discriminación trófica. En un ensayo más reciente con el camarón estuarial *Neomysis integer* se observó una fuerte relación negativa entre el $\Delta^{15}\text{N}$ y la tasa de crecimiento (Gorokhova, 2018). En función de los antecedentes analizados hasta el presente se considera necesaria la realización de más estudios para esclarecer la relevancia de ambos factores, crecimiento y contenido proteico de la dieta y su interacción sobre los valores de Δ en crustáceos.

Las diferencias en las proporciones de isótopos $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ entre tejidos pueden deberse a una variedad de causas, como por ejemplo a diferencias en la composición de aminoácidos. Estos y otros compuestos pueden variar ampliamente en los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (Macko et al., 1986; Perga & Gray, 2010), como así también pueden existir diferencias en la desaminación in situ como se ha visto en varias especies (Hobson et al., 1997; Logan et al., 2006; Schmidt et al., 2007; Tieszen et al., 1983; Wolf et al., 2009; Yokoyama et al., 2005). Independientemente de las causas de estas diferencias nuestros resultados y los de estudios previos sugieren que las inferencias ecológicas probablemente exijan el uso de valores de Δ específicos del tejido en estudio. Esto es necesario porque los valores de Δ pueden tener fuertes efectos en la aplicación de valores isotópicos para realizar inferencias ecológicas, por ejemplo, en la estimación de la posición trófica (Post, 2002) y en los resultados de los modelos de mezcla (Jackson et al., 2014).

La velocidad a la que los tejidos de un animal incorporan el valor isotópico de sus alimentos está determinada tanto por la adición de material nuevo por crecimiento como por el reemplazo del material del tejido como resultado del recambio por catabolismo (Fry et al., 1982). Debido a que los camarones no crecieron durante el ensayo, sus tasas de incorporación isotópica y, por lo tanto, el tiempo promedio de retención de elementos en el tejido, solo estuvo determinada por el recambio catabólico (Martínez del Rio & Carleton, 2012). Se ha informado que los crustáceos de crecimiento rápido tienen tasas de incorporación más rápidas que las informadas aquí para *M. borellii*. En este sentido, Bójorquez-Mascareño & Soto-Jiménez (2016) reportaron un tiempo de vida media del nitrógeno de entre dos y cinco días en el músculo de postlarvas de los camarones marinos *Litopenaeus vannamei*. Glon et al. (2016) reportaron las vidas medias de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ en el músculo de dos cangrejos de río de agua dulce: *Orconectes rusticus* y *O. virilis*. En el primero de ellos, las vidas medias del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ fueron de 30,38 y 36,71 días, respectivamente, mientras que las vidas medias del $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ de *O. virilis* fueron 27,96 y 33,20

Capítulo 1: Tasa de recambio y Factor de Discriminación isotópica del camarón de agua dulce *Macrobrachium borellii*

días, respectivamente. Carolan et al. (2012) estimaron una vida media de $\delta^{15}\text{N}$ de 19 días en el músculo del cangrejo de río *Cherax destructor*. Por otro lado, Busst & Britton (2017) estimaron un tiempo de vida medio para $\delta^{15}\text{N}$ de 84 días en músculo del pez de crecimiento lento *Barbus barbuis*. deVries et al. (2015) estimaron un tiempo de vida media del $\delta^{15}\text{N}$ muscular de 50 días y de 61 días del $\delta^{13}\text{C}$ días en adultos de *Neogonodactylus bredini*, los cuales tampoco crecieron significativamente durante el ensayo. Teniendo en cuenta lo anterior, en el presente trabajo se sostiene la hipótesis de que los valores más rápidos hallados en los decápodos en etapas tempranas de desarrollo se deben a la contribución de la tasa de crecimiento al recambio isotópico.

La tasa de recambio del carbono fue mayor que el del nitrógeno, y tanto para el carbono como para el nitrógeno fue mayor en la hepatopáncreas que en el músculo (Tabla 1.2). Lo primero que sugieren estos resultados es que esta mayor renovación del nitrógeno se debe a los mecanismos de aminación y transaminación junto con los mecanismos que permiten la conservación de los esqueletos de carbono de algunos aminoácidos indispensables (Mente et al., 2002). Por otro lado, el mayor recambio tanto de $\delta^{13}\text{C}$ como de $\delta^{15}\text{N}$, y los tiempos de retención isotópica promedio más cortos en la hepatopáncreas que en el músculo son consistentes con la observación de que las tasa de recambio parecen ser más altos en los tejidos espláncnicos que en los estructurales (Martínez del Río et al. 2009). Se desconoce si este es el caso de los crustáceos, aunque en *Penaeus esculentus* se ha informado un mayor recambio de proteínas en la hepatopáncreas que en el músculo (Hewitt, 1992). Estas diferencias obtenidas entre los tejidos ofrecen una interesante oportunidad para utilizar diferentes tejidos en la evaluación de los cambios en la dieta en diferentes escalas de tiempo.

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

Introducción

El río Paraná medio pertenece al sistema del Plata y sustenta muchos cuerpos de agua lóticos y leníticos que se ven fuertemente afectados por las fluctuaciones del nivel del agua. Su biota asociada tiene que adaptarse a estas variaciones abióticas para sobrevivir a las condiciones relacionadas con el ciclo hidrosedimentológico (Junk et al., 1989; Neiff, 1990; Winemiller, 2004; Zilli & Marchese, 2011). Un aspecto de la complejidad de este sistema se refleja en la estructura de las redes tróficas (Collins et al., 2012). El ajuste de los organismos a los cambios ambientales afecta la dinámica y la estructura de la red alimentaria a la que pertenecen (Power et al, 1995) por lo que resulta esencial comprender cómo las relaciones interespecíficas y la satisfacción de sus necesidades energéticas son afectadas por las condiciones ambientales. Entre las fuentes de producción primaria, las algas fitoplanctónicas poseen mayor tasa de crecimiento durante aguas bajas debido a los mayores tiempos de residencia durante este período (De Domitrovic et al., 2007) también las macrófitas acuáticas presentan mayor densidad y cobertura durante aguas bajas (Sabattini & Lallana, 2007). Durante aguas bajas también se reportaron mayores valores de abundancia de zooplancton (De Paggi & Paggi, 2007), mientras que en este periodo se reporta como el más estresante para la comunidad bentónica (Ezcurra de Drago et al., 2007).

Dentro del grupo de los macrocrustáceos que se encuentran en el río Paraná medio, los camarones de la Familia Palaemonidae (*Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus*), son especies de gran interés para la caracterización de las tramas tróficas a lo largo del ciclo hidrosedimentológico. Estudios realizados en arroyos tropicales, consideran que los decápodos, y los camarones particularmente, tienen un importante rol en la estructuración de las comunidades bentónicas (Pringle & Hamazaki, 1998; March et al., 2001; 2002; Rosemond et al., 2001) ya que la principal fuente de alimento de estos decápodos son los oligoquetos y las larvas de dípteros (Collins et al., 2012). Los resultados de estos estudios realizados en arroyos tropicales muestran que el mayor efecto es causado por el factor depredación que los decápodos ejercen sobre otros grupos de invertebrados.

Las interacciones bióticas, principalmente la competencia y la depredación, pueden fluctuar periódicamente en un río con llanura aluvial junto con los mecanismos que permiten la coexistencia de especies simpátricas con nichos similares, al modelar las relaciones interespecíficas. Las especies *M. borellii* y *P. argentinus* presentan requerimientos ecológicos

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

similares ya que ambas habitan las áreas naturales vegetadas de donde obtienen su alimento por lo que sus nichos ecológicos exhiben un alto grado de superposición (Collins, 2000). La coexistencia de ambas especies debe ser posible mediante el despliegue de mecanismos ecológicos de coexistencia (Collins & Paggi, 1998, Collins, 1999, 2005). En este sentido, cabe señalar que, si bien ambas especies pueden ser catalogadas como omnívoras, esta clasificación pasa por alto los detalles de sus preferencias y hábitos alimentarios que definen el alcance de la influencia trófica de estos organismos en los ambientes que habitan, como ya ha sido reportado para otros decápodos dulceacuícolas (Rudnick & Resh, 2005). El mayor tamaño de *M. borellii* junto su comportamiento agonístico y la presencia de estructuras jerárquicas dentro sus poblaciones (Williner & Collins, 2001) podrían repercutir en la coexistencia y en la accesibilidad de recursos para *P. argentinus*. Por ejemplo, en condiciones de coexistencia en laboratorio se ha observado que *M. borellii* presenta una mayor tasa de crecimiento, junto con un aumento en la agresividad de algunos ejemplares, datos que responden al llamado modelo de crecimiento de “salto de rana” y comportamiento agonístico (Williner & Collins, 2001). En condiciones naturales *P. argentinus* manifiesta modificaciones en el comportamiento trófico, ante la presencia de *M. borellii*, que podrían deberse a fuerzas competitivas o al riesgo de lesiones causadas por la especie de mayor porte (Collins et al., 2012). Este tipo de desplazamiento del comportamiento se puede observar cuando los recursos alimentarios disponibles son escasos y el tamaño de la población que utiliza este recurso tiene una alta densidad. También se considera que la especie *P. argentinus* al haber ingresado más tardíamente al sistema del Plata podría tener mayor flexibilidad a las condiciones bióticas y abióticas del sistema (Collins, 2000). Como resultado de estas interacciones, los flujos de energía también pueden variar y proporcionar flexibilidad a la red alimentaria. Todos estos mecanismos poco analizados revisten gran importancia en el balance energético y en la configuración de las tramas tróficas en las que estos decápodos participan.

Particularmente para las especies bajo estudio en esta tesis, los análisis de selectividad realizados por Collins & Paggi (1998, 1999) en una laguna perteneciente al mismo sistema dan cuenta de que *P. argentinus* posee una alta selectividad (mayor proporción en los estómagos que en el ambiente) por los oligoquetos, larvas de quironómidos durante primavera-verano (aguas bajas) y algas durante otoño y primavera. *Macrobrachium borellii* (Collins, 1999), a su vez, posee una alta selectividad por oligoquetos y larvas de quironómidos. También ha sido señalado que en el contenido estomacal de decápodos que habitan la llanura aluvial del río Paraná Medio suelen encontrarse restos de algas filamentosas y macrófitas (Collins et al., 2012). En una trama trófica cuantitativa obtenida a partir de datos de contenidos estomacales se

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

destacó la importancia relativa de los recursos basales (macrófitas y algas) en la composición de la dieta de *M. borellii*. En esta configuración trófica se reportó un alto consumo de algas por parte de esta especie durante todo el año (Carvalho et al., 2016) aunque este estudio no incluyó a *P. argentinus* en sus análisis. Los autores mencionados resaltan que los decápodos al tener un amplio espectro trófico pueden cambiar su dieta en función de las fluctuaciones en la estructura comunitaria de las especies que sirven como recursos alimenticios, así como también las estrategias para evitar la depredación.

Objetivos

- Establecer el nivel trófico de *Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus* a través de la información de contenidos estomacales.
- Analizar la contribución relativa de las fuentes de producción primaria a través del análisis del contenido estomacal en lagunas con conexión directa al cauce principal durante un ciclo hidrosedimentológico
- Evaluar posibles cambios que ocurran en la composición de la dieta durante el ciclo hidrosedimentológico.
- Analizar la estrategia trófica, amplitud y solapamiento de nicho de ambas especies de camarones durante el ciclo hidrosedimentológico.

Predicciones

- Se espera que el consumo de fuentes primarias varíe en cada período del ciclo hidrosedimentológico, debido a su disponibilidad cambiante en cada uno de estos períodos. Se espera un mayor consumo de ítems vegetales y algas por parte de ambas especies durante aguas bajas debido a su mayor disponibilidad en el ambiente.
- Estas dos especies de la Familia Palaemonidae pueden coexistir vía partición del recurso alimentario. Las especies presentarán estrategias tróficas diferentes para facilitar la coexistencia, esperándose que el nicho de *P. argentinus* sea menor al de *M. borellii* por el comportamiento agnóstico que presentan.

Materiales y Métodos

Periodo de muestreo y Área de estudio

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

Los muestreos correspondientes a aguas altas se realizaron en mayo del 2018 y los correspondientes a aguas bajas en noviembre del mismo año. Se seleccionaron tres lagunas con conexión permanente al cauce principal: Laguna Irupé ($31^{\circ} 40'22''$ W, $60^{\circ}34'17''$ S), conectada indirectamente al cauce principal a través de los canales secundarios (arroyos Miní y Tiradero); Laguna Miní ($31^{\circ}40'32''$ W, $60^{\circ}32'43''$ S), con conexión directa al cauce principal y por un cauce menor (arroyo Miní); y Laguna Ferranda ($60^{\circ} 34'22.87''$ W, $31^{\circ} 38'36.05''$ S), con conexión indirecta al río Colastiné (brazo secundario conectado directamente al canal principal) (Figura 2.1).

Estas lagunas pertenecen a la misma unidad geomorfológica caracterizada por Paira et al. (2007) como una isla de llanura aluvial serpenteante con barras de arena, con un importante desarrollo de meandros y de lagos irregulares.

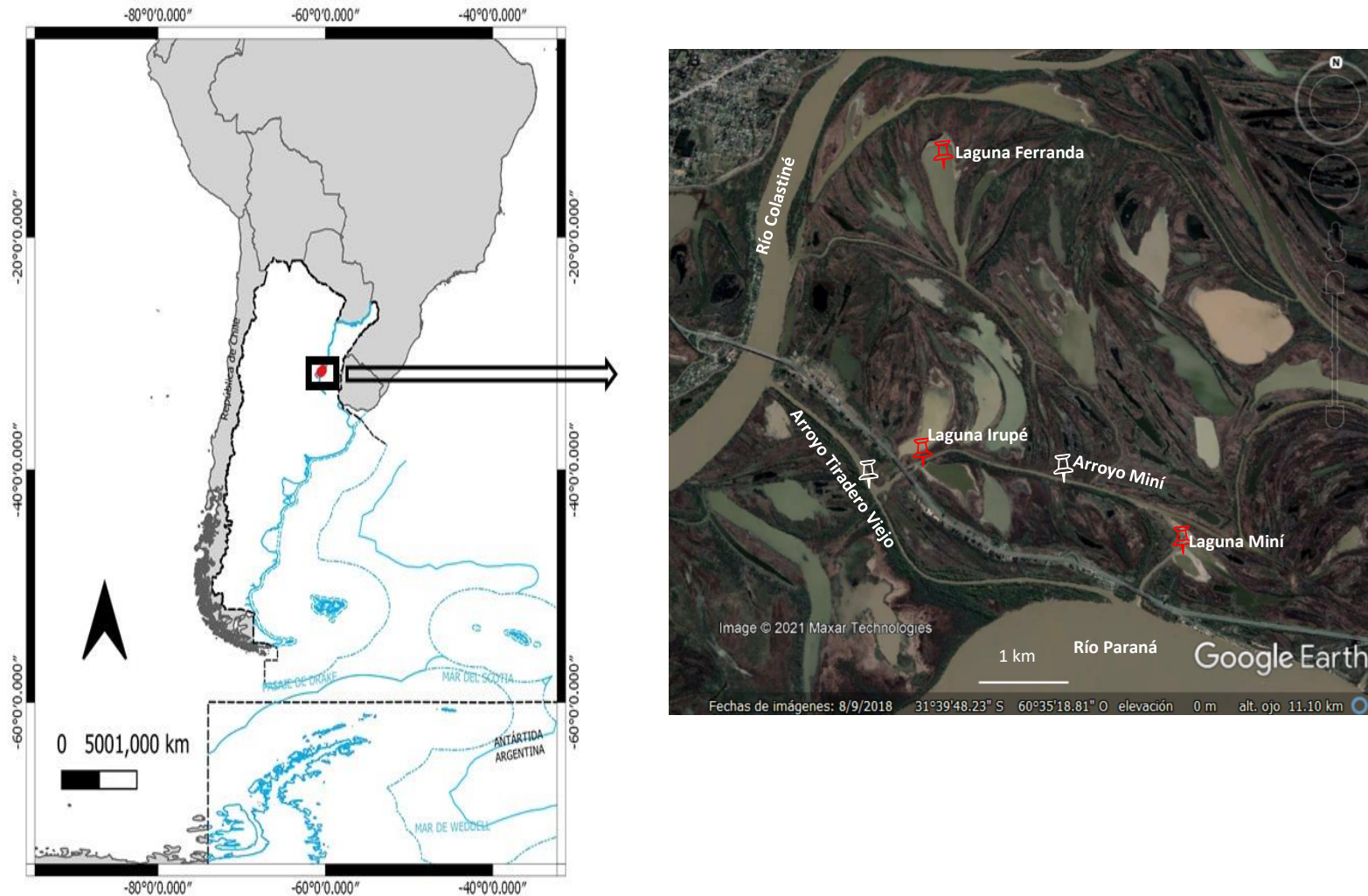


Figura 2.1. A) Mapa de área del Paraná medio que abarcó el estudio (confeccionado con capas del Instituto Geográfico Nacional). B) Imagen Satelital del Área de estudio.

Caracterización de los parámetros bióticos y abióticos

Para caracterizar las condiciones bióticas y abióticas de cada sitio de estudio en cada momento del ciclo hidrosedimentológico se midieron parámetros fisicoquímicos del agua, como también se estimó la cobertura vegetal y la productividad primaria a través de la concentración de clorofila *a*. Los parámetros temperatura, pH, conductividad y oxígeno disuelto de las lagunas se midieron en campo mediante sensores digitales (multiparámetro HANNA 198130), la profundidad con linterna batimétrica y la transparencia con disco de Secchi. El nivel hidrométrico del periodo estudiado se obtuvo a través de la página de la Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas (Universidad Nacional del Litoral) <http://fich.unl.edu.ar/cim/alturas-rio-parana-historico/240>.

En campo se evaluó visualmente el porcentaje de cobertura vegetal siguiendo a Hauer & Lamberti, (1996), incluidas las especies emergentes y flotantes. Las especies de plantas acuáticas se registraron en cada sitio y período hidrológico y se identificaron siguiendo a Schneider et al. (2021). Las categorías de vegetación se establecieron según el tipo de refugio que proporcionan a los decápodos y no necesariamente según la forma de vida de las especies vegetales siguiendo a Torres et al. (2018). De esta manera, se clasificó como vegetación flotante a las plantas acuáticas enraizadas con tallos flotantes que se extienden sobre la superficie del agua. Las macrófitas emergentes se definieron como plantas que tienen sus raíces en el fondo del agua o en suelos que se inundaban periódicamente. Estas plantas eran emergentes enraizadas sin tallos flotantes que se extienden sobre la superficie del agua.

Para determinar la concentración de clorofila *a* en cada sitio de muestreo se recolectaron muestras de agua subsuperficial por duplicado. Las muestras se mantuvieron en conservadoras con hielo y al resguardo del sol para evitar la foto oxidación de los pigmentos. Para la extracción de los pigmentos se siguió el protocolo APHA (1992). Se filtraron 500 ml de agua (volumen recomendado 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 fueron colocados en sobres de aluminio rotulados y llevados al freezer por al menos 24 horas para propiciar la ruptura de las paredes celulares y la liberación de los pigmentos. 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. Posteriormente, 3 ml del extracto se colocaron en una cubeta para su lectura en espectrofotómetro en densidad óptica (DO) de 750 y 664 nm, utilizando como blanco acetona.

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

La muestra fue 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. Finalmente, se aplicó la fórmula: Pigmento *a* ($\mu\text{g/L}$) = $(26,7 * [(664a.a - 750a.a) - (665d.a - 750d.a)] * v) / (V*a)$. Donde: v: volumen del extracto (μg), V: volumen de la muestra (L), 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).

Captura de Camarones

Durante cada campaña, especímenes de *M. borellii* y *P. argentinus* fueron recolectados en campo, durante la mañana, debajo de la vegetación acuática utilizando un copo de 1 mm de apertura de malla. Para estandarizar el esfuerzo de muestreo se colectaron camarones durante un período de 30 minutos. Luego de retirar el copo del agua los camarones fueron separados de las raíces y hojas manualmente y colocados en hielo para bajar su metabolismo y posteriormente en alcohol 70% (Sneddon, 2015). No se colectaron aquellos organismos cuyo tegumento mostraba indicios de estar en pre y post muda ya que en estos dos últimos estados podrían presentar variaciones en la actividad de forrajeo (Lipcius & Herrnkind 1982, Jernakoff et al. 1993, Castañeda-Fernández de Lara et al. 2005).

Preparación y observación de contenidos estomacales

En el laboratorio las especies de camarones fueron identificadas siguiendo las claves de Boschi (1981). Los ejemplares de *Macrobrachium borellii* con un largo de cefalotórax (LC) mayor a 10 mm se agruparon como adultos siguiendo a Collins (2000). Los ejemplares de *Palaemon argentinus* con un LC mayor a 8 mm se agruparon como adultos siguiendo a Collins (2000).

Los estómagos fueron extraídos bajo lupa estereoscópica binocular y caracterizados de acuerdo con su grado de repleción mediante una escala subjetiva y jerárquica (1 vacío: no se observa ningún material por transparencia, 2 repleción parcial: el material observado no ocupa todo el estómago, 3 repleción total: se observa material en todo el estómago y la pared del mismo distendida, Collins & Paggi, 1997). Los estómagos que fueron clasificados con 1 no fueron utilizados para el análisis de contenido. El estómago junto con su contenido fue colocado en un tubo Eppendorf con alcohol a 75% y eritrosina hasta sobrepasar el contenido en una medida determinada con anterioridad (1 ml). El contenido completo fue distribuido en portaobjetos sobre una gota de glicerina, y a cada muestra se la protegió con cubreobjetos y se la selló con esmalte de uñas. Luego, estos preparados fueron observados bajo microscopio óptico (Nikon YS

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

100) con un aumento inicial de 100X, aumentando o disminuyendo la magnificación según el tamaño de la partícula identificable. La identificación de las presas y el material ingerido se realizó utilizando claves taxonómicas (Brinkhurst & Marchese, 1991, Domínguez & Fernandez, 2009, Trivinho Strixino, 2011, Lopretto & Tell, 1995, Merritt & Cummins 1996).

Para estimar el volumen de los restos vegetales ingeridos (plantas verdes y en descomposición), 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, verdes 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 2.1 lista las partes identificables de los ítems presa y como fueron contabilizados. Los valores de volumen de 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 & Winberg, 1971, Collins, 2000, Pinto-Coelho, 2004, Williner, 2007) (Apéndice I).

Para verificar si el número de estómagos utilizados representaban los espectros tróficos de las especies estudio, se utilizaron los estimadores de diversidad con el software EstimateS (Colwell, 2013).

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

Tabla 2.1: Lista de partes identificables y métodos de conteo de los organismos-presa encontrados en el contenido estomacal

Items	Partes identificables	Métodos de conteo
Alga unicelular	Organismo entero	Por individuo
Alga filamentosa	Filamentos	Medida de largo y ancho
Fungi	Hifas	Medida de largo
Rotífera	Organismo entero	Por individuo
Cladóceras	Organismo entero, antena, postabdomen	Organismo entero o conteo de partes
Copépoda	Organismos completos	Por número de estructuras que reconstituían un individuo entero
Ostrácoda	Valvas, organismo entero	Por número de estructuras que reconstituía 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, lígula, mentón, mandíbula	Por número de estructuras que reconstituían un individuo entero o por número de estructuras singulares (mentón y lígulas)
Insectos no identificados	Patatas, parte de alas, antenas	Por número de estructuras que reconstituían un

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

		individuo entero o por número de estructuras singulares
Oligochaeta	Quetas	La presencia de quetas se cuantificó como un individuo.
Larvas de Ephemeroptera	uñas tarsales y apéndices, mandíbulas, organismos enteros	Organismo entero o por número de organismos que constituían un organismo entero.

Análisis de Datos

Para evaluar la representatividad de la cantidad de estómagos analizados se aplicaron los estimadores de diversidad ICE, ACE, CHAO, Jackknife, Cole rarefaction y Bootstrap utilizando el programa EstimateS (Colwell, 1997). Se utilizaron 100 asignaciones al azar sin reemplazo y la fórmula con corrección de sesgo.

Para mejorar la caracterización de la dieta se utilizó una adaptación del índice de importancia relativa (IRI) propuesto por Pinkas (1971), que combina tres medidas utilizadas en los estudios de dieta de animales (numerosidad del ítem alimenticio, frecuencia de ocurrencia en la dieta y volumen relativo) en un solo estimador de la importancia relativa de cada categoría. El índice de importancia relativa para cada ítem se calculó utilizando la siguiente formula:

$$IRI = FOi\% * (Ni\% + Vi\%)$$

Donde **FO%** es el porcentaje de la frecuencia de ocurrencia del ítem **i**, **N%** es el porcentaje numérico del ítem **i** y **V%** es el porcentaje volumétrico del ítem **i**.

Con los datos obtenidos a partir de la observación de los contenidos estomacales también se calculó el índice RW (*Weighted Resultant Index*) (Mohan & Sankaran, 1988) utilizando la siguiente formula:

$$RW = 100 \times \frac{Q(vi^2 + oi^2)^{1/2}}{\Phi Q (vi^2 + oi^2)^{1/2}}$$

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

Donde, vi es el porcentaje volumétrico del ítem i , oi es el porcentaje de ocurrencia del ítem i , Φ es la tangente inversa de oi / vi y Q es la desviación corregida de Φ de la media. Esta última variable organiza los ítems en orden de importancia a través de la siguiente fórmula:

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

Valores altos del índice RW que a su vez poseen valores de Φ que se encuentren entre 0° y 45° indican un mayor aporte de este ítem en volumen, mientras que valores altos del índice RW que a su vez se ubican entre 45° y 90° indican un mayor aporte de este ítem en frecuencia.

Para determinar el tipo de estrategia alimentaria se utilizó el método de representación gráfica bidimensional de Costello (1990) modificado por Amundsen *et al.* (1996) (Figura 2.2). Este análisis combina la frecuencia de ocurrencia de cada ítem (FO) y la abundancia específica (Pi) de cada ítem y permite representar gráficamente la importancia de la presa, la estrategia de alimentación y los componentes inter e intraindividuales que inciden sobre el ancho del nicho trófico. La abundancia específica de cada ítem se calculó, utilizando la siguiente fórmula

$$Pi = (\sum Si / \sum St) * 100$$

Donde, Si es el valor del contenido estomacal (peso, volumen o cantidad) del ítem en el total de contenidos estomacales y St es el valor total (peso, volumen o cantidad) de contenidos estomacales que tiene el ítem.

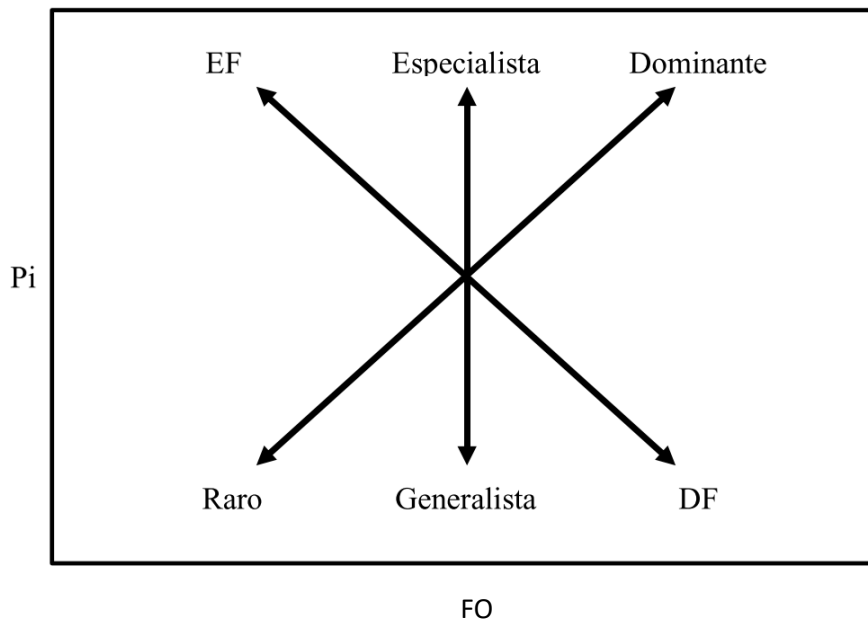


Figura 2.2: Esquema que representa la estrategia alimentaria a partir de la interpretación de la ubicación de los ítems tróficos según Costello (1990), modificado por Amundsen *et al.* (1996). Referencia: Pi: Abundancia específica de cada ítem, FO: Frecuencia de ocurrencia de cada ítem.

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

En el esquema, los valores de los ítems que se ubiquen en el extremo EF denotan que algunos individuos de la población contribuyen a la amplitud de nicho mediante la especialización en diferentes tipos de recursos. En cambio, si los valores de los ítems se ubican en el extremo DF, indica que los organismos de la población utilizan varios tipos de recurso simultáneamente (Amundsen et al., 1996).

Se estimó el nivel trófico de *M. borellii* y *P. argentinus* en función de la importancia de cada presa en la dieta utilizando la siguiente ecuación

$$NT_j = 1 + \sum_{i=1}^n DC_{ji} * NT_i$$

Donde j es el consumidor de la presa i , DC_{ji} es la fracción de la presa i en la dieta de j (calculado a partir del índice de importancia relativa), y NT_i es el nivel trófico de la presa i . Los NT_i de las presas se obtuvieron de estudios previos (resumidos en Saigo et al., 2015).

Para analizar las variaciones en la composición de la dieta entre especies y entre períodos del ciclo hidrosedimentológico (aguas altas vs aguas bajas) se construyó una matriz de disimilitud utilizando los valores de abundancia de cada ítem y el índice de disimilitud de Bray-Curtis. La matriz utilizada se estandarizó doblemente mediante el método de Wisconsin, donde las categorías de alimentos se estandarizan primero por categoría máxima y luego por categorías totales (Oksanen, 2011). Con la matriz obtenida, se llevó a cabo un escalamiento multidimensional no métrico (nMDS) para representar la variación en la composición de la dieta entre especies y periodos del ciclo hidrosedimentológico (aguas altas vs aguas bajas). Luego los factores mencionados anteriormente se introdujeron en un análisis de similitud (ANOSIM) para testear diferencias significativas entre ellos (Clarke, 1993). Con este análisis previamente se corroboró que ambas especies no presentaban diferencias significativas en la composición de la dieta entre las lagunas muestreadas dentro de un mismo ciclo ($p=0.115$, $R=0.03114$) y tampoco la interacción laguna * periodo del ciclo fue estadísticamente significativa ($p=0.373$, $R=0.00417$), por lo que las mismas fueron tomadas como replicas temporales en los análisis subsiguientes. Posteriormente, se realizaron análisis de porcentaje de similitud SIMPER (Clarke, 1993; Clarke & Warwick, 2001) entre los grupos que diferían significativamente en la composición de la dieta para determinar las categorías de presas que más contribuyeron a estas diferencias. Todos los análisis mencionados se realizaron utilizando el paquete “vegan” en R (R Core Team, 2016). Para estimar la amplitud de nicho se calcularon los índices de Levins y Shannon mediante el paquete “spaa” de R (Zhang, 2016). Para estimar el solapamiento de nicho entre las especies se calculó el índice de Pianka a partir de los valores IRI% y se probó si los índices de superposición eran diferentes de los esperados por azar utilizando el algoritmo de aleatorización de

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

superposición RA3 y 9999 permutaciones, a través del paquete EcoSim de R (R Core Team, 2016). Para determinar si las especies presentaron dietas muy diferentes durante los distintos períodos del ciclo se analizó si la varianza observada era mayor a la simulada (esperada por azar) utilizando el programa EcoSim[®] (Gotelli & Entsminger, 2005).

La relación entre las variables ambientales medidas y la composición de la dieta fue analizada mediante un análisis de redundancia (RDA). En primer lugar, se realizó un análisis de correspondencia DCA (*Detrended Correspondence Analysis*) para analizar si el set de datos era heterogéneo u homogéneo siguiendo lo recomendado por Legendre & Gallagher (2001). Como en todos los casos se obtuvieron valores del largo del primer eje del DCA entre 3 y 4 se utilizó un método de ordenamiento lineal (RDA) y se aplicó la transformación de Hellinger. Para estimar el grado de multicolinealidad en los predictores se calcularon los factores de inflación de varianza (VIF) y se fueron eliminando progresivamente del modelo las variables con VIF>20 de acuerdo con el método de selección hacia atrás (Lepš & Šmilauer, 1999). La significancia del modelo y de todos los ejes se analizó mediante la prueba de permutaciones de Monte Carlo, bajo un modelo sin restricciones de 9999 permutaciones ($p<0,01$).

Resultados

Análisis del régimen hidrosedimentológico.

El periodo hidrosedimentológico durante este estudio tuvo una fase de aguas altas con una extensión aproximada de 150 días y valor máximo de altura del río fue de 4,5 metros. Este valor se ubica por debajo de los máximos que marcan los periodos de aguas bajas anterior y posterior (cerca de 5 en ambos casos). Sin embargo, se observa una fase de aguas altas más extensa. En el período de aguas bajas el nivel hidrométrico alcanzó valores mínimos 1,5 metros tal como se observa en la serie graficada.

Parámetros bióticos y abióticos

Durante el estudio las tres lagunas estuvieron permanentemente conectadas al cauce principal. En aguas bajas se registraron mayores porcentajes de macrófitas en los sitios muestreados (Figura 2.4 y Tabla 2.2) y la especie dominante fue *Panicum elephantipes*.

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

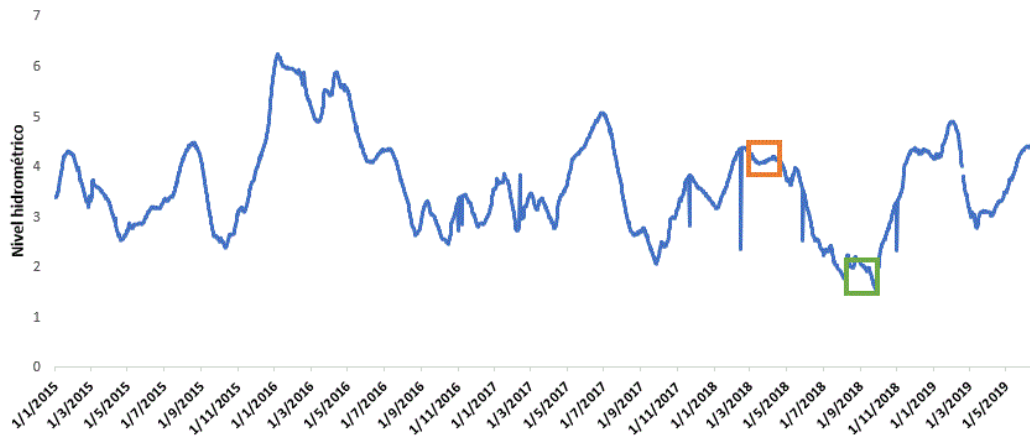


Figura 2.3: Nivel hidrométrico del Rio Paraná (del hidrómetro del túnel subfluvial) correspondiente al periodo de 2015 a 2019. El rectángulo anaranjado demarca el período de aguas altas analizado en este estudio (nivel hidrométrico de entre 4, 5 metros y 4 metros) y el rectángulo verde de aguas bajas (valores hidrométricos menores a 2 metros).

Tabla 2.2 Especies de plantas acuáticas registradas y porcentaje de cobertura (solo vegetación dominante) en sitios de muestreo y períodos hidrosedimentológicos. En negrita se resaltan las especies dominantes

	aguas altas			aguas bajas		
	Irupé	Miní	Ferranda	Irupé	Miní	Ferranda
grado de cobertura (%)	5	10	8	20	35	30
Especies	<i>Panicum elephantipes</i> <i>Pistia stratiotes</i> <i>Salvinia biloba</i> <i>Commelina sp.</i>	<i>Panicum elephantipes</i> <i>Pistia stratiotes</i> <i>Eichhornia crassipes</i> <i>Hydrocotyle rununculoides</i>	<i>Panicum elephantipes</i> <i>Eichhornia azurea</i> <i>Ludwigia peploides</i>	<i>P. elephantipes</i> <i>Nymphoides indica</i> <i>Ludwigia peploides</i>	<i>Panicum elephantipes</i> <i>Eichhornia azurea</i> <i>Nymphoides indica</i> <i>Ludwigia peploides</i> <i>Salvinia biloba</i>	<i>Panicum azurea</i> <i>Nymphoides indica</i> <i>Salvinia biloba</i> <i>Azolla filiculoides</i>
Tipo de vegetación Dominante (de acuerdo con Torres)	flotante	flotante	flotante	flotante	flotante	flotante

et al.

(2018)

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal



Figura 2.4 Fotos tomadas en el área de estudio durante aguas altas (AA) y aguas bajas (AB)

Las variables ambientales (parámetros fisicoquímicos) registradas en cada sitio y fecha de muestreo se detallan en la Tabla.2.3. Se observa que durante aguas bajas las lagunas muestreadas presentaron valores mayores de pH y oxígeno disuelto mientras que la conductividad y la profundidad disminuyeron respecto a las correspondientes a aguas altas.

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

Tabla 2.3 Parámetros ambientales registrados en los sitios de muestreo y períodos hidrológicos.

	aguas altas			aguas bajas		
	Irupé	Miní	Ferranda	Irupé	Miní	Ferranda
pH	7,38	7,38	7,17	8,57	9,42	9,3
Conductividad (us/cm)	105,5	113	95,7	93	79	99
Temperatura(°C)	25,7	23,5	24	23,6	24,1	21
Profundidad(m)	1,6	1,54	2,3	1,1	1,3	1,1
Transparencia (m)	0,18	0,16	0,54	0,4	0,42	0,4
Oxígeno disuelto (%)	46,5	37,99	20,4	92,06	91	77,5
Clorofila <i>a</i>(ug/L)	4,29	10,7	12,14	36,5	34,57	31,4

Composición de la dieta

Un total de 103 ejemplares adultos de *M. borellii* y 84 ejemplares adultos de *P. argentinus* fueron colectados. De los cuales 22 ejemplares de *M. borellii* y 11 ejemplares de *P. argentinus* presentaron índice de repleción 1 por lo cual no fueron utilizados en la caracterización de la dieta. Por otro lado, en la laguna Mini, no se encontraron ejemplares suficientes de *P. argentinus* (n: 5 AA, n=0 AB) en ambas fases del ciclo.

El número de estómagos con índice de repleción 2 y 3 analizados en *M. borellii* fue de 80 (35 en fase de aguas altas y 45 en aguas bajas). Por lo tanto, el porcentaje de vacuidad registrado para esta especie fue 17,6%. Por su parte, de la especie *P. argentinus* se analizaron 73 estómagos (19 durante el periodo de aguas altas y 54 durante el período de aguas bajas) y el porcentaje de vacuidad de los estómagos de esta especie fue de 13,06%.

El espectro trófico de *M. borellii* estuvo representado por los ítems detallados en la Tabla 2.4 pertenecientes a 9 taxa: Annelida, Arthropoda, Amoebozoa, Ascomycota, Sarcomastigophora, Lophotrochozoa, Angiosperma, Chlorophyta, Charophyta (Figura 2.5). Los ítems registrados fueron agrupados en 19 grupos taxonómicos que variaron desde presas muy pequeñas como algas unicelulares a otras de dimensiones mayores como copépodos, efemerópteros y coleópteros (Tabla 2.4). El espectro trófico de *P. argentinus* comprende ítems pertenecientes a 10 phyla: Annelida, Arthropoda, Amoebozoa, Ascomycota, Lophotrochozoa, Rotifera, Angiosperma, Chlorophyta, Charophyta. Los ítems registrados fueron agrupados en 20 grupos taxonómicos (Figura 2.6).

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

Tabla 2.4: Lista taxonómica general de los ítems hallados en los estómagos de las poblaciones analizadas

Items	<i>Macrobrachium borellii</i>	<i>Palaemonetes argentinus</i>
Algas filamentosas		
<i>Oedogonium sp</i>	X	
<i>Microspora sp</i>	X	
Zygnema sp	X	X
<i>Spirogyra sp</i>	X	X
Characeae		X
<i>Nitella sp</i>		X
<i>Chara sp</i>		X
Algas Unicelulares		
<i>Cosmarium sp</i>		X
<i>Cosmarium tumidum</i>		X
<i>Micrasteria furcata</i>		X
Ameba Tecada		
<i>Centropyxis sp.</i>	X	
Fungi		
<i>Alternaria sp</i>	X	
Sarcodina		
Lobosea	X	
Heliozoa	X	
<i>Estatoblasto de Bryozoa</i>	X	X
Hydrachnidia	X	X
Rotifera		
Conochilidae		X
Crustacea		
Cladocera	X	X
Ostracoda	X	X
Annelida		
Oligochaeta	X	X
Insecta		
Diptera		
Tipulidae	X	
Tanypodinae	X	

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

Chironominae	X	X
Ephemeroptera		
Caenidae	X	
Leptohyphes sp		X
Coleoptera	X	
Hydrophiloidea	-	X
<i>Chaetarthria</i> sp		
Huevos	de x	
Gasterópodo		
RESTOS VEGETALES	x	x

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

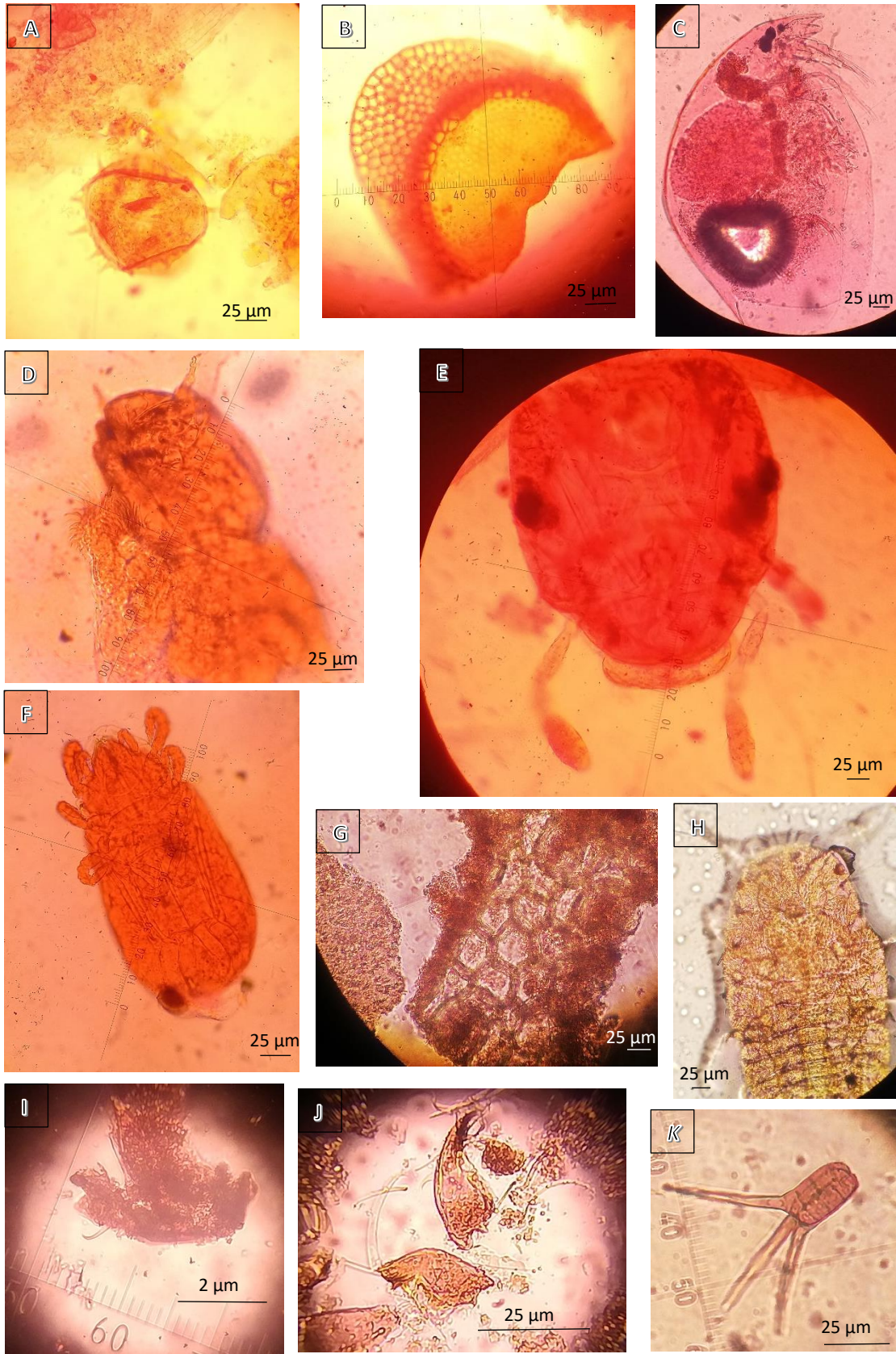


Figura 2.5 Fotografías de los ítems presas registrados en el contenido estomacal de *M. borellii* A) ameba tecada *Centropixis* sp B) estatoblasto de briozoo (C) cladócera (D) larva de Tanyponidae (E) larva de efemeróptero (F) ácaro (G) restos vegetales (H) insecto (I) parte de oligoqueto (J) mandíbulas de larva de Tanyponidae (K) conidio de *Alternaria* sp

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

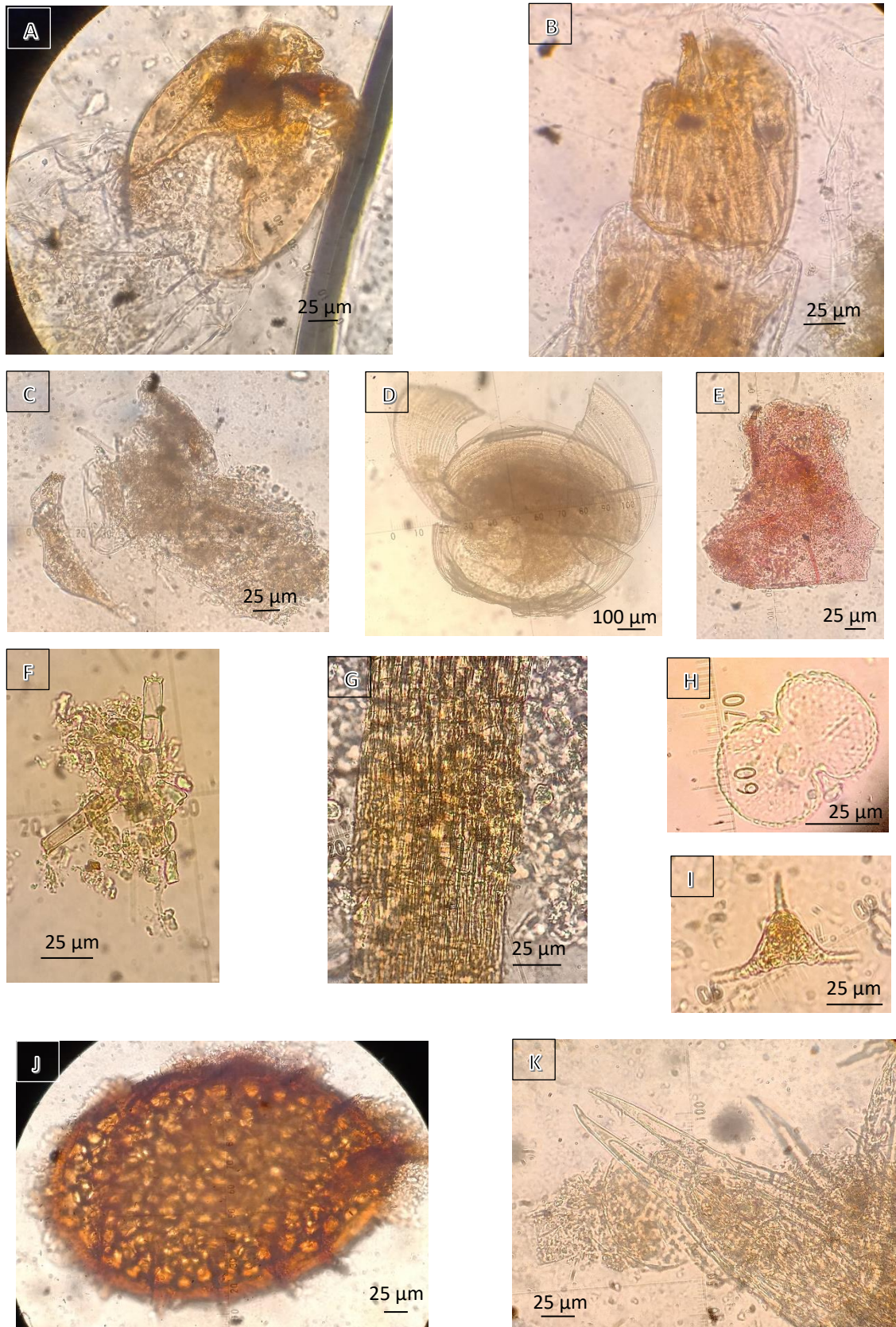


Figura 2.6 Fotografías de los ítems presas registrados en el contenido estomacal de *P. argentinus* A) y B) larvas de quironómidos (C) y (D) ostrácodo (E) parte de un oligoqueto (F) *Oedogonium* sp (G) resto vegetal(H) *Cosmarium* sp (I) *Cosmarium tumidum* (J) núcleo de clorófitas (K) estipuloides de clorófitas.

Estimadores de diversidad

Para el caso de *M. borellii* todos los estimadores de diversidad utilizados mostraron que, en general, 15-18 ejemplares fueron suficientes para representar el espectro trófico (Figura 2.7), mientras en *P. argentinus* 14-18 ejemplares (Figura 2.8). En cada una de las figuras se detallan los valores observados en el presente trabajo (obs: celeste) y los valores sugeridos por los estimadores no paramétricos.

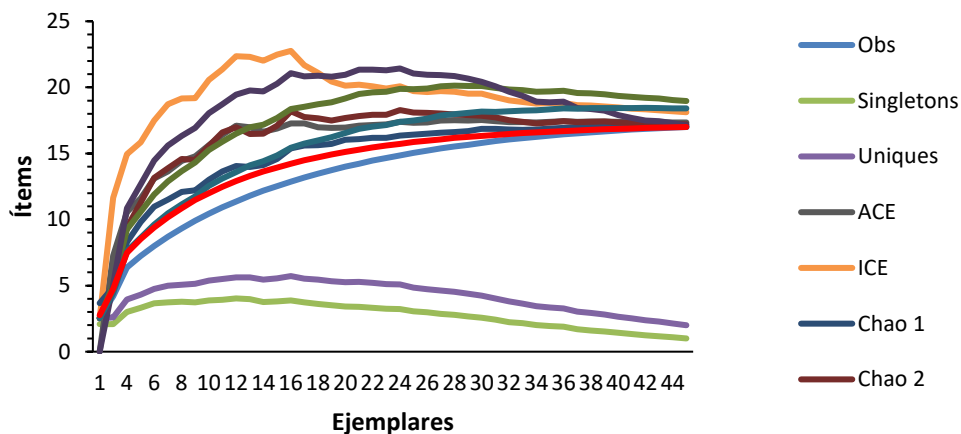


Figura 2.7 *Macrobrachium borellii*, Índices de diversidad calculados para verificar el número de estómagos utilizados para representar el espectro trófico de la especie.

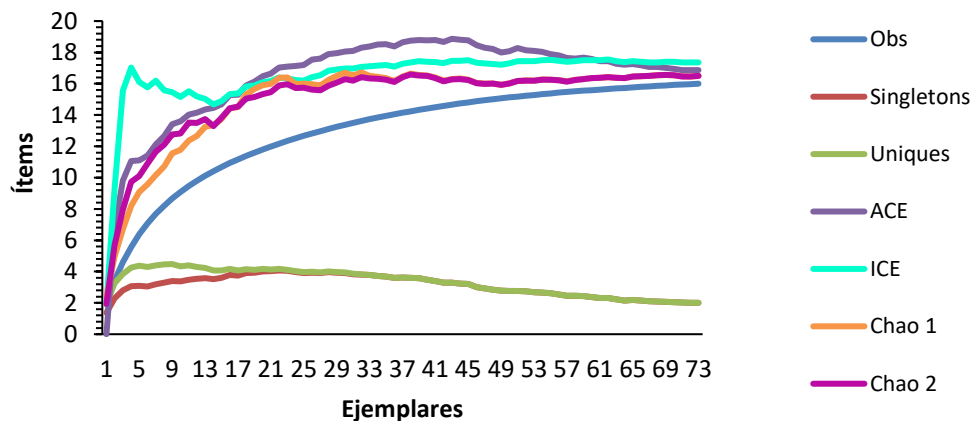


Figura 2.8 *Palaemon argentinus*, Índices de diversidad calculados para verificar el número de estómagos utilizados para representar el espectro trófico de la especie.

Al analizar el espectro trófico de *Macrobrachium borellii* en aguas altas y bajas del ciclo hidrosedimentológico estudiado (Figuras 2.9 y 2.10), se observa que los ítems con mayor importancia relativa son los oligoquetos, las larvas de quironómidos y los restos vegetales en

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

menor medida. Los ítems oligoquetos y larvas de quironómidos muestran tener los mayores índices R_w con un alto aporte en volumen (Figuras 2.11, 2.12). Estos ítems son dominantes en la dieta y el resto de los ítems son esporádicos y con una escasa contribución en volumen y frecuencia. Cabe destacar que en aguas bajas se agregan algunos ítems a la dieta como larvas de tipúlidos y huevos de gasterópodos, que, aunque su contribución en frecuencia y volumen es escasa contribuyen a la amplitud del nicho trófico (Figuras 2.13, 2.14).

Al comparar el espectro trófico registrado en *Palaemon argentinus* en aguas altas y bajas del ciclo hidrosedimentológico estudiado se observan variaciones en la dieta en cada período del ciclo. En aguas altas, se observa que al igual que *M. borellii*, los ítems con mayor importancia relativa son los oligoquetos y las larvas de quironómidos (Figuras 2.15). Los valores del índice de ponderación muestran que el ítem “oligoquetos” es que el más aporta a la dieta durante este período del ciclo y que particularmente aporta en volumen (Figura 2.17). La representación bidimensional de la estrategia alimentaria para esta especie en aguas altas (Figura 2.19) evidencia que el ítem “oligoquetos” es dominante en este período y que algunos individuos se especializan en el consumo de hongos. Cuando se analiza la dieta en aguas bajas, se observa que se agregan algunos ítems tales como rotíferos y núculas de clorófitas (estructuras reproductivas). En este período el ítem con mayor importancia relativa (Figura 2.16), mayor índice de ponderación (figura 2.18) y dominante es “restos vegetales”. Además, se observa que algunos individuos se especializan en el consumo de oligoquetos, y en menor medida de rotíferos (Figura 2.20).

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

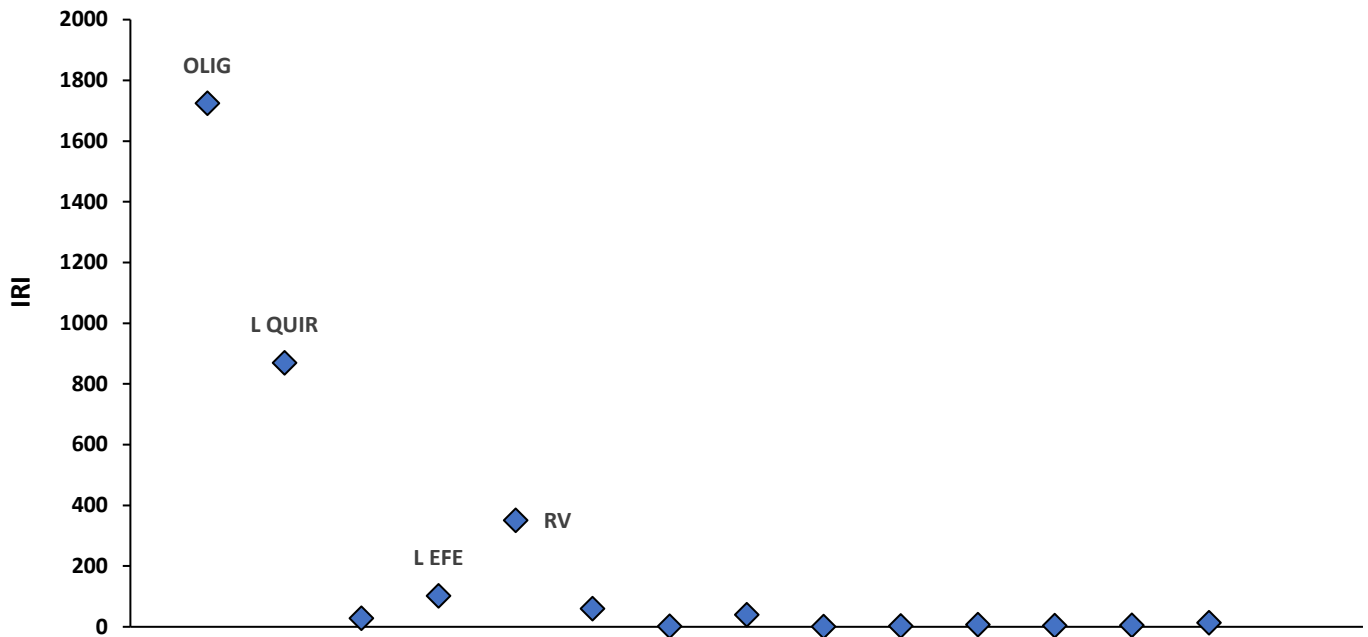


Figura 2.9: Índice de Importancia Relativa (IRI, rombos azules) aplicado a los ítems hallados en las observaciones de contenidos estomacales de *Macrobrachium borellii* en aguas altas. Referencias: OLIG: oligoquetos, L. QUIR: larva de quironómidos, OST: ostrácoda, L. EFE: larva de efemeróptero, R.V: restos vegetales, A F: algas filamentosas, CLAD: cladóceros.

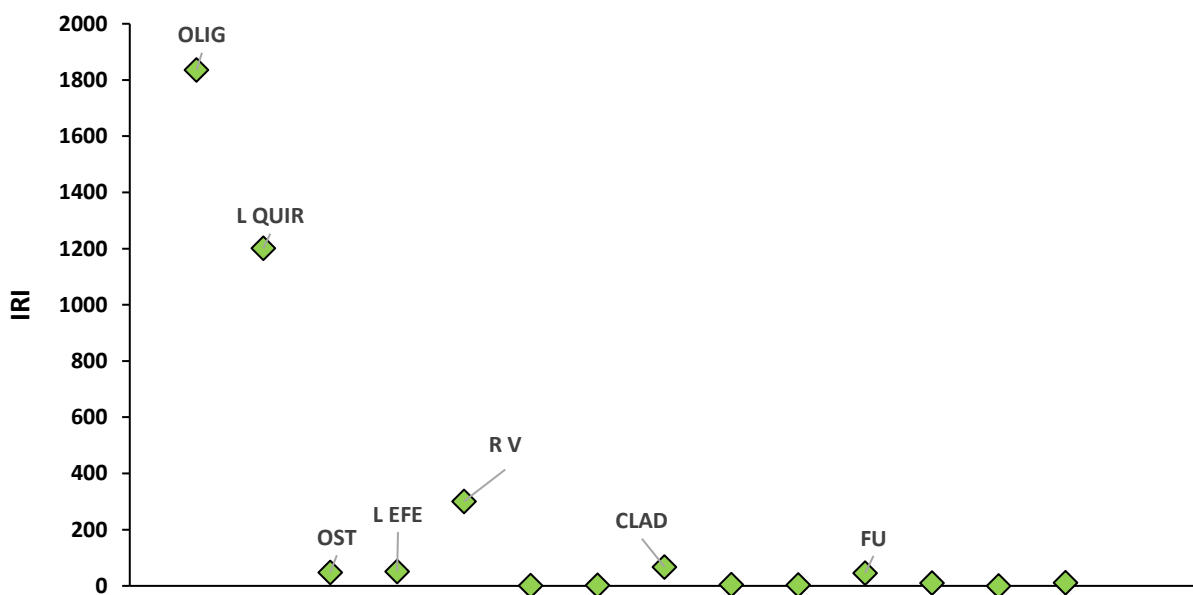


Figura 2.10 Índice de Importancia Relativa (IRI, rombos verdes) aplicado a los ítems hallados en las observaciones de contenidos estomacales de *Macrobrachium borellii* en aguas bajas. Referencias: OLIG: oligoquetos, L. QUIR: larva de quironómidos, OST: ostrácoda, L. EFE: larva de efemeróptero, R.V: restos vegetales, FU: hongos, CLAD: cladóceros.

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

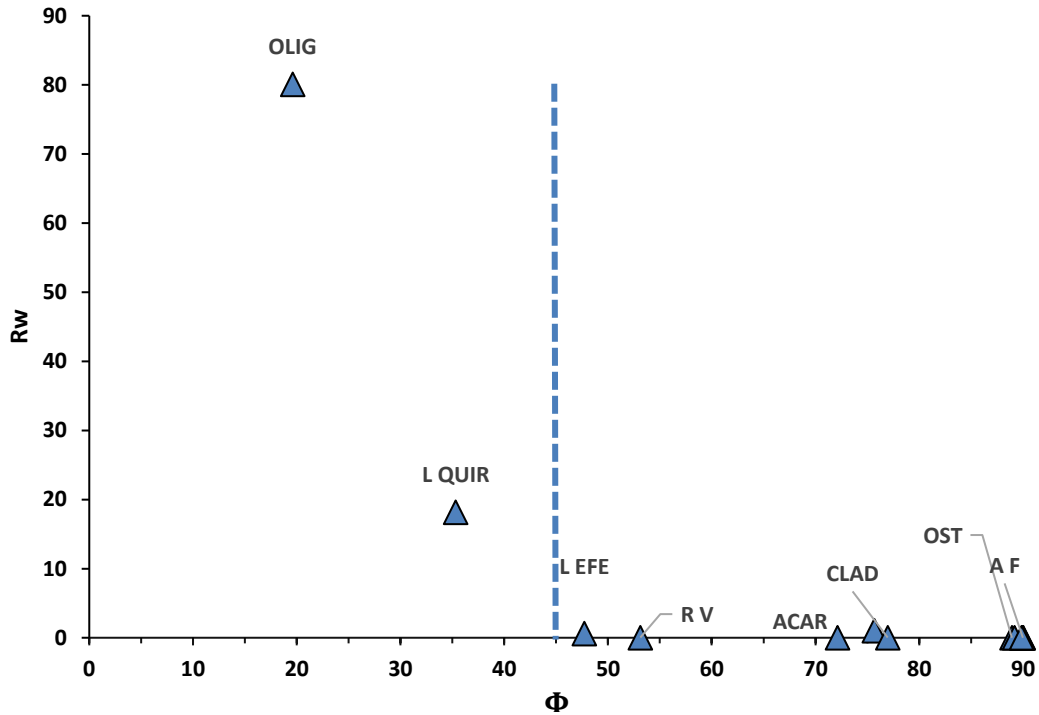


Figura 2.11 Índice de Ponderación aplicado a los ítems hallados en las observaciones de contenidos estomacales de *Macrobrachium borellii* en aguas altas. Referencias: OLIG: oligoquetos, L. QUIR: larva de quironómidos, OST: ostrácoda, L. EFE: larva de efemeróptero, R.V: restos vegetales, A.F: algas filamentosas, CLAD: cladóceros, ACAR: ácaros

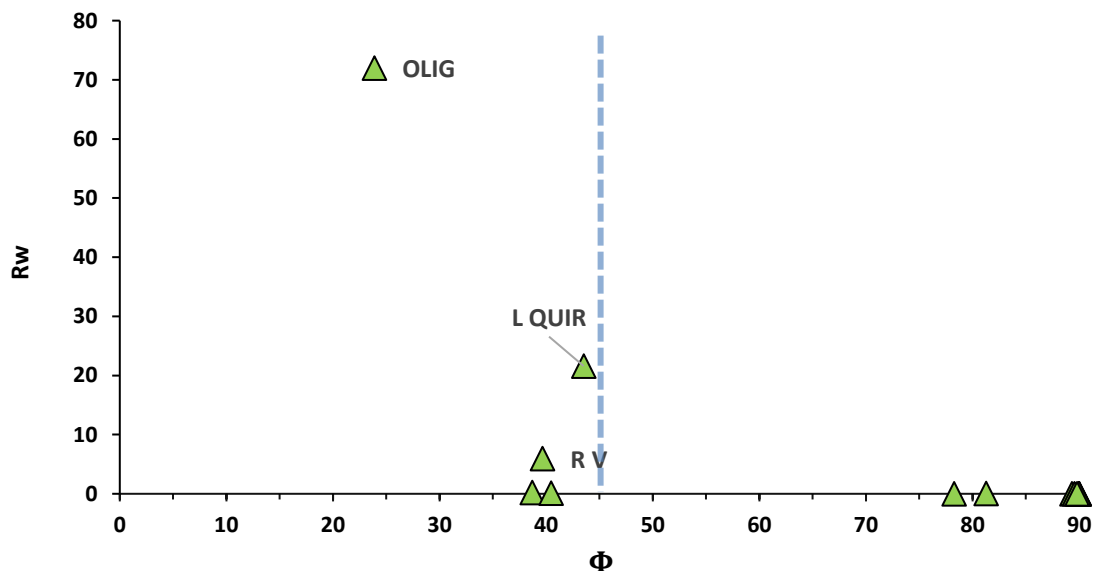


Figura 2.12 Índice de Ponderación aplicado a los ítems hallados en las observaciones de contenidos estomacales de *Macrobrachium borellii* en aguas bajas. Referencias: OLIG: oligoquetos, L. QUIR: larva de quironómidos, R.V: restos vegetales.

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

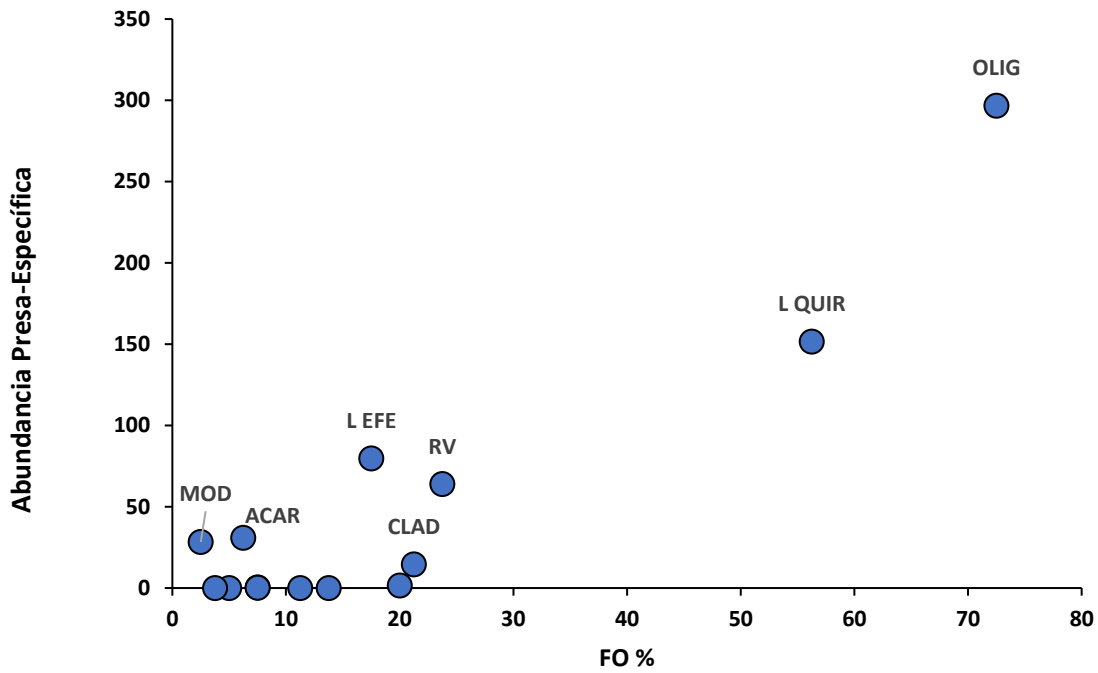


Figura 2.13 Representación bidimensional de la estrategia alimentaria (Gráfico de Costello modificado) de *Macrobrachium borellii* en aguas altas. Referencias: OLIG: oligoquetos, L. QUIR: larva de quironómidos, L. EFE: larva de efemeróptero, R.V: restos vegetales, A.F: algas filamentosas, CLAD: cladóceros, MOD: materia orgánica en descomposición, ACAR: ácaros

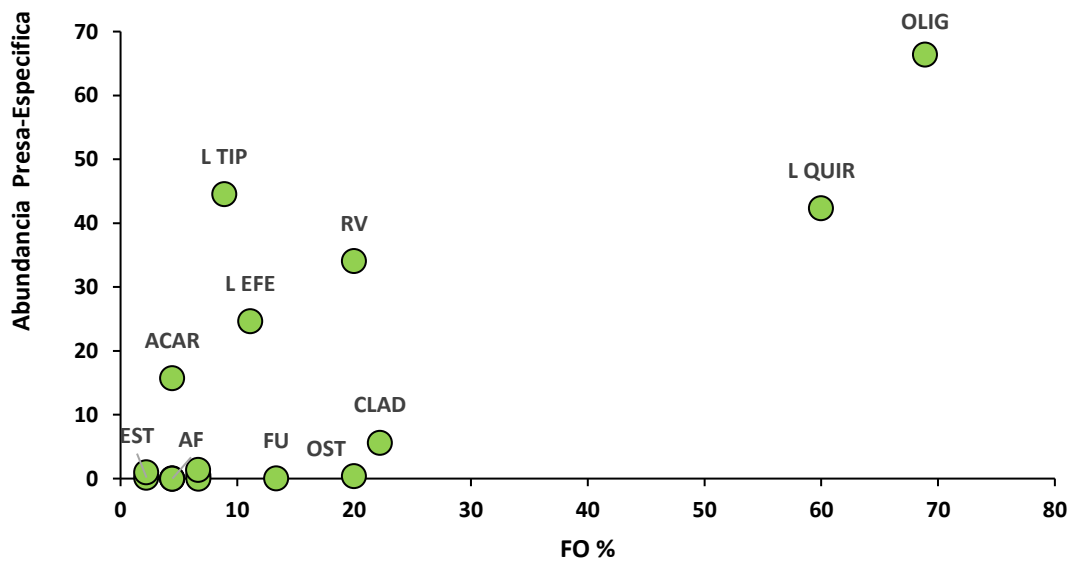


Figura 2.14 Representación bidimensional de la estrategia alimentaria (Gráfico de Costello modificado) de *Macrobrachium borellii* en aguas bajas. Referencias: OLIG: oligoquetos, L. QUIR: larva de quironómidos, OST: ostrácoda, L. EFE: larva de efemeróptero, L TIP: larva de tipúlido, R.V: restos vegetales, A F: algas filamentosas, CLAD: cladóceros, DET: detritos, ACAR: ácaros, FU: hongos

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

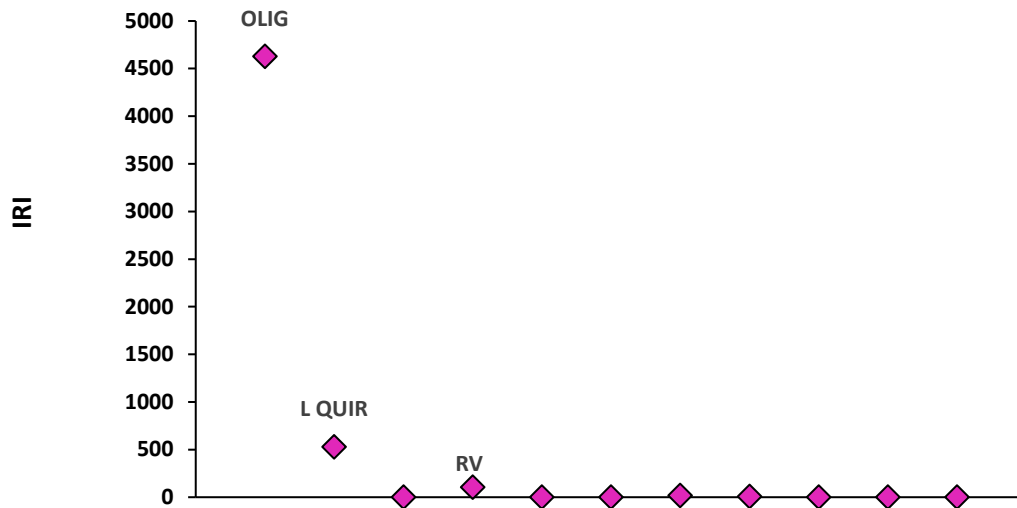


Figura 2.15: Índice de Importancia Relativa (IRI, rombos violetas) aplicado a los ítems hallados en las observaciones de contenidos estomacales de *Palaemon argentinus* en aguas altas. Referencias: OLIG: oligoquetos, L. QUIR: larva de quironómidos.

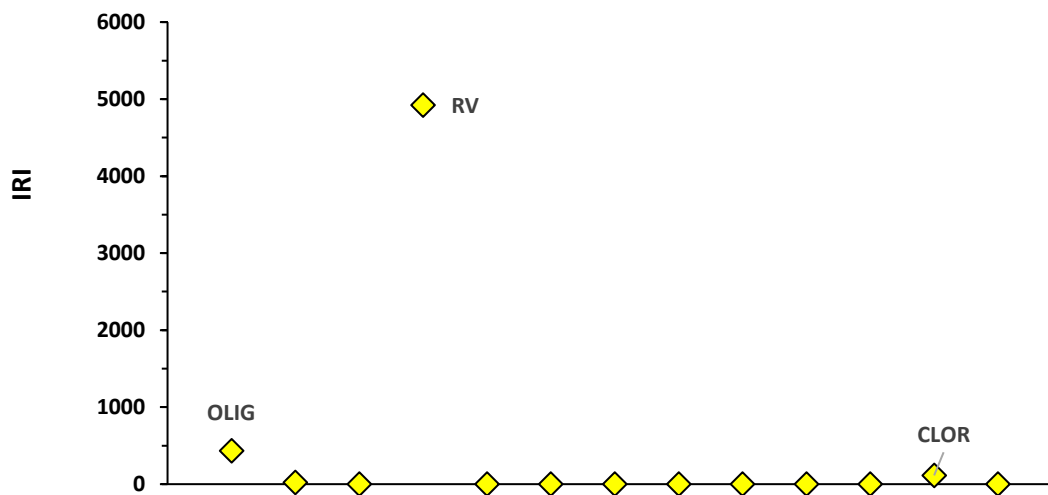


Figura 2.16 Índice de Importancia Relativa (IRI, rombos amarillos) aplicado a los ítems hallados en las observaciones de contenidos estomacales de *Palaemon argentinus* en aguas bajas. Referencias: OLIG: oligoquetos, RV: restos vegetales, CLOR: clorófitas

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

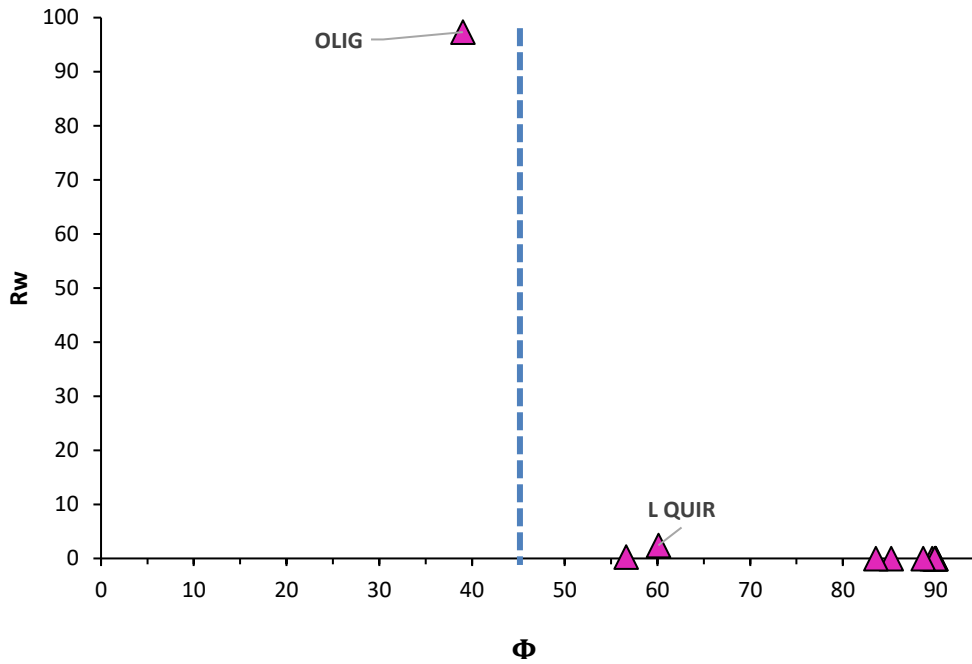


Figura 2.17: Índice de Ponderación aplicado a los ítems hallados en las observaciones de contenidos estomacales de *Palaemon argentinus* en aguas altas. Referencias: OLIG: oligoquetos, L. QUIR: larva de quironómidos, R.V: restos vegetales, CLAD: cladóceros, ACAR: ácaros, L. COLEOP: larva de coleóptero, OST: ostrácodo.

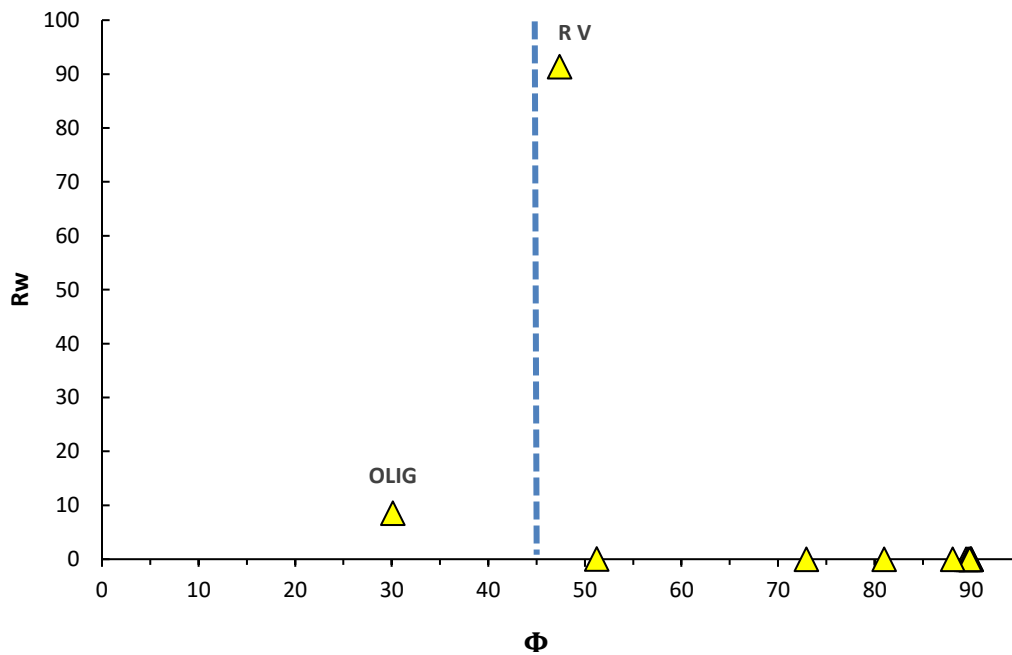


Figura 2.18 Índice de Ponderación aplicado a los ítems hallados en las observaciones de contenidos estomacales de *Palaemon argentinus* en aguas bajas. Referencias: OLIG: oligoquetos, R.V: restos vegetales

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

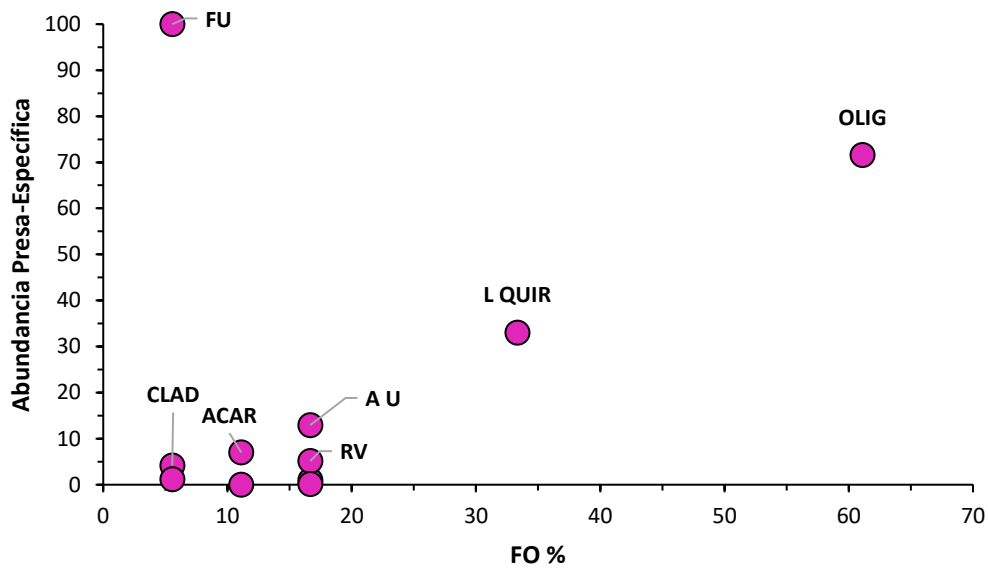


Figura 2.19 Representación bidimensional de la estrategia alimentaria (Gráfico de Costello modificado) de *Palaemon argentinus* en aguas altas. Referencias: OLIG: oligoquetos, L. QUIR: larva de quironómidos, R.V: restos vegetales, CLAD: cladóceros, ACAR: ácaros. FU: fungi, AU: algas unicelulares

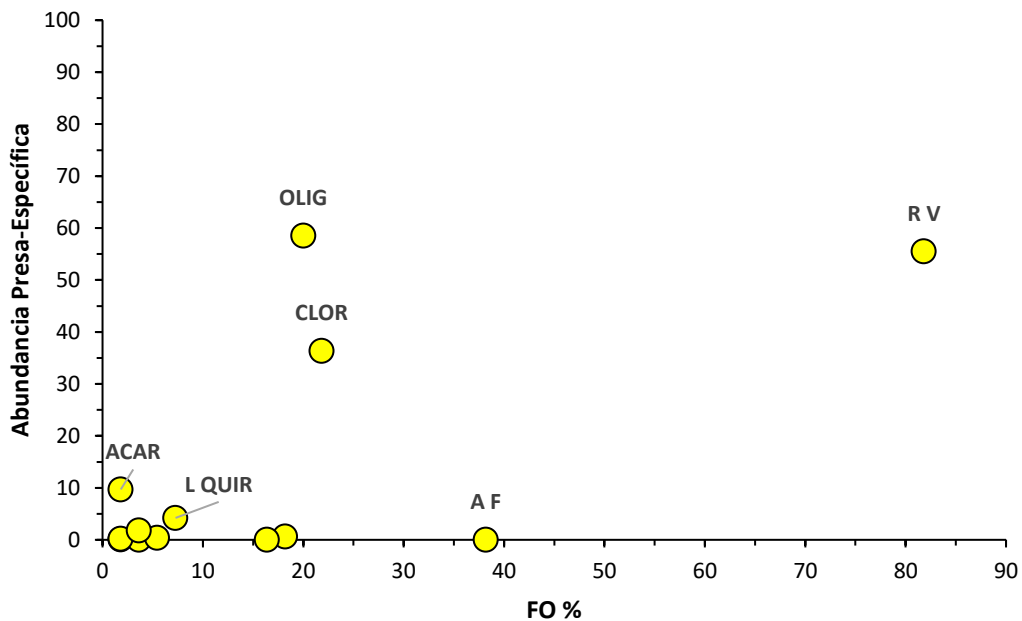


Figura 2.20 Representación bidimensional de la estrategia alimentaria (Gráfico de Costello modificado) de *Palaemon argentinus* en aguas bajas. Referencias: OLIG: oligoquetos, L. QUIR: larva de quironómidos, R.V: restos vegetales, A F: algas filamentosas, ACAR: ácaros, AF: algas filamentosas,

Nivel trófico

Los niveles tróficos (NT) estimados a partir de los análisis de contenido estomacal en aguas altas y bajas fueron 2,8 para *M. borellii* y 2,14 para *P. argentinus*. Desagregando las fases del ciclo, en aguas altas el NT estimado para *M. borellii* fue 2,86 y en aguas bajas 2,90. Mientras que en el caso de *P. argentinus*, el NT estimado en aguas altas fue de 2,97 y en aguas bajas 2,08

Variación de la dieta en los periodos del ciclo hidrosedimentológico

En la Figura 2.21 se presenta el gráfico del escalado multidimensional no métrico (nMDS) que representa la variación en la composición de la dieta entre especies y períodos del ciclo hidrosedimentológico (aguas altas vs aguas bajas). En *M. borellii* no se observaron grandes diferencias en el patrón de distribución de los datos entre aguas altas (triángulo vacío) y aguas bajas (triángulo negro). En *P. argentinus*, durante aguas bajas (círculo gris) los datos se hallan muy dispersos en el eje 1 y con mayor superposición con los de *M. borellii* aguas altas (no coinciden temporalmente). En aguas altas (círculo vacío) los puntos de esta especie se encuentran muy dispersos en el eje 1, pero menos superpuestos con los de *M. borellii* de aguas altas.

El análisis de disimilitud (ANOSIM) muestra diferencias significativas entre especies $R=0,3037$, valor $p=0,001$, y de acuerdo con el porcentaje de disimilitud (SIMPER) las categorías de presas (ítems) que más contribuyeron a estas diferencias ($p<0,05$) fueron: restos vegetales, larvas de quironómidos, oligoquetos, larvas de efemerópteros, clorófitas y algas unicelulares.

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

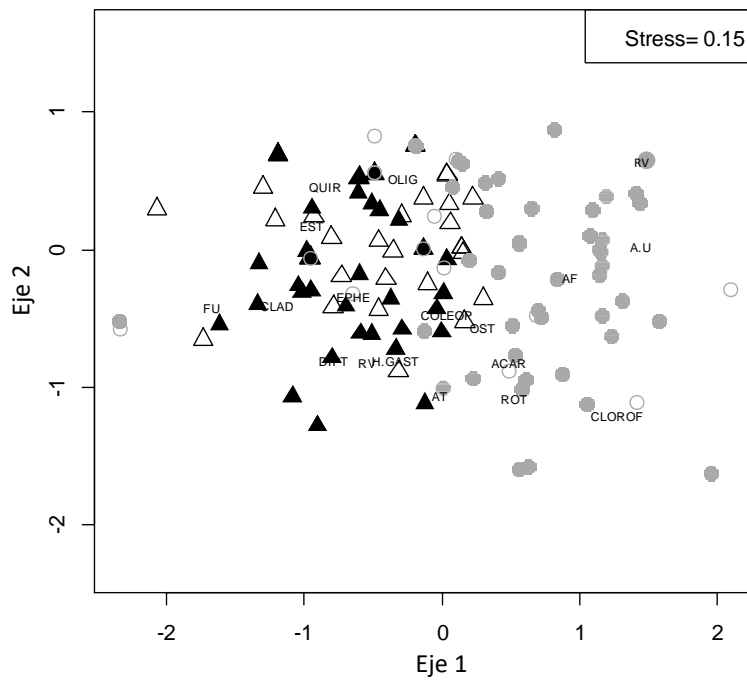


Figura 2.21: NMDS basado en la abundancia relativa de la categoría de alimentos en el contenido estomacal de camarones de *M. borellii* durante aguas altas (triángulo vacío), *M. borellii* durante aguas bajas (triángulo negro), *P. argentinus* durante aguas altas (círculo vacío), *P. argentinus* durante aguas bajas (círculo gris).

Amplitud y solapamiento de nicho

La amplitud de nicho de estas especies de camarones en las fases de aguas altas y bajas del ciclo hidrosedimentológico del río Paraná, a partir de los índices de Levins y Shannon, es mayor en *P. argentinus* (índice de Levins= 3.1, índice de Shannon= 1.4) que la correspondiente a *M. borellii* (índice de Levins= 2.2, índice de Shannon= 1.1). Sin embargo, si se consideran por separado los ítems consumidos por cada especie durante aguas bajas y durante aguas altas (Tabla 2.5), *M. borellii* presenta una mayor amplitud de nicho que *P. argentinus*.

El índice de solapamiento de nicho entre las especies en aguas altas fue de 0,99 (alto solapamiento). El índice de Pianka de solapamiento de nicho (tabla) evidencia que *P. argentinus* durante aguas bajas presenta un bajo solapamiento (<0,4) con *M. borellii*. A su vez, cuando se comparó la varianza observada con la varianza simulada por modelos nulos se obtuvo que las especies tienen dietas diferentes (p varianza observada \geq esperada = 0.00100) por lo que se puede sostener que *P. argentinus* cambia su dieta a lo largo del ciclo alcanzando menores niveles de solapamiento con *M. borellii* durante aguas bajas y utiliza recursos tróficos diferentes.

Tabla 2.5 Índices de amplitud de nicho (Shannon y Levins) calculados para *Macrobrachium borellii* (Mb) y *Palaemon argentinus* (Pa) durante aguas altas (AA) y aguas bajas (AB)

	Mb AA	Mb AB	Pa AA	Pa AB
Shannon	1,08	1,1	0,97	0,91
Levins	2,19	2,25	1,77	1,64

Tabla 2.6 Índice de Pianka (solapamiento de nicho) calculado para *Macrobrachium borellii* (Mb) y *Palaemon argentinus* (Pa) durante aguas altas (AA) y aguas bajas (AB). En negrita se destacan los valores menores a 0.4 que indican un bajo grado de solapamiento de nicho

Índice de	Mb AB	Pa AA
Pianka		
Mb AA		0,998
Mb AB		
Pa AB	0,061	

Composición de la dieta en relación con las variables ambientales

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

Para la especie *M. borellii*, el modelo que incluía transparencia, profundidad, temperatura y macrófitas explicó un 9% ($F=1,75$ $p=7e-04$) de la variación en la composición de la dieta para esta especie. El eje 1 explicó un 3% ($F=2,54$ $p=0,03$) y el eje 2 un 3% ($F=2,21$ $p=0,05$) con las variables ambientales transparencia, profundidad y temperatura estadísticamente significativas ($F=2,1$ $p=0,01$, $F=1,9$ $p=0,01$, $F=1,7$ $p=0,02$, respectivamente).

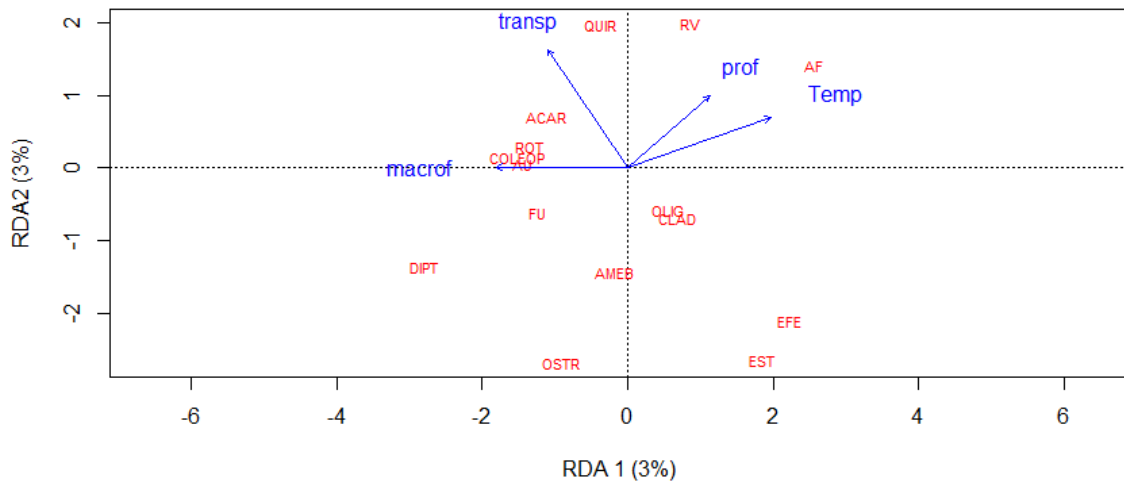


Figura 2.22 Primeros dos ejes del RDA basado en la composición de la dieta de *Macrobrachium borellii*. Las variables explicativas se indican con flechas azules. macrófitas: porcentaje de cobertura, transp: transparencia, temp: temperatura, prof: profundidad, AF: algas filamentosas, RV: restos vegetales; EST: estatoblastos de briozoo, ROT: rotíferos, COLEOP: coleóptera, CLAD: cladópera, CLOR: clorófitas, QUIR; larvas de quironómidos, OLIG: oligoquetos, ACAR: ácaros, OSTR: ostrácodos, AU: algas unicelulares, FU: hongos, AMEB: amebas tecadas, DIPT: larvas de dípteros (tipúlidos).

En *P. argentinus*, el modelo que incluía oxígeno disuelto (%), transparencia, temperatura, explicó 13% ($F=3,3699$, $p=1e-04$) de la variación en la composición de la dieta. El eje 1 explicó un 10% ($F=8,0618$, $p=0,001$) y el eje 2 un 3% ($F=1,43$ $p=0,37$) siendo las variables ambientales oxígeno y transparencia estadísticamente significativas ($F=6,52$, $p=0,001$; $F=2,5417$, $p=0,005$, respectivamente).

El consumo quironómidos, en ambas especies, estuvo relacionado con valores altos de transparencia (Figuras 2.22-2.23). En el caso de *M. borellii*, la profundidad de la laguna y temperatura se relacionó con el mayor consumo de algas filamentosas.

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

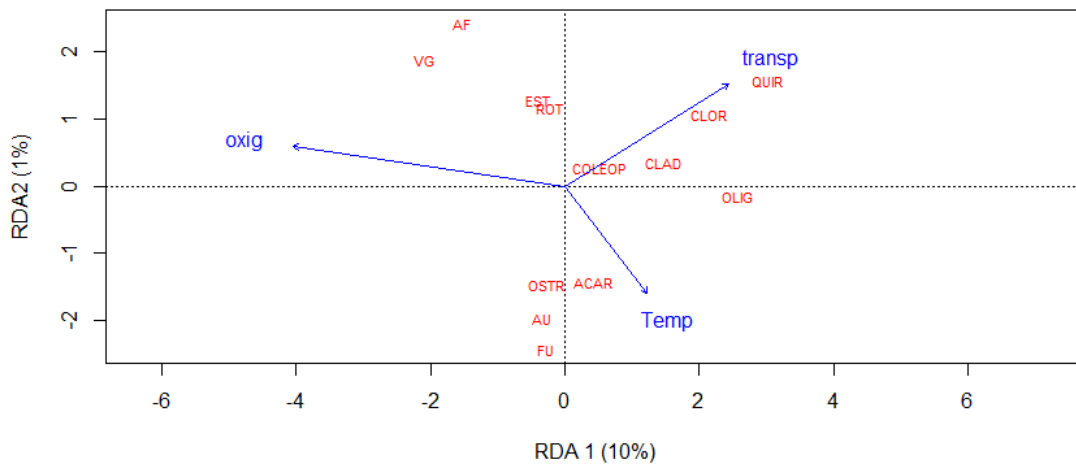


Figura 2.23: Primeros dos ejes del RDA basado en la composición de la dieta de *Palaemon argentinus*. Las variables explicativas se indican con flechas azules. Oxígeno (%): porcentaje de oxígeno disuelto, transp: transparencia, temp: temperatura, AF: algas filamentosas, RV: restos vegetales; EST: estatoblastos de briozoo, ROT: rotíferos, COLEOP: coleóptera, CLAD: cladópera, CLOR: clorófitas, QUIR; larvas de quironómidos, OLIG: oligoquetos, ACAR: ácaros, OSTR: ostrácodos, AU: algas unicelulares, FU: hongos.

Discusión

Los análisis del contenido estomacal desarrollados en el presente capítulo indican que ambas especies presentaron un escaso consumo de algas en aguas altas y en aguas bajas del ciclo hidrosedimentológico estudiado. Se encontró que los ítems mayormente consumidos fueron los restos vegetales, las larvas de quironómidos y los oligoquetos, aunque la importancia de los ítems mencionados varió a lo largo del ciclo hidrosedimentológico y según la especie. Estos resultados contradicen en parte la predicción inicial la cual planteaba que ambas especies presentarían un mayor consumo de algas durante aguas bajas debido a la mayor disponibilidad en el ambiente de este recurso durante este período. Sin embargo, la predicción sí se cumple para el consumo de restos vegetales por parte de *P. argentinus* durante aguas bajas, momento de mayor disponibilidad de este recurso en el ambiente.

A partir del análisis del contenido estomacal, se observó que la dieta de ambas especies se amplía en aguas bajas, debido al aprovechamiento de ítems eventuales tales como huevos de gasterópodos y larvas de tipúlidos en el caso de *M. borellii* y las núculas (estructuras reproductivas) de clorófitas por parte de *P. argentinus*. A su vez, esta especie consume mayor cantidad de rotíferos en aguas bajas los cuales presentan una mayor tasa de crecimiento durante este período de ciclo. Esto se debe a una mayor disponibilidad en el ambiente debido a los mayores tiempos de residencia asociados a este período y las temperaturas favorables para la reproducción de las comunidades de rotíferos (De Paggi & Paggi, 2007). Esta ampliación de los ítems alimentarios en aguas bajas contribuye a la provisión de nutrientes esenciales para responder a los requerimientos metabólicos que implican el ciclo de muda y la reproducción (Jimenez & Kinsey, 2015).

Los análisis de solapamiento de nicho trófico evidencian valores menores de solapamiento en aguas bajas. Estos resultados confirman la predicción planteada al inicio, la cual establecía que ambas especies pueden coexistir vía partición del recurso alimentario, esperándose que el nicho de *P. argentinus* sea menor al de *M. borellii* por el comportamiento agnóstico que presentan estos últimos. Los resultados obtenidos evidencian que la amplitud de nicho de *M. borellii* es mayor que la de *P. argentinus*, esto se debe a que *M. borellii* consume larvas de efemerópteros durante todo el año y larvas de dípteros (tipúlidos) y huevos de gasterópodos durante aguas bajas. Durante aguas bajas el nivel trófico de *P. argentinus* disminuye debido a la mayor importancia de fracción vegetal en la dieta. En el espectro trófico de *P. argentinus* se halló una alta frecuencia de hongos. A su vez, observamos que algunos de los restos vegetales provenientes de hojas en descomposición estaban colonizados por hongos, por lo que consideramos que estos últimos elementos podrían haber sido consumidos conjuntamente.

Capítulo 2: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis del contenido estomacal

Esto podría contribuir a la biodisponibilidad y consecuente asimilación por parte de los camarones de los nutrientes presentes en las plantas (Zimmer & Topp, 2000).

En cuanto a los factores ambientales que inciden en la dieta, se ha evidenciado que en ambas especies el consumo de quironómidos está relacionado con mayores niveles de transparencia lo cual ocurre en aguas bajas cuando hay una menor carga de sedimentos en el sistema (Junk et al., 1989). Durante aguas altas el consumo de algas filamentosas por parte *M. borellii* está relacionado con mayores valores de temperatura y profundidad. Esto podría deberse a que las temperaturas más cálidas aumentan las tasas de metabolismo microbiano, el ciclado de nutrientes, la producción primaria y la alimentación de los animales ectotermos (Winemiller & Welcomme, 2004). Los análisis de redundancia RDA mostraron que las variables relevadas explicaron un 6% del espectro trófico de *M. borellii* y un 13% del espectro trófico de *P. argentinus*. Esto puede deberse a que ambas especies son selectivas, especialmente *M. borellii* en cual se obtuvo un porcentaje explicación particularmente bajo y por lo que la dieta no depende de las variables ambientales. Por otro lado, que *P. argentinus* cambie la dieta en aguas bajas podría responder al cambio en alguna variable ambiental no analizada directamente, como por ejemplo un mayor nivel de competencia interespecífica producido por el aumento de la densidad poblacional de ambas especies de camarones al disminuir el nivel del agua (Torres et al. 2016).

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

Introducción

En las últimas décadas, la comprensión del funcionamiento de las tramas tróficas se ha incrementado notablemente, debido al desarrollo de nuevos enfoques empíricos que incluyen el análisis de los isótopos estables (Layman et al., 2007; Schiesari et al., 2009; Vander Zanden et al., 2015; Zanden & Rasmussen, 2001). Las proporciones de isótopos estables de hidrógeno ($^2\text{H}/^1\text{H}$), carbono ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), nitrógeno ($^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) y oxígeno ($^{18}\text{O}/^{16}\text{O}$) pueden proveer información sobre el origen de recursos utilizados por los organismos (Fellerhoff et al., 2003; Wantzen et al., 2002). Una de las principales ventajas de los enfoques que utilizan proporciones de isótopos estables es que brindan información integrada temporalmente (semanas a meses) sobre los hábitos alimentarios del consumidor y reflejan los alimentos que realmente son asimilados (Davis et al., 2012). El uso de isótopos estables para caracterizar la dieta de un consumidor se basa en que las proporciones de estos elementos en un consumidor reflejan las de su presa. Esta particularidad hace que esta herramienta de análisis sea superadora respecto a los sesgos que introducen otros métodos que no pueden diferenciar entre los ítems consumidos y los asimilados (Boecklen et al., 2011). La proporción de isótopos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) cambia muy poco al pasar de un nivel trófico a otro, pero suele variar considerablemente entre diferentes organismos fotosintéticos (plantas C3, C4, algas, entre otros). De esta manera, el $\delta^{13}\text{C}$ puede ser utilizado para trazar la fuente última de carbono (DeNiro & Epstein, 1978; Peterson & Fry, 1987; Fry, 2008). Por otro lado, las proporciones de isótopos estables de nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) se utilizan para estimar la posición trófica de un consumidor (Peterson et al., 1987; Post, 2002; Michener & Lajtha, 2008) ya que los valores de $\delta^{15}\text{N}$ muestran un enriquecimiento gradual y considerable que puede variar entre 2 y 5‰ con cada nivel trófico (factor de discriminación isotópico) (Layman et al., 2012).

Varias herramientas analíticas están ahora disponibles para determinar aspectos de la estructura de la red trófica mediante el uso de isótopos estables, las cuales proporcionan información acerca de las fuentes primarias de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) del consumidor y su nivel trófico en la red alimentaria ($\delta^{15}\text{N}$). El desarrollo de modelos de mezcla para analizar proporciones de isótopos estables dentro de un marco bayesiano permite estimar cuantitativamente la contribución relativa porcentual de las fuentes alimenticias a la formación de tejidos del consumidor (Phillips & Gregg, 2003; Layman et al., 2012; Moore & Semmens, 2008; Semmens,

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

Ward, Moore, & Darimont, 2009). Así también, la posición trófica o nivel trófico (NT) es un descriptor importante que se utiliza para caracterizar el papel ecológico de los consumidores en las redes alimentarias (Quezada-Romegialli et al., 2018). Su cálculo a través de modelos bayesianos permite incluir la variabilidad individual y la propagación del error de muestreo (por ejemplo, del factor discriminación isotópica y de las líneas de base). La cuantificación y superposición de nichos es de interés para muchos ecólogos, y el uso del análisis de isótopos estables en ecología ha dado forma a gran parte del desarrollo reciente en esta área (Swanson et al., 2015). Los valores isotópicos de los consumidores pueden ser representados en el espacio δ y se han utilizado para explorar cuestiones que tradicionalmente residían dentro del dominio de la teoría del nicho ecológico, aspecto formalizado en el concepto de “nicho isotópico” por Newsome et al. (2007). Otra cualidad del nicho isotópico es que permite examinar la variabilidad temporal de las dietas mediante el análisis de tejidos con diferentes tasas de recambio isotópico, lo cual es pertinente para estudiar individuos con comportamiento trófico amplio (Perga & Gerdeaux, 2005). Como resultado, se han renovado los esfuerzos para explorar la plasticidad trófica de las especies y la influencia que tienen los factores naturales y/o humanos en la adaptabilidad estructural de las redes tróficas (Pool et al., 2017). Finalmente, el enfoque bayesiano SIBER (*Stable Isotope Bayesian Ellipses in R*) combinado con las métricas comunitarias propuestas por Layman et al. (2007) han permitido la comparación de las variaciones espaciales y temporales en la amplitud de nichos tróficos y en la diversidad trófica entre consumidores acuáticos (Jackson et al., 2012).

Un aspecto fundamental de cualquier red trófica es discernir cual es la fuente de producción primaria que sustenta a las poblaciones de consumidores (Winemiller & Welcomme, 2004). En líneas generales los análisis de los isótopos estables indican que las fuentes de producción dominantes para los grandes consumidores en las redes alimentarias de las llanuras aluviales de los ríos parecen ser el fitoplancton, el perifiton y la materia orgánica particulada fina que proviene de las algas (Winemiller & Welcomme, 2004). Para el río Paraná Medio se han realizado algunos estudios que analizaron las fuentes de carbono mediante isótopos estables, Marchese et al. (2014) encontraron en los consumidores analizados una alta contribución de las macrófitas C3 y baja de las macrófitas C4. A su vez, se demostró que las firmas isotópicas de fuentes de recursos no difirieron entre los períodos de aguas bajas y altas. Por otro lado, Saigo et al. (2015) a partir de la construcción de un modelo de red trófica para invertebrados bentónicos en una laguna perteneciente a la llanura de inundación del río Paraná Medio caracterizaron a *Palaemon argentinus* y a *Macrobrachium borellii* como depredadores, aunque, sugirieron que las relaciones tróficas pueden experimentar fluctuaciones periódicas en la disponibilidad de

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

recursos dadas por la dinámica de pulsos. Por lo que resulta fundamental indagar más profundamente sobre la incidencia de este factor en la estrategia y dinámica trófica de las mencionadas especies.

Objetivos

- Establecer los niveles tróficos de *Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus* en la trama trófica mediante el análisis de proporciones de isótopos estables de nitrógeno
- Conocer la contribución relativa de las fuentes de producción primaria a la dieta de los camarones a través del análisis de isótopos de carbono en aguas altas y aguas bajas del ciclo hidrosedimentológico.
- Evaluar posibles cambios que ocurran en la estructura de las tramas tróficas durante el ciclo hidrosedimentológico.

Materiales y Métodos

Obtención de muestras

La toma de muestras se realizó en simultáneo a la toma de muestras para contenido estomacal en las lagunas Irupé, Miní y Ferranda (descriptas en el capítulo 2) durante las fases de aguas altas y bajas. Se colectaron camarones de *M. borellii* y *P. argentinus* con copos de mano (Collins et al. 2007) los cuales fueron transportados al laboratorio del INALI (Instituto Nacional de Limnología) en recipientes plásticos con agua de río y provistos de aireadores. Tal como se mencionó en el capítulo 2, no se colectaron aquellos organismos cuyo tegumento mostraba indicios de estar en pre y post muda ya que los mismos podrían presentar variaciones en la actividad de forrajeo (Lipcius & Herrnkind, 1982, Jernakoff et al., 1993, Castañeda-Fernández de Lara et al., 2005). Se recolectaron las siguientes fuentes potenciales de carbono: seston (fitoplancton + zooplancton + materia orgánica fina suspendida), epipelon, epifiton adherido a macrófitas, bentos y pleuston. También se recolectaron macrófitas en todo los muestreos pero las mismas no fueron analizadas posteriormente. Esta decisión se tomó por razones presupuestarias y por qué existían datos previos que indicaba que las proporciones de isótopos estables de este grupo no varía significativamente entre lagunas con diferente tipo de conexión ni tampoco en periodos contrastantes del ciclo hidrosedimentológico (Marchese et al, 2014; Saigo et al, 2015). Teniendo en consideración lo mencionado previamente, los valores isotópicos de macrófitas fueron extraídos de Marchese et al. 2014 (especies C3: *Eichhornia crassipes*, *Ludwigia peploides*, *Pistia stratiotes*, *Salvinia biloba*, *Limnobiium laevigatum*, *Nymphoides indica*, *Ceratophyllum demersum*, *Polygonum sp*) en la cual se tomaron muestras en una laguna con las mismas

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

características que las analizadas en esta tesis (conexión permanente), durante ambos periodos del ciclo y no se observaron variaciones significativas para este recurso en los diferentes periodos de ciclo hidrosedimentológico (ANOVA, $p > 0.05$). Cabe destacar que en la presente tesis los valores de las plantas C4, estaban muy alejados a los valores obtenidos para camarones por lo que no se consideró este recurso para los siguientes análisis, esto coincide con lo observado por Marchese et al. (2014) y por Saigo et al. (2015).

Las muestras de epipelon fueron tomadas en los 2 cm superiores de la superficie extraída con draga Ekman manual (225 cm²). Luego estas muestras se mantuvieron refrigeradas a 4°C y al resguardo del sol. Para obtener las muestras de seston se recolectaron 3 muestras independientes de agua subsuperficial (1L) con una red de 25 µm de malla, las cuales se conservaron a 4°C hasta su transporte al laboratorio. Se recolectaron invertebrados bentónicos mediante el uso de una draga Ekman (225 cm²). Para obtener muestras de pleuston se colectaron macrófitas las cuales fueron inmediatamente colocadas en bolsas plásticas selladas. Para establecer la línea de base isotópica (consumidores primarios) de la vía planctónica se colectaron de la vegetación caracoles de la especie *Omalonix* sp, para la línea de base de la vía bentónica se utilizaron oligoquetos y quironómidos.

Acondicionamiento de las muestras en laboratorio

Las muestras de epipelon fueron limpiadas del detrito siguiendo la metodología de separación por densidad utilizando solución de sílice (LUDOX[®]) propuesta por Hamilton et al. (2005). Siguiendo esta metodología se realizaron centrifugaciones sucesivas de submuestras 10-mL de la suspensión de partículas concentradas hasta que eventualmente se obtuvo suficiente material para su análisis con isótopos. La capa de epipelon (capa superior generalmente de color verde) se removió con una pipeta y centrifugó varias veces a través agua desionizada para eliminar la sílice. El concentrado resultante se colocó en vasos de precipitado y secados en estufa de 50°C hasta peso constante.

Las muestras de epifiton adherido a macrófitas fueron sonicadas (Ultrasonic Cleaner TESTLAB) a temperatura ambiente por periodos de dos minutos hasta observar material desprendido. Luego el epifiton fue retirado cuidadosamente de tallos y hojas utilizando un pincel de cerda suave y observadas bajo lupa para retirar material carbonatado y otros restos orgánicos. Las muestras fueron colocadas en vasos de precipitado y secadas en estufa de 50°C hasta peso constante.

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

La macrofitas del ambiente fueron colocadas y lavadas sobre mallas mosquiteras bajo bateas blancas iluminadas para recolectar los organismos del pleuston, los cuales fueron separados en grupos funcionales. Las muestras de bentos fueron filtradas para disminuir la cantidad de sedimentos finos con tamiz de 200 μm y luego colocadas en cubetas blancas para la extracción de los organismos obtenidos. Los individuos colectados fueron dejados 12 hs. en agua deionada para asegurar el vaciamiento de sus tractos digestivos. Luego, los organismos más abundantes fueron identificados y agrupados en grupos funcionales, lavados con agua destilada y congelados a $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$.

Las muestras de seston se pasaron por filtros de fibra de vidrio (Whatman GF / F) previamente quemado a $450\text{ }^{\circ}\text{C}$ y luego los filtros GF/F fueron observados bajo lupa para remover restos carbonatados.

Los individuos del género *Omalonix* sp. fueron sacrificados bajo métodos de eutanasia (Sneddon, 2015) y posteriormente se extrajeron muestras del músculo del pie. Los camarones fueron sacrificados bajo métodos de eutanasia (Sneddon, 2015) y luego fueron identificados a nivel especie y medidos (LC) para utilizar ejemplares adultos. Bajo lupa estereoscópica se extrajeron muestras de músculo del abdomen y hepatopáncreas.

Todas las muestras fueron secadas a 50°C hasta peso constante, molidas con mortero y colocadas en cápsulas de estaño y las mismas se guardaron hasta su envío en desecador.

Análisis de las proporciones isotópicas

Las determinaciones de isótopos estables de carbono y nitrógeno fueron realizadas en el Centro para isótopos estables (*Center for Stable Isotopes, CSI*) en la universidad de Nuevo México, Albuquerque, NM. Las proporciones fueron convertidas en unidades δ utilizando valores estándares:

$$\delta = [(R_{\text{muestra}}/R_{\text{estandard}}) - 1] * 1000$$

Siendo *Pee Dee Belemnite* el $R_{\text{estandard}}$ para el $\delta^{13}\text{C}$ y el nitrógeno atmosférico el $R_{\text{estandard}}$ para $\delta^{15}\text{N}$. Además, se calculó la relación C: N de cada muestra. Las proporciones isotópicas de los organismos acuáticos fueron normalizadas cuando las relaciones C: N eran superiores a 3.5, utilizando la fórmula propuesta por Post et al. (2007):

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{normalizado}} = \delta^{13}\text{C}_{\text{sin tratar}} - 3,32 + 0,99 \times \text{C:N}$$

Donde C: N es la relación carbono/nitrógeno de la muestra.

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

Las proporciones isotópicas de las muestras de zooplancton y seston fueron normalizadas mediante la fórmula propuesta por Pomerleau et al. (2014) para este grupo y validado en Marcus et al. (2017):

$$\delta^{13}\text{C}_{\text{normalizado}} = (0,884 * \delta^{13}\text{C}_{\text{sin tratar}}) + 0,617$$

Análisis estadísticos

Se utilizó PERMANOVA, un análisis no paramétrico de análisis de varianza multivariado (Anderson, 2001) para determinar el grado de variación en las proporciones de isótopos dentro del conjunto de datos. Se creó una matriz de similitud euclidiana a partir de las proporciones de isótopos de carbono y nitrógeno de cada muestra y se utilizaron 999999 permutaciones para evaluar el grado en que las proporciones de isótopos de las fuentes (macrófitas C3, seston, epifiton) y los consumidores (efectos fijos: herbívoros, colectores- recolectores, camarones) diferían entre lagunas (efectos fijos: Irupé, Miní, Ferranda) y periodos del ciclo hidrosedimentológico (efectos fijos: Aguas Altas y Aguas Bajas). Se evaluaron las interacciones entre estos factores para determinar la cantidad de variación estacional en las proporciones de isótopos de cada grupo. También se realizó el mismo análisis para comparar las dos especies de camarones con las lagunas y los períodos del ciclo como efectos fijos. El análisis de PERMANOVA se realizó con el paquete *vegan* (Oksanen et al., 2020) en R (www.r-project.org).

Para calcular el nivel trófico (NT) de los camarones en cada laguna y periodo del ciclo se utilizó el programa de R *tRophicPosition* (Quezada-Romegialli et al., 2018). El mismo combina simulaciones de cadenas Monte Carlo a través de JAGS y análisis estadísticos. Para los gráficos se utilizó el modelo completo de dos líneas base de R. (incluido el fraccionamiento para $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$). Este enfoque implementa un análogo bayesiano de la estimación de dos fuentes de la posición trófica descrita por Post (2002). Se utilizaron dos consumidores primarios, uno de biofilm bentónico (vía bentónica) oligoquetos y quironómidos, y consumidores primarios de macrófitas (vía pelágica) del género *Omalonix* sp. El factor de fraccionamiento empleado para cada tejido fue el obtenido de los resultados del capítulo 1. Los modelos se corrieron con 200000 interacciones, 200000 *burnin*, 5 cadenas y 20000 adaptativos.

Para observar los patrones de flujo de energía entre los recursos y los consumidores acuáticos se realizaron bi-plots con los valores de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ obtenidos. Para determinar la contribución proporcional de cada fuente: macrófitas, colectores-recolectores (Oligochaeta y Chironomidae), seston, epifiton se utilizó el paquete MIXSIAR (Ward, 2018). El factor de discriminación que se utilizó para cada tejido fue el estimado en el capítulo 1. Se corrió un modelo para cada especie,

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

para cada periodo del ciclo y para cada tipo de tejido. Las lagunas se utilizaron como factor fijo y sin efecto continuo. La estructura del error en el modelo incluyó error residual y de proceso. Se usaron tres cadenas Markov Monte Carlo (MCMC) para ajustar el modelo de mezcla y se evaluó la convergencia usando el diagnóstico Gelman-Rubin (Gelman et al. 2003). Se corrieron modelos con *prior* no informativas, moderadamente informativas y altamente informativas con los valores IRI obtenidos para las presas de mayor importancia siguiendo a Stock et al. (2018). El modelo de mejor ajuste fue determinado por el criterio de información de desviación (DIC) (se seleccionaron los modelos con menor DIC). Los modelos convergieron después de 300,000 iteraciones de 3 cadenas con un *burn-in* de 200,000 iteraciones.

También se analizó amplitud de nicho con el cálculo del área estándar las elipses bayesianas de los isótopos estables corregida para muestras pequeñas (SEAc) mediante el uso del paquete SIBER (Jackson et al., 2011). El área de elipse estándar (SEA) proporciona una estimación bivariada del nicho isotópico ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) y abarca la diversidad relativa de los recursos utilizados dentro de una población. El SEAc contiene alrededor del 40% de los datos isotópicos y representa el nicho isotópico central de cada individuo mientras se corrige el tamaño de la muestra. Se utilizó la prioridad *Inverse Wishart* en la matriz de covarianza Sigma y la prioridad normal vaga en las medias, mientras que los parámetros de muestreo se establecieron en dos cadenas ejecutadas para 1.000.000 iteraciones, con un *burnin* de 100.000 e intervalo de adelgazamiento de 10. Para probar si la elipse de una especie era más pequeña (o más grande) que la de la otra especie, se calculó la probabilidad de que su distribución posterior sea más pequeña o más grande. Esto se logró al comparar cada par de trazos posteriores de ambos grupos para determinar el de menor magnitud. Luego se calculó la proporción de trazos que fueron más pequeños, y se utilizaron como *proxies* directos de la probabilidad de que la distribución posterior de un grupo (del tamaño de la elipse en este caso) era más pequeña que la del otro (Jackson et al., 2011).

Se calculó la superposición de nichos de *M. borellii* y *P. argentinus* con el paquete de R nicheROVER (Swanson et al., 2015). La superposición de dos especies cualesquiera se define como la probabilidad de que un individuo de una especie se encuentre dentro del nicho trófico total de la otra especie. Este enfoque incorpora incertidumbre estadística mediante el uso de métodos bayesianos y es insensible al tamaño de la muestra (Swanson et al., 2015). Se realizaron 1.0000 corridas con una probabilidad de 95% (nivel de alfa = 0,95). Estos análisis se llevaron a cabo en R (R Development Core Team, 2014).

Se calcularon las métricas comunitarias de amplitud de nicho (Layman et al., 2007) de los siguientes grupos de consumidores: camarones (*M. borellii* y *P. argentinus*), consumidores

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

primarios (*Omalonix*), colectores-recolectores (oligoquetos y quironómidos) con el paquete SIBER (Jackson et al., 2011) en R. Estas métricas brindan información sobre el rango de los consumidores en $\delta^{13}\text{C}$ (CR, es decir, una medida de la variabilidad de $\delta^{13}\text{C}$ en los recursos basales), rango en $\delta^{15}\text{N}$ (NR, un proxy de la longitud de la cadena alimentaria), distancia media al centroide (CD, un índice de diversidad trófica), la distancia media del vecino más cercano (MNND, una medida de la densidad general del empaquetamiento de especies), la desviación estándar de la distancia del vecino más cercano (SDNND, una medida de la uniformidad del empaquetamiento de especies) y el área total (TA, el total del espacio de nicho trófico ocupado por el conjunto de consumidores) (Layman et al., 2007; Jackson et al., 2011). Para evaluar la influencia de los predictores ambientales (detallados en el capítulo 2) en las métricas comunitarias de Layman se utilizaron modelos lineales generalizados de efectos mixtos (GLMM). Para tener en cuenta la estructura espacial y temporal de los datos, se incluyó el efecto aleatorio del sistema (las tres lagunas) anidado dentro del período hidrosedimentológico (aguas altas AA y aguas bajas AB) con pendientes e interceptos diferentes con el fin de considerar la variabilidad en los niveles de base de cada laguna como así también la variabilidad en AA y AB. A su vez el período hidrosedimentológico se modeló como efecto fijo, junto con las variables ambientales. Para considerar las variables a incluir en el modelo se realizaron correlaciones de Spearman. Este análisis permitió seleccionar las mejores variables dependientes (en base a su coeficiente de correlación) y considerar las variables con una correlación de Pearson de $r \geq 0,7$ como colineales. Las métricas de Layman CR, TA, CD, NND, SDNND tuvieron un $r \geq 0,7$, por lo que las métricas seleccionadas fueron CR y NR y las variables ambientales clorofila *a*, transparencia y temperatura. La variable CR se modeló bajo la distribución gamma ya que mediante la librería *fitdistrplus* se comprobó que tenía menor valor de AIC (gamma:121306, normal:124554, log-normal 121773). La variable NR se modeló utilizando la distribución log normal (AIC normal 79304, log normal: 72299, gamma:73614). Los efectos fijos y aleatorios se modelaron con el paquete *lme4* en R. La inspección visual de los gráficos residuales no reveló ninguna desviación obvia de la homocedasticidad o la normalidad (Apéndice II). Los valores p se obtuvieron mediante pruebas de verosimilitud (*likelihood ratio tests*) del modelo completo con el efecto en cuestión frente al modelo sin el efecto.

Resultados

Los valores medios $\delta^{13}\text{C}$ de las fuentes variaron entre -28,6 y -18,8 mientras que los valores medios $\delta^{15}\text{N}$ variaron entre 1,0 y 10,8. Entre los camarones, los valores $\delta^{13}\text{C}$ variaron entre -29,6 y -24,3 y los valores $\delta^{15}\text{N}$ variaron entre 7,4 y 12,1 (los valores isotópicos obtenidos se muestran

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

en detalle en la tabla 3.1). Las cantidades obtenidas para epipelon no permitieron obtener picos de amplitud confiables en la medición de los valores de isótopos de carbono y nitrógeno, por lo que no fueron tenidos en cuenta en los análisis estadísticos. En la laguna Miní, no se encontraron ejemplares suficientes de *P. argentinus* (n: 2 AA, n=0 AB) durante ambos periodos del ciclo.

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

Tabla 3.1 valores isotópicos de las fuentes y de los consumidores durante aguas altas y aguas bajas

	Aguas Altas							Aguas Bajas								
	$\delta^{13}\text{C}$	D.E. $\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	D.E. $\delta^{15}\text{N}$	C	N	n	n/ pool	$\delta^{13}\text{C}$	D.E. $\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	D.E. $\delta^{15}\text{N}$	C	N	n	n/ pool
Laguna Ferranda																
Epifiton	-28,6	2,7	1,0	3,3	21,4	3	3		-21,5	0,4	5,5	1,2	10,2	1,0	3	
Seston	-26,7	0,5	6,5	0,5	13,7	2,8	6		-26,6	0,1	10,8	0,4	32,4	5,1	3	
<i>Omalonix</i> sp.	-19,9	2,5	5,0	3,1	37,2	9,9	3		-26,7	0,1	7,02	0,2	34,9	6,9	3	
Col-Rec	-26,4	0,8	4,9	1,0	42,5	9,7	5	>10	-27,5	2,1	7,0	1,6	43,7	8,9	5	>10
Músculo <i>M. borellii</i>	-27,9	2,4	10,9	0,7	35,3	10,9	10		-26,1	1,1	10,6	1,0	45,7	10,	10	
Hepatopáncreas <i>M. borellii</i>	-28,9	1,1	8,2	0,9	45,7	10,3	10		-27,0	1,2	9,1	0,8	47,0	10,	9	
Músculo <i>P. argentinus</i>	-29	1,5	10,6	0,5	47,3	13,8	9		-27,7	1,2	10,5	0,8	44,6	13,	9	
Hepatopáncreas <i>P. argentinus</i>	-29,7	0,7	7,4	1,2	45,8	9,2	3	>5	-26,5	0,6	9,4	0,6	43,3	10,	9	
Laguna Miní																
Epifiton	-29,2	3	6,6	0,1	1,6	9,8	3		-18,8	1,4	6	0,5	14,1	1,9	3	
Seston	-26,7	4,3	7,4	0,8	15,4	3,2	6		-21	0,2	7,1	1,9	30,8	4,6	3	
<i>Omalonix</i> sp.	-25,4	0,5	6,9	1,3	45,6	9,9	3		-24,1	0,4	7,1	2	38,1	7,4	3	
Col- Rec	-28,3	1,6	5,6	0,2	42,0	9,5	5	>10	-24,8	4	5,5	0,8	45,9	8,9	5	>10
Músculo <i>M. borellii</i>	-28,2	2,3	11,0	0,8	43,0	13,3	10		-24,5	1,8	10,8	0,7	46,5	14,	8	
Hepatopáncreas <i>M. borellii</i>	-29,6	1,4	8,9	0,4	40,9	11,5	6		25,8	0,9	8,6	1,7	47,6	10,	7	
Músculo <i>P. argentinus</i>	-28,6	0,8	11,2	0,6	49,3	14,1	6		-27,1	0,8	10,1	0,5	45,5	13,	9	
Hepatopáncreas <i>P. argentinus</i>	-29,2	0,5	7,9	0,2	47,1	11,5	2	>5	-28,0	0,1	7,4	0,6	48,0	10,	8	
Laguna Irupé																
Epifiton	-21,1	0,2	6,0	0,9	5,8	0,9	3		-21	0,1	6,7	0,3	7,9	1,2	3	
Seston	-24,8	2,0	7,8	3,4	19,9	4,5	6		-25	0,1	3,5	0,5	2,5	0,1	2	
<i>Omalonix</i> sp.	-16,4	2,6	7,3	0,1	48,6	10,9	3		-20,4	5,6	6,2	0,1	38	9,0	3	
Col- Rec	-26,4	4,3	6,2	0,5	42,2	9,3	6	>10	-24,3	1,3	8,1	0,2	41,4	7,7	5	>10
Músculo <i>M. borellii</i>	-27,8	1,1	10,9	0,3	46,8	14,3	13		-24,3	1,8	12,1	0,5	46,3	14,	9	
Hepatopáncreas <i>M. borellii</i>	-28,8	1,9	8,9	0,7	45,3	10,5	10		-25,3	2	10	0,6	47,8	9,7	9	

D.E. Desvío estándar, n/ pool individuos juntados por muestra, Col-Rec Colectores- Recolectores

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

El análisis PERMANOVA del set de datos completo (tabla 3.2) mostró que los valores de isótopos estables difieren significativamente entre grupos (fuentes y consumidores) ($F= 75.1$), períodos del ciclo (41.5) y entre lagunas ($F=16.9$) y reflejan diferentes niveles de base isotópica entre periodos del ciclo y entre lagunas. Además, como las interacciones también fueron significativas, los datos no fueron agrupados en los posteriores análisis. El análisis PERMANOVA para las especies de camarones (tabla 3.3) indicó que las mayores diferencias se dan entre los periodos del ciclo ($F= 32$) y entre especies ($F=6.8$) y en menor medida entre las lagunas ($F=4.5$). La interacción entre lagunas y especies no es significativa por lo que se puede asumir que los valores isotópicos de cada especie fueron consistentes entre lagunas, lo mismo sucedió con la interacción especies *período, por lo que también los valores isotópicos de las especies fueron consistentes entre los periodos del ciclo.

Tabla 3.2: Resultados del análisis de varianza (PERMANOVA) de los valores isotópicos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) para las fuentes y los consumidores.

	grados de libertad	suma de cuadrados	F	R ²	P
laguna	5	386,3	16,943	0,10374	<0,001
grupo	5	1712,3	75,094	0,45979	<0,001
período	1	189,6	41,582	0,05092	<0,001
laguna*grupo	13	444,9	7,503	0,11945	<0,001
laguna* periodo	4	141,3	7,744	0,03793	<0,001
grupo*periodo	4	83,4	4,573	0,02240	<0,001
laguna*periodo*grupo	4	68,6	3,761	0,01842	<0,001
Residuos	153	697,8	0,18736		
Total	189	3724,2			

Tabla 3.3: Resultados del análisis de varianza (PERMANOVA) de los valores isotópicos de carbono ($\delta^{13}\text{C}$) y nitrógeno ($\delta^{15}\text{N}$) para camarones.

	grados de libertad	suma de cuadrados	F	R ²	P
laguna	2	28,81	4,86	0,06724	0,011
especie	1	21,89	6,818	0,05109	0,007
período	1	104,89	32,667	0,24480	0,001
laguna*especie	1	1,80	0,560	0,00419	0,474
laguna* periodo	2	36,61	5,701	0,08544	0,004
especie*periodo	1	0,07	0,023	0,00017	0,960
Residuos	73	234,39		0,5	
Total	81	428,46		1,0	

Nivel trófico

El nivel trófico estimado con los valores isotópicos obtenidos en el musculo de *M. borellii* varió entre $3,8 \pm 0,6$ y $3,3 \pm 0,4$ durante todo el período analizado, mientras que el nivel de *P. argentinus* entre $4,0 \pm 1,4$ y $3,1 \pm 0,2$ (Tabla 3.4). Cabe destacar que en ambas especies los valores máximos se registraron en aguas altas y los valores mínimos en aguas bajas. Cuando se compararon los niveles tróficos por laguna en cada periodo del ciclo se observó que en aguas altas ambas especies alcanzan valores mayores, con excepción de la laguna Mini en donde *P. argentinus* no fue encontrado en cantidad y *M. borellii* registró un nivel trófico medio de $3,3 \pm 0,2$ en aguas altas y de $3,7 \pm 1,1$ en aguas bajas. La posición trófica estimada coincide con la estipulada para decápodos en la literatura (Hobson & Welch, 1992) entre 3 y 4 (niveles tróficos intermedios). La posición trófica con los valores isotópicos obtenidos en hepatopáncreas no se pudo estimar debido a que uno de los nodos no convergió. En aguas bajas para la especie *P. argentinus* en la Laguna Mini la cantidad de muestras después de hacer pool fue de 2 y por lo tanto no se pudo correr este análisis para ese tejido.

Tabla 3.4: Resultados del análisis para estimar los niveles tróficos de los camarones *Macrobrachium borellii* y *Palaemon argentinus* (utilizando el programa *tRophicPosition*) con los valores isotópicos de carbono ($\delta^{13}C$) y nitrógeno ($\delta^{15}N$) obtenidos en músculo.

Laguna y Período	especie	Nivel trófico medio	D.E. Nivel Trófico
Ferranda AA	<i>M. borellii</i>	3,8	0,6
Ferranda AA	<i>P. argentinus</i>	4,0	1,4
Ferranda AB	<i>M. borellii</i>	3,3	0,2
Ferranda AB	<i>P. argentinus</i>	3,3	0,2
Irupé AA	<i>M. borellii</i>	3,5	0,7
Irupé AA	<i>P. argentinus</i>	3,7	0,9
Irupé AB	<i>M. borellii</i>	3,3	0,4
Irupé AB	<i>P. argentinus</i>	3,1	0,2
Mini AA	<i>M. borellii</i>	3,3	0,2
Mini AB	<i>M. borellii</i>	3,7	1,1

D.E. Desvío estándar, AA Aguas Altas, AB Aguas Bajas

Contribución de las fuentes durante el ciclo hidrosedimentológico

En esta sección los valores decimales de los gráficos están representados por puntos debido a que el paquete utilizado para los análisis fue desarrollado en inglés.

Los modelos con menor DIC (criterio de información de desviación) fueron aquellos con *priors* moderadamente informativos. Estos modelos incluían información de la dieta IRI, escalada por el número de fuentes siguiendo a Stock et al. (2018).

Durante aguas altas, para la especie *M. borellii* tanto el modelo obtenido para músculo (figuras 3.1A y 3.3A) como para hepatopáncreas (figuras 3.2A y 3.4A) indican que las macrófitas C3 fueron la fuente principal en las tres lagunas. En el músculo la contribución media estimada de las macrófitas fue mayor al 83 % ($\pm 0, 11$) y los rangos intercuartílicos estimados para este ítem se encontraron entre 58 – 98% en la laguna Ferranda, 57 – 99% en la laguna Irupé y 56 -98% en la laguna Miní. En segundo lugar, la contribución media estimada de los colectores- recolectores fue cercana al 10% ($\pm 0, 19$). Los rangos intercuartílicos para este ítem se encontraron entre 0, 4 – 35% en la laguna Ferranda, 0, 1 – 32% en la laguna Irupé y 0, 2 -34% en la laguna Miní. La contribución media estimada para el epifiton y el seston fue de 1% ($\pm 0, 05$) y 1, 1 ($\pm 0, 05$) respectivamente. Sin embargo, el análisis indica una alta correlación (-0, 91) entre macrófitas C3 y colectores recolectores por lo que no es posible diferenciar claramente el aporte de estas dos fuentes. En el hepatopáncreas la contribución media estimada para las macrófitas fue mayor al 80 % ($\pm 0, 17$) y los rangos intercuartílicos de las macrófitas se encontraron entre 55 – 97% en la laguna Ferranda, 40 – 99% en la laguna Irupé y 63 -99% en la laguna Miní. En segundo lugar, la contribución media estimada para colectores-recolectores estuvo entre 11 y 20 % ($\pm 0, 16$). Los rangos intercuartílicos de este ítem se encontraron entre 0, 9 – 40% en la laguna Ferranda, 0, 4 – 53% en la laguna Irupé y 0, 3 – 31% en la laguna Miní. La contribución media estimada para el epifiton y el seston fue de 1% ($\pm 0, 1$) y 0, 3 ($\pm 0, 17$) respectivamente. De igual manera que en el músculo, el análisis indica una alta correlación entre macrófitas C3 y colectores recolectores (-0, 95) por lo que no es posible diferenciar claramente el aporte de estas dos fuentes. Durante aguas bajas tanto el modelo obtenido para músculo (figuras 3.1B y 3.3B) como para hepatopáncreas (figuras 3.2B y 3.4B) indica que los colectores-recolectores fueron la principal fuente en las tres lagunas. En el músculo la contribución media estimada para esta fuente fue mayor al 70% ($\pm 0, 26$) y los rangos intercuartílicos estimados para la contribución de los colectores- recolectores se encontraron entre: 56 – 100% en la laguna Ferranda, 19– 100% en la laguna Irupé y 82 – 100% en la laguna Miní. En la laguna Irupé, la contribución media estimada para seston fue del 20% ($\pm 0, 27$) los rangos intercuartílicos (RG) para la contribución de este

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

ítem se encontraron entre: 0 – 23% en la laguna Irupé: 0– 70% y 0 –4% en la laguna Miní. La contribución media estimada para el epifiton y macrófitas C3 fue de 1% ($\pm 0, 07$) y 9% ($\pm 0, 16$) respectivamente. En el hepatopáncreas la contribución media estimada para colectores-recolectores fue mayor a 73 % ($\pm 0, 30$) en las tres lagunas y los rangos intercuartílicos de su contribución se encontraron entre: 55 – 100% en la laguna Ferranda, 13– 100% en la laguna Irupé y 85 –100% en la laguna Miní. En la laguna Irupé, la contribución media estimada para seston fue del 16% ($\pm 0, 26$) y los rangos intercuartílicos estimados para su contribución se encontraron entre: 0 –31% en la laguna Ferranda, 0– 74% en la laguna Irupé y 0 –5% en la laguna Miní. La contribución media estimada para el epifiton y macrófitas C3 fue de 2% ($\pm 0, 065$) y 9% ($\pm 0, 16$) respectivamente.

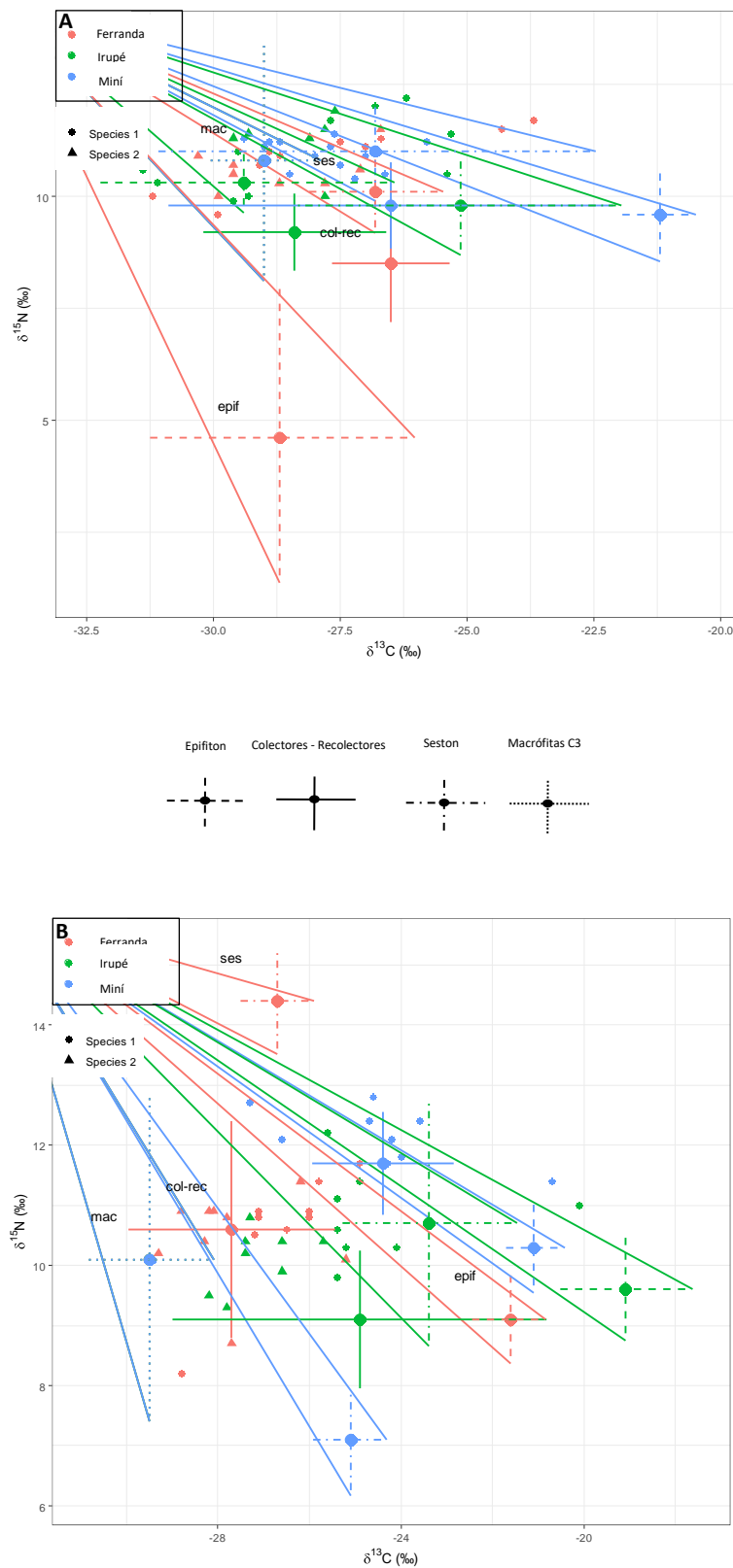
Durante aguas altas los valores isotópicos obtenidos en el músculo de *P. argentinus* indican que las macrófitas C3 fueron la fuente principal 78% ($\pm 0, 13$) (Figuras 3.1A y 3.5A) y los rangos intercuartílicos estimados para macrófitas se encontraron entre: 50 – 97% en la laguna Ferranda y 54 – 98% en la laguna Irupé. En segundo lugar, la contribución media estimada para colectores-recolectores fue cercana al 13% ($\pm 0, 13$). Los rangos intercuartílicos para este ítem se encontraron entre: 1, 4 – 44% en la laguna Ferranda y 0, 7 – 41% en la laguna Irupé. La contribución media estimada para el epifiton y el seston fue de 0, 2% ($\pm 0, 16$) y 0, 06 ($\pm 0, 40$) respectivamente. En el hepatopáncreas los valores isotópicos indican a los colectores-recolectores como la fuente principal (Figuras 3.2A y 3.6A), con una media estimada de 87% ($\pm 0, 22$). Los rangos intercuartílicos estimados para este ítem se encontraron entre: 22 – 100% en la laguna Ferranda y 23 – 100% en la laguna Irupé. En segundo lugar, la contribución media estimada para macrófitas C3 fue cercana al 10% ($\pm 0, 3$), los rangos intercuartílicos (RG) para macrófitas se encontraron entre: 0 – 63% en la laguna Ferranda y 0 –58% en la laguna Irupé. Sin embargo, el análisis indica una alta correlación (-0, 86) entre macrófitas C3 y colectores recolectores y a su vez lo intervalos de confianza se superponen, por lo que no es posible diferenciar claramente el aporte de estas dos fuentes al utilizar los valores de isótopos obtenidos en el hepatopáncreas. La contribución media estimada para el epifiton y el seston fue de 0, 1% ($\pm 0, 77$) y 0, 2 ($\pm 0, 1$) respectivamente. En aguas bajas, los valores isotópicos obtenidos en el músculo de *P. argentinus* indican que las macrófitas C3 fueron la fuente principal con una media estimada del 62% ($\pm 0, 22$) (Figuras 3.1B y 3.5B). Los rangos intercuartílicos estimados para su contribución se encontraron entre: 11 – 87% en la laguna Ferranda y 32 – 83% en la laguna Irupé. En segundo lugar, la contribución media estimada para colectores- recolectores fue cercana al 16% ($\pm 0, 3$), los rangos intercuartílicos estimados para su contribución se encontraron entre 0 – 74% en la laguna Ferranda y 0 – 50% en la laguna Irupé. Sin embargo, tal como ocurrió en

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

aguas altas, el análisis indica una alta correlación (-0, 84) entre macrófitas C3 y colectores recolectores y a su vez los intervalos de confianza se superponen, por lo que no es posible diferenciar claramente el aporte de estas dos fuentes al utilizar los valores de isótopos obtenidos en músculo. La contribución media estimada para el epifiton y el seston fue de 15% ($\pm 0, 09$) y 0.4% ($\pm 0, 09$) respectivamente. En el hepatopáncreas los valores isotópicos (figuras 3.2B y 3.6B) indican a los colectores- recolectores como la fuente principal, con una media estimada de 55% (± 5). Los rangos intercuartílicos estimados para su contribución se encontraron entre: 0 – 96% en la laguna Ferranda y 0 – 98% en la laguna Irupé. En segundo lugar, la contribución media estimada para macrófitas C3 fue cercana al 24% ($\pm 0, 3$) los rangos intercuartílicos se encontraron entre: 0 – 63% en la laguna Ferranda, y 0–78% en laguna Irupé. La contribución media estimada para el epifiton y el seston fue de 0, 1% ($\pm 0, 1$) y 0.7 ($\pm 0, 14$) respectivamente.

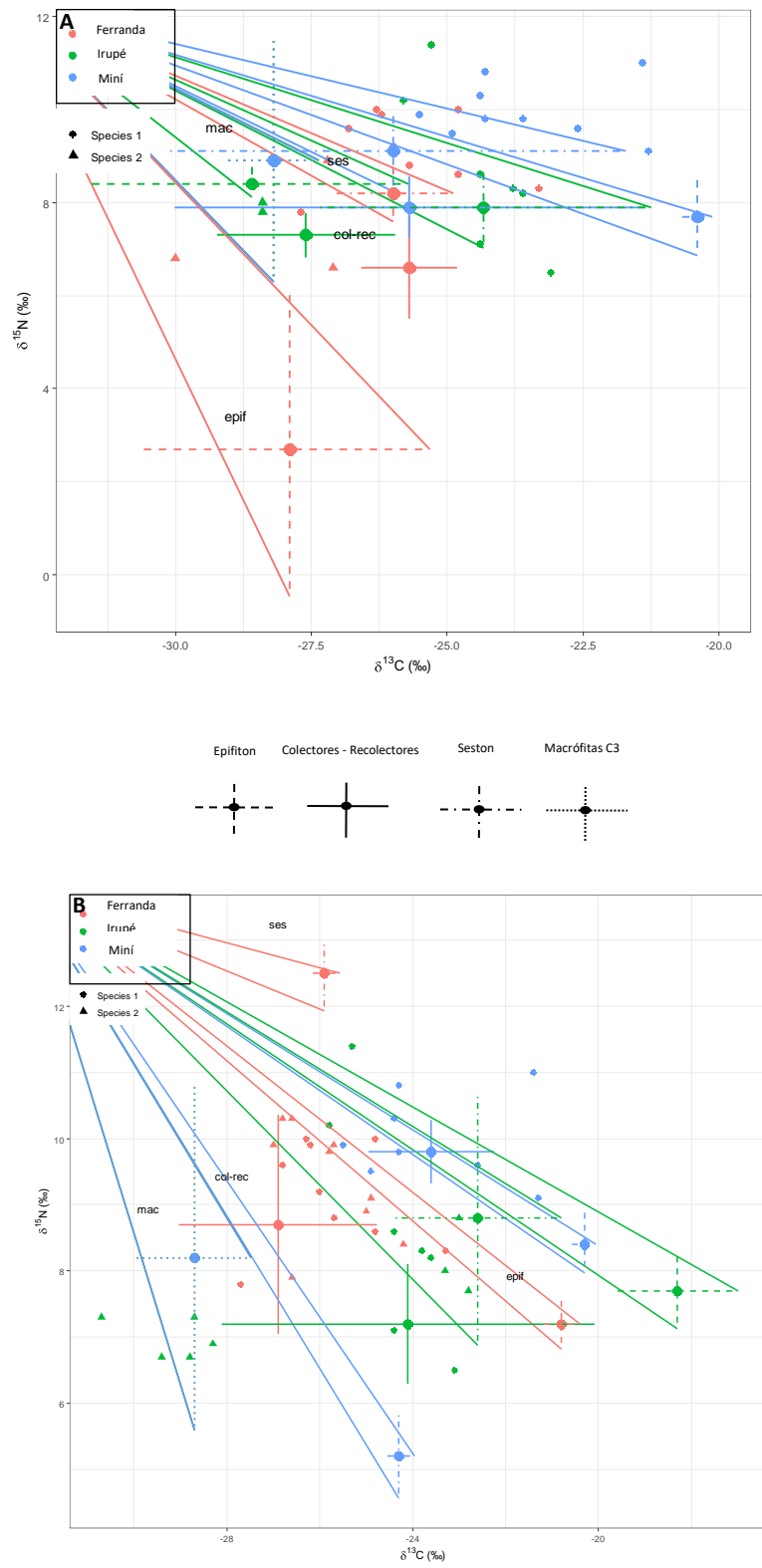
Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

Figura 3.1: *Biplots* representando las proporciones isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de *Macrobrachium borellii* (círculo) y *Palaemon argentinus* (triángulo) sus fuentes (macrófitas, seston, colectores-recolectores, epifiton) en aguas altas **A** y aguas bajas **B**.



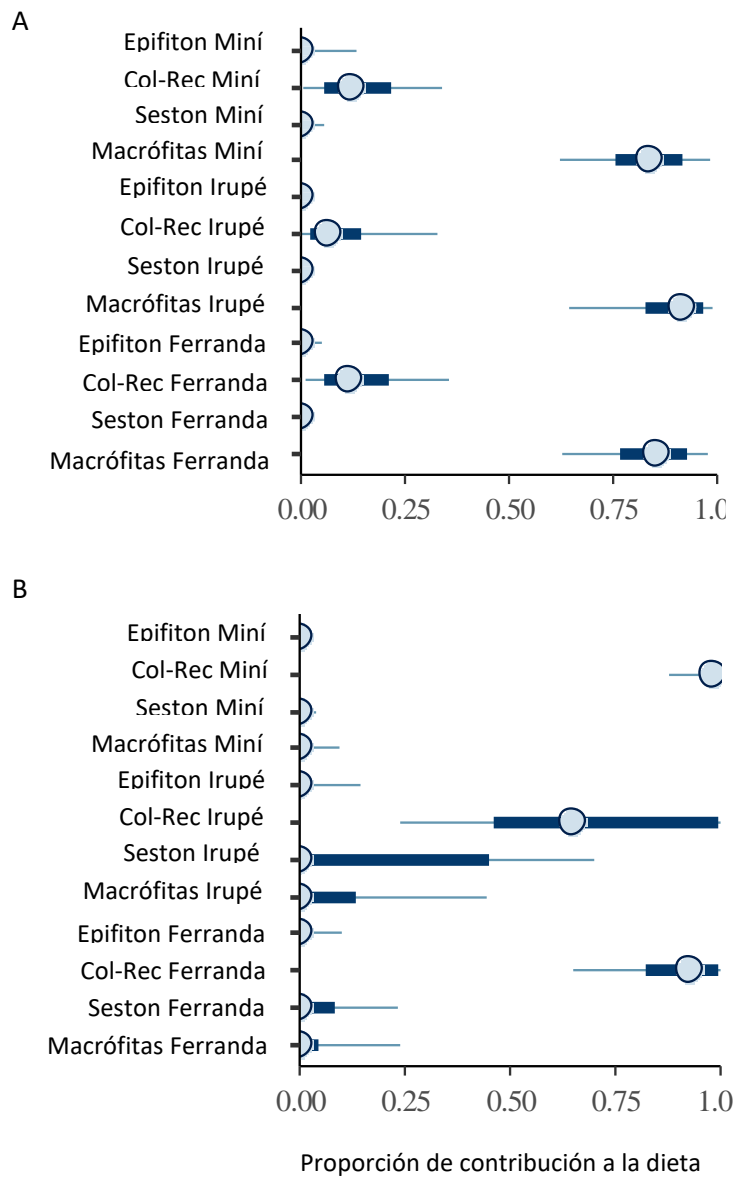
Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

Figura 3.2: *Biplots* representando las proporciones isotópicas ($\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$) de *Macrobrachium borellii* (círculo) y *Palaemon argentinus* (triángulo) sus fuentes (macrófitas, seston, colectores-recolectores, epifiton) en hepatopáncreas, en aguas altas **A** y aguas bajas **B**.



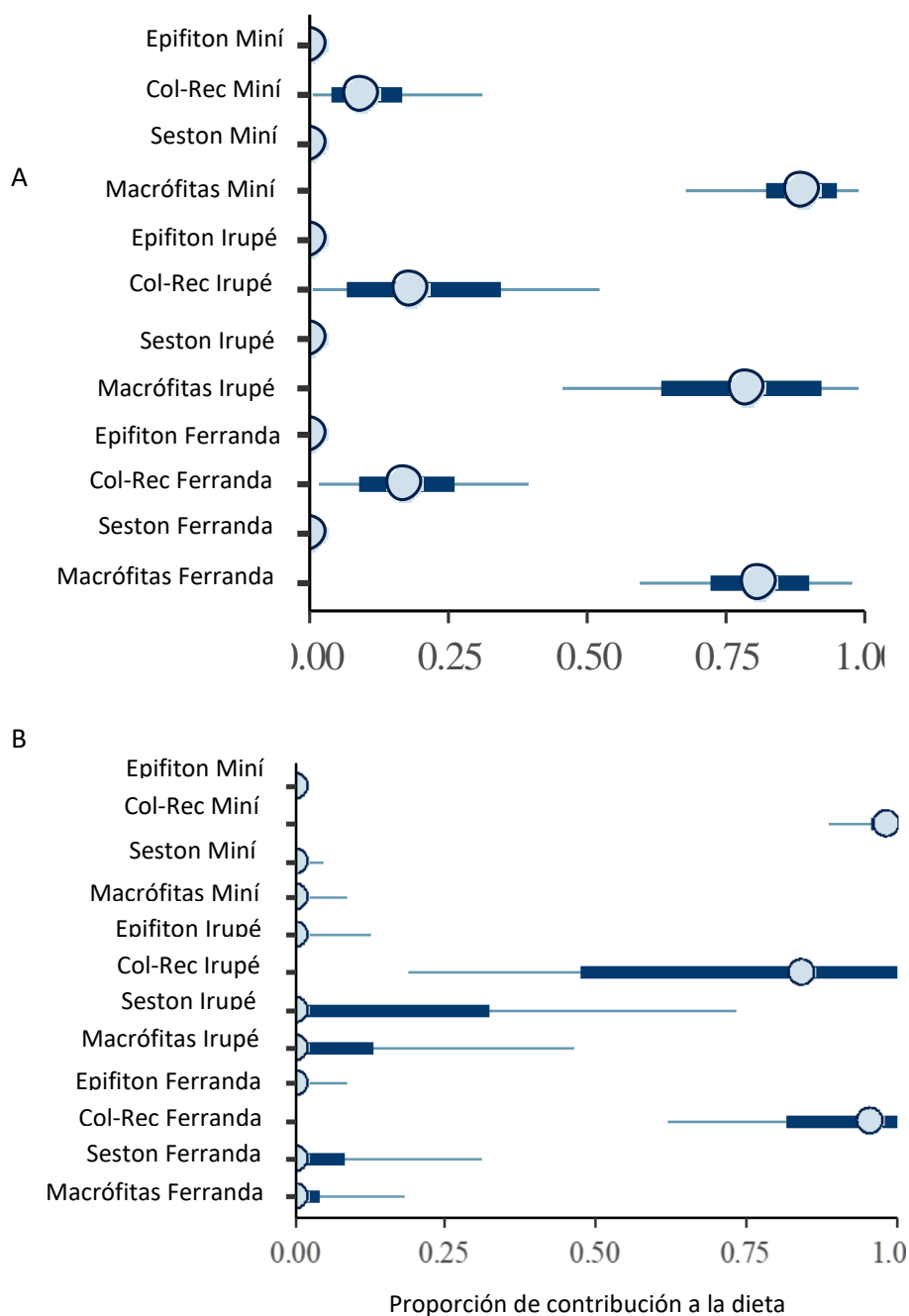
Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

Figura 3.3: Estimaciones de proporción de modelos informativos en *Macrobrachium borellii*: medianas posteriores (puntos), intervalos de confianza del 50% (líneas gruesas) e intervalos de confianza del 90% (líneas finas), en musculo (A) en aguas altas (B) en aguas bajas.



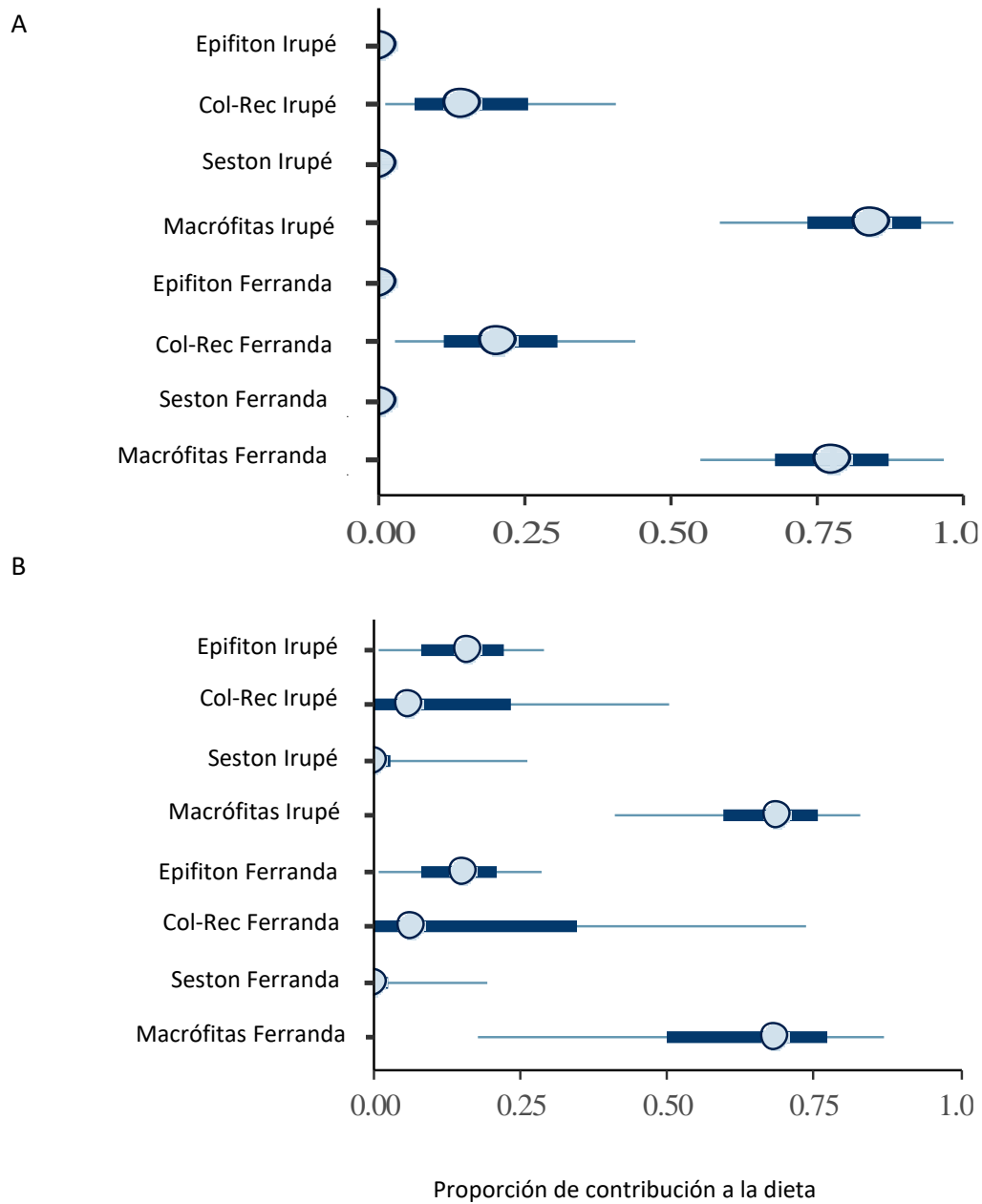
Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

Figura 3.4: Estimaciones de proporción de modelos informativos en *Macrobrachium borellii*: medianas posteriores (puntos), intervalos de confianza del 50% (líneas gruesas) e intervalos de confianza del 90% (líneas finas), en hepatopáncreas en(A) aguas altas (B) y en aguas bajas.



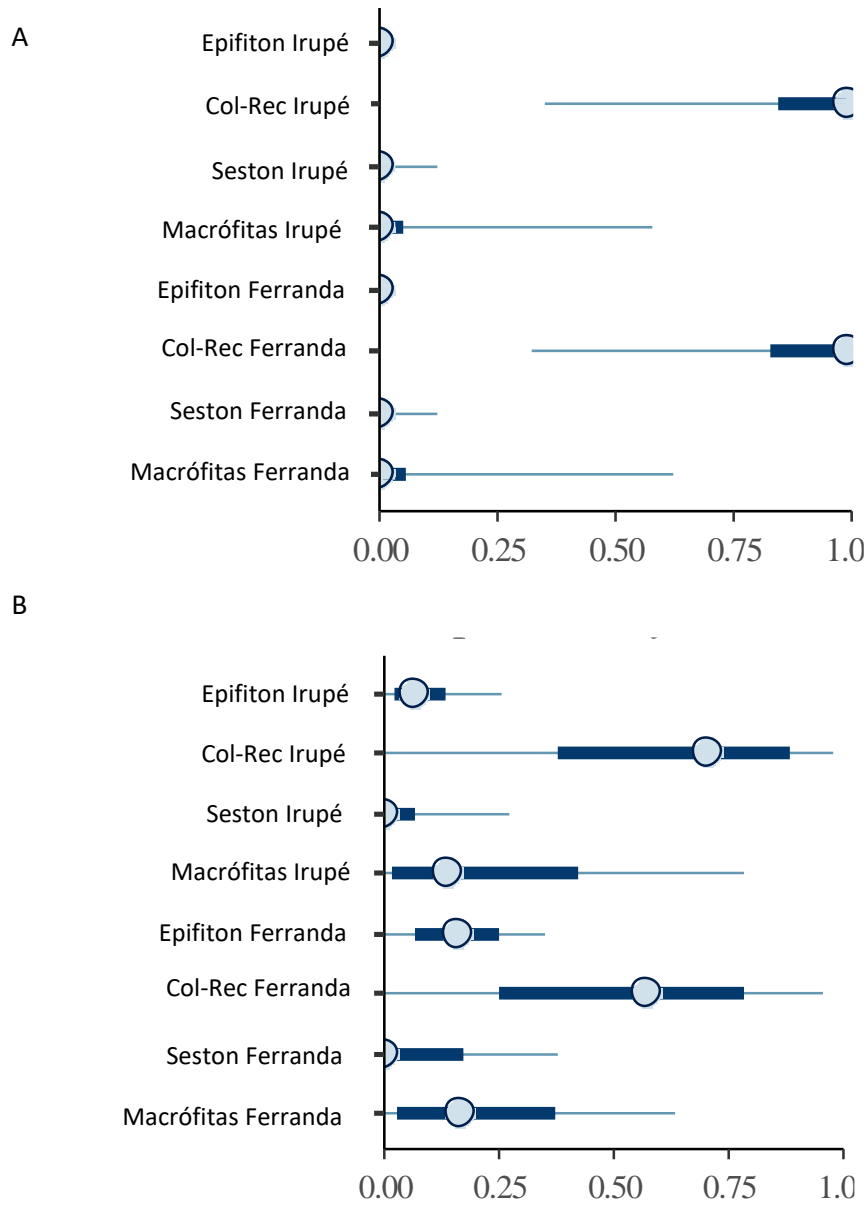
Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

Figura 3.5: Estimaciones de proporción de modelos informativos en *Palaemon argentinus*: medianas posteriores (puntos), intervalos de confianza del 50% (líneas gruesas) e intervalos de confianza del 90% (líneas finas), en musculo (A) en aguas altas (B) y en aguas bajas.



Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

Figura 3.6: Estimaciones de proporción de modelos informativos en *Palaemon argentinus*: medianas posteriores (puntos), intervalos de confianza del 50% (líneas gruesas) e intervalos de confianza del 90% (líneas finas), en hepatopáncreas(A) en aguas altas y (B) en aguas bajas.



Amplitud de nicho isotópico y solapamiento

El área de nicho trófico (SEAc) (tabla 3.5) de *M. borellii* varió entre 1, 13 y 5, 37 ‰² en aguas altas y entre 1, 79 y 1, 09 ‰² en aguas bajas, el SEAc de *P. argentinus* varió entre 2, 08 y 2, 16 ‰² en aguas altas y de 1.27 y 3.88 ‰² en aguas bajas. Las comparaciones posteriores de las elipses obtenidas mostraron que en aguas altas en las lagunas Ferranda e Irupé un 98 % de las elipses de *M. borellii* fueron mayores que las elipses *P. argentinus*. En aguas bajas en la laguna Ferranda un 21% de las elipses de *M. borellii* fueron mayores que las elipses *P. argentinus* y en la laguna Irupé un 100 %. En la laguna Mini en la que *M. borellii* no coexistió con *P. argentinus* se obtuvo que el 96% de las elipses *M. borellii* fueron mayores en aguas bajas.

En aguas altas *M. borellii* tuvo una probabilidad de entre 65 y 41 % (en las lagunas Ferranda e Irupé respectivamente) de ser encontrado en el nicho de *P. argentinus*, mientras *P. argentinus* tuvo entre un 83 y 91 % de probabilidades de ser encontrado en el nicho de *M. borellii*. En aguas bajas las probabilidades de encontrar a *M. borellii* en el nicho de *P. argentinus* fueron de 76 y 17 % (en las lagunas Ferranda e Irupé, respectivamente), mientras que las probabilidades de encontrar a *P. argentinus* en el nicho de *M. borellii* fueron de 41 y 61% (Tabla 3.6 y Figura 3.7).

Tabla 3.5: área estándar de las elipses bayesianas corregidas para muestras pequeñas (SEAc) expresadas en ‰²

Laguna y Período	especie	SEAc
Ferranda AA	<i>M. borellii</i>	2,77
Ferranda AA	<i>P. argentinus</i>	2,08
Ferranda AB	<i>M. borellii</i>	1,19
Ferranda AB	<i>P. argentinus</i>	3,58
Irupé AA	<i>M. borellii</i>	5,37
Irupé AA	<i>P. argentinus</i>	2,16
Irupé AB	<i>M. borellii</i>	5,10
Irupé AB	<i>P. argentinus</i>	1,27
Mini AA	<i>M. borellii</i>	1,13
Mini AB	<i>M. borellii</i>	2,40

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

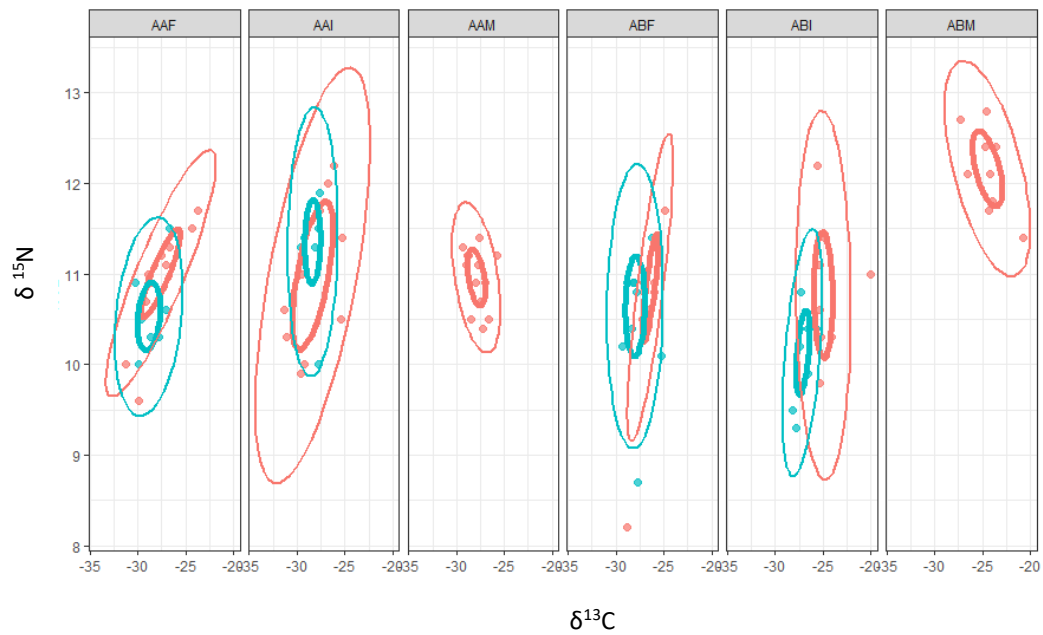
Tabla 3.6: Superposición total del nicho trófico (%) entre *Macrobrachium borellii* (Mb) y *Palaemon argentinus* (Pa) en aguas altas (AA) y en aguas bajas (AB)

Especie A	Especie B	
	Ferranda	
	MbAA	PaAA
MbAA	-	64
PaAA	83	-
Especie A	Especie B	
	Irupé	
	MbAA	PaAA
MbAA	-	46
PaAA	91	-
Especie A	Especie B	
	Ferranda	
	MbAB	PaAB
MbAB	-	76
PaAB	41	-
Especie A	Especie B	
	Irupé	
	MbAB	PaAB
MbAB	-	17
PaAB	67	-

La superposición se basa en elipses que abarcan el 95% de los datos y representa el porcentaje del nicho isotópico de la especie A dentro del nicho isotópico de la especie B (Swanson et al., 2015).

Capítulo 3: Dinámicas tróficas de *M. borellii* y *P. argentinus*, evidencias desde el análisis de isótopos estables

Figura 3.7: SEAc: elipses estándar núcleo (líneas gruesas) y SEA: nicho trófico total (líneas finas) de *Palaemon argentinus* (celeste) y *Macrobrachium borellii* (naranja) en aguas altas (AA) y aguas bajas (AB) en las lagunas Ferranda (F), Irupé (I) y Miní (M).

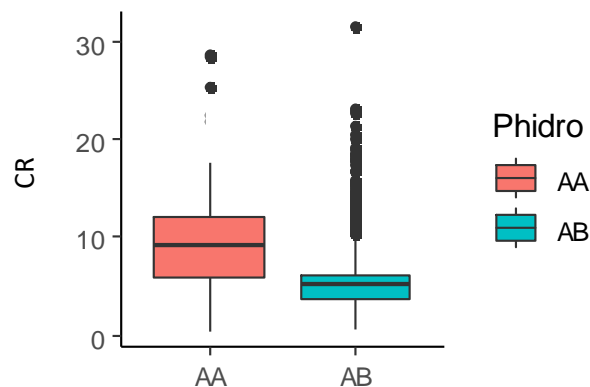


VARIABLES AMBIENTALES Y MÉTRICAS COMUNITARIAS DE LAYMAN

Variabilidad de recursos basales (CR)

El modelo final obtenido con el test de verosimilitud incluyó a las variables ambientales clorofila *a* y transparencia como efectos fijos significativos ($p= 0.0009638$, $\chi^2=10.896$; $p= 0.03809$, $\chi^2=4.3011$, respectivamente). Cabe destacar que los coeficientes de correlación de Pearson arrojaron que la clorofila *a* estuvo altamente correlacionada con el porcentaje de oxígeno disuelto, pH y grado de cobertura de macrófitas ($r \geq 0.89$ en todos los casos). La prueba ANOVA arroja que la disponibilidad de recursos (CR) en los consumidores estudiados (camarones, *Omalonix* sp, oligoquetos y quironómidos) es significativamente mayor en aguas altas ($Z= -47.84$, $p\text{-value} < 2e-16$) (Figura 3.8). En este modelo la clorofila *a* aumenta levemente la disponibilidad de recursos (pendiente = 0.13 ± 0.0007) mientras que la transparencia la disminuye la disponibilidad de recursos (pendiente = -1.24 ± 0.14).

Figura 3.8: Grafico de la caja de disponibilidad de recursos basales (CR) en aguas altas (AA) y aguas bajas (AB)

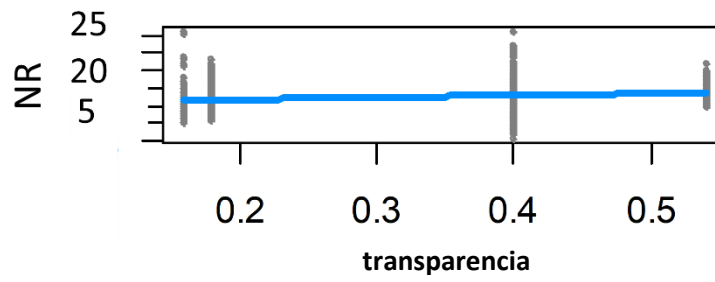


Longitud de Cadena (NR)

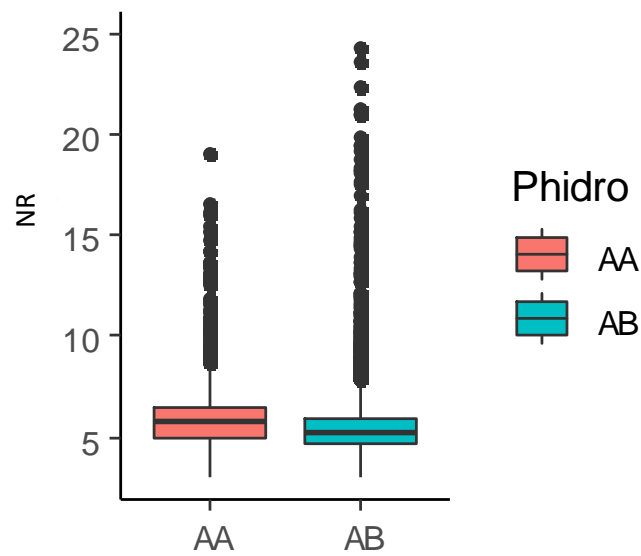
El modelo final obtenido con el test de verosimilitud incluye a la variable ambiental transparencia como efecto fijo significativo ($p\text{-value}= 8,649e-07$, $\chi^2=24,208$). En este modelo la transparencia aumentó el largo de la cadena trófica de los consumidores estudiados (camarones, *Omalonix* sp, oligoquetos y quironómidos) (pendiente = $0,53 \pm 0,4$). En la prueba de ANOVA se observó que el largo de la cadena para estos consumidores fue significativamente mayor en aguas altas ($Z= 16,94$, valor $p < 2e-16$) que en aguas bajas (Figura 3.8B).

Figura 3.8: A modelo del largo de cadena en función de la transparencia. B. Gráfico de caja del largo de cadena (NR) durante aguas altas (AA) y aguas bajas (AB).

A



B



Discusión

En función de las predicciones planteadas podemos sintetizar que las especies en estudio presentan, diferentes estrategias de consumo de acuerdo con el ciclo hidrosedimentológico. A partir de los resultados de las observaciones de contenidos estomacales sólo se pudo corroborar más consumo de restos vegetales en aguas bajas para *P. argentinus*. Sin embargo, este ítem resultó el de mayor valor en el abordaje de isótopos estables para ambas especies. Al no ser totalmente coincidentes los datos de contenidos estomacales con los obtenidos mediante el análisis de isótopos estables es posible pensar en las particularidades de cada abordaje. Al seleccionar la cuantificación de los contenidos estomacales mediante el volumen de los ítems existe una diferencia en el momento de la observación y registro que podrían enmascarar algunos resultados. En este sentido, los restos vegetales son visualizados y cuantificados en su totalidad en la observación, mientras que a los organismos que se registran por la identificación de restos de segmentos (oligoquetos, quironómidos, efemerópteros) no se les puede asignar exactamente su volumen y lo que se realiza es una aproximación sobre un promedio de organismos. Es decir que estas imprecisiones pueden sobreestimar algunos volúmenes que luego son utilizados para construir los índices (Collins et al. 2006). La complementariedad de estos abordajes metodológicos no deja de tener matices y aspectos con poco margen de resolución (que varían en función de la calidad y cantidad de las presas, de las tasas de crecimiento, del tamaño de las muestras, de la fisiología individual y de las técnicas de preparación y observación seleccionadas, entre otros factores) como lo analizan en profundidad otros autores (Stenroth et al. 2006, Caut et al. 2009, Davis et al. 2012, Petta et al. 2020) y que deben seguir abriendo debates tras la búsqueda de nuevas alternativas.

Si bien hay aspectos de la dieta de estos palemónidos que ya han sido adecuadamente estudiados, hay un tema interesante y que tiene un amplio arco de discusión y es el del uso efectivo o posibilidad de asimilación de un recurso muy disponible como son las macrófitas (consumidas como restos vegetales). Los resultados obtenidos en estos dos capítulos aportan algunas perspectivas respecto al largo debate acerca de cuáles son las fuentes dominantes que sustentan las redes alimentarias acuáticas. En este caso, considerando los resultados obtenidos en ambos análisis (contenidos estomacales e isótopos estables) se puede sostener que en la alimentación de ambas especies de camarones las macrófitas C3 cumplen un rol fundamental. En otros estudios, realizados en cangrejos de ríos subtropicales (*Aegla uruguayana* y *Trichodactylus borellianus*) Burress et al. (2013) consideraron esta vía de acceso al carbono como relevante para estos macroinvertebrados. En sistemas acuáticos del sur de Brasil, se estudió que

el anomuro *Aegla platensis*, tiene preferencia por el consumo de vegetación ribereña (Colpo et al. 2012). Estudios anteriores realizados sobre el anomuro *Aegla uruguayana* confirman el consumo preferencial de material vegetal (no detrítico) en una especie con una marcada estrategia omnívora y oportunista (Williner 2010, Viozzi et al. 2021). A su vez, Marchese et al. (2014) obtuvieron este mismo registro para las comunidades bentónicas del río Paraná medio. El consumo preferencial de macrófitas C3 ha sido reportado por Davis et al. (2012) en peces de ríos tropicales, por Cazzanelli et al. (2021) para comunidades de peces en lagos conectados a un río con llanura de inundación en el golfo de México. Estas evidencias contribuyen en ampliar la información existente sobre los organismos que hacen biodisponible la energía de la gran masa de material vegetal presente en los sistemas con valle de inundación (Poi de Neiff & Casco, 2003; Ezcurra de Drago et al., 2007). Si bien este ítem alimentario representa una fuente energética relevante podrían existir algunas limitaciones metabólicas para su utilización. En muchos decápodos la capacidad bioquímica de degradar estos materiales es generalmente atribuida a bacterias simbióticas presentes en el estómago u otros microorganismos como los hongos (Jimenez & Kinsey, 2015). En algunas especies de camarones palemónidos, ha sido registrada la actividad de la enzima celulasa (Figueiredo & Anderson, 2009). Esta particularidad, junto con la presencia de hongos en el estómago, principalmente ascomicetos, en asociación con otros microorganismos podría hacer posible el uso efectivo de restos vegetales y así permitir que los nutrientes de las plantas estén disponibles (Zimmer & Topp, 2000). El consumo de restos vegetales por parte de ambas especies de camarones les permitiría satisfacer algunos requerimientos nutricionales tales como la incorporación de vitaminas, colesterol, fosfolípidos y minerales (D'Abramo & Conklin, 1995; Collins, 1999). Esta capacidad de ingerir y metabolizar ítems tróficos como las macrófitas evidencia la posibilidad de incorporar y transferir a niveles superiores nutrientes de una mayor calidad (Denno & Fangan 2003). Este fenómeno puede darse porque estos camarones son principalmente presa de peces y aves (Collins et al., 2007; Carvalho et al., 2016). Tanto los análisis de contenido estomacal como las proporciones de isótopos estables muestran una escasa contribución de algas durante todo el ciclo en la alimentación de *P. argentinus* y *M. borellii*, al igual que lo reportado para *Trichodactylus borellianus* por Carvalho et al. (2014). Esto puede deberse a que las algas constituyen una fuente importante de alimentación para estas especies durante sus estadios juveniles y no para los adultos, tal como se reporta en Collins (1998).

Con ambos análisis se obtiene que las fuentes más importantes para la alimentación de ambas especies son las macrófitas C3 junto a los quironómidos y oligoquetos (colectores- recolectores). El mayor consumo de estos ítems coincide con lo reportado para *P. argentinus* por Collins (1999),

para *M. borellii* por Collins (1999) y para otros decápodos continentales sudamericanos (Collins et al., 2012). Desde la teoría de forrajeo óptimo, el consumo de oligoquetos y larvas de quironómidos es energéticamente beneficioso ya que son presas susceptibles a la depredación, presentan una alta disponibilidad en el ambiente y, además, proporcionan un alto contenido de proteínas (Ciancio et al, 2007). Incluso en aguas bajas en donde la diversidad de las comunidades bentónicas tiende a decaer, se desarrollan especies tolerantes como *Dero* spp. y larvas de la familia Chironomidae (Marchese et al., 2002) lo que su vez concuerda con los ítems que aparecen con mayor frecuencia en el contenido estomacal de los macrocrustáceos (Williner et al., 2009). Al igual que lo reportado por Collins (1999) ambas especies consumen una escasa proporción de microcrustáceos (rotíferos, copépodos y cladóceros). Este autor destacó que estos ítems pueden constituir un refuerzo nutricional durante etapas claves del ciclo de vida como por ejemplo durante los ciclos de muda, la maduración gonadal y la reproducción (Collins et al., 2012).

Aunque los análisis de contenido estomacal indican que *M. borellii* consume preponderantemente quironómidos y oligoquetos durante todo el ciclo hidrosedimentológico (consumidor secundario) los patrones obtenidos con SIA (en músculo y hepatopáncreas) indican que las macrófitas C3 serían la fuente principal durante aguas altas, y en segundo lugar se encontrarían los quironómidos y oligoquetos (colectores-recolectores). Vale señalar que entre estas dos fuentes el modelo de mezcla mostró un alto porcentaje de correlación (mayor a 0, 80) por lo que no fue posible diferenciar la contribución de cada una de estas fuentes. Stenroth et al. (2006) señalan que en un estudio sobre el cangrejo de río *Pacifastacus leniusculus*, de hábitos omnívoros, que este tipo de discrepancias se producen porque los modelos de análisis se ajustan de modo más claro a especies que consumen pocos ítems y que pueden ser catalogadas como herbívoras o carnívoras. Inclusive en la laguna Irupé estas dos fuentes se superponen indicando que no hay diferencias significativas entre ambas (Figura 3.3B); y en la laguna Miní, los intervalos de confianza de las diferentes fuentes se superponen por lo que no es posible inferir cual es la fuente principal al utilizar SIA en esta laguna. Durante aguas bajas, las estimaciones sobre las contribuciones de estas fuentes al utilizar músculo y hepatopáncreas junto a los análisis de contenido estomacal indican a los colectores-recolectores como la fuente principal y los restos vegetales le siguen en importancia.

Los análisis de contenido estomacal y SIA muestran que *P. argentinus* consume principalmente oligoquetos, larvas de quironómidos y restos vegetales. Estos resultados coinciden con los encontrados por Collins (1999) en el cual se identifican estas fuentes como las principales para esta especie. En el periodo de AA (aguas altas) tanto los análisis de contenido estomacal como

las estimaciones de los modelos de mezcla en el hepatopáncreas, delimitan a los oligoquetos y larvas de quironómidos como las fuentes principales. Por otro lado, las proporciones estimadas por el modelo de isótopos estables en el músculo de *P. argentinus* destacan a las macrófitas C3 como la fuente principal. En AB (aguas bajas), en el músculo las proporciones de isótopos estables continúan delimitando a las macrófitas C3 como fuente principal y en el hepatopáncreas a los oligoquetos y larvas de quironómidos. Sin embargo, los análisis de contenido estomacal muestran que la fuente principal en este ciclo son los restos vegetales provenientes de las macrófitas C3. De este modo, los resultados del hepatopáncreas reflejaron mejor lo hallado en los análisis de contenido estomacales en AA, mientras que en AB los resultados de contenidos estomacales coincidieron con los de los isótopos de músculo. Así como los muestran otros autores Stenroth et al. (2006), la ventana temporal que cada uno de estos abordajes y de los tejidos influye en la interpretación de la información.

En los casos en donde los modelos de mezcla del hepatopáncreas y del músculo mostraron resultados disímiles respecto a cuál es la fuente principal utilizada por la especie, una explicación posible podría ser, como lo sugieren Stenroth et al. (2006), que las fuentes de carbono y nitrógeno estén desacopladas en los omnívoros, lo cual podría tener efectos profundos en la interpretación de los datos de isótopos estables de las redes alimentarias que los incluyen. Este desacople se explica por la asignación diferencial de los elementos asimilados a determinados procesos fisiológicos, mecanismo que se denomina enrutamiento isotópico (Gannes et al., 1997; Perga & Gerdeaux, 2005). Este mecanismo podría explicar las discrepancias halladas entre los alimentos ingeridos y los valores isotópicos de los diferentes tejidos de un mismo consumidor en especies omnívoras de ambientes acuáticos de agua dulce (Davis et al., 2012). En este caso los oligoquetos y larvas de quironómidos podrían ser la principal fuente de nitrógeno y los restos vegetales podrían ser la principal fuente de carbono, razón por la cual diferentes tejidos pueden presentar firmas más enriquecidas respecto a un elemento que a otro. Estos valores diferenciales muestran también que las macrófitas C3 podrían ser el recurso basal predominante en la cadena de la que forman parte los camarones, además de ser un ítem alimentario efectivamente consumido en proporciones importantes. A esto se le suma el hecho que el hepatopáncreas constituye el sitio de síntesis y secreción de enzimas digestivas, y es donde además ocurre la digestión final del alimento y la absorción de nutrientes. Esta multiplicidad de funciones que cumple el hepatopáncreas pudo haber generado una sobrestimación de la contribución de los componentes de la dieta que poseen mayor contenido de proteínas como los oligoquetos y las larvas de quironómidos. Sin embargo, es necesario destacar que en el presente trabajo se utilizaron factores de discriminación isotópica específicos para cada tejido

(obtenidos en el Capítulo 1) con el fin de evitar sesgos debido a un enrutamiento isotópico. Por lo que el hecho de que en algunos casos las aproximaciones utilizadas para estudiar la dieta muestren resultados disimiles respecto a cuál es la fuente principal puede deberse a las diferentes ventanas temporales que cada tipo de información abarca. Como ha sido resaltado, los análisis de contenido estomacal brindan información de lo ingerido a muy corto plazo (desde una hora a unos días) (Giri et al., 2002; Rudnick & Resh, 2005; Carvalho et al., 2011) mientras que el hepatopáncreas integra la información de lo consumido en días y el musculo de lo consumido en meses (capitulo 1). Es decir que la información obtenida en cada tipo de análisis puede no ser directamente comparable entre sí, aunque brinda información complementaria y una visión integrada en el tiempo respecto a los flujos de materia y energía a través de las redes alimentarias y los ecosistemas (Bayona et al., 2014). El análisis de contenido estomacal, si bien permite estimar el consumo de presas, posee limitaciones, por ejemplo, diferentes tasas de digestión de presas (duras vs. blandas) que pueden conducir a una sobreestimación (presas duras) o subestimación (presas blandas) de la contribución de esos ítems en la dieta (Pinnegar et al., 2001; Renones et al., 2002). En este sentido, utilizar sólo este enfoque, puede conducir a una sobrestimación respecto a la contribución de los quironómidos y oligoquetos debido a que los mismos se cuantifican a partir de la presencia de estructuras duras (estructuras de la capsula cefálica y quetas, respectivamente).

Entre las desventajas del análisis de las proporciones de isótopos estables se puede destacar que en muchos casos no fue posible diferenciar mediante el uso de los modelos de mezclas para SIA cuáles son las proporciones de contribución de las fuentes principales (colectores-recolectores) según el periodo del ciclo (incluso al incorporar a los modelos de mezcla *priors* con información de los contenidos estomacales). Esto se debe a que cuando múltiples fuentes de carbono demuestran una superposición considerable en el valor isotópico, como en este estudio, la resolución del modelo puede ser limitada. Además de la superposición en el valor isotópico de las fuentes potenciales de carbono, debe tenerse en cuenta que ciertos ítems consumidos como son los oligoquetos y quironómidos, tienen a su vez como fuente a las plantas C3 (que consumen como materia particulada bentónica) arrastrando su valor isotópico para el carbono. Mientras que los camarones consumen a estos invertebrados y además a las mismas macrofitas C3. En estos casos, los análisis de contenido estomacal pueden proporcionar información sobre la composición taxonómica de la dieta en sistemas complejos donde las especies consumen una diversidad de elementos que pueden ser difíciles de identificar solo a partir de proporciones de isótopos estables (Davis et al., 2012). Introducir *priors* semi informativos en los modelos de mezcla ayudó a obtener resultados más robustos (menor DIC)

que si se realizaban los análisis sin esta información. Durante mucho tiempo se ha sugerido como una buena práctica implementar el análisis de las proporciones de isótopos estables en conjunto con los análisis de contenido estomacal (Layman et al., 2005). Este enfoque dual puede ser particularmente relevante para los ecosistemas acuáticos con omnivoría generalizada donde los resultados de SIA considerados de forma aislada pueden proporcionar una comprensión sesgada de la estructura de la red trófica (Davis et al., 2012; Blanchette et al., 2014). Debido a la diversidad de fuentes basales potenciales en los ecosistemas fluviales, a menudo con una superposición isotópica considerable, las dietas y los roles funcionales de los consumidores pueden ser difíciles de resolver únicamente sobre la base del análisis de isótopos estables. Además de esto, existen numerosos supuestos de los modelos de mezcla que pueden ser particularmente difíciles de cumplir cuando se trata de omnívoros, por ejemplo, se debe asumir que los consumidores asimilan proporciones iguales de C y N de cada fuente de alimento. Por todo lo mencionado, el uso simultáneo de análisis de contenido estomacal puede ser valioso para desentrañar la complejidad trófica y la estructura específica del depredador y las potenciales interacciones con las presas (Gannes et al., 1997).

A pesar de lo mencionado anteriormente, tanto los análisis de contenido estomacal como los de isótopos estables evidencian que la amplitud de nicho de *M. borellii* es mayor que la de *P. argentinus*. A partir del análisis de contenido estomacal, se pudo constatar que esto se debe a que *M. borellii* consume larvas de efemerópteros durante todo el año y larvas de dípteros (tipúlidos) y huevos de gasterópodos en aguas bajas. Esta característica podría indicar que, tal como se espera para las especies que son omnívoras, cuando los recursos son limitados (en este caso por coexistencia con otra especie y las particularidades que imprime el ciclo hidrosedimentológico) las especies amplíen su espectro trófico. A su vez, la mayor robustez de la quela y mayor amplitud de los apéndices bucales de *M. borellii* le permitiría el consumo de presas de mayor tamaño respecto a *P. argentinus*. También se observó que en la laguna Miní en la que se encontraron escasos ejemplares de *P. argentinus*, *M. borellii* posee menor amplitud de nicho que en las otras lagunas en las que ambas especies coexistieron (figura 3.9). En esta última laguna los resultados muestran que en aguas altas la fuente principal de *M. borellii* fueron las macrófitas C3 y durante aguas bajas los oligoquetos y quironómidos, lo cual también se corrobora con los valores de los niveles tróficos obtenidos que pasan de 3.3 a 3.7 para esta especie en la laguna Miní (tabla 3.4). En este sentido se observa que *M. borellii* en ausencia de *P. argentinus* no expande su nicho trófico, sino que al contrario lo acota, aunque en términos generales los ítems principales son los mismos que en las otras lagunas. Cabe recordar que esta laguna es la única que posee conexión directa con el cauce principal, y como ha sido

demostrado en otros casos la alta conectividad está relacionada con dietas altamente restringidas (Beckerman et al., 2006) lo cual podría dificultar la coexistencia de ambas especies. La ausencia de *P. argentinus* en la laguna Miní puede tener varias explicaciones. Ha sido reportado que en ambientes acuáticos donde *M. borellii* está presente en altas densidades, *P. argentinus* se encuentra en bajas densidades (Torres et al., 2016), y esto probablemente se deba a los comportamientos jerárquicos y agresivos de *M. borellii* (Collins, 2005; Torres et al., 2018). Otra causa que podría explicar la ausencia *P. argentinus* en la laguna Miní, puede ser que la misma al estar directamente conectada al cauce principal del río Paraná reciba mayor cantidad de materia orgánica particulada lo cual dificulta la presencia de zonas vegetadas someras y transparentes que sirven como hábitat para los camarones. Esto último también podría ocasionar la falta de refugio para sustentar a ambas especies, si bien al momento de realizar la toma de las muestras había zonas vegetadas, donde estas especies se alimentan y se refugian, éstas podrían no ser suficientes para sostener a las poblaciones de ambas especies. Por otro lado, las condiciones de mayor turbidez favorecen el desarrollo de macrófitas flotantes (Schneider et al., 2019) y como ha sido reportado por Torres et al. (2018) *P. argentinus* es más abundante en macrófitas emergentes y *M. borellii* en macrófitas flotantes. El sustrato, la profundidad, la velocidad de la corriente y las vías de la materia orgánica juegan un papel clave en la distribución de los organismos a escalas espaciales pequeñas (Frissell et al., 1986). Aunque la velocidad de la corriente no fue cuantificada en el presente estudio, la laguna Miní al estar más conectada al cauce principal y al arroyo Miní presenta mayor velocidad de corriente (Mesa et al., 2012). En este sentido, más estudios serían necesarios para determinar la incidencia del grado de conexión al cauce principal (y los factores bióticos y abióticos asociados) en los patrones de distribución y coexistencia de ambas especies.

Los resultados obtenidos también indican que las especies presentan menor solapamiento de nicho en aguas bajas, estos datos están sustentados por los resultados obtenidos del análisis del contenido estomacal y por los análisis de las proporciones de isótopos estables. Esto se debe a que *P. argentinus* ocupa con menor probabilidad el nicho de *M. borellii*. Esto les permitiría a ambas especies evitar que las interacciones tróficas se intensifiquen por el efecto de mayor concentración provocado por la disminución del nivel hídrico durante el estiaje, momento en que el mayor contacto entre poblaciones de ambas especies aumentaría la competencia por los recursos tróficos. Todos los análisis indican que *M. borellii* consume en mayor proporción quironómidos y oligoquetos durante este período del ciclo, mientras que los análisis de contenido estomacal y de las proporciones de isótopos estables presentes en el músculo indican que la especie *P. argentinus* consume mayor proporción de restos vegetales durante AB. Esto

coincide con una mayor disponibilidad de macrófitas en el ambiente durante aguas bajas, lo cual podría llevar a un mayor aprovechamiento de este recurso por *P. argentinus*, tal como se observado para *T. borellianus*, otra especie de decápodos que habita las lagunas del Paraná medio (Carvalho et al., 2016).

Los niveles tróficos estimados por ambos métodos (contenidos estomacal y proporciones de isótopos estables) coincide con los estipulados para decápodos en la literatura (Hobson & Welch, 1992). En cuanto a los niveles tróficos (NT) obtenidos mediante el uso de isótopos estables se observa que ambas especies disminuyen su nivel trófico durante aguas bajas. Esto se observa también para *P. argentinus* en los análisis de contenido estomacal debido a la mayor importancia de fracción vegetal en la dieta durante este periodo para esta especie. Sin embargo, para *M. borellii* este resultado no coincide con la evidencia aportada por los modelos de mezcla y los análisis de contenido estomacal los cuales indican que durante aguas bajas esta especie consume principalmente oligoquetos y quironómidos y por lo tanto su nivel trófico debería ser superior en este período. Caut et al. (2009) indicaron que esta disparidad puede atribuirse a sesgos en las contribuciones de las fuentes basales utilizadas para obtener estimaciones de la posición trófica. El programa *tRophicPosition* utiliza el modelo basado en dos vías isotópicamente divergentes para estimar los niveles tróficos, y puede que en este caso las vías utilizadas no sean lo suficientemente divergentes como para permitir estimar las contribuciones de cada una para consumidores omnívoros generalistas. El uso de $\delta^{15}\text{N}$ como indicador de la posición trófica puede ser válido para depredadores especializados en cadenas alimentarias lineales relativamente simples, pero debido a los hábitos de omnívoros oportunistas que se alimentan entre múltiples niveles tróficos e incluyen grupos taxonómicos con fraccionamiento variable cabe esperar una incertidumbre considerable en la asignación de los niveles tróficos estimados usando isótopos estables (Davis et al., 2012).

Los análisis que relacionan las variables ambientales con las métricas comunitarias de Layman muestran que la disponibilidad de recursos y la longitud de cadena fue significativamente mayor durante aguas altas para los consumidores analizados (camarones, oligoquetos y gasterópodos del género *Omalonix*). Resultados similares fueron encontrados por Cazzanelli et al. (2021) al estudiar las métricas comunitarias de Layman en lagos con diferentes grados de conexión a un río con llanura aluvial en el golfo de México y por Saigo et al. (2015) en dos lagunas con diferentes grados de conexión al río Paraná medio. Esto puede deberse a que, de acuerdo con el concepto de pulsos de inundación, los recursos y organismos basales pueden ingresar a los sistemas durante aguas altas y así aumentar la disponibilidad de alimentos y en consecuencia tener una importante influencia en la estructura de la red trófica (Zeug & Winemiller, 2008, Pool

et al, 2018). También se observó que en aguas altas uno de los factores que incide al aumentar la disponibilidad de recursos es la clorofila a , la cual puede considerarse como un marcador de la disponibilidad de recursos plantónicos (Saigo et al., 2017) para los consumidores analizados. En estos análisis la transparencia disminuye la disponibilidad de recursos y aumenta el largo de la cadena trófica, lo cual coincide con lo obtenido en los análisis de contenido estomacal de ambas especies de camarones que relacionan mayores niveles de transparencia con mayor consumo de oligoquetos y quironómidos. En este sentido, las métricas de Layman aportan un contexto interesante para explicar por qué durante aguas bajas las especies tienen que disminuir y particionar su nicho en un contexto de mayor competencia.

Si bien los crustáceos decápodos del sistema del Río de la Plata no son organismos utilizados tradicionalmente para consumo humano, tienen gran potencial para ser cultivados. Estos organismos pueden ser utilizados como alimento vivo en la acuicultura, para la producción de harina de crustáceos, para la extracción de astaxantina para la nutrición de peces de cultivo, para extracción de quitosano para diversos fines y como animales ornamentales nativos (Musin et al., 2018). En este sentido los resultados obtenidos en esta tesis delimitan su importancia en las redes tróficas al consumir recursos tróficos como los restos vegetales los cuales no son tan aprovechados por otras especies y convertirlos en nutrientes de mejor calidad (en el presente trabajo la relación C: N obtenida en ambas especies es menor a 6) los cuales quedan disponibles para los niveles tróficos superiores. A su vez, al ser omnívoros oportunistas pueden adaptar su comportamiento trófico a las condiciones ambientales imperantes y a la disponibilidad de recursos tróficos en el sistema.

Conclusiones

Los resultados obtenidos en el capítulo 1 confirman los valores tradicionalmente aceptados como factores de discriminación trófica para muestras de músculos provenientes de diferentes taxones, a saber, un $\Delta^{15}\text{N}$ alrededor de 3–3.5 ‰ y un $\Delta^{13}\text{C}$ alrededor de 0–1 ‰ (Post, 2002). En este capítulo, también se proporciona evidencia de que estos valores usados tradicionalmente pueden variar en otros tejidos, ya que se encontró que el $\Delta^{15}\text{N}$ en el hepatopáncreas es de aproximadamente 1.7‰. Finalmente, se encontró una mayor tasa de recambio tanto de $\delta^{13}\text{C}$ como de $\delta^{15}\text{N}$ en el hepatopáncreas que, en el músculo, lo que es consistente con la observación de que los tiempos de retención isotópica parecen ser más altos en tejidos espláncnicos que en los estructurales.

Los análisis del contenido estomacal desarrollados en el capítulo 2 indican que ambas especies presentaron un escaso consumo de algas en aguas altas y en aguas bajas del ciclo hidrosedimentológico estudiado. Estos análisis indican que los ítems más consumidos por *M. borellii* fueron los oligoquetos y las larvas de quironómidos: En el caso de *P. argentinus* indican que se alimentó principalmente de oligoquetos y de larvas de quironómidos, mientras que en aguas bajas se alimentó principalmente de restos vegetales. Los análisis de solapamiento de nicho trófico evidencian valores menores en aguas bajas.

Los análisis de las proporciones de isótopos estables de carbono y nitrógeno del capítulo 3, señalan una escasa contribución de las algas a la dieta de ambas especies, e indican que para *M. borellii* la fuente principal en aguas altas fueron las macrófitas C3 y en aguas bajas los oligoquetos y quironómidos. Para *P. argentinus* las fuentes principales en aguas altas y bajas fueron los oligoquetos y quironómidos (hepatopáncreas) y macrófitas C3 (músculo). También indican que la amplitud de nicho de *M. borellii* es mayor que la de *P. argentinus* y que en las lagunas en que ambas especies coexisten hay menor superposición de nicho isotópico durante aguas bajas. Esto se debe a que *P. argentinus* ocupa con menor probabilidad el nicho de *M. borellii*.

Estos resultados aportan nuevas contribuciones sobre cuáles son los mecanismos que sustentan la coexistencia de dos especies de camarones palemónidos durante un ciclo hidrosedimentológico y la función ecológica que los mismos desempeñan. Desde una perspectiva metodológica, nuestro estudio reveló las ventajas de integrar los resultados del

contenido estomacal y las proporciones de isótopos estables provenientes de diferentes tejidos para obtener información respecto a las diferentes vías metabólicas, asimilación y tiempos de residencia. Esta estrategia permite un seguimiento más eficiente de los cambios en las redes tróficas en las lagunas del río Paraná medio a lo largo del ciclo hidrosedimentológico.

A su vez, la realización de esta tesis ha evidenciado la necesidad de profundizar el análisis de las estrategias tróficas de los organismos omnívoros en los sistemas acuáticos como así también las opciones analíticas para una interpretación adecuada de los resultados.

Bibliografía

APHA. (2005). *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater* (21st ed.). American Public Health Association.

Figueiredo, M.S. & Anderson, A.J. (2009), Digestive enzyme spectra in crustacean decapods (Paleomonidae, Portunidae and Penaeidae) feeding in the natural habitat. *Aquaculture Research*, 40, 282-291. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.02087.x>

Atkinson, C. L., Opsahl, S. P., Covich, A. P., Golladay, S. W., & Conner, M. L. (2010). Stable isotopic signatures, tissue stoichiometry, and nutrient cycling (C and N) of native and invasive freshwater bivalves. *Journal of the North American Benthological Society*, 29(2), 496–505. <https://doi.org/10.1899/09-083.1>

Bayona, Y., Roucaute, M., Cailleaud, K., Lagadic, L., Bassères, A., & Caquet, T. (2014). Isotopic niche metrics as indicators of toxic stress in two freshwater snails. *Science of the Total Environment*, 484(1), 102–113. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.03.005>

Bearhop, S., Waldron, S., Votier, S. C., & Furness, R. W. (2002). Factors that influence assimilation rates and fractionation of nitrogen and carbon stable isotopes in avian blood and feathers. *Physiological and Biochemical Zoology*, 75(5), 451–58. <https://doi.org/10.1086/342800>

Beckerman, A. P., Petchey, O. L., & Warren, P. H. (2006). Foraging biology predicts food web complexity. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103, 13745–13749.

Benkendorf, D. J., & Whiteman H. H. (2021) Omnivore density affects community structure through multiple trophic cascades. *Oecologia*, 195, 397–407. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04836-0>

Benedito-Cecílio, E., Araújo-Lima, C. A., Forsberg, B., & Bittencourt, M. M. (2000). Carbon sources of Amazonian fisheries. *Fisheries Management and Ecology*, 7, 305–315.

Benstead, J. P., March, J. G., Fry, B., Ewel, K. C., & Pringle C. M. (2006). Testing isosource: Stable isotope analysis of a tropical fishery with diverse organic matter sources. *Ecology*, 87, 326–333. <https://doi.org/10.1890/05-0721>

Blanchette, M.L., Davis, A. M., Jardine, T. D., & Pearson, R. G. (2014). Omnivory and opportunism characterize food webs in a large dry-tropics river system. *Freshwater Science*, 33 (1), 142-158.

Bligh, E. G., & Dyer, W. J. (1959). A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canadian Journal of Biochemistry and Physiology*, 37, 911–917.

Boecklen, W. J., Yarnes, C. T., Cook, B. A., & James, A. C. (2011). On the use of stable isotopes in trophic ecology. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 42, 411–440. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102209-144726>

Bójorquez-Mascareño E. I., & Soto-Jiménez, M. F. (2016). Isotopic turnover rate and trophic fractionation of nitrogen in shrimp *Litopenaeus vannamei* (Boone) by experimental mesocosms: implications for the estimation of the relative contribution of diets. *Aquaculture Research*, 47(10), 3070–3087. <https://doi.org/10.1111/are.12757>

Brinkhurst, R. O., & Marchese, M. R. (1989). *Guía para la identificación de oligoquetos acuáticos continentales de Sud y Centroamérica*. Colección CLIMAX N°6 (2da ed.). Asociación de Ciencias Naturales del Litoral.

Bunn, S. E., & Arthington, A. H. (2002). Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental Management*, 30, 492–507.

Burress, E. D., Gangloff, M. M., & Siefferman, L. (2013). Trophic analysis of two subtropical South American freshwater crabs using stable isotope ratios. *Hydrobiologia*, 702(1), 5–13. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1290-y>

Busst, G. M., & Britton, J. R. (2017). Tissue-specific turnover rates of the nitrogen stable isotope as functions of time and growth in a cyprinid fish. *Hydrobiologia*, 805, 49–60. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3276-2>

Castañeda-Fernandez de Lara, V., Serviere-Zaragoza, E. & Hernández-Vázquez, S. (2005). Feeding ecology of juvenile spiny lobster, *Panulirus interruptus*, on the Pacific coast of Baja California Sur, Mexico. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 39, 425-435.

Carolan, J. V., Mazumder, D., Dimovski, C., Diocares, R., & Twining, J. (2012). Biokinetics and discrimination factors for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ in the omnivorous freshwater crustacean, *Cherax destructor*. *Marine and Freshwater Research*, 63, 1–9. <https://doi.org/10.1071/MF11240>

Carvalho, D. A. (2014). *Tramas tróficas y régimen hidrosedimentológico en el valle de inundación del río Paraná medio: el cangrejo *Trichodactylus borellianus* como modelo de estudio* [Disertación doctoral, Universidad Nacional del Litoral]. <http://hdl.handle.net/11185/589>

Carvalho, D. A., Reyes, P., Williner, V., Mora, M. C., Viozzi, M. F., De Bonis, C. J., & Collins, P. A. (2020). Growth, survival, body composition and amino acid profile of *Macrobrachium borellii* against the limitation of feeds with different C: N ratios with comments about application in integrated multi-trophic aquaculture. *Aquaculture Research*, 51, 3947–3958. <https://doi.org/10.1111/are.14696>.

Carvalho, D. A., Williner, V., Giri, F., Vaccari, C., & Collins, P. A. (2016). Quantitative food webs and invertebrate assemblages of a large River: A spatiotemporal approach in floodplain shallow lakes. *Marine and Freshwater Research*, 68(2), 293–307. <https://doi.org/10.1071/MF15095>

Carvalho, D. A.; Collins, P. A., & De Bonis, C. J. (2011). Gut evacuation time of *Macrobrachium borellii* (Caridea: Palaemonidae) feeding on three types of prey from the littoral-benthic community. *Journal of Crustacean Biology*, 31(4), 630-634.

Caut, S., Angulo, E., & Courchamp, F. (2009). Variation in discrimination factors ($\Delta^{15}\text{N}$ and $\Delta^{13}\text{C}$): the effect of diet isotopic values and applications for diet reconstruction. *Journal of Applied Ecology*, 46(2), 443–53. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01620.x>

Caut, S., Angulo, E., Courchamp, F., & Figuerola J. (2010). Trophic experiments to estimate isotope discrimination factors. *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 948–954. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2010.01832.x>

Cazzanelli, M., Soria, M., Castillo, M. M., & Rodiles-Hernández, R. (2021). Seasonal variations in food web dynamics of floodplain lakes with contrasting hydrological connectivity in the Southern Gulf of Mexico. *Hydrobiologia*, 848, 773-797. <https://doi.org/10.1007/s10750-020-04468-8>

- Choi, J. Y., Kim, S. K., La, G. H., Chang, K. H., Kim, D. K., Jeong, K. Y., Park, M. S., Joo, G. J., Kim, H. W., & Jeong, K. S. (2016). Effects of algal food quality on sexual reproduction of *Daphnia magna*. *Ecology and Evolution*, 6(9), 2817–2832. <https://doi.org/10.1002/ece3.2058>
- Ciancio, J. E.; Pascual, M. A., & Beauchamp, D. A. (2007). Energy density of Patagonian aquatic organisms and empirical predictions based on water content. *Transactions of the American Fisheries Society*, 136, 1415-1422.
- Clarke, K. R., & Warwick, R. M. (2001) *Change in Marine Communities: An Approach to Statistical Analysis and Interpretation* (2nd ed.). PRIMER-E, Ltd.
- Clarke, K.R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Austral Ecology*, 18,117–143.
- Collins, P.A. (1995). Variaciones diarias de la actividad trófica en una población de *Palaemonetes argentinus* (Crustacea Decapoda). *Revista de la Asociación Ciencias Naturales del Litoral*, 26 (1), 57-66.
- Collins, P.A. (1997). Ritmo diario de alimentación en el camarón *Macrobrachium borellii* (Decapoda, Palaemonidae). *Iheringia Série Zoológica*, 82,19-24.
- Collins, P. A. (1999). Feeding of *Palaemonetes argentinus* (Decapoda: Palaemonidae) from an Oxbow Lake of the Paraná River, Argentina. *Journal of Crustacean Biology*, 19(3), 485–492. <https://doi.org/10.2307/1549257>
- Collins, P. A. (2000). *Mecanismos de coexistencia en poblaciones de palaemónidos dulciacuícolas (Crustacea: Decapoda: Palaemonidae)* [Disertación doctoral, Universidad Nacional de La Plata].
- Collins, P.A. (2005). A coexistence mechanism for two freshwater prawns in the Paraná River floodplains, Argentina. *The Journal of Crustacean Biology*, 25(2), 219–225. <https://doi.org/10.1651/C-2528>
- Collins, P. A., & 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. <https://doi.org/10.1023/A:1003166116086>
- Collins, P. A., & Petriella, A. (1999). Growth pattern of isolated prawns of *Macrobrachium borellii* (Crustacea, Decapoda, Palaemonidae). *Invertebrate Reproduction & Development*, 36, 87–91. <https://doi.org/10.1080/07924259.1999.9652682>
- Collins, P. A., Carnevali, R. P., Carvalho, D. A., & Williner, V. (2012). Dynamics of decapod crustacean in a trophic web of continental aquatic environment in southern South America. In Daniel, J. A. (Ed), *Advances in Environmental Research* (pp. 159–185). Nova Publishers.
- Collins, P. A., Giri, F. & Williner, V. (2006). Population dynamics of *Trichodactylus borellianus* (Crustacea Decapoda Brachyura) and interactions with the aquatic vegetation of the Paraná River (South America, Argentina). *Annales de Limnologie - International Journal of Limnology*, 42 (1), 19-25.
- Collins, P. A., Williner, V., & Giri, F. (2007). Littoral communities. Macrocrustaceans. In: Iriondo, M. H., Paggi, J. C. & Parma J. M. (Eds.). *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* (1st ed. pp. 227–301). Springer-Verlag.

- Collins, P., Williner, V., & Giri, F. (2007). Trophic relationships in crustacean decapods of a river with a floodplain. In: Elewa, Ashraf M.T. (Ed.), *Predation in Organisms: A Distinct Phenomenon* (pp. 59-86). Springer-Verlag.
- Colpo, K.D., Colpo Ribeiro, L., Wesz, B., & Oliveira Ribeiro, L. (2012). Feeding preference of the South American endemic anomuran *Aegla platensis* (Decapoda, Anomura, Aeglididae). *Naturwissenschaften*, *99*, 333–336. <https://doi.org/10.1007/s00114-012-0900-x>. PMID:22361904.
- D'Abramo, L.R., & Conklin, D.E. (1995). New developments in the understanding of the nutrition of penaeid and caridean species of shrimp, In: *Swimming through troubled water, Proceedings of the special session on shrimp farming, Aquaculture*, *95*, 95-107.
- Davis, A. M., Blanchette, M. L., Pusey, B. J., Jardine, T. D., & Pearson, R. G. (2012). Gut content and stable isotope analyses provide complementary understanding of ontogenetic dietary shifts and trophic relationships among fishes in a tropical river. *Freshwater Biology*, *57*(10), 2156–2172. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2012.02858.x>
- De Domitrovic, Y., Devercelli, M., & Garcia De Emiliani, M. (2007). Phytoplankton. In M. H. Iriondo, J. C. Paggi, & M. J. Parma (Eds.), *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* (pp. 177–203). Springer Verlag. https://doi.org/10.1007/978-3-540-70624-3_7
- De Paggi, S. J., & Paggi, J. C. (2007). Zooplankton. In M. H. Iriondo, J. C. Paggi, & M. J. Parma (Eds.), *The middle Paraná River: Limnology of a subtropical Wetland* (pp. 230–248). Springer Verlag.
- DeNiro, M. J., & Epstein, S. (1978). Influence of diet on the distribution of carbon isotopes in animals. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, *42*, 495– 506. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(78\)90199-0](https://doi.org/10.1016/0016-7037(78)90199-0)
- Denno, R. F., & Fagan, W. F. (2003). Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? *Ecology*, *84*(19), 2522-2531.
- deVries, M. S., Martínez Del Rio, C., Tunstall, T. S., & Dawson, T. E. (2015). Isotopic Incorporation rates and discrimination Isotopic Incorporation rates and discrimination factors in mantis shrimp crustaceans. *PLoS ONE*, *10*(4), 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0122334>
- Domínguez, E. & Fernández, H. R. (2009). *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y Biología*. Fundación Miguel Lillo.
- Downs, E. E., Popp, B. N., & Holl, C. M. (2014). Nitrogen isotope fractionation and amino acid turnover rates in the pacific white shrimp *Litopenaeus vannamei*. *Marine Ecology Progress Series*, *516*, 239–250. <https://doi.org/10.3354/meps11030>
- Edmonson, W. F. & Winberg, G. G. (1971). *A manual for the assessment of secondary productivity in freshwaters*. Blackwell Scientific Publications.
- Ezcurra de Drago, I., Marchese, M., & Montalto, L. (2007). Benthic Invertebrates. In M. H. Iriondo, J. C. Paggi, & M. J. Parma (Eds.), *The middle Paraná River: Limnology of a subtropical Wetland* (pp. 252–270). Springer Verlag.
- Feliz, M. M. & Petriella A. M. (2003). Molt cycle of the natural population of *Palaemonetes argentinus* (Crustacea, Palaemonidae) from Los Padres Lagoon (Buenos Aires, Argentina). *Iheringia Série Zoologia*, *93*(4), 399-411.

- Frissell, C. A., W. J. Liss, C. E. Warren & M. D. Hurley. (1986). A hierarchical framework for stream habitat classification: viewing streams in a watershed context. *Environmental Management*, 10, 199–214.
- Fry, B., & Sherr, E. B. (1984). $\delta^{13}\text{C}$ measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science*, 27, 13–47. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-3498-2_12
- Fry, B., Arnold, C., & Pierce, F. (1982). Rapid $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ turnover during growth of brown shrimp (*Penaeus aztecus*). *Oecologia*, 54, 200–204. <https://doi.org/10.1007/BF00378393>
- Gannes, L. Z., O'Brien, D. M. & Martinez del Rio, C. (1997). Stable isotopes in animal ecology: assumptions, caveats, and a call for more laboratory experiments. *Ecology*, 78, 1271–1276.
- Giri, F., Williner, V. & Collins, P. A. (2002). Tiempo de evacuación del camarón dulceacuícola *Palaeomonetes argentinus* alimentado con larvas de mosquito *Culex pipiens*. *FABICIB*, 6, 37:41.
- Glon, M. G., Larson, E. R., & Pangle, K. L. (2016). Comparison of ^{13}C and ^{15}N discrimination factors and turnover rates between congeneric crayfish *Orconectes rusticus* and *O. virilis* (Decapoda, Cambaridae). *Hydrobiologia*, 768, 51–61. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2527-3>
- Gorokhova, E. (2018). Individual growth as a non-dietary determinant of the isotopic niche metrics. *Methods in Ecology and Evolution*, 9, 269–277. <https://doi.org/10.1111/2041-210X.12887>.
- Gotelli, N. J., & Entsminger, G. L. (2010). *EcoSim: Null Models Software for Ecology* (Acquired Intelligence Inc. & Keesey-Bear: Jericho, VT).
- Hauer, F. R., & Lamberti, G. A. (1996). *Methods in Stream Ecology* (2nd ed.). Academic Press. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-416558-8.18001-1>
- Hewitt, D. R. (1992). Response of protein turnover in the brown tiger prawn *Penaeus esculentus* to variation in dietary protein content. *Comparative Biochemistry & Physiology*, 103(1), 183–187. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(92\)90261-N](https://doi.org/10.1016/0300-9629(92)90261-N)
- Hobson, K. A. & Clark, R. G. (1992). Assessing avian diets using stable isotopes: turnover of ^{13}C in tissues. *Condor*, 94, 181–188.
- Hobson, K. A., & Welch, H. E. (1992). Determination of trophic relationships within a high Arctic marine food web using $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ analysis. *Marine Ecology Progress Series*, 84(1), 9–18. <https://doi.org/10.3354/meps084009>
- Ingram, T., Matthews, B., Harrod, C., Stephens, T., Grey, J., Markel, R., & Mazumder, A. (2007). Lipid extraction has little effect on the $\delta^{15}\text{N}$ of aquatic consumers. *Limnology and Oceanography*, 5, 338–343. <https://doi.org/10.4319/lom.2007.5.338>
- Jackson, A. L., Moore, J.W., Parnell, A. C., Inger, R., Bearhop, S., Semmens, B. X., Phillips, D. L., & Ward, E. J. (2014). Best practices for use of stable isotope mixing models in food-web studies. *Canadian Journal of Zoology*, 92(10), 823–835. <https://doi.org/10.1139/cjz-2014-0127>
- Jimenez, A.G., Kinsey, S.T. (2015). Chapter 12 - Energetics and metabolic regulation. In: Chang, E.S., Thiel, M. (Eds.), *Physiology, The Natural History of the Crustacea* Vol. 4 (pp. 391–419.). Oxford.

- Jernakoff, P., Phillips, B. F., & Fitzpatrick, J.J. (1993). The diet of postpuerulus Western rock lobster *Panulirus cygnus* (George) at seven Mile Beach, Western Australia. *Australian Journal of Marine Freshwater Research*, 44, 649–655.
- Junk, W. J., & Wantzen, K. M. (2006). Flood pulsing, and the development and maintenance of biodiversity in floodplains. In: Batzer, D.P., Sharitz, R.R. (Eds.), *Ecology of Freshwater and Estuarine Wetlands* (pp. 407–435). University of California Press.
- Junk, W. J., Bayley, P. B., & Sparks, R. E. (1989). The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences*, 106, 110–127.
- Karasov, W. H., & Martínez del Rio, C. (2007). *Physiological ecology: How animals process energy, nutrients, and toxins*. Book for Princeton University Press.
- Kratina, P., LeCraw, R.M., Ingram, T., & Anholt, B.R. (2012) Stability and persistence of food webs with omnivory: is there a general pattern? *Ecosphere*, 3, 1–18.
- Latli, A., Sturaro, N., Desjardin, N., Michel, L. N., Otjacques, W., Lepoint, G., & Kestemont, P. (2017). Isotopic half-life and enrichment factor in two species of European freshwater fish larvae: an experimental approach. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 31(8), 685–692. <https://doi.org/10.1002/rcm.7838>
- Lefebvre, S., & Dubois, S. (2016). The stony road to understand isotopic enrichment and turnover rates: insight into the metabolic part. *Vie Et Milieu-life And Environment*, 66(3-4), 305–314.
- Lepš, J., & Šmilauer, P. (1999). *Multivariate Analysis of Ecological Data—Faculty of Biological Sciences*. University of South Bohemia.
- Lipcius, R. N. & Herrnkind, W.F. (1982). Molt cycle alterations in behavior, feeding and diel rhythms of a decapod crustacean, the spiny lobster *Panulirus argus*. *Marine Biology*, 68, 241–252.
- Lipták, B., Veselý, L., Ercoli, F., Bláha, M., Buřič, M., Ruokonen, T. J., & Kouba, A. (2019). Trophic role of marbled crayfish in a lentic freshwater ecosystem. *Aquatic Invasions*, 14(2), 299–309. <https://doi.org/10.3391/ai.2019.14.2.09>
- Logan, J. M., Haas, H., Deegan, L., & Gaines, E. (2006). Turnover rates of nitrogen stable isotopes in the salt marsh mummichog, *Fundulus heteroclitus*, following a laboratory diet switch. *Oecologia*, 147(3), 391–395. <https://doi.org/10.1007/s00442-005-0277-z>
- Lopretto, E. C. & Tell G. (1995). *Ecosistemas de aguas continentales*. Ediciones Sur.
- Macko, S. A., Fogel, M. L., Engel, M. H., & Hare, P. E. (1986). Kinetic fractionation of stable nitrogen isotopes during amino acid transamination. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 50, 2143–2146. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(86\)90068-2](https://doi.org/10.1016/0016-7037(86)90068-2)
- Mao, Z., Xiaohong, G., Zeng, Q. (2016). Food sources and trophic relationships of three decapod crustaceans: insights from gut contents and stable isotope analyses. *Aquaculture Research*, 47, 2888–2898. <https://doi.org/10.1111/are.12739>
- March, J. G., Pringle, C. M., Townsend, M. J. & Wilson A. I. (2002). Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. *Freshwater Biology*, 47, 377–390.

- March, J. G., Pringle, C. M., Townsend, M. J., & Wilson, A. I. (2002). Effects of freshwater shrimp assemblages on benthic communities along an altitudinal gradient of a tropical island stream. *Freshwater Biology*, 47(3), 377–390. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00808.x>
- Marchese, M. R., Ezcurra de Drago, I. & Drago, E. C. (2002). Benthic macroinvertebrates and physical habitat relationships in the Paraná River Floodplain system. In: McClain, M.E. (ed.), *The ecology of South American rivers and wetlands*. IAHS special publication.
- Marchese, M. R., Saigo, M., Zilli, F. L., Capello, S., Devercelli, M., Montalto, L., Paporello, G., & Wantzen, K. M. (2014). Food webs of the Paraná River floodplain: assessing basal sources using stable carbon and nitrogen isotopes. *Limnologica*, 46, 22–30. <https://doi.org/10.1016/j.limno.2013.11.004>
- Marchetti, Z. Y., Latrubesse, E. M., Pereira, M. S. & Ramonell, C. G. (2013). Vegetation and its relationship with geomorphologic units in the Parana River floodplain, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 46, 122–136.
- Martinelli, L. A., Victoria, L., & Forsberg, B. R. (1994). Isotopic composition of major carbon reservoirs in the Amazon floodplain. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, 20, 31–46.
- Martínez del Rio, C. (2008). Metabolic theory or metabolic models? *Trends in Ecology and Evolution*, 23(5), 256–260. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.01.010>
- Martínez del Rio, C., & Anderson-Sprecher, R. (2008). Beyond the reaction progress variable: the meaning and significance of isotopic incorporation data. *Oecologia*, 156, 765–772. <https://doi.org/10.1007/s00442-008-1040-z>
- Martínez del Rio, C., & Carleton, S. A. (2012). How fast and how faithful: the dynamics of isotopic incorporation into animal tissues. *Journal of Mammalogy*, 93(2), 353–359. <https://doi.org/10.1644/11-MAMM-S-165.1>
- Martínez del Rio, C., Wolf, N., Carleton, S.A., & Gannes, L. Z. (2009). Isotopic ecology ten years after a call for more laboratory experiments. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 84(1), 91–111. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2008.00064.x>
- Mayora, G., Devercelli, M. & Giri, F. (2013). Spatial variability of chlorophyll-*a* and abiotic variables in a river–floodplain system during different hydrological phases. *Hydrobiologia*, 717, 51–63.
- Mayora, G., Scarabotti, P., Schneider, B., Alvarenga, P., & Marchese, M.R. (2020). Multiscale environmental heterogeneity in a large river-floodplain system. *Journal of South American Earth Sciences*, 102546. <https://doi.org/10.1016/j.jsames.2020.102546>
- McCutchan, J. H., Lewis, W. M., Kendall, C., & Mcgrath, C. C. (2003). Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos*, 102, 378–390. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0706.2003.12098.x>
- Mente, E., Coutteau, P., Houlihan, D., Davidson, I., & Sorgeloos, P.(2002). Protein turnover, amino acid profile and amino acid flux in juvenile shrimp *Litopenaeus vannamei*: effects of dietary protein source. *Journal of Experimental Biology*, 205, 3107–3122. <https://doi.org/10.1242/jeb.205.20.3107>

- Merritt, R. W., and Cummins, K. W. (1996). *An Introduction to the Aquatic Insects of North America* (3rd ed.). Kendall; Hunt Publishing Company.
- Mesa, L., Marchese, M. R., Montalto, L. & Zilli, F. L. (2012) Bidirectional exchanges of benthic invertebrates in a large river–floodplain system (Paraná River, Argentina). *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 48, 425–436.
- Minagawa, M., & Wada, E. (1984). Stepwise enrichment of ^{15}N along food chains: further evidence and the relation between $\delta^{15}\text{N}$ and animal age. *Geochimica et Cosmochimica Acta*, 48, 1135–1140. [https://doi.org/10.1016/0016-7037\(84\)90204-7](https://doi.org/10.1016/0016-7037(84)90204-7)
- Musin, G. E., Rossi, A., Diawol, V. P, Collins, P. A. & Williner, V.(2017). Dynamic metabolic pattern of *Aegla uruguayana* (Schmitt, 1942) (Decapoda: Anomura: Aeglidae): responses to seasonality and ontogeny in a temperate freshwater environment. *Journal Crustacean Biology*, 37 (4), 436–444. <https://doi.org/10.1093/jcabi/rux048>
- Musin, G. E., Rossi, A., Diawol, V., Collins, P. A., & Williner, V. (2018). Development of enzymes during ontogeny of two freshwater Decapoda: *Aegla uruguayana* (Aeglidae) and *Macrobrachium borellii* (Palaemonidae). *Aquaculture Research*, 49, 3889–3897. <https://doi.org/10.1111/are.13858>
- Musin, G.E., Carvalho, D.A., Viozzi, M.F., Mora, M.C., Collins, P.A., & Williner, V. (2019). Protein and cellulose level in diet: Effects on enzymatic activity, metabolite and amino acid profiles in freshwater anomurans *Aegla uruguayana* (Decapoda: Anomura). *Aquaculture Research*, 51, 1232–1243. <https://doi.org/10.1111/are.14474>
- Neiff, J. J. (1990). Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia*, 15, 424–441.
- Newsome, S. D., Martínez del Río, C., Bearhop, S., Phillips, D. L. (2007). A niche for stable isotope ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429–436. <https://doi.org/10.1890/060150.01>
- Paira, A. R., Drago, E. C. (2007). Origin, evolution and types of floodplain waterbodies. In: Iriondo, M., Paggi, J. C., Parma, M. J. (Eds.), *The Middle Paraná River. Limnology of a Subtropical Wetland*. (pp. 51–81). Springer Verlag.
- Parker, P. L., Anderson, R. K., & Lawrence, A. (1989). *Stable isotopes in ecological research*. Springer.
- Parkyn, S. M., Collier, K. J., & Hicks, B.J. (2001). New Zealand stream crayfish: functional omnivores but trophic predators? *Freshwater Biology*, 46, 641–652.
- Perga, M. E., & Gerdeaux, D. (2005). Are fish what they eat all year round? *Oecologia*, 144, 598–606.
- Perga, M. E., & Grey, J. (2010). Laboratory measures of isotope discrimination factors: comments on Caut, Angulo & Courchamp (2008, 2009). *Journal of Applied Ecology*, 47(4), 942–947. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2664.2009.01730.x>
- Peterson, B., & Fry, B.J. (1987). Stable isotopes in ecosystem. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 18(1), 293–320. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.18.110187.001453>.

- Petta, J. C., Shipley, O. N., Wintner, S. P., Cliff, G., Dicken, M. L., & Hussey, N. E. (2020). Are you really what you eat? Stomach content analysis and stable isotope ratios do not uniformly estimate dietary niche characteristics in three marine predators. *Oecologia*, *192*, 1111–1126. <https://doi.org/10.1007/s00442-020-04628-6>
- Phillips, D.L., & Gregg, J.W. (2003). Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia*, *136*, 261–269. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009672>
- Pinnegar, J.K., Campbell, N., & Polunin, N.V.C. (2001) Unusual stable isotope fractionation patterns observed for fish host–parasite trophic relationships. *Journal of Fish Biology*, *59*, 494–503.
- Pinto-Coelho, R. M. (2004). Métodos de coleta, preservação, contagem e determinação de biomassa em zooplâncton de águas epicontinentales. Em Bicudo C. E. de M. & D. de C. Bicudo (Eds.), *Amostragem em limnología*. RiMa.
- Poi de Neiff, A. G., & Carignan, R. (1997). Macroinvertebrates on *Eichhornia crassipes* roots in two lakes of the Paraná River floodplain. *Hydrobiologia*, *345*, 185-196.
- Poi de Neiff, A. & Casco, S. L. (2003). Biological agents which accelerate winter decay of aquatic plants in the Northeast of Argentina. In: Thomaz, S. M. & Bini, L.M (Eds.) *Ecología e Manejo de Macrófitas Acuáticas* (pp. 127-144). Universidade Estadual de Maringá
- Pool, T., G. Holtgrieve, V. Elliott, K. McCann, B. McMeans, N. Rooney, A. Smits, T. Phanara, M. Cooperman, S. Clark, C. Phen, & Chhuoy, S. (2017). Seasonal increases in fish trophic niche plasticity within a flood-pulse river ecosystem (Tonle Sap Lake, Cambodia). *Ecosphere*, *8*(7), e01881. <https://doi.org/10.1002/ecs2.1881>
- Post, D.M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, *83*(3):703–718. <https://doi.org/10.1111/fwb.12727>
- Power, M. E.; Parker, G.; Dietrich, W. E. & Sun, A. (1995). How does floodplain width affect river ecology? A preliminary exploration using simulations. *Geomorphology*, *13*,301-317
- Pringle C.M. & Hamazaki, T. (1998). The role of omnivory structuring a tropical stream: separating effects of diurnal fishes and nocturnal shrimps. *Ecology*, *79*, 269-280.
- Pusey, B. J., Arthington, A.H, Stewart-Koster, B, Kennard, M.J., & Read, M.G. (2010). Widespread omnivory and low temporal and spatial variation in the diet of fishes in a hydrologically variable northern Australian river. *Journal of Fish Biology*, *77*, 731–753.
- R Core Team. (2019). R: a Language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna. Available at <http://www.R-project.org/>. Accessed 5 Feb. 2018.
- Renones, O., Polunin, N. V., & Goni, R. (2002) Size related dietary shifts of *Epinephelus marginatus* in a western Mediterranean littoral ecosystem: an isotope and stomach content analysis. *Journal of Fish Biology*, *61*, 122–137
- Robbins, C.T., Felicetti, L.A., & Florin, S.T. (2010). The impact of protein quality on stable nitrogen isotope ratio discrimination and assimilated diet estimation. *Oecologia*, *162*(3), 571–579. <https://doi.org/10.1007/s00442-009-1485-8>.
- Rosemond, A.D., Pringle, C.M., Ramírez A., & Paul, M.J. (2001). A test of top- down and bottom-up control in streams. *Ecology*, *82*, 2279-2293.

- Rudnick, D., & Resh, V. (2005). Stable isotopes, mesocosms and gut content analysis demonstrate trophic differences in two invasive decapod crustacea. *Freshwater Biology*, 50(8), 1323–1336. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2005.01398.x>
- Sabat, P., Ramirez-Otarola, N., Bozinovic, F., & Martínez del Rio, C. (2013). The isotopic composition and insect content of diet predict tissue isotopic values in a south american passerine assemblage. *The Journal of Comparative Physiology B*, 183(3), 419–430. <https://doi.org/10.1007/s00360-012-0711-6>.
- Sabattini, R. A., & Lallana, V. (2007). Aquatic Macrophytes. In M. H. Iriondo, J. C. Paggi, & M. J. Parma (Eds.), *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* (pp. 1–382). Springer Verlag. <https://doi.org/10.1007/978-3-540-70624-3>
- Saigo, M., Marchese, M.R., & Wantzen, K.M. (2016). Sources contribution for benthic invertebrates: an inter-lake comparison in a flood plain system. *Hydrobiologia*, 770(1), 27–36. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2565-x>
- Saigo, M., Ruffener, L., Scarabotti, P., & Marchese, M. (2017). Food chain length in a large floodplain river: Planktonic or benthic reliance as a limiting factor. *Marine and Freshwater Research*, 68(7), 1336–1341. <https://doi.org/10.1071/MF16269>
- Saigo, M., Zilli, F. L., Marchese, M. R., & Demonte, D. (2015). Trophic level, food chain length and omnivory in the Paraná River: a food web model approach in a floodplain river system. *Ecological Research*, 30(5), 843–852. <https://doi.org/10.1007/s11284-015-1283-1>
- Schmidt, K., McClelland, J., Mente, E., Montoya, J., Atkinson, A., & Voss, M. (2007). Trophic-level interpretation based on $\delta^{15}\text{N}$ values: implications of tissue-specific fractionation and amino acid composition. *Marine Ecology Progress Series*, 266, 43–58. <https://doi.org/10.3354/meps266043>
- Schneider, B., Cunha, E. R., Espínola, L. A., Marchese, M., & Thomaz, S. M. (2019). The importance of local environmental, hydrogeomorphological and spatial variables for beta diversity of macrophyte assemblages in a Neotropical floodplain. *Journal of Vegetation Science*, 30(2), 269–280. <https://doi.org/10.1111/jvs.12707>
- Schneider, B., Schneider, B., & Hadad, H. R. (2021). *Plantas acuáticas del río Paraná Medio*. Ediciones UNL.
- Schoeller, D. A., Minagawa, M., Slater, R., & Kaplan, I. R. (2010). Stable isotopes of carbon, nitrogen and hydrogen in the contemporary north American human food web. *Ecology Food Nutrition*, 18, 159–170. <https://doi.org/10.1080/03670244.1986.9990922>.
- Sneddon, L. U. (2015). Pain in aquatic animals. *Journal of Experimental Biology*, 218(7), 967–976. <https://doi.org/10.1242/jeb.088823>
- Stenroth, P., & Nyström, P. (2003). Exotic crayfish in a brown water stream: effects on juvenile trout, invertebrates and algae. *Freshwater Biology*, 48, 466–475.
- Stenroth, P., Holmqvist N., Nyström, P., Berglund O., Larsson P. & Granéli W. (2006). Stable isotopes as an indicator of diet in omnivorous crayfish (*Pacifastacus leniusculus*): the influence of tissue, sample treatment, and season. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63, 821–831.

- Thomas, S.M., & Crowther, T.W. (2015). Predicting rates of isotopic turnover across the animal kingdom: a synthesis of existing data. *Journal of Animal Ecology*, *84*, 861–870. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.12326>.
- Thomaz, S. M., Bini, L. M., & Bozelli, R. L. (2007). Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia*, *579*, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s10750-006-0285-y>
- Thompson, R.M., Hemberg, M., Starzomski, B.M., & Shurin, J.B. (2007) Trophic levels and trophic tangles: the prevalence of omnivory in real food webs. *Ecology*, *88*, 612–617.
- Thompson, R.; Hemberg, M.; Starzomski, B.M. & Shurin, J. (2009). The ubiquity of omnivory. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, *30* (5), 761-764.
- Thorp, J. H., Thoms, M.C., & Delong M.D. (2006). The riverine ecosystem synthesis: biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*, *22*, 123–147.
- Tieszen, L.L., Boutton, T.W., Tesdahl, K.G., & Slade, N.A. (1983). Fractionation and turnover of stable carbon isotopes in animal tissues: implications for $\delta^{13}\text{C}$ analysis of diet. *Oecologia*, *57*, 32–37. <https://doi.org/10.1007/BF00379558>
- Tockner, K., Malard, F., & Ward, J.V. (2000). An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes*, *14*, 2861–2883
- Torres, M. V., Giri, F., & Collins, P. A. (2018). Temporal and spatial patterns of freshwater decapods associated with aquatic vegetation from floodplain rivers. *Hydrobiologia*, *823*(1), 169–189. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3704-y>
- Trivinho Strixino, S. (2011). *Larvas de Chironomidae (Diptera) do Estado de São Paulo: guia de identificação e diagnose dos gêneros*. PPG-ERN; UFSCar.
- Vander Zanden, M. J., Clayton, M. K., Moody, E. K., Solomon, C. T., & Weidel, B. C. (2015). Stable isotope turnover and half-life in animal tissues: A literature synthesis. *PLoS ONE*, *10*, 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116182>.
- Vanderklift, M.A., & Ponsard, S. (2003). Sources of variation in consumer- diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis. *Oecologia*, *136*(2), 169– 182. <https://doi.org/10.1007/s00442-003-1270-z>.
- Viozzi, M. F., Cabrera, J. M., Giri, F., de Azevedo Carvalho, D. & Williner, V. (2021). Ontogenetic shifts in natural diet, chelae, and mandible of an omnivorous freshwater crab (*Aegla uruguayana*): linking morphology and function *Canadian Journal of Zoology*, *99*, 625–641 <https://dx.doi.org/10.1139/cjz-2020-0290>.
- Vogt, G. (2012). Ageing and longevity in the Decapoda (Crustacea): A review. *Zoologischer Anzeiger*, *251*(1), 1–25. <https://doi.org/10.1016/j.jcz.2011.05.003>
- Wantzen, K. M. & Junk, W. J. (2000). The importance of streamwetland systems for biodiversity: a tropical perspective. In Gopal, B., W. J. Junk & J. A. Davis (eds), *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation*. Backhuys Publishers.

- Wantzen, K.M., & Junk, W.J. (2006). Aquatic-terrestrial linkages from streams to rivers: biotic hot spots and hot moments. *Archiv für Hydrobiologie. Supplementband: Algological Studies*, 158, 595–611.
- Ward, J. V., Tockner, K., Arscott, D.B., & Claret, C. (2002). Riverine landscape diversity. *Freshwater Biology*, 47, 517–539.
- Williner, V. (2007). *Ecología trófica de poblaciones de especies de la familia Aeglidae en la Argentina* [Disertación de Doctorado]. Universidad Nacional de La Plata.
- Williner, V., Giri, F. & Collins, P. (2009). Los crustáceos decápodos dulciacuícolas en Argentina. *FABICIB*, 13, 147-165.
- Williner, V. (2010). Foregut ossicles morphology and feeding of the freshwater anomuran crab *Aegla uruguayana* (Decapoda, Aeglidae). *Acta Zoologica*, 91, 408–415.
- Winemiller, K. O., & Welcomme, R. L. (2004). Generalizations and implications for fisheries management. In Welcomme, R. L., & Petr (Eds.), *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. Presented at the Phnom Penh: Mekong River Commission (pp. 285–309).
- Wolf, N., Carleton, S., Martínez del Rio, C. (2009). Ten years of experimental animal isotopic ecology. *Functional Ecology*, 23, 17–26. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01529.x>
- Wootton, K. L. (2017). Omnivory and stability in freshwater habitats: Does theory match reality? *Freshwater Biology*, 62(5), 821–832. <https://doi.org/10.1111/fwb.12908>
- Yokoyama, H., Tamaki, A., Harada, K., Shimoda, K., Koyama, K., & Ishihi, Y. (2005). Variability of diet-tissue isotopic fractionation in estuarine macrobenthos. *Marine Ecology Progress Series*, 296, 115–128. <https://doi.org/10.3354/meps296115>.
- Zeug, S. C., & Winemiller, K.O. (2008). Evidence supporting the importance of terrestrial carbon in a large-river food web. *Ecology*, 89, 1733–1743.
- Zhang, J. L., Ding, Q., & Huang, J. H. (2013). *Spaa: Species Association Analysis*. R Package Version 0.2.1.
- Zimmer, M. & Topp, W. (2000). Species-specific utilization of food sources by sympatric woodlice (Isopoda: Oniscidea). *Journal of Animal Ecology*, 69, 1071–1082. doi:10.1046/j.1365-2656.2000.00463.x
- Zilli, F. L., & Marchese, M. R. (2011). Patterns in macroinvertebrate assemblages at different spatial scales. Implications of hydrological connectivity in a large floodplain river. *Hydrobiologia*, 663(1), 245–257. <https://doi.org/10.1007/s10750-010-0576-1>

Apéndice I

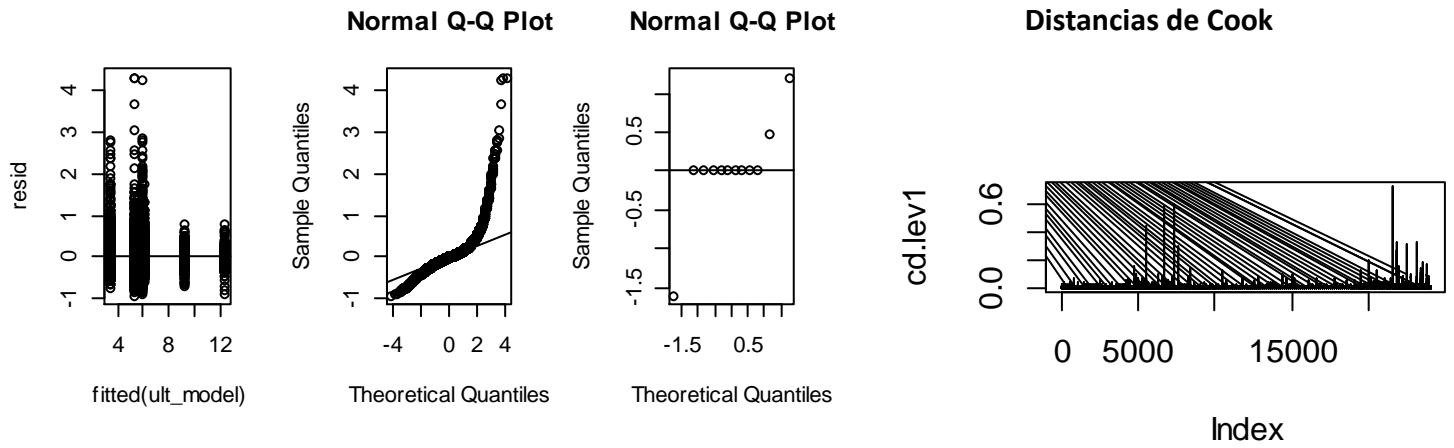
Ítem MORFOTIPO	Metodología	Cálculo de volumen (mm ³)	Volumen promedio final (mm ³)	Referencia Bibliográfica
Hydracarina	Aproximación a forma geométrica	$V=3,14*r^2*L$	0,54	Williner (2007)
Algas filamentosas	Aproximación a forma geométrica	$V=3,14*r^2*L$	0,000375	Collins (2000)
Algas unicelulares	Aproximación a forma geométrica	$V=L*h*P$	0,000011	Collins (2000)
Amebas	Aproximación a forma geométrica	$V=(4/3*3,14*r^3)/2$	0,02	Williner (2007)
Cladóceros	Peso húmedo	$W=X*L-Y$	0,399	Edmonson & Wingberg (1971)
Coleóptera (larvas)	Aproximación a forma geométrica	$V=3,14*r^2*L$	0,11304	Presente trabajo
Copépoda	Peso húmedo	$W=X*L-Y$	0,225	Edmonson & Wingberg (1971)
Diatomeas	Aproximación a forma geométrica	$V=L*h*P$	0,0002	Collins (2000)
Efemerópteros (larvas)	Aproximación a forma geométrica	$V=3,14*r^2*L$	3,25	Williner (2007)
Estatoblasto de briozoo	Aproximación a forma geométrica	$V=3,14*r^2*L$	0,00942	Presente Trabajo
Hongos (conidio de alternaria)	Aproximación a forma geométrica	$V=3,14*r^2*L$	0,001256	Williner (2007)
Huevos de gasterópodos	Aproximación a forma geométrica	$V=3,14*r^2*L$	0,00314	Presente trabajo
Núculas de clorófitas	Aproximación a forma geométrica	$V=3,14*r^3*4/3.$	1.047	Presente trabajo
Oligoquetos	Volumen desplazado		5,88	Collins (2000)

Ostrácodos	Aproximación a forma geométrica	$V=3,14*r^2*L$	0,031	Williner (2007)
Quironómidos (larvas)	Volumen desplazado		2,74	Collins (2000)
Restos vegetales	Aproximación a forma geométrica	$V=L*h*P$	3,14	Williner (2007)
Díptera	Volumen desplazado		3.05	Presente trabajo
Rotíferos	Aproximación a forma geométrica	$A*B*C$	0,0026	Pinto Coelho (2004)

Apéndice II

Análisis de residuos para el modelado de la variable CR (a) (variabilidad de $\delta^{13}\text{C}$ en los recursos basales) y análisis de residuos para el modelado de la variable NR (variabilidad de $\delta^{15}\text{N}$) (b) en función de las variables ambientales clorofila a , transparencia y temperatura y el período del ciclo.

a



b

