

Tesis de Maestría: Dieta de peces de agua dulce: efectos de factores climáticos y complejidad del hábitat

Lic. Iván González-Bergonzoni

Defensa de Tesis: 21 de Julio de 2011



Dieta de peces de agua dulce: efectos de factores climáticos y complejidad del hábitat

Lic. Iván González-Bergonzoni (Ivan2002uy@hotmail.com)

Directores:

Dra. Annette Baattrup-Pedersen (abp@dmu.dk), Universidad de Aarhus, Dinamarca

Dra. Mariana Meerhoff (mm@dmu.dk), Universidad de la República, Uruguay

Resumen

Los peces cumplen un rol determinante sobre la estructura y funcionamiento de ecosistemas acuáticos, en gran parte mediante sus interacciones tróficas. En sistemas marinos, se ha observado que el consumo de material vegetal (e.g. detrito, macrófitas, perifiton) aumenta hacia climas más cálidos, pero la evidencia en sistemas dulceacuícolas es fragmentada. Estos cambios en la dieta de los peces pueden promover cambios importantes a nivel ecosistémico, afectando cascadas tróficas e interacciones de depredación y competencia con otras comunidades como los macroinvertebrados. La mayor omnivoría a bajas latitudes se ha explicado por diversos mecanismos. Este trabajo analizó la hipótesis que tanto la omnivoría como la diversidad de fuentes alimenticias aumentan a menores latitudes en diversos ecosistemas acuáticos, a nivel comunitario e individual. Además se analizó la hipótesis que dicho patrón se debe a una mayor asociación de los peces a hábitats vegetados en climas más cálidos, tomando arroyos como modelo. Se realizó un meta-análisis sobre la dieta de comunidades de peces de diferentes ecosistemas dulceacuícolas y estuarinos del mundo (n= ca. 230), cuyos resultados apoyaron nuestra primer hipótesis. Para analizar la segunda hipótesis, se realizaron experimentos in situ en arroyos en climas templado y subtropical, comparando la dieta de la comunidad de peces asociados a plantas acuáticas artificiales con aquellos encontrados en aguas abiertas. Si bien hubo mayor asociación de los peces a las plantas en sistemas subtropicales, el consumo de material vegetal no fue mayor en ese hábitat, en contra de nuestra hipótesis. Este trabajo revela un gradiente latitudinal en la omnivoría y la diversidad de fuentes alimenticias en comunidades de peces (siendo ambas mayores a menor latitud). El mecanismo subyacente propuesto es una limitación del alimento animal en climas cálidos, resultante indirecta del aumento en las tasas metabólicas de los peces con la temperatura. Esto implicaría la inclusión de fuentes alimenticias más diversas en la dieta, recurriendo principalmente a fuentes abundantes y de fácil acceso como las vegetales.

Abstract

Fish play a key role on the structure and functioning of aquatic ecosystems, particularly through their trophic interactions. In marine systems, it has been suggested that the consumption of plant material (eg detritus, macrophytes, and periphyton) increases in warmer climates, but the evidence is still fragmented for freshwater systems. These changes in fish diet can promote changes at the ecosystem level, affecting trophic cascades and predation and competition interactions with macro invertebrates. Such greater omnivory at lower latitudes has been explained by various mechanisms. This study analysed the hypothesis that both the degree of omnivory and the diversity of food sources increase in lower latitudes in various freshwater ecosystems, both at the community and individual level. Furthermore, we examined the hypothesis that this pattern is due to a greater association of fish to vegetated habitats in warmer climes, taking streams as a model ecosystem. A literature review on trophic structure of fish communities from different freshwater and estuarine ecosystems was conducted at a worldwide scale ($n = \text{ca. } 230$), with results supporting our first hypothesis. To analyze the second hypothesis, we performed in situ experiments in similar streams in temperate and subtropical ($n = 4$ in each area), comparing the diet of the fish associated to the artificial aquatic plants and with that of fish in open water, not finding support to our hypothesis. This work reveals a latitudinal gradient in omnivory and diversity of food sources in fish communities (being greater at lower latitudes and increasing temperatures). The proposed underlying mechanism is the increase in metabolic rates of fish with temperature, leading to a depletion or greater scarcity of animal food sources. This would imply increased energy demands that determine major limitation of animal food and hence the need to include more diverse food sources, including the typically abundant and accessible plant material.

Agradecimientos

A mis directoras de tesis Dra Annette Baattrup-Pedersen y muy especialmente a la Dra Mariana Meerhoff por su gran generosidad al compartir su capacidad y experiencia científica en un marco de confianza, afecto y amistad, que hicieron la realización de esta tesis un trabajo realmente ameno y disfrutable, además de resultar una experiencia altamente enriquecedora en mi formación profesional.

A mi familia por su gran apoyo constante y su gran afecto. Muy especialmente a mi amada esposa Cinthia de todo corazón por ser mi apoyo emocional constante e incondicional, por su paciencia y por brindándome un vital y continuo estímulo para seguir adelante ante cualquier dificultad.

Finalmente y no menos importante quiero agradecer a todo el grupo humano que conforma el grupo de investigación en cuyo marco se realizó esta maestría, compuesto por un gran equipo de investigadores de Uruguay y Dinamarca, a quienes, ante todo considero grandes amigos. Mencionaré simplemente algunos de los miembros cuyo gran apoyo científico, logístico y amistad garantizó las condiciones óptimas para el desarrollo de esta maestría. Primeramente agradezco al Dr. Erik Jeppesen por su gran apoyo en todos los ámbitos y sus invaluable aportes que hicieron a la calidad de este trabajo. Seguidamente al MSc. Franco Teixeira de Mello y por un enorme apoyo científico y logístico acompañado de una gran amistad que permitió que el desarrollo de esta tesis fuera muy disfrutable y a Thomas Davidson por su gran apoyo en parte de los análisis estadísticos de esta tesis. Además agradezco por su invaluable apoyo logístico y amistad a Thomas Boll, Nicolás Vidal, Rasmus Rasmussen, Soledad García, Malvina Masdeu, Guillermo Goyenola y a Mariana Vianna.

Agradezco a los miembros del Tribunal: Dr Néstor Mazzeo, Dr Matías Arim y Dr Daniel Naya por sus comentarios y sugerencias.

Este trabajo fue financiado por el National Environmental Research Institute, Universidad de Aarhus, Dinamarca, PEDECIBA y la Agencia Nacional para la Investigación y la Innovación del Uruguay (ANII) mediante una beca de Maestría.

Índice

Introducción y antecedentes	1
<u>Rol trófico y estructura de las comunidades de peces en distintos climas</u>	1
<u>Relación entre la temperatura, complejidad del hábitat y la dieta de peces</u>	4
Objetivos e hipótesis	6
<u>Objetivo general</u>	6
<u>Hipótesis y predicciones</u>	6
<u>Objetivos específicos para poner a prueba la hipótesis 1 (Capítulo 1)</u>	7
<u>Objetivos específicos para poner a prueba la hipótesis 2 (Capítulo 2)</u>	8
Capítulo 1: Gradiente latitudinal en omnivoría y diversidad de fuentes alimenticias	9
<u>Metodología</u>	9
<u>Análisis estadísticos</u>	12
<u>Resultados</u>	13
<i>Riqueza relativa de especies omnívoras a nivel interespecífico</i>	13
<i>Diversidad de fuentes alimenticias a nivel interespecífico</i>	21
<i>Importancia del material vegetal y diversidad de ítems alimenticios a nivel intraespecífico</i>	25
Capítulo 2: rol de la complejidad de hábitats en omnivoría y diversidad de fuentes alimenticias consumidas por la comunidad de peces en arroyos	28
<u>Metodología</u>	28
<i>Diseño experimental</i>	28
<i>Análisis del contenido estomacal</i>	29
<u>Análisis de datos</u>	30
<i>Efectos del régimen climático</i>	31
<i>Efectos de los hábitats en arroyos subtropicales</i>	32
<u>Resultados</u>	34
<i>Efectos del régimen climático: Riqueza relativa de especies omnívoras y diversidad de fuentes alimenticias en arroyos templados y subtropicales</i>	34
<i>Efectos del régimen climático: Asociación a las plantas sumergidas</i>	36
<i>Efectos del hábitat: Consumo de material vegetal y diversidad de fuentes alimenticias en ambientes de plantas sumergidas en arroyos subtropicales</i>	38
Discusión	45
<u>Gradiente latitudinal y efecto del hábitat en rol trófico de peces</u>	45
<u>Rol de la temperatura como mecanismo forjador de estos patrones ecológicos</u>	50
<u>Implicancias a nivel comunitario y ecosistémico</u>	51
Conclusiones y Perspectivas	52
Bibliografía	54

Introducción y Antecedentes

Rol trófico y estructura de las comunidades de peces en distintos climas

Los peces constituyen un componente clave en el funcionamiento de los ecosistemas acuáticos, por ser los organismos con mayores tasas de desplazamiento y en muchos cuerpos de agua, sobre todo dulceacuícolas, también los depredadores tope. Además, por su alimentación los peces pueden generar directa e indirectamente un gran impacto en la estructura y funcionamiento de estos ecosistemas (Sabater et al. 2009). Los peces también pueden promover el subsidio energético a tramas tróficas locales al conectar diferentes compartimientos o hábitats dentro del cuerpo de agua (Polis et al. 1997).

La influencia de los peces en el funcionamiento ecosistémico parece cambiar en distintas regiones climáticas, en contraste con las predicciones de la teoría de convergencia comunitaria (e.g. Croder 1980). Esta teoría predice que si los ecosistemas son similares en cuanto a sus características físicas y fisico-químicas más relevantes, las comunidades presentes deberían poseer similar estructura. Sin embargo, estudios comparativos de la comunidad de peces de ecosistemas acuáticos similares en cuanto a su estado trófico, área y otras variables limnológicas, pero localizados en climas cálidos y templados, coinciden en cuanto a la diferente estructura de la red trófica y el rol de los peces en estos sistemas (Flecker 1992; Floeter et al. 2004; Meerhoff et al. 2007; Ibañez et al. 2009; Teixeira-de Mello et al. 2009; Jeppesen et al. 2010). Mientras que en sistemas dulceacuícolas templados parecen predominar estrategias alimenticias basadas en el consumo de fuentes de alimento de origen animal (especies invertívoras, zooplantívoras y piscívoras) en sistemas tropicales y subtropicales predominaría la omnívora (definida como el consumo tanto de material animal como vegetal). Las diversas especies omnívoras y herbívoras mayormente presentes en climas cálidos recurren a fuentes alimenticias de origen vegetal como: fitoplancton o perifiton, detrito, macrófitas y vegetación terrestre (frutas y flores principalmente) (Lazzaro 1987; Wootton & Oemke 1992; Ibañez et al. 2009; Teixeira-de Mello et al. 2009; Jeppesen et al. 2010).

En relación con lo anterior, en diversos sistemas de climas templados se ha visto que los peces presentan un rol regulador de otras comunidades mediante efectos directos sobre el

nivel trófico inmediatamente inferior (e.g. macroinvertebrados y zooplancton), a través de la depredación. En muchos casos además existen claros efectos en cascada trófica (Carpenter et al. 1985) sobre las comunidades basales, como el perifiton y el fitoplancton (Power 1990; Flecker 1994; Lazzaro 1997; Hurin 1998; Sabo et al. 2009). Sin embargo, en sistemas tropicales este tipo de efecto es menos claro y las cascadas tróficas muchas veces no ocurren (Lazzaro 1997, Pringle & Hamazaki 1998, Danger et al. 2009, Jeppesen et al. 2010). Además, el mayor consumo de material vegetal hace que las interacciones entre peces e invertebrados sean más complejas, existiendo efectos directos e incluso fuertes efectos indirectos dados por interacciones de depredación y competencia (Flecker 1992). Este tipo de interacción, conocida como depredación intragremio, es común en la naturaleza y se asocia con la complejidad de redes (Arim & Marquet 2004). Por otra parte, la dominancia de especies omnívoras y herbívoras en las comunidades de peces en los sistemas cálidos implica fuertes efectos directos de consumo sobre los productores primarios (Power et al. 1985; Flecker 1992; Wootton & Oemke 1992; Flecker 1996; Flecker et al. 2002; Katano et al. 2008; Abe et al. 2007; Yang & Dudgeon 2009). En consecuencia, existen efectos a nivel ecosistémico más fuertes y directos de los peces, por ejemplo sobre la regulación de la dinámica de nutrientes y oxígeno disuelto (Flecker 1996; Flecker et al. 2002). Por ejemplo, en un arroyo tropical de Sudamérica se ha visto que el consumo de perifiton por los peces, además de limitar la biomasa, favorece una comunidad formada por algas más jóvenes con una mayor tasa de absorción de nutrientes (Flecker et al. 2002).

En ecosistemas marinos, por otra parte, se ha observado la existencia de un gradiente latitudinal en la dieta de los peces (Floeter et al. 2005). La proporción de especies que se alimentan en algún grado de material vegetal en la comunidad de peces marinos (definidas en dicho trabajo como especies “herbívoras”) parece aumentar a menores latitudes (i.e. hacia climas más cálidos). Como se mencionó previamente, los datos de sistemas dulceacuícolas parecen apoyar este mismo patrón, existiendo mayor proporción de especies consumidoras de material vegetal en algún grado (de aquí en más definidas como especies “omnívoras”) en regiones cálidas. Sin embargo, esta información es aún muy escasa y fragmentada, ya que proviene sólo de algunos arroyos (Wootton & Oemke 1992; Ibañez et al. 2009) y lagos someros (Teixeira-de Mello et al. 2009; Jeppesen et al. 2010). Además, esta información se basa en comparaciones entre sistemas subtropicales o tropicales y templados similares (desde

un punto de vista limnológico), por lo que no hay datos acerca de la ocurrencia de un gradiente latitudinal como ocurre en sistemas marinos.

Varios mecanismos se han propuesto para explicar este aparente gradiente en el consumo de material vegetal por parte de los peces en sistemas marinos, incluyendo: 1) procesos biogeográficos y evolutivos, en donde el poco tiempo a escala evolutiva no habría permitido la evolución de estrategias omnívoras en regiones templadas o su dispersión desde los sitios donde se originaron (Mead 1970; Harmelin-Vivien 2002); 2) un efecto indirecto del aumento total de la diversidad (taxonómica y funcional) de las comunidades de peces hacia los trópicos (Meekan & Choat 1997); 3) cambios latitudinales en las características de las comunidades de macroalgas (como dureza, capacidad de defensa y calidad nutricional) (Gaines & Lubchenco 1982; Cronin et al. 1997), afectando su digestibilidad (Horn 1989; Choat 1991; Ferreira et al. 2004), palatabilidad y producción (Horn 1989; Choat 1991); 4) baja abundancia de productores primarios durante el invierno en zonas templadas (Arrington et al. 2002); 5) mayor tasa de descomposición de detrito hacia los trópicos (Floeter et al. 2004); 6) limitaciones fisiológicas dependientes de la temperatura: e.g. ineficacia enzimática en la digestión de material vegetal a bajas temperaturas (Gaines & Lubchenco 1982; Horn 1989; Horn & Ojeda 1999; Floeter et al. 2005; Behrens & Lafferty 2007).

En arroyos, la mayor proporción de especies omnívoras en el trópico ha sido atribuida a una mayor disponibilidad de material vegetal (Ibañez et al. 2009), sin embargo, no se han observado diferencias en la riqueza relativa de especies omnívoras entre arroyos con diferente disponibilidad de material vegetal (Wootton & Oemke 1992). Por otra parte, en lagos someros cálidos se ha encontrado menor biomasa de perifiton en comparación con lagos similares de zonas templadas (Meerhoff et al. 2007). Dada la similitud de este aparente patrón con el hallado para sistemas marinos, se ha sugerido la hipótesis de que una interacción fisiológica entre la temperatura, la disponibilidad de alimento y la eficiencia digestiva sería la causante común de este proceso (Wootton & Oemke 1992).

Relación entre la temperatura, complejidad del hábitat y la dieta de peces

La teoría metabólica de la ecología (Brown et al. 2004) postula que muchos patrones ecológicos tiene como causa fundamental el efecto del tamaño corporal, la temperatura ambiente y la estequeometría sobre el metabolismo individual de los organismos. La dependencia del metabolismo (I) respecto del tamaño corporal (I proporcional a $M^{0,66-0,75}$) y la temperatura (I proporcional a $e^{-E/kT}$) sería una de las fuerzas más importantes detrás de los patrones en ecología.

En peces (al igual que a lo largo de toda la escala zoológica) se ha observado un patrón de menores tamaños corporales (a escala interespecífica y comunitaria) hacia latitudes más bajas (Atkinson 1994; Blackburn 1999) y se ha vinculado el efecto de la temperatura sobre las tasas metabólicas en relación con el tamaño corporal (Atkinson & Sibly 1997). Estos menores tamaños corporales podrían deberse a una limitación del alimento de origen animal causado por el aumento de la tasa de consumo dado por las mayores temperaturas (Atkinson & Sibly 1997). Este proceso, que opera a nivel individual, podría haber favorecido menores tallas de madurez sexual y operando a escala evolutiva explicaría los patrones latitudinales actuales (Atkinson & Sibly 1997). De esta manera, la temperatura podría afectar fuertemente la comunidad de peces mediante efectos sobre el metabolismo, afectando directamente las tasas metabólicas. Esto coincide con lo postulado para sistemas marinos sobre que la mayor omnivoría (a nivel individual y comunitario), podría deberse a efectos de la temperatura sobre las tasas de ingesta generando la necesidad de incorporar mayor diversidad de fuentes alimenticias (en este caso fuentes vegetales) en la alimentación para satisfacer demandas energeticas (Arim et al. 2007, 2010; Clements et al. 2009). Esto último también está de acuerdo con la mayor diversidad de grupos tróficos observada en climas tropicales, ya que si bien hay grupos alimenticios comunes en todo el mundo, también existen varios grupos exclusivos de climas tropicales (e.g. peces parásitos, comedores de mucus y sangre o comedores de escamas; Sazima 1983; Winemiller 1991). Esto conlleva a un patrón de mayor diversidad de fuentes de alimentación en climas más cálidos. Estos antecedentes permitirían identificar a la temperatura como el factor explicativo más importante de varios patrones y procesos ecológicos de la comunidad de peces, a diferentes escalas.

Una de las evidencias más fuertes a favor de las hipótesis de limitaciones fisiológicas dependientes de la temperatura a nivel digestivo es un hallazgo a nivel experimental, indicando que el aumento de la temperatura favorecería una dieta más rica en material vegetal (Behrens & Lafferty 2007). En ese trabajo se evaluó la performance de una especie de pez marino omnívoro (Opalaye, *Griella nigricans*) mediante la relación ARN/ADN en músculo, en tratamientos a bajas y altas temperaturas y comparando individuos alimentados únicamente con material vegetal contra individuos alimentados con material vegetal y animal. Se observó que a menores temperaturas la dieta omnívora permitía una mejor performance y a altas temperaturas no habría diferencias. Sin embargo, este trabajo ha recibido duras críticas (Clements et al. 2009) debido a su diseño experimental. Se ha sugerido que lo hallado podría simplemente ser consecuencia del aumento de las tasas metabólicas individuales con la temperatura y la insuficiencia de la ingesta animal para satisfacer las demandas fisiológicas a mayor temperatura (Clements et al. 2009). Limitaciones fisiológicas dependientes de la temperatura se han observado repetidamente en reptiles, particularmente en lagartijas herbívoras, donde organismos endosimbiontes dependen en gran medida de la temperatura para ganar eficiencia en la digestión fermentativa (Espinoza et al 2004). Sin embargo, en peces hay gran carencia de información sobre la amplia diversidad de fisiologías digestivas, por lo que postular una limitación fisiológica a ese nivel resulta muy prematuro (Clements et al. 2009).

Por otra parte, en un trabajo comparativo entre lagos someros de clima subtropical y templado, Meerhoff et al. (2007) describieron una mayor asociación de los peces a hábitats más complejos en lagos cálidos (plantas sumergidas), mientras que los peces de lagos fríos se asociaron a hábitats más simples. Asimismo, varios autores destacan una alta asociación de peces a ambientes de macrófitas sumergidas en lagos de planicie de inundación (Winemiller 1990), grandes ríos (Winemiller & Jepsen 1998) y reservorios (Pellicice et al. 2008; Neiff et al. 2009) de climas tropicales y subtropicales. Esta asociación implica altas abundancias, biomasa y riqueza específica de peces en este hábitat. Basado en este último patrón observado, se plantea otro mecanismo que podría explicar indirectamente el mayor consumo de material vegetal y la mayor presencia de especies omnívoras en climas más cálidos, así como una mayor diversidad de fuentes alimenticias. Este mecanismo sería la ocurrencia de cambios comportamentales (uso del espacio) ante cambios en la temperatura ambiente. Estos cambios comportamentales podrían estar mediados por los menores tamaños corporales y

mayores tasas metabólicas (particularmente tasa de ingesta, implicando mayor presión de depredación por especies piscívoras), implicando una mayor necesidad de refugio. La mayor asociación de los peces a estructuras complejas (y por tanto más ricas en material vegetal y con más diversidad de alimento, dados por el perifiton y micro y macroinvertebrados asociados), que ocurriría en climas más cálidos, determinaría que los peces que allí habitan posean una dieta más rica en material vegetal.

Objetivos e hipótesis

Objetivo general

Evaluar la variación de aspectos de la estructura trófica de las comunidades de peces de agua dulce y estuarios en diferentes regímenes climáticos del mundo y a lo largo de un gradiente latitudinal, y analizar la importancia de un posible mecanismo en forma semi-experimental, particularmente en arroyos de clima templado (Dinamarca) y subtropical (Uruguay).

Hipótesis y predicciones

H 1. La temperatura ambiente determina la tasa metabólica de los peces y por tanto su demanda de recursos. Los peces responderían a esta demanda diversificando la dieta e incluyendo fuentes vegetales más abundantes cuando la demanda es mayor, tanto a nivel individual como a nivel de especies, independientemente del tipo de ecosistema.

Predicciones

i) A nivel interespecífico, se espera encontrar una relación significativa entre la riqueza de especies omnívoras y la diversidad de fuentes y estrategias alimenticias con la latitud, la temperatura y el régimen climático. En particular se espera mayor una riqueza de especies omnívoras y diversidad de fuentes alimenticias en las comunidades de peces hacia zonas más cálidas y a bajas latitudes, en todos los ecosistemas acuáticos.

ii) A nivel intraespecífico, se espera encontrar una mayor proporción y/o frecuencia de ocurrencia de ítems vegetales y diversidad de ítems a menores latitudes o mayores temperaturas.

H 2. La mayor temperatura determina un mayor uso de ambientes vegetados como refugio, debido a la mayor presión de depredación por peces piscívoros, dada por las mayores tasas metabólicas en conjunto con los menores tamaños corporales de las especies de peces presa.. El uso de este ambiente como refugio favorecería que los peces asociados se alimenten en mayor grado de alimento vegetal y de una alta diversidad de ítems alimenticios presentes en mayor proporción que en otros ambientes (tanto ítems vegetales: perifiton principalmente, como animales: macroinvertebrados).

Predicciones

En particular, se espera una mayor asociación a hábitats más complejos y ricos en material vegetal (i.e. zonas con plantas acuáticas) en climas cálidos que en climas fríos. Esto conllevaría una mayor proporción de material vegetal en la dieta y mayor diversidad de fuentes alimenticias consumidas por los peces.

Objetivos específicos para poner a prueba la Hipótesis 1 (Capítulo 1)

1. Revisar la bibliografía científica para determinar la proporción de especies nativas que consumen material vegetal y la diversidad de fuentes alimenticias consumidas en comunidades de peces en ecosistemas dulceacuícolas y estuarinos del mundo, analizando su variación en un gradiente latitudinal y de temperatura dentro de cada tipo de ecosistema relevado (i.e. estuarios, ríos, arroyos, lagos someros, lagos profundos y reservorios) comparando además entre climas cálidos y fríos.
2. Relevar la proporción y/o frecuencia de ocurrencia de alimentos de origen vegetal en la dieta y la diversidad de ítems consumidos (número de ítems vegetales y número de ítems animales) de las especies con un rango latitudinal de distribución amplio (presentes en la base de datos generada durante el primer objetivo específico).

Objetivos específicos para poner a prueba la Hipótesis 2 (Capítulo 2)

1. Evaluar la asociación de los peces a ambientes complejos en arroyos, mediante la introducción de parches de plantas sumergidas artificiales en una serie de cuatro sistemas comparables (según características limnológicas y morfométricas), en dos regiones climáticas

diferentes (templada: Dinamarca y subtropical: Uruguay), así como evaluar diferencias en su dieta (contenido estomacal) dadas por esta asociación.

2. Comparar la proporción de material vegetal y la diversidad de ítems consumidos (definidos a diferentes escalas) en ambos tipos de ambientes y en ambos regímenes climáticos. Relacionar el contenido vegetal estomacal con la disponibilidad de material vegetal en el ambiente (biomasa de perifiton sobre plantas artificiales sumergidas).

Capítulo 1: Gradiente latitudinal en omnivoría y diversidad de fuentes alimenticias

Metodología

Esta hipótesis se analizó mediante un meta-análisis, realizando una revisión de trabajos científicos publicados que contuvieran un relevamiento exhaustivo de la estructura trófica de la comunidad de peces nativos. La búsqueda de trabajos se realizó mediante el buscador ISI Web of Science y Google Scholar, en tres idiomas: inglés, español y portugués. Las palabras claves en la búsqueda fueron: tipo de ecosistema a relevar (e.g. arroyo, estuario), “peces”, más diferentes palabras clave relacionadas con la dieta (e.g. “análisis de contenido estomacal”, “dieta”, “estructura trófica”, “ecología alimenticia”, “interacciones tróficas” y “comunidad”). También se incluyó información publicada y en preparación del equipo de trabajo, así como datos previos aun cuando no aparecieron en las búsquedas (29 lagos someros y 14 arroyos de clima subtropical y templado de Uruguay y Dinamarca). Se extrajeron datos de un total de 90 artículos científicos publicados, comprendiendo 225 ecosistemas, en un amplio gradiente desde la latitud 41° S a 81,5° N (Fig.1, Apéndice 1).

Esta revisión abarcó ríos, arroyos, lagos (someros y profundos), lagos de planicies de inundación, embalses y estuarios de todo el mundo. En el caso del abordaje sobre riqueza de fuentes alimenticias en la comunidad de peces los tipos de ecosistemas relevados fueron los mismos, con la excepción de los estuarios debido a que en la gran mayoría de esos estudios las fuentes alimenticias no se detallaban al nivel aquí analizado. Se siguieron ciertos criterios para la selección de las publicaciones a evaluar, incluyendo: (i) trabajos exclusivamente referidos a comunidades (y no especies aisladas), (ii) trabajos que involucrasen especies nativas, (iii) trabajos que describieran la dieta a partir de: 1) contenido estomacal y/o revisión bibliográfica para el análisis de riqueza relativa de especies omnívoras, y 2) análisis de contenido estomacal y descripción de ítems consumidos en el caso del análisis de diversidad de fuentes alimenticias consumidas.

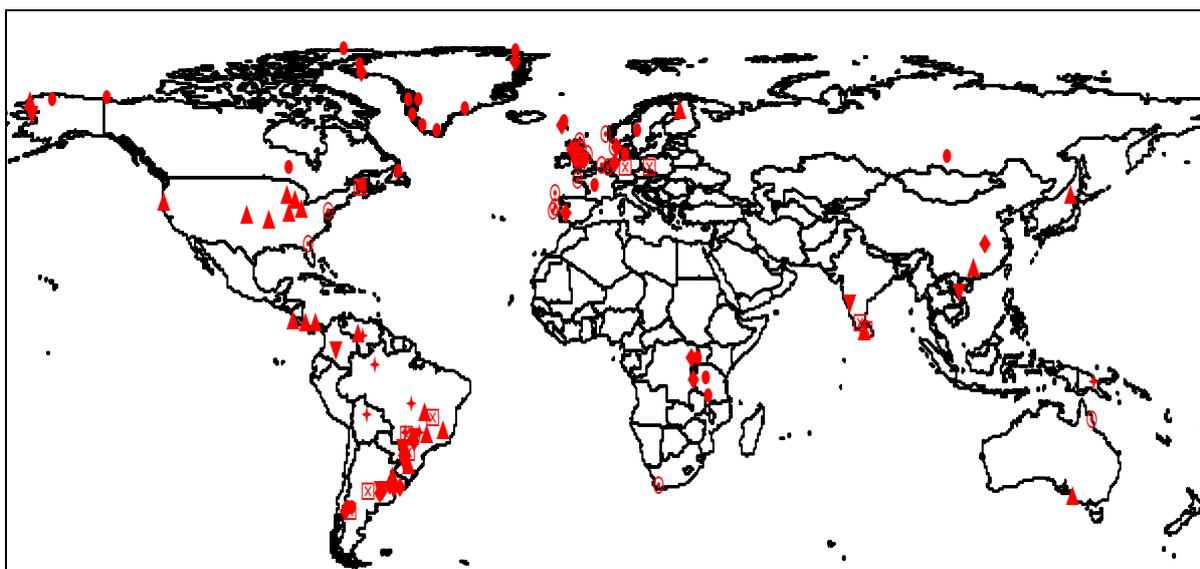


Figura 1. Localización de los diferentes ecosistemas continentales relevados. Símbolos: triángulos: arroyos, triángulos invertidos: ríos, puntos: lagos profundos, rombos: lagos someros, cuadrados con cruz: reservorios, cruces: lagos de planicie de inundación y círculo con punto céntrico: estuarios. Un mismo punto puede representar varios sistemas cercanos.

Los datos extraídos para el meta-análisis a nivel comunitario fueron: la riqueza relativa de especies omnívoras (proporción de especies consumidoras de material vegetal (incluyendo: omnívoros, herbívoros, detritívoros, alguívoros y frugívoros) en la comunidad; dato extraído del total de los trabajos relevados), el número de fuentes alimenticias reportadas (definidas como: peces, partes de peces (e.g. sangre, escamas, aletas, sin implicar la muerte de la presa), zooplancton, invertebrados autóctonos (e.g. crustáceos, moluscos e insectos acuáticos), invertebrados alóctonos (e.g. insectos terrestres), algas (perifiton o fitoplancton), restos de macrófitas, detrito, vegetación alóctona (e.g. plantas terrestres, frutos) y vertebrados alóctonos (e.g. anfibios, pequeños reptiles y mamíferos) (n=120 sistemas, en 65 trabajos publicados), la latitud, temperatura mínima media anual de la localidad de cada ecosistema (calculada en base mensual y extraída de la web: www.zonaclima.com) y finalmente el tipo de clima (siguiendo y adaptando la clasificación climática de Köppen-Geiger (Kottek et al. 2006)). Esto fue realizado con el fin de evaluar un posible gradiente latitudinal y de temperatura en esos parámetros tróficos y comparar sistemas cálidos y fríos (como modo de evaluar el efecto de la temperatura a otra escala). Todos los análisis fueron realizados para cada tipo de ecosistema por separado y para todos en conjunto. En el caso del análisis de

riqueza relativa de especies omnívoras, fueron consideradas como omnívoras aquellas especies clasificadas como consumidoras de material vegetal en algún grado (en trabajos con revisión bibliográfica) o que contuvieran material vegetal en su dieta (en trabajos de contenido estomacal con frecuencias de ocurrencia, índices alimentarios y/o proporción de material vegetal consumida >1% del volumen total consumido). A esta definición se le denominó especies omnívoras >1% (aunque probablemente en la mayoría de los casos la proporción vegetal sea mucho mayor) y al coincidir con la clasificación realizada por Floeter et al. (2005) para sistemas marinos, permitió la inclusión de estos datos en nuestro análisis (i.e. 46 localidades marinas en un amplio gradiente latitudinal). Dado lo laxo del criterio de incluir especies con >1% de material vegetal en la dieta, posteriormente se restringió el análisis a los casos con porcentajes de material vegetal en la dieta mayores al 10% (únicamente en estudios de contenido estomacal en base volumétrica, n=120, sin tomar en cuenta sistemas marinos), con el fin de evaluar la consistencia de este patrón a mayor escala de definición.

Se clasificaron los sistemas en dos grandes regímenes climáticos: cálidos (incluyendo climas mediterráneos, subtropicales, tropicales y áridos) y fríos (incluyendo climas templados, subárticos y árticos). Además, se evaluaron las características limnológicas más relevantes de los sistemas estudiados (cuando estuvieron disponibles) y se realizó una clasificación arbitraria del grado de impacto de los sistemas, con el fin de detectar a grandes rasgos posibles sesgos generados por otras variables ambientales relevantes, tales como el estado trófico. Las características limnológicas analizadas fueron: concentración de fósforo y nitrógeno total y de clorofila-a (en lagos), profundidad (lagos, ríos, arroyos y estuarios) y ancho (ríos y arroyos). La clasificación de grado de impacto fue la siguiente: bajo (cuenca prístina o con muy escasa actividad antrópica), medio (actividad en la cuenca descrita como escasa agricultura y actividades extensivas sin urbanización), alto (intensa actividad agrícola, ganadera o urbanización en la cuenca), y finalmente, sin información (cuando el trabajo en cuestión no mencionaba la situación en la cuenca).

Análisis estadísticos

La existencia de un gradiente latitudinal en la riqueza relativa de especies omnívoras se analizó mediante regresiones entre este atributo y la latitud (nivel $\alpha=0,05$). Estos datos no cumplían originalmente con los supuestos para la realización de regresiones lineales, al no cumplir con los supuestos de homoscedasticidad y normalidad, ni aún luego de transformados (aplicando arcoseno de la raíz cuadrada de la riqueza relativa (%) de omnívoros). El incumplimiento de estos supuestos estuvo dado mayormente por una alta inflación de ceros en la base de datos. Para lidiar con este problema se utilizó una regresión logística para identificar a qué latitud la probabilidad de ocurrencia de omnívoros era estadísticamente insignificante ($p<0,05$), procediendo a remover del análisis los datos correspondientes a latitudes que superaran ese umbral (todos cero). Esta aproximación es una adaptación de técnicas para lidiar con inflación de ceros (e.g. “hurdle modelling”, Zuur et al. 2009). La regresión logística permite estimar el punto luego del cual los ceros tienen gran probabilidad de ser verdaderos y pueden ser legítimamente removidos.

Con la base de datos corregida se realizaron regresiones lineales entre la proporción de especies omnívoras y la temperatura mínima media (luego de comprobar que los supuestos para la realización del modelo se cumplieran) para todos los sistemas dulceacuícolas en conjunto, así como para cada uno por separado.

En el caso del análisis para detectar una relación entre la riqueza de fuentes alimenticias consumidas y la latitud y la temperatura, también se procedió mediante un análisis de regresión lineal. En este caso, si bien el supuesto de normalidad no se cumplió, los datos poseían homogeneidad de varianzas y los errores fueron aleatorios y estuvieron idénticamente distribuidos (al no observar visualmente ningún patrón evidente en la distribución de los residuos) (Zar 1984).

.Las diferencias en ambas características tróficas (i.e. riqueza relativa de omnívoros y riqueza de fuentes alimenticias consumidas) entre regiones cálidas y frías fueron analizadas por pruebas no paramétricas de U de Mann-Whitney, a un nivel $\alpha =0,05$. Para analizar un posible impacto de la concentración de nutrientes y clorofila en la riqueza relativa de especies omnívoras en los sistemas lénticos, se realizaron correlaciones no paramétricas (Spearman) entre dichas variables y la riqueza relativa de peces omnívoros. Lo mismo se pretendió hacer

con la riqueza de ítems alimenticios consumidos, pero no fue posible debido a la gran escasez de datos ambientales en los trabajos relevados para este análisis.

Para analizar la hipótesis a nivel individual, se identificaron las especies herbívoras-omnívoras de mayor rango de distribución latitudinal presentes en la base de datos. Posteriormente se realizó una nueva búsqueda utilizando como palabras clave el nombre de la especie en cuestión más las palabras “dieta” y “contenido estomacal”. Tomando en cuenta únicamente los estudios basados en contenido estomacal, se relevó la importancia de ítems de origen vegetal así como la diversidad de ítems ingeridos (a igual nivel de clasificación que en el abordaje interespecífico). Además, se tomaron los datos de latitud, clima y época del muestreo para evaluar la existencia de un gradiente latitudinal y comparar entre diferentes regímenes de temperatura mediante los mismos procedimientos previamente descritos, en caso que los datos lo permitieran.

Las pruebas no paramétricas se realizaron usando el software Past1.94b (Hammer & Harper 2006) y STATISTICA y las pruebas paramétricas utilizando Infostat versión 2004 (Infostat 2004). Los gráficos fueron realizados con el software Sigma Plot 11.

Resultados

Riqueza relativa de especies omnívoras a nivel interespecífico

Se encontró un claro gradiente latitudinal en la riqueza relativa de especies omnívoras para todos los sistemas estudiados en ambos hemisferios ($n=225$), decreciente al aumentar la latitud (para sistemas dulceacuícolas: $n=162$ $p<0,001$; $r^2=0,51$; estuarios: $n= 22$ $p<0,001$; $r^2=0,81$; y sistemas marinos: $n=46$ $p<0,001$; $r^2= 0,67$) (Fig. 2, Fig. 3). Este gradiente fue claro además, para cada uno de los ecosistemas dulceacuícolas por separado (arroyos: $n=45$ $p<0,001$; $r^2=0,66$; ríos: $n=16$ $p<0,01$; $r^2=0,59$; lagos someros: $n=62$ $p<0,001$; $r^2=0,47$; lagos profundos $n=26$ $p<0,001$; $r^2=0,83$, y reservorios: $n=15$ $p<0,001$; $r^2=0,64$) (Fig. 3) y desde arroyos hasta ecosistemas marinos (Tabla I). Sin embargo, los ecosistemas dulceacuícolas mostraron la mayor riqueza de especies omnívoras, seguidos por los estuarios y sistemas marinos (Fig. 2).

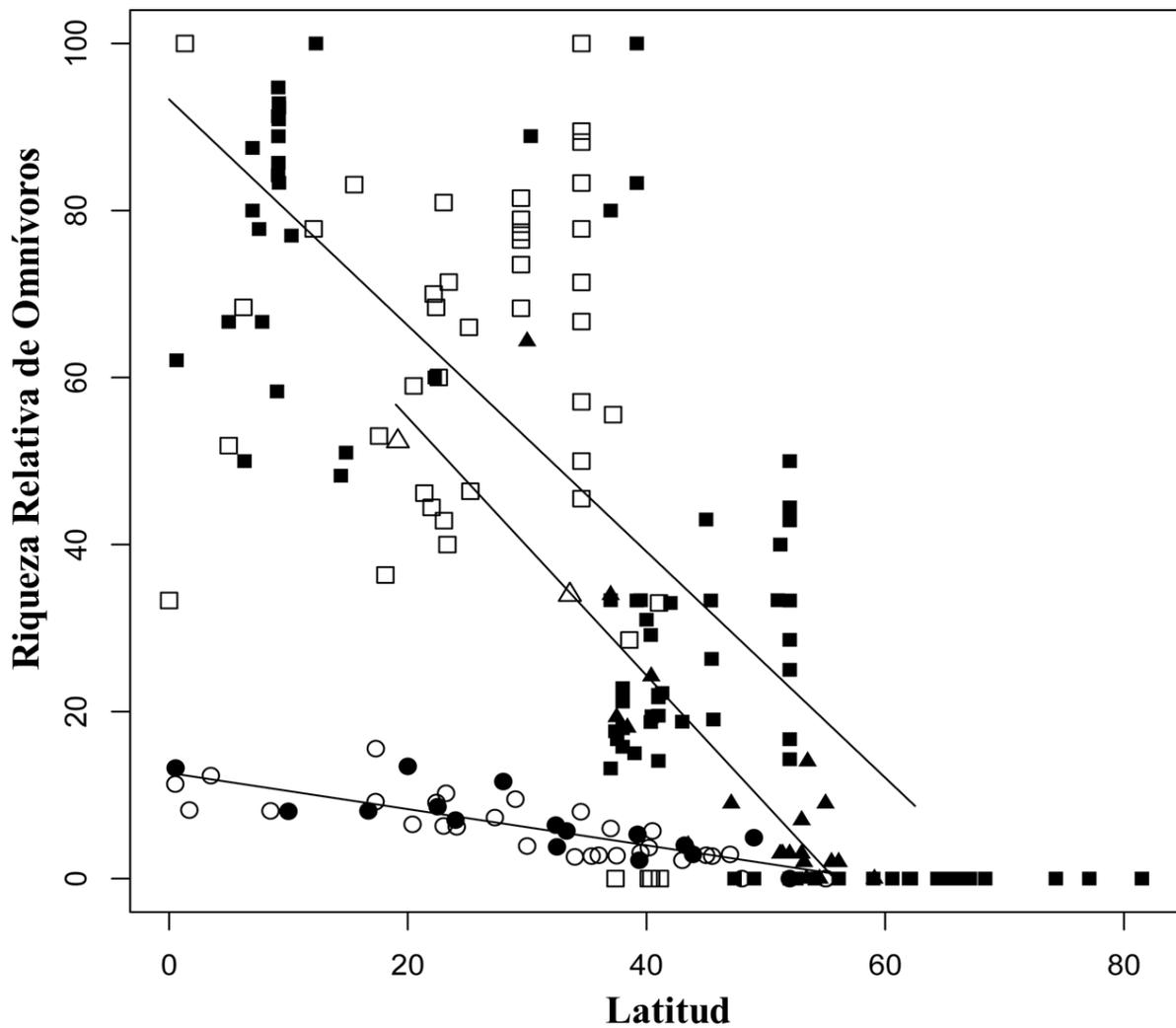


Figura 2. Relación entre la latitud y riqueza relativa de especies omnívoras para sistemas dulceacuícolas (cuadrados, $r^2=0,51$), estuarinos (triángulos, $r^2=0,81$) y marinos (círculos, $r^2=0,67$), indicando el origen (hemisferio norte en negro y sur en blanco). Todas las regresiones fueron estadísticamente significativas ($p\text{-valor}<0,05$), aunque la proporción de especies omnívoras parece disminuir con el incremento en salinidad (sugerido por la menor pendiente en las regresiones respectivas).

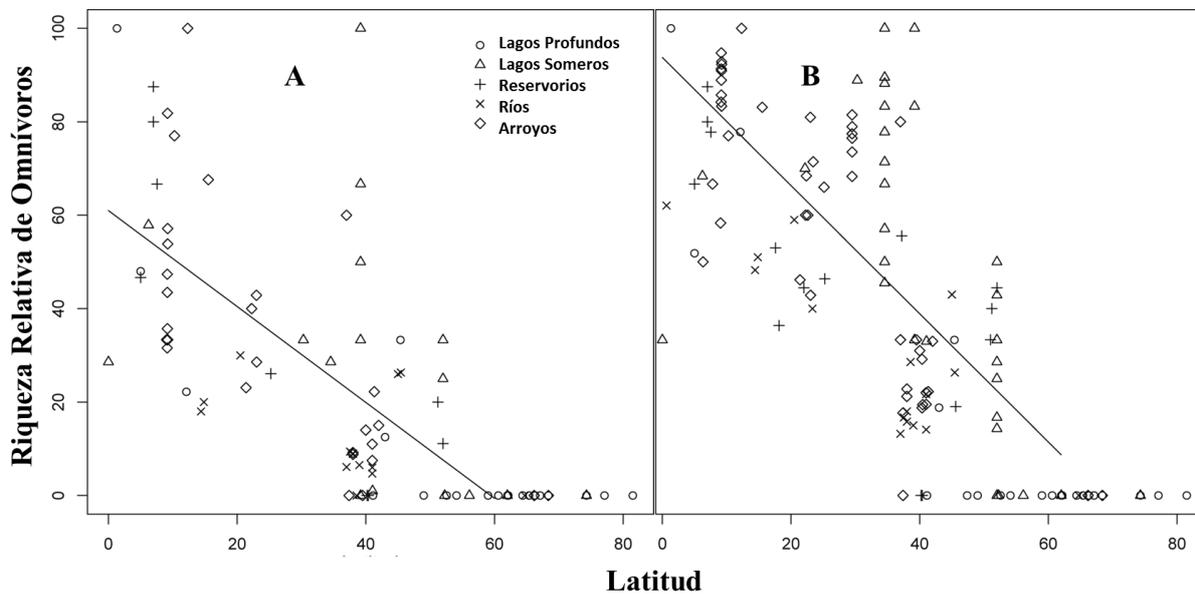


Figura 3. Relaciones entre latitud y riqueza relativa de especies omnívoras en sistemas dulceacuícolas, bajo diferentes criterios de clasificación, indicando los tipos de ecosistema. A): Riqueza relativa de especies omnívoras consideradas como consumidoras de >10% de material vegetal en dieta para los sistemas agrupados ($p < 0,001$; $r^2 = 0,56$), y para cada uno por separado (ríos: $p < 0,01$; $r^2 = 0,12$; arroyos: $p < 0,001$, $r^2 = 0,45$; lagos someros: $p < 0,001$; $r^2 = 0,35$, lagos profundos: $p < 0,001$; $r^2 = 0,72$, y reservorios: $p < 0,001$, $r^2 = 0,76$) B): Riqueza relativa de especies omnívoras consideradas como consumidoras de >1 % de material vegetal en dieta (ríos: $p < 0,001$; $r^2 = 0,59$; arroyos: $p < 0,001$; $r^2 = 0,66$; lagos someros: $p < 0,001$; $r^2 = 0,47$; lagos profundos: $p < 0,001$; $r^2 = 0,82$ y finalmente, reservorios: $p < 0,01$; $r^2 = 0,64$).

Al igual que el gradiente latitudinal, el gradiente de la riqueza relativa de especies omnívoras con la temperatura fue altamente significativo y consistente para todos los ecosistemas agrupados ($n = 177$ $r^2 = 0,49$, $p < 0,001$) y por separado (arroyos: $n = 43$ $p < 0,01$; $r^2 = 0,65$; ríos: $n = 16$ $p < 0,001$; $r^2 = 0,64$; lagos someros: $n = 57$ $p < 0,001$; $r^2 = 0,39$; lagos profundos $n = 23$ $p < 0,001$; $r^2 = 0,59$; reservorios: $n = 16$ $p < 0,001$; $r^2 = 0,68$; y estuarios: $n = 22$ $p < 0,05$; $r^2 = 0,23$) (Fig. 4; Tabla I).

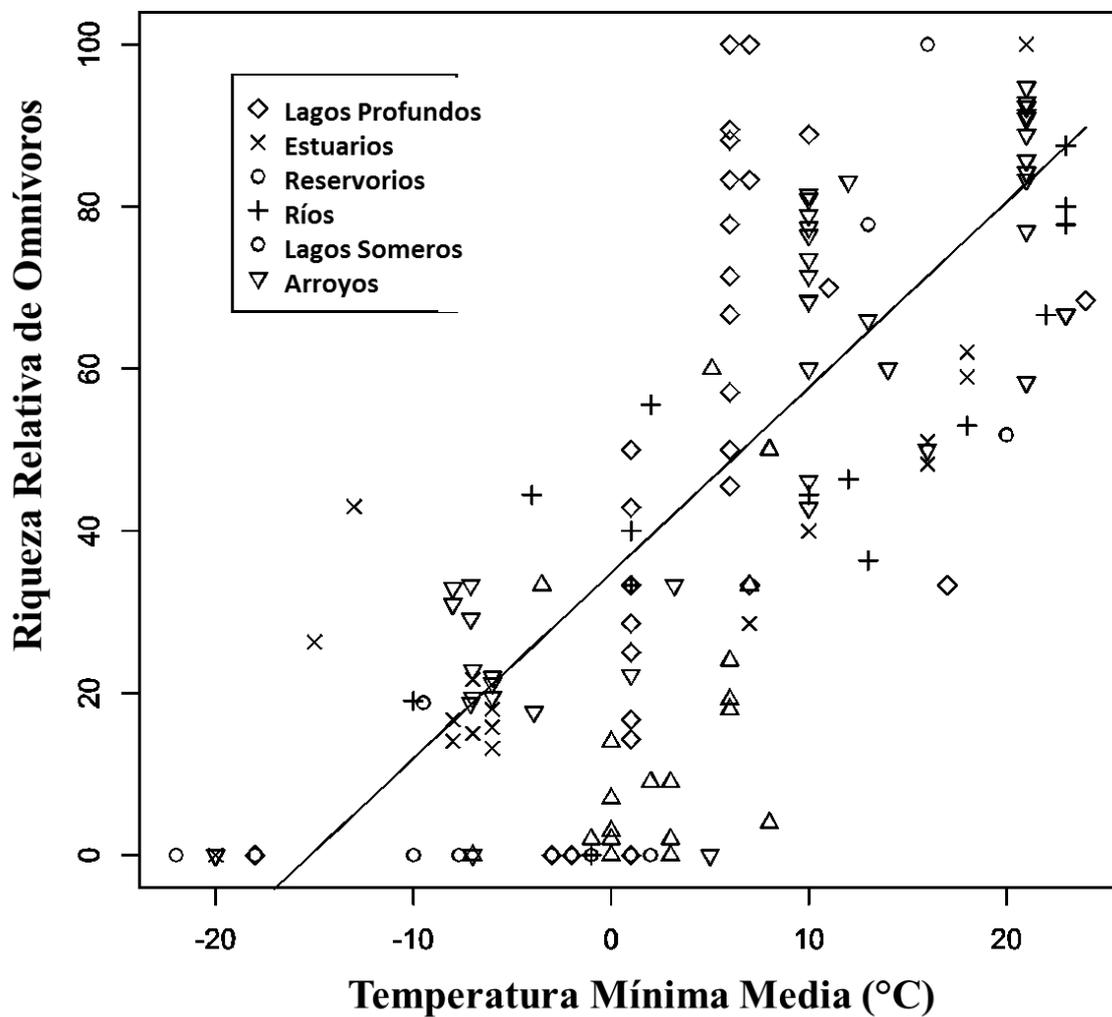


Figura 4. Relación entre la riqueza relativa de especies omnívoras y la temperatura media mínima anual (calculada en base mensual) para todos los ecosistemas relevados agrupados ($r^2=0,49$; $p<0,001$) mostrando los diferentes ecosistemas: arroyos ($p<0,01$; $r^2=0,65$), ríos ($p=0,001$; $r^2=0,64$), lagos someros: ($p<0,001$; $r^2=0,39$), lagos profundos ($p<0,001$; $r^2=0,59$), reservorios ($p<0,001$; $r^2= 0,68$) y estuarios ($p<0,05$; $r^2= 0,23$).

Tabla I. Riqueza relativa de especies omnívoras (%) para todos los sistemas analizados (excepto los marinos, datos ya publicados en Floeter et al. 2005), mostrando los parámetros de los test estadísticos de Mann Whitney (sistemas cálidos versus fríos) (M-W U n<30, Z para n>30) y regresiones lineales: riqueza relativa de especies omnívoras (datos luego de corrección de inflación de ceros) vs. latitud y temperatura. Todas las diferencias fueron estadísticamente significativas (p<0,05); se reportan los valores de p.

	Ríos	Arroyos	Lagos profundos	Lagos someros	Reservorios	Estuarios
Comparación climas						33,3 (18-60)
Cálido	8,2 (28,6-60,1)	77,2 (33,3-100)	64,8 (0-100)	74,6 (33,3-100)	66,6 (34,6-87,5)	3(0-14)
Frío						
Mediana (min- max)	15,8 (0-26,3)	20,3 (0-33)	0 (0-33,3)	0 (0-50)	33,3 (0-55,5)	
U (M-W)	0	0	20	37	6,5	0
Z (M-W)		-5,33	-4,22	-6,68	-	-
p (M-W)	0,001	<0,001	<0,001	<0,01	0,009	<0,001
Gradiente lat.						
r ²	0,59	0,66	0,83	0,47	0,64	0,81
p	<0,01	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001
Gradiente temp..						
r ²	0,64	0,65	0,59	0,39	0,68	0,23
p	<0,001	<0,01	<0,001	<0,001	<0,001	<0,05

La riqueza relativa de especies omnívoras fue siempre mayor en ecosistemas de regiones cálidas (n=211; MW U=404, Z=-11,6; p<0,001) (Fig. 5 A, B). Aún bajo un criterio de selección de omnivoría más estricto (>10% de material vegetal), se encontró el mismo patrón (n=120; MW U=29 Z=-9,7; p<0,001) (Fig. 5 A). La diferencia entre climas cálidos y fríos se mantuvo para cada ecosistema por separado (omnívoras > 1%) (Fig. 6). Las características físicas y físico-químicas de los ecosistemas variaron dentro de rangos bastante similares tanto para ecosistemas cálidos y templados (Tabla II). Además, en particular en lagos someros no se encontraron correlaciones significativas entre la concentración de nutrientes y clorofila-a con la riqueza relativa de especies omnívoras (tests de Spearman p>0,05 en todos los casos). Por esto, se descarta la existencia de grandes sesgos en nuestros datos dados por las características ambientales (Tabla II).

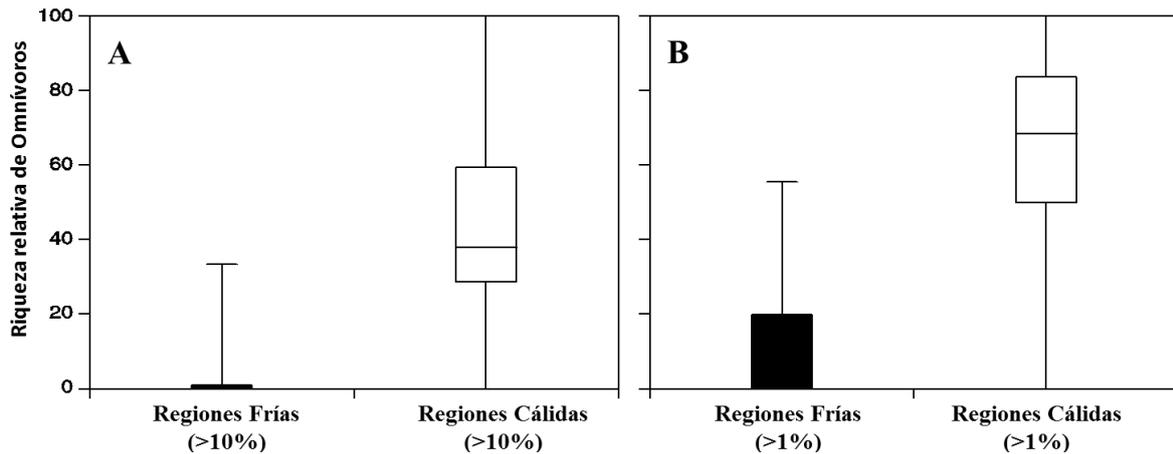


Figura 5. Comparación de la riqueza de especies omnívoras entre sistemas de climas cálidos (blanco) y fríos (negro) para todos los sistemas en conjunto. Los gráficos box-plots muestran cuartiles y medianas considerando todos los datos (incluyendo “outliers”) de proporción de especies omnívoras para todos los ecosistemas dulceacuícolas y estuarinos agrupados. A) Comparación siguiendo el criterio: especies omnívoras= consumo > 10% de material vegetal (en base volumétrica); B) comparación siguiendo el criterio: especies omnívoras= consumo >1% de material vegetal (en base volumétrica).

Dentro del conjunto de ecosistemas, los lagos someros y arroyos cálidos tuvieron mayor riqueza relativa de especies omnívoras, mientras que los estuarios y lagos profundos de climas fríos albergaron una menor proporción de especies de peces omnívoros. Encontramos una mayor variabilidad en los sistemas cálidos con respecto a sus pares fríos, para todos los sistemas estudiados (Fig. 6). Para enriquecer el análisis, se incluyeron lagos de planicie de inundación, a pesar de que sólo se han encontrado estudios de estos sistemas en regiones cálidas.

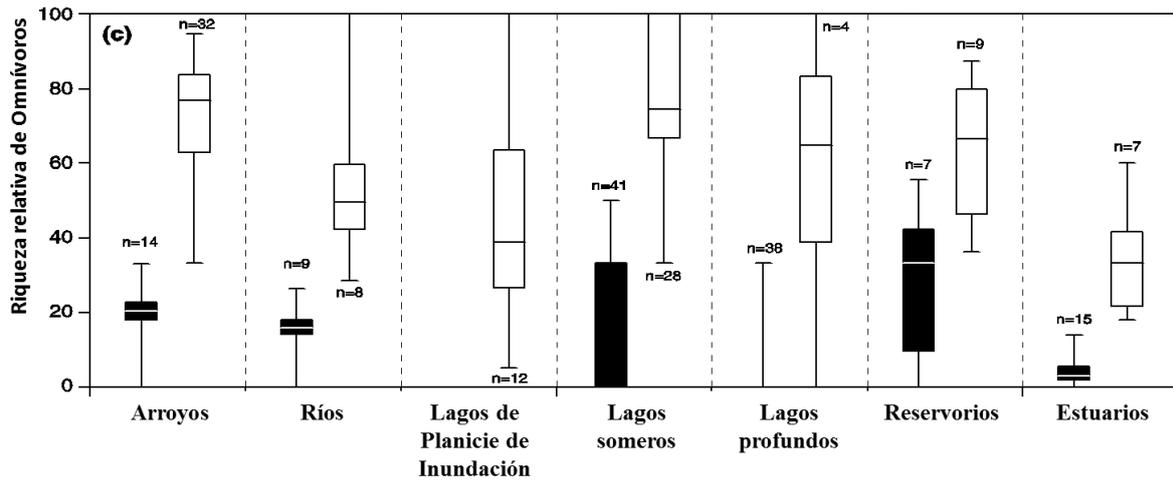


Figura 6. Comparación de la riqueza relativa de especies omnívoras entre sistemas de climas cálidos (blanco) y fríos (negro) para cada tipo de ecosistema por separado. Los gráficos box-plot muestran cuartiles y medianas considerando todos los datos (incluyendo “outliers”) de proporción de especies omnívoras (>1%). Se reporta el *n* incluido en cada sistema.

Tabla II. Características ambientales de los sitios relevados: Rango de latitud de sur a norte; rango de profundidad: profundidad media excepto * =profundidad máxima; ancho: ancho medio; rango de concentración de fósforo total (PT) (sólo para lagos); concentración de clorofila-a (sólo para lagos); estado de perturbación (B=bajo, M=medio, A=alto, N=no hay información). Los rangos para climas cálidos y fríos se muestran en ese orden, entre paréntesis. Para sistemas marinos, sólo el rango latitudinal estaba disponible (Floeter et al. 2005).

Ecosistema	Arroyos	Ríos	Planicie inundación	Lagos someros	Lagos profundos	Reservorios	Estuarios	Marino
Rango latitud (S-N)	37,4-70	38 -65	23-8	41-74,3	38-81,5	38-45,2	33,6-59,1	55-49
Rango prof. (m)	(0,5-1); (0,6-2)*	(0,37-1,75); (somero-2,5)	(1-20)	(1-4,2); (0,75-5,8)	(40-120); (8,3-1637)	(5,8-22,5); (3,25-48,4)	(5,9-18); (somero-70)*	-
Ancho (m)	(0,5-15,6); (3-12)	(8-330); (no dato-1600)	-	-	-	-	-	-
Rango PT (mg L ⁻¹)	-	-	-	(0,07-784,2); (0,005-249)	-	-	-	-
Rango clorofila-a (µg L ⁻¹)	-	-	-	(2-249); (7,1-63,9)	-	-	-	-
Estado de perturbación	(B,M,A,N) (B,M,A,N)	(B,M,A,N) (M, N)	(B,M,A,N)	(B,A,N) (B,A,N)	(A,N) (B,A, N)	(B,M,A,N) (M,N)	(M,A,N); (B,M,A,N)	-
n (cálido; frío)	(31); (14)	(8); (9)	(12) -	(28); (41)	(4); (38)	(9); (7)	(7); (15)	46

Diversidad de fuentes alimenticias a nivel interespecífico

Existió un claro patrón latitudinal en la riqueza de fuentes alimenticias consumida por la comunidad de peces, decreciente con un aumento de la latitud ($n=120$ $r^2=0,36$; $p<0,001$) (Fig. 7). Además, cuando observamos la relación para cada ecosistema por separado (Tabla III), observamos que esta relación fue significativa para cada ecosistema: arroyos ($n=50$ $p<0,001$; $r^2=0,33$), lagos someros ($n=15$ $p<0,001$; $r^2=0,51$), lagos profundos ($n=15$ $p<0,001$; $r^2=0,49$), lagos de planicie de inundación ($n=9$ $p=0,02$; $r^2=0,55$) y reservorios ($n=13$ $p=0,002$; $r^2=0,37$), con la única excepción de los ríos ($n=17$ $p=0,69$; $r^2=0,01$).

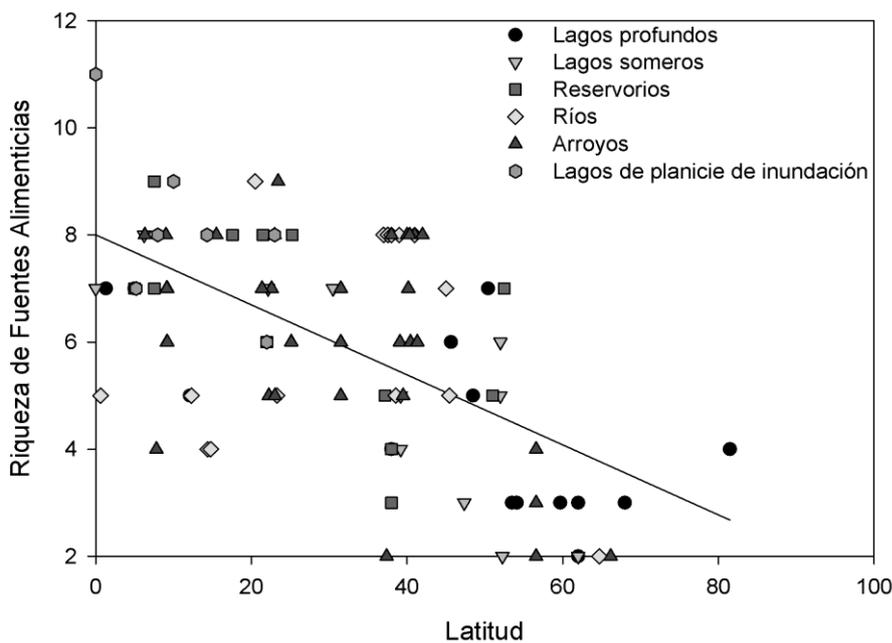


Figura 7. Relación entre la latitud y la riqueza de fuentes alimenticias de la comunidad de peces para todos los sistemas agrupados ($n=120$ $p<0,0001$; $r^2=0,36$), y mostrando los diferentes ecosistemas relevados: ríos ($n=17$ $p=0,69$; $r^2=0,01$), arroyos ($n=50$ $p<0,001$; $r^2=0,33$), lagos someros ($n=15$ $p<0,001$; $r^2=0,51$), lagos profundos ($n=15$ $p<0,001$; $r^2=0,49$), lagos de planicie de inundación ($n=9$ $p=0,02$; $r^2=0,55$) y reservorios ($n=13$ $p=0,002$; $r^2=0,37$).

El patrón de relación entre la diversidad de fuentes alimenticias y la temperatura fue muy débil, ya que presentó un valor marginal de p y un bajo porcentaje de explicación ($n= 89$ $p=0,05$; $r^2=0,03$) (Fig. 8). Sin embargo cuando observamos los resultados para cada ecosistema por separado (Tabla III), observamos resultados diferenciales, ya que

mientras que no encontramos diferencias significativas ($p < 0,05$) para arroyos ($n=43$ $r^2=0,01$), ríos ($n=13$ $r^2=0,01$) y lagos profundos ($n=11$ $r^2=0,03$), se encontró un valor marginalmente significativo de p para reservorios ($n=9$ $p=0,09$; $r^2=0,35$) y la relación fue altamente significativa en lagos someros ($n=13$ $p < 0,001$; $r^2= 0,53$).

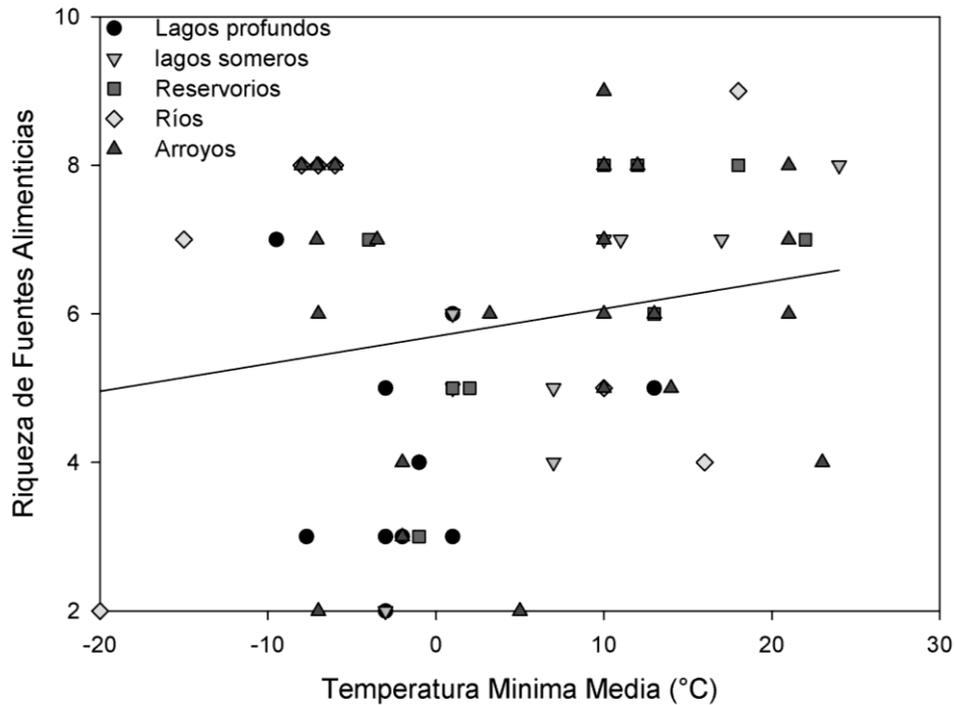


Figura 8. Relación entre la riqueza de fuentes alimenticias consumida por la comunidad de peces y la temperatura media mínima anual (calculada en base mensual) para todos los ecosistemas relevados agrupados ($p=0,05$; $r^2=0,03$) mostrando los diferentes ecosistemas: arroyos ($p > 0,05$; $r^2=0,01$), ríos ($p > 0,05$; $r^2=0,01$), lagos someros: ($p < 0,001$; $r^2=0,53$), lagos profundos ($p > 0,05$; $r^2=0,03$) y reservorios ($p=0,09$; $r^2= 0,35$).

En general, existió mayor diversidad de fuentes alimenticias en los climas más cálidos ($n=120$ M-W, $Z=-2,85$, $p=0,004$) (Fig. 9). Sin embargo, al comparar cada tipo de ecosistema por separado (Tabla III, Fig. 10), la riqueza de fuentes alimenticias fue significativamente mayor en regiones cálidas únicamente en reservorios y lagos profundos. A pesar de esto, se pudo observar que en lagos someros y arroyos la diversidad de fuentes alimenticias tendió a ser mayor en los sistemas cálidos (Fig. 10).

En lagos de planicie de inundación pareció ocurrir la mayor diversidad de fuentes de alimentación, encontrándose presentes todas las fuentes alimenticias evaluadas. Mientras tanto, el caso opuesto fueron los lagos profundos de zonas templadas, donde en la mayoría de los casos existieron menos de cuatro fuentes de alimentación (Tabla III, Fig. 10). La mayor variabilidad pareció estar dada en los sistemas lóticos (ríos y arroyos) de climas fríos, ya que presentaron entre 1 y 8 fuentes de alimentación diferentes (Tabla II). Se observó que los sistemas en ambas regiones climáticas presentaron similares rangos de parámetros físicos y físico-químicos (Tabla II), así como existen diversos grados de impacto presentes, por lo cual también en este aspecto se descartó un sesgo importante.

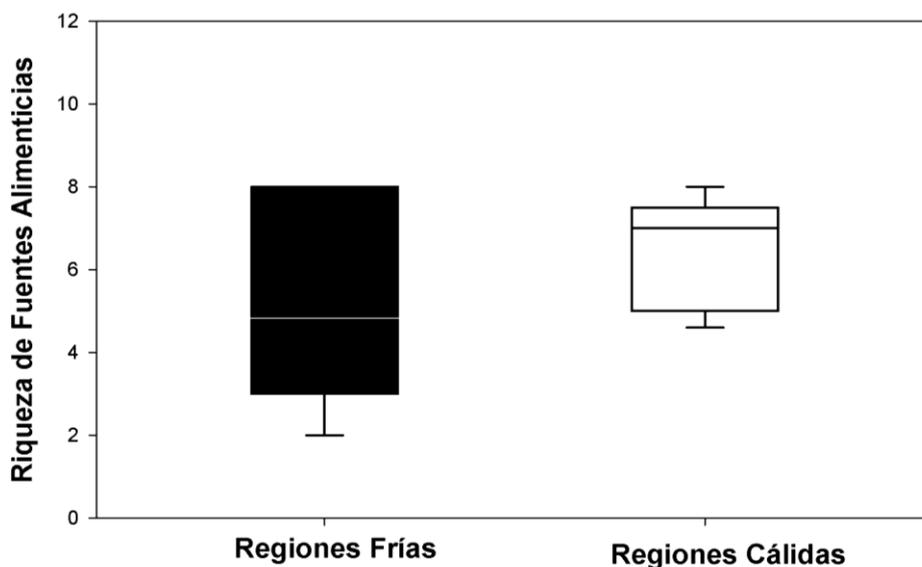


Figura 9. Riqueza de fuentes alimenticias en sistemas fríos (n=52, en negro) y cálidos (n=68, en blanco) (Mann Whitney, $Z=-2,85$, $p=0,004$). Gráficos de box-plot mostrando cuartiles y medianas considerando todos los valores (incluyendo “outliers”) de diversidad de fuentes alimenticias consumidas para todos los ecosistemas dulceacuícolas en conjunto.

Tabla III. Medianas, rangos (mínimo-máximo) y valores de prueba estadística de Mann-Whitney para la comparación de fuentes alimenticias entre regiones cálidas y frías y valores estadísticos de las regresiones con latitud y temperatura en los distintos tipos de ecosistemas estudiados (los estuarios no pudieron ser incluidos debido a su muy bajo n para este análisis).

	Arroyos	Ríos	Lagos de planicie Inundación	Lagos someros	Lagos profundos	Reservorios
Comparación climática						
Cálidos	6,5 (4-9)	5,5 (4-9)	8 (6-11)	5,6 (3-8)	6,3 (5-7)	7,6 (6-9)
Fríos	5,2 (1-8)	7 (2-8)		4,3 (2-6)	3,7 (2-7)	4,7 (3-7)
U (M-W)	254	19		18	3,5	2
Z (M-W)	-1	-1,7		-1	-2,07	-2,7
p (M-W)	0,28	0,09		0,31	0,04	0,004
Gradiente lat.						
r^2	0,33	0,01	0,55	0,51	0,49	0,37
p	<0,001	0,69	0,02	<0,001	<0,001	0,002
Gradiente temp.						
r^2	0,01	0,01	-	0,52	0,03	0,35
p	0,44	0,71	-	0,005	0,63	0,09

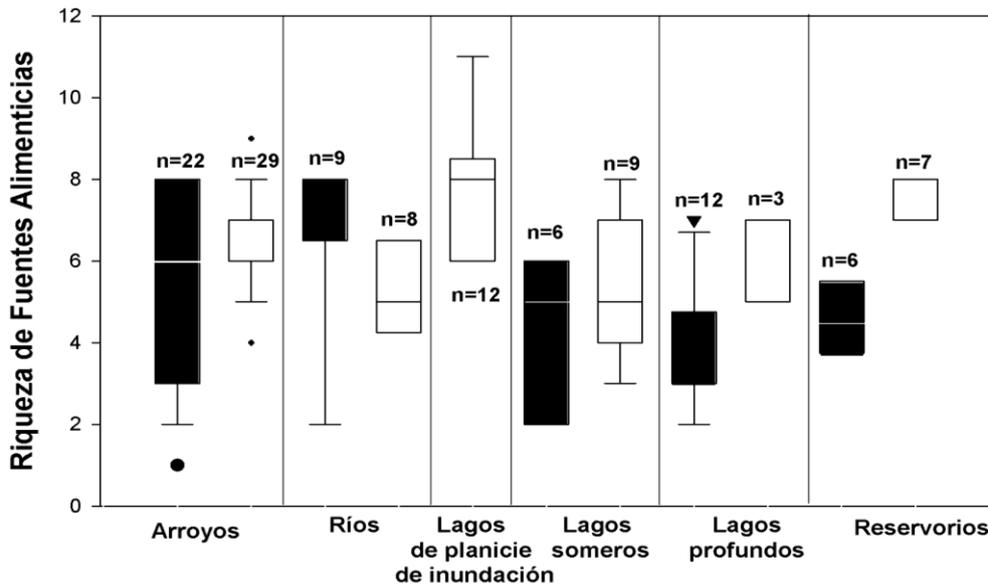


Figura 10. Riqueza de fuentes alimenticias en todos los sistemas estudiados, mostrando climas fríos (en negro) y cálidos (en blanco) por separado. Gráficos Box-Plot mostrando cuartiles y medianas, considerando todos los valores (incluyendo “outliers”) de diversidad de fuentes alimenticias consumidas por la comunidad de peces, para cada ecosistema relevado por separado. Se muestran los valores de n para cada caso.

Importancia del material vegetal y diversidad de ítems alimenticios a nivel intraespecífico

En nuestra base de datos, la única especie omnívora presente en un gradiente latitudinal que incluyera climas cálidos y templados fue una especie de mojarra (Characiformes, characidae): *Cheirodon interruptus* (Jenyns 1842), que habita desde la provincia de Misiones, Argentina (latitud ca. 26°S), hasta la cuenca del Río Negro en Argentina (latitud ca. 40°S). En una búsqueda exclusiva de dieta de dicha especie se encontraron seis trabajos publicados y uno en preparación en diferentes regiones. En dichos trabajos, las diferentes metodologías de estudio de dieta y escala de definición de ítems alimentarios (cuando se mencionan en detalle) hacen no comparable la diversidad de fuentes alimenticias ingerida ni la proporción de consumo de material vegetal. Sin embargo, se observa que a latitudes inferiores a 35°S esta especie consume siempre material de origen vegetal como alimento principal, mientras que en varios estudios a mayores latitudes consume primariamente fuentes de alimento de origen animal (Tabla IV).

Tabla IV. Trabajos sobre dieta de *Cheirodon interruptus* en diferentes latitudes, mostrando ítem dietario principal, obtenido a partir de diferentes aproximaciones metodológicas.

Bibliografía respectiva	Latitud (° S)	Ítem mayoritario en dieta
Corrales del Jacobo & Canon Veron 1995	27,27	vegetal
Dias 2007	30,21	vegetal
Masdeu <i>in prep.</i>	31,42	vegetal
Escalante, 1987	35,35	vegetal
Destefanis & Freyre 1972	35,35	invertebrados
Lopez Cazorla et al. 2003	38	invertebrados
Alvear et al. 2007	39,16	vegetal
Alvear et al. 2007	40,06	vegetal
Alvear et al. 2007	40,25	invertebrados

En todos los trabajos, los individuos fueron colectados en el verano. Sólo en uno de los trabajos (Dias 2007) se analizó la dieta de esta especie estacionalmente, y se observó que, mientras que en invierno el ítem principal en la dieta fue el zooplancton, en épocas de temperaturas mayores siempre lo fue el material vegetal. Este trabajo reportó los valores de temperatura media de cada estación, lo cual permitió evaluar su relación con la importancia de los diferentes ítems vegetales (analizados mediante un índice de importancia alimentar,

IIA; ver Dias 2007) y con la diversidad de ítems alimenticios, mediante regresiones lineales (nivel $\alpha=0,05$) en el presente trabajo (Fig. 11).

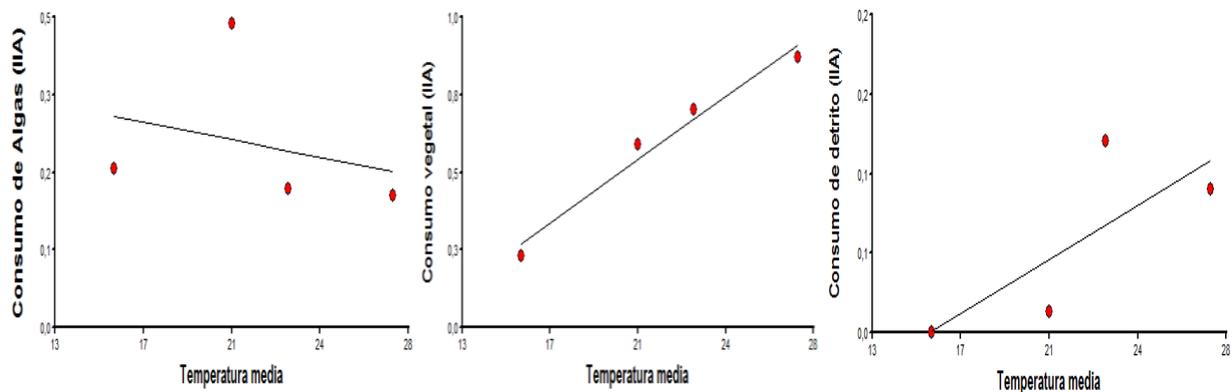


Figura 11. Relación entre la temperatura media y componentes de dieta vegetal en la mojarra *Cheirodon interruptus* de Lagoa Negra, Río Grande do Sul, Brasil. De izquierda a derecha: consumo de algas, $p=0,3$; $r^2=0,08$; consumo de vegetales superiores, $p=0,01$; $r^2=0,97$ y consumo de detrito, $p=0,22$; $r^2=0,59$, medidos mediante el Índice de Importancia Alimentar (IIA). Gráfico realizado a partir de datos extraídos de Días (2007).

Al observar las relaciones entre los diferentes componentes de la dieta vegetal y la temperatura (Fig. 11), observamos que tanto el consumo de detrito como el consumo de vegetales superiores parecen aumentar con la temperatura. Sin embargo, sólo en el caso del consumo de vegetales superiores la relación fue (altamente) significativa, y parece ajustarse muy bien a la linealidad, a pesar de contar con sólo cuatro puntos. Por otro lado, no parece existir relación alguna entre el consumo de algas (perifiton) y la temperatura (Fig. 11).

En este estudio, durante el invierno (temperatura media= $15,5^{\circ}\text{C}$) fueron reportadas menos fuentes alimenticias (12) (definidas a nivel de orden para los invertebrados y como algas, detrito y vegetales superiores para el material vegetal), mientras que en primavera y verano la dieta de estos peces fue más diversa (16 y 15 fuentes alimenticias, respectivamente). Sin embargo, no hubo relación clara entre la riqueza de ítems consumidos y la temperatura (Fig. 12).

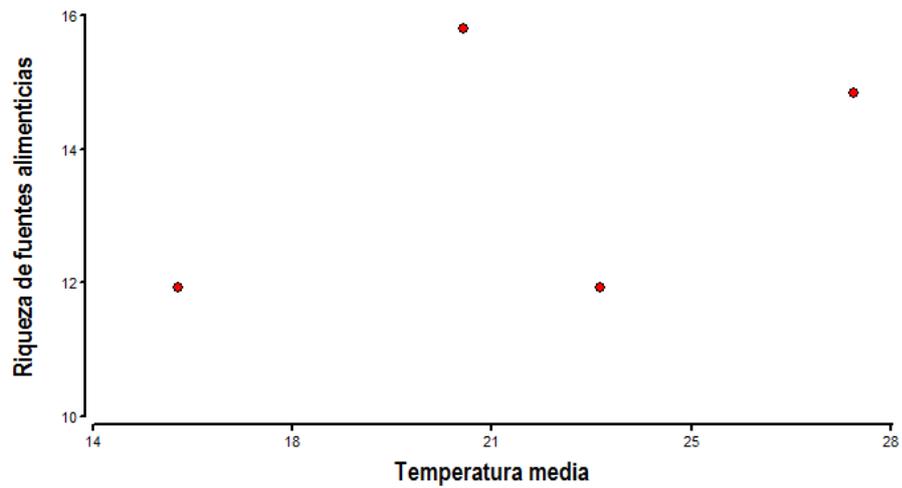


Figura.12. Relación entre la temperatura media y riqueza de fuentes alimenticias en la mojarra *Cheirodon interruptus* de Lagoa Negra, Río Grande do Sul, Brasil (Días 2007). Gráfico realizado a partir de datos en Días (2007).

Capítulo 2: Rol de la complejidad de hábitats en la omnivoría y diversidad de fuentes alimenticias consumidas por la comunidad de peces en arroyos

Metodología

Diseño experimental

Para evaluar la segunda hipótesis realizamos un experimento en el verano del año 2009 en una serie de arroyos en dos climas contrastantes (templado y subtropical). El experimento de campo consistió en la introducción de bancos de plantas artificiales, imitando plantas sumergidas de arquitectura similar a varias de las especies encontradas naturalmente en estos sistemas (e.g. *Myriophyllum* sp). El uso de plantas artificiales tiene las ventajas de eliminar la variación dada por la identidad de las especies en cada región en cuanto a su arquitectura, edad, compuestos químicos liberados, etc., así como permite unificar formas y coberturas (Meerhoff et al. 2007). Este experimento fue realizado en verano en cuatro arroyos similares de acuerdo a sus características morfométricas (e.g ancho, profundidad y pendiente) y físico-químicas (i.e. concentración de fósforo, pH), en una región de clima subtropical (Uruguay, enero) y en una región de clima templado-frío (Dinamarca, julio).

En cada arroyo se colocaron 6 dispositivos circulares de aproximadamente 60 cm de diámetro con 22 plantas artificiales de 40 cm de largo (Fig. 13 A), luego de remover toda la cobertura vegetal presente en ese entorno y dejando áreas despejadas para las muestras correspondientes al hábitat “aguas abiertas”, con una separación mayor a dos metros entre cada sitio de muestreo. Los dispositivos fueron anclados al sustrato de forma que las plantas artificiales semejaran plantas enraizadas en contacto con el sedimento, permitiendo su colonización por invertebrados asociados al bentos. La localización de los hábitats “plantas” y “aguas abiertas” se determinó al azar (Fig. 13 D), siguiendo el eje longitudinal del arroyo. Los dispositivos se dejaron colonizar por perifiton e invertebrados por un período de 15 días antes del muestreo. Para recolectar los peces asociados a cada hábitat se colocó una red por debajo de cada dispositivo (Fig.13 B) y otra idéntica en aguas abiertas (a una distancia mayor a dos metros del mismo) (n total= 12 por arroyo), 24 horas antes de hacer el muestreo para permitir la estabilización del sistema luego del disturbio provocado. El muestreo se realizó levantando los dispositivos rápidamente desde una distancia superior a 3 m (Fig. 13 C).

Durante el día se muestrearon tres réplicas de cada hábitat y las restantes durante la noche (Fig. 13 D), en forma espacialmente intercalada y en contra de la corriente, para minimizar los disturbios sobre los sitios adyacentes. Cada réplica consistió entonces en los datos agregados de un dispositivo muestreado de día y uno de noche. La inclusión de datos diurnos y nocturnos es fundamental a la hora de evidenciar patrones a nivel comunitario, ya que se ha visto que la estructura del ensamblaje de peces varía entre el día y la noche, tanto en lagos someros (Gelós et al. 2010), como en ríos (Teixeira de Mello et al. 2011) de Uruguay.

Se estimó la disponibilidad de material vegetal (i.e. perifiton) en los parches de plantas artificiales, para analizar posteriormente la relación entre la disponibilidad y el consumo de los peces. Para estimar la biomasa de perifiton se tomó una sección de las plantas artificiales y se analizó la concentración de clorofila-a y materia orgánica total por unidad de área de las plantas en el laboratorio. Los peces colectados fueron identificados taxonómicamente a nivel de especie, contados, pesados, medidos y fijados en alcohol 95° para la extracción del estómago y la determinación de contenidos estomacales en laboratorio.

Los datos utilizados en el análisis de asociación de peces a hábitats se obtuvieron en el marco de la tesis de doctorado del MSc Franco Teixeira de Mello, y forman parte de un manuscrito en preparación del cual soy co-autor al haber generado los datos de dieta de dichos peces (Teixeira de Mello et al. in prep.).

Análisis del contenido estomacal

El análisis de los contenidos estomacales se realizó con una lupa binocular (aumento máximo 50x) y se identificaron los diferentes ítems alimenticios al menor nivel taxonómico posible utilizando claves para los invertebrados (Dominguez & Fernández 2009). Se contaron los individuos consumidos (en el caso de macroinvertebrados y zooplancton) y se calcularon los volúmenes de cada alimento hallado mediante el uso de una grilla milimetrada de área 1mm^2 , considerando una altura del material de aproximadamente 1 mm. En el caso del perifiton, detritus y restos vegetales se calcularon los volúmenes de igual manera.



Figura 13. Características del experimento in situ en arroyos. A) Dispositivos con plantas artificiales; B) red colocada debajo de plantas artificiales y en aguas abiertas; C) colecta de peces asociados a plantas y aguas abiertas, sistema de levante de las redes; D) Ejemplo de disposición de los sitios a muestrear en un arroyo: cada réplica consistió de un dispositivo muestreado de día + uno cercano muestreado por la noche.

Análisis de datos

Dado que en los muestreos se obtuvo muy bajo número de peces en la región templada ($n=14$), se compararon los datos totales de porcentaje de especies omnívoras y diversidad de fuentes alimenticias consumidas entre arroyos del clima tropical y templado tomando en cuenta el total de las especies ($n=3$ en clima templado, $n=20$ en la región subtropical).. Además, se analizó la curva de acumulación de fuentes alimenticias con el aumento en el número de peces analizados para los arroyos del clima templado, para evaluar un posible sesgo provocado por el bajo número de individuos colectados. Se usó el método de rarefacción descrito por Jiménez-Valverde & Hortal (2003), utilizando el software PAST.

El análisis de abundancia en cada hábitat para establecer el patrón de asociación de los peces al hábitat de macrófitas sumergidas se realizó también para ambos climas, a pesar del bajo número de peces colectado en el clima templado (n=14 vs. n=244 en el subtropical). Debido al escaso poder estadístico resultante del bajo tamaño de muestra, no se analizaron las posibles diferencias tróficas entre los ambientes de plantas sumergidas y aguas abiertas dentro de la región templada. La proporción de material consumida por los peces, la riqueza de fuentes de alimentación (definidos a dos escalas diferentes) y la diversidad de grupos tróficos se compararon entre los ambientes de aguas abiertas y plantas sumergidas en los arroyos subtropicales, donde el n de peces colectados fue mayor.

Efectos del régimen climático

Las diferencias en la asociación de los peces (densidad total y riqueza de especies) a los hábitats con plantas sumergidas entre ambas regiones climáticas se analizaron mediante la prueba no paramétrica de Kruskal-Wallis, luego de analizar la normalidad y homogeneidad de varianza de los datos (n=7 en la región templada y n=23 en los arroyos subtropicales) (Sokal & Rohlf 1981). El test se efectuó también en cada arroyo, comparando la densidad de peces entre ambientes de aguas abiertas y plantas sumergidas (A° Zapucay: n=6, A° California: n=6, A° Tacuarembó Chico, n=6, A° Carpintería: n=5, A° Gryde: n=4, A° Karstoff: n=2, A° Lynbygaards: n=1 y A° Borre: n=0, considerando los sitios donde ocurrieron peces). Dado que la asociación de las especies no se pudo determinar estadísticamente (debido a la baja frecuencia de ocurrencia de la mayoría de las especies), se tomó un criterio arbitrario para definir este aspecto. Para esto, sólo se tomaron en cuenta aquellas especies con más de dos individuos colectados en un mismo arroyo y en un mismo momento (día o noche) (i.e. los casos donde potencialmente hubo una mínima chance de elegir uno de los dos hábitats). De este modo, las especies catalogadas como “asociadas a plantas sumergidas” fueron aquellas que, habiendo aparecido con dos o más individuos en el mismo tiempo y lugar, presentaron siempre más del 50% de sus individuos en dicho hábitat, en todos los arroyos y momentos en que aparecieron. De igual forma, consideramos especies asociadas a aguas abiertas aquellas con porcentaje de asociación a este hábitat siempre mayor al 50% (i.e. asociación a plantas <50%). Este criterio, aunque es muy laxo, fue utilizado porque la mayoría de las especies aparecieron en bajo número y en pocas ocasiones en el mismo escenario, por lo cual fue el único criterio que permitió clasificar a un número mínimo

razonable de especies. Sin embargo, las especies que fueron clasificadas como asociadas a ambientes de plantas sumergidas siguiendo este criterio, coinciden observaciones en estudios previos (e.g. Meschiatti et al, 2000; Casatti et al, 2003) y con mi experiencia de muestreo en arroyos de nuestro país.

El grado de omnivoría presente en los arroyos de las dos regiones climáticas se comparó de igual forma que en el primer capítulo, i.e., comparando la proporción de las especies presentes que se alimentaron de material vegetal >1% de su dieta. Para ello también se usaron pruebas no paramétricas de Mann Whitney.

La diversidad de grupos alimenticios fue analizada comparando la riqueza de fuentes de alimento en la dieta (definidas igual que en el Capítulo 1), entre los arroyos templados y los subtropicales. Para esto se realizó un ANOVA de una vía (factor “clima”, nivel $\alpha=0,05$), dado que estos datos cumplieron con los supuestos de normalidad (prueba de ShapiroWilks $W=0,93$; $p=0,9$) y de homogeneidad de varianzas (prueba de Levene $p=0,35$).

Efectos de los hábitats en arroyos subtropicales

Las variables analizadas entre diferentes ambientes fueron: 1) la proporción de material vegetal consumida por el ensamble de peces; 2) la riqueza de fuentes alimenticias definidas a igual nivel que en el Capítulo 1, a la cual nos referiremos como riqueza de fuentes alimenticias a nivel 1; 3) la riqueza de fuentes alimenticias definidas a nivel de orden y estadio para los invertebrados y dentro del material vegetal como: macrófitas, algas filamentosas y detrito, a la cual llamaremos riqueza de fuentes alimenticias a nivel 2; y finalmente, 4) la riqueza de grupos funcionales del ensamble de peces. La clasificación de grupos tróficos es la misma que la realizada por M. Masdeu (en preparación, datos de muestreo en año 2007) y consiste en considerar las siguientes fuentes alimenticias y hábitos alimenticios asociados: peces (Piscívoro: Pis), invertebrados acuáticos (Bentos: B), Perifiton y Macrófitas (Herbívoro: H), material vegetal y animal (Omnívoro: O), Detrito (Detritívoro: D), Zooplancton (plancton: p) y material alóctono (Alóctono: *), y en denominar la estrategia alimenticia de la especie en función de las fuentes alimenticias que integre en su dieta, ordenadas según su importancia.

Los datos correspondientes a las variables riqueza de fuentes alimenticias a nivel 1 y riqueza de grupos funcionales del ensamble de peces, presentaron distribución normal (evaluada mediante test de Shapiro-Wilks, a un nivel $\alpha=0,05$) y homogeneidad de varianza (evaluada mediante test de Levene, a un nivel $\alpha=0,05$), por lo cual se realizó un test paramétrico de ANOVA de dos vías (factores: “arroyo” y “hábitat”), tomando el factor “hábitat” anidado dentro del factor “arroyo”. En el caso de los datos de proporción de consumo vegetal y riqueza de fuentes alimenticias a nivel 2 en la dieta, no se cumplieron los supuestos de normalidad y homoscedasticidad, aún luego de transformados (raíz cuadrada del arcoseno en el caso de los porcentajes y \log_{10} en el caso de la riqueza de fuentes alimenticias), por lo cual las diferencias entre arroyos y hábitats se analizaron mediante el test no paramétrico de Kruskal-Wallis. Inicialmente, la variable a evaluar (e.g. proporción de material consumido) se comparó entre arroyos, y en caso de no haber diferencias significativas ni interacciones entre los factores “arroyo” y “hábitat”, se siguió con la comparación de hábitats agrupando las réplicas de todos los arroyos (Sokal & Rohlf 1981).

En el caso de la comparación entre hábitats de la riqueza de ítems (definidas a nivel de orden y grandes tipos de material vegetal) y la proporción de material vegetal en la dieta, los análisis se realizaron para el total de los individuos colectados en cada hábitat. Se incluyeron únicamente a las especies definidas como asociadas a cada hábitat, para remover el posible “ruido” provocado por especies que se mueven entre ellos.

En caso de no encontrar un mayor consumo vegetal en el ambiente de plantas sumergidas, una de las posibles razones podría ser su escasez en nuestras plantas artificiales. Si esto fuera así, se esperaría encontrar una asociación entre la disponibilidad de perifiton y el consumo de material vegetal en las plantas sumergidas, existiendo un mayor consumo donde existiera mayor disponibilidad. Para ello, se realizaron correlaciones no paramétricas (Spearman) entre la disponibilidad de perifiton (medida como concentración de materia orgánica y clorofila-a) por unidad de superficie en cada réplica y la cantidad consumida (en porcentaje de material vegetal consumido por réplica) por el total de los peces asociados a estos ambientes.

Además, se compararon los grupos tróficos de las especies de peces obtenidas en este experimento con los grupos tróficos asignados a las mismas especies y en los mismos arroyos por M. Masdeu (in prep.), determinados mediante los mismos criterios. Esto se realizó con el

fin de evidenciar una posible existencia de sesgos en la alimentación de los peces como consecuencia de la introducción de los módulos de plantas artificiales en los arroyos.

Resultados

Como se mencionó anteriormente, en arroyos de clima subtropical se colectó gran cantidad y diversidad de peces en la mayoría de los dispositivos experimentales (244 peces pertenecientes a 20 especies, en 37 de los 48 dispositivos). Por el contrario, en los arroyos de clima templado la abundancia y diversidad de peces fue muy baja (14 individuos pertenecientes a tres especies, en sólo ocho de los 48 dispositivos), existiendo incluso un arroyo en el cual no se colectaron peces en ninguno de los 12 dispositivos de muestreo (Arroyo Borre). A continuación, se muestran los resultados respondiendo a las grandes preguntas que hacen a la hipótesis planteada.

Efectos del régimen climático: Riqueza relativa de especies omnívoras y diversidad de fuentes alimenticias en arroyos templados y subtropicales

En concordancia con lo observado en el capítulo anterior, el porcentaje de especies omnívoras (idem que Capítulo 1, i.e. considerando especies que consumen material vegetal al menos en un 1% de su dieta) fue considerablemente mayor en los arroyos subtropicales (Tabla V). En los arroyos templados ninguna de las especies mostró hábito omnívoro, tanto de acuerdo a la literatura como a los resultados del presente estudio. El material vegetal sólo representó el 0,6% del contenido estomacal de la especie *G. aculeatus* (2% de la dieta en un individuo), lo cual puede ser considerado como consumo accidental. Por el contrario, en los arroyos subtropicales el 55% de las especies colectadas en total presentaron alto grado de omnivoría (más del 60% de su dieta en la gran mayoría de los casos) (Tabla V), y para cada arroyo por separado el porcentaje de especies omnívoras varió del 50 al 66% de la comunidad (50, 60, 62,5 y 66% en los arroyos California, Tacuarembó Chico, Zapucay y Carpintería, respectivamente). Cabe resaltar que si bien en algunos casos se encontró una proporción de material vegetal mayor al 1% en la dieta de un individuo, al considerar la dieta a nivel de especie esa proporción fue siempre menor al 1% de la dieta, indicando la ocurrencia de consumo accidental en algunos individuos.

Tabla V. Porcentaje de alimento vegetal en la dieta para el total de las especies capturadas en cada región climática, considerando todos los individuos de cada especie. En la parte superior se muestran las especies de los arroyos del clima subtropical y debajo los arroyos templados.

Especies	Nombre común	% vegetal en dieta
<i>Australoheros scitulus</i>	Castañeta	67
<i>Bryconamericus ytu</i>	Mojarra	89,4
<i>Cheirodon ibicuihensis</i>	Mojarra	94,8
<i>Gymnogeophagus sp. juv</i>	Castañeta	36,5
<i>Characidium rachovii</i>	Violito	<1%
<i>Characidium pterostictum</i>	Violito	<1%
<i>Characidium zebra</i>	Violito	<1%
<i>Charax stenopterus</i>	Mojarra transparente	<1%
<i>Microgranis sp.</i>	Manguruyú	<1%
<i>Cyanocharax uruguayensis</i>	Mojarra	<1%
<i>Diapoma therofali</i>	Mojarra	<1%
<i>Crenicichla lepidota</i>	Cabeza Amarga	<1%
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	Dientudo	<1%
<i>Corydoras paleatus</i>	Limpia fondo	78,2
<i>Hyphessobrycon meridionalis</i>	Mojarra	98
<i>Hyphessobrycon luetkenii</i>	Mojarra	97,7
<i>Hisonotus sp.</i>	Vieja del Agua	98,5
<i>Rineloricaria sp.</i>	Vieja del Agua	90,6
<i>Cyphocharax voga</i>	Sabalito	100
<i>Pimelodella australis</i>	Bagre Cantor	32
Porcentaje de spp omnívoras clima subtropical		55%
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	Espinoso	0,6
<i>Salmo trutta</i>	Trucha	-
<i>Cotus poecilopus</i>	Sculpin	-
Porcentaje de spp. omnívoras clima templado		0%

Nuevamente de acuerdo con lo observado en el capítulo anterior, la diversidad de fuentes alimenticias fue significativamente mayor en arroyos subtropicales que en los templados (ANOVA $p < 0,001$; $F = 81,4$; g.l.=1) (Fig. 14). Mientras que en los arroyos subtropicales se encontró un máximo de siete fuentes de alimentación por arroyo considerando la dieta de todas las especies en una réplica en conjunto (i.e. peces, zooplancton, macroinvertebrados acuáticos, invertebrados terrestres, macrófitas, detrito y algas filamentosas), en el clima templado el máximo fue de tres fuentes alimenticias (i.e. zooplancton, macroinvertebrados acuáticos y restos de macrófitas). La curva de acumulación de especies realizada para descartar un posible sesgo reveló que la asíntota de acumulación de riqueza de fuentes alimenticias se da en 3.4 fuentes alimenticias, por lo cual concluimos que el número de peces colectado fue suficiente, ya que fue muy cercano a dicho valor (3 fuentes alimenticias).

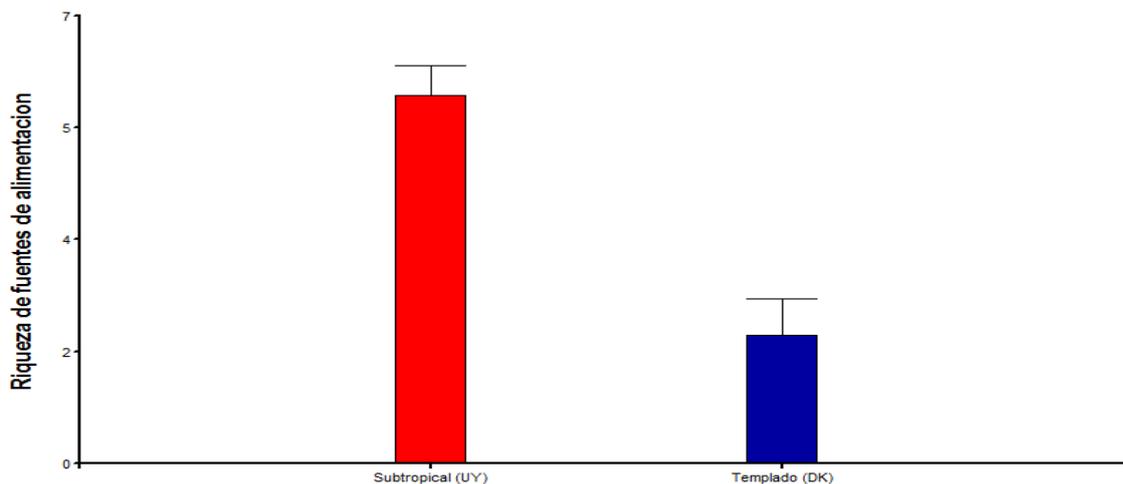


Figura 14. Riqueza de fuentes de alimentación en arroyos subtropicales de Uruguay y templados de Dinamarca. Los datos corresponden a las medias y error estándar ($n = 4$ en cada país).

Efectos del régimen climático: Asociación a las plantas sumergidas

En los sistemas subtropicales la asociación a hábitats de plantas sumergidas fue más evidente que en sistemas templados, existiendo de modo general una mayor densidad de peces en las plantas sumergidas así como más especies asociadas a las plantas que a aguas abiertas, aunque dicha asociación (estimada a partir de valores de abundancia) no fue estadísticamente significativa (K-W $p > 0,05$) (Teixeira de Mello et al. en prep.). En los arroyos templados, la asociación a las plantas no pudo analizarse estadísticamente debido al bajo número de individuos encontrados (Fig. 15).

En los arroyos subtropicales, se observó también una mayor riqueza de especies asociadas a las plantas en comparación con las aguas abiertas (5 vs. 2 especies, respectivamente) (Fig. 16). Las especies asociadas a las plantas sumergidas fueron: *Australoheros scitulus* (Castañeta), *Characidium rachovi* (Virolito), *Charas stenopterus* (Mojarra transparente), *Cyanocharax uruguayensis* (Mojarra) y *Rineloricaria sp* (Vieja del agua), mientras que las asociadas a aguas abiertas fueron: *Characidium pterostictum* (Virolito) y *Bryconamericus ytu* (Mojarra). En el clima templado, la única especie colectada con relativa frecuencia como para evaluar su asociación fue *Gasterosteus aculeatus* (Espinoso), sin embargo esta no mostró preferencia por ninguno de los ambientes (porcentaje de asociación a plantas varió de 0 a 100%).

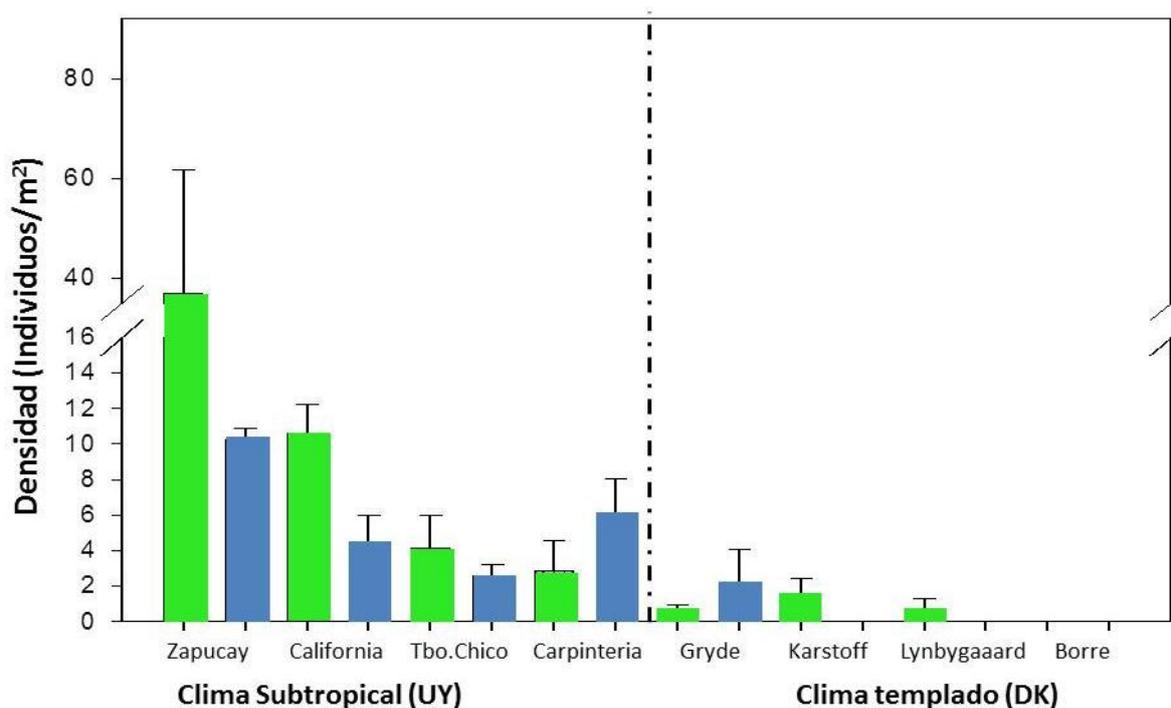


Figura 15. Densidad de peces en los diferentes ambientes estudiados (en verde: plantas sumergidas y en azul: aguas abiertas) para cada arroyo de clima subtropical y templado. Los datos mostrados son medias de densidad de peces y error estándar (A° Zapucay: n=6, A° California: n=6, A° Tacuarembó Chico, n=6, A° Carpintería: n=5, A° Gryde: n=4, A° Karstoff: n=2 y A° Lynbygaards: n=1) (modificado de Teixeira de Mello et al. en prep.).

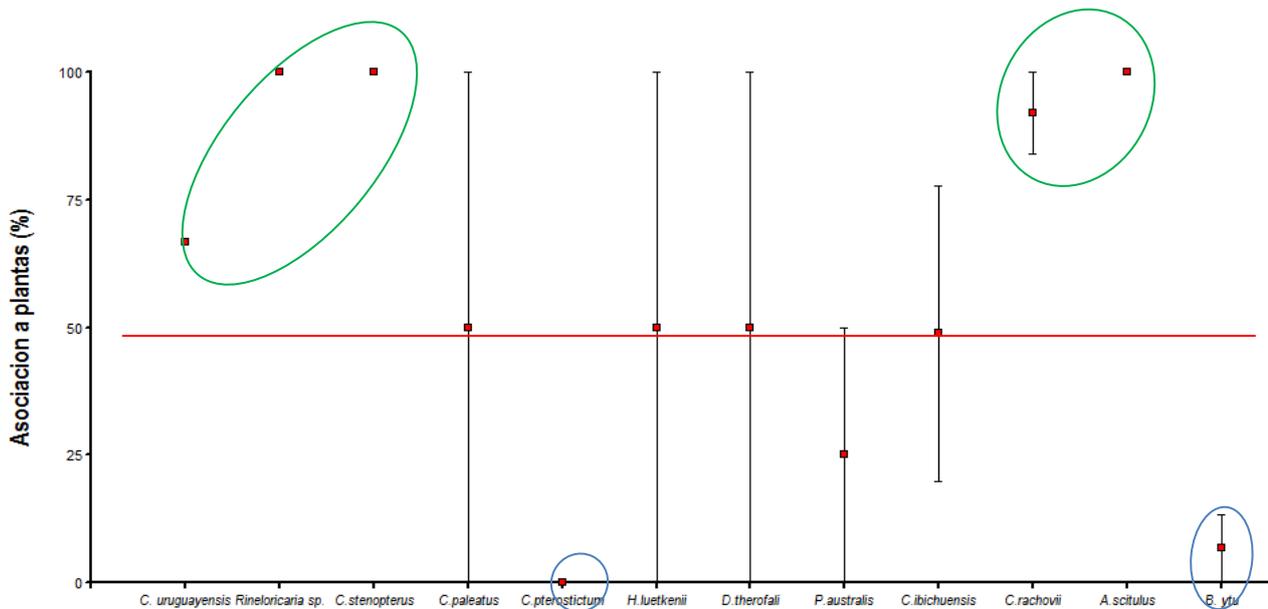


Figura 16. Porcentaje de asociación a las plantas artificiales de las especies de peces más frecuentes en los arroyos subtropicales ($n \geq 2$ presentes en el mismo momento y lugar, ver Métodos). La línea roja corresponde a la no asociación a ninguno de los hábitats estudiados (i.e. 50%), los círculos verdes encierran las especies definidas como asociadas a plantas y los azules las asociadas a aguas abiertas. Las especies se encuentran ordenadas en base a su frecuencia de ocurrencia. Los datos se muestran como medias y error estándar y fueron calculados con los siguientes tamaños muestrales: *C. uruguayensis* $n=6$, *Rineloricaria sp.* $n=2$, *C. stenopterus* $n=2$, *C. paleatus* $n=7$, *C. pterostictum* $n=4$, *H. luetkenii* $n=5$, *D. therofali* $n=4$, *P. australis* $n=7$, *C. ibicuensis* $n=30$, *C. rachovii* $n=32$, *A. scitulus* $n=84$ y *B. ytu* $n=21$.

Efectos del hábitat: Consumo de material vegetal y diversidad de fuentes alimenticias en ambientes de plantas sumergidas en arroyos subtropicales

Antes de comparar la estructura trófica entre hábitats, se realizó una comparación de la dieta de las especies capturadas en este experimento con su dieta en pasados muestreos de estos arroyos para descartar un posible sesgo en la estructura trófica observada, dado por la creación de una hábitat artificial como lo son nuestros dispositivos experimentales (Tabla VI). Podemos observar que a grandes rasgos los grupos funcionales fueron los mismos. Sin embargo, existieron algunas diferencias menores, como la aparición de zooplancton en la dieta de nueve especies (*A. scitulus*, *B. ytu*, *C. ibicuensis*, *C. uruguayensis*, *C. rachovii*, *C. pterostictum*, *C. zebra*, *C. stenopterus* y *P. australis*). Otra diferencia observable fue la mayor herbivoría en muestreos pasados de las especies *C. uruguayensis*, *D. therofali* y *P. australis*, y las dos especies del género *Hypheobrycon* (*H. meridionalis* y *H. luetkenii*).

Tabla VI. Clasificación de grupos funcionales de las especies en este estudio en comparación con un muestreo anterior (verano del 2007, 100m de arroyo muestreado exhaustivamente). Clasificación (siguiendo Masdeu in prep.): OBH: omnívoro bentívoro con tendencia herbívora; OBHp: omnívoro bentívoro con tendencia herbívora e inclusión de zooplancton en dieta; OBp: omnívoro bentívoro, con inclusión de zooplancton; B: bentívoro; Bp: bentívoro con inclusión de zooplancton; B-pis: bentívoro y piscívoro; HD: Herbívoro y detritívoro, mayormente dieta herbívora; D-H: detritívoro y herbívoro, con mayor proporción de dieta detritívora. *=inclusión de material alóctono en la dieta.

Especies	Grupos funcionales en este experimento (2009)	Grupos funcionales en estudio anterior (2007)
<i>Australoheros scitulus</i>	OBHp	OBH
<i>Bryconamericus ytu</i>	OBHp	OBH
<i>Cheirodon ibicuihensis</i>	OBHp	HD
<i>Gymnogeophagus juv.</i>	OBHp	OBH
<i>Characidium rachovii</i>	Bp	B
<i>C. pterostictum</i>	Bp	B
<i>C. zebra</i>	Bp	-
<i>Charax stenopterus</i>	Bp	B
<i>Microglanis sp.</i>	Bp	-
<i>Cyanocharax uruguayensis</i>	Bp*	OBHp*
<i>Diapoma therofali</i>	Bp*	OBHp
<i>Crenicichla lepidota</i>	B-pis	B-pis
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	B-pis	B-pis
<i>Corydoras paleatus</i>	OBH	-
<i>Hyphessobrycon meridionalis</i>	OBH	HD
<i>H. luetkenii</i>	OBH	HD
<i>Hisonotus sp.</i>	D-H	D-H
<i>Rineloricaria sp.</i>	D-H	D-H
<i>Cyphocharax voga</i>	D-H	D-H
<i>Pimelodella australis</i>	OBp*	OBH*

Contrariamente a lo esperado, los peces asociados a las plantas sumergidas no presentaron mayor consumo vegetal que los de aguas abiertas. Al comparar el porcentaje de material

vegetal consumido por el total de la comunidad de peces no se encontraron diferencias significativas, ni entre los arroyos (K-W $H=3,23$; $p=0,35$) ni entre los hábitats (K-W $H=2,97$; $p=0,08$). En la mayoría de los arroyos el consumo de material vegetal pareció ser mayor en aguas abiertas (Fig. 17 A). En el Arroyo Carpintería, en particular, no existió consumo de material vegetal en las plantas sumergidas. Finalmente, cuando se restringió el análisis a las especies estrictamente asociadas a cada hábitat, el resultado fue contundente: en todos los arroyos hubo significativamente más consumo de material vegetal en aguas abiertas (Fig. 17 B) (K-W $H=7,21$; $p=0,007$), y sin diferencias entre los arroyos (K-W $H=4,56$; $p=0,2$).

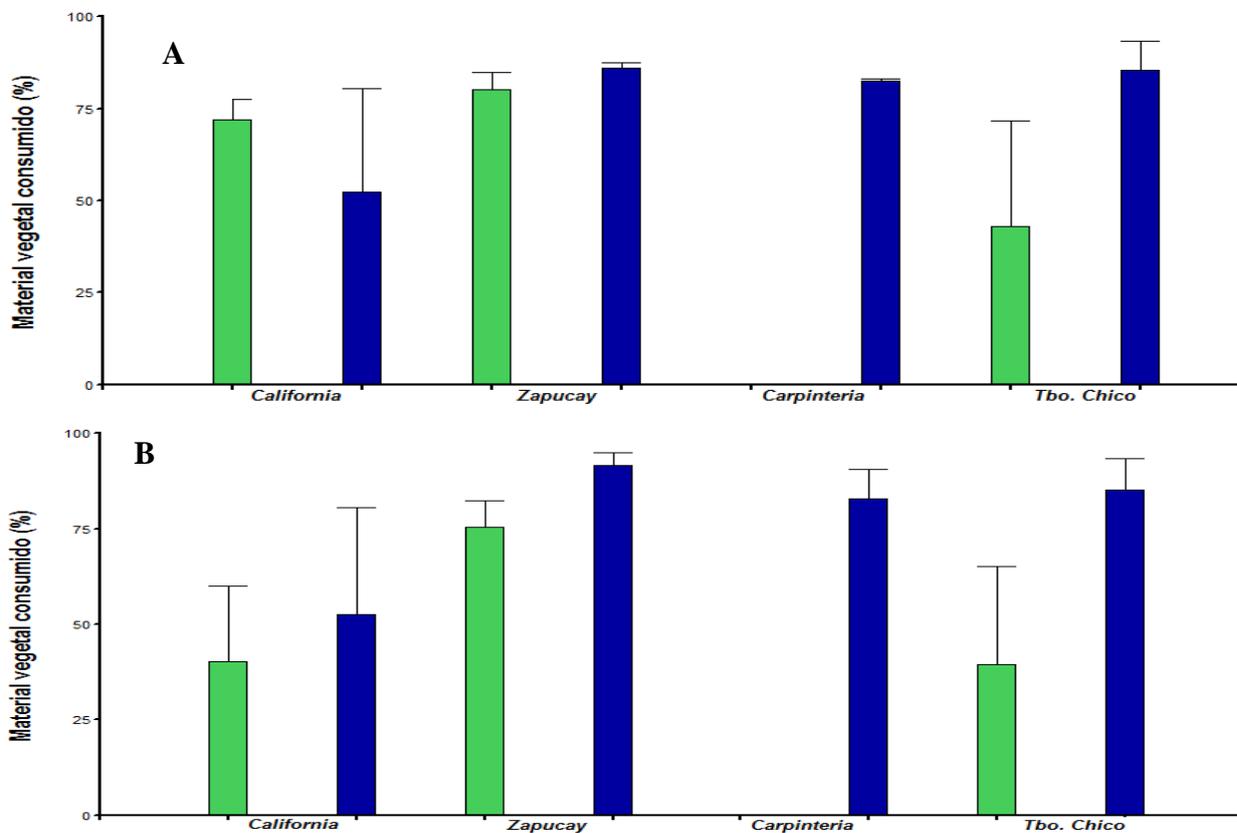


Figura 17. Proorción de material vegetal consumido por peces en los hábitats estudiados (en verde: plantas sumergidas y en azul: aguas abiertas) para cada arroyo de clima subtropical: A) para todos los peces colectados en cada hábitat (A° Zapucay: n=145, A° California: n=46, A° Tacuarembó Chico: n= 23 y A° Carpintería: n=29); B) para las especies asociadas a cada ambiente. Los datos se muestran como medias de porcentaje de consumo de material vegetal y error estándar (A° Zapucay: n=104, A° California: n=38, A° Tacuarembó Chico: n= 21 y A° Carpintería: n=15).

La riqueza media de fuentes alimenticias a nivel 1 (definida como en el Capítulo 1) no difirió significativamente entre los arroyos (K-W $p=0,09$) ni entre los hábitats (K-W $p=0,23$) (Fig. 18). Mientras que en los arroyos California y Zapucay hubo mayor diversidad de ítems consumidos en las plantas, en los arroyos restantes el patrón fue inverso.

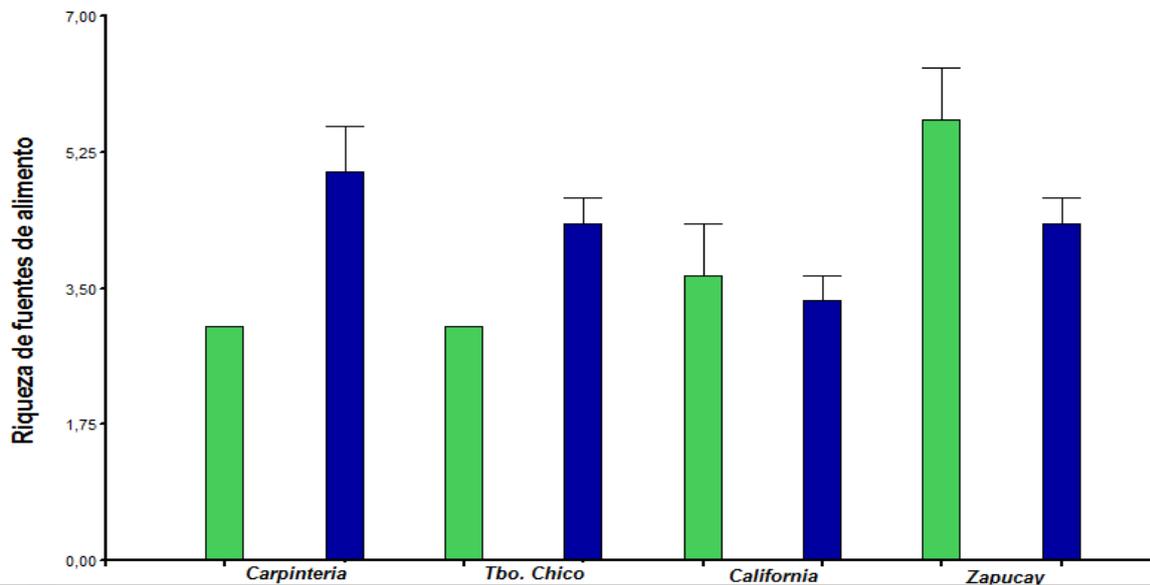


Figura 18. Riqueza de fuentes de alimentación a nivel 1 en el total de la comunidad de peces muestreados en los dos hábitats (en verde: plantas sumergidas y en azul: aguas abiertas) para cada arroyo del clima subtropical (A° Zapucay: $n=145$, A° California: $n=46$, A° Tacuarembó Chico: $n=23$ y A° Carpintería: $n=29$). Los datos se muestran como medias de la riqueza de fuentes alimenticias y error estándar.

A mayor resolución de definición de fuentes de alimento, la riqueza de ítems alimenticios a nivel 2 fue significativamente diferente entre los arroyos subtropicales (ANOVA $p<0,001$; $F=15,4$, $g.l.=3$), pero no entre hábitats (ANOVA $p=0,22$; $F=1,6$, $g.l.=2$) (Fig. 19 A). Sin embargo, en la mayoría de los casos hubo mayor riqueza de fuentes en las plantas sumergidas para el total de los individuos colectados. Restringiendo el análisis a las especies asociadas a cada ambiente (i.e. aquellas con $>50\%$ asociación a cada hábitat), no se encontraron diferencias entre los arroyos ni entre los hábitats (ANOVA $p>0,05$ $g.l.=2$ para ambos casos, $F=3,36$ y $2,24$, respectivamente) (Fig. 19 B). A pesar de esto, encontramos mayor diversidad de fuentes alimenticias en las plantas sumergidas en los arroyos California y Zapucay.

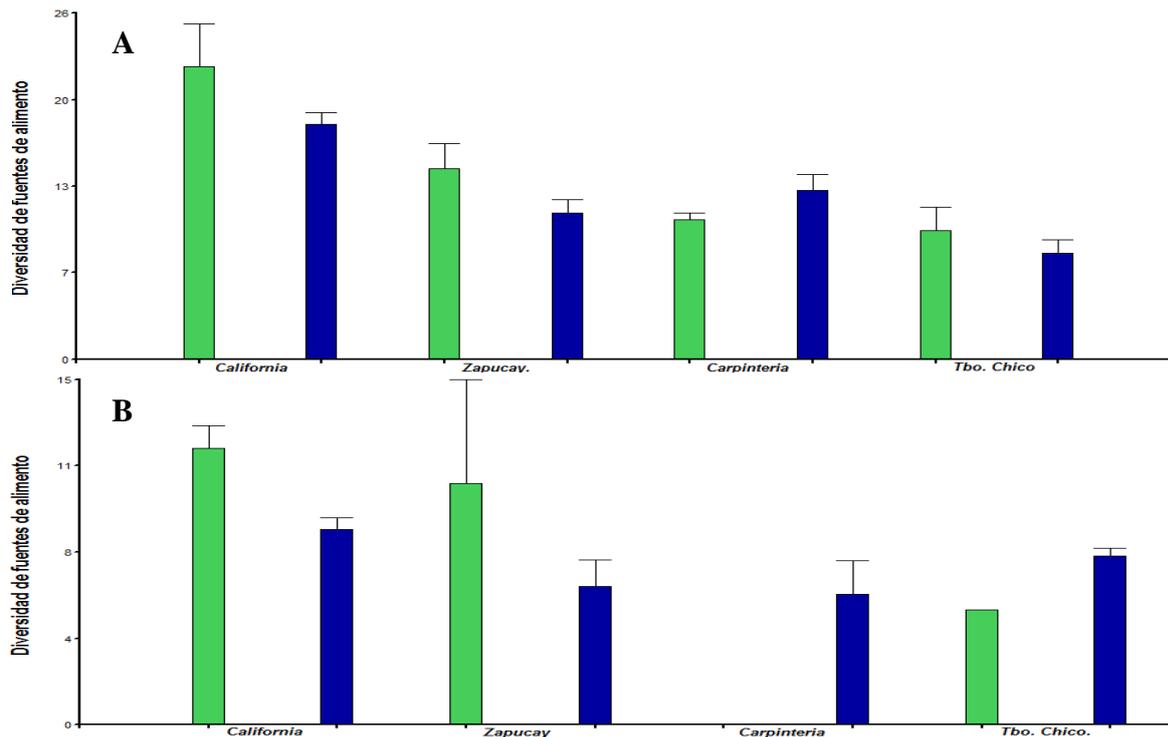


Figura 19. Diversidad de ítems alimenticios a nivel 2 en la dieta de peces en los diferentes hábitats de cada arroyo del clima subtropical (en verde: plantas sumergidas y en azul: aguas abiertas): A) para todos los peces colectados en cada hábitat (A° Zapucay: n=145, A° California: n=46, A° Tacuarembó Chico: n= 23 y A° Carpintería: n=29); B) para las especies estrictamente asociadas a cada hábitat (A° Zapucay: n=104, A° California: n=38, A° Tacuarembó Chico: n=21 y A° Carpintería: n=15). Los datos se muestran como medias y error estándar. En el Arroyo Carpintería no hubo especies de peces asociadas a plantas sumergidas.

La clasificación de grupos tróficos reveló la existencia total de 8 grupos: bentívoro-piscívoros (B pis); bentívoro-planctívoros (Bp); bentívoro-planctívoros con componentes alóctonos (Bp*); detritívoros (D); detritívoro-herbívoros (D-H); omnívoro-bentívoro con predominancia herbívora (OBH); omnívoro-bentívoros con predominancia herbívora y componentes planctónicos en su dieta (OBHp); omnívoro-bentívoro con componentes planctónicos en su dieta e inclusión de material alóctono en dieta (OBp*). Mientras que en los ambientes de plantas se encontraron todos los grupos representados (en el arroyo Zapucay en particular estuvieron todos los grupos presentes), en aguas abiertas no fueron colectados peces detritívoros. El análisis de la diversidad de grupos tróficos develó diferencias significativas entre los arroyos (ANOVA $p=0,003$; $F=7,03$, g.l.=3) pero no entre hábitats (ANOVA $p=0,11$; $F=2,24$, g.l.=2). Aun así, el hábitat de plantas en general presentó en

general una mayor diversidad de grupos funcionales (única excepción: Arroyo Carpintería; Fig. 20).

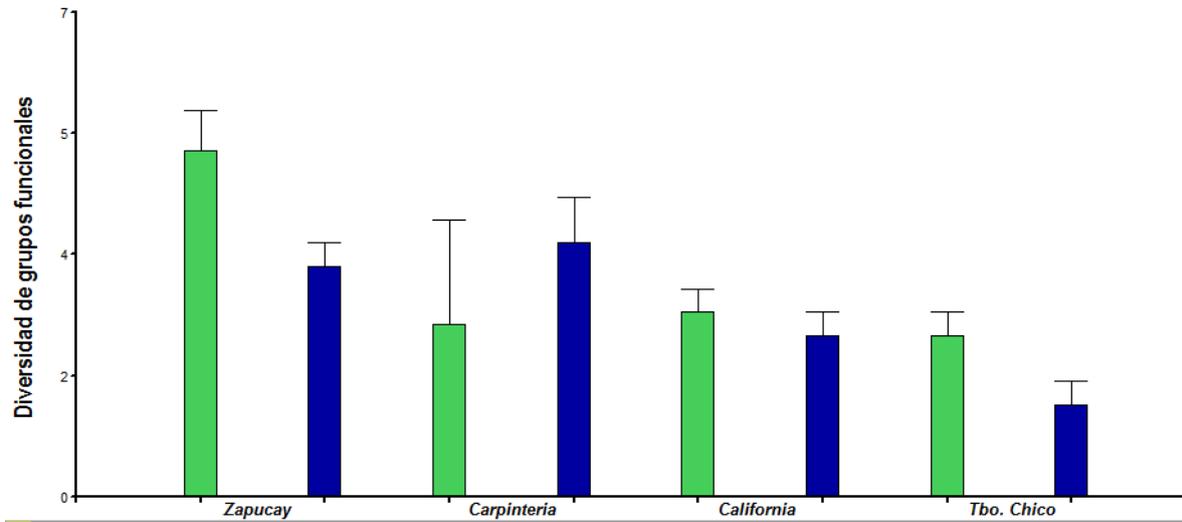


Figura 20. Diversidad de grupos funcionales en la comunidad de peces en los hábitats estudiados (en verde: plantas sumergidas y en azul: aguas abiertas) para cada arroyo del clima subtropical (A° Zapucay: n=145, A°California: n=46, A° Tacuarembó Chico: n= 23 y A° Carpintería: n=29). Los datos se muestran como medias de la riqueza de grupos funcionales y error estándar.

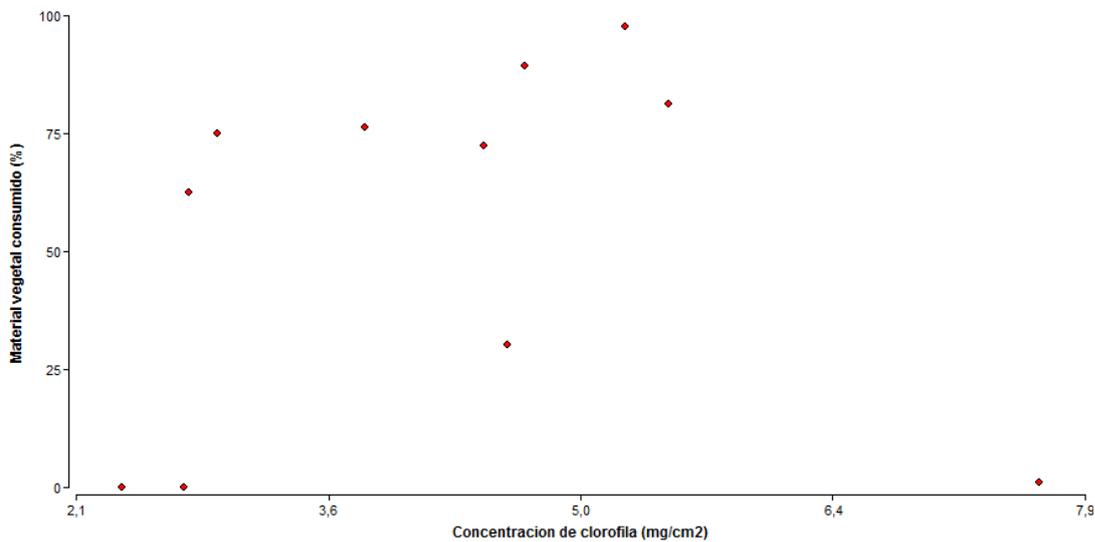


Figura 21. Relación entre el consumo de material vegetal (%) por las especies asociadas a las plantas sumergidas y la biomasa de perifiton (estimada como clorofila a (mg Chl-a cm⁻² de planta)).

Por otra parte, no encontramos relación significativa entre la disponibilidad de perifiton y la proporción de material vegetal en la dieta (concentración de clorofila-a, Spearman p=0,09;

R=0,52, Fig. 21; materia orgánica, Spearman $\rho=0,7$; R=0,13, Fig. 22), por lo que el menor consumo de perifiton en las plantas no estaría dado por su escasez en ese hábitat.

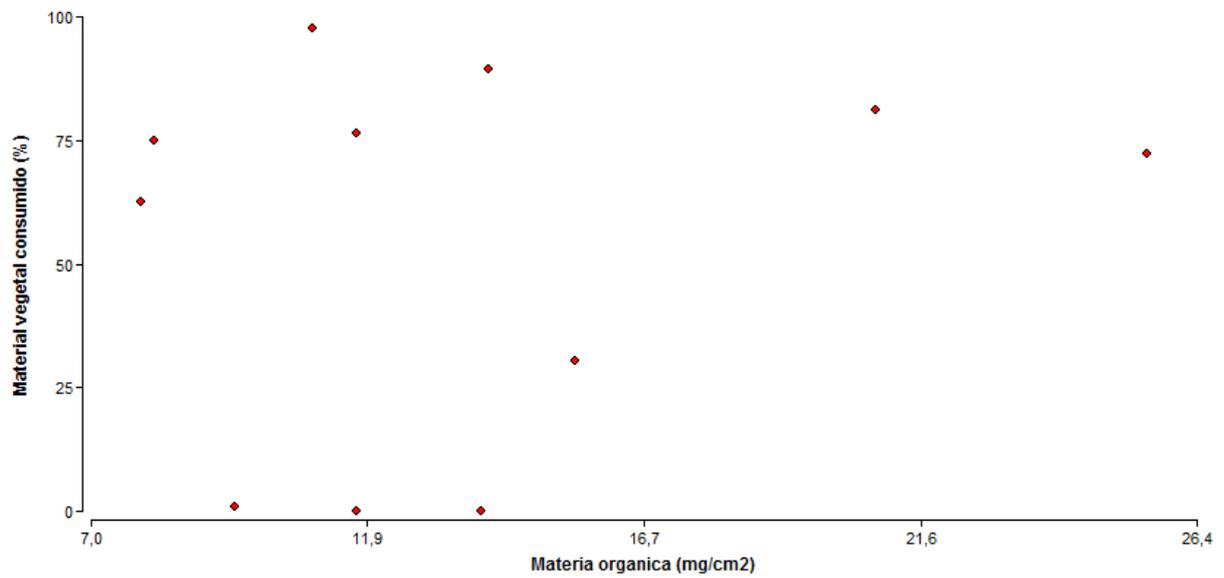


Figura 22. Relación entre el consumo de material vegetal (%) por las especies asociadas a las plantas sumergidas y la concentración de materia orgánica (mg MO cm⁻² de planta).

Discusión

Gradiente latitudinal y efecto del hábitat en el rol trófico de peces

El gradiente latitudinal en riqueza específica es uno de los patrones ecológicos más estudiados y que se ha descrito para una muy amplia gama de organismos a nivel global (Fischer 1960; Hillebrand 2004). Entre los mecanismos formadores de este patrón más plausibles discutidos recientemente se encuentran una mayor tasa de especiación y/o menor tasa de extinción hacia los trópicos, así como una mayor edad y permanencia de los ecosistemas tropicales en la historia de la Tierra, lo cual se resume en una historia evolutiva mayor a bajas latitudes (Fischer 1960; Mittelbach et al. 2007; Roy & Goldberg 2007). Si bien el patrón de mayor diversidad hacia latitudes bajas es globalmente conocido para la comunidad de peces (Hillebrand 2004), este trabajo estudió la existencia de un gradiente en características tróficas dentro de este grupo taxonómico por primera vez a nivel global y para una gran variedad de ecosistemas.

En este trabajo, se observó un gradiente latitudinal global en la proporción de especies omnívoras en todos los ecosistemas acuáticos. Estos resultados están de acuerdo con lo observado previamente para sistemas marinos (Floeter et al. 2005). Estos autores sugirieron que la temperatura es el principal promotor de este patrón, debido a la relación lineal entre la temperatura superficial del océano y la riqueza relativa de peces omnívoros. Nuestros resultados apoyan la hipótesis de la temperatura como el factor explicativo más probable de este fenómeno, ya que la riqueza relativa de omnívoros se encontró fuertemente relacionada con la temperatura mínima media regional (proxy de la temperatura en los ecosistemas). Además, la riqueza relativa de peces omnívoros fue mayor en climas más cálidos. Aún así, la latitud parece ser mejor predictor de la proporción de especies omnívoras que la temperatura (como indica su valor r^2). Sin embargo, esto es observado comúnmente al estudiar patrones ecológicos en relación a la latitud y a variables climáticas (e.g. Rezende et al. 2004; Naya et al. 2008). Naya et al. (2008) argumentan que esto podría ocurrir debido a que la latitud es un mejor indicador de la variabilidad climática a largo plazo que mediciones puntuales actuales (como la medición indirecta utilizada en este caso). A pesar de esto, se destaca que en este estudio la fortaleza de la relación con la temperatura parece ser apenas menor que con la latitud ($r^2=0,49$ vs. $r^2=0,51$, respectivamente). Mecanismos alternativos, sugeridos por Mead

(1970), Gaines & Lubchenco (1982) y Arrington et al. (2002), entre otros (tales como hipótesis basadas en diferencias evolutivas, características fisiológicas e.g. palatabilidad y defensas químicas, y disponibilidad de los recursos vegetales), no han sido apoyados por estudios anteriores (véase Clements et al. 2009, para una revisión). Dado el amplio gradiente estudiado y el carácter global del patrón aquí expuesto, se le puede restar importancia además a las hipótesis basadas en diferencias en la historia biogeográfica. Por otra parte, la proporción de especies omnívoras fue similar en zonas con temperaturas comparables a pesar de diferencias en su historia biogeográfica, que resultan en una composición de especies completamente diferente. Por ejemplo, dentro del régimen de clima cálido, los Cíclidos africanos son conocidos por ser más detritívoros que sus parientes de América del Sur (Winemiller et al. 1995), sin embargo, en América del Sur el número de otros grupos detritívoros es mayor (por ejemplo, Characiformes, Winemiller et al. 1995), por lo que la proporción global es similar en ambos lugares.

Además, parece existir una disminución de la riqueza relativa de especies omnívoras con la salinidad para todo el gradiente latitudinal estudiado, patrón que es reportado por primera vez en este trabajo. Tanto en regímenes cálidos como fríos, la riqueza relativa de especies omnívoras fue mayor en los sistemas de agua dulce y menor en los sistemas marinos. Nuestros resultados son consistentes con los hallazgos de Winemiller & Leslie (1992), quienes observaron una disminución en la proporción de las especies herbívoras y detritívoras desde agua dulce hacia sistemas marinos (en un ecotono dulceacuícola-marino tropical). Esto podría reflejar una mayor disponibilidad de material vegetal en sistemas de agua dulce en comparación con los hábitats marinos, dado por la falta de especies consumidoras de vegetación terrestre en el mar (e.g. especies frugívoras) (Winemiller & Leslie 1992). Además, es posible que en sistemas continentales exista mayor concentración de detrito de origen terrestre. Por otra parte, recientemente Day et al. (2011) han demostraron que la actividad enzimática digestiva es muy diferente en especies de peces herbívoros dulceacuícolas y marinos aunque estén cercanamente emparentadas (así como también ocurre en dos carnívoros cercanamente emparentados). Dicho trabajo revela por primera vez importantes diferencias en la actividad enzimática durante la digestión de especies herbívoras sin estómago muy cercanamente emparentadas, dadas por una diferente salinidad. Esta diferente performance digestiva ante diferentes salinidades podría estar fuertemente implicada en las diferencias en la proporción de especies omnívoras entre sistemas marinos y dulceacuícolas,

sin embargo la actividad digestiva en peces es inmensamente diversa y se dispone de muy poca información al respecto aún como para proponer un posible mecanismo (Day et al. 2011).

A escala intraespecífica observamos patrones similares. En la especie de mojarra *C. interruptus*, el material vegetal es consumido más frecuentemente como principal alimento en las latitudes más bajas de su distribución. Además, a escala temporal, el mayor consumo de material vegetal se da en escenarios de mayores temperaturas, y este cambio está representado principalmente por el consumo de vegetales superiores. A pesar de no poder descartar un efecto de la estacionalidad en la disponibilidad de alimento, tanto a escala espacial como temporal, este patrón coincide con lo observado a escala comunitaria, y podría estar apoyando la hipótesis de que la alimentación omnívora es promovida por las altas temperaturas a nivel individual.

El gradiente latitudinal en la diversidad de fuentes de alimentación también es reportado por primera vez en el presente trabajo. Si bien va en el mismo sentido que lo observado por (Roberts 1972), Lowe-McConnell (1975) y Winemiller (1991), entre otros, sobre la existencia de especializaciones alimenticias únicas de regiones tropicales, este trabajo considera por primera vez toda la diversidad de fuentes alimenticias consumidas por la comunidad de peces en un amplio gradiente latitudinal global. Algunos ejemplos de estos grupos tróficos únicos de los (sub) trópicos lo representan muchos Siluriformes de la familia Trichomycteridae, que son estricta y exclusivamente consumidores de sangre o mucus de otros peces (Roberts 1972; Winemiller & Yan 1989) o los Characiformes del Género *Brycon* (de dieta ampliamente frugívora) (Winemiller 1991) y los del género *Roeboides*, casi estrictamente comedores de escamas (Sazima 1983; Winemiller 1991). Estos ejemplos recurren a la fuente alimenticia “partes de peces”, también analizada en este trabajo, la cual se encontró presente únicamente a bajas latitudes. Lo mismo sucedió con la fuente denominada “vegetación terrestre” (representada en su gran mayoría por frutos terrestres).

Se ha planteado que la mayor diversificación de nichos y especialización alimenticia observada en la comunidad de peces de arroyos a menores latitudes es consecuencia de un aumento en el recurso basal y de una mayor subdivisión de los recursos, dado por la mayor diversidad de peces (Lowe-McConnell 1975; Winemiller 1991). Las diferencias en la

disponibilidad de recursos podrían explicar la ausencia de la fuente alimenticia “vegetales terrestres” (dada por la falta de especies frugívoras principalmente) hacia climas templados y fríos, donde esta fuente no estaría disponible al menos en gran parte del año. Sin embargo, el gran número de comunidades de peces relevadas en el presente estudio le resta importancia al posible efecto de las diferencias en los recursos basales (seguramente muy variables entre los diferentes sistemas) como factor único explicativo de este patrón en general. La mayor subdivisión de recursos encontrada por Winemiller (1991), así como la mayor diversidad de fuentes alimenticias integradas encontrada en este trabajo, parecen estar fuertemente vinculadas con la mayor intensidad de las interacciones biológicas (e.g. mayor competencia por recursos alimenticios) encontrada hacia climas más cálidos (Schemske et al. 2009). En este sentido, se ha planteado que las interacciones biológicas son más importantes como fuente de presión selectiva en climas cálidos en comparación con sistemas fríos, donde el ambiente sería el que ejerce mayor presión selectiva (Dobzhansky 1950, Mittelbach et al. 2007). De este modo, una relación entre la mayor diversidad específica (Hillebrand 2004) y la mayor intensidad de interacciones biológicas (Schemske et al. 2009), junto con una posible mayor limitación por alimento (Atkinson & Sibly 1997), actuando a escala evolutiva, podría haber forjado una comunidad de peces con fuentes alimenticias más diversas a latitudes más bajas y climas más cálidos.

A pesar de que el patrón de relación entre la riqueza de fuentes alimenticias y la temperatura fue muy débil y pareció estar restringido a los lagos someros y en menor medida a los reservorios, los resultados de la comparación entre regímenes climáticos cálidos y fríos reafirman la importancia de la temperatura como variable explicativa.

En este trabajo, nos planteamos como hipótesis que la mayor omnivoría y diversidad de fuentes alimenticias en climas más cálidos podría estar relacionada con la mayor asociación de los peces a las plantas acuáticas (i.e. uso del espacio diferencial en distintos climas). Sin embargo, a pesar de haber observado una gran asociación de peces a las plantas sumergidas en el clima subtropical (en contraste con los arroyos del clima templado), no encontramos un mayor consumo de material vegetal en dicho hábitat.

El mayor consumo de material vegetal en los ambientes de aguas abiertas, probablemente ocurrió debido a la mayor abundancia de especies omnívoras y detritívoras de Characiformes, especies que fueron muy abundantes en este ambiente. Varias especies de este grupo suelen alimentarse en el límite de ambientes vegetados y aguas abiertas, así como en el ambiente

entónico de aguas abiertas integrando energéticamente diferentes compartimientos del ecosistema (Winemiller 1990). Contrariamente, las especies en estrecha asociación con el hábitat macrófitas sumergidas en nuestro estudio fueron mayormente carnívoras, siendo principalmente pequeñas especies bentívoras que se alimentaron de la gran diversidad de invertebrados presentes en este hábitat. Esto coincide con lo visto para un reservorio subtropical, donde la mayoría de las especies asociadas a la vegetación resultaron ser bentívoras (Casatti et al. 2003). La mayor complejidad estructural probablemente albergue mayor densidad de invertebrados, lo cual posibilitaría la existencia de peces estrictamente bentívoros, grupo escasamente presente en aguas abiertas en este estudio. Por otra parte, hubo varias especies sin una asociación particular con los dos hábitats que probablemente se desplacen entre ellos, representando seguramente un importante flujo energético entre los ambientes (Schindler & Scheuerell 2002).

El patrón de mayor asociación a plantas sumergidas en climas cálidos ha sido reportado hasta ahora en lagos someros (Meerhoff et al. 2007), en sistemas de planicies de inundación (Winemiller 1990; Meschiatti et al. 2000; Neiff et al. 2009), ríos (Winemiller & Jepsen 1998) y reservorios tropicales (Pelicice et al. 2008), donde las macrófitas sumergidas sustentan una alta diversidad y densidad de peces, cumpliendo un importante rol de refugio, alimentación y reproducción (Winemiller 1990; Winemiller & Jepsen 1998; Meschiatti et al. 2000; Meerhoff et al. 2007; Pelicice et al. 2008; Neiff et al. 2009). Incluso se ha reportado que la biomasa de plantas acuáticas sumergidas es un buen predictor de la abundancia y riqueza de peces, existiendo una relación lineal entre las mismas en algunos sistemas (Brasil, Pelicice et al. 2008). La mayor asociación a estos hábitats complejos en arroyos subtropicales en comparación con arroyos templados refuerza la idea de que este patrón en el uso del espacio sería probablemente común a todos los ecosistemas dulceacuícolas de climas cálidos. Por ello inferimos que, si bien los patrones ecológicos aquí expuestos (patrones de uso del espacio y de la estructura trófica de la comunidad de peces) pueden tener un factor explicativo en común, ambos patrones ocurrirían de forma independiente. Estos resultados, de ocurrir también en otros tipos de ecosistemas, indicarían que el mecanismo propuesto en este trabajo (i.e. cambios en el comportamiento promovidos indirectamente y al menos en parte por la mayor temperatura ambiente a través de efectos en la presión de depredación y en la estructura de tallas de la comunidad) no sería el causante del mayor consumo de material vegetal a bajas latitudes y climas cálidos.

Rol de la temperatura como mecanismo forjador de estos patrones ecológicos

El tamaño corporal y la temperatura ambiente son, de manera independiente, los factores más importantes determinantes del metabolismo en peces (Brown et al. 2004; Clarke & Johnston 1999; Killen et al. 2010). Sin embargo, la temperatura en sí misma afecta el tamaño corporal (Atkinson & Sibly 1997) y su relación con el metabolismo (Killen et al. 2010). Considerando las hipótesis explicativas sobre la mayor riqueza relativa y diversidad de fuentes alimenticias a bajas latitudes planteadas hasta el momento, se argumenta que la temperatura es una de las principales fuerzas estructuradoras detrás de estos patrones ecológicos de alcance global.

Los efectos de la temperatura sobre el metabolismo individual, en conjunto con los efectos generados a partir de una mayor diversidad específica a menores latitudes, parecen ser los factores explicativos más importantes sobre los gradientes de estructura trófica de la comunidad de peces hallados en este trabajo. Por un lado, el aumento de las tasas metabólicas (principalmente la tasa de ingesta), de los peces hacia latitudes bajas podría implicar una mayor presión de depredación sobre los recursos alimenticios de mayor calidad, ocasionando una mayor limitación de las fuentes animales más frecuentes (invertebrados acuáticos, principalmente) ante un aumento en la temperatura ambiente. Este mecanismo ha sido propuesto por Atkinson & Sibly (1997) para explicar el gradiente latitudinal en el tamaño corporal de los peces argumentando que un menor tamaño adulto podría ser ocasionado por esta limitación del alimento de alta calidad. Ante una limitación del alimento animal, los peces deberían recurrir a fuentes alimenticias más diversas y abundantes, como por ejemplo las de origen vegetal (aun si son de baja calidad) para satisfacer sus demandas energéticas (Clements et al. 2009).

La mayor competencia alimenticia ante mayores temperaturas y en comunidades más diversas (latitudes bajas) puede estar fuertemente interrelacionada con el ya mencionado efecto del aumento de las tasas de ingesta con la temperatura. Esto estaría potenciado a su vez por la mayor abundancia de peces en climas más cálidos (Winemiller 1991; Wootton & Oemke 1992; Teixeira de Mello et al. 2009), incrementando fuertemente la presión de depredación sobre el alimento animal y ocasionando un gradiente en la limitación de ese alimento con la temperatura y la latitud.

Evidencias sobre el aumento de las tasas de consumo con la temperatura se han registrado en la tasa de ingesta (medida como tasa de mordidas) del pez Cirujano (*Acanthurus bahianus*), en un estudio comparativo en tres latitudes con diferente régimen climático (Floeter et al. 2005). Por otro lado, la existencia de una limitación del alimento animal en localidades de clima cálido es evidente por las menores abundancias, biomásas y densidades de macro y micro invertebrados en arroyos (Bass 2003; Ramírez & Pringle 1998; Salas & Dudgeon 2003; Wootton & Oemke 1992) y lagos someros (Meerhoff et al. 2007) en climas (sub)tropicales en comparación con sistemas de climas templados similares (incluso en estado trófico) (Meerhoff et al. 2007). Este patrón muy probablemente es promovido por la mayor presión de depredación por peces (Meerhoff et al. 2007). También en sistemas marinos, la presión de depredación por peces sobre los macroinvertebrados es mayor en climas tropicales (mostrando un descenso en las comunidades presa) que en climas templados (Menge & Lubchenco 1981; Freestone et al. 2011).

Esto podría implicar que en climas cálidos las especies que hacen uso de fuentes alimenticias poco explotadas y/o abundantes (partes de peces, vegetación terrestre y material vegetal en general), aquellas con mayor flexibilidad alimenticia (omnívoras) así como aquellas independientes de las fuentes de alimento animal en general (alguívoras, frugívoras, detritívoras y comedoras de macrófitas) fueran seleccionadas a escala evolutiva, resultando en la actual estructura trófica en regiones cálidas, rica en diversidad de fuentes alimenticias y en especies consumidoras de material vegetal.

Implicancias a nivel comunitario y ecosistémico

El patrón latitudinal en la estructura trófica de la comunidad de peces implica que ecosistemas acuáticos similares, localizados en diferentes latitudes (por ejemplo, con temperaturas contrastantes), pueden presentar diferente estructura y funcionamiento dados por diferentes procesos dirigidos por la dieta de la comunidad de peces y que afectan la ocurrencia de cascadas tróficas, el flujo de nutrientes e incluso la transparencia del agua. Sin embargo, es necesario resaltar que esto dependerá ampliamente de la abundancia, densidad y riqueza de las especies omnívoras, así como de las diferentes cantidades y frecuencia de ocurrencia de las diversas fuentes alimenticias consumidas. Además, la mayor riqueza

relativa de especies omnívoras y de diversidad de fuentes alimenticias en regiones cálidas también pueden explicar las diferencias observadas en los largos de cadenas alimenticias entre regiones cálidas y templadas (McNab 2002). Tramas tróficas (o cadenas) más cortas han sido observadas en regiones cálidas, y han sido relacionadas con la mayor temperatura, tanto en estudios empíricos (Iglesias et al. in prep; McNab 2002) como en abordajes mediante modelos (Arim et al. 2007). El mecanismo propuesto para esto es una mayor limitación por recursos alimenticios, dados por un aumento en el metabolismo individual a consecuencia de la mayor temperatura, presionando a la comunidad de peces a utilizar más fuentes de alimentación y a consumir más abajo en la cadena trófica (e.g. Arim et al. 2007). Esto va en total concordancia con los hallazgos de este trabajo.

Por otra parte, la mayor proporción de especies omnívoras puede llevar a un mayor metabolismo ecosistémico a bajas latitudes. En un estudio experimental en un arroyo, Flecker et al. (2002) sugirieron que los peces herbívoros causarían mayores tasas de absorción de nutrientes por la comunidad de perifiton, al favorecer una comunidad dominada por algas más jóvenes, resultando en un mayor reciclado de nutrientes en el ecosistema. En este mismo sentido, recientemente se ha resaltado la importancia de la diversidad de la comunidad de algas en arroyos para la absorción de nutrientes, existiendo una relación lineal entre la tasa de asimilación de nitrógeno y la diversidad de algas en el perifiton (Cardinale 2011). Por lo tanto, la comprensión del efecto de los peces omnívoros y herbívoros (aquí definidos como omnívoros) sobre la diversidad de algas en la comunidad de perifiton cobra gran importancia, esperándose un diferente funcionamiento en cuanto a las tasas de asimilación de nutrientes en diferentes regímenes climáticos.

Conclusiones y perspectivas

Este trabajo muestra por primera vez la existencia de un gradiente global decreciente en el porcentaje de especies de peces omnívoros y en la diversidad de fuentes alimenticias en la dieta con un aumento de la latitud y un descenso de la temperatura. Así mismo, no encontramos evidencia para la hipótesis de que este patrón es explicado por un mayor consumo de material vegetal promovido por una mayor asociación a ambientes de macrófitas sumergidas en los climas cálidos (a pesar de verificar un uso del espacio contrastante). Por otra parte, se reúnen evidencias a favor de la temperatura como uno de los principales mecanismos detrás de este patrón, probablemente mediante su efecto en las tasas metabólicas e interacciones biológicas, resultante en una mayor limitación de fuentes alimenticias

animales. A partir de estos resultados, se espera un rol diferencial de la comunidad de peces en sistemas dulceacuícolas localizados a diferentes latitudes y en climas contrastantes, probablemente promoviendo una estructura y funcionamiento ecosistémico diferente, aún en ecosistemas similares en otras características limnológicas. Sin embargo, para saber con exactitud la magnitud y el sentido de este diferente funcionamiento son necesarios más estudios experimentales, tomando en cuenta la abundancia y biomasa de los diferentes grupos tróficos de la comunidad de peces, así como la frecuencia de ocurrencia e importancia en la dieta de las diferentes fuentes alimenticias integradas.

En el marco de mi tesis de doctorado, de próximo inicio formal, se están desarrollando una serie de experimentos *in situ* en un arroyo de bajo impacto antrópico de Uruguay (subtropical), que apuntan a evidenciar efectos diferenciales de la temperatura en el consumo de perifiton por parte de los peces. Así mismo, se desarrollarán muestreos mensuales de dos especies omnívoras para evidenciar posibles cambios dietarios a diferente temperatura ambiente. Para extender la escala de estudio a toda la comunidad y descartar un posible efecto de la disponibilidad de alimento se realizarán además muestreos exhaustivos de la estructura trófica de la comunidad de peces y la disponibilidad de alimento en dos escenarios contrastantes de temperatura (Verano- Invierno 2011) (Proyecto FCE 2530, financiación ANII). Posteriormente se realizarán experimentos en laboratorio explorando en mayor profundidad los efectos de la temperatura sobre la dieta de especies omnívoras y sobre la tasa de ingesta y presión de depredación sobre diferentes fuentes alimenticias. Esto será complementado con muestreos intensivos de la estructura trófica de la comunidad de peces y la disponibilidad de alimento en arroyos con diferente estado trófico sobre un amplio gradiente latitudinal, para así facilitar una mayor comprensión de las consecuencias ecológicas de este patrón sobre el funcionamiento ecosistémico.

Bibliografia

- Abe S.I., Uchida K., Nagumo T. & Tanaka J. 2007. Alterations in the biomass-specific productivity of periphyton assemblages mediated by fish grazing. *Freshwater Biology* 52(8):1486-1493.
- Arim M. & Marquet P.A. 2004. Intraguild predation: a widespread interaction related to species biology. *Ecology Letters* 7: 557-564.
- Arim M., Bozinovic F. & Marquet P.A. 2007. On the relationship between trophic position, body mass and temperature: reformulating the energy limitation hypothesis. *Oikos* 116(9):1524-1530.
- Arim M, Abades S.R., Laufer G., Loureiro M. & Marquet P.A. 2010. Food web structure and body size: trophic position and resource acquisition. *Oikos* 119: 147–153.
- Arrington D.A., Winemiller K.O., Loftus W.F. & Akin S. 2002. How often do fishes "run on empty"? *Ecology* 83 (8): 2145-2151.
- Atkinson D. 1994. Temperature and organism size: a biological law for ectotherms. *Advances in Ecological Research* 25: 1- 58.
- Atkinson D, and Sibly R. 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends in Ecology and Evolution* 12:235- 239.
- Bass D. 2003. A comparison of freshwater macroinvertebrate communities on small Caribbean islands. *BioScience* 53:1094-1100.
- Behrens M.D. & Lafferty, K.D. 2007. Temperature and diet effects on omnivorous fish performance: implications for the latitudinal diversity gradient in herbivorous fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 64: 867-873.
- Blackburn T., Gaston K., & Loder N. 1999. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions* 5:165 - 174.
- Brown J.H., Gillooly J.F., Allen A.P., Savage V.M., & West G.B. 2004. Toward a metabolic theory of ecology. *Ecology* 85:1771–1789.
- Cardinale B.J. 2011. Biodiversity improves water quality through niche partitioning. *Nature* 472 (7341):86-89.
- Carpenter S.R., Kitchell J.F. & Hodgson J.R. 1985. Cascading Trophic Interactions and Lake Productivity. *BioScience* 35(10):634-639.

- Casatti L., Mendes H.F. & Ferreira K.M. 2003. Aquatic macrophytes as feeding site for small fishes in the Rosana reservoir, Paranaema river, South Eastern Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 63(2):213-222.
- Clarke A., & Johnston N.M. 1999. Scaling of metabolic rate with body mass and temperature in teleost fish. *Journal of Animal Ecology* 68(5):893-905.
- Clements K.D., Raubenheimer D. & Choat J.H. 2009. Nutritional ecology of marine herbivorous fishes: ten years on. *Functional Ecology* 23(1):79-92.
- Croder L.B. 1980. Ecological convergence of community structure: a neutral model analysis. *Ecology* 61(1):194-198.
- Cronin G., Paul V.J., Hay M.E. & Fenical W. 1997. Are tropical herbivores more resistant than temperate herbivores to seaweed chemical defenses? diterpenoid metabolites from & light as feeding deterrents for tropical versus temperate fishes and urchins. *Journal of Chemical Ecology* 23(2):289-302.
- Choat J.H. 1991. The biology of herbivorous fishes on coral reefs. In: Sale PF, editor. *The ecology of fishes on coral reefs*. San Diego: Academic Press. p 120-155.
- Danger M, G. Lacroix, S. Ka, E. H. Ndour, D. Corbin & Lazzaro X. 2009. Food-web structure and functioning of temperate and tropical lakes: a stoichiometric viewpoint. *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology*, 45: 11–21
- Day R., German D., Manjakasy J., Farr I., Hansen M. & Tibbetts I. 2011. Enzymatic digestion in stomachless fishes: how a simple gut accommodates both herbivory and carnivory. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology*:1-11.
- Dias T.S. 2007. Estudo da dieta de oito espécies da subfamília Cheirodontinae (Characiformes: Characidae) em diferentes sistemas lacustres nos estados do Rio Grande do Norte e Rio Grande do Sul Rio Grande do Sul, Brasil.: Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Instituto de Biociências. .
- Dobzhansky T. 1950. Evolution in the tropics. *American Scientist* 38: 209-221.
- Dominguez E. & Fernández H.R. 2009. *Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos*. Tucumán, Argentina: Fundación Miguel Lillo. 654 p.
- Ferreira C.E.L, Floeter S.R., Gasparini J.L., Ferreira B.P. & Joyeux J.C. 2004. Trophic structure patterns of Brazilian reef fishes: a latitudinal comparison. *Journal of Biogeography* 31(7):1093-1106.
- Fischer A.G. 1960. Latitudinal variations in organic diversity. *Evolution* 14:64-81.

- Flecker A.S. 1992. Fish trophic guilds and the structure of a tropical stream: weak direct vs. strong indirect effects. *Ecology* 73(3):927-940.
- Flecker A.S. 1996. Ecosystem engineering by a dominant detritivore in a diverse tropical stream. *Ecology* 77:1845-1854.
- Flecker A.S. & Townsend, C. R. 1994. Community-wide consequences of trout introduction in New Zealand streams. *Ecological Applications* 4:798-807.
- Flecker A.S., Taylor B.W., Bernhardt E.S., Hood J.M., Cornwell W.K., Cassatt S.R., Vanni M.J., & Altman N.S. 2002. Interactions between herbivorous fishes and limiting nutrients in a tropical stream ecosystem. *Ecology* 83(7):1831-1844.
- Floeter S., Behrens M., Ferreira C., Paddock M., & Horn M. 2005. Geographical gradients of marine herbivorous fishes: patterns and processes. *Marine Biology* 147(6):1435-1447.
- Floeter S.R., Ferreira C.E.L., Dominici-Arosemena A. & Zalmon I.R. 2004. Latitudinal gradients in Atlantic reef fish communities: trophic structure and spatial use patterns. *Journal of Fish Biology* 64 (6):1680-1699.
- Freestone A., Osman R., Ruiz G., & Torchin M. 2011. Stronger predation in tropics shapes species richness patterns in marine communities. *Ecology* 92(4): 983-993.
- Gaines S.D. & Lubchenco J. 1982. A unified approach to marine plantherbivore interactions II. Biogeography. *Annual Review of Ecology and Systematics* 13:111-138.
- Gelós M., Teixeira-de Mello F., Goyenola G., Iglesias C., Fosalba C., García-Rodríguez F., Pacheco J.P., García S. & Meerhoff M. 2010. Seasonal and diel changes in fish activity and potential cascading effects in subtropical shallow lakes with different water transparency. *Hydrobiologia* 646(1):173-185.
- Hammer Ø. & Harper D.A.T. 2006. *Paleontological Data Analysis*. Blackwell
- Harmelin-Vivien M.L. 2002. Energetics and fish diversity on coral reefs. En: Sale PF, editor. *Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem* 1ed. San Diego: Academic Press. p 265-274.
- Hillebrand H. 2004. On the generality of the latitudinal diversity gradient. *The American Naturalist* 163(2):192-211.
- Horn M.H. 1989. Biology of marine herbivorous fishes. *Oceanography and Marine Biology Annual Review* 27:167-272.
- Horn M.H., & Ojeda FP. 1999. Herbivory. En: Horn MH, Martin K.J.M. & Chotokowski M.A., editores. *Intertidal Fishes: life in two worlds*. San Diego: Academic Press. p 197-222.

- Hurin A.D. 1998. Ecosystem-level evidence for top-down and bottom-up control of production in a grassland stream system. *Oecologia* 115:173-183.
- InfoStat 2004. InfoStat versión 2004. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Ibañez C., Belliard J., Hughes R.M, Irz P., Khamdem-Tohan A., Lamouroux N., Tedesco P.A. & Oberdorff T. 2009. Convergence of temperate and tropical fish assemblages. *Ecography* 32(4):658-670.
- Iglesias C., Meerhoff, M., Johanson L.S., Vianna M., Mazzeo N., Pacheco J.P., Teixeira de Mello F., Goyenola G., González-Bergonzoni I., & Jeppesen E. en preparación. Are food webs more truncated in subtropical shallow lakes? Implications of fish omnivory in the top of the chain.
- Jimenez-Valverde A. & Hortal J. 2003. Las curvas de acumulación de especies y la necesidad de evaluar la calidad de los inventarios biológicos. *Revista Ibérica de Aracnología* 8 (3): 151 - 161.
- Jeppesen E, Meerhoff M, Holmgren K, González-Bergonzoni I, Teixeira-de Mello F, Declerck S, De Meester L, Søndergaard M, Lauridsen T, Bjerring R et al. 2010. Impacts of climate warming on lake fish community structure and potential effects on ecosystem function. *Hydrobiologia* 646 (1):73-90.
- Jepsen D.B, & Winemiller K.O. 2002. Structure of tropical river food webs revealed by stable isotope ratios. *Oikos* 96(1):46-55.
- Katano O., Nakimura T., & Abe S. 2008. Indirect effects of the algivorous fish *Plecoglossus altivelis altivelis* on the growth of two insectivorous benthic fish. *Freshwater Biology* 53(7):1345 - 1358.
- Killen S.S., Atkinson D. & Glazier D.S. 2010. The intraspecific scaling of metabolic rate with body mass in fishes depends on lifestyle and temperature. *Ecology Letters* 13(2):184-193.
- Kottek M., Grieser J., Beck C., Rudolf B., & Rubel F. 2006. World Map of the Köppen-Geiger climate classification updated. *Meteorologische Zeitschrift* 15:259-263.
- Lazzaro X. 1987. A review of planktivorous fishes: their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts. *Hydrobiologia* 146(2):97-167.
- Lazzaro X. 1997. Do the trophic cascade hypothesis and classical biomanipulation approaches apply to tropical lakes and reservoirs? *Verhhandlungen International Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 267:19-730.

- Lowe-McConnell R.H. 1975. Fish community in tropical freshwaters: their distribution, ecology and evolution. London, England.: Longman.
- Masdeu M. en preparación. Estructura trófica de las comunidades de peces de arroyos subtropicales (Uruguay) y templados (Dinamarca): implicancias de la dieta, el tamaño corporal y la temperatura ambiente. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas, PEDECIBA, Uruguay.
- McNab B.K. 2002. The physiological ecology of vertebrates. A view from energetics. New York: Cornell University Press.
- Mead G.W. 1970. A history of South Pacific fishes. En: Wooster WS, editor. Scientific explorations of the South Pacific National Academy of Sciences. Washington. p 236-251.
- Meekan M.G., & Choat J.H. 1997. Latitudinal variation in abundance of herbivorous fishes: a comparison of temperate and tropical reefs. *Marine Biology* 128(3):373-383.
- Meerhoff M., Clemente J.M., Teixeira de Mello F., Iglesias C., Pedersen A.R., & Jeppesen E. 2007. Can warm climate-related structure of littoral predator assemblies weaken clear water state in shallow lakes? *Global Change Biology* 13:1888-1897.
- Menge B.A. & Lubchenco J. 1981. Community organization in temperate and tropical rocky intertidal habitats: prey refuges in relation to consumer pressure gradients. *Ecological Monographs* 51:429-450.
- Meschiatti A.J., Arcifa M.S. & Verani N.F. 2000. Fish communities associated with macrophytes in Brazilian floodplain lakes. *Environmental Biology of Fishes* 58:133-143.
- Mittelbach G.G, Schemske D.W., Cornell H.V., Allen A.P., Brown J.M., Bush M.B., Harrison S.P., Hurlbert A.H., Knowlton N., Lessios H.A. et al. 2007. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters* 10(4):315-331.
- Naya D.E., Bozinovic F. & Karasov W.H. 2008. Latitudinal trends in digestive flexibility: testing the climatic variability hypothesis with data on the intestinal length of Rodents. *The American Naturalist* 172: 122-134.
- Neiff J.J., Poi de Neiff A. & Canón Verón M.B. 2009. The role of vegetated areas on fish assemblage of the Paraná River floodplain: effects of different hydrological conditions. *Neotropical Ichthyology* 7(1):39-48.

- Pedersen M.L. & Baattrup-Pedersen A. 2005. Økologisk overvågning i vandløb og på vandløbsnære arealer under NOVANA 2004-2009. En: NERI, editor. Silkeborg, Danmark: National Environmental Research Institute. p 140.
- Pelicice F., Thomaz S.M., & Agostinho A.A. 2008. Simple relationships to predict attributes of fish assemblages in patches of submerged macrophytes. *Neotropical Ichthyology* 6(4):543- 550.
- Polis G.A., Anderson W.B. & Holt R.D. 1997. Toward an integration of landscape and food web ecology: the dynamics of spatially subsidized food webs. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28: 289-316.
- Power M.E. 1990. Effects of fish in river food webs. *Science* 250(4982):811-814.
- Power M.E., Matthews W.J. & Stewart A.J. 1985. Grazing minnows, piscivorous Bass, and stream algae: dynamics of a strong interaction. *Ecology* 66(5):1448-1456.
- Pringle C.M. & Hamazaki T. 1998. The role of omnivory in a neotropical stream: separating diurnal and nocturnal effects. *Ecology* 79(1):269-280.
- Ramírez A. & Pringle C.M. 1998. Structure and production of a benthic insect assemblage in a neotropical stream. *Journal of the North American Benthological Society* 17:443-463.
- Rezende E.L., Bozinovic F. & Garland T.J. 2004. Climatic adaptation and the evolution of basal and maximum rates of metabolism in Rodents. *Evolution* 58: 1361-1374.
- Roberts T.R. 1972. Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. *Bulletin of The Museum of Comparative Zoology* 143:117-147.
- Roy K. & Goldberg E.E. 2007. Origination, extinction, and dispersal: integrative models for understanding present-day diversity gradients. *The American Naturalist* 170(2):71-85.
- Sabater S., Donato J.C., Giorgi A. & Elosegui A. 2009. El río como ecosistema. En: Elosegui A., Sabater S. & Cortés I., editores. *Conceptos y técnicas en ecología fluvial*. España: Fundación BBVA.
- Sabo J.L., Finlay J.C. & Post D.M. 2009. Food chains in freshwaters. *Annals of the New York Academy of Sciences* 1162(1):187-220.
- Salas M. & Dudgeon D. 2003. Life histories, production dynamics and resource utilization of mayflies (Ephemeroptera) in two tropical Asian forest streams. *Freshwater Biology* 48:485-499.
- Sazima I. 1983. Scale-eating in characoids and other fishes. *Environmental Biology of Fishes* 9(2):87-101.

- Schemske D.W., Mittelbach G.G., Cornell H.V., Sobel J.M. & Roy K. 2009. Is there a latitudinal gradient in the importance of biotic interactions? *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 40:245-269.
- Schindler D.E. & Scheuerell M.D. 2002. Habitat coupling in lake ecosystems. *Oikos* 98(2):177-189.
- Sokal R.R. & Rohlf F.J. 1981. *The principles and practice of statistics in biological research*. New York: Freeman. 859 p.
- Teixeira-de Mello F., Meerhoff M., Pekcan-Hekim Z. & Jeppesen E. 2009. Substantial differences in littoral fish community structure and dynamics in subtropical and temperate shallow lakes. *Freshwater Biology* 54(6):1202-1215.
- Teixeira de Mello F., Martinez G., & González-Bergonzoni I. 2011. Rapid shift of the fish assemblage under contrasting light intensity scenarios in sandy beaches of Uruguay River (Río Negro, Uruguay). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 19: 20-24.
- Winemiller K.O. 1990. Spatial and temporal variation in tropical fish trophic networks. *Ecological Monographs* 60:331-367.
- Winemiller K.O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* 61(4):343-365.
- Winemiller K.O. & Jepsen D.B. 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology* 53:267-296.
- Winemiller K.O., Kelso-Winemiller L.C. & Brenkert A.L. 1995. Ecomorphological diversification and convergence in fluvial cichlid fishes. *Environmental Biology of Fishes* 44(1):235-261.
- Winemiller K.O. & Leslie M.A. 1992. Fish assemblages across a complex, tropical freshwater/marine ecotone. *Environmental Biology of Fishes* 34(1):29-50.
- Winemiller K.O. & Yan Y.H. 1989. Obligate mucus-feeding in a South American Trichomycterid catfish (Pisces: Ostariophysi). *Copeia* 1989(2):511-514.
- Wootton T.J. & Oemke M.P. 1992. Latitudinal differences in fish community trophic structure, and the role of fish herbivory in a Costa Rican Stream. *Environmental biology of fishes* 35(3):311-319.
- Yang G.Y. & Dudgeon D. 2009. Seasonal and inter-stream variations in the population dynamics, growth and secondary production of an algivorous fish

(Pseudogastromyzon myersi: Balitoridae) in monsoonal Hong Kong. *Freshwater Biology* 54(9):1960-1976.

Zar J.H. 1984. *Biostatistical analysis*. 2d ed. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, N.J.

Zuur A.F., Ieno E.N. & Elphick C.S. 2009. A protocol for data exploration to avoid common statistical problems. *Methods in Ecology and Evolution* 1: 1-12.