

UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensuras



Tesis para la obtención del Grado Académico
de Doctor en Ciencias Biológicas
- 2018 -

Influencia de variaciones hidrológicas e hidráulicas
sobre la ictiofauna de ambientes lóticos y lénticos
en la planicie aluvial del río Paraná

Abrial Elie

Director: Ing. Mario Luis Amsler

Sub-director: Dr. Luis Alberto Espínola

Lugar de realización: Laboratorio de Hidroecología, Instituto Nacional de
Limnología (INALI-UNL-CONICET)



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL NORDESTE
Facultad de Ciencias Exactas, Naturales y Agrimensuras

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

- 2017 -

Influencia de variaciones hidrológicas e hidráulicas
sobre la ictiofauna de ambientes lóticos y lénticos
en la planicie aluvial del río Paraná

Abrial Elie

Director: Ing. Mario Luis Amsler

Sub-director: Dr. Luis Alberto Espínola

Lugar de realización: Laboratorio de Hidroecología, Instituto Nacional de
Limnología (INALI-UNL-CONICET)

ÍNDICE

Agradecimientos / Remerciements

Publicaciones

Resumen

Abstract

Capítulo 1 - Introducción

1. CONCEPTOS TEÓRICOS EN ECOSISTEMAS FLUVIALES	3
1.1. Continuidad en ríos.....	3
1.2. Conectividad lateral.....	5
1.3. Producción autóctona.....	7
1.4. Propuestas de síntesis de conceptos.....	7
2. MARCO CONCEPTUAL DE LA TESIS	9
2.1. Integración de conceptos.....	9
2.2. La ecología para abordar la ecología fluvial	11
2.3. Escala del estudio: el marco teórico	11
3. PROBLEMÁTICA DE LA TESIS	13
3.1. Hipótesis:	13
3.2. Objetivos.....	14

Capítulo 2 - Antecedentes, fundamentos

1. LA FAUNA ÍCTICA EN RÍOS DE PLANICIE	17
1.1. Las planicies de inundación: <i>humedales fluviales esenciales para la ictiofauna</i>	17
1.2. Historias de vida de los peces	19
1.3. Condiciones para el reclutamiento	23
1.4. Una diversidad íctica dinámica	26
2. ECOLOGÍA ÍCTICA EN EL RÍO PARANÁ	28
2.1. El Paraná Medio en el contexto de su cuenca	28
2.2. Investigaciones pioneras	32
2.3. Enfoque sobre las especies comerciales	35
2.4. Investigaciones recientes, una visión más integradora	38
3. FUNDAMENTACIÓN DE LOS OBJETIVOS DE LA TESIS	41
3.1. Tema 1: ecología reproductiva y reclutamiento	41
3.2. Tema 2: dinámica de estructuración íctica.....	42
3.3. Tema 3: uso del hábitat en ambientes lóticos.....	42

Capítulo 3 - Área de estudio y metodología

1. MARCO GENERAL FÍSICO Y BIOLÓGICO	45
1.1. Geomorfología y vegetación	45
1.2. La fauna íctica	47
2. ÁREA DE ESTUDIO	49
2.1. Sitios de muestreo	49
2.2. Procedimiento de muestreo	51
3. METODOLOGÍA DE ANÁLISIS	56
3.1. Variables ambientales y principales cambios espaciotemporales de los ensambles ícticos	56
3.2. Tema 1: ecología reproductiva y reclutamiento	62
3.3. Tema 2: dinámica de la estructuración íctica de planicie	66
3.4. Tema 3: uso del hábitat en ambientes lóticos	68

Capítulo 4 - Resultados

1. INTRODUCCIÓN A LA DIVERSIDAD ÍCTICA, CONDICIONES AMBIENTALES Y SUS PRINCIPALES FLUCTUACIONES	73
1.1. Diversidad íctica de la zona de estudio	73
1.2. Fluctuaciones de la temperatura y del nivel del agua	74
1.3. La fauna íctica y su relación con las variaciones ambientales - Perspectiva general	75
1.4. Síntesis de los resultados	76
2. VARIACIONES ANUALES - ESCENARIOS HIDROCLIMÁTICOS Y RECLUTAMIENTO EN LA PLANICIE	77
2.1. Escenarios hidroclimáticos anuales	77
2.2. Variación anual de los ensambles de peces en ambientes lénticos/lóticos	79
2.3. Historias de vida de las especies más abundantes	80
2.4. Abundancia de juveniles en el período de estudio	83
2.5. Síntesis de los resultados	87
3. VARIACIONES DE LOS ENSAMBLES ÍCTICOS EN AMBIENTES LÓTICOS/LÉNTICOS - CONECTIVIDAD Y ESTACIONALIDAD	88
3.1. Grados de conectividad hidrológica en la planicie de inundación	88
3.2. Variación de la composición fisicoquímica del agua	91
3.3. Variaciones en la estructura íctica en ambientes lénticos/lóticos	93
3.4. Respuestas de la fauna íctica a la variación de la conectividad hidrológica	95
3.5. Síntesis de los resultados	98
4. VARIACIONES ESPACIALES EN AMBIENTES LÓTICOS	99
4.1. Rasgos morfológicos e hidráulicos generales en el arroyo Catarata	99
4.2. Caracterización hidromorfológica de cada sitio de muestreo	100
4.3. Distribución temporal de los ensambles ícticos en ambientes lóticos diferenciados	104
4.4. Especies indicadoras en ambientes lóticos	105

4.5. Síntesis de los resultados	107
---------------------------------------	-----

Capítulo 5 - Discusión

1. INTRODUCCIÓN - EL ESTUDIO DE LA FAUNA ÍCTICA A DIVERSAS ESCALAS ESPACIO-TEMPORALES	111
2. VARIACIONES INTERANUALES - RÉGIMEN DE INUNDACIÓN Y PATRONES REPRODUCTIVOS	112
2.1. Variabilidad del régimen hidrológico.....	112
2.2. Patrones de reclutamiento en la planicie de inundación	115
2.3. Relación "estrategias reproductivas/variabilidad hidroclimática".....	118
3. VARIACIONES INTRA-ANUALES - CONECTIVIDAD Y USO DEL HÁBITAT EN LA PLANICIE	120
3.1. Ensamblés de peces en ambientes lóticos y lénticos	120
3.2. Estados hidrométricos de importancia ecológica	121
3.3. Niveles hidrométricos bajos en un contexto histórico	123
3.4. Variaciones dentro de los ambientes lóticos	125

Capítulo 6 - Conclusiones

1. SÍNTESIS DE LAS VARIACIONES OBSERVADAS EN LOS ENSAMBLES ÍCTICOS	129
2. APORTES DE LA TESIS Y APLICABILIDAD	130
Bibliografía	133
Anexos	147

AGRADECIMIENTOS / REMERCIEMENTS

Force est de constater que l'avenir est un grand farceur... Parce qu'au-delà de toute attente, ce clown du destin prend tout au mot. Les extravagantes rêveries d'une jeunesse insouciante et peut-être un peu irréfléchies (qui sait ?), n'étaient que désirs d'utopie et certainement pas une fin en soi. Alors pourquoi, d'un coup de valise pleine de piranhas, m'envoya-t-il barboter dans les eaux troubles de l'Argentine ? Allez donc savoir ?!

"Alors dis-moi, cher farceur du destin, devrais-je commencer par te remercier ?" L'éternel doute, l'éternel va-et-vient entre deux rives, pleine d'émotion et de nostalgie, la montagne et la plaine alluviale, les moustiques et les grandes gelées, ce sont deux mondes et trois vies. Anambé, Milva... C'est une famille et 1000 raisons d'être surpris par l'extraordinaire tournure de la vie, et 1000 personnes qui font que la vie tourne autrement. Alors... Qui remercier en premier ?? En voilà une question ! Maman, Papa, Mémé, Johane, Maëva, Pierre-Luc, les tençoux, le mézenc, les gaulois, etc.

Et finalement, le farceur a fait que je rencontre le Paraná, et ce fût le début de cette histoire... Alors merci quand même !

...esto fue el comienzo de esta historia. Y le agradezco a él, el río Paraná, porque, al fin y al cabo, si estamos acá, se debe únicamente a este gran señor, él que dispara por todos lados sus aguas turbias! Así, de mis directores Mario y Luis a la muchachada del laboratorio, del Instituto de Limnología al mismo CONICET, somos todos 'hinchas' del Gran Río.

Este río, *fuelle de vida* por excelencia, desde siempre ha sido el actor central en el desarrollo de su entorno, o sea como el proveedor del recurso alimenticio y como un inspirador cultural. Impulsa las formas de vida del hombre y de la biota en general, modula el paisaje, estimula adaptaciones y evoluciones, maneja costumbres y preocupaciones, y trae el agua... Hoy en día, si bien el hombre moderno tiende a alejarse de esta *dependencia primitiva*, no ha cambiado del todo. En cualquier punto del globo, quedamos rodeando este sistema fascinante y seguimos observándolo con nuestro ojo inquisidor, para descubrir las llaves de su complejidad. Unos lo hacen para contenerlo mejor, o aprovecharse imprudentemente de sus fuerzas vitales; otros para preservarlo mejor, o permitirle su espacio de libertad.

Es entonces con un inmenso placer que agradezco a todas las personas que obran para el bienestar del río Paraná, y con cariño a los que intervinieron de cerca o de lejos en esta travesía.

Que siga su camino, libremente y feliz...

PUBLICACIONES

Revistas internacionales:

- Abrial E, Espínola LA, Rabuffetti AP, Amsler ML, Wantzen KM. 2017. Interannual flow variability in a large floodplain: a challenge for fish reproduction. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, (enviado).
- Rabuffetti AP, Abrial E, Espínola LA, Amsler ML, Eberle EG, Blettler MCM, Paira AR. 2017. Influence of hydrology on the fish body condition in a large subtropical floodplain. *Neotropical Ichthyology*, 15: e160049.
- Blettler MCM, Amsler ML, Eberle EG, Szupiany R, Latosinski FG, Abrial E, Oberholster PJ, Espínola LA, Paira AR, Poza A, Capítulo AR. 2016. Linking hydromorphology with invertebrate ecology in diverse morphological units of a large river-floodplain system. *Water Resources Research*, 52: 9495-9510.
- Rabuffetti AP, Górski K, Espínola LA, Abrial E, Amsler ML, Paira AR. 2016. Long-term hydrologic variability in a large subtropical floodplain river: effects on commercial fisheries. *River Research and Application*, 33: 353-363.
- Espínola LA, Rabuffetti AP, Abrial E, Amsler M, Blettler MCA, Paira AR, Simões NR, Santos LN (2016). Response of fish assemblage structure to changing flood/flow pulses in a large sub-tropical river. *Marine and Freshwater research*, <http://dx.doi.org/10.1071/MF15141>.
- Abrial E, Rabuffetti AP, Espínola LA, Amsler ML, Blettler MCM, Paira AR. 2014. Influence of hydrological changes on the fish community in two lotic environments of the Middle Paraná Floodplain, Argentina. *Aquatic Ecology*, 48: 337-349.

Informe técnico:

- Volpedo A, Rabuffetti AP, Llorente C, Wunderlin D, Colautti D, Abrial E, Avigliano E, Rueda EC, Vargas F, Mastrantonio G, Muñoz M, Sanzano P, Ondarza PM, Carriquiriborde P, De Simone S. 2017. Evaluación de riesgos toxicológicos en población humana, por consumo de sábalo. Informe técnico de la red de seguridad alimentaria (RSA-GIAH Peces), 59p.

RESUMEN

La planicie de inundación del río Paraná en Argentina rivaliza dentro de las más grandes del mundo. El régimen de inundación y las temperaturas son generalmente consideradas como variables claves, gobernando los procesos ecológicos a través de diversas escalas espaciales y temporales. De forma general, la variación del nivel del agua, conectando y desconectando numerosas vías de acceso hacia nuevos hábitats, interviene en las estrategias alimenticias, reproductivas y en la búsqueda de refugio de los organismos acuáticos. Los peces, siendo organismos ectotermos, ven su actividad estrechamente relacionada a los cambios de temperatura. Estas dos variables claves generan cambios en la composición de la vegetación, la calidad fisicoquímica del agua, modifican la distribución espacial y las características morfológicas de los cuerpos de agua, etc. Los fenómenos determinísticos, tal como las interacciones bióticas inter e intra-específicas, responden también a las fluctuaciones del ambiente, siendo más o menos importantes según las características y condiciones propias del ecosistema.

Dentro de este contexto, cabe resaltar dos cuestiones importantes. Por un lado, es notable el grado de interacción entre los factores generadores de cambios en la estructuración de los organismos acuáticos de planicies de inundación. La interpretación de las variaciones dentro del ecosistema depende entonces de una consideración de las interacciones inter-factoriales. Por otro lado, dependiendo de la escala de trabajo, la percepción de los procesos que ocurren en un río es diferente. La capacidad de inferencia del investigador depende entonces en gran medida de cómo las escalas de muestreo y análisis se ajustan a la dimensión espacial real del fenómeno ecológico estudiado.

El presente estudio se focaliza en definir los principales factores ambientales que podrían explicar las diferencias espaciales y temporales de los ensambles de peces en la planicie de inundación del Paraná Medio. Se consideraron distintas escalas de estudio, partiendo de un enfoque a mayor escala espacio-temporal con el fin de considerar los aspectos ecológicos que responden a esta misma, y luego se redujeron las escalas de análisis para definir cambios ecológicos más específicos que no se observarían necesariamente a una escala más grande.

Se consideraron las variaciones interanuales durante siete años, considerando como escala espacial mayor el sector de la planicie de inundación del Paraná Medio a partir de seis ambientes muestreados en dicha zona. El primer enfoque, considerando las variaciones interanuales de la fauna íctica del sector de estudio, llevó al resultado que la diversidad de historias de vida de los peces responde principalmente a las fluctuaciones térmicas e hidrológicas, o *fluctuaciones hidroclimáticas*. Estas fluctuaciones afectan el reclutamiento de las especies de maneras distintas, de acuerdo con las estrategias reproductivas adoptadas. Se observó que las condiciones hidroclimáticas del Paraná Medio pueden considerarse según tres principales escenarios que conducen a las especies a adoptar cuatro principales tipos de estrategia reproductiva: (i) once especies (Siluriformes y Characiformes) de estrategia periódica típica, mostraron una relación de dependencia con las grandes inundaciones de primavera-verano. Cuando ocurrieron tales condiciones, los juveniles predominaron considerablemente sobre los juveniles de las demás especies; (ii) tres carácidos (genero *Astyanax*), a los cuales se les acreditó una estrategia de tipo periódica-oportunista, se relacionaron a inundaciones ocurridas en verano, otoño e incluso invierno; (iii) nueve especies con estrategia compartida entre periódica y equilibrada (familias Auchenipteridae y

Serrasalminidae) fueron favorecidas por las inundaciones de primavera-verano, sin revelar relación con la intensidad y duración de los mencionados eventos; y (iv) cuatro especies de estrategia equilibrada (familias Loricariidae y Erythrinidae) revelaron tener una dependencia menor con las inundaciones y sus respectivos reclutamientos en la planicie de inundación fueron más estables año tras año.

Estos resultados brindan una primera visión abarcadora acerca de las historias de vida de los peces del tramo medio del río Paraná. Los diferentes grados de comportamiento relacionados al tipo periódico (periódico típico, periódico-equilibrado, periódico-oportunista) reflejan el carácter poco común del régimen de inundación del río Paraná en su tramo medio, y evidencian la importancia de analizar las variaciones tanto hidrológicas como de las temperaturas en los estudios relacionados con estos tópicos.

Cabe resaltar dos cuestiones en relación con el papel clave de las inundaciones para la conservación de la diversidad íctica del Paraná Medio. La primera se refiere al desfase frecuente de las inundaciones respecto del período de mayores temperaturas, y su influencia sobre el éxito reproductivo de la fauna íctica. Las inundaciones de otoño e invierno resultaron muy poco exitosas para la reproducción de la fauna íctica en general. Surge entonces la pregunta: hasta qué punto las inundaciones pueden atrasarse en el verano y otoño, sin por ello afectar significativamente el éxito reproductivo de las especies? Otra interrogante nació de la diferencia significativa de abundancia de juveniles entre las dos grandes inundaciones de verano con características aparentemente similares. Este resultado deja dubitativo en cuanto al hecho de focalizar exclusivamente en el momento de ocurrencia, la intensidad y duración de las crecidas cuando se analizan los patrones de reclutamiento. Aparentemente, otros factores, como por ejemplo las pendientes de las ramas de crecidas, podrían ser determinantes para resolver tales cuestiones en el Paraná Medio.

Considerando procesos ecológicos en una escala de estudio intra-anual, la interpretación de la interacción de varios factores ambientales fue necesaria para explicar las variaciones espacio-temporales de la estructura de los ensambles ícticos. Se identificaron tres principales factores: la influencia estacional, medida a partir de muestreos de invierno, verano y otoño, fue significativa; la altura del río, influyendo sobre el grado de conectividad en la planicie, tuvo igualmente importancia significativa; y las características ambientales propias de los ambientes lénticos y lóticos actuaron también como factor de estructuración significativo.

El estudio profundizado de la influencia de la conectividad en la zona de estudio reveló informaciones de importancia ecológica. Antes del represamiento del tramo superior del río Paraná, los fenómenos de aislamiento en el Paraná Medio eran frecuentes y descriptos por generar altas mortandades de peces debido a la desecación de las lagunas y al aumento de la depredación. Luego de ese período, el aumento pronunciado de los niveles bajos, debido al manejo de las represas para la optimización de la producción de energía, generó un cambio notable en el ecosistema. En la zona de estudio, los registros de menor conectividad no presentaron importantes desconexiones de los ambientes lénticos. Esto es, la superficie de lagunas conectadas fue siempre mayor a la de los ambientes lóticos de la planicie. Este factor se relacionaría a la ausencia de migraciones laterales hacia los ambientes lóticos en búsqueda de refugios, fenómeno que no se observó dentro del rango de fluctuaciones hidrológicas analizado durante el estudio.

Con foco en un arroyo de la planicie, no se encontraron diferencias significativas en la estructuración espacial de los ensambles ícticos, si bien los ambientes fueron hidráulicamente y morfológicamente diferenciados. Sin embargo, unas tendencias revelaron una relación entre

los peces de pequeño tamaño que se orientan con la vista del orden Characiformes y las márgenes vegetadas de los cauces rectos con lecho regular. Por otro lado, varias especies del orden Siluriformes, de mayor tamaño y con hábitos relacionados al fondo del río, se encontraron con mayor frecuencia en las zonas de pozos de erosión. Estas tendencias dan a suponer la existencia de zonas funcionalmente diferenciadas en los arroyos de la planicie, relacionadas con el uso del hábitat. Sin embargo, la falta de réplicas (cuatro ambientes muestreados) no permitió investigar en profundidad estas tendencias.

Este trabajo aporta una síntesis acerca de las variaciones espacio-temporales de los ensambles de peces de la planicie de inundación del Paraná Medio. Resalta los principales factores ambientales a tomar en cuenta en cada una de las escalas consideradas, y sus implicaciones sobre la ecología íctica. Brinda así una base de conocimiento que puede ser aprovechada como herramienta para apoyar las decisiones respecto de los temas de conservación y uso sostenible de la planicie de inundación del Paraná Medio.

ABSTRACT

The Paraná River floodplain in Argentina runs against the biggest floodplains worldwide. Flood regimen and temperatures are considered as the main drivers of the ecological processes, actuating at various spatial and temporal scales. Water level variations, connecting and disconnecting floodplain habitats, interfere with aquatic organisms by modifying food and shelter availability. Because fish are ectotherms, its activity is strongly related with the temperature changes. These two key variables (hydrology and temperature) generate changes in vegetation composition, physicochemical water quality, modify spatial distribution and morphological characteristics of water bodies, etc. Deterministic processes, e.g. inter and intra-specific biotic interactions, respond to those environmental fluctuations too, and the intensity of those processes might vary according to the characteristics and conditions of each ecosystem.

In this context, two questions are specially relevant. On one hand, the interaction between factors that produce changes in aquatic organism structures is considerable. Thus, the interpretation of the variations within the ecosystem depends on the consideration of the inter-factorial interactions. However, according to the studied scale, the perception of the ecological processes differs. The capacity of inference of the researcher mostly depends on how sampling and analysis scales are adjusted with the real spatial dimension of the ecological phenomenon.

This study focuses on the main environmental factors and their possible influence on the spatiotemporal differences of the fish assemblages of the Middle Paraná floodplain. We considered distinct scales of study, from an analysis at a major spatiotemporal scale in order to consider the ecological aspects responding to that one, and then we reduced the scale of analysis to define ecological changes with more detail.

Interannual fish variations were considered during seven years, considering a sector of the Middle Paraná floodplain from six environments with different characteristics. The results showed that the diversity of fish life histories mainly responds to the hydrological and temperature fluctuations, or *hydrological fluctuations*. Those fluctuations affect fish recruitment from different ways, according to the adopted reproductive strategy. We observed that the Middle Paraná hydroclimatic conditions could be considered from three main scenarios that conduce the species to adopt four main reproductive strategies: (i) eleven species (Characiformes and Siluriformes) of typical periodic strategy, showed a relation of dependency with the big spring-summer inundations. When such conditions occur, juveniles considerably predominate in the plain; (ii) three characids (*Astyanax* genus), considered as periodic-opportunistic strategists, were related with inundations of summer, autumn and including winter; (iii) nine species with reproductive traits mostly shared between periodic and equilibrium species (families Auchenipteridae and Serrasalminidae) were favored by spring-summer floods, without relation with the intensity and duration of the mentioned events; and (iv) four species of equilibrium strategy (Loricariidae and Erythrinidae) revealed a lower dependence on floods, and its recruitment in the floodplain was more stable from year to year.

Those results bring about a first overview on fish life history of the Middle Paraná River. The different compartments related to the periodic strategy (typical periodic, periodic-equilibrium, periodic-opportunistic) reflect the uncommon character of the flood regimen of

the Middle Paraná River, and evidence the relevance of the analysis of the hydrology and temperatures in studies related to those topics.

Two questions in relation with the key role of the inundations for the conservation of the Middle Paraná fish diversity should be considered in a deeper way. The first refers to the frequent flood delay, out of phase with high temperatures, and its influence on fish reproductive success. Autumn and winter floods were not successful for fish reproduction in general. Another question emerges from the significant differences of young-of-the-year abundance between the two big summer floods with apparently similar characteristics. This result showed that the exclusive consideration the timing, the intensity and duration of floods might not be enough to explain all factors that influence fish recruitment patterns in floodplains. Apparently, flood attributes such as the slope of the rising and falling limbs might be determinant to resolve such a question in the Middle Paraná River.

Considering the ecological processes at an intra-annual scale, we needed to interpret the interaction of several environmental factors to explain the spatiotemporal variations of the fish assemblage structure. We identified three main factors: the seasonal influence, measured from winter, summer and autumn sampling, was significant; the water level, influencing the floodplain connectivity, produced significant fish variations too; and the environmental characteristics proper to the lentic and lotic environments played a significant role on fish structure too.

The analysis of connectivity within the studied area revealed significant ecological information. Before the damming process of the Upper Paraná River, isolation phenomena were frequent in the Middle Paraná floodplain, and described as the main factor of high fish mortalities due to the floodplain lake drying up and the increment of depredation by birds and predator fish. After damming, the significant increment of the lowest water levels, due to the system of hydroelectric production releasing continuously the water, including during low water periods, produced significant changes in the ecosystem. In the studied area, the registered period of lower connectivity did not show major disconnections of the lentic environments. The area of floodplain lakes was always higher than the lotic one. This factor might be related with the absence of fish lateral migrations from lentic to lotic environments during the lowest connectivity period.

Focusing in a floodplain secondary channel, with environments hydraulically and morphologically differentiated, we did not find significant spatial differences in fish assemblage structure. However, some tendencies revealed a relation between small visually oriented fishes (order Characiformes) with banks with high macrophyte cover, and larger species (order Siluriformes) with habits related to the river bottom were more frequent in scour holes areas. Those tendencies might refer to the existence of differentiated functional zones in the floodplain secondary channels.

This study brings a synthesis of the spatiotemporal variations of fish assemblages within the Middle Paraná floodplain. It highlights the principal environmental factors at different scales of study, and their implication on fish ecology, a useful tool for politics of conservation of the Middle Paraná floodplain.

Capítulo 1

Introducción

1. CONCEPTOS TEÓRICOS EN ECOSISTEMAS FLUVIALES

Comprender, describir y/o tratar de explicar la compleja armonía que rige la naturaleza en general y los ecosistemas fluviales en particular no es tarea simple. El sentido lógico que se impone generalmente en la mente del investigador reside en simplificar y transmitir, desde un punto de vista objetivo y entrenado, lo más significativo y abarcador de este complejo ecosistema dinámico. En este sentido, los ecólogos fluviales propusieron diferentes conceptos y teorías/paradigmas para explicar con el mayor grado de realismo los procesos ecológicos que suceden en los ríos.

Dentro de este contexto, se podría considerar el fin del siglo XIX como el inicio de las clasificaciones de los ríos (Borne 1877 en Alemania y Nowicki 1889 en Polonia, citado en Backiel 1964). Fue a partir de ese momento que el río empezó a considerarse como secciones longitudinales diferenciadas según sus características abióticas (ej. pendiente, profundidad, ancho, velocidad de la corriente, temperatura, oxígeno disuelto) y bióticas (esencialmente la fauna íctica), lo que llevó poco a poco al concepto de zonación de los ríos. Este concepto se generalizó a mediados del siglo XX (e.g. Huet 1959 para los ríos del noroeste europeo, Trautman 1942 y Gerking 1945 en Estados Unidos, Hillies 1964 en Perú), dando inicio también a las primeras objeciones (e.g. Sommani 1953, Maitland 1966) que dirigieron la ecología fluvial hacia nuevas perspectivas.

Estas perspectivas condujeron, año tras año, a una visión científica gradualmente más completa y compleja del ecosistema fluvial. El conocimiento que tenemos del río, hoy en día, es sin duda el reflejo del esfuerzo de una investigación continua y significativa que se fue desarrollando desde la mitad del siglo pasado. Así, a los fines de introducir esta tesis, se considera relevante retomar los principales aportes teóricos de este periodo, y dedicar una consideración especial a los conceptos que se relacionan más estrechamente con la problemática abordada.

Siguiendo este punto de vista, se presentan a continuación los principales paradigmas que marcaron la ecología fluvial, presentándolos según tres aspectos: *la continuidad, los intercambios laterales y la producción autóctona en los ríos*. Luego, se dan a conocer las principales consideraciones del autor para focalizar la temática de la tesis dentro del marco teórico de la ecología fluvial, resaltando conceptos tenidos en cuenta en la elaboración del contexto metodológico respectivo.

1.1. Continuidad en ríos

A partir de los 60', se acentuaron las investigaciones relacionadas a la producción biótica, el transporte de nutrientes y el balance energético en tramos de río (Vannote 1963, Cummins 1973) lo que dio lugar a la formulación del concepto de la espiral de nutrientes (Wallace et al. 1977, Newbold et al. 1981, Elwood et al. 1983).

Este concepto expone que la materia orgánica no fluye río abajo de forma directa pero que se almacena periódicamente dentro de los niveles tróficos (e.g. organismos, detritos), luego se libera generalmente en forma descompuesta, para ser entonces reciclada en nueva producción biológica. Esta combinación de recirculación biológica y de transporte río abajo condujo a la idea de espiral, dándole una dimensión espacial y temporal a la disponibilidad de nutrientes en los ríos.

En este contexto, Vannote y sus colaboradores (1980) enunciaron el concepto de continuo en ríos (RCC, por sus siglas en inglés), que fue el primer intento en predecir las características estructurales y funcionales de las comunidades bióticas a escala de cuenca (Figura 1). Clasificaron las fuentes de energía bajo tres formas: los aportes en materia orgánica de la vegetación ribereña, la producción primaria dentro del río y el transporte de materia orgánica desde aguas arribas. Estos autores postularon que los ríos tienen una estructura longitudinal en donde los cambios hidrológicos y geomorfológicos (e.g. ancho, pendiente, velocidad de la corriente) son predecibles a lo largo de su curso y modulan las condiciones físicas y los flujos de energía en el río. De esa forma, los cambios estructurales y funcionales de las comunidades bióticas se verían conformados por este continuo longitudinal, y entonces podrían ser predichos desde la cabecera del río hasta su desembocadura.

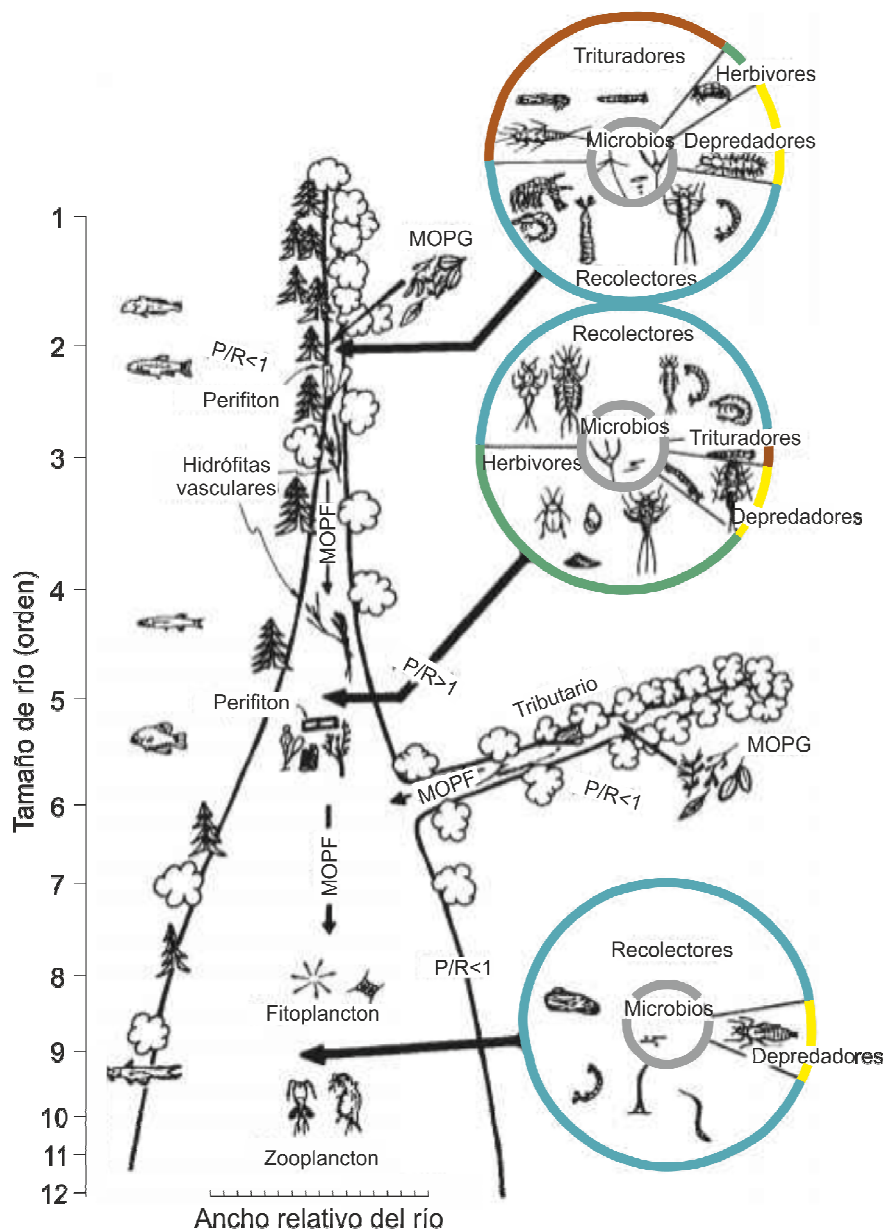


Figura 1. Concepto de Continuo en Río: relaciones entre el tamaño del río y los cambios progresivos en los atributos estructurales de las comunidades lóicas (modificado de Vannote et al. 1980). MOPG = materia orgánica particulada gruesa; MOPF = materia orgánica particulada fina; P/R = relación entre producción y respiración.

Según Miranda y Raborn (2000), este concepto fue muy importante para el desarrollo de la ecología fluvial porque es la primera descripción comprehensiva y explícita del funcionamiento del río desde las primeras objeciones del concepto de zonación, exponiendo predicciones y dando lugar a una nueva clase de problemas acerca de la validación de este paradigma.

El RCC fue particularmente exitoso en ríos templados con cuencas forestadas y relativamente poco modificadas, no obstante algunos ajustes permitieron su aplicación en cuencas de geología y clima diferentes (e.g. Zalewski et al. 1990 en ríos europeos, Wais & Campos 1983 en cuencas Sudamericanas) o en ríos regulados por represas (Ward & Stanford 1983: Concepto de Discontinuidad en Serie). Sin embargo, siendo la estructura longitudinal de los ríos la esencia de este paradigma, las predicciones del RCC se limitan a los cauces principales pero no abarcan las conexiones dinámicas que ocurren en las planicies aluviales, entre cuerpos de agua lóticos y lénticos (e.g. lagunas marginales, brazos muertos, bañados) o fundamentalmente, no consideran con el grado de importancia que merecen los intercambios de carbono y energía, laterales y periódicos, que producen las inundaciones.

1.2. Conectividad lateral

Si bien varios autores habían discutido la elevada diversidad y productividad del sistema con alternancias de fases de sequía e inundación (e.g. Forbes 1887, Junk 1980, Welcomme 1985), fue a fines de los 80' cuando se comprendió cabalmente la importancia de las interacciones río/planicie en distintos sistemas fluviales del mundo (Amoros & Roux 1988 en hábitats acuáticos del río Ródano, Junk et al. 1989 esencialmente en ríos tropicales, Neiff 1990 en el tramo medio del río Paraná). Estos trabajos integraron a la ecología fluvial el concepto de conectividad, que se puede definir de manera holística como *la transferencia de organismos, agua, materia orgánica, nutrientes y energía entre unidades ecológicas adyacentes* (Heiler et al. 1995, Ward et al. 1999).

El Concepto de Pulso de Inundación (FPC, por sus siglas en inglés; Junk et al. 1989) se impuso como una referencia en ecología acuática. Las inundaciones periódicas en las planicies aluviales de grandes ríos, ocasionadas por las crecidas, se consideraron como el factor determinante de la naturaleza y productividad biológica y de las interacciones que existen entre los organismos vivos, entre sí y con su ambiente (Figura 2).

Tales inundaciones dan lugar a zonas de transición entre el medio acuático y terrestre (ATTZ, por sus siglas en inglés), es decir *áreas cubiertas por el agua solamente durante las inundaciones* (Johnson et al. 1995). En caso que las inundaciones se extiendan en el tiempo (desde uno hasta varios meses), como sucede frecuentemente en grandes ríos como el Paraná (Paoli & Cacik 2000), aquellas estimulan el desarrollo de estrategias y adaptaciones en los organismos acuáticos, los cuales utilizarán las ATTZ con mayor eficiencia.

A este proceso hidroecológico, se agrega la noción de *margen dinámica* que acompaña la crecida; es decir que las ATTZ pueden considerarse como un *litoral móvil*. En estas circunstancias, no se produce un estancamiento prolongado del agua y el recambio de materia orgánica y de substancias nutritivas se reemplaza de forma rápida. Este proceso origina una elevada productividad en el sistema y favorece el desarrollo de la fauna que lo habita.

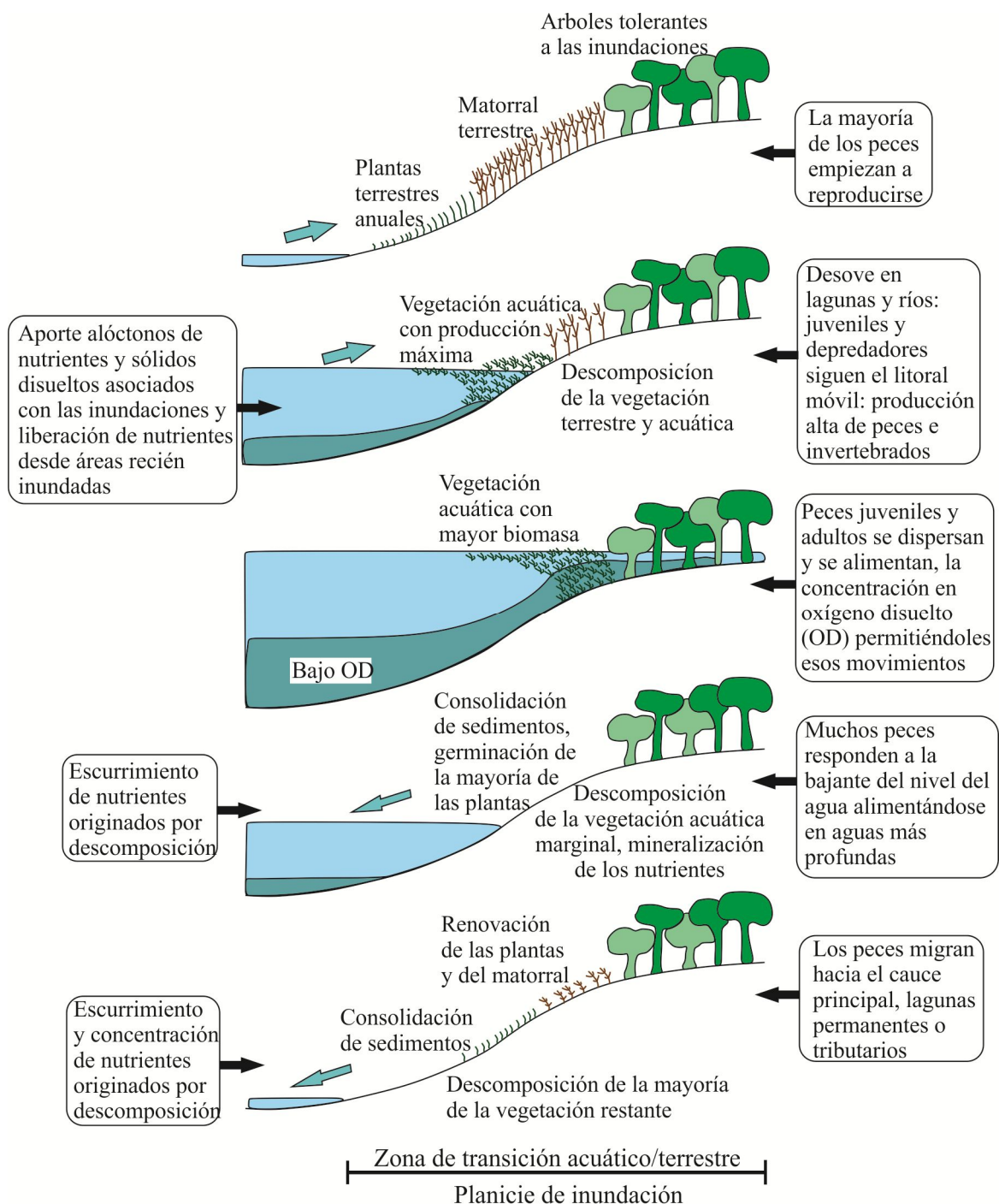


Figura 2. Concepto de Pulso de Inundación (modificado de Junk et al. 1989 y Bayley 1995): muestra una sección de la planicie de inundación verticalmente exagerada en cinco filminas representando un ciclo hidrológico anual. La columna de la derecha indica las principales relaciones con las historias de vida de los peces. OD = oxígeno disuelto.

La noción de conectividad lateral en ríos con planicie de inundación ha sido un aspecto muy desarrollado en la década de los 90'. La falta de ejemplos empíricos en clima templado llevaron a varias investigaciones a discutir y contextualizar la aplicabilidad del FPC a estas latitudes (Sparks 1995, Puckridge et al. 1998, Tockner et al. 2000) y para ríos de planicie regulados por represas (Ward & Stanford 1995: Concepto Extendido de Discontinuidad en Serie). En 2004, Junk & Wantzen propusieron una versión actualizada del FPC con los aportes de los 90', que llevó las predicciones del FPC a un rango más amplio de ríos con planicies de inundación.

1.3. Producción autóctona

Resumiendo lo visto hasta ahora, las principales teorías en ecología fluvial se focalizaron sobre todo en el transfer de energía derivado desde las cabeceras de los ríos (perspectiva longitudinal) y por los pulsos de inundación estacionales en planicie aluvial (perspectiva lateral). Sin embargo, la producción primaria que se genera localmente dentro de los cauces o desde las riberas por caída de hojarasca ha sido minimizada o parcialmente ignorada. Este fue el principal motivo que impulsó la formulación del Modelo de Productividad Ribereña (RPM, en sus siglas en inglés; Thorp & Delong 1994, Thorp et al. 1998), lo cual propone una hipótesis alternativa que enfatiza sobre la importancia de la producción autóctona local y de los aportes de las zonas ribereñas en las cadenas tróficas de grandes ríos.

A partir de análisis isotópicos, Thorp et al. (1998) muestran en el río Ohio que la principal fuente de materia orgánica asimilada por la fauna íctica y bentónica proviene de la producción local de fitoplancton, algas bentónicas y otras plantas acuáticas, derivada directamente de las hojas y del carbono orgánico disuelto y particulado de las zonas ribereñas. El FPC, que resalta la alta productividad de las ATTZ y su alto sustento alimenticio, no fue apropiado para la planicie de inundación de este río por cuestiones hidrodinámicas y bióticas. Las inundaciones típicas, de baja intensidad y corta duración, ocurren en el periodo de menor temperatura. La cantidad de insectos y la producción autotrófica en la planicie están entonces limitadas por estas condiciones hidroclimáticas desfavorables. Estas observaciones tampoco avalan las predicciones del RCC que suponen una dominancia de aportes orgánicos desde aguas arriba en las cadenas tróficas de los grandes ríos.

Como resultado, se postuló la hipótesis de que la aplicabilidad de los preceptos fundamentales de las teorías en ecosistemas fluviales diferirán según el contexto climático, el tamaño del río y su geomorfología (Thorp & Delong 1994). En efecto, los ríos son indudablemente muy variables espacial- y temporalmente, en consecuencia, sus características físicas, comunidades biológicas y los procesos que definen a estos ecosistema cambiarán continuamente (Winemiller et al. 2010). Esta heterogeneidad dificulta la conceptualización, dentro de un único concepto, de la diversidad de procesos ecológicos que ocurren en los sistemas fluviales.

1.4. Propuestas de síntesis de conceptos

La noción de heterogeneidad en los ríos condujo a las aproximaciones centradas en la dinámica de "parches". Esta última incorpora aspectos de heterogeneidad espacial y variabilidad temporal, y describe los ecosistemas fluviales como mosaicos de pequeños sub-ecosistemas o "parches" interconectados, definiéndose por sus condiciones físicas o comunidades biológicas (Pringle et al. 1988). En este caso, los cambios estructurales y funcionales de las comunidades bióticas no deberían considerarse desde un punto de vista continuo y longitudinal desde la cabecera del río hasta su desembocadura como lo predice el RCC, sino más bien como una jerarquía de mosaicos o parches a diferentes escalas, relacionados por las interacciones y retroalimentación entre ellos (Poole 2002).

Es dentro de esta línea conceptual que fue propuesta la Síntesis de Ecosistemas Fluviales (RES por sus siglas en ingles, Thorp et al. 2006). Básicamente, el RES considera la geomorfología fluvial como un aspecto clave para describir los procesos ecológicos que ocurren en los ríos (Figura 3), organizándolos a través de una dimensión longitudinal

discontinua y describiendo los patrones ecológicos locales a través de escalas espaciales más pequeñas y escalas temporales distintas.

Dos términos son claves para entender la esencia de esta síntesis: caracteriza *zonas funcionales* asociadas a diferentes tipos de *parches hidrogeomorfológicos*. El río se considera como una red de grandes *parches hidrogeomorfológicos* donde estos últimos se definen por cambios en las condiciones hidrológicas y geomorfológicas considerados a escala de cuenca, mientras las *zonas funcionales* describen y clasifican las funciones ecológicas que están controladas por los parámetros físicos de esta zona.

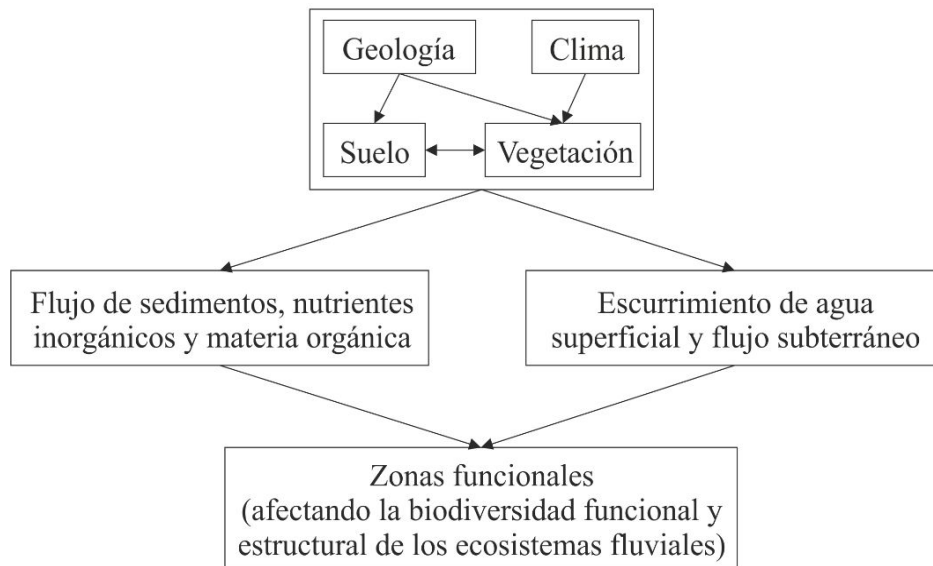


Figura 3. Esquema mostrando los efectos de las condiciones terrestres sobre los flujos de agua, sedimentos, nutrientes inorgánicos y materia orgánica en los ríos y sus efectos últimos sobre la biocomplejidad dentro de las zonas funcionales (modificado de Thorp et al. 2006).

Esta conceptualización "detallista" del río condujo a una serie de principios que relacionan las estructuraciones bióticas con los procesos físicos y biológicos, pero siempre con el supuesto que el clima, la hidrología y la geomorfología gobiernan la biodiversidad funcional y estructural de los ecosistemas fluviales. Según Humphries et al. (2014), la fuerza del RES deviene de su capacidad de considerar conjuntamente a la mayoría de los conceptos importantes de la ecología fluvial (RCC, FPC, RPM y conceptos relacionados a la dinámica de parches) y de identificar la relevancia de cada uno dentro de un modelo detallado del río. Sin embargo, el RES es complejo y no puede ilustrar de forma simple y sintética la esencia de esta propuesta lo que dificulta su entendimiento y limita de cierta forma su alcance.

En ese sentido, el Concepto de Onda en Río (RWC por sus siglas en inglés, Humphries et al. 2014) describe de manera más simple los procesos ecológicos que ocurren en corrientes fluviales. Este concepto propone que el escurrimiento en ríos puede conceptualizarse como una serie de ondas que varían en forma, amplitud, duración y frecuencia, desplazándose longitudinalmente y lateralmente. La posición sobre la onda determina la fuente de producción orgánica y los aportes, el almacenamiento, la transformación y el transporte de materia y energía. Por otro lado, los conceptos existentes en ecología fluvial explicarían los procesos ecológicos según las diferentes posiciones sobre la onda (Figura 4).

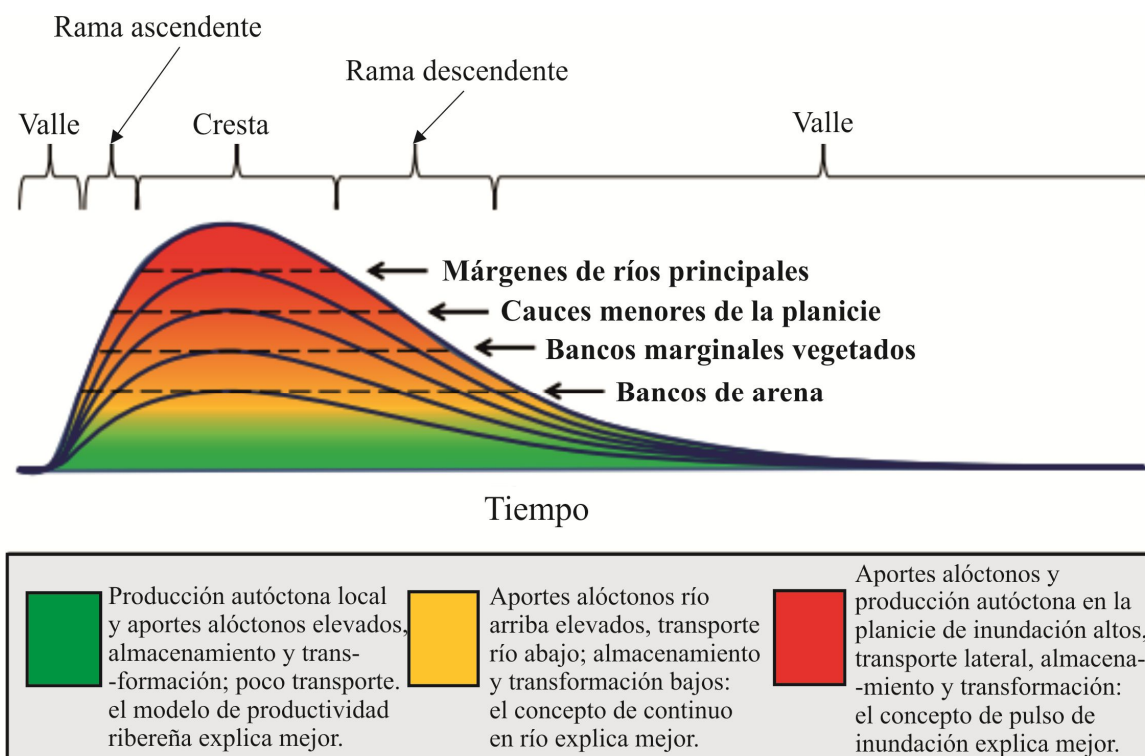


Figura 4. Esquema de la importancia relativa de las fuentes de producción autóctonas y aportes alóctonos, almacenamiento, transformación y transporte de materia y energía en los valles, ramas ascendentes y descendentes, y crestas de diferentes ondas típicas en ríos.

El RWC supone que en los valles de las ondas, la producción autóctona local y los aportes alóctonos predominan. En las ramas ascendentes y descendentes, los aportes alóctonos desde aguas arriba, y el transporte longitudinal de materia y energía predominan. Finalmente, acercándose a la cresta, los aportes alóctonos de materia y energía y la producción autóctona en la planicie de inundación aumentan.

Si bien este concepto no originó innovaciones teóricas y no abarca los ecosistemas fluviales con el grado de detalle del RES, tiene la gran ventaja de dar una visión global y relativamente simple de los alcances de los diferentes modelos propuestos. Recuerda fundamentalmente que, si bien la alta productividad que se genera en las planicies aluviales durante las inundaciones juega un papel preponderante para el ecosistema, los aportes locales derivados de las márgenes y los aportes alóctonos desde aguas arriba, comienzan a adquirir una importancia significativa a medida que disminuyen los niveles de agua.

2. MARCO CONCEPTUAL DE LA TESIS

2.1. Integración de conceptos

Según lo explicado en el título 1, queda claro que los ecosistemas fluviales, por su naturaleza, son complejos y casi siempre frustran el deseo de los científicos, conservacionistas, ambientalistas o representantes gubernamentales de representarlos mediante modelos simples (Thorp et al. 2006). La dinámica de las corrientes naturales implica, frecuentemente, cambios de tal magnitud y calidad que dificultan extremadamente la lógica aspiración humana de explicar todo en esquemas sintéticos, revistas científicas o libros.

En la figura 5 se retoman las principales contribuciones que llevaron al conocimiento que se tiene, actualmente, de la ecología fluvial. Llegando al final del siglo pasado, los aportes científicos ofrecieron un panorama relativamente completo de los procesos ecológicos que ocurren en los sistemas fluviales del mundo. Las principales teorías basadas en los tres ejes conceptuales: *continuidad*, *conectividad* y *producción autóctona*, fueron totalmente aceptadas por el cuerpo científico. Sin embargo, todas fallaron en el intento de generalizarlas a la gran diversidad de ríos existentes en el planeta. En efecto, los conceptos en ecología fluvial de la segunda mitad del siglo XX fueron siempre cuestionados y limitados a ciertos tipos de ríos o, a lo sumo, actualizados y extendidos a otros, resaltando así la diversidad referida y la dificultad a la hora de explicar los procesos de forma concisa.

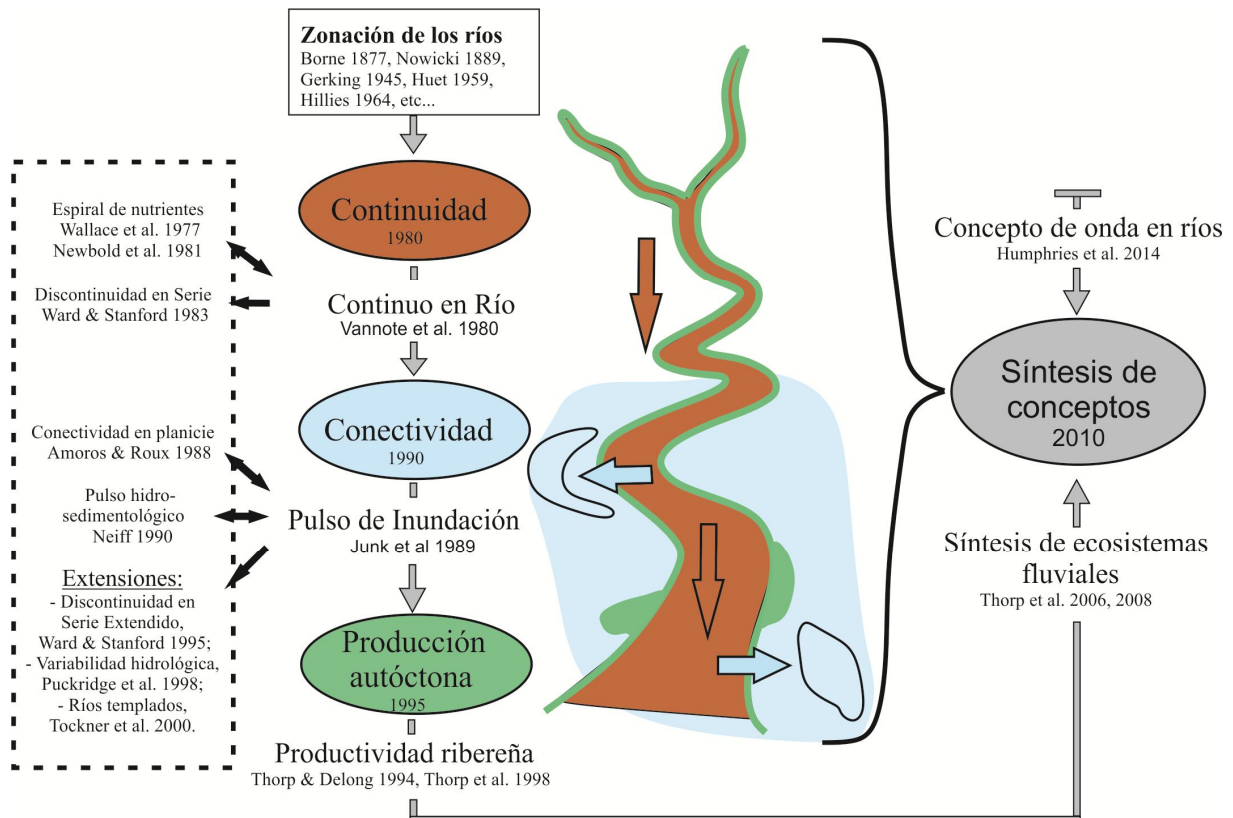


Figura 5. Esquema sintético de la evolución del conocimiento científico en ecología fluvial. Los círculos de colores representan los principales paradigmas que marcaron la ecología fluvial. Las flechas negras en doble sentido significan interacciones entre conceptos, las flechas negras en sentido único marcan la influencia de un concepto sobre otro.

El siglo XXI inició, en buena medida, una nueva forma de considerar los estudios en ecosistemas fluviales. Siendo complejo y dinámico, el río es concebido sobre la base de la interacción de los conceptos ecológicos disponibles. Esto es, cada concepto aumentará o disminuirá su importancia dependiendo de las condiciones ambientales que rigen sectores o tipos de ríos y periodos del año. Así, el abordaje de los ecosistemas acuáticos se basa estrechamente en una consideración aplicada de los factores ambientales que gobiernan los sistemas fluviales. La geomorfología fluvial (RES, Thorp et al. 2006) o las características hidrológicas (RWC, Humphries et al. 2014) se toman como fundamento conceptual, y los ecosistemas fluviales se organizan en su alrededor, en interacción continua con el conjunto de fuerzas físicas y biológicas. Por lo tanto, contextualizando las aproximaciones de los conceptos en ecología fluvial dentro de un ecosistema de estudio en particular, los procesos ecológicos originados por la interacción de las mencionadas fuerzas pueden ser descriptos y comprendidos con más certeza.

2.2. La ecohidrología para abordar la ecología fluvial

La ecología fluvial está ubicada en el cruce de varias disciplinas, e.g. *las ciencias geográficas, las hídricas y las biológicas* son disciplinas de primer orden para resolver asuntos ecológicos en ecosistemas fluviales. Este enfoque multidisciplinar de hecho no es nuevo. Ya en los 50', los trabajos de zonación íctica consideraban la hidrología y biología para tratar una cuestión ecológica (e.g. Huet 1959).

Sin embargo, fue a partir de los 90' en que comenzó con creciente intensidad la colaboración entre especialistas de distintas ramas científicas para resolver cuestiones ecológicas en ríos (Wood et al. 2008; Maddock et al. 2013). Ello respondió a la necesidad imperiosa de cooperación entre disciplinas si se pretendía profundizar en las complejidades de la temática. De aquí surgió una nueva disciplina: la ecohidrología. La presente tesis se enmarca dentro de ella. La disciplina como tal fue incorporada en 2005 en el Laboratorio de Limnología Física del Instituto Nacional de Limnología (INALI, Santa Fe), el cual, en 2016, pasó a llamarse Laboratorio de Hidroecología como consecuencia del desarrollo del grupo de investigación multidisciplinario que hoy lo integra: un ingeniero en recursos hídricos, dos biólogos, un cartógrafo y seis doctorandos con propuestas ecohidrológicas.

Dentro de las numerosas definiciones de *ecohidrología*, la propuesta por Acreman (2001) y Dunbar & Acreman (2001), refleja particularmente bien lo discutido hasta ahora. La definen como la disciplina que *vincula el conocimiento desde las ciencias hidrológica, hidráulica, geomorfológica y biológica/ecológica para predecir la respuesta de la biota acuática continental y los ecosistemas a las variaciones de factores abióticos, considerando una dada escala espacio-temporal*.

Esta definición involucra dos aspectos claves para la presente tesis. Por un lado, el ecosistema fluvial responde a *las variaciones de factores abióticos*. Este aspecto, discutido más arriba, resalta la importancia de definir el río con rigor desde un punto de vista *físico* a la hora de estudiar asuntos ecológicos. Es decir que disciplinas como la hidrología, la hidráulica y la geomorfología, para citar algunas, van a tener un papel determinante en el estudio de los procesos ecológicos. Por otro lado, plantea la necesidad de considerar *la escala espacio-temporal* del estudio. Este segundo aspecto merece un desarrollo más detallado que se efectúa a continuación.

2.3. Escala del estudio: el marco teórico

Los roles claves de la heterogeneidad espacial y variabilidad temporal en estudios relacionados con las comunidades biológicas y procesos en el ecosistema han sido temas de investigación central en ecología fluvial durante las últimas décadas (Winemiller et al. 2010). Siendo sistemas abiertos donde la estructura física cambia notoriamente a través de diversas escalas espaciales y temporales, los ríos deben ser tratados según la escala de trabajo considerada (Thorp et al. 2006). Dependiendo de esta última, la percepción de los procesos que ocurren en un río, será diferente (e.g. procesos locales, regionales, biogeográficos). Por lo tanto, la capacidad de inferencia del investigador depende en gran medida de cómo las escalas de muestreo y análisis se ajustan a la dimensión espacial real del fenómeno ecológico estudiado.

Por ejemplo, como se vio anteriormente, las componentes físicas controlan en gran medida la estructura biológica. Este concepto es, en cierto grado, probablemente verdad en

una escala espacio-temporal mayor (e.g. cuenca hidrográfica, parche hidrogeomorfológico según Thorp et al. (2006), unidad geomorfológica según Iriondo et al. (2007), varios años de estudio), donde factores abióticos como las fluctuaciones hidrológicas y los procesos geomorfológicos diseñan el cuadro físico del río dentro del cual las comunidades bióticas evolucionan (Pringle et al. 1988, Thorp et al. 2006). Apoyándose en la teoría neutral (Hubbell 2001), es esperable que en tal tipo de escala los fenómenos estocásticos dominen y describen mejor las variaciones ocasionadas sobre las comunidades acuáticas.

Por otro lado, en una escala espacio-temporal menor (e.g. tramo de río, ambientes o formaciones geomorfológicas locales, tiempo corto), la heterogeneidad física local (e.g. Arrington & Winemiller 2006) o factores determinísticos como las interacciones depredador/presa y las competiciones inter e intraespecíficas (teoría de nicho, Tilman 1982; Chase & Leibold 2003), pueden resultar determinantes en los patrones de estructuración biológica. En este caso, la influencia de una combinación de procesos estocásticos y determinísticos complejiza la dinámica de estructuración ecológica.

Es dentro de este contexto que se ha definido el cuadro teórico de la tesis. A partir de varios años de muestreos en distintos sitios de la planicie de inundación del tramo medio del río Paraná, se proyecta investigar a través de escalas espacio-temporales distintas un panel de procesos ecohidrológicos amplio, tomando la fauna íctica como comunidad biológica de estudio. La figura 6 resume esta idea en un esquema simple.

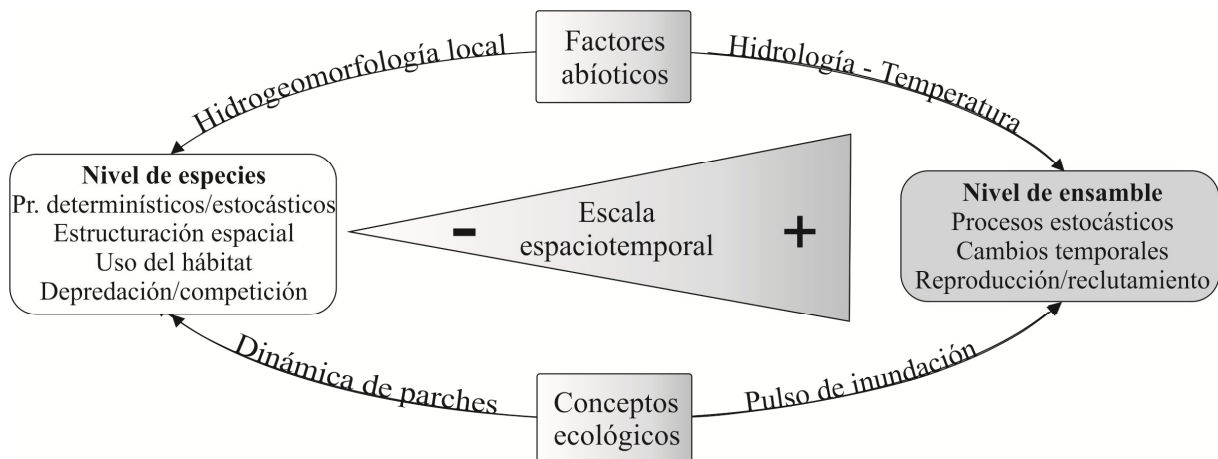


Figura 6. Marco teórico de la problemática de la tesis, mostrando la influencia de la consideración de escalas en un estudio hidroecológico focalizado en la comunidad íctica de ríos de planicie de inundación. Se presentan los principales aspectos ecológicos que se espera observar cuando la escala espaciotemporal aumenta (cambios observables principalmente al nivel del ensamble íctico) o disminuye (cambios observables principalmente al nivel de especies o grupos de especies).

Al considerar una escala espacio-temporal grande, como lo es un sector representativo de la unidad geomorfológica a la cual pertenece la zona de estudio, es esperable encontrar respuestas de la fauna íctica relacionadas esencialmente con las fluctuaciones climáticas e hidrológicas. En efecto, al estar gobernado por un régimen de inundación estacional (Paoli & Cacik 2000), los patrones ecológicos que se pueden registrar en la planicie de inundación del río Paraná probablemente se explicarían mejor con las predicciones de las teorías relacionadas con la noción de conectividad lateral en planicies, e.g. el FPC (Junk et al. 1989). En tal tipo de escala, podrían ser objeto de estudio las variaciones temporales de atributos biológicos como las historias de vida de los peces o el reclutamiento en planicies de inundación.

Por el contrario, al considerar escalas de tiempo y/o espaciales menores (e.g. comparación entre diferentes sitios de la planicie), es probable que las fluctuaciones de la temperatura y del nivel de agua no sean los únicos factores relevantes en la dinámica de la estructuración íctica. La heterogeneidad física resultado de fenómenos hidrogeomorfológicos locales y los procesos determinísticos como la competencia o la depredación, podrían ser factores más apropiados para interpretar los cambios ecológicos que se verifican durante períodos y en ámbitos más acotados. En tal contexto, los conceptos relacionados a la teoría de parches (e.g. Townsend 1989; Thorp et al. 2006), aportarían un soporte teórico más aplicable a ese tipo de escalas.

3. PROBLEMÁTICA DE LA TESIS

La tesis, focalizada en la comunidad íctica de la planicie de inundación del tramo medio del río Paraná, se divide básicamente en tres temas principales (que implican escalas espacio-temporales distintas), cada uno reflejado por una hipótesis.

El primer tema, considera la escala espacio-temporal más grande del estudio. Toma en cuenta la influencia de factores ambientales como las fluctuaciones hidrológicas y térmicas sobre el desarrollo de las historias de vida de los peces. Aborda aspectos ecológicos como la biología reproductiva y el reclutamiento de peces en planicies aluviales relacionados con regímenes hidrológicos estacionales. La escala de tiempo es entonces anual con información proveniente de siete años de muestreos. La escala espacial comprende un sector de la planicie de inundación del Paraná Medio en su integridad, con seis sitios de mediciones representativos de la diversidad de ambiente de esta unidad geomorfológica. La hipótesis H1 y los objetivos específicos ii y iv se refieren a este tema.

El segundo tema involucra aspectos ecohidrológicos en los dos principales tipos de ambientes de planicie de inundación: lénticos y lóticos. Se enfocan los cambios espaciales entre los ensamblajes ícticos residiendo en ambientes con límites inestables debido a las variaciones del nivel del agua. Los cambios de la conectividad hidrológica en la planicie de inundación constituyen un punto central del tema por lo que la escala de tiempo se ajusta a ellos. La hipótesis H2 y los objetivos específicos i y v están relacionados con este tópico.

El tercer tema está centrado en los cambios espaciales en la estructura íctica entre ambientes lóticos de diferente morfología (meandro, confluencia, tramos rectos). Implica considerar la heterogeneidad de ambientes lóticos de planicie, y su posible significancia en ecología íctica. Se estudian en detalle aquí, las probables consecuencias ecológicas de los cambios morfológicos e hidráulicos locales. La escala espacial es, entonces, la menor de la tesis. La hipótesis H3 y los objetivos específicos i, iii y vi contemplan estas cuestiones.

3.1. Hipótesis

H1. En un ciclo hidrológico variable anualmente como el que se viene observando en el tramo medio del río Paraná, la estrategia reproductiva de las especies es diferenciada, y está ajustada a las condiciones hidrológicas y de temperaturas anuales. Esto es, existen patrones que relacionan los picos de reproducción de grupos de especies que presentan semejanzas reproductivas, con la singularidad de las condiciones hidroclimáticas anuales.

H2. Los ambientes lóticos de la planicie aluvial (cauces secundarios, pozos de erosión) son hábitats relevantes en la estrategia de vida de la ictiofauna cuando se debilita o interrumpe la conectividad con las lagunas adyacentes durante tiempos prolongados.

H3. Las características hidrodinámicas del flujo inciden significativamente en la estructura de los ensambles de peces en los ambientes lóticos de la planicie en distintos escenarios hidrológicos.

Esta última hipótesis contempla la posibilidad de cambios en la estructura de la ictiofauna registrada en los distintos tipos de ambientes lóticos debido a la existencia de una hidrodinámica diferenciada entre ellos. Implica la consideración de similitud de otros parámetros abióticos y bióticos que pueden influir sobre esa estructura, como por ejemplo el tipo de sustrato, la temperatura, la concentración en oxígeno disuelto, la materia orgánica en suspensión o los procesos de depredación/competición (Bonetto et al. 1969, Winemiller et al. 2000).

3.2. Objetivos

General:

Establecer la influencia de cambios hidrológicos e hidráulicos sobre los ensambles de peces en ambientes de diversa morfología de la planicie aluvial del río Paraná en su tramo medio.

Específicos:

- i. Caracterizar la ictiofauna (riqueza de especies, abundancia relativa por especie o grupo de especies y abundancia relativa del periodo de muestreo, índice de diversidad de Simpson), en lagunas y pozos de erosión de cauces secundarios de la planicie aluvial del río Paraná para distintas situaciones hidrométricas.
- ii. Establecer las características de los pulsos de inundación previos y ocurridos durante el período de muestreo mediante variables hidrológicas específicas (niveles, caudales, duración).
- iii. Cuantificar las condiciones hidráulicas en los ambientes lóticos muestreados en cada situación hidrológica.
- iv. Determinar a partir de las nuevas cohortes anuales (juveniles de edad menor a un año), los patrones que vinculan los caracteres reproductivos de las especies más abundantes a las características hidrológicas y térmicas.
- v. Identificar cambios en la estructura de la ictiofauna en ambientes lóticos ante diferentes escenarios hidrológicos, considerando influencias estacionales y conectividad con otros ambientes de la planicie.
- vi. Investigar el efecto de las condiciones hidráulicas en los distintos tipos de ambientes lóticos (pozos de erosión, cauces secundarios) sobre la estructura de las poblaciones de peces.

Capítulo 2

Antecedentes - Fundamentos

1. LA FAUNA ÍCTICA EN RÍOS DE PLANICIE

1.1. Las planicies de inundación: *humedales fluviales esenciales para la ictiofauna*

En términos generales, los humedales son ecosistemas que permanecen en condiciones de inundación o, por lo menos, con el sustrato saturado con agua durante considerables períodos de tiempo. Se destacan por la excepcional biodiversidad que albergan y cumplen un rol crucial en diversos fenómenos y procesos naturales, como por ejemplo el abastecimiento de agua, el control de las inundaciones, la reposición de aguas subterráneas, la retención y exportación de sedimentos y nutrientes, la depuración de las aguas y la mitigación del cambio climático (Benzaquén et al. 2013). Estas particularidades impulsaron la creación de la Convención de Ramsar (Iran, 1971), con la misión: *la conservación y el uso racional de los humedales mediante acciones locales y nacionales y gracias a la cooperación internacional, como contribución al logro de un desarrollo sostenible en todo el mundo* (Secretaría de la Convención de Ramsar, 2016). Hoy en día, 169 países han adherido a la Convención de Ramsar.

Dentro del amplio espectro de humedales distribuidos a lo largo de todo el planeta, las planicies de inundación de los ríos, o *humedales fluviales*, han desempeñado un papel clave a lo largo de la historia humana. El acceso al agua, a tierras fértiles para la agricultura y a fuentes de alimentos de fácil acceso (pesca, cosecha de frutos) convirtieron a estos ecosistemas en zonas preferenciales para los asentamientos humanos. Sin embargo, la expansión urbana y la ocupación de los suelos con fines agrícolas e industriales produjeron impactos dramáticos sobre su integridad ecológica. Por el accionar humano, los cauces principales de los ríos fueron canalizados y represados como protección contra las inundaciones y aprovechamiento de la energía hidroeléctrica, mientras la superficie de las llanuras aluviales se redujo drásticamente para el uso productivo del suelo. Al día de hoy, el ecosistema *planicie de inundación*, con alta biodiversidad, se encuentra en un estado muy preocupante en numerosos sistemas fluviales del mundo, cuando no ha sido suprimido del todo (Tockner & Stanford 2002; Wong et al. 2017).

Respecto a los grandes ríos del mundo, las enormes superficies de las planicies de inundación y la magnitud de los fenómenos naturales como las inundaciones, los preservaron, en parte, de las alteraciones antrópicas. En numerosos casos, la expansión de los cultivos intensivos y de las áreas urbanas tuvo que limitarse a bordear las márgenes de la planicie (e.g. los ríos Paraná, Volga y Mississippi, Figura 1a,b,c), mientras esta última está sujeta también a modificaciones humanas, como por ejemplo la ganadería de islas lo que implica un pastoreo extensivo, entre otros impactos (Mesa et al. 2015). Sin embargo, el represamiento de los grandes ríos (Winemiller et al. 2016) y la deforestación (e.g. río Tapajós, Figura 1d) han generado disturbios ecológicos muy preocupantes al nivel de la fauna y flora en general, y de la comunidad íctica en particular. La pérdida y fragmentación de hábitats para la reproducción y la alimentación, y la supresión de las rutas migratorias de numerosas especies, generalmente las de mayor porte y por ende de mayor interés comercial, han reducido drásticamente las poblaciones de muchas especies, hasta extinguir las localmente (Agostinho et al. 2008).

Actualmente, una concientización creciente y generalizada a nivel mundial, reclama revertir la situación. La urgencia climática, al tope de las preocupaciones internacionales, fortaleció las preocupaciones ecológicas incentivando el cambio de paradigma evolutivo, reconsiderando los patrones vigentes de desarrollo económico dentro de un contexto social y

ecológico (Vörösmarty et al. 2010; Wantzen et al. 2016). Tradicionalmente, el hombre no percibía al ecosistema como una riqueza en sí misma, sino como a un sistema potencialmente transformable, apto para extraerle un valor económico. Actualmente, la noción de *bienes y servicios ecosistémicos* es un ejemplo concreto que permite entender mejor (y hacer comprender) el valor de los ecosistemas y de qué manera ellos afectan la calidad de la vida en la Tierra (Folke 2006). Debido a demandas puramente prácticas (diseño de políticas, toma de decisiones, pago por activos ecológicos), en los últimos años se han multiplicado los esfuerzos dirigidos a estimar el valor de los bienes y servicios naturales, los cuales procuran ofrecer una medida de la capacidad de los ecosistemas para satisfacer necesidades esenciales a la vida (Brauman et al. 2007; Turner & Daily 2008; Dugan et al. 2010).

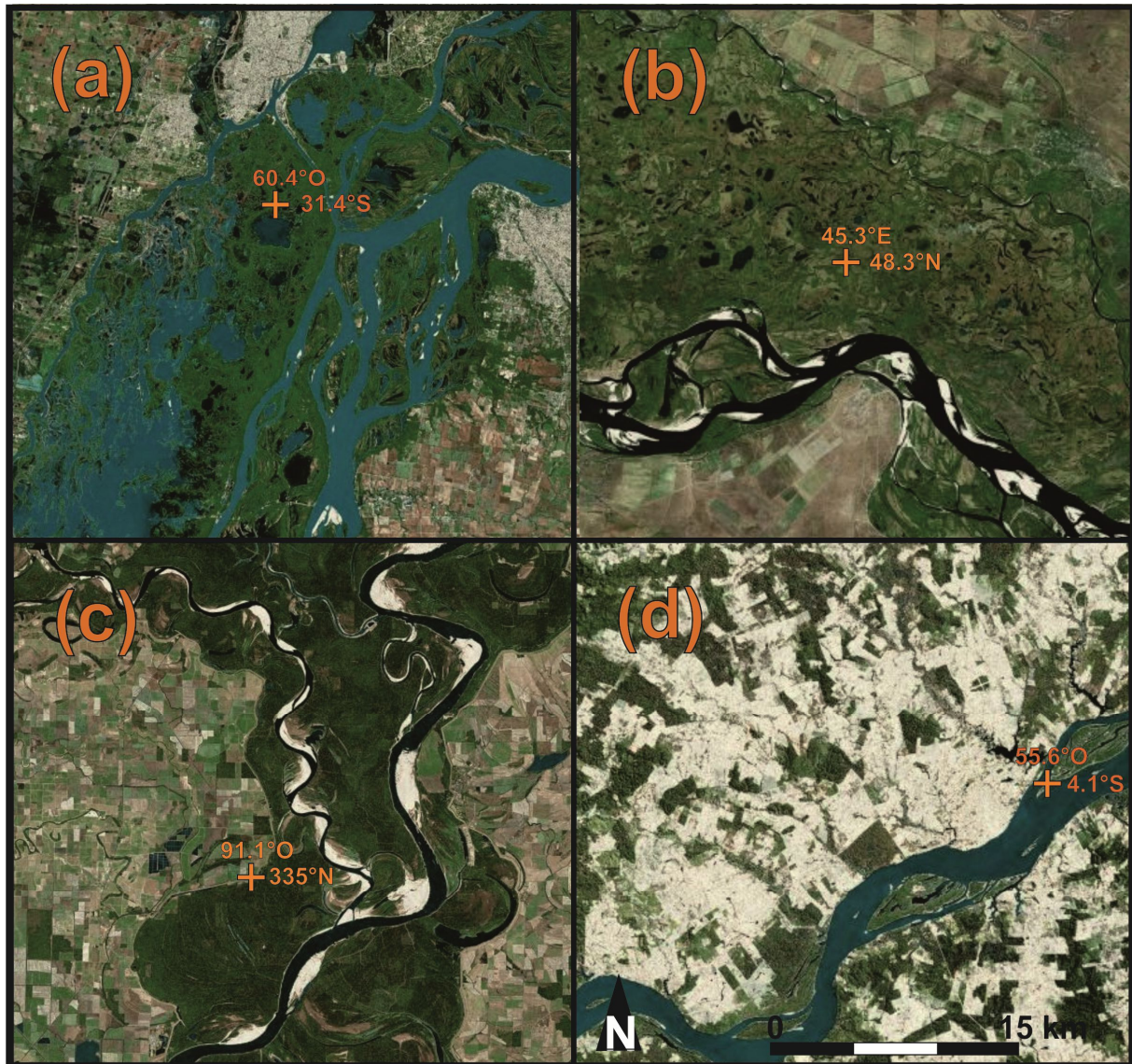


Figura 1. Ejemplos de grandes ríos con llanuras de inundación en el mundo, y su relación con el desarrollo humano. (a) Río Paraná a la altura de las ciudades de Santa Fe y Paraná; (b) río Volga en su tramo inferior aguas abajo de la ciudad de Volgograd; (c) río Mississippi en la confluencia con el río Arkansas (nótese en los terrenos cultivados las trazas de viejos cauces y meandros, indicadores de la otrora planicie aluvial); (d) río Tapajós, afluente del río Amazona, a la altura de la ciudad de Itaituba. En (a), (b) y (c) se observa la expansión de los cultivos hasta los límites de las planicies de inundación; en (d) se observa la expansión de la deforestación sobre los bosques nativos de la cuenca del río Amazonas.

Dentro de este contexto, los grandes ríos brindan oportunidades para el turismo y la recreación como así también para el desarrollo de la concientización ecológica (Benzaquén et

al. 2013). Además, son parte de las últimas ecoregiones/sistemas productivos en el mundo que cuentan con recursos suficientes como para abastecer de alimentos a las poblaciones locales (pesca artesanal, FAO 2014) y permitir a la vez la exportación de miles de toneladas de pescado por año destinada al mercado internacional (Baigun et al. 2003). Sin embargo, la conservación del recurso pesquero constituye una fuerte preocupación a nivel mundial (FAO 2004; Iwaszkiw & Lacoste 2011), debido a que la productividad de las planicies es finita, i.e. ha demostrado sus límites (e.g. captura máxima sostenible de sábalo *Prochilodus lineatus* estimada en 15.000 toneladas por año en la baja cuenca del río de La Plata, Baigún et al. 2013).

Es entonces un contexto actual económico, social y ecológico complicado, el que determina que las investigaciones deban contemplar la ecología de las planicies de inundación. La preservación sostenible de los humedales fluviales es posible, sin ninguna duda, pero con una nueva conducta humana en armonía con el río, tal como lo reclaman Wantzen et al. (2016) en su *The river culture*. Una de las ramas imprescindibles para mantener el equilibrio ecológico resulta, en consecuencia, el desarrollo del conocimiento, esto es, *comprenderlo mejor para preservarlo mejor*, a fin de respetar las necesidades vitales de la integridad de sus componentes bióticos (incluyendo al *Homo sapiens-sapiens*).

1.2. Historias de vida de los peces

La gran diversidad de peces de agua dulce resulta un rompecabezas para más de un especialista. Más de 10.000 especies ícticas han sido registradas en los sistemas de agua dulce del mundo, con la mayor diversidad en África, el sureste del continente asiático y en la región tropical y subtropical de Sudamérica (Helfman et al. 2009; Nelson 2006).

Como adelantaba Balon en 1975, la distribución, la supervivencia, la densidad y la vulnerabilidad de las poblaciones de peces están limitadas por un conjunto complejo de factores ambientales. La demostración de este concepto lo llevó a elaborar una clasificación basada en diferentes aspectos reproductivos de la fauna íctica marina y de agua dulce, principalmente de Canadá y Europa. Consideró tres grandes grupos según el desarrollo del cuidado parental de las especies (los no cuidadores, los cuidadores y los portadores), dentro de los cuales varios subgrupos se definen a partir de la modalidad de fecundación y la estrategia de resguardo de la puesta de huevos. Propuso así unas de las primeras relaciones conceptuales de gran escala entre los caracteres ecológicos de la fauna íctica y su ambiente.

Este tipo de estudios, relacionando o buscando explicar la evolución de las características de los organismos como adaptaciones a variaciones ambientales, son comúnmente asociados a las estrategias demográficas o a *las historias de vida* de los organismos (Winemiller 2005). En planicies de inundación, este enfoque permite comprender (o una aproximación razonablemente fundada) la estrecha adaptación de las especies para ocupar ambientes altamente dinámicos, cuya característica es la alternancia de las fases de crecientes y bajantes (Junk et al. 1989; Neiff 1990).

Los peces blancos, grises y negros

Según el tipo de ambiente que utilizan dentro de los ecosistemas fluviales, las especies ícticas tienden a desarrollar caracteres biológicos y morfológicos, y tipos de comportamiento contrastantes (Tabla 1). Basándose en estas particularidades adaptativas, y confrontándolas con una gran diversidad de regiones geográficas del planeta, se planteó una clasificación simple de tres grupos de especies que se distinguen de forma general por los tipos de

desplazamientos que efectúan para satisfacer las exigencias de sus ciclos de vida: *los peces blancos, grises y negros* (white, grey and blackfishes, en Welcomme 1985 y Regier et al. 1989).

Tabla 1. Algunas características contrastantes de tres ensambles de peces de sistemas fluviales definidos según varios caracteres de historias de vida en común (modificado de Regier et al. 1989).

Características	<i>Peces blancos</i>	<i>Peces grises</i>	<i>Peces negros</i>
Órganos respiratorios	Branquias	Branquias con algunas adaptaciones fisiológicas para oxígeno disuelto bajo	Branquias; órganos desarrollados para respirar el aire atmosférico; adaptaciones fisiológicas para oxígeno disuelto bajo
Tolerancia respiratoria	Aguas altamente oxigenadas	Medianas hasta bajas concentraciones en oxígeno	Bajas concentraciones en oxígeno disuelto; anoxia
Sentido dominante	Visión	Visión; electro-sensorial	Tacto; electro-sensorial
Tipo de fibra muscular	Roja	Roja; blanca	Blanca
Comportamiento migratorio	Longitudinal de larga distancia	Longitudinal de corta distancia; largas migraciones laterales frecuentes	Movimientos locales principalmente
Estrategia reproductiva (según Balon 1975, 1981)	No cuidadores; desove en aguas libres, sobre el fondo; en superficie	Cuidadores; desove en nidos; desove en aguas libres, desove en vegetación	Cuidadores; portadores externo e interno; constructores de nidos complejos
Forma del cuerpo	Redondo, fusiforme, aerodinámico	Comprimido lateralmente, espinoso, frecuentemente con muchas escamas	Comprimido lateralmente o ligeramente comprimido, alargado y gordo; pocas escamas o ausentes
Coloración	Plateado o claro	Oscuro, frecuentemente ornamentado o con coloración vistosa	Muy oscuro, habitualmente negro
Hábitat en estación seca	Cauce principal, lagos o mar	Remansos o márgenes de cauces principales	Cuerpos de agua de la planicie de inundación
Hábitat en estación húmeda	Cauce principal o planicie inundada	Planicie de inundación	Planicie de inundación o márgenes tipo pantano

Los peces blancos dependen fuertemente del cauce principal para los procesos relacionados con la reproducción, aunque muchas especies pueden tener varios aspectos de su ciclo de vida relacionados con la planicie de inundación. Los patrones migratorios tienen una componente longitudinal marcada, generalmente ascendente hacia sitios de reproducción río arriba, y descendente hacia zonas de alimentación en lagunas de la planicie o en el mar en los adultos de varias especies. Por lo tanto, este grupo incluye a peces que exhiben buenas capacidades natatorias, y generalmente un desove total y ningún tipo de cuidado parental.

Los peces negros desarrollan todo el ciclo de vida dentro de la planicie de inundación. Los movimientos migratorios son locales, relacionados a las zonas inundadas de la planicie para la alimentación y a cuerpos de agua permanente para la búsqueda de refugio. La mayoría de las especies exhiben una forma de cuidado parental como resultado de una mayor competencia y depredación en este tipo de ambientes. En latitudes bajas, son especies que tienen adaptaciones respiratorias generalmente muy desarrolladas para aprovechar el oxígeno del aire (Menni 2004).

Los peces grises tienen un comportamiento intermedio. Tienen a desarrollarse en los remansos y en la vegetación marginal de los ambientes lóticos, en los bordes de las grandes lagunas de la planicie, o en zonas de baja corriente del cauce principal durante la estación seca. La componente longitudinal de las migraciones es generalmente limitada. Al contrario, las migraciones laterales son muy frecuentes entre el cauce principal y la planicie, con fines reproductivos durante la estación cálida, y en búsqueda de alimento durante las inundaciones. Estas especies suelen tener un comportamiento más facultativo, i.e. no se limitan a una única función, a la diferencia de los *peces negros* y *blancos*. Parecen tener una componente migratoria y territorial, la cual les permite adaptarse con más eficiencia a los cambios hidrológicos dentro del sistema acuático.

Al día de hoy, esta clasificación es probablemente la más completa respecto a la ecología de los peces de ríos con llanuras de inundación por considerar, en su conjunto, numerosos aspectos morfológicos, biológicos y ecológicos.

Estrategias periódica, oportunista y equilibrada

Siguiendo una línea conceptual comparable, pero focalizada esencialmente en los aspectos demográficos de los peces, Winemiller (1989) y luego Winemiller & Rose (1992), detallaron, en un modelo tridimensional basado en parámetros cuantitativos, una clasificación representativa de las estrategias reproductivas de los peces en general (peces marinos y fluviales). Propusieron tres tipos de estrategias: *oportunista*, *equilibrada* y *periódica*; cada una se define básicamente con la optimización de un parámetro demográfico (fecundidad, tiempo generacional y supervivencia de juveniles) a expensas de otro (Figura 2).

Tal vez por el hecho de ser más fácilmente aplicable de forma cuantitativa, este modelo se probó para un panel amplio de ríos en el mundo durante la última década (e.g. Mims & Olden (2012) en ríos norteamericanos, Blanck et al. (2007) en varios ríos europeos, Górski et al. (2011) en el río Volga), y se podría considerar hasta la fecha como el modelo que mayor éxito tuvo a la hora de tratar la diversidad de historias de vida de los peces.

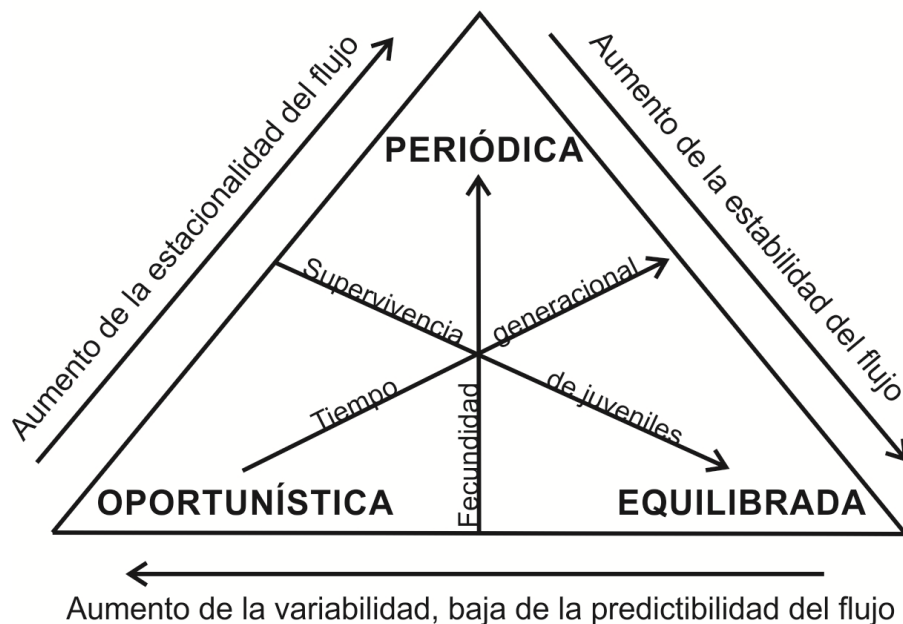


Figura 2: Modelo conceptual de las estrategias de historias de vida de los peces originalmente conceptualizado en Winemiller (1989) y Winemiller & Rose (1992). Las flechas dentro del triángulo resumen las principales relaciones entre la supervivencia de juveniles, el tiempo generacional y la fecundidad que definen las tres estrategias. Las flechas fuera del triángulo resumen las relaciones predecibles entre las características del flujo en río y las historias de vida de los peces (modificado de Mims & Olden 2012).

Los peces de **estrategia periódica** tienen una edad de madurez sexual tardía, fecundidad alta pero supervivencia de juveniles baja. Son peces habitualmente de tallas grandes, con duración de vida larga y una reproducción cíclica-anual. Están adaptados a variaciones temporales y espaciales a gran escala y dependen generalmente de las dinámicas estacionales predecibles, por lo que desencadenan muy a menudo movimientos migratorios relacionados a la reproducción (Winemiller 1989; 1992). Muestran relaciones muy estrechas con la ocurrencia de inundaciones, y según Winemiller (1989) son dominantes en ríos tropicales.

La **estrategia equilibrada** incluye peces con madurez sexual retardada, fecundidad reducida, pero alta supervivencia de juveniles gracias al cuidado parental de la prole (Winemiller 1992); son especies propias a la selección K (Pianka 1970). Generalmente sedentarios y con período de reproducción extendido, parecerían ser indiferentes a la dinámica estacional de las inundaciones (Górski et al. 2011).

La **estrategia oportunista** corresponde generalmente a peces pequeños que poseen una madurez precoz, una fecundidad relativamente baja y una época de reproducción larga pero con baja supervivencia de juveniles. Esta estrategia es similar al tipo de selección *r* (Pianka 1970), adaptados a ambientes inestables con variaciones espaciales y temporales imprevisibles (Winemiller 1992).

Breve discusión acerca de las historias de vida de los peces

Las dos clasificaciones presentadas resaltan similitudes en las historias de vida de los peces dentro de los sistemas fluviales del mundo. Al parecer, unas pocas estrategias dominantes constituyen adaptaciones semejantes a las condiciones ambientales de los ríos, en zonas geográficas dispersas. La estrategia demográfica de ciertas especies favorece la producción de grandes cantidades de larvas en detrimento del cuidado parental, y busca

entonces las condiciones ambientales más propicias para la supervivencia del mayor número de larvas. Esta estrategia implica generalmente largos desplazamientos pre-desove en la búsqueda de condiciones óptimas, y entonces un único momento de desove durante la temporada reproductiva. Son especies de estrategia periódica o *peces blancos* como por ejemplo el sábalo *Prochilodus lineatus* y el dorado *Salminus brasiliensis* en el río Paraná, o varios ciprinidos de Asia (e.g. en el río Mekong, Welcomme & Halls 2004) y Europa (e.g. el cacho *Leuciscus idus*, Górski et al. 2011), generalmente las que mayor valor comercial tienen.

Otras especies, al contrario de la estrategia anterior, prefieren invertir la mayor parte del esfuerzo reproductivo en el cuidado de una pequeña cantidad de huevos, y luego larvas. En consecuencia, tienen en general varias puestas durante el periodo reproductivo con el fin de asegurar el mayor número de juveniles cada año en la planicie. Estas especies, características de la estrategia equilibrada, o *peces negros*, desarrollan generalmente tipos de cuidado parental complejos. En el río Paraná por ejemplo, las “viejas del agua” del género *Loricariichthys* presentan un dimorfismo del labio inferior en los machos que se extiende sobre la parte ventral en donde los huevos están depositados para estar protegidos durante el periodo de incubación; en el caso de la “tararira” *Hoplias malabaricus*, los progenitores permanecen sobre el nido todo el periodo de incubación de los huevos y los defienden agresivamente de potenciales depredadores. Varios cíclidos de África y Suramérica incuban los huevos dentro de la boca, la cual cumple también la función de refugio durante los primeros estadios de desarrollo de las larvas (Welcomme 1985).

Respecto de la fecundidad y del grado de cuidado parental, estos dos grupos de especies (*peces blancos* vs *negros*; periódicos vs equilibrados) muestran estrategias reproductivas radicalmente opuestas. Dentro del rango de variación que separa estos dos extremos, muchas especies desarrollan estrategias particulares, consideradas de modo general como comportamientos intermedios (los *peces grises*, Regier et al. 1989). Ciertas especies pueden acercarse más a un extremo, al otro, o mostrar también adaptaciones dirigidas a un tipo de condiciones ambientales bien específicas, como por ejemplo las especies oportunistas que, por tener tamaños reducidos y maduración rápida, pueden aprovechar con eficacia los cambios hidrológicos abruptos y poco predecibles, como es el caso de algunos carácidos de pequeño tamaño (Winemiller 1989).

Existe una gran diversidad de comportamientos relacionados a la reproducción y la supervivencia de las crías en los peces de agua dulce (Balon 1975; Winemiller 1992), por lo que los límites que define cada grupo ecológico, y en particular cada estrategia reproductiva, son evidentemente conceptuales. Sin embargo, ayudan a la identificación y la discusión de las relaciones inter-específicas vinculadas con el ecosistema, e.g. definir cómo la estructura de los ensambles ícticos está modulada por la adaptación a la variabilidad, predictibilidad y estacionalidad del régimen hidrológico (Winemiller & Rose 1992). Permite así predecir sus respuestas a la alteración (antrópica, natural) del flujo, una cuestión decisiva para la preservación sostenible de las planicies de inundación (Mims y Olden 2012).

1.3. Condiciones para el reclutamiento

El contexto ideal: una tendencia generalizada

En sistemas río-planicie, *la dinámica fluvial y la temperatura del agua* están consideradas como las variables ambientales que mayor influencia generan sobre la comunidad de peces (Ward 1985; Petts & Amoros 1996; Poff et al. 1997; Junk & Wantzen 2004). Las historias de vida y el reclutamiento de los peces en la planicie se ven entonces

influenciados por un conjunto de factores ambientales interrelacionados, de origen principalmente hidrológico y térmico-estacional. En este sentido, King et al. (2003) resumieron las condiciones ambientales óptimas para el reclutamiento de los peces en ríos de planicie (Figura 3), que se discuten a continuación:

(a) Coincidencia entre las inundaciones y la temperatura: en muchas regiones templadas y subtropicales, las inundaciones coinciden con el aumento de las temperaturas de primavera y verano (Winemiller 2005). Dado que la tasa a la cual el metabolismo transforma los alimentos es más elevada durante la temporada cálida (peces ectotermos) y la disponibilidad en alimento es mayor, el crecimiento de los juveniles se ve favorecido (Junk et al. 1989). En la mayoría de los ríos, el retraso de una crecida ocurriendo durante la época de bajas temperaturas reduce el crecimiento y supervivencia de los juveniles (Welcomme & Halls 2004, Junk & Wantzen 2004), y provoca fracasos en el desove de muchas especies. En el río Amazonas (Junk obs. pers., en Junk & Wantzen 2004) y en el Paraná Superior (Agostinho et al. 2004), el retraso de las crecidas (o su no ocurrencia) retardan o interrumpen la migración reproductiva de muchos peces migradores, los cuales en condición extremas absorben sus gónadas.

(b) Predictibilidad de la inundación: la predictibilidad, o en otros términos la frecuencia regular de inundaciones, favorece el desarrollo de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y de comportamiento de los organismos (Junk et al. 1989, Bayley 1991). En este sentido, más predecible es la inundación y más importante va a ser su incorporación en el ciclo de vida de una especie (King et al. 2003). Sin embargo, dicha incorporación varía según el tiempo generacional de cada especie (Winemiller & Rose 1992). Por ejemplo, si la inundación ocurre de forma irregular, es probable que las especies efímeras como los oportunistas (tiempo generacional corto) no vivan suficientemente tiempo para encontrar un período de inundación apropiado. En este caso, la longevidad podría ser considerada como un rasgo reproductivo ventajoso para especies dependientes de las inundaciones (e.g. los *peces blancos* o las especies periódicas), especialmente en sistemas caracterizadas por inundaciones de baja frecuencia, de tipo anual (King et al. 2003).

(c) Pendiente de subida y bajante: el grado de la pendiente ascendente y descendente del nivel hidrométrico afecta varios parámetros ecológicos en los peces. Mientras que los ascensos y descensos leves están generalmente asociados a un aprovechamiento exitoso de los recursos de la planicie inundada (Junk et al. 1989), cambios abruptos pueden afectar la reproducción de la fauna íctica de distintas formas. Suelen desviar de su destino adecuado a las larvas y huevos pelágicos o semi-pelágicos originados principalmente por especies de estrategia periódica o *peces blancos*; varias especies de *peces negros* toleran un cierto rango de profundidad y transparencia para sus nidos, y un aumento rápido del nivel del agua provoca cambios que sobrepasan el límite de tolerancia para completar la incubación de los huevos; las corrientes elevadas generadas por los descensos o ascensos abruptos del agua pueden barrer las larvas y huevos depositados sobre la vegetación por las especies fitófilas (Welcomme & Halls 2004). Además, un retroceso rápido de las aguas es comúnmente asumido por incrementar el riesgo de aislamiento de los peces en lagunas o arroyos temporarios, generando altas mortalidades durante la estación seca (Bonetto et al. 1969; Junk et al. 1989).

(d) Duración de la inundación: la prolongación del periodo de inundación de una planicie aluvial está habitualmente asociada con el aprovechamiento exitoso de sus recursos (zonas de alimentación y refugios) y al cumplimiento de las diferentes etapas reproductivas requeridas por las especies ícticas, e.g. migración, ritual de cortejo, desove e incubación de los

huevo y desarrollo de los estadios larvales (Junk et al. 1989). Sin embargo, la permanencia de niveles hidrométricos altos durante tiempos muy prolongados afectan la vegetación de la planicie (putrefacción), creando zonas de bajo tenor de oxígeno e incluso de anoxia, pudiendo reducir el reclutamiento anual de forma significativa, como por ejemplo en el río Mekong (Welcomme & Halls 2004) y en el río Paraná (Oldani 1990). La duración óptima para el reclutamiento de peces es entonces propia de cada sistema fluvial, y puede variar substancialmente de un río a otro. Por ejemplo, fue estimada a partir de seis semanas en el río Mississippi (Sparks et al. 1998), mientras es comúnmente mayor a seis meses en regiones tropicales (Welcomme 1985).

(e) Superficie de planicie inundada: el área inundada está relacionada a la intensidad de la inundación. El río crece e incrementa la conectividad en la planicie, aumentando el número y la diversidad de hábitats acuáticos disponibles para el desove y el crecimiento de las crías (Junk et al. 1989). La extensión de planicie inundada se relaciona entonces directamente a la producción íctica (Bayley 1991).

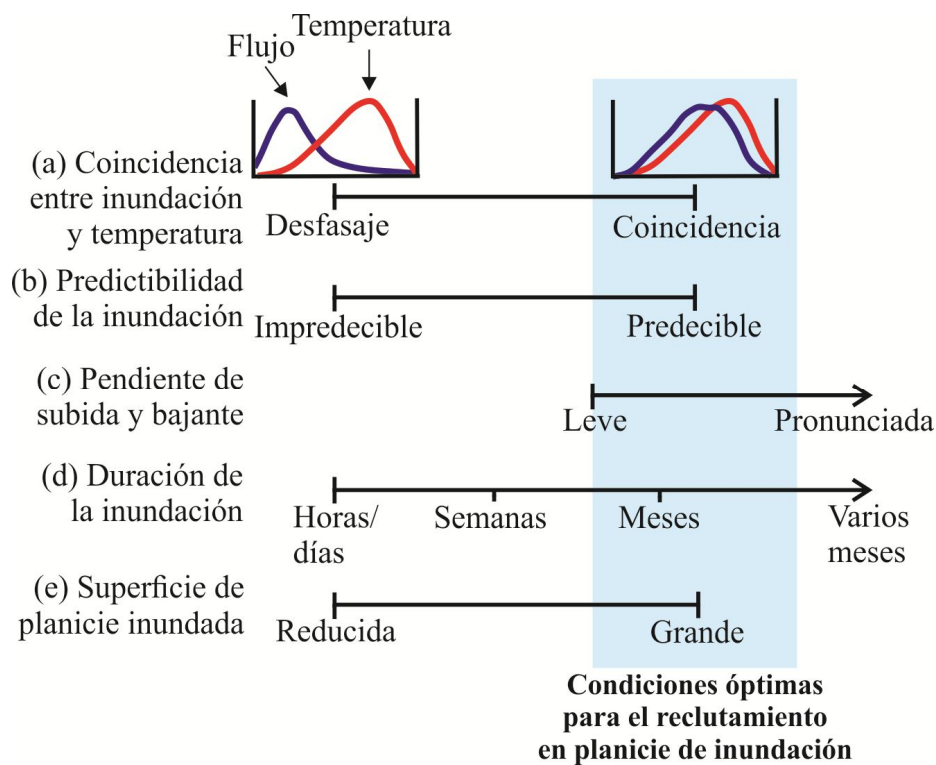


Figura 3. Modelo conceptual de las condiciones óptimas para el reclutamiento de peces en planicie de inundación (modificado de King et al. 2003).

Divergencias, adaptaciones forzadas

La relación estrecha entre las inundaciones y el éxito reproductivo, y por ende el reclutamiento, domina generalmente las corrientes en ecología de ríos de planicie (Winemiller 2005). En latitudes bajas donde las fluctuaciones anuales de las temperaturas y del fotoperiodo son leves, y el ciclo hidrológico caracterizado por un régimen estacional, la mayoría de las especies adaptan sus estrategias reproductivas con el fin de aprovechar los beneficios de las inundaciones, tal como lo describen Junk et al. (1989) al proponer el Concepto de Pulso de Inundación (FPC por sus siglas en inglés).

Alejándose de los trópicos, los cambios de la duración diaria de luz y de la temperatura a lo largo del año se vuelven más importantes, lo que complejiza la relación

comunidad biótica/condiciones ambientales. Como la reproducción de los peces es más estacional en zonas con mayores fluctuaciones térmicas (Munro 1990), las primeras etapas del ciclo de vida de muchas especies se limitan al período más cálido del año (Tockner et al. 2000, King et al. 2003). Si bien las inundaciones originadas por deshielo o precipitaciones locales coinciden con el aumento de las temperaturas de primavera en muchas regiones templadas (Winemiller 2005), muchos sistemas fluviales no presentan esta coincidencia.

A modo de ejemplo, en ciertos sectores del sistema de río-planicie Murray-Darling en Australia, las inundaciones son impredecibles y en épocas del año que no coinciden con las altas temperaturas. Varias especies desencadenan entonces el desove durante los períodos de bajos niveles de agua pero con altas temperaturas, lo que llevó a la consideración de la hipótesis de reclutamiento en aguas bajas (*Low Flow Recruitment Hypothesis* LFR, Humphries et al. 1999). Zeug & Winemiller (2008) sugirieron que la dinámica de reclutamiento de la mayoría de los peces de la planicie aluvial del río Brazos (Sur de Estados Unidos) también se ajustaría a los postulados de la LFR.

En Europa y Estados Unidos, más del 90% de las planicies de inundación fue transformado en terrenos *cultivables* (i.e. desecado para el uso agrícola, industrial y urbano) y, por lo tanto, funcionalmente extinguido (Tockner & Stanford 2002). El balance entre la importancia de la planicie aluvial vs su cauce principal está totalmente modificado, y el pulso de inundación cumple una función ecológica esencialmente restringida a los ambientes lóticos.

Por ejemplo, las inundaciones generan cambios sedimentológicos relevantes para las especies que desovan en el fondo de los ríos, o de los lagos (Wantzen et al. 2008), generando hábitats adecuados para el desove de muchas especies (e.g. limpieza de las gravas para los salmónidos y de las superficie del substrato rocoso para la adherencia de los huevos de los ciprinidos). Sin embargo, las especies que buscan zonas inundadas para el desarrollo de sus crías (e.g. el lucio *Exos lucius* y la carpa común *Cyprinus carpio*) tienen que adaptarse a hábitats dentro del cauce principal, menos apropiados para este tipo de estrategia reproductiva. En consecuencia, la heterogeneidad de hábitats dentro del cauce principal resulta ser de primer importancia para el desarrollo del ciclo de vida de las especies (Lamouroux et al. 2002). El micro-hábitat hidráulico juega entonces un papel determinante, que de hecho puede tener una importancia mayor a los cambios de temperatura o de nivel de oxígeno (Blanck et al. 2007).

Estos ejemplos muestran que los procesos que rigen el reclutamiento de peces resultan muy dependientes del estado ambiental de cada sistema fluvial (natural o modificado por el hombre), lo cual influencia las estrategias de vida de las especies.

1.4. Una diversidad íctica dinámica

Como respuestas adaptativas al ambiente donde residen, las especies han desarrollado, entre otros caracteres, una morfología específica la cual, junto con las características del ambiente, les permiten cumplir una función bien particular. La locomoción y la alimentación ofrecen buenos ejemplos de la relación *forma del cuerpo-función ecológica*. Por ejemplo, la orientación relativa de la boca indica la posición que las especies ocupan en la columna de agua para alimentarse (Figura 4) y las características de la dentición informan de la dieta. La forma del cuerpo (fusiforme, alto, comprimido) y la forma y tamaño de las aletas pueden aportar también información sobre la capacidad y estilo de natación de las especies.

Esta relación entre la forma del cuerpo y su función en el ecosistema es generalmente considerada como *morfología funcional* (Helfman et al. 2009) o *ecomorfología* (Winemiller 1992), y permite inferir sobre varios aspectos de los nichos ecológicos que ocupan las especies (Winemiller 1991).

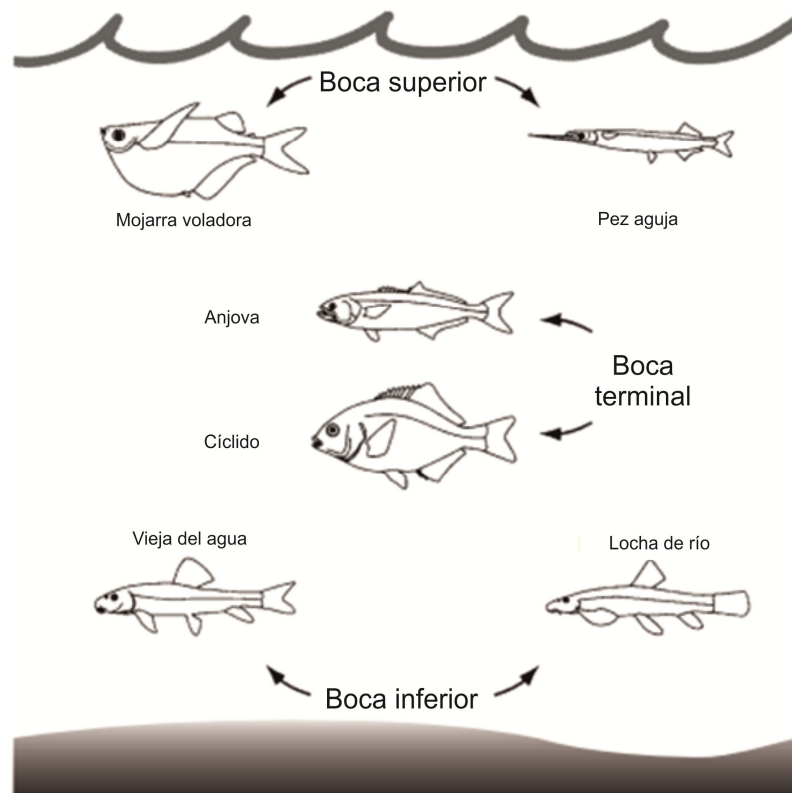


Figura 4. Correspondencia entre la posición de la boca, los hábitos de alimentación y la ubicación en la columna de agua. Peces con bocas superiores viven y se alimentan cerca de la superficie mientras que los peces con bocas inferiores raspan generalmente algas o se alimentan sobre el fondo. Peces con bocas terminales se alimentan generalmente en la columna de agua de otros peces o zooplancton, pero pueden también alimentarse en superficie y sobre el fondo (Helfman et al. 2009).

En planicies de inundación, la gran diversidad de hábitats genera una heterogeneidad espacial marcada de la estructura de los ensambles de peces (Arrington & Winemiller 2006, Zeug & Winemiller 2008). Por ejemplo, factores ambientales como la profundidad del agua, la concentración en nutrientes disueltos (Winemiller et al. 2000 en el río Brazos, Estados Unidos), la transparencia o la cobertura vegetal (Scarabotti et al. 2011 en el río Paraná, Argentina) han resultado buenos predictores de la diversidad de especies y abundancia de peces. Sin embargo, la variación de la conectividad en la planicie de inundación, estrechamente vinculada a variabilidad hidrológica, genera cambios dinámicos y continuos en el hábitat, y por lo tanto en sus componentes físicas y químicas, que repercuten sobre la estructura de los ensambles de peces.

Durante bajos niveles de agua, o *condiciones de estiaje*, una gran proporción de los cuerpos lénticos se desconectan de los cuerpos lóticos, y las condiciones ambientales pueden volverse adversas para la fauna que los habita. La disponibilidad de refugio y zonas de alimentación disminuye, aumentando la competencia inter e intra-específica y la depredación. Es también muy común encontrar concentraciones en oxígeno muy bajas y temperaturas muy elevadas durante la estación cálida, creando condiciones ambientales tolerables solamente para algunas especies (Welcomme 1985).

Siendo sistemas abiertos, los ambientes lóticos de la planicie de inundación son generalmente bien oxigenados, lo que genera desplazamientos de especies desde los cuerpos lénticos hacia los lóticos durante los estados hidrométricos bajos, relacionados a la búsqueda de refugio y alimento (Junk & Wantzen 2004). Sin embargo, la velocidad del agua y la turbulencia son factores que pueden restringir su uso a especies adaptadas a este tipo de condiciones hidráulicas.

Durante la crecida del río, el agua ingresa en la planicie y va conectando los ambientes entre sí, oxigenando los más aislados (si la creciente es de suficiente magnitud) y abriendo nuevas zonas que pueden ser aprovechadas por la fauna íctica con fines alimenticios o reproductivos; se originan desplazamientos desde los ambientes lóticos hacia los ambientes lénticos de la planicie (Junk et al. 1989). Los ensambles ícticos que residen en los diferentes cuerpos de agua de la planicie (permanentes, temporarios) pueden desplazarse continuamente de uno al otro, lo que complejiza los procesos de estructuración espacial. La relación entre el tipo de hábitat y la estructuración de los ensambles ícticos se vuelve entonces más impredecible en una escala de tiempo intra-anual (Winemiller 1996), y como se discutió previamente los patrones ecomorfológicos responden difícilmente a un único factor. Por ejemplo, en el Alto Paraná se asociaron más con la estructura trófica que con el hábitat (Oliveira et al. 2010); piscívoros e insectívoros mostraron cuerpos generalmente comprimidos y aleta anal desarrollada mientras que los insectívoros y detritívoros se caracterizaron por tener cuerpos más deprimidos y aletas caudal, pélvica y pectoral desarrolladas.

La consideración de los procesos de conexión y desconexión hidrológica de los ambientes de la planicie de inundación son entonces de primer importancia en el estudio de los patrones de estructuración de la fauna íctica, i.e. la diversidad, la abundancia relativa y la riqueza de especies de un sector de la planicie van a depender fuertemente de los grados de conectividad hidrológica.

2. ECOLOGÍA ÍCTICA EN EL RÍO PARANÁ

2.1. El Paraná Medio en el contexto de su cuenca

La cuenca del río de La Plata, una de las mayores del mundo, abarca una superficie de cerca de 3.100.000 km², y se extiende por los territorios de 5 países de Sudamérica: Argentina, Brasil, Bolivia, Paraguay y Uruguay (Paoli et al. 2000). Este macrosistema está constituido por tres grandes unidades hidrográficas, el río Paraguay, el río Paraná y el río Uruguay (Figura 5).

Debido a su extensión, el río Paraná se divide generalmente en tramos. Aquí, usaremos una delimitación basada esencialmente en la hidrología de cada tramo, incluyendo los cambios hidro-sedimentológicos e hidráulicos asociados (Paoli et al. 2000). Se considera como *Paraná Superior* la cuenca del río Paraná hasta la confluencia con el río Paraguay (abarca al Alto Paraná y Paraná Superior, subdivisión ésta que suele adoptarse en parte de la bibliografía, por ejemplo en Bonetto et al. 1981); el tramo siguiente se denomina como *Paraná Medio* desde la confluencia citada hasta el ápice del delta superior, localizado algo al sur de la ciudad de Rosario; el último tramo, el *Paraná Inferior* se extiende desde ese sitio hasta la desembocadura del río Paraná en el delta del río de La Plata (ver Figura 5).



Figura 5. Cuenca del río de La Plata, representando a los principales ríos: el río Uruguay, el río Paraguay y el río Paraná (dividido por tramos: Paraná Superior, Medio e Inferior).

Diferencias "Paraná Medio vs Aguas arriba"

A fines de la década del 60, el Paraná Superior (esencialmente en Brasil), sufrió por lo menos dos cambios importantes: cambios en el uso de la tierra, en especial la deforestación, que pudieron haber aumentado los niveles de escurrimiento (Tucci 1997); y una excepcional intensificación de las construcciones de represas hidroeléctricas (Agostinho et al. 2009). Este último provocó una regulación de los caudales y un fuerte impacto sobre la continuidad ecológica en la cuenca brasilera del Paraná Superior (Agostinho et al. 2004). Hoy en día, un último sector de la planicie de inundación permanece libre de represas (230 km de largo y 20 km de ancho aprox.), en donde los peces migradores pueden realizar sus desplazamientos reproductivos típicos (Agostinho et al. 2008).

El represamiento en el Paraná Superior redujo también por mucho la carga de sedimento suministrado al Paraná Medio, dicha disminución fue estimada al 60% (Amsler

2006; Amsler & Drago 2009). Actualmente, de los 110 millones de toneladas de sedimento fino (limos y arcillas) que traslada el Paraná Medio cada año en promedio (la llamada “carga de lavado”), el 90% está suministrado por el Bermejo a través del río Paraguay; este sedimento le otorga el color marrón característico a sus aguas (Amsler & Drago 2009). En la época de máximos aportes (noviembre-abril de cada año hidrológico), se produce un acentuado contraste de transparencia del agua en las confluencias Bermejo-Paraguay y Paraguay-Paraná como consecuencia directa de las diferentes cargas de sedimento (Figura 6).

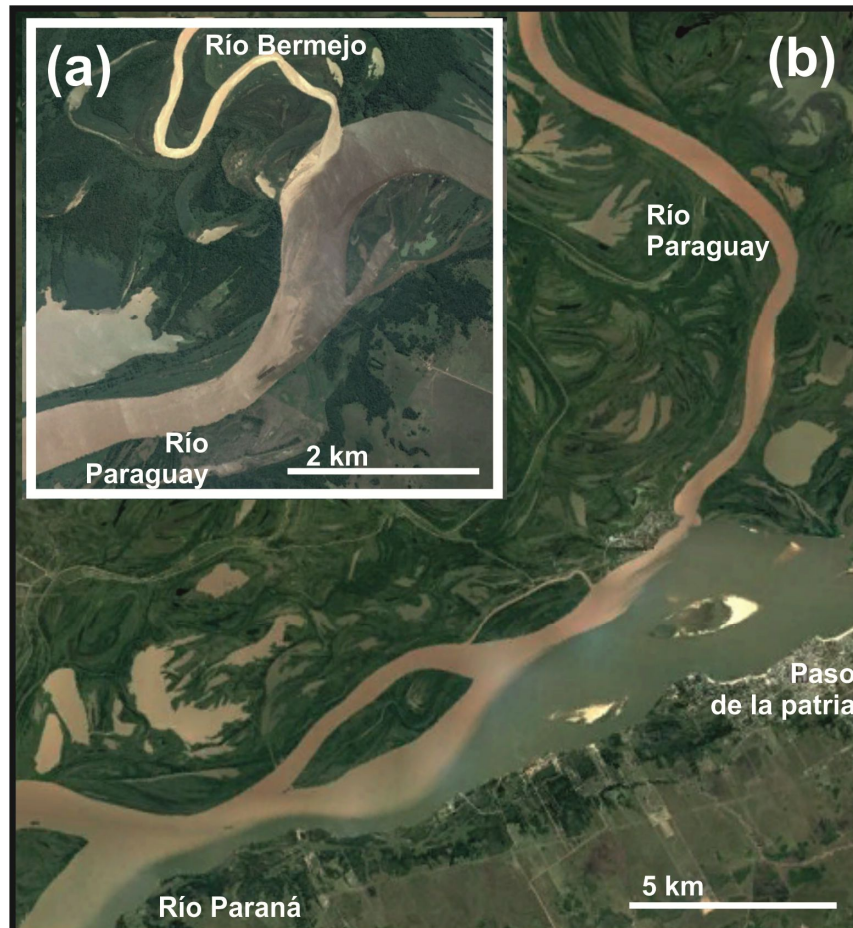


Figura 6. Efecto de la carga de sedimento fino sobre la coloración de las aguas en las confluencias (a) del río Bermejo con el río Paraguay y (b) del río Paraguay con el río Paraná.

Respecto a los caudales que aportan los ríos Paraguay y Paraná Superior al Paraná Medio, aunque las dos cuencas tienen áreas equivalentes, el régimen hidrológico del Paraná Medio está en gran medida gobernado por las variaciones de las precipitaciones tropical/subtropicales de la cuenca del Paraná Superior. En efecto, mientras el Paraguay aporta un caudal promedio anual de $3.800 \text{ m}^3/\text{s}$ al Paraná Medio, el Paraná Superior suministra aproximadamente $12.400 \text{ m}^3/\text{s}$ (Giacosa et al. 2000).

Los procesos ecológicos difieren de acuerdo a las condiciones ambientales de cada tramo. La presencia de represas hidroeléctricas (Paraná Superior) o no (Paraná Medio, río Paraguay), la diferencia de latitud y por ende de clima/temperatura (Paraná Medio vs Paraná Superior y río Paraguay), los caudales y los parámetros físicoquímicos en cada caso, son cuestiones que demuestran las diferencias ambientales que existen dentro de la cuenca del río de La Plata, habituales en toda gran cuenca hidrográfica, y que evidencian la necesidad de tomar las informaciones con cuidado según su proveniencia.

Las inundaciones en el Paraná Medio

Paoli y Cacik (2000) analizaron la estacionalidad de los picos de crecidas entre 1904 y 1998 a partir de los caudales registrados a la altura de la ciudad de Corrientes (módulo = 17.000 m³/s). Resaltaron la recurrencia de dos períodos de crecidas anuales; uno correspondiente a los aportes del Paraná Superior (febrero-marzo), y otro debido tanto a crecidas del río Paraguay desfasadas por el efecto de embalse del Gran Pantanal (conocido como *repunte del pejerrey*), como a crecidas violentas y cortas del río Iguazú (trimestre mayo-junio-julio). Se puede observar en el gráfico del régimen medio del río Paraná a la altura de Santa Fe (Figura 7) que los períodos que presentaron los mayores niveles hidrométricos desde 1930 hasta la actualidad coincidieron con las épocas de las mencionadas crecidas. En cuanto a los caudales menores, se observan generalmente entre Agosto y Octubre en el Paraná Medio, debido a las bajas precipitaciones durante los meses de Agosto y Septiembre en el Paraná Superior (Paoli et al. 2000; Figura 7).

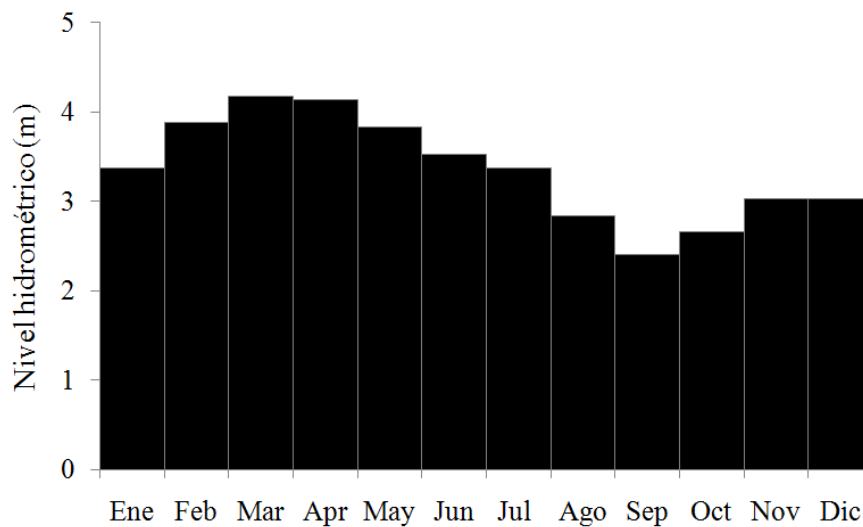


Figura 7. Media mensual de las alturas hidrométricas en el tramo medio del río Paraná entre 1930 y 2016 (escala de Puerto Santa Fe).

Paoli y Cacik (2000) realizaron también un análisis comparativo de los hidrogramas de las principales crecidas. En general se producen dos tipos de crecidas en el río Paraná: (i) aquellas de subida relativamente rápida, empuntadas, generalmente con un pico importante y de corta duración aún cuando se hayan presentado picos precedentes (estos picos tienden a ocurrir más frecuentemente en mayo-junio-julio); (ii) aquellas de mayor volumen y duración, con subidas más lentas, con uno o más picos importantes que se presentan sucesivamente (más frecuentes en febrero-marzo). La duración de las crecidas analizadas por los autores citados varían en general entre uno y cuatro meses.

A continuación, se dan a conocer las principales crecientes del río Paraná registradas (picos, fechas de ocurrencia y duraciones) según los niveles hidrométricos en Puerto Santa Fe (Tabla 2). Dentro de la tabla, se incluyen las dos grandes crecidas que se registran durante el período de estudio a fin de contextualizarlas entre los más grandes eventos en más de 110 años de registros. Nótese que si bien la creciente de 1982/83 fue largamente la de máxima duración, no alcanzó en Santa Fe los niveles más altos registrados (7,72 m en 1905 y 7,43 m en 1992). Cabe señalar asimismo que este evento tuvo otros picos algo menores que el máximo en el transcurso de 1982 y 1983: 6,95 m el 28/12/82, 7,03 m el 17/03/83 y 7,11 m el 6/06/83.

Tabla 2. Niveles máximos y duraciones de las principales crecientes registradas en el río Paraná entre 1905 y 2016.

Año/s	Nivel máximo y fecha	Duración aproximada ^(*)
1905	7,72 m (15/06/05)	9 meses (1/01/05-23/09/05)
1966	6,94 m (17/03/66)	5 meses (29/12/65-1/06-66)
1982/83	7,34 m (8/07/83)	15 meses (6/12/82-11/03/84)
1992	7,43 m (22/06/92)	5 meses (9/04/92-12/09/92)
1997/98	7,26 m (2/05/98)	9 meses (25/10/97-23/07/98)
2009/10	6,02 m (10/02/10)	6,5 meses (18/11/09-30/05/10)
2015/16	6,60 m (5/01/16)	7 meses (13/12/15-17/07/16)

(*) Para estimar las duraciones se consideró el momento en que las aguas comenzaron a inundar la planicie aluvial adyacente en la zona. Ese momento corresponde a un nivel promedio aproximado de 4,50 m en el hidrómetro de Santa Fe. De hecho existen otros criterios para establecer la duración de una creciente, véase por ejemplo Paoli y Cacik (2000), pero ninguno de ellos contradice el resultado anterior.

2.2. Investigaciones pioneras

En el Paraná Superior

A modo de introducción, cabe destacar especialmente, a los estudios pioneros centrados en las migraciones de peces en el río Paraná, realizados por Godoy en las décadas de los 40-50-60 (ver Godoy 1975, vols. I, II, III y IV). Empezó sus investigaciones en 1943 y realizó con su equipo de trabajo 27.000 marcaciones de peces entre 1954-1963 en el Paraná Superior (más del 10% de las marcaciones fueron devueltas). Sus estudios se centraron en el sistema *río Mogi Guassu, río Pardo y tramo medio del río Grande* (Figura 8). Fue el primero en marcar peces en América Latina (Godoy 1957).

Durante esos años, demostró el carácter claramente reofílico de varias especies paranaenses de estrategia periódica tal como la boga *Leporinus obtusidens* (ahora *Megaleporinus obtusidens*), el sábalo *Prochilodus scrofa* (ahora *P. lineatus*), el dorado *Salminus maxillosus* (ahora *S. brasiliensis*) o el bagre amarillo *Pimelodus clarias* (ahora *P. maculatus*), y evidenció que el acto reproductivo estaba relacionado con la periodicidad de las migraciones anuales. Aclaró la coexistencia de las migraciones por un lado, ascendentes, reproductivas y de larga distancia hacia el área de reproducción (este momento de reproducción es conocido como *piracema* en Brasil, literalmente *época de subida y abundancia de peces*, palabra incorporada en el glosario biológico de peces brasileños desde Ihering, 1929), y por otro lado, descendentes y tróficas hacia el área de alimentación en donde los peces encuentran alimentos y mejores condiciones ambientales para el crecimiento. La distancia que separa la zona de reproducción (parte superior del río Mogi Guassu) de la zona de alimentación (tramo medio del río Grande) alcanza aproximadamente 600 km, o sea que los peces migradores de este sistema fluvial desarrollan recorridos anuales de aproximadamente 1200 km (ver Figura 8).

Godoy sintetizó, a partir de la experiencia adquirida, determinadas condiciones endógenas y exógenas necesarias a los peces migradores para el acto reproductivo. A modo de ejemplo, notó que los desoves se observaron esencialmente entre noviembre y enero, con temperaturas entre 24-28°C, pH entre 7-7.30 y nivel del agua creciendo (nunca se observaron desoves con niveles estables o decreciendo). Observó que desde fin de setiembre hasta fin de diciembre, muchos de los cardúmenes (a veces formados por 100.000 a 160.000 peces), alternativamente, llegan donde comienza el área de reproducción, siguen migrando aguas arriba por el río para la preparación y maduración final de los ovarios y testículos, esperando

el momento exacto para desovar, es decir cuando los peces y las condiciones ambientales están sincronizados. Notó también que los peces empiezan a desovar en general a la tarde, cuando el río Mogi Guassu presenta las mayores temperaturas del día, y que los cardúmenes no desovan una sola vez sino que pueden hacerlo varias veces por temporada de reproducción, según diversos estímulos, sobre todo relacionados con el aumento del nivel del río.

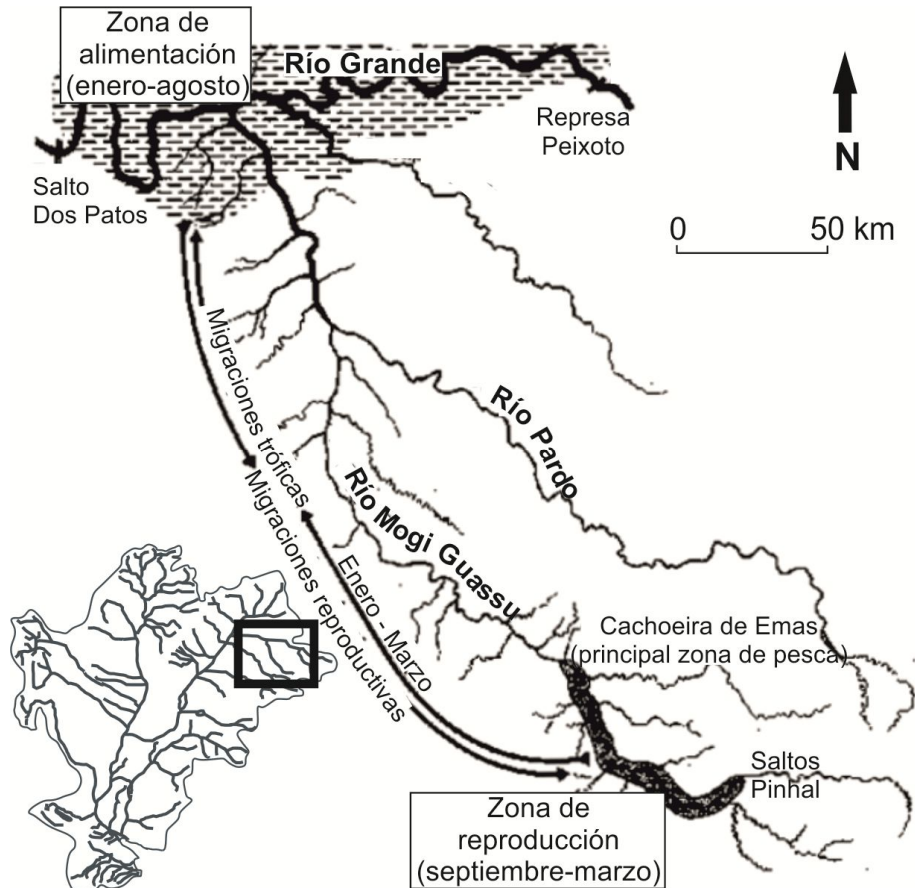


Figura 8. Esquema sintético de las migraciones de peces en el sistema fluvial incluyendo a los ríos Mogi Guassu, Pardo y Grande (modificado de Godoy 1975).

Este último punto es clave para el cumplimiento reproductivo, pues la hidratación de los huevos ocurre aproximadamente cinco minutos después de la fecundación (en el caso de las especies que poseen huevos pelágicos, cada óvulo aumenta su tamaño de dos a cuatro veces en relación al diámetro original, lo que origina el ascenso de los huevos hacia la superficie del agua); como resultado, millones de huevos hidratados derivan y eclosionan en el río (generalmente desde 12 a 24 horas después de la fecundación según Nakatani et al. 2001), y la corriente fluvial en crecida permite a las larvas alcanzar las lagunas marginales donde comienzan a alimentarse después de algunos días.

Se destacó claramente en este subsistema del Paraná Superior, que los peces migradores necesitan la dinámica del río para desovar, para la fecundación de los óvulos y para la incubación de los embriones; pero las larvas necesitan la quietud de las lagunas marginales, pues es principalmente en estos ambientes donde se desarrollan el fito- y zooplancton, el micro-alimento necesario a los primeros estados de crecimiento larval. De este modo, por primera vez en Sur América, se demostró el estrecho vínculo que existe entre los peces migradores, las fluctuaciones hidrológicas y los procesos de conectividad en sistemas fluviales *ríos/planicies*.

En el Paraná Medio

En la década de los 60, Bonetto y colaboradores siguieron los pasos de Godoy e implementaron marcaciones de peces en el Paraná Medio e Inferior (Bonetto 1963; Bonetto & Pignalberi 1964; Bonetto et al. 1971); fueron los segundos en América Latina en utilizar este procedimiento. Cabe señalar aquí el cambio de escala entre, por un lado, el sistema fluvial estudiado por Godoy caracterizado esencialmente por un cauce único relativamente pequeño bordeado de algunas lagunas marginales y, por otro lado, el Paraná Medio e Inferior que presentan un cauce principal trenzado, ancho y numerosos cauces secundarios, arroyos y cuerpos lénticos de diversos tipos que componen un valle aluvial variando entre 25 y 40 km de ancho. A esto se suma la alta turbidez de las aguas en estos dos tramos, derivadas del comportamiento sedimentológico ya descrito. Sin dudas, la complejidad de los procesos migratorios y su dificultad para llegar a observarlos, se ve notoriamente incrementada en estos sectores del río Paraná.

Sin embargo, mediante más de 10.000 marcaciones de peces, Bonetto y sus colaboradores establecieron que una porción de las especies ícticas del Paraná Medio (generalmente las mismas especies o especies del mismo género que las estudiadas por Godoy), realizan migraciones periódicas similares, pero que cubrirían una extensión espacial y temporal sumamente variada. Uno de estos movimientos, río arriba, observado principalmente en los dorados *S. brasiliensis* y sábalos *P. lineatus*, puede resultar muy extenso y bien definido. Empezaría en el inicio de las crecidas anuales típicas (cerca de noviembre en el Paraná Medio, Bonetto et al. 1971), indicando el comienzo del periodo de reproducción de las especies migradoras de esta región y terminaría una vez alcanzada la zona de desove (Figura 9).

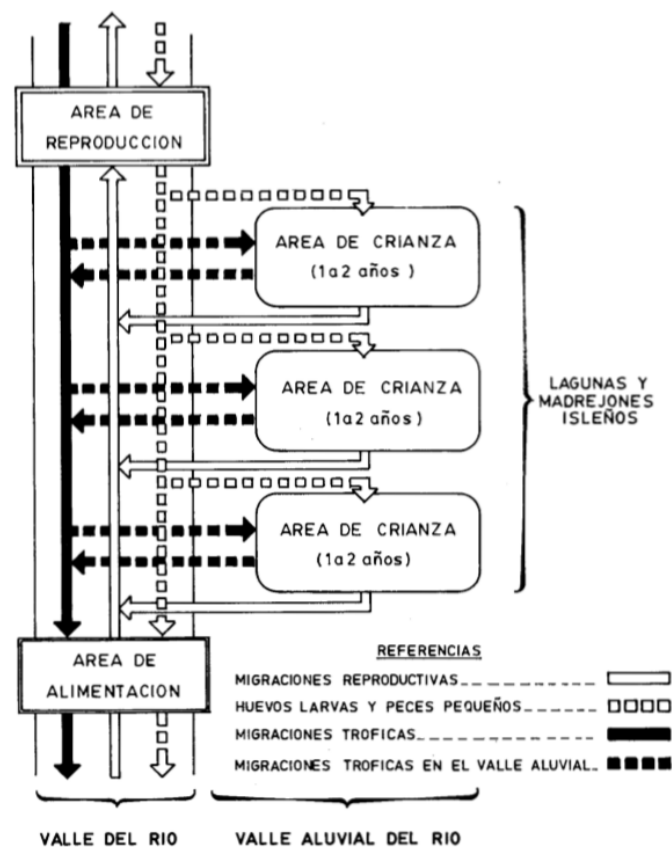


Figura 9. Esquema de los movimientos migratorios más característicos observados en el Paraná Medio (de Bonetto et al. 1981).

Sobre la base de resultados de varios muestreos de peces en lagunas de la planicie de inundación durante condiciones hidrológicas cambiantes, Bonetto et al. (1965, 1970) sugirieron que los peces migradores no encuentran las condiciones adecuadas para reproducirse en los ambientes lénticos y aprovecharían la crecida del río para salir y desovar en aguas abiertas, tal como ocurre en el Paraná Superior. Los juveniles de ciertas especies migradoras, resultado de estos nuevos *stocks*, colonizan luego las lagunas de la planicie con fines alimenticios, lo que explicaría las clases específicas de tamaño por especie que encontraron allí. Una síntesis de estos aportes, esencialmente inspirada de observaciones sobre el sábalo y el dorado en el Paraná Medio, fue presentada por Bonetto et al. en 1981 (ver Figura 9).

2.3. Enfoque sobre las especies comerciales

Siguiendo las migraciones

Durante las décadas que siguieron a las investigaciones pioneras, se buscó profundizar el conocimiento ecológico, especialmente de las especies de mayor interés comercial de la cuenca del río de La Plata, las cuales en su gran mayoría son especies migradoras. Mediante experiencias de marcación y recaptura y análisis de capturas comerciales, se obtuvo una visión más abarcadora de las dinámicas reproductivas de ese tipo de peces dentro de la cuenca (Figura 10). Esas especies, según las condiciones ambientales prevalecientes, desarrollan patrones migratorios bien especificados.

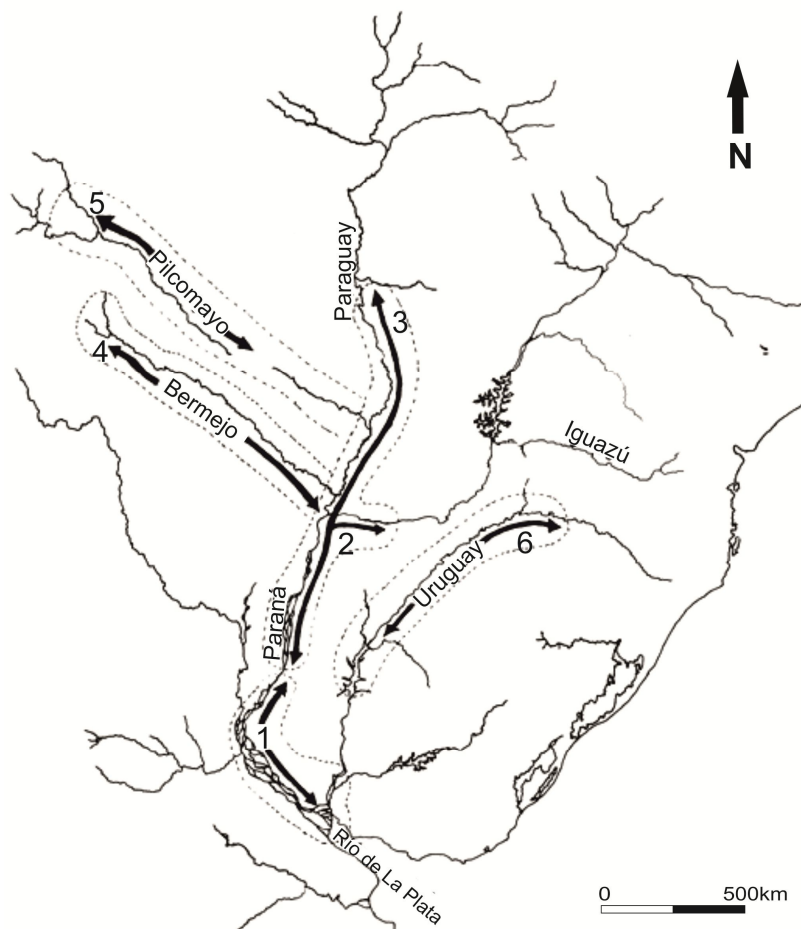


Figura 10. Principales circuitos de desplazamiento de los peces migratorios de la baja cuenca del Plata identificados por experiencias de marcación y recaptura y análisis de capturas comerciales (Espinach Ros & Delfino 1993).

Por ejemplo, el ciclo migratorio anual en el extremo meridional de la cuenca del río de La Plata incluye movimientos ascendentes en otoño hasta el Paraná inferior, y medio, donde los adultos se reproducen, y movimientos de retorno en primavera, al área trófica constituida por los tramos inferiores del Paraná, el Río de la Plata y el tramo final del río Uruguay (Espinach Ros et al. 1982, 1986, 1990). Posiblemente, las bajas temperaturas en otoño e invierno, y el gradiente térmico entre las aguas del río Paraná y el Río de la Plata, pueden representar un factor importante en la determinación de la cronología de las migraciones (Sverlij et al. 1993; Figura 10[1]).

En el río Paraguay (debido al efecto regulador del Pantanal) y en el río Uruguay, la época de reproducción (primavera-verano) está desfasada en relación con el ciclo hidrológico y coincide con el período de aguas bajas (Figuras 10[3] y 10[6]). Es posible que en estos casos la actividad reproductiva sea desencadenada por picos de creciente secundarios (Espinach Ros & Delfino 1993). En el río Pilcomayo, tributario del río Paraguay (Figura 10[5]), las migraciones reproductivas se producen en invierno y principios de la primavera entre las áreas de alimentación ubicadas en las extensas áreas inundables de los tramos inferiores del río y el tramo andino, con un recorrido estimado en unos 450 km (Bayley 1973).

Se advierte que el patrón ampliamente generalizado del ciclo reproductivo de las especies migradoras (Bonetto et al. 1981, Welcomme 1985, Junk et al. 1989), que dan cuenta de cardúmenes desplazándose aguas arriba hacia las zonas de reproducción en coincidencia con la crecida y el aumento de las temperaturas, tendría varias alternativas en la cuenca del río de La Plata. Aparentemente aquel patrón se aplica mejor en los tramos medio y superior del río Paraná. Sin embargo, varias investigaciones resaltan que aún en el Paraná Medio, los patrones migratorios no son tan fácilmente generalizables.

Bonetto et al. (1981) notan, para varias especies migradoras, que los ejemplares parecen haber permanecido en el mismo sitio de marcación a lo largo de periodos prolongados de tiempo, o solo haber realizado recorridos muy reducidos. Este comportamiento, los llevó a considerar a las poblaciones de peces migradores como integradas por ecotipos que actúan como *migradores activos* y *migradores pasivos*. Es decir que contarían, por un lado, con grupos que realizan importantes recorridos para reproducirse conforme al patrón generalizado y, por otro lado, con grupos que alcanzan a multiplicarse y mantener sus poblaciones dentro de un espacio vital bastante más reducido, aunque al parecer siempre con el requisito que se trate de aguas lóxicas. Las proporciones correspondientes a los *migradores activos* y *pasivos* variaría con las especies y probablemente con las áreas o tramos de los ríos, como parecen acreditarlo las diferencias en los resultados obtenidos por Bonetto y colaboradores con los obtenidos en el Paraná Superior por Godoy (no encontró casos de *migradores pasivos*).

Con foco sobre el sábalo, *P. lineatus*, Quiros & Cuch (1989) reanalizaron los datos de marcaciones de Bonetto et al. (1971), Bonetto & Pignalberi (1964), y Espinach Ros et al. (1982). Observaron que el patrón de recapturas de sábalos inicialmente capturados en lagunas o cauces secundarios de la planicie muestra que las migraciones aguas arriba son movimientos cortos por el cauce con posteriores reentradas en la planicie o por los afluentes y cauces secundarios, lo que apoya de cierto modo el concepto de *migradores pasivos* expresado por Bonetto et al. (1981). Por otro lado, los sábalos del cauce principal y del río de La Plata siempre se recapturaron en el cauce principal.

Estos resultados llevan a considerar el carácter no aleatorio de las migraciones; Godoy (1975) en el Paraná Superior definió este concepto de periodicidad migratoria en direcciones

no aleatorias con mayor grado de detalle. Demostró que los peces que habían capturado en el área de reproducción y que trasplantaron directamente en el área de alimentación tuvieron tendencia a encontrarse de vuelta en la zona de reproducción los años siguientes. Como caso excepcional, un sábalo fue recapturado en el mismo lugar de reproducción, durante 3 años consecutivos en fechas muy cercanas.

Reclutamiento y fluctuaciones hidrológicas/térmicas

A partir de datos de pesca comercial (analizando el estado de maduración de los ejemplares) y capturas de larvas, Oldani y Oliveros (1984) pudieron observar que las especies migradoras como el surubí (*Pseudoplatystoma corruscans*) y el dorado (*S. brasiliensis*) se reproducirían exclusivamente en la parte alta del río Paraná mientras que otros, como el sábalo (*P. lineatus*), la boga (*M. obtusidens*), el amarillo (*P. maculatus*) y el cucharón (*Sorubim lima*), lo harían, además, en la porción media. Según Oldani (1990) los grandes depredadores, que generalmente tienen alta tasa de crecimiento, probablemente han desarrollado esta estrategia reproductiva de desove aguas arriba a fin de sincronizar y aprovechar la mayor disponibilidad de larvas, esencialmente del sábalo, especie dominante en el Paraná.

Se realizaron también estimaciones de las variaciones en densidad de peces mediante eco-sondaje y pesca de control en lagunas con redes enmalladoras en el Paraná Medio; se observó y confirmó lo mencionado por Bonetto et al. (1965, 1970) en cuanto a que un aumento sostenido del nivel hidrométrico induciría las migraciones longitudinales del sábalo y, cuando el valle aluvial se inunda, los peces se introducirían en él con fines alimenticios, saliendo a los ríos solo para desovar (Tablado et al. 1988). Como hecho, en buena medida limitante de la función de las crecientes, si bien se observó la necesidad de inundación para el éxito reproductivo de los peces migradores, Oldani (1990) sugiere que la ocurrencia de crecientes excepcionales del tipo 1982-1983, que inundó la totalidad de la planicie del río Paraná durante casi un año, aumentó la pérdida natural de peces, desalentó la reproducción y aumentó el período crítico de las larvas.

Cabe citar también importantes resultados obtenidos en el tramo norte del Paraná Inferior. Se logró observar, a partir de una red cónica para capturar larvas de peces, que los picos de estas últimas pueden ocurrir entre noviembre y febrero coincidiendo con incrementos significativos del nivel del agua; los datos sugirieron que el ciclo de maduración de los peces migradores podría ser controlado por el fotoperiodo y la temperatura del agua mientras que el ascenso sostenido del nivel de las aguas dispararía la actividad reproductiva masiva (Fuentes & Espinach Ros 1998; Fuentes et al. 1998; Figura 11), tal como se observó en el Paraná Superior.

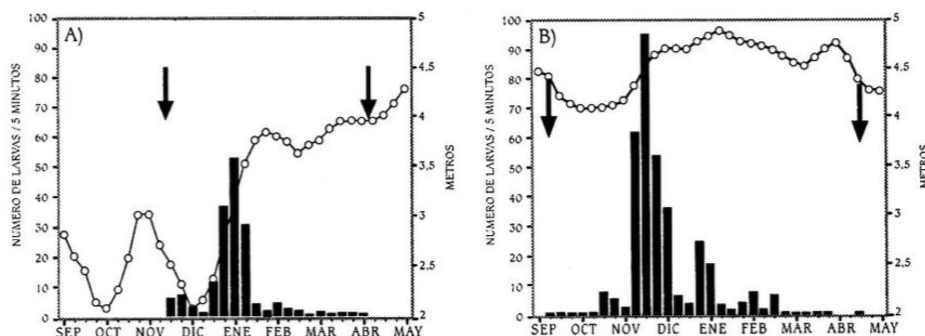


Figura 11. Variación de los valores semanales del flujo de larvas de sábalo (en barras) y de los niveles hidrométricos en el río Paraná Inferior a la altura de Zárate. A) 1991-1992, B) 1992-1993. Las flechas indican el periodo de muestreo (de Fuentes & Espinach 1998).

Sin embargo, resultados más recientes del mismo grupo de trabajo sugieren que el incremento sostenido de la temperatura del agua aún en situaciones extremas de bajante del río Paraná podrían estimular también la actividad reproductiva (Spinetti & Espinach Ros 2005). Este fenómeno se observó en el período 2003-2004, cuando se detectaron picos de abundancia de larvas en deriva durante periodos de temperatura ascendente, a pesar de que el río estaba en bajante (Figura 12), lo que difiere substancialmente del sistema *río Mogi Guassu, río Pardo y tramo medio del río Grande*, donde no se ha observado ningún tipo de desove de especies migradoras cuando el río está bajando (Godoy 1975).

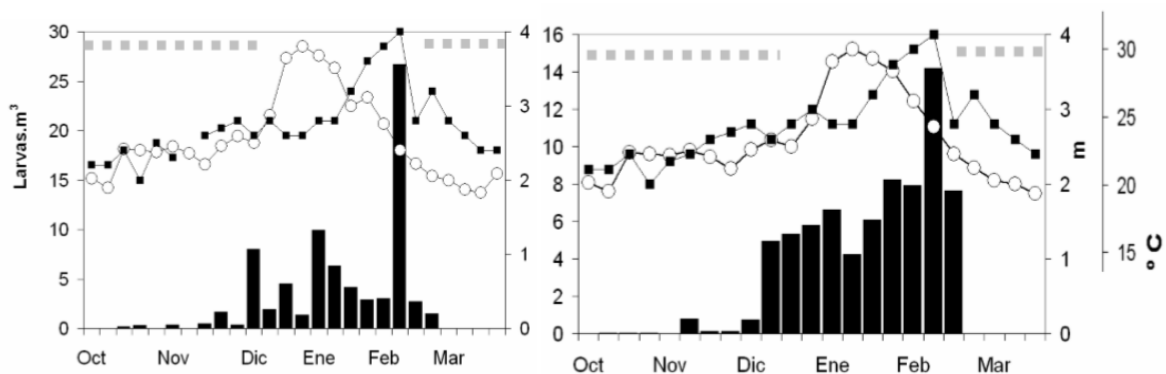


Figura 12. Variación temporal de la densidad de larvas de sábalo (barras, eje izquierdo) en el río Paraná Inferior a la altura de Brazo Largo y Zárate, del nivel hidrométrico (círculos blancos, eje derecho) y de la temperatura media semanal (cuadrados, eje derecho), en los períodos 2003-2004. Las barras punteadas indican el periodo de escasa conexión del río con las lagunas de la llanura de inundación (de Spinetti & Espinach Ros 2005).

Estos resultados ponen de relieve la importancia relevante de la temperatura del agua para las especies migradoras. Muestran también que si bien puede existir migraciones desde el río de La Plata hacia el Paraná Inferior con el fin de desovar durante el otoño (Figura 10[1]), existe también una importante actividad reproductiva durante el verano en el tramo inferior, en relación estrecha con los incrementos de temperatura y del nivel hidrométrico. Los procesos ecológicos relacionados a las especies migradoras son sin duda muy complejos, y estas décadas de investigaciones resaltan la dificultad que es entenderlos y describirlos en la escala de una cuenca de un tamaño tal como lo es la del río de La Plata.

2.4. Investigaciones recientes, una visión más integradora

En el Paraná Superior, la regulación del flujo por las represas ha modificado la estructura y el funcionamiento de la planicie de inundación, afectando negativamente la fauna íctica (Agostinho et al. 2000; 2003). La proporción de especies migradoras declinó drásticamente en las zonas impactadas por las represas y dio lugar a peces de menor valor comercial (Agostinho et al. 2008).

No se intenta aquí discutir el impacto que las represas generan, puntualmente, sobre la ictiofauna del río Paraná. Se han efectuado y se siguen realizando numerosos y valiosos trabajos acerca de esta cuestión tan trascendente para la ecología (e.g. Bonetto et al. 1989; Quirós 1990; Oldani et al. 2001; Agostinho et al. 2004, 2008, 2009 & 2016; De Britto & Carvalho 2013). Sin embargo, se introduce esta parte con este tópico por la siguiente razón: las alteraciones de los ecosistemas y, más precisamente, los cambios estructurales en los ensamblajes ícticos que se observaron en las zonas impactadas por las represas, impulsaron una nueva mirada científica desde el comienzo de los 90. Hasta esa fecha, los peces migradores, por su alto valor comercial, acaparaban la casi totalidad de los estudios ecológicos. A partir de

ese momento, las investigaciones en el río Paraná estuvieron dirigidas a estudiar su comunidad íctica desde un punto de vista más integrador.

Diversidad de estrategias reproductivas

En Brasil, se desarrollaron esfuerzos importantes para comprender la ecología reproductiva de la comunidad íctica del Paraná Superior (Miyamoto 1990, Vazzoler & Menezes 1992, Agostinho et al. 1995, Vazzoler 1996, Suzuki et al. 2002, Agostinho et al. 2003, Suzuki et al. 2004). Si bien presenta varios puntos en común con las clasificaciones propuestas por Winemiller (1989), y por Welcomme (1985) y Regier et al. (1989), se planteó una variante que presenta a las estrategias reproductivas según dos grandes grupos (Figura 13).

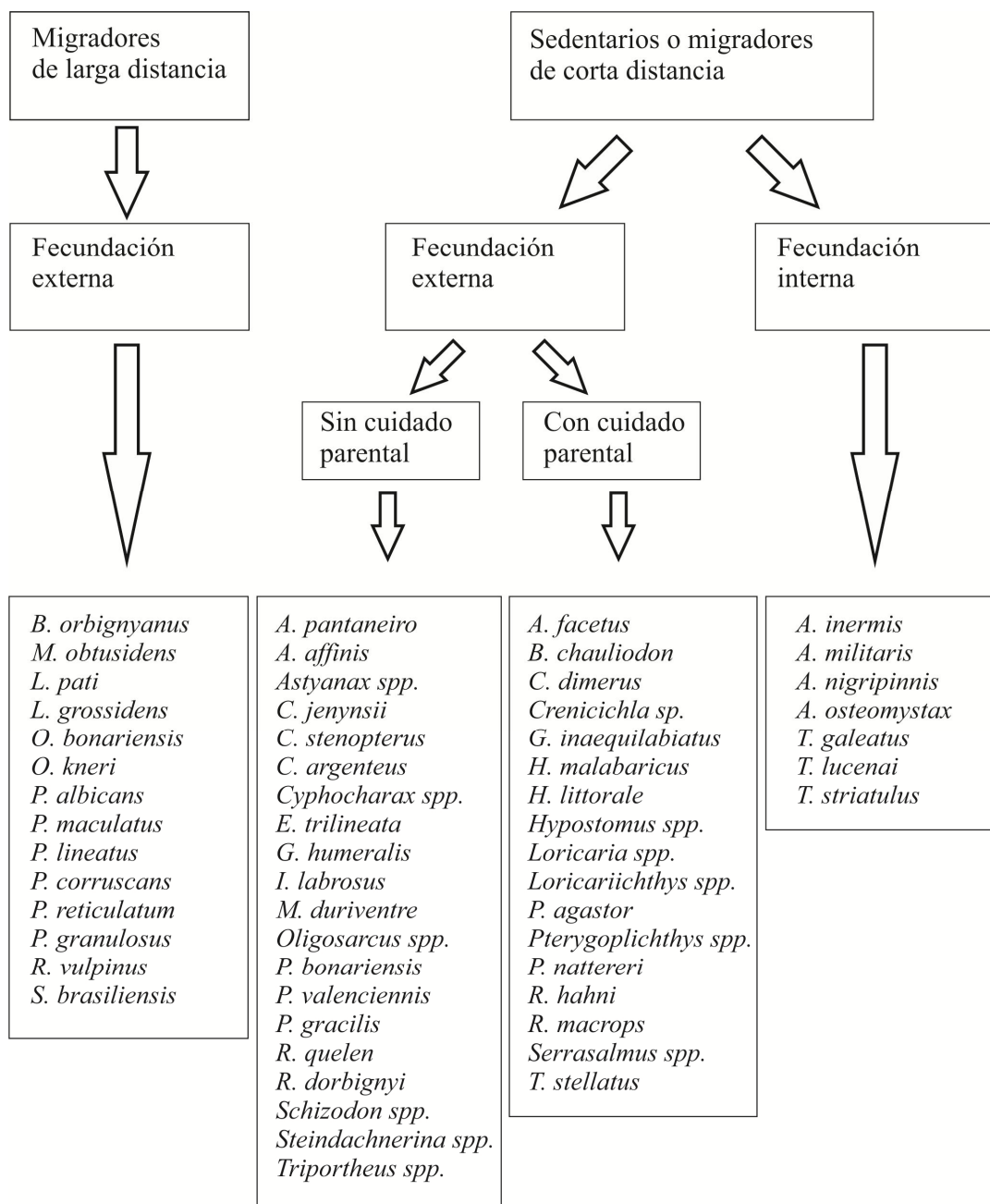


Figura 13. Estrategias reproductivas de algunas especies capturadas en el Paraná Medio según la clasificación comúnmente usada en el Paraná Superior (a partir de Abrial et al. 2014).

El primero incluye las especies que pasan solamente una parte de su ciclo de vida en la planicie de inundación, usando los diferentes hábitats de este ecosistema como zonas de alimentación durante los primeros estadios de crecimiento, y en forma periódica durante la fase adulta. Son las muy estudiadas especies migradoras del río Paraná de estrategia *periódica*, o típicos *peces blancos* cuyas características se han venido discutiendo hasta aquí.

El segundo grupo incluye las especies que completan todo el ciclo de vida en la planicie de inundación. Pueden ser especies sedentarias o migradoras de corta distancia. La mayoría de las especies presentan fecundación externa mientras que algunas pocas tienen fecundación interna. Este grupo presenta una alta diversidad de comportamientos reproductivos y grados de cuidado parental. Generalmente en la cuenca del Paraná, los peces con cuidado parental producen ovocitos grandes, mayor a 1,5 mm de diámetro. Por el contrario, los ovocitos de peces que no desarrollan cuidado parental son de tamaño más reducido (Suzuki et al. 2004).

Desde esta clasificación, nació una línea de investigación fuerte en el Paraná Superior para definir patrones comunes entre las estrategias reproductivas de los peces y las fluctuaciones hidrológicas (e.g. Agostinho et al. 2001, 2004; Suzuki et al. 2009; Fernandes et al. 2009). De forma general, se pudo observar en el último tramo libre de represas del Paraná Superior, que si bien los peces desarrollan comportamientos reproductivos diferentes, el fotoperiodo y la temperatura del agua son factores predictivos y controlan la maduración gonadal de la mayoría de las especies, mientras que los niveles hidrométricos tienen un carácter no predictivo y juegan un rol sincronizador final de la reproducción de muchas especies, especialmente de las migradoras (Vazzoler et al. 1997; Suzuki et al. 2004). La ocurrencia de las inundaciones juega entonces un papel determinante para el reclutamiento. Por un lado desencadenan los movimientos reproductivos, y por otro lado favorecen la supervivencia de las larvas y juveniles de la mayoría de las especies en la planicie, independientemente del tipo de estrategia reproductiva.

Esta clasificación fue utilizada en el Pantanal y en el Paraná Medio con los fines de evaluar la sensibilidad de cada estrategia reproductiva a las ocurrencias de las inundaciones (Bailly et al. 2008; Abrial et al. 2014). Aunque estas dos regiones no presentan las mismas características físicas y climáticas, ni tampoco la misma presión antrópica, las inundaciones de mayor intensidad y duración estuvieron siempre asociadas con el mayor reclutamiento post-inundación. Esto fue corroborado principalmente para las especies migradoras de larga distancia (concepto ya conocido desde las investigaciones de Bonetto y colaboradores y Godoy; ver sección 2.2), y las especies sedentarias o con migraciones de corta distancia caracterizadas por tener cuidado parental o fecundación interna. Sin embargo, no se encontró ninguna relación clara entre las inundaciones y el grupo de especies que realizan migraciones de corta distancia y que no tienen cuidado parental. Al parecer, este grupo presenta una diversidad de comportamientos reproductivos amplia, lo que explicaría las distintas respuestas de las especies frente a las variaciones hidrológicas (Abrial et al. 2014).

Los ensambles de peces y las variaciones de la conectividad

Rabuffetti et al. (2017) observaron, basándose en la condición corporal de los peces, que las especies detritívoras, omnívoras y herbívoras parecen aprovechar mejor el recurso en la planicie aluvial del Paraná Medio no solo durante las inundaciones sino también, aunque en menor medida, cuando ocurren incrementos sostenidos del nivel hidrométrico sin desbordar los márgenes de los arroyos de la planicie. Estos incrementos por debajo del nivel de

desborde, los llamados *pulsos de flujo* (Puckridge et al. 1998), demostraron tener una importancia ecológica significativa en varios ríos de planicie (Tockner et al. 2000).

El hecho de conectar, si bien parcialmente, los diferentes hábitats de la planicie les confieren una función ecológica que se asemejaría a las derivadas de las inundaciones. En este sentido, se observaron, también en el Paraná Medio, patrones de estructuración íctica similares después de inundaciones y pulsos de flujo, incrementando la similitud entre los ensambles de peces de hábitats inicialmente desconectados (Espínola et al. 2016).

3. FUNDAMENTACIÓN DE LOS OBJETIVOS DE LA TESIS

En función de los antecedentes detallados hasta aquí, surgen vacíos del conocimiento en la temática de la tesis que fundamentan las hipótesis y objetivos presentados en el Capítulo 1. A continuación se especifican esos fundamentos a la luz del examen realizado del estado del arte de los tópicos a abordar.

3.1. Tema 1: ecología reproductiva y reclutamiento

El conocimiento general en ecología reproductiva de la fauna íctica del Paraná Medio se basa principalmente en las especies migradoras de importancia comercial y establece que el papel que cumplen las inundaciones en la llanura es crucial para el ciclo de vida de la mayoría de las especies (Bonetto et al. 1965, 1970; Oldani & Oliveros 1984, Baigún et al. 2003). Sin embargo, muy poco se sabe de las historias de vida del conjunto de especies ícticas del Paraná Medio, y su relación con las variaciones hidroclimáticas.

Desde un punto de vista ictiogeográfico, el Paraná Medio es parte de la subregión Brasilica (Ringuelet 1975; Lopez et al. 2001; Rossi et al. 2007), por lo que comparte gran parte de su población íctica con la del Paraná Superior caracterizada por vínculos filogenéticos cercanos, de tipo tropical/subtropical.

Tal como se ha explicitado, en el Paraná Superior, la reproducción de la mayoría de las especies es estacional y coincide con el comienzo de las inundaciones originadas por la época de precipitación, generalmente durante la primavera (Suzuki et al. 2004). Las variaciones anuales de temperatura y del fotoperiodo son mayores en el Paraná Medio. La reproducción de los peces tiende a ser más estacional en zonas de mayor fluctuación de la intensidad de lluvia y temperatura (Munro 1990). En este sentido, es probable que las estrategias reproductivas estén muy relacionadas con el aumento de temperatura de primavera en el Paraná Medio. Sin embargo, la variabilidad del régimen hidrológico también es mayor en este último; las inundaciones ocurren en promedio durante el verano, pero también ocurren grandes eventos en otoño e invierno (Paoli & Cacik 2000).

Dado este incremento de la variabilidad interanual del régimen de flujo acoplado a importantes fluctuaciones anuales de las temperaturas, se presentan divergencias respecto a lo que predice la teoría del FPC. Surgen de ello, una serie de interrogantes: en qué medida las especies pueden enfrentarse con este escenario cambiante?; están en condición de aprovechar bajos niveles de agua en la planicie para el reclutamiento?; pueden atrasar el período de desove en la espera de una inundación ocurriendo tarde en la época reproductiva?; siguen patrones de reproducción similares a las especies del Paraná Superior?

Las especies de similar comportamiento responden en general de forma análoga a las variaciones ambientales o a un disturbio específico (Winemiller 1992, Growns 2004).

Profundizando este tema, se podría llegar a predecir las respuestas de las especies que ocurren en el Paraná Medio a la variabilidad hidroclimática, una herramienta valiosa para el manejo y conservación sostenible de los humedales fluviales (Mims & Olden 2012, Growns 2004).

3.2. Tema 2: dinámica de la estructuración íctica de planicie

Se ha visto que la dinámica de los intercambios de materia y energía en ríos de planicie son muy complejos, y todavía lo son más a la escala de grandes planicies de inundación como la del Paraná Medio. De manera general, la variación de la conectividad genera condiciones ambientales que van cambiando dentro de la planicie, produciendo desplazamientos en los peces desde ciertos cuerpos de agua hacia otros, en búsqueda de mejores condiciones, para la alimentación, el refugio o la reproducción (ventana de oportunidad vs ventana de susceptibilidad; Junk & Wantzen 2004).

En el Paraná Medio, cuando el río está muy bajo, se origina el aislamiento de numerosas lagunas en donde pueden ocurrir grandes mortandades de peces si ese estado se prolonga en el tiempo (Bonetto et al. 1969). A medida que se incrementa la conectividad, nuevas zonas de alimentación se tornan accesibles y favorecen el crecimiento de los juveniles en particular, y de los peces en general (Junk et al. 1989). Sin embargo, sin valores cuantitativos (e.g. alturas hidrométricas de aislamiento de los cuerpos lénticos, porcentaje de la superficie de la planicie inundada según los niveles hidrométricos), se hace difícil la aplicabilidad de estos conceptos ecológicos.

En este sentido, se destaca la importancia de definir niveles hidrométricos de referencia, como marcadores ecológicos, para delimitar los cambios físicos que influyen en asuntos ecológicos específicos (de la fauna íctica en este caso) de manera significativa.

3.3. Tema 3: uso del hábitat en ambientes lóticos

Los ambientes lóticos en planicies de inundación son concebidos generalmente como zonas de refugio cuando el nivel del río es muy bajo, o rutas de migración reproductivas, tróficas y térmicas (Junk et al. 1989, Junk & Wantzen 2004).

Estos ambientes presentan una diversidad de hábitats generada por la propia dinámica física del río, sin embargo poco se sabe de la diversidad de especies que habitan los arroyos de planicie, y sobre todo de la existencia de ensambles ícticos bien definidos espacialmente, resultado de esa heterogeneidad.

En los arroyos y cursos menores de la planicie aluvial del Paraná Medio, se observan con frecuencia hoyas profundas (los *pozos de erosión*) donde el agua alcanza velocidades muy bajas, generadas por procesos erosivos de origen hidrodinámico. Se han registrado mediante ecosondaje abundancias de peces relativamente elevadas en varios de esos pozos en el Paraná Medio (Espínola et al. 2014). Se espera, a partir del análisis de la estructura de los ensambles de peces en estos hábitats particulares y comparándolos con otros sitios lóticos, definir si poseen alguna especificidad ecológica respecto de la fauna íctica.

Este intento en definir la estructura de los ensambles ícticos en ambientes lóticos de la planicie de inundación del Paraná Medio, y sus variaciones espaciales, es un aporte significativo ya que al día de hoy, no se conocen estudios cuantitativos de esta índole en este tramo del río Paraná.

Capítulo 3

Área de estudio Metodología

1. MARCO GENERAL FÍSICO Y BIOLÓGICO

1.1. Geomorfología y vegetación

El Paraná Medio constituye un típico río de llanura caracterizado por un cauce principal y una planicie aluvial con una configuración en planta ramificada (“anabranching” en la terminología inglesa; Latrubesse 2008). El cauce principal presenta una sucesión de estrechamientos y ensanchamientos en donde se divide en dos o más brazos separados por islas y/o bancos conformados por procesos erosivos y de deposición continuos y de variada intensidad (Figura 1a,b). La consecuencia es una activa dinámica de cauce en su conjunto, en procura siempre de un equilibrio (inestable) entre morfología, caudales y sedimento transportado. Este último, en términos medios, alcanza los 25 millones de toneladas por año de arena que se suman a los 110 millones de toneladas anuales de limo y arcilla (Alarcón et al. 2003; Amsler y Drago 2009).

El valle de inundación es amplio y se extiende sobre la margen derecha del cauce principal. Está compuesto por una llanura subdividida por una multitud de cauces menores y lagunas de diversos tamaños y tipos, con una dinámica compleja gobernada por los aportes de caudales y sedimento desde el cauce principal. Según Iriondo et al. (2007), la geomorfología de la planicie en las cercanías de la ciudad de Santa Fe se distingue por tres unidades principales: *la llanura de bancos, las llanuras de meandros y los deltas de tributarios* (Figura 1b).

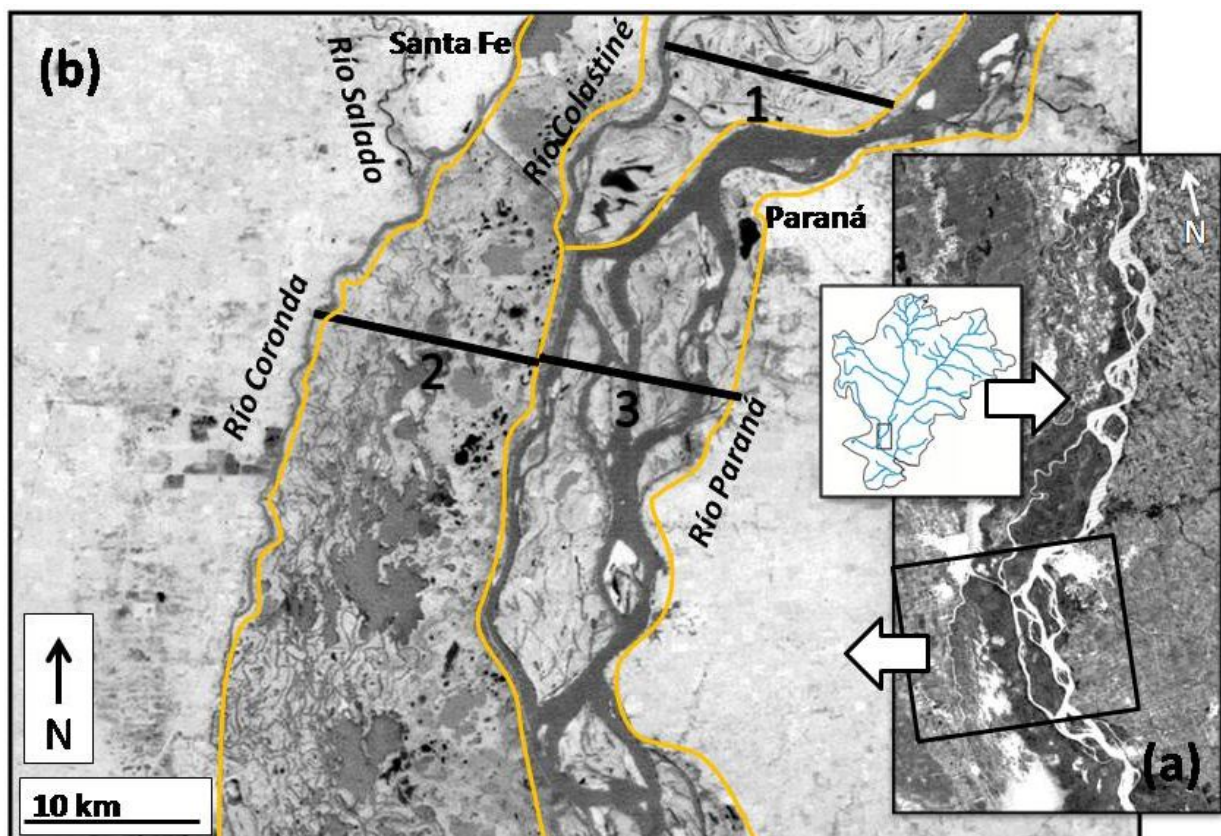


Figura 1. Vista satelital de la planicie aluvial del Paraná Medio. (a) General. (b) Al sur de la ciudad de Santa Fe con sus unidades geomorfológicas: (1) llanura de meandros; (2) deltas de tributarios; (3) llanura de bancos; las tres líneas negras señalan los cortes transversales donde se estudió la composición de la vegetación detallada en figura 2.

La llanura de bancos está formada por islas dentro del cauce principal y bancos de arena desarrollados, vegetados y adosados a las márgenes. La mayor parte de las islas y bancos de arena colonizados por la vegetación se inician y crecen por la yuxtaposición de varios bancos individuales. Unos cuantos cauces activos de menor tamaño formados como consecuencia de migraciones laterales intensas, pueden cruzar estas zonas. En este tipo de unidad, los cauces abandonados son muy poco frecuentes.

Las llanuras de meandros están formadas por el desarrollo de cauces secundarios mayores de tipo meandriforme, como el río Colastiné. Están esencialmente ubicadas del lado de la margen derecha de la planicie. Se caracterizan por presentar sucesiones de albardones y de lagunas tipo “madrejón”.

Los deltas de tributarios son zonas de sedimentación originadas por los principales tributarios de la margen derecha de esta zona del río Paraná, que se formaron durante un clima seco que ocurrió en un periodo relativamente reciente (hace probablemente entre 3500 y 1400 años). Los caudales eran menores en esa época, lo que incrementó el depósito de sedimentos dentro de la planicie de inundación. En esta zona, la planicie se caracteriza por tener un drenaje de tipo anastomosado, en donde un importante porcentaje de su superficie está cubierto por cauces secundarios menores y lagunas de forma y profundidad variadas. Estos dos tipos de cuerpos de agua están conectados entre sí la mayor parte del año.

La composición de la vegetación presenta variaciones considerables dentro de la planicie de inundación. Estos cambios están condicionados principalmente por las fluctuaciones hidrológicas y las condiciones de drenaje formadas por los ríos principales, sus diversos brazos secundarios y el nivel de agua subterráneo. Basándose en Bonetto (1975), Marchetti & Aceñolaza (2012), Marchetti et al. (2013), Schneider et al. (2015) y en observaciones de campo, se presenta aquí una breve descripción de la vegetación de la zona (Figura 2).

En los primeros estadios de desarrollo, las márgenes de los cauces principales están generalmente colonizadas por los alisos (*Tessaria integrifolia*), y a medida que los albardones y bancos crecen en altura, son generalmente remplazados por los sauces criollos (*Salix humboldtiana*) hasta formar un bosque, el denominado “sauzal”.

Dentro de las islas, sobre las márgenes de los cauces abandonados, se forman bosques en galerías donde predominan especies arbóreas como el timbó blanco (*Albizia inundata*), el Inga (*Inga verna*), el ceibo (*Erythrina cristagalli*) y el laurel de río (*Nectandra angustifolia*). En las zonas topográficas más bajas, se establece claramente una zona de vegetación arbustiva y herbácea propia de lugares pantanosos, tolerantes a distintos grados de inundación. Estos sitios están colonizados por especies acuáticas flotantes o arraigadas como el canutillo (*Panicum elephantipes*), la falsa verdolaga (*Ludwigia peploides*) o el catay dulce (*Polygonum punctatum*), mientras que las tierras más altas están pobladas de arbustos como la carpinchera (*Mimosa pigra*) o el espinillo (*Mimosa pilulifera*), entre otros.

En los cuerpos de agua de tamaño medio de la llanura, se establece una competición marcada por la luz entre las plantas arraigadas y las flotantes como el camalotillo (*Nymphoides indica*) y las arraigadas sumergidas tal como el helechito de agua (*Myriophyllum aquaticum*), el elodea (*Elodea densa*), o la cola de zorro (*Ceratophyllum demersum*). Esta competición puede ser negativa para las plantas flotantes como los camalotes (*Eichhornia crassipes* y *E. azurea*) o los helechitos de agua (*Salvinia biloba* y *Azolla filiculoides*). Sin embargo, en aguas lénticas y protegidas del viento, estas plantas suelen

dominar rápidamente las plantas acuáticas arraigadas, y aún cubrir los cuerpos de agua en su totalidad, por lo menos hasta el periodo de inundación siguiente. En los ambientes lóticos, especies acuáticas arraigadas o flotantes como el catay (*Polygonum ferrugineum*) y principalmente el canutillo (*Paspalum elephantipes*, *P. repens*) dominan.

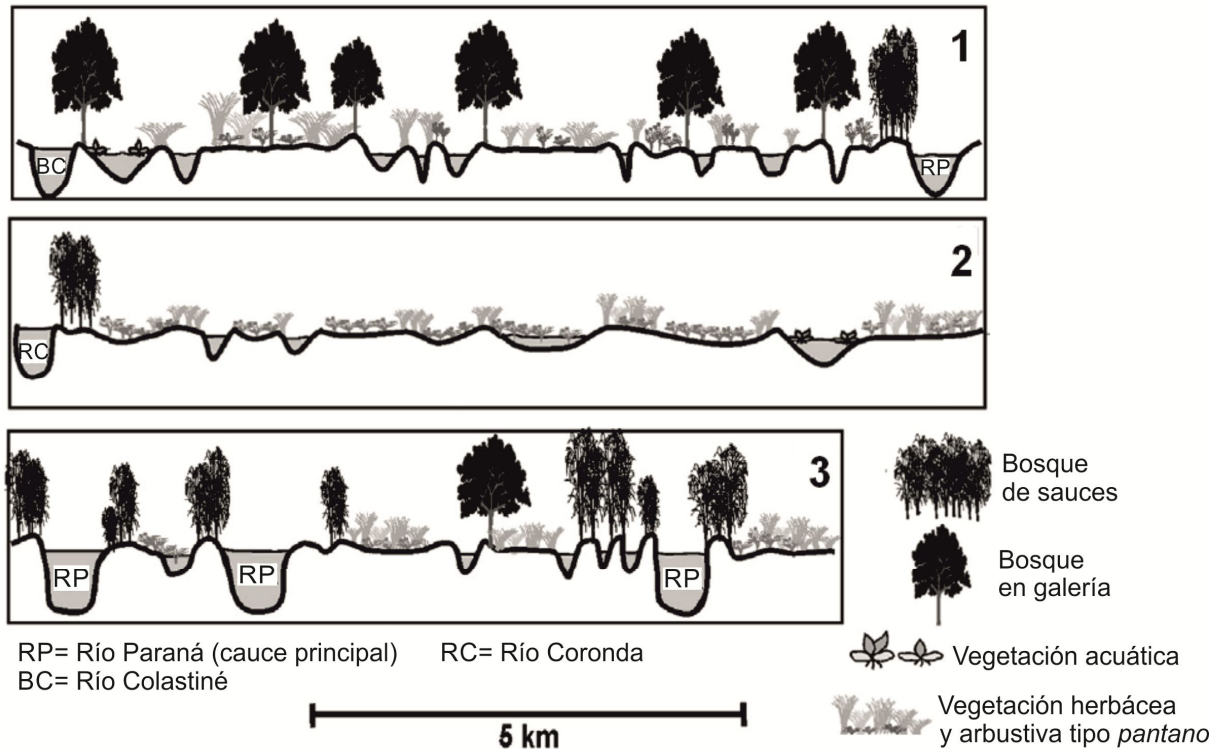


Figura 2. Composición de la vegetación de la planicie de inundación en las cercanías de la ciudad de Santa Fe. Los tres cortes transversales (1, 2 y 3) abarcan cada una de las unidades geomorfológicas de la zona; ver figura 1 para la ubicación de cada corte en su unidad geomorfológica correspondiente (modificado de Marchetti et al. 2013).

1.2. La fauna íctica

El conocimiento de la diversidad de especies ícticas en el río Paraná considerado desde sus nacientes hasta su desembocadura, es impreciso, debido en parte a la falta de un inventario completo y a la necesidad de revisión taxonómica de varios grupos. Por otro lado, cada año se describen nuevas especies lo cual revela la gran riqueza de especies de este río (Agostinho et al. 2008). Considerando la riqueza específica por ecorregiones ictiogeográficas (Ringuelet 1975; López et al. 2002), Liotta (2005) observa 376 especies ícticas en el eje potámico subtropical. Este último incluye al Paraná Medio e Inferior, la parte argentina del Paraguay y el Paraná Superior desde la represa de Yaciretá hasta la confluencia con el Paraguay.

En un trabajo integrador de la diversidad de hábitats del Paraná Medio y de sus faunas íctica y de invertebrados acuáticos asociadas, Drago et al. (2003) observan 216 especies de peces. Más del 75% de las especies pertenecen a los órdenes Characiformes y Siluriformes, mientras que las especies restantes se distribuyen en un rango filogenético amplio, incluyendo a 10 órdenes en donde predominan los Perciformes y Gymnotiformes (Figura 3).

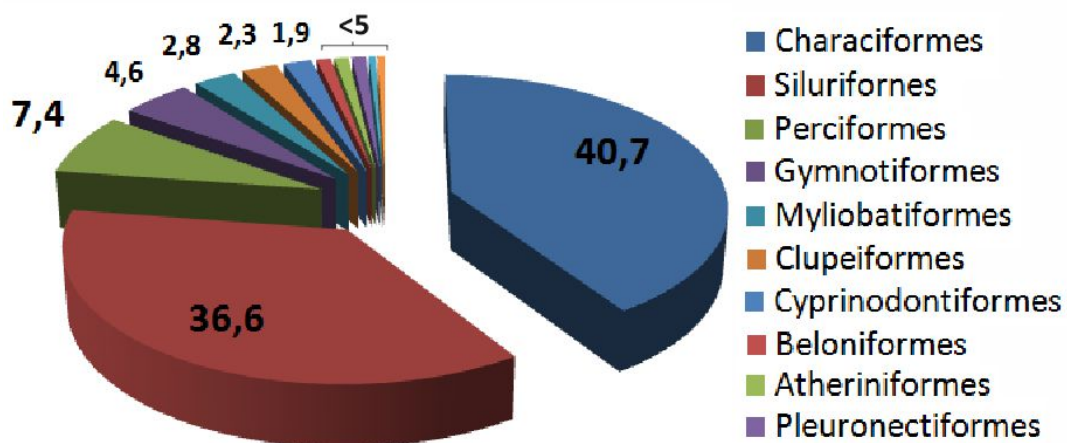


Figura 3. Porcentaje de especies ícticas en el Paraná Medio definido al nivel de orden (fuente: Drago et al. 2003).

La mayoría de las especies posee linaje brasílico (López y Miquelarena 2005), i.e. muchas son comunes con la cuenca del Amazonas y algunas tienen, en esta región, el límite austral de su distribución. Entre ellas se destacan los grandes peces migratorios pertenecientes al Orden Characiformes como el dorado (*Salminus brasiliensis*) y el sábalo (*Prochilodus lineatus*) y los del Orden Siluriformes, como los surubíes (*Pseudoplatystoma corruscans* y *P. reticulatum*). Otras especies de menor tamaño abundan en este sector como las mojarras (Characidae), los sabalitos (Curimatidae) o las chanchitas y siete colores (Cichlidae).

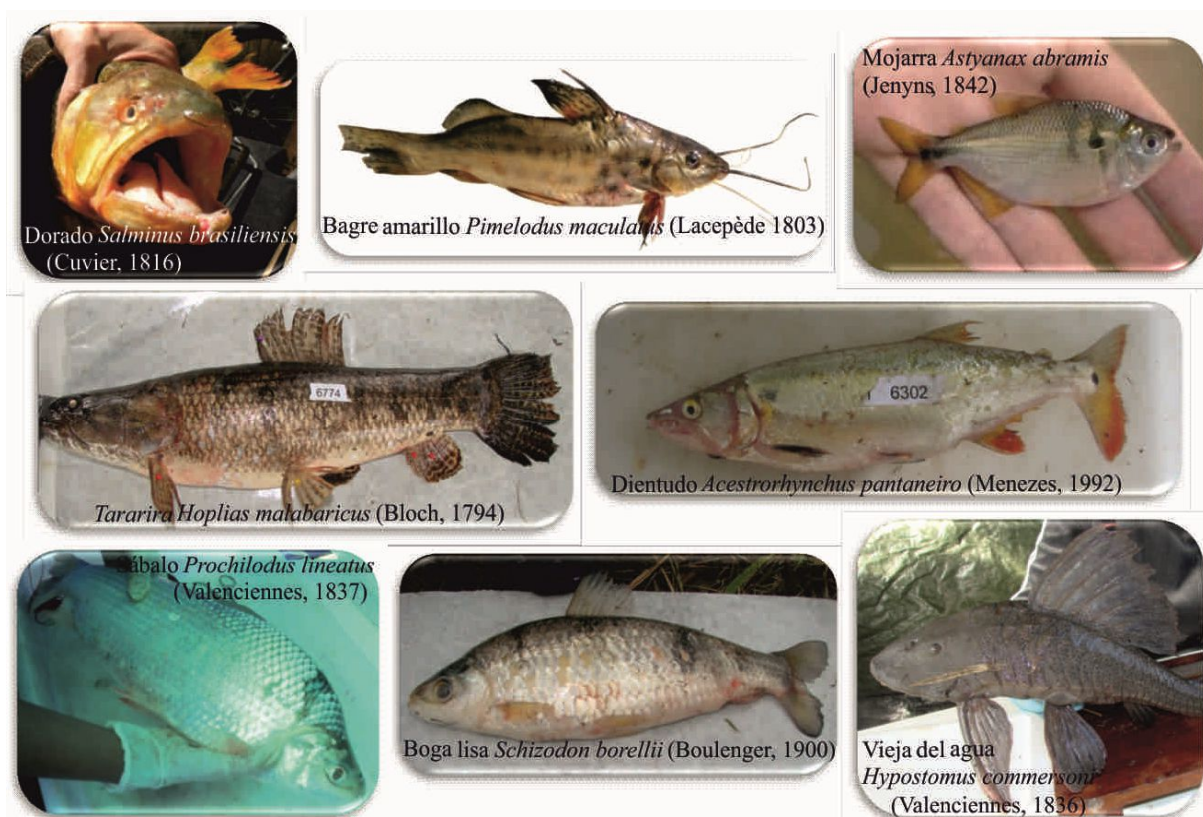


Figura 4. Algunas especies ícticas comunes en la zona de estudio. Fotos tomadas por miembros del Laboratorio de Hidroecología (INALI - CONICET/UNL).

2. ÁREA DE ESTUDIO

2.1. Sitios de muestreo

El área de estudio se encuentra dentro de la unidad geomorfológica *deltas de tributarios* (Iriondo et al. 2007; Figura 1b). Presenta la particularidad de poseer una pendiente transversal aproximadamente 10 veces mayor que la del perfil longitudinal del río Paraná en este sector (del orden de 10^{-4} contra 10^{-5}). Este hecho determina que los arroyos que nacen sobre la margen izquierda del río Coronda posean velocidades de corriente importantes con una dinámica hidráulica muy intensa (especialmente en situaciones de desborde), que ha conformado cauces irregulares con numerosos meandros y confluencias en donde se localizan pozos de erosión de forma y profundidad variadas (algunos de hasta 20 m) y configuraciones turbulentas de flujo complejas con celdas marcadas de corrientes secundarias en particular durante estados de aguas altas.

El grado de conectividad entre los ambientes lóticos y lénticos depende de las fluctuaciones del nivel hidrométrico. Drago (1980) llevó a cabo un análisis de la conectividad de algunas lagunas en relación con un arroyo de esta misma unidad geomorfológica. El valor estimado de desconexión para la mayoría de las lagunas estudiadas respecto de los ambientes lóticos fue de 10,7 msnm y el de desborde de 12,9 msnm (respectivamente 2.3 y 4.5 m en la escala limnimétrica del puerto de Santa Fe). En la figura 5, se puede apreciar el cambio de cobertura vegetal de las lagunas entre los estados hidrométricos por debajo y encima del nivel de desborde.

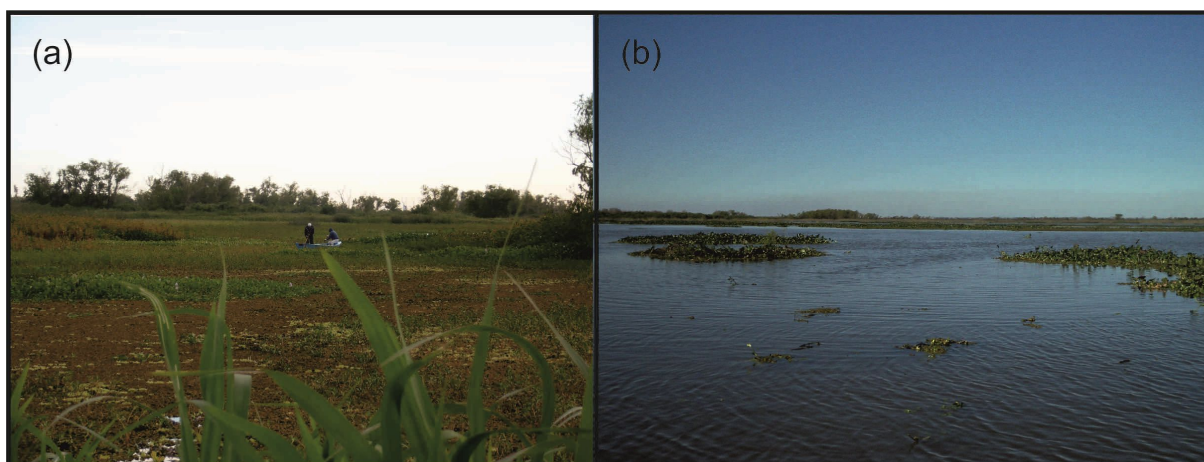


Figura 5. Lagunas muestreadas (a) por debajo del nivel de desborde en marzo 2012 (altura hidrométrica de 2.42 m) y (b) por encima del nivel de desborde en julio 2013 (altura hidrométrica de 5.12 m). Fotografías tomadas por miembros del Laboratorio de Hidroecología (INALI - CONICET/UNL).

Los sitios de muestreo se ubican dentro del área influenciada por el arroyo Catarata que nace en margen izquierda del río Coronda a unos 10 km al sur de la ciudad de Santa Fe. Las mediciones se efectuaron en dos pozos de erosión (uno localizado en una curva de meandro y el otro en una confluencia), en dos brazos del arroyo Catarata y dos lagunas cercanas (Figura 6).

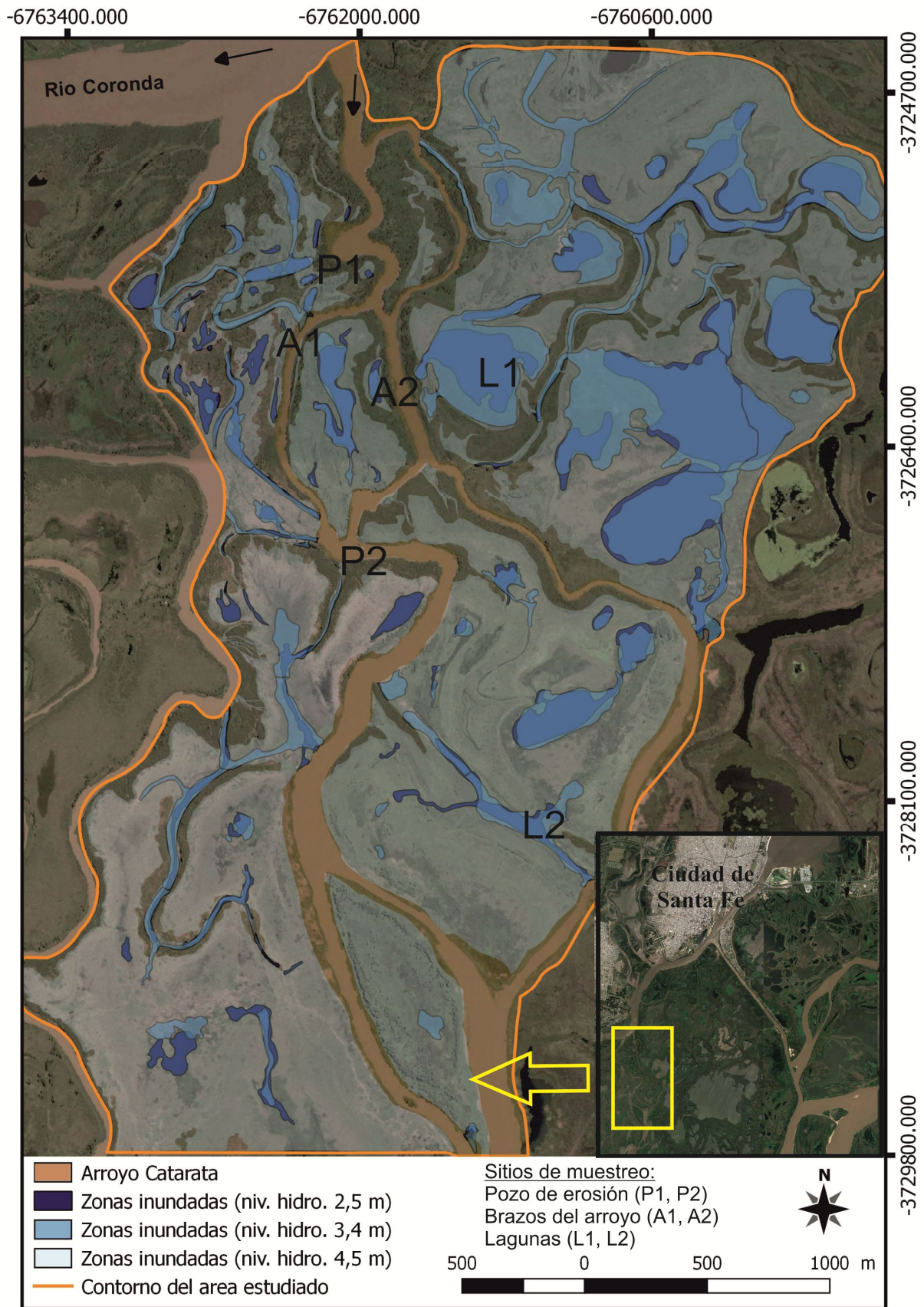


Figura 6. Área de estudio dentro de la unidad geomorfológica *deltas de tributario*, en el sector del arroyo Catarata. Los sitios de muestreo se ubican en pozos de erosión en una curva de meandro (P1) y en una confluencia (P2), en dos brazos del arroyo (A1, A2) y en dos lagunas (L1, L2). Los niveles hidrométricos referidos en la leyenda corresponden a la escala limnimétrica del puerto de Santa Fe con cota del 0 m igual a 8.396 msnm.

Este arroyo presenta una profundidad y ancho medios de 5 m y 50 m, respectivamente. La cobertura vegetal de sus márgenes es homogénea a lo largo del tramo estudiado, con una fuerte dominancia del canutillo (*Panicum elephantipes*). En general, en toda el área que se muestra en Figura 6, esa cobertura disminuye fuertemente entre verano e invierno, o con niveles de agua elevados. Su composición está generalmente dominada por macrófitas arraigadas en niveles de agua medios hasta altos, pero las especies flotantes, en particular los camalotes (*Eichhornia crassipes* y *E. azurea*), pueden colonizar rápidamente las lagunas durante los estados hidrométricos bajos. La superficie de los cuerpos lénticos, todos de poca profundidad (1 a 2 m), de hecho fluctúa con el nivel hidrométrico desde algunas hectáreas hasta varias decenas de hectáreas, a tono con las variaciones de la conectividad con los cauces que disectan el área (Figura 6).

2.2. Procedimiento de muestreo

Se realizaron dos tipos de trabajos de campo: los principales comprendieron la pesca en sí misma y las mediciones de parámetros fisicoquímicos del agua. Estas campañas se complementaron con registros de las condiciones hidráulicas únicamente en los sitios lóticos durante distintos escenarios hidrológicos.

Muestreos de peces y medición de parámetros fisicoquímicos del agua

Los peces fueron colectados mediante diez redes de espera de diferentes aberturas de malla (3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 14 y 16 cm entre nudos opuestos) con el fin de abarcar la mayor diversidad de tamaños, y de especies en cada sitio de muestreo. Cada red mide diez metros de largo y el conjunto de redes abarca un área total de 180,9 m². Las redes fueron expuestas durante 24 horas, con recolección de los peces cada 8 horas, discriminando así cada muestreo por turno (vespertino-nocturno, nocturno-matutino y diurno). Con la finalidad de tener datos comparables entre sí, el mismo esfuerzo de pesca fue empleado en cada lugar de muestreo. Cabe resaltar que este tipo de diseño experimental es comúnmente usado en investigaciones de la misma índole (e.g. Röpke et al. 2017; Scarabotti et al. 2017; Oliveira et al. 2015; Suzuki et al. 2009; Hoeinghaus et al. 2003; Silvano et al. 2000)

En los sitios lóticos, las redes fueron caladas siempre cerca de las márgenes, en zonas con velocidades de corriente reducidas con el fin de disminuir el riesgo de pérdidas, roturas y otras perturbaciones posibles de producirse con velocidades elevadas y el arte de pesca utilizado (Figura 7). Fueron generalmente atadas de a dos redes, respetando siempre el orden de abertura de malla, y tratando de cubrir la mayor superficie del sitio de muestreo con el fin de tener la mejor representación posible del ensamble íctico de cada sector.

En los sitios lénticos, las redes fueron puestas en diferentes sectores donde abunda la vegetación. Cabe señalar que la ubicación de las redes en los sitios de muestreo no fue siempre en el mismo lugar de un período de muestreo al otro (especialmente en los sitios lénticos), debido a las variaciones de las alturas del agua (en la zona, el nivel hidrométrico fluctúa de aproximadamente 3 a 4 metros entre aguas altas y bajas).

Las redes de espera son consideradas artes de pesca selectivos (Baigún 1987). A continuación, se mencionan los principales efectos de la selectividad del arte utilizado a considerar para este tipo de estudio. Por un lado, se observó que el conjunto de aberturas de malla elegido fue eficiente para capturar especímenes de longitud estándar incluida dentro del rango 5 - 60 cm. Por lo tanto, los pequeños peces (tallas inferiores a ese límite) no están

consideradas con este diseño experimental. Es el caso de algunos carácidos como por ejemplo *Cheirodon spp.*, *Odontostilbe spp.*, *Serrapinnus spp.*, *Aphyocharax spp.*, *Hyphessobrycon spp.* y *Bryconamericus spp.*.

Se nota también que las especies que depredan las presas capturadas en las redes pueden ser sobrestimadas por la mayor probabilidad de encontrarlas (e.g. las palometas *Serrasalmus spp.* y *Pygocentrus nattereri*), mientras que los peces sedentarios pueden ser subestimados debido a su menor movilidad, lo que reduce la probabilidad de captura (Hoeinghaus et al. 2003). Por otro lado, características morfológicas como las extremidades espinosas son más propensas a prenderse en las redes al contrario de los cuerpos de forma más cilíndricos (e.g. *Hoplias aff. malabaricus*).

De acuerdo con lo mencionado, el arte de pesca usado no proporciona una estimación imparcial de la densidad relativa de las especies en un ambiente, sin embargo los diseños de muestreo estandarizados de este tipo pueden ser comparados dentro y entre los años, asumiendo que el mismo sesgo opera en cada sitio de muestreo (ver Agostinho & Zalewski 1995, Saint-Paul et al. 2000, Silvano et al. 2000, Tejerina-Garro & De Merona 2001, Hoeinghaus et al. 2003).

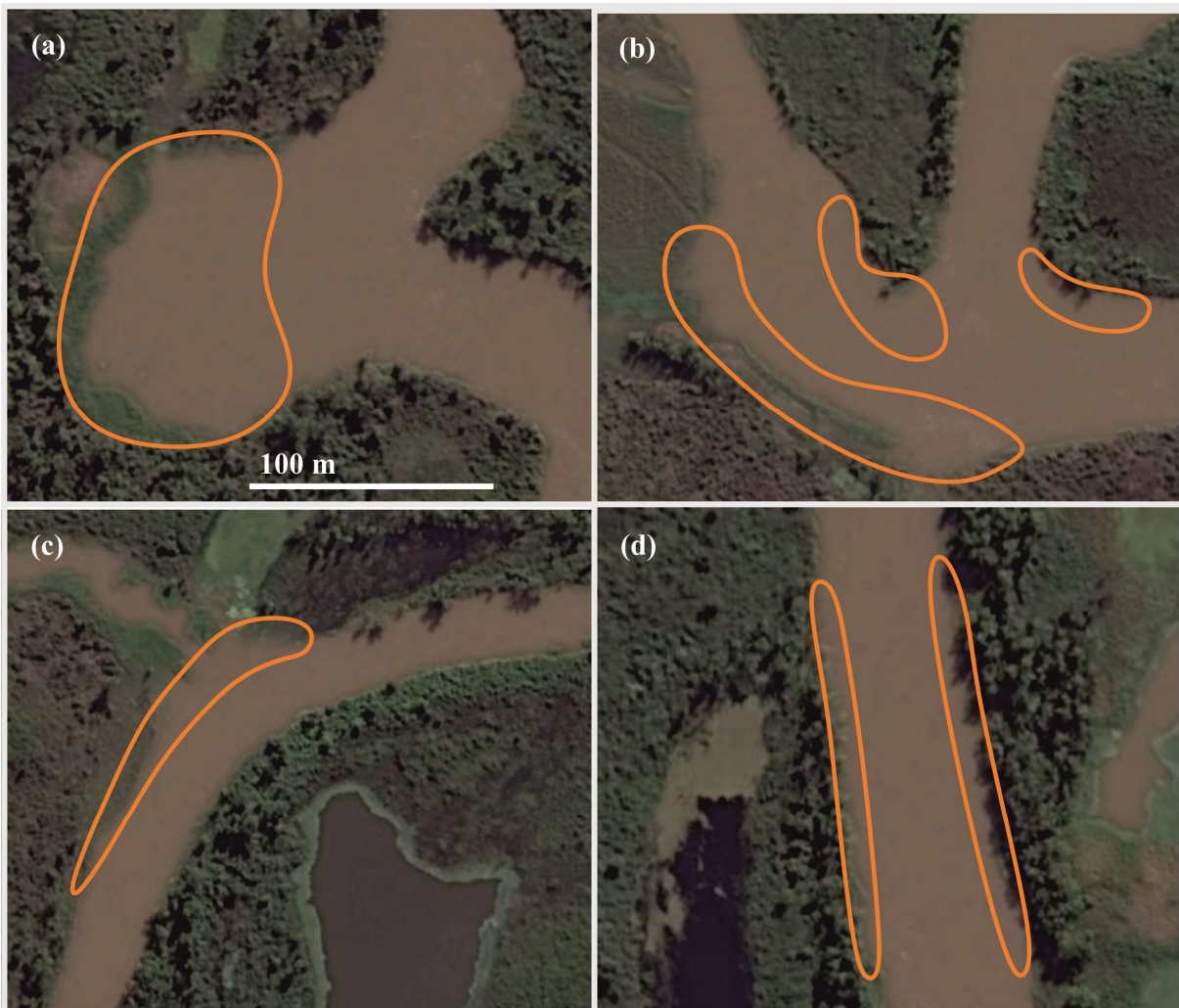


Figura 7. Ubicación de las zonas más frecuentes de colocación de las redes dentro de los sitios de muestreo del arroyo Catarata. (a) P1; (b) P2; (c) A1; (d) A2.

Los ejemplares colectados fueron procesados en campo. Cada ejemplar fue identificado al nivel de especies y se tomaron los datos biométricos como la longitud total (Lt), longitud estándar (Ls) y peso total (Pt) y los biológicos como el sexo, el estado de maduración y el grado de repleción estomacal de una parte de los ejemplares colectados (Figura 8).

Las especies no identificadas *in situ* fueron conservadas en una solución de formol y llevadas a laboratorio para su identificación en base a claves disponibles para las especies del río Paraná (e.g. Ringuelet et al. 1967; Rodríguez 2005; Graça y Pavanelli 2007; Almiron et al. 2015). Para todas las especies, los ejemplares de pequeño tamaño fueron separados y depositados en la colección de peces del Instituto Nacional de Limnología (INALI - CONICET/UNL).

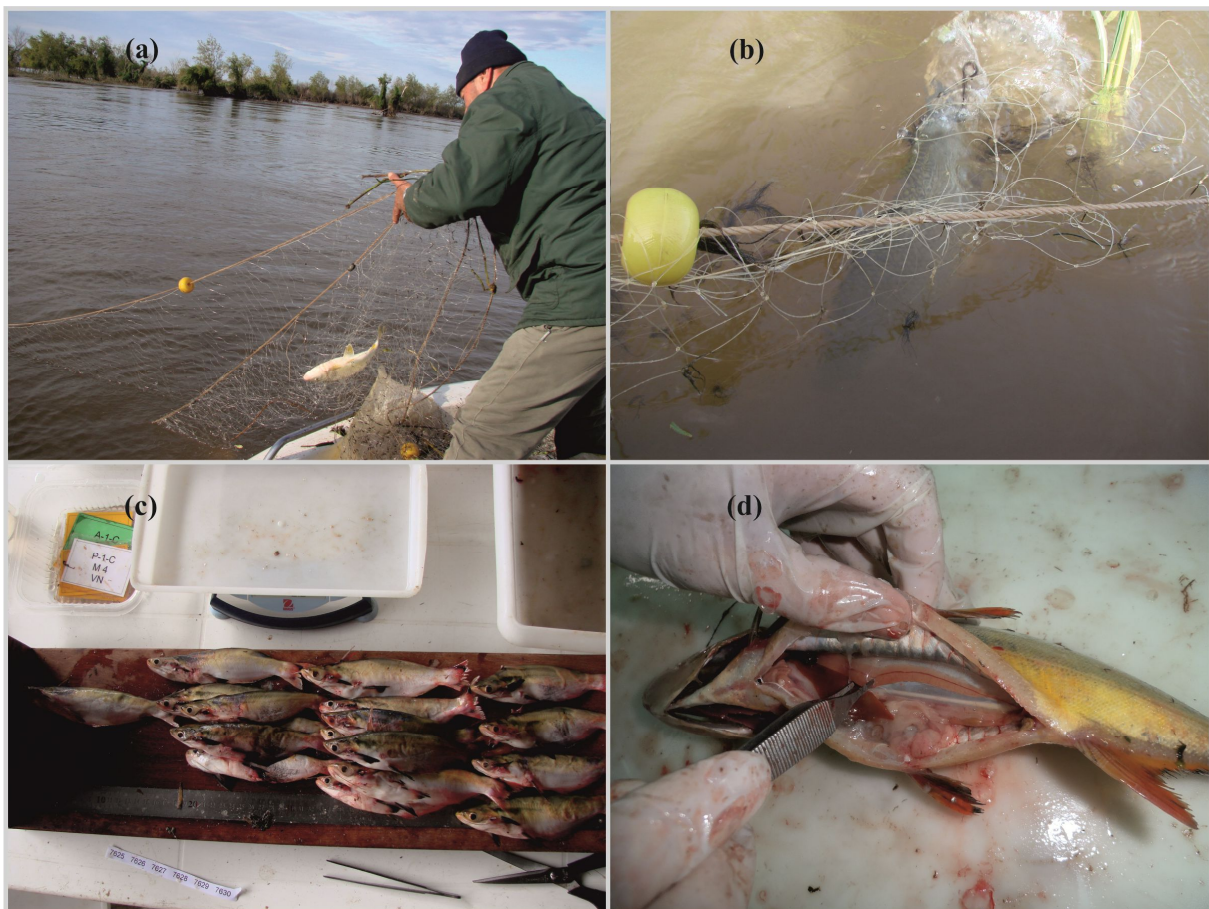


Figura 8. Fotos de campañas de pesca. (a) y (b): arte de pesca utilizado para la colecta de peces; (c) mediciones de longitud con ictiómetro y de peso con balanza electrónica; (d) disección de ejemplares para establecer sexo, estado de maduración sexual y repleción estomacal.

Los parámetros fisicoquímicos del agua se midieron en cada fecha y sitios de muestreo mediante una sonda multiparamétrica Hanna™. Se registraron conductividad (CE, $\mu\text{S}/\text{cm}$), oxígeno disuelto superficial (ODS, mg/L), pH y temperatura del agua (T, $^{\circ}\text{C}$). La transparencia del agua (Tr, m) fue medida mediante disco de Secchi y los sólidos disueltos totales (TDS, mg/L) a partir de muestras de agua procesadas luego en laboratorio mediante procedimiento estándar de filtrado.

Los trabajos de campo se realizaron entre 2009 y 2016, con una periodicidad de dos a tres veces al año, repitiendo anualmente, en lo posible, los meses de muestreo. Se menciona aquí que por un cuestión de nomenclatura, se les asignará en el texto el término *verano* a los

muestreos realizados durante el mes de diciembre, *otoño* a aquellos realizados durante fin de marzo, abril y mayo, e *invierno* a aquellos realizados en julio y agosto.

Hasta el primer muestreo del año 2013, se muestrearon los dos pozos de erosión (P1 y P2) y las dos lagunas (L1 y L2). Cabe mencionar que aunque los pozos de erosión tienen origen diferente, la estructura de los ensamblajes lóticos de ambos ambientes no presenta diferencias significativas (Abrial et al. 2014). Posteriormente, se agregaron los sitios A1 y A2 en los brazos del arroyo (Figura 6). Se resalta la pérdida de redes de pesca en 4 ocasiones: en 3 casos la vegetación flotante arrastró las redes de pesca que no pudieron ser halladas y, en la restante, una batería sustraída completa. Esto llevó a la pérdida de un porcentaje de la captura de peces en cuatro sitios de muestreo (Tabla 1).

Tabla 1. Detalle de las fechas y sitios de muestreo. Se incluye efecto sobre el esfuerzo de pesca por pérdida de redes.

Años	Mes de muestreo (días)	Sitios muestreados	Pérdida de redes (malla o turno)
2009	Diciembre (14 - 16)	P1, L1	/
2010	Agosto (10 - 12)	P1, P2, L1, L2	/
	Diciembre (12 - 14)	P1, P2, L1, L2	/
2011	Abril (12 - 14)	P1, P2, L1, L2	P2 (12, 14 y 16)
	Agosto (8 - 10)	P1, P2, L1, L2	/
	Marzo (28 - 30)	P1, P2, L1, L2	/
2012	Agosto (14 - 16)	P1, P2, L1, L2	/
	Diciembre (11 - 13)	P1, P2, L1, L2	/
	Abril (23 - 25)	P1, P2, L1, L2	/
2013	Julio (24 - 26)	P1, P2, L1, L2, A2, A2	P2 (12, 14 y 16)
	Diciembre (9 - 12)	P1, P2, L1, L2, A1, A2	/
	Abril (22 - 25)	P1, P2, L1, L2, A1, A2	P1 (nocturno-matutino)
2014	Julio (29 - 31)	P1, P2, L1, L2, A1, A2	/
	Diciembre (17 - 19)	P1, P2, L1, L2, A1, A2	/
	Abril (14 - 16)	P1, P2, L1, L2, A2, A2	/
2015	Agosto (5 - 7)	P1, P2, L1, L2, A1, A2	/
	Diciembre (15 - 17)	P1, P2, L1, L2, A1, A2	/
	Mayo (18 - 20)	P1, P2, L1, L2, A1, A2	/
2016	Agosto (29 - 31)	P1, P2, L1, L2, A1, A2	/
	Diciembre (12 - 14)	P1, P2, L1, L2, A2	A2 (10, 12, 14 y 16)

Mediciones de las condiciones hidráulicas en ambientes lóticos

Todas las campañas de mediciones hidráulicas se realizaron mediante un perfilador de corriente acústico Doppler (ADCP) Teledyne RDI™ de 1200 kHz acoplado con un sistema de posicionamiento global en forma diferencial en tiempo real (DGPS) con precisiones en la ubicación horizontal de ± 0.2 m a una frecuencia de aproximadamente 1 Hz. Todos los equipos estuvieron instalados en una embarcación adaptada para este tipo de registros. El sistema DGPS está referenciado a una estación base (sistema RTK) ubicada en la costa. Para mayor información respecto del funcionamiento de estos equipos, se puede consultar Gordon (1989), Mueller & Wagner (2009) y Szupiany et al. (2007). Cabe destacar que fue posible el

empleo de este equipamiento en virtud de la colaboración existente entre el Laboratorio de Hidroecología del INALI y el grupo liderado por el Dr. Ricardo Szupiany del Laboratorio de Hidráulica de la Facultad de Ingeniería y Ciencias Hídricas (FICH) de la UNL.

Se relevó con el ADCP la morfología del fondo realizando transectas perpendiculares a la dirección de corriente y espaciadas cada 30 metros aproximadamente desde aguas arriba de P1 hasta aguas abajo de P2, abarcando toda la zona estudiada del arroyo Catarata. Con el mismo procedimiento, se realizó un relevamiento de la distribución en planta de la intensidad de las velocidades de la corriente, cubriendo todo el área de estudio (Figura 9a).

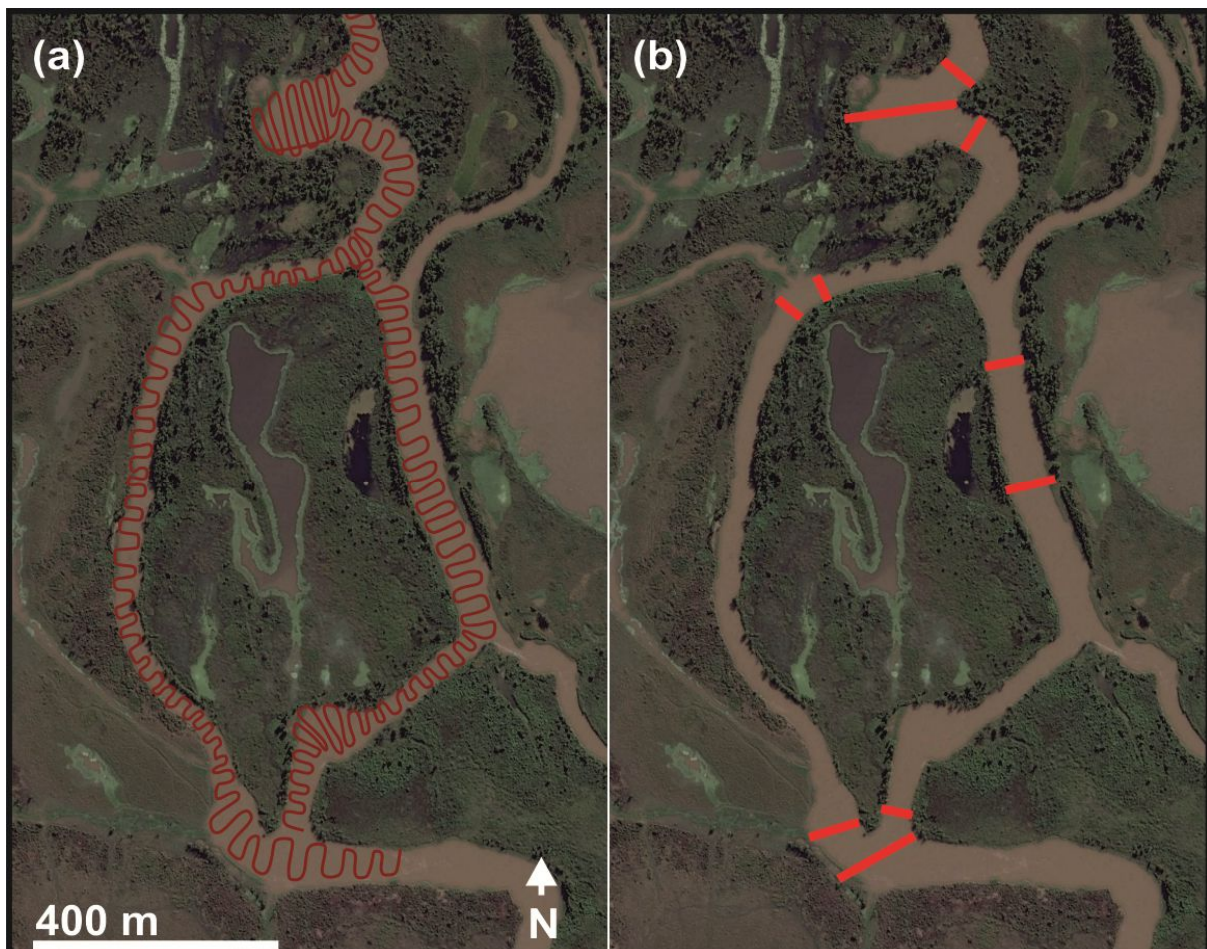


Figura 9. Recorrido de la embarcación en el arroyo Catarata para realizar los relevamientos con ADCP de: (a) la batimetría y la distribución en planta de la intensidad de la velocidad de la corriente (b) la distribución de las velocidades primarias y secundarias del agua en diferentes transectas en torno a los sitios de muestreo.

La distribución de velocidades primarias y secundarias de la corriente se registraron en varias transectas en torno a cada sitio de muestreo (Figura 9b). Esa distribución de velocidades permite conocer la estructura 3D del flujo en P1, P2, A1 y A2 ya que se registran la intensidad de las velocidades del agua y su dirección en las tres dimensiones (en el sentido predominante del flujo, transversal y vertical a él). Para ello el procedimiento consistió en realizar con la embarcación un mínimo de cuatro registros en cada transecta en pares recíprocos (Szupiany et al. 2007), manteniendo la velocidad de la embarcación menor o igual a la predominante del flujo. Los datos de velocidad de corriente usados para representar la estructura 3D del flujo en la transecta resultan ser el promedio de las velocidades medidas en los cuatro registros.

Este procedimiento se aplicó en tres transectas de P1 y P2 (aguas arriba, en el pozo de erosión y aguas abajo de éste) y en dos transectas de A1 y A2 (Figura 9b), para distintas alturas hidrométricas. Con ello se logró contar con una visión completa de las variaciones de la estructura del flujo influenciadas por las fluctuaciones del nivel del agua (Tabla 2). A partir de estas mediciones se obtuvieron también datos globales en cada transecta de los sitios de muestreo, como caudal, profundidades medias, y velocidades medias y máximas.

Tabla 2. Fechas, alturas hidrométricas y sitios de muestreo de las mediciones de las características de la estructura del flujo. NH = altura hidrométrica correspondiente a la fecha de las mediciones (escala de puerto Santa Fe).

Fechas	NH (m)	Sitios
09/08/2010	3,2	P1, P2
10/12/2010	2,26	P1, P2
24/03/2011	4,31	P2
28/04/2011	5,08	P1, P2
23/08/2011	3,94	P1, P2
29/03/2012	2,42	P1, P2
12/12/2012	2,28	P1, P2
25/04/2013	3,72	P1, P2
05/08/2013	4,96	P1, P2, A2
23/12/2013	2,98	P1, P2, A1, A2
30/04/2014	3,9	P1, P2, A1, A2
29/07/2014	5,35	P1, P2, A1, A2
22/12/2014	3,51	P1, P2, A1, A2
19/08/2015	4,76	P1, P2, A1, A2

3. METODOLOGÍA DE ANÁLISIS

La descripción de la metodología empleada se ha ordenado siguiendo la estructura del *Capítulo 4*, de acuerdo a la secuencia de los resultados que se presentan allí. Se la ha dividido en cuatro partes: la primera brinda las características de las variables (y métodos de obtención) que permiten definir las variaciones ambientales generales en la zona de estudio y los principales cambios espaciotemporales de los ensambles de peces; las tres partes siguientes se focalizan en los procedimientos utilizados para seleccionar/tratar variables más específicas tanto ambientales como biológicas referidos a la fauna íctica. Estas tres últimas tratan, cada una, una hipótesis específica.

3.1. Variables ambientales y principales cambios espaciotemporales de los ensambles ícticos

Nota: al final de cada subtítulo, se especifican los resultados obtenidos utilizando esta metodología.

- ❖ Set de datos diarios de alturas hidrométricas, fotoperiodo y temperaturas del agua (Capítulo 4, 1.2.)

Los registros diarios de alturas hidrométricas fueron suministrados por la Dirección Nacional de Vías Navegables de Argentina. En este estudio se utilizaron las lecturas diarias

realizadas en la escala limnimétrica del puerto de la ciudad de Santa Fe, ubicada pocos kilómetros aguas arriba de la zona de estudio y por lo tanto representativas de las fluctuaciones de niveles que ocurren en ella. La información acerca de la duración diaria de luz (diferencia temporal entre el atardecer y amanecer), se calcularon a partir de los registros de la estación meteorológica del aeropuerto de Sauce Viejo, Santa Fe (873710 SAAV - Latitud: -31.7; Longitud: -60.81), la más cercana a la zona de estudio.

Los registros diarios de las temperaturas del agua se determinaron utilizando el procedimiento propuesto por Drago (1984). Este método consiste en estimar la temperatura diaria del agua (T_w) según la temperatura diaria del aire (T_a) de los días previos. Aquí, se presenta su adaptación a la zona de estudio. Considerando que T_w depende esencialmente de las variaciones de T_a , se realizó una regresión lineal simple entre los valores de temperaturas del agua medidos en cada fecha de muestreo en los ambientes lóticos de la zona de estudio (19 mediciones) y los valores de T_a correspondientes. Estos últimos fueron también suministrados por la estación meteorológica del aeropuerto de Sauce Viejo. Se repitió este análisis reemplazando T_a por sus promedios desde 2 días hasta 30 días anteriores a la fecha de muestreo calculando en cada caso el correspondiente coeficiente de determinación R^2 (Figura 10a).

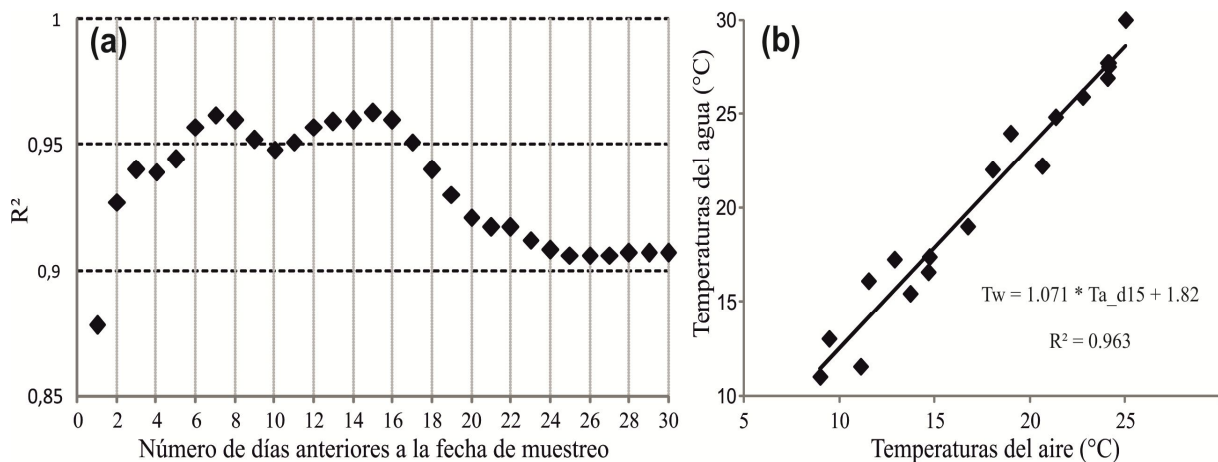


Figura 10. (a) Variación del coeficiente de determinación R^2 obtenido a partir de regresiones lineales entre la temperatura del agua medida en la zona de estudio en 19 muestreos y los promedios de las temperaturas diarias del aire a partir del día de muestreo hasta los 30 días anteriores al mismo; (b) regresión lineal entre la temperatura del agua medida en los ambientes lóticos y lénticos del arroyo Cataratas en 19 fechas de muestreo y el promedio de las temperaturas del aire diarias de los 15 días anteriores al de muestreo incluido la de éste.

El mayor R^2 fue observado cuando se consideró la regresión lineal entre la temperatura del agua en el día del muestreo y el promedio de T_a de ese día y los 15 días anteriores ($R^2 = 0.963$). Esta regresión representa el mejor ajuste entre las temperaturas del agua medidas *in situ* y las fluctuaciones de la temperatura del aire precediendo las mediciones. Se eligió entonces la ecuación lineal de esta regresión para estimar la temperatura diaria del agua (Figura 10b):

$$T_w = 1.071 * T_{a_d15} + 1.82$$

Donde T_w = temperatura diaria del agua al día; T_{a_d15} = promedio de las temperaturas medias del aire del día de muestreo más los 15 días anteriores a la fecha.

En Tabla 3, se presentan las diferencias encontradas entre las temperaturas medidas en los ambientes lóticos y calculadas a partir de la ecuación de ajuste. La diferencia máxima entre la temperatura del agua medida y calculada en los ambientes lóticos fue de 2.15°C, y la diferencia media entre el total de las temperaturas medidas y calculadas fue menor a 1°C, lo que equivale a un error promedio menor al 5%.

Tabla 3. Valores de temperaturas del agua medidos en los ambientes lóticos del área de estudio (Tmed, °C), calculados a partir de la ecuación lineal (Tcal, °C), y diferencia entre ambos valores (Tmed-Tcal, °C).

Fechas	Tmed	Tcal	Tmed-Tcal
23/07/2009	11	11,43	-0,43
10/08/2010	13	11,99	1,01
12/04/2011	24,85	24,70	0,15
09/08/2011	16,1	14,19	1,91
28/03/2012	22,2	23,94	-1,74
14/08/2012	17,25	15,65	1,60
12/12/2012	30	28,61	1,39
23/04/2013	23,95	22,18	1,77
24/07/2013	11,58	13,73	-2,15
09/12/2013	27,7	27,58	0,12
22/04/2014	21,98	21,16	0,81
29/07/2014	15,43	16,50	-1,07
17/12/2014	26,9	27,62	-0,72
15/04/2015	25,9	26,24	-0,34
06/08/2015	18,96	19,77	-0,81
15/12/2015	27,53	27,67	-0,15
19/05/2016	16,6	17,52	-0,92
30/08/2016	17,4	17,58	-0,18
13/12/2016	27,7	27,67	0,03
Error promedio:		val. abs.	0,91
		porcentaje	4,79

❖ Caracterización de los escenarios hidroclimáticos anuales (Capítulo 4, 2.1.)

A partir de los tres set de datos diarios previamente descriptos (temperatura del agua, nivel hidrométrico y fotoperiodo), se definieron siete variables hidroclimáticas a relacionar con la ecología reproductiva de los peces. Todas se analizaron sobre una base anual, desde el primero de julio al treinta de junio del año siguiente. Atendiendo los resultados de Suzuki et al. (2004), se consideraron al aumento de las temperaturas y del fotoperiodo como los principales factores estimuladores del comienzo del periodo reproductivo. En el gráfico esquemático de Figura 11, se presentan los atributos usados para construir cada variable.

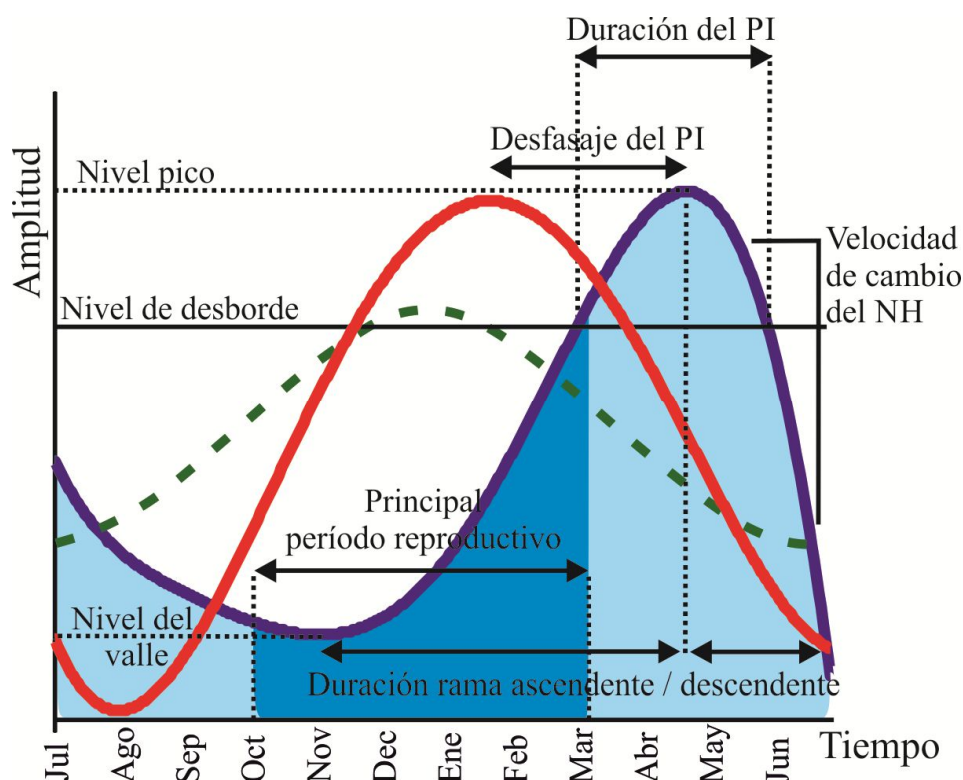


Figura 11. Gráfico explicativo de los atributos usados para construir las variables relacionadas con las fluctuaciones de la temperatura del agua (línea roja continua), el fotoperiodo (línea verde de trazos) y las alturas hidrométricas (línea azul continua) en la planicie de inundación del Paraná Medio. La figura está basada en la tendencia polinómica de las variaciones diarias de las tres componentes hidroclimáticas del periodo Julio 2010 - Junio 2011 (ver Capítulo 4). PI = Pulso de inundación; NH = nivel hidrométrico.

La denominación, definición, fórmula matemática correspondiente y potencial de aplicación ecológico de cada variable se presentan en Tabla 4. Para representar las principales características de cada escenario hidroclimático anual, a partir de las siete variables consideradas, se usó un análisis de componentes principales (PCA). Para su interpretación se seleccionaron los dos primeros ejes según el criterio de Broken-Stick.

Tabla 4. Denominación, definición, fórmula matemática y potencial de aplicación ecológico de cada variable hidroclimática considerada.

Variabes	Definiciones	Fórmulas matemáticas
Con.Hid - Acceso a hábitats de la planicie durante el periodo de mayor actividad reproductiva	Integral de NH diarios durante los seis meses del año con mayor fotoperiodo, correspondiendo al periodo de aumento y mayor temperatura.	$\int_{oct,1}^{mar,30} NH \text{ diarios}$
Tim.cre - Desfasaje temporal entre el pico de la crecida y el de temperatura	Grado de coincidencia en el año del pico de crecida (o pulso de flujo) con el pico de temperatura. Se considera el pico hidrológico más cercano al de temperatura.	$(365/2 - \text{diff. en días entre picos hidrológicos y térmicos}) / (365/2) * 100$
Var.Hid - Variabilidad hidrológica	Variabilidad de los NH mostrando la dispersión de los NH diarios en relación con la media anual.	$\sqrt{\frac{1}{n-1} \sum_{i=1}^n (xi - \bar{x})^2}$

Ram.Asc - Pendiente de rama ascendente de la crecida	Velocidad de cambio del NH durante la rama ascendente de la crecida, i.e. la correspondiente pendiente en el hidrograma.	$\frac{NH_{max} - NH_{min}}{\text{duración rama ascendente (días)}}$
Ram.Des - Pendiente de la rama descendente de la crecida	Velocidad de cambio del NH durante la rama descendente de la crecida, i.e. la correspondiente pendiente en el hidrograma.	$\frac{NH_{max} - NH_{min}}{\text{duración rama descendente (días)}}$
Int.Cre - Intensidad de la crecida	Nivel hidrométrico registrado en el pico de crecida (o pico del pulso de flujo).	$NH_{max} \text{ del año (m)}$
Dur.Cre - Duración de la crecida	Duración en días de los NH por encima del nivel de desborde.	$\text{Num. de días consecutivos por encima del nivel de desborde}$

Variables	Potencial de aplicación ecológico	
Con.Hid	Informa del grado de conexiones entre los hábitats de la planicie de inundación durante el periodo reproductivo más favorable. Según Junk et al. (1989) y Junk y Wantzen (2004), se espera que valores elevados de esta variable influyan positivamente en el éxito reproductivo.	
Tim.Cre	Informa de la coincidencia entre los picos de mayores temperaturas y pulsos de inundaciones. Según Junk y Wantzen (2004) y King et al. (2003), esta coincidencia favorece el reclutamiento en la planicie de inundación.	
Var.Hid	Informa de la variabilidad hidrológica de cada año. Según Winemiller y Rose (1992) y Mims y Olden (2012), ésta afecta las estrategias de historias de vida de forma distintas (e.g. bajos valores favorecen especies equilibradas mientras altos valores favorecen oportunistas).	
Ram.Asc	Informa de la pendiente de la rama ascendente de cada crecida. Incrementos rápidos del NH en la planicie de inundación generan un estrés para los peces, mientras incrementos lentos son más fácilmente aprovechables (King et al. 2003, Junk & Wantzen 2004).	
Ram.Des	Informa de la pendiente de la rama descendente de cada crecida. Descensos pronunciados generan un estrés para los peces, principalmente por pérdida rápida de hábitats (King et al. 2003, Junk & Wantzen 2004).	
Int.Cre	Informa de la intensidad de las inundaciones. Ésta tiene consecuencias para la disponibilidad en hábitats y recursos para el crecimiento de los juveniles y progenitores (Junk et al. 1989).	
Dur.Cre	Informa de la duración durante la cual la planicie permanece totalmente inundada. Ésta se relaciona a la disponibilidad en recurso para los juveniles y progenitores (Junk et al. 1989).	

❖ Análisis de la variación de la conectividad hidrológica (Capítulo 4, 3.1.)

Para analizar las variaciones de la conectividad en la zona de estudio, se georeferenciaron ocho imágenes satelitales (origen: Google Earth Pro) tomadas entre 2012 y 2016. Cada una representa un estado hidrométrico específico seleccionado de modo de abarcar el rango más amplio posible de las variaciones hidrológicas.

Mediante el programa libre QGIS, se digitalizó el contorno de los ambientes cubiertos por agua de un área representativo de la zona de estudio de 15 km². Para cada una de las imágenes, se discriminó la superficie de los ambientes lóticos, de las zonas lénticas conectadas a los ambientes lóticos y de las zonas lénticas desconectadas de estos últimos. De ese modo, se pudieron definir el número, la superficie y el porcentaje de ambientes lénticos conectados o no a los arroyos de este sector de la planicie de inundación para cada estado hidrométrico, y así definir con más exactitud los patrones de conectividad en la planicie de inundación (relación entre el aumento del nivel del río y el aumento de la superficie inundada en la planicie o de ambientes disponibles para la ictiofauna).

❖ Análisis de la variación de la composición fisicoquímica del agua (Capítulo 4, 3.2.)

Se usó un análisis de componentes principales (PCA) para representar las relaciones entre los valores de los diferentes parámetros fisicoquímicos del agua y los sitios de muestreo a lo largo del periodo de estudio (distance biplot, scaling 1). Esos valores se transformaron logarítmicamente y se aplicó una matriz de correlación para el análisis. La representación gráfica se presentó de dos formas: (i) con los sitios de muestreo diferenciados según la estación del año, (ii) con los sitios de muestreo diferenciados según las alturas de agua. Según el criterio de Broken-Stick, se seleccionaron los dos primeros ejes para su interpretación.

❖ Análisis de datos hidráulicos (Capítulo 4, 4.1. y 4.2.)

Los datos de los relevamientos realizados con ADCP en la zona estudiada (Figura 8) se registraron en tiempo real mediante el programa WinRiver II (Teledyne RD Instruments 2009). Este programa suministró valores de los parámetros globales en cada transecta relevada (e.g. velocidad media, máxima y mínima, caudal, ancho, superficie).

La información detallada a partir de los datos capturados con el ADCP, se obtuvo mediante el programa VMT (Velocity Mapping Toolbox, versión 4.07). Se procesaron por un lado los datos batimétricos, y por otro lado los datos de velocidades del agua. Para estos últimos, se consideraron las velocidades primarias (sentido de la corriente principal) y secundarias (perpendicular a la corriente), según la definición de Rozovskii (1957). En Parsons et al. (2013) se brinda información de detalle respecto del procesamiento de los relevamientos con ADCP utilizando el programa citado.

La representación gráfica de la distribución de las velocidades del agua y de la batimetría se realizó con el programa Tecplot 360 EX 2016 R2, por tener aplicaciones más desarrolladas que el VMT en lo referente a las construcciones gráficas. Cabe mencionar que el laboratorio de Hidroecología cuenta con la licencia de compra correspondiente para los tres programas mencionados arriba.

Con el fin de establecer eventuales diferencias entre los sitios medidos, se determinó para cada uno la relación entre el aumento de las velocidades primarias y secundarias con el incremento del caudal registrado en ellos.

❖ Análisis de la diversidad íctica (Capítulo 4, 1.1)

Para tener un dato cuantitativo de la diversidad íctica "general" de cada uno de los sitios de muestreo, se calcularon los valores medios y totales de abundancia de individuos y riqueza de especies, y el índice de Simpson en cada uno de los sitios de muestreo a partir del set de datos ícticos completo (2010-2016).

❖ Análisis general de las diferencias entre los ensambles ícticos (Capítulo 4, 1.3)

Para establecer los principales cambios en la estructura de los ensambles ícticos, se consideró la influencia de varios factores. Fueron: el tipo de ambiente (lótico o léntico), el periodo del año (invierno, verano y otoño), la altura de agua en el momento del muestreo (aguas altas, medias y bajas), y el año de muestreo (desde 2010 hasta 2016). Para definir diferencias entre los ensambles de peces agrupados según cada factor, se usó una técnica de análisis multivariado (PERMANOVA, Anderson 2001). En razón del tipo de experimento (varios factores y presencia de interacciones), se eligió como nivel de significancia un $p < 0,01$ y se aplicaron 9999 permutaciones sobre la matriz distancia (de acuerdo con el criterio presentado por Manly 1997). Ésta última fue definida a partir de la composición de especies y la abundancia de individuos de cada muestreo (matriz de disimilaridad de Bray-Curtis; Bray & Curtis 1957). Con el fin de reducir la subjetividad del análisis, las especies raras no fueron consideradas. Se tomaron en cuenta las 30 especies más abundantes representando el 90% de la abundancia total. El análisis empleado fue multifactorial para discernir interacciones entre los factores.

3.2. Tema 1: ecología reproductiva y reclutamiento

❖ Análisis de la variación temporal de la abundancia total, riqueza de especies y estructura de tallas (Capítulo 4, 2.2.)

Previamente a los análisis detallados relacionados con las estrategias de vida de las especies ícticas, se analizaron las abundancias y riquezas de los ensambles ícticos muestreados en ambientes lénticos y lóticos. Cumpliendo con los presupuestos de normalidad y homocedasticidad, se usó un ANOVA paramétrico para determinar diferencias de los mencionados atributos entre ambos tipos de ambientes. Siendo un ANOVA paramétrico, en el gráfico la línea negra dentro de cada caja representa la media de los valores, la caja corresponde al 50% de los datos, los bigotes superior e inferior ubican respectivamente los valores máximos y mínimos, y los círculos identifican los valores extremos. A continuación, los gráficos realizados a partir de un ANOVA paramétrico presentan las mismas características.

Luego, se analizaron los cambios de tallas de los individuos entre cada año con el fin de identificar los años con mayor proporción de individuos de tallas menores. Para poder trabajar la diversidad de tamaños de las especies en un mismo análisis, se consideró como valor de talla para cada uno de los individuos el porcentaje de la longitud estándar del individuo respecto de la longitud estándar máxima registrada para el conjunto de individuos de la especie considerada a lo largo del periodo de estudio. Al igual que para el análisis anterior, se usó un ANOVA paramétrico para determinar las diferencias de tallas entre los años.

❖ Análisis de las historias de vida de los peces (Capítulo 4, 2.3.)

Existe poca información respecto de la diversidad de comportamientos reproductivos y atributos biológicos relacionados a la reproducción de las especies ícticas del Paraná Medio (Capítulo 2). Se realizó una exhaustiva revisión bibliográfica sobre la biología reproductiva de peces en un rango geográfico amplio, de la cual se pudo estimar los rasgos de las historias de vida de 28 especies que son parte de las 30 especies más abundantes de la zona de estudio (ver referencias bibliográficas en Capítulo 4, Tabla 4).

Desde ya, se reconoce que los peces pueden tener una biología reproductiva distintas de acuerdo con las características ambientales de cada zona geográfica, y en este sentido se observó que los rasgos de vida relacionados con las condiciones climáticas o las características geomorfológicas de los ríos presentaron variaciones intra-específicas (e.g. área y substrato para el desove, ocurrencia y duración del periodo reproductivo, periodicidad reproductiva), lo que dificulta la extrapolación de esta información hacia el Paraná Medio. Sin embargo, varios rasgos fueron similares espacialmente y fueron los que se seleccionaron para ser extrapolados al Paraná Medio. El listado es el siguiente:

(1) desove total o parcial: el desove parcial puede incluir dos a tres desoves por periodo reproductivo;

(2) grado de cuidado parental: especies sin ningún tipo de cuidado parental; especies con apareamiento y/o rituales de cortejo relacionados a la reproducción y sin cuidado *a posteriori* de los huevos y de la cría; con cuidado de los huevos y de la cría;

(3) migraciones reproductivas: especies desarrollando largas migraciones río arriba por los cauces principales; especies desarrollando migraciones cortas, principalmente desde los cuerpos lénticos de la planicie hacia los cauces de menor jerarquía; especies relacionadas a los cuerpos lénticos, sin migraciones reproductivas;

(4) longitud estándar máxima: valores basados en las mediciones realizadas sobre los especímenes estudiados durante las campañas de pesca científicas;

(5) diámetro del ovocito de ovarios en fase terminal de desarrollo;

(6) fecundidad total: número de ovocitos por hembra con ovarios en fase terminal de desarrollo.

Los datos de fecundidad y tamaño de los ovocitos se refieren a los datos publicados referidos a las zonas más próximas a la de estudio. Sin embargo, varios factores determinan que estos últimos pueden ser variables dentro de una especie, e.g. la reserva de grasa de una hembra antes de la producción de ovocitos, el tamaño de la hembra y las condiciones climáticas. Por tal motivo, los datos de fecundidad y tamaño de ovocitos asignados a cada especie de la zona de estudio no deben ser considerados como valores exactos, sino como tendencias, o valores promedios. Para ciertas especies, no se encontró información respecto de algunos rasgos reproductivos, por lo que se usó la información al nivel de género (ver Capítulo 4, Tabla 4).

Con el fin de simplificar los análisis, las especies pertenecientes a un mismo género que presentaron características morfológicas y rasgos reproductivos equivalentes, y que además tuvieron similares patrones de reclutamiento anuales entre 2010 y 2016, fueron consideradas al nivel del género. Son 10 especies pertenecientes a los géneros siguientes: *Auchenipterus spp.* (*A. nigripinnis* y *A. osteomystax*), *Trachelyopterus spp.* (*T. galeatus* y *T. lucenai*), *Loricariichthys spp.* (*L. platymetopon* y *L. melanocheilus*), *Schizodon spp.* (*S. borellii* y *S. platae*) y *Serrasalmus spp.* (*S. maculatus* y *S. marginatus*). Consultar la tabla 4 (Capítulo 4) para tener más detalles respecto del set de datos de historias de vida de las especies seleccionadas.

Se usó un análisis de factores múltiples (MFA, Escofier & Pagès 1994) para representar las principales relaciones entre las especies y sus respectivos rasgos reproductivos en un plano de dos dimensiones, combinando las variables continuas y categóricas del set de datos reproductivos. Las variables continuas fueron transformadas logarítmicamente, centradas y ponderadas según lo recomendado por Escofier & Pagès (1994). Nota que no fue

posible incluir a *Cynopotamus argenteus* en el análisis por no tener datos sobre su fecundidad y tamaño de ovocito.

❖ Análisis de la abundancia de juveniles (Capítulo 4, 2.4.)

Se presenta a continuación la metodología empleada detallada en varios puntos.

1. Búsqueda bibliográfica:

En primer lugar, se hizo una búsqueda bibliográfica de la información disponible sobre estudios de edad y crecimiento de las 28 especies consideradas. Se observó por un lado que la relación edad/tamaño de los especímenes de las especies presentan variaciones intra-específicas importantes. Esto induce un error grande en el momento de elegir el valor de tamaño límite para definir los especímenes juveniles. Por otro lado, no se cuenta con la información respecto de la relación edad/crecimiento de varias especies.

2. Desarrollo del método:

Se ha utilizado un método de análisis indirecto de la abundancia de juveniles a partir del estudio detallado de la estructura de tallas de las 28 especies consideradas durante cada período de muestreo. El método analiza cada especie por separado. Al igual que en la sección anterior refiriéndose a los rasgos reproductivos, las especies que pertenecen a los géneros *Auchenipterus*, *Trachelyopterus*, *Loricariichthys*, *Schizodon* y *Serrasalmus* fueron consideradas juntas. En cada figura (ver la metodología ejemplificada para una especie de desove total y una de desove parcial en Anexo 2), se ubicaron las estructuras de tallas observadas en cada período de muestreo sobre el eje vertical, lo cual representa la escala de tiempo del estudio. Las variaciones del nivel hidrométrico se representaron también sobre el eje temporal, con el fin de poder relacionar las estructuras de tallas de cada especie a las condiciones hidrológicas.

Considerando los datos según este tipo de diseño, se pueden observar cohortes fuertes ocurridas durante el período de estudio para cada especie, donde la mayoría de los individuos se agrupa dentro de un rango de tallas pequeño (ver las curvas amarillas en Anexo 2). Dichas curvas representan una estimación indirecta de la curva de crecimiento de cada especie en la zona de estudio, y el inicio de la curva da una aproximación del momento de nacimiento de los individuos de cada especie, lo cual se puede relacionar con el nivel hidrométrico. Cabe resaltar que la realización de las curvas de crecimiento debe ir acompañada de una base de conocimiento sobre cada especie, esencialmente respecto de su comportamiento reproductivo y de su tasa de crecimiento, con el fin de facilitar la lectura de las curvas y reducir la probabilidad de error de interpretación.

A partir de las curvas de crecimiento definidas para cada especie, desplazándolas sobre el eje temporal, se puede relacionar cada individuo (según su talla) con su período de nacimiento a lo largo del período de estudio (ver curva de puntos amarillos, anexo 2). De ese modo, se puede calcular la abundancia anual de juveniles como la suma de los individuos perteneciendo a la cohorte de cada año considerado.

3. Validación del método:

Se comprobó la pertinencia de este método a partir de un análisis comparativo de los resultados del mismo con los de la literatura disponible (se encontró información respecto de la relación edad/tamaño para 10 especies). Para estas especies, se calcularon las tallas

promedias y el desvío estándar para el conjunto de especímenes próximos a un año de edad según el método (ver en Anexo 2 los datos de tallas usados para calcular las medidas estadísticas mencionadas), y se compararon estos valores con los observados en la literatura (Tabla 5). Se puede observar que los valores obtenidos con el método están, por la mayoría, dentro del rango de variación de los valores obtenidos de la literatura.

Tabla 5. Valores de tallas observadas en la literatura y con el método empleado para individuos de un año de 10 especies ícticas. Lmed se refiere al tipo de medición realizadas para determinar la talla del pez (Ls: longitud estándar; Lt: longitud total; Lf: longitud Fork; H: hembra; M: macho; A: sexo no diferenciado). L±DE (n): longitud promediada ± el desvío estándar (número de individuos analizados). El método considera dos mediciones de Ls±DE (n) por especie, la primera representa cálculos de tallas para individuos algo menor a un año, mientras que la otra para individuos de un año o algo mayor a un año.

Especies	Sexo (Lmed)	Tallas a 1 año: L±DE (n)	Literatura consultada	Método: Ls±DE (n)
<i>Megaleporinus obtusidens</i>	H (Ls)	173±31,8 (17)	Araya et al. 2005	160±27,0 (177)
	M (Ls)	166±28,7 (31)	Araya et al. 2005	186±27,0 (93)
<i>Pimelodus maculatus</i>	M (Ls)	200±41,1 (3)	Araya et al. 2003	13,6±23,2 (105)
	M (Lt)	360	Sabinson et al. 2014	15,5 (1)
	H (Lt)	360	Sabinson et al. 2014	
<i>Hoplias aff. malabaricus</i>	A (Ls)	112,2±54	Balboni et al. 2011	223±27,5 (66)
	A (Ls)	166,8±46,9	Balboni et al. 2011	266±34,7 (25)
	H (Lt)	190,4±9,9	Martins et al. 2009	
	M (Lt)	190,7±12,6	Martins et al. 2009	
<i>Prochilodus lineatus</i>	A (Lt)	208	Cordiviola de Yuan 1971	152±16,7 (839)
				190±21,5 (204)
<i>Salminus brasiliensis</i>	H (Lf)	311	Sverlij & Espinach Ros 1986	226±19,8 (6)
	M (Lf)	308		271±34,6 (18)
	H (Ls)	213±39,4 (38)	Dei Toset al. 2009	
	M (Ls)	239±47,6 (23)	Dei Toset al. 2009	
<i>Pterodoras granulosus</i>	H (Ls)	187±37 (16)	Feitoza et al. 2004	159±25,2 (53)
	M (Ls)	239±47,6 (23)	Feitoza et al. 2004	184±6,1 (5)
<i>Hypostomus commersoni</i>	A (Ls)	249	Rieffél Spencer Filho et al. 2010	150±38,4 (23)
				172±29,0 (7)
<i>Pygocentrus nattereri</i>	A (Ls)	110	Vicentin et al. 2013	122±17,3 (71)
	A (Ls)	160	Lowe-McConnell 1964	184±20,9 (7)
	A (Ls)	135	Duponchelle et al. 2007	
<i>Serrasalmus maculatus</i>	H (Lt)	80	Rodrigues et al. 1978	86,8±14,3 (70)
				109±14,3 (12)
<i>Cyphocharax voga</i>	H (Lt)	100	Hartz & Barbieri 1993	118±14,8 (118)
	M (Lt)	75	Hartz & Barbieri 1993	

4. Aplicación del método para las otras especies:

Al comprobar la confiabilidad del método, se repitió el mismo análisis para las especies donde no se obtuvo información respecto de la relación edad/tamaño. En este caso, informaciones sobre la tasa de crecimiento, la talla de primer madurez y algunos aspectos sobre las estrategias reproductivas de las especies fueron útiles para acertar con menos probabilidad de error la definición de las nuevas cohortes anuales.

5. Ventajas y límites del método:

Este método tiene dos principales ventajas. Por un lado, considerando la variación importante de la relación edad/tamaño dentro de las especies, el hecho de definir un límite de tamaño para considerar individuos menor a un año es arbitrario y por lo tanto, sub- o sobrestima la abundancia real de juveniles. Este método, al basarse en la lectura de las diferentes cohortes, no toma un valor arbitrario sino un rango de valores que se aproxima más a la abundancia real de juveniles que se capturó en el área de estudio. Por otro lado, permite estimar la abundancia de juveniles para especies que carecen de información al respecto en la literatura. Se supone, de acuerdo al método, que los grados de incertidumbre serían como mínimo semejantes a los que poseen las especies con las que se calibró esta metodología.

El principal límite del método es la forma indirecta para estimar la relación edad/tamaño de cada especie que deja lugar a un par de subjetividad vinculada con el criterio de análisis del investigador. En ese sentido, mayor es la corroboración de los resultados del método con aquellos disponibles en la literatura, menor será la subjetividad.

7. Análisis de la abundancia de juveniles:

Se usó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS, Kruskal 1964) como método de ordenación para analizar las similitudes/diferencias entre las abundancias anuales de juveniles de las 28 especies mencionadas a lo largo del periodo de estudio. La abundancia de juveniles se estandarizó según la captura por unidad de esfuerzo (número de individuos por 1000m² de red durante 24h). El NMDS es generalmente considerado como el método de ordenación no contrastante más robusto en ecología de las comunidades (Minchin 1987). Básicamente, consiste en una combinación lineal de las variables que minimiza la variación entre los puntos estudiados. Se usó una matriz de distancia de Hellinger para reducir el peso de las especies más abundantes y focalizar el análisis sobre el porcentaje anual de juveniles de cada especie a lo largo del periodo de estudio.

A partir de la combinación de los resultados del MFA y del NMDS, se definieron grupos de especies con similares patrones de reclutamiento y estrategias reproductivas. Por no cumplir con los presupuestos de homocedasticidad, se usó un ANOVA no paramétrico (test de Kruskal-Wallis, comparaciones a posteriori con Wilcoxon) para analizar las diferencias temporales en la abundancia de juveniles de las especies agrupadas previamente. Siendo un ANOVA no paramétrico, en el gráfico la línea negra dentro de cada caja representa la mediana aritmética, la caja corresponde al 50% de los datos, los bigotes superior e inferior ubican respectivamente los valores máximos y mínimos, y los círculos identifican los valores extremos. A continuación, los gráficos realizados a partir de un ANOVA no paramétrico presentan las mismas características.

Finalmente, se presentaron dos figuras (Figura 12a y b; Capítulo 4, 2.4), una que presenta la CPUE anual de juveniles de las 28 especies estudiadas, y otra que presenta el porcentaje anual de la CPUE de juveniles en cada año discriminado por estrategia reproductiva.

3.3. Tema 2: dinámica de la estructuración íctica de planicie

- ❖ Análisis de los ensamblajes ícticos en ambientes lénticos/lóticos (Capítulo 4, 3.3)

Se empleó también un NMDS para analizar la variación de la estructura de los ensamblajes ícticos entre los sitios de muestreo a lo largo del periodo de estudio (2009 - 2016). Se aplicó el método sobre los datos brutos de CPUE por especie (matriz de distancia de Bray-Curtis; Bray & Curtis 1957). Para una mejor interpretación de los resultados se los presentó mediante tres gráficos: (i) diferencia de los sitios de muestreo según el tipo de ambiente (léntico/lótico) y la estación del año; (ii) presentación de la distribución de las especies resultantes del análisis; (iii) diferencia de los sitios de muestreo según el tipo de ambiente (léntico/lótico) y el estado hidrométrico en el momento del muestreo.

Con el fin de corroborar estadísticamente las principales observaciones resultantes del análisis anterior, se usó el análisis de valor indicador de especies (IndVal) propuesto por Dufrene & Legendre (1997). El IndVal combina la abundancia media de una especie y su frecuencia de ocurrencia dentro de un grupo de sitios considerados. Se obtiene un valor indicador alto con la combinación de una abundancia media elevada dentro del grupo comparado con los otros (especificidad) y la presencia de la especie en la mayoría de los sitios del grupo (fidelidad). La matriz de datos fue creada a partir de los valores de CPUE por especie en cada sitio y fecha de muestreo entre agosto 2010 y diciembre 2016.

Se analizaron en primer lugar cuáles fueron las especies indicadoras de ambos tipos de ambientes, separando la totalidad de los ensamblajes ícticos en dos grupos: los muestreados en ambientes lenticos (L1 y L2) y los capturados en ambientes lóticos (A1, A2, P1 y P2). Luego, con el fin de considerar los posibles comportamientos estacionales de las especies, se investigó cuáles fueron las relacionadas con un tipo de ambiente y una estación del año, separando entonces los ensamblajes ícticos según el tipo de ambiente (lótico, léntico) y la estación anual (verano, otoño, invierno).

❖ Análisis de las respuestas de la fauna íctica a las variaciones de la conectividad (Capítulo 4, 3.4.)

Comprendió:

(a) El análisis de las diferencias de abundancia y riqueza entre los ensamblajes de especies lóticas y lenticas según las estaciones del año (verano, otoño e invierno) y el grado de conectividad (bajo, medio/alto, desborde). Por no cumplir con los presupuestos de homocedasticidad, se usó al igual que en 3.2. un ANOVA no paramétrico para verificar la significancia de los cambios.

(b) La relación entre la variación de la abundancia y riqueza de ambos tipos de ensamblajes con el aumento de la conectividad en la zona de estudio. Las variaciones de abundancia y riqueza se expresaron de dos formas: (i) tendencia polinómica de los valores a lo largo del aumento de conectividad; (ii) agrupadas según los tres estados hidrométricos mencionados (bajo, medio/alto, desborde). La significancia de las diferencias se verificó también con un ANOVA no paramétrico.

(c) La determinación de la complementariedad de los ambientes lóticos y lenticos a lo largo del incremento de la conectividad en la planicie de inundación, i.e. el grado de disimilitud en la composición de especies entre los dos tipos de ambientes. Se usaron los muestreos realizados en L1 y L2 y en P1 y P2 para tener el mismo número de ambientes lenticos y lóticos, y un mayor número de fechas de muestreo (desde 2010 hasta 2016, 19 fechas). El cálculo del índice de complementariedad se basó en la definición de Colwell y Coddington (1994). En ella se toman en cuenta dos medidas:

(i) La riqueza total para ambos sitios combinados:

$$S_{PL} = a + b - c$$

(ii) El número de especies únicas a cualquiera de los dos sitios:

$$U_{PL} = a + b - 2c$$

donde: a = número de especies del sitio P; b = número de especies del sitio L; c = número de especies en común entre los sitios P y L.

A partir de estos valores, se calculó la complementariedad de los sitios P y L como:

$$C_{PL} = U_{PL} / S_{PL}$$

Se advierte que la complementariedad varía desde cero (0%), cuando ambos sitios son idénticos en composición de especies, hasta uno (100%), cuando las especies de ambos sitios son completamente distintas. Junto con este análisis, se estudiaron los patrones de abundancia de varias especies ícticas de tipo *léntico* dentro de los ambientes lóticos y se relacionaron los mencionados patrones con las variaciones de la conectividad en la planicie.

3.4. Tema 3: uso del hábitat en ambientes lóticos

❖ Diferencias de los ensambles de peces entre sitios lóticos (Capítulo 4, 4.3.)

En primer lugar, se analizó el tipo y origen de las diferencias existentes entre las estructuras de los ensambles de peces de los ambientes lóticos examinados. Los factores considerados fueron el tipo de ambiente lótico (P1, P2, A1, A2), el período del año (invierno, verano, otoño), el nivel hidrométrico en el momento del muestreo (aguas bajas, medias/altas, de desborde), y el año de muestreo (desde 2013 hasta 2016). Al igual que en 3.1., se empleó un PERMANOVA multifactorial (Anderson 2001) y se siguió una metodología parecida, i.e. un nivel de significancia de $p < 0,01$, 9999 permutaciones, una matriz de distancia de Bray-Curtis (definida a partir de la composición de especies y abundancia de individuos de cada muestreo), y las especies raras (abundancia total igual y menor a 5 individuos) no fueron consideradas.

Se empleó aquí también un NMDS para examinar la variación de la estructura de los ensambles ícticos entre los sitios lóticos muestreados en el período señalado. Se aplicó el método sobre los datos brutos de CPUE por especie (matriz de distancia de Bray-Curtis; Bray & Curtis 1957). Las especies raras (abundancia total igual y menor a 5 individuos) no fueron consideradas tampoco. Para su mejor interpretación, los resultados se presentaron mediante dos gráficos: (i) diferenciación del tipo de ambiente lótico y del año de muestreo; (ii) diferenciación del estado hidrométrico y estación del año al momento del registro.

Finalmente, se analizaron las diferencias de abundancia, riqueza de especies, biomasa e índice de diversidad de Simpson entre los ambientes lóticos, usando un ANOVA no paramétrico (test de Kruskal-Wallis, comparaciones a posteriori con Wilcoxon) para establecer la probabilidad de diferencias significativas de los índices calculados entre los sitios investigados.

❖ Análisis de diferencias específicas entre los sitios lóticos (Capítulo 4, 4.4.)

En el caso de no haber diferencias entre los sitios lóticos cuando se consideran los análisis al nivel del ensamble íctico, se investigará entonces la posibilidad de que algunas

especies, o grupos de especies, se relacionaran más a un tipo de ambiente lótico que a otro, pero sin por ello afectar el ensamble íctico de forma significativa.

Para ello se aplicó nuevamente el IndVal (Dufrêne & Legendre 1997) para establecer la especificidad y la fidelidad de las especies hacia un dado tipo de ambiente, desarrollando el mismo procedimiento que en 3.3. La matriz de datos consideró los valores de CPUE por especie en cada sitio y para cada fecha de muestreo entre julio 2013 y agosto 2016. Dado la existencia de diferencias morfológicas e hidráulicas marcadas entre sí, se agruparon los sitios P1 - P2, y A1 - A2 para analizar si existen especies relacionadas a las zonas de pozos de erosión o a aquellas zonas del arroyo Catarata de menor profundidad y mayor velocidad.

A excepción de los que mencionan el tipo de programa usado, todos los análisis estadísticos empleados se realizaron con el programa libre R (R Development Core Team 2011), mediante los paquetes *vegan* (Oksanen et al. 2010), *indicspecies* (De Cáceres & Legendre 2009), *BiodiversityR* (Kindt & Coe 2005) y *FactoMineR* ((Lê et al. 2008)). Se consideraron como nivel de significancia de los análisis, los valores de p inferiores o iguales a 0,05 (a excepción de los PERMANOVA en donde se consideraron valores de p inferiores o iguales a 0,01).

Capítulo 4

Resultados

1. INTRODUCCIÓN A LA DIVERSIDAD ÍCTICA, CONDICIONES AMBIENTALES Y SUS PRINCIPALES FLUCTUACIONES

Dada la elevada biodiversidad del ecosistema en estudio y de su dinámica temporal por la variación casi continua del grado de conectividad entre los diferentes ambientes, la planicie de inundación del Paraná en su tramo Medio es el teatro de una multitud de procesos ecológicos muy complejos (Capítulo 2). Con el fin de abordar esta complejidad en la ecología de la fauna íctica de la planicie a la luz de los resultados obtenidos, se brinda en primer lugar un panorama general de su diversidad íctica, de las principales variaciones hidrológicas y térmicas del área investigada y de los principales cambios espacio-temporales que se observan en la estructura de los ensamblajes ícticos.

1.1. Diversidad íctica de la zona de estudio

Desde 2009 hasta 2016, se capturaron 8901 individuos en la zona de estudio. De este total, 8850 fueron identificados al nivel de especie. Los 51 restantes no pudieron ser identificados por el grado de deterioro que sufrieron, generalmente debido a la depredación que se ocasiona sobre las especies atrapadas en las redes de pesca. En total, se identificaron 93 especies, perteneciendo a 24 familias y 8 ordenes (Figura 1, ver Tabla de las especies en Anexo 1).

La mayoría de las especies pertenecen a los ordenes Siluriformes (7 familias, 38 especies) y Characiformes (7 familias, 35 especies). La abundancia de individuos pertenecientes a los mencionados órdenes predomina totalmente sobre el resto (97% de la abundancia total), en donde se destacan 5 familias de Characiformes (Anostomidae, Characidae, Curimatidae, Erythrinidae y Prochilodontidae) y 3 familias de Siluriformes (Auchenipteridae, Pimelodidae y Loricariidae). Además, se identificaron 9 especies del orden Perciformes, perteneciendo a dos familias. Los otros ordenes fueron representados por pocas familias y pocas especies.

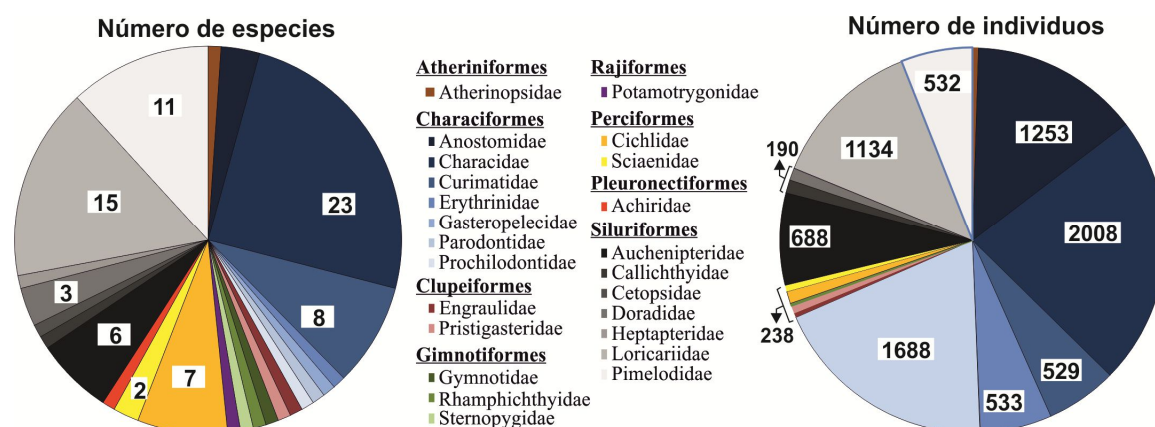


Figura 1. Número de especies y de individuos de las 24 familias de peces encontradas en la zona de estudio entre 2009 y 2016.

La especie más abundante de la zona de estudio fue el sábalo *Prochilodus lineatus* con una abundancia del 19% del total de individuos capturados durante el periodo de estudio. Las 7 especies más abundantes (*P. lineatus*; *Megaleporinus obtusidens*; *Hoplias* aff. *malabaricus*; *Schizodon platae*; *Loricariichthys melanocheilus*; *L. platymetopon*; y *Cyphocharax platanus*, por orden de abundancia) representan el 50% de la abundancia total de individuos capturados en este estudio. Las 30 especies más abundantes, todas pertenecientes a los ordenes

Characiformes y Siluriformes, alcanzan el 90% de la abundancia total de individuos capturados, o sea que las 63 especies restantes representan solamente el 10% de la abundancia total, en donde la abundancia específica de cada una de estas especies no sobrepasa el 0.5% de la abundancia total.

A lo largo del periodo de estudio, se identificaron en promedio 15 especies por sitio y fecha de muestreo, y valores del índice de diversidad de Simpson de 0.8 aproximadamente (Tabla 1). Las abundancias de peces fueron del orden de 100 individuos por campaña de pesca en las dos lagunas (L1 y L2) y en la zona del meandro circular (P1), de 60 en la zona de la confluencia (P2) y de 35 en los dos tramos del arroyo Catarata (A1 y A2). Se dan a conocer estas cifras únicamente para tener una idea general de las capturas en cada sitio de muestreo. Por no presentar el mismo número de fechas de muestreo por sitio, estas cifras no tienen valor comparativo.

Tabla 1. Valores de riqueza de especies, abundancia de peces e índice de Simpson en los diferentes sitios de muestreo. Las riquezas y abundancias totales corresponden al número completo de especies e individuos encontrados en cada sitio de muestreo a lo largo del periodo de estudio. Las riquezas y abundancias medias corresponden al valor promedio de especies e individuos encontrados en cada sitio.

Sitios de muestreo	Frecuencia de muestreo	Riqueza total	Riqueza media	Abundancia total	Abundancia media	Índice de Simpson
P1	21	65	15,9	2124	101	0.82
P2	19	67	13,7	1205	63	0.84
A1	8	57	16,1	305	38	0.83
A2	12	55	14,5	414	34	0.86
L1	20	70	15,6	2728	136	0.74
L2	19	61	15,4	2125	112	0.84

1.2. Fluctuaciones de la temperatura y del nivel del agua

En el sector de la planicie de inundación que abarca la zona de estudio, las temperaturas del agua tuvieron variaciones anuales del orden de 20°C, con mínimas de hasta 10°C y máximas de 30°C (Figura 2).

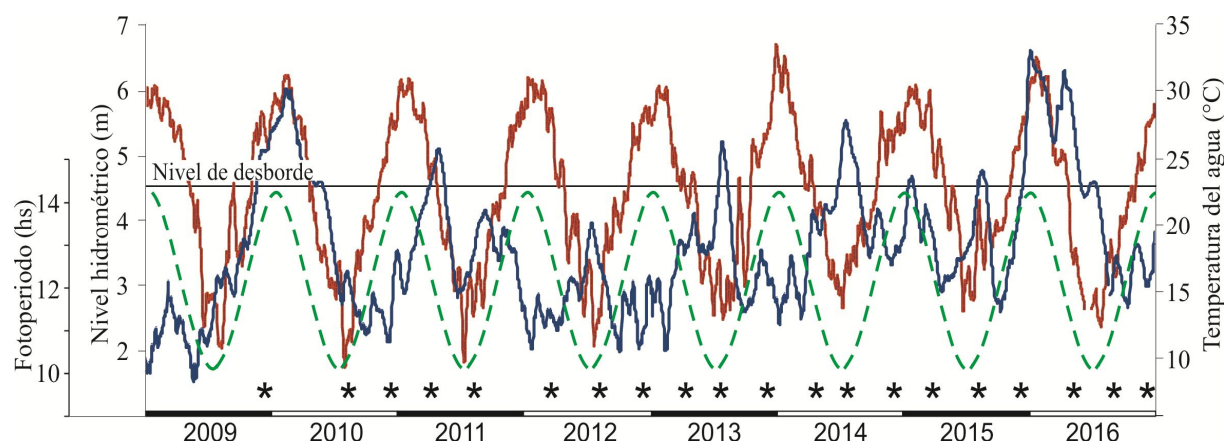


Figura 2. Fluctuaciones de las temperaturas del agua (rojo), del fotoperiodo (verde) y del nivel hidrométrico (azul) a lo largo del periodo de estudio. Los asteriscos (*) señalan los períodos donde se realizaron las campañas de pesca.

Las fluctuaciones térmicas año tras año se repitieron de forma similar, con los mayores valores durante el fin de diciembre y enero, y los menores en junio y julio. Sin embargo, se registraron temperaturas altas, de 15°C aproximadamente durante los inviernos de 2013, 2014 y 2015. Las fluctuaciones térmicas y del fotoperiodo muestran un patrón semejante entre ellas

con un desfase (anticipación) de aproximadamente un mes de los puntos extremos del fotoperiodo (los periodos de solsticio) contra los periodos de mayor y menor temperaturas del agua.

Como era esperable en un gran sistema como el del Paraná, claramente las fluctuaciones hidrológicas no presentan patrones uniformes que se repiten anualmente, sino que cada año presenta valores de intensidad, duración y ocurrencia de las inundaciones propios (Figura 2). Se resalta la coincidencia de los pulsos de inundación de 2009/10 y 2015/16 con el aumento de las temperaturas del agua, y con una intensidad y duración notables. Se registró también un pulso de inundación de baja intensidad y duración en el verano de 2015 y un pulso de flujo durante la primavera de 2011, en donde la planicie de inundación permaneció por un tiempo con niveles hidrométricos relativamente altos en coincidencia con el aumento o durante las mayores temperaturas. Los demás años, la tendencia se invirtió. Las crecidas (2013, 2014 y 2015) y el pulso de flujo de 2012 coincidieron con los periodos de menor temperatura, la crecida de 2011 en bajante térmica pronunciada, mientras que durante los veranos de 2011/12, 2012/13 y 2013/14, los niveles de agua permanecieron relativamente bajos.

1.3. La fauna íctica y su relación con las variaciones ambientales - Perspectiva general

Considerando diferentes escalas espaciales y temporales, es posible alcanzar con mayor detalle una representación de los cambios que ocurren en la estructura de los ensambles de peces y precisar sus relaciones con los factores ambientales predominantes en las respectivas escalas. Se observaron cuatro factores principales, en escalas espacio-temporales específicas, que parecerían generar cambios significativos en la estructura de los ensambles ícticos en el sector de estudio (Tabla 2):

- *Año*: escala de tiempo anual y mayor escala espacial (considerando todos los ambientes muestreados).
- *Estación*: escala de tiempo estacional y mayor escala espacial (considerando todos los ambientes muestreados).
- *Ambiente*: escala espacial separando ambientes lénticos (L1 y L2) y lóxicos (A1, A2, P1 y P2).
- *Altura agua*: agrupamiento de las fechas de muestreo según la altura del río considerando diferentes estados hidrométricos en la planicie de inundación en el momento de cada muestreo y mayor escala espacial (considerando todos los ambientes muestreados).

Viendo los resultados del test estadístico (F.Model) y de significancia (Pr) de las interacciones entre los factores (Tabla 2), la mayoría de las interacciones presenta valores levemente superiores al límite de significancia 0,01 y valores de F bajos (cerca de 1), revelando que el grado de interacción entre los factores, en caso de existir, se debe de ser leve. El factor *Ambiente* es el único que parecería presentar interacciones fuerte con otros factores. Presenta interacción muy significativa con los factores *Altura agua* y *Estación* ($p < 0,001$).

El factor *año* por no presentar interacciones significativas con otros factores, estaría mostrando que los cambios en los ensambles de peces están poco influenciados por los diferentes niveles de los otros factores al considerar el análisis en una escala anual. Con el fin de aportar más informaciones al respecto, se analizarán en detalle las variaciones anuales de la estructura íctica ocurriendo en la zona de estudio en el título 2 de este capítulo. Por otro lado,

las interacciones significativas del factor *Ambiente* con *Altura agua* y *Estación* sugieren un análisis profundizado al respecto que se presentará en el título 3 de este capítulo.

Tabla 2. Resultados del PERMANOVA mostrando la significancia de los factores (tipo de ambiente, estación del año, altura del agua, año de muestreo) y sus interacciones sobre las variaciones de la estructuración íctica en la planicie de inundación.

Factor	Df	SS	MS	F.Model	Pr(>F)
Ambiente	1	2,006	2,006	8,956	<0.001
Estación	2	1,301	0,650	2,904	<0.001
Altura agua	3	2,619	0,873	3,897	<0.001
Año	6	4,517	0,753	3,361	<0.001
Estación*Alt. agua	3	1,020	0,340	1,566	0,012
Ambiente*Alt. agua	3	1,819	0,606	2,292	<0.001
Ambiente*Estación	2	1,012	0,506	2,258	<0.001
Estación*Año	4	1,294	0,319	1,424	0,016
Alt. agua*Año	5	1,806	0,361	1,303	0,038
Ambiente*Año	6	1,863	0,311	1,399	0,010

1.4. Síntesis de los resultados

(i) Los muestreos realizados durante los ocho años de estudio en la zona del arroyo Catarata muestran un patrón de diversidad íctica representativo de la composición y estructura de los ensamblajes de peces que se observan generalmente en este sector del Paraná Medio. Al igual que Drago et al. (2003), la zona de estudio está representada por más del 70% de especies de los órdenes Characiformes y Siluriformes, y luego siguen las especies del orden Perciformes. La dominancia en abundancia del sábalo (*P. lineatus*), alcanzando alrededor del 20% de la abundancia total, ha sido observada también por Scarabotti et al. (2017) en un estudio que abarca un tramo importante del Paraná Medio.

(ii) Se resalta la considerable variabilidad del régimen de inundación en el periodo de estudio, que permitió investigar el efecto sobre la ictiofauna de una variedad de situaciones en pocos años de muestreo. Esta oportunidad única posibilitó el estudio de inundaciones de diferentes magnitudes y momentos de ocurrencia en el año, y también la importancia ecológica de los pulsos de flujo, los cuales, según Espínola et al. (2016), cuentan con muy pocos antecedentes.

(iii) De forma general, se resaltan cambios significativos en los ensamblajes ícticos de la zona de estudio entre los años, las estaciones del año, los ambientes lénticos y lóuticos, y según el grado de conectividad hidrológica (Tabla 2).

(iv) Las interacciones significativas (o muy cerca del nivel de significancia) existentes entre varios factores (Tabla 2) demuestran que la variación de la estructura está influenciada por una combinación de factores ambientales. Este aspecto complejiza notoriamente los análisis, y requiere una consideración detallada de cada una de esas interacciones para definir con el mayor grado de detalle cuáles son y el porqué de los cambios espacio-temporales observados en los ensamblajes de peces de la planicie de inundación.

2. VARIACIONES ANUALES - ESCENARIOS HIDROCLIMÁTICOS Y RECLUTAMIENTO EN LA PLANICIE

El ciclo hidrológico variable anualmente en el tramo medio del río Paraná llevó a la postulación de la primera hipótesis de esta tesis. Debido a la variabilidad del régimen de inundación, se espera encontrar estrategias reproductivas de las especies ícticas diferenciadas, las cuales se ajustarían a las condiciones hidrológicas y de temperaturas anuales. Para tal caso, se consideran los análisis a partir de una escala de tiempo anual, buscando a encontrar patrones que relacionan los picos de reproducción de grupos de especies que presentan semejanzas reproductivas, con la singularidad de las condiciones hidroclimáticas anuales.

2.1. Escenarios hidroclimáticos anuales

Durante el período de estudio, las principales crecidas ocurrieron tanto en verano como en invierno (Figura 3a,e,f,g). Esto es, hubo coincidencia solo dos veces con el régimen medio observado del Paraná (2009/10 y 2015/16), mientras que en los otros cinco de los siete escenarios hidroclimáticos anuales, no se ajustaron a aquel. El pico de inundación del escenario 2010/11 ocurrió en abril, en un punto intermedio entre las inundaciones de verano e invierno (Figura 3b). Los dos escenarios siguientes no registraron crecidas, i.e. los niveles hidrométricos fluctuaron sin desbordar generalizadamente las márgenes de los arroyos de la planicie (Figura 3c,d). Los principales pulsos de flujo aparecieron durante la primavera en un caso y en el invierno en el otro caso.

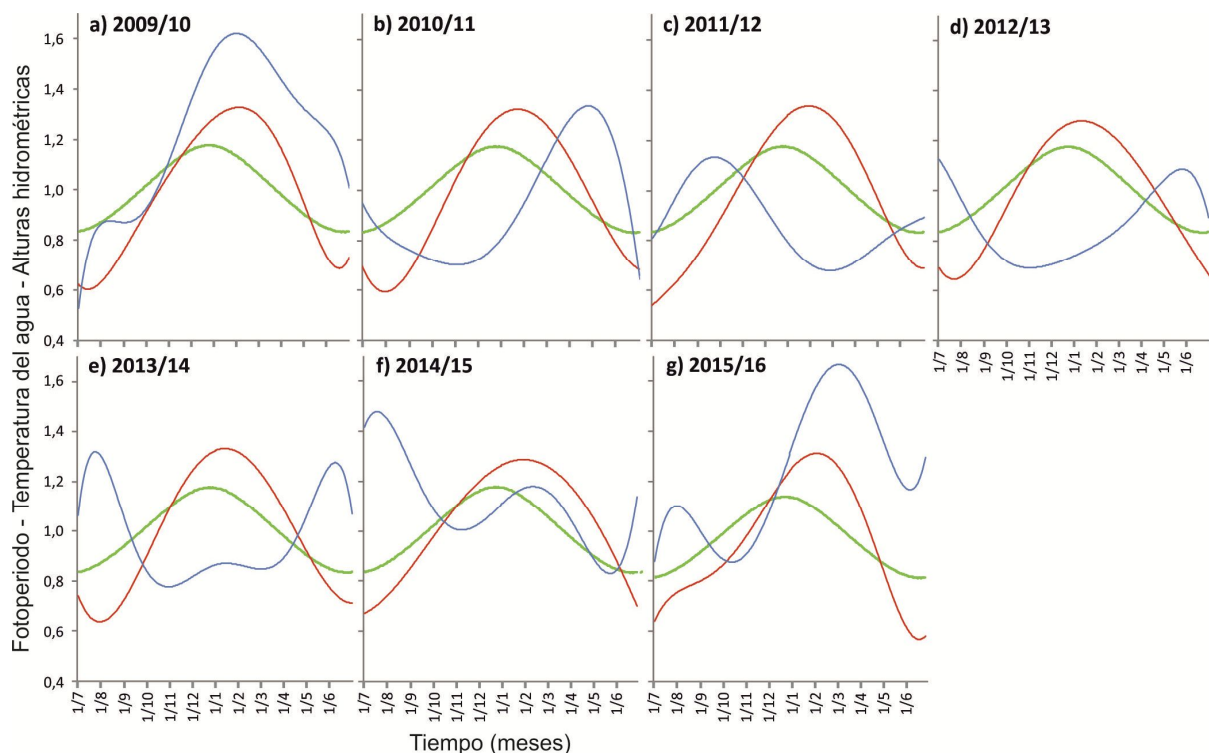


Figura 3. Fluctuaciones diarias de las alturas del agua (azul), temperaturas del agua (rojo) y fotoperiodo (verde) durante cada escenario hidroclimático anual (desde el 1er de julio al 30 de junio del año siguiente). Los valores en las ordenadas son adimensionales (para cada variable corresponden al valor diario dividido por la media del periodo estudiado). Las curvas de temperaturas y alturas del agua son ajustes polinómicos a los valores diarios de cada una de las variables.

Los escenarios hidroclimáticos 2009-10 y 2015/16 demuestran los mayores valores de las variables relacionadas con la duración, intensidad y momento de la crecida en coincidencia con las altas temperaturas (Figura 4, Tabla 3). La principal variable que diferencia los dos escenarios es la pendiente de la rama ascendente de la crecida, la cual presenta un valor netamente mayor en 2015/16, significando una crecida con pendiente más pronunciada durante este escenario.

Tabla 3. Valores de las variables hidroclimáticas calculadas para definir cada uno de los escenarios hidroclimáticos anuales. Las definiciones y descripciones de las variables se pueden consultar en el Capítulo 3 (sección 3.2).

Escenarios anuales	Con.Hid (integral)	Tim.Cre (%)	Var.Hid (ad.)	Ram.Asc (m/días)	Ram.Des (m/días)	Int.Cre (m)	Dur.Cre (días)
2009/10	255	95	1,02	0,017	0,017	6,02	194
2010/11	160	49	0,81	0,020	0,042	5,10	47
2011/12	153	33	0,57	0,017	0,016	4,17	0
2012/13	139	42	0,58	0,031	0,025	3,97	0
2013/14	151	15	0,71	0,038	0,043	5,21	29
2014/15	200	95	0,66	0,022	0,021	4,68	19
2015/16	251	89	1,15	0,047	0,020	6,60	172

De los cinco escenarios restantes, dos tuvieron una relación marcada con las pendientes de las ramas ascendentes y descendentes (2010-11 y 2013-14), pero negativa con la variable que se refiere a la coincidencia con las altas temperaturas (Tim.Cre), significando crecidas con incremento y descenso rápidos, ocurriendo fuera de la época cálida. Los otros escenarios fueron marcados por tener eventos hidrológicos con menor intensidad. Se analizaron pulsos de flujo o leves pulsos de inundación. Sin embargo, el grado de coincidencia de estos eventos hidrológicos con las altas temperaturas varió mucho. El escenario 2014-15 tuvo mayor coincidencia con las altas temperaturas, seguido de 2011/12, y luego 2012/13 (variable Tim.Cre; Tabla 3).

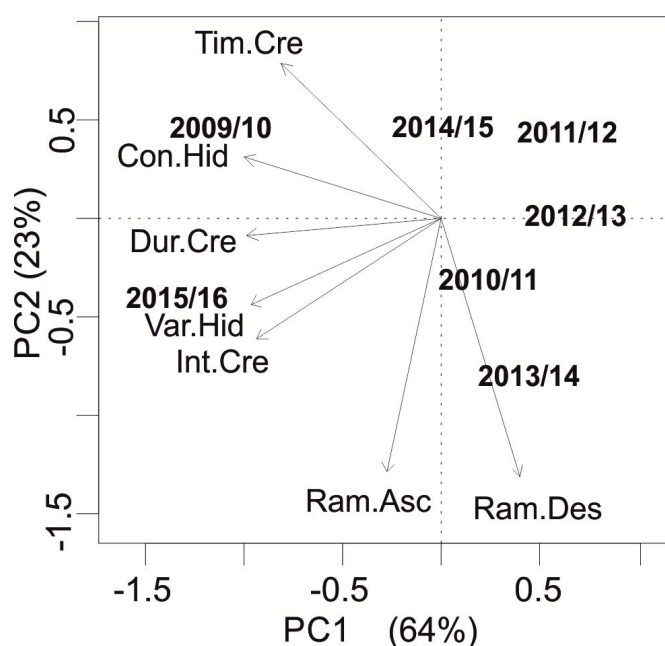


Figure 4. Análisis de Componentes Principales de datos hidroclimáticos del río Paraná Medio entre 2009 y 2016. Las variables se construyeron a partir de las variaciones diarias de las alturas y temperaturas de agua y del fotoperiodo. Referirse al Capítulo 3 (sección 3.2) para el detalle de cada variable.

2.2. Variación anual de los ensambles de peces en ambientes lénticos/lóticos

La riqueza de especies y la abundancia total de peces en los ambientes lénticos y lóticos muestreados en la planicie de inundación variaron a lo largo de los siete años de estudio (Figura 5). De modo general, la abundancia de peces fue mayor en los ambientes lénticos (Figura 5a). En estos ambientes, las mayores abundancias se observaron durante los dos años en que se produjeron los eventos hidrológicos de mayor envergadura y en coincidencia con la estación más cálida del año. La diferencia fue significativa respecto a los años que presentaron bajos niveles de agua durante el verano que precedió a los muestreos (2010 con 2011 ($p = 0.018$) y 2014 ($p = 0.005$); 2016 con 2014 ($p = 0.047$)). En ambientes lóticos, la abundancia total de peces no presentó variaciones anuales significativas, excepto en 2010 donde fue significativamente mayor a la mayoría de los años restantes (2010 con 2012 ($p = 0.013$); con 2013, 2014, 2015 y 2016 [$p < 0.001$]).

Por otro lado, la riqueza de especies fue más constante a lo largo del periodo de estudio (Figura 5b). En ambos tipos de ambientes, la media se sitúa alrededor de 15 especies para la mayoría de los años. Se puede resaltar sin embargo que la mayor riqueza de especies está relacionada con las dos grandes inundaciones de verano, donde la riqueza fue significativamente mayor en 2016 en ambientes lénticos con respecto a 2011 ($p = 0.036$) y en 2010 en ambientes lóticos con respecto a 2014 ($p = 0.045$) y 2016 ($p = 0.017$).

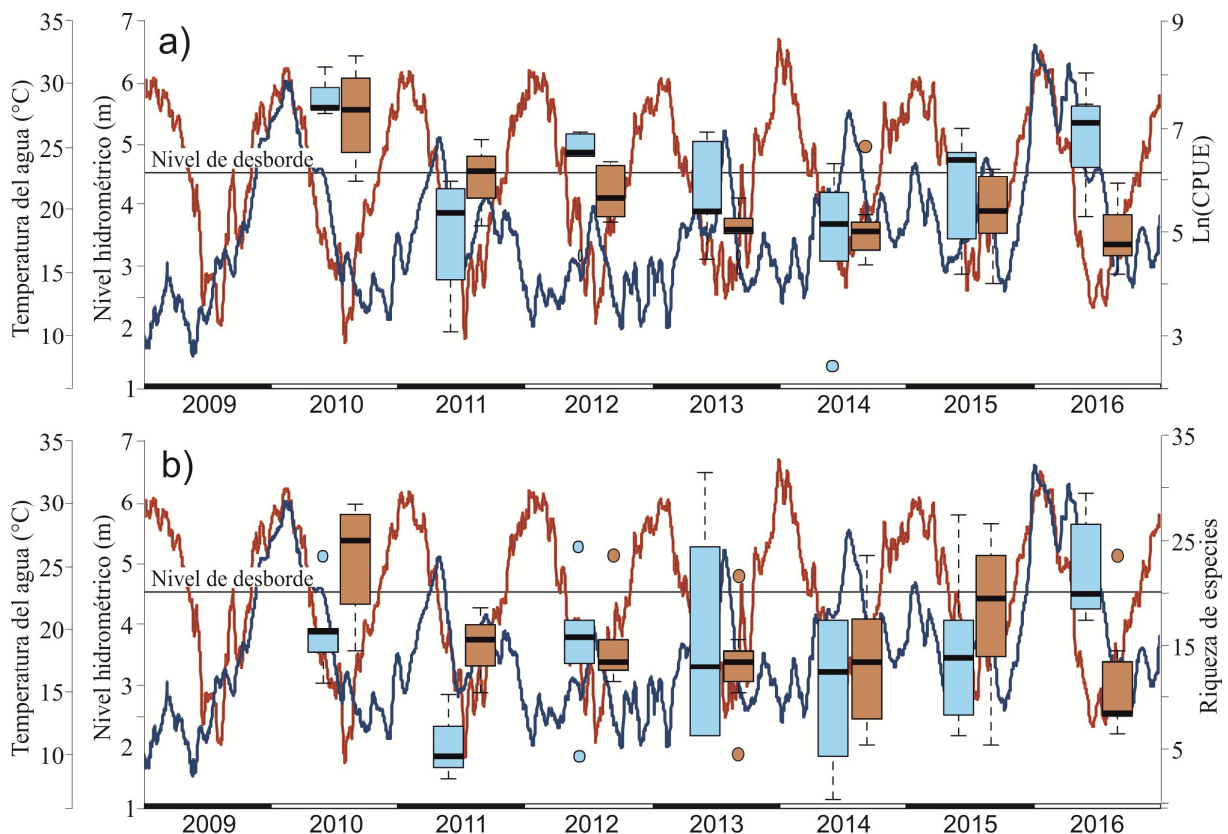


Figura 5. ANOVA paramétrico de la abundancia total de peces (a) y riqueza de especies (b) en los sitios lóticos (marrón) y lénticos (azul) de la zona de estudio a lo largo de siete años de estudio.

Con respecto al tamaño de los individuos de las especies ícticas presentes en la zona de estudio, cabe resaltar que la variación interanual de las tallas fue significativa en la mayoría de los años (Figura 6). Durante 2010 se registró la mayor proporción de menores tallas, siendo significativamente menor respecto de los años posteriores ($p < 0.001$). En los

años 2012, 2013 y 2014 las tallas fueron significativamente mayores a las de los restantes ($p < 0.001$), mientras que en los años 2011, 2015 y 2016 estuvieron en un punto intermedio.

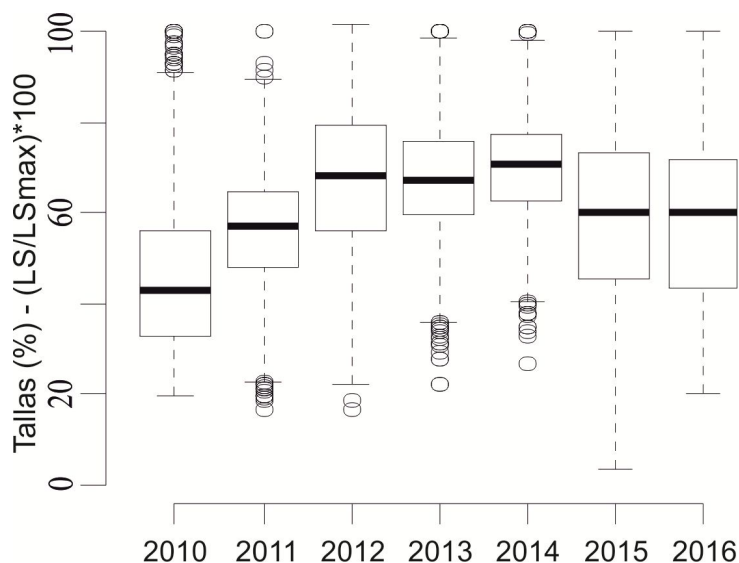


Figura 6. Representación de la distribución de las tallas de los peces capturados en cada año de muestreo. Para poder trabajar la diversidad de tamaños de las especies en un mismo análisis, se consideró como valor de talla para cada uno de los individuos el porcentaje de la longitud estándar del individuo (LS) respecto de la longitud estándar máxima (LSmax) registrada para el conjunto de individuos de la especie considerada a lo largo del periodo de estudio.

A continuación, se profundiza la investigación de las diferentes estrategias de vida de las especies capturadas en la zona de estudio para llegar a alcanzar un mejor conocimiento de los patrones de reclutamiento que ocurren año tras año en este sector del Paraná Medio.

2.3. Historias de vida de las especies más abundantes

De un total de 93 especies, solo se analizaron las historias de vida de 28 de las 30 más abundantes. Ellas representaron 7 499 individuos, o sea más del 84% de la abundancia total (Tabla 4).

Las especies consideradas poseen una diversidad de historias de vida. Según lo explicado en Capítulo 2 (sección 1.2), la frecuencia de desove puede ser una vez al año (desove total) o parcelada a lo largo del período reproductivo (desove parcial). El cuidado parental está ausente en muchas especies mientras a diferencia de otras que desarrollan diferentes tipos y grados de cuidado. Por ejemplo, la tararira (*Hoplias aff. malabaricus*) construye su nido en el fondo y ambos progenitores lo defienden agresivamente de los depredadores.

Otras especies como las viejas del agua del género *Loricariichthys* llevan los huevos en la parte ventral del cuerpo. Ciertas especies desarrollan largas migraciones reproductivas (e.g. el sábalo *P. lineatus* y el dorado *S. brasiliensis*), mientras numerosas especies generan migraciones cortas o desarrollan todo el ciclo de vida dentro de la planicie de inundación. Se encontraron especies de tamaño muy variado (e.g. *Astyanax rutilus*, LS max = 12 cm; *Rhaphiodon vulpinus*, LSmax = 60.5 cm). Los ovocitos maduros son muy pequeños en ciertas especies (diámetro menor a 1 mm) y generalmente muy abundantes, mientras que en otras son más grandes y poco abundantes.

Tabla 4. Detalle de las variables relacionadas con la reproducción y de la estructura poblacional de las 28 especies estudiadas (18 están consideradas a nivel de especie y 10 a nivel de género). Ls max (longitud estándar máxima); D. ovo (diámetro del ovocito); Fec. (fecundidad total); Lit. cons. (literatura consultada).

Especies	Código especie	Tipo de desove	Cuidado parental	Tipo de migración	Ls max (cm)	D. ovo (µm)	Fec. (num ovo)	Lit. cons. ***
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes 1837)	<i>P lin</i>	Total	Sin CP	Mig. larga	52,1	1170	545000	1, 11, 13, 17, 21, 23, 24, 29, 32, 33
<i>Megaleporinus obtusidens</i> (Valenciennes 1837)	<i>L obt</i>	Total	Sin CP	Mig. larga	44,5	1005	500000	1, 3, 5, 13, 24, 33
<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier 1816)	<i>S bra</i>	Total	Sin CP	Mig. larga	54,5	1350	800000	1, 11, 13, 18, 21, 23, 24, 31, 33
<i>Pimelodus maculatus</i> (Lacepède 1803)	<i>P mac</i>	Parcial	Sin CP	Mig. larga	29	1000	100000	1, 3, 6, 9, 13, 17, 21, 24, 27, 28, 33
<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes 1821)	<i>P gra</i>	Parcial	Sin CP	Mig. larga	38	900	400000	19, 21, 24, 30, 33
<i>Rhaphiodon vulpinus</i> (Spix & Agassiz 1829)	<i>R vul</i>	Total	Sin CP	Mig. larga	60,5	980	98185	1, 13, 14, 24, 33
<i>Schizodon spp.**</i>	<i>Sch.</i>	Total	Sin CP	Mig. corta	38,4*	896*	80000*	13, 16, 19, 21, 24, 33
<i>Cyphocharax platanus</i> (Günther 1880)	<i>C pla</i>	Total*	Sin CP	Mig. corta	16,5	806*	36600*	7, 20, 24, 33
<i>Cyphocharax voga</i> (Hensel 1870)	<i>C vog</i>	Total*	Sin CP	Mig. corta	25,5	806*	36600	7, 20, 24, 33
<i>Astyanax lacustris</i> (Géry 1972)	<i>A lac</i>	Parcial*	Sin CP	Mig. corta*	17,5	775*	9560*	11, 13, 17, 21, 23, 25, 26
<i>Astyanax abramis</i> (Jenyns 1842)	<i>A abr</i>	Parcial*	Sin CP	Mig. corta*	13,5	775*	9560*	11, 13, 17, 21, 23, 24, 25
<i>Astyanax rutilus</i> (Jenyns 1842)	<i>A rut</i>	Parcial*	Sin CP	Mig. corta*	12	775*	9560*	11, 13, 17, 21, 23, 24, 25
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i> (Menezes 1992)	<i>A pan</i>	Parcial	Sin CP	Sin mig.	30	897,5	33470	8, 12, 17, 19, 21, 23, 24
<i>Cynopotamus argenteus</i> (Valenciennes, 1936)	<i>C arg</i>	-	Sin CP	Mig. corta*	24	-	-	26
<i>Ageneiosus militaris</i> (Valenciennes 1835)	<i>A mil</i>	Total*	Apar.	Mig. corta*	34,5	1850*	18500*	13, 19, 21, 24
<i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus 1766)	<i>A ine</i>	Total	Apar.	Mig. corta	40,5	1850*	18500	13, 19, 21, 24
<i>Auchenipterus spp.**</i>	<i>Auc.</i>	Parcial	Apar.	Sin mig.	21*	1316*	14950*	13, 24
<i>Trachelyopterus spp.**</i>	<i>Tra.</i>	Parcial	Apar. & CP	Sin mig.	19,5*	2300*	1536*	10, 13, 18, 19, 21, 24
<i>Serrasalmus spp.**</i>	<i>Ser.</i>	Parcial	Apar. & CP	Sin mig.	22,5*	1816*	2800*	9, 13, 19, 21, 24
<i>Pygocentrus nattereri</i> (Kner 1858)	<i>P nat</i>	Parcial	Apar.	Sin mig.	31	1635	19000	2, 4, 16, 19
<i>Hoplias aff. malabaricus</i> (Bloch 1794)	<i>H mal</i>	Parcial	Apar. & CP	Sin mig.	49	2445	61000	11, 13, 15, 19, 21, 24
<i>Hypostomus commersoni</i> (Valenciennes 1836)	<i>H com</i>	Total*	Apar. & CP*	Sin mig.*	48,5	4360*	2802*	15, 21, 22
<i>Loricariichthys spp.**</i>	<i>Lor.</i>	Parcial	Apar. & CP	Sin mig.	39,5*	3197*	1450*	13, 21, 22, 24

* Información basada a nivel de género.

** Especies consideradas a nivel de género: *Schizodon spp.* (*S. borellii* Boulenger, 1900; *S. platae* Garman 1890), *Auchenipterus spp.* (*A. osteomystax* Miranda Ribeira 1918, *A. nigripinnis* Boulenger 1895); *Trachelyopterus spp.* (*T. aff. galeatus*, Linné 1766; *T. lucenai*, Bertoletti, Pezzi da Silva & Pereira 1995), *Serrasalmus spp.* (*S. maculatus*, Kner 1858; *S. marginatus*, Valenciennes 1837); *Loricariichthys spp.* (*L. platymetopon*, Isbrücker & Nijssen 1979; *L. melanocheilus*, Reis & Pereira 2000).

*** Literatura consultada: (1) Agostinho et al. 2003; (2) Almiron et al. 2015; (3) Arantes et al. 2013; (4) Casciotta et al. 2005; (5) Felizardo et al. 2015; (6) Godinho et al. 1974; (7) Godoy 1975; (8) Hirt & Flores 1999; (9) Lowe-McConnell 1987; (10) Maia et al. 2013; (11) Meschiatti & Arcifa 2009; (12) Meurer & Zaniboni-Filho 2012; (13) Nakatani et al. 2001; (14) Neuberger et al. 2007; (15) Ponton & Tito de Moraes 1994; (16) Renno et al. 2005; (17) Rizzo 2002; (18) Santos et al. 2013; (19) Sarmiento et al. 2014; (20) Schifino et al. 1998; (21) Suzuki 1992; (22) Suzuki et al. 2000; (23) Vazzoler & Menezes 1992; (24) Vazzoler 1996; (25) Winemiller 1989; (26) Agostinho (com. pers.); (27) Araya et al. 2003; (28) Bonetto et al. 1963; (29) Escobar et al. 2011; (30) Gosso & Iwaszkiw 1993; (31) Hirt de Kunkel 1985; (32) Hirt de Kunkel & Flores 1994; (33) Sverlij et al. 2013.

Analizando el conjunto de caracteres relacionados a las estrategias reproductivas de cada especie, se observa una clara distribución no aleatoria de las mencionadas especies (Figura 7). El eje principal (horizontal) separa las especies que desarrollan los procesos reproductivos en grupos y que generalmente no desarrollan cuidado parental de las que originan un tipo de apareamiento previo a la fecundación.

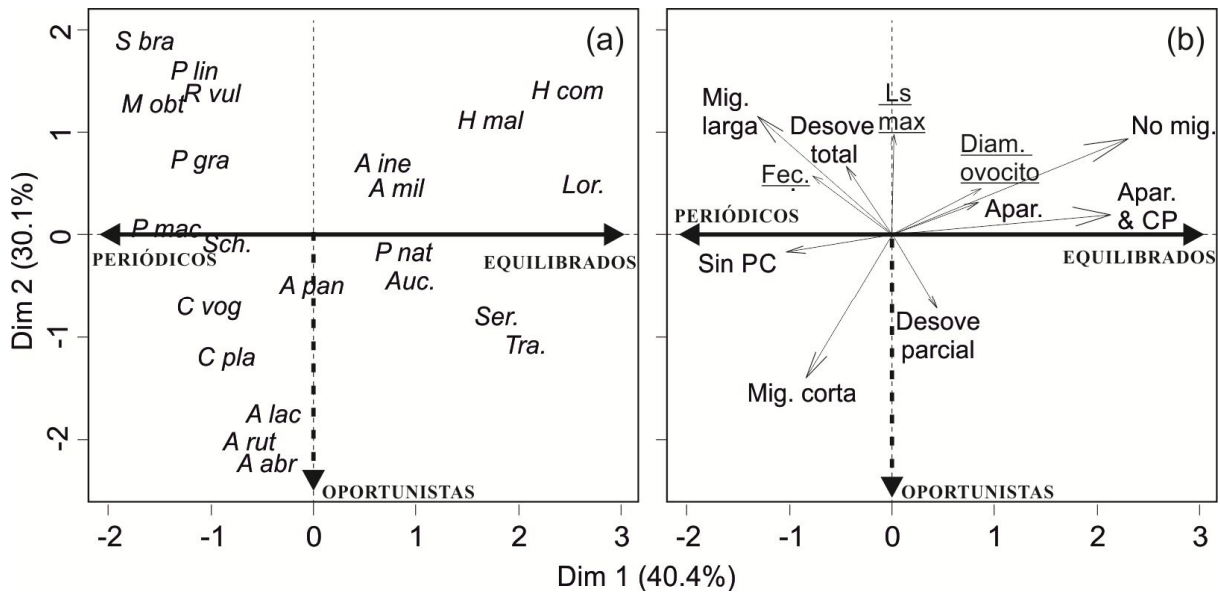


Figure 7. Resultados del Análisis de Factores Múltiples de las historias de vida de las especies analizadas (ver Capítulo 3, 3.2). (a) escores de las especies; (b) escores de los rasgos reproductivos. Ver Tabla 4 para el significado de las abreviaciones.

En el grupo de especies del lado izquierdo del eje principal (Figura 7), existe una clara relación entre el tamaño y la fecundidad de las especies (Figura 8). *R. vulpinus*, se aparta de esta tendencia, por no presentar fecundidad tan elevada con respecto de su tamaño. En el cuadro superior izquierdo (Figura 7), las especies presentan fecundidad muy elevada, ovocitos pequeños, desove total en los Characiformes, parcial en los Siluriformes, y no desarrollan ningún tipo de cuidado parental (*P. lineatus*, *S. brasiliensis*, *M. obtusidens*, *P. granulatus* y *P. maculatus*). Este grupo posee rasgos reproductivos típicos del grupo de las periódicas descritas en el modelo conceptual propuesto por Winemiller & Rose (1992).

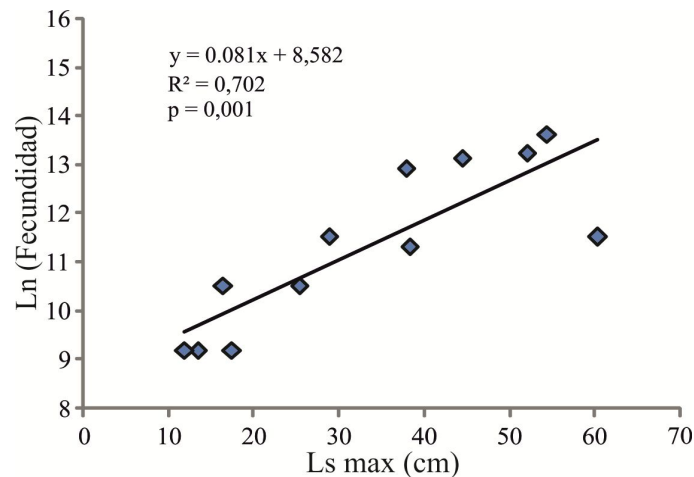


Figura 8. Relación entre la fecundidad total y el tamaño de las especies que presentan una fuerte componente periódica en su estrategia reproductiva.

Las especies en el cuadro inferior izquierdo (Figura 7a), se destacan de las anteriores por tener, además de la fecundidad y del tamaño más reducidos, migraciones reproductivas más cortas. Sin embargo, los curimátidos (*Cyphocharax spp.*) y anostómidos (*Schizodon spp.*) se diferencian de este modelo por tener desove total y mayor fecundidad que los carácidos (*Astyanax spp.*). Estas últimas tienen rasgos reproductivos que las alejan de la estrategia periódica, con características como el desove parcelado, el pequeño tamaño y la fecundidad

más reducida que las acercaría al extremo oportunista, estrategia en la que no se enmarca ninguna de las especies consideradas en este estudio.

Del lado derecho del eje vertical (Figura 7), algunas especies presentan rasgos reproductivos típicos de la estrategia de vida equilibrada (*Loricariichthys spp.* y *H. commersoni* y *Hoplias aff. malabaricus*). No desarrollan migraciones reproductivas, tienen desove parcial, ovocitos grandes, fecundidad reducida y un grado de cuidado parental desarrollado. Las otras especies son más difíciles de clasificar, tienen tamaño medio a grande, hacen migraciones cortas o no migran, desarrollan ovocitos grandes pero tienen una fecundidad variada y un cuidado parental poco desarrollado o ausente (*Ageneiosus spp.*, *Auchenipterus spp.*, *P. nattereri*, *Serrasalmus spp.* y *Trachelyopterus spp.*). Es decir, sus rasgos reproductivos tienen características tanto de especies equilibradas como periódicas, lo cual implicaría adaptaciones de estas especies que las colocarían en algún punto intermedio entre ambas estrategias de vida.

2.4. Abundancia de juveniles en el período de estudio

Desde 2010 hasta 2016, de las principales especies de la zona de estudio, no todas presentaron similares patrones interanuales de la abundancia de juveniles (Figura 9). Se puede observar, a grandes rasgos, que muchas especies tuvieron mayor abundancia de juveniles en 2010, mientras que los años 2011 y 2014 se relacionaron con muy pocas especies. Los años 2012 y 2013 parecen haber sido los que tuvieron patrones de abundancia de juveniles más parecidos entre sí durante el período de estudio.

Es de notar también la fuerte semejanza en los patrones interanuales de abundancia de juveniles dentro de cada familia (Figura 10). Considerando las especies según sus orígenes filogenéticos y las semejanzas de sus caracteres reproductivos, se pueden observar grupos de especies con patrones de reclutamiento interanuales comparables, a los cuales se les asignó una terminología que reflejaría adecuadamente sus respectivas estrategias reproductivas (Figura 11).

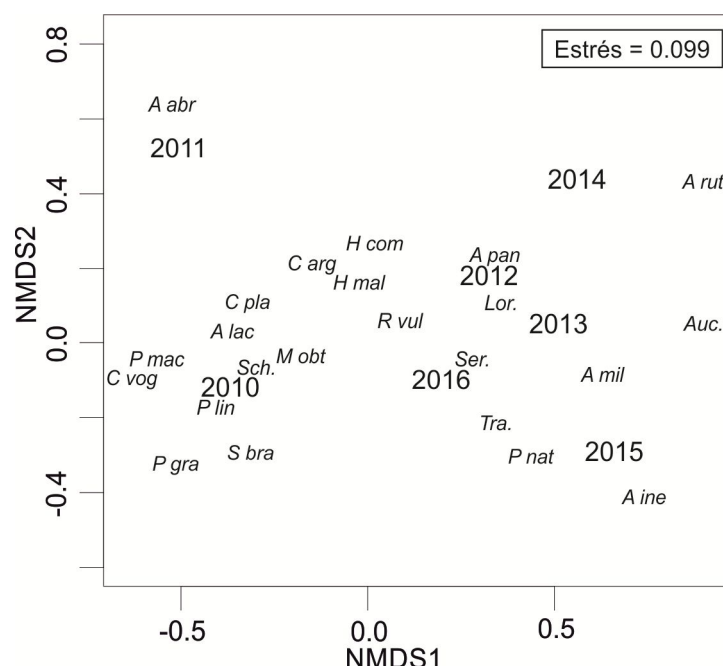


Figure 9. Resultados del NMDS mostrando la distribución de las 28 especies estudiadas en función de la abundancia anual de juveniles de cada una desde 2010 hasta 2016 en la planicie aluvial del río Paraná Medio.

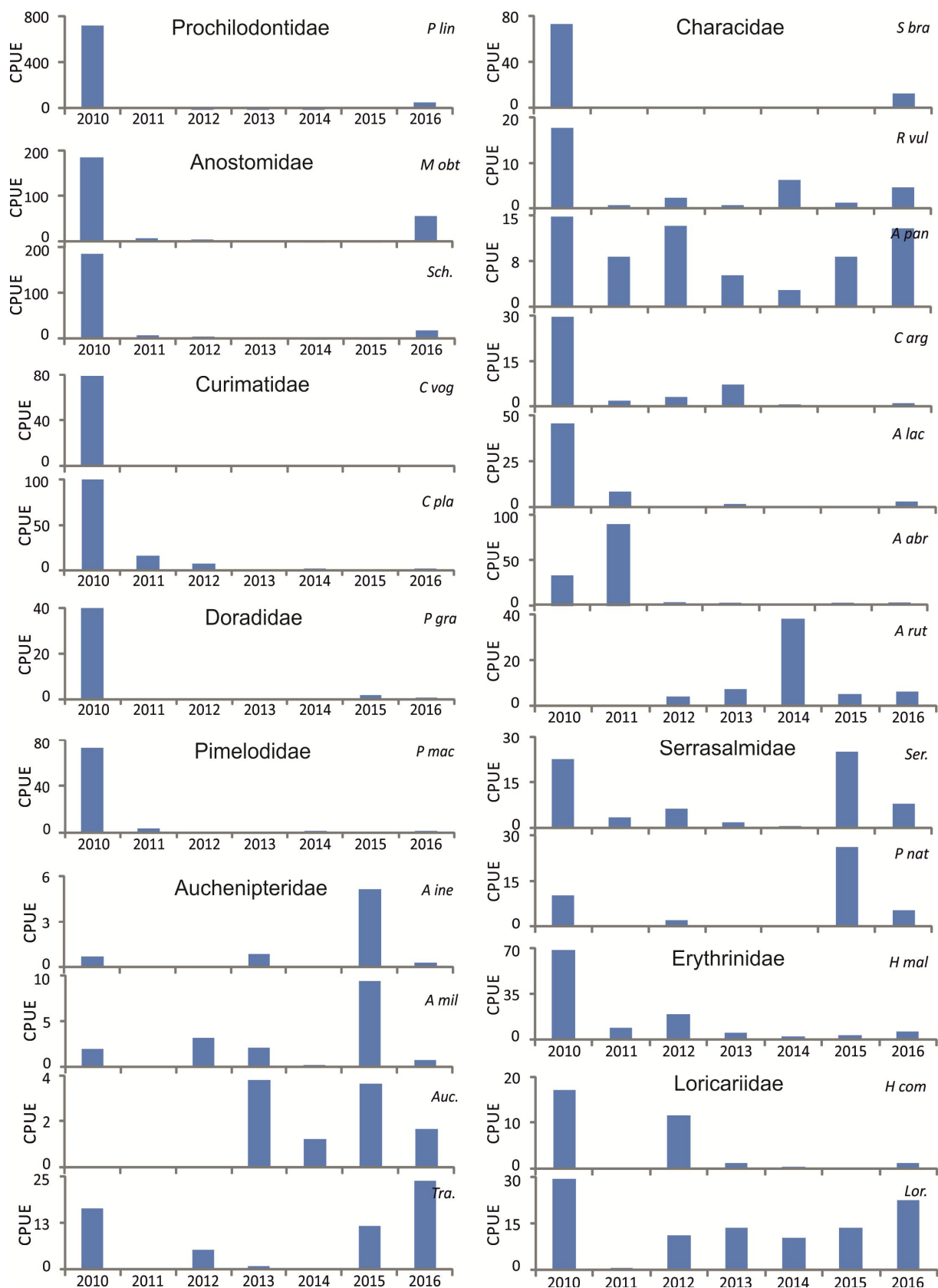


Figura 10. Abundancia anual de juveniles de 28 especies analizadas entre 2010 y 2016 en la planicie de inundación del Paraná Medio. La figura muestra los patrones de abundancia ordenados por familias. Los patrones de abundancia de las especies siguientes están considerados a nivel de género: *Auchenipterus* spp. (*A. nigripinnis* y *A. osteomystax*), *Trachelyopterus* spp. (*T. galeatus* y *T. lucenai*), *Loricariichthys* spp. (*L. platymetopon* y *L. melanocheilus*), *Schizodon* spp. (*S. borellii* y *S. platae*) y *Serrasalmus* spp. (*S. maculatus* y *S. marginatus*).

Un grupo de once especies se relacionó marcadamente con el escenario 2009-10 (estrategia periódica; Figura 11a y b). Sin embargo, los patrones de reclutamiento anuales separan estas especies en dos grupos. Uno, constituido por cinco especies de gran tamaño que pertenecen a las familias Prochilodontidae (*P. lineatus*), Characidae (*S. brasiliensis*) y Anostomidae (*M. obtusidens*, *S. borellii* y *S. platae*) se caracterizaron por tener abundancias muy altas de juveniles en 2010 (Figura 11a). En 2016, si bien no alcanzaron los valores de 2010, estas especies tuvieron abundancias significativamente más altas que durante los años restantes, donde la abundancia fue cuasi nula (Tabla 5). Las otras seis especies (Figura 11b), pertenecen a las familias Curimatidae (*C. voga* y *C. platanus*), Characidae (*R. vulpinus* y *C. argenteus*), Doradidae (*P. granulosus*) y Pimelodidae (*P. maculatus*). Se diferencian de las cinco anteriores principalmente por no presentar abundancias de juveniles tan elevadas en 2010, y por no tener incrementos en 2016.

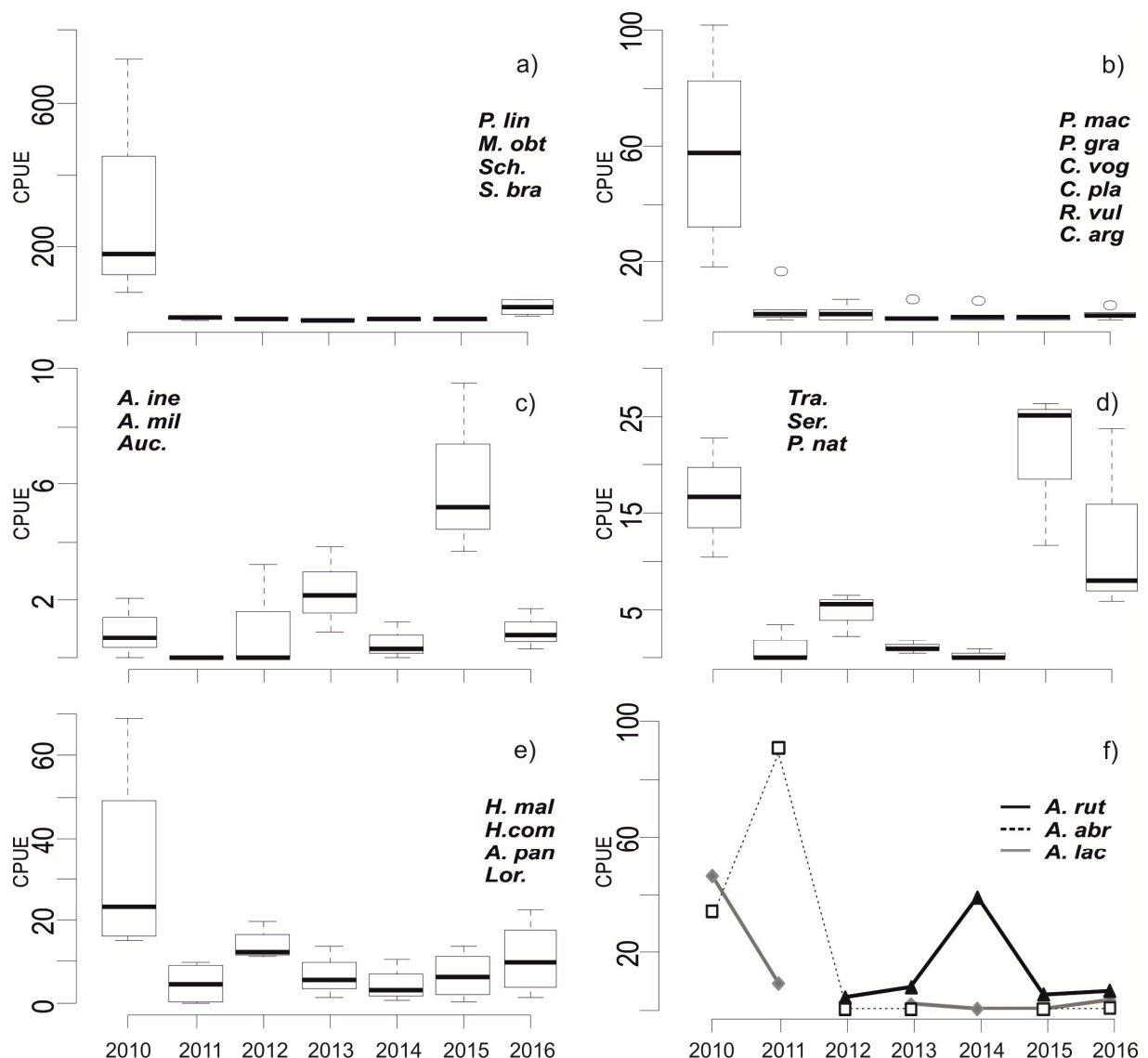


Figure 11. Abundancia de juveniles de las 28 especies dentro de las 30 más abundantes de la zona de estudio agrupadas según semejanzas en los patrones de reclutamiento interanuales y los rasgos reproductivos: (a) especies de estrategia periódica típica; (b) especies de estrategia cuasi-periódica; (c y d) especies de estrategia periódica-equilibrada; (e) especies de estrategia equilibrada; (f) especies de estrategia periódica-oportunista.

El reclutamiento de otras especies (estrategia periódica-equilibrada; Figura 11c y d) se relacionó principalmente con los mayores niveles de agua durante la temporada cálida, sin estar dependiente de altas intensidad y duración de las inundaciones como fue observado en el grupo anterior. Las familias Auchenipteridae (6 especies) y Serrasalminidae (3 especies), pertenecen a este grupo (Figura 10). *Ageneiosus spp.* y *Auchenipterus spp.* tuvieron abundancias de juveniles mayores en 2015, después del pulso de inundación de verano de baja magnitud (Figura 11c, Tabla 5), mientras que *Trachelyopterus spp.*, *P. nattereri* y *Serrasalmus spp.* tuvieron abundancias de juveniles mayores durante los tres años que siguieron los pulsos de inundación de verano (Figura 11d, Tabla 5). Por otro lado, aunque fue mayor en 2010 y 2012, la abundancia de juveniles año tras año fue relativamente constante para tres especies de la familia Loricariidae (*H. commersoni* y *Loricariichthys spp.*), *H. aff. malabaricus* y *A. pantaneiro* (estrategia equilibrada; Figura 11e). Al contrario, para el género *Astyanax* (estrategia periódica-oportunista; Figura 11f), los picos de abundancia fueron encontrados en 2010 (*A. lacustris*), 2010 y 2011 (*A. abramis*), y 2014 (*A. rutilus*).

Tabla 5. Resultados estadísticos del ANOVA no paramétrico de la CPUE de juveniles de las 28 especies agrupadas según semejanzas en los patrones de reclutamiento interanuales y los rasgos reproductivos. En Figura 11, se puede consultar las especies de cada grupo. Por presentar un comportamiento errático, no se aplicó el análisis al grupo f.

VARIABLES	Df	Chi ²	p-valor		
<i>CPUE de juveniles: Kruskal-Wallis rank sum test</i>					
Grupo a	6	18.284	0.0056		
Grupo b	6	17.783	0.0068		
Grupo c	6	13.032	0.0425		
Grupo d	6	17.244	0.0084		
Grupo e	6	14.219	0.0273		
Años comparados	p-valor (gp. a)	p-valor (gp. b)	p-valor (gp. c)	p-valor (gp. d)	p-valor (gp. e)
<i>Comparaciones a posteriori con Wilcoxon rank sum test</i>					
(2010; 2011)	0.029	0.0022	0.19	0.077	0.029
(2010; 2012)	0.029	0.005	>0.99	0.10	0.11
(2010; 2013)	0.029	0.005	0.20	0.10	0.029
(2010; 2014)	0.029	0.005	0.82	0.077	0.029
(2010; 2015)	0.029	0.005	0.10	0.40	0.029
(2010;2016)	0.029	0.0022	>0.99	0.70	0.11
(2011; 2012)	0.56	0.81	0.50	0.18	0.029
(2011; 2013)	0.49	0.23	0.064	0.66	0.69
(2011; 2014)	0.34	0.29	0.19	>0.99	0.89
(2011; 2015)	0.38	0.17	0.064	0.077	0.77
(2011;2016)	0.029	0.63	0.064	0.077	0.34
(2012; 2013)	0.48	0.57	0.38	0.10	0.20
(2012; 2014)	0.34	0.62	>0.99	0.077	0.029
(2012; 2015)	0.77	0.41	0.077	0.10	0.20
(2012;2016)	0.029	0.93	0.66	0.20	0.69
(2013; 2014)	>0.99	0.74	0.20	0.26	0.49
(2013; 2015)	>0.99	0.87	0.20	0.10	>0.99
(2013; 2016)	0.029	0.33	0.20	0.10	0.69
(2014; 2015)	>0.99	0.93	0.10	0.077	0.69
(2014; 2016)	0.029	0.57	0.50	0.077	0.34
(2015; 2016)	0.029	0.33	>0.99	0.20	0.69

A modo de síntesis del reclutamiento en la planicie de inundación, es destacable ver que la abundancia de juveniles fue extremadamente alta en 2010 respecto de los años posteriores (cerca de 2 000 individuos por 1000m² de superficie de redes en 24h; Figura 12a). Más del 80% perteneció a la estrategia periódica, principalmente las especies periódicas típicas (Figura 12b). Durante los años siguientes, la abundancia fue alrededor de diez veces menor. La estrategia periódica típica representó también la mayor proporción de la abundancia total en 2016 (60% aprox.). La estrategia periódica-equilibrada alcanzó también alrededor del 60% del reclutamiento total en 2015. La estrategia periódica-oportunista fue dominante en 2011 y 2014. La estrategia equilibrada mostró un porcentaje del reclutamiento más elevado durante los años 2012 y 2013.

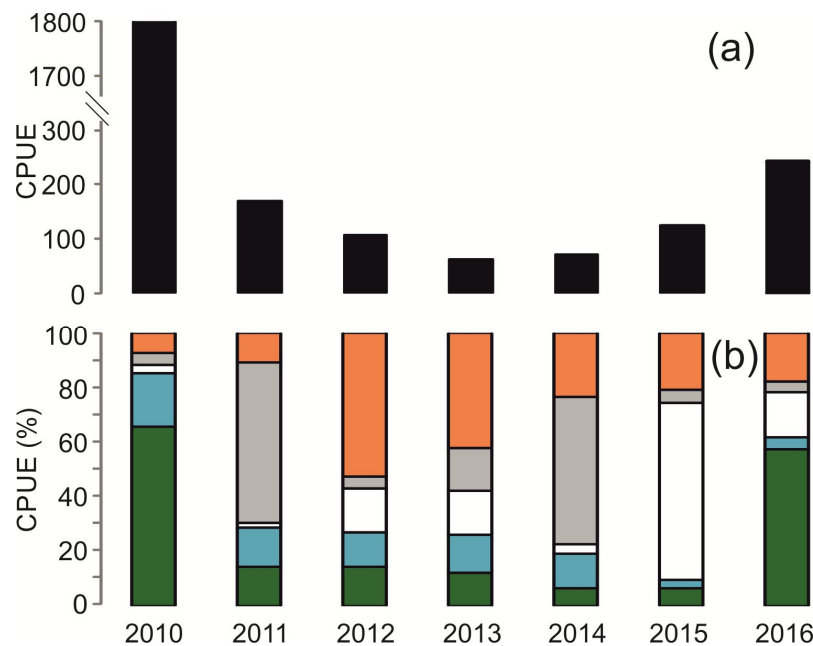


Figure 12. (a) CPUE total de juveniles de las 28 especies estudiadas, capturados en la planicie aluvial del Paraná Medio entre 2010 y 2016; (b) porcentaje de la CPUE de juveniles en cada año discriminado por estrategia reproductiva: barras verdes (estrategia periódica típica); barras azules (estrategia cuasi-periódica); barras blancas (estrategia periódica-equilibrada); barras grises (estrategia periódica-oportunista); barras naranjas (estrategia equilibrada).

2.5. Síntesis de los resultados

(i) Los mayores niveles hidrométricos durante la temporada cálida son los que generan un mayor reclutamiento de peces en las planicies en general (ver Capítulo 2, sección 1.3; King et al. 2003). Los resultados de abundancia y en las menores tallas de los peces capturados luego de inundaciones de verano confirman este patrón. 2010 presentó la mayor abundancia total y mayor proporción de tallas pequeñas del período de estudio. Los años 2015 y 2016, por presentar valores de abundancia alta en los ambientes lénticos y una mayor proporción de tamaños menores que durante los años 2012, 2013 y 2014, estarían mostrando que el éxito reproductivo y el reclutamiento de juveniles fue mayor a los tres otros, los cuales no presentaron inundaciones en primavera/verano.

(ii) El conocimiento detallado de las historias de vida de los peces constituye un aspecto clave a la hora de definir cómo la estructura de los ensambles ícticos está modulada por la adaptación a la variabilidad, predictibilidad y estacionalidad del régimen hidrológico (Mims y Olden 2012). Dentro de este contexto, se observó que en el Paraná Medio, las estrategias

reproductivas de las especies ícticas son diversas y no responden de igual manera a las condiciones hidroclimáticas anuales.

(iii) Las historias de vida de las especies analizadas se separan básicamente en dos grupos: periódico y equilibrado (ver la clasificación de las historias de vida en Capítulo 2, 1.2), donde predominan las especies periódicas. Se consideraron cuatro subgrupos dentro de esta última estrategia por la disparidad de los caracteres reproductivos y de los patrones de reclutamiento. Estos conforman agrupamientos de especies típicas periódicas y especies periódicas con un grado de adaptación hacia los extremos equilibrados y oportunistas.

(iv) Los juveniles de once especies periódicas (típicas y cuasi-periódicas) predominan considerablemente en la planicie de inundación cuando ocurrieron las grandes inundaciones de primavera-verano, sin embargo hubo una variación profunda de reclutamiento entre ambas inundaciones, y ambos grupos de especies. El reclutamiento de cuatro carácidos de estrategia periódica-oportunista se relacionó con las inundaciones independientemente del tiempo de ocurrencia. Los juveniles de nueve especies de estrategia periódica-equilibrada se encontraron con mayor abundancia en caso de mayores niveles hidrométricos durante la temporada cálida, y especialmente luego de una inundación de verano de corta duración e intensidad. Las especies equilibradas mostraron una menor dependencia con las inundaciones, y el reclutamiento en la planicie presentó una mayor estabilidad interanual.

3. VARIACIONES DE LOS ENSAMBLES ÍCTICOS EN AMBIENTES LÓTICOS/LÉNTICOS - CONECTIVIDAD Y ESTACIONALIDAD

Según los resultados que se presentan en Tabla 2 de este capítulo, varios factores generarían cambios significativos en la estructura de los ensambles de peces en la zona de estudio. Hasta aquí se ha demostrado cómo las variaciones hidrológicas en relación con las térmicas a una escala anual, inciden sobre la estructura íctica dependiendo del éxito reproductivo de las especies (en este caso de las más abundantes) determinando el posterior reclutamiento en la planicie de inundación. Se trata ahora de analizar los ambientes lóticos de la planicie aluvial, en tanto hábitats que adquirirían relevancia en la estrategia de vida de la ictiofauna cuando se debilita o interrumpe la conectividad con las lagunas adyacentes durante tiempos prolongados, todos aspectos, éstos, contemplados en la segunda de las hipótesis que guían esta investigación.

En este caso la escala de análisis no es anual, sino que se enfocan los resultados considerando intervalos de variación de la conectividad hidrológica en la planicie. Obsérvese en Tabla 2 que la estructura íctica presentó, además de las variaciones anuales, diferencias significativas entre los ambientes lóticos y lénticos, entre las estaciones del año y según los grados de conectividad en la planicie. Además, las interacciones significativas del factor *Ambiente* con *Altura agua* y *Estación* sugieren que, si se pretende examinar el rol ecológico que cumplen los ambientes lóticos cuando la conectividad hidrológica es escasa o inexistente con la planicie, no se puede dejar de considerar la influencia de las estaciones del año.

3.1. Grados de conectividad hidrológica en la planicie de inundación

Durante el periodo 2010-2016, los mínimos y máximos niveles hidrométricos registrados en la escala de Puerto Santa Fe fueron 1,8 y 6,6 m, respectivamente. El uso de

hábitats por parte de la ictiofauna en la zona de estudio variará según la altura del río (Figura 13).

La superficie total de ambientes lóticos en la zona de estudio abarca 98 Ha. Este valor siempre es menor a la superficie de lagunas conectadas a los arroyos de la zona (Tabla 6). Hasta una altura hidrométrica de aproximadamente 3,5 m, la conectividad entre los ambientes lóticos y lénticos aumenta relativamente poco en la planicie de inundación. En efecto, entre los niveles de 2,26 a 3,4 m (aumento del nivel hidrométrico mayor a 1 m), solo ocurre un aumento del 4,5% de las superficies inundadas respecto del área total de la planicie, y el número de lagunas conectadas varió muy poco dentro de este rango de alturas hidrométricas (Tabla 6).

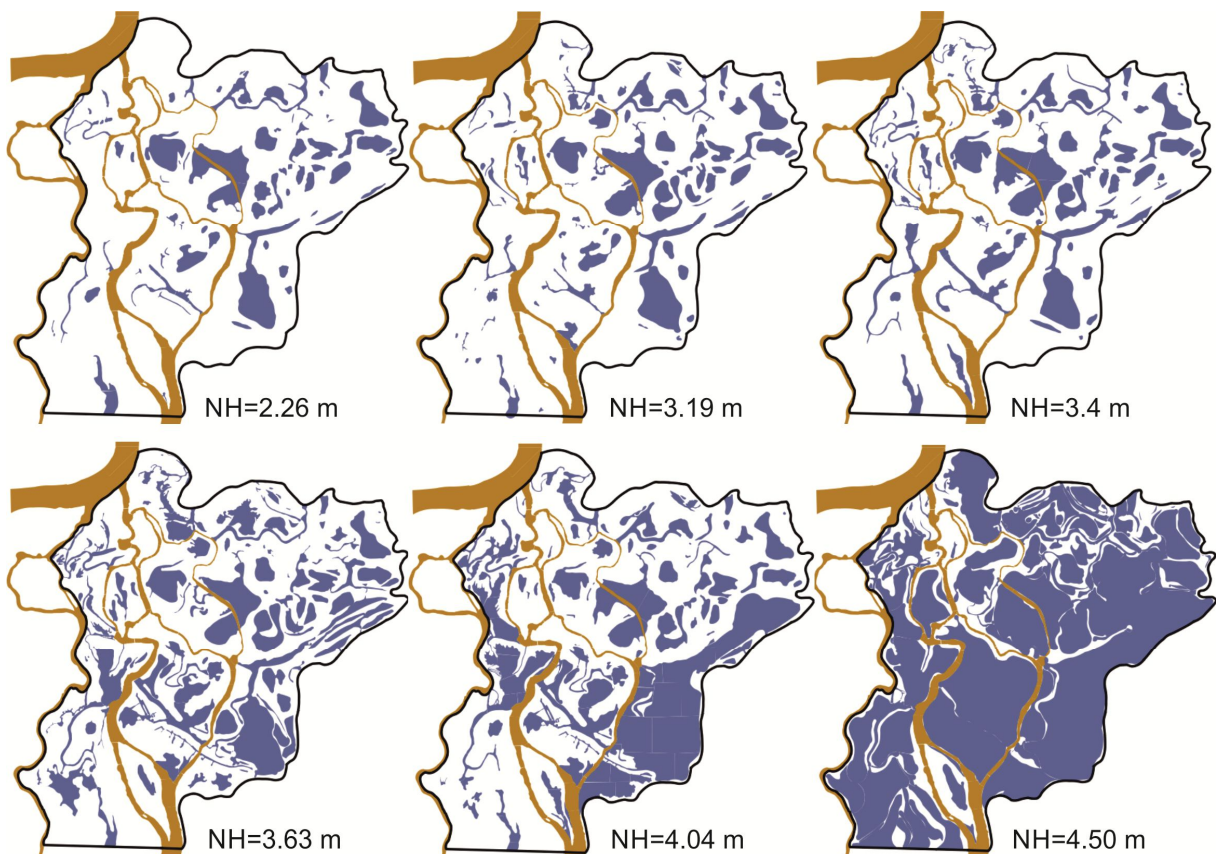


Figura 13. Evolución del grado de conectividad hidrológica en el área de estudio ubicado en la planicie de inundación del Paraná Medio. NH: nivel hidrométrico de la escala de Puerto Santa Fe. Ambientes lóticos (marrón) y ambientes lénticos (azul).

El primer aumento importante de la conectividad ocurre entre los niveles 3,4 y 3,6 m (8,6% del área total se conectó dentro de este rango de alturas hidrométricas). Este aumento es principalmente debido al ingreso de agua dentro de los antiguos arroyos de la planicie, conectando las zonas más bajas de la planicie a los ambientes lóticos (el mayor número de lagunas se conectaron, Tabla 6). Por encima de 4,04 m aparecen las primeras áreas de los interfluvios inundadas de la planicie, en donde el agua ingresó desbordando las márgenes de los arroyos. Este fenómeno tiene por efecto de incrementar notoriamente la superficie inundada. Para el nivel hidrométrico de 4,50 m, la planicie está en gran parte inundada (Figura 12), significando que el nivel del agua alcanzó y desbordó la mayoría de las márgenes de los arroyos de la planicie.

Tabla 6. Superficie (Área), porcentaje (%Área) y número [N(lag)] de lagunas conectadas al arroyo Catarata según la variación del nivel del agua (NH) del sector de estudio de la planicie de inundación del Paraná Medio.

Fechas	NH (m)	Área	%Área	N(lag)
12/01/2012	2,26	116	7,3	17
21/10/2013	2,75	128	8,1	18
31/05/2015	3,19	154	9,7	20
22/06/2015	3,4	188	11,8	24
4/07/2015	3,63	324	20,4	31
22/04/2014	4,04	390	24,6	31
01/09/2015	4,5	1337	84,3	-
14/01/2016	6,44	1584	100,0	-

A partir de estos resultados, se pueden definir diferentes grados de conectividad que marcan cambios notorios en el nivel de conexión de los ambientes lénticos de la planicie, y por ende en la disponibilidad de hábitats para la ictiofauna (Figura 14):

- de 2,2 a 3,5 m: **conectividad baja** donde las conexiones entre los ambientes lénticos y lóticos varían poco dentro de este rango de alturas hidrométricas;

- de 3,5 a 4 m: **conectividad media** donde se observa un aumento de conexiones hidrológicas principalmente debido al ingreso de agua dentro de los arroyos abandonados;

- de 4 a 4,5 m: **conectividad alta** donde las conexiones hidrológicas aumentan fuertemente dentro de este rango de alturas hidrométricas, debido al desborde de las márgenes de los arroyos de algunos sectores de la planicie;

- por encima de 4,5 m: **desborde** donde la planicie de inundación está en su mayor parte bajo agua.

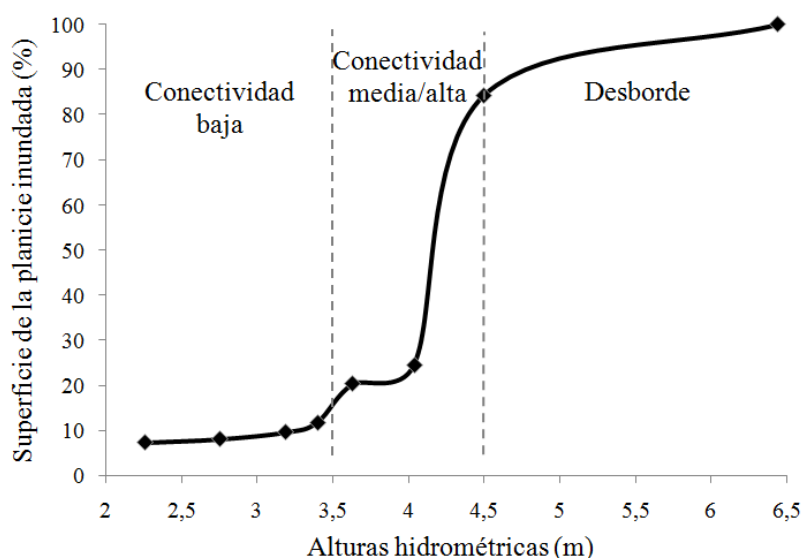


Figura 14. Incremento de la conectividad en el área de estudio en relación con el aumento del nivel del río medido en Puerto Santa Fe.

Las fluctuaciones hidrológicas originan patrones de conectividad anual muy diferentes año tras año (Figura 15). Se advierte, considerando el período completo desde 2009 a 2016, que la planicie de inundación permaneció cerca de 50% del tiempo con conectividad hidrológica baja, i.e. las áreas lénticas disponibles en ese lapso fluctuaron aproximadamente entre el 7% y el 12 % del área total de la planicie. Es importante resaltar que, exceptuando el año 2009, las alturas hidrométricas por debajo de 2.2 m fueron cuasi-inexistentes durante el periodo de estudio.

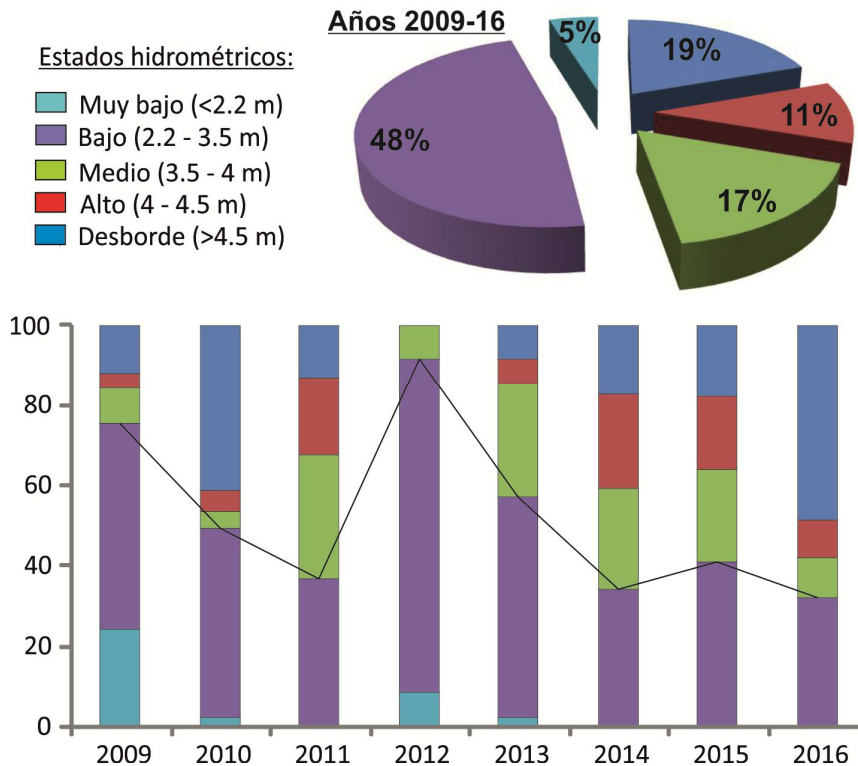


Figura 15. Porcentaje de días con conectividad hidrológica muy baja, baja, media, alta y desborde entre 2009 y 2016 (gráfico circular) y discriminado por año (gráfico de barra).

Las cifras anteriores deben contextualizarse considerando que durante los años 2011, 2014 y 2015, se registraron conectividades bajas, medias, altas y desborde, durante tiempos relativamente parejos. El año 2012, hidrológicamente, fue el más estable del periodo, con más del 80% del tiempo en estado hidrométrico bajo. Los años 2009 y 2013 se caracterizaron también por tener bajas variaciones de la conectividad. Las alturas del agua no superaron la correspondiente a la conectividad media más del 80% del tiempo en ambos casos.

Por el contrario, los dos años marcados por las grandes inundaciones de verano generaron cambios profundos en la conectividad. La planicie de inundación fue aproximadamente 50% del año totalmente inundada en ambos casos, mientras que el resto del año los niveles hidrométricos fueron en su mayoría correspondientes a conectividad baja. Esto se compadece con el carácter estacional (en los meses de temperaturas elevadas), ya comentado, de las dos crecientes de esos años, con altos grados de conectividad durante esos períodos seguidos por meses más estables terminadas las ramas descendentes.

3.2. Variación de la composición fisicoquímica del agua

La tabla 7 da a conocer la calidad fisicoquímica del agua medida durante cada período de muestreo. En general, los registros fisicoquímicos dieron valores esperables para la zona de estudio comprendidos dentro del rango de tolerancia de las especies ícticas presentes.

Tabla 7. Valores promedios y desvío estandar de los parámetros fisicoquímicos medidos en los sitios de muestreo de la zona de estudio en cada fecha de muestreo. NH: nivel hidrométrico (m); T: temperatura del agua (°C); CE: conductividad (µS/cm), Tr: transparencia del agua (m); SDO: oxígeno disuelto superficial (mg/L); TDS: sólidos disueltos totales (mg/L).

Fecha	NH	T	CE	Tr	pH	SDO	TDS
Ago.10	3,16	13,0±0,3	111±8,1	0,40±0,08	5,5±0,0	9,6±0,3	57,1±6,1
Abr.11	4,74	24,8±0,6	115±3,5	0,36±0,13	5,9±0,3	6,8±2,7	56,9±1,8
Ago.11	3,49	16,3±1,4	112±19	0,63±0,52	7,0±0,4	7,8±3,4	60,4±10,9
Mar.12	2,42	21,6±0,7	249±71	0,27±0,22	7,1±0,4	8,2±1,2	120,7±43,2
Ago.12	3,14	16,6±1,0	124±2,9	0,73±0,46	6,1±0,3	7,9±1,3	61,9±1,4
Dic.12	2,32	31,0±1,3	290±135	0,36±0,43	6,5±0,0	7,5±0,5	146,1±67,5
Abr.13	3,72	23,9±0,4	104±3,4	0,41±0,27	6,4±0,3	6,1±3,3	51,9±1,6
Jul.13	5,20	11,6±0,7	87±2,6	0,33±0,08	6,2±0,5	8,6±0,3	43,5±1,3
Dic.13	3,00	27,2±1,0	189±19	0,36±0,13	6,4±0,3	6,0±1,7	95,1±9,1
Abr.14	4,03	21,7±0,9	187±5,0	0,25±0,09	6,4±0,4	7,1±2,1	93,7±2,7
Jul.14	5,35	15,3±0,3	102±3,2	0,52±0,01	6,0±0,0	7,6±0,3	50,9±1,6
Dic.14	3,55	26,8±0,7	179±13	0,49±0,14	6,3±0,3	5,8±1,3	89,7±6,3
Abr.15	3,04	25,2±1,0	320±78	0,23±0,20	7,2±0,2	5,3±1,6	159,9±38,6
Ago.15	4,62	18,9±0,7	90±1,5	0,45±0,11	6,5±0,2	6,9±0,9	45,0±0,7
Dic.15	4,59	28,1±1,0	98±5,4	0,61±0,21	6,7±0,2	3,9±1,2	48,7±2,5
May.16	5,06	16,7±0,6	139±6,1	0,34±0,05	6,0±0,0	9,6±0,7	69,4±2,8
Ago.16	2,96	16,6±1,8	464±136	0,24±0,1	7,5±0,5	9,7±1,1	232,0±67,4
Dic.16	3,06	27,3±3,2	426±162	0,15±0,03	7,3±0,4	6,7±1,2	213,6±80,3

Al considerar las concentraciones en oxígeno, la conductividad, el pH, la temperatura y la transparencia del agua durante el período de estudio, se observa que los sitios de muestreo se distribuyen principalmente en función del gradiente de temperatura anual (Figura 16a), lo cual separa principalmente los muestreos de invierno de los de otoño y verano.

El oxígeno disuelto superficial se relaciona también con la estacionalidad, mostrando concentraciones más altas en invierno. Por otro lado, la variación del pH y de la conductividad se relacionan con los niveles hidrométricos bajos de la planicie, mientras la transparencia tiende a aumentar con niveles de agua más altos (Figura 16b).

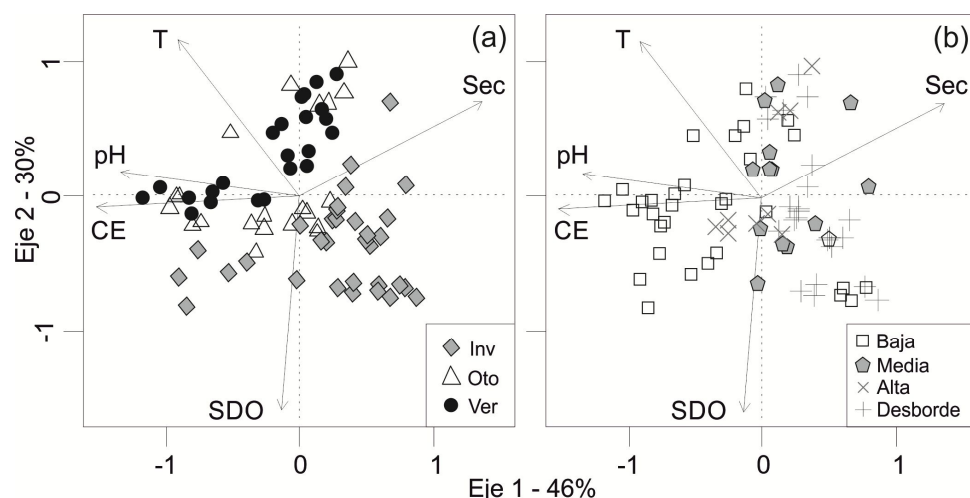


Figura 16. Resultados del PCA mostrando la distribución de las muestras en función de la caracterización fisicoquímica de las aguas: (a) según las estaciones del año (verano, otoño, invierno) y (b) del estado hidrométrico (bajo, medio, alto, desborde). T: temperatura (°C), Sec: transparencia (Secchi, m), SDO: oxígeno disuelto superficial (mg/L), CE: conductividad (µS/cm), pH.

3.3. Variaciones en la estructura íctica en ambientes lénticos/lóticos

Según lo mencionado previamente, los resultados presentados en Tabla 2 muestran que la estructura de los ensamblajes ícticos varía según el tipo de ambiente de la planicie (léntico/lótico), el grado de conectividad y la estación del año existiendo, además, interacciones significativas entre esos tres factores. En la Figura 17, resultado del análisis NMDS, se grafican esas variaciones.

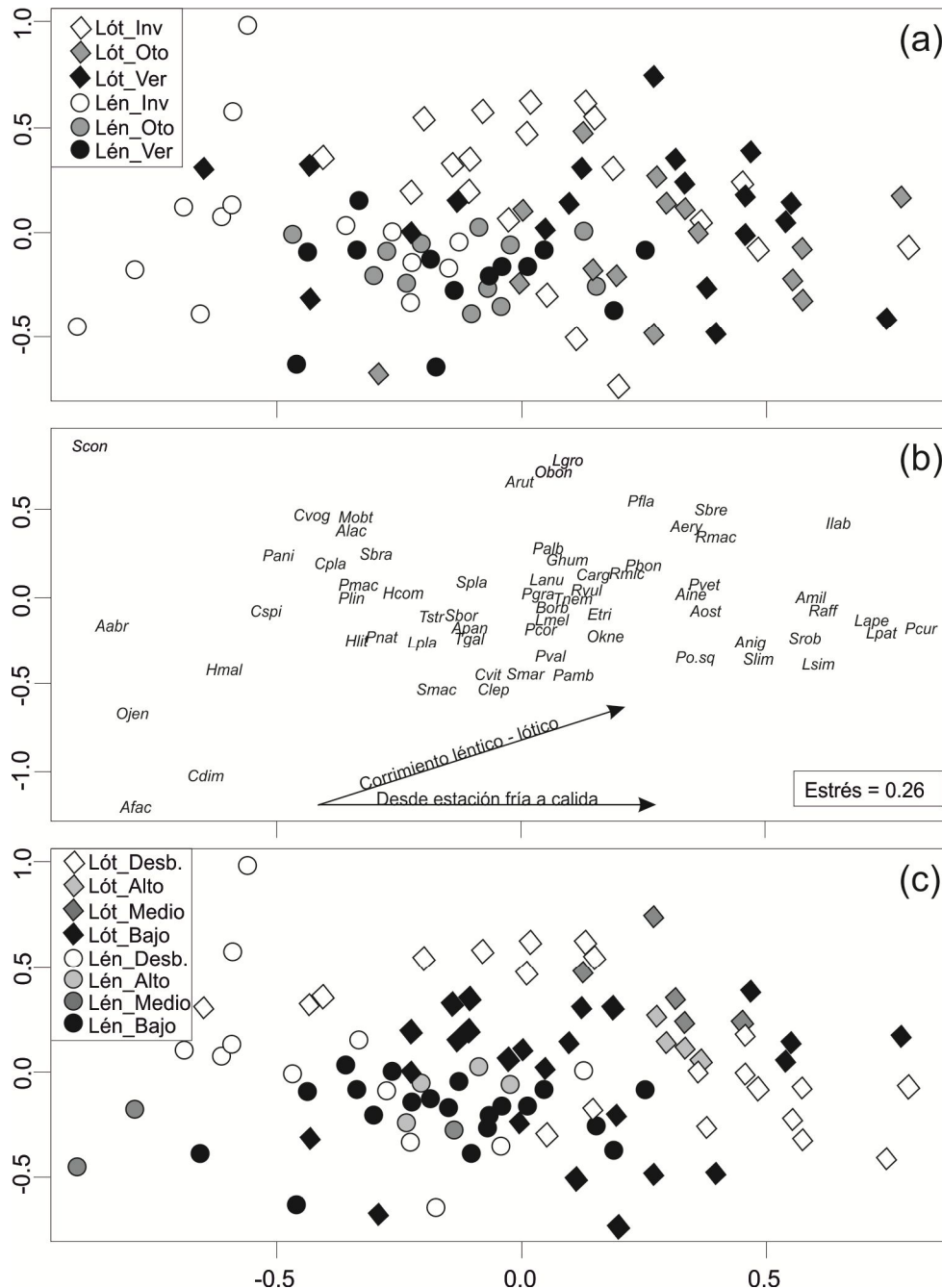


Figura 17. Resultados del NMDS mostrando: (a) los ensamblajes de peces diferenciados según la estación del año (verano, otoño e invierno) y el tipo de ambiente de la planicie (lótico, léntico); (b) la distribución de las especies; (c) los ensamblajes de peces diferenciados según las alturas de agua en la planicie de inundación (nivel bajo, medio, alto y de desborde; ver sección 3.1 para niveles hidrométricos correspondientes) y el tipo de ambiente de la planicie (lótico, léntico). Las especies raras (abundancia total igual y menor a 5 individuos), no fueron consideradas.

La marcada separación entre los ensambles de peces de ambientes lénticos y lóticos revelan un alto grado de selectividad de varias especies ícticas hacia uno u otro tipo de ambiente de la planicie. Varias especies aprovechan ambos tipos de ambiente de la planicie de inundación (especies cerca del centro del gráfico; Figura 17b). Son generalmente dentro de las más abundantes en la zona de estudio (e.g. *P. lineatus*, *C. platanus*, *S. brasiliensis*, *H. commersoni*, *S. platae*, *P. granulosus*, *R. vulpinus*, *G. humeralis* y *C. argenteus*). Otras se relacionan con los ambientes lénticos (alejándose del centro hacia el lado inferior izquierdo), o con los ambientes lóticos (hacia el lado superior derecho).

Aplicando el análisis de especies indicadoras (IndVal, Dufrêne & Legendre 1997), se determinó el valor de fidelidad y especificidad de cada especie respecto de uno u otro tipo de ambiente de la planicie (Tabla 8). Las especies que no son presentes en la tabla son las que no mostraron relación ninguna con uno o otro tipo de ambientes, significando que se encontraron en ambos como fue el caso de numerosas especies comunes de la zona (e.g. *P. lineatus*, *M. obtusidens*, *Schizodon spp.*, *S. brasiliensis*).

Las especies que mayor relación tuvieron con los ambientes lóticos fueron varias viejas del agua de cuerpo chato (*Loricaria simillima* y *L. apeltogaster*, *Paraloricaria vetula*, *Sturisoma robustum*, *Ricola macrops* y *Brochiloricaria chauliodon*), dos carácidos de cuerpo pequeño (*A. rutilus*, *Roeboides affinis*), el patí (*Luciopimelodus pati*), la anchoa de río (*Lycengraulis grossidens*) y la corvina de río (*Pachyurus bonariensis*). Las especies relacionadas significativamente con las lagunas fueron la tararira (*H. aff. malabaricus*), una vieja del agua de cuerpo chato (*L. platymetopon*) y otra de cuerpo alto (*Pterygoplichthys ambrosetti*), dos dientudos (*A. pantaneiro* y *Oligosarcus jenynsi*), el cascarudo (*Hoplosternum littorale*), el amarillo (*P. maculatus*), el bagre sapo (*Rhamdia quelen*), varios ciclidos (*Crenicichla lepidota* y *C. vittata*, *Cichlasoma dimerus*, *Gymnogeophagus australis* y *G. meridionalis*), y una palometa (*S. maculatus*).

Tabla 8. Resultados de significancia del análisis de especies indicadoras (IndVal) de ambientes lénticos y lóticos; (A) valor indicador de especificidad de cada especie; (B) valor indicador de fidelidad de cada especie; (p) nivel de significancia. Ver el anexo 1 para el significado de las abreviaciones de las especies.

Lótico	A	B	p	Léntico	A	B	p
<i>A rut</i>	0.8659	0.3770	0.027	<i>H mal</i>	0.9211	0.7949	0.001
<i>L sim</i>	0.8445	0.3770	0.004	<i>L pla</i>	0.8691	0.6923	0.001
<i>P bon</i>	0.8973	0.3442	0.003	<i>A pan</i>	0.8279	0.6667	0.001
<i>R mac</i>	0.9036	0.3278	0.002	<i>H lit</i>	0.9315	0.4872	0.001
<i>L ape</i>	0.8755	0.2131	0.027	<i>P mac</i>	0.7484	0.5641	0.005
<i>R aff</i>	1.0000	0.1803	0.014	<i>S mac</i>	0.9308	0.4359	0.001
<i>L gro</i>	0.9534	0.1803	0.020	<i>C lep</i>	0.8295	0.2821	0.027
<i>P vet</i>	0.8293	0.1967	0.066	<i>R que</i>	1.0000	0.1026	0.024
<i>S rob</i>	1.0000	0.1147	0.089	<i>G aus</i>	1.0000	0.0512	0.150
<i>L pat</i>	1.0000	0.0983	0.071	<i>G mer</i>	1.0000	0.0512	0.150
<i>I lab</i>	0.6573	0.2623	0.110	<i>P amb</i>	0.7144	0.1282	0.182
<i>B cha</i>	1.0000	0.0655	0.134	<i>O jen</i>	0.9399	0.0769	0.133
				<i>C dim</i>	1.0000	0.0512	0.171
				<i>C vit</i>	0.7355	0.2051	0.120

La estructura de los ensambles de peces tiene también variaciones estacionales, mostrando especies directamente relacionadas con ciertas estaciones (Figura 17a y b). Por ejemplo, por presentar valores significativos las especies *L. grossidens* y *O. bonariensis* son indicadoras de ambientes lóticos en invierno ($p= 0.002$ y $p= 0.015$, respectivamente). En ambientes lénticos, durante los muestreos de verano, fue significativo para *C. lepidota*,

Roeboides microlepis y *C. argenteus* ($p= 0.028$; $p= 0.015$ y $p= 0.010$, respectivamente), y durante los meses de verano y otoño para las palometas *S. maculatus* ($p= 0.003$) y *S. marginatus* ($p= 0.012$), los apretadores *T. striatulus* ($p= 0.033$) y *T. galeatus* ($p= 0.003$), el machete *R. vulpinus* ($p= 0.034$) y la vieja del agua *L. platymetopon* ($p= 0.005$).

Con respecto al efecto de las variaciones de la conectividad sobre la estructura de los ensamblajes ícticos (Figura 17c), se destaca que tiende a ser más similar entre ambos ambientes para estados hidrométrico bajos (los símbolos negros que refieren a los ambientes lóticos y lénticos están más cerca). La segunda hipótesis de esta investigación, postula que los ambientes lóticos actúan como refugio para las especies ícticas cuando la disponibilidad en hábitats decrece en la planicie de inundación. El incremento de la similitud observada entre la estructuras ícticas en ambos tipos de ambientes durante los estados hidrométricos bajos está mostrando resultados en este sentido. Por ejemplo, ese incremento podría estar inducido por un desplazamiento de especies de tipo *léntico* hacia los ambientes lóticos. Esta cuestión se profundiza con los resultados y análisis que se presentan a continuación.

3.4. Respuestas de la fauna íctica a la variación de la conectividad hidrológica

En los ambientes lóticos, la riqueza de especies y la abundancia total no tuvieron variaciones significativas durante el período de estudio (Figura 18). Independientemente de la estación del año o del grado de conectividad en la planicie, la mediana de los valores de CPUE fue de alrededor de 200 en la mayoría de los casos. En cuanto a los valores de riqueza de especies, la mediana se situó alrededor de 15 especies por sitios de muestreo cuando la conectividad fue baja o media/alta, y menor a este valor durante los muestreos realizados cuando el río estuvo por encima del nivel de desborde.

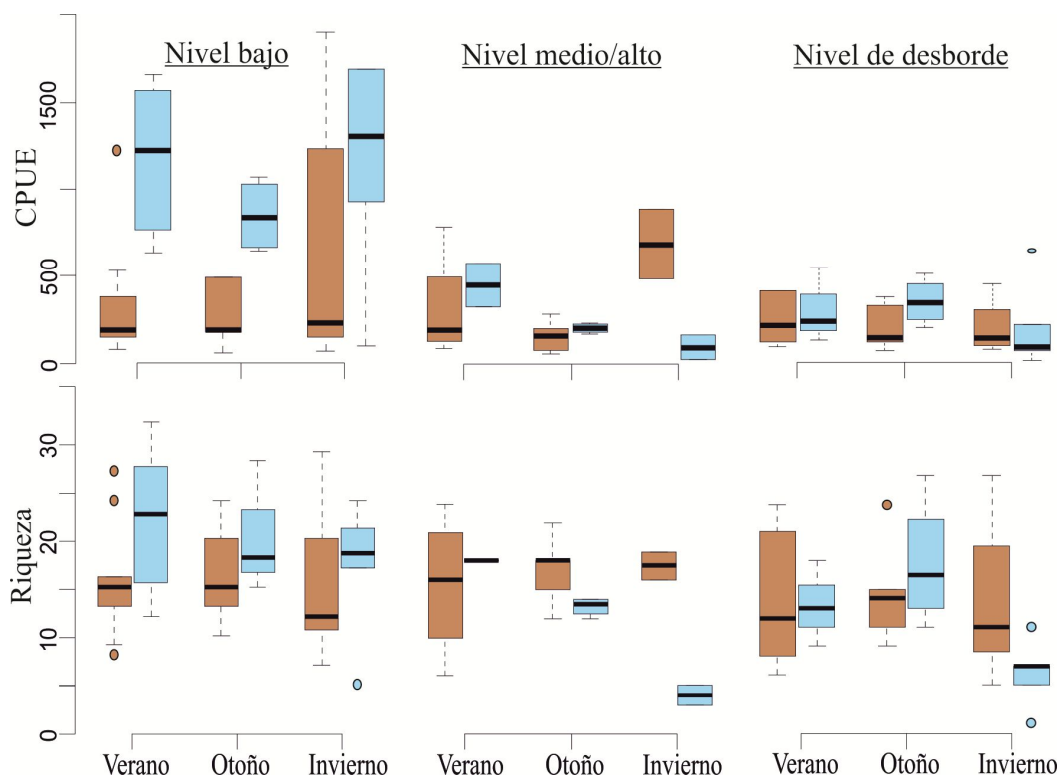


Figura 18. Diferencia de CPUE (número de individuos por 1000m² de red durante 24h) y riqueza de especies (número de especies) en ambientes lóticos (marrón) y lénticos (azul) durante tres estados hidrométricos y entre diferentes estaciones del año.

En los ambientes lénticos, la CPUE fue significativamente mayor en estado hidrométrico bajo con respecto al medio/alto (menor a 500) y desborde (menor a 400; Figura 18). La riqueza de especies también fue mayor en estado hidrométrico bajo (mediana de los valores de riqueza alrededor de 20 especies) que en el medio/alto y desborde (siempre menor a 20).

Comparando la riqueza y abundancia entre ambos tipos de ambientes, las abundancias fueron significativamente mayores en los ambientes lénticos en estado hidrométrico bajo en verano ($p = 0.0016$) y en otoño ($p = 0.014$). En invierno, si bien presentaron mayores valores, las diferencias no fueron significativas. El mismo patrón se observó en la riqueza de especies, con mayores valores en ambientes lénticos durante el estado hidrométrico bajo. En los otros estados hidrométricos, no se encontraron diferencias significativas entre los valores de abundancia y riqueza en ambos tipos de ambientes.

Estos resultados muestran que los principales cambios en CPUE y riqueza de la ictiofauna ocurren en los ambientes lénticos, en relación con los cambios de conectividad en la planicie de inundación. En efecto, existe una relación significativa entre los incrementos de la conectividad y los cambios de la riqueza de especies y de la abundancia de individuos en ambientes lénticos ($p = 0,02$ y $p = 0,0084$, respectivamente), mientras que la relación no fue significativa en el caso de los ambientes lóticos (Figura 19).

Se resalta la disminución significativa de la abundancia y riqueza íctica en los ambientes lénticos entre el nivel bajo y los niveles medio/alto y de desborde. Esa disminución no se observa en ambientes lóticos. Las variaciones de la conectividad no parecen afectar los valores de CPUE y riqueza en estos últimos puesto que se produjeron variaciones menores entre los distintos estados hidrométricos.

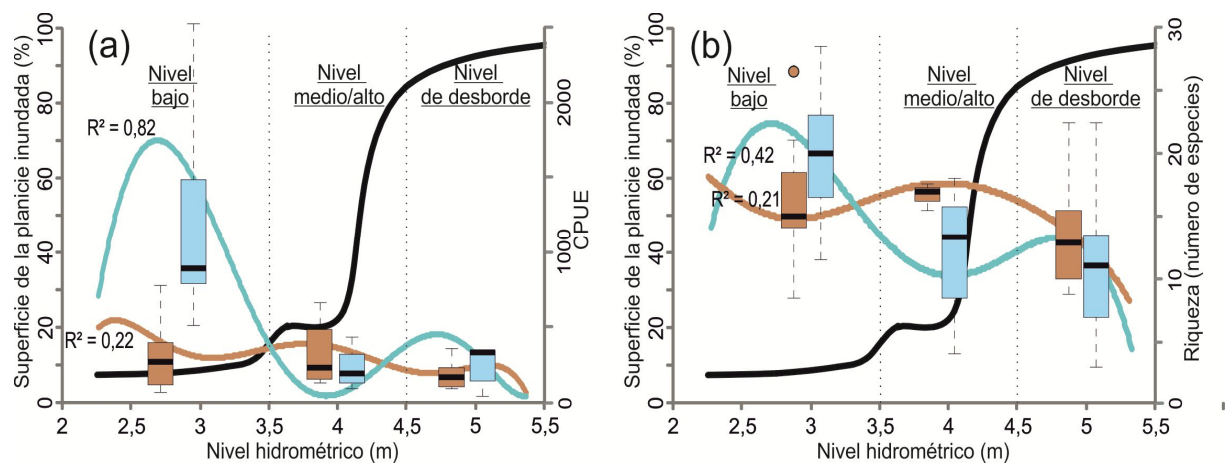


Figura 19. Variación de la CPUE (a) y de la riqueza de especies (b) en ambientes lénticos (azul) y lóticos (marrón) de la planicie de inundación del Paraná Medio en relación con el aumento de la conectividad hidrológica (curva negra). Los boxplots incluyen a los valores de riqueza y abundancia de todos los sitios muestreados en cada uno de los estados hidrométricos. Las curvas de colores son los ajustes polinómicos de las variaciones de la abundancia de peces y riqueza de especies observadas a lo largo del incremento de la conectividad. $R^2 =$ coeficiente de determinación de Pearson.

En cierto sentido, estos resultados refutan la segunda hipótesis planteada. Al contrario de lo postulado, no se observó un incremento de la abundancia de peces en los ambientes lóticos cuando el río está bajo (tampoco de la riqueza), pero sí ocurrió en los ambientes lénticos. Resulta entonces que la tendencia a un incremento de la similitud entre las estructuras ícticas de los ambientes lénticos y lóticos observada en estado hidrométrico bajo en Figura 17c, no está reflejada por una mayor semejanza en los valores de riqueza de especies y abundancia de peces.

El análisis de complementariedad de la composición de especies en ambientes lénticos y en zonas de pozos de erosión del curso del Catarata, muestra una tendencia que, en cierto modo, apoyaría lo planteado en la segunda hipótesis. El concepto de complementariedad se refiere al grado de disimilitud de la composición de especies entre pares de biotas (Colwell y Coddington, 1994), en este caso el ensamble íctico entre los dos tipos de ambiente mencionados.

Se observa un incremento de disimilitud de la composición de especies entre ambos ambientes en relación con el ascenso del nivel hidrométrico (Figura 20). Cabe resaltar los tres muestreos realizados en estados hidrométricos más bajos que presentaron mayor similitud y por ende mayor número de especies compartidas entre ambos ambientes. Esta tendencia, que si bien no es significativa pero cerca de limite de significancia adoptado ($p = 0,09$), sería un indicio en el sentido que algunas especies de propias de ambientes lénticos ingresarían a zonas lóticas de la planicie, especialmente a pozos de erosión donde las bajas velocidades de corriente les permite aprovechar el recurso de estos ambientes durante los periodos de baja conectividad.

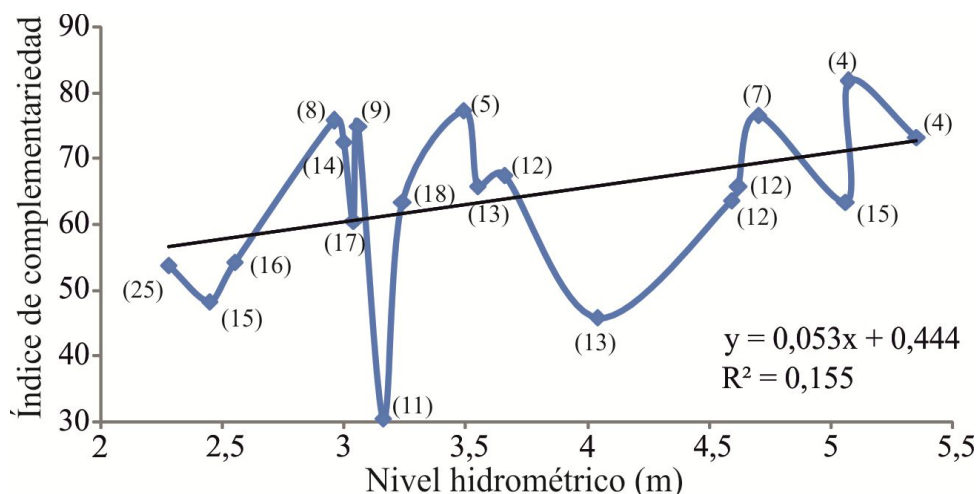


Figura 20. Variación del índice de complementariedad entre la composición de especies de los ambientes lénticos y lóticos a lo largo del incremento de la conectividad en la planicie de inundación. Los números entre paréntesis indican el número de especies compartidas entre ambos tipos de ambientes.

Esta tendencia se reafirma en el caso de cinco especies típicas de ambientes lénticos. Si bien estuvieron con mayor frecuencia y abundancia en estos últimos ambientes, se encontraron también en las zonas de pozos de erosión del arroyo Catarata. Es llamativo que más del 85% de la abundancia de cada una de las especies capturadas en los ambientes lóticos fue durante los periodos de muestreo con estados hidrométricos bajos, i.e. inferiores a 3,5 m (Figura 21).

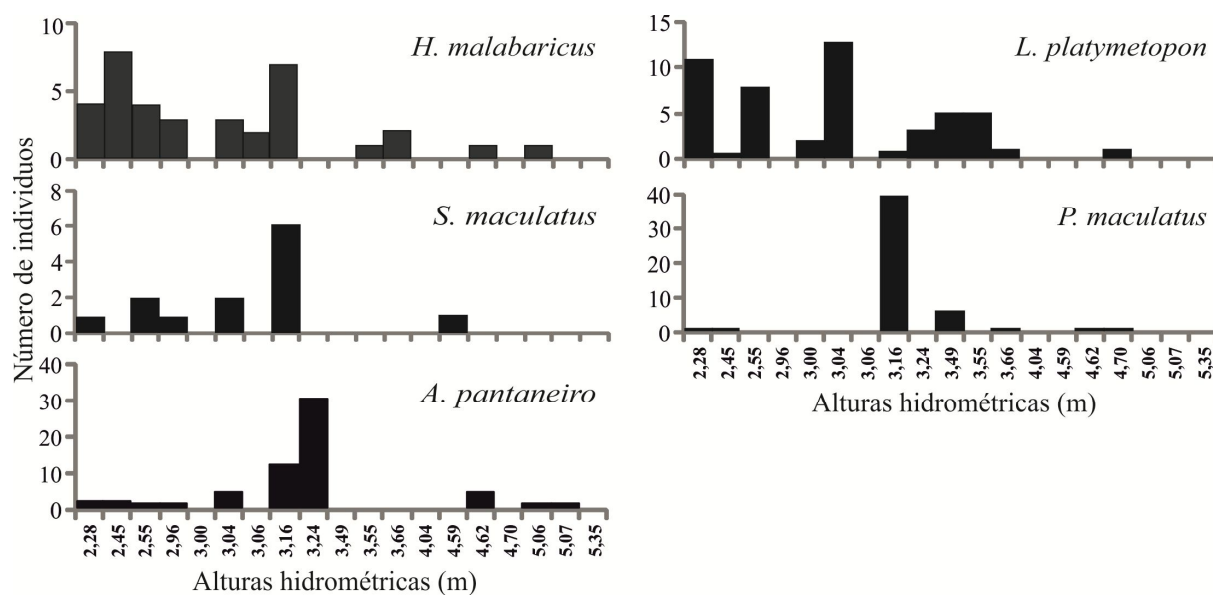


Figura 21. Abundancia de especies indicadoras de ambientes lénticos presentes en las zonas de pozos de erosión del arroyo Catarata, y su relación con el incremento del nivel del río. Las otras especies indicadoras de ambientes lénticos no fueron representadas en la figura por tener muy baja representatividad en los pozos de erosión (ninguna de ellas superó los 5 individuos sumando el total de los periodos de muestreo realizados en los pozos de erosión).

3.5. Síntesis de los resultados

(i) Las variaciones de la conectividad en el sector de estudio muestran tres patrones principales. De 2,2 a 3,5 metros (alturas hidrométricas registradas en la escala de Puerto Santa Fe), las conexiones entre ambientes lénticos y lóticos fluctúan poco (conectividad baja). Pasando este límite y hasta 4,5 metros, el incremento es marcado. Dentro de este rango, la superficie inundada pasa del 15 al 85% (conectividad media/alta). Por encima de 4,5 metros, se alcanzó el nivel de desborde de la mayoría de los arroyos de la zona, por lo que la planicie permanece cuasi-totalmente inundada (desborde).

(ii) Los años de estudio mostraron patrones de conectividad distintos. Estos fueron relativamente estables en ciertos años (e.g. 2012 y 2013) mientras que otros años tuvieron variaciones marcadas (e.g. 2010 y 2016).

(iii) Las variaciones de la conectividad en la planicie inciden no solamente en la disponibilidad de hábitats para los peces, sino también en los valores de conductividad, pH y transparencia del agua. Por otro lado, las modificaciones en las temperaturas anuales, si bien afectan directamente la dinámica biológica de los peces (organismos ectotermos), están también relacionadas a las concentraciones en oxígeno disuelto. A pesar de las variaciones encontradas, los valores de los parámetros fisicoquímicos estuvieron siempre dentro de los rangos de valores habituales del Paraná Medio (Bonetto 1975; Mayora et al. 2013).

(iv) Los valores de abundancia y riqueza en ambientes lénticos se relacionaron significativamente con las variaciones de la conectividad. Estos atributos fueron significativamente mayores en caso de baja conectividad hidrológica. Este fenómeno no se observó en ambientes lóticos donde los valores de riqueza y abundancia, más estables a lo largo del periodo de estudio, no mostraron relación significativa con los cambios de conectividad.

(v) Algunas tendencias indicarían mayores similitudes ícticas entre ambos tipos de ambientes cuando la conectividad en la planicie es baja. Estas tendencias están influenciadas por un incremento de las especies compartidas entre ambos ambientes y por una mayor abundancia de las especies de tipo léntico en los ambientes lóticos.

4. VARIACIONES ESPACIALES EN AMBIENTES LÓTICOS

Se observaron hasta ahora que los principales cambios que ocurren en la estructura de los ensambles ícticos del sector estudiado en la planicie de inundación del Paraná Medio fueron influenciados por las variaciones de la temperatura y del nivel del agua. Estas últimas generaron cambios temporales inter e intra-anales, pero también a nivel espacial entre los ambientes lóticos y lénticos.

Las fluctuaciones del agua dentro de los ambientes lóticos de la planicie, a su vez, promueven y modulan alteraciones en las condiciones hidrodinámicas e hidráulicas que se verifican entre sus contornos, e.g. en las velocidades, direcciones o turbulencia del flujo. Estos hechos están contemplados en la tercera de las hipótesis de la investigación que prevé una incidencia significativa de las características hidrodinámicas del flujo en la estructura de los ensambles de peces en estos ambientes. Esto es, en zonas con condiciones hidráulicas diferenciadas, se tendrían que observar diferencias entre los ensambles de peces que caracterizan cada una de ellas.

4.1. Rasgos morfológicos e hidráulicos generales en el arroyo Catarata

La irregularidad del lecho del cauce del Arroyo Cataratas es notoria con rangos de profundidad entre los 2 metros en ciertos tramos y otras que pueden sobrepasar los 17 metros en numerosos sectores más localizados o pozos (Figura 22a). Se puede observar que la forma en planta del cauce es irregular con zonas rectas y ancho relativamente uniforme, curvas, meandros circulares y anchos que varían entre 50 metros y más de 150 metros. El conjunto de estas características son indicativas de una dinámica interactiva entre morfología e hidráulica no menor.

La distribución de las velocidades del agua (Figura 22b), permite visualizar zonas relativamente quietas (velocidades menores a 30 cm/s) relacionadas generalmente a los pozos debido al aumento de profundidades resultante de procesos erosivos de variado origen. Otros sectores de aguas calmas se localizan sobre las márgenes donde una fuerte concentración de plantas acuáticas arraigadas genera un aumento de la resistencia y consecuente disminución de la velocidad de la corriente. Por el contrario, en tramos relativamente largos y poco profundos las velocidades pueden ser mayores a 1 m/s.

Los ambientes muestreados presentan características morfológicas e hidráulicas diversas:

- El meandro de forma circular (P1) está dividido en dos zonas claramente diferenciadas: una entre el centro y la margen cóncava con poca profundidad y velocidades del agua muy bajas y la restante entre el sector central y la margen convexa con velocidades del agua importante y profundidades mayores a 10 m.
- El brazo izquierdo del cauce (A2) luego de la bifurcación aguas abajo de P1, es casi recto en planta con profundidades reducidas y velocidad de corriente elevada, en ambos casos relativamente uniformes.

- El brazo derecho del cauce (A1) es más irregular tanto en su forma en planta, como en velocidades y profundidades.
- La zona de confluencia (P2) de los dos brazos anteriores posee bajas velocidades y dos pozos de erosión profundos del orden de los 17 m en aguas medias.

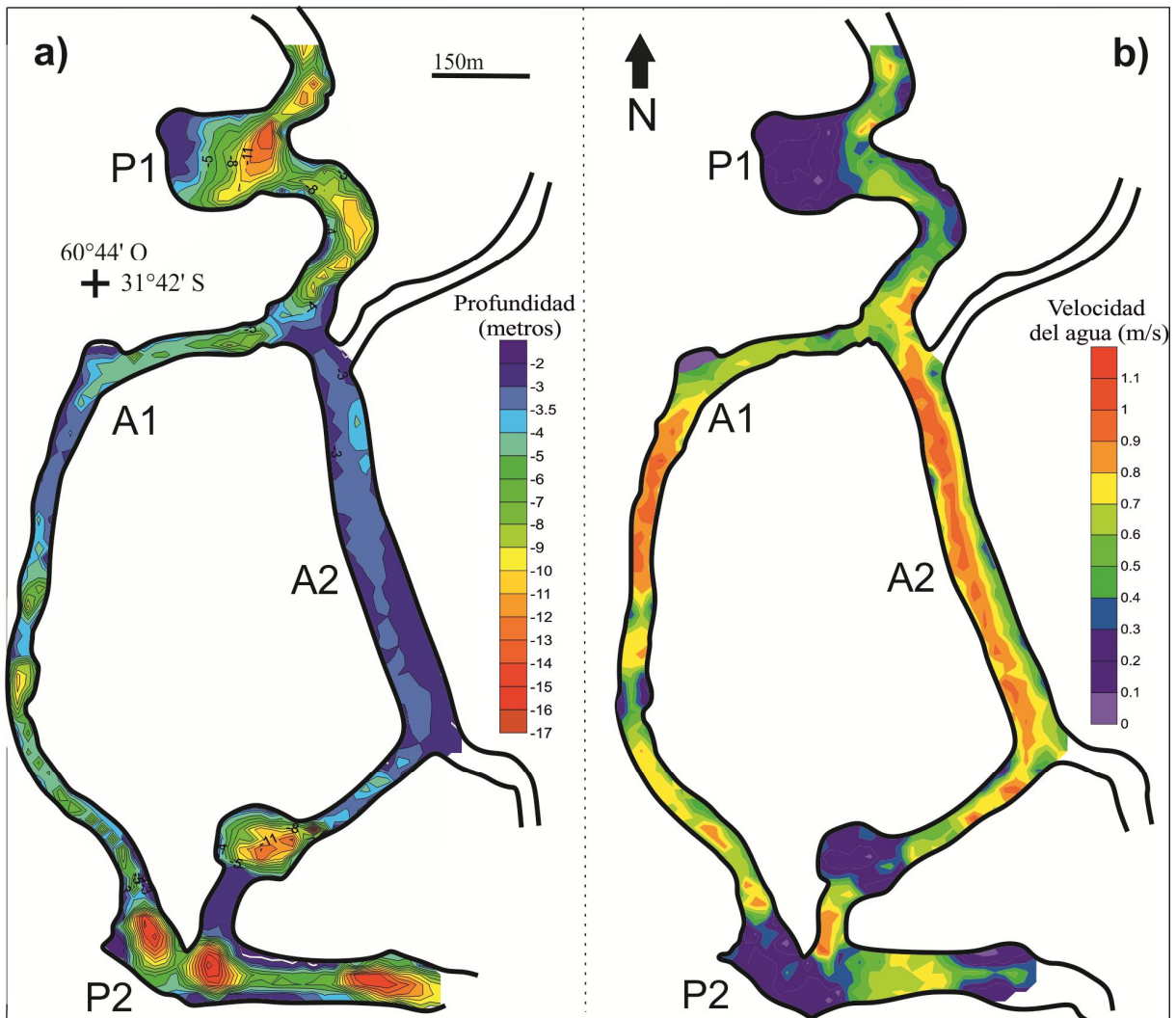


Figura 22. Batimetría general (a) y distribución de velocidades del agua (b) en la zona de estudio. Las mediciones fueron hechas el 22 de diciembre de 2014 con una altura hidrométrica de 3.51m en la escala de Puerto Santa Fe.

4.2. Caracterización hidromorfológica de cada sitio de muestreo

De los cuatro sitios de muestreo, se advierte una clara diferencia entre los pozos de erosión (P1 y P2) y las dos áreas muestreadas en los brazos del arroyo Catarata (A1 y A2). Anchos, profundidades e intensidades de las velocidades secundarias de la corriente son mayores en las zonas de pozos de erosión que en los dos brazos del arroyo. En estos últimos, las velocidades primarias o predominantes de la corriente son superiores (Tabla 9).

La configuración detallada de la corriente para diferentes estados hidrométricos en cada uno de los sitios de muestreo del A° Catarata, se puede apreciar en Figura 24. Se advierte en esa figura la magnitud que adquieren las corrientes secundarias en los pozos de erosión, especialmente para alturas hidrométricas mayores a 3,5 metros, lo cual es un índice de la fuerte turbulencia del flujo en ellos.

Tabla 9. Variables hidráulicas mínima y máxima cuantificadas en cada ambiente a partir de las transectas realizadas para alturas hidrométricas variando entre 2,98 y 5,35 m – Escala de Puerto Santa Fe. Vp = velocidades primarias; Vs = velocidades secundarias.

	P1*	P2*	A1	A2
Ancho tr. (m)	153-184	105-132	25-45	40-73
Prof. media (m)	8,4-9,9	9,5-11,1	3,1-6	2,3-4,7
Prof. max. (m)	12,5-15	13,9-17.8	-	-
Área tr. (m ²)	1286-1668	1065-1325	77-193	113-281
Caudal (m ³ /s)	105-312	104-336	54-119	79-281
Vp media (cm/s)	19-43	17-36	45-91	67-115
Vs media (cm/s)	6,7-12	8,2-20	5,6-7,1	4,5-6,7

* Registros en la transecta central (ver ubicación de las transectas en Figura 9b del Capítulo 2)

En el meandro (P1), la zona de mayor velocidad de corriente (y turbulencia) se ubica sobre la margen convexa, generando procesos erosivos en la misma margen y sobre el lecho del arroyo (Blettler et al. 2016; Figura 23). De ahí la diferenciación marcada de profundidad entre las dos márgenes, del orden de dos a tres veces mayor en la zona del pozo de erosión. Por este sector, sobre la margen izquierda del meandro, se concentran los mayores caudales mientras que, hacia margen derecha en el sector circular del meandro, las aguas forman un gran remanso, con recirculación, velocidades muy bajas y en sentido contrario al de la corriente (del orden de 20 cm/s en crecientes; Figura 24). Esta diferencia marcada en la hidrodinámica del meandro, favorece también la deposición de sedimento fino en la zona de recirculación dando lugar a un substrato de fondo suelto de tipo limo-arcilloso con elevado contenido de materia orgánica. En el sector convexo, por el contrario, el lecho es limo-arcilloso compacto con muy leve contenido de materia orgánica, consecuencia de las elevadas velocidades de ese sector.

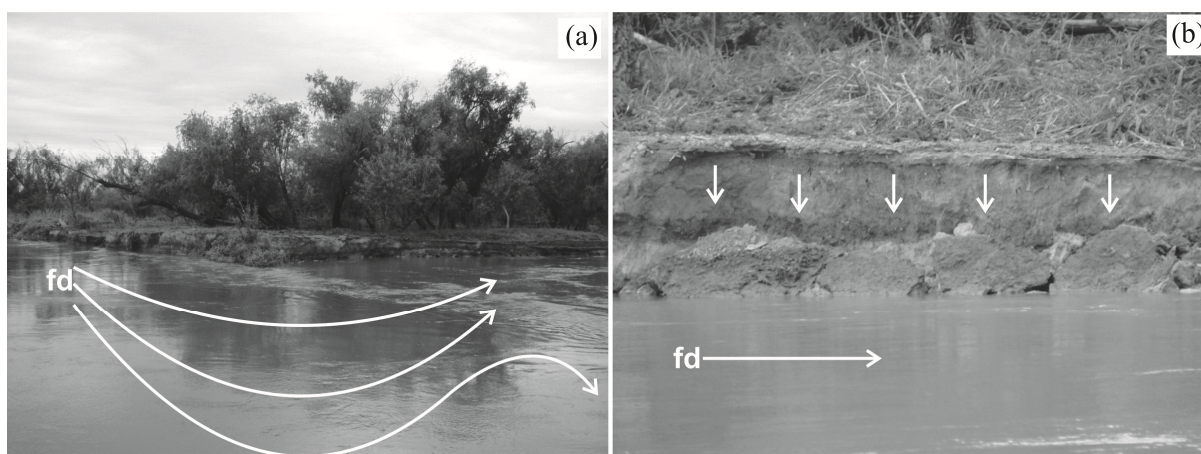


Figura 23. Fotos de la margen convexa del meandro circular. (a) Dirección del flujo superficial en el sector del pozo de erosión; (b) imagen del resultado del proceso de erosión sobre la margen convexa (Blettler et al. 2016). fd = dirección del flujo.

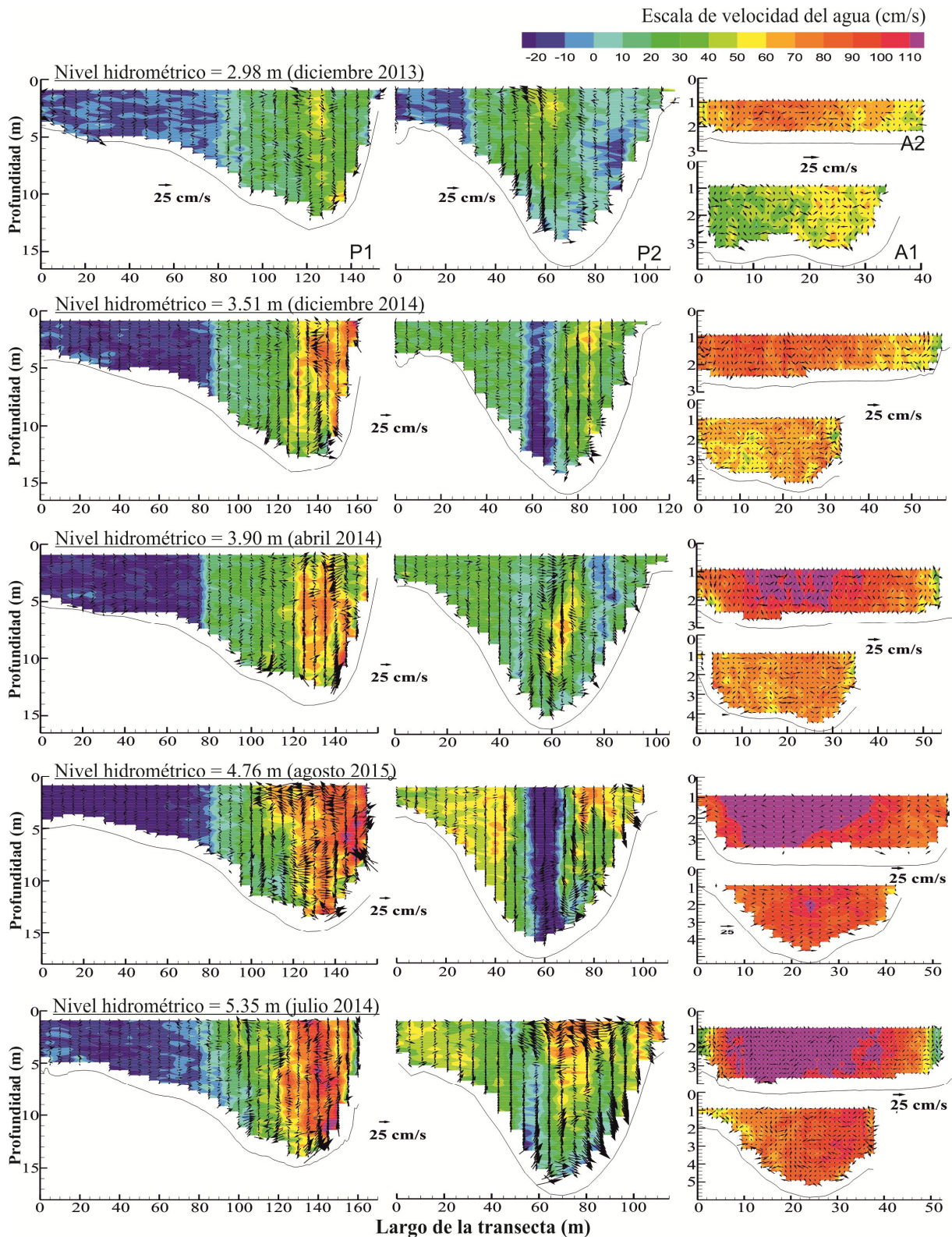


Figura 24. Transectas con velocidades primarias (escala de colores) y secundarias (vectores) representativas de cada uno de los sitios de muestreo del arroyo Catarata para diferentes estados hidrométricos (escala de Puerto Santa Fe).

En la zona de confluencia de los dos brazos del arroyo Catarata (P2), el punto de encuentro de las dos corrientes se ubica aproximadamente en el centro de la transecta central (Figura 9b de Capítulo 2). La diferencia de velocidad y dirección de la corriente de cada brazo genera en este lugar una turbulencia notable, con corrientes secundarias mayores e incluso

corrientes en sentido contrario que se forman, en ciertos sectores, en toda la columna de agua (Figura 24). Alejándose del sector central, la velocidades secundarias decrecen. Por otro lado y si bien nunca llegan a ser valores muy altos, las velocidades primarias son mayores que en la zona circular del meandro y pueden alcanzar aproximadamente 50 cm/s cuando el río alcanza el nivel de desborde.

Las zonas muestreadas en los dos brazos del arroyo Catarata presentan patrones de distribución de las velocidades comparables dentro de las transectas, con velocidades de la corrientes relativamente homogéneas. La velocidades primarias son elevadas, incluso en niveles hidrométricos bajos. Las zonas de baja velocidad son pocas y restringidas a los sectores vegetados sobre las márgenes. La principal diferencia que se puede notar entre los dos brazos es la presencia de mayores velocidades primarias en A2 (del orden de 20 cm/s más elevadas), debido principalmente a los mayores caudales que se derivan por este brazo y a sus profundidades menores (Tabla 9). Al contrario de lo que sucede en los pozos de erosión, en los dos brazos del arroyo Catarata las velocidades secundarias en ningún momento alcanzaron valores altos, por lo que no se observaron zonas de configuración compleja de flujo en estos ambientes, sino una cuasi-uniformidad tanto transversal como longitudinal de éste.

El aumento de las velocidades primarias en los pozos de erosión (P1 y P2) y en los dos brazos del arroyo Catarata (A1 y A2) en función del caudal presenta un relación lineal (Figura 25a).

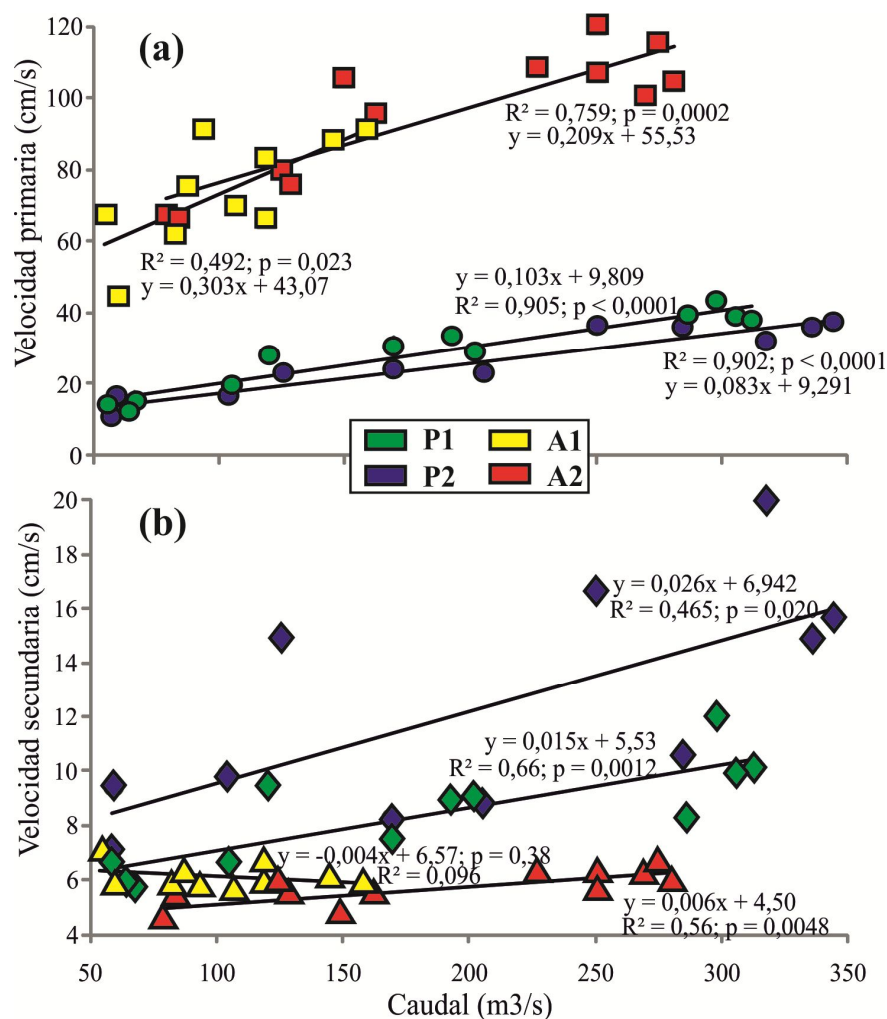


Figura 25. Evolución de la velocidades primarias (a) y secundarias (b) en los ambientes lóticos muestreados en el arroyo Catarata en relación con el aumento de su caudal.

Los valores más altos en A1 y A2 y con pendiente mayor, demuestran que las velocidades primarias aumentan de forma más pronunciada en estos ambientes comparados con los pozos de erosión. Durante los periodos de bajo caudal, las velocidades secundarias son bajas en todos los ambientes en general (Figura 25b). Sin embargo, cuando aumenta el caudal, las velocidades secundarias aumentan principalmente en las zonas de los pozos de erosión (P1 y P2), lo cual es compatible con la complejidad que adquiere el flujo para niveles mayores a aproximadamente 3,5 m. En los brazos del arroyo (A1 y A2), aquellas velocidades permanecen siempre con valores menores, sin aumento significativo destacable.

Se advierten las diferencias notorias en las condiciones hidráulicas que prevalecen en los sitios ubicados en los pozos de erosión (meandro y confluencia), respecto de aquellos localizados en los tramos rectos y flujo uniforme a lo largo del arroyo Catarata. Se trata ahora de verificar si esas disparidades en la configuración de la corriente en uno y otro caso, influyen sobre la distribución de los ensambles de peces, según lo que contempla la tercera hipótesis de este estudio. De verificarse este postulado, varios atributos de los ensambles de peces estudiados en los diferentes ambientes muestreados del arroyo Catarata tendrían que revelar diferencias espaciales significativas.

4.3. Distribución temporal de los ensambles ícticos en ambientes lóticos diferenciados

En total, se capturaron 1527 individuos perteneciendo a 74 especies en los cuatro sitios lóticos muestreados en el arroyo Catarata entre julio 2013 y agosto 2016 (10 fechas de muestreo). La estructura de los ensambles de peces de cada sitio lótico muestreado no presentó diferencia significativa con los demás sitios; las diferencias encontradas fueron esencialmente significativas entre los cuatro años de estudio y las estaciones del año, y con menos significancia según las alturas hidrométricas (Tabla 10). Las interacciones entre los factores *Altura del agua*, *Estación* y *Año* presentan valores en el límite de la significancia, lo que sugiere que la influencia sobre la estructura íctica de cada uno de estos factores podría estar afectada por los diferentes niveles de los otros dos factores.

Tabla 10. Resultados del PERMANOVA mostrando la significancia de los factores (sitio lótico, estación del año, altura del agua y año) y sus interacciones sobre las variaciones de la estructuración íctica en la planicie de inundación.

Factor	Df	SS	MS	F.Model	Pr(>F)
Sitio lótico	3	1,062	0,354	1,419	0,067
Estación	2	1,175	0,588	2,356	<0,001
Altura agua	2	0,962	0,481	1,928	0,002
Año	3	1,983	0,661	2,650	<0,001
Sitio lótico*Estación	6	1,671	0,278	1,117	0,24
Sitio lótico*Alt. agua	6	1,701	0,284	1,137	0,21
Sitio lótico*Año	9	2,371	0,263	1,057	0,36
Alt. agua*Estación	2	0,824	0,412	1,651	0,011
Alt. agua*Año	2	0,893	0,447	1,564	0,010
Estación*Año	4	1,785	0,446	1,612	0,014

Al no encontrar diferencias significativas entre los distintos sitios lóticos, estos resultados estarían revelando que la hidráulica y morfología diferenciadas existentes entre los ambientes lóticos del Catarata, no afectaría la estructura de los ensambles de peces de manera significativa. Si existe alguna diferenciación entre los ensambles en pozos de erosión con las otras zonas del arroyo, en principio estaría enmascarada por la influencia estacional, anual e

hidrométrica. Como se observa en la Figura 26a, ciertos años tuvieron ensambles de peces con una estructura más homogénea dentro del arroyo Catarata (e.g. año 2015). Varios muestreos durante periodos de desborde en invierno presentaron también una estructura íctica semejante (Figura 26b). Sin embargo, no se observa ninguna tendencia de los ensambles de peces de un mismo sitio de muestreo a ser más parecidos entre sí (Figura 26a).

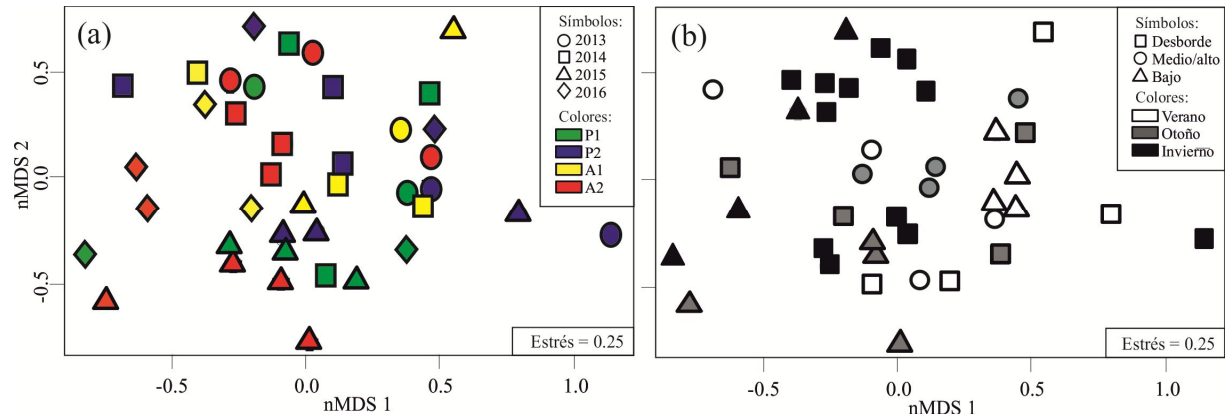


Figura 26. Estructuración íctica en ambientes lóticos de la planicie de inundación del Paraná Medio diferenciada: por sitios y años de muestreo (a); según el estado hidrométrico y la estación del año (b).

Estas observaciones, en general, se reflejan en las variaciones de abundancia, riqueza, biomasa y diversidad (Figura 27), en donde tampoco se verificaron diferencias significativas entre sitios. Las abundancias de peces en los cuatro sitios lóticos presentaron patrones similares, con una ligera diferencia entre las zonas de pozos de erosión con el valor de la mediana de CPUE algo menor que en los dos otros dos sitios. La riqueza de especies y la diversidad íctica (índice de Simpson) fueron algo menor en P2 respecto de los demás sitios (mediana de riqueza de 10 especies en P2 contra aproximadamente 15 en A1, A2 y P1; mediana de diversidad cerca de 0,8 en P2 contra 0,9 en A1, A2 y P1). La biomasa fue tal vez la variable que presentó mayor variación inter-sitios, con valores mayores en A1 y P2 que en A2 y P1.

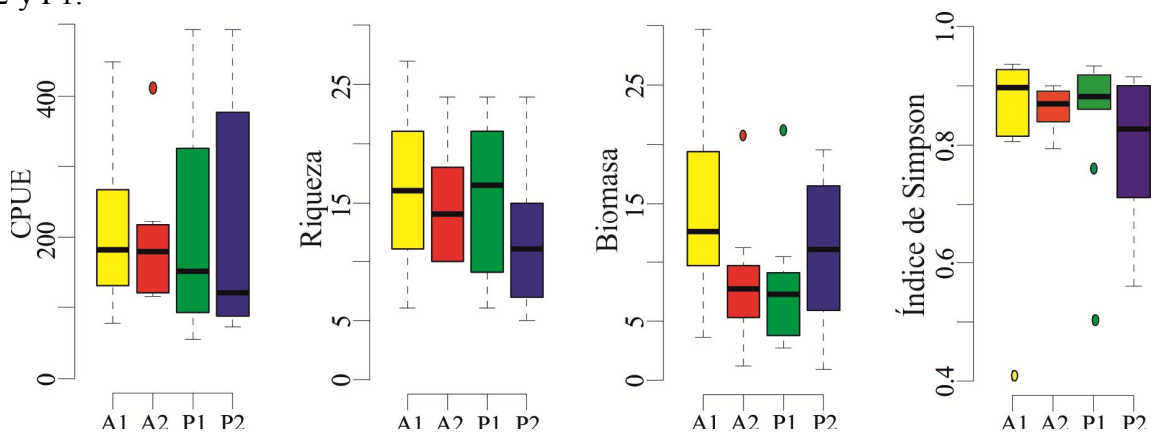


Figura 27. ANOVA no paramétrico de la abundancia (CPUE, número de individuos capturados en 1000 m² de red durante 24h), riqueza (número de especies), biomasa (kg) y del índice de diversidad de Simpson en cada uno de los sitios lóticos muestreados en el arroyo Catarata entre julio 2013 y agosto 2016.

4.4. Especies indicadoras en ambientes lóticos

A continuación, reduciendo la escala de análisis, se estudió la probabilidad que algunas especies elijan ciertos tipos de ambientes del arroyo Catarata en detrimento de otros, pero sin por ello afectar la estructura del ensamble íctico de forma significativa. Para ello, se empleó el análisis de especies indicadoras (Dufrêne & Legendre 1997), que permite establecer

el valor indicador de fidelidad y especificidad de cada especie respecto de los dos tipos de ambientes que se diferencian significativamente, hidráulica y morfológicamente, en el arroyo Catarata (P1 y P2 por un lado, y A1 y A2 por otro lado; Tabla 11).

De las 74 especies capturadas en el arroyo Catarata, 42 no presentaron ningún patrón de fidelidad o especificidad hacia un tipo de ambiente lótico. Muchas de las especies más abundantes se encuentran dentro de este grupo, como por ejemplo *P. lineatus*, *M. obtusidens*, *Schizodon spp.*, *S. brasiliensis*, *Trachelyopterus spp.*, *A. pantaneiro*, *A. rutilus*, *Loricariichthys spp.* y *R. vulpinus*. De las 32 especies restantes, la gran mayoría no presentó valores significativos que indicarían con certeza la preferencia de un tipo de ambiente o de otro (Tabla 10). *A. militaris* fue la única especie en relacionarse significativamente con los sitios de muestreo en zonas de pozos de erosión, mientras que *G. humeralis*, *C. platanus* y *H. commersoni* están relacionados con los ambientes A1 y A2 de forma cuasi significativa.

Sin embargo, si bien no es estadísticamente significativo, este análisis revela una tendencia interesante respecto de la especificidad de varias especies. En sitios como A1 y A2, caracterizados por presentar mayores velocidades y solamente zonas de reparo de la corriente cerca de las márgenes, muchas especies con altos valores de especificidad (probabilidad mayor a 70% de encontrar la especie en este tipo de ambiente más que en el otro) son especies de pequeño porte, con cuerpo adaptado para enfrentar la corriente, principalmente de las familias Curimatidae y Characidae (e.g. *G. humeralis*, *C. argenteus*, *O. oligolepis*, *A. abramis*, *C. platanus*, *C. voga*, *S. brevipinna*, *S. biornata* y *S. conspersa*). Por otro lado, las especies con mayor valor de especificidad respecto de los ambientes P1 y P2 son por la mayoría Siluriformes, de porte mayor y relacionados al fondo del cauce, de las familias Auchenipteridae, Pimelodidae, Doradidae y Loricariidae.

Tabla 11. Resultados de significancia del análisis de especies indicadoras de ambientes de tipo A1 y A2, y de tipo P1 y P2. (A) valor indicador de especificidad de cada especie; (B) valor indicador de fidelidad de cada especie; (p) nivel de significancia.

Sitios A1-A2	A	B	p	Sitios P1-P2	A	B	p
<i>G. humeralis</i>	0.76	0.50	0.052	<i>A. militaris</i>	0.84	0.65	0.006
<i>C. platanus</i>	0.88	0.40	0.054	<i>P. nattereri</i>	0.80	0.35	0.235
<i>H. commersoni</i>	0.86	0.35	0.060	<i>A. nigripinnis</i>	0.87	0.30	0.227
<i>P. maculatus</i>	0.83	0.20	0.282	<i>A. inermis</i>	1.00	0.20	0.100
<i>S. brevipinna</i>	0.83	0.20	0.284	<i>P. granulosus</i>	1.00	0.20	0.110
<i>C. argenteus</i>	0.80	0.20	0.371	<i>B. chauliodon</i>	1.00	0.15	0.244
<i>O. bonariensis</i>	0.71	0.15	0.487	<i>S. lima</i>	0.86	0.15	0.464
<i>O. kneri</i>	1.00	0.10	0.500	<i>L. pati</i>	0.75	0.15	0.603
<i>S. biornata</i>	1.00	0.10	0.499	<i>P. laticeps</i>	1.00	0.10	0.506
<i>A. affinis</i>	1.00	0.05	1.000	<i>C. spilodus</i>	1.00	0.05	1.000
<i>A. abramis</i>	1.00	0.05	1.000	<i>G. inaequilabiatus</i>	1.00	0.05	1.000
<i>C. starnetsi</i>	1.00	0.05	1.000	<i>P. squamosissimus</i>	1.00	0.05	1.000
<i>C. voga</i>	1.00	0.05	1.000	<i>R. hahni</i>	1.00	0.05	1.000
<i>F. hahni</i>	1.00	0.05	1.000				
<i>H. platyrhyncos</i>	1.00	0.05	1.000				
<i>H. luteomaculatus</i>	1.00	0.05	1.000				
<i>O. oligolepis</i>	1.00	0.05	1.000				
<i>S. conspersa</i>	1.00	0.05	1.000				
<i>T. stellatus</i>	1.00	0.05	1.000				

4.5. Síntesis de los resultados

(i) Existe una clara diferencia hidromorfológica entre los pozos de erosión (P1 y P2) y las dos áreas muestreadas en los brazos del arroyo Catarata (A1 y A2). Los pozos, por su mayor volumen y su forma circular, implican respectivamente menores velocidades predominantes de la corriente y mayores intensidades de las velocidades secundarias. Los márgenes de estas zonas sufren por lo tanto procesos erosivos más fuerte que aquellas ubicadas a lo largo de los dos brazos del arroyo, especialmente durante las crecidas.

(ii) Analizando la variación de la estructura de los ensambles lóticos y varios de sus atributos (riqueza de especies, abundancia, biomasa total e índice de diversidad), no se encontraron diferencias que permitirían afirmar que los ensambles de peces varían entre cada uno de los cuatro ambientes lóticos muestreados durante los cuatro años de estudio. Muchas de las especies más abundantes del sector de estudio no se asociaron a ningún tipo de ambiente lótico, i.e. los patrones de abundancia no difirieron entre los ambientes lóticos, lo que explicaría en parte la ausencia de diferencias entre los ensambles de peces de ambientes lóticos.

(iii) Sin embargo, se resalta una tendencia que mostró varias especies de pequeño porte del orden Characiformes relacionándose con los dos brazos del arroyo mientras que otras especies de mayor porte del orden Siluriformes con los pozos de erosión.

Capítulo 5

Discusión

1. INTRODUCCIÓN - EL ESTUDIO DE LA FAUNA ÍCTICA A DIVERSAS ESCALAS ESPACIO-TEMPORALES

Al considerar las variaciones interanuales de los ensambles de peces en la planicie de inundación del área estudiada, se observó que están significativamente ligadas a las fluctuaciones hidrológicas (Figura 1). En acuerdo con lo esperado (ver Capítulo 1, Figura 6), considerando la mayor escala espacial y cambios temporales anuales, el factor dominante de la estructuración íctica en la planicie fue el régimen hidrológico, sus atributos y sus variaciones en relación con el régimen térmico. Los conceptos de pulso de inundación (Amoros & Roux 1988; Junk et al. 1989; Neiff 1990) fueron la base conceptual más adecuada para discutir los cambios ecológicos observados en la mencionada escala de estudio. Estos últimos consistieron principalmente en las variaciones en el éxito reproductivo de las especies ícticas y el posterior reclutamiento en la planicie de inundación.

Al reducir las escalas de análisis, i.e. focalizando en las variaciones ecológicas que ocurren dentro de escalas de tiempo menores al año y entre entidades espaciales definidas (e.g. entre ambientes lénticos/lóticos o entre distintos ambientes lóticos), diferentes factores ambientales se asociaron a las variaciones de los ensambles ícticos (Figura 1). La *temperatura del agua* y la productividad del sistema distintas entre cada estación del año, así como la disponibilidad de ambientes y la dispersión de las especies dentro de la planicie relacionadas al *grado de conectividad hidrológica*, son factores que generaron diferencias significativas entre los ensambles ícticos. Además de no influir de igual manera según las entidades espaciales consideradas, los factores mencionados interaccionan de modo tal que la interpretación de los resultados requirió un cuidadoso y detallado análisis.

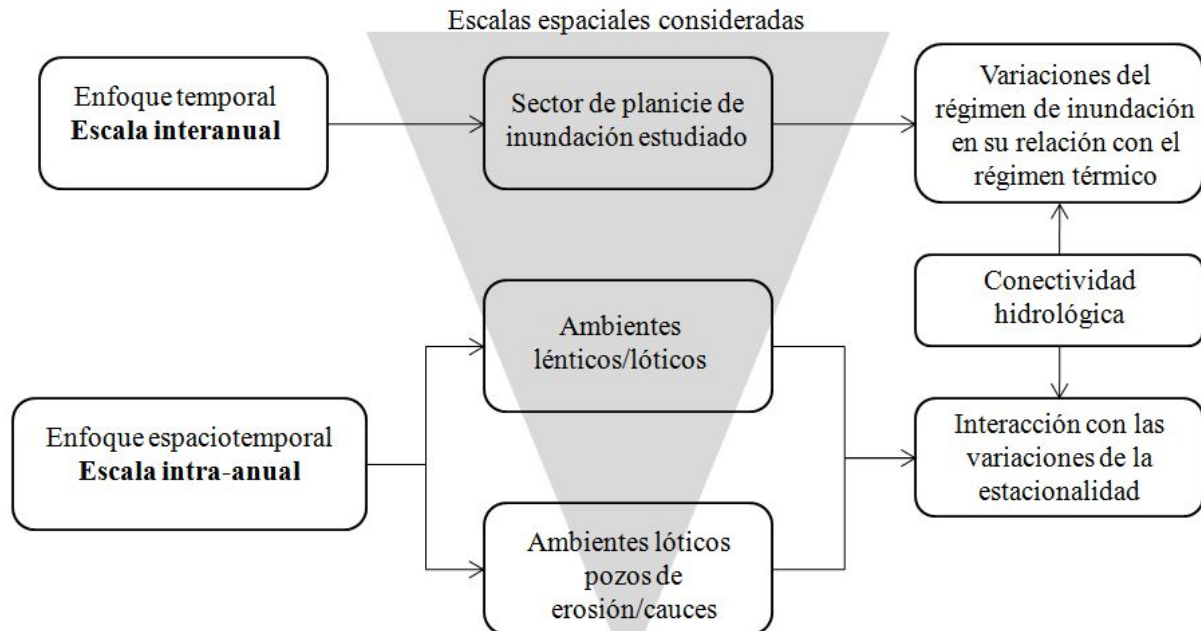


Figura 1. Esquema sintético de la metodología de análisis empleada para definir la relación entre los factores ambientales y las diferencias espacio-temporales observadas entre los ensambles de peces de la planicie de inundación del Paraná Medio, tomando en cuenta dos tipos de escalas temporales (inter e intra-anual) y tres tipos de escalas espaciales.

La interacción dificultó el análisis de las variaciones al nivel del ensamble íctico, especialmente cuando se redujo la escala espacio-temporal. Varios procesos ecológicos importantes ocurren simultáneamente y pueden estar relacionados tanto a fluctuaciones

ambientales como la temperatura y la conectividad, como a procesos relacionados principalmente con el uso del hábitat. Como se adelantaba en el Capítulo 1 (Figura 6), en tal escala de análisis, fue necesario analizar los ensambles ícticos en detalle (análisis a nivel de especies) para procurar develar la naturaleza de los cambios ocurridos. Esta metodología de análisis, basada en abordar la temática contemplada en el objetivo principal del presente estudio, a diversas escalas espacio-temporales sin dejar de lado las interacciones implícitas, reveló ser adecuada para arribar a las metas previstas.

2. VARIACIONES INTERANUALES - RÉGIMEN DE INUNDACIÓN Y PATRONES REPRODUCTIVOS

Los patrones de reclutamiento en la planicie aluvial del Paraná Medio mostraron una relación fuerte con las variaciones del régimen de inundación. El éxito reproductivo de las especies fue diferente (año tras año y entre especies), reflejando diferentes estrategias de vida. A continuación, se discuten las relaciones observadas entre las adaptaciones reproductivas de la fauna íctica y la variabilidad hidrológica que caracteriza el régimen de inundación del Paraná Medio.

2.1. Variabilidad del régimen hidrológico

En el mundo existen por lo menos tres patrones que caracterizan el régimen hidrológico de los ríos en relación con las temperaturas: templado con pulsos de inundación no estacionales (aparentemente aleatorios); templado con pulsos de inundación estacionales y tropical con pulsos de inundación estacionales (Winemiller 2004). Los pulsos de inundación estacionales (e.g. ríos Paraná, Illinois u Orinoco; Figura 2) han permitido a las especies desarrollar adaptaciones para explotar un recurso predictivo mientras que, los regímenes de inundación aleatorios (e.g. río Brazos; Figura 2), generan patrones de variación del recurso poco predecibles (Winemiller 2004).

En clima templado, las variaciones térmicas son muy pronunciadas y restringen el periodo reproductivo de muchas especies a la temporada cálida, o desencadenan migraciones tróficas y reproductivas (Junk & Wantzen 2004). Si bien ocurren principalmente durante la primavera, la mayoría de los ríos templados presentan considerables variaciones interanuales de la magnitud y momento de ocurrencia de sus inundaciones (Winemiller 2004). Estas últimas pueden incluso no ocurrir en ciertos años (Humphries et al. 2002).

En grandes ríos tropicales, los pulsos de inundación provienen casi siempre de las fuertes precipitaciones estacionales. En algunos casos, las inundaciones locales coinciden con precipitaciones también locales (e.g. Paraná Superior en Brasil, Thomaz et al. 2004; Orinoco Superior, Winemiller 1989; Zambezi Superior, Handlos & Williams 1985), mientras que en otros las inundaciones están ocasionadas por las lluvias de las cabeceras de su cuenca y se extienden durante tiempos prolongados, frecuentemente varios meses (e.g. Níger Inferior, Quensièrre 1994; Amazona y Solimões, Winemiller 2004). La estacionalidad climática en estas regiones confiere generalmente a los ríos una mayor predictibilidad de las inundaciones. Las fluctuaciones térmicas son leves e influyen relativamente poco las estrategias de vida de las especies ícticas, por lo que las especies desarrollan generalmente patrones de tipo estacional, aprovechan el carácter periódico de las inundaciones (Winemiller 1996; Suzuki et al. 2004). Hacen coincidir el periodo de reproducción con las aguas altas, optimizando así la supervivencia y el crecimiento de las larvas y juveniles (FPC, Junk et al. 1989; Junk & Wantzen 2004).

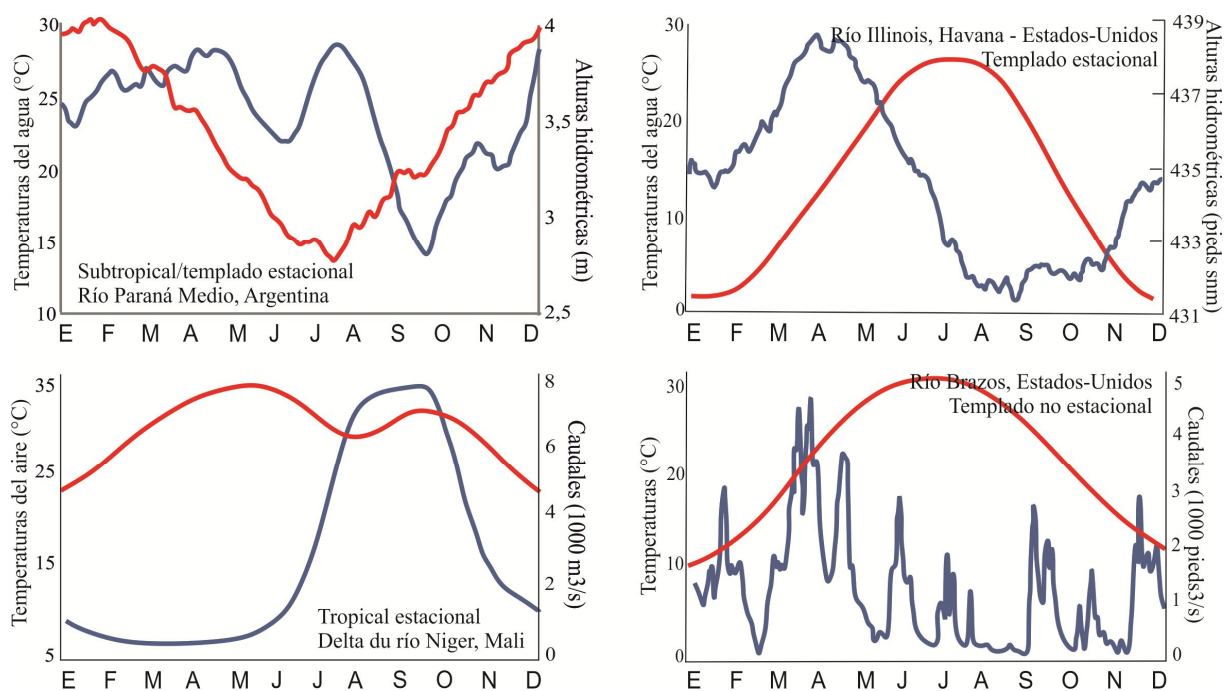


Figura 2. Ejemplos de ríos de planicie de diferentes tipos de acuerdo con los patrones hidrológicos y de temperaturas. Paraná Medio (niveles hidrométricos y temperaturas medios mensuales entre 2009 y 2016); río Illinois (niveles hidrométricos medios mensuales entre 1960 y 1993, temperaturas medias mensuales entre 1989 y 1993; modificado de Spark 1995); río Niger (promedio de los caudales y temperaturas medios mensuales entre 1962 y 1966; modificado de Quensièrè 1994); río Brazos (caudales y temperaturas de un año particular; modificado de Winemiller 2004).

Si bien los ríos se pueden clasificar según la semejanza de sus patrones hidroclimáticos según Winemiller (2004), en ciertos casos la estocasticidad del régimen de inundación puede ser importante. La intensidad, duración y momento de ocurrencia de las inundaciones estacionales típicas de un río pueden tener frecuencias históricas variables. Por ejemplo, las inundaciones en el Paraná Medio durante los últimos 110 años tuvieron generalmente duraciones mayores al mes (68%; Figura 3a), resaltando el carácter estacional de las inundaciones de este tramo (Cacik & Paoli 2000). Este tipo de inundación es particularmente favorable a las especies con desove total en aguas libres, donde las larvas a la deriva están sensibles a los cambios abruptos de los niveles hidrométricos (Welcomme & Halls 2004).

Sin embargo, los picos de crecida en el Paraná Medio no mostraron una marcada fidelidad en cuanto a sus ocurrencias durante el año. Los picos sucedieron principalmente en bajante térmica y mínimas temperaturas (Figura 3b). El mayor porcentaje de ocurrencia fue en marzo (22%), seguido de julio (18%) y abril (17%), pero también en noviembre, enero, febrero y mayo con frecuencia mayor a 5%, cada uno. Considerando estos porcentajes de forma global, casi el 50% de los picos de inundación coincidieron con la onda de mayor temperatura (de octubre a marzo). Estas cifras revelan que en el Paraná Medio, la mitad de las inundaciones ocurrió con un régimen térmico no adecuado. Esto es, el retardo de las inundaciones hasta el fin del verano, principio de otoño o incluso invierno resulta en la falla del desove, o el bajo crecimiento y supervivencia de los juveniles debido a la baja productividad de la planicie (Welcomme & Halls 2004).

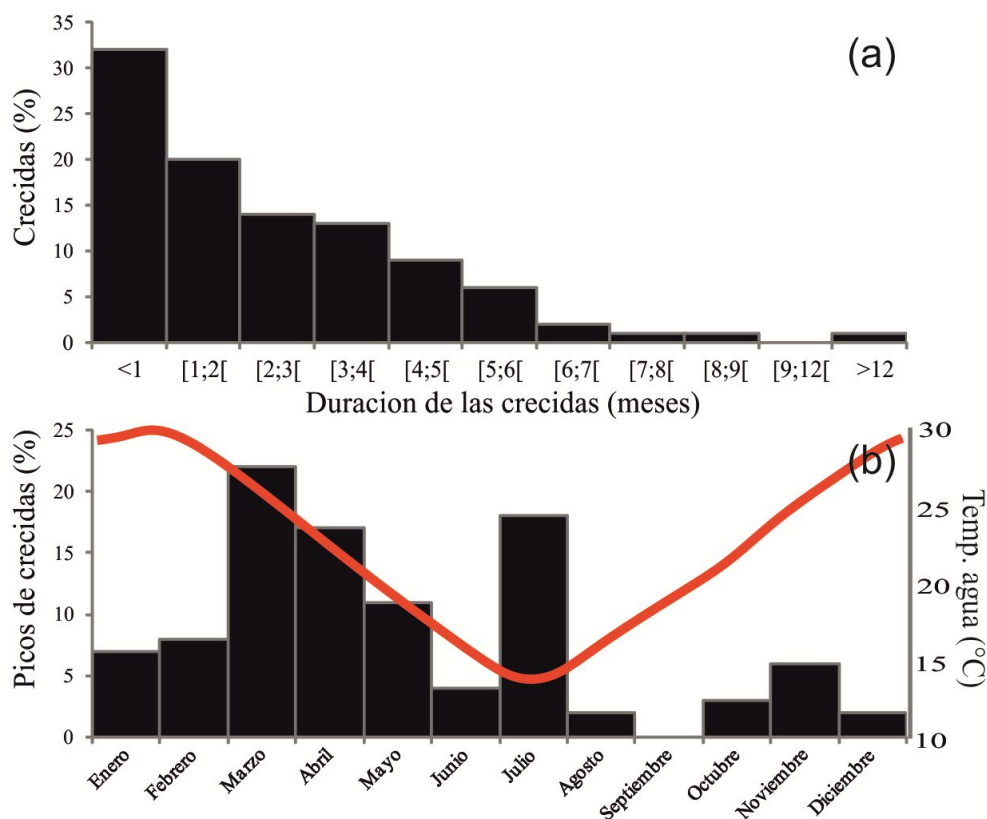


Figura 3. Porcentajes históricos de las duraciones de las inundaciones (a) y de las ocurrencias de los picos de crecidas en el Paraná Medio desde 1905 hasta 2016. Se consideraron como picos de crecida los valores máximos de cada inundación con altura hidrométrica mayor a 4,5 metros en la escala limnimétrica del Puerto Santa Fe. La curva roja representa la tendencia de las fluctuaciones de las temperaturas medias mensuales del agua registradas entre 2009 y 2016.

El rasgo climático intermedio entre tropical y templado, y la disparidad en el momento de ocurrencia de las inundaciones, con solo un 50% del total de ellas sucediendo durante primavera-verano (valores más elevados del fotoperiodo y de las temperaturas), determinan que el Paraná constituya un caso poco común dentro de los grandes ríos del mundo. Surge entonces el interrogante: en qué medida las especies ícticas responden a ese escenario cambiante?

Durante el periodo de estudio (2009 - 2016), las inundaciones de primavera y verano ocurrieron tres veces, con picos en diciembre/enero e intensidades y duraciones distintas. Los otros periodos cálidos fueron marcados por bajos niveles hidrométricos. Las inundaciones típicas de invierno también fueron tres (2013, 2014 y 2015) y la restante ocurrió durante el otoño, en abril 2011. Estas cuatro fueron de duración corta, del orden del mes, típica de las inundaciones que ocurren en invierno en este tramo del río (Paoli & Cacik 2000).

Se advierte que el periodo estudiado mostró entonces una diversidad de patrones hidroclimáticos importante, representativo de la variabilidad hidrológica que ocurrió históricamente en el Paraná Medio. Cabe resaltar la oportunidad de haber muestreado tres inundaciones con picos de crecida en coincidencia con las altas temperaturas, escenario considerado como muy favorable para el reclutamiento de peces en general según lo ya discutido a lo largo de este estudio (King et al. 2003; Junk & Wantzen 2004; ver Capítulo 2, 1.3.). Se discuten a continuación las respuestas reproductivas de las especies ícticas a la variabilidad del régimen hidrológico acaecida durante el periodo de la investigación.

2.2. Patrones de reclutamiento en la planicie de inundación

Del análisis de los datos obtenidos se determinó que de las 28 especies examinadas (aproximadamente el 85% del total de las capturas), solo cuatro especies mostraron una marcada estrategia equilibrada (tres loricáridos y *H. aff. malabaricus*). Todas las restantes se comportaron según características más cercanas a la estrategia periódica. La dominancia de este tipo de estrategias reproductivas refleja el carácter estacional de la reproducción de las especies del tramo medio del río Paraná, al igual que en el Paraná Superior, aguas arriba de la represa de Itaipú (Suzuki et al. 2004). La estacionalidad reproductiva fue en general relacionada con los periodos de crecida del río, en particular cuando coincidieron con los aumentos de temperaturas del agua. Según los resultados del Paraná Superior, el fotoperíodo y la temperatura del agua son factores predictivos y controlan la maduración gonadal de la mayoría de las especies mientras que los niveles hidrométricos tienen un carácter no predictivo y juegan un rol sincronizador final de la reproducción, especialmente en las migradoras (Vazzoler et al. 1997; Suzuki et al. 2004; ver Capítulo 2, 2.4.).

Sin embargo es muy interesante observar que en el sector de planicie estudiado, las variaciones de los pulsos de inundación, sus momentos de ocurrencia, duración e intensidad, favorecieron subconjuntos de especies, en donde sus diferentes rasgos reproductivos les permitieron aprovechar mejor una situación dada. Las abundancias anuales de juveniles variaron entonces considerablemente de un grupo de especies a otro, reflejando distintas estrategias de vida, incluso dentro de un mismo grupo como fue el caso de la estrategia periódica (Figura 4).

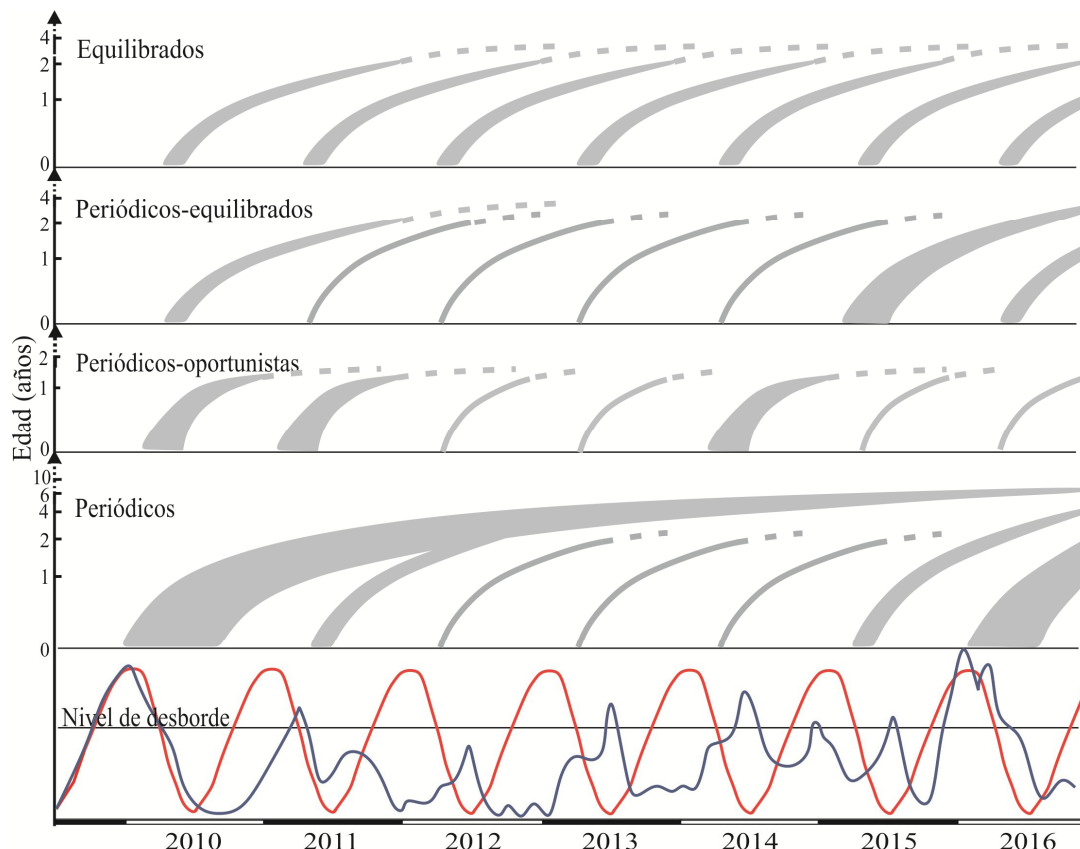


Figura 4. Esquema sintético de las cohortes de peces observadas durante el periodo de estudio según el tipo de estrategia característica de las 28 especies analizadas, y su relación con las variaciones del nivel del río (línea azul) y de la temperatura del agua (línea roja). El grosor de las cohortes (curvas grises) refiere a la abundancia de individuos encontrados. La figura se realizó a partir del análisis de la estructura de las tallas de cada una de las especies analizadas a lo largo del periodo de estudio.

❖ Las especies periódicas típicas y cuasi-periódicas

Según lo explicado en Capítulo 2 (sección 1.3), el escenario de grandes inundaciones en coincidencia con altas temperaturas es el más favorable para el éxito reproductivo de las especies periódicas típicas. Si bien el tamaño del cuerpo y la distancia de migración difieren, el patrón comúnmente aceptado para estas especies incluye las migraciones río arriba en cardúmenes, sincronizadas con la rama ascendente de la crecida, y desovando en zonas oxigenadas donde las velocidades del agua son generalmente elevadas (Vazzoler 1996; Agostinho et al. 2003). La pendiente de la rama de crecida tiene que ser leve, extendida en el tiempo, para permitir el agrupamiento de peces, la formación de los cardúmenes y el cumplimiento exitoso de las migraciones (King et al. 2003; Capítulo 2, 1.3.). Desarrollan grandes cantidades de ovocitos pequeños. Por ejemplo, los ovarios de una hembra madura de sábalo *P. lineatus* pueden alcanzar un tercio de su peso total y sobrepasar el millón de ovocitos (Vazzoler & Menezes 1992; Sverlij et al. 1993). No desarrollan ningún tipo de cuidado parental, por lo que el éxito de la incubación y de la supervivencia de las larvas depende principalmente de elevadas temperaturas y alturas hidrométricas.

Durante años particularmente favorables para el reclutamiento de especies con esta estrategia, es frecuente encontrar muy altas densidades de juveniles que pueden dominar las abundancias de adultos durante varios años en el caso de las especies más longevas (Winemiller 2005). Fue el caso de las especies periódicas típicas como el dorado, el sábalo, la boga y las bogas lisas en la zona de estudio (respectivamente, *S. brasiliensis*, *P. lineatus*, *L. obtusidens* y *Schizodon spp*). El año 2010 mostró el inicio de la cohorte que representó la mayoría de las abundancias de individuos encontradas durante los años siguientes, esto es, hasta llegar al segundo gran pulso de inundación de verano (2015/16) donde se encontró el segundo pico de reproducción, y por lo tanto la segunda cohorte fuerte del periodo de estudio (Figura 4). Como mencionaron Welcomme y Halls (2004), una inundación tiene que ocurrir preferiblemente cada año, o por lo menos con suficiente frecuencia para permitir a las especies reproducirse dentro de su expectativa de vida. Esta estrategia, muy selectiva en cuanto a las condiciones necesarias para reproducirse exitosamente, compensa la baja frecuencia de los periodos reproductivos exitosos con cohortes fuertes y elevada longevidad de las especies.

Cabe resaltar sin embargo que las dos grandes inundaciones de verano no tuvieron igual efecto sobre el reclutamiento de las especies periódicas típicas y cuasi-periódicas. Aunque mostraron intensidad, duración y ocurrencia similares, fue durante la inundación de 2009/10 que se encontraron mayores abundancias de juveniles para todas las especies periódicas. Los principales atributos que diferenciaron las dos inundaciones fueron la rama ascendente, muy pronunciada en la crecida de 2015/16 y su inicio más tarde en la primavera, los cuales podrían ser unos de los factores que explicarían las menores abundancias de juveniles en ese momento.

❖ Las especies periódicas-equilibradas

Otras especies de tipo periódico de las familias Serrasalminidae y Auchenipteridae desarrollan poco o ningún cuidado parental. Según las descripciones realizadas sobre ellas (Sarmiento et al. 2014; Suzuki 1992), desovan sobre la vegetación donde la adhesividad permite a los huevos permanecer en el sitio durante el tiempo de incubación. Esta estrategia confiere una mayor dependencia a los incrementos de agua de primavera-verano porque la disponibilidad de zonas de desove es fuertemente dependiente de las fluctuaciones del nivel de agua que cubren o liberan vegetación. En este sentido, las abundancias de juveniles fueron

generalmente mayores durante años presentando estas características (Figura 4). Sin embargo, el mayor reclutamiento fue observado luego de una inundación de corta duración, con niveles hidrométricos por encima del nivel de desborde durante 15 días y en fase con las altas temperaturas. Si bien varias especies de este grupo presentan desove parcial, en general las que pertenecen a estas dos familias mostraron una estrategia estacional marcada, relacionada con temperaturas y aguas altas.

Cabe señalar que Winemiller (1989) asignó el carácter estacional (periódico) a varias especies de la familia Serrasalminae de la cuenca del río Orinoco. En el caso del Paraná Medio los rasgos reproductivos y los patrones de reclutamiento señalados para los serrasálmidos y los aucheniptéridos difirieron de las especies típicamente periódicas. Varios rasgos reproductivos como el aumento del tamaño de los ovocitos, la disminución de la fecundidad, el desarrollo leve del cuidado parental de ciertas especies, las sitúan en un punto intermedio entre las estrategias periódicas y equilibradas. La relación compartida entre estacionalidad y estabilidad del flujo (relación con inundaciones de verano, pero de menor intensidad) también muestra un tipo de adaptación específica, en un punto intermedio entre ambas estrategias. Al considerar estos resultados, y en la espera de profundizar en este aspecto, se propone considerar este grupo de especies con una estrategia de vida de tipo periódica-equilibrada.

❖ Especies periódicas-oportunistas

Algunos pequeños carácidos del género *Astyanax* (las mojarra) mostraron un comportamiento más oportunista que las otras especies de tipo periódico. La abundancia de juveniles se relacionó con las crecidas, independientemente del periodo de ocurrencia de las mencionadas crecidas (Figura 4). De hecho, la mayoría de los adultos procesados fueron observados en los estadios de maduración final durante las inundaciones de invierno. De las 28 especies analizadas, parecen ser las únicas que pudieron aprovechar con éxito las crecidas en bajante térmica, o incluso bajas temperaturas.

Azevedo (2010) postuló la hipótesis que el origen de los pequeños carácidos proviene de un único evento de reducción del tamaño de un ancestro común que presentó probablemente una ventaja adaptativa en varios aspectos relacionados con la ocupación de nuevos ambientes. Este autor señala respuestas evolutivas relacionadas con los patrones reproductivos de varios pequeños carácidos, tal como periodos de reproducción más extendidos, reproduciéndose durante los meses más fríos, fecundidad reducida, y desove parcial. Estos hallazgos se corresponden adecuadamente con los rasgos reproductivos de *Astyanax spp.* y los patrones de reclutamiento observados en la planicie de inundación del Paraná Medio lo cual llevaría a considerar a estas especies con un grado de adaptación que se acercaría al de los pequeños peces oportunistas. Ejemplos de ellos son algunas especies del género *Bryconamericus* (pequeñas mojarra) en el río Orinoco (Winemiller 1989), género también presente en el río Paraná.

❖ Especies equilibradas

Algunas especies tuvieron patrones de reclutamiento estables a lo largo del periodo de estudio (Figura 4). La mayoría de ellas poseen rasgos reproductivos típicos de especies de estrategia de vida de tipo equilibrado, esto es, altos grados de cuidado parental tal como los constructores de nidos (e.g. *H. aff. malabaricus*, *Hypostomus commersoni*) o los machos llevadores (*Loricariichthys spp.*). La abundancia de juveniles más constante en el tiempo está probablemente relacionada a la alta supervivencia de juveniles de esta estrategia de vida,

teniendo menor dependencia con la variación de la conectividad en la planicie. Sin embargo, las fecundidades menores, especialmente de los loricáridos, determina que nunca lleguen a tener abundancias específicas tan elevadas como se puede encontrar en las especies periódicas.

2.3. Relación "estrategias reproductivas/variabilidad hidrológica"

La relación *estrategias reproductivas/variabilidad hidrológica* podría sintetizarse en base a tres escenarios hidrológicos (Figura 5). La coincidencia de grandes inundaciones en fase con las elevadas temperaturas generó abundancias de juveniles significativamente mayores para las especies en general (Figura 5b). Dichos juveniles aprovecharon la mayor conectividad entre los hábitats de la planicie y la mayor productividad del sistema para su crecimiento. Al ser mayor el recurso alimenticio y la supervivencia, se encontraron en general elevadas riquezas de peces juveniles. Considerando que la mayoría de las especies posee un origen brasílico característico de ambientes de agua dulce de regiones cálidas (López & Miquelarena 2005), este escenario se acerca probablemente a la configuración óptima para la reproducción, el crecimiento y la supervivencia de muchas especies del Paraná Medio. Los juveniles de especies periódicas (típicas y cuasi-periódicas) dominan fuertemente en la planicie de inundación cuando tal escenario ocurre (del 70 al 80% de las capturas totales de juveniles). La estacionalidad de las inundaciones en coincidencia con las altas temperaturas es sumamente importante debido a la gran mayoría de las especies que sustentan las pesquerías comerciales y de subsistencia del río Paraná, típicamente periódicas (e.g. las familias Pimelodidae, Anostomidae o Prochilodontidae; Baigún et al. 2008). Sin embargo, se vio en el punto 2.1. que este escenario no sería el más frecuente, una cuestión clave que se trata más en detalle en conclusión.

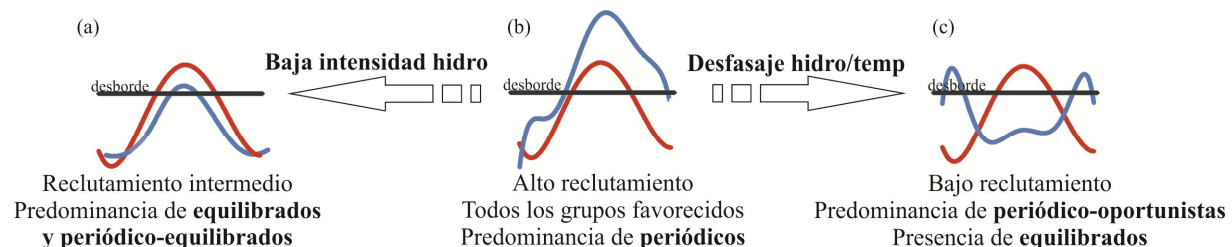


Figura 5. Esquema sintético de las variaciones anuales del régimen hidrológico del Paraná Medio y su influencia en los patrones de reclutamiento de los peces de la planicie caracterizados por adoptar diferentes estrategias reproductivas. Línea azul: niveles hidrométricos; línea roja: temperaturas del agua; línea negra: nivel de desborde.

La ocurrencia de inundaciones cortas o pulsos de flujos durante la temporada cálida no favorece a los periódicos típicos como en el escenario anterior. Los juveniles de especies de tipo equilibrado o periódico-equilibrado se encontraron con mayor abundancia en estos casos (Figura 5a). Al igual que los periódicos, las especies de estos dos grupos tienen una periodicidad reproductiva estacional relacionada con los meses más calurosos, donde la duración del periodo reproductivo varía según las especies (Vazzoler 1996). Según lo mencionado los picos de inundación no son los más frecuentes durante la temporada cálida en el Paraná Medio (Figura 3). Estas especies muestran justamente adaptaciones reproductivas en este sentido, pudiendo aprovechar también las inundaciones cortas e incluso los pulsos que no alcanzan el nivel de desborde. Las adaptaciones a una mayor estabilidad del flujo son propias de estrategias equilibradas (Winemiller & Rose 1992; Mims & Olden 2012; ver Capítulo 2, 1.2.). Los diferentes grados de comportamiento relacionados al tipo equilibrado, representados por muchas de las especies más abundantes del Paraná Medio, están entonces

muy probablemente relacionados a la menor frecuencia de inundaciones, tanto de larga como de corta duración, durante los periodos de incremento y alta temperaturas.

Como se discutió anteriormente, el retraso de las inundaciones respecto del periodo de mayores temperaturas o su ocurrencia en invierno, es un fenómeno frecuente en el Paraná Medio. Tales condiciones (Figura 5c), no fueron favorables para la reproducción de las especies en general, la abundancia de juveniles fue significativamente menor para la mayoría de ellas (Figura 10 en Capítulo 4). Dentro de las especies periódicas de origen neotropical, relacionadas de algún modo a la ocurrencia y características de las inundaciones, muy pocas parecen estar adaptadas al desfase de las mencionadas inundaciones, esto es, el retraso de las inundaciones conduce generalmente al fracaso de la reproducción de las especies migradoras con desove total (Welcomme 1980). Sin embargo, los peces pueden estar en condición de desovar y retrasar el periodo de desove durante varios meses, en la espera de un incremento sostenido del nivel hidrométrico (Oldani et al. 1992). En el presente estudio, se encontraron juveniles de varias especies periódicas (e.g. el sábalo *P. lineatus*, la boga *M. leporinus* y el sabalito *C. platanus*) luego de la inundación de abril mientras que luego de las de invierno, estuvieron casi ausentes.

Es posible, entonces, que ciertas especies periódicas tienden a retrasar las migraciones y periodos de desove bastante lejos en el verano, incluso hasta el otoño, como un modo de adaptación al desfase histórico de las inundaciones del Paraná Medio. Siendo el mes de marzo el que tuvo picos de crecida con más frecuencia en estos últimos 110 años (22%; Figura 3), es probable que las especies migradoras retarden el periodo reproductivo hasta este periodo, inferencias que se corresponderían con las migraciones reproductivas observadas desde el río de La Plata hacia los tramos medio e inferior del río Paraná en otoño (Espinach Ros et al. 1982, 1986, 1990; ver Capítulo 2, 2.3.). El reclutamiento de juveniles, sin embargo, es significativamente menor que luego de las crecidas de diciembre-enero, pero más exitoso que entrando en los meses más fríos del año, como se observó en este estudio para abril, julio y agosto.

Según el FPC, la fluctuación hidrológica anual e interanual es la base para una alta diversidad biológica en las planicies de inundación, por el hecho que diferentes especies de la biota pueden ocurrir en el mismo lugar, con poblaciones máximas variables a lo largo de los años ("biodiversidad secuencial", Junk & Wantzen 2004). Sin embargo, un incremento pronunciado de la estocasticidad interanual de las variaciones hidrológicas puede afectar las respuestas adaptativas de los organismos que responden a una periodicidad ambiental estacional (Winemiller 2004). La variabilidad hidrológica interanual resulta entonces difícil de evaluar a nivel ecológico. Si bien, por un lado, favorece la diversidad ecológica de ambientes de planicie, dependiendo de su intensidad, las especies están sujetas a cambios que pueden desafiar fuertemente sus capacidades de supervivencia.

En buena medida, esa variabilidad es la que predomina en el tramo medio del río Paraná. La ocurrencia de inundaciones muy diferentes año tras año, acopladas a una amplitud térmica elevada, genera lo que se podría considerar como una "biodiversidad íctica secuencial". Esto es, las especies desarrollan estrategias reproductivas específicas para adaptarse a los distintos escenarios hidroclimáticos que ofrece el Paraná Medio, generando patrones de reclutamiento distintos año tras año (Figura 4), sugiriendo la existencia de plasticidad en su comportamiento reproductivo. Pero, en última instancia, los escenarios del tipo (b) en Figura 5, son los más compatibles con el origen brasílico de la mayoría de las especies (según lo ya mencionado), y por lo tanto su ocurrencia es clave para el logro del mayor éxito reproductivo y de reclutamiento. Ello es particularmente cierto para la diversidad

de historias de vida de las especies más abundantes, dominada por estrategias variadas de tipo periódico.

La amplitud térmica anual define el carácter estacional de la reproducción, y la variabilidad interanual de las inundaciones complejiza, entonces, los procesos reproductivos. Como se resaltó en el Capítulo 2 (2.3.), los patrones migratorios son muy diversos en la cuenca del río de La Plata. La ubicación geográfica norte-sur del tramo medio del río Paraná acentúa las diferencias de temperaturas en el mencionado tramo, generando separaciones bien definidas de los ensambles de peces (Scarabotti et al. 2017). Las largas migraciones reproductivas, río arriba, además de ser probablemente una estrategia para mantener la posición geográfica de los reproductores (Tablado & Oldani 1984), podrían ser entonces estrategias para aprovechar las temperaturas más cálidas del norte del tramo durante las crecidas desfasadas (marzo y abril principalmente).

3. VARIACIONES INTRA-ANUALES - CONECTIVIDAD Y USO DEL HÁBITAT EN LA PLANICIE

Reduciendo las escalas temporal y espacial del estudio de las variaciones de la fauna íctica, esto es, dentro de un ciclo anual y entre ambientes, es necesario considerar varios factores y sus interacciones que influyen significativamente sobre aquellas. A los efectos que generan los cambios de conectividad en la planicie sobre el comportamiento de los peces se los debe ponderar con la estacionalidad anual y los tipos de ambientes (lénticos y lóticos).

3.1. Ensamblés de peces en ambientes lóticos y lénticos

En ríos de planicie, los ensambles de peces se asocian con varios factores ambientales (además de la hidrología y la temperatura), como la cobertura de macrófitas (Neiff et al. 2009), el oxígeno disuelto (Junk et al. 1983; Winemiller 1996) o a la transparencia del agua (Rodríguez & Lewis 1997). Estos últimos autores propusieron que la transparencia llegaría a determinar el tipo de especies que ocurre en los ambientes acuáticos, sobre la base de sus adaptaciones sensoriales. Los Characiformes y Perciformes se orientan con la vista y estarían mejor adaptados a aguas más transparentes mientras que los Gymnotiformes y Siluriformes se orientan respectivamente con órganos sensoriales eléctricos (Crampton & Albert 2006) y sensores táctiles y químicos en los bigotes (Arratia et al. 2003), los cuales les otorgan mayor habilidad en aguas turbias. En el Paraná Medio, durante niveles hidrométricos bajos, las diferencias de estructura entre los ensambles ícticos se relacionaron con la cobertura de macrófitas, la conductividad, el área, la profundidad y transparencia de las lagunas muestreadas (Scarabotti et al. 2011).

En la zona de estudio representativa de la unidad geomorfológica *deltas de tributarios* (Capítulo 3, sección 1.1), se encontró una diferencia significativa entre los ensambles ícticos muestreados en ambientes lénticos y lóticos. Si bien muchas especies se encontraron en ambos tipos de ambiente sin mostrar mayor fidelidad o especificidad hacia uno u otro ambiente, varias viejas del agua de cuerpo chato (*L. simillima*, *R. macrops*, *L. apeltogaster*, *P. vetula*, *S. robustum*) y algunos pequeños carácidos como las mojarras (*A. rutilus*) y los dientudos jorobados (*R. affinis*) fueron especies indicadoras de los ambientes lóticos. Las especies indicadoras de los ambientes lénticos presentaron características corporales bien distintas de las anteriores, e.g. coloración vistosa y cuerpo espinoso como las juanitas (*Crenicichla spp.*) y las chanchitas (*Gymnogeophagus spp.*), comprimido lateralmente como

el dientado paraguayo (*A. pantaneiro*) y las palometas (*S. maculatus*) o gordo, alargado y una coloración oscura como la tararira (*H. malabaricus*) y el bagre sapo (*R. quelen*).

El pequeño tamaño del cuerpo de los carácidos les confiere una mayor agilidad para moverse dentro de ambientes reducidos como las márgenes vegetadas de los arroyos mientras que la altura reducida del cuerpo de las viejas del agua favorece su resistencia a la corriente. Se advierte que entre los factores ambientales, las condiciones hidráulicas juegan también un papel importante en la diferenciación de los ensambles ícticos en la planicie de inundación reflejadas en las características morfológicas de diversas especies.

Los ensambles ícticos tanto de ambientes lénticos como lóticos, mostraron también variaciones estacionales en su composición. Ejemplos de ello, fueron la aparición de la sardina de río (*L. grossidens*) y del pejerrey (*O. bonariensis*) durante los meses de invierno en los ambientes lóticos. La presencia de estas especies fue relacionada a las migraciones reproductivas que desarrollan, río arriba, durante la temporada fría (Sverlij et al. 2013). También se observó mayor abundancia de muchas especies en ambientes lénticos durante las estaciones más cálidas del año, mostrando su sensibilidad marcada a la temperatura del agua. Fue el caso de especies de origen neotropical como por ejemplo las palometas (*S. maculatus*, *S. marginatus*), los apretadores (*T. striatulus*, *T. galeatus*) y el machete (*R. vulpinus*) que reducen su actividad con el descenso de las temperaturas.

Las variaciones casi continuas del nivel del río, determinaron que las conexiones entre los ambientes lénticos y lóticos de la planicie de inundación cambiaran con ellas influyendo sobre la estructura de los ensambles ícticos presentes en ambos tipos de cuerpos de agua. Cómo esto interaccionó con las diferenciaciones espaciales (lótico/lénticas) y estacionales, es una cuestión trascendente en los resultados, que se discute a continuación.

3.2. Estados hidrométricos de importancia ecológica

Las mediciones de conectividad realizadas en la planicie de inundación permitieron definir distintas alturas hidrométricas de importancia ecológica, debido a la ocurrencia, a partir de esos niveles, de cambios notorios en los procesos de conexión entre los ambientes lo cual desencadena respuestas ecológicas de la fauna íctica afectada (Figura 6). La altura de 4,5 metros (en escala de puerto Santa Fe), marca el nivel de desborde en la mayoría de las márgenes de los arroyos en la zona de estudio, y consecuentemente inunda, a partir de ese umbral, la cuasi totalidad de la planicie. En efecto, en esa situación el 85% de la superficie de la planicie queda bajo agua y conectada al cauce.

Estos resultados concuerdan con las mediciones realizadas por Drago (1980) que definió el mismo nivel de desborde a partir de estudios de conexión/desconexión de varias lagunas de la misma unidad geomorfológica. Esta concordancia de resultados revela la uniformidad de las características topográficas de la unidad geomorfológica *deltas de tributarios* (Capítulo 3, sección 1.1). De aquí se desprende que los procesos de conexiones y estados hidrométricos de referencia determinados para la zona de estudio serían, en principio, extrapolables a toda la unidad geomorfológica o, al menos, a una proporción considerable de ella. En los muestreos realizados durante los periodos en que las alturas del agua superaron el nivel de desborde, la oferta de ambientes en la planicie aumentó de tal modo que la dispersión de los peces influyó fuertemente sobre las capturas. Prueba de ello fueron las abundancias más bajas de todas las registradas.

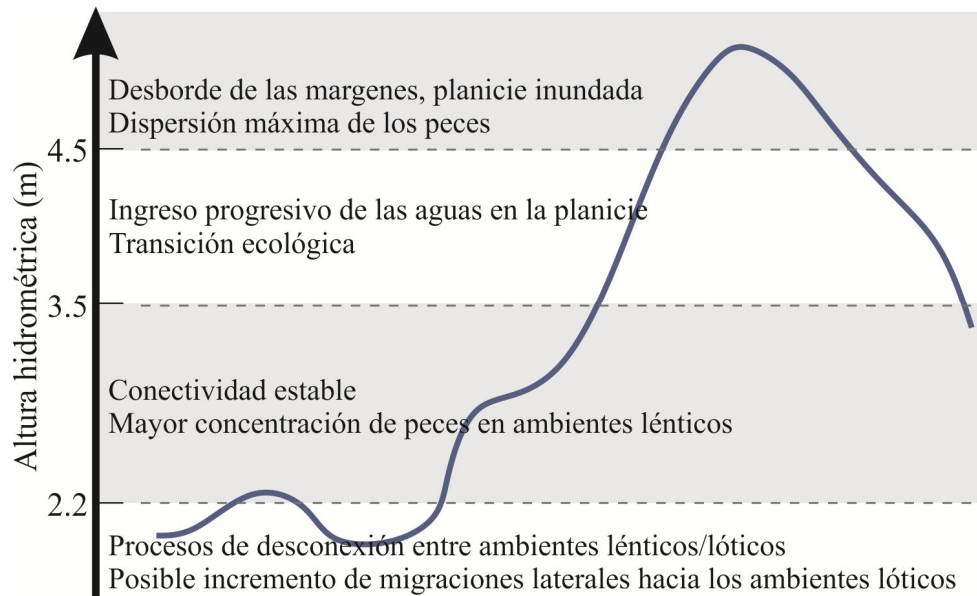


Figura 6. Esquema sintético de la relación entre los procesos de conectividad en la planicie de inundación del Paraná Medio (unidad geomorfológica *deltas de tributarios*) y las respuestas ecológicas observadas en la fauna íctica.

Las mayores variaciones en los grados de conexión entre los ambientes de la planicie ocurrieron entre 3,5 m y el nivel de desborde. Dentro de este rango de un metro de altura se verificaron, en primer lugar, los procesos de ingreso del agua en los cauces abandonados (principalmente entre 3,5 y 4 metros) y, luego, el inicio del desborde de las márgenes de los arroyos (principalmente entre 4 y 4,5 metros). En ese metro de variación de alturas hidrométricas, la superficie de la planicie inundada conectada a los ambientes lóticos varía aproximadamente del 15% al 85% del área total de la planicie. Las capturas fueron también bajas, al igual que cuando la planicie está totalmente inundada. Durante esta fase de transición, el incremento rápido de las conexiones hidrológicas ofrece una gran cantidad de nuevos ambientes para colonizar, considerado como *ventana de oportunidad* por Junk & Wantzen (2004). Es probable que este fenómeno domine dentro de ese rango de alturas hidrométricas en la zona de estudio. Por lo tanto, los peces aprovecharían la nueva oferta de ambientes recién inundados, lo que explicaría las bajas abundancias encontradas en las lagunas muestreadas.

Entre 3,5 y 2,2 metros, las mediciones de conectividad realizadas revelaron que las conexiones entre los ambientes de la planicie variaron poco. Las especies ícticas pueden aprovechar aproximadamente el 7% de la planicie con un nivel hidrométrico de 2,2 metros, el cual se incrementa al 15% de la superficie total con un aumento 1,3 metros en el hidrómetro de Santa Fe. Las áreas inundadas se encuentran en las mayores depresiones, correspondiendo a las principales lagunas de la zona. Fue durante los muestreos correspondientes a estos niveles hidrométricos que se registraron las mayores abundancias de peces en los ambientes lénticos, significativamente superiores al resto de los muestreos. Estos resultados se deberían a la menor capacidad de dispersión de los peces dentro de la planicie.

Durante los siete años de estudio no se observó un incremento de la abundancia de peces en ambientes lóticos a medida que descendían los niveles hidrométricos. Al contrario de lo esperado las abundancias de peces aumentaron en los ambientes lénticos durante los menores niveles hidrométricos registrados. Estos resultados se contraponen con la hipótesis que postula un desplazamiento de una parte de los ensambles de peces de tipo léntico hacia

los ambientes lóticos a medida que disminuyen las conexiones con las lagunas de la planicie. Se suponía un desencadenamiento de migraciones laterales de los peces en respuesta a los procesos de aislamiento en la planicie de inundación, tal como ha sido descrito por varios autores (e.g. Fernandes 1997; Junk & Wantzen 2004).

Se debe tener en cuenta, sin embargo, el importante hecho de la escasez de niveles hidrométricos inferiores a 2,2 metros durante el periodo de estudio. Hasta este límite, la superficie disponible de ambientes lénticos permanece todavía mayor a la de los ambientes lóticos (Capítulo 4, sección 3.1), lo que explicaría la no ocurrencia de migraciones laterales significativas hacia estos últimos en búsqueda de refugio. Por debajo de 2,2 m aproximadamente, no se pudo analizar el comportamiento de la conectividad hidrológica por no disponer de imágenes satelitales de alta resolución de la zona de estudio. Sin embargo, y a modo de referencia, cabe mencionar que algunas mediciones de las profundidades de bocas de entrada de lagunas mostraron valores de desconexión variados, entre 0,60 y 2,1 metros.

Las circunstancias apuntadas para los niveles inferiores a 2,2 m, impidieron la realización de muestreos de peces para esos estados y con ello verificar la existencia de las migraciones laterales citadas por debajo de ese límite. Se comprobó, sin embargo, una tendencia de algunas especies típicas de ambientes lénticos a encontrarse con mayor frecuencia y abundancia en ambientes lóticos durante niveles hidrométricos bajos (entre 2,2 y 3,5 metros). Este resultado podría interpretarse como un indicio de un probable aumento del fenómeno de migración lateral en caso de descensos más pronunciados de los niveles hidrométricos. A continuación se examina la frecuencia de ocurrencia de estos niveles en el Paraná Medio (principalmente los menores a 2,2 metros), desde una perspectiva histórica de las variaciones hidrológicas, con el fin de respaldar la existencia del contexto ambiental necesario para promover el proceso ecológico en discusión.

3.3. Niveles hidrométricos bajos en un contexto histórico

El Paraná Superior sufrió un desarrollo muy importante de represas hidroeléctricas a partir de fines de la década del 60 (ver Capítulo 2, 2.1.), que culminó con la construcción de la represa de Itaipú entre Brasil y Paraguay en la década siguiente, la *mayor productora de energía del planeta*. La regulación de los caudales y la modificación del régimen de inundación generaron impactos notables sobre la fauna íctica en el Paraná Superior (Agostinho et al. 2004, 2008 & 2009).

En los tramos medio e inferior del río Paraná, las intensidades de las inundaciones no se vieron afectadas de manera significativa por el represamiento del tramo superior (Paoli & Cacik 2000; Paoli 2011). Sin embargo se comprobó una influencia marcada en los niveles hidrométricos mínimos en los mencionados tramos. Dado el régimen de funcionamiento de embalse lleno de todas las represas, por el cual se almacena el agua durante los períodos de bajante y se la libera durante los secos (Quirós 1990), a fin de maximizar la producción de energía, el resultado conduce a un aumento de los niveles bajos. Este efecto se puede observar en Figura 7 donde se advierte un cambio significativo de los menores niveles hidrométricos registrados en Santa Fe a partir del principio de los 70.

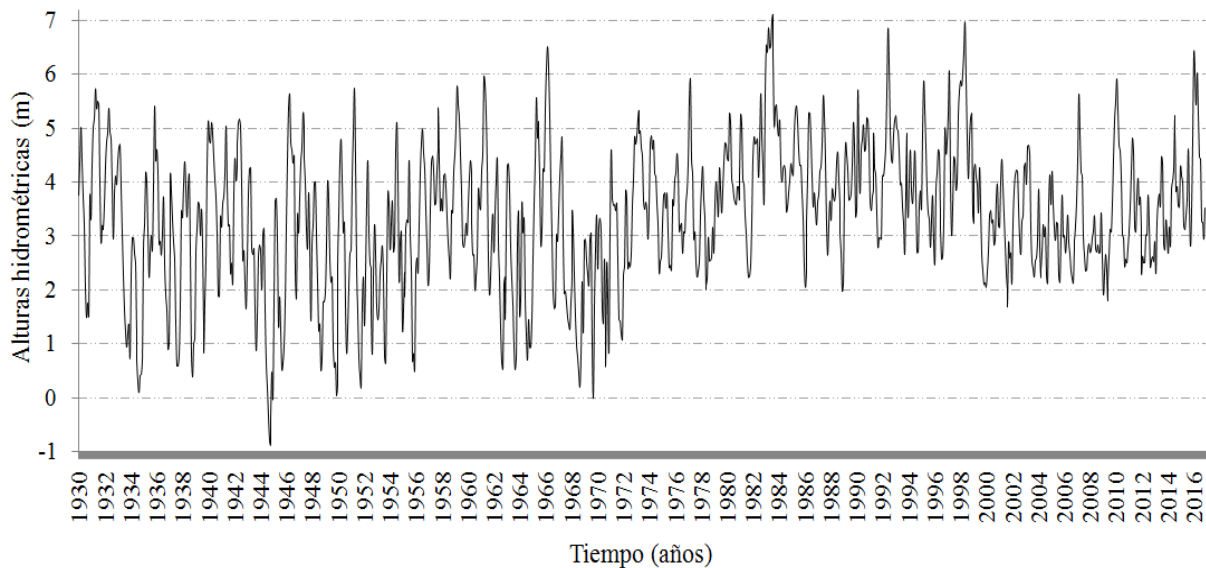


Figura 7. Niveles hidrométricos medios mensuales registrados en la escala limnimétrica del Río Paraná en puerto Santa Fe durante el periodo 1930–2016.

Los hidrogramas medios para los períodos 1974-1999 y 2000-2016 presentan alturas hidrométricas en setiembre-octubre considerablemente más elevadas que las correspondientes al período 1930-1973, y consecuentemente el rango de variación de los niveles de agua se redujo notoriamente (Figura 8). Se advierte en la figura que la diferencia entre los mínimos y máximos medios mensuales en los tres períodos considerados varían entre aproximadamente 2,5 m (1930-1973), 1,2 m (1974-1999) y 0,7 m (2000-2016). La frecuencia de ocurrencia de los niveles hidrométricos muy bajos y su prolongación en el tiempo cambiaron drásticamente. Mientras eran muy frecuentes los periodos de desconexión de varios meses en la planicie inundación antes de la década de 1970, ellos no se verificaron durante el periodo siguiente (Figura 8).

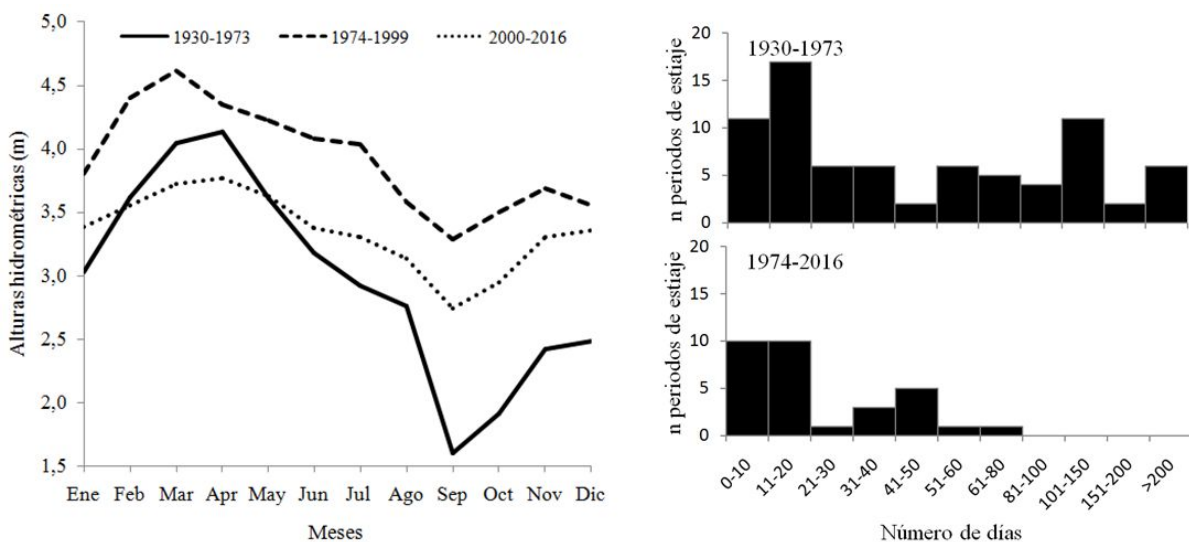


Figura 8. Niveles hidrométricos medios mensuales considerados en 3 periodos entre 1930 y 2016 (izquierda); frecuencia y duración de los periodos de estiaje (considerado como estiaje los periodos con niveles hidrométricos menores a 2.2 metros) durante, aproximadamente, los periodos anterior y posterior al comienzo de los represamientos en el Paraná Superior (derecha).

Los cambios drásticos de las menores alturas hidrométricas en el Paraná Medio, pudieron haber originado, al menos, dos repercusiones ecológicas. Por un lado, la alta productividad de las zonas de transición acuática-terrestre (ATTZ) depende del denominado *litoral móvil* (Junk et al. 1989, ver Capítulo 1, 1.2.). En este sentido, una reducción de la intensidad de las fluctuaciones hidrológicas y un aumento de los niveles hidrométricos bajos prolongan el estancamiento del agua en la llanura aluvial y consecuentemente la dinámica del ecosistema se vería modificada. En tales condiciones, el recambio de materia orgánica y de substancias nutritivas es menor y su descomposición en los ambientes lénticos es mayor (Junk et al. 1989). Las especies detritívoras como las viejas del agua (e.g. *Loricariichthys spp.*), el sábalo (*P. lineatus*) y los curimatidos (*Cyphocharax spp.*), y las especies herbívoras como las bogas lisas (*Schizodon spp.*), todas muy abundantes en la zona de estudio, se verían favorecidas. Durante el período de estudio, no se observó una disminución pronunciada de las concentraciones en oxígeno en relación con el aumento de la descomposición en el ambiente.

Por otro lado, previamente a la década de 1970, antes del efecto de regulación pronunciado de los niveles bajos en la cuenca, mientras se desconectaban los ambientes lénticos, la superficie inundada en la planicie era cada vez más reducida. Los procesos de aislamiento y desecación prolongados de las lagunas conducían a altas mortalidades de peces en el Paraná Medio, incrementando los fenómenos de depredación y las condiciones ambientales desfavorables (Bonetto et al. 1969; Bonetto 1975). Cabe resaltar que la intensidad de los procesos de aislamiento no es ahora comparable con la ocurrida en las investigaciones de esa época. Los cambios observados a largo plazo en las abundancias de las especies comerciales podrían estar relacionados, en parte, a este fenómeno. La abundancia de especies detritívoras (*P. lineatus*) y omnívoras (*M. obtusidens*), aumentó sobre todo desde la década de 1970 mientras que los grandes depredadores como los surubies (*Pseudoplatystoma spp.*) y el dorado (*S. brasiliensis*), decrecieron (Quirós 1990; Rabuffetti et al. 2016).

Cabe remarcar la relevancia de llevar a cabo análisis de conectividad semejantes en otras unidades geomorfológicas para definir con mayor precisión la probabilidad de ocurrencia de los mencionados procesos de aislamiento prolongados, y lograr así una visión más integral de los diferentes patrones de conectividad que ocurren en la planicie de inundación del Paraná Medio.

3.4. Variaciones dentro de los ambientes lóticos

Los arroyos de la unidad geomorfológica *deltas de tributarios* tienen características morfológicas muy cambiantes. El tramo estudiado del arroyo Catarata de aproximadamente 2 km mostró sectores con fondo uniforme y poco profundo, y sectores con profundidad variable marcada por numerosos pozos de erosión en curvas de meandros y en confluencias que pueden alcanzar, en estas últimas, hasta 20 metros de profundidad. Las mayores velocidades se generan en las zonas poco profundas donde la dirección del flujo presenta un patrón relativamente uniforme, siguiendo el perfil longitudinal del cauce. En los pozos de erosión, con configuración de flujo compleja, se producen zonas de recirculación y corrientes secundarias que pueden alcanzar intensidades considerables, principalmente en estados hidrométricos elevados.

La comunidad íctica que desarrolla parte o la totalidad de su ciclo de vida en los arroyos de la unidad geomorfológica citada está sujeta a las variaciones espaciales ya discutidas en sección 3.1. En Capítulo 2 (sección 1.4), se destacó que la relación entre la forma del cuerpo del pez y su función en el ecosistema, i.e. *la morfología funcional o ecomorfología* permite inferir sobre varios aspectos de los nichos ecológicos que ocupan las

especies (Winemiller 1991). En el área de estudio, no se encontraron estructuras ícticas significativamente diferentes entre ambientes hidro-morfológicamente diferenciados. Más de la mitad de las especies, generalmente las más abundantes, se encontraron en ambos tipos de ambientes lóticos con frecuencias y abundancias semejantes. La heterogeneidad espacial en este arroyo de planicie no es por lo tanto algo detectable a nivel de ensamble íctico, sino cuando el análisis se particulariza a nivel de especies como se adelantaba en el Capítulo 1 (Figura 6). Si bien no fueron significativas en general, cabe resaltar tendencias que atestiguan la relación entre las especificidades hidrogeomorfológicas del arroyo Catarata y rasgos funcionales de ciertas especies. La definición de zonas funcionales dentro de la dinámica de parches (Pringle et al. 1988; Thorp et al. 2006; ver Capítulo 1, 1.4.) brindaría una base conceptual para discutir estos hallazgos.

Considerando los valores indicadores de todas las especies analizadas en relación a su frecuencia y abundancia en los diferentes sitios lóticos de muestreo surgirían, sin embargo, dos tipos de zonas funcionales en el arroyo Catarata. Según lo explicado, los sectores del cauce que son relativamente rectos presentan profundidad, ancho y velocidades primarias/secundarias más uniformes. Esto limita los procesos erosivos sobre las márgenes y permite la colonización de especies acuáticas arraigadas como el canutillo (*Panicum elephantipes*) y en menor medida el catay dulce (*Polygonum punctatum*). El efecto de filtrado de las macrófitas, principalmente de sus raíces, retiene el sedimento e incrementa la transparencia (Poi de Neiff et al. 1994). La cobertura vegetal densa favorece también a las especies presas, proveyéndolas de refugios contra la depredación y zonas para la reproducción (Winemiller & Jepsen 1998). La mayor abundancia y frecuencia de pequeños peces con cuerpo adaptado a la corriente y que se orientan típicamente con la vista (carácidos y curimátidos principalmente), se relaciona muy bien a las características de esta zona funcional.

Las zonas de pozos de erosión presentan condiciones bien diferentes. La configuración del flujo genera, esencialmente durante las crecidas, procesos erosivos importantes sobre las márgenes. Por lo tanto, la vegetación arraigada no abunda de igual forma que en la zona funcional anterior. Por otro lado, las bajas velocidades, favorecen la precipitación de la materia orgánica. La alta turbidez de estas zonas explica muy probablemente la mayor presencia de especies con tipos de orientación táctil y química (Siluriformes, Arratia et al. 2003) y electro-sensorial (Gymnotiformes, Crampton & Albert 2006). La mayor oferta de alimento cerca del fondo se relaciona con los hábitos de vida de las especies relacionada al fondo de los ríos (Siluriformes), mientras que la menor oferta de refugio debido a las coberturas vegetales menos densas sobre las márgenes podría explicar la presencia de varios depredadores, como por ejemplo los manduvéis (*A. inermis* y *A. militaris*), la palometa (*P. nattereri*) y el patí (*L. pati*).

Capítulo 6

Conclusiones

1. SÍNTESIS DE LAS VARIACIONES OBSERVADAS EN LOS ENSAMBLES ÍCTICOS

En los ecosistemas fluviales, la heterogeneidad espaciotemporal está influenciada por un gran número de factores bióticos y abióticos (Thorpe et al. 2006). El objetivo principal de la tesis fue determinar los principales cambios en la estructura íctica en diferentes ambientes de la planicie de inundación del Paraná Medio. A modo de conclusión, se presentan aquí los principales procesos ecohidrológicos ocurridos en el área estudiado, focalizando en las relaciones entre las variaciones ambientales y el comportamiento de la fauna íctica (Figura 1).

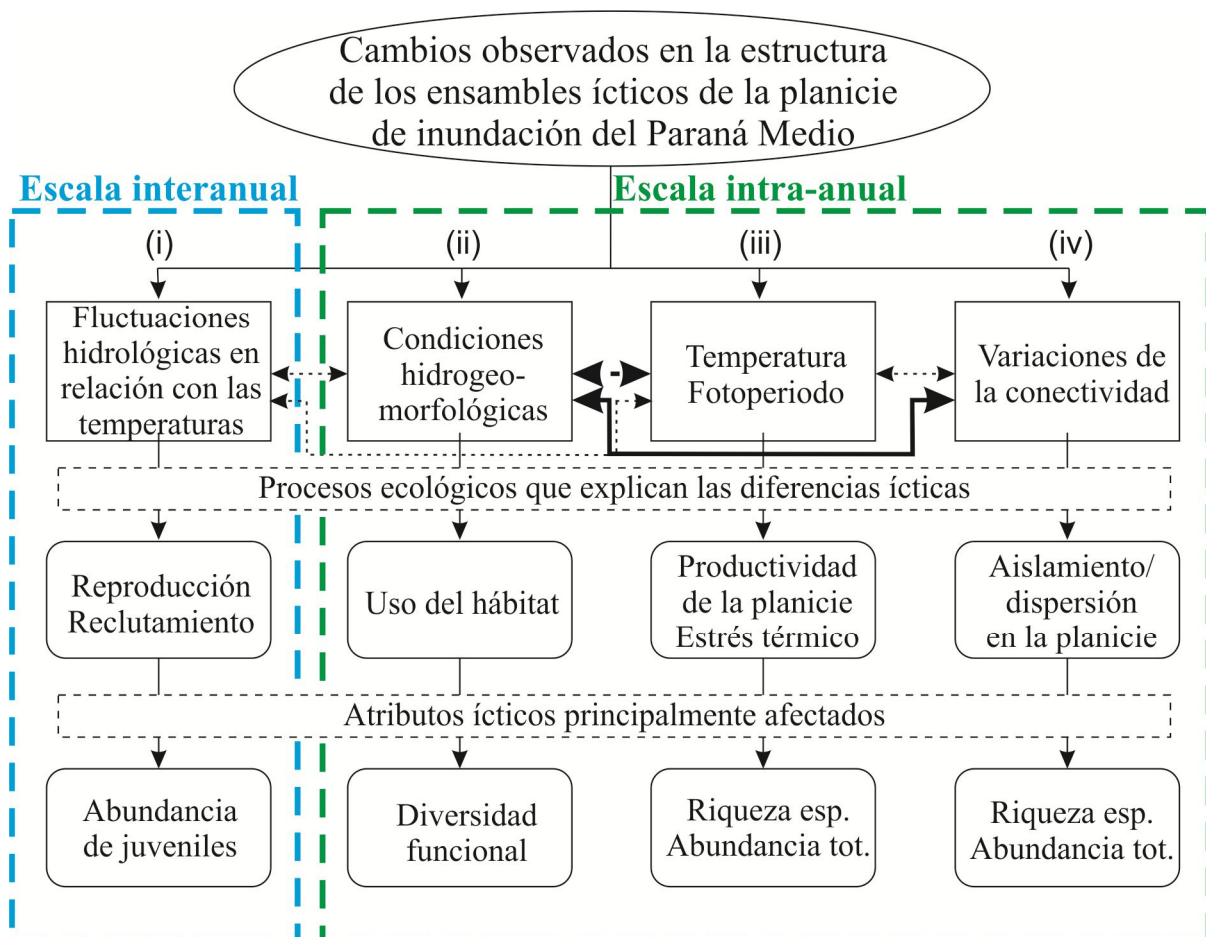


Figura 1. Representación esquemática de los principales cambios observados en la estructura de los ensamblajes ícticos de la planicie de inundación del Paraná Medio. Las flechas a doble sentido muestran interacción entre los factores: flechas en negrita = interacción alta ($p < 0,001$); flechas en línea de punto = interacción leve ($p \approx 0,01$).

(i) El hecho de no encontrar estructuras ícticas similares año tras año se relacionó, en gran medida, con el éxito reproductivo de las especies y su posterior reclutamiento. El régimen de inundación en el Paraná Medio presenta una variabilidad interanual importante. Ésta, acoplada a las variaciones térmicas de este tramo, afectó las estrategias de vida de las especies de manera diferenciada. La abundancia de juveniles en la planicie de inundación mostró variaciones interanuales e inter-específicas importantes, reflejando el carácter secuencial de la reproducción.

(ii) Las diferencias significativas entre los ensamblajes ícticos de ambientes lénticos y lóticos, y la tendencia observada respecto de la heterogeneidad espacial dentro del arroyo Catarata, se pueden explicar a partir de los hábitos de vida de las especies. Esto es, la mayoría de las

especies indicadoras de un determinado tipo de ambiente de la planicie mostraron rasgos funcionales adaptados a sus características hidromorfológicas. La distribución espacial de estas especies responde entonces a fines específicos, relacionada al uso de los diferentes hábitats de la planicie. Sin embargo, esta diferenciación espacial se debe solamente a una parte de las especies. Al contrario, las otras parecerían tener un uso más generalista, encontrándose en los diferentes ambientes de la planicie sin revelar preferencia hacia uno u otro.

(iii) La temperatura del agua mostró una amplitud anual del orden de 20°C, y la duración diaria de luz varía de aproximadamente 10 a 14 horas entre cada solsticio. Esos cambios marcados a lo largo del año, afectan la productividad del sistema y la actividad de las especies ícticas, generando una diferenciación estacional significativa, la cual se observa principalmente en las abundancias de peces y riquezas de especies. Nótese el origen brasílico de la mayoría de las especies de la zona de estudio, lo cual resalta las bajas tolerancias a las temperaturas frías, y por ende las menores capturas debido a sus actividades reducidas.

(iv) La superficie de hábitats disponibles varía profundamente en la zona de estudio. El 7% del área total está inundado a 2,2 metros (registros hidrométricos de Puerto de Santa Fe), mientras que, al alcanzar el nivel de desborde (4,5 metros), el 85% de la planicie está disponible. Estos cambios espaciales en el ecosistema, debido a la variación de los grados de conectividad, explican las interacciones muy significativas de este factor con los demás factores ambientales. Este fenómeno sugiere una movilidad dinámica en las especies para la búsqueda de alimento, refugios y zonas de reproducción. Los fenómenos de dispersión son probablemente el resultado de las menores capturas cuando la planicie empieza a inundarse de forma pronunciada (a partir de 3,5 m). Al contrario, los periodos de menor conectividad no indujeron migraciones laterales en búsqueda de refugio hacia los ambientes lóticos.

2. APORTES DE LA TESIS Y APLICABILIDAD

Las pesquerías en el Paraná Medio aportan la mayor producción de peces de agua dulce de la Argentina (Baigún et al. 2003) y la dieta de muchas personas que habitan el litoral de la planicie de inundación depende de las proteínas originadas por los peces (FAO 2014). De aproximadamente 1000 km de largo y 30 km de ancho, este tramo subtropical-templado casi-prístino y libre de represas es uno de los pocos de esta magnitud dentro de las planicies de inundación del mundo (Iriondo et al. 2007). Definir la sensibilidad del ecosistema (las especies ícticas en este caso) frente a un panel de situaciones particulares es particularmente importante a la hora de implementar medidas de conservación eficientes y sustentables. A continuación se resaltan los temas importantes de este estudio. Se discuten sus alcances, límites y cuestiones todavía no resueltas, así que su posible uso aplicado.

➤ Sobre las estrategias reproductivas

Como lo definen numerosos autores (e.g. Grown 2004; Winemiller 2005; Mims & Olden 2012), el uso de las estrategias reproductivas es una herramienta valiosa para los temas de conservación por el simple hecho que las especies de similar comportamiento responden en general de forma equivalente a las variaciones ambientales o a un disturbio específico.

Se pudo avanzar sobre el comportamiento reproductivo de 28 especies, las cuales representaron 85% de la abundancia de peces de la zona de estudio. Se definieron cuatro estrategias reproductivas dominantes. Las especies de cada una, además de tener rasgos reproductivos semejantes, tuvieron patrones de reclutamiento también semejantes. Esta

correspondencia revela respuestas equivalentes de las especies de cada estrategia a las fluctuaciones hidroclimáticas del Paraná Medio.

Los diferentes grados de comportamiento relacionados al tipo periódico (periódico típico, cuasi-periódico, periódico-equilibrado, periódico-oportunista) están probablemente relacionados al hecho de que las inundaciones, tanto de larga como de corta duración, no son las más frecuentes durante los incrementos de temperatura. Tal como lo estipularon Junk y Wantzen (2004), el incremento de la variabilidad de las inundaciones estacionales favorece la biodiversidad secuencial en ecosistemas de planicie. Sin embargo, puede también fuertemente desafiar la supervivencia de las especies (Winemiller 2004). En el caso del Paraná Medio, resultó difícil evaluar el efecto positivo o negativo de la variabilidad hidrológica. Sin embargo, siendo las inundaciones de primavera y verano las que favorecen las mayores riqueza y abundancia de juveniles, y particularmente las de mayor amplitud por el hecho de favorecer las especies de interés pesquero, su ocurrencia o no ocurrencia a largo plazo es probablemente el factor que más afectaría la biodiversidad íctica del tramo medio del río Paraná.

➤ Sobre las inundaciones del Paraná Medio

El papel de las inundaciones tiene una implicación muy fuerte para la conservación de la diversidad íctica del Paraná Medio, lo que se puede transponer de igual forma a la cuenca entera, o también como lo mencionan Barletta y colaboradores (2010), para otras grandes cuencas sur-americanas en general.

El origen brasílico de la mayoría de las especies comerciales sugiere un comportamiento reproductivo adaptado al período de mayores temperaturas. Sin embargo, el desfase de las inundaciones respecto de las temperaturas es común en el Paraná Medio. Por ejemplo, los picos de inundaciones más frecuentes durante los últimos 110 años ocurrieron en marzo, seguido de julio. Se resaltó en este estudio que las inundaciones de abril y julio/agosto no mostraron de ningún modo un éxito reproductivo semejante a las de diciembre/enero. Fueron más bien el resultado de una casi-ausencia de juveniles. El desfase de las inundaciones en el Paraná Medio es un factor crítico, especialmente para las especies periódicas: hasta qué punto las especies comerciales pueden extender sus respectivos períodos reproductivos y aprovechar, con éxito, las inundaciones de este tramo?

Cabe resaltar además la diferencia de éxito reproductivo entre ambas grandes inundaciones de verano registradas durante el período de estudio, y particularmente en el reclutamiento de las especies periódicas. Los principales atributos que diferenciaron las dos inundaciones fueron por un lado el inicio más tarde durante la primavera de la rama ascendente de la crecida de 2015/16 y por otro lado su pendiente muy pronunciada, los cuales podrían ser unos de los factores que explicarían las menores abundancias de juveniles en ese momento.

➤ Sobre los niveles de conectividad de importancia ecológica

Si antes de la década del 70 las migraciones laterales podían ser fenómenos comunes en los peces, buscando a salvarse del aislamiento y desecación de los ambientes lénticos, luego del 70 estos fenómenos casi no se observan más en la zona de estudio. Si bien el confinamiento de los peces fue notable durante los niveles bajos en las lagunas, el grado de desconexión parecería no ser lo suficientemente importante para desencadenar las migraciones laterales de los peces en búsqueda de refugios en los ambientes lóxicos.

Los cambios en los patrones de conectividad a largo plazo tienen una importancia ecológica determinante, como es muy probablemente el caso del aumento de los niveles mínimos en el Paraná Medio. El cambio histórico en la diversidad y abundancia de las especies del Paraná Medio, principalmente de las especies de interés comercial, podría haber sido influenciado por el aumento de la conectividad en la planicie. El libre acceso a superficies significativas de lagunas durante todo el año favorece las especies que aprovechan el recurso alimenticio de estos ambientes para desarrollarse, como las especies detritívoras, herbívoras o omnívoras (e.g. *P. lineatus*, *Schizodon spp.* y *M. obtusidens*) en detrimento de otras como los depredadores de aguas libres que no aprovecharían más, o por lo menos con abundancia mucho más reducida, la afluencia de presas saliendo de las lagunas durante los períodos de desconexión (e.g. *S. brasiliensis* y *Pseudoplatystoma spp.*).

Inferencias de esta índole resaltan la importancia de profundizar este aspecto y determinar alturas hidrométricas de importancia ecológica a escala mayor, como una herramienta para lograr una visión más integral de los procesos ecológicos relacionados a los patrones de conexión/desconexión en la planicie de inundación del Paraná Medio.

➤ Sobre los ambientes lóticos de la planicie de inundación

Los análisis hidráulicos e morfológicos realizados en el arroyo Catarata revelaron la presencia de sectores significativamente diferentes. Suceden por un lado zonas con fondo uniforme y poco profundo donde las velocidades de la corriente son muy elevadas e unidireccionales. Por otro lado, se encuentran pozos de erosión profundos ubicados principalmente en los meandros y confluencias. Allí, la configuración del flujo es compleja, produciendo zonas de recirculación y corrientes secundarias que pueden alcanzar intensidades considerables, principalmente en estados hidrométricos elevados. En la periferia de los pozos, la baja velocidad de la corriente aumenta la acumulación de materia orgánica sobre el substrato arcilloso del lecho del arroyo.

Al tratar el ensamble íctico en su conjunto, no se observaron diferencias significativas entre ambas zonas hidromorfológicamente diferenciadas por el hecho que más de la mitad de las especies encontradas utilizaron indistintamente los ambientes del arroyo. Sin embargo, algunas tendencias atestiguaron la relación entre las especificidades hidrogeomorfológicas del arroyo Catarata y los rasgos funcionales de ciertas especies. Pequeños peces con cuerpo adaptado a la corriente y orientación con la vista fueron más frecuentes en las márgenes de los cauces que presentan una cobertura vegetal densa. Las macrófitas, por efecto de filtrado, retiene el sedimento e incrementa la transparencia, ofreciendo así condiciones de refugio y alimentación apropiadas para este tipo de especies. Otras peces con hábitos de vida relacionados al fondo, orientándose principalmente de forma táctil, química y electro-sensorial se encontraron con mayor frecuencia en las zonas de aguas turbias y de baja velocidad ubicadas en la periferia de los pozos de erosión, beneficiando probablemente de la mayor oferta en alimento depositada en el fondo. En ese tipo de ambiente, varios depredadores de mediano o gran porte se encontraron también con mayor frecuencia (*Ageneiosus spp.*, *L. pati*, *P. nattereri*), atestando de su preferencia para alimentarse allí.

Estos resultados brindan los primeros aportes sobre la relación entre la comunidad íctica y las condiciones hidráulicas y morfológicas en ambientes lóticos de la planicie de inundación del Paraná Medio. La definición de zonas funcionales en estos tipos de ambientes queda pendiente de investigaciones más profundizadas sobre este aspecto. Muestreos abarcando un mayor número de ambientes lóticos serían necesarios para comprobar y asentar con más consistencia las primeras conclusiones alcanzadas en este estudio.

Bibliografía

- Abrial E, Rabuffetti AP, Espínola LA, Amsler ML, Blettler MCM, Paira AR.** 2014 Influence of hydrological changes on the fish community in two lotic environments of the Middle Paraná Floodplain, Argentina. *Aquatic Ecology*, 48(3): 337-349.
- Acreman MC.** 2001. *Hydro-Ecology: Linking Hydrology and Aquatic Ecology* International Association of Hydrological Sciences (IAHS), Publication no 266, IAHS Press: Wallingford, p.162.
- Agostinho AA, Vazzoler AEA, Thomaz SM.** 1995. The high Paraná River basin: limnological and ichthyological aspects. In: Tundisi JG, Bicudo CEM, Matsumura-Tundisi T (eds.) *Limnology in Brazil*. Brazilian Academy of Science/Brazilian Limnological Society, Rio de Janeiro, Brazil, pp. 59-104.
- Agostinho AA, Zalewski M.** 1995. The dependence of fish community structure and dynamics on floodplain and riparian ecotone zone in Parana River, Brazil. *Hydrobiologia*, 303: 141-148.
- Agostinho AA, Thomaz SM, Minte-Vera CV, Winemiller KO.** 2000. Biodiversity in the high Paraná River floodplain. *Biodiversity in wetlands: assessment, function and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers, pp. 89-118.
- Agostinho AA, Gomes LC, Zalewski M.** 2001. The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the upper river Paraná. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 1: 209-217.
- Agostinho AA, Gomes LC, Suzuki HI, Júlio HF.** 2003. Migratory fish from the upper Paraná River basin, Brazil. In: Carolsfeld J, Harvey B, Ross C, Baer A, Ross C (eds.) *Migratory Fishes of South America: Biology, Social Importance and Conservation Status*. World Fisheries Trust, the World Bank and the International Development Research Centre, Victoria, pp. 19-99.
- Agostinho AA, Gomes LC, Veríssimo SV, Okada EK.** 2004. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Rev Fish Biol Fish*, 14: 11-19.
- Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes LC.** 2008. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology*, 68: 1119-1132.
- Agostinho AA, Bonecker CC, Gomes LC.** 2009. Effects of water quantity on connectivity: the case of the upper Paraná River floodplain. *Ecohydrology & Hydrobiology*, 9: 99-113.
- Agostinho AA, Gomes LC, Santos NCL, Ortega JCG, Pelicice FM.** 2016. Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research*, 173: 26-36.
- Alarcón JJ, Szupiany R, Montagnini MD, Gaudin HE, Prendes HH, Amsler ML.** 2003. Evaluación del transporte de sedimentos en el tramo medio del río Paraná. *Primer Simposio Regional sobre Hidráulica de Ríos*. Buenos Aires. Argentina. (CD-ROM).
- Almirón AE, Casciotta JRC, Ciotek L, Georgis PL.** 2015. *Guía de los peces del Parque Nacional Pre-Delta*. 2nd edition. Administración de Parques Nacionales, Buenos Aires, Argentina.
- Amoros C, Roux AL.** 1988. Interactions between water bodies within the floodplains of large rivers: functions and development of connectivity. In Schreiber K-F (Ed.) *Connectivity in Landscape Ecology*. Muenstersche Geogr. Arb., Münster, Germany, 29: 125-130.
- Amsler ML.** 2006. Evolución de la carga de lavado en el Alto Paraná (1968-2004). incidencia sobre las sedimentaciones en la planicie aluvial del Paraná Medio. III Congreso Iberoamericano sobre Control de la Erosión y los Sedimentos. CICES. Buenos Aires, Argentina.
- Amsler ML, Drago ECE.** 2009. A review of the suspended sediment budget at the confluence of the Paraná and Paraguay Rivers. *Hydrological Processes*, 23: 3230-3235.
- Anderson MJ.** 2001. Permutation tests for univariate or multivariate analysis of variance and regression. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58, 626–639. doi:10.1139/F01-004.
- Arantes FP, Sato Y, Sampaio EV, Rizzo E, Bazzoli N.** 2013. Spawning induction and fecundity of commercial native fish species from the São Francisco River basin, Brazil, under hatchery conditions. *Agricultural Sciences*, Vol.4, No.8, 382-388.
- Araya PR, Hirt L, Flores S.** 2003. Biología reproductiva y crecimiento de *Pimelodus clarias maculatus* (Lac. 1803) (Pisces, Pimelodidae) en la zona de influencia del embalse Yacyretá. *Ecología Austral*, 13(1): 83-95.
- Araya PR, Agostinho AA, Bechara JA.** 2005. The influence of dam construction on a population of *Leporinus obtusidens* (Valenciennes, 1847) (Pisces, Anostomidae) in the Yacyreta Reservoir (Argentina). *Fisheries Research*, 74: 198-209.
- Arratia G, Kapoor BG, Chardon M, Diogo R.** 2003. *Catfishes*. Enfield, NY: Science Publishers, Inc. 750 pp.
- Arrington DA, Winemiller KO.** 2006. Cyclical flood pulses, littoral habitats and species associations in a Neotropical floodplain river. *Journal of the North American Benthological Society*, 25: 126-141.

- Azevedo MA.** 2010. Reproductive characteristics of characid fish species (Teleostei, Characiformes) and their relationship with body size and phylogeny. *Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre*, 100(4): 469-482.
- Backiel T.** 1964. On the fish populations in small streams. *Verh. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol.*, 15: 529-534.
- Baigún C.** 1987. Redes enmalladoras: características y aplicaciones dirigidas a la evaluación de los recursos pesqueros de agua dulce. Colección Climax N° 7. As. De Ciencias Naturales del Litoral, 78 p.
- Baigún C, Sverlij SB, López HL.** 2003. Recursos pesqueros y pesquerías del Río de la Plata interior y medio (Margen Argentina). Informes de la División Zoología Vertebrados de la Universidad Nacional de la Plata, Argentina.
- Baigún CRM, Minotti PG, Kandus P, Quintana R, Vicari R, Puig A, Oldani NO, Nestler JÁ.** 2008. Resource use in the Paraná River delta (Argentina): moving away from an ecohydrological approach? *Ecohydrology & Hydrobiology*, 8: 245-262.
- Baigún C, Minotti P, Oldani N.** 2013. Assessment of sábalo (*Prochilodus lineatus*) fisheries in the lower Paraná River basin (Argentina) based on hydrological, biological, and fishery indicators. *Neotropical Ichthyology*, 11: 199-210.
- Bailly D, Agostinho AA, Suzuki HI.** 2008. Influence of the flood regime on the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiabá river, upper Pantanal, Brazil. *River Res Appl*, 24: 1218-1229.
- Balboni L, Colautti DC, Baigún CRM.** 2011. Biology of growth of *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) in a shallow Pampean lake (Argentina). *Neotropical Ichthyology*, 9: 437-444.
- Balon EK.** 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. *Journal of The Fisheries Research Board of Canada*, 32: 821-864.
- Balon EK.** 1981. Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. *Environmental Biology of Fishes*, 6: 377-389.
- Barletta M, Jaureguizar MJ, Baigun C, Fontoura NF, Agostinho AA, Almeida-Val VMF, Val AL, Torres RA, Jimenes-Segura LF, Giarrizzo T, Fabré NN, Batista VS, Lasso C, Taphorn DC, Costa MF, Chaves PT, Vieira JP, Corrêa MFM.** 2010. Fish and aquatic habitat conservation in South America: a continental overview with emphasis on neotropical systems. *Journal of Fish Biology*, 76: 2118-2176.
- Bayley PB.** 1973. Studies on the migratory characin, *Prochilodus platensis* Holmberg 1889, (Pisces, Characoidei) in the River Pilcomayo, South America. *Journal of Fish Biology*, 5: 25-40.
- Bayley PB.** 1991. The flood pulse advantage and the restoration of river-floodplain systems. *Reg. Rivers*, 6: 75-86.
- Bayley PB.** 1995. Understanding large river floodplain ecosystems. *Bio Science*, 45: 153-158.
- Benzaquén L, Blanco DE, Bó RF, Kandus P, Lingua GF, Minotti P, Quintana RD, Sverlij S, Vidal L (Eds.).** 2013. Inventario de los humedales de Argentina. *Sistemas de Paisajes de Humedales del Corredor Fluvial Paraná- Paraguay*: 376 pág. SAyDS. Buenos Aires.
- Blanck A, Tedesco PA, Lamouroux N.** 2007. Relationships between life-history strategies of European freshwater fish species and their habitat preferences. *Freshwater Biology*, 52: 843-859.
- Blettler MCM, Amsler ML, Eberle EG, Szupiany RN, Latosinski F, Abrial E, Oberholster PJ, Espínola LA, Paira AR, Poza A, Rodrigues Capitulo A.** 2016. Linking hydro-morphology with invertebrate ecology in diverse morphological units of a large river-floodplain system. *Water Resour. Res.* 52, doi:10.1002/2016WR019454.
- Bonetto AA.** 1963. Investigación sobre migraciones de los peces en los ríos de la cuenca del Plata. *Ciencia e Investigación*, 19: 1-2, Buenos Aires.
- Bonetto AA, Pignalberi C.** 1964. Nuevos aportes al conocimiento de las migraciones de los peces en los ríos mesopotámicos de la Republica Argentina. *Comunicación Instituto Nacional de Limnología*, 1: 1-14, Santo Tomé (Santa Fe).
- Bonetto A, Pignalberi C, Cordiviola E.** 1963. Ecología alimentaria del amarillo y moncholo *Pimelodus clarias* (Bloch) y *Pimelodus albicans* (Valenciennes) Pisces, Pimelodidae. *Physis*, 24(67): 88-93.
- Bonetto AA, Pignalberi C & Cordiviola E.** 1965. Contribución al conocimiento de las poblaciones de peces de las lagunas isleñas en el Paraná medio. II Congreso Latinoamericano de Zoología, Sao Paulo (1962), 2: 131-144.
- Bonetto AA, Cordiviola de Yuan E, Pignalberi C, Oliveros O.** 1969. Ciclos hidrológicos del río Paraná y las poblaciones de peces contenidas en las cuencas temporarias de su valle de inundación. *Physis*, 29(78): 213-223.

- Bonetto AA, Cordiviola de Yuan E, Pignalberi C, Oliveros O.** 1970. Nuevos aportes al conocimiento de las poblaciones ícticas en cuencas temporarias del valle de inundación del Paraná medio. 2das Jornadas Argentinas de Zoología, Santa Fe (1969). Acta zoológica lilloana, 27: 135-153.
- Bonetto AA, Pignalberi C, Cordiviola de Yuan E, Oliveros O.** 1971. Informaciones complementarias sobre migraciones de peces de la cuenca del Plata. Physis, 30(81): 505-520.
- Bonetto AA.** 1975. Hydrologic regime of the Paraná River and its influence on ecosystems. In: Hastler (ed.) Coupling of land and water systems. Springer-Verlag, New York, pp 175-197.
- Bonetto AA, Canon Veron M, Roldan D.** 1981. Nuevos aportes al conocimiento de las migraciones de peces en el río Paraná. Ecosur, Corrientes, Argentina, 8(16): 29-40. ISSN 0325-108X.
- Bonetto AA, Wais JR, Castello HP.** 1989. The increasing damming of the Paraná basin and its effects on the lower reaches. Regulated rivers: Research and Management, 4: 333-346.
- Borne VDM.** 1877. Wie kann man unsere Gewässer nach den in ihnen vorkommenden Arten Klassifizieren? Cirk. Dt. Ver. 4.
- Brauman, KA, Daily GC, Duarte TK, Mooney HA.** 2007. The nature and value of ecosystem services: an overview highlighting hydrologic services. Annu. Rev. Environ. Resour. 67-98.
- Bray JR, Curtis JT.** 1957. An ordination of the upland forest communities of southern Wisconsin. Ecol Monogr, 27: 325-349.
- Cacik P, Paoli C.** 2000. Determinación de parámetros hidrológicos de diseño. En: C Paoli y M Schreider (eds) El Río Paraná en su Tramo Medio (Capítulo 6: 11-43). Vol. 2. Centro de Publicaciones. Universidad Nacional del Litoral.
- Carroza C, Cordiviola De Yuan E.** 1991. Estudios ictiológicos en la laguna La Cuarentena (Isla Carabajal), río Paraná, Argentina: edad y crecimiento del "sábalo" *Prochilodus lineatus* (Val.), período 1984-1985 (Pisces, Curimatidae). Rev. Hydrobiol. Trop., París, Francia, 24(2): 119-129. ISSN 0240-8783.
- Casciotta JR, Almirón AE, Bechara J.** 2005. Peces del Iberá - Hábitat y Diversidad. Grafikar, La Plata, Argentina; UNDP, Fundación Ecos, UNLP y UNNE; 244 pp. ISBN 987-05-0375-6.
- Chase JM, Leibold MA.** 2003. Ecological niches. Chicago, IL: University of Chicago Press.
- Colwell RK, Coddington JA.** 1994. Estimating terrestrial biodiversity through extrapolation. Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B, 345: 101-118.
- Cordiviola de Yuan E.** 1971 Crecimiento de peces del Paraná medio I. "sabalo" (*Prochilodus platensis* Holmberg), (Pisces, Tetragonopteridae). Physis, 30(81): 483-504.
- Crampton WGR, Albert JS.** 2006. Evolution of electric signal diversity in gymnotiform fishes. In: Ladich F, Collin SP, Moller P, Kapoor BG (eds). Fish communication. Enfield, New York: Scientific Publisher, Inc, pp. 647-731.
- Cummins KW.** 1973. Trophic relations of aquatic insects. Ann. Rev. Entomol., 18: 183-206.
- De Britto SG, Carvalho ED.** 2013. Reproductive migration of fish and movement in a series of reservoirs in the Upper Parana River basin, Brazil. Fisheries Management and Ecology. Doi: 10.1111/fme.12030.
- De Cáceres M, Legendre P.** 2009. Associations between species and groups of sites: indices and statistical inference. Ecology, 90(12):3566- 3574.
- Dei Tos C, Gomes LC, Agostinho AA, Batista RP.** 2009. Age, growth, mortality and yield per recruit of the dourado *Salminus brasiliensis*, Corumbá reservoir, Goiás State, Brazil. Neotropical Ichthyology, 7(2): 223-230.
- Drago EC.** 1980. Aspectos limnológicos de ambientes próximos a la ciudad de Santa Fe (Paraná Medio): comportamiento hidrológico y sólidos suspendidos. Ecología, 5: 31-48.
- Drago EC.** 1984. Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del río Paraná, capítulo VI: Temperatura del agua. Rev Asoc Cienc Nat Litor, 15:79-92.
- Drago EC, Ezcurra de Drago I, Oliveros O, Paira A.** 2003. Aquatic habitats, fish and invertebrate assemblages of the Middle Paraná River. Amazoniana, 17:291-341.
- Domanico A, Delfino R, Freyre L.** 1993. Edad y crecimiento de *Hoplias malabaricus malabaricus* (Bloch, 1794) (Teleostei, Erytrinae) en la laguna de lobos (Argentina). Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre, 74: 141-149.
- Dufrêne M, Legendre P.** 1997. Species assemblages and indicator species: the need for a flexible asymmetrical approach. Ecological Monographs, 67: 345-366.
- Dugan P, Delaporte A, Andre N, O'Keefe M, Welcomme RL.** 2010. Blue Harvest: Inland Fisheries as an Ecosystem Service. United Nations Environment Programme and World Fish Center, Penang.

- Dunbar MJ, Acreman MC.** 2001. Applied hydro-ecological science for the 21st century. IAHS, 266: 1-18.
- Duponchelle F, Lino F, Hubert N, Panfili J, Renno J-F, Baras E, Torrico JP, Dugue R, Nuñez J.** 2007. Environment-related life-history trait variations of the red-bellied piranha *Pygocentrus nattereri* in two river basins of the Bolivian Amazon. *Journal of Fish Biology*, 71: 1113-1134.
- Elwood JW, Newbold JD, O'Neill RV, Van Winkle W.** 1983. Resource spiraling: an operational paradigm for analyzing lotic ecosystems. Pages 3-27, in T. D. Fontaine and S. M. Bartell (eds.), *Dynamics of Lotic Ecosystems*. Ann Arbor Science, Ann Arbor, MI.
- Escobar E, Regidor HA, Iwaszkiw J, Mosa SG.** 2011. Análisis comparativo de la fecundidad del Sábalo *Prochilodus lineatus* en ambientes lóticos y lénticos de la Argentina. *Revista AquaTIC*, 34: 1-11.
- Escofier B, Pagès J.** 1994. 'Multiple factor analysis (afmult package)', *Computational statistics & data analysis*, 18: 121-140.
- Espinach Ros A, Fortuny A, Arguello M.** 1982. Resultados preliminares de muestreos y marcación de peces en el area de influencia de la futura represa de Paraná Medio. Informe Técnico 45, código 710. Agua y Energía Eléctrica. Gerencia de Estudios y Proyectos Paraná Medio, Santa Fé, Argentina, 4 p. + tables.
- Espinach Ros A, Sverlij S, Mestre JP, Ortí G.** 1986. Resultados de marcación de peces en el río Uruguay inferior. Seminario El río Uruguay y sus recursos pesqueros, Concepción del Uruguay, Entre Ríos, Argentina.
- Espinach Ros, A, Sverlij S, Mestre JP, Fabiano G, Amestoy F.** 1990. Desplazamientos migratorios de peces marcados en el tramo inferior del Río Uruguay. Comisión Administradora del Río Uruguay. Publicación No. 4.
- Espinach Ros A, Delfino R.** 1993. Anexo IV: Las pesquerías de la cuenca del Plata en Bolivia, Paraguay, Argentina y Uruguay. FAO: Informe de la 6ª reunión del Grupo de Trabajo sobre recursos pesqueros, No. 490. Montevideo, Uruguay.
- Espínola LA, Amsler ML, Paira AR, Drago EC, Blettler MCM, Agostinho AA.** 2014. Effects of decadal changes in the hydrological regime of the middle reach of the Paraná River (Argentina) on fish densities. *Environ Biol Fish*, 97: 757-771.
- Espínola LA, Rabuffetti AP, Abrial E, Amsler ML, Blettler MCM, Paira AR, Simões NR, Santos LN.** 2016. Response of fish assemblage structure to changing flood and flow pulses in a large subtropical river. *Marine and Freshwater Research*, <http://dx.doi.org/10.1071/MF15141>.
- FAO.** 2014. Perfiles de pesca y acuicultura por países. Argentina. Hojas de datos de perfiles de los países. In: Departamento de Pesca y Acuicultura de la FAO [online]. Roma. Actualizado 2014. [21 October 2015]. <http://www.fao.org/fishery/facp/ARG/es>.
- Feitoza LA, Okada EK, Ambrósio AM.** 2004. Idade e crescimento de *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1833), (Siluriformes, Doradidae) no reservatório de Itaipu, Estado do Paraná, Brasil. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 26(1): 47-53.
- Felizardo VO, Andrade EA, Melo CCV, Murgas LDS, Freitas RTF, Andrade ES.** 2015. Determination of age and its correlation with biometric variables and seasonal reproductive indices of *Leporinus obtusidens*. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, Maringá, 37(3): 265-271.
- Fernandes CC.** 1997. Lateral migration of fishes in Amazon floodplains. *Ecology of Freshwater Fish*, 6: 36-44.
- Fernandes R, Agostinho AA, Ferreira EA, Pavanelli CS, Suzuki HI, Lima DP, Gomes LC.** 2009. Effects of the hydrological regime on the ichthyofauna of riverine environments of the Upper Paraná River floodplain. *Braz J Biol*, 69: 669-680.
- Folke C.** 2006. Resilience: the emergence of a perspective for social-ecological systems analyses. *Global Environmental Change*, 16: 253-267.
- Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission.,** 2004. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok. RAP Publication 2004/16. Available from: <http://www.fao.org/docrep/007/ad526e/ad526e00.htm>.
- Forbes SA.** 1887. The lake as a microcosm. *Bull. Sci. Assoc., Peoria, Illinois*, pp 77-87. Reprinted in *Illinois Nat. Hist. Survey Bulletin*, 15(9): 537-550.
- Fuentes CM, Espinach Ros A.** 1998. Variación de la actividad reproductiva del sábalo *Prochilodus lineatus* (Valenciennes 1847), estimadas por el flujo de larvas en el río Paraná Inferior. *Natura Neotropicalis*, Santa Fe, Argentina, 29(1): 25-32. ISSN 0329-2177.
- Fuentes CM, Demonte LD, Esposti MF.** 1998. Temporal variation of main channel ichthyoplankton at the end of the Middle Paraná river. *Revista de Ictiología*, 6(1/2): 57-64.

- Gerking SD.** 1945. The distribution of the fishes of Indiana, pp 1-137. In: Frey DG (ed.) Investigations of Indiana Lakes and Streams, vol. 3. Indiana Department of Conservation.
- Giacosa R, Paoli C, Cacik P.** 2000. Conocimiento del régimen hidrológico, Cap. 2. En: Paoli C, Schreider M (eds.) El río Paraná en su tramo medio. Centro de Publicaciones, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina, 1: 27-68.
- Godinho HM, Ferri S, Medeiros LO, Barker JMB.** 1974. Morphological changes in the ovary of *Pimelodus maculatus* Lácepede, 1803 (Pisces, Siluroidei) related to the reproductive cycle. Rev. Brasil. Biol., 34: 581-588.
- Godoy MP.** 1957. Marcação de Peixes no Rio Mogi Guaçu (nota prévia). Rev. Brasil. Biol., 17(4): 479-490.
- Godoy MP.** 1975. Peixes do Brasil, Subordem Characoidei. Bacia do Río Mogí Guassu. Vol. I, II, III, IV: 847. Editora Franciscana.
- Gordon RL.** 1989. Acoustic measurement of river discharge. J. Hydr. Engng., 115(7): 925-936.
- Górski K, De Leeuw JJ, Winter HV, Vekhov DA, Minin AE, Buijse AD, Nagelkerke LAJ.** 2011. Fish recruitment in a large, temperate floodplain: the importance of annual flooding, temperature and habitat complexity. Freshwater Biology, 56: 2210-2225.
- Gosso, MC, Iwaszkiw JM.** 1993. Aportes al estudio del sábalo *Prochilodus lineatus* (Fam. Characidae) del Río Paraná Medio, Entre Ríos Argentina. Acta Congr. Limn. Bras. 136.
- Graça WJ, Pavanelli CS.** 2007. Peixes da planície de inundação do alto rio Paraná e áreas adjacentes. Maringá: EDUEM.
- Growns I.** 2004. A numerical classification of reproductive guilds of the freshwater fishes of south-eastern Australia and their application to river management. Fisheries Management and Ecology, 11: 369-377.
- Handlos WL, Williams GJ.** 1985. The Zambian section of the Zambezi catchment - an overview. In WL Handlos & GW Howard eds. Development Prospects for the Zambezi Valley in Zambia. Lusaka, Zambia, Kafue Basin Research Committee, University of Zambia. pp. 1-28.
- Hartz SM, Barbieri G.** 1993. Growth of *Cyphocharax voga* (Hensel, 1869) in Emboaba Lagoon, Rio Grande do Sul, Brazil. Studies on Neotropical Fauna and Environment, 28(3): 169-178.
- Heiler G, Hein T, Schiemer F, Bornette G.** 1995. Hydrological connectivity and flood pulses as the central aspects for the integrity of a river-floodplain system. Regulated Rivers: Research & Management, 11: 351-361.
- Helfman GS, Collette BB, Facey DE, Bowen BW.** 2009. The diversity of fishes. 2nd edition. Wiley-Blackwell, West Sussex, UK.
- Hillies J.** 1964. The invertebrate fauna of the Huallaga, a Peruvian tributary of the Amazon River, from the source down to Tingo Maria. Verh. Int. Verein. Theor. Angew. Limnol., 15: 1077-1083.
- Hirt de Kunkel LM.** 1985. Ciclo reproductivo y fecundidad del dorado *Salminus maxillosus*, Valenciennes, 1840 (Pisces: Characiformes: Characidae). Hist. Nat., Corrientes, Argentina, 5(14): 105-118.
- Hirt de Kunkel LM, Flores SA.** 1994. Reproducción de *Prochilodus scrofa* (Steindachner, 1881). Osteichthyes, Prochilodontidae: Histología y escala de maduración de ovarios. Boletín del Instituto de Pesca, 21: 83-94.
- Hirt LM, Flores SA.** 1999. Desarrollo ovocitario y tipo de desove de *Acestrorhynchus pantaneiro* (Cypriniformes, Characidae), en un tramo del río Alto Paraná, Argentina. Revista de Ictiología, 7: 67-74.
- Hoeinghaus DJ, Layman CA, Arrington DA, Winemiller KO.** 2003. Spatiotemporal variation in fish assemblage structure in tropical floodplain creeks. Environmental Biology of Fishes, 67: 379-387.
- Hubbell SP.** 2001. The unified neutral theory of biodiversity and biogeography. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Huet M.** 1959. Profiles and biology of Western European streams as related to fish management. Trans. Am. Fish. Soc., 88: 153-163.
- Humphries P, King AJ, Koehn JD.** 1999. Fish, flows and flood plains: links between freshwater fishes and their environment in the Murray-Darling River system, Australia. Environmental Biology of Fishes, 56: 129-151.
- Humphries P, Luciano GS, King AJ.** 2002. River regulation and fish larvae: Variation through space and time. Freshwater Biology, 47: 1307-1331.
- Humphries P, Keckeis H, Finlayson B.** 2014. The River Wave Concept: Integrating River Ecosystem Models. BioScience, 1-13. Doi:10.1093/biosci/biu130.
- Ihering RV.** 1929. Da vida dos peixes. Comp. Melhoramentos de S. Paulo, São Paulo. Pp 149.

- Iriondo MH, Paggi JC, Parma MJ.** 2007. The Middle Paraná River, Limnology of a Subtropical Wetland. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, ISBN: 978-3-540-70623-6.
- Iwaszkiw J, Lacoste F.** 2011. La pesca artesanal en la Cuenca del Plata (Argentina) y sus implicancias en la conservación de la biodiversidad. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 1: 21-25.
- Johnson BL, Richardson WR, Naimo TJ.** 1995. Past, present, and future concepts in large river ecology. *BioScience*, 45: 134-141.
- Junk WJ, Soares GM, Carvalho FM.** 1983. Distribution of fish species in a lake of the Amazon River floodplain near Manaus (lago Camaleao) with special reference to extreme oxygen conditions. *Amazoniana*, 7: 397-431.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE.** 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Special Publication, 106: 110-127.
- Junk WJ, Wantzen KM.** 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches, and applications - an update, pp 117-149. In Welcomme RL, Petr T (eds.) *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*, Volume 2. Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission. RAP Publication 2004/16, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok.
- Kindt R, Coe R.** 2005. Tree diversity analysis: A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies.
- King AJ, Humphries P, Lake PS.** 2003. Fish recruitment on floodplains: the roles of patterns of flooding and life history characteristics. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60: 773-786.
- Kruskal JB.** 1964. Nonmetric multidimensional scaling: a numerical method. *Psychometrika*, 29: 115-129.
- Lamouroux N, Poff NL, Angermeier PL.** 2002. Intercontinental convergence of stream fish community traits along geomorphic and hydraulic gradients. *Ecology*, 83: 1792-1807.
- Latrubesse EM.** 2008. Patterns of anabranching channels: The ultimate end-member adjustment of mega rivers. *Geomorphology* 101: 130-145.
- Lê S, Josse J, Husson F.** 2008. FactoMineR: An R package for multivariate analysis. *Journal of Statistical Software* 25, 1. <http://www.jstatsoft.org>.
- Liotta J.** 2005. Distribución de los peces de aguas continentales de la República Argentina. *ProBiota FCNyM, UNLP*. ISSN 1666-731X, 653p.
- López HL.** 2001. Estudio y uso sustentable de la biota austral: ictiofauna continental argentina. *Revista Cubana de Investigación y Pesquerías (Suplemento Especial, versión electrónica)*, ISSN CUBO 138-8452.
- López HL, Morgan CC, Montenegro MJ.** 2002. Ichthyological ecoregions of Argentina. *ProBiota, FCNyM, UNLP, Serie Documentos N° 1, La Plata, Argentina*, online version: 1-68. ISSN 1666-7328.
- López HL, Miquelarena AM.** 2005. Biogeografía de los peces continentales de la Argentina: 509-550. En: *Regionalización biogeográfica en Iberoamérica y tópicos afines, Primeras Jornadas Biogeográficas de la Red Iberoamericana de Biogeografía y entomología sistemática (RIBES XII.I-CYTED)*, J. Llorente Bousquets y J. J. Morrone (eds.), México, D. F., 1° edición, 583 pp. ISBN 950-34-0221-2.
- Lowe-McConnell RH.** 1964. The fishes of the Rupununi Savana district of British Guyana, South America. *J. Linn. Soc. (Zool.)*, 45: 103-144.
- Lowe-McConnell RH.** 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Maddock I, Harby A, Kemp P, Wood PJ (eds.).** 2013. *Ecohydraulics: An Integrated Approach*. Wiley-Blackwell. ISBN: 978-0-470-97600-5:462 p.
- Maia R, Artioli LGS, Hartz SM.** 2013. Diet and reproductive dynamics of *Trachelyopterus lucenai* (Siluriformes: Auchenipteridae) in subtropical coastal lagoons in southern Brazil. *Zoologia* 30 (3): 255–265.
- Maitland PS.** 1966. The fauna of the River Endrick. *Glasg. Univ. Publ. Stud. Lock. Lomond*, 2: 1-194.
- Manly BFJ.** 1997. *Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology*, 2nd edn. Chapman & Hall, London.
- Marchetti ZY, Aceñolaza PG.** 2012. Pulse regime and vegetation communities in fluvial systems: The case of the Parana River floodplain, Argentina. *Flora*, 207: 795-804.
- Marchetti ZY, Latrubesse EM, Pereira MS, Ramonell CG.** 2013. Vegetation and its relationship with geomorphologic units in the Parana River floodplain, Argentina. *Journal of South American Earth Sciences*, 46: 122-136.

- Martins JME, Lacerda Rego AC, Pinese JF.** 2009. Determinação da idade e crescimento de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794) (Characiformes, Erythrinidae) na represa de Capim Branco I, Rio Araguari, MG. *Zoociências*, 11(3): 261-268.
- Mayora G, Devercelli M, Giri F.** 2013. Spatial variability of chlorophyll-a and abiotic variables in a river–floodplain system during different hydrological phases. *Hydrobiologia*, DOI 10.1007/s10750-013-1566-x.
- Menni RC.** 2004. Peces y Ambientes en la Argentina Continental. Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales 5. Buenos Aires. 316 pp.
- Mesa L, Mayora G, Saigo M, Giri F.** 2015. Nutrient dynamics in wetlands of the Middle Paraná River subjected to rotational cattle management. *Wetlands*, 35: 1117-1125.
- Meschiatti AJ, Arcifa MS.** 2009. A review on the fish fauna of Mogi-Guaçu River basin: a century of studies. *Acta Limnol. Bras.*, 21(1): 135-159.
- Meurer S, Zaniboni-Filho E.** 2012. Reproductive and feeding biology of *Acestrorhynchus pantaneiro* Menezes, 1992 (Osteichthyes: Acestrorhynchidae) in areas under the influence of dams in the upper Uruguay River, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 10(1): 159-166.
- Mims MC, Olden JD.** 2012. Life history theory predicts fish assemblage response to hydrologic regimes. *Ecology*, 93(1): 35-45.
- Minchin PR.** 1987. An evaluation of the relative robustness of techniques for ecological ordination. *Vegetatio*, 69: 89-107.
- Miranda LE, Raborn SW.** 2000. From zonation to connectivity: fluvial ecology paradigms of the 20th century. *Polskie Archiwum Hydrobiologii*, 47(1): 5-19.
- Miyamoto CT.** 1990. Aspectos reproductivos de espécies de teleósteos da Bacia do rio Paraná: uma revisão (Reproductive aspects of teleost species from the Paraná River basin: a review). Maringá State University, Specialization Monograph, Maringá.
- Mueller DS, Wagner CR.** 2009. Measuring discharge with acoustic Doppler current profilers from a moving boat. U.S. Geological Survey Techniques and methods 3A-22, 72 p. (available online at <http://pubs.water.usgs.gov/tm3a22>).
- Munro AD.** 1990. General introduction. In: Munro AD, Scott AP & Lam TJ (eds), Reproductive seasonality in teleosts: environmental influences. CRS Press, Florida, 1-11.
- Nakatani K., Agostinho AA, Baumgartner G, Bialowski A, Vanderlei P, Cavicchioli M, Pavanelli C.** 2001. Ovos e larvas de peixes de água doce, desenvolvimento e manual de identificação. Maringá, Editora da Universidade Estadual de Maringá, pp.378.
- Neiff JJ.** 1990. Ideas for an ecological interpretation of the Paraná. *Interciencia*, 156: 424-441.
- Neiff JJ, Poi de Neiff ASG, Canón Verón MB.** 2009. The role of vegetated areas on fish assemblage of the Paraná River floodplain: effects of different hydrological conditions. *Neotropical Ichthyology*, 7: 39-48.
- Nelson JS.** 2006. Fishes of the world, 4th edition. Hoboken, NJ: Wiley & Sons.
- Neuberger AL, Marques EE, Agostinho CS, de Oliveira RJ.** 2007. Reproductive biology of *Rhaphiodon vulpinus* (Ostariophysi: Cynodontidae) in the Tocantins River Basin, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 5(4): 479-484.
- Newbold JD, Elwood JW, O'Neill RV, Van Winkle W.** 1981. Measuring nutrient spiralling in streams. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 860-863.
- Nowicki M.** 1889. Fishes of river systems of Wisla, Styr, Dniestr and Prut in Galicja. Kraków, Wyd. Krajowy, Poland.
- Oksanen J, Blanchet FG, Kindt R, Legendre P, O'Hara B, Simpson GL, Solymos P, Stevens MHH, Wagner H.** 2010. vegan: Community ecology package. R package version 1.17-3.
- Oldani N, Oliveros O.** 1984. Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del río Paraná. XII: Dinámica temporal de peces de importancia económica. *Rev. Asoc. Cienc. Nat. del Litoral*, 15(2): 175-183.
- Oldani N.** 1990. Variaciones de la abundancia de peces del valle del río Paraná. *Revue D'Hydrobiologie trop.*, 23(1): 67-76.
- Oldani, NO, Iwaszkiw J, Padín O, Otaegui A.** 1992. Fluctuaciones de la abundancia de peces en el alto Paraná (Corrientes, Argentina). *Actas del II Seminario El río Uruguay y sus recursos*, 1(1):43-53.
- Oldani N, Minotti P, Rodríguez R, Delfino R, Baigún C.** 2001. Incidencia de factores ambientales en la abundancia y distribución de peces del río Paraná y su relación con los sistemas de transferencia de la represa de Yaciretá. *Natura Neotropicalis*, Santa Fe, Argentina, 32(1): 41-48. ISSN 0329-2177.

- Oliveira EF, Goulart E, Breda L, Minte-Vera CV, de Souza Paiva LR, Vismara MR.** 2010. Ecomorphological patterns of the fish assemblage in a tropical floodplain: effects of trophic, spatial and phylogenetic structures. *Neotropical Ichthyology*, 8: 569-586.
- Oliveira AG, Suzuki HI, Gomes LC, Agostinho AA.** 2015. Interspecific variation in migratory fish recruitment in the Upper Paraná River: effects of the duration and timing of floods. *Environ Biol Fish*, 98: 1327-1337.
- Paoli C, Cacik P.** 2000. Régimen de crecidas y análisis de caudales máximos, Cap. 3. En: Paoli C, Schreider M (eds.) *El río Paraná en su tramo medio*. Centro de Publicaciones, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina, 1: 27-68.
- Paoli C, Iriondo M, García N.** 2000. Características de las cuencas de aporte, Cap. 1. En: Paoli C, Schreider M (eds.) *El río Paraná en su tramo medio*. Centro de Publicaciones, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina, 1: 27-68.
- Paoli C.** 2011. Las inundaciones. En: *Río Paraná: 185–202*. Bolsa de Comercio de Santa Fe. Argentina. ISBN 978-987-21099-4- 3.
- Parsons DR, Jackson PR, Czuba JA, Engel FL, Rhoads BL, Oberg KA, Best JL, Mueller DS, Johnson KK, Riley JD.** 2013. Velocity Mapping Toolbox (VMT): a processing and visualization suite for moving-vessel ADCP measurements. *Earth Surf. Process. Landforms*, 38: 1244-1260.
- Petts GE, Amoros C.** 1996. *Fluvial hydrosystems*. London: Chapman and Hall, 322p.
- Pianka ER.** 1970. On *r*- and *K*-selection. *American Naturalist*, 104: 592–597.
- Poff NL, Allan JD, Bain MB, Karr JR, Prestegard KL, Richter B, Sparks R, Stromberg J.** 1997. The natural flow regime: a new paradigm for riverine conservation and restoration. *BioScience*, 47: 769-784.
- Poi de Neiff A, Neiff JJ, Orfeo O, Carignan R.** 1994. Quantitative importance of particulate matter retention by the roots of *Eichhornia crassipes* in the Paraná floodplain. *Aquatic Botany*, 47: 213-223.
- Ponton D, Tito de Morais L.** 1994. Les stratégies de reproduction et les premiers stades de vie des poissons du fleuve Sinnamary (Guyane française) : une revue bibliographique. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 27(4): 441-465.
- Poole GC.** 2002. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology*, 47: 641-660.
- Pringle CM, Naiman RJ, Bretschko G, Karr JR, Oswood MW, Webster JR, Welcomme RL, Winterbourn MJ.** 1988. Patch dynamics in lotic systems: The stream as a mosaic. *J. North Am. Benthol. Soc.*, 7: 503-524.
- Puckridge JT, Sheldon F, Walker KF, Boulton AJ.** 1998. Flow variability and the ecology of large rivers. *Marine & Freshwater Research*, 49: 55-72.
- Quensiere J (ed.).** 1994. *La Pêche dans le Delta Central du Niger*. Paris: ORSTOM Editions. 541p.
- Quiros R, Cuch R.** 1989. The fisheries and limnology of the lower plata basin. In: Dodge DP (ed.) *Proceedings of the International Large Rivers Symposium*. *Can. Spe. Publ. Fish. Aqua. Sci.*, pp 429-443.
- Quirós R.** 1990. The Paraná River basin development and the changes in the lower basin fisheries. *Interciencia*, Caracas, Venezuela, 15(6): 442-451. ISSN 0378-1844.
- Rabuffetti AP, Górski K, Espínola LA, Abrial E, Amsler ML, Paira AR.** 2016. Long-term hydrologic variability in a large subtropical floodplain river: effects on commercial fisheries. *River Res. Applic.*, 33(3): 353-363, DOI:10.1002/rra.3100.
- Rabuffetti AP, Abrial E, Espínola LA, Amsler ML, Eberle EG, Blettler MCM, Paira AR.** 2017. Influence of hydrology on the fish body condition in a large subtropical floodplain. *Neotropical Ichthyology*, 15(1): e160049, DOI: 10.1590/1982-0224-20160049.
- Ramsar.** 2013. *Manual de la Convención de Ramsar*. 6° edición. Secretaría de la Convención de Ramsar. Irán.
- R Development Core Team.** 2011. *R: a language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <http://www.R-project.org>.
- Regier HR, Welcomme RL, Steedman RJ, Henderson HF.** 1989. Rehabilitation of degraded river systems. In Dodge DP (ed.) *Proceedings of the international large rivers symposium*. *Canadian Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, Special Publication, 106: 86-97.
- Renno J.F, García C, Duponchelle F, Nuñez J. (eds).** 2005. *Biología de las Poblaciones de Peces de la Amazonía y Piscicultura*. Comunicaciones del Primer coloquio de la Red de Investigación sobre la Ictiofauna Amazónica, Iquitos, Perú. IIAP – IQUITOS / IRD – PARIS, Lima, Bolivia, 258p.
- Rieffel Spencer Filho H, Muller L, Galarça R, Soares RE, Querol MVM.** 2010 Idade e crescimento do cascudo *Hypostomus commersoni* Valenciennes, 1836, na barragem da Unipampa, Bacia do rio Uruguai, Pampa Brasileiro, III Conferência latinoamericana sobre cultivo de peixes nativos. Lavras, Estado de Minas Gerais, Brasil.

- Ringuelet RA, Arámburu RH, Arámburu AA.** 1967. Los peces argentinos de agua dulce. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, Buenos Aires, Argentina (Available from: <http://ictiologiaargentina.blogspot.com.ar/>).
- Ringuelet RA.** 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur*, 2: 1-122.
- Rizzo E, Sato Y, Barreto BP, Godinho HP.** 2002. Adhesiveness and surface patterns of eggs in neotropical freshwater teleosts. *Journal of Fish Biology*, 61: 615-632.
- Rodrigues JD, Mota A, Moraes MN, Ferreira AE.** 1978. Curvas de maturação gonadal e crescimento de fêmeas de pirambeba, *Serrasalmus spilopleura* Kner, 1859 (Pisces, Cypriniformes). *Boletim do Instituto de Pesca*, 5(2): 51-63.
- Rodriguez MS.** 2005. Sistemática y distribución geográfica de peces de la familia Loricariidae (Ostariophysi: Siluroformes) de la Argentina con especial referencia a la tribu Loricariini. Ph.D. Thesis, Universidad Nacional de La Plata, Buenos Aires.
- Rodríguez MA, Lewis WMJ.** 1997. Structure of fish assemblages along environmental gradients in floodplain lakes of the Orinoco River. *Ecological Monographs*, 69: 109-128.
- Röpke CP, Amadio S, Zuanon J, Ferreira EJG, Pereira de Deus C, Pires THS, Winemiller KO.** 2017. Simultaneous abrupt shifts in hydrology and fish assemblage structure in a floodplain lake in the central Amazon. *Scientific reports, Nature*. DOI: 10.1038/srep40170.
- Rossi L, Cordivola E, Parma JM.** 2007. Fishes. En Iriondo MH, Paggi JC, Parma MJ (eds). *The Middle Paraná River, Limnology of a Subtropical Wetland*. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, ISBN: 978-3-540-70623-6.
- Rozovskii IL.** 1957. Flow of Water in Bends of Open Channels. Academy of Sciences of the Ukrainian SSR: Kiev (translated from Russian by the Israel Program for Scientific Translations, Jerusalem, 1961).
- Sabinson LM, Rodrigues Filho JL, Peret AC, Verani JR.** 2014. Growth and reproduction aspects of *Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803 (Siluriformes, Pimelodidae) of the Cachoeira Dourada reservoir, state of Goiás and Minas Gerais, Brazil. *Braz. J. Biol.*, 74(2): 450-459.
- Saint-Paul U, Zuanon J, Correa MAV, Garcia M, Fabre NN, Berger U, Junk WJ.** 2000. Fish communities in central Amazonian white- and blackwater floodplains. *Environ. Biol. Fish.*, 57: 235-250.
- Santos HB, Arantes FP, Sampaio EV, Sato Y.** 2013. Artificial reproduction and reproductive parameters of the internally inseminated driftwood catfish *Trachelyopterus galeatus* (Siluriformes: Auchenipteridae). *Ichthyol Res*, 60: 142-148.
- Sarmiento J, Bigorne R, Carvajal-Vallejos F, Maldonado M, Oberdorff T (eds).** 2014. Peces de Bolivia/Bolivian Fishes. Book IRD. BioFresh (EU), Plural Editores, La Paz 221p.
- Scarabotti PA, Javier AL, Pouilly M.** 2011. Flood pulse and the dynamics of fish assemblage structure from neotropical floodplain lakes. *Ecology of Freshwater Fish*. 20(4): 605-618.
- Scarabotti PA, Demontes LD, Pouilly M.** 2017. Climatic seasonality, hydrological variability, and geomorphology shape fish assemblage structure in a subtropical floodplain. *Freshwater Science*, DOI: 10.1086/693441.
- Schifino LC, Fialho CB, Verani JR.** 1998; Reproductive aspects of *Cyphocharax voga* (Hensel) from Custódias lagoon, rio Grande do Sul, Brazil (Characiformes, Curimatidae). *Revta bras. Zool.*, 15(3): 767-773.
- Schneider B, Cunha ER, Marchese M, Thomaz SM.** 2015. Explanatory variables associated with diversity and composition of aquatic macrophytes in a large subtropical river floodplain. *Aquatic botany*, 121: 67-75.
- Silvano RAM, do Amaral BD, Oyakawa OT.** 2000. Spatial and temporal patterns of diversity and distribution of the Upper Jurua River fish community (Brazilian Amazon). *Environ. Biol. Fish.*, 57: 25-35.
- Sommani E.** 1953. Il concetto di "zona ittica" e il suo reale significato ecologico. *Boll. Pesca. Piscic. Hidrobiol.*, 22: 510-523.
- Sparks RE.** 1995. Need for ecosystem management of large rivers and their floodplains. *Bioscience*, 45:168-182.
- Sparks RE, Nelson JC, Yin Y.** 1998. Naturalization of the flood regime in regulated rivers. *BioScience*, 48: 706-720.
- Spinetti M, Espinach Ros A.** 2005. Programa de conservación de la fauna ictica y los recursos pesqueros del río Uruguay. CARU, Informe anual 2005.
- Suzuki HI.** 1992. Variações na morfologia ovariana e no desenvolvimento do folículo de peixes teleósteos da bacia do rio Paraná. MS thesis, Universidade Federal do Paraná Curitiba.

- Suzuki HI, Agostinho AA, Winemiller KO.** 2000. Relationship between oocyte morphology and reproductive strategy in lorocariid catfishes of the Paraná River, Brazil. *Journal of Fish Biology*, 57: 791-807.
- Suzuki HI, Pelicice FM, Luiz EA, Latini JD, Agostinho AA.** 2002. Estratégias reprodutivas da assembléia de peixes da planície de inundação do alto rio Paraná. In: Agostinho AA (ed) A planície alagável do alto rio Paraná. Universidade Estadual de Maringá, Brazil, pp 113-116.
- Suzuki HI, Vazzoler AEAM, Marques EE, Perez-Lizama MA, Inada P.** 2004. Reproductive ecology of the fish assemblages. In: Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS (eds.) The Upper Paraná River and its Floodplain: Physical Aspects, Ecology and Conservation. Backhuys Publishers, Leiden, pp 271-292.
- Suzuki HI, Agostinho AA, Bailly D, Gimenes MF, Júlio-Junior HF, Gomes LC.** 2009. Inter-annual variations in the abundance of young-of-the-year of migratory fishes in the Upper Paraná River floodplain: relations with hydrographic attributes. *Braz. J. Biol.*, 69(2, Suppl.): 649-660.
- Sverlij SB, Espinach Ros A.** 1986. El dorado, *Salminus maxillosus* (Pisces, Characiformes), en el Rio de la Plata y Rio Uruguay inferior. *Revista de Investigación. Desarrollo Pesqueiro*, 6: 57-75.
- Sverlij SB, Espinach Ros A, Orti G.** 1993. Sinopsis de los datos biológicos y pesqueros del sábalo *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847). FAO, Sinopsis sobre la Pesca N° 154.
- Sverlij S, Liotta J, Minotti P, Brancolini F, Baigún C, Lacoste FF.** 2013. Los peces del corredor fluvial Paraná-Paraguay. En Benzaquén et al. (Eds.). Inventario de los humedales de Argentina. Sistemas de Paisajes de Humedales del Corredor Fluvial Paraná-Paraguay: 376 pág. SAyDS. Buenos Aires.
- Szupiany R, Amsler M, Best J, Parsons D.** 2007. Comparison of fixed- and moving vessel measurements with an ADP in a large river, *J. Hydraul. Eng.*, 133: 1299-1309.
- Tablado A, Oldani N.** 1984. Consideraciones generales sobre las migraciones de peces en el río Paraná. *Bol. Asoc. Cs. Nat. Litoral, Santa Fe, Argentina*, 4(3): 31-34.
- Tablado A, Oldani N, Ullibarrie, Pignalberi de Hassan C.** 1988. Cambios estacionales de la densidad de peces en una laguna del valle aluvial del río Paraná (Argentina). *Rev. Hydrobiol. Trop.*, París, Francia, 21(4): 335-348. ISSN 0240-8783.
- Tejerina-Garro FL, de Merona B.** 2001. Gill net sampling standardisation in large rivers of French Guiana (South America). *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*, 357/358: 227-240.
- Thomaz SM, Agostinho AA, Hahn NS.** 2004. The upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation. Leiden: Backhuys, 393p.
- Thorp JH, Delong MD.** 1994. The riverine productivity model: An heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems. *Oikos*, 70: 305-308.
- Thorp JH, Delong MD, Greenwood KS, Casper AF.** 1998. Isotopic analysis of three food web theories in constricted and floodplain regions of a large river. *Oecologia*, 117: 551-563.
- Thorp JH, Thoms MC, Delong MD.** 2006. The riverine ecosystem synthesis: Biocomplexity in river networks across space and time. *River Research and Applications*, 22: 123-147.
- Tilman D.** 1982. Resource competition and community structure. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tockner K, Stanford JA.** 2002. Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation*, 29: 308-330.
- Tockner K, Malard F, Ward JV.** 2000. An extension of the flood pulse concept. *Hydrological Processes*, 14: 2861-2883.
- Townsend CR.** 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society*, 8:36-50.
- Trautman MB.** 1942. Fish distribution and abundance correlated with stream gradient as a consideration in stocking programs. *Trans. Seventh North Am. Wild. Conf.*, pp. 211-223.
- Tucci C.** 1997. Environmental issues in the Plata River. Federal University of the Rio Grande do Sul. Porto Alegre, Brazil.
- Turner RK, Daily GC.** 2008. The ecosystem services framework and natural capital conservation. *Environ. Resour. Econ.* 39, 25–35, <http://dx.doi.org/10.1007/s10640-007-9176-6>.
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE.** 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37: 130-137.
- Vannote RL** 1963. Community productivity and energy flow in an enriched warm-water stream. PhD. Tesis. Mich. State Univ., East Lansing, Michigan, 156p.

- Vazzoler AEAM, Menezes NA. 1992.** Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysii). *Rev. Brasil. Biol.*, 52(4): 627-640.
- Vazzoler AEAM. 1996.** *Biologia da reprodução de Peixes Teleosteos: teoria e prática.* Maringá, EDUEM, Brazil, 169p.
- Vazzoler AEAM, Suzuki HI, Marques EE, Lizama MAP. 1997.** Primeira maturação gonadal, períodos e áreas de reprodução. In: Vazzoler AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (eds.) *A Planície de Inundação do Alto Rio Paraná: Aspectos Físicos, Biológicos e Socioeconômicos.* Maringá, EDUEM, Brazil, pp. 249–265.
- Vicentin W, dos Santos Costa FE, Suárez IR. 2013.** Population ecology of Red-bellied piranha *Pygocentrus nattereri* Kner, 1858 (Characidae: Serrasalminae) in the Negro River, Pantanal, Brazil. *Environ Biol Fish*, 96: 57-66.
- Vörösmarty CJ, McIntyre PB, Gessner MO, et al. 2010.** Global threats to human water security and river biodiversity. *Nature*, 467: 555-561.
- Wais IR, Campos HH. 1983.** The Ephemeroptera from creeks and rivers from two southern South American basins and its relative presence along the river continuum. In: Landa V, Soldan T, Tonner M (eds.). *Proc. Fourth Int. Conf. on Ephemeroptera.* Bechyne, 229-230. Czech Republic.
- Wallace JB, Webster JR, Woodal WR. 1977.** The role of filter feeders in flowing waters. *Arch. Hydrobiol.*, 79: 506-532.
- Wantzen KM, Junk WJ, Rothhaupt K-O. 2008.** An extension of the floodpulse concept (FPC) for lakes. *Hydrobiologia*, 613: 151-170.
- Wantzen KM, et al. 2016.** River Culture: an eco-social approach to mitigate the biological and cultural diversity crisis in riverscapes. *Ecohydrol. Hydrobiol.*, <http://dx.doi.org/10.1016/j.ecohyd.2015.12.003>.
- Ward JV, Stanford JA. 1983.** The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In Fontaine TD, Bartell SM (eds.) *Dynamic of Lotic Ecosystems.* Ann Arbor Science: Ann Arbor, MI; 347-356.
- Ward JV, Stanford JA. 1995.** The serial discontinuity concept: Extending the model to floodplain rivers. *Regulated Rivers: Research and Management*, 10: 159-168.
- Ward JV. 1985.** Thermal characteristics of running waters. *Hydrobiologia*, 125: 31-46.
- Ward JV, Tockner K, Schiemer F. 1999.** Biodiversity of floodplain river ecosystems: Ecotones and connectivity. *Regulated Rivers: Research & Management*, 15: 125-139.
- Welcomme RL. 1985.** *River fisheries.* FAO Fisheries Technical Paper No. 262. UN Food and Agriculture Organization, Rome, Italy.
- Welcomme RL, Halls A. 2004.** Dependence of tropical river fisheries on flow. In *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*, Volume 2, Welcomme RL, Petr T (eds). Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok. RAP Publication 2004/16; 267–284.
- Winemiller KO. 1989.** Patterns of variation in lifehistory among South-American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81: 225-241.
- Winemiller KO. 1991.** Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecology Monographs*, 6: 343-365.
- Winemiller KO. 1992a.** Life-history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos*, 62: 318-327.
- Winemiller KO. 1992b.** Ecomorphology of freshwater fishes. *National Geographic Research & Exploration*, 8(3): 308-327.
- Winemiller KO. 1996.** Dynamic diversity: fish communities of tropical rivers. In *Long-term studies of vertebrate communities.* Edited by M.L. Cody and J.A. Smallwood. Academic Press, Orlando, Fla., pp. 99-134.
- Winemiller KO. 2004.** Floodplain river food webs: generalizations and implications for fisheries management. In *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*, Volume 2, Welcomme RL, Petr T (eds). Food and Agriculture Organization & Mekong River Commission. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok. RAP Publication 2004/16; 285-309.
- Winemiller KO. 2005.** Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 62: 872-885.
- Winemiller KO, Rose KA. 1992.** Patterns of life-history diversification in North-American fishes – implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 49: 2196-2218.

- Winemiller K, Jepsen DB.** 1998. Effects of seasonality and fish movement on tropical river food webs. *Journal of Fish Biology*, 53: 267-296.
- Winemiller KO, Tarim S, Shormann D, Cotner JB.** 2000. Fish assemblage structure in relation to environmental variation among Brazos River oxbow lakes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 129: 451-468.
- Winemiller KO, Flecker AS, Hoeninghaus DJ.** 2010. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society*, 29: 84-99.
- Winemiller KO, McIntyre PB, Castello L, et al.** 2016. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science*, 351: 128-129.
- Wong CM, Williams CE, Pittock J, Collier U, Schelle P.** 2007. *World's top 10 rivers at risk*. WWF International. Gland, Switzerland.
- Wood PJ, Hannah DM, Sadler JP (eds.).** 2008. *Hydroecology and Ecohydrology: Past, Present and Future*. Wiley. ISBN: 978-0-470-01017-4: 460 p.
- Zalewski M, Frankiewicz P, Przybylski M, Banbura J, Nowak M.** 1990. Structure and dynamics of fish communities in temperate rivers in relation to the abiotic-biotic regulatory continuum concept. *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 37: 151-176.
- Zeug SC, Winemiller KO.** 2008. Relationships between hydrology, spatial heterogeneity, and fish recruitment dynamics in a temperate floodplain river. *River Research and Applications*, 24: 90-102.

Anexos

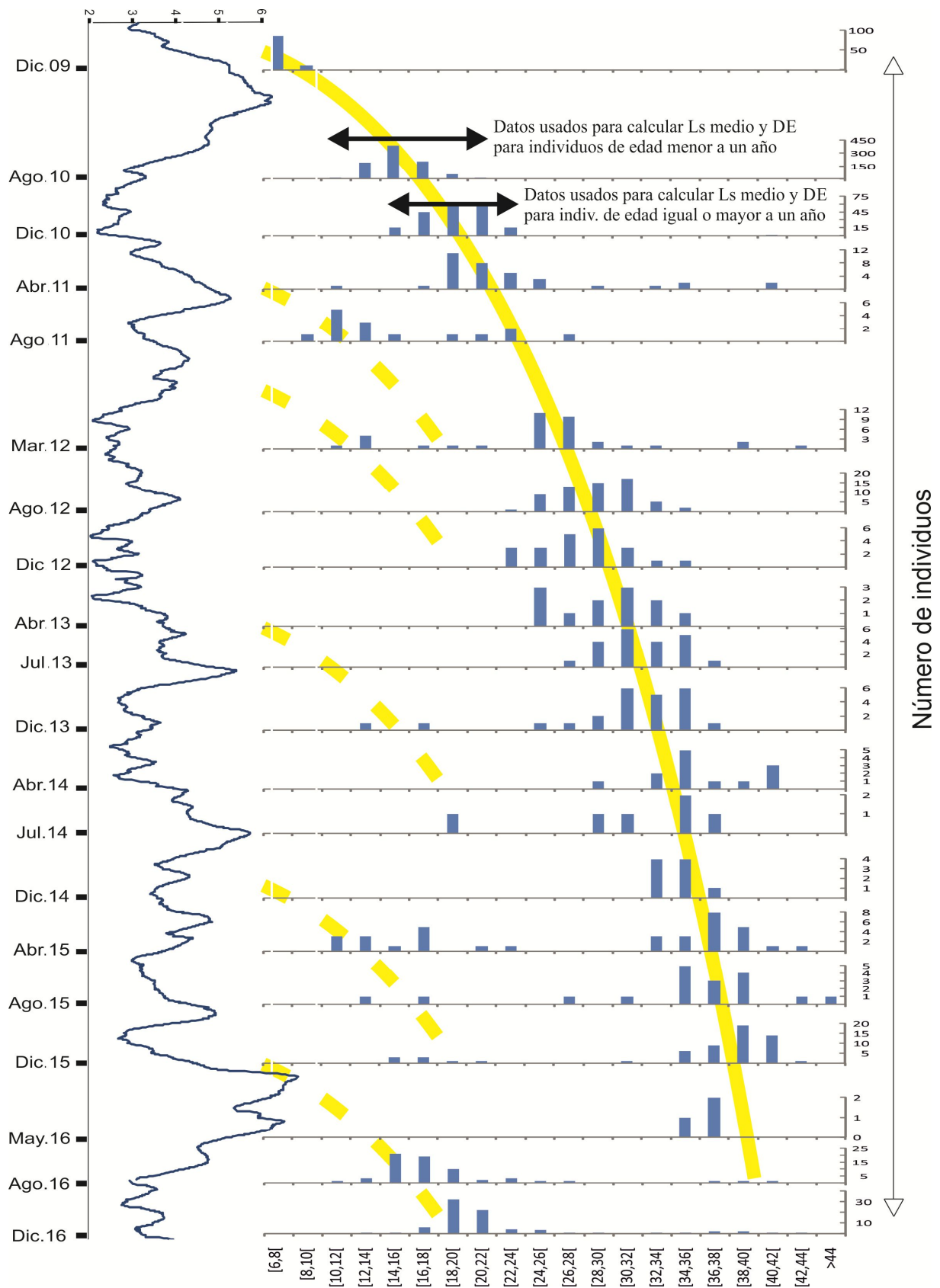
Anexo 1. Lista de especies capturadas en la zona de estudio entre Diciembre 2009 y Diciembre 2016. Cod.: código de especies, N: número de individuos capturados, Ls(min-max): longitud estándar mínima y máxima.

Orden, Familia, Especie	Cod.	N	Ls(min-max)
Atheriniformes			
Atherinopsidae			
<i>Odontesthes bonariensis</i> (Valenciennes 1835)	<i>O bon</i>	40	15-40,5
<i>Odontesthes perugiae</i> (Evermann & Kendall, 1906)	<i>O per</i>	4	14,1-34,5
Characiformes			
Anostomidae			
<i>Megaleporinus obtusidens</i> (Valenciennes 1837)	<i>M obt</i>	770	7,4-44,5
<i>Schizodon borellii</i> (Boulenger 1900)	<i>S bor</i>	80	13,5-35
<i>Schizodon platae</i> (Garman 1890)	<i>S pla</i>	399	7,5-38,4
Characidae			
<i>Acestrorhynchus pantaneiro</i> (Menezes 1992)	<i>A pan</i>	273	11,5-30
<i>Astyanax abramis</i> (Jenyns 1842)	<i>A abr</i>	187	5,8-13,5
<i>Astyanax lacustris</i> (Géry 1972)	<i>A lac</i>	178	5,5-17,5
<i>Astyanax correntinus</i> (Holmberg 1891)	<i>A cor</i>	1	6,5
<i>Astyanax erythropterus</i> (Holmberg, 1891)	<i>A ery</i>	19	6,2-9,5
<i>Astyanax rutilus</i> (Jenyns 1842)	<i>A rut</i>	211	6,1-12
<i>Brycon orbignyanus</i> (Valenciennes 1850)	<i>B orb</i>	17	18,5-25,3
<i>Charax stenopterus</i> (Cope 1894)	<i>C ste</i>	3	7,5-11
<i>Cynopotamus argenteus</i> (Valenciennes 1836)	<i>C arg</i>	111	6,5-24
<i>Cynopotamus kincaidi</i> (Schultz 1950)	<i>C kin</i>	1	17
<i>Galeocharax humeralis</i> (Valenciennes 1834)	<i>G hum</i>	74	8-22
<i>Mylossoma duriventre</i> (Cuvier 1818)	<i>M dur</i>	4	8-22,1
<i>Oligosarcus jenynsii</i> (Günther 1864)	<i>O jen</i>	11	9,5-17,5
<i>Oligosarcus oligolepis</i> (Steindachner 1867)	<i>O oli</i>	1	10
<i>Pygocentrus nattereri</i> (Kner 1858)	<i>P nat</i>	149	7,5-31
<i>Roeboides affinis</i> (Günther 1868)	<i>R aff</i>	18	6,9-11,7
<i>Roeboides descavadensis</i> (Fowler 1932)	<i>R des</i>	2	7,3-7,5
<i>Roeboides microlepis</i> (Reinhardt 1851)	<i>R mic</i>	20	6,5-19,5
<i>Salminus brasiliensis</i> (Cuvier 1816)	<i>S bra</i>	267	10-54,5
<i>Serrasalmus maculatus</i> (Kner 1858)	<i>S mac</i>	192	6,5-22,5
<i>Serrasalmus marginatus</i> (Valenciennes 1837)	<i>S mar</i>	84	5,2-22
<i>Triportheus nematurus</i> (Kner 1858)	<i>T par</i>	20	10,3-27,5
Curimatidae			
<i>Cyphocharax platanus</i> (Günther 1880)	<i>C pla</i>	321	7,1-16,5
<i>Cyphocharax spilatus</i> (Vari, 1987)	<i>C spi</i>	8	6,4-14,6
<i>Cyphocharax voga</i> (Hensel 1870)	<i>C vog</i>	146	7,3-25,5
<i>Potamorhina squamoralevis</i> (Braga & Azpelicueta 1983)	<i>P squ</i>	15	10,5-23,9
<i>Psectrogaster curviventris</i> (Eigenmann & Kennedy 1903)	<i>P cur</i>	11	8-11,6
<i>Steindachnerina biornata</i> (Braga & Azpelicueta 1987)	<i>S bio</i>	3	6,7-8
<i>Steindachnerina brevipinna</i> (Eigenmann & Eigenmann 1889)	<i>S bre</i>	14	7-9,3
<i>Steindachnerina conspersa</i> (Holmberg 1891)	<i>S con</i>	7	7,5-9
Cynodontidae			
<i>Rhaphiodon vulpinus</i> (Spix & Agassiz 1829)	<i>R vul</i>	100	9,4-60,5
Erythrinidae			

<i>Hoplias</i> aff. <i>malabaricus</i> (Bloch 1794)	<i>H mal</i>	533	15,6-49
Gasteropelecidae			
<i>Thoracocharax stellatus</i> (Kner 1858)	<i>T ste</i>	1	4,9
Parodontidae			
<i>Apareiodon affinis</i> (Steindachner 1879)	<i>A aff</i>	2	8,7-11,3
Prochilodontidae			
<i>Prochilodus lineatus</i> (Valenciennes 1837)	<i>P lin</i>	1679	6,4-48
Clupeiformes			
Engraulidae			
<i>Lycengraulis grossidens</i> (Spix & Agassiz 1829)	<i>L gro</i>	33	11-21
Pristigasteridae			
<i>Pellona flavipinnis</i> (Valenciennes 1837)	<i>P fla</i>	51	13,6-34
Gymnotiformes			
Gymnotidae			
<i>Gymnotus inaequilabiatus</i> (Valenciennes 1839)	<i>G ina</i>	4	20,1-39
Rhamphichthyidae			
<i>Rhamphichthys hahni</i> (Meinken, 1937)	<i>R hah</i>	4	37-55,5
Sternopygidae			
<i>Eigenmannia trilineata</i> (Lopez & Castello 1966)	<i>E tri</i>	17	16,5-39,5
Perciformes			
Cichlidae			
<i>Australoheros facetus</i> (Jenyns, 1842)	<i>A fac</i>	8	5,5-17
<i>Australoheros scitulus</i> (Ričan & Kullander 2003)	<i>A sci</i>	3	5,3-10,7
<i>Cichlasoma dimerus</i> (Heckel 1840)	<i>C dim</i>	10	5,6-16,3
<i>Crenicichla lepidota</i> (Heckel 1840)	<i>C lep</i>	37	8,7-31,5
<i>Crenicichla vittata</i> (Heckel 1840)	<i>C vit</i>	25	11,5-34,2
<i>Gymnogeophagus australis</i> (Eigenmann 1907)	<i>G aus</i>	2	8,3-9,8
<i>Gymnogeophagus meridionalis</i> (Reis & Malabarba 1988)	<i>G mer</i>	3	5,3-9
Sciaenidae			
<i>Pachyurus bonariensis</i> (Steindachner 1879)	<i>P bon</i>	44	9,2-29,8
<i>Plagioscion squamosissimus</i> (Heckel 1840)	<i>P squ</i>	2	17,5-19
Pleuronectiformes			
Achiridae			
<i>Catathyridium jenynsii</i> (Günther 1862)	<i>C jen</i>	2	18,5-22,5
Rajiformes			
Potamotrygonidae			
<i>Potamotrygon motoro</i> (Müller & Henle 1841)	<i>P mot</i>	1	34,5
Siluriformes			
Auchenipteridae			
<i>Ageneiosus inermis</i> (Linnaeus 1766)	<i>A ine</i>	32	15,5-40,5
<i>Ageneiosus militaris</i> (Valenciennes 1835)	<i>A mil</i>	93	13-34,5
<i>Auchenipterus nigripinnis</i> (Boulenger 1895)	<i>A nig</i>	76	10-21
<i>Auchenipterus osteomystax</i> (Miranda-Ribeiro 1918)	<i>A ost</i>	28	10,5-19,1
<i>Trachelyopterus</i> aff. <i>galeatus</i> (Linnaeus 1766)	<i>T gal</i>	171	7,8-19,5
<i>Trachelyopterus lucenai</i> (Bertoletti, P. da Silva & Pereira 1995)	<i>T luc</i>	268	8-19,5
Callichthyidae			
<i>Hoplosternum littorale</i> (Hancock 1828)	<i>H lit</i>	97	8,5-22
Cetopsidae			
<i>Cetopsis starnesi</i> (Vari, Ferraris & de Pinna 2005)	<i>C sta</i>	1	9,5

Doradidae			
<i>Oxydoras kneri</i> (Bleeker 1862)	<i>O kne</i>	10	13,5-26,6
<i>Pterodoras granulosus</i> (Valenciennes 1821)	<i>P gra</i>	76	7,4-38
<i>Rhinodoras dorbignyi</i> (Kner 1855)	<i>R dor</i>	3	12,5-21,1
Heptapteridae			
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy & Gaimard 1824)	<i>R que</i>	5	23,6-35
<i>Pimelodella gracilis</i> (Valenciennes 1835)	<i>Pi gra</i>	3	10,4-12,5
Loricariidae			
<i>Brochiloricaria chauliodon</i> (Isbrücker 1979)	<i>B cha</i>	4	29,8-35,8
<i>Farlowella hahni</i> (Meinken 1937)	<i>F hah</i>	1	17,5
<i>Hypostomus commersoni</i> (Valenciennes 1836)	<i>H com</i>	98	9-48,5
<i>Hypostomus luteomaculatus</i> (Devincenzi & Teague 1942)	<i>H lut</i>	5	18-29
<i>Loricaria apeltogaster</i> (Boulenger 1895)	<i>L ape</i>	24	10,5-40
<i>Loricaria simillima</i> (Regan 1904)	<i>L sim</i>	95	8,5-42
<i>Loricariichthys anus</i> (Valenciennes 1836)	<i>L anu</i>	21	15,9-42,5
<i>Loricariichthys melanocheilus</i> (Reis & Pereira 2000)	<i>L mel</i>	376	8,5-39,5
<i>Loricariichthys platymetopon</i> (Isbrücker & Nijssen 1979)	<i>L pla</i>	341	12-37,5
<i>Paraloricaria vetula</i> (Isbrücker 1979)	<i>P vet</i>	43	15,3-44
<i>Pseudohemiodon laticeps</i> (Regan 1904)	<i>P lat</i>	2	24,6-26
<i>Pterygoplichthys anisitsi</i> (Eigenmann & Kennedy, 1903)	<i>P ani</i>	24	8,1-30,5
<i>Pterygoplichthys ambrosettii</i> (Holmberg 1893)	<i>P amb</i>	13	8-34
<i>Ricola macrops</i> (Regan 1904)	<i>R mac</i>	47	13,5-39
<i>Sturisoma robustum</i> (Regan 1904)	<i>S rob</i>	17	13,8-22,5
Pimelodidae			
<i>Hemisorubim platyrhynchus</i> (Valenciennes 1840)	<i>H pla</i>	1	20,4
<i>Iheringichthys labrosus</i> (Lütken 1874)	<i>I lab</i>	44	9-20,5
<i>Luciopimelodus pati</i> (Valenciennes 1835)	<i>L pat</i>	6	29,7-59,5
<i>Parapimelodus valenciennis</i> (Lütken 1874)	<i>P val</i>	236	9,6-25,5
<i>Pimelodus albicans</i> (Valenciennes 1840)	<i>P alb</i>	9	10,5-40,5
<i>Pimelodus argenteus</i> (Perugia 1891)	<i>P arg</i>	3	12-19,5
<i>Pimelodus maculatus</i> (Lacepède 1803)	<i>P mac</i>	177	8,4-29
<i>Pseudoplatystoma corruscans</i> (Spix & Agassiz 1829)	<i>P cor</i>	20	24,5-67,5
<i>Pseudoplatystoma reticulatum</i> (Eigenmann & Eigenmann 1889)	<i>P ret</i>	2	35,5-35,6
<i>Sorubim lima</i> (Bloch y Schneider 1801)	<i>S lim</i>	12	21-36,4

Anexo 2a. Gráfico de la estructura de talla del sábalo (*Prochilodus lineatus*) a partir de las capturas realizadas durante el período de estudio, ejemplificando el método usado para estimar la abundancia anual de juveniles entre 2010 y 2016.



Anexo 2b. Gráfico de la estructura de talla del género *Serrasalmus* (*S. maculatus* y *S. marginatus*) a partir de las capturas realizadas durante el período de estudio, ejemplificando el método usado para estimar la abundancia anual de juveniles entre 2010 y 2016.

