

**“Dinámica poblacional de la boga  
(*Megaleporinus obtusidens*  
valenciennes, 1837) en relación con el  
régimen hídrico”**

**Natalia A. Silva**

**Directora: Dra. Evanilde Bedito**

**Co-director: Dr. Sebastián Sánchez**

**Facultad de Ciencias Exactas y Naturales y Agrimensura  
Universidad Nacional del Nordeste**

**2017**

## INTRODUCCIÓN GENERAL

*“Probablemente los ríos sean los ecosistemas más degradados y existen pocas evidencias de que eso vaya a cambiar en el futuro cercano”* (Dudgeon 2010).

Los ríos son ecosistemas indispensables para la conservación de las comunidades acuáticas y ocupan un lugar vital en la vida de las personas, por lo cual resulta fundamental aportar conocimiento que permita conservarlos.

Los ríos con planicies de inundación son reconocidos como áreas de alta productividad biológica y alta diversidad asociadas al tamaño, la heterogeneidad espacial y la dinámica de flujo (Sparks, 1995). Las llanuras de inundación proporcionan una variedad de servicios ecosistémicos, por lo cual tienen mayor valor económico que otros tipos de ecosistemas (Constanza *et al.*, 1997), sin embargo, estos ambientes se encuentran entre los más amenazados a escala mundial (Tockner y Stanford 2002).

La hidrología es el principal motor de la dinámica de los sistemas lóticos. Los ríos de llanura con escasa o nula modificación, la fauna acuática presenta adaptaciones a los regímenes de flujo natural (Poff *et al.*, 1997). En este contexto, las modificaciones de los ríos relacionados a los usos humanos tales como represas, riego, navegación, entre otros, se asocian con la reducción de la productividad y diversidad de los peces, y frecuentemente, con invasiones de especies exóticas (Moyle y Light 1996, Bunn y Arthington 2002; Tockner y Stanford, 2002). Para mitigar estos efectos no deseados, las estrategias de restauración de los sistemas hídricos se centraron en la regulación de los flujos de agua dulce para mantener la integridad ecológica; sin embargo, los datos

necesarios para apoyar estas estrategias son escasos (Naiman *et al.*, 1995; Richter *et al.*, 1997).

El área de estudio del presente trabajo fue un tramo del río alto Paraná, ubicado en la provincia de Corrientes, Argentina. Este río tiene una extensión de 2.570 Km y nace de la confluencia de los ríos Paranaíba y Grande (Brasil) y juntamente con los ríos Paraguay, Uruguay y el Río de la Plata conforman la cuenca del Plata (Quirós, 1990; Paoli y Cacik, 2000). En términos del área de drenaje, es el segundo de América del Sur y el quinto en el mundo (Welcomme, 1985). Está dividido en cuatro tramos: superior, alto, medio e inferior (Bonetto, 1994). El alto Paraná se extiende desde Itaipú hasta la confluencia con el río Paraguay y al igual que todos los afluentes del tramo superior está represado. Si bien en la actualidad existe solo una represa correspondiente al emprendimiento hidroeléctrico Argentino-Paraguayo de Yacyretá, está planificado para su construcción la represa de Corpus que estaría ubicada en el tramo entre Yacyretá e Itaipú. Algunas de las modificaciones esperadas en el tramo estudiado son comunes a otros grandes represamientos. Todas ellas se relacionan directa o indirectamente a cambios en el régimen hidrológico, entre las que se destacan modificaciones de las variaciones naturales de caudal debido a la operación de turbinas, compuertas de vertederos y esclusa de navegación, alteración del transporte de sólidos en suspensión en el río por sedimentación de clastos finos en el embalse y erosión aguas abajo, lo que genera modificaciones de la geomorfología fluvial, como consecuencia de los cambios en la dinámica de erosión y sedimentación (Agostinho *et al.*, 2004). Sin embargo, las represas de llanura como Yacyretá no afectan los ciclos de estiaje-inundación y erogan caudales medios similares a los que el río poseía en su estado primigenio, permitiendo que en la actualidad la similitud relativa entre el régimen hidrológico actual y el propio

del río Paraná, sostengan en el tiempo las poblaciones de peces migratorios como el surubí, el dorado, el sábalo y la boga, las que consiguen adaptarse a las nuevas condiciones impuestas en el sistema. El Paraná tiene un régimen hidrológico irregular, las inundaciones ocurren una a tres veces al año por periodos de dos semanas a tres meses, y las fluctuaciones de agua son relativamente pequeñas (2 a 6 m) (Carignan y Neiff, 1992).

Otra cuestión a destacar en el sistema es el aporte del Río Paraguay, cuya confluencia unos 200 km aguas abajo de Yacyretá determina que los efectos de la represa disminuyan fuertemente, pudiendo actuar como buffer en períodos donde la vulnerabilidad del sistema sea mayor, tal como suele ocurrir en prolongados estiajes o cuando ocurren floraciones de algas en el embalse (Bechara *et al.*, 2001).

En la zona de muestreos, diferentes estudios llevados a cabo por el Instituto de Ictiología del Nordeste, pudieron observar que la boga, *Leporinus obtusidens*, viene incrementando tanto en número como en biomasa. Por otro lado, algunas especies de menor porte fueron afectadas, aunque la composición de la ictiofauna en este tramo del río no se vió sustancialmente modificada.

### ***Estructura trófica***

La mayoría de los peces neotropicales son consumidores facultativos, con cierta facilidad para incluir nuevos ítems en sus dietas de acuerdo a la disponibilidad de recursos en el ambiente (Lowe-McConnell, 1973). La flexibilidad del hábito trófico es una característica adaptativa del comportamiento animal de acuerdo a los cambios que ocurren en el ambiente. En este sentido los peces responden a la baja disponibilidad de alimento alterando su comportamiento (Balassa *et al.*, 2004).

En el río alto Paraná, *Limnoperna fortunei*, *Corbicula fluminea*, *Hydrilla verticillata*, tres especies introducidas causaron cambios en la comunidad acuática, y su participación en las cadenas tróficas de los ensambles de peces comenzaron a recibir mayor atención (Cantanhêde *et al.*, 2008). *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), es un molusco nativo de China y el Sudeste de Asia que en 1991 fue introducido en América del Sur a través del río de la Plata (Pastorino *et al.*, 1993). En algunos lugares de la cuenca, este molusco alcanzó densidades de 150000 individuos por m<sup>2</sup>. Esta especie tiene un alto potencial de invasión debido a sus características oportunistas. Además, alcanzan la madurez sexual muy rápido y presentan una alta tasa de reproducción (Darrigan, 2002). La ausencia de competencia en los ecosistemas neotropicales y la asociación de esta especie con las actividades antrópicas hacen que su capacidad de dispersión aumente considerablemente (Darrigran y Drago, 2000).

El ingreso de *L. fortunei* al río Paraná causó serios daños ecológicos, incluyendo la importancia que representa como ítem alimenticio de varias especies nativas y cuyo efecto sobre las mismas se desconoce (Darrigan y Damborenea, 2009; Penchaszadeh *et al.*, 2000; Cantanhede *et al.*, 2008; Lopes y Vieira, 2012). Se reportó la presencia de *L. fortunei* en la dieta de 45 especies pertenecientes a las cuencas del río de La Plata (Argentina), río Paraná (Argentina y Brasil) y la cuenca del río Guaíba (Brasil) (Montalto *et al.*, 1999; García y Protogino, 2005; Paolucci *et al.*, 2007).

Entre los peces que incorporaron a este bivalvo como parte preponderante de su dieta se destaca la boga (*Leporinus obtusidens*) (Penchaszdeh *et al.*, 2000). El régimen alimentario de este pez es omnívoro con tendencia a la alimentación de frutos y semillas, aunque también los moluscos son importantes (Occhi y Oliveros, 1974). La presencia de

fuertes y voluminosos dientes orales incisiformes es óptima para la fragmentación de organismos con partes duras, que se adhieren con fuerza al sustrato (Occhi y Oliveros, 1974).

Si bien el ingreso de este molusco causó problemas en los ecosistemas acuáticos, la ingesta de este bivalvo por parte de la boga fue propuesta como una variable explicativa del aumento de biomasa observada en las poblaciones de boga en el tramo de estudio (Ruiz Díaz y Bechara, 2004).

### ***Reproducción y reclutamiento***

El concepto de pulso de inundación (Junk *et al.*, 1989) es el modelo más citado en los trabajos de ecología en los ríos de llanura. El describe la dinámica ecológica en las planicies de inundación una vez que los pulsos definen un conjunto importante de procesos incluyendo los relacionados con la incorporación de nutrientes al sistema, la biota y las condiciones hidrológicas, que conectan el paisaje terrestre y el fluvial (Junk y Wantzen, 2004). Este modelo resalta la importancia de la conectividad lateral con la producción de biomasa puesto que, el desborde de agua sobre la planicie de inundación incrementa la disponibilidad de fuentes de alimento y refugio alóctono, enriqueciendo el agua con nutrientes. La reproducción de los peces migradores sin cuidado parental por lo general coincide con los periodos de aguas altas, lo cual permite el ingreso de la descendencia a la planicie. En los ríos templados, las condiciones óptimas para la reproducción se dan cuando los ciclos de aguas altas coinciden con periodos de altas temperaturas. Además, la ausencia del pulso de inundación o su alteración en cuanto a tiempo y duración reducen el éxito del reclutamiento (Bayley, 1991). El modelo de pulso se desarrolló para sistemas fluviales tropicales, donde los pulsos de inundación son

predecibles. Sin embargo, muchos ríos tienen régimen de flujo que no se ajustan a las condiciones descritas por el modelo de Pulso de Inundación, observándose que en grandes ríos el canal principal puede soportar diversas comunidades acuáticas, desafiando así el modelo (Winemiller, 1996; Dettmers *et al.*, 2001).

En este sentido, Humphries *et al.*, (1999) formularon la hipótesis del Reclutamiento de bajo flujo para describir la dinámica de poblaciones de peces en ríos grandes con regímenes de inundación poco predecibles o que se producen durante períodos en los que la temperatura no es óptima para la reproducción. Este modelo propone que la reproducción y el reclutamiento pueden ocurrir en el canal principal y se optimizan durante los períodos de bajo flujo, cuando las temperaturas son cálidas y los recursos alimenticios se encuentran concentrados.

### ***Variaciones temporales***

La mayoría de los sistemas fluviales tropicales tienen variaciones temporales del régimen hidrológico con alternancia de períodos de aguas altas y bajas. La construcción de represas sobre el río Paraná en los últimos 30 años, principalmente en Brasil, ha cambiado la dinámica hidrológica y geomorfológica del sistema natural (Baigun *et al.*, 2010). La regulación del flujo involucra principalmente la disminución de las descargas máximas e incremento de las mínimas, lo que se traduce en ausencia de pulsos de inundación estacionales y períodos de sequía (Quirós, 1990). La disminución de los pulsos de inundación disminuye la conectividad las zonas de cría y alimentación en los canales secundarios afectando la producción de peces (Barletta *et al.*, 2010). La duración y la magnitud del pulso provoca cambios ecológicos a los cuales los peces deben ajustarse (Levin, 1992; Grigg, 1996; Lake, 2003). Estos efectos de la regulación del régimen

hidrológico sobre los peces se exploraron en diversas regiones del mundo, en relación con la reproducción y el reclutamiento de las especies (Agostinho *et al.*, 2004; Baylli *et al.*, 2008; Fernandez *et al.*, 2009), así como con alteraciones producidas en la composición y estructura de las comunidades (Lowe-McConnell, 1999; Quirós, 1990; Welcomme, 1979). Sin embargo, estas investigaciones a largo plazo no son frecuentes, resultando dificultoso evaluar los impactos sobre las comunidades de peces a grandes escalas temporales (Górski *et al.*, 2011).

En el área de muestreos, el grupo de trabajo del Instituto de ictiología del Nordeste de la Universidad Nacional del Nordeste (Corrientes, Argentina) realizó un monitoreo del recurso pesquero de manera casi ininterrumpida desde 1995, con frecuencia mensual. En dicho periodo se observó que la boga fue mayor en número y biomasa más allá de las variaciones que pudieran asociarse a cuestiones hidrológicas puntuales de cada ciclo anual, resultando importante evaluar si las variaciones observadas pueden asociarse a cuestiones relacionadas a la alimentación, reproducción o a las variables ambientales.

Atendiendo la situación actual respecto del funcionamiento del sistema fluvial Paraná, y pretendiendo avanzar hacia un nivel de comprensión de su ecosistema a partir del análisis integral de una especie cuya población exhibió variaciones a largo plazo y que representa un recurso pesquero de gran importancia en la región, se plantean como objetivos de esta tesis doctoral:

### **Objetivo general**

- Identificar la influencia de las variaciones hidrológicas sobre la dinámica poblacional de *Leporinus obtusidens* en el río Paraná, aguas abajo de la represa Yacyretá.

### **Objetivos Particulares**

- i) Identificar la composición de la dieta de *Leporinus obtusidens* en el alto Paraná, aguas abajo de la represa Yacyretá, explorando variaciones ontogenéticas, espaciales y temporales;
- ii) Correlacionar los atributos hidrológicos y el hábito trófico de *L. obtusidens*;
- iii) Describir el comportamiento reproductivo de *L. obtusidens* y sus variaciones temporales;
- iv) Identificar las variaciones interanuales de la abundancia de juveniles de *L. obtusidens* y su relación con los atributos del régimen hidrológico en el alto Paraná;
- v) Determinar la estructura de edades y cambios demográficos de la población de *L. obtusidens* en relación al régimen hídrico aguas abajo de la represa Yacyretá;
- vi) Evaluar el estado general de esta especie aguas abajo de la represa Yacyretá.

### **Fundamentación de la elección del tema**

El río Paraná es la segunda cuenca de drenaje más larga de Sudamérica pero actualmente se encuentra fragmentada por numerosas represas, especialmente en su tramo superior (Bonetto *et al.*, 1987, Petreire, 1996, Agostinho *et al.*, 2008). Sin embargo, en el tramo del río alto Paraná existen solamente dos represas, Itaipú en la cabecera y Yacyretá en el límite de Argentina y Paraguay (Km. 1470). El río Paraná a la altura de la represa Yacyretá tiene una descarga media histórica de 12.000 m<sup>3</sup>/s, drenando un área que abarca 840.000 km<sup>2</sup>. Esta zona del río es reconocida por la gran diversidad de peces y la abundancia de ejemplares de gran porte de especies importantes para la economía y el

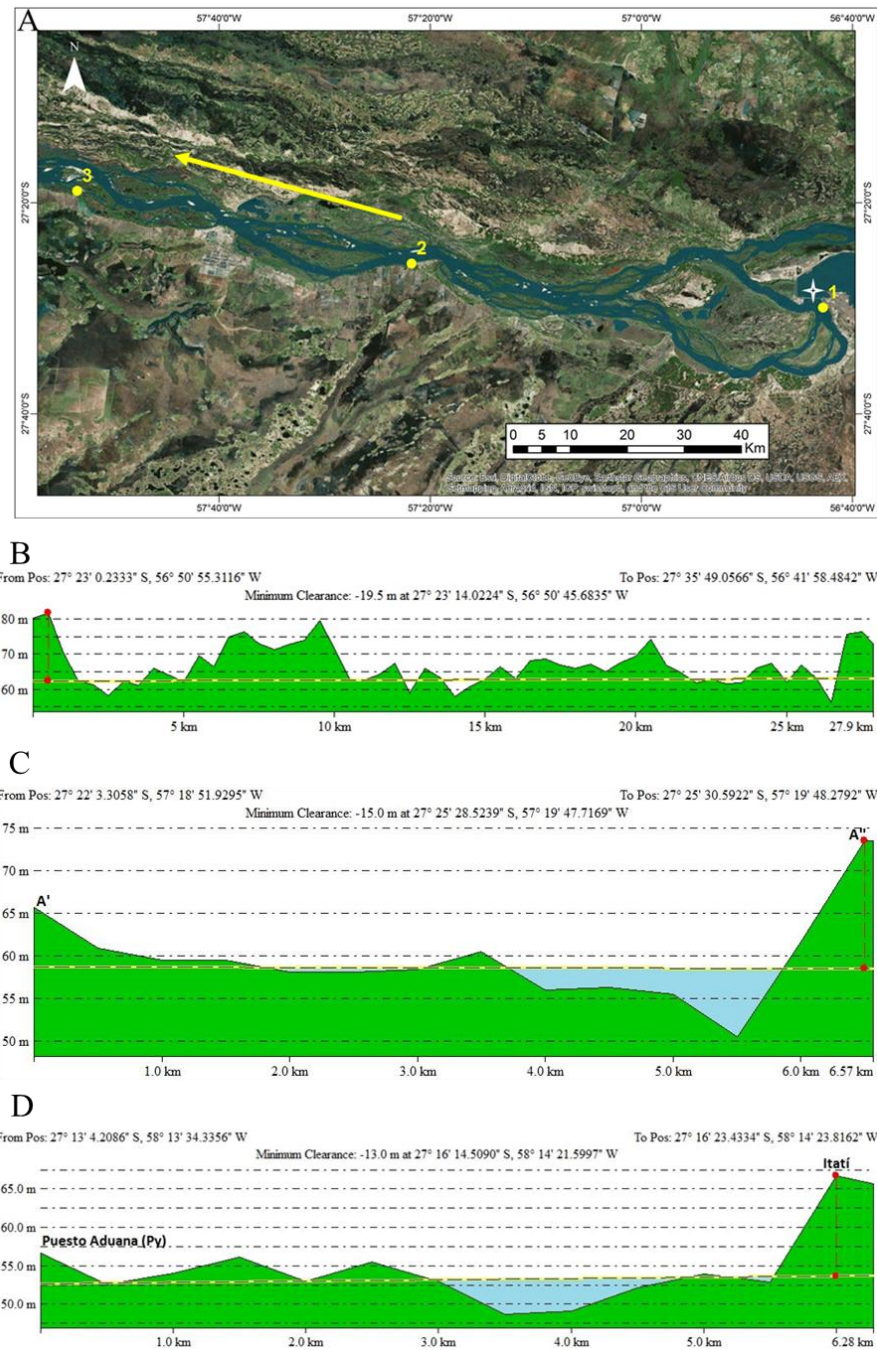
turismo regional. Estos recursos pesqueros soportan la pesca deportiva y comercial (actualmente permitida solamente sobre el margen derecho del río, correspondiente a Paraguay), las cuales sostienen a gran parte de las localidades ribereñas de los dos países. Sin embargo, luego de la construcción y puesta en funcionamiento de la represa Yacyretá, las actividades relacionadas a los recursos pesqueros quedaron casi exclusivamente reducidos a las localidades aguas abajo (Bechara *et al.*, 2000). Los posibles impactos que pudiera generar la represa en la fauna acuática son amortiguados aguas abajo, donde el río Paraguay desemboca en el Paraná, unos 200 kilómetros aguas abajo.

El presente estudio se llevó a cabo durante 5 años consecutivos, desde enero de 2011 hasta diciembre de 2015. Además, con el objetivo de poder realizar un análisis temporal más robusto, se utilizaron muestras obtenidas durante el monitoreo de fauna íctica realizado por el Instituto de Ictiología del Nordeste desde el año 1995.

Los resultados presentados son de fundamental importancia en la identificación de las modificaciones temporales y espaciales sufridas por una de las especies más relevantes en la pesca comercial. Un estudio en el trecho represado del río Paraná en territorio Argentino, permitirá comprender los efectos de este impacto sobre las poblaciones de especies nativas y prever futuras alteraciones en este trecho de la cuenca.

#### Área de estudios

El área de estudios incluye tres estaciones de muestreo mensuales, una de ellas en cercanías de la represa (27° 29' 55'' S, 56° 42' 47'' O) y otra estación se halla río abajo a una distancia de 93 km de la represa (27° 25' 35'' S, 57° 21' 28'' O); una tercera estación de muestreo estacionales se ubica en un brazo secundario del río a 154 km aguas abajo de la represa de Yacyretá (27° 18' 52'' S, 57° 53' 25'' O) (Figura 1).



**Fig 1.** A. Área de estudio, incluyendo los tres sitios de muestreo: 1 (Ituzaingó), 2 (Itá Ibaté) y 3 (Puerto Abra), río alto Paraná, Corrientes, Argentina. † = Represa Yacyretá. B. Perfil topográfico del valle aluvial del río alto Paraná en el punto 1 de muestreo (cerca de la localidad Ituzaingó). Fuente: Elaboración personal en base a imágenes SRTM (3 arcos por segundo). C. Perfil topográfico del valle aluvial del río alto Paraná en el punto de muestreo 2 (en cercanías de la localidad Itá Ibaté). Fuente: Elaboración personal en base a imágenes SRTM (3 arcos por segundo). D. Perfil topográfico del valle aluvial del río alto Paraná en el punto 3 de muestreo (en cercanías de Puerto Abra). Fuente: Elaboración personal en base a imágenes SRTM (3 arcos por segundo).

La estación de muestreo 1 está ubicada en proximidades de la represa, aguas arriba de la localidad de Ituzaingó (1467 del río Paraná). El río en dicha zona posee un cauce ramificado, con numerosas islas, afloramientos de roca basáltica, escasa profundidad y fuerte corriente. El thalweg pasa a escasos 100-200 m de la margen izquierda y posee muy baja profundidad media (5-7 m) debido al lecho basáltico (Figura 2).



**Fig. 2** Área de colocación de redes en la estación de muestreo 1 (Ituzaingó).

El área de colocación de redes se ubica en su mayor parte en el terraplén artificial correspondiente a la esclusa de navegación del embalse, del lado opuesto al canal de acceso a la misma. El fondo es de roca basáltica, con ausencia total de corriente fluvial o bien con suaves corrientes originadas en remansos según la altura del río.

La vegetación natural del área corresponde a la selva marginal o ribereña (Carnevali, 1994), con parches remanentes de dicha formación vegetal en cercanías del área de muestreo. Sobre los lados del terraplén se ha ido desarrollando una vegetación arbórea espaciada que coloniza las áreas libres de roca basáltica. Las zonas más bajas están colonizadas por sarandí (*Phyllanthus sellowianus*), yuquerí (*Mimosa pigra*), carrizales en manchones aislados y otras gramíneas acuáticas. Las áreas rocosas pueden estar cubiertas por Podostemonaceas, plantas sumergidas que habitan zonas de corriente rápida.

La estación de muestreos 2, está ubicada en Itá Ibaté (km 1375 del río Paraná) corresponde a una playa areno-limosa con bancos de arcilla localizados cerca de la costa. Cubre una extensión de aproximadamente dos kilómetros de largo. En dicho tramo existen pocos asentamientos humanos permanentes y la concurrencia de bañistas y pescadores de costa es relativamente escasa, aunque estos últimos incrementaron su número en relación a ciclos precedentes. Se trata de un tramo simple del río, sin islas pero con algunas barras de cauce que se desplazan con la corriente, con fondos rocosos de arenisca y conglomerado pertenecientes a la formación Ituzaingó, que no están presentes en los sitios de colocación de redes. El cauce posee aproximadamente 2,5 km de ancho, con un thalweg que pasa cerca del centro, a 1,1 km de la margen izquierda (Figura 3).



**Fig. 3** Área de colocación de redes en la estación de muestreo 2 (Itá Ibaté).

La vegetación acuática está dominada por carrizales (*Panicum elephantipes*) y cortaderas (*Panicum prionitis*, *Paspalum coryphaeum*) en tanto que toda la parte emergida en aguas bajas está cubierta por vegetación dominada por especies arbóreas pertenecientes a la selva de ribera (Carnevali, 1994). La selva de ribera se extiende en una banda de aproximadamente 200-300 m de ancho desde la costa del río.

El fondo del río es heterogéneo en la zona de colocación de redes pero en general es arenoso o areno-limoso, con una franja de arcilla cerca de la costa. La zona se caracteriza por velocidades de corriente poco pronunciadas pero variables según el nivel del río, formando una bahía entre dos promontorios rocosos distantes. Durante los

períodos de aguas bajas emerge una barra de arena a unos 100 m de la costa, dividiendo al río en un brazo menor con profundidad y velocidad de corriente reducidas.

En la estación exploratoria 3, en Puerto Abra, el muestreo se localizó en el kilómetro 1.315 del río Paraná, 154 km aguas abajo de la represa de Yacyretá ( $27^{\circ} 18' 52''$  S,  $57^{\circ} 53' 25''$  O). Se trata de un tramo de tipo ramificado, conformando una típica planicie inundable de bancos. Posee un ancho total de aproximadamente 5,5 km, con numerosas islas, brazos laterales permanentes o transitorios, así como lagunas isleñas y humedales de diferentes tipos, con diverso grado de conexión con el río (Figura 4).



**Fig 4.** Área de colocación de redes en la estación de muestreo 3 (Puerto Abra).

Los albardones y otras zonas altas se hallan cubiertos por una selva en galería muy poco alterada por el hombre. El thalweg se acerca a costa paraguaya. Las redes se ubicaron en el riacho Abra, brazo menor activo del río Paraná que bordea la barranca, unos 100 metros aguas arriba del camping Rzepecki, presentando corriente moderada y pendiente pronunciada, con albardones bajos poblados por un bosque dominado por ambay, sangre de drago y curupí (*Sapium haematospernum*). El fondo presenta numerosos troncos de árboles sumergidos y afloramientos de roca arenisca, siendo arenoso, limoso o areno-limoso.

En correspondencia con los objetivos específicos propuestos, cada capítulo de esta tesis aborda distintos aspectos de la dinámica poblacional de *Leporinus obtusidens* en este tramo del río Paraná.

#### CAPÍTULO 1: Dinámica trófica: cambios temporales en la dieta de *Leporinus obtusidens*

El análisis de la composición dietaria permitió estimar la contribución relativa de cada categoría trófica a la dieta de esta especie. Análisis de ordenación y amplitud de nicho trófico permitieron evidenciar los cambios producidos desde una perspectiva a escala temporal, basada en el ingreso de *Limnoperna fortunei*.

#### CAPÍTULO 2: Variaciones en la biomasa de *Leporinus obtusidens*: un análisis desde la reproducción

El aumento de la biomasa de la boga fue analizada desde los aspectos reproductivos de la población. El análisis de las variaciones temporales en la talla de primera maduración y las regresiones múltiples relacionadas al régimen hidrológico fueron

utilizadas a fin de identificar patrones explicativos de los cambios en la abundancia y biomasa de esta especie.

*CAPÍTULO 3: Patrones poblacionales: evidencias de los cambios temporales en relación a factores ambientales*

La evaluación de los parámetros poblacionales de *Leporinus obtusidens* a los largo de 10 años de estudio demuestran que la cohorte que actualmente mantiene el recurso pesquero, es producto de la gran creciente del periodo 2009-2010. Además, presenta curvas poblacionales distintas a las obtenidas en periodos anteriores, evidenciando que la tasa de crecimiento es mayor, lo cual hizo que los peces tengan tallas legales de captura en poco tiempo. Las variables ambientales más explicativas de estos resultados son la temperatura, la transparencia y el caudal.

## Bibliografía

- Agostinho, A. A.; Gomes, L. C.; Veríssimo, S. & Okada, E. K. 2004. Flood regime, dam regulation and fishing the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 14(1):11-19.
- Agostinho, A. A.; Pelicie, F. M. & Gomes, L. C. 2008. Dams and the Fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology*, vol. 68, 1119-1132.
- Baigún, C.; Oldani, N. & Damme, P. 2010. Represas hidroeléctricas en América Latina y su impacto sobre la ictiofauna. In *Peces de la Amazonía boliviana: potencialidades y amenazas* (van Damme, P. A., Carvajal, F. & Molina, J., eds). Cochabamba: IINIA.
- Balassa, G. C.; Fugi, R.; Hahn, N. S; Galina, A. B. 2004. Dieta de espécies Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 94 (1): 77-82.
- Barletta, M.; Jaureguizar, A. J; Baigun, C.; Fontoura, N. F.; Agostinho, A. A.; Almeida-Val, V. M. F.; Val, A. L.; Torres, R. A.; Jimenes-Segura, L. F.; Giarrizzo, T.; Fabr´e, N. N.; Batista, V. S.; Lasso, C.; Taphorn, D. C.; Costa, M. F.; Chaves, P. T.; Vieira J. P. & Correa, M. F. M. 2010. Fish and aquatic habitat conservation in South America: a continental overview with emphasis on neotropical systems. *Journal of Fish Biology* 76, 2118–2176.
- Bailly, D.; Agostinho, A. A. & Suzuki, H. I. 2008. Influence of the flood regime on the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiabá River, Upper Pantanal, Brazil. *Rivers Research and Applications* 24, 1218–1229.
- Bayley, P.B. 1991. The flood pulse advantage and the restoration of river-floodplain systems. *Regulated Rivers: Research and Management* 6:75-86.
- Bechara, J.A.; Roux, J.P.; Terraes, J.C.; González, A.; Sánchez, S.; Toccalino, P. & Ortiz, J. 2001. Evaluación de los recursos pesqueros aguas abajo de la represa. Informe

final presentado por el Instituto de Ictiología del Nordeste de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la UNNE a la Entidad Binacional Yacyretá, Convenio EBY-UNNE, Acta Complementaria N° 9, Corrientes, Argentina.

- Bechara, J. A.; Ruiz Díaz, F. J. 2004. Effects of mean annual discharge and dam regulation on fish biomass in the High Paraná River (Argentina), p 95-101. In: D. García de Jalón, P. Vizcaíno Martínez (Eds.), Proceedings of the Fifth International Symposium on Ecohydraulics. Aquatic habitat analysis and restoration. España.
- Bonetto, A. A. 1994. Austral rivers of South America. En: R. Margalef (ed.) Limnology Now, Elsevier Science B.V, Amsterdam, The Netherlands: 425-472.
- Bonetto, A. A.; Castello, H. P.; Wais, I. R. 1987. Stream regulation in Argentina, including the Superior Paraná and Paraguay Rivers. Regulated Rivers: Res & Management, 1:129-143.
- Bunn, S.E., & A.H. Arthington. 2002. Basic Principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. Environmental Management 30:492-507.
- Cantanhêde, G., Hahn, NS., Gubiani, É. A. & Fugi, R., 2008. Invasive molluscs in the diet of *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1821) (Pisces, Doradidae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. Ecology Freshwater Fish, vol. 17, no. 1, p. 47-53. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00258.x>.
- Carignan, R. Neiff, J. J. 1992. Nutrient dynamics of the floodplain ponds of the Paraná River (Argentina) dominated by the water hyacinth *Eichhornia crassipes*. Biogeochemistry 17: 85-121.
- Carnevali, R. 1994. Fitogeografía de la Provincia de Corrientes. Gobierno de la Provincia de Corrientes e Instituto Nacional de Tecnología Agropecuaria, Corrientes (Argentina).
- Constanza, R.; d'Arge, R.; de Groot R.; Farber, S.; Grasso, M.; Hannon, B.; Limburg, K.; Naeem, S.; Neill, R.V.; Paruelo, J.; Raskin, R. G.; Sutton, P.; Van der Belt, M.

1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253- 260.

Darrigran, G. 2002. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions*, vol. 4, no. 1/2, p. 145-156. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1020521811416>.

Darrigran, G.; Damborenea, C. 2009. Introdução a Biologia das Invasões O Mexilhão ao Dourado na América do Sul: biologia, dispersão, impacto, prevenção e controle. Cubo Editora, São Carlos. pp. 246.

Darrigran, G & Ezcurra de Drago, I. 2002. Invasion of *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia: Mytilidae) in America. *Nautilus* 2:69-74.

Dettmers, J.M.; Wahl, D.H. Soluk D.A. & Gutreuter, S. 2001. Life in the fast lane: fish and food web structure in the main channel of large rivers. *Journal of the North American Benthological Society* 20:255-265.

Dudgeon, D. 2010. Prospects for sustaining freshwater biodiversity in the 21st century: linking ecosystem structure and function. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 2:422–430. DOI 10.1016/j.cosust.2010.09.001.

Fernandes, R.; Agostinho, A. A.; Ferreira, E. A.; Pavanelli, C. S.; Suzuki, H. I.; Lima, D. P. & Gomes, L. C. 2009. Effects of the hydrological regime on the ichthyofauna of riverine environments of the upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69 (Suppl. 2), 669–680.

García, M. L.; Protogino, L. C. 2005: Invasive freshwater mollusks are consumed by native fishes in South America. *J. Appl. Ichthyol.* 21, 34–38.

Górski, K.; van den Bosch, L. V.; van de Wolfshaar, K. E.; Middelkoop, H. Nagelkerke, L. A. J.; Filippov, O. V.; Zolotarev, D. V.; Yakovlev, S. V.; Minin, A. E.; Winter, H. V.; de Leeuw, J. J.; Buijse, A. D.; Verreth, J. A. J. 2011. Post-damming flow regime development in a large lowland river (Volga, Russian Federation):

implications for floodplain inundation and fisheries. *River Res Appl.*  
doi:10.1002/rra.1499.

Grigg, N. S. 1996. *Water resources management. Principles, regulations, and cases.* McGraw-Hill, New York.

Humphries, P.; King, A. J.; & Koehn, J. D. 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.

Junk, W. J.; Bayley, P. B.; Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. En D.P. Dodge (ed). *Proceeding of the International Large River Symposium.* Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 160: 110-127.

Junk, W. J.; Wantzen, K. M. 2004. The flood pulse concept: new aspects, approaches and applications – an update. In *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries (LARS 2)* (Welcomme, R. & Petr, T. eds), pp. 117–149. Bangkok: Food and Agriculture Organization and Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific.

Lake, P. S. 2003. Ecological effects of perturbation by drought in flowing waters. *Freshw Biol* 48:1161–1172.

Levin, S. A. 1992. The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology* 73:1943–1967.

Lopes, M.; Vieira, J. 2012. Predadores potenciais para o controle do mexilhao-dourado. In: *Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevenção e controle.* M. C. D. Mansur, C. P. Santos, ~D. Pereira, I. C. P. Paz, M. L. L. Zurita, M. T. R. Rodriguez, M. V. Nehrke and P. E. A. Bergonci (Org.). Redes Editora, Porto Alegre, Brasil, pp. 357–363.

Lowe-McConnell, R. H. 1999. *Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais.* In Traduc,ãõ de Vazzoler, A. E. A. de M., A. A. Agostinho & P. Cunnighan (eds), Título original: *Ecological studies in tropical fish communities.* Editora da Universidade de Saõ Paulo, Saõ Paulo, 535 pp. (Colec,ãõ Base).

- Lowe-McConnell, R. H. 1973. Reservoirs in relation to man- Fisheries. In: Ackerman WC; White GF; Worthington EB. Eds. Man-made lakes: their problems and environmental effects. Washington DC. American Geophysical Union Washington 1:641-654.
- Montalto, L.; Oliveros, O. B.; Ezcurra de Drago, I. & Demonte, L. D. 1999. Peces del río Paraná Medio predadores de una especie invasora: *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae). Revista FABICIB, 3: 85-101.
- Moyle, P.B. & T. Light. 1996. Biological invasions of freshwater: empirical rules and assembly theory. Biological Conservation 78:149-161.
- Naiman, R. J.; Magnuson, J. J.; McKnight, D. M. & Stanford, J.A. 1995. The Freshwater Imperative: A Research Agenda. Island Press, Washington D.C.
- Occhi, R. H. & Oliveros, O. B. 1974. Estudio anátomo-histológico de la cavidade bucofaríngea de *Leporinus obtusidens* (Pisces, Tetragonopteridae). Physis. Sección B: Las aguas continentales y sus organismos, 33B (86): 77-90.
- Paoli, C & Cacik P. 2000. The Paraná River in its middle reach. Contribution to science and engineering practices in a large lowland river. Centro de Publicaciones. Universidad Nacional del Litoral. Santa Fe. Argentina 1: 105–171.
- Paolucci, E. M.; Cataldo, D. H.; Fuentes, C. M.; Boltovskoy, D. 2007. Larvae of the invasive species *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) in the diet of fish larvae in the Paraná River, Argentina. Hydrobiologia 589:219–233.
- Pastorino, G.; Darrigran, G.; Martín, S. & Lunaschi, L. 1993. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor em águas del Río de La Plata. Neotropical, vol. 39, no. 101/102, p. 171-175.
- Penchaszadeh, P. E.; Darrigran, G.; Angulo, C.; Averbuj, A.; Brogger, M.; Dogliotti, A; & Pirez, N. 2000. Predation of the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes, 1846

(Anostomidae) in the Río de la Plata, Argentina. *Journal of Shellfish Research*, 19(1): 229-231.

Petrere, Jr. M. 1996. Fisheries in large tropical reservoirs in South America. *Lakes Reserv.: Res. Manag.*, vol. 2, no. 1-2, p. 111-133.

Poff, N. L.; Allen, J. D.; Bain, M. B.; Karr, J. R.; Prestegard, K. L.; Richter, B. D.; Sparks, R. E.; Stromberg, J. C. 1997. The natural flow regime. *BioScience* 47:769-784.

Quirós, R. 1990. The Paraná River Basin and the changes in the lower basin fisheries. *Interciencia* 15 (6): 442-451.

Richter, B.D.; Baumgartner, J.V.; Wigington, R. & Braun, D. P. 1997. How much water does a river need? *Freshwater Biology* 37:231-249.

Sparks, R. E. 1995. Need for ecosystem management of large rivers and their floodplains. *BioScience* 45:168-182.

Tockner, K. & Stanford J. A. 2002. Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation* 29:308-330.

Welcomme, R. L. 1985. River Fisheries, FAO Fisheries Technical Paper, No. 262, Food and Agriculture Organization of the United Nations.

Welcomme, R. L. 1979. Fisheries ecology of Floodplain Rivers. Longman, London

Winemiller, K. O. 1996. Factors driving temporal and spatial variation in aquatic floodplain food webs. Pages 298-312 in; G.A. Polis and K.O. Winemiller, editors. *Food webs: integration of patterns and dynamics*. Chapman and Hall, New York.

## **CAPÍTULO 1**

### **“Dinámica trófica: cambios temporales en la dieta de *Leporinus obtusidens*”**

## 1.1 INTRODUCCIÓN

Los estudios dietarios basados en el análisis descriptivo de contenidos estomacales son una práctica frecuente tanto en investigaciones de autecología, como en aquellas que intentan explorar aspectos vinculados a la malla trófica. A partir del conocimiento de la disponibilidad de recursos, la dieta de los organismos y su abundancia en la comunidad, es posible explorar diversos aspectos vinculados con su estructura trófica, tales como la partición de recursos y las interrelaciones entre componentes de la comunidad y del ecosistema, lo que permite hacer inferencias acerca de su dinámica y estructura (Paine, 1980). El comportamiento alimentario de las especies tiene variaciones cíclicas que pueden estar asociadas a sus historias de vida, condiciones ambientales y ecológicas (Lagler *et al.*, 1977). La mayoría de los peces neotropicales son consumidores facultativos, con cierta facilidad para incluir nuevos ítems en sus dietas de acuerdo a la disponibilidad de recursos en el ambiente (Lowe-McConnell, 1973). La flexibilidad del hábito trófico es una característica adaptativa del comportamiento animal de acuerdo a los cambios que ocurren en el ambiente. En este sentido los peces responden a la baja disponibilidad de alimento alterando su comportamiento y en ocasiones pueden actuar como dispersores (Balassa *et al.*, 2004).

En el río Alto Paraná, *Limnoperna fortunei*, *Corbicula fluminea*, *Hydrilla verticillata*, tres especies introducidas, causaron cambios en la comunidad acuática, y su participación en las cadenas tróficas de los ensambles de peces comenzaron a recibir mayor atención (Cantanhêde *et al.*, 2008). Las especies invasoras tienen el potencial de alterar la estructura de los ecosistemas acuáticos, debido a que son especies que se establecen rápidamente en los sistemas y tienen altas densidades (Darrigan y Damborenea, 2011; Gazulha *et al.*, 2012). En algunos casos, las especies exóticas pueden

proveer un recurso alimentario importante para las especies nativas (Schlaepfer *et al.*, 2011). Una de esas especies exóticas más importante introducida como consecuencia de la acción antrópica es *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), un molusco nativo de China y el Sudeste de Asia que fue introducido en forma accidental en la cuenca del Plata. Los primeros hallazgos para el río de la Plata datan de 1991 (Pastorino *et al.*, 1993; Darrigan y Ezcurra de Drago, 2000), dispersándose ampliamente y con altas densidades hacia el tramo alto del río Paraná desde 1997 (Darrigan y Drago, 2000). En el Río de la Plata y en el río Paraná, este molusco alcanzó densidades de 80000 individuos m<sup>2</sup> en 1993 y para 1995 se registraron más de 100000 individuos m<sup>2</sup>, esto sugiere que *L. fortunei* no tiene competidores, predadores ni parásitos locales (Darrigan y Pastorino, 1995; Darrigan, 1998; Penchaszadeh *et al.*, 2000). Esta especie tiene un alto potencial de invasión debido a sus características oportunistas, madurez sexual precoz y una alta tasa de reproducción (Darrigran, 2002). La ausencia de competencias en los ecosistemas neotropicales y la asociación de esta especie con las actividades antrópicas hacen que su capacidad de dispersión aumente considerablemente (Darrigran y Drago, 2000).

La invasión causó serios daños ecológicos, incluyendo la importancia que representa como ítem alimenticio de varias especies nativas y cuyo efecto sobre las mismas se desconoce (Darrigan y Damborenea, 2009; Penchaszadeh *et al.*, 2000; Cantanhede *et al.*, 2008; Lopes y Vieira, 2012). Se reportó la presencia de *L. fortunei* en la dieta de 45 especies pertenecientes a las cuencas del Río de La Plata (Argentina), Río Paraná (Argentina y Brasil) y la cuenca del río Guaíba (Brasil) (Montalto *et al.*, 1999; García & Protogino, 2005; Paolucci *et al.*, 2007; Oliveira *et al.*, 2010; Lopes y Vieira, 2012).

Entre las especies nativas que consumen *L. fortunei* se destaca especialmente la boga (*Leporinus obtusidens*) (Penchaszdeh *et al.*, 2000). El régimen alimentario de este pez es omnívoro con tendencia a la alimentación de frutos y semillas, aunque también los moluscos son importantes (Occhi y Oliveros, 1974; Nomura, 1976; Santos, 1982; Menin, 1991; Menin y Mimura, 1992; Andrian *et al.*, 1994; Barbieri *et al.*, 1994; Hahn *et al.*, 1998, Durães *et al.*, 2001). La presencia de fuertes y voluminosos dientes orales incisiformes es óptima para la fragmentación de organismos con partes duras, que se adhieren con fuerza al substrato (Occhi y Oliveros, 1974). Esta especie se sitúa entre los eslabones intermediarios debido a su hábito alimentario (Oliveira Felizardo *et al.*, 2011). Estudios realizados en los últimos años en diferentes puntos de la cuenca de Paraná-Río de la Plata, identificaron como principal ítem alimenticio en la dieta de esta especie al mejillón dorado *Limnoperna fortunei* (Penchaszadeh *et al.*, 2000), llegando a representar casi el 100% de ocurrencia y volumen en sus estómagos, con máximas ingestas en verano y otoño (Cataldo *et al.*, 2002). Además, en el alto Paraná, en el tramo del presente estudio, se observó un marcado aumento de la biomasa de boga lo cual fue atribuido al cambio de dieta que experimentó esta especie después de la invasión del mejillón dorado (Bechara *et al.*, 1999).

Resulta difícil determinar que sucede cuando las especies son introducidas en las comunidades, especialmente con aquellas que son presas como *L. fortunei*, debido a que se conoce poco acerca de los efectos de las presas exóticas en las comunidades nativas. A pesar de lo complejo que resulta estudiar las relaciones tróficas en sistemas neotropicales, los estudios sobre alimentación pueden contribuir a entender el rol ecológico de las especies y como estas responden a los cambios ambientales (Agostinho *et al.*, 2009). Por lo antes expuesto resulta esencial generar información que permita

realizar evaluaciones del estado de las poblaciones nativas que incorporan especies exóticas como recurso alimentario y planes de manejo en los ecosistemas que fueron afectados por la introducción de las mismas.

Se proponen como objetivos de este capítulo:

- Describir la dieta de *Leporinus obtusidens* en el Alto Paraná, aguas abajo de la represa Yacyretá, explorando variaciones temporales;
- Evaluar el estado general de esta especie aguas abajo de la represa Yacyretá;
- Explorar la relación existente entre atributos hidrológicos y el hábito trófico de *L. obtusidens*.

## 1.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Los muestreos de peces se realizaron mensualmente en la planicie de inundación del río Paraná, en los sitios 1 y 2 y trimestralmente en el sitio 3. Las muestras de contenido estomacal se tomaron en tres periodos de tiempo, durante 1997 (previo al ingreso del molusco invasor *Limnoperna fortunei*), 1998-2002 (inmediatamente después del ingreso) y durante el periodo 2011-2013. Todos los peces capturados fueron identificados hasta el nivel de especie, medidos (longitud estándar; 1 mm.), pesados (peso fresco; 0,1 g) y conservados en formol al 10 %. En el laboratorio, los ítems alimenticios fueron clasificados hasta las categorías taxonómicas más bajas posibles con una lupa binocular. Para cuantificar los ítems fueron usados métodos de frecuencia de ocurrencia y volumétricos (porcentaje de contribución por el volumen de cada ítem al contenido total estimada mediante una grilla graduada) (Hyslop, 1980) Figura 1.1.



**Fig. 1.1.** Método de cuantificación relativa de cada categoría de presas consumidas por *Leporinus obtusidens*.

A partir de los datos de longitud estándar y peso se estimó el factor de condición relativo ( $K_n$ ). Las ecuaciones empleadas fueron las siguientes:

$$K_n = (W / W')$$

Donde,  $W$ = peso del individuo;  $W'$ = peso medio de la población para un individuo de la misma longitud estándar, calculado empleando una ecuación longitud-peso correspondiente a la misma población.

Para obtener el parámetro  $W'$ , se estimó previamente por regresión lineal simple la relación longitud-peso, a partir de los ejemplares capturados, la función ajustada es la siguiente:

$$W' = (LS) b + a$$

Donde, LS= longitud estándar, a y b = parámetros de la ecuación de regresión (ordenada al origen y coeficiente de regresión, respectivamente).

Los coeficientes fueron empleados en la siguiente ecuación de regresión potencial:

$$W' = a LS b$$

### Análisis de datos

Un Análisis de Correspondencias (AC) (*Correspondance Análisis*; Legendre y Legendre, 1998) fue usado para revelar posibles patrones de variación temporal en la composición de ítems alimenticios explorados en la dieta de *Leporinus obtusidens* obtenido a partir de los porcentajes relativos de cada ítem. El análisis fue realizado con el software PcOrd 5.0 (McCune y Mefford 1999), en tanto que el gráfico de ordenación fue confeccionado con el software STATISTICA (Statsoft 2005).

Las variaciones temporales promovidas por la invasión de *L. fortunei* sobre la composición de los ítems alimentares explorados en *L. obtusidens* fueron testeados a partir del análisis de variancia multivariada permutacional PERMANOVA (Anderson *et al.*, 2008). Para dicho análisis, fueron consideradas las disimilaridades de los ítems alimenticios encontrados en los estómagos de *L. obtusidens* en los periodos muestreados (previo a la invasión -1997; período inmediatamente posterior -1998 a 2002 y período posterior al establecimiento de *L. fortunei* -2011 a 2013 y las respectivas diferencias

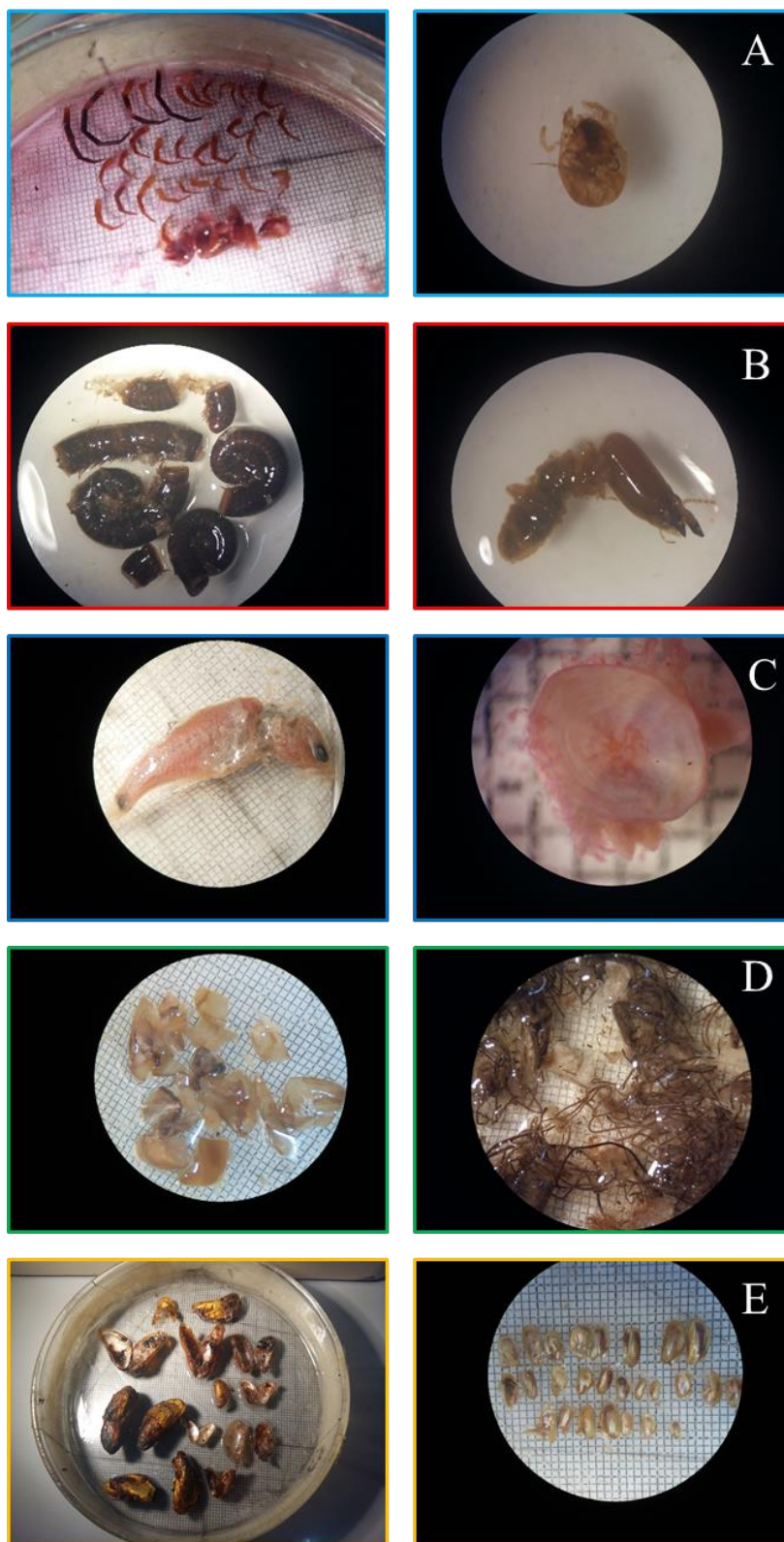
pareadas entre los agrupamientos. Los análisis fueron realizados con el índice de disimilaridad de Bray-Curtis, con el software estadístico R (R Team Core 2017), con la utilización del paquete *vegan* 2.4-2 (Oksanen, 2017).

La amplitud de nicho trófico se calculó utilizando el índice de Levins, obtenido mediante la fórmula:  $BA = 1/\sum P_j^2$ , donde BA es el índice de Levins,  $P_j$  es la proporción de la presa  $j$  en la dieta, y  $n$  es el número de categorías de presas. BA varía entre 1 (especialistas) a  $n$  (generalistas), donde  $n$  es el número total de items consumidos.

Además, se calculó un coeficiente de correlación de rangos de Spearman para determinar posibles correlaciones entre la amplitud trófica, la transparencia medida con el disco de secchi y el porcentaje de *L. fortunei* en la dieta de *L. obtusidens*.

### 1.3 RESULTADOS

Se analizaron un total de 425 muestras de contenido estomacal de *Leporinus obtusidens*, de las cuales 300 (70,58%) contenían ítems alimenticios. Los análisis mostraron que la boga consume un amplio rango de categorías alimenticias, incluyendo ítems acuáticos y terrestres, tanto de recursos animales como vegetales (Figura 1.2). Se identificaron un total de 20 categorías. La frecuencia de ocurrencia de *L. fortunei* fue de 46,52%. Para el cálculo fueron consideradas solo las muestras posteriores a su ingreso (n=288) (Tabla 1).

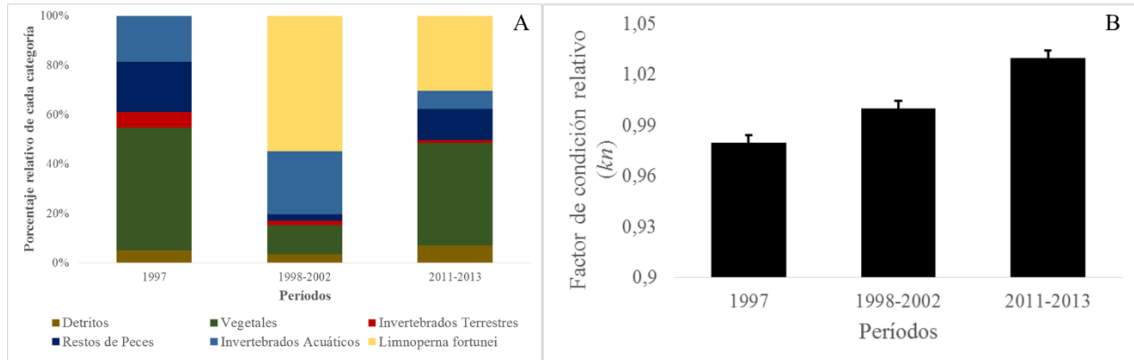


**Fig. 1.2.** Items alimenticios encontrados en los contenidos estomacales de *Leporinus obtusidens*. A. Invertebrados acuáticos. B. invertebrados terrestres. C. Restos de peces. D. Vegetales. E. *Limnoperna fortunei*.

**Tabla 1.** Proporción (%) de los items alimenticios disponibles, teniendo como criterio los volúmenes de los items presentes en todos los estómagos analizados de *Leporinus obtusidens*. El número total de muestras en cada periodo se presenta entre paréntesis.

<b>Categorías</b>	<b>1997(n=12)</b>	<b>1998-2002 (n=42)</b>	<b>2011-2013 (n=246)</b>
<b><u>Invertebrados Acuáticos</u></b>	<b>18,7</b>	<b>80,4</b>	<b>37,7</b>
<i>Limnoperna fortunei</i>	–	54,8	30,4
Moluscos	–	–	0,2
Otros crustaceos	–	–	0,8
Littoridina sp	–	1,8	1,8
Quironómidos	11,3	10,2	0,3
Pothamolitus sp.	6,4	13,0	2,8
Ceratopogonidae	–	–	0,1
Larvas de Coleóptera	0,9	0,6	1,3
<b><u>Invertebrados Terrestres</u></b>	<b>6,3</b>	<b>1,833</b>	<b>1,2</b>
Adultos de Coleóptera	3,3	–	0,2
Himenóptera	0,9	–	0,1
Anelidos	–	–	0,6
Aracnidos	–	–	0,1
Restos de Invertebrados	2,1	1,8	0,1
<b><u>Restos de Peces</u></b>	<b>20,3</b>	<b>2,6</b>	<b>12,6</b>
<b><u>Vegetales</u></b>	<b>49,667</b>	<b>11,9</b>	<b>41,5</b>
Algas	12,2	0,9	0,4
Podostemaceas	14,2	5,4	1,7
Semillas	10,8	2,7	1,4
Hojas	12,5	2,8	28,8
Maíz	–	–	9,2
<b><u>Detritos</u></b>	<b>5,1</b>	<b>3,4</b>	<b>7,1</b>

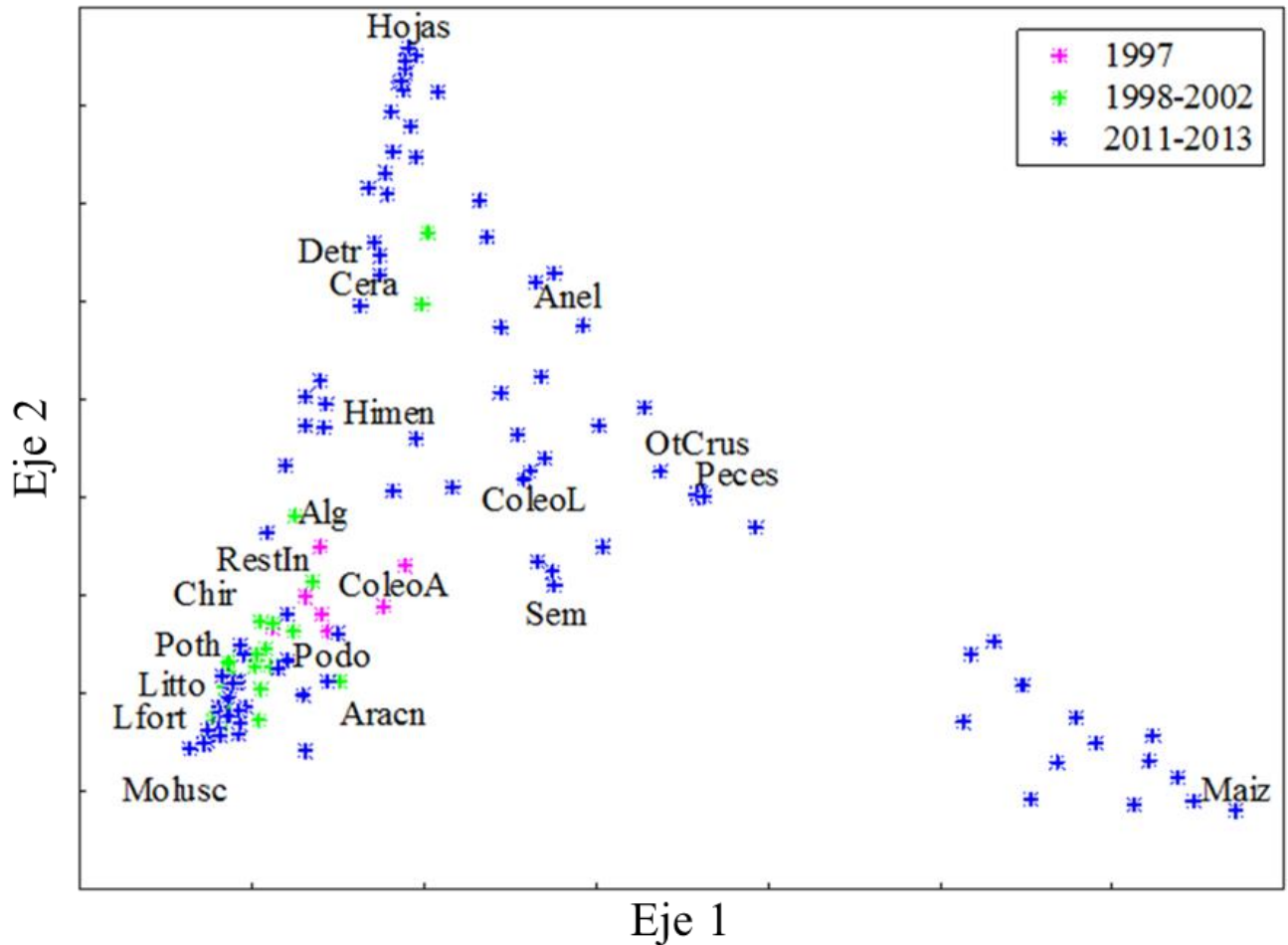
Los 20 ítems alimenticios encontrados en el tracto digestivo de *Leporinus obtusidens* fueron agrupados en seis categorías: detritos, vegetales, restos de peces, invertebrados acuáticos, invertebrados terrestres y *Limnoperna fortunei* (Figura 1.3).



**Fig. 1.3.** A. Frecuencia relativa de cada categoría de presas consumidas por *Leporinus obtusidens* en los tres periodos de tiempo: 1997 (previo a la invasión) 1998-2002 (inmediatamente después de la invasión) 2011-2013 (20 años después del primer registro de *L. fortunei* en el Río de la Plata). B. Factor de condición relativo de *L. obtusidens* en los periodos analizados.

En la Fig. 1.4 se muestran los dos primeros ejes resultantes del AC (Eje 1, eigenvalor =0,90; Eje 2, eigenvalor= 0,88). Los mismos explicaron el 18,47 % de la variabilidad en la alimentación de *L. obtusidens* lo cual permitió revelar variaciones temporales en la dieta. El primer eje separa, sobre su cuadrante derecho un agrupamiento aislado fuertemente tendenciado por maíz y que corresponden en su totalidad a muestras del periodo 2011-2013. El segundo eje del AC reflejó un gradiente a lo largo del cual se ubicaron en un extremo del mismo las muestras relacionadas al periodo de aguas bajas caracterizados por ítems de hábitat bentónicos como *L. fortunei*, Podostemaceas, moluscos, *Littoridina sp.* y *Potamolithos sp.*, las muestras que contribuyeron mayormente pertenecieron a los periodos 1998-2002 y 2011-2013. En contraste, un segundo grupo caracterizado por aguas altas con dominancia de ítems terrestres vinculados con la

vegetación se ubicó en el extremo opuesto, determinados principalmente por las muestras de los periodos 2011-2013. En el centro del gradiente se encuentran las muestras caracterizadas por una dieta principalmente herbívora-insectívora y que en su mayoría corresponden al periodo 1997, previo al ingreso de *L. fortunei*.



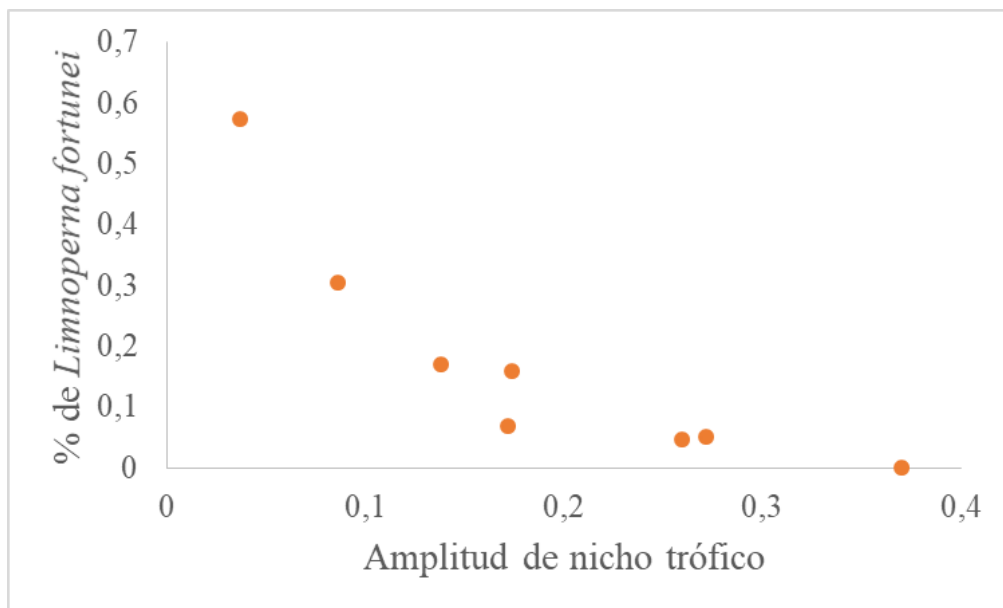
**Fig.1.4.** Diagrama de ordenación de los items alimenticios de *Leporinus obtusidens* entre los periodos de estudio. El eje 1 explica el xxx% de la variación total. Molusc=Moluscos; L. fort= *Limnoperna fortunei*; Litto= *Littoridina sp.*; Poth= *Pothamolitus sp.*; Chir= Chironomidae; Aracn= Aracnidos; Podo= Podostemaceas; Coleo A= Adultos de coleopteran; Sem= Semillas; RestIn= Restos de invertebrados; Alg= Algas filamentosas; ColeoL= Larvas de Coleoptera; Himen=Himenoptera; OtCrus= Otros Crustaceos; Anel= Anelidos; Cera= Ceratopogonidae; Detr= Detritos.

El análisis de varianza multivariada permutacional (PERMANOVA) permitió comprobar las variaciones temporales promovidas por la invasión de *Limnoperna fortunei* sobre la composición de los ítems alimentares explorados en *Leporinus obtusidens* (Tabla 2).

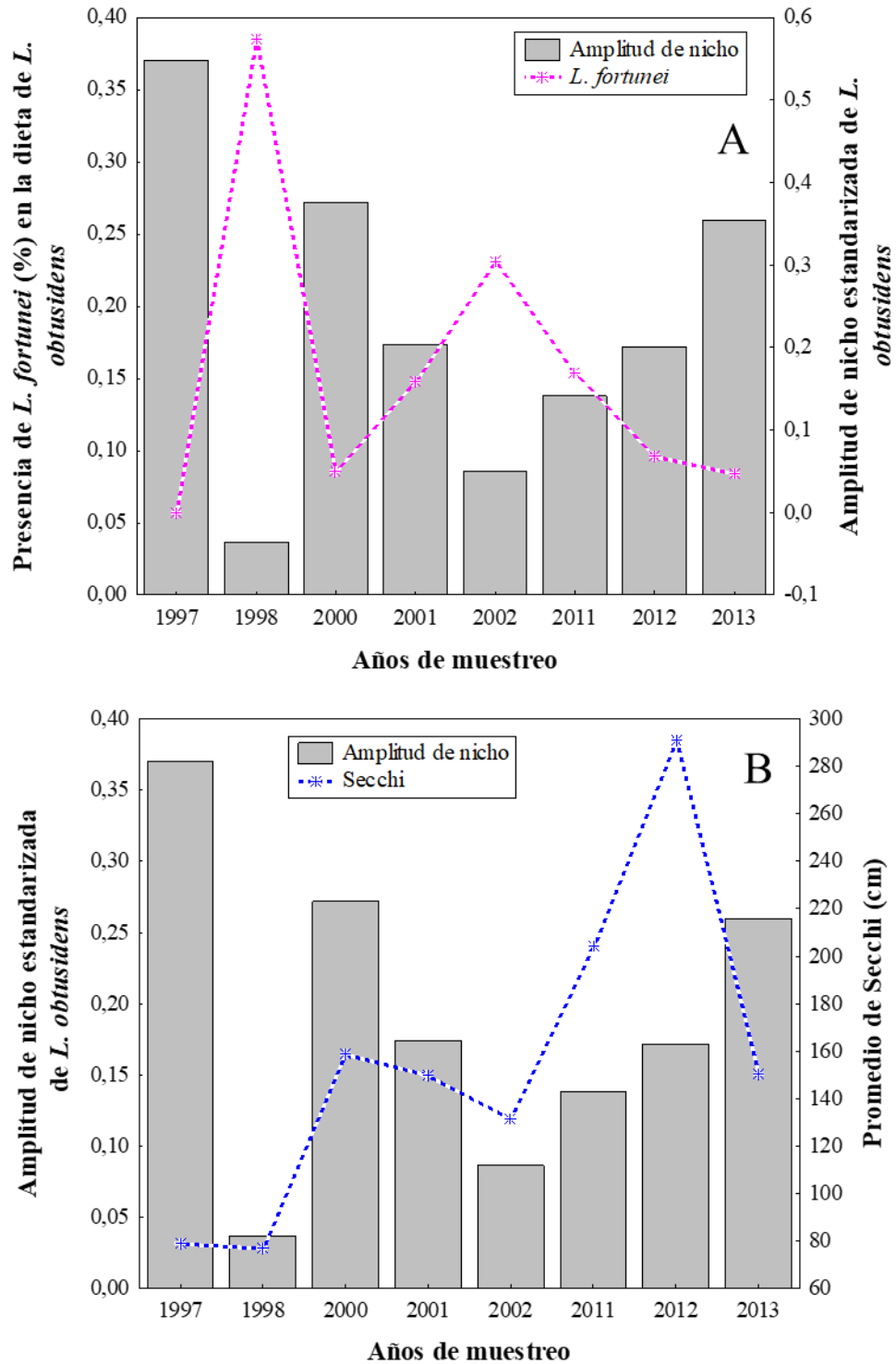
**Tabla 2.** Análisis de varianza multivariada permutacional entre los tres periodos de muestreo: 1997; 1998-2002 y 2011-2013.

Periodos	f	n	gl	p
1997x1998-2002x2011-2013	10,509	297	2	0,001
1997x1998-2002	10,822	52	1	0,001
1997x2011-2013	5,1616	256	1	0,001
1998x2002x2011-2013	15,59	286	1	0,001

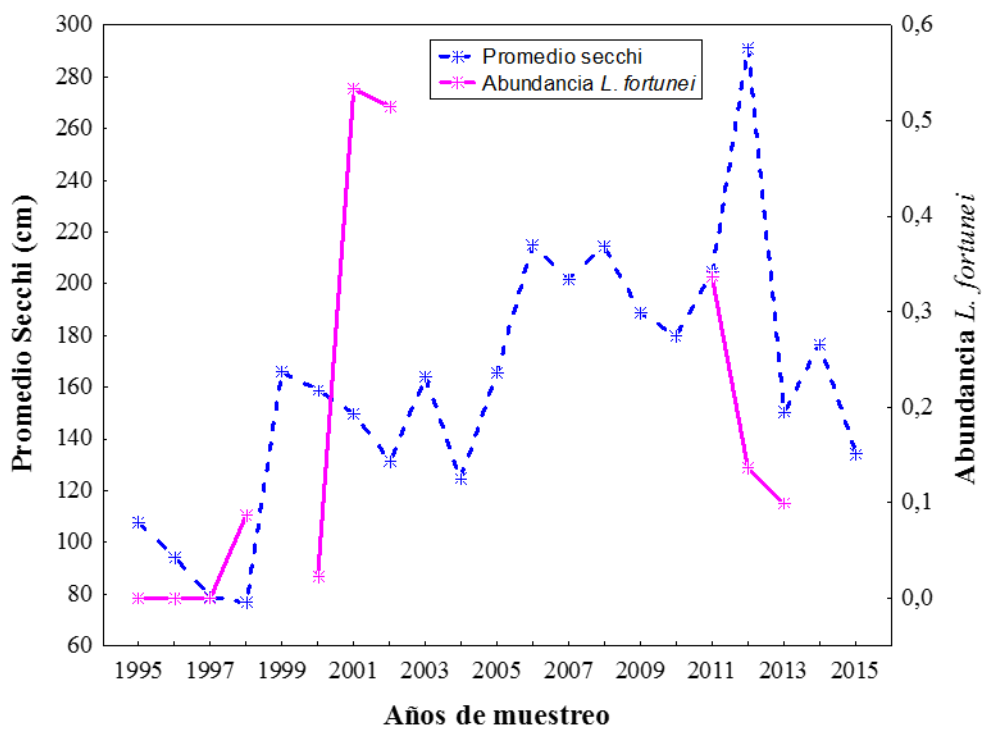
Se encontraron correlaciones negativas y significativas entre la amplitud de nicho y el % de *L. fortunei* ( $r = -0.952381$ ,  $p \leq 0.05$ ) (Figura 1.5). En contraste, no fueron significativas las correlaciones entre la amplitud de nicho trófico y los valores de transparencia ( $r = 0.142857$ ,  $p > 0.05$ ), como así tampoco entre el porcentaje de *L. fortunei* y los valores de transparencia medidos con el disco de Secchi ( $r = -0.2142$ ,  $p > 0.05$ ) (Figura 1.6; 1.7).



**Fig. 1.5.** Gráfico de dispersión de puntos de la amplitud de nicho trófico comparada con los % de *Limnoperna fortunei* en la dieta de *L. obtusidens*.



**Fig. 1.6.** Amplitud de nicho trófico comparada con valores medios de transparencia (A) y el % de *Limnoperma fortunei* en la dieta de *L. obtusidens* (B).



**Fig. 1.7.** Abundancia media de *L. fortunei* encontrada en los contenidos estomacales de *L. obtusidens* y valores medios de Secchi en los años de estudio.

#### 1.4. DISCUSIÓN

El comportamiento alimentario de un pez debe ser tenido en cuenta sobre varias condiciones, incluso un especialista puede tornarse generalista si una fuente de alimento específica escasea (Gerking, 1994). En cuerpos de agua tropicales, la mayoría de las especies de peces muestran gran plasticidad en sus dietas (Welcomme 1979; Lowe-McConnell 1987). Esta plasticidad puede ser evidenciada por variaciones espaciales, temporales u ontogenéticas en la composición de la dieta, relacionada además, a la cantidad y calidad de alimento disponible (Agostinho *et al.*, 1996). Sin embargo, la presencia de ítems predominantes en los contenidos gástricos de las especies, permiten identificar el nicho trófico que éstas ocupan.

Los primeros estudios sobre la dieta de *Leporinus obtusidens* realizados en el Paraná Medio (Rosario, Argentina) evidenciaron un hábito omnívoro con predominancia de plantas acuáticas, y mencionan una pequeña proporción de restos de caracoles encontrados en los estómagos. Sin embargo en el río Uruguay (Entre Ríos, Argentina) el análisis del tracto digestivo de esta especie demostró elevada proporción de caracoles en su dieta, esto le valió que los pecadores locales la conocieran como “bogas caracolas” (Mastarrigo, 1950). En este estudio, el análisis de contenido estomacal de *L. obtusidens* evidenció que presenta una dieta diversificada. Considerando que el consumo diferencial de ítems tróficos está estrechamente relacionada con su disponibilidad en el ambiente por lo que además de ser una especie de hábito omnívoro, *L. obtusidens* es considerada oportunista.

En el presente estudio, se evidenció que *L. obtusidens* utiliza como recurso alimenticio al molusco invasor *Limnoperna fortunei*. Similares observaciones se

realizaron en el Río de La Plata donde se observó que *L. fortunei* representó el principal recurso alimenticio de *L. obtusidens* (Penchaszadeh *et al.*, 2000). La invasión de especies exóticas produce alteraciones en los sistemas, especialmente a nivel de las cadenas tróficas (Darrigan y Damborenea, 2005). En este sentido algunos autores sugieren que los peces pueden controlar las poblaciones de las especies exóticas (Oliveira *et al.*, 2010), mientras que otros proponen que los peces pueden promover la dispersión de invasoras que son capaces de pasar intactas a lo largo del tracto digestivo de sus predadores (Cantanhede *et al.*, 2008).

Observaciones realizadas en acuarios demostraron que *L. obtusidens* no siempre remueve las valvas completas del sustrato; en repetidas ocasiones observaron valvas partidas adheridas al sustrato (Penchaszadeh *et al.*, 2000). En este sentido, los peces moluscívoros son capaces de fragmentar los valvas con los dientes, por lo cual ingieren grandes cantidades de tejido blando que luego resulta en un gran aporte de energía (Magoulick y Lewis, 2002; Watzin *et al.*, 2008). Este hecho resulta importante puesto que otras especies como *Pterodoras granulosus* podrían actuar como agentes de dispersión debido a que se han observado valvas cerradas e intactas de *Corbicula fluminea* en el tramo final del sistema digestivo (Cantanhede *et al.*, 2008). Las valvas de *L. fortunei* halladas en el contenido estomacal de la boga se encontraban, en su mayoría, quebradas, aunque en ocasiones se observaron valvas enteras. El proceso de dispersión tiene consecuencias en la distribución espacial, el flujo génico y la evolución (Seidler y Plotkin, 2006; Wall y Beck, 2011; Vargas y Stevenson 2013). Si bien los peces tuvieron poca relevancia como organismos dispersores (Correa *et al.*, 2007, 2015) podrían tener un rol importante en la distribución de especies exóticas como *L. fortunei*.

Durante los periodos analizados se observaron variaciones en la composición de la dieta de la boga. Cambios temporales importantes fueron evidenciados al comparar las frecuencias relativas de las categorías tróficas durante los tres periodos de muestreo. En el primer periodo analizado se puede observar que el hábito trófico de la boga es herbívoro-insectívoro. Luego del ingreso del *L. fortunei*, durante el periodo 1998-2002, el principal ítem alimenticio consumido por *L. obtusidens* fue el mejillón dorado (55%), en coincidencia con el registro de mayor colonización de este molusco (Takeda *et al.*, 2003). En el río Paraná, Brasil, fueron observados resultados similares en los análisis de contenido estomacal de *P. granulosus*, donde *L. fortunei* represento el 46% de ocurrencia (Cantanhede *et al.*, 2008). Sin embargo, diez años después (periodo 2011-2013) se constató que el consumo disminuyó considerablemente, representando menos del 30%. Posiblemente estas diferencias en el consumo del mejillón dorado entre períodos de estudio se deban a una mayor disponibilidad de esta presa en los años inmediatamente posteriores a la invasión. Además, durante el último período analizado se observó una tendencia a un hábito trófico herbívoro-insectívoro, y una disminución en el consumo de invertebrados acuáticos. Esto evidencia la importancia de la conectividad lateral con la planicie de inundación del río Alto Paraná y el aporte de material alóctono.

Para aquellas especies que son oportunistas, como *L. obtusidens*, la relación entre los factores ambientales y los índices de crecimiento, reproducción y condición corporal pueden dilucidar la influencia del ambiente sobre las poblaciones. En este sentido, el factor de condición relativo ( $kn$ ) es un indicador cuantitativo del bienestar de una población y es un elemento clave para investigaciones y manejo de las pesquerías (Anderson y Neumann, 1996). Este indicador resume las relaciones entre las variables intrínsecas y extrínsecas que afectan a la ictiofauna (Rabuffetti, *et al.*, 2017). Las variables

intrínsecas son aquellas que hacen referencia por ejemplo a los cambios ontogenéticos (Texeira de Mello *et al.*, 2006), desarrollo gonadal y reserva de grasas que están estrechamente relacionadas con el estado fisiológico de los individuos (Benedito-Cecilio *et al.*, 2005). Al comparar los valores de este índice entre los periodos de estudio se observa que no existen diferencias significativas en la condición corporal de los peces correspondientes a los periodos 1997 y 1998-2002. Sin embargo, los valores estimados para el último periodo analizado son superiores, lo cual demuestra que las condiciones ambientales fueron más favorables en esos años. Estos resultados podrían estar relacionados con un aumento en la disponibilidad y calidad de alimento producto de la creciente extraordinaria registrada en el periodo 2009-2010. Estudios realizados en el Paraná Medio determinaron que las especies de hábito trófico omnívoro aumentan la condición corporal durante los pulsos de inundación (Rabuffetti *et al.*, 2017). El factor de condición, está fuertemente relacionado con la alimentación y la reproducción (Engelhard y Heino 2006). En los peces, estas características de las poblaciones, están vinculadas directamente con los cambios en el régimen hidrológico. Las variaciones en el nivel hidrométrico afectan la cantidad y calidad de los recursos disponibles en el ambiente (Junk, 1980). En este sentido la dinámica de las planicies de inundación determina la disponibilidad de alimento, y puede modificar el espectro de alimento disponible y el hábito trófico (Rabuffetti *et al.*, 2017).

El análisis de coordenadas principales evidencia variaciones en el hábito trófico relacionadas a los cambios hidrológicos del río. Durante los períodos de aguas altas las bogas consumen fuentes alimenticias de origen alóctono, provenientes del valle de inundación, mientras que en aguas bajas los principales ítems alimenticios corresponden a organismos del bentos. La dinámica de flujos de inundación es indispensable para

sostener la vida acuática a través del flujo de materia desde la planicie hacia el cauce del río. La conectividad hidrológica entre el cauce principal de los ríos y sus zonas inundables es crucial para el correcto funcionamiento de los ecosistemas de ríos de planicie como es el Paraná (Neiff, 1990). Estos pulsos contribuyen a la circulación de materia orgánica entre ambientes lóticos y lenticos y crean una nueva zona de alta productividad para las comunidades acuáticas (Junk *et al.*, 1989). Estas áreas transitorias que son inundadas cuando aumenta el nivel hidrométrico afectan positivamente la disponibilidad de alimento para la ictiofauna mediante la incorporación de recursos alóctonos (Abujanra *et al.*, 2009).

La dieta de *L. obtusidens* varió temporalmente durante este estudio y estas diferencias entre los tres períodos analizados posiblemente estén relacionadas a un conjunto de factores ambientales que fueron cambiando a lo largo del tiempo. Uno de esos factores posiblemente sea el ingreso del mejillón dorado que produjo un gran cambio en la alimentación de la especie, llegando a representar el principal ítem alimenticio. Por otro lado, las fluctuaciones del régimen hidrológico del río Paraná producen escenarios diferentes en donde las especies omnívoras pueden obtener grandes ventajas. En este sentido los pulsos de material alóctono proveniente de las planicies inundadas ofrecen un amplio espectro de recursos que son aprovechados por la boga.

En los ambientes lóticos, las variaciones estacionales están relacionadas con los períodos secos y húmedos en los cuales se producen los mayores cambios en la oferta de alimento (Abelha *et al.*, 2001; Machado-Allison, 2005). La amplitud del nicho trófico, se refiere a la flexibilidad que poseen las especies para utilizar el alimento que está a su disposición (Piet *et al.*, 1999), el cual está determinado en parte, por las características morfológicas del pez, su estado de desarrollo y la disponibilidad de recursos en el ambiente a lo largo del tiempo (Fernández *et al.*, 2012). Al analizar la amplitud de nicho

trófico en los diferentes períodos se observa una relación negativa entre esta variable y el consumo de *L. fortunei*, mientras que la relación entre amplitud de nicho trófico y transparencia es positiva. La disponibilidad de *L. fortunei* está directamente relacionada con la turbidez ambiental. Debido a que se trata de una especie filtradora, depende de los sólidos en suspensión para la supervivencia. En concordancia con esta afirmación es importante remarcar que los ríos neotropicales vienen sufriendo hace más de 70 años la construcción de numerosas represas. Uno de los efectos que producen aguas abajo y que fue mencionado en números trabajos, es el aumento de la transparencia producto de la retención de sólidos en suspensión (Agostinho, *et al.*, 2007). Al analizar la serie temporal completa puede observarse una tendencia hacia el aumento de la transparencia en este tramo del río. Esto posiblemente se deba a que el embalse se encuentra estabilizado en cota definitiva y en consecuencia el aporte de nutrientes provenientes de nuevas áreas inundadas es mucho menor que en las primeras etapas del cierre de la hidroeléctrica. Debe recordarse además que el agua del río Paraná ya posee una transparencia muy elevada al salir de la represa de Itaipú, la que representa el final de una larga cadena de embalses existentes en territorio brasileño que en conjunto retienen la mayor parte del material de deriva. Como consecuencia de la alteración del transporte de sólidos en suspensión, es esperable un aumento de la transparencia del agua durante los períodos de aguas medias o bajas, con el posible incremento de la producción primaria en la columna de agua y en los sustratos firmes menos profundos en el río.

Los pulsos de inundación son considerados beneficiosos para los peces con respecto a la alimentación y acumulación de reservas nutricionales (Bennemann *et al.*, 1996). El hábito trófico de la boga le confiere cierta plasticidad que resulta en una ventaja cuando existen diferentes situaciones ambientales, pudiendo adaptarse a los cambios en

la disponibilidad de los recursos. La mejora en el bienestar de la población parecería estar más relacionada con los ciclos hidrológicos. El ingreso de agua en las planicies de inundación le ofrece un amplio espectro de items tróficos principalmente de origen alóctono. Por otro lado, la invasión de *L. fortunei* en el río Paraná fue un recurso muy bien aprovechado por la boga, y en base a los resultados es evidente que el consumo está determinado por la abundancia del recurso en el ambiente. La transparencia del agua parece tener un rol importante en el mantenimiento de las poblaciones del mejillón dorado. Además, la boga podría actuar como un controlador biológico para mitigar los daños que *L. fortunei* produce en el alto Paraná.

## 1.5 BIBLIOGRAFIA

- Abelha, M. C. F.; Agostinho, A. A. & Goulart, E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum* 23(2):265- 648.
- Abujanra, F.; Agostinho, A. A. & Hahn, N. S. 2009. Effects of the flood regime on the body condition of fish of different trophic guilds in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 69 (2), 469–479.
- Agostinho C. S.; Marques, E. E.; de Oliveira, R. J. & Pollyanna S. Braz. 2009. Feeding ecology of *Pterodoras granulosus* (Siluriformes, Doradidae) in the Lajeado Reservoir, Tocantins, Brazil. *Iheringia, Sér. Zool.*, Porto Alegre, 99(3):301-306.
- Agostinho, A. A., Pelicice, F. M., Petry, A. C., Gomes, L. C. & Júlio Jr., H. F. 2007. Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, vol. 10, no. 2, p. 174-186.
- Agostinho, A. A. & Zalewski, M. 1996. A planície alagavel do alto rio Parana: importancia e preservação = (Upper Parana river floodplain: importance and preservation). Maringá: EDUEM.
- Anderson, M. J.; Gorley, R. N. & Clarke, K. R. 2008. *Permanova For Primer: Guide to Software and Statistical Methods*. Plymouth: PRIMER-E Ltd.
- Anderson R. O.; Neumann R. M. 1996. Length, weight, and associated structural indices. P. 447-482. En: Murphy, B.R. Y D.W. Willis (ed.). *Fisheries Techniques*. 2nd. Ed. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, USA.
- Andrian, I. F.; Rodriguez de Costa Doria, C.; Torrente, G. & Ferretti, C. M. L. 1994. Espectro alimentar e similaridade na composição da dieta de quatro espécies de *Leporinus* (Characiformes, Anostomatidae) do Río Paraná (22° 10´ - 22° 50´S/ 53° 40´ W), Brasil. *UNIMAR* 16 (3): 97-106.

- Balassa, G. C.; Fugi, R.; Hahn, N. S.; Galina, A. B. 2004. Dieta de espécies Anostomidae (Teleostei, Characiformes) na área de influência do reservatório de Manso, Mato Grosso, Brasil. *Iheringia, Série Zoologia*, 94 (1): 77-82.
- Barbieri, G.; Peret, A. C. & Verani, J. R. 1994. Notas sobre a adaptação do trato digestivo ao regime alimentar em espécies de peixes da região de Sao Carlos (SP). 1. Quociente intestinal. *Rev. Bras. Biol* 54 (1):63-69. Rio de Janeiro, Brasil.
- Bechara, J.; Sánchez, S.; Roux, J.; Terraes, J. & Flores Quintana, C. 1999. Variaciones del factor de condición relativo de la ictiofauna del río Paraná aguas debajo de la represa de Yacyretá, Argentina. *Revista de Ictiología* 7, 75–89, special issue.
- Benedito-Cecilio, E.; Pereira, A. L.; Baleroni, H.; Faria, A. C. Esper Amaro de. 2005. Effects of habitat on physiological indicators in *Leporinus friderici* (Pisces, Anostomidae) in the influence area of the Corumbá reservoir, Goiás, Brazil. *Acta Limnologica Brasiliensia*, Botucatu, v. 17, n. 1, p. 71-79.
- Bennemann S. T.; Orsi M. L.; Shibatta O. A. 1996. Atividade alimentar de espécies de peixes do rio Tibagi, relacionada como desenvolvimento de gordura e das gônadas. *Rev Bras Zool.*; 13(2):501-12.
- Cantanhêde, G.; Hahn, N. S.; Gubiani, É. A. & Fugi, R. 2008. Invasive molluscs in the diet of *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1821) (Pisces, Doradidae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Ecology Freshwater Fish*, vol. 17, no. 1, p. 47-53. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1600-0633.2007.00258.x>.
- Cataldo, D.; Boltovskoy, D.; Marini, V. & Correa, N. 2002. Limitantes de *Limnoperna fortunei* en la cuenca del Plata: la predación por peces. Tercera Jornada sobre la conservación de la fauna ictica en el río Uruguay. Paysandu, Uruguay.
- Correa, S. B.; Pereira, R. C.; Fleming, T.; Goulding, M.; Anderson, J. T. 2015. Neotropical fish–fruit interactions: eco-evolutionary dynamics and conservation. *Biol Rev* [serial on internet]. Available from: <http://dx.doi.org/10.1111/brv.12153>.

- Correa, S. B.; Winemiller, K. O.; López-Fernandez, H.; Galetti, M. 2007. Evolutionary perspectives on seed consumption and dispersal by fishes. *BioScience*. 57(9):748-56.
- Darrigran, G. 1998. Introducción de moluscos bivalvos invasores en el Río de la Plata. *Ambiente Ecológico* N°43. On line: <http://www.ambiente-ecologico.com/revist43/bivalv43.htm>.
- Darrigran, G. 2002. Potential impact of filter-feeding invaders on temperate inland freshwater environments. *Biological Invasions*, vol. 4, no. 1/2, p. 145-156. <http://dx.doi.org/10.1023/A:1020521811416>.
- Darrigran, G. & Damborenea, C. 2011. Ecosystem engineering impact of *Limnoperna fortunei* in South America. *Zoological Science*, vol. 28, no. 1, p. 1-7. <http://dx.doi.org/10.2108/zsj.28.1>. PMID:21186940.
- Darrigran, G. & Damborenea, M. C. 2005. El mejillón dorado *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) en la Cuenca del Plata. In PENCHASZADEH, PE. (Coord.). *Invasores: invertebrados exóticos en el Río de la Plata y región marina aladaña*. Buenos Aires: Eudeba. p. 39-102.
- Darrigran, G. & Damborenea, C. 2009: *Introducao a Biologia das Invasoes O Mexilh ao Dourado na America do Sul: biologia, dispersao, impacto, prevencao e controle*. Cubo Editora, Sao Carlos. pp. 246.
- Darrigran, G. & Drago, I. G. 2000. Invasion of the exotic freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunjer, 1857) (Bivalvia: Mytilidae) in South America. *The Nautilus*, vol. 114, no. 2, p. 69-73.
- Darrigran, G. & Ezcurra de Drago I. 2000. Invasion of freshwater mussel, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) in the Americas. *The Nautilus* 114 (2): 69-73.
- Darrigran, G. & Pastorino, G. 1995. The recent introduction of Asiatic bivalve, *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) into South America. *The Veliger* 38(2):183–187.

- Duraes, R.; Pompeu, P. S. & Lima Godinho, A. 2001. Alimentação de quatro espécies de *Leporinus* (Characiforme, Anostomatidae) durante a formação de um reservatório no sudeste do Brasil. *Iheringia, Sér. Zool.*, (90): 183-191. Porto Alegre, Brasil.
- Engelhard G. H.; Heino, M. 2006. Climate change and condition of herring (*Clupea harengus*) explain long-term trends in extent of skipped reproduction. *Oecologia*.; 149:593-603.
- Fernández, E. M.; Ferriz, R. A.; Bentos, C. A. & López, G. R. 2012. Dieta y ecomorfología de la ictiofauna del arroyo Manantiales, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*, 14, 1-13.
- Garcia, M. L. & Protogino, L. C. 2005. Invasive freshwater mollusks are consumed by native fishes in South America. *J. Appl. Ichthyol.* 21, 34–38.
- Gazulha, V.; Mansur, M. C. D.; Cybis, L. F. & Azevedo, S. M. F.O. 2012. Grazing impacts of the invasive bivalve *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) on single-celled, colonial and filamentous cyanobacteria. *Brazilian Journal of Biology*, vol. 72, no. 1, p. 33-39.
- Gerking, S.D. 1994. *Feeding ecology of fish*. San Diego: Academic Press. 416p.
- Goulding, M. 1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. Berkeley: University of California Press. 280p.
- Hahn, N. S.; Agostinho, A. A.; Gomes, L. C. & Bini, L. 1998. Estrutura trófica da ictiofauna do reservatório de Itaipú (Paraná-Brasil) nos primeiros anos de sua formação. *Interciencia* 23, 299–305.
- Hyslop, E. M. S. 1980. Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.* 17:411-429.
- Junk, WJ. 1980. Áreas inundáveis: um desafio para limnologia. *Acta Amaz.*; 10(4):775-95.

- Junk, W. J.; Bayley, P. B.; Sparks R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. En D.P. Dodge (ed). Proceeding of the International Large River Symposium. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci., 160: 110-127.
- Lagler, K.; Bardach, J. E.; Miller, R. R. & Passino, D. R. M. 1977. Ichthyology. New York: John Wiley & Sons.
- Legendre, P. & L. Legendre. 1998. Numerical Ecology. Second English Edition Elsevier Science B.V. Amsterdam. 853 p.
- Lopes, M.; Vieira, J. 2012. Predadores potenciais para o controle do mexilhao-dourado. In: Moluscos límnicos invasores no Brasil: biologia, prevencao e controle. M. C. D. Mansur, C. P. Santos, D. Pereira, I. C. P. Paz, M. L. L. Zurita, M. T. R. Rodriguez, M. V. Nehrke and P. E. A. Bergonci (Org.). Redes Editora, Porto Alegre, Brasil, pp. 357–363.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge, Cambridge University. 382p.
- Lowe-McConnell, R. H. 1973. Reservoirs in relation to man- Fisheries. In: Ackerman WC; White GF; Worthington EB. Eds. Man-made lakes: their problems and environmental effects. Whashington DC. American Geophysical Union Washington 1:641-654.
- Machado-Allison, A. 2005. Los peces de los llanos de Venezuela: un ensayo sobre su historia natural. Caracas, Venezuela: Consejo de Desarrollo Científico y Humanístico.
- Magoulick, D. D. & L. C. Lewis, 2002. Predation on exotic zebra mussels by native fishes: effects on predator and prey. Freshwater Biology 47: 1908–1918.
- Mastarrigo, V. 1950. La boga. Contribución a su conocimiento biológico. Almanaque del Ministerio de Agricultura y Ganadería. Santa Fe, 417–426.

- McCune, B. y M. J. Mefford. 1999. PC-ORD. Multivariate Analysis of Ecological Data. Version 5.0. MjM Software, Glenden Beach, Oregon, U.S.A. 237 p.
- Menin, E. 1992. Anatomía funcional comparativa de estómago de tres peixes Teleostei de hábito alimentar onívoro. Rev. Ceres, Vicosa 39 (223): 233-260.
- Menin, E. & Mimura, O. M. 1991. Anatomía funcional na cavidade bucofaringeana de duas espécies de Teleostei de agua doce, *Leporinus reinhardt* Lutken, 1874, e *Brycon lundii* Reinhardt, 1849, de hábito alimentar onívoro. Rev. Ceres, Vicosa 38 (219): 345-372.
- Montalto, L.; Oliveros, O. B.; Ezcurra de Drago, I. y Demonte, L. D. 1999. Peces del río Paraná Medio predadores de una especie invasora: *Limnoperna fortunei* (Bivalvia, Mytilidae). Revista FABICIB, 3: 85-101.
- Neiff, J.J. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. Interciencia, 15(6): 424-441.
- Nomura, H. 1976. Fecundidade e hábitos alimentares da paiva, *Leporinus copelandii* Steindachner, 1875, do Rio Mogi Guacu, SP (Osteichthyes, Anostomatidae). Rev. Bras. Biol 36 (2): 269-273. Rio de Janeiro, Brasil.
- Occhi, R. H. & Oliveros, O. B. 1974. Estudio anátomo-histológico de la cavidade bucofaríngea de *Leporinus obtusidens* (Pisces, Tetragonopteridae). Physis. Sección B: Las aguas continentales y sus organismos, 33B (86): 77-90.
- Oliveira, C. R. C.; Fugi, R.; Brancalhão, K. P. & Agostinho, A. A. 2010. Fish as Potential Controllers of Invasive Mollusks in a Neotropical Reservoir. Natureza & Conservação, vol. 8, no. 2, p. 140-144. <http://dx.doi.org/10.4322/natcon.00802006>
- Oliveira Felizardo, V.; Solis Murgas, L. D.; Ulbricht Winkaler, E.; Machado Pereira, G. J.; Martins Drumond, M.; de Souza Andrade, E. 2011. Factor de condição relacionado a aspectos reproductivos de la piapara (*Leporinus obtusidens*) (Characiformes: Anostomidae) colectadas a jusante da usina hidrelétrica do Funil, Minas Gerais, Brasil. Ci. Anim. Bras, Goiania, V12, n.3, p. 471-477.

- Paine, R.T. 1980. Food Webs: Linkage, Interaction Strength and Community Infrastructure. *The Journal of Animal Ecology*, 49: 666-685.
- Paolucci, E. M.; Cataldo, D. H.; Fuentes, C.; Boltovskoy, D., 2007: Larvae of the invasive species *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) in the diet of fish larvae in the Parana River, Argentina. *Hydrobiologia* 589, 219–233.
- Pastorino, G.; Darrigran, G., Martín, S. & Lunaschi, L. 1993. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor em águas del Río de La Plata. *Neotropical*, vol. 39, no. 101/102, p. 171-175.
- Penchaszadeh, P. E.; Darrigran, G.; Angulo, C.; Averbuj, A.; Brogger, M.; Dogliotti, A.; & Pirez, N. 2000. Predation of the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes, 1846 (Anostomidae) in the Río de la Plata, Argentina. *Journal of Shellfish Research*, 19(1): 229-231.
- Piet, G.J.; Pet, J.S.; Guruge, W.A.H.P. Vijverberg, J. & Van Densen, W.L.T. 1999. Resource partitioning along three niche dimensions in a size-structured tropical fish assemblage. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* Vol. 56.
- Rabuffetti, A. P.; Abrial, E.; Espínola, L.; Amsler, M. L.; Eberle, E. G.; Blettler, M. C.; Paira, A. R. 2017. Influence of hydrology on the fish body condition in a large subtropical floodplain. *Neotropical Ichthyology*, 15(1) e1 60049.
- Santos, G. M. 1982. Caracterização, hábitos alimentares e reprodutivos de quatro espécies de “aracus” e consideracoes ecológicas sobre o grupo no lago Janauacá, AM (Osteichthyes, Characoidei, Anostomatidae). *Acta Amazonica*, Manaus, 12 (4): 713-739.
- Schlaepfer, M. A.; Sax, D. F. & Olden, J. D. 2011. The potential conservation value of non-native species. *Conservation Biology: the journal of the Society for Conservation Biology*, vol. 25, no. 3, p. 428-437. <http://dx.doi.org/10.1111/j.1523-1739.2010.01646.x>. PMID:21342267.

Seidler, T. G.; Plotkin, J. B. 2006. Seed dispersal and spatial pattern in tropical trees. PLoS Biol. 4(11):e344.

Statsoft Inc.2005 [<http://www.statsoft.com>].

Takeda, A. M.; M. C. Dreher-Mansur, D. S. Fujita & Rambelli Bibian, J. P. 2003. Ocorrencia da espécie invasora de Mexilhao Dourado, *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857), em dois pequenos Reservatórios próximos a Curitiba, PR. Acta Biologica Leopoldensia 25 (2): 251-254.

Teixeira de Mello, F.; Iglesias ,C.; Borthagaray, A.I.; Mazzeo, N.; Vilches, J.; Larrea, D. 2006. Ontogenic allometric coefficient changes. Implications of diet shift and morphometric attributes in *Hoplias malabaricus* (Bloch) (Characiforme, Erythrinidae). J Fish Biol.; 69(6):1770-78.

Vargas, I. N.; Stevenson, P. R. 2013. Seed and establishment limitation: Effects on plant diversity in an Amazonian rain forest. Biotropica. 45(6):737-46.

Wall, S. B. V.; Beck, M. J. 2011. A Comparison of frugivory and scatterhoarding seed-dispersal syndromes. Bot Rev. 78(1):10- 31.

Watzin, M. C.; Joppe-Mercure, K.; Rowder, J.; Lancaster, B.; Bronson, L., 2008. Significant fish predation on zebra mussels *Dreissena polymorpha* in Lake Champlain, U.S.A. J. Fish Biol. 73, 1585–1599.

Welcomme, R. L. 1979. Fisheries ecology of Floodplain Rivers. Longman, London.

## **CAPÍTULO 2**

### **“Variaciones en la biomasa de *Leporinus obtusidens*: un análisis desde la reproducción”**

## 2.1 INTRODUCCIÓN

Las represas suelen modificar los pulsos naturales del régimen hidrológico con consecuencias para la comunidad de peces (Espínola *et al.*, 2014) porque puede perturbar las estrategias de las historias de vida de la fauna local, afectando la reproducción y los eventos de reclutamiento (Welcomme 1979; Vazzoler y Menezes 1992; Gomes y Agostinho 1997; Richards *et al.*, 2002; Agostinho *et al.*, 2004a; Thomaz *et al.*, 2007; Bailly *et al.*, 2008). Además, las condiciones climáticas son cambiantes entre ciclos, los períodos de lluvias pueden adelantarse o retrasarse de un año a otro y esas oscilaciones alteran los procesos reproductivos (Braga, 2001).

Para los peces neotropicales existe una fuerte sincronización entre los ciclos hidrológicos y los eventos reproductivos (Godoy 1975; Vazzoler 1996; Agostinho *et al.*, 2004a; Bailly *et al.*, 2008). Esta sincronización es incluso más marcada en aquellas especies migradoras de largas distancias (Nakatani *et al.*, 1997; Baumgartner *et al.*, 2004; Agostinho *et al.*, 2004a; Agostinho *et al.*, 2007; Suzuki *et al.*, 2009) que recorren varios kilómetros aguas arriba para reproducirse y desovar en ambientes lóticos durante el período de aguas altas, normalmente en primavera-verano (Rossi *et al.*, 2007). En estas especies, el aumento de la temperatura y el fotoperíodo estimulan el desarrollo gonadal (Vazzoler y Menezes 1992; Suzuki *et al.*, 2004). Generalmente, tienen porte mediano a grande, producen una gran cantidad de huevos de pequeño tamaño y no permanecen junto a los huevos y los juveniles en desarrollo (Winemiller 1989; Agostinho y Julio Jr 1999; Agostinho *et al.*, 2004a). La planicie de inundación ofrece refugio y alimento a los juveniles durante largos períodos, permitiendo que al dejar las planicies hayan crecido lo suficiente para ser menos susceptibles de ser depredados (Agostinho *et al.*, 2004a).

Además, de esos requerimientos, el éxito en el reclutamiento de estas especies está determinado por el tiempo, la duración y la intensidad de las crecientes (Suzuki *et al.*, 2009).

Estas características de los peces migratorios los hacen particularmente vulnerables a la fragmentación de hábitats y al manejo de los caudales, ambos producto de la operación de las hidroeléctricas (Agostinho *et al.*, 2005; Agostinho *et al.*, 2008). Existen más de 70 embalses en el tramo Superior del Paraná que regulan la descarga de caudales, afectando la conectividad del canal principal con la planicie de inundación (Souza Filho *et al.*, 2004; Fernandez *et al.*, 2009). No obstante, la manipulación de los caudales por parte de las represas ubicadas aguas arriba tiene un gran potencial para favorecer el reclutamiento de los peces y restaurar los stocks de las grandes especies migratorias (Agostinho *et al.*, 2004a; 2005; Pelicice *et al.*, 2005).

Debido al alto valor comercial, cualquier impacto sobre los stocks de las especies migratorias es preocupante, puesto que tiene implicancias en la diversidad y en los grupos sociales que dependen de este recurso pesquero para mantener sus economías (Okada *et al.*, 2005). En este sentido, si bien el rol del régimen hidrológico en el éxito reproductivo de estas especies fue muy discutido (Godoy, 1975; Lowe-McConnell, 1987; Winemiller, 1989; Gomes y Agostinho, 1997; Humphries *et al.*, 1999; Agostinho *et al.*, 2003; Agostinho *et al.*, 2004a, 2004b; Oliveira *et al.*, 2015), todavía sigue siendo escasa la información con respecto a los factores que determinan los ciclos de abundancia de las principales especies migratorias como la boga. En cercanías de la represa Itaipú (Paraguay-Brasil) se observó que *Leporinus obtusidens*, a diferencia de otras especies, no disminuyó en biomasa producto del impacto de la hidroeléctrica (Agostinho *et al.*, 1995).

En el alto Paraná, en la zona de muestreos, la frecuencia relativa de grandes ejemplares de *Leporinus obtusidens* viene incrementándose en los últimos años. En cercanías de la represa Yacyretá, esta especie se caracterizó por un marcado aumento de biomasa, fecundidad y condición gonadosomática desde 1998, las que parecen responder a variaciones en el caudal del río y que podrían estar relacionadas con cambios en su alimentación (Bechara y Ruiz Díaz 2004).

En este contexto se plantea como objetivo de este capítulo:

- describir el comportamiento reproductivo de *L. obtusidens* y sus variaciones temporales;
- determinar la talla de primera maduración de *L. obtusidens*;
- identificar las variaciones interanuales de la abundancia de juveniles de *L. obtusidens* y su relación con los atributos del régimen hidrológico en el alto Paraná

## 2.2 MATERIALES Y MÉTODOS

Los muestreos de peces fueron realizados en forma mensual e ininterrumpida desde el año 1995 hasta 2015 en las localidades de Ituzaingó e Itá Ibaté. Los peces fueron capturados utilizando un tren de redes agalleras cuyas aperturas de malla entre nudos intercalados fue de 4, 5, 6, 7, 8, 12, 14, 16 y 20 cm (Figura 2.1). El mismo fue calado en forma perpendicular a la costa por un período de 43-45 horas y la recolección de las capturas se realizó cada seis a ocho. La biomasa de peces capturados en las redes fue estandarizada por la captura por unidad de esfuerzo (CPUE; gramos /100 m<sup>2</sup> de redes/hora).

Los peces recolectados en cada estación y fecha de muestreo se procesaron registrando las siguientes variables: peso total, longitud estándar, altura máxima, sexo, estadio de desarrollo gonadal macroscópico. La clasificación macroscópica de los estados de desarrollo gonadal correspondió a las siguientes categorías codificadas en números romanos minúscula: virginal (I); reposo (II); inicio maduración en hembras o inicio actividad en machos (III); maduración o actividad (IV); desove o espermiación (V); post-desove o post-espermiación (VI) (Figura 2.2: a-g ) (Vazzoler *et al.*, 1996).

Las diferencias en la proporción de sexos de la población de *L. obtusidens* entre períodos de tiempo se verificaron mediante una prueba de chi cuadrado ( $\chi^2$ ).



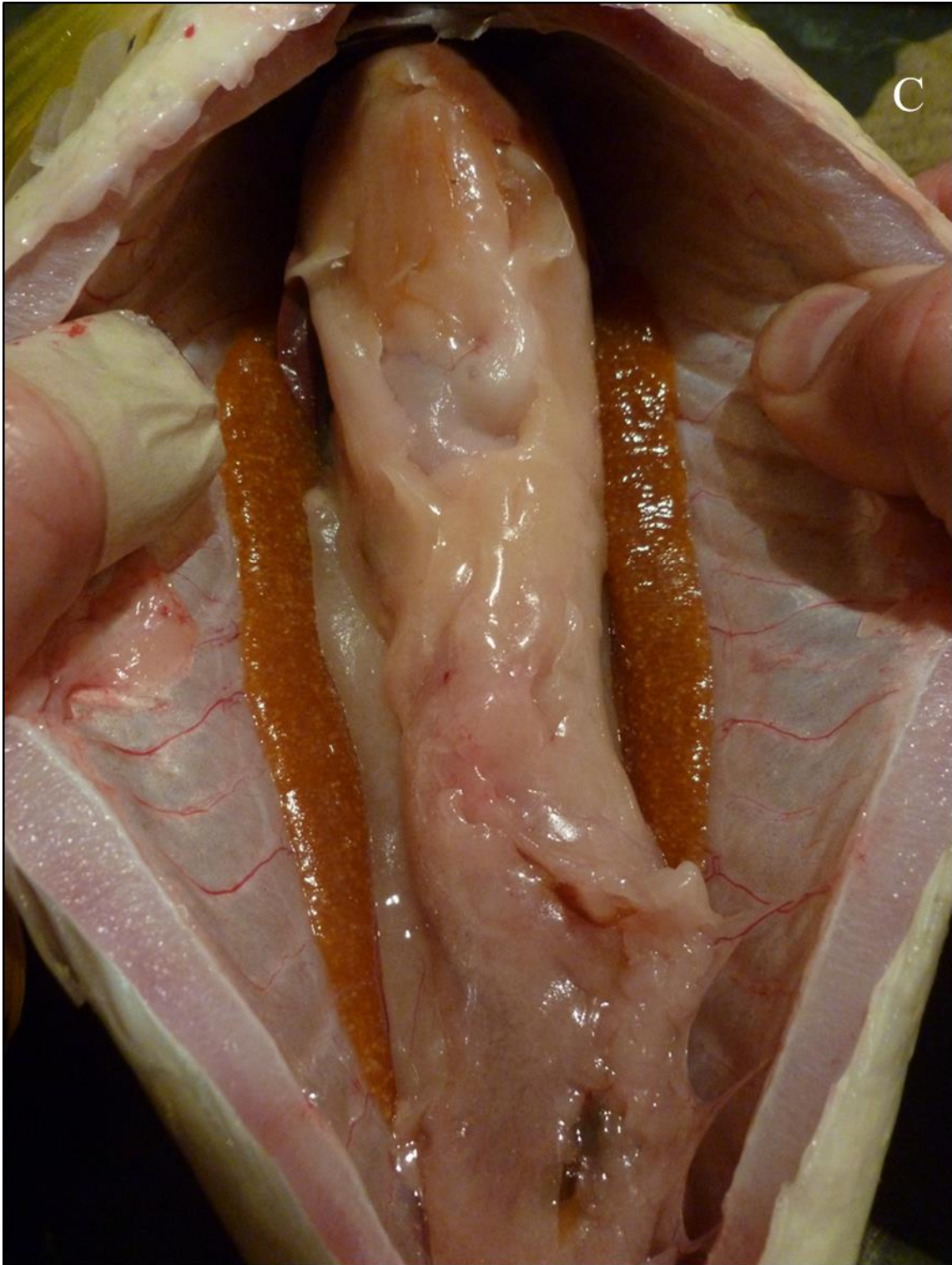
**Fig 2.1.** Ejemplar de *Leporinus obtusidens* (Bloch 1728) capturado por una red agallera en el río Alto Paraná, Corrientes Argentina.



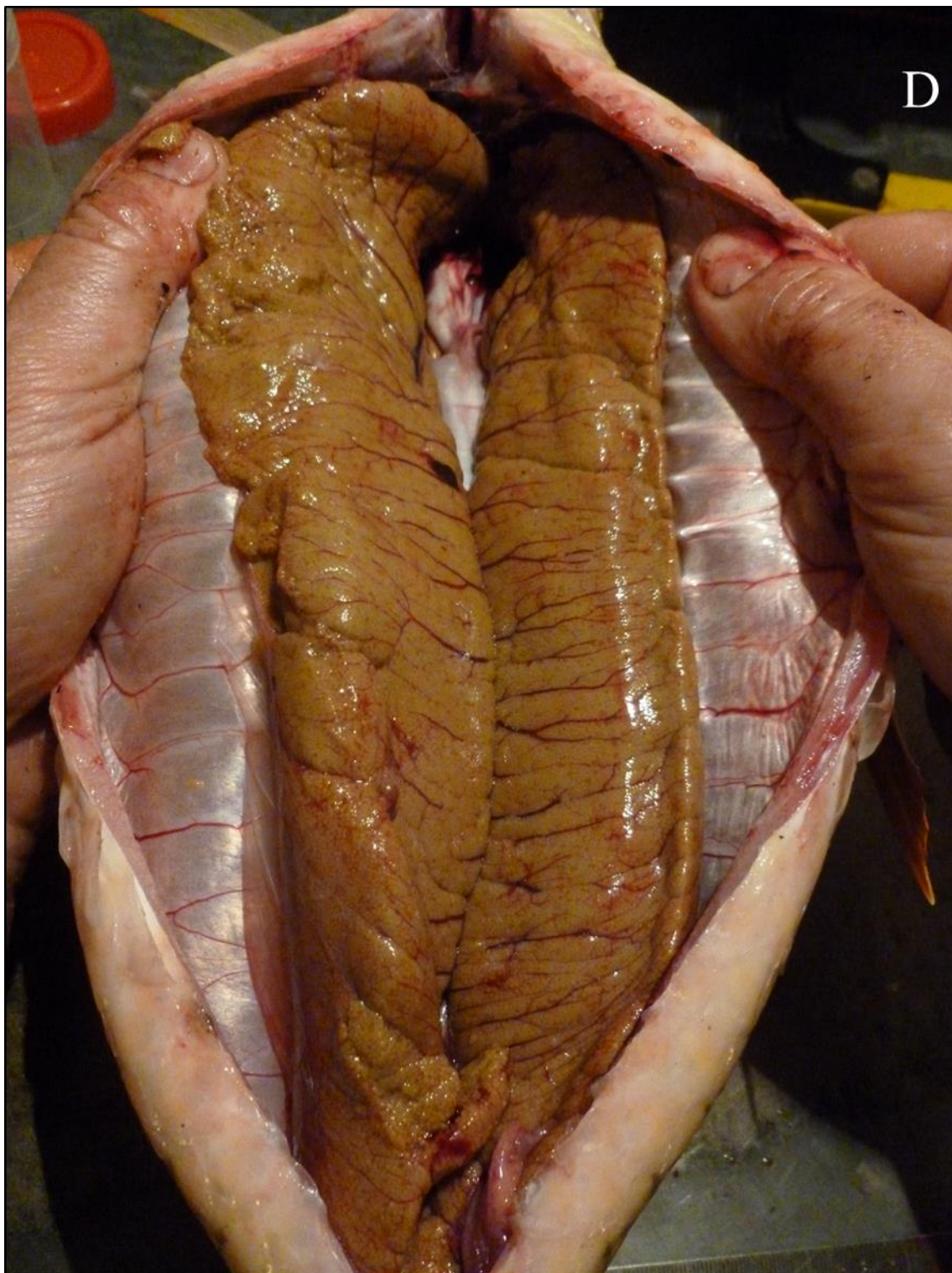
**Fig. 2.2. a** Fotografía macroscópica de una hembra virginal de *Leporinus obtusidens*.



**Fig. 2.2.b** Fotografía macroscópica de una hembra en reposo de *Leporinus obtusidens*,



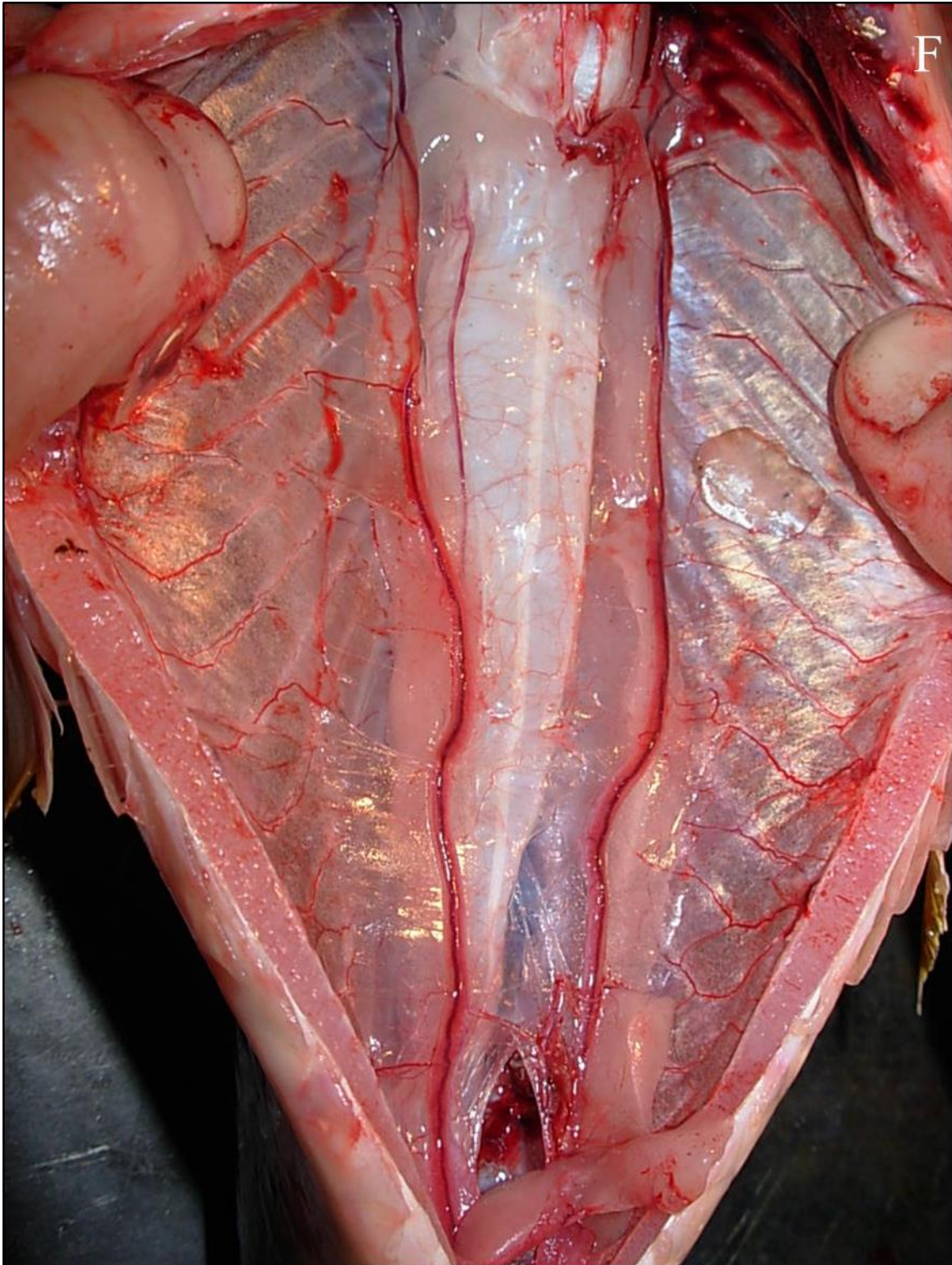
**Fig. 2.2. c** Fotografía de *Leporinus obtusidens*, hembra en Inicio de Maduración.



**Fig. 2.2.d** Ejemplar de hembra en Maduración de *Leporinus obtusidens*.



**Fig. 2.2.e** Fotografía del estadio gonadal macroscópico de un ejemplar hembra en Regresión de *Leporinus obtusidens*.



**Fig. 2.2. f** Fotografía del estado gonadal de un ejemplar macho en Reposo (se observan edemas en la imagen producto de las lesiones ocasionadas por las redes agalleras)



**Fig. 2.2. g** Fotografía de un individuo macho en Reposo de *Leporinus obtusidens*.

La talla de primera maduración gonadal, en la que el 50% de los individuos presentan maduración, fue estimada mediante regresión logística a partir de la distribución de frecuencias relativa de peces virginales y maduros estimada en machos y hembras, usando la longitud estándar como variable regresora.

Los análisis de variaciones temporales tanto en la actividad reproductiva como en la talla de primera maduración fueron realizados en tres periodos de tiempo (1993-1997; 1998-2009; 2010-2015) con el fin de poder realizar comparaciones con los resultados de alimentación presentados en el capítulo 1 que permitan inferir posibles respuestas al aumento de biomasa de boga en este tramo del río.

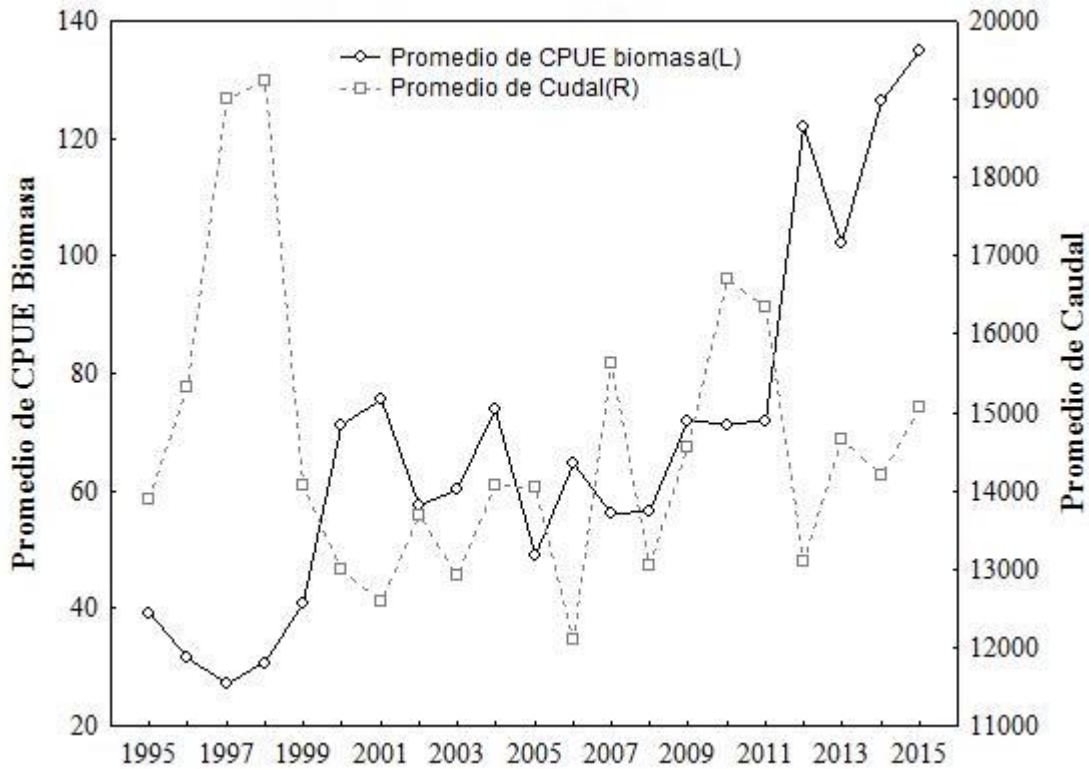
Las relaciones entre la biomasa relativa de los juveniles y los atributos del régimen hidrológico se evaluaron utilizando un análisis de regresión lineal múltiple paso a paso, con las variables hidrológicas como predictores de abundancia relativa. La altura del río fue provista por la prefectura Naval Argentina, basado en datos de cinco ciclos hidrológicos (2009-2014). La altura de 2.44 y 3.95 cm fue establecida como el nivel al cual el agua ingresa a la planicie de Ituzaingó e Itá Ibaté respectivamente. Así, el régimen de pulsos fue caracterizado de acuerdo a los siguientes atributos: (i) duración (número de días cuando el nivel hidrométrico fue superior a 2.44 y 3.95); (ii) número de días ininterrumpidos de aguas altas (el período más largo de días continuos con niveles por encima del nivel de desborde); (iii) intensidad (la altura máxima registrada en el período); (iv) retraso en el pulso (número de días entre el 1 de octubre y el comienzo de la creciente).

Todos los análisis fueron realizados con el Software Infostat 2016 con un nivel de significación del 5%.

### 2.3. RESULTADOS

Se observaron variaciones interanuales en el régimen hidrológico entre los años 1995 y 2015. La intensidad del pulso de inundación en el 1998 fue la más importante de los últimos 20 años, tanto en altura del río como en duración de la creciente. El periodo comprendido entre 1995 y 1999 puede ser considerado como “húmedo”. Los años siguientes (2000 y 2009) están caracterizados por una etapa de escasas precipitaciones y aguas bajas, cuyo nivel medio inferior se registró en el 2006. Posteriormente se observó un incremento del nivel hidrométrico de corta duración en el 2007. Un nuevo periodo de aguas altas comenzó a finales del 2009 con picos de intensidad en el mes de octubre y cuya duración se extendió hasta el invierno de 2010.

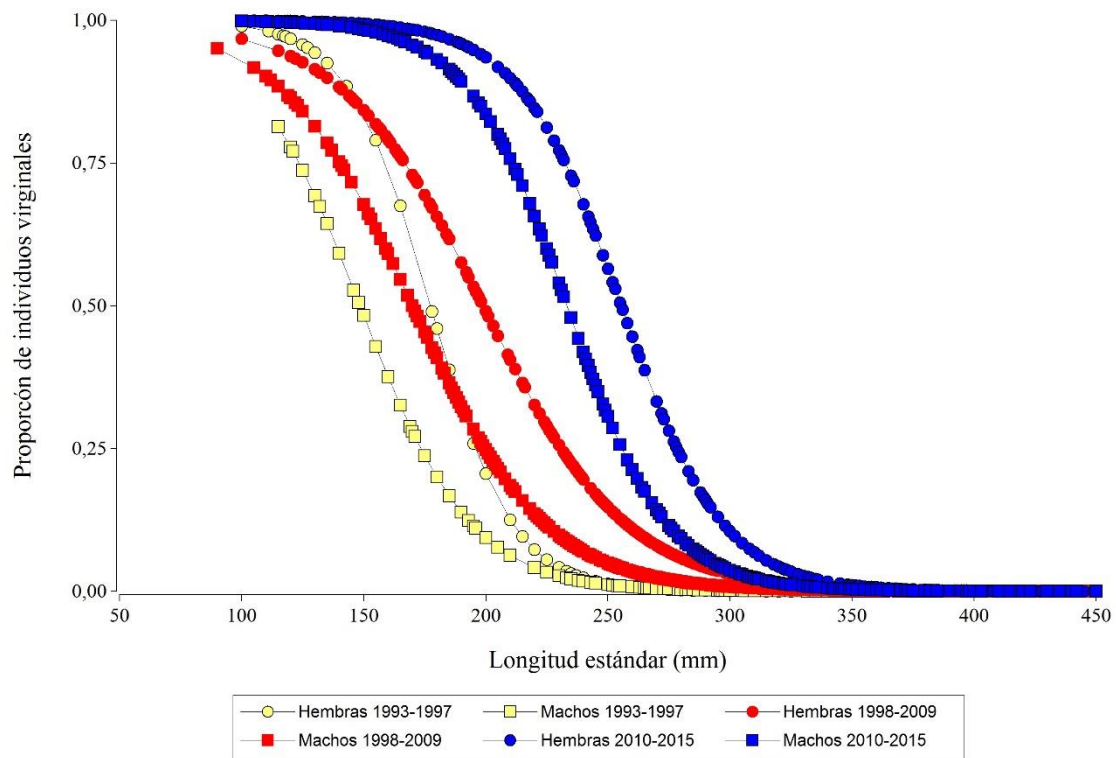
Fueron colectados durante el periodo estudiado 6996 peces. Se observa en los datos de captura por unidad de esfuerzo expresados en biomasa una marcada tendencia hacia valores mayores en los últimos años de estudio. La biomasa de *Leporinus obtusidens* estimada, como porcentaje del total de la ictiofauna, registró valores de 3% aproximadamente desde 1995 hasta 1999. En el 2000 se observa un aumento y se mantiene con oscilaciones de alrededor del 10% hasta el 2011 donde comienza a aumentar y mantiene valores cercanos al 13% hasta el 2015. (Figura 2.3).



**Fig. 2.3** Variaciones espaciales de las capturas por unidad de esfuerzo (CPUE) en biomasa (gramos /100m<sup>2</sup> de redes/hora) y los valores de caudal erogados por la represa Yacyretá (m<sup>3</sup> seg<sup>-1</sup>).

Del total de peces capturados, se pudo determinar el sexo de 6413 ejemplares, 3259 hembras y 3154 machos. Las hembras prevalecieron en todos los períodos estudiados, y la proporción de sexos tuvo diferencias significativas entre los ciclos. La mayor diferencia se observó en el período 2010-2015 ( $p=0.0268$ ).

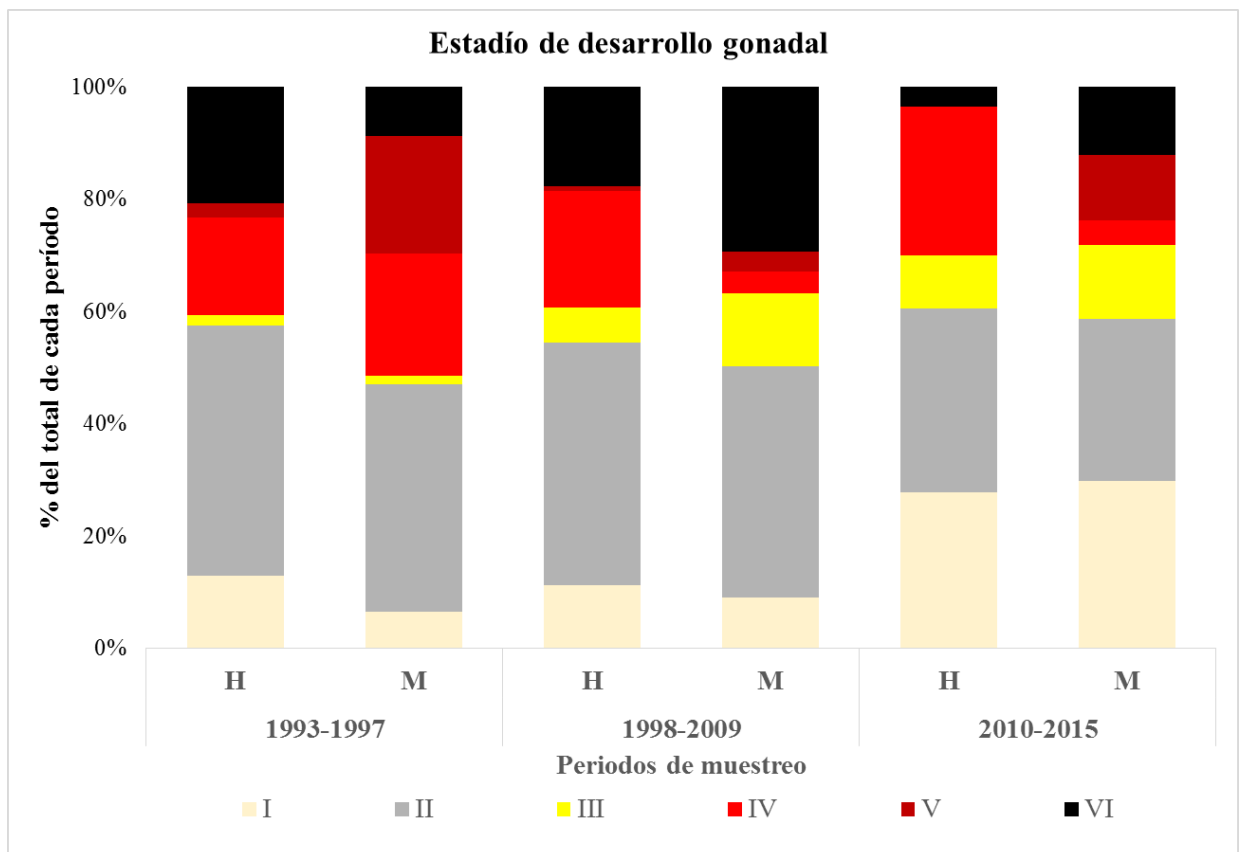
La longitud de la primera maduración gonadal aumentó del primero al último período analizado. En los primeros años de muestreo (1993-1997) fue de 15 cm para los machos y 19 cm para las hembras; en el periodo de 1998-2009 varió a 18 y 22 cm respectivamente. Finalmente en el último periodo analizado (2010-2015) cerca del 50% de las hembras maduras tuvieron 25 cm de longitud estándar, mientras que el 50 % de los machos maduros tuvieron 29 cm de longitud estándar. (Figura 2.4).



**Fig. 2.4** Longitud en mm a la primera maduración gonadal en machos y hembras de *L. obtusidens* en los tres períodos de estudio.

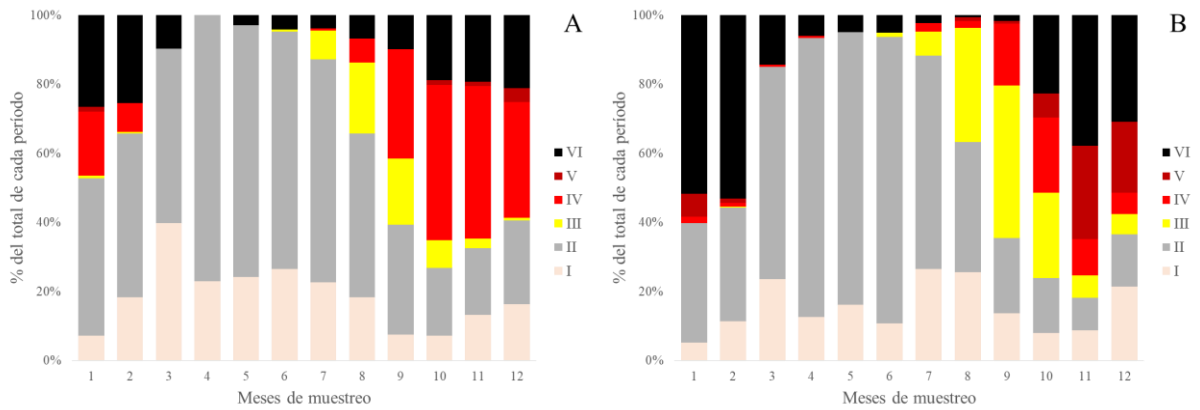
Durante todo el período de estudios la boga presentó buena actividad reproductiva (Figura 2.5). Durante todos los ciclos se observaron hembras y machos en desove y espermiación, lo cual sugiere que el área de estudio es utilizado como lugar de reproducción y cría por la boga *Leporinus obtusidens*.

Se destaca que los machos en los estadios IV y V presentaron conjuntamente frecuencias 36.72% en el período entre 1993-1997. Para los períodos siguientes este porcentaje fue inferior a 20%. Por otro lado, machos y hembras virginales presentaron mayor porcentaje (superior a 28%) en el último período de estudios.



**Fig. 2.5** Estadio de desarrollo gonadal macroscópico en machos (M) y hembras (H) de *L. obtusidens* durante el periodo de estudio. I = Virginal; II = reposo; III = inicio maduración en hembras o inicio actividad en machos; IV = maduración o actividad; V = desova o espermiación; VI = post-desova o post-espermiación.

La actividad reproductiva de *L. obtusidens* en el área de estudio tuvo su inicio en julio-agosto para ambos sexos. El período de desove y espermiación fue más intenso a partir de septiembre y hasta febrero. (Figura 2.6)



**Fig. 2.6** Frecuencia de ocurrencia mensual de los estadios de maduración gonadal en hembras (A) y en machos (B) de *Leporinus obtusidens*. I = Virginal; II = reposo; III = inicio maduración en hembras o inicio actividad en machos; IV = maduración o actividad; V = desove o espermiación; VI = post-desove o post-espermiación. Los números del 1 al 12 corresponden de forma consecutiva a los meses del año (enero-diciembre).

Los resultados de los atributos hidrológicos evaluados en cinco periodos consecutivos se encuentran resumidos en la tabla 2.1. La abundancia relativa de juveniles en el período analizado, fue mayor en coincidencia con la creciente, (período 2009-2010) lo cual favorece la supervivencia y el desarrollo de juveniles de boga. Las menores capturas se registraron en el período de aguas bajas (2011-2014), estos resultados resaltan la importancia de los pulsos de inundación en el desarrollo inicial de estos peces.

**Tabla 2.1.** Atributos hidrológicos utilizados para evaluar la relación con la captura de juveniles desde 2010-2014. El sitio Ita corresponde al punto 2 de muestreo. Itu corresponde al punto 1 de muestreo. Duración (número de días cuando el nivel hidrométrico fue superior a 2.44 y 3.95); número de días ininterrumpidos de aguas altas (el período más largo de días continuos con niveles por encima del nivel de desborde); intensidad: (la altura máxima registrada en el periodo); delay: retraso en el pulso (número de días entre el 1 de octubre y el comienzo de la creciente).

Años	sitio	Desborde	Duración	Nº días inin	Intens	delay	1/(delay+1)	CPUE	CPUE relativa
2009 2010	Ita	3.95	166	93	6.1	0	1	4.781.626.835	0.825992258
2010 2011	Ita	3.95	54	31	5.05	73	0.013513514	0.663139329	0.114552635
2011 2012	Ita	3.95	27	10	4.75	233	0.004273504	0.164609053	0.028435051
2012 2013	Ita	3.95	17	8	6.64	161	0.00617284	0	0
2013 2014	Ita	3.95	27	13	6.59	214	0.004651163	0.179573513	0.031020056
2009 2010	Itu	2.44	248	96	4.38	0	1	3.528.407.367	0.924578211
2010 2011	Itu	2.44	33	22	3.28	74	0.013333333	2.392.675.715	0.062697291
2011 2012	Itu	2.44	18	6	3.1	252	0.003952569	0	0
2012 2013	Itu	2.44	7	7	4.88	266	0.003745318	0.485596707	0.012724498
2013 2014	Itu	2.44	18	9	4.82	248	0.004016064	0	0

La captura de ejemplares juveniles tuvo una fuerte correlación con el tiempo transcurrido entre el inicio de las crecientes y el 1 de octubre ( $p=0.0001$ ) y la duración de los pulsos de inundación ( $p=0.0034$ ). Las variables hidrológicas que no tuvieron correlación con la CPUE fueron intensidad de la creciente (0.8548) y días ininterrumpidos de nivel hidrológico por encima de la línea de desborde (0.0063). Sin embargo, en un primer análisis se probaron todas las variables independientes por separado contra la CPUE relativa, descartando de esta manera la intensidad como un atributo importante en el reclutamiento. En un análisis posterior, se prueban solo las variables seleccionadas y se descartó la variable días ininterrumpidos puesto que explica la misma variación que duración, lo cual evidencia que ambas variables se encuentran fuertemente correlacionadas.

## 2.4. DISCUSIÓN

En el presente estudio las hembras fueron más abundantes que los machos, especialmente en el último período. Esta predominancia de las hembras tal vez esté relacionada con las condiciones favorables del ambiente para la reproducción, sobre todo cuando la disponibilidad de alimento es abundante (Viana *et al.*, 2014). Una alta proporción de hembras en las poblaciones es usualmente considerada una estrategia para el crecimiento poblacional rápido y ocurre generalmente cuando existe una alta disponibilidad de alimento (Cetra *et al.*, 2011; Fernandez *et al.*, 2003).

Los ciclos naturales del régimen hidrológico juegan un papel fundamental en los atributos biológicos de los peces neotropicales, como la maduración gonadal, migración, desove, desarrollo, crecimiento y alimentación de los juveniles (Welcomme, 1979; Lowe-McConnell, 1987; Junk *et al.*, 1989; Winemiller, 1989; Machado-Allison, 1990; Agostinho, 1993; 1995; Vazzoler, 1996; Gomes y Agostinho, 1997). La regulación de los caudales por parte de las represas ubicadas aguas arriba produce modificaciones en la estructura y la función de la planicie de inundación del Río Paraná (Agostinho *et al.*, 2000, 2003). Muchas especies se ven directamente afectadas por las represas porque impiden o retrasan la migración aguas arriba para el desove, afectando el ciclo reproductivo (Agostinho *et al.*, 2016). Sin embargo, los resultados del presente trabajo evidencian que Las variaciones anuales en el régimen hidrológico tienen impactos evidentes sobre la biomasa de esta especie, la cual es significativamente mayor luego de las inundaciones extraordinarias. En los últimos años la boga *Leporinus obtusidens* presentó picos de biomasa y de reclutamientos exitosos luego de las crecientes, especialmente en el año 1998, posteriormente la biomasa de la boga desciende gradualmente con leves oscilaciones hasta 2009-2010, cuando luego del excelente

reclutamiento de la especie se observa que la biomasa comienza a elevarse en 2010-2011. Estos resultados son coincidentes con los observados en el Paraná Superior, donde se registraron picos de abundancia de juveniles en períodos de aguas altas (Agostinho *et al.*, 2001). En esos casos, el agua que viene bajando después de una creciente acarrea gran número de juveniles hacia el canal principal (Agostinho *et al.*, 2005).

En el período marcado por un prolongado estiaje, en el cual no hubo estímulo para el desove, se pudo observar una buena proporción de individuos en estadio VI. Se podría tratar de ejemplares en los que la reproducción no tuvo lugar y se encontraban en proceso gradual de reabsorción gonadal (Bechara *et al.*, 2001). Además, se observó un marcado aumento de ejemplares virginales en el período caracterizado por niveles hidrométricos altos, lo cual podría sugerir la relación entre estos eventos.

Desde el punto de vista de la biología pesquera, la reproducción de los individuos de una especie es interesante principalmente para la determinación de sexos, la talla o la edad a la primera maduración y los lugares de puesta (Guerra-Sierra y Sanchez Lizaso, 1998). En las latitudes donde las fluctuaciones estacionales en la temperatura son pequeñas, la creciente es el principal estímulo para la reproducción. Cuando los pulsos de inundación son pequeños o ausentes pueden limitar o incluso frustrar el proceso de reproducción (Agostinho *et al.*, 2004b). Es importante resaltar que en líneas generales el sistema de pulsos de sequía-inundación característico de los ríos de la región se mantuvo en el área de estudios. Esta afirmación se relaciona con una de las características más importantes del sistema, la conectividad entre el cauce principal y el valle de inundación. Los pulsos de inundación resultan indispensables para el reclutamiento exitoso de la mayoría de las especies de interés ecológico, deportivo y comercial, como la boga. Los períodos que se caracterizan por la ausencia de picos de inundación en primavera-verano

pueden interferir marcadamente en la inducción de los desoves, los cuales se desencadenan con el inicio de la crecienta (Bechara *et al.*, 2001). El período reproductivo de la boga comienza, como en otras especies, en forma temprana, iniciando el proceso de maduración hacia los meses de agosto-septiembre (Bechara *et al.*, 2001). El análisis temporal de los estadios de desarrollo gonadal tanto en hembras como en machos permite evidenciar que esta especie presentó actividad reproductiva en todos los períodos. Además, la alta proporción de juveniles capturados luego de la crecienta 2009-2010, evidencian el aumento de la actividad reproductiva durante los períodos de aguas altas. Estos resultados son coincidentes con los observados en África (Paugy, 2002) y en el tramo del Superior Paraná (Agostinho *et al.*, 2004a; Suzuki *et al.*, 2004). Por otra parte, estudios realizados en sábalo (*Prochilodus lineatus*) evidenciaron que el fotoperíodo estimula el desarrollo gonadal, pero la ausencia o el retraso de flujos de inundación inducen a la reabsorción gonadal (Agostinho *et al.*, 1993, 2007). Adicionalmente, si el nivel del agua aumenta y seguidamente decrece, como es observado en los ríos represados, las especies que migran y desovan tempranamente sufren un ciclo reproductivo totalmente fallido (Oliveira *et al.*, 2015). En este sentido es fundamental destacar la importancia de las zonas con planicie de inundación en este trecho del río Alto Paraná puesto que funcionan como áreas de gran importancia en el mantenimiento de poblaciones, sobre todo de aquellas especies que ya fueron eliminadas o se encuentran críticamente reducidas en los tramos superiores, como el caso de la boga (Agostinho *et al.*, 2008).

La longitud a la primera madurez gonadal (L50) estimada para *L. obtusidens* presentó cambios entre los distintos períodos de estudio, observándose un aumento gradual de la misma en ambos sexos. Estos resultados posiblemente este relacionados con

cambios en los requerimientos energéticos en relación al tamaño de cuerpo; además los niveles de proteína en la dieta ejercen una fuerte influencia en el tamaño de la primera maduración de los peces (Al Hafedh *et al.*, 1999). En los tres periodos analizados, las hembras alcanzaron mayor tamaño que los machos posiblemente debido a la necesidad de acumular más energía para la reproducción (Marcucci *et al.*, 2005). La talla estimada, además, es superior de las observadas por otros autores en el embalse de la represa Yacyretá (Araya *et al.*, 2005). El tamaño al principio de la madurez gonadal es sensible en el ciclo de vida de los animales, la influencia genética en la delimitación de este parámetro sugiere que puede ser un factor de carácter adaptativo importante (Schaffer, 1974). Esta información se convierte en Modelo de evaluación de las poblaciones y también como referencia para la regulación de la pesca. El aumento de la talla de primera maduración en los últimos años sugiere que las reglamentaciones para la pesca deben ser evaluadas de manera periódica para evitar la captura de ejemplares juveniles, considerando la importancia de esta especie en las pesquerías regionales.

Por otra parte, el reclutamiento exitoso de juveniles se da en períodos de aguas altas, puesto que la planicie de inundación aporta refugio y alimento para las etapas tempranas de desarrollo (Agostinho *et al.*, 2004<sup>a</sup>; Suzuki *et al.*, 2009). Los resultados demuestran que existe variabilidad en la respuesta de *L. obtusidens* con respecto a los diferentes atributos hidrológicos. La estación en la cual tiene lugar el pico de inundación es la variable más predictiva del éxito en el reclutamiento de esta especie, lo cual se evidenció al analizar la correlación entre el retardo del inicio de la creciente con respecto al 1 de octubre y la cantidad de juveniles. Además, la reproducción exitosa en estas especies se da cuando la creciente tiene una duración superior a 75 días, como en el año 1998 (Agostinho *et al.*, 2005). En concordancia con lo antes expuesto, la supervivencia

de las especies reofílicas depende de la conectividad entre el valle de inundación y el canal principal. Las zonas ubicadas aguas abajo de Yacyretá juegan un papel crucial, ya que es en las planicies inundadas donde las larvas y juveniles de la mayoría de las especies encuentran alimento y refugio y se desarrollan durante sus primeros años de vida. Similares observaciones se hicieron en el tramo Superior del Paraná, donde se observó una fuerte correlación entre la captura de juveniles de *L. obtusidens*, *L. elongatus*, *Pseuplatystoma coruscans* y *P. lineatus* y la duración de las crecientes (Oliveira *et al.*, 2015). El ciclo hidrológico 2009-2010 representa un periodo excepcional de creciente en el río Paraná, donde el desborde del agua duró 268 en Ituzaingó y 196 días en Itá Ibaté, de los cuales, en promedio, fueron 95 días de creciente ininterrumpida. Esta creciente extraordinaria resultó en un alto reclutamiento no solo de boga sino también de otras especies de importancia económica como el sábalo (*Prochilodus lineatus*), el dorado (*Salminus brasiliensis*) y el salmón (*Brycon orbignyanus*) (Sánchez *et al.*, 2011).

Las especies que son estrictamente dependientes de la duración de las crecientes como el salmón, presentan un fuerte declive en sus poblaciones lo cual lo llevo a figurar en la lista de especies en peligro de extinción (Abilhoa y Duboc 2004; Agostinho *et al.*, 2008). Además, se observó una marcada disminución en las tallas máximas de los ejemplares en los últimos años (Oliveira *et al.*, 2015). La sobrepesca, el control artificial de los caudales y la carencia de vegetación riparia son los principales factores que llevaron al declive de estas poblaciones (Agostinho *et al.*, 2008). Otras especies de importancia económica como el dorado están siendo catalogadas como vulnerables en el tramo Superior del Paraná (Abilhoa y Duboc 2004). Sin embargo, el manejo de los caudales que son erogados por las represas tienen un gran potencial para reducir los impactos sobre los ensambles de peces y reestablecer las poblaciones de las especies

migratorias de larga distancia (Agostinho *et al.*, 2005). La zona de estudio y hasta el tramo que va hasta la desembocadura del Río de La Plata, representan el tramo libre de repesas más extenso, lo cual lo convierte en una región prioritaria para la conservación de especies que migran largas distancias y son altamente vulnerables a los pulsos naturales de inundación. Por otra parte, la eficacia en el manejo de caudales requiere información detallada sobre el efecto que producen en la comunidad acuática (Agostinho *et al.*, 2005). En la zona de estudios esta información sigue siendo muy escasa, por lo cual resulta indispensable crear líneas prioritarias de investigación que apunten a preservar la biodiversidad del Paraná.

## 2.5. BIBLIOGRAFÍA

- Abilhoa, V. & Duboc, L. F.; 2004. Peixes. In Mikich, S. B. & Bérnils, R. S. (Eds.). Livro vermelho da fauna ameaçada do Estado do Paraná. Curitiba: Instituto Ambiental do Paraná. p. 581-677.
- Agostinho, A. A.; Gomes, L. C.; Santos, N. C. L.; Ortega, J. C. G.; Pelicice, F. M. 2016. Fish assemblages in Neotropical reservoirs: colonization patterns, impacts and management. *Fish Res* 173:26–36.
- Agostinho, A. A.; Gomes, L. C.; Suzuki, H. I.; Júlio, H. F. JR .2003. Migratory fishes of 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, A. A.; Gomes, L. C.; Veríssimo, S. & Okada, E. K.; 2004a. Flood regime, dam regulation and fish in Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, vol. 14, no. 1, p. 11-19.
- Agostinho, A. A.; Gomes, L. C. & Zalewski, M. 2001. The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the Upper River Paraná. *Ecohydrol. Hydrobiol.*, vol. 1, no. 1-2, p. 209-217.
- Agostinho A. A.; Júlio JR. HF .1999. Peixes da Bacia do Alto Rio Paraná. In: Lowe-McConnel RH (ed) Vazzoler AEAM, Agostinho AA, Cunningham PTM (trans.) *Estudos Ecológicos de Comunidades de Peixes Tropicais*. EDUSP: São Paulo, pp: 374–400.
- Agostinho, A. A.; Pelicice, F. M. & Gomes, L. C. 2008. Dams and the Fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Brazilian Journal of Biology*, vol. 68, 1119-1132.

- Agostinho, A. A.; Pelicice, F. M.; Petry, A. C.; Gomes, L. C. & Júlio Jr., H. F. 2007. Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, vol. 10, no. 2, p. 174-186.
- Agostinho, A. A.; Thomaz, S. M. & Gomes, L. C. 2004b. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology and Hydrobiology*, vol. 4, no. 3, p. 255-268.
- Agostinho, A. A.; Thomaz, S. M. & Gomes, L. C. 2005. Conservation of the biodiversity of Brazil's Inland Waters. *Conservation Biology*, vol. 19, no. 3, p. 646-652.
- Agostinho, A. A.; Thomaz, S. M.; Minte-Vera, C. V.; Winemiller, K. O. 2000. Biodiversity in the high Parana' River floodplain. In: *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation*, Vol. 1 Gopal B, Junk WJ, Davis JA (eds). Backhuys Publishers: Leiden, The Netherlands; 89–118.
- Agostinho, A. A.; Vazzoler, A.; Gomes, L. C. & Okada, E. K. 1993. Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* en distintas fases del ciclo de vida, en la planicie de inundación del alto río Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brasil. *Revue D'Hydrobiologie Tropicale*, vol. 26, no. 1, p. 79-90.
- Agostinho, A. A.; Vazzoler, A. E. & Thomaz, S.M. 1995. The High River Paraná Basin: Limnological and Ichthyological Aspects. In: Tundisi, J.G., Bicudo, C.E., Tundisi Matsumura., T. (Eds.), *Limnology in Brasil*. Rio de Janeiro, pp. 57–103.
- Al Hafedh, Y. S.; Siddiqui, A. Q.; Saiady, M. Y. 1999. Effects of dietary protein levels on gonad maturation, size and age at first maturity, fecundity and growth of Nile tilapia. *Aquac. Int.* 7, 319–332.
- Araya, P. R.; Agostinho, A. A. & Bechara, J. A. 2005. The influence of Dam construction on a population of *Leporinus obtusidens* (Valenciennes, 1847) (Pisces, Anostomatidae) in the Yacyretá Reservoir (Argentina). *Fisheries Research* 74, 198-209.

- Bailly, D.; Agostinho, A. A.; & Suzuki, H. I. 2008. Influence of the flood regime on the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiabá River, Upper Pantanal, Brazil. *Rivers Research and Applications* 24, 1218–1229.
- Baumgartner, G.; Nakatani, K.; Gomes, L. C.; Bialecki, A.; Sanches, P. V. & Makrakis, M. C. 2004. Identification of spawning sites and natural nurseries of fishes in the upper Paraná river, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*, vol. 71, no. 2, p. 115-125.
- Bechara, J.A.; Roux, J.P.; Terraes J.C.; González A.; Sánchez, S.; Toccalino P. & Ortiz J. 2001. Evaluación de los recursos pesqueros aguas abajo de la represa. Informe final presentado por el Instituto de Ictiología del Nordeste de la Facultad de Ciencias Veterinarias de la UNNE a la Entidad Binacional Yacyretá, Convenio EBY-UNNE, Acta Complementaria N° 9, Corrientes, Argentina.
- Bechara J. A.; Ruiz Díaz F. J. 2004. Effects of mean annual discharge and dam regulation on fish biomass in the High Paraná River (Argentina), p 95-101. In: D. García de Jalón, P. Vizcaíno Martínez (Eds.), *Proceedings of the Fifth International Symposium on Ecohydraulics. Aquatic habitat analysis and restoration*. España.
- Braga, F. M. S. 2001. Reprodução de peixes (Osteichthyes) em afluentes do reservatório de Volta Grande, Sudeste do Brasil. *Iheringia*, 91: 67-74.
- Cetra, M.; Rondineli, G. R.; Souza, U. P. 2011. Compartilhamento de recursos por duas espécies de peixes nectobentônicas de riachos na bacia do rio Cachoeira (BA). *Biota Neotropica*, v. 11, n. 3, p. 1-9.
- Espínola, L. A.; Amsler, M. L.; Paira, A. R.; Drago, E. E.; Blettler, M. C. M.; Agostinho, A.A. 2014. Effects of decadal changes in the hydrological regime of the middle reach of the Paraná River (Argentina) on fish densities. *Environmental Biology of Fishes* 97: 757–771.
- Fernandes, R.; Agostinho, A. A.; Ferreira, E. A.; Pavanelli, C. S.; Suzuki, H. I.; Lima, D. P. & Gomes, L. C. 2009. Effects of the hydrological regime on the ichthyofauna of

riverine environments of the upper Paraná River floodplain. *Brazilian Journal of Biology* 69 (Suppl. 2), 669–680.

Fernandez, F. A. S.; Barros, C. S.; Sandino, M. 2003. Razões sexuais desviadas em populações da cuíca *Micoureus demerarae* em fragmentos de Mata Atlântica. *Natureza & Conservação*, v. 1, n. 1, p. 21-27.

Godoy, M. P. 1975. Peixes do Brasil, subordem Characoidei: Bacia do rio Mogi Guaçu, Piracicaba, Brasil. Piracicaba: Editora Franciscana. 216p.

Gomes, L. C. & Agostinho, A. A. 1997. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steidachner, in upper Paraná river, Brazil. *Fisheries Management and Ecology*, vol. 4, no. 4, p. 263-274.

Guerra-Sierra, A. & Sánchez-Lizaso, J.L. 1998. Fundamentos de explotación de recursos vivos marinos. Acribia, S.A., Saragossa.

Humphries, P.; King, A.J. & Koehn, J.D. 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.

Junk, W. J.; Bayley, P. B.; Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. En D.P. Dodge (ed). *Proceeding of the International Large River Symposium*. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 160: 110-127.

Lowe McConnell, R. H. 1987. *Ecological Studies in Tropical Fish Communities*. Cambridge University Press: London.

Machado Allison, A. 1990. Ecología de los peces de las áreas inundables de los llanos de Venezuela. *Interciencia* 14: 411–423.

Marcucci, K. M. I.; Orsi, M. L.; Shibatta, O. A. 2005. Abundância e aspectos reprodutivos de *Loricariichthys platymetopon* (Siluriformes, Loricariidae) em quatro trechos da represa Capivara, médio rio Paranapanema. *Série Zoologia*, v. 95, n. 2, p. 197-203.

- Nakatani, K.; Baumgartner, G.; Cavicchioli, M. 1997. Ecología de ovos e larvas de peixes. In *A Planície de Inundação do alto rio Paraná: Aspectos Físicos, Biológicos e Socioeconômicos*, Vazzoler AEAM, Agostinho AA, Hahn NS (eds). EDUEM: Maringá; 281–306.
- Oliveira, A.G.; Suzuki, H. I.; Gomes, L. C.; Agostinho, A.A. 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. DOI 10.1007/s10641-014-0361-5.
- Okada, E. K.; Agostinho, A. A. & Gomes, L.C. 2005. Spatial and temporal gradients in artisanal fisheries of a large Neotropical reservoir, the Itaipu, Brazil. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 62, no. 3, p. 714-724.
- Pelicice, F.M.; Agostinho, A. A. & Gomes, L. C. 2005. Biodiversidade e conservação de peixes na planície de inundação do alto rio Paraná. *Caderno de Biodiversidade*, vol. 5, no. 1, p.34-44.
- Paugy, D. 2002. Reproductive strategies of fish in a tropical temporary stream of the Upper Senegal basin: Baule´ River in Mali. *Aquatic Living Resources* 15: 25–35.
- Richards, K.; Brasington, J.; Hughes, F. 2002. Geomorphic dynamics of floodplains: ecological implications and a potential modelling strategy. *Freshw Biol* 47:559–579.
- Rossi, L.; Cordivola, E.; Parma, M. E. 2007. Fishes. In: Iriondo MH, Paggi JC, Parma MJ (eds) *The Middle Paraná River: limnology of a subtropical wetland*. Springer Verlag, Berlin, pp 305–325.
- Sánchez, S.; González, A.O.; Roux, J.P.; Ruiz Díaz, F.J.; Santinón, J.J.; Flores Quintana, C.I.; Hernández, D.R.; Soneira, P.; Arbués, M. & Domitrovic, H.A. 2011. Evaluación de los Recursos Pesqueros Aguas Abajo de la Represa de Yacyretá. Período Agosto 2010-Julio 2011. Informe final presentado por el Instituto de Ictiología del Nordeste de la Fac, de Ciencias Veterinarias de la UNNE a la Entidad

Binacional Yacyretá, Convenio EBY-UNNE, Acta Complementaria N° 21, Corrientes, Argentina.

Schaffer, W. M. 1974. "Selection for optimal life histories: the effects of age structure," *Ecology*, vol. 5, pp. 291–303.

Souza Filho, E. E.; Rocha, P. C.; Comunello, E. & Stevaux, J. C. 2004. Effects of the Porto Primavera Dam on physical environment of the downstream floodplain. In THOMAZ, SM., AGOSTINHO, AA. and HAHN, NS. (Eds.). *The Upper Paraná River and its floodplain: physical aspects, ecology and conservation*. Leiden: Backhuys Publishers. p. 55-74.

Suzuki, H. I.; Agostinho, A. A.; Bailly, D.; Gimenes, M. F.; Júlio-JR, H. F. & Gomes, L. C. 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. *Brazilian Journal of Biology* 69 (Suppl. 2), 649–660.

Suzuki, HI.; Vazzoler, A. E. A. M.; Marques, E. E.; Lizama, M. A. P. & 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*. Leiden: Backhuys Publishers. p. 271-291.

Thomaz, S. M.; Bini, L. M.; Bozelli, R. L. 2007. Floods increase similarity among aquatic habitats in river-floodplain systems. *Hydrobiologia* 579:1–13. doi:10.1007/s10750-006-0285-y.

Vazzoler, A. 1996. *Biologia da reprodução de Peixes Teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM. 169p.

Vazzoler, A.; Menezes N. A. 1992. Síntese de conhecimentos sobre o comportamento reprodutivo dos Characiformes da América do Sul (Teleostei, Ostariophysi). *Rev Bras Biol* 52(4):627–640.

Viana, L. F.; Tondato, K. K.; Rondon Suárez, Y. & Lima-Junior, S. E. 2014. Influence of environmental integrity on the reproductive biology of *Astyanax altiparanae* Garutti

Natalia A. Silva – Ecología trófica y dinámica poblacional de la boga *Leporinus obtusidens*, en relación con el régimen hídrico

& Britski, 2000 in the Ivinhema river basin. *Acta Scientiarum. Biological Sciences* v. 36, n. 2.

Winemiller, K. O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81(2):225–241. doi:10.1007/BF00379810.

Welcomme, R. L. 1979. *Fisheries ecology of Floodplain Rivers*. Longman, London.

## **CAPITULO 3**

### **“Patrones poblacionales: evidencias de los cambios temporales en relación a factores ambientales”**

### 3.1. INTRODUCCIÓN

En el río Paraná, las especies migratorias como *L. obtusidens* requieren al menos tres tipos de hábitats para completar el ciclo de vida (Suzuki *et al.*, 2004; Agostinho *et al.*, 2007; Pelicice y Agostinho 2008). Estas especies necesitan un hábitat de desove, (generalmente en la cabecera o tributarios del río), un hábitat para el desarrollo inicial (en el margen y sobre la planicie de inundación del río Paraná) y un hábitat para crecer y alimentarse que abarca toda la cuenca (Suzuki *et al.*, 2009). Debido a los requerimientos mencionados, el éxito en el reclutamiento de las especies migratorias está regulados por el momento, la duración y la intensidad de los pulsos. Esto es mucho más claro si se considera la sincronización entre las fases hidrológicas y los eventos de los ciclos biológicos, como la maduración gonadal, migración, desove y desarrollo de los juveniles (Agostinho *et al.*, 1993; Gomes y Agostinho, 1997; Baily *et al.*, 2008). Las inundaciones aumentan la abundancia de alimento (Junk *et al.*, 1989) por lo cual los desoves durante las inundaciones le otorga cierta ventaja a los juveniles ya que disponen de un suministro de alimento mejorado (Lima Godinho *et al.*, 2010).

Los atributos del régimen hidrológico se vieron modificados a partir de las sucesivas construcciones de represas en la cuenca del Paraná. Como resultado se alteraron la intensidad y la duración de las crecientes lo cual podría verse reflejado en los reclutamientos y la supervivencia de los distintos stocks de peces. Por lo cual estudios intensivos y comparativos entre eventos hidrológicos son necesarios para comprender el rol ecológico y los efectos de los pulsos (Espínola *et al.* 2014). Sin embargo, el único tramo libre de la cuenca del Paraná superior, en Brasil, ha garantizado condiciones ecológicas adecuadas para la cría, alimentación y crecimiento para sostener las

poblaciones explotadas en el embalse de Itaipú, donde la comunidad depende de la pesca comercial ribereña. La gestión pesquera en los grandes ríos de Sudamérica se está convirtiendo en un tema relevante y exigente. Estas cuencas proporcionan una variedad considerable de bienes y servicios ecosistémicos a la sociedad, donde las pesquerías son uno de sus atributos más valiosos (Baigun *et al.*, 2013).

Las estimaciones de edad son una herramienta indispensable para gestionar los recursos pesqueros. Los peces conservan marcas de crecimiento en varias estructuras como escamas, otolitos y huesos (Chambers y Miller, 1995). La búsqueda de alternativas más confiables a la determinación de edades por lectura de escamas llevó a la selección de los otolitos utriculares (lapillii). Sin embargo, estos fueron considerados y descartados por diversos investigadores, aunque posteriormente, los otolitos han sido validados en una gran cantidad de especies (Beamish y McFarlane, 1987; Silva y Stewart 2006).

Los estudios sistematizados de larga duración tienen innumerables ventajas a la hora de explorar las variaciones espaciales y los factores que determinan los procesos de cambios en las poblaciones. El muestreo periódico de reclutamiento ha demostrado ser una herramienta útil en los estudios de dataciones anuales de peces longevos. Este tipo de análisis también denominado «progresión de las clases anuales fuertes», es un método que compara el intervalo entre muestras periódicas (anuales) y el aumento en la edad modal aparente de un pulso de reclutamiento determinado por el recuento de los anillos de crecimiento. Por lo cual los datos obtenidos de este tipo de muestreo sirven para validar las marcas anuales en peces. Además, al tratarse de muestreos de largo plazo permiten comparar diferentes escenarios ambientales lo cual resulta esencial para inferir cuales son los factores ambientales que determinan los reclutamientos exitosos.

Los estudios acerca de la biología reproductiva pueden proveer una contribución importante para la conservación y el manejo de los organismos en diferentes ambientes ya que la reproducción es el momento más importante del ciclo de vida de los peces, y de ello depende el mantenimiento de las poblaciones (Vazzoler, 1996).

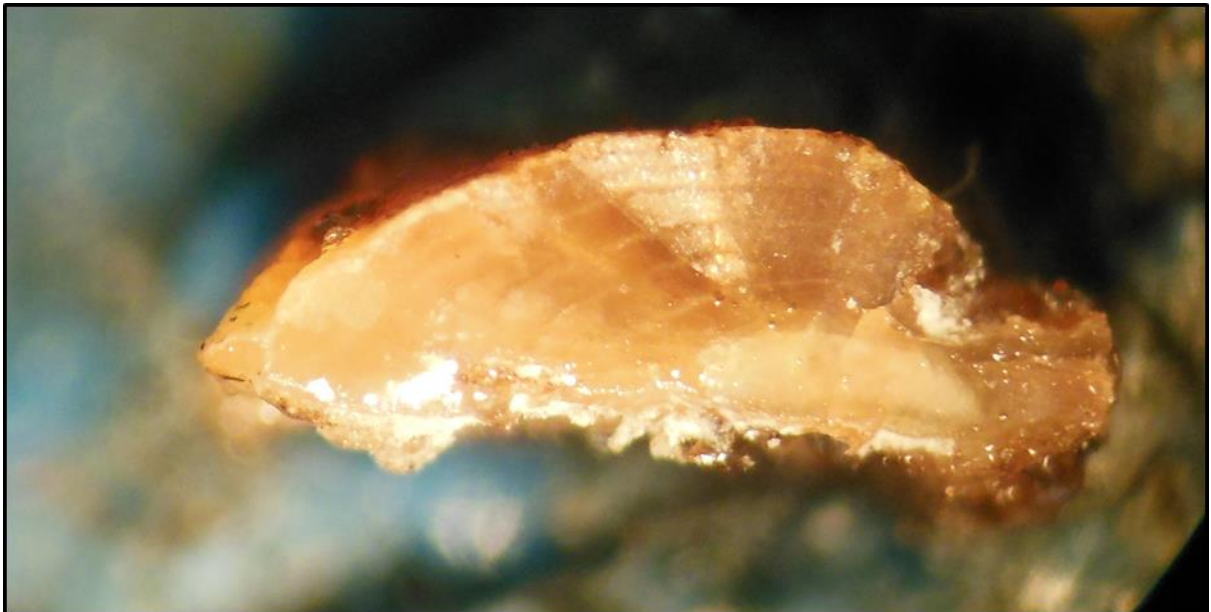
Se proponen como objetivos del presente capítulo:

- Caracterizar la estructura etaria de *L. obtusidens* en este tramo del río.
- Estimar y comparar las curvas de crecimiento poblacionales en dos momentos hidrológicos distintos.
- Explorar las variaciones en biomasa en relación con las variables ambientales.

## 3.2 MATERIALES Y MÉTODOS

### 3.2.1 Muestras de otolitos

Para la datación de edades se utilizaron los peces colectados desde enero de 2004 hasta diciembre de 2015. Los otolitos fueron procesados y leídos siguiendo el procedimiento de Espinach Ros (2008). Un otolito de cada par fue lijado en sección transversal a través del núcleo usando un minitorno con un disco abrasivo marca Shofu. Las superficies pulidas fueron quemadas en una llama de alcohol para producir patrones de bandas diferentes. El quemado parcial permite distinguir con claridad un patrón temporal que alterna bandas translúcidas (crecimiento de invierno de marzo a agosto) y bandas opacas (septiembre a febrero) Fig 3.1. Los otolitos se montaron en plastilina y se colocó una gota de agua en la superficie quemada para mejorar el contraste entre zonas de crecimiento. Los anillos se leyeron utilizando un microscopio estereoscópico (40X).



**Fig 3.1** Marcas anuales de crecimiento en corte transversal de otolito de *Leporinus obtusidens* (40x; 6 marcas).

Con el objetivo de estimar los parámetros de crecimiento, se aplicó la función de crecimiento Von Bertalanffy utilizando las dataciones de edad y las longitudes estándares de cada ejemplar que presento líneas de crecimiento reales en los otolitos.

Los parámetros de la siguiente ecuación fueron ajustados para los dos sexos:

$$L_t = L_{inf}(1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Donde  $L_t$  es la longitud (cm) a la edad  $t$  (años),  $L_{inf}$  máxima longitud (cm) en la cual se hace asintótica la curva de crecimiento, y  $t_0$  es la edad (años) teórica a la cual el individuo tiene longitud cero.

Con el objetivo de explorar diferencias en los parámetros de crecimiento de la población de *L. obtusidens* en relación al régimen hidrológico, se estimaron las curvas de crecimiento en dos condiciones hidrológicas; entre 2004-2009 caracterizado por un periodo de estiaje y entre 2010-2015 con predominio de aguas altas.

### 3.2.2 Medición de variables ambientales

En cada campaña de muestreo se midieron las variables limnológicas en la porción distal de cada red. La temperatura ambiente y del agua fue medida con termómetro. La transparencia se midió utilizando un disco Secchi. Se emplearon sondas calibradas para medir el pH y conductividad (electrodo multiparamétrico marca Hanna). El oxígeno disuelto y en porcentaje se midió con un oxímetro electrónico (Yellow Spring Instruments, modelo 55, EE. UU). Adicionalmente, se midió la turbidez usando un espectrofotómetro portátil (marca Hanna). La velocidad de la corriente fue medida con un velocímetro digital (Global Water). Para estandarizar la medida se colocó el

velocímetro a una profundidad del 40% desde la superficie, contando el número de vueltas de la hélice durante 60 segundos. El caudal fue provisto por la represa hidroeléctrica Yacyretá (Entidad Binacional Yacyretá).

### 3.2.3 Analisis de datos

La estructura poblacional de *L. Obtusidens* a lo largo de los años fue evaluada mediante gráficos de tipo violin-plot. El análisis fue realizado en el Software estadístico R (R Team Core, 2017), a través del paquete vioplot (Adler, 2005).

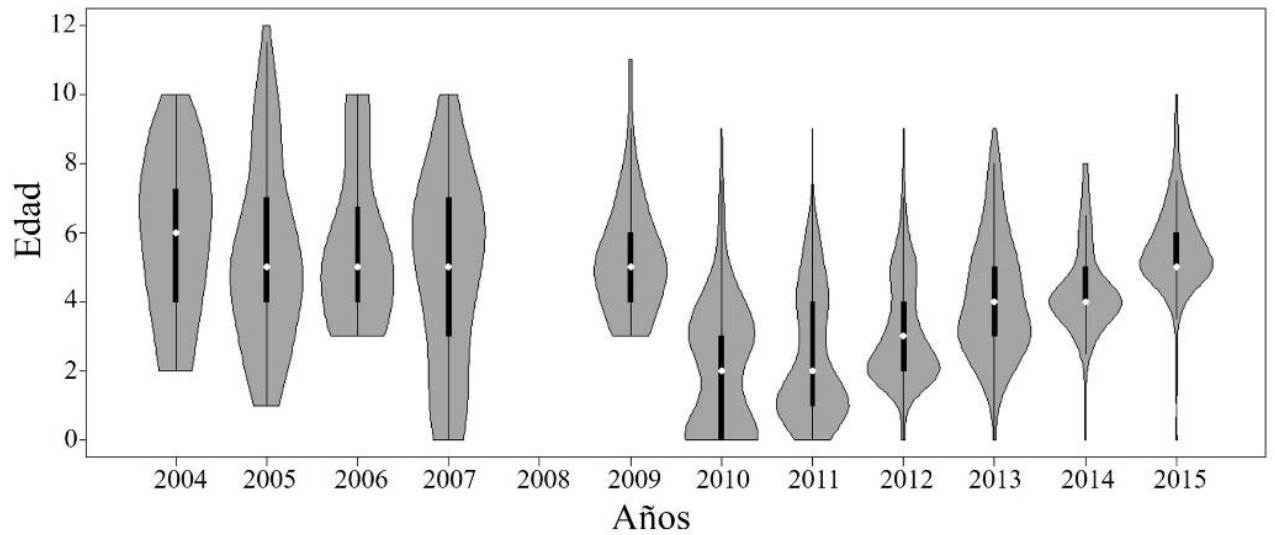
Para caracterizar las relaciones entre la abundancia, biomasa y estructura etaria de *L. obtusidens* y las variables ambientales, junto con la variación temporal de muestreo, se usó el análisis de redundancia (RDA) (Legendre & Legendre, 2000).

### 3.3. RESULTADOS

Durante el período de estudio se analizaron un total de 1305 dataciones de edades a través del procesamiento de los otolitos de *L. obtusidens*. En concordancia con la abundancia de esta especie a lo largo del periodo estudiado, durante los primeros años (2004-2009) se registró el menor número de muestras, mientras que el 2010 se analizaron la mayor cantidad de otolitos.

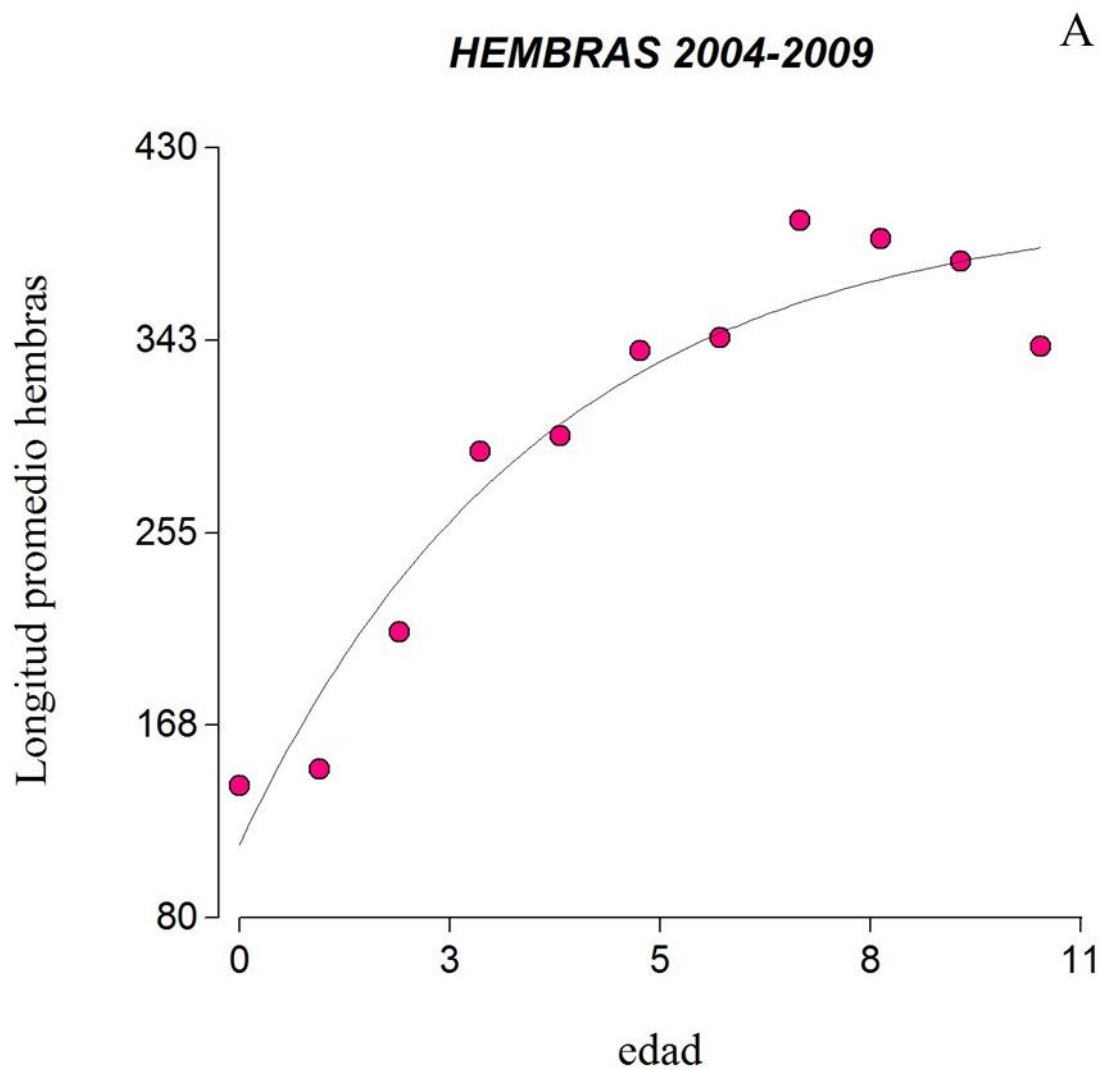
La distribución de clases de las población muestreada mostro un rango de edades de 0 a 12 años en el primer período y de 0 a 9 en el segundo.

La presencia de una cohorte dominante que apareció por primera vez en 2010 con 0 años y siguió hasta 2015 con 5 años, permitió también validar la periodicidad anual de la formación de bandas de crecimiento en los *lapilli* de *L. obtusidens* en este tramo del río. Se observaron que 2010 predominaban ejemplares con 0 bandas o anillos de crecimiento completos, mientras que en 2011 el número predominante fue 1 y en diciembre 2012 la moda se ubicó en las dos bandas, y este patrón se pudo observar hasta el final del período de estudio en el 2015 donde la mayoría de los ejemplares tuvieron 5 bandas (Fig 3.2)

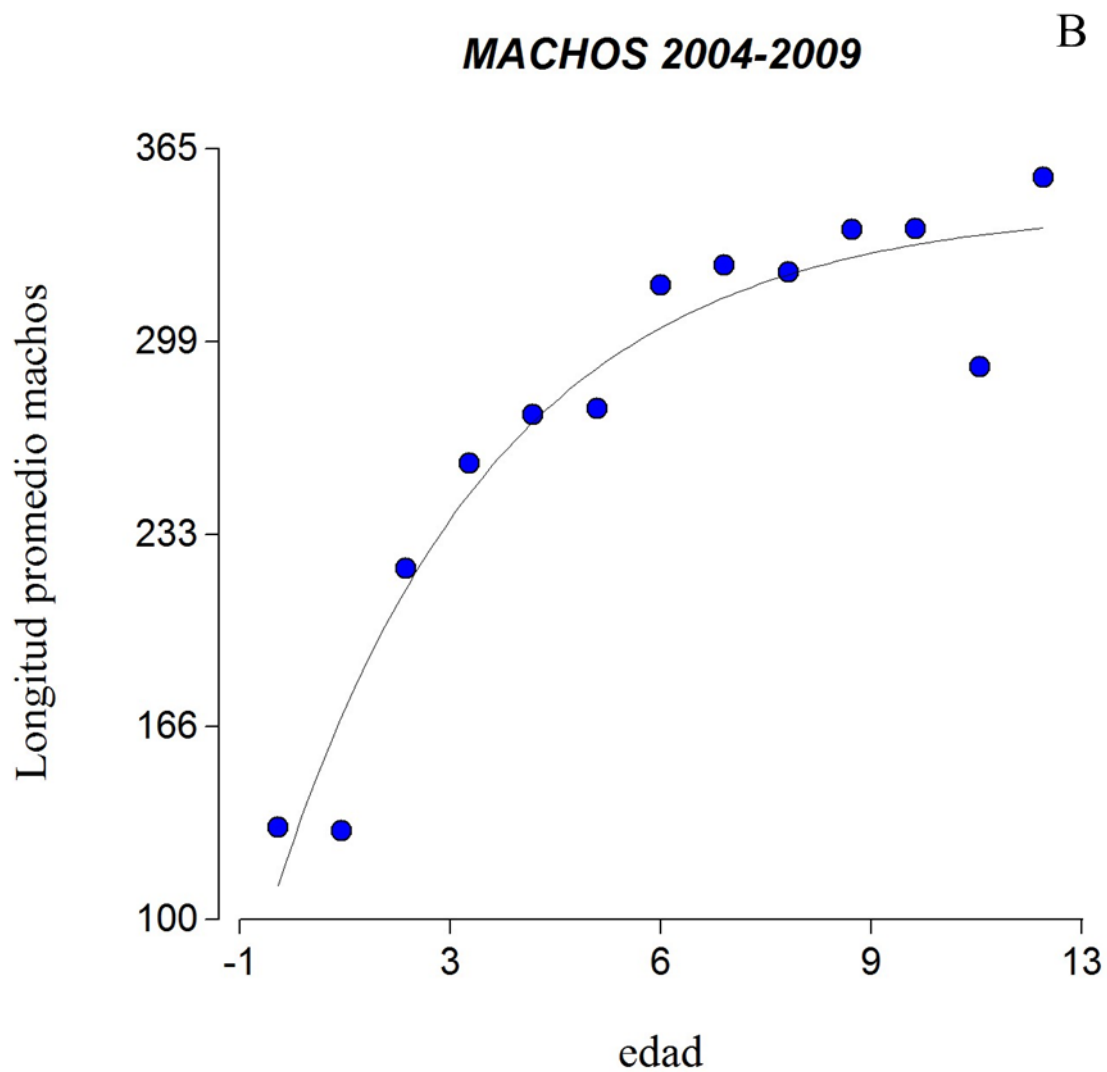


**Fig. 3.2** La forma de la parcela del violín (en gris) representa la densidad de datos estimados por el método del Kernel. El punto blanco representa el valor medio, el segmento de línea gruesa ilustra la gama intercuartil entre el primer y el tercer cuartil, y la línea fina representa el intervalo de datos "outliers".

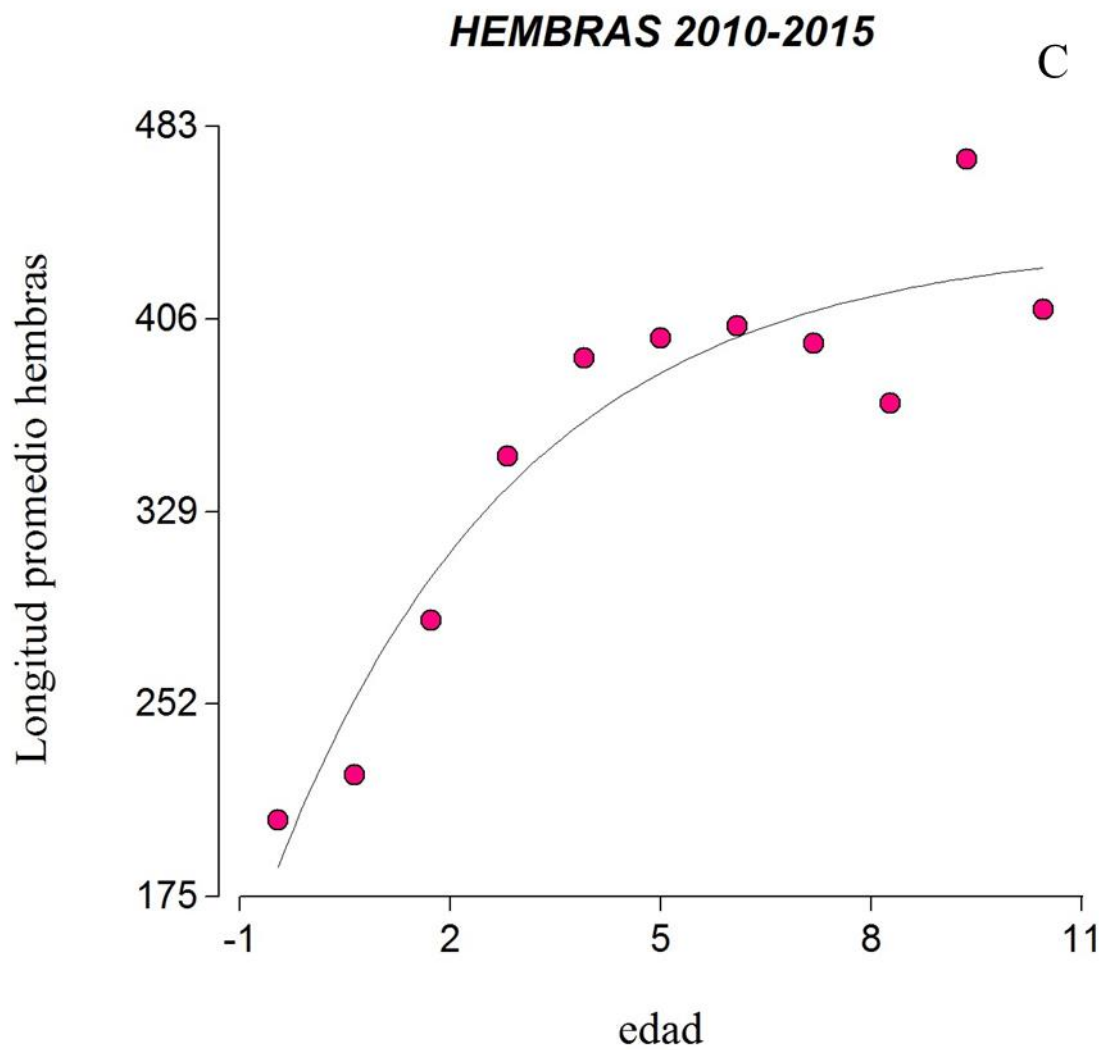
La comparación de la función de edad-longitud entre los períodos de estudio se muestra en la Fig. 3.3 (a-d). La distribución de longitudes por edad muestra un rápido crecimiento inicial, hasta los 2 o 3 años, y un crecimiento mucho más lento, pero sostenido, a partir de ese momento. El cálculo de las curvas de crecimiento para *L. obtusidens* varió considerablemente entre los períodos analizados (Tabla 3.1). Las curvas de crecimiento resultantes evidencian una tendencia hacia un aumento en la tasa de crecimiento en los últimos años.



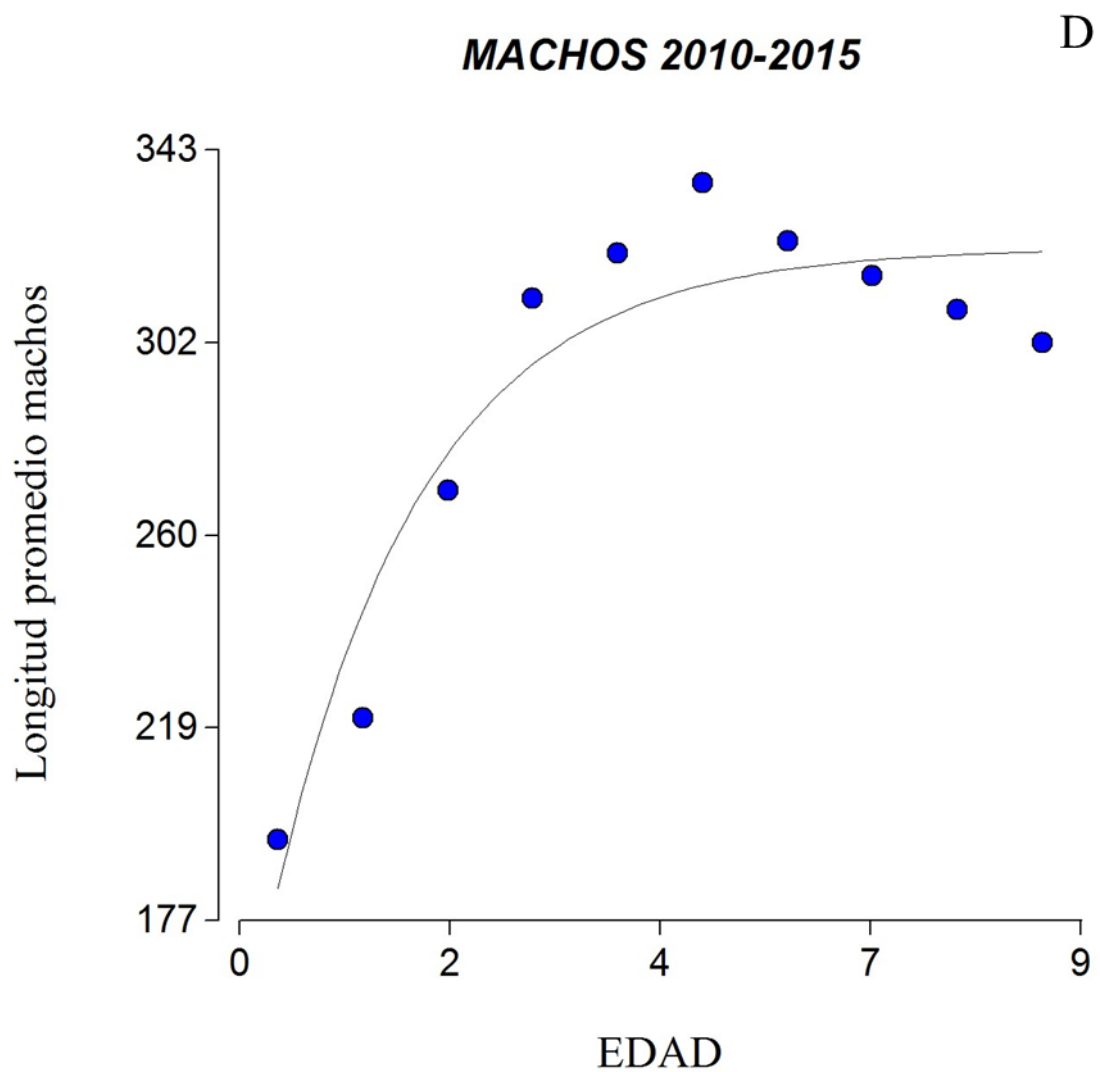
**Fig. 3.3.a** Relación longitud estándar-edad de *Leporinus obtusidens* calculado con la ecuación de Von Bertalanffy para hembras del período 2004-2009.



**Fig. 3.3.b** Relación longitud estándar-edad de *Leporinus obtusidens* calculado con la ecuación de Von Bertalanffy para machos del período 2004-2009.



**Fig. 3.3.c** Relación longitud estándar-edad de *Leporinus obtusidens* calculado con la ecuación de Von Bertalanffy para hembras del período 2010-2015.



**Fig. 3.3.d** Relación longitud estándar-edad de *Leporinus obtusidens* calculado con la ecuación de Von Bertalanffy para machos del periodo 2010-2015.

Tabla 3.1 Parámetros de la ecuación de Von Bertalanffy estimados para *L. obtusidens*. Linf: longitud total asintótica; k: tasa de crecimiento; t0: edad teórica a la longitud cero.

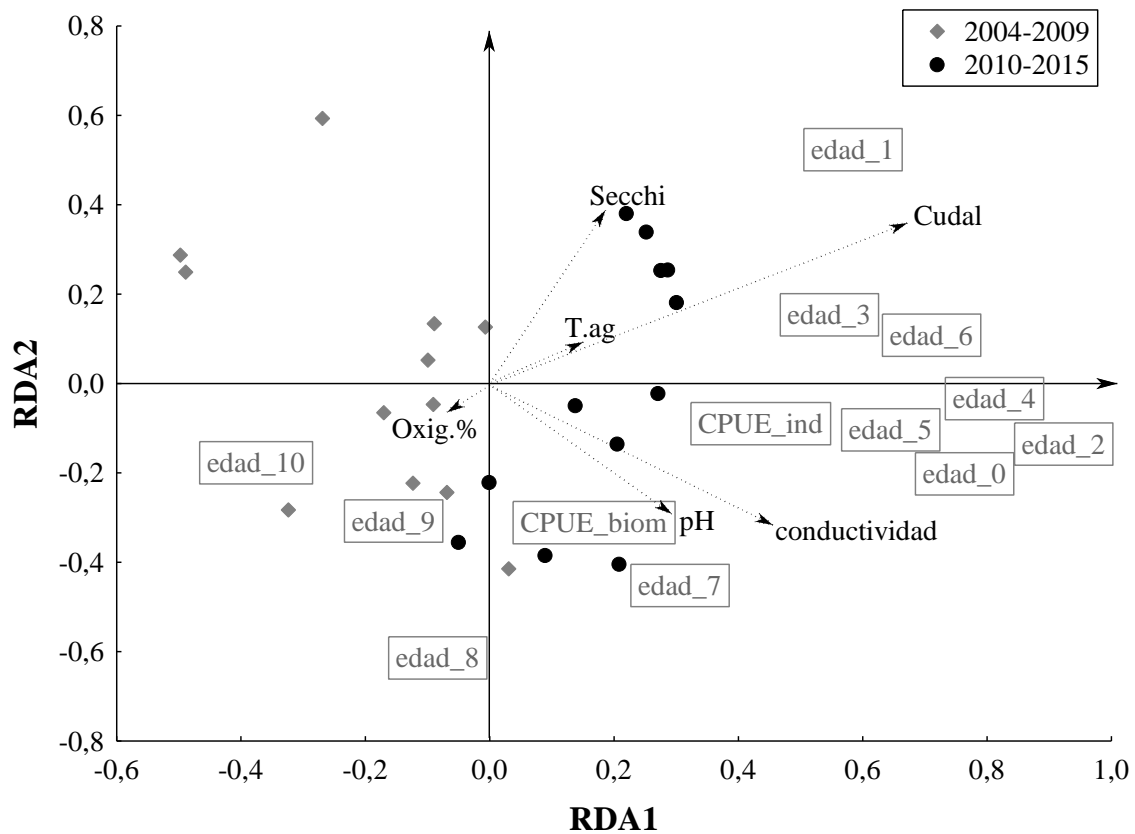
Periodo	Sexo	Linf	k	t0
2004-2009	H	404	0,27	-1,23
2004-2009	M	345	0,29	-1,36
2010-2015	H	438	0,31	-1,8
2010-2015	M	322	0,57	-1,49

La figura 3.4 muestra los patrones de ordenación del análisis de redundancia (RDA)

En el eje 1 o RDA1, (eigenvalor: 2.96; f: 36.5; variación explicada: 56.9%) se observa un claro gradiente temporal, hacia la derecha se ubican todas las muestras del periodo 2010-2015, asociadas positivamente con las variables abundancia y biomasa de *L. obtusidens*.

En condiciones opuestas a las mencionadas se encontraron las muestras correspondientes al periodo 2004-2009 con ejemplares mayores a 7 años de edad.

En el eje 2 o RDA 2 (eigenvalor: 0.87; f: 0.057; variación explicada: 16.8%), *L. obtusidens* respondió positivamente a valores altos de temperatura del agua, transparencia, caudal, en asociación positiva con los ejemplares de 1 año.



**Fig. 3.4.** Análisis de Redundancia (RDA): Gráficos entre abundancia, biomasa y estructura etaria de *L. obtusidens* y las variables ambientales, junto con la variación temporal. Las variables están representadas por flechas.

### 3.4 DISCUSIÓN

Los principales ecosistemas, tanto en relación con las poblaciones como con la biodiversidad, han cambiado drásticamente con el avance de la deforestación, la sobrepesca, el ingreso de especies exóticas, la contaminación y la construcción de represas (Barbarino-Duque *et al.* 1998). La cuenca del Río Paraná es el segundo más largo de América del Sur, y actualmente sufre de la operación de numerosas represas que restringen el movimiento de las poblaciones de peces (Okada *et al.* 2005).

En el río Alto Paraná, los peces migratorios ascienden durante el inicio de los pulsos de inundación y desovan en los tributarios (Agostinho *et al.*, 2003). Las larvas derivan

pasivamente hacia las áreas inundadas, cuando el agua retrocede los juveniles quedan en las lagunas y canales de los valles de inundación por un máximo de dos años hasta que son reclutados como adultos del stock (Agostinho *et al.*, 1993, 2003; Vazzoler, 1996; Gomes y Agostinho, 1997). La construcción de represas en la cuenca crearon obstáculos para las especies migradoras y alteraron la amplitud y duración de las crecientes lo cual afectó el reclutamiento y la supervivencia de la ictiofauna (Agostinho *et al.*, 2001, 2003).

Los juveniles que permanecen más tiempo en las planicies pueden alcanzar un mayor tamaño en menos tiempo y consecuentemente tener menos depredadores. Los niveles de aguas bajas que persisten por largos períodos pueden resultar en una ausencia total de juveniles (Welcomme, 1979). En el Paraná Superior, Brasil, durante el período de estiaje 1986-1987 se reportó la ausencia de juveniles de *Prochilodus lineatus* y consecuentemente reducción del stock de adultos lo cual repercutió en la actividad pesquera (Gomes y Agostinho, 1997). En este tramo del río no se observaron juveniles desde el 2004-2006 y en el 2007 se observaron pocos ejemplares jóvenes. Si bien una creciente importante se produjo en el verano 2006-2007, su duración fue relativamente breve, y estuvo seguida por un estiaje pronunciado y un invierno excepcionalmente frío que produjeron mortandades masivas de juveniles y adultos por desecación, bajas temperaturas y probables efectos denso-dependientes (Espinach Ros *et al.*, 2008).

El régimen de pulsos es uno de los factores ambientales más determinantes en el éxito del reclutamiento. Además de afectar el proceso reproductivo, controla la tasa de supervivencia de los primeros estadios de desarrollo (Lowe-Macconell 1987; Machado Allison 1990; Agostinho *et al.*, 2004). La inundación de las planicies genera ambientes

altamente productivos, ricos en recursos alimenticios y refugio para juveniles de muchas especies (Bailly *et al.*, 2008).

Las crecientes de corta duración resultan en un rápido incremento en el nivel hidrológico y son seguidas por un descenso abrupto (Bayley 1991). Con el retroceso rápido de agua los peces pueden quedar atrapados en las lagunas del valle de inundación. Altas mortandades de peces fueron registrados en esos cuerpos de agua durante los periodos secos, esto ocurre además, por el retraso de los pulsos de inundación (Agostinho *et al.*, 2000). Por otro lado, los pulsos de corta duración llevan a los peces de pequeño porte hacia el canal principal, aumentando las probabilidades de ser depredados, esto sugiere que las inundaciones son más o menos importantes para el reclutamiento dependiendo de la duración (Agostinho *et al.*, 2004).

Con los resultados obtenidos en este tramo del río se pudo evidenciar que las condiciones óptimas para un buen reclutamiento fueron las que ocurrieron durante el pulso de inundación del 2009-2010, con valores altos de temperatura, larga duración y cubriendo una extensa área de la planicie de inundación. La cohorte correspondiente a dicho período fue la más numerosa hasta 2015. Esta camada exitosa podría dominar a la población durante varios años de reclutamientos pobres o nulos, incluso por más de una década, lo que podría indicar que probablemente sostenga la pesquería de *L. obtusidens* por varios años. Además, estos resultados enfatizan la importancia de los pulsos en las primeras etapas de desarrollo de esta especie.

Los ejemplares de *L. obtusidens* correspondientes al periodo 2010-2015, presentaron parámetros poblacionales más altos que los ejemplares de períodos previos. Se observó un aumento en el tamaño de la talla de primera maduración y valores de las

estimaciones de las curvas de crecimiento mayores. Estos resultados coinciden con los reportados para *Prochilodus lineatus*, las fluctuaciones ambientales cíclicas en gran escala y magnitud variable (como los ciclos de inundación y estiaje en el Paraná), tienen consecuencias en los peces como tamaño corporal grande, longevidad prolongada, talla de primera maduración relativamente grande (Espinach Ros *et al.*, 2008).

La ecuación de von Bertalanffy es uno de los modelos más utilizados para obtener parámetros de crecimiento, ya que los coeficientes tienen un significado fisiológico y por lo tanto, varían según las condiciones ambientales (Beverton y Holt, 1957). Existen algunos trabajos que relacionan el incremento de productividad y tasa de crecimiento con la depredación sobre especies no nativas como *Dreissena polymorpha* (Poddubnyi, 1996; Staples *et al.*, 2017). Si bien *L. obtusidens* se alimenta del molusco invasor *Limnoperna fortunei*, al comparar las curvas de crecimiento de los períodos analizado se infiere que el incremento en la tasa de crecimiento del periodo 2010-2015 está relacionado con mejores condiciones hidrológicas durante dicho período.

Además, el análisis de redundancia (RDA) muestra una correlación positiva entre el aumento de biomasa de *L. obtusidens* en los últimos años y las variables ambientales caudal, temperatura y aumento de la transparencia. En este sentido se puede inferir que el régimen hidrológico ejerce una marcada influencia sobre la supervivencia de los juveniles que permanecen en la planicie mayor tiempo.

Sin embargo, el aumento de la transparencia incrementa la productividad primaria lo que se traduce también en un aumento de biomasa en los peces (Agostinho *et al.*, 2016). En Brasil, las especies omnívoras presentan mayores valores de biomasa en períodos de lluvias extraordinarios (Agostinho y Gomes, 1997; Goulding 1980). Los hábitos

alimenticios omnívoros y oportunistas podrían explicar al menos en parte el éxito de *Leporinus obtusidens* en la zona de muestreos, ya que un buen factor de condición resulta necesario para lograr un ciclo reproductivo exitoso (Engelhard, Heino 2006; Thorsen *et al.*, 2006).

Los resultados evidencian que incrementos en la supervivencia de los estadios juveniles pueden producir grandes aumentos en la abundancia de adultos. Además de la protección del stock de reproductores, el mantenimiento de las vías de desplazamiento y la conectividad e integridad del valle aluvial son las acciones más efectivas para favorecer el sostenimiento de la abundancia de la población (Espinach Ros *et al.*, 2008).

La conservación de las planicies de inundación en este tramo del río resulta fundamental para favorecer la supervivencia de los juveniles de *L. obtusidens*. Esto se encuentra necesariamente vinculado con la ocupación territorial en la región y especialmente con la racionalización de la operación de las represas aguas arriba.

### 3.5 BIBLIOGRAFÍA

- Adler, D. 2005. Package 'vioplot'. R package version 0.2, 2005. Available in <http://CRAN.R-project.org/package=vioplot>
- Agostinho, A. A.; Gomes, L. C.; Santos, N. C. L.; Ortega, J. C. G.; Pelicice, F. M. 2016. Fish assemblages in Neotropical reservoirs: Colonization patterns, impacts and management. *Fisheries Research* 173: 26-36
- Agostinho, A. A.; Gomes, L. C.; Suzuki, H. I.; Júlio, H. F. JR .2003. Migratory fishes of 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, A. A.; Gomes, L. C.; Veríssimo, S. & Okada, E. K. 2004a. Flood regime, dam regulation and fishing the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 14(1):11-19.
- Agostinho, A. A.; Gomes, L. C. & Zalewski, M. 2001. The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the Upper River Paraná. *Ecohydrol. Hydrobiol.*, vol. 1, no. 1-2, p. 209-217.
- Agostinho, A. A. & Gomes, L. C. 1997. Manejo e monitoramento de recursos pesqueiros: perspectivas para o reservatório de Segredo. In *Reservatório de Segredo: Bases ecológicas para o manejo* (Agostinho, A. A. & Gomes, L. C., eds), pp. 319–364. Maringá: Universidad Estadual de Maringá.
- Agostinho, A. A.; Pelicice, F. M.; Petry, A. C.; Gomes, L. C. & Júlio Jr., H. F. 2007. Fish diversity in the upper Paraná River basin: habitats, fisheries, management and conservation. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, vol. 10, no. 2, p. 174-186.
- Agostinho, A. A.; Thomaz, S. M. & Gomes, L. C. 2004b. Threats for biodiversity in the floodplain of the Upper Paraná River: effects of hydrological regulation by dams. *Ecohydrology and Hydrobiology*, vol. 4, no. 3, p. 255-268.

- Agostinho, A. A.; Thomaz, S. M.; Minte-Vera, C. V.; Winemiller, K. O. 2000. Biodiversity in the high Parana´ River floodplain. In: Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation, Vol. 1 Gopal B, Junk WJ, Davis JA (eds). Backhuys Publishers: Leiden, The Netherlands; 89–118.
- Agostinho, A. A.; Vazzoler, A.; Gomes, L. C. & Okada, E. K. 1993. Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* en distintas fases del ciclo de vida, en la planicie de inundación del alto río Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brasil. *Revue D'Hydrobiologie Tropicale*, vol. 26, no. 1, p. 79-90.
- Baigun, 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 (1): 199-210.
- Bailly, D.; Agostinho, A. A. & Suzuki, H. I. 2008. Influence of the flood regime on the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiabá River, Upper Pantanal, Brazil. *Rivers Research and Applications* 24, 1218–1229.
- Barbarino Duque, A., D. C. Taphorn & K. O. Winemiller. 1998. Ecology of the coporo, *Prochilodus mariae* (Characiformes, Prochilodontidae), and status of annual migrations in western Venezuela. *Environmental Biology of Fishes* 53, 33-46.
- Bayley, P.B. 1991. The flood pulse advantage and the restoration of river-floodplain systems. *Regulated Rivers: Research and Management* 6:75-86.
- Beamish, R. J.; & McFarlane, G. A. 1987. Current trends in age determination methodology. In: *The age and growth of fish*. R. C. Summerfelt (Ed). The Iowa State University Press, Iowa, 15-42.
- Beverton, R. J. & Holt, S. J. 1957. on the dynamics of exploited fish population. U.K. Ministry of agricultura and Fisheries, Fisheries investigations (Ser II) 19.
- Chambers, R. C.; Miller, T. J., 1995. Evaluating fish growth by means of otolith increment analysis: special properties of individual- level longitudinal data. University of South Carolina Press, Columbia.

- Engelhard G. H.; Heino, M. 2006. Climate change and condition of herring (*Clupea harengus*) explain long-term trends in extent of skipped reproduction. *Oecologia*; 149:593-603.
- Espinach Ros, A. 2008. Proyecto evaluación del recurso sábalo (*Prochilodus lineatus*) en el Paraná. Informe de los resultados de la segunda etapa. Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, Buenos Aires, Argentina. Available from: <http://www.minagri.gob.ar/site/pesca/index.php> (March 2012).
- Espínola, L. A.; Amsler, M. L.; Paira, A. R.; Drago, E. E.; Blettler, M. C. M.; Agostinho, A. 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.
- Gomes, L. C. & Agostinho, A. A. 1997. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steidachner, in upper Paraná river, Brazil. *Fisheries Management and Ecology*, vol. 4, no. 4, p. 263-274.
- Goulding, M. 1980. *The fishes and the forest: explorations in Amazonian natural history*. Berkeley: University of California Press. 280p.
- Junk, W. J.; Bayley, P. B.; Sparks, R. E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. En D.P. Dodge (ed). *Proceeding of the International Large River Symposium*. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 160: 110-127.
- Legendre, P. & L. Legendre. 2000. *Numerical Ecology*. Second English Edition, Elsevier Science B.V., Amsterdam.
- Lima Godinho, A.; Lamas, I. R.; Pereira Godinho, H. 2010. Reproductive ecology of Brazilian freshwater fishes. *Environ Biol Fish* 87: 143-162
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge, Cambridge University. 382p.

- Machado Allison 1990; Machado Allison, A. 1990. Ecología de los peces de las áreas inundables de los llanos de Venezuela. *Interciencia* 14: 411–423.
- Okada, E. K.; Agostinho, A. A. & Gomes, L.C. 2005. Spatial and temporal gradients in artisanal fisheries of a large Neotropical reservoir, the Itaipu, Brazil. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, vol. 62, no. 3, p. 714-724.
- Pelicice, F.M., Agostinho, A.A., 2008. Fish-passage facilities as ecological traps in largeneotropical rivers. *Conserv. Biol.* 22, 180–188.
- Poddubnyi A.G. 1966. Adaptation response of *Rutilus rutilus* to variable environmental conditions. *Biological Rab Volzhskikh Vodokhranilishch*, 10, 131–138.
- R Team Core, 2017. R: A Language and Environment for Statistical Computing. R software version 3.3.3. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Silva, E. A.; Stewart, D. J., 2006: Age structure, growth and survival rates of the commercial fish *Prochilodus nigricans* (bocachico) in north-eastern Ecuador. *Environ. Biol. Fish.* 77, 63–77.
- Staples, D. F.; Maki, R.; Hirsch, J.; Kerfoot, C. LeDuc, J.; Burri, T.; Moraska Lafrancois, B.; Glase, J. 2017. Decrease in young-of-the-year yellow perch growth rates following *Bythotrephes longimanus* invasion. *Biol Invasions* 19: 2197-2205.
- Suzuki, H. I.; Agostinho, A. A.; Bailly, D.; Gimenes, M. F.; Júlio-JR, H. F. & Gomes, L. C. 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. *Brazilian Journal of Biology* 69 (Suppl. 2), 649–660.
- Suzuki, HI.; Vazzoler, A. E. A. M.; Marques, E. E.; Lizama, M. A. P. & 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*. Leiden: Backhuys Publishers. p. 271-291.

Natalia A. Silva – Ecología trófica y dinámica poblacional de la boga *Leporinus obtusidens*, en relación con el régimen hídrico

Thorsen, A.; Marshall, C. T.; Kjesbu, O. S. Comparison of various potential fecundity models for north-east Arctic cod *Gadus morhua*, L. using oocyte diameter as a standardizing factor. *J Fish Biol.* 2006; 69:1709-30.

Vazzoler, A. 1996. *Biologia da reprodução de Peixes Teleósteos: teoria e prática.* Maringá: EDUEM. 169p

Welcomme, R. L. 1979. *Fisheries ecology of Floodplain Rivers.* Longman, London

### Consideraciones finales

A partir de los resultados obtenidos se pudo evidenciar que *L. obtusidens* es una especie oportunista con gran plasticidad trófica lo cual le confiere una importante ventaja cuando las condiciones ambientales son cambiantes. La amplia diversificación en la dieta está directamente relacionada con la disponibilidad de las presas en el ambiente. En este sentido, la dieta de esta especie sufrió variaciones temporales luego del ingreso del molusco invasor *Limnoperna fortunei* en la cuenca del Paraná. Es importante resaltar que esta boga actúa como controlador biológico de *L. fortunei* en el Alto Paraná. Por otra parte, la transparencia del agua parecería jugar un rol importante en la dinámica poblacional del mejillón dorado en esta zona de estudios.

Cambios temporales en la longitud de la primera madurez sexual fueron observados en el área de estudio. Esta información resulta especialmente interesante para la gestión de los recursos pesqueros. En los últimos años este valor se incrementó lo cual expone a peces jóvenes a tener una presión de pesca elevada y ser capturados sin haber tenido un ciclo reproductivo.

Por otra parte, esta especie responde de manera diferente a los distintos atributos del régimen hidrológico, siendo la duración y el período en el cual ocurren los pulsos de inundación las variables que determinan los reclutamientos exitosos. Por lo tanto, mantener los regímenes de pulsos de los grandes ríos como Paraná es imprescindible para garantizar la supervivencia de los juveniles de las especies migratorias. En este sentido, el buen manejo de caudales tiene un gran potencial para mantener los stocks pesqueros.

Los aumentos de biomasa observados en esta especie, están directamente relacionados con las condiciones hidrológicas óptimas. Los resultados evidencian que los reclutamientos exitosos ocurren luego de las crecientes extraordinarias de primavera-verano y pueden producir grandes aumentos en la abundancia de adultos. Además, estas cohortes pueden mantener la pesquería por varios años.

Finalmente, la conservación de las planicies de inundación resulta fundamental para la supervivencia de los juveniles de *L. obtusidens*. Esto se encuentra necesariamente vinculado con la ocupación territorial en la región y especialmente con la racionalización de la operación de las represas aguas arriba.