



**Biomonitoreo del impacto del
represamiento del río Paraná sobre
poblaciones de sábalo
(*Prochilodus lineatus*).**

Carlos E. Barrios

Director Sebastián Sánchez
Co-director David R. Hernández



ÍNDICE

I. INTRODUCCIÓN.....	1
1. Cuenca del Plata	1
1.1 Paraná superior.....	2
1.2 Alto Paraná.....	3
1.3 Paraná medio e Inferior.....	7
2. Antecedentes	8
2.1. Clasificación de la especie.....	8
2.2 Características de la especie.....	9
2.3. Pesquería de sábalo en la cuenca del rio de la Plata.....	11
3. Alteraciones ambientales del represamiento	12
4. Alteraciones del represamiento en la reproducción y en el estado general de los peces	19
5. Estrés en peces teleósteos	20
6. Funciones de los neuropéptidos en la regulación de los alimentos, y mediador en el sistema inmune	22
7. Factor de condición relativo como indicador ambiental	23
8. OBJETIVOS DE LA TESIS	25
8.1. Objetivo general.....	25
8.2. Objetivos particulares.....	26
9. HIPOTESIS DE TRABAJO	26
II. MATERIALES Y MÉTODOS.....	27
1. Estaciones de muestreo	27
2. Tareas de campo	30
2.1 Obtención de muestras y registro de las variables ambientales.....	30
3. Análisis morfométrico	32
3.2 Índice Gonadosomático.....	33
3.3 Índice Hepatosomático.....	33
3.4 Índice renal somático.....	33
4. Análisis Histológico e inmunohistoquímico	34
5. Análisis Hematológicos	36

6. Análisis estadísticos	37
III. RESULTADOS.....	40
1. Caracterización hidrológica del río durante el período de estudio	40
2. Características físicas y químicas del agua	44
3. Resultados de Análisis histológico e inmunohistoquímico	46
3.1. Localización y distribución de neuromoduladores en el tracto digestivo.....	47
4. Resultados Análisis morfométrico.	51
5. Ancova de índices morfométricos	52
5.1. Análisis estadístico del Factor de condición (K_n).....	53
5.2. Análisis estadístico del Índice hepatosomático (IHS).....	57
5.3. Análisis estadístico del Índice renalsomático (IRS).....	58
5.4. Análisis estadístico del Índice Gonadosomático (IGS).....	59
6. Análisis estadístico de las variables hematológicas.	61
Cortisol.....	61
Glucosa.....	61
Lactato.....	62
Hormonas sexuales	62
Testosterona.....	62
Estradiol.....	63
7. Análisis del Ciclo reproductivo de <i>P. lineatus</i> durante el periodo de estudio	64
IV. DISCUSIÓN.....	69
V. BIBLIOGRAFIA.....	85

1. INTRODUCCIÓN

1. Cuenca del Plata

La Cuenca del Plata es la segunda cuenca más grande de América del Sur con un área de 3.100.000 km², de los cuales el 45,6% está en Brasil, el 29,7% en Argentina, el 13,2% en Paraguay, el 6,6% en Bolivia y el 4,8% en Uruguay (Figura 1) (OEA 1971, Orfeo & Stevaux 2002). Este sistema está constituido por tres grandes unidades hidrográficas, el río Paraná, el río Paraguay y el río Uruguay (Paoli et al. 2000). El río Paraná es el más extenso en esta cuenca; es considerado un mega-río, junto a otros nueve ríos considerados como los sistemas fluviales más grandes del mundo, superando los 17.000 m³/s de caudal medio anual (Latrubesse 2009). Ocupa el segundo lugar como río más largo de América del Sur (4.695 km), el décimo como río más grande del mundo para la descarga de agua y el cuarto en el área de drenaje (2.8 x 10⁶ km²) (Agostinho et al. 2008). Se divide en 4 secciones superior, alto, medio e inferior (Bonetto et al. 1994).



Figura 1. Mapa de la Cuenca del Plata. Fuente: CIC (Comisión Intergubernamental de la Cuenca del Plata)

1.1 Paraná superior

Se encuentra principalmente en Brasil, se caracteriza por presentar planicies aluviales de diversas características; los arroyos de altitud de esta región se unen y dan origen al río Paranaíba, que junto al río Grande que fluye más de 1300 km forman el Río Paraná (superior), finalizando dicha sección en los saltos de Guayra (Bonetto et al. 1986). Sobre esta sección existen 3 represas, Ilha Solteira, Jupia y Porto Primavera, pero si incluimos a los afluentes de este tramo, importante a considerar debido a su conexión con el río Paraná, serían 389 represas (Figura 2) (Makrakis et al. 2019), 130 de las cuales tienen más de 10 metros de altura y 26 poseen un área mayor a 100 km² (Agostinho & Gomes 2002). Estos grandes embalses se distribuyen principalmente entre el río Grande (13 embalses), el río Tiête (9 embalses), río Paranaíba (7 embalses) y el río Paranapanema (6 embalses) (Agostinho & Gomes 2002). Aunque esta región es considerada como la más regulada en el mundo, el régimen de inundación no ha cambiado drásticamente debido a una importante serie de afluentes, sumado al funcionamiento interconectado de las represas minimizando los cambios bruscos en el pulso de agua (Petrere 1996, Agostinho et al. 2004).

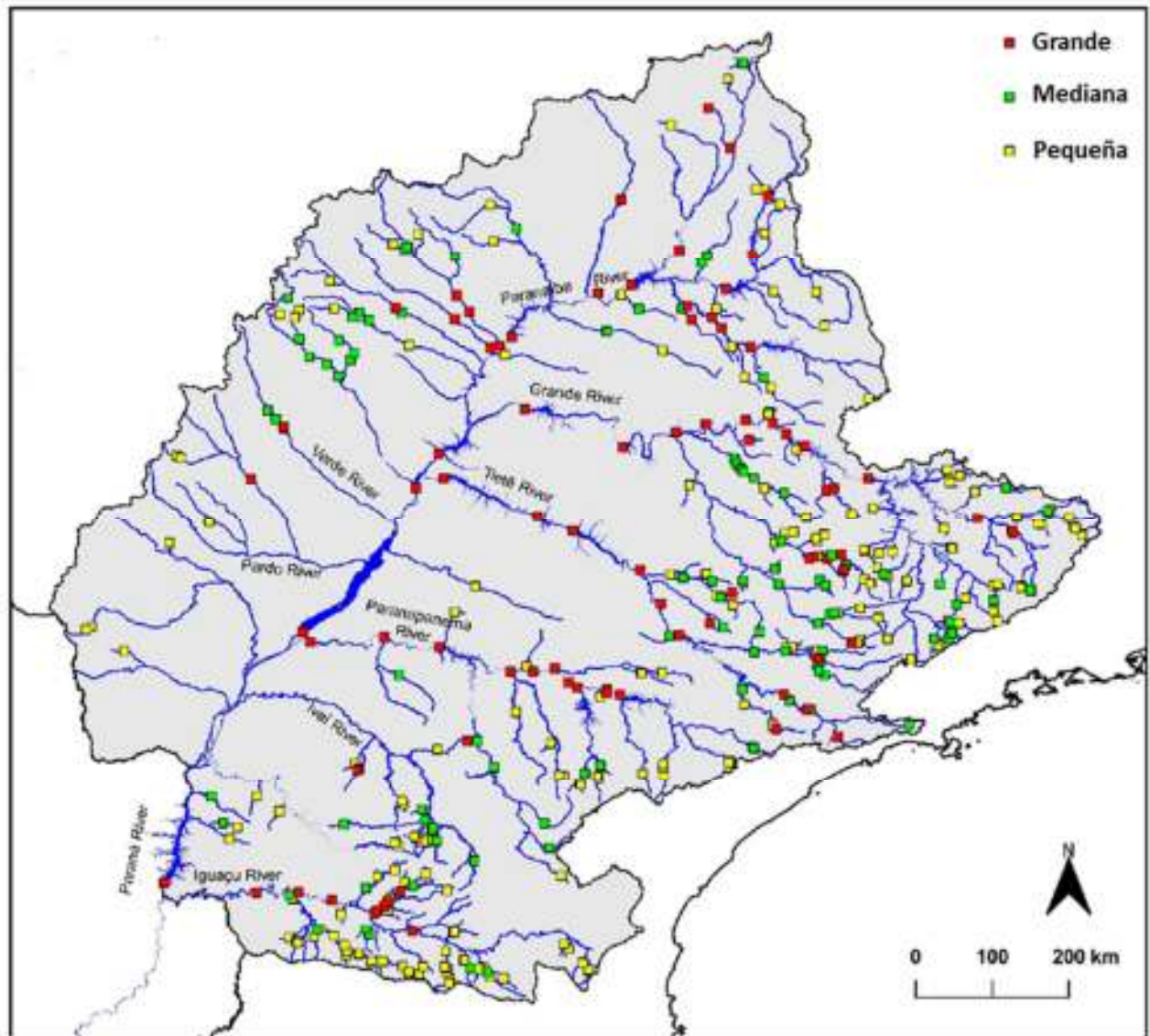


Figura 2. Distribución de las represas hidroeléctricas en la sección superior de la cuenca del río Paraná, agrupadas por la Agencia Nacional de Energía Eléctrica: Grande, Mediana y Pequeña, según potencia instalada y área depósito. Modificado de Makrakis et al. 2019.

1.2 Alto Paraná

El punto de división tradicional entre las secciones del Paraná superior y el Alto Paraná, es el Salto das Sete Quedas (saltos del Guáira) y el cañón en el Serra de Maracuja del sureste de Brasil, barrera geográfica para el movimiento de peces río arriba. Sin embargo, debido a las inundaciones por el embalse de Itaipú, la barrera funcional es ahora la Represa de Itaipú, finalizando esta

sección en la confluencia con el río Paraguay (Agostinho et al. 1995, Resende 2003) caracterizada por planicies de inundación con escaso a moderado desarrollo (Bonetto et al. 1986, Bonetto & Wais 1990). En este tramo, el río fluye primero hacia el suroeste y luego hacia el oeste, formando la frontera entre Paraguay y Argentina desde su confluencia con el Río Iguazú. Desde este punto el río fluye en un lecho rocoso de perfil escalonado hasta la localidad de San Ignacio. Los afluentes que ingresan al río en este tramo desde el oeste incluyen los ríos Iguazú, con sus cataratas homónimas, Urugua-í, Piray Mini, Piray Guazú, Paranay y Capiovi y los ríos Acaray, Monday, Nacunday y Tembey desde el este (García 1999, Resende 2003).

Presenta dos represas hidroeléctricas, consideradas como las más grandes de Latinoamérica, Itaipú (Paraguay- Brasil) y Yacyretá (Argentina-Paraguay). Así también, es importante agregar a dos proyectos de planificación como ser la represa Corpus que estaría ubicada en el tramo entre Yacyretá e Itaipú, y el proyecto Itatí – Itá Corá, que se emplazaría entre Yacyretá y la confluencia Paraná-Paraguay por el cual se realizaron estudios de prefactibilidad en los últimos años (COMIP, 2017), aunque actualmente no existe información oficial del estado de estos proyectos.

1.2.1 Represa Yacyretá

Se encuentra ubicada en la sección media del alto Paraná, sobre los rápidos de Apipé (Argentina-Paraguay) a la altura de la localidad de Ituzaingó, el eje de la represa se ubica $27^{\circ} 28' S$ y $56^{\circ} 44' O$ (Figura 3). Tiene una altura nominal de 21 m, con una descarga anual promedio de $12.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ y confina un embalse de 1.600 km^2 , con un tiempo de retención de 3 a 7 días. La construcción de Yacyretá finalizó en abril de 1990, aunque la primera turbina no entró en funcionamiento hasta el 1 de septiembre de 1994 (Zalocar et al. 2007). La central eléctrica actualmente contiene 20 turbinas Kaplan, cuya producción de energía fue variando en el tiempo, debido a que el llenado del embalse se dio en cuatro etapas; durante el inicio del llenado pasó de 69

msnm a 76 msnm entre Abril y Septiembre de 1994 (generado 1620 MW año a cota 76), en Abril de 2006 se completó la elevación a cota 78 msnm, en octubre de 2009 la cota alcanzó los 80 msnm, y finalmente en febrero de 2011 finalizó el proceso de llenado alcanzando la cota máxima de 83 msnm (pasando a generar 3200 MW por año), y una descarga máxima combinada de $16.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$.



Figura 3. Central Hidroeléctrica Yacyretá (vista desde margen derecha). **A.** Embalse. **B.** Central. **C.** Ascensor de peces (IPP). **D.** Vertederos. **E.** Esclusa. **F.** Pileta de quietamiento.

El cierre físico de la obra posee una longitud que supera los 66 km y se conforma por un total de 6 presas de contención. Estas presas son denominadas 1- Lateral Izquierda, de 12 km de extensión y una altura de 9 m que está emplazada en tierra firme en la ribera correntina; 2- presa principal izquierda sobre el brazo mayor del río Paraná, de 1,8 km de longitud y 31 m de altura máxima; 3- presa de cierre del Brazo Principal, de 1,9 km de longitud y 42 metros de altura máxima; 4- presa sobre la isla Yacyretá de 18,4 km de longitud, con altura máxima de 26 m; 5- presa de cierre del Brazo Aña Cúa con una longitud de 3,6 km y una altura máxima de 24 metros y 6-

presa Lateral Derecha sobre tierra firme de la ribera Paraguaya de 27 km de longitud (Figura 4).



Figura 4. Detalle del cierre físico de la Represa Hidroeléctrica Yacyretá.

La represa cuenta con dos vertederos, el del Brazo principal con 18 compuertas radiales de 15 m de ancho, que en conjunto tienen una capacidad de evacuación de hasta $55.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$; y la presa del cierre del Brazo Aña Cuá con 16 compuertas radiales de 15 m de ancho, con una capacidad de $40.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Figura 5). Ambos vertederos presentan una pileta de aquietamiento y operan bajo estricto procedimiento con la finalidad de reducir al mínimo la sobresaturación de gases (García, 1999).



Figura 5. Vertedero Aña Cúa (vista margen izquierda). Represa Hidroeléctrica Yacyretá.

Actualmente se iniciaron los trabajos para la colocación de 3 turbinas más, también del tipo Kaplan sobre el brazo Aña Cuá, para así aumentar la producción de energía media anual un 9% (EBY, 2013).

1.3 Paraná medio e Inferior

Este tramo se inicia aguas abajo de la confluencia del río Paraná con el río Paraguay. Este río fluye sobre 2550 km, drenando un área de 1,1 millones de km², y es el más importante de los afluentes del Paraná. Aporta una gran carga sedimentaria provenientes del río Bermejo y río Pilcomayo, principales afluentes andinos del río Paraguay. La confluencia con el Paraná se da a la altura de la ciudad de Paso de la Patria, Corrientes, dando inicio a la sección del Paraná medio, que fluye hacia el sur y atraviesa Argentina como un típico río de llanura aluvial. En Santa Fe el Paraná recibe el último gran afluente, el Río Salado, donde inicia la sección del Paraná inferior. Entre Santa Fe y Rosario la orilla oeste se eleva cuando el río bordea las tierras bajas y gira hacia el este, debido a la constante erosión de la ribera occidental, que es más alto que el este, el río se vuelve cada vez más turbio y dividido en muchos brazos (Bonetto et al. 1986, Resende 2003).

A la altura de la ciudad de Diamante (Santa Fe) inicia el delta del Paraná, donde el río comienza a anastomosarse y gira al sureste para los últimos 320 km, antes de su unión con las aguas del Río Uruguay dando origen al río de la Plata. El delta presenta un ancho que varía los 18 km en su parte superior, y al final con 64 km en su desembocadura. Presenta un avance frontal que puede estimarse a razón de 70 a 90 m por año, que puede explicarse con la extraordinaria cantidad de sedimentos que el río transporta (Bonetto et al. 1986, Paoli et al. 2000, Resende 2003). Esta porción inferior de la cuenca presenta una gran extensión no regulada, aunque existen proyectos de represamientos en la sección del Paraná medio (Oldani et al. 2007).

2. Antecedentes

2.1. Clasificación de la especie

Reino: Animalia

Filo: Chordata

Subfilo: Vertebrata

Superclase: Gnathostomata

Clase: Actinopterygii

Subclase: Neopterygii

Infraclase: Teleostei

Superorden: Ostariophysi

Orden: Characiformes

Familia: Prochilodontidae

Género: *Prochilodus*

Espécie: *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836)

Sinónimos: *Prochilodus scrofa* (Steindachner's, 1881)

Prochilodus platensis (Holmberg, 1888).

Nombres comunes: Sábalo (en Argentina, Paraguay, Bolívia y Uruguay), Curimbatá o curimba (en Brasil).



2.2 Características de la especie

Los ríos de la cuenca del Plata, como todos los grandes ríos de América del Sur, presentan una gran diversidad ictiofaunística, siendo *Prochilodus lineatus* la especie con mayor biomasa en toda la Cuenca (Agostinho et al. 2004, Espinach et al. 2007, Suzuki et al. 2009, Sánchez et al. 2011). El sábalo se encuentra ampliamente distribuido a través de la cuenca del Río de La Plata en Bolivia, Brasil, Paraguay, Uruguay y Argentina. También ha sido registrada en sistemas fluviales del sudeste de Brasil, actualmente aislados de la cuenca del Paraná (Castro & Vari 2004). Asimismo, se encuentra en el sistema endorreico de la cuenca del río Salí y la laguna Mar Chiquita en la provincia de Córdoba de la Argentina (Baigún et al. 2019). Hacia el sur, se extiende hasta la boca del Río de La Plata y el río Salado (Sverlij et al. 1993, Castro & Vari 2004). Es una especie dioica, sin dimorfismo sexual (Sverlij et al. 1993), con una edad de primera maduración antes de los dos años de vida (Simões 2010). La abundancia de la especie, podría explicarse por su capacidad para alimentarse de los detritos orgánicos incluidos en los sedimentos y su exitosa estrategia reproductiva, estrechamente adaptada al régimen natural de pulsos de inundación del sistema (Godoy 1975, Bonetto et al. 1981, Sverlij et al. 1993, Agostinho et al. 1993a, Fuentes 1998, Espinach Ros & Sánchez 2007, Lozano et al. 2019). Su estrategia de ciclo de vida de tipo periódico, maximiza el éxito reproductivo en situaciones de fluctuaciones ambientales cíclicas en gran escala y magnitud variable, como los ciclos de inundación y estiaje en el Paraná (Winemiller 1992, 2005). Se la considera migradora de larga distancia (Agostinho et al. 2003, Agostinho et al. 2004), siendo importante destacar los estudios pioneros centrados en las migraciones de *P. lineatus* en los tramos Superior (Godoy 1975), Alto y Medio del río Paraná (Bonetto et al. 1981), los cuales llevaron a explicar la coexistencia de las migraciones, ascendentes, reproductivas, conocidas en Brasil como *piracema*, de larga distancia hacia áreas de reproducción, y las descendentes, tróficas, hacia áreas de alimentación en donde los peces encuentran alimentos y mejores condiciones

ambientales para el crecimiento (Godoy 1975, Bonetto et al. 1981). Estos desplazamientos pueden ser de centenares de kilómetros, entre 300-500 km, aunque también existen registros de ejemplares que recorrieron 900 y 1100 km (CARU, 2017) y un ejemplar que recorrió 1768 km (Itaipú-Yacyretá datos no publicados). Las migraciones reproductivas se dan en primavera/verano, ocurriendo el desove a medida que ocurre el incremento del nivel hidrométrico (Stassen et al. 2010, Vazzoler et al. 1997). Los huevos pelágicos son arrastrados por la corriente aguas abajo, y luego de casi 12-18 hs las larvas eclosionan e ingresan al valle de inundación gracias a la conectividad producto de aguas altas, donde consiguen alimento y refugio (Figura 6) (Sverlij et al. 1993, Agostinho et al. 1993a, Fuentes 1998).

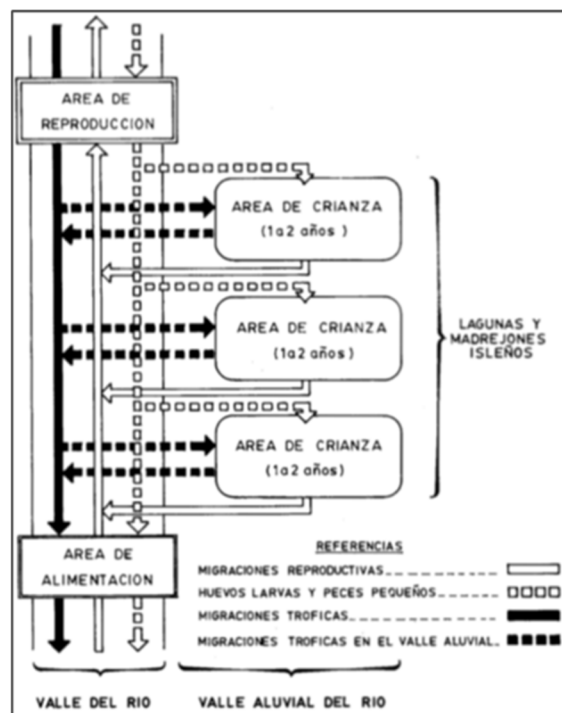


Figura 6. Esquema de los tipos migratorios descritos en tramos del río Paraná (de Bonetto et al. 1981).

2.3. Pesquería de sábalo en la cuenca del río de la Plata

En nuestro país, la pesca comercial de sábalo inició en la década de 1930, con la finalidad de elaboración de fertilizantes y la extracción de aceite de pescado para el desarrollo de plantas. Recién para 1982 comenzaron las primeras exportaciones de sábalo congelado a países sudamericanos y africanos, iniciando así un gran incremento de la actividad exportadora para esta actividad (Espinach Ros & Sánchez 2007).

Durante la década de 1990, la exportación siguió creciendo, registrándose entre los años 1994 a 2010, 294.288 toneladas de sábalo exportado (Fuente: Oficina de Estadísticas de Comercio Exterior, SENASA), representando casi un 90% del total de productos pesqueros exportados, provenientes de la cuenca del río de la Plata (tramo argentino) para ese periodo, alcanzando en el año 2004, su valor máximo de 37.597 toneladas. Es importante destacar que la mayoría de las capturas se dieron en las provincias de Entre Ríos y Santa Fe, resaltando de esta manera el tramo más importante en nuestro país para dicha actividad (Iwazkiw & Lacoste, 2011).

Cabe destacar que hasta el año 2006 los volúmenes de extracción no eran regulados, y a partir del año 2007, el estado Nacional a través del MAGyP, estableció una regulación del recurso autorizando a la exportación de 15.000 toneladas de sábalo por año (ley 26.292), cuya medida fue sugerida a través del primer informe del "Proyecto Evaluación del Recurso Sábalo en el Paraná", evitando de esta manera la captura excesiva de ejemplares reproductores, para así mantener el recurso en niveles sostenibles a futuro (Espinach Ros & Sánchez 2007). Esta es una medida muy acorde, ya que en el año 2019 solo se produjo en actividad piscícola 7,66 t de *P. lineatus* en la Argentina, cifra aún menor para los requerimientos del mercado (MAGyP 2019).

3. Alteraciones ambientales del represamiento

El estrecho vínculo entre el flujo hidrológico, la conectividad de los sistemas fluviales y la reproducción del sábalo (Godoy 1975), hacen que esta especie sea particularmente vulnerable a las alteraciones del ambiente por acción antrópica (Espinach Ros & Sánchez 2007).

En este contexto, los sistemas fluviales a nivel mundial se encuentran cada vez más alterados por embalses y desviaciones para satisfacer necesidades de agua, energía y transporte (Nilsson et al. 2005). En la cuenca del Paraná, las represas se encuentran entre las actividades humanas más perjudiciales para los peces migradores ya que han modificado profundamente la fisiografía de las cuencas hidrográficas en la región afectando a todos los cursos de los principales ríos, especialmente en el tramo superior del río Paraná (Agostinho et al. 2008). Los proyectos hidroeléctricos a gran escala generan desarrollo urbano en las regiones circundantes, pero también aumentan la deforestación, y por lo tanto alteran los regímenes de flujo que influyen en la biodiversidad y la producción acuática (Arantes et al. 2019).

El rol del flujo de agua en los sistemas hídricos es muy importante, y constituye la fuerza principal detrás de los ecosistemas de agua dulce (Poff et al. 1997). En la cuenca del Plata, a principios de 1970 los principales ríos han aumentado su flujo medio (Figura 7), atribuible a los aumentos en las precipitaciones y a cambios en el uso del suelo, como ser la deforestación debido a la expansión de la agricultura y la ganadería (Barros 2013, Barros et al. 2014), sumado al impacto por el funcionamiento de las represas, cuyos regímenes de flujo natural generan impactos de gran alcance (Nilsson et al. 2005, Finer & Jenkins 2012).

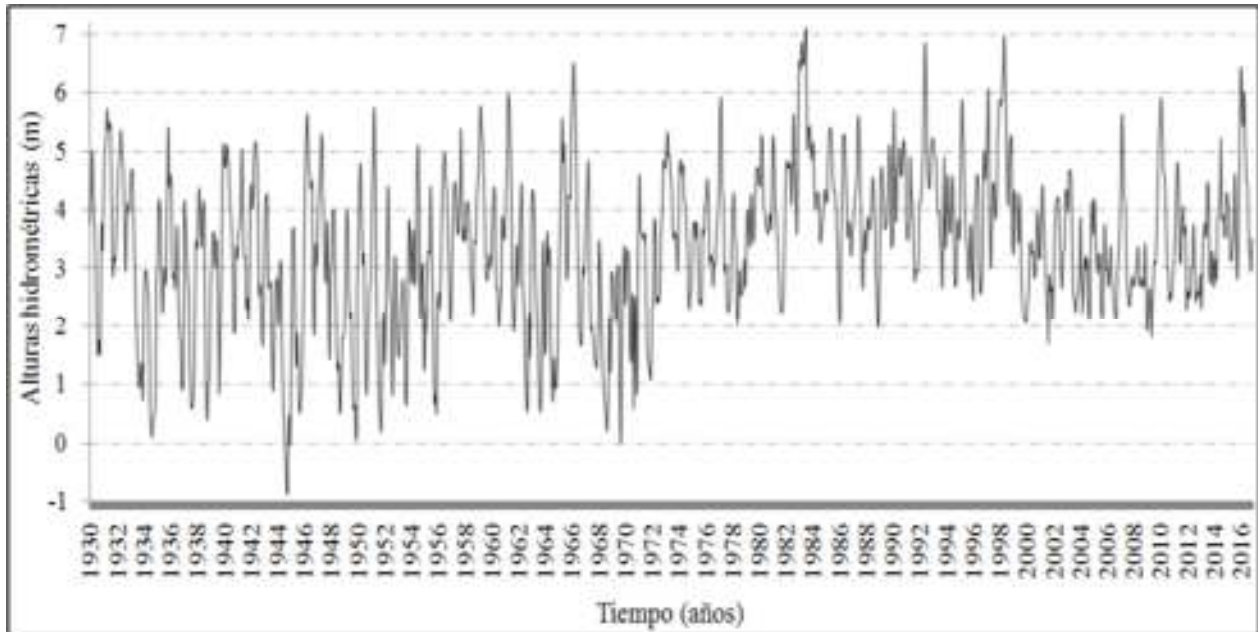


Figura 7. Niveles hidrométricos medios mensuales registrados en la escala limnimétrica del Río Paraná (Puerto Santa Fe), donde se puede ver el aumento de los valores mínimos a partir de 1970. Año de funcionamiento de Represas: Jupiá 1968, Capivara (Paranapanema) 1978, Itaipú 1985, Yacyretá 1995.

Si nos referimos particularmente a los represamientos, estos cambios en el nivel hidrológico se dan por diversas causas, como la operación de turbinas, apertura o cierre de las compuertas de vertederos y la utilización de esclusa de navegación, generando cambios en la dinámica de erosión y sedimentación (Souza-Filho et al. 2004, Agostinho et al. 2007). La estructura y funcionamiento de estos ecosistemas dependen de eventos alternativos de inundaciones y sequías (Junk et al. 1989, Neiff 1990, Thomaz et al. 2007), dinámica que desaparece con los embalses, porque las presas disminuyen al máximo las descargas (ausencia de pulsos de inundación estacionales) e incrementan las descargas mínimas (limitando los períodos de sequía) (Figura 8) (Agostinho et al. 2008).

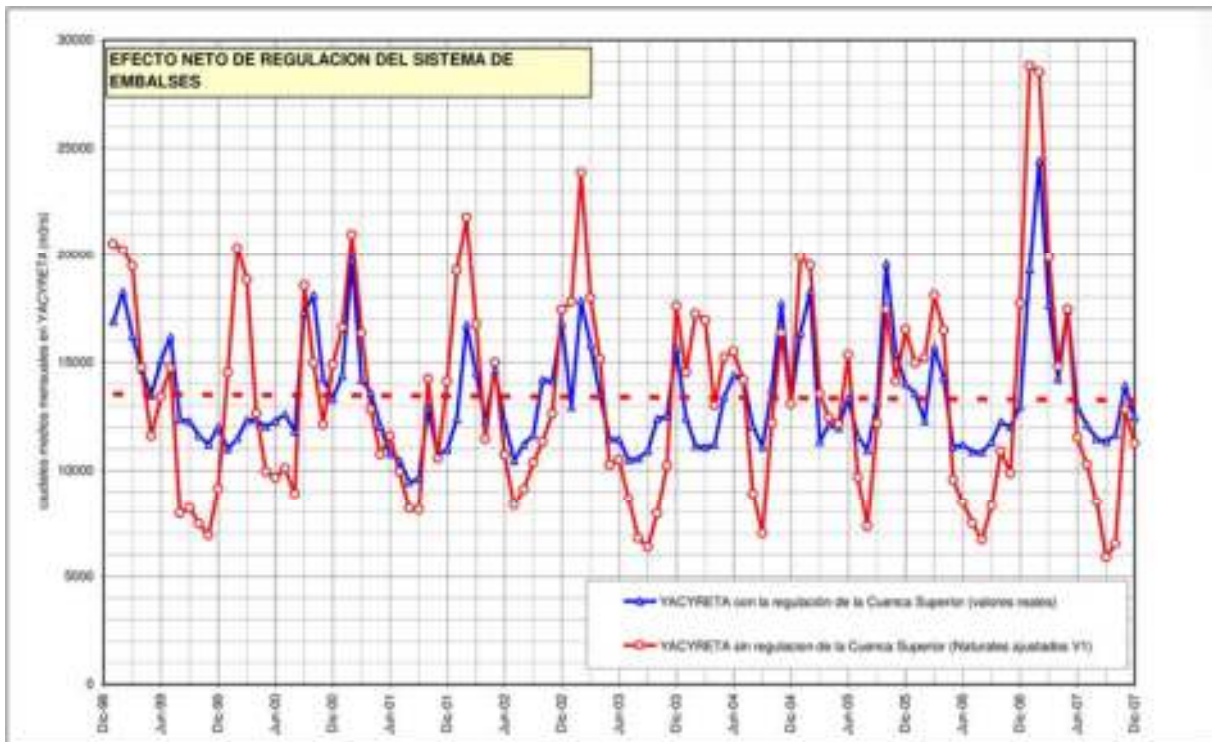


Figura 8. Caudales medios del río Paraná en el embalse de Yacyretá de 1998 a 2007. En azul los valores reales de la cuenca superior, y en rojo los valores ajustados sin regulación de la cuenca superior. (Extraído de "La influencia del desarrollo hidroeléctrico sobre el pulso hidrológico del Paraná." Lic. Marcelo Cardinali.)

Las reducciones en la frecuencia e intensidad de los pulsos estacionales interfieren tanto en las señales ambientales utilizadas por las especies de peces para desencadenar la maduración, la migración y el desove de las gónadas, y además reducen el acceso a hábitats críticos utilizados por los peces jóvenes (Agostinho et al. 2004, Winemiller et al. 2016).

Otro efecto a destacar, es la retención de sedimentos y nutrientes en los embalses que se forman aguas arriba de las presas, proceso que disminuye la turbidez así como la carga de nutrientes y material en suspensión aguas abajo. Diversos trabajos en el tramo del Paraná superior indican que esta área ya había sido afectada por la cascada de reservorios ubicados aguas arriba, particularmente en términos de retención de nutrientes (Agostinho et al. 1995, Barbosa et al. 1999), estimándose una disminución del 60% en la carga de sedimentos del Paraná medio, debido al efecto a los represamientos en los

tramos superiores (Amsler 2006). Esta retención impone limitaciones a la productividad biológica en las zonas aguas abajo, reduciendo la fertilidad de humedales, afectando su capacidad de carga (WCD 2000).

La consecuencia más pronunciada del represamiento es la disminución de especies migratorias de larga distancia, las que realizan desplazamientos estacionales hacia los hábitats de desove ubicados aguas arriba y, en consecuencia, requieren tramos fluviales que fluyan libremente. Por lo tanto, el éxito del reclutamiento de las especies migradoras presenta una estrecha relación con los periodos de inundación, y además depende de la accesibilidad a zonas de desove y hábitats de cría (Agostinho et al. 1993, Gomes & Agostinho, 1997; Agostinho et al. 2004; Bailly 2008; Gomes & Agostinho, 2015, Rabuffetti et al. 2017, Lozano et al. 2019). Si bien las presas representan un bloqueo en las rutas migratorias, *P. lineatus* es una especie que puede localizar y utilizar rutas alternativas en presencia de un obstáculo, comportamiento que le permite asegurar la reproducción y la perpetuación de poblaciones (Antonio et al. 2007).

Diferentes acciones se han propuesto para mitigar los impactos negativos de las represas, destacándose las instalaciones de paso de peces (IPP) en diferentes cuencas sudamericanas con la finalidad de reconectar segmentos de ríos fragmentados por presas (Lira et al. 2007). Este enfoque fue desarrollado originalmente en Europa y Norteamérica, donde las escalas de peces tuvieron un éxito relativamente alto (Agostinho et al. 2007). En América del Sur, particularmente en Brasil, la primer IPP se instaló a principios del siglo 20; sin embargo, se hicieron populares en los últimos 50 años, cuando se instalaron diferentes tipos en muchas cuencas, incluidos ascensores, esclusas, canales artificiales y escaleras (Agostinho et al. 2002, Godinho & Kynard 2008).

Si nos referimos a la represa Yacyretá, ésta presenta cuatro ascensores ubicados de a pares a ambos lados del canal principal, los que comenzaron su operación en 1995 (García 1999, Oldani et al. 2007). El desempeño de los ascensores está en discusión, ya que existen trabajos que establecen que son ineficientes para la conservación de las grandes especies migratorias, debido a que del total de las especies muestreadas durante el periodo 1995-2001 en los ascensores, solo el 5-7% pertenecían a las especies migradoras, dentro del cual *P. lineatus* fue la especie más abundante (Makrakis et al. 2002, Oldani et al. 2007). García (1999) afirmó que los ascensores de la represa de Yacyretá brindan un intercambio genético adecuado entre las poblaciones aguas abajo y aguas arriba, estableciendo un pasaje mínimo requerido para prevenir el aislamiento genético. De todas formas, podría existir una mala caracterización biológica en relación con el estatus migratorio de las especies que utilizan las IPP de Yacyretá, ya que resulta probable que un gran porcentaje de los peces que utilizan las IPP se encuentren efectivamente migrando y el status de no migratorio asignado deba ser revisado.

Recientemente, hallaron que existe un flujo genético considerable en ejemplares de *P. lineatus* en la cuenca del Paraná, demostrando que los diferentes tipos de IPP cumplen eficazmente su función (Ferreira et al. 2017).

A pesar de los debates, no hay duda de que los peces migratorios grandes pueden ascender escaleras de peces, ascensores y otros pasajes, dependiendo de la adecuación del diseño, por lo que la restricción principal está relacionada con los movimientos descendentes de huevos, larvas y adultos a través del reservorio y hacia los tramos aguas abajo (Agostinho et al. 1993, Antonio et al. 2007). Estos sistemas de pasaje de peces fueron replicados, como mencionamos anteriormente, para especies semélparas y no han considerado esta situación en su utilización en especies iteróparas de la cuenca del Paraná, que deben regresar después del desove para ser capaces de sobrevivir (Oldani et al. 2007). Sin embargo, estudios recientes en ictioplancton, registraron la

presencia de huevos y larvas (de 4 + días) de especies migradoras (*P. lineatus*, *Salminus brasiliensis*) aguas abajo de la represa de Salto Grande, a la salida de las turbinas/vertederos, correspondiéndose con eventos reproductivos aguas arriba de la presa (Fuentes et al. 2016). Asimismo, trabajos de marcación en ejemplares de *P. lineatus* en proximidades a la represa Porto Primavera, muestran una conectividad bidireccional de las IPP tipo escalas de Porto Primavera, y sugieren que debido al funcionamiento de las turbinas Kaplan a baja revoluciones, las mismas podrían ser otra alternativa de paso para las migraciones aguas abajo, contribuyendo a la conectividad del hábitat, y a la preservación de *P. lineatus*, cambiando así la percepción de la ineficacia de los IPP en los ríos neotropicales (Celestino et al. 2019).

Otro efecto negativo importante producido por represas, es la sobresaturación de gases, patología conocida como "enfermedad de las burbujas". Este fenómeno ha ocurrido en distintos embalses del mundo, aunque la primera vez que se ha registrado en embalses de América del Sur fue en el año 1994, aguas abajo de la represa Yacyretá producida por el vertedero principal (Domitrovic et al. 1994, Backman et al. 2002). Esta problemática generó una gran mortandad en diversas especies de peces, afectando también a la especie en estudio, debido a un aumento significativo en la proporción de aire disuelto en el agua, el que fue incorporado al sistema por los conductos de aireación y las rampas laterales, sumado a la rápida intrusión de agua a gran profundidad en la pileta de quietamiento (Domitrovic et al. 1994). Para prevenir la ocurrencia de nuevos eventos de sobresaturación gaseosa, se realizaron modificaciones en el vertedero principal de la represa Yacyretá, construyendo deflectores y procediendo a la clausura de los conductos de aireación (Figura 9).

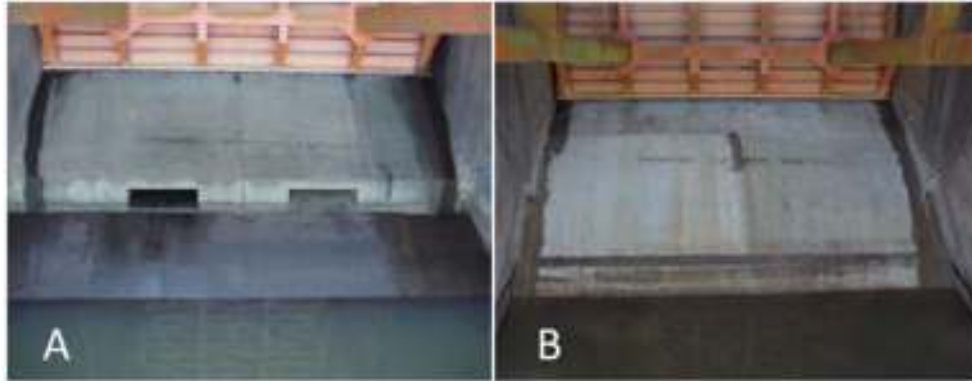


Figura 9. Vertedero del canal principal de la represa Yacyretá con los conductos de aireación (A) y después de la construcción de los deflectores (B). Imágenes extraídas del informe de "Mitigación de impacto sobre la fauna íctica en el proyecto hidroeléctrico Yacyretá".

Otro efecto inevitable e incluso este se acrecienta con el paso del tiempo, es el cambio en la composición y abundancia de las especies de peces en los embalses, permitiendo la proliferación extrema de algunas poblaciones y una reducción, o incluso la eliminación de otras. La intensidad de estos impactos está muy influenciada por las características de la biota y del reservorio en sí (Agostinho et al. 1999, Araujo & Santos 2001). En un estudio donde se analizó la riqueza de peces en 75 embalses brasileños, se observó que los reservorios tienden a tener 30 especies en promedio, que es un número bajo en comparación a la alta diversidad encontrada en los sistemas sudamericanos típicos (Lowe-McConnel 1999). El éxito de la colonización depende en gran medida de la existencia de especies preadaptadas para prosperar en entornos creados por el embalse (Fernando & Holcik 1982). Las especies no migratorias (sedentarias) tienden a ser exitosas, y colonizan las zonas internas de los embalses porque usualmente tienen demandas más simples con respecto a la dinámica del ciclo de vida (Agostinho et al. 1999).

Dentro del reservorio de Yacyretá, el rendimiento de la pesquería se ha reducido a un estimado de 14 kg ha⁻¹ año⁻¹ (Petrere et al. 1998). Diez años después del llenado, las especies dominantes del embalse son *P. lineatus*, *Hemiodus orthonops* (sardina), *Pachyurus bonariensis* (corvina de río) y *Trachydoras paraguayensis* (armado), junto con una reducción concomitante en las especies migratorias (Roa & Permingeat 1999, Roa et al. 2000), las que permitían la ocurrencia de una abundante pesca comercial de especies blanco a mediados del siglo XX (Fuentes & Quirós 1988).

4. Alteraciones del represamiento en la reproducción y en el estado general de los peces

Numerosos estudios pusieron en evidencia los efectos negativos del represamiento en la reproducción de los peces, bloqueando rutas migratorias afectando la maduración gonadal e impidiendo el desove (Agostinho et al. 1993, Sato & Godinho 2003, Sato et al. 2005, Agostinho et al. 2007, Arantes et al. 2010, Oliveira 2015, Rauber 2018). Terraes et al. (1999) observaron que hembras de *P. lineatus* en proximidad a la represa Yacyretá presentaron índices gonadosomáticos significativamente menores a los encontrados en otros tramos aguas abajo de la represa. Esta apreciación fue confirmada por el grupo de investigación del Instituto de Ictiología del Nordeste (INICNE) en monitoreos más recientes de la fauna íctica, donde se encontró que la proporción de sábalos sexualmente activos hallada a 80 km aguas abajo de la represa Yacyretá fue estadísticamente superior respecto a los ejemplares colectados en la proximidad de la misma (Sánchez et al. 2010). Arantes et al. (2010) hallaron que ejemplares hembras de *Prochilodus argenteus* colectados aguas abajo de la presa Três Marias (Minas Gerais, Brazil) presentaban niveles inferiores de esteroides sexuales y una mayor tasa de atresia folicular respecto de los ejemplares obtenidos 34 a 54 kilómetros aguas abajo de la represa.

5. Estrés en peces teleósteos

Los peces teleósteos, como la mayoría de los animales están sujetos alteraciones del medio externo e interno, generando respuestas compensatorias y adaptativas que ajustan las condiciones corporales para mantener el complejo estado de equilibrio dinámico, proceso llamado homeostasis, mientras que el quiebre o desbalance de esta homeostasis es a lo que se denomina estrés, y desencadenan respuestas para recuperar dicho equilibrio (Chrousos 2009).

En peces se ha denominado "eje del estrés" al eje hipotálamo-pituitario-interrenal (HPI), debido a la clara interacción entre los estímulos al estrés y las funciones de las células del eje HPI. Además, un segundo eje hipotálamo simpático-cromafin también está implicado en las respuestas a los agentes estresantes (Wendelaar Bonga 1997, Weyts 1999), pudiéndose distinguir distintos tipos de respuestas fisiológicas al estrés de acuerdo con los niveles de organización biológica. Las respuestas al estrés crónico intenso, pueden perder su valor adaptativo y transformarse en disfuncionales, inhibiendo el crecimiento y/o generando fallas reproductivas, como así también disminuir la resistencia a patógenos (Wendelaar Bonga 1997).

Uno de los principales moduladores del sistema neuroendocrino es el cortisol, principal corticosteroide de los teleósteos, cuyas concentraciones se elevan marcadamente en situaciones de estrés (Barton & Iwama 1991). Trabajos en truchas establecieron que ciertos factores estresantes aumentan los niveles de cortisol plasmático, el cual incide sobre los folículos ováricos suprimiendo la producción de esteroides, comprometiendo los procesos de esteroideogénesis (Carragher & Sumpter 1990). Pankhurst & Van Der Kraak (2000) sugieren que los efectos del estrés inhiben la reproducción y están mediados por los niveles de cortisol, y que estos efectos no inhiben la secreción de las hormonas reproductivas, pero posiblemente actúan a nivel de la señal-transducción de éstas.

El nivel de glucosa es otro parámetro metabólico utilizado como biomarcador que proporciona información sobre el impacto de las actividades antropogénicas en la salud de los peces, pudiendo elevarse de manera significativa frente a condiciones estresantes (Camargo & Martinez 2006, Cazenave et al. 2009).

En condiciones de estrés, la respuesta inmune está mediada por el sistema nervioso central (SNC) junto a una compleja red bidireccional entre el sistema neuroendocrino difuso (SNED) y el sistema inmune, a través de la secreción de numerosos neuropéptidos de acción endocrina, paracrina y autocrina (Harris & Bird 2000, Verburg-van Kemenade et al. 2011) evidenciando una estrecha relación entre el grado de estrés y la resistencia a patógenos (Goetzl & Sreedharan 1992, Chrousos 1998, Mola et al. 2004) .

El sistema inmune del tracto gastrointestinal (TGI) está representado por el tejido linfoide asociado a mucosas (MALT), que constituye más del 70% del total de las células inmunes y el mayor órgano efector inmunológico en humanos (Furness et al. 1999, Genton & Kudsk 2003). En peces, la función inmune en el TGI se ejerce por células linfoideas distribuidas difusamente, macrófagos, células granulares eosinófilas y células Ig+, ya que el sistema inmune gastrointestinal carece de placas de Peyer, IgA y células M transportadoras de antígenos existentes en mamíferos (Fernández et al. 2002). Las células granulares eosinofílicas (CGE), están presentes en la mayoría de los teleósteos, en el tracto gastrointestinal, piel y branquias (Murray et al. 2007). Las CGE se degranulan (respuesta a corto plazo) o proliferan (respuesta a largo plazo) ante agentes patógenos o irritantes (Powell et al. 1993). El término de Células Granulares Eosinofílicas (CGE) fue usado por Roberts et al. (1971) para designar a unas células mononucleares que contenían gránulos eosinofílicos y que estaban distribuidas en el tejido conectivo de diversos teleósteos (Alvarez-Pellitero 2008). Se ha demostrado que las CGE son un componente central de la defensa contra infecciones y

tienen un papel en la inflamación (Paulsen et al. 2001, Penissi et al. 2003), pudiendo migrar hacia dentro los epitelios donde se produce la degranulación (Reite 1997, Reite et al. 2006, Dezfuli & Giari 2008). Varios autores sugieren una relación con las células de Paneth de mamíferos (Salzman et al. 2007, Dezfuli et al. 2018).

6. Funciones de los neuropéptidos en la regulación de los alimentos y como mediadores en el sistema inmune

Los neuropéptidos que se producen en el SNED generan respuestas proliferativas o antiproliferativas en linfocitos y células epiteliales intestinales, afectan la respuesta inmune innata, controlan la secreción de agua y electrolitos e influyen el apetito (Genton & Kudsk 2003).

Los neuropéptidos como la colecistoquinina (CCK), el neuropéptido Y (NPY), la leu-encefalina (Leu-ENK) y la grelina (Ghre) son sintetizados por las células endocrinas del tracto digestivo, juegan un papel clave en la regulación de la homeostasis nutricional. CCK se sintetiza principalmente en el tracto digestivo y en el cerebro (Moran & Kinzig 2004), interviniendo de este modo tanto en los procesos de digestión como en la señalización de saciedad periférica (anorexigénica) (Rubio et al. 2008, MacDonald & Volkoff 2009, Volkoff 2016). NPY es un péptido que presenta una estructura primaria altamente conservada entre los vertebrados, incluidos los peces (Jensen 2001). También tiene funciones importantes como la regulación del metabolismo energético, así como en los procesos digestivo, reproductivo e inmunitario, destacando así su importante papel en la regulación del comportamiento alimentario como factor orexigénico (Volkoff et al. 2005, Volkoff 2006, MacDonald & Volkoff 2009, Zhou et al. 2013).

Leu-ENK se encuentra en el tubo digestivo de diferentes especies de peces (Pan et al., 2000, Vigliano et al., 2011, Hernández et al., 2012, Lin et al., 2017), y su función estaría relacionada con las respuestas a procesos inflamatorios (Dezfuli et al. 2002, Dezfuli et al. 2004). Ghre es conocida como

una hormona intestinal que estimula el apetito y está involucrada en múltiples funciones fisiológicas, como la regulación de la ingesta de alimentos, el crecimiento y la reproducción (Kaiya et al. 2008).

Se ha demostrado experimentalmente que la distribución y frecuencia relativa de las células del SNED en el tracto gastrointestinal (TGI) puede modificarse en peces en ayuno así como sometidos a diferentes protocolos de alimentación (Buddington & Krogdahl 2004, Hernández et al. 2018). Asimismo, es bien conocido que el estado nutricional ejerce un efecto determinante en la regulación neuro-inmune-endocrina (Pan et al. 2000).

7. Factor de condición relativo como indicador ambiental

El factor de condición relativo o "*kn*" es una modificación del factor de condición de Fulton "*k*" introducida por Le cren (1951). *Kn* fue propuesto como indicador del bienestar general de los peces en numerosos estudios, ya que refleja la interacción entre variables abióticas y bióticas en la condición fisiológica de los peces (Lizama and Ambrosio, 2002). Sus variaciones se relacionan positivamente con la fecundidad, la reproducción y la tasa de crecimiento, así como con variables cualitativas como la composición de los tejidos, especialmente en términos de contenido lipídico de reserva cuyas variaciones pueden estar relacionadas con la maduración gonadal, el ciclo hidrológico y los recursos alimentarios disponibles (Anderson & Neumann 1996, Bennemann et al. 1996, Benedito-Cecilio et al. 2005, Rios et al. 2011, Rabuffetti et al. 2017). Una ventaja de este índice es que no varía con el crecimiento alométrico permitiendo así la comparación en individuos de distinto tamaño. También permite cotejar diferentes sexos y edades en un mismo análisis, ya que toma un valor medio. Sin embargo, este valor no debería emplearse en comparaciones frente a diferentes condiciones de espacio y tiempo (Bechara et al. 1999).

Si bien son muchas y complejas las causas que afectan el factor de condición, el análisis de esta variable es aceptado por la mayoría de los científicos como

un buen indicador del estado de bienestar general de las especies de peces, tanto en estudios de poblaciones naturales como de cultivo (Abujanra et al. 2009, Luz-Agostinho et al. 2009). Alteraciones del factor de condición en relación con diferentes variables hidrológicas se observaron en peces ictiófagos (Abujanra et al. 2009) y detritívoros (Bechara et al. 1999) del Alto Paraná, las que generalmente se acompañan con disturbios en la maduración gonadal. En el marco de estudios realizados por el INICNE con el objeto de cuantificar el impacto de Yacyretá aguas abajo de la represa, se identificaron variaciones espaciales y temporales en el factor de condición relativo de algunas especies, siendo el sábalo una de las especies más afectadas en cercanías de la central hidroeléctrica (Terraes et al. 1999). En el mismo estudio, se observó además que otras especies detritívoras presentaban factores de condición menores en proximidad de la represa de Yacyretá, mientras que los grandes ictiófagos no se vieron afectados negativamente, presentándose los mayores valores en cercanías de la represa. El conjunto de observaciones antes mencionado, indicaría que las condiciones ambientales impuestas por el represamiento generarían una situación de estrés en las poblaciones naturales de sábalo, condición fisiológica que podría relacionarse, entre otros factores, con la interrupción de las migraciones y deficiencias nutricionales, ya que gran parte de los sedimentos (fuente de alimentación del sábalo) son retenidos aguas arriba de la presa (Rosenberg et al. 2000).

El monitoreo del medio ambiente tiene mucha importancia debido a la creciente polución generada en las poblaciones costeras y la explotación agrícola e industrial.

En este sentido, el sábalo es una especie apropiada para la vigilancia ambiental, ya que es un animal detritívoro y está en contacto con los tóxicos en el agua y en los sedimentos, y es sensible a las variaciones en la calidad del agua, siendo observables diferentes alteraciones que podrían

relacionarse con la bioacumulación de contaminantes (Colombo et al. 2000, Camargo & Martinez 2006, Langiano & Martinez 2008). Esta apreciación cobra aún más relevancia, ya que como se mencionó anteriormente el sábalo aparece como la especie dominante en todos los ríos de la cuenca del Plata (Agostinho et al. 2004, Espinach et al. 2007, Suzuki et al. 2009, Sánchez et al. 2010) y sustenta una importante pesquería destinada al consumo interno y la exportación (Espinach Ros y Sánchez 2007, Iwaszkiw & Lacoste 2011). Considerando los antecedentes mencionados, se propuso analizar el estado de las poblaciones de *P. lineatus*, base fundamental del ecosistema acuático del río Paraná, a partir de la evaluación de indicadores generales del estado de salud (índices morfométricos, parámetros hematológicos), así como del estado de integridad funcional del sistema digestivo.

Los resultados que se presentarán son de fundamental importancia en la identificación de las modificaciones temporales y espaciales de una de las especies más relevantes en la pesca comercial. El estudio en el trecho represado del río Paraná en territorio argentino, permite comprender los efectos de este impacto sobre las poblaciones de especies nativas y prever futuras alteraciones en la cuenca.

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:

8. OBJETIVOS DE LA TESIS

8.1. Objetivo general

Evaluar el impacto del represamiento del río Paraná aguas abajo de la represa Yacyretá en poblaciones de sábalo a partir de la estimación de parámetros fisiológicos-nutricionales e inmunitarios.

8.2. Objetivos particulares

- » Estimar las variaciones del coeficiente de condición del sábalo en zonas de alto y bajo impacto relativo de la represa Yacyretá.
- » Determinar el efecto del represamiento sobre: a) parámetros histomorfológicos del tracto gastrointestinal, b) la respuesta inmune del tracto gastrointestinal, c) la ocurrencia y distribución de neuro-inmuno-moduladores del canal alimentario (Neuropéptido Y, Colecistoquinina, Grelina y Leu-encefalina), aplicando métodos inmunohistoquímicos, d) parámetros hematológicos (Cortisol, Glucosa y Hormonas sexuales).
- » Determinar la influencia del sexo y el estado de maduración gonadal sobre el coeficiente de condición del sábalo.
- » Estimar la relación existente entre el coeficiente de condición y el estado de integridad funcional del sistema digestivo e inmune.
- » Reunir información necesaria para elaborar o establecer pautas de manejo que permitan disminuir la incidencia del impacto ambiental sobre las poblaciones de sábalos.

9. HIPOTESIS DE TRABAJO

“Los parámetros fisiológicos-nutricionales e inmunológicos del sábalo son afectados por las condiciones ambientales aguas abajo a la represa Yacyretá”

“El impacto ambiental en cercanía a la represa de Yacyretá afecta la capacidad reproductiva en las poblaciones de sábalo”

2. MATERIALES Y MÉTODOS

1. Estaciones de muestreo

La estación caracterizada como zona de alto impacto por su proximidad a la represa, está ubicada en la localidad de Ituzaingó (km 1.467 del río Paraná) (Figura 10). 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.

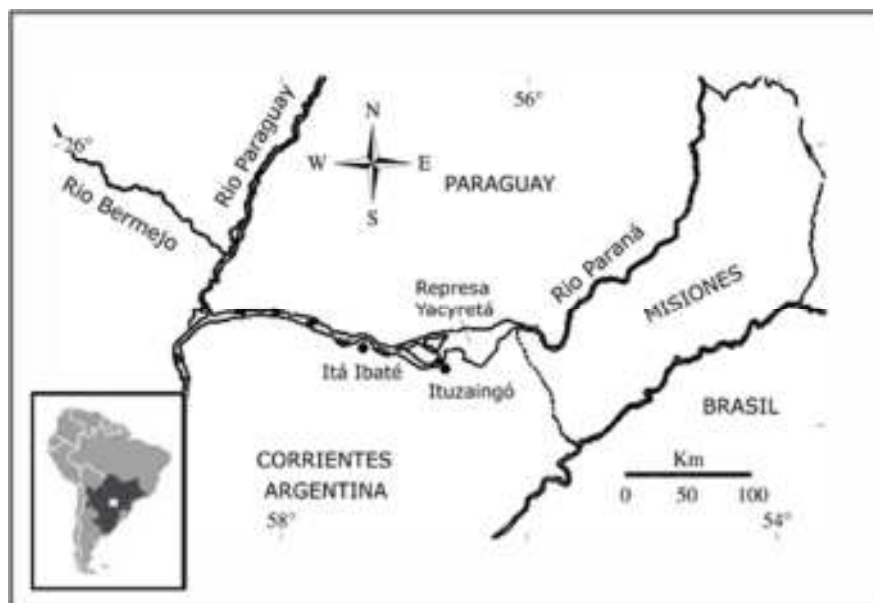


Figura 10. Mapa de ubicación de los sitios de muestreo, Ituzaingó sitio próximo (aguas abajo) a la represa Yacyretá e Itá Ibaté sitio ubicado a 90 km de la misma. (Modificado de Zalocar et al. 2007)

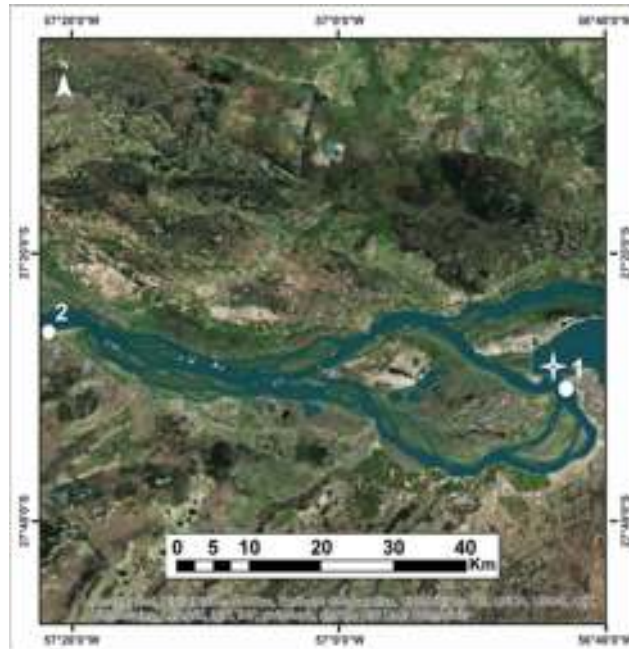


Figura 11. Área de estudio, incluyendo los sitios de muestreo sobre el margen izquierdo del río Paraná. Corrientes, Argentina. 1. Ituzaingó. 2. Itá Ibaté. ✦. Represa Yacyretá.

El área de colocación de redes se ubica 1 km aguas abajo de la represa, en su mayor parte en el terraplén artificial correspondiente a la esclusa de navegación, 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 (Figura 12).



Figura 12. Área de colocación de redes en Ituzaingó, en imagen reducida vista del terraplén de roca basáltica.

La siguiente estación de muestreo, está ubicada en localidad de Itá Ibaté (km 1.375 del río Paraná). Este tramo no presenta islas, destacándose algunas barras de cauce y zonas de rápidos con fondos rocosos de arenisca y conglomerado pertenecientes a la formación Ituzaingó. La playa areno-limosa con bancos de arcilla localizados cerca de la costa donde se realiza el muestreo cubre una extensión de aproximadamente dos kilómetros de largo. 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, y alcanza una profundidad máxima de 20 m.

La vegetación acuática está dominada por carrizales (*Panicum elephantipes*) y cortaderas (*Panicum prionitis*, *Paspalum coryphaeum*), la selva de ribera se extiende en una banda de aproximadamente 200-300 m (Carnevali 1994), la cual queda cubierta por agua en periodos de aguas altas.

El fondo del río es heterogéneo en la zona de colocación de redes, pero en general 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 (Figura 13).



Figura 13. Área de colocación de redes en Itá Ibaté, en imagen reducida vista de la vegetación acuática y la selva ripiara.

2. Tareas de campo

2.1 Obtención de muestras y registro de las variables ambientales

Registro de variables ambientales

En cada fecha de muestreo, se estimaron los siguientes parámetros de calidad ambiental: temperatura del agua y oxígeno disuelto con equipo YSI®, pH (waterproof), conductividad eléctrica con equipo HANNA®, posición satelital con GPS Garmin® y transparencia con disco de Secchi.

Los niveles hidrométricos del río Paraná en cuatro puertos se obtuvieron de la página oficial de Prefectura Naval Argentina: Posadas (sitio a 90 km aguas arriba de la represa), Ituzaingó, Itá Ibaté e Itatí (sitios aguas abajo de la represa Yacyretá: Ituzaingó sitio próximo a la represa, Itá Ibaté a 90 km de

distancia a la represa e Itatí a 150 km de distancia a la represa) y los valores de caudal se solicitaron al sector medio ambiente de la Entidad Binacional Yacyretá, durante los años 2014 a 2017.

El arte de pesca consistió en una batería de nueve redes agalleras (de espera), de nylon monofilamento compuestas por paños de diferentes longitudes que van de 15 a 30 m y altura de 1 a 2 m, y mallas de 40, 50, 60, 70, 80, 120, 140, 160 y 200 mm entre nudos opuestos. Cada red se colocó en forma perpendicular a la costa/barra, formando un ángulo aguas abajo, dependiendo de la velocidad de la corriente. La pesca experimental se realizó en ambas estaciones de muestreo, las redes se calaron durante 48 horas en cada sitio, con recorridos cada 6 a 8 hs.

Cada ejemplar capturado se clasificó por red de origen, registrándose las siguientes variables: longitud estándar (mm), peso total (g), altura del cuerpo (mm), sexo (H/M). Las gónadas se caracterizaron macroscópicamente según su forma, volumen, grado de turgencia o flacidez, peso, irrigación y color, tomando como base los criterios de diversos autores (Sverlij et al. 1993, Vazzoler 1996, Picotti 2014). Los estados de desarrollo ovárico fueron clasificados en: virginal (I), reposo (II), inicio de maduración (III), maduración (IV), desove (V), post-desove (VI) y regresión. A su vez los estados de desarrollo testicular fueron clasificados en: virginal (I), reposo (II), inicio de actividad (III), actividad (IV), espermiación (V), post-espermiación (VI) y regresión. Se considero como ciclo reproductivo al periodo comprendido entre la aparición de al menos un individuo con signos de maduración gonadal en el caso de las hembras o actividad gonadal en el caso de los machos, finalizando con todos los individuos en reposo (Sverlij et al. 1993, Vazzoler 1996, Bechara et al. 1999). También se cuantificó el peso de órganos internos con la finalidad de determinar diferentes índices, por lo que se registró el peso de las gónadas (g) (en machos el peso total de los testículos y en hembras el peso total de los ovarios), el peso total del

hígado (g) (de los dos lóbulos) y el peso de la porción anterior del riñón (g). Además, se estimó el contenido de grasa visceral (escala de 0 a 3), siguiendo una metodología que se mantiene desde el inicio de los estudios aguas abajo de la represa en 1993 (Sánchez et al. 2009). Adicionalmente se extrajeron submuestras de gónadas (para la verificación histológica del estadio gonadal), hígado y tubo digestivo (para su posterior análisis histológico e inmunohistoquímico).

3. Análisis morfométrico

3.1 Factor de condición relativo

Para realizar los análisis del factor de condición relativo (Kn), se empleó la siguiente ecuación:

$$Kn = (W/W')$$

Donde

W = peso del individuo, y

W' = peso medio de la población para un individuo de la misma longitud estándar (distancia entre el extremo anterior del hocico y la última vertebra), empleando una ecuación longitud-peso correspondiente a la misma población.

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

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

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

$$W' = a L E^b$$

(Le Cren 1951)

Donde a es la ordenada al origen, y b el coeficiente de crecimiento alométrico. A efectos de mejorar el ajuste, se eliminaron los valores extremos (outliers), que generalmente se corresponden con errores en la obtención de los datos de campo (Anderson & Neumann 1996, Bechara et al. 1999).

3.2 Índice Gonadosomático

El índice gonadosomático se calculó para hembras y machos de *P. lineatus* capturados en ambos sitios, de ejemplares en actividad reproductiva (excluyendo a los virginales y en reposo), empleando la siguiente fórmula:

$$IGS = \text{Peso total de la gónada (g)} / \text{Peso total del pez} * 100$$

(Vazzoler 1996)

3.3 Índice Hepatosomático

También el índice hepatosomático (IHS) se calculó para ejemplares de ambos sexos, colectados en ambos sitios, mediante la siguiente ecuación:

$$IHS = \text{Peso total del hígado (g)} / \text{Peso total del pez} * 100$$

(Vieira 1984)

3.4 Índice renal somático

La porción anterior del riñón se extrajo en ejemplares de ambos sexos y ambos sitios de muestreo, para registrar su peso y poder calcular el índice renal somático, mediante la siguiente ecuación:

$$IRS = \text{Peso de la porción anterior del riñón (g)} / \text{Peso total del pez} * 100$$

(Datta et al 2003)

4. Análisis Histológico e inmunohistoquímico

Las muestras del tubo digestivo y gónadas se obtuvieron a partir de los ejemplares para los que se extrajeron muestras de sangre así como de otros capturados por la batería de redes agalleras empleadas en el marco del proyecto en que el plan de trabajo está incluido. Las muestras se fijaron en solución Bouin (18 hs.) y posteriormente se deshidrataron e incluyeron en bloques de parafina, para realizar cortes seriados de 3 μm de espesor. Las mismas, se colorearon con Hematoxilina y Eosina para evaluación de las modificaciones estructurales o histopatológicas del intestino. También se realizó un análisis microscópico de las muestras gonadales, observando sus estructuras histológicas, se estableció y describió el grado de desarrollo de los ovocitos, y se identificaron distintos componentes y formaciones tisulares involucradas en el diagnóstico de la condición madurativa (Vazzoler 1996).

Debido a que las muestras de tracto digestivo presentaban contenido alimenticio al momento de su fijación, numerosas muestras debieron ser descartadas porque la elevada cantidad de restos de material inorgánico impidió la realización de los cortes, ya que se deterioraban las cuchillas y, al mismo tiempo, las partículas arrastraban el material causando la destrucción de las delgadas lengüetas, incluso a espesores de cortes de 5 μm . Ante esta situación se procedió a lavar los intestinos con agua destilada, solución fisiológica, formol, lo que empeoró la situación, ya que además de no lograrse la total eliminación de los restos de contenido, el pasaje de líquido a cierta presión deterioró la capa epitelial, imposibilitando realizar la correcta visualización microscópica de las porciones del intestino así como la comparación entre sitios, ya sea para la frecuencia de células granulares eosinofílicas o de células endócrinas frente a los anticuerpos que se planteaba utilizar.

Por tal motivo, y ante la necesidad de establecer el patrón de localización y distribución de neuromoduladores en el tracto digestivo, por métodos inmunohistoquímicos, se decidió realizar la caracterización a partir de ejemplares mantenidos en laboratorio un tiempo prudencial como para completar el vaciado del tracto digestivo. Para esto, se capturaron 6 ejemplares adultos de *P. lineatus* (sin distinción de sexo) y se los mantuvo en un tanque de 1000 litros con aireación forzada durante 48 hs en instalaciones del Instituto de Ictiología de Nordeste, con temperatura de 28 °C, pH 7,8 y oxígeno disuelto 8,24 mg/l y conductividad eléctrica de 114,3 $\mu\text{s cm}^{-1}$. Posteriormente al vaciado del contenido del tracto digestivo (48 hs.), los ejemplares fueron eutanasiados con sobredosis de benzocaína (100 ppm), para posteriormente tomar las muestras de tejido del estómago (cardial y pilórico), ciegos pilóricos e intestino (anterior, glandular, medio y posterior) según lo descrito por Domitrovic 1983, Barbieri et al. 1998 y Nachi et al. 1998. Estas muestras se fijaron en solución Bouin (18 hs.) y, posteriormente, se deshidrataron e incluyeron en bloques de parafina para realizar cortes seriados de 3 μm de espesor. Una vez confirmada la buena calidad de las preparaciones obtenidas, se procedió a ejecutar los protocolos de inmunohistoquímica.

Para esta evaluación, todas las incubaciones descritas aquí se realizaron en una cámara húmeda con anticuerpo primario durante 16-20 hs. a 4 °C, y todos los procedimientos de lavado consistieron en tres inmersiones sucesivas de 5 minutos en solución salina tamponada con fosfato 0,1 M (PBS; Na_2HPO_4 8 mM, NaH_2PO_4 3 mM, NaCl 150 mM). La actividad de peroxidasa endógena se bloqueó por incubación en solución de bloqueo de peroxidasa (H_2O_2 al 3% en PBS) durante 30 minutos, y después de un enjuague en PBS, las secciones se trataron con leche descremada en polvo al 3% durante 15 minutos para bloquear la unión de anticuerpos no específicos. Posteriormente, las muestras se incubaron con los anticuerpos primarios

enumerados en la Tabla 1, se lavaron con PBS y se incubaron con anticuerpo secundario biotinilado seguido por conjugado de estreptavidina peroxidasa (Sistema de detección de HRP CytoScan™, Cell Marque), ambos a temperatura ambiente durante 20 minutos. Finalmente, las secciones se trataron con cromógeno DAB (3-3 'diaminobencidina) para revelar las células inmunoreactivas. Finalmente, se sumergieron en agua desionizada para detener la reacción, contrastándose con hematoxilina, prosiguiendo con su deshidratación y montaje. Como control positivo, se utilizaron secciones de intestino de cerdo. Por otro lado, las preparaciones de control negativo fueron secciones en las que el anticuerpo primario fue reemplazado por PBS. Los valores registrados se obtuvieron del número total de células endocrinas, contando manualmente las secciones transversales independientes de cada porción del tracto digestivo y para cada anticuerpo, y se informaron como valores promedio de 1.000 µm de perímetro intestinal (Hall & Bellwood 1995, Bermúdez et al. 2007, Hernández et al. 2012).

Tabla 1. Lista de los anticuerpos primarios utilizados en este estudio.

Anticuerpo	Donante	Dilución de trabajo	Fuente (Código)
Colecistoquinina	Polyclonal conejo	1:250	Abcam™ Labs (ab27441)
Neuropéptido Y	Polyclonal conejo	1:250	Abcam™ Labs (ab30914)
Leu-encefalina	Polyclonal conejo	1:1500	Abcam™ Labs (ab22619)
Ghrelin	Monoclonal ratón	1:350	Abcam™ Labs (ab57222)

5. Análisis Hematológicos

Los análisis hematológicos se realizaron a partir de ejemplares capturados con la utilización de redes agalleras extras, de nylon monofilamento compuestas por paños de 30 m de largo, 1,5 m de altura y mallas de 120 y 140 mm entre nudos opuestos. Estas redes a diferencia de la batería de redes anteriormente mencionada, se emplearon exclusivamente para capturar

sábalos y poder obtener las muestras antes de que transcurrieran 3 minutos entre la captura del pez en la red y la obtención de la muestra de sangre, ya que según evaluaciones preliminares realizadas durante la puesta a punto de las técnicas se vio que luego de transcurridos 5 minutos del estrés producido por la red al momento de la captura los niveles de glucosa y cortisol alcanzan valores muy superiores a los basales.

Por cada sitio y mes, se intentó alcanzar un número mínimo de 5 ejemplares, a los cuales inmediatamente de ser capturados se procedió a obtener muestras de sangre a partir de la vena caudal con agujas y jeringas heparinizadas. Con una gota de la sangre obtenida se procedió a obtener el valor de glucosa mediante la utilización de un glucómetro portátil Accu-Chek Advantage con sus tiras respectivas, y lactato con la utilización de un equipo portátil Accutrend Plus con sus respectivas tiras (Backman et al. 2002, Beecham et al. 2006, Langiano & Martínez 2008). El plasma fue separado de la sangre total por centrifugación en campo a 1400 g durante 10 min., mediante la utilización de una centrifuga (Arcano, modelo tdl-4) y un grupo electrógeno. Las muestras de plasma fueron conservadas a -20 °C.

Posteriormente los animales fueron sacrificados, y se tomaron las variables morfométricas mencionadas anteriormente.

Las muestras de plasma fueron enviadas a laboratorio, donde se cuantificaron los niveles de cortisol y Testosterona, por el método de electroquimioluminiscencia (Roche, Cobas 4011) y los niveles de Estradiol, también el método de electroquimioluminiscencia (Roche, Cobas 4011) y por el método de quimioluminiscencia (Siemens, Immulite 1000).

6. Análisis estadísticos

Las variables morfométricas analizadas para evaluar el efecto del represamiento sobre el estado de bienestar de ejemplares de *P. lineatus* fueron: factor de condición relativo (*kn*), índice de hepatosomático (IHS), índice gonadosomático (IGS) e índice renal somático (IRS). Y las variables

hematológicas: glucosa, cortisol, lactato, estradiol y testosterona. Para estas dos últimas variables, el análisis se realizó de manera diferenciada para hembras y para machos, en los casos que se detectó diferencias significativas de algún efecto principal, el análisis se repitió de manera desagregada por los estadios gonadales en ambos sitios de muestreo.

Cada una de las variables antes mencionadas se comparó según Análisis factorial de la Covarianza (ANCOVA) a tres vías con interacción. Los factores incluidos en el análisis como efectos principales fueron el ciclo anual (3 niveles: 2014-2015, 2015-2016, 2016-2017), sitio de muestreo (2 niveles: Ituzaingó e Itá Ibaté) y el sexo (2 niveles: Hembras y Machos) de los peces, y las interacciones de primer y segundo orden. Como covariable se incluyeron la temperatura del agua, que presenta un comportamiento cíclico a lo largo del año; el nivel hidrométrico y el caudal, que fluctúa según los pulsos de inundación.

Este esquema se repitió para todas las variables dependientes estudiadas. En aquellos casos en que se detectó interacción significativa entre alguno de los factores, el análisis se repitió de manera desagregada para evaluar los efectos principales de la variable de mayor interés dentro de los niveles de la otra variable. Además, cuando en el análisis principal se detectó que alguna de las covariables no presentaba relación significativa con la variable dependiente se repitió el análisis descartando estas covariables. De igual forma, cuando algún análisis no pudo realizarse como se indicó debido a tamaño de muestras insuficiente se priorizó la comparación entre sitios de muestreo. Cuando al menos un efecto principal resultó significativo, se aplicó el test de tukey.

Este esquema se repitió para todas las variables dependientes estudiadas. En aquellos casos en que se detectó interacción significativa entre alguno de los factores, el análisis se repitió de manera desagregada para evaluar los efectos principales de la variable de mayor interés dentro de los niveles de la otra variable. Además, cuando en el análisis principal se detectó que alguna de las

covariables no presentaba relación significativa con la variable dependiente se repitió el análisis descartando estas covariables. De igual forma, cuando algún análisis no pudo realizarse como se indicó debido a tamaño de muestras insuficiente se priorizó la comparación entre sitios de muestreo. Cuando al menos un efecto principal resultó significativo, se aplicó el test de tukey. El modelo matemático general aplicado en primer lugar para cada variable fue el siguiente:

$$Y_{ijkl} = \mu + \alpha_i + \beta_j + \delta_k + (\alpha\beta)_{ij} + (\beta\delta)_{jk} + (\alpha\delta)_{ik} + (\alpha\beta\delta)_{ijk} + (X_i - \bar{X}_t) + (X_i - \bar{X}_n) + (X_i - \bar{X}_c) + \epsilon_{ijkl}$$

donde Y_{ijkl} = es la l -ésima observación del i -ésimo ciclo hidrológico, del j -ésimo sitio y del k -ésimo sexo

α_i = representa el efecto del i -ésimo ciclo hidrológico,

β_j = representa el efecto del j -ésimo sitio,

δ_k = representa el efecto del k -ésimo sexo,

$(\alpha\beta)_{ij}$ = representa el efecto de la interacción ciclo hidrológico-sitio,

$(\beta\delta)_{jk}$ = representa el efecto de la interacción sitio-sexo,

$(\alpha\delta)_{ik}$ = representa el efecto de la interacción ciclo hidrológico-sexo,

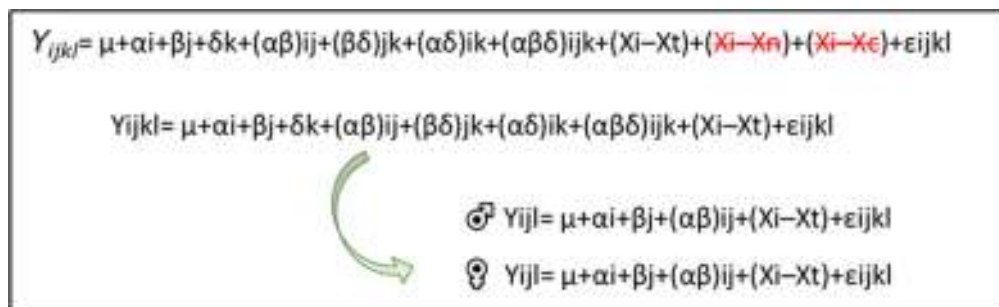
$(\alpha\beta\delta)_{ijk}$ = representa el efecto de la interacción ciclo hidrológico-sitio-sexo,

$(X_i - \bar{X}_t)$ = representa el efecto de la covariable temperatura del agua,

$(X_i - \bar{X}_n)$ = representa el efecto de la covariable nivel hidrológico,

$(X_i - \bar{X}_c)$ = representa el efecto de la covariable caudal, y

ϵ_{ijkl} = representa el error aleatorio asociado a la observación,



Para todos los análisis el nivel de significancia adoptado será $p < 0,05$. El software utilizado para el análisis de los datos fue Infostat versión 2018.

3. RESULTADOS

1. Caracterización hidrológica del río durante el período de estudio

En la Figura 14, se presentan las variaciones del nivel hidrométrico en cuatro sitios: Posadas (sitio aguas arriba de la represa Yacyretá), Ituzaingó, Itá Ibaté e Itatí (sitios aguas abajo de la represa Yacyretá) durante el período de enero de 2014 a diciembre de 2017.

Al inicio, el ciclo hidrológico se caracterizó por la ocurrencia de niveles fluctuantes alrededor de valores medios, apareciendo algunos picos de creciente de muy corta duración en abril y mayo de 2014. Posteriormente, en junio tuvo lugar una creciente importante, con picos que superaron las cotas de alerta en varias ciudades ribereñas del río Paraná. A partir del mes de julio el nivel hidrométrico descendió gradualmente hasta finales de septiembre. En octubre y en enero de 2015 volvieron a registrarse nuevos picos de creciente, aunque de magnitud menor al de junio; el nivel hidrométrico alcanzó los niveles medios en los próximos meses. Las oscilaciones de niveles mencionadas solo modificaron de manera significativa el nivel del río en cercanías de la represa en junio y octubre, aunque fue más notoria en Itá Ibaté, debido a que la represa presenta una operatoria frente a incrementos menores en el nivel hidrométrico, cuyo volumen de agua excedente al no ser turbinada es erogada por los vertederos del Brazo Aña Cuá (Figura 15). El nivel hidrométrico registrado en Posadas, corresponde al nivel de cota definitiva del embalse, el cual no acompañó las variaciones de los niveles observadas en los sitios aguas debajo de la represa Yacyretá.

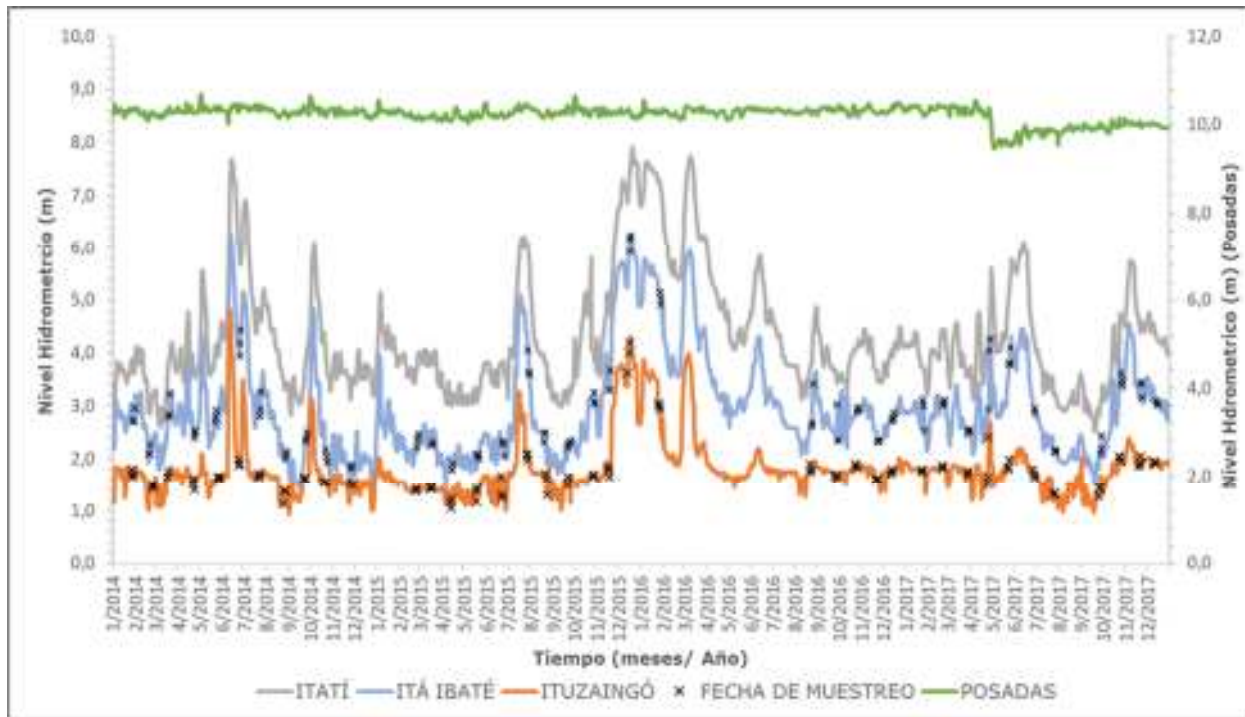


Figura 14. Registro de la variación del nivel hidrométrico de cuatro sitios: Posadas (sitio aguas arriba de la represa), Ituzaingó, Itá Ibaté e Itatí (sitios aguas abajo de la represa Yacretá) desde los años 2014 a 2017.

En lo que respecta a los caudales erogados por las distintas estructuras de pasaje de la represa (turbinas y vertederos), pudo apreciarse que el vertedero del Brazo Añá Cuá presentó las mayores fluctuaciones, relacionadas a las variaciones de caudales afluentes al embalse, mientras que el caudal turbinado se mantuvo relativamente estable alrededor de los $12.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Así, puede apreciarse que cuando el caudal total presentó valores mínimos, los vertederos del brazo Añá Cuá erogaron valores cercanos al caudal mínimo “ecológico” de $1.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ de manera estable. El resto del tiempo, el excedente de caudal que no podía ser turbinado se evacuó por Añá Cuá, alcanzándose valores que superaron los $7.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ en abril, mayo y septiembre de 2014, a lo que deben agregarse descargas excepcionales que superaron los $10.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ a mediados y finales de junio de 2014 cuando el caudal total alcanzó valores $30.000 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ (Figura 14).

Para el período 2015-2016 el ciclo hidrológico se caracterizó por la ocurrencia de niveles fluctuantes alrededor de valores medios, un pico de creciente de corta duración en julio de 2015, y una creciente extraordinaria que alcanzó niveles muy elevados durante 60 días aproximadamente hacia noviembre de 2015 y enero de 2016, seguido por otro pico de igual magnitud de corta duración hacia finales de febrero e inicio de marzo de 2016. Estos aumentos en el nivel hidrométrico modificaron de manera importante el nivel del río en cercanías de la represa, aunque fueron más notorias en Itá Ibaté, debido a que los caudales que no pueden ser turbinados fueron erogados por el Brazo Aña Cuá, y cuando superaron su capacidad máxima continuaron la erogación a través de los vertederos del brazo principal (Figura 14 y 15), lo que determina el ascenso del nivel hidrométrico en Ituzaingó. El nivel hidrométrico registrado en Posadas, correspondiente a la cota definitiva del embalse, no acompañó las variaciones de nivel observadas en los sitios aguas abajo de Yacyretá.

En lo que respecta a los caudales erogados por las distintas estructuras de pasaje de la represa (turbinas y vertederos), pudo apreciarse que los vertederos del Brazo Aña Cuá presentó fluctuaciones importantes durante el periodo 2015 e inicio de 2016, relacionadas a las variaciones de caudales afluentes al embalse. Así, cuando estos fueron mínimos, los vertederos de Aña Cuá erogaron valores cercanos al caudal mínimo "ecológico" durante algunos períodos de manera estable. El resto del tiempo, el excedente de caudal que no podía ser turbinado se evacuó por Aña Cuá, mientras que los vertederos del brazo principal se abrieron en julio y entre noviembre/diciembre de 2015 y febrero/marzo de 2016 en coincidencia con los dos incrementos mayores en el nivel hidrométrico registradas durante este ciclo cuando el caudal total alcanzó valores máximos (Figura 15).

En el último ciclo reproductivo analizado, el ciclo hidrológico se caracterizó por la ocurrencia de niveles fluctuantes alrededor de valores medios a bajos, con

un pico de creciente de corta duración hacia el final del invierno de 2016 y otro de mayor magnitud entre abril y junio de 2017. El leve incremento del nivel hidrológico en mayo/junio de 2016 modificó ligeramente el nivel del río en cercanías de la represa y fue más evidente en Itatí, a diferencia a lo ocurrido con el incremento en octubre/noviembre de 2017, el cual generó un incremento de corta duración en Ituzaingó, la que se mantuvo por varios días aguas abajo.

Cabe destacar que la creciente de 2017 fue acompañada por un descenso del nivel hidrométrico en Posadas, evidenciando un descenso del nivel del lago de Yacyretá. El nivel hidrométrico registrado en Posadas, correspondiente a la cota definitiva del embalse, no acompañó las variaciones de nivel observadas en los sitios aguas abajo de Yacyretá.

En lo que respecta a los caudales erogados por las distintas estructuras de pasaje de la represa (turbinas y vertederos), pudo apreciarse que en general sólo el vertedero del Brazo Añá Cuá presentó algunas fluctuaciones, relacionadas a las variaciones de caudales afluentes al embalse, mientras que los vertederos del brazo principal solo se abrieron por un corto lapso hacia finales de abril de 2017, coincidiendo con el incremento del nivel hidrométrico registrado en Ituzaingó. Cuando los caudales fueron mínimos, los vertederos del brazo Añá Cuá erogaron valores cercanos al caudal mínimo "ecológico", y en el resto del tiempo, las erogaciones aumentaron para evacuar el excedente de caudal que no podía ser turbinado (Figura 15).

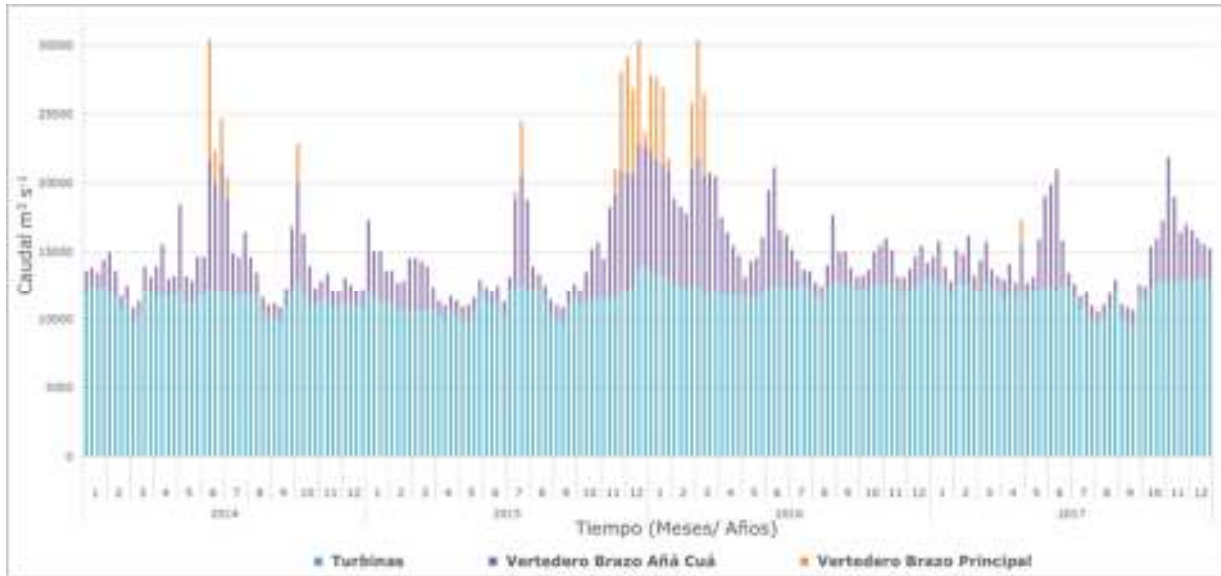


Figura 15. Caudales informados por la Entidad binacional Yacyretá, desde los años 2014 a 2017. Diferenciando a los caudales regulares erogados por las turbinas, y frente a los aumentos de caudal, estos son erogados por el vertedero Aña Cuá y por vertedero principal.

2. Características físicas y químicas del agua

En ambos sitios de muestreo los valores medios de temperatura del agua fueron muy similares (Figura 16), el promedio estimado para la transparencia del agua medida con el disco de Secchi, fue superior en Ituzaingó. Sin embargo, en la Figura 16 puede apreciarse que ambas estaciones presentan valores de transparencia del agua similares en periodos que coinciden con pulsos de inundación, existiendo una marcada diferencia en ausencia de estos pulsos. Este comportamiento podría deberse a la relativa estabilidad del nivel hidrológico en aguas bajas, lo que favorece la sedimentación del material de deriva en el embalse e incrementa la transparencia del agua al pie de la presa. En el resto del período, que se caracterizó por lluvias y crecidas de variada magnitud del Paraná, así como de sus afluentes menores en toda la región, el aporte reiterado de material alóctono al cauce principal del río pudo ser responsable del descenso de la transparencia en Ituzaingó, determinando la ocurrencia de valores similares a los estimados para Itá Ibaté.

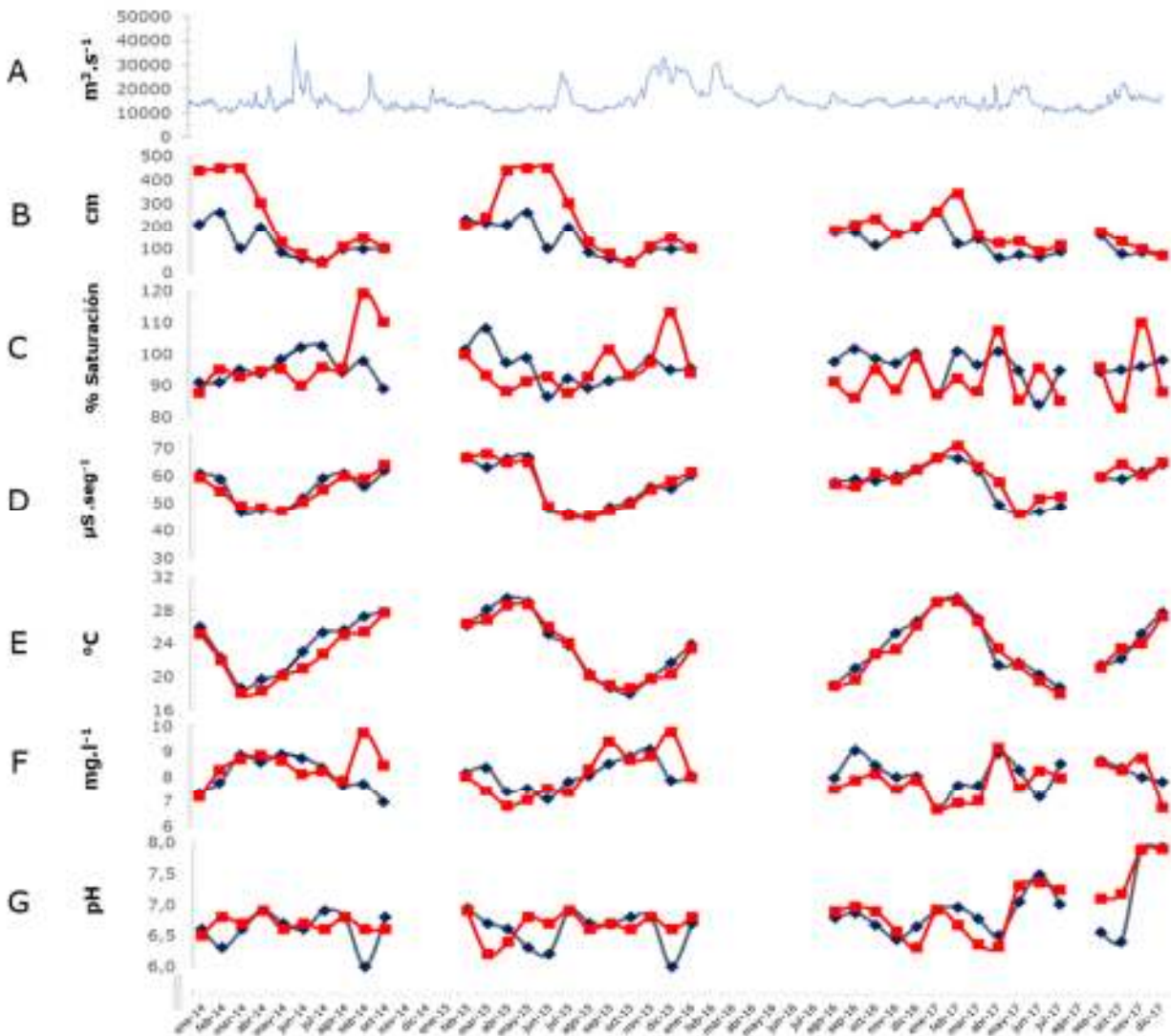


Figura 16. Variaciones mensuales durante el período de estudio (2014-2017) de las variables físicas y químicas del agua del río Paraná en Ituzaingó (Rojo) e Itá Ibaté (Azul), se anexa el caudal para observar las variaciones de las variables durante los pulsos de creciente. **A.** Caudal del río Paraná en Ituzaingó. **B.** Transparencia del agua medida con el disco de Secchi. **C.** Porcentaje de saturación de Oxígeno disuelto en el agua. **D.** Conductividad eléctrica. **E.** Temperatura del agua. **F.** Oxígeno disuelto en agua en miligramos/litro. **G.** PH del agua.

La conductividad arrojó valores entre 28,8 y 70 $\mu\text{s cm}^{-1}$ en ambos sitios, registrándose los valores más bajos entre junio-julio de 2014, posiblemente asociados a un efecto de dilución provocado por la creciente de junio de 2014. El pH presentó fluctuaciones en ambos sitios, estimándose valores que

oscilaron alrededor del rango neutro, con un promedio de 7 en ambos sitios de muestreo fijo se obtuvieron valores cercanos a 6 en diciembre de 2015 y en septiembre/octubre de 2017 en Itá Ibaté, en coincidencia con el aumento del nivel hidrométrico por el pulso de creciente de este periodo, posiblemente como consecuencia de la descomposición de la materia orgánica en las zonas costeras inundadas.

El oxígeno disuelto en agua aumentó en concordancia con la apertura de vertederos del brazo principal, cuando los niveles de oxígeno disuelto alcanzaron niveles elevados de sobresaturación al pie de la represa, al tiempo que en Itá Ibaté los valores no sufrieron modificaciones. Por su parte, también la disminución del tenor de oxígeno en ambos sitios se relaciona con los procesos de descomposición de la materia orgánica, llama la atención la importante caída de los niveles de oxígeno disuelto registrada el octubre de 2014 en el sitio de alto impacto, lo que posiblemente se relacione a cuestiones climáticas adversas que se presentó en dicho mes, lo que motivó que los registros debieran realizarse con lluvias, fuertes vientos y oleaje, pudiendo afectar de manera importante significativa los niveles de este gas en la zona costera de colocación de redes.

3. Resultados de Análisis histológico e inmunohistoquímico

Las muestras analizadas del tracto digestivo provenientes de ejemplares capturados y mantenidos en estanque, además muestras de ejemplares capturados en ambos sitios de muestreo permitieron realizar una descripción de las características histológicas y establecer un patrón de distribución de neuromoduladores (Neuropéptido Y, Colecistoquinina, Grelina y Leu-enkefalina), del tracto gastrointestinal de *P. lineatus*, aplicando métodos inmunohistoquímicos.

3.1 Localización y distribución de neuromoduladores en el tracto digestivo.

Según las características morfológicas, se observaron dos tipos de células endocrinas (CE) ubicadas entre los enterocitos del epitelio intestinal. Las CE de tipo abierto presentan una forma alargada y son más anchas en la zona ocupada por el núcleo, y exhiben un contenido granular en el citoplasma supranuclear (Figura 17). Las CE de tipo cerrado tienen forma redonda y se ubican en la región basal del epitelio (Figura 18). Además, se observaron algunas células nerviosas con un contorno irregular que definía su típica forma estrellada con proyecciones citoplasmáticas. La distribución de cada tipo de CE mostró una alta variación a lo largo del tracto digestivo (Tabla 14).

Células endocrinas inmunorreactivas a CCK

Se detectó inmunoreactividad a CCK en células de la capa epitelial del ciego pilórico y del intestino anterior (Figura 17 a, b). La mayor densidad de CE de tipo abierto inmunoreactivas a CCK se observó en los ciegos pilóricos, mientras que el número de CE disminuyó desde la parte anterior hacia los segmentos caudales del intestino, estando ausente en el intestino posterior (Tabla 14). En particular, no se encontraron CE inmunoreactivas a CCK en el estómago de *P. lineatus*.

Células endocrinas inmunorreactivas a NPY

Se detectaron grandes cantidades de CE inmunoreactivas a NPY, principalmente en el ciego pilórico, pero también en las porciones anterior, glandular y media del intestino (Tabla 14). Similar a la distribución observada en CCK, solo se observaron células de tipo abierto en el intestino (Figura 17 c, d). No se encontraron CE inmunoreactivas a NPY en otras partes del tracto digestivo, como el estómago y el intestino posterior.

Células endocrinas inmunorreactivas con Leu-ENK

En la capa epitelial del estómago cardial y pilórico, solo se detectaron CE inmunoreactivas a Leu-ENK de tipo abierto, mientras que en el ciego pilórico

se observaron células endocrinas de tipo cerrado (Tabla 14) (Figura 18 a, b). Además, se observó inmunorreacción a Leu-ENK en las células nerviosas que rodean las glándulas gástricas (Figura 18 c, e), así como en las neuronas del plexo mientérico. Las neuronas inmunoreactivas a Leu-ENK presentaron un contorno irregular que define su forma estrellada típica con proyecciones citoplasmáticas (Figura 18 d, f). Las fibras nerviosas distribuidas en la lámina propia-submucosa y las capas musculares a lo largo del tracto digestivo también mostraron inmunoreactividad a los antisueros Leu-ENK.

Células endocrinas inmunoreactivas Ghre

Las CE de tipo abierto inmunoreactivas a Ghre se restringieron al intestino glandular (Figura 18 g) y exhibieron una forma triangular con grandes gránulos secretorios distribuidos por toda la célula (Figura 18 h). Estas células se encuentran en la base y la porción media de las glándulas.

Ciegos Pilóricos Intestino Anterior

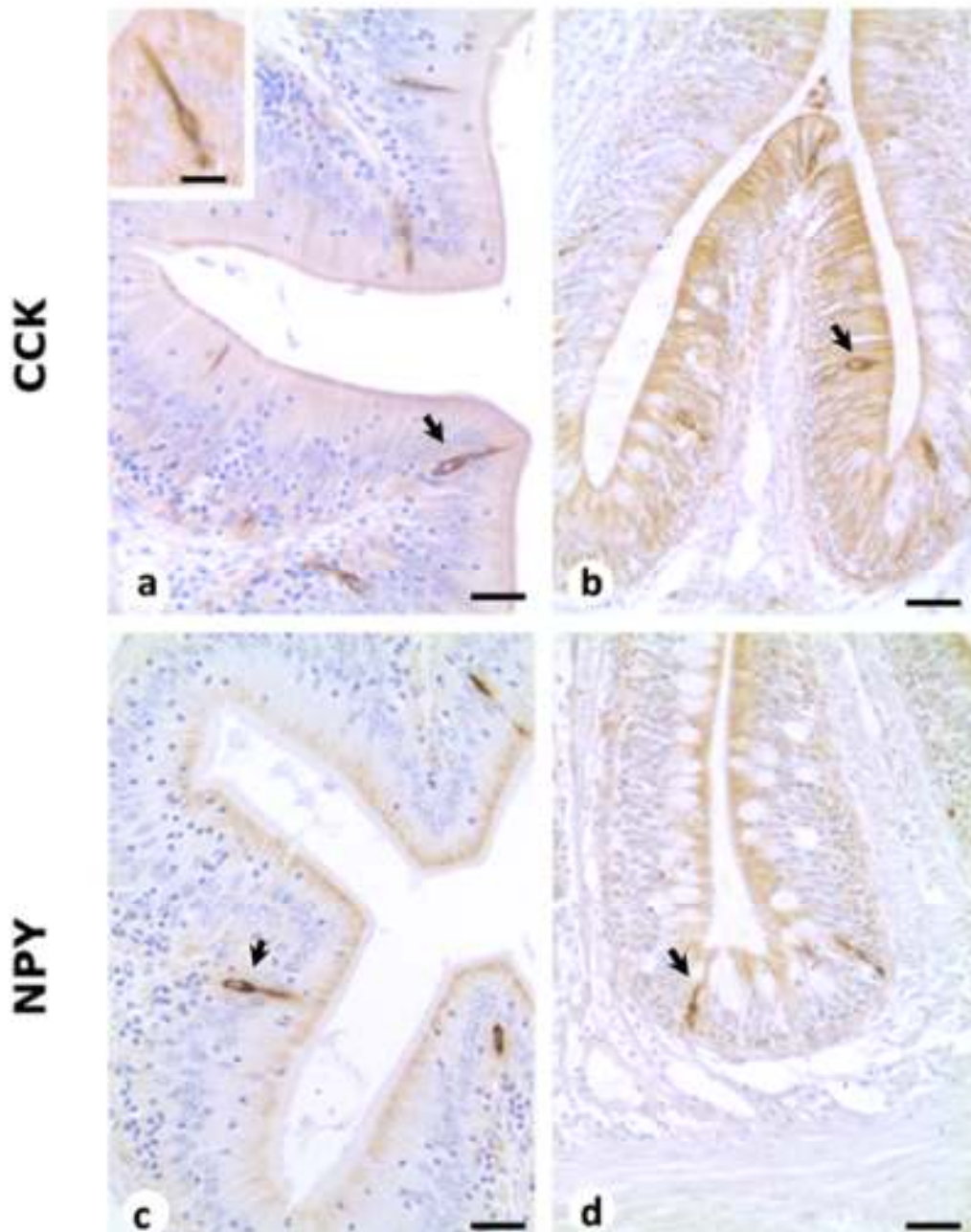


Figura 17. Microfotografía de células endocrinas de *Prochilodus lineatus*. - **a** y **b**. Células endocrinas inmunoreactivas a CCK-8 de tipo abierto del ciego pilórico y del intestino anterior. - **c** y **d**. Células endocrinas inmunoreactivas a NPY de tipo abierto de los ciegos pilóricos y del intestino anterior. Barras de escala: en figuras a-d= 30 µm; en recuadro figura a = 10 µm.

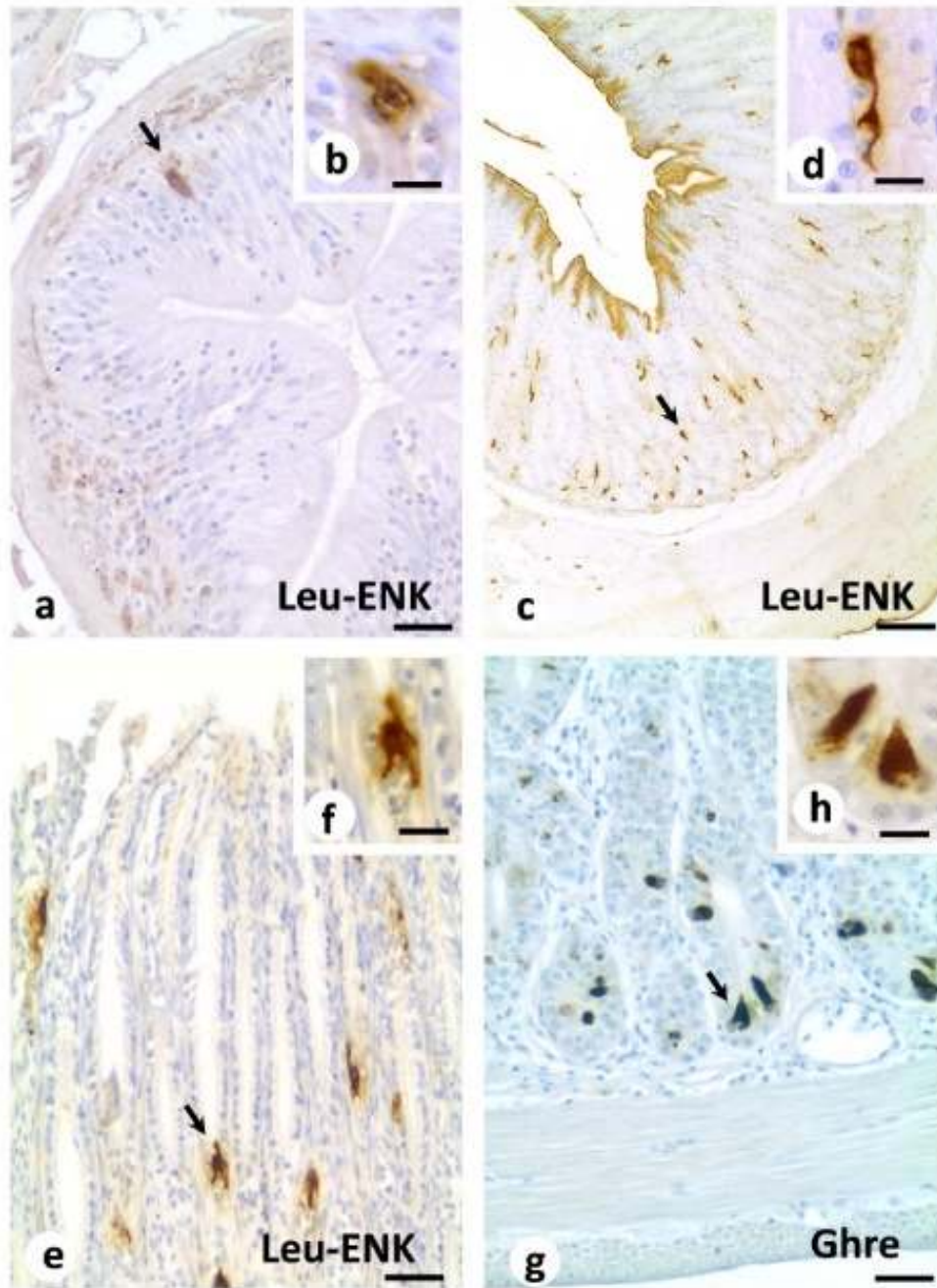


Figura 18. Microfotografías comparativas de células endocrinas del tracto digestivo de *Prochilodus lineatus*. - **a** y **b**. Ciegos pilóricos que presentan células endocrinas inmunoreactivas a Leu-ENK de tipo cerrado (flecha). - **c** y **e**. Células endocrinas inmunoreactivas a Leu-ENK ubicadas alrededor de las glándulas gástricas (flecha). - **d**, **f** y **h**. Ampliación de alta potencia que muestra diferentes células endocrinas inmunoreactivas. - **g**. Células endocrinas inmunoreactivas a Ghre observadas en el epitelio del intestino glandular (flecha). Barras de escala: aumento de baja potencia = 30 μ m; recuadros = 10 μ m.

4. Resultados Análisis morfométrico.

Tabla 2. Periodo en el que se realizó la pesca experimental y la toma de variables ambientales. Mostrando las capturas de *Prochilodus lineatus* durante los meses en ambos sitios, durante los años de 2014 a 2017. Es importante aclarar que los periodos de muestreo se encuentran establecidos dentro del convenio EBY-UNNE, y los meses faltantes se deben a los periodos de renovación de convenio.

AÑO	MESES	ITA IBATE	ITUZAINGO	TOTAL DE CAPTURAS POR MES
2014	Enero	18	20	38
	Febrero	21	7	28
	Marzo	11	12	23
	Abril	13	21	34
	Mayo	13	7	20
	Junio	16	13	29
	Julio	8	15	23
	Agosto	9	21	30
	Septiembre	21	56	77
	Octubre	12	69	81
	Noviembre	54	11	65
2015	Febrero	24	29	54
	Marzo	10	27	37
	Abril	35	16	51
	Mayo	17	11	28
	Junio	3	17	20
	Julio	30	13	43
	Agosto	32	14	46
	Septiembre	58	30	88
	Octubre	34	51	85
	Noviembre	85	67	152
	Diciembre	14	65	79
2016	Enero		20	20
	Agosto	56	141	197
	Septiembre	27	31	58
	Octubre	11	75	86
	Noviembre	11	78	89
	Diciembre	17	62	79
2017	Enero	6	39	45
	Febrero	16	16	32
	Marzo	12	25	37
	Abril	22	33	55
	Mayo	18	13	31
	Junio		19	19
	Julio	12	22	34
	Agosto	8	52	60
	Septiembre	50	46	96
	Octubre	61	62	123
	Noviembre	39	70	109
	Diciembre	6	39	45

A partir del análisis de 1700 ejemplares, la relación peso-longitud mostró un buen ajuste a una ecuación potencial ($R^2= 93,83\%$) (Figura 19), donde el peso estimado responde a la siguiente ecuación:

$$W' = 0,00004971 * LST^{2,88149177}$$

Concluida esta etapa se procedió a calcular los valores de Kn para cada pez y se procedió a realizar los análisis estadísticos.

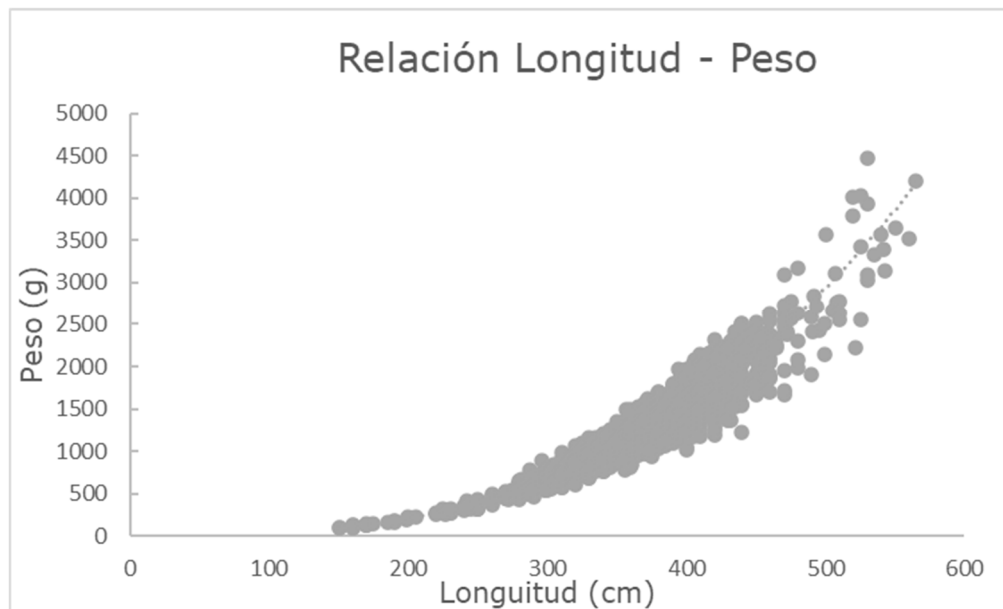


Figura 19. Ecuación Potencial, que muestra la relación de longitud-Peso en ejemplares de *P. lineatus*.

5. Ancova de índices morfométricos

En la Tabla 2 se presenta la significación estadística estimada para los efectos principales, interacciones y covariables. A partir de estos resultados generales se fueron modificando los análisis posteriores para cada variable en particular.

Tabla 3. Resultados del análisis factorial de la Covarianza a tres vías, del factor de condición relativo (kn), índice de hepatosomático (IHS), índice gonadosomático (IGS) e índice renal somático (IRS). Se presentan los valores de F para cada efecto principal, interacciones y covariables. Los resultados significativos se representan con asterisco (* = $p < 0,05$). Los grados de libertad para los efectos principales son: Ciclo Anual = 2, Sitio = 1, Sexo = 1.

	Efectos Principales			Interacciones de Primer Orden			Interacciones de segundo Orden	Covariables			
	n	Ciclo Anual (A)	Sitio (B)	Sexo (C)	AxB	AxC	BxC	AxBxC	Temperatura	Nivel Hidrométrico	Caudal
K_n	1700	34,80*	22,68*	12,62*	2,21	11,08*	0,03	1,60	-	20,47*	-
IHS	778	0,60	11,16*	15,94*	1,15	0,70	0,81	0,44	4,70*	-	-
IRS	157	2,23	1,40	0,35	4,10*	1,46	1,49	3,15*	4,39*	7,18*	18,73*
IGS	847	9,4*	5,50*	69*	0,22	2,29	0,81	1,1	47,43*	-	4,17*

5.1. Análisis estadístico del Factor de condición (K_n)

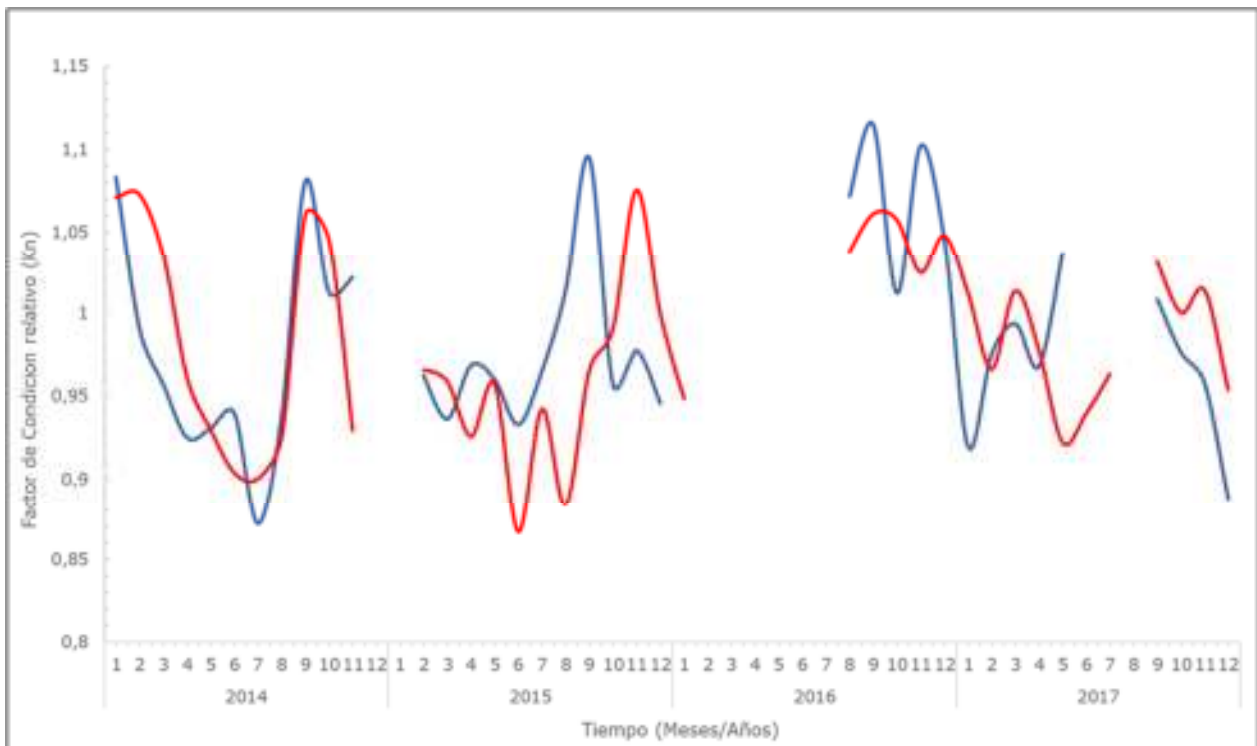


Figura 20. Variaciones mensuales del factor de condición relativo (kn) de *P. lineatus* en ambos sitios de muestreo: Itzaingó (Rojo) e Itá Ibaté (Azul) a lo largo del período de estudio.

De acuerdo a los resultados presentados en la Figura 19 y en la Tabla 2, donde se aprecia una interacción significativa entre sexo y ciclo anual, se repitió el análisis factorial de la Covarianza (ANCOVA) del kn , realizándose en esta oportunidad un análisis a dos vías de manera independiente para cada sexo, considerando el efecto del ciclo anual (3 niveles) y el sitio de muestreo (2 niveles), su interacción y el nivel hidrométrico como única covariable. Los resultados obtenidos se presentan en la Tabla 3, donde puede observarse que en ambos sexos se observaron diferencias significativas entre ciclos anuales y sitios, efecto significativo del nivel hidrométrico ($p < 0,05$) así como la ausencia de interacción ciclo anual – sitios ($p > 0,05$).

Tabla 4. Resultados del análisis factorial de la Covarianza a dos vías, del factor de condición relativo (kn) para hembras y machos. Y como única covariable el nivel hidrométrico. Se presentan los valores de F para cada efecto principal, interacciones y covariables. Los resultados significativos se representan con asterisco (* = $p < 0,05$). Los grados de libertad para los efectos principales son: Ciclo Anual = 2, Sitio = 1.

Hembra					Macho				
n	Ciclo Anual (A)	Sitio (B)	AxB	Nivel Hidrométrico	n	Ciclo Anual	Sitio	AxB	Nivel Hidrométrico
1027	7,931*	14,63*	1,286	16,70*	673	32,09*	7,30*	2,544	6,24*

La comparación *a posteriori* de las medias muestra que los valores de kn fueron superiores en el ciclo 16-17 en ambos sexos ($p < 0,05$). La comparación de los ciclos restantes fue diferente para machos y hembras, ya que mientras que dentro de los primeros el factor de condición relativo fue significativamente superior en el ciclo 15-16 respecto de 14-15 ($p < 0,05$), en hembras no se encontraron diferencias entre estos ($p > 0,05$). Respecto de la comparación entre sitios de muestreo, en ambos sexos se estimaron promedios de kn superiores en Itá Ibaté ($p < 0,05$) (Tabla 4).

Tabla 5. Valores medios del factor de condición para hembras y machos, y resultados del análisis *a posteriori* del Test de Tukey. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Hembras					Machos				
Ciclo Anual			Sitio		Ciclo Anual			Sitio	
14-15	15-16	16-17	Ituzaingó	Itá Ibaté	14-15	15-16	16-17	Ituzaingó	Itá Ibaté
1,002 ^B	1,014 ^B	1,035 ^A	1,001 ^B	1,033 ^A	0,943 ^C	1,004 ^B	1,030 ^A	0,978 ^B	1,007 ^A

A los efectos de realizar una mejor interpretación de los resultados obtenidos luego de encontrar interacción entre sexo y ciclo anual, se repitió el análisis factorial de la Covarianza (ANCOVA) del *kn* una vez más de manera independiente para cada ciclo anual mediante un análisis a dos vías considerando el efecto del sitio de muestreo (2 niveles) y del sexo (2 niveles), su interacción y el nivel hidrométrico como única covariable. Los resultados obtenidos se presentan en la tabla 5, donde puede observarse que en los ciclos anuales 2015-2016 y 2016-2017 el nivel hidrométrico presentó diferencias significativas ($p < 0,05$). El ciclo 2014-2015 no presentó diferencias significativas ($p > 0,05$) en el nivel hidrométrico, pero sí en el sexo ($p < 0,05$).

Tabla 6. Análisis factorial de la Covarianza (ANCOVA) del *kn* de manera independiente para cada ciclo anual, mediante un análisis a dos vías considerando el efecto del sitio de muestreo (2 niveles) y del sexo (2 niveles), su interacción y el nivel hidrométrico como única covariable. Los resultados significativos se representan con asterisco (* = $p < 0,05$).

Ciclo Anual											
14-15				15-16				16-17			
Sitio (B)	Sexo (C)	BxC	Nivel Hidrométrico	Sitio (B)	Sexo (C)	BxC	Nivel Hidrométrico	Sitio (B)	Sexo (C)	BxC	Nivel Hidrométrico
3,2601	29,226*	1,1295	1,3551	0,1421	2,250	1,5161	14,0720*	20,966*	0,001	0,1151	15,021*

La comparación *a posteriori* de las medias, muestra que los valores de *kn* al comparar por sitios de muestreo, en la mayoría de los ciclos se observaron diferencias significativas ($p < 0,05$), resaltando que en todos los ciclos se estimaron promedios de *kn* superiores en Itá Ibaté. Si nos referimos a la comparación entre hembras y machos, solo presento diferencias significativas durante el ciclo anual 2014-2015 ($p < 0,05$), aunque esta diferencia significativa no pudo hallarse en los otros ciclos, en todos los ciclos las hembras presentaron promedios de *kn* superiores a los machos (Tabla 7).

Tabla 7. Valores medios del factor de condición para cada ciclo anual, y los resultados del análisis a posteriori del Test de Tukey. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

Ciclo Anual											
14-15				15-16				16-17			
Sexo		Sitio		Sexo		Sitio		Sexo		Sitio	
Hembras	Machos	Ituzaingó	Itá Ibaté	Hembras	Machos	Ituzaingó	Itá Ibaté	Hembras	Machos	Ituzaingó	Itá Ibaté
1,0097 ^A	0,9526 ^B	0,9675 ^B	0,9948 ^A	0,9981 ^A	0,9943 ^A	0,9881 ^A	1,0044 ^A	1,0542 ^A	1,0533 ^A	0,9929 ^B	1,1146 ^A

5.2. Análisis estadístico del Índice hepatosomático (IHS)

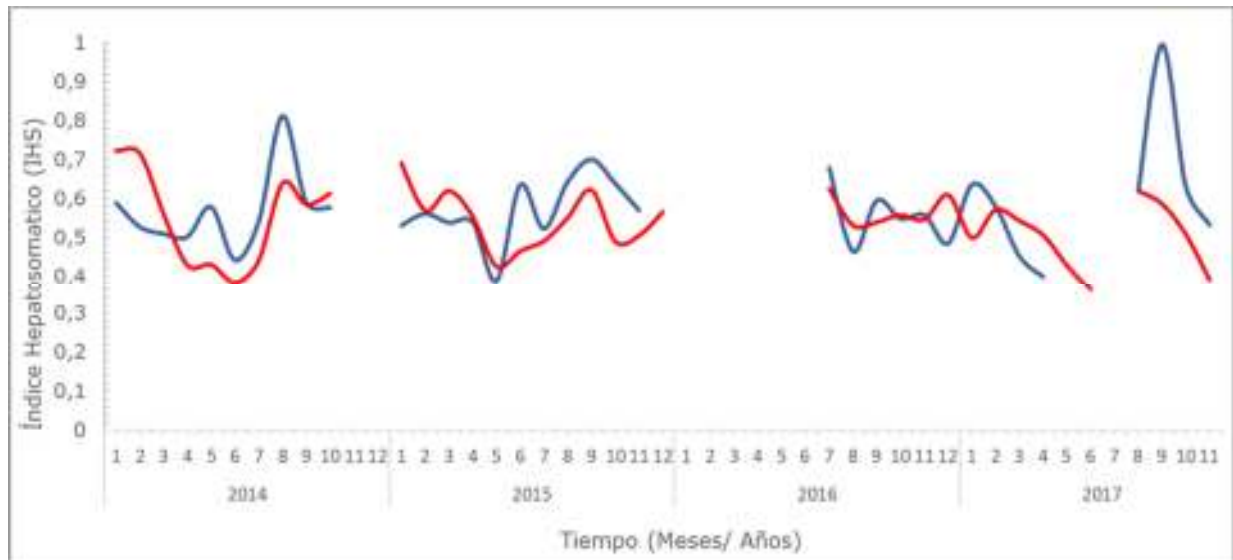


Figura 21. Variaciones mensuales del índice hepatosomático de *P. lineatus* en ambos sitios de muestreo: Ituzaingó (Rojo) e Itá Ibaté (Azul) a lo largo del período de estudio.

Los resultados presentados en la Figura 20 y en la Tabla 2, del análisis factorial de la Covarianza (ANCOVA) del índice hepatosomático (IHS), permiten observar una diferencia significativa en el sitio de muestreo ($p < 0,05$) y el sexo ($p < 0,05$). Y también una diferencia significativa en cada una de las tres covariables: temperatura ($p < 0,05$), nivel hidrométrico ($p < 0,05$) y Caudal ($p < 0,05$).

La comparación *a posteriori* de las medias (Tabla 8), muestra que los valores de IHS en comparación al sitio de muestreo, son más altos en Itá Ibaté ($p < 0,05$) y que las hembras presentaron valores medios más elevadas que los machos ($p < 0,05$).

Tabla 8. Valores medios del índice hepatosomático, y los resultados del análisis a posteriori del Test de Tukey. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

IHS			
Sitio		Sexo	
Ituzaingó	Itá Ibaté	Machos	Hembras
0,524 ^B	0,599 ^A	0,540 ^B	0,628 ^A

5.3. Análisis estadístico del Índice renalsomático (IRS)

Los resultados obtenidos en la Tabla 2, del análisis factorial de la Covarianza (ANCOVA) del índice renalsomático (IRS), permiten observar la ocurrencia de interacción entre sitios de muestreo y ciclo anual ($p < 0,05$).

Al repetir el análisis, pero en esta oportunidad excluyendo al ciclo 2016-2017 debido a que los datos son insuficientes, se aprecia un efecto significativo del sitio ($p < 0,05$) así como de las tres covariables (Tabla 9).

Tabla 9. Análisis factorial de la Covarianza (ANCOVA) del IRS excluyendo al ciclo 2016-2017 por datos insuficientes, mediante un análisis a tres vías considerando el efecto ciclo anual (2 niveles) el sitio de muestreo (2 niveles) y del sexo (2 niveles), sus interacciones y el nivel hidrométrico, temperatura y caudal como covariables. Se presentan los valores de F para cada efecto principal, interacciones y covariables. Los resultados significativos se representan con asterisco (* = $p < 0,05$). Los grados de libertad para los efectos principales son: Ciclo Anual = 1, Sitio = 1, Sexo = 1.

IRS									
Efectos Principales			Interacciones de Primer Orden			Interacciones de segundo Orden	Covariables		
Ciclo Anual (A)	Sitio (B)	Sexo (C)	AxB	AxC	BxC	AXBXC	Nivel Hidrométrico	Temperatura	Caudal
2,58	10,54*	0,97	3,16	2,91	0,64	3,94	7,17*	4,38*	18,70*

La comparación a posteriori de las medias permite observar que los valores medios de IRS más altos se obtuvieron en Itá Ibaté ($p < 0,05$) (Tabla 10), y no

hay diferencias significativas al comparar entre sexos ($p > 0,05$).

Tabla 10. Valores medios del índice renalsomatico, y los resultados del análisis a posteriori del Test de Tukey. Letras diferentes indican diferencias significativas ($p < 0,05$).

IRS	
ITUZAINGO	ITA IBATE
0,069 ^B	0,083 ^A

5.4. Análisis estadístico del Índice Gonadosomático (IGS)

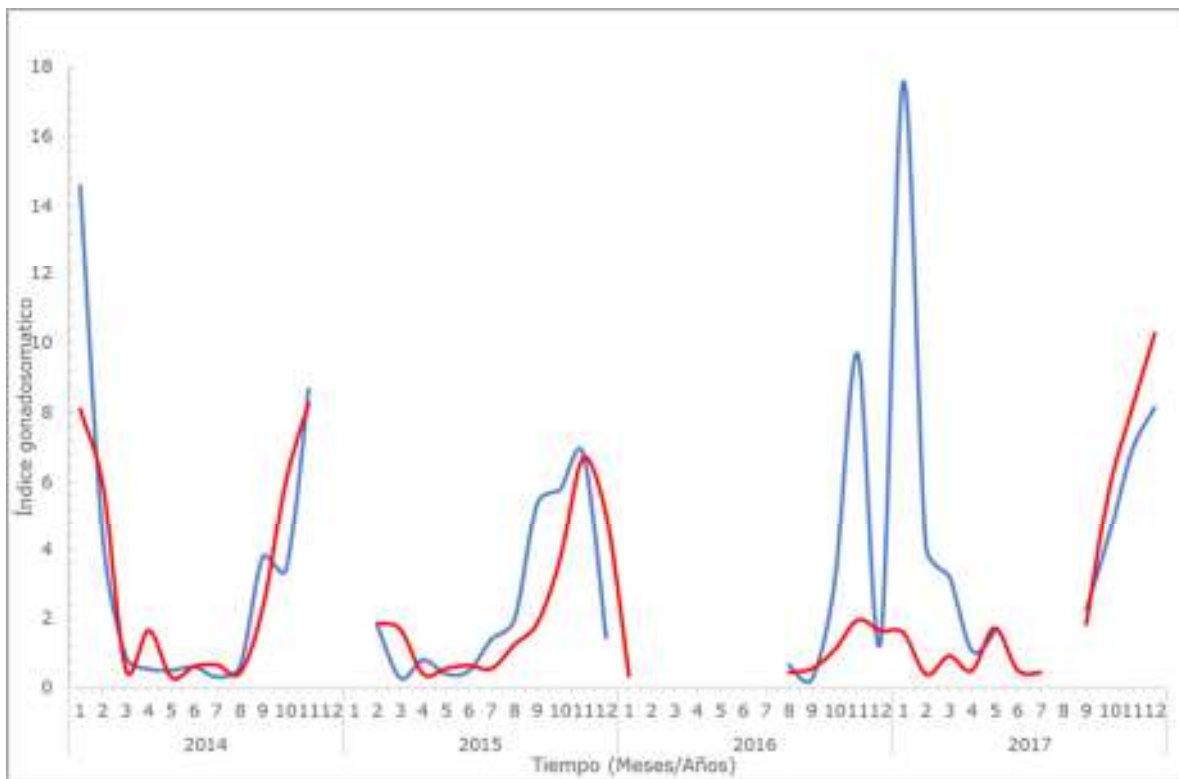


Figura 22. Variaciones mensuales del índice gonadosomático de *P. lineatus* de ambos sexos en ambos sitios: Ituzaingo (Rojo) e Ita Ibaté (Azul) a lo largo del período de estudio.

De acuerdo con los resultados presentados en la Figura 22 y en la Tabla 2, se aprecia una diferencia significativa del ciclo anual, sitio y sexo. Se repitió el análisis factorial de la Covarianza (ANCOVA) a tres vías del IGS (Tabla 10),

pero en este caso no se incluyeron en el análisis a los machos y hembras virginales y en reposo. Los factores incluidos en el análisis como efectos principales fueron el ciclo anual, sitio de muestreo y el sexo de los peces, y las interacciones de primer y segundo orden. Se incluyó a la temperatura como covariable. El sitio, sexo y la covariable temperatura, mostraron diferencias significativas.

Tabla 11. Análisis factorial de la Covarianza (ANCOVA) del Índice gonadosomático, mediante un análisis a tres vías considerando el efecto del ciclo anual (3 niveles), sitio de muestreo (2 niveles) y del sexo (2 niveles), su interacción y la temperatura como única covariable. Los resultados significativos se representan con asterisco (* = $p < 0,05$).

IGS							
Efectos Principales			Interacciones de Primer Orden			Interacciones de segundo Orden	Covariables
Ciclo Anual (A)	Sitio (B)	Sexo (C)	AxB	AxC	BxC	AXBXC	Temperatura
1,91	75,61*	29,226*	0,18	1,50	0,36	0,88	38,20*

Aunque en el análisis principal el IGS no presentaron efectos significativos por por ciclo anual, debido que los valores obtenidos estaban muy próximos al valor de $p = 0,05$. Al realizar la comparación *a posteriori* de las medias por el test de tukey por sitio de muestreo (Tabla 11), nos permite observar que los valores del IGS de ejemplares en actividad reproductiva, son más altos en Itá Ibaté ($p < 0,05$), y al comparar los ciclos anuales, el ciclo 2015-2016 fue el ciclo que presento los valores ($p < 0,05$) más elevados.

Tabla 12. Valores medios del índice gonadosomático, y los resultados del análisis a posteriori del Test de Tukey. Letras diferentes indican diferencias significativas ($P < 0,05$).

IGS				
Sitio		Ciclo Anual		
Ituzaingó	Itá Ibaté	2014-2015	2015-2016	2016-2017
2,74 ^B	4,95 ^A	3,65 ^B	6,24 ^A	3,91 ^B

6. Análisis estadístico de las variables hematológicas.

El número de ejemplares para cuantificar cada una de las variables fue diferente, debido a la disponibilidad de equipamiento o simplemente al tiempo de extracción de sangre que modifican los valores de las variables en estudio.

Cortisol

Los resultados analizados para cortisol se obtuvieron a partir de muestras de sangre de 185 ejemplares. De estas, 13 debieron ser descartadas debido a que por cuestiones imprevistas, el tiempo de extracción de sangre se extendió más allá del mínimo establecido, arrojando valores que superaron los 120-150 ng ml⁻¹, los que se corresponden con picos agudos generados por el estrés de captura. En 172 ejemplares capturados en ambos sitios de muestreo, se estimaron valores que van desde 10 ng ml⁻¹ (valor mínimo que puede ser cuantificado según técnica/kit) hasta 79 ng ml⁻¹, los que se encuentran dentro del rango correspondiente a valores basales.

El análisis de la Covarianza permitió determinar que ninguno de los efectos principales, interacciones o covariables incluidas en el análisis tuvo un efecto significativo sobre los niveles de cortisol en los peces ($p > 0,05$).

Glucosa

Los resultados analizados para glucosa se obtuvieron a partir de muestras de sangre de 183 ejemplares (2 menos respecto de los 185 analizados para cortisol por falta de tiras reactivas). Como se mencionó anteriormente 13 muestras debieron ser descartadas debido a se extendió en el tiempo de

extracción de sangre, arrojando para esta variable valores próximos a los 42 a 50 mg dl⁻¹, los que se corresponden con picos agudos generados por el estrés de captura. Para el resto de los peces se obtuvieron valores de 10 a 36 mg dl⁻¹.

El análisis de la Covarianza permitió determinar que ninguno de los efectos principales, interacciones o covariables incluidas en el análisis tuvo un efecto significativo sobre los niveles de glucosa en los peces ($p > 0,05$).

Lactato

Los resultados analizados para Lactato se obtuvieron de un total de 118 ejemplares, número reducido debido a que la adquisición del equipo portátil de medición pudo concretarse un tiempo después de haber iniciado el estudio. El rango de valores obtenidos para esta variable fue: 3,8 mmol l⁻¹ como máximo al valor mínimo que puede medir el equipo, 0,8 mmol l⁻¹.

El análisis de la Covarianza permitió determinar que ninguno de los efectos principales, interacciones o covariables incluidas en el análisis tuvo un efecto significativo sobre los niveles de lactato en los peces ($p > 0,05$).

Hormonas sexuales

Testosterona

El rango de valores obtenidos para esta variable fueron 16 ng.ml⁻¹ a 0,03 ng.ml⁻¹, límites establecidos por el equipo de medición y por el kit utilizado. Al realizar el análisis de la varianza para hembras y machos de manera independiente por sitio de muestreo, no se detectó efecto significativo ($p > 0,05$).

Aunque el análisis principal en machos no presentó efecto significativo en la comparación por ciclo anual, al comparar las medias por el test de Tukey, se obtuvieron valores superiores para el ciclo 2015-2016 ($p < 0,05$).

Estradiol

Los resultados analizados para estradiol se obtuvieron a partir de muestras de plasma de 185 ejemplares. El rango de valores obtenidos fue superior (2.000 pg.ml^{-1}) e inferior (20 pg.ml^{-1}) a lo que el equipo/kit puede cuantificar.

El análisis principal en el cual se tuvieron en cuenta al ciclo anual y al sitio como efectos principales y a sus interacciones, evidenciaron una diferencia significativa de los valores de estradiol para hembras, por sitio y ciclo anual. Al realizar la comparación *a posteriori* de los valores medios por sitio de muestreo, se observaron valores mayores para el sitio Itá Ibaté ($p < 0,05$). Así también la comparación de los promedios estimados para las hembras para ciclo anual, evidenció la ocurrencia de diferencias significativas, resultando estadísticamente diferentes los valores correspondientes a los 3 ciclos estudiados, correspondiendo el mayor valor al ciclo 2015-2016 y el menor al ciclo 2016-2017 ($p < 0,05$).

Debido a la gran variabilidad de los valores obtenidos en hembras y con el objetivo de poder visualizar en qué etapa del ciclo reproductivo encontráramos las mayor diferencia, se repitió el análisis factorial de la varianza (ANOVA) del estradiol, realizándose en esta oportunidad a dos vías de manera independiente para hembras con los estadios gonadales más recurrentes en ambos sitios: reposo, inicio de maduración y maduración. Los resultados evidencian una diferencia significativa en los valores de estradiol en hembras con estadio gonadal en reposo y maduración por sitio de muestreo ($p < 0,05$) y por ciclo anual ($p < 0,05$), no encontrando ningún efecto significativo para hembras en inicio de maduración. En la comparación *a posteriori* por sitio de muestreo de las medias de estradiol correspondiente a hembras en reposo y en maduración, se obtuvieron valores superiores para ($p < 0,05$) Itá Ibaté, y al comparar por ciclo anual nuevamente los valores superiores correspondieron al ciclo 2015-2016.

7. Análisis del Ciclo reproductivo de *P. lineatus* durante el periodo de estudio



Figura 23. Escala de referencia gonadal macroscópica del ciclo reproductivo en hembras de *P. lineatus*. Estadio virginal I (A). Estadio inicio de maduración III (B). Estadio maduración IV (C). Estadio Post desove VI, temprana (D) y tardío (E). Estadio reposo II (F). Estadio de regresión sin reproducción previa temprano (G) y tardío (H).

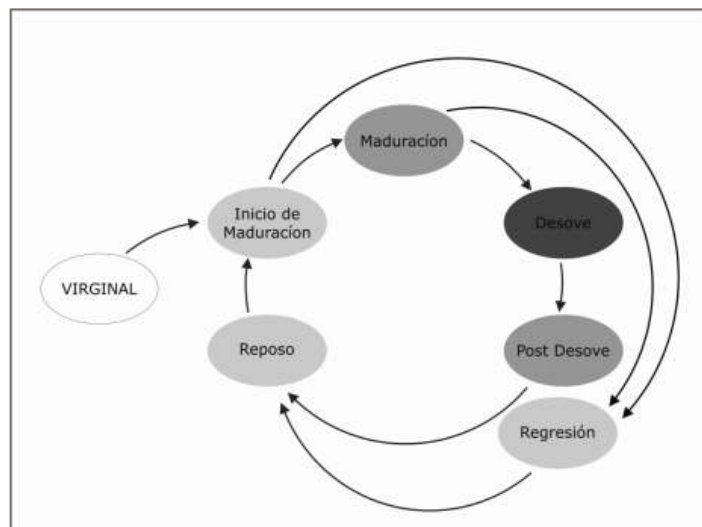


Figura 24. Ciclo reproductivo en hembras de *P. lineatus*, según estadios de madurez sexual macroscópica.

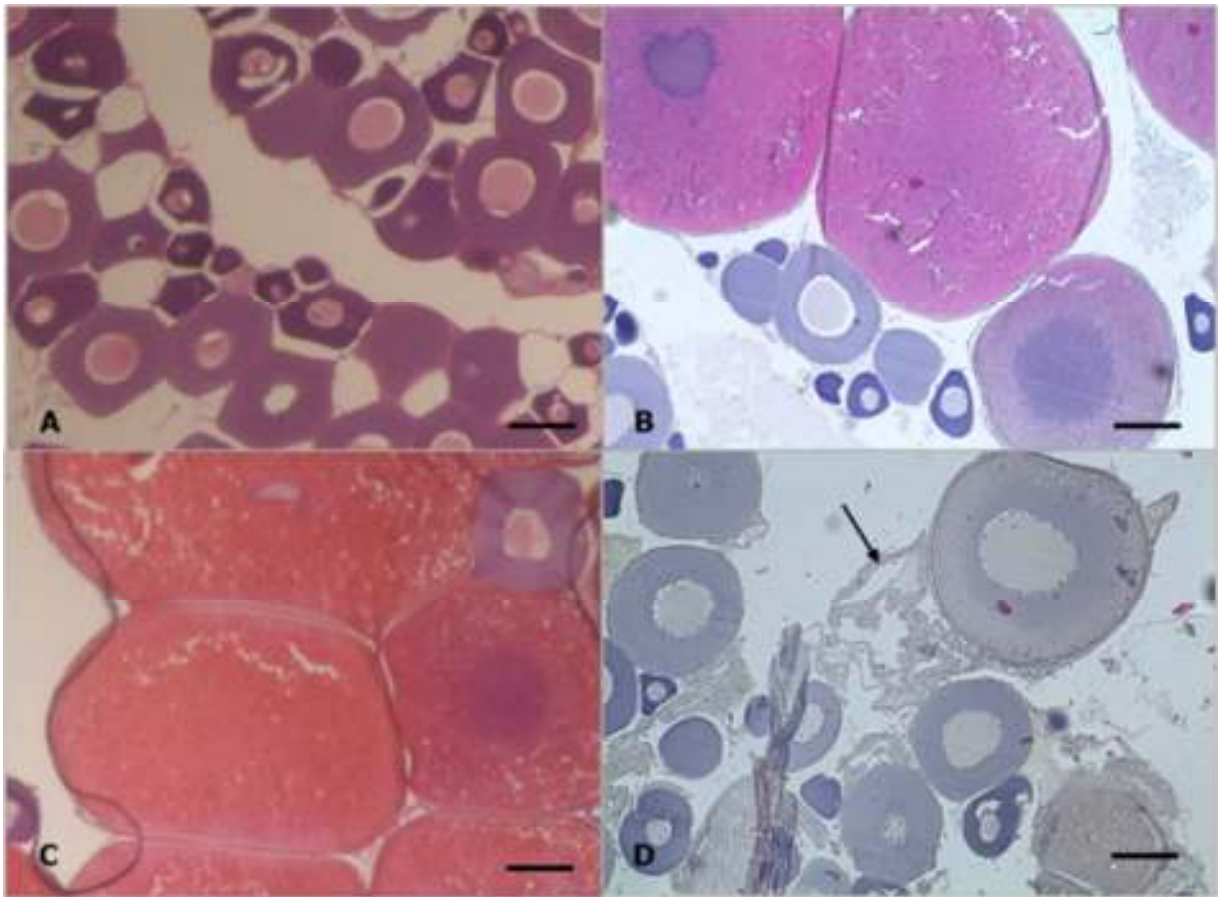


Figura 25. Microfotografía de fases de maduración ovárica. **A.** Ovario en reposo, ovocitos de reserva. **B.** Ovario en inicio de maduración, ovocitos de reserva, previtelogénicos y vitelogénicos. **C.** Ovario en maduración, ovocitos vitelogénicos. **D.** Ovario en post desove, la flecha indica un folículo postovulatorio. Barra escala = 30 μ m. HE.

Tabla 13. Tiempo de duración de las inundaciones en el río Paraná, en Itá Ibaté e Ituzaingó (número de días de inundación con niveles superiores al nivel de desborde, Itá Ibaté 3,95 m e Ituzaingó 2,44 m). Números en negrita indican continuidad de los días entre años.

AÑO	SITIO	PROMEDIO ANUAL DEL NIVEL HDROMETRICO	Días	Primavera	Verano	Otoño	Invierno
2014	Itá Ibaté	2,74	4			4	
			28			20	8
			6	6			
	Ituzaingó	1,67	-				
			9			9	
			6			6	
2015	Itá Ibaté	2,83	16				16
			41	30	11		
	Ituzaingó	1,78	10				10
			40	29	11		
2016	Itá Ibaté	3,40	36		36		
			37		24	13	
			8			8	
	Ituzaingó	2,01	29		29		
			18		18		
			-				
2017	Itá Ibaté	2,86	4			4	
			15			15	
			10	10			
	Ituzaingó	1,70	2			2	

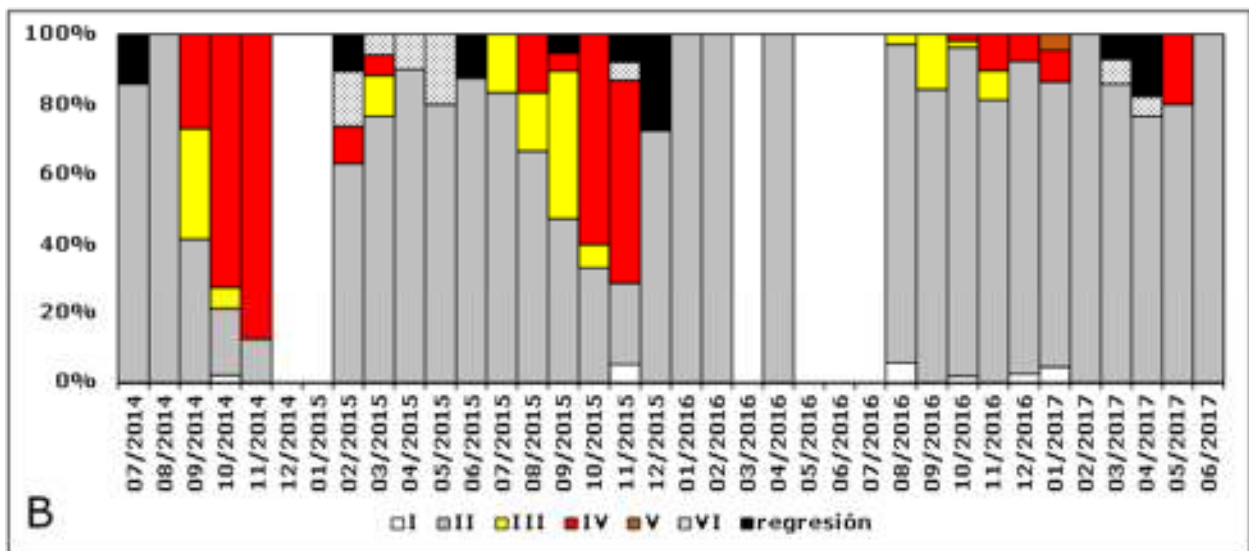
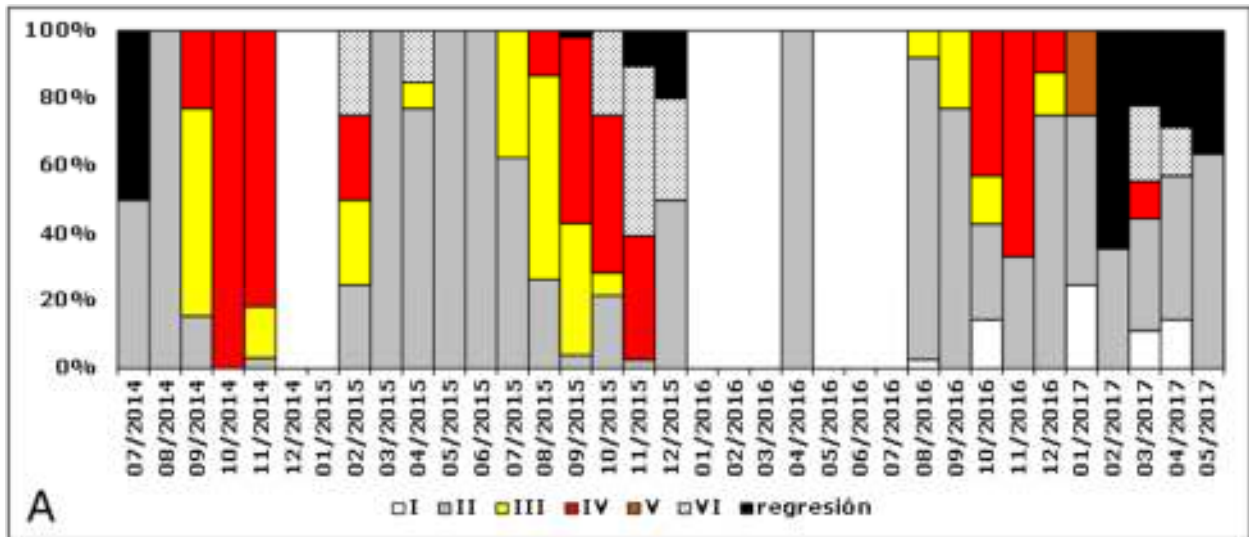
A inicios del periodo de estudio en ambos sitios, se detectaron ejemplares hembras en regresión (Figura 26), que evidenciarían que buena parte de los adultos no se reprodujeron en el ciclo 2013-2014 (Figura 23 G).

Hacia finales del año 2014 en ambos sitios, se capturaron ejemplares hembras y machos que evidenciaban el inicio del periodo reproductivo para el ciclo 2014-2015 (Figura 23 B). En los primeros meses del año 2015, se continuó capturando ejemplares hembras y machos maduros, como así también

ejemplares de ambos sexos que presentaban características de haber atravesado el proceso de reproducción en ambos sitios (Figuras 23 C y D), en coincidencia con los aumentos de nivel hidrométrico registrados para ambos sitios en ese periodo de tiempo (Tabla 13). También se registraron para el mismo periodo en Ituzaingó ejemplares hembras en regresión (Figuras 23 H). Nuevamente para mediados del año 2015 en ambos sitios, se capturaron ejemplares hembras y machos que evidenciaron el inicio de un nuevo periodo reproductivo, en coincidencia con un gran aumento en el nivel hidrológico en ambos sitios para este periodo (Tabla 13). En Itá Ibaté durante los meses de octubre a diciembre, se registraron capturas de hembras y machos con características que indican haber atravesado el proceso de reproducción en un importante porcentaje (Figura 23 B, C y D, 24). En Ituzaingó también se capturaron ejemplares con similares características, pero en menor proporción en relación a otros en reposo (Figura 25). Aunque también se capturaron ejemplares de ambos sexos en regresión en ambos sitios, cabe destacar, la ocurrencia de hembras en regresión capturadas en Ituzaingó al inicio del periodo reproductivo.

De nuevo para agosto del año 2016 se capturaron ejemplares hembras con características que evidenciaban el comienzo del periodo reproductivo en ambos sitios. En el ciclo 2016-2017 se destacó la diferencia en las proporciones de ejemplares en actividad reproductiva entre sitios, siendo Itá Ibaté el sitio con mayor proporción de ejemplares machos y hembras en actividad reproductiva, como así también ejemplares que demuestran haber atravesado el proceso de actividad reproductiva y una importante proporción de hembras en regresión (Figura 25), relacionado tal vez por la ausencia de pulsos de inundación que estimulen el desove (Tabla 12).

También es importante distinguir en Ituzaingó en todos los ciclos, el gran porcentaje de ejemplares en hembras en reposo (II), mientras que en machos esta diferencia es más difícil de apreciar.



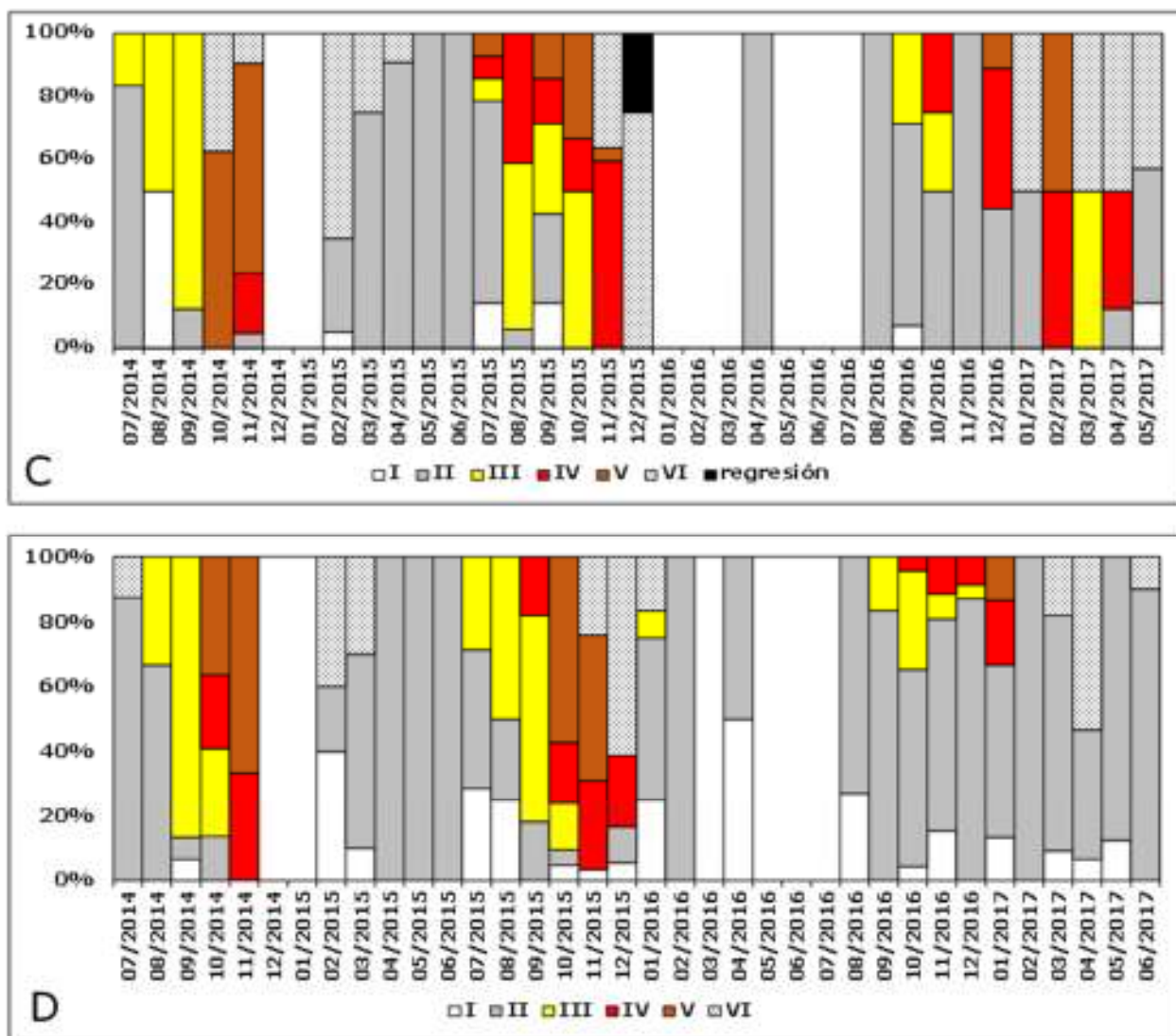


Figura 26. Proporción de los estadios de desarrollo gonadal macroscópico, en ambos sexos y en los dos sitios de estudio. Hembras de Itá Ibaté (A) y hembras de Ituzaingó (B), y en machos de Itá Ibaté (C) y machos de Ituzaingó (D).

4. DISCUSIÓN

Los pulsos de creciente propician conectividad entre el curso principal y la llanura aluvial promoviendo un buen funcionamiento de los ecosistemas rio-llanura aluvial del cual el río Paraná depende (Neiff, 1990). Estas variaciones

en los niveles de agua generadas por los pulsos de creciente son vitales para la migración y reproducción de peces (Vazzoler, 1996). También son importantes ya que transportan e incorporan materia orgánica e inorgánica, facilitan el intercambio de energía entre ambientes lénticos y lóticos, y crean zonas de transición (acuáticas/terrestres) altamente productivas permitiendo el rápido reciclaje de materia orgánica y nutrientes para las comunidades acuáticas (Junk et al. 1989), aumentando la disponibilidad de alimento para los peces a partir de la incorporación de recursos alóctonos (Abujanra et al. 2009).

Las sucesivas represas principalmente en el alto Paraná obstaculizan los movimientos migratorios del sábalo, y también alteran la intensidad y duración de las inundaciones, afectando el reclutamiento y supervivencia de los stocks de esta especie (Gomes & Agostinho 1997). La capacidad de retención de grandes volúmenes de agua en los embalses, permite a las presas mantener un nivel de operatividad relativamente constante a partir de la regulación del flujo de agua, disminuyendo las descargas durante los pulsos de inundación estacionales, como así también incrementándolas durante los periodos de sequía, interfiriendo en la variación de los niveles hidrométricos aguas abajo de las mismas (Agostinho et al. 2008).

Este tipo de consecuencias no deseadas de los represamientos, no se observa con el mismo nivel de impacto en Yacyretá, ya que, al ser una represa de régimen de paso, no posee capacidad para generar una diferencia importante entre el volumen de agua recibido y erogado. Esto determina que aguas arriba el nivel del embalse prácticamente no se modifique, y que aguas abajo, los pulsos de creciente mantengan la amplitud e intensidad con las que llegan a la represa. En este contexto, la regulación observable en Yacyretá principalmente se circunscribe a alteraciones diarias o semanales en los caudales erogados, lo que permite optimizar la generación energética de manera muy restringida. En la Figura 27 se presenta la variación diaria a lo

largo del mes de enero de 2020 a los efectos de mostrar como oscilan los niveles hidrométricos en diferentes momentos del día en el hidrómetro de Ituzaingó, mientras que en Itá Ibaté para el mismo período de tiempo estas variaciones no se observan.

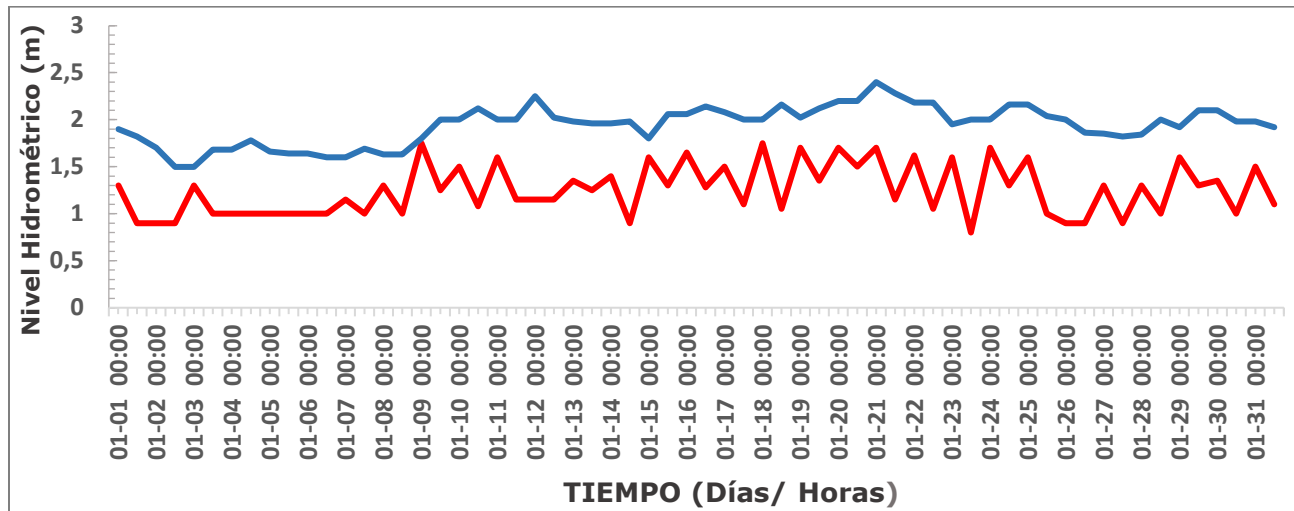


Figura 27. Variación diaria del nivel hidrométrico del río Paraná en los sitios de Ituzaingó (rojo) e Itá Ibaté (azul) en enero del año 2020 (tomada a las 00 hs y a las 12 hs), creada por la operatividad de la represa Yacyretá, asociada a la generación de energía.

Estas regulaciones del flujo del río Paraná por parte de la represa Yacyretá, las que no se asocian con los pulsos naturales del río, sino que obedecen a cuestiones relacionadas con la optimización en la generación de energía, conllevan alteraciones a nivel de microhábitat que afectan a la ictiofauna de manera considerable. Dentro de las cuestiones negativas a mencionar, se destaca los impactos en la vegetación de la llanura aluvial aguas abajo de la represa (Neiff et al. 2020), debido a que la presencia y permanencia de cada tipo de vegetación y especie está condicionada por el régimen del pulso (Neiff 2001). Este fenómeno afecta principalmente a las especies de peces de pequeña talla, así como a los juveniles de las especies de mayor porte, los que requieren de ambientes vegetados para refugio y alimentación. En el caso del sábalo, estas condiciones de inestabilidad en el nivel hidrométrico podrían afectar su factor de condición *kn* al propiciar movimientos de los cardúmenes

en respuesta a súbitos ascensos del nivel hidrométrico (Petrere 1996) seguidos de rápidos descensos que generarían un estímulo antagónico, determinando un gasto de energía casi permanente con la consecuente disminución de la condición general de los peces, tal como fuera propuesto para *P. lineatus* en estudios previos (Bechara et al. 1999). De igual forma, el ciclo reproductivo de *P. lineatus* podría verse afectado con los continuos pulsos de creciente de pocas horas de duración generados artificialmente por la represa, estimulando las migraciones reproductivas y/o el inicio de la maduración gonadal al acelerarse la velocidad de corriente en coincidencia con el incremento del nivel hidrométrico durante algunas horas, para luego pasar a una brusca bajante asociada a menores velocidades de corriente que podría llevar a que la maduración gonadal nunca se inicie, o bien traer aparejada la ocurrencia de procesos de regresión gonadal en aquellos ejemplares que ya estaban en algún estadio más o menos avanzado de maduración.

Otra cuestión a tener en cuenta, es la ausencia casi total de pulsos moderados de creciente en Ituzaingó, ya que cuando el caudal total del río comienza a aumentar y supera los $11.000 \text{ m}^3 \text{ seg}^{-1}$, la mayor parte del excedente de agua es erogado por los vertederos del brazo Aña Cuá, modificando de manera acentuada el nivel hidrométrico en Itá Ibaté y en los otros pueblos de ribera como por ejemplo Itatí, al tiempo que en Ituzaingó, esta variación es casi imperceptible, tal como puede verse en la Figura 28, donde se presenta el detalle de la creciente ocurrida entre octubre y diciembre de 2017 (en la Figura 15 puede observarse que los caudales turbinados que afectan directamente el nivel hidrométrico de Ituzaingó casi no se modificaron en este período).

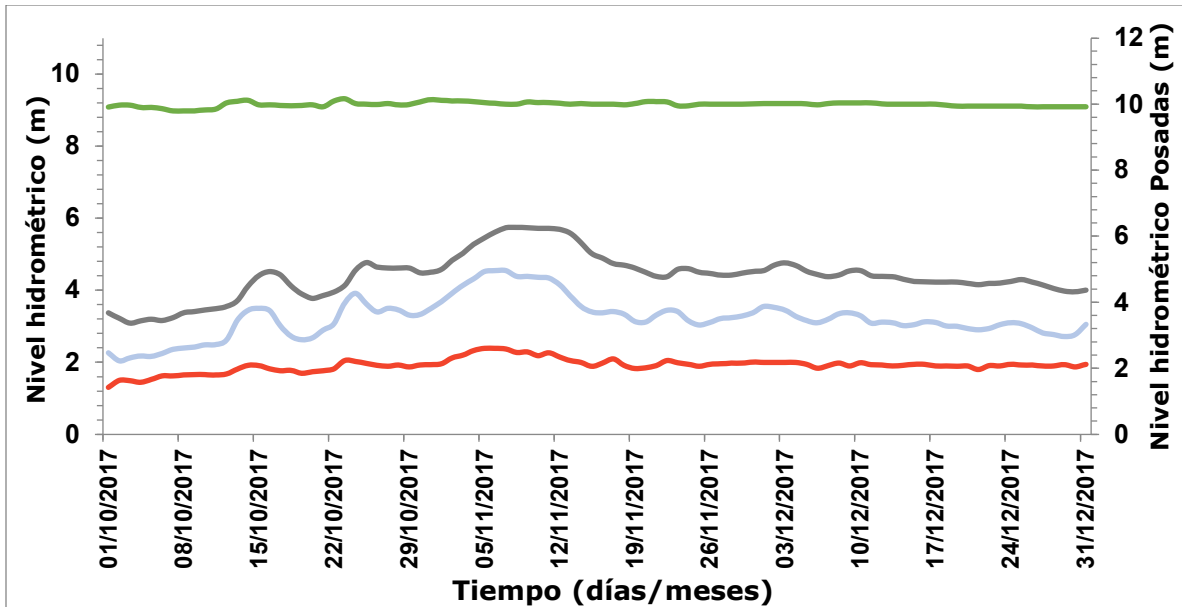


Figura 28. Variaciones hidrométricas del río Paraná en los sitios de Posadas (verde), Itatí (gris), Itá Ibaté (celeste) e Ituzaingó (rojo), durante los pulsos moderados de creciente a finales del año 2017.

También es oportuno mencionar que en los 90 km que separan los dos sitios de muestreo, se encuentran asentadas cinco ciudades, tres en territorio argentino y dos en Paraguay, las que liberan al río Paraná sus efluentes sin tratamiento, aportando una carga de material orgánico relativamente alta. El vertido de efluentes urbanos sin tratar introduce una cantidad significativa de materia orgánica degradable, que es absorbida eficientemente por el sábalo, representando un aporte energético que permite un rápido aumento de masa y acumulación de lípidos (Speranza & Colombo 2009).

Debido a la sumatoria de factores, la estimación del factor de condición K_n más bajo en los ejemplares de sábalo de Ituzaingó podrían asociarse principalmente a deficiencias nutricionales asociadas al tipo de alimentación detritívoro de la especie, tal como fuera propuesto por Bechara et al (1999) en la misma región hace 20 años. Los elevados niveles de transparencia asociados a este sitio de muestreo, confirman uno de los efectos negativos observados en la mayoría de las represas del mundo, donde la mayor parte de los nutrientes y material en suspensión son retenidos en los embalses,

afectando aguas abajo principalmente a las especies que se encuentran en los niveles tróficos inferiores. La estimación de valores similares de *kn* en el ciclo 15-16 para ambos sitios de muestreo podría confirmar la apreciación realizada anteriormente, ya que cuando los caudales aumentaron de manera considerable durante la mayor creciente registrada en el período de estudios, los valores estimados para las variables de calidad de agua también fueron muy similares, en especial la turbidez y conductividad eléctrica.

Si bien no se pudo estimar la relación entre el factor de condición y el estado de integridad funcional del sistema digestivo e inmune (como mencionado anteriormente, las muestras histológicas presentaban gran parte de material inorgánico que impidieron los análisis), la comparación de los índices morfométricos de los diferentes órganos internos entre sitios de muestreo demostró que existen diferencias significativas, encontrándose los valores más altos en correspondencia a Itá Ibaté. Así, las diferencias encontradas para el índice hepatosomático también podrían estar asociados a un déficit nutricional en cercanías de la represa, siendo el peso del hígado una variable sensible al estado nutricional, ya que está correlacionado con la cantidad y calidad del alimento ingerido (Bruslé & González Anadon 1996) al ser el órgano central en el almacenamiento de glucógeno y lípidos en los hepatocitos (Svedäng & Wickström 1997), y al participar en el ciclo reproductivo con la síntesis de vitelogenina que luego es transferida a los ovocitos (Luzzana et al. 1996). Estos resultados permiten aceptar la primer hipótesis que establece que los parámetros fisiológicos-nutricionales e inmunológicos del sábalo son afectados por las condiciones ambientales aguas abajo a la represa Yacyretá. En el presente estudio se ha demostrado que existen efectos negativos sobre la reproducción de los peces aguas abajo de represas hidroeléctricas. En el río Paraná, Agostinho et al (1993b) observaron que el comportamiento reproductivo de los peces migratorios fue alterado en los primeros kilómetros aguas abajo de la presa de Itaipú, donde los peces al no desovar sufrieron

regresión ovárica. Nuestros resultados también evidencian efectos negativos en la reproducción de *P. lineatus* por el represamiento, al obtener valores más bajos del índice gonadosomático aguas abajo en proximidades de la presa, como así también la proporción de ejemplares hembras y machos en reposo, y de hembras en regresión ovárica (Figura 28), durante el periodo de estudio. Si bien estas diferencias entre sitios tendieron a ser menores frente a pulsos de crecida, es notorio el contraste entre sitios.

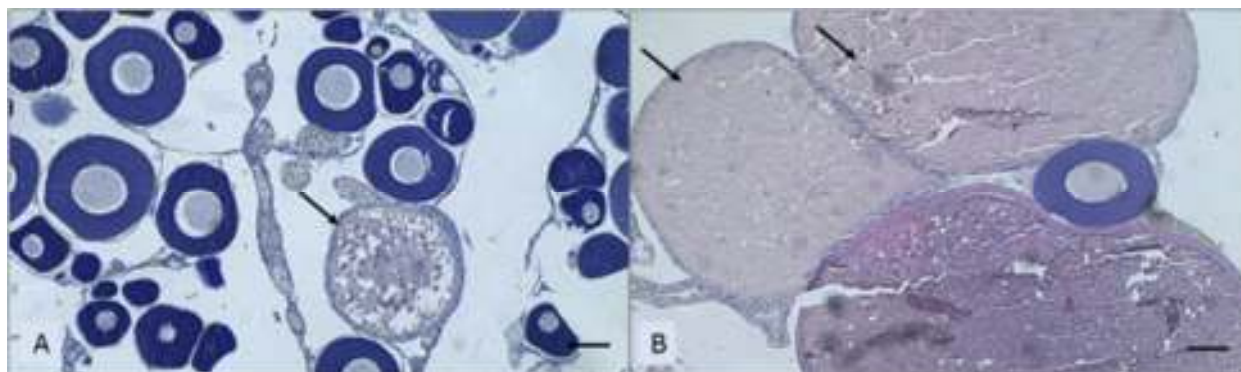


Figura 29. Microfotografía de diferentes fases de maduración ovárica. **A.** Ovario en reposo, ovocitos previtelogénicos, las flechas indican folículos atrésicos. **B.** Ovario en maduración, las flechas indican folículos atrésicos. Escala de la barra = 30 µm.

Similares resultados fueron obtenidos por Sato et al (2005) y Arantes et al (2010) en *P. argenteus* aguas abajo de la represa Três Marias (Minas Gerais, Brasil). En estos estudios, también hallaron que los ejemplares capturados en diferentes sitios emplazados a pocos kilómetros aguas abajo de la presa, presentaban una disminución significativa en la concentración de esteroides sexuales (testosterona y estradiol) correspondientes a hembras en maduración y en desove, respecto de hembras capturadas en sitios más alejados. Coincidiendo con este trabajo, los resultados obtenidos aquí indican una diferencia significativa en los valores de estradiol en hembras en maduración y en reposo, obteniendo los valores inferiores para ejemplares capturados en el sitio próximo a la represa Yacyretá. Sin embargo, no se encontraron diferencias en los valores de testosterona entre ejemplares de ambos sitios, aunque cabe mencionar que en la mayoría de los ejemplares

evaluados los niveles se estimaron por debajo del límite inferior de detección del equipo ($<0,03 \text{ ng ml}^{-1}$), por lo que en caso de existir diferencias por debajo de dicho umbral no pudieron ser cuantificadas.

A partir de los resultados obtenidos aceptamos la segunda hipótesis postulada "El impacto ambiental en cercanía a la represa de Yacyretá afecta la capacidad reproductiva en las poblaciones de sábalo".

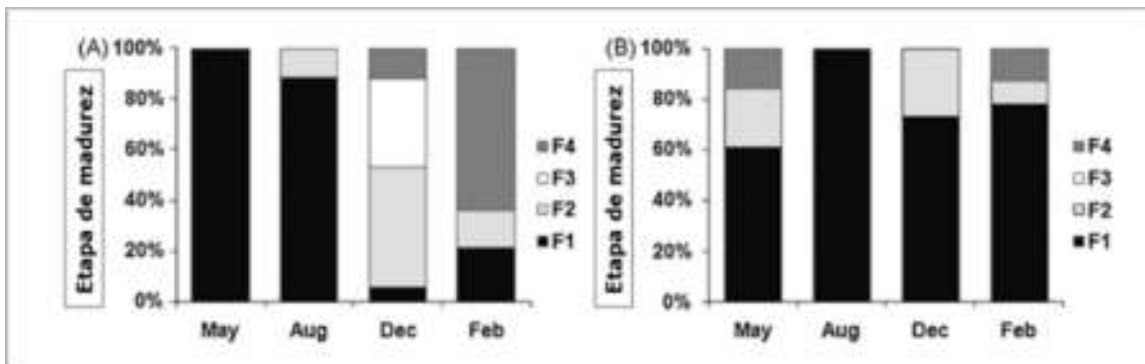


Figura 30. Frecuencia relativa de las etapas de madurez de *Prochilodus argenteus* capturado en dos tramos del río São Francisco, aguas abajo del Presa Três Marias: (A) 34-54 km aguas abajo de la presa, después de la confluencia del São Francisco Río con el río Abaeté (tramo 2). (B) en los primeros 34 km aguas abajo de la presa (sección 1). Reposo (F1), maduración (F2), desove (F3) y post-desove (F4). Modificado de Arantes et al. (2010).

Muchos trabajos demuestran que las represas hidroeléctricas afectan a los peces migradores al bloquear sus rutas migratorias (Agostinho et al. 1993b, Petrere 1996, Sato et al. 2005, Agostinho et al. 2008), y teniendo en cuenta que durante el periodo reproductivo puede visualizarse una gran acumulación de ejemplares aguas abajo de la represa Yacyretá, se propuso medir ciertos indicadores de estrés. Nuestros resultados arrojaron valores basales para la concentración sanguínea de Cortisol ($10-79 \text{ ng ml}^{-1}$) del sábalo en los dos sitios de muestreo estudiados, indicando que aunque es posible que las condiciones existentes en cercanías de la represa puedan afectar el estado general de los peces, esto no se traduce en estrés crónico. Estos resultados coinciden con estudios previos que reportaron valores basales de Cortisol

sanguíneo (110,6 - 25,3 ng ml⁻¹) para *P. lineatus* aguas abajo de la represa Porto Primavera (São Paulo, Brasil) (Bido et al. 2018).

Trabajos experimentales en ejemplares no estresados de *P. lineatus* han informado concentraciones de cortisol en sangre en un rango 20-30 ng ml⁻¹ (Langiano & Martinez 2008, Simonato et al. 2013), mientras que en ejemplares estresados por la exposición al aire, los valores pueden aumentar a más de 1.000 ng ml⁻¹ (Nascimento et al. 2012). Sin embargo, estos estudios utilizan peces que se obtuvieron de un plantel de cría, sugiriendo que sus concentraciones de cortisol pueden haber disminuido como consecuencia del cautiverio (Bido et al. 2018).

Los valores basales para glucosa y lactato obtenidos en este estudio tampoco mostraron diferencias significativas entre sitios, encontrándose los valores estimados dentro del rango de basales obtenidos aguas abajo de la represa Porto Primavera, para ejemplares de la misma especie (São Paulo, Brasil) (Bido et al. 2018).

Además, en la presente tesis se caracterizó la morfología y distribución de células endocrinas en el tracto gastrointestinal de *P. lineatus* utilizando un conjunto de antisueros específicos como ser colecistoquinina (CCK-8), neuropéptido Y (NPY), -grelina (Ghre) y -leu-enkefalina (Leu-ENK). Desafortunadamente, no se pudo realizar la comparación de ocurrencia de estos neuropéptidos en el tracto digestivo de ejemplares capturados en ambos sitios.

Diferentes autores estudiaron la distribución y ocurrencia de células endocrinas en el tracto digestivo de varias especies de peces, mostrando una variación considerable en la morfología y fisiología independiente al hábito trófico (Vigliano et al. 2011, Pereira et al. 2015, Lin et al. 2017). Esto indica que las variaciones encontradas entre especies serían el resultado de adaptaciones a las condiciones ambientales y a los requerimientos

nutricionales (Olsson et al. 2011). Sin embargo, varios estudios han intentado generalizar los patrones de distribución regional de las células endocrinas. En este sentido, Rønnestad et al. (2007) propusieron un modelo de distribución de células endocrinas CCK en larvas de peces relacionados con la anatomía macroscópica del tracto digestivo. En este modelo, las especies con intestino recto tendrían un patrón de distribución de células endocrinas inmunoreactivas a CCK en todo el intestino, mientras que en las larvas con intestino rotado, presentarían células endocrinas CCK altamente concentradas en el segmento anterior del intestino. Por lo tanto, en especies con intestino rotado, las células productoras de CCK exhibirían una distribución estratégica relacionada con la captura de señales químicas de los alimentos provenientes del estómago para lograr un control de retroalimentación altamente funcional del proceso digestivo.

En *P. lineatus* (pez con intestino enrollado), observamos un patrón de distribución similar al de los peces con intestino rotado. Esto fue similar al patrón observado en otras especies con intestinos enrollados, como *Carassius auratus* (Kiliaan et al. 1992), *Oreochromis mossambicus* (Kiliaan et al. 1992), *Zacco platypus* (Ku et al. 2004), *Rhamdia quelen* (Hernández et al. 2012), *Oreochromis niloticus* (Pereira et al. 2017) y *Chanos chanos* (Lin et al. 2017). Por el contrario, en los peces con intestino recto, el patrón de distribución se atribuyó a la acción sobre el control de los procesos digestivos al recibir señales de alimentos no digeridos que llegan rápidamente al intestino posterior (Kamisaka et al. 2005, Hartviksen et al. 2009, Gräns & Olsson 2011).

Tabla 14. Distribución regional e intensidad de inmunorreacción de las células endocrinas en el tracto digestivo de *Prochilodus lineatus*.

ANTICUERPO	ESTOMAGO		Ciegos Pilóricos	Intestino			
	RC	RP		IA	IGL	IM	IP
CCK-8	-	-	++++	++++	+	++	-
NPY	-	-	++++	+++	+	+	-
LEU-ENK	+	+	+	-	-	-	-
GHRE	-	-	+	-	++	-	-

Nota: RC, región cardial; RP, región pilórica; IA, intestino anterior; IGL, intestino glandular; IM, intestino medio; IP, intestino posterior. Grados de intensidad de las inmunorreacciones de las células endocrinas: (-) no detectado; (+) 1-10 células; (++) 11-20 células; (+++) 21-30 células; (++++) más de 30 células.

Sin embargo, muchas especies con tractos digestivos rectos y hábitos de alimentación carnívoros varían ampliamente en relación con los patrones de distribución regional de las células productoras de CCK. En este sentido, se reportaron altas densidades de células CCK inmunoreactivas en el esófago de *Pseudophoxinus antalyae* (Şenol & Çinar 2006); en estómago y ciego pilórico de *Salminus brasiliensis* (Pereira et al. 2015), *Godus moruha* (Jönsson et al. 1987), y *Oncorhynchus mykiss* (Barrenechea et al. 1994, Jensen et al. 2001); en el intestino anterior de *Dicentrarchus labrax* (Diler et al. 2011), *Coreoperca herzi* (Lee et al. 2004), *Salmo trutta* (Bosi et al. 2004) y *S. brasiliensis* (Pereira et al. 2015); y en el intestino posterior de *Oligosarcus hepsetus* (Vieira-Lopes et al. 2013). En el presente estudio, la alta densidad de células inmunoreactivas a CCK observadas en el intestino anterior y ciego pilórico representaría una ubicación clave, ya que esta región está fuertemente relacionada con el tejido pancreático acinar difuso (Sverlij et al. 1993, Rotta 2003).

En estos sitios, las células endocrinas liberarían CCK en respuesta a los nutrientes intraluminales, estimulando en consecuencia la liberación de

enzimas digestivas pancreáticas hacia el lumen intestinal (Einarsson et al. 1997). Además, esto es válido cuando se considera la existencia de un mecanismo de peristaltismo retrógrado (Rønnestad et al. 2000) que favorece el llenado de ciegos pilóricos con quimo y se mezcla con las secreciones digestivas de esta región (Gräns & Olsson 2011). Por lo tanto, nuestros resultados son lógicos al considerar el papel biológico de CCK en la liberación de enzimas pancreáticas, la contracción de la vesícula biliar, la estimulación de la motilidad gastrointestinal y la inhibición del vaciamiento gástrico (Volkoff et al. 2005, Gorissen et al. 2006, Rønnestad et al. 2017). Además, la distribución de células endocrinas CCK en *P. lineatus* muestra similitud con las especies omnívoras. Esto podría estar relacionado con la diversidad de organismos consumidos por los detritívoros, donde el fitoplancton, zooplancton, micro y macroflora bentónicos, necton macroflora, material coprogénico y material orgánico alóctono son la principal fuente de alimento de esta especie (Gneri & Angelescu 1951, Sverlij et al. 1993).

En los peces, el NPY se distribuye ampliamente en el SNC (Rodríguez-Gómez et al. 2001, Pérez Sirkina et al. 2013, Hosomi et al. 2014) y en el sistema digestivo (Vigliano et al. 2011, Pereira et al. 2015, Lin et al. 2017). En el SNC, las neuronas hipotalámicas son el sitio principal de producción de NPY, desempeñando un papel en el aumento del consumo de alimentos (López-Patiño et al. 1999, Silverstein & Plisetskaya 2000, Kiris et al. 2007), mientras que el tracto digestivo es el principal órgano productor de NPY periférico y ejerce principalmente efectos inhibidores sobre la secreción, la motilidad intestinal y el flujo sanguíneo (Uesaka et al. 1996, Shahbazi et al. 2002, Gomez et al. 2012), e induce la activación o supresión inmune (Carpio et al. 2007, Farzi et al. 2015). En contraste con CCK, la distribución regional de NPY en el tracto digestivo muestra variaciones menores entre especies. Muchos estudios mencionaron que las células endocrinas inmunoreactivas a NPY se observaron principalmente en el intestino anterior y el ciego pilórico (cuando

está presente) de los peces, como se observa en los carnívoros (Al-Mahrouki & Youson 1998, Çinar et al. 2006, Min et al. 2009, Vigliano et al. 2011, Pereira et al. 2015), omnívoros (Al-Mahrouki & Youson 1998, Pereira et al. 2017) o herbívoros (Lin et al. 2017). En el presente estudio, las células endocrinas inmunoreactivas a NPY se localizaron en la mucosa epitelial en todo el intestino, con la excepción de la porción rectal. La mayor reactividad se observó en el intestino anterior y ciego pilórico, siendo similar a la observada en la mayoría de las especies de peces. Además, la distribución regional de NPY en el tracto digestivo de *P. lineatus* estaría relacionada con funciones de señalización local y monitoreo periférico para el centro regulador hipotalámico del apetito (Vigliano et al. 2011, Babichuk & Volkoff 2013, Pereira et al. 2015, Hernández et al. 2018).

Leu-ENK es un pentapéptido asociado con la regulación del proceso inflamatorio, así como en la modulación de la peristalsis intestinal (Radulovic et al. 1996). Además, estudios previos informaron que los peces infectados con parásitos mostraron una mayor inmunotinción de Leu-ENK en las áreas afectadas, revelando un posible papel en la modulación del proceso inflamatorio (Dezfuli et al. 2002, Dezfuli et al. 2004, Bosi et al. 2005). Estudios previos describieron la ocurrencia de células endocrinas Leu-ENK de tipo cerrado o de tipo abierto distribuidas en el epitelio del tracto digestivo, así como en los cuerpos neuronales o fibras nerviosas de la pared del tracto digestivo. En *C. chanos* (Lin et al. 2017), se encontraron células endocrinas inmunoreactivas a Leu-ENK de tipo cerrado en el ciego pilórico, mientras que se observaron células endocrinas de tipo abierto en la región anterior del intestino. En *Cyprinus carpio*, *Ctenopharyngodon idellus*, *Mylopharyngodon piceus* (Pan et al. 2000), *Odontesthes bonariensis* (Vigliano et al. 2011) y *R. quelen* (Hernández et al. 2012), solo se observaron células endocrinas de tipo abierto inmunoreactivas a Leu-ENK, y estos se distribuyeron en la capa epitelial del intestino. En el presente estudio, se observaron células endocrinas

de tipo cerrado Leu-ENK-IR en el estómago y ciego pilórico, así como en fibras nerviosas del plexo mientérico. Esta distribución podría estar relacionada con la acción inmunomoduladora necesaria en sitios estratégicos del tracto digestivo, y con la modulación de la peristalsis que ayudaría a desplazar los alimentos a través del tracto intestinal largo característico de esta especie. La hormona grelina se considera un factor orexigénico altamente conservado entre los vertebrados (Kaiya et al. 2008). Estudios anteriores demostraron un aumento de las concentraciones de grelina en condiciones de ayuno (Murashita et al. 2009) y disminuciones después de la alimentación (Kojima & Kangawa 2005, Cummings 2006, Olszewski et al. 2008). Sin embargo, se han informado algunos resultados controvertidos. Por lo tanto, los estudios realizados en *O. mykiss* sugieren que los niveles de grelina disminuyen durante el ayuno (Jönsson et al. 2007) y que posiblemente posean funciones anorexígenas (Jönsson et al. 2010). En vertebrados no mamíferos, se ha detectado expresión de grelina en diferentes órganos; sin embargo, el tracto digestivo parece ser el principal sitio de producción (Kaiya et al. 2008). En *O. mykiss* (Sakata et al. 2004), *Anguilla japonica* (Kaiya et al. 2006) y *Paralichthys dentatus* (Breves et al. 2009) se identificó grelina solo en el estómago, mientras que en *Salmo salar* (Murashita et al. 2009) se identificó en estómago, ciego pilórico e intestino. La expresión más alta de grelina en la carpa herbívora (*C. idellus*) se observó en el intestino anterior (Feng et al. 2013), mientras que la expresión en *Megalobrama amblycephala* se observó en el intestino posterior (Ji et al. 2015). En el presente estudio, la inmunorreactividad de la grelina solo se observó en las células glandulares del intestino glandular. Es posible que esta distribución esté relacionada con la función biológica de la grelina en la regulación del apetito. Sin embargo, las variaciones observadas en la expresión de grelina exhibirían patrones de distribución específicos de la especie (Feng et al. 2013).

El presente estudio aporta información valiosa sobre la distribución de diferentes neuromoduladores del tracto digestivo en *P. lineatus*, que muestran cierta similitud con el patrón de distribución de neuropéptidos encontrados en peces omnívoros. Sin embargo, la variación regional observada entre los patrones de distribución de neuropéptidos en especies con el mismo hábito trófico es probablemente el resultado de cambios ambientales y adaptaciones fisiológicas, que afectan el comportamiento dietético de los peces en términos evolutivos (Volkoff 2016, Soengas et al. 2018).

La información aportada en este estudio proporciona evidencia de que existe un efecto negativo sobre el estado general de los peces (*Kn*) así como sobre la reproducción de *P. lineatus* aguas abajo de la represa Yacyretá en cercanías de dicha obra hidroeléctrica, el que desaparecería varios kilómetros aguas abajo donde las condiciones ambientales se presentan menos modificadas.

Algunas acciones pueden ser tomadas para minimizar el efecto perjudicial sobre la población de sábalo principalmente en la reproducción, como ser la adecuada liberación de agua del área de la presa durante la temporada de reproducción (Olden & Naiman 2010, Oliveira et al. 2015), como así también en el caso particular de Yacyretá podría lograrse eliminando las variaciones diarias de caudales que se observan principalmente en aguas bajas ya que estos pulsos de creciente pueden resultar confusos para las especies migratorias que dependen de señales hidrológicas (Lucas & Baras 2001). Por su parte, resulta dificultoso encontrar opciones que permitan disminuir el efecto de la retención de nutrientes en el embalse, que trae como consecuencia una menor disponibilidad de alimento para los peces en proximidades de la presa. Mecanismos artificiales para resuspender los sedimentos depositados en el embalse podrían representar una opción, aunque su viabilidad técnica debe ser debidamente analizada.

En el último año, frente a la bajante histórica del río Paraná con niveles hidrométricos que no se registraron en los últimos 50 años, con un periodo

prolongado sin variaciones considerables, Argentina estableció acuerdos con los países de Paraguay y Brasil, para coordinar el incremento de las erogaciones de la represa Itaipú con la finalidad de aumentar el caudal permitiendo las condiciones para la navegación (Ministerio de Relaciones Exteriores, Comercio Internacional y Culto 120/20). Estas decisiones deben ser tomadas con cautela, ya que estos incrementos abruptos en el nivel hídrico son de corta duración y si estos sucesos coinciden durante el periodo reproductivo de los peces migradores, estas mismas variaciones también pueden generar interrupciones en la reproducción, o bien desencadenarlas en un breve período de tiempo, que si se continúa con un brusco descenso del nivel hidrológico no permitiría que las larvas ingresen al valle de inundación, determinando que el reclutamiento sea muy bajo.

Como propuesta a futuro, resulta fundamental preservar tramos libres de represamientos aguas abajo de Yacyretá, para así conservar el régimen hidrológico lo más natural posible. Esta apreciación toma especial relevancia, teniendo en cuenta la posible construcción del embalse de compensación en proximidades a Itá Ibaté, presente en el tratado internacional firmado en el año 1974 (Ley 20.646) y además ante la propuesta de construcción de una nueva presa a la altura de Itatí (Itatí-Itá Corá), que de concretarse, generaría un nuevo embalse de alrededor de 170 km aguas abajo de Yacyretá, lo que traería como consecuencia la pérdida de buena parte de la planicie de inundación existente en el Alto Paraná, al tiempo que los efectos negativos que actualmente se observan en proximidades de Ituzaingó posiblemente aparecerían a la altura de Itatí. Resulta necesario profundizar los compromisos entre naciones (Argentina- Paraguay) para preservar el valle de inundación del río Paraná, protegiendo este ambiente fundamental para garantizar el reclutamiento del sábalo y otras especies migradoras, ya que más allá de los efectos negativos de las represas, la ocupación territorial sin los correspondientes estudios de impacto ambiental por parte de sectores

públicos y privados relacionada a la construcción de rutas costeras, terraplenes, descargas cloacales e industriales, entre otros, podrían afectar la sustentabilidad de los ecosistemas costeros, parte fundamental del ciclo de vida de los peces.

5. BIBLIOGRAFIA

Abujanra F, Agostinho AA, Hahn NS. 2009. Effects of the flood regime on the body condition of fish of different trophic guilds, in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Braz J Biol.* 69(2): 469-479.

Agostinho AA, Amato de Moraes Vazzoler AE, Thomaz SM. 1995. The High River Parana Basin: limnological and ichthyological aspects. In *Limnology in Brazil*. J. G. Tundisi, C. E. M. Bicudo, and T. M. Tundisi (Eds.). ABC/SBL, Rio de Janeiro, 59-103 p.

Agostinho AA, Gomes LC, Fernandez DR, Suzuki HI. 2002. Efficiency of fish ladders for neotropical ichthyofauna. *River Res App.* 18(3): 299-306.

Agostinho AA, Gomes LC, Suzuki HI, Júlio HF. 2003. Migratory fish from the upper Paraná River basin, Brazil. In: Carolsfeld J, Harvey B, Ross C, Baer A, Ross C (eds.) *Migratory Fishes of South America: Biology, Social Importance and Conservation Status*. World Fisheries Trust, the World Bank and the International Development Research Centre, Victoria, pp. 19-99.

Agostinho AA, Gomes LC, Veríssimo S, Okada EK. 2004. Flood regime, dam regulation and fish in the Upper Paraná River: effects on assemblage attributes, reproduction and recruitment. *Rev Fish Biol Fisher* 14: 11-19.

Agostinho AA, Gomes LC. 2002. Biodiversity and fisheries management in the Paraná river basin: successes and failures. *Blue Millennium-World Fisheries Trust CRDI-UNEP*. (Universidade Estadual do Maringá: Maringá, Brazil.)

Agostinho AA, Mendes VP, Suzuki HT, Canzi C. 1993B. Avaliação da atividade reprodutiva da comunidade de peixes dos primeiros quilômetros a jusante do reservatório de Itaipu. *Revista Unimar* 15 (Suppl.). 175-189.

Agostinho AA, Pelicice FM, Gomes, LC. 2008. Dams and the fish fauna of the Neotropical region: impacts and management related to diversity and fisheries. *Braz J Biol.* 68(4)1119-1132.

Agostinho AA, Thomaz SM, Minte-Vera CV and Winemiller KO. 2000. Biodiversity in the high Paraná River floodplain. Pp. 89-118. In: Gopal, B., W. J. Junk, J. A. Davis (Eds.). Biodiversity in wetlands assessment function and conservation, v. 1, Leiden, The Netherlands. Backhuys Publishers, 353p.

Agostinho AA, Vazzoler AE, Thomaz SM. 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.

Agostinho AA, Vazzoler AEA, Gomes L, Okada E. 1993. Estratificación espacial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* em distintas fases del ciclo de vida, en la planicie de inundación del alto río Paraná y embalse de Itaipu, Paraná, Brasil. Rev Hydrobiol Trop. 26 (1) 79–90.

Agostinho CS, Agostinho AA, Pelicice F, Almeida DA, Marques EE. 2007. Selectivity of fish ladders: a bottleneck in Neotropical fish movement. Neotrop Ichthyol. 5(2) 205-213.

Al-mahrouki AA, Youson JH. 1998. Immunohistochemical studies of the endocrine cells within the gastro-entero-pancreatic system of Osteoglossomorpha, an ancient teleostean group. Gen Comp Endocrinol. 110: 125-139.

Alvarez-Pellitero P. 2008. Fish immunity and parasite infections: from innate immunity to immunoprophylactic prospects. Vet Immunol Immunopathol. 126:171-198.

Amsler M, Prendes H. 2000. Transporte de sedimentos y procesos fluviales asociados C. Paoli, M. Schreider (Eds.). In: El Río Paraná en su Tramo Medio, Centro de Publicaciones Universidad Nacional del Litoral, Santa Fé, Argentina. 233-306 pp.

Anderson RO, Neumann RM. 1996. Length, weight, and associated structural indices. pp. 447–482. Fisheries Techniques. Bethesda, American Fisheries Society, USA.

Antonio RR, Agostinho AA, Pelecice FM, Bailly D, Okada Ke, Dias JHP. 2007. Blockage of migration routes by dam construction: can migratory fish find alternative routes? Neotrop Ichthyol. 5(2):177-184.

Arantes CC, Fitzgerald DB, Hoeninghaus DJ, Winemiller, KO. 2019. Impacts of hydroelectric dams on fishes and fisheries in tropical rivers through the lens of functional traits. Curr Opin Environ Sustain. 37:28– 40.

- Arantes FP, Santos HB, Rizzo E, Sato Y, Bazzoli N.** 2010. Profiles of sex steroids, fecundity, and spawning of the curimatã-pacu *Prochilodus argenteus* in the São Francisco River, downstream from the Três Marias Dam, Southeastern Brazil. *Anim Reprod Sci.* 118: 330–336.
- Araujo FG, Santos LN.** 2001. Distribuição da associação de peixes no Reservatório de Lajes, RJ. *Braz J Biol.* 61 (4) 563-576.
- Babichuk NA, Volkoff H.** 2013. Changes in expression of appetite-regulating hormones in the cunner (*Tautogolabrus adspersus*) during short-term fasting and winter torpor. *Physiol Behav.* 120: 54-63.
- Backman TWH, Evans AF, Robertson MS, Hawbecker MA.** 2002. Gas bubble trauma incidence in juvenile salmonids in the lower Columbia and Snake Rivers. *N Am J Fish Manage.* 22: 965–972.
- Baigún CRM, Sarmiento J, Barrera S.** 2019. Distribución y aspectos biológicos del sábalo (*Prochilodus lineatus*) en la cuenca del río Pilcomayo. In *Peces y pesquerías en las cuencas Pilcomayo y Bermejo*. Van Damme P.A., Baigún C.R.M., Sarmiento J., Carvajal-Vallejos F.M. Edit. INIA, Cochabamba, Bolivia. 516 pp.
- Bailly D, Agostinho AA, Suzuki HI.** 2008. Influence of the flood regime on the reproduction of fish species with different reproductive strategies in the Cuiaba river, Upper Pantanal. *Brazil River Res Applic.* 24: 1218–1229.
- Baldiserotto B, Possebon Cyrino JE, Urbinati EC.** 2014. *Biologia e fisiologia de peixes neotropicais de agua doce*. FUNEP, UNESP.
- Barbieri RL, Leite RG, De Almeida Sterman F, Hernandez-Blazquez FJ.** 1998. Food passage time through the alimentary tract of a brazilian teleost fish, *Prochilodus scrofa* (Steindachner, 1881) using radiography. *Braz J Vet Res Anim Sci.* 35: 32-36.
- Barboza FAR, Padisak J, Espindola ELG, Borics G, Rocha O.** 1999. The Cascading Reservoir Continuum Concept (CRCC) and its application to the river Tietê-basin, São Paulo State, Brazil. In: JG. TUNDISI and M. STRASKRABA (eds.). *Theoretical reservoir ecology and its applications*. Leiden: Backhuys Publishers. p. 425-437.
- Barrenechea MA, Lopez J, Martínez A.** 1994. Regulatory peptides in gastric endocrine cells of the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*: general distribution and colocalizations. *Tissue Cell.* 26: 309-321.

Barros V. 2013. Escenarios hidrológicos de caudales medios del río Paraná y Uruguay (In Spanish). ECLAC Medio Ambiente y Desarrollo N°154, LC/L.3741, Santiago de Chile, 57 pp.

Barros, V. R., Boninsegna, J. A., Camilloni, I. A., Chidiak, M., Magrín, G. O., & Rusticucci, M. 2014. Climate change in Argentina: trends, projections, impacts and adaptation. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change*. 6(2) 151–169.

Barton BA , Iwama G. 1991. Physiological changes in fish from stress in aquaculture with emphasis on the response and effects of corticosteroids. *Ann. Rev. Fish Dis.* 1:3–26.

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. *Rev Ictiol.* 7: 75–89.

Beecham RV, Small BC, Douglas Minchew C .2006. Using Portable Lactate and Glucose Meters for Catfish Research: Acceptable Alternatives to Established Laboratory Methods? *North American Journal of Aquaculture*. 68:4, 291-295.

Beecham RV, Small BC, Minchew CD.2006. Using Portable Lactate and Glucose Meters for Catfish Research: Acceptable Alternatives to Established Laboratory Methods? *North American Journal of Aquaculture*. 68(4) 291-295.

Benedito-Cecilio E, Pereira AL, Baleroni H, Faria ACEA. 2005. Effects of habitat on physiological indicators in *Leporinus friderici* (Pisces, Anostomidae) in the influence area of the Corumbá reservoir, Goiás, Brazil. *Acta Limnologica*. 17 (1) 71-79.

Bennemann ST, Orsi ML, Shibatta O.1996. Atividade alimentar de especies de peixes do rio Tibagi, relacionada com o desenvolvimento de gordura e gonadas. *Revista Brasileira de Zoologia* 13: 501–512.

Bido AF, Urbinati EC, Makrakis MC, Celestino LF, Serra M, Makrakis S. 2018. Stress indicators for *Prochilodus lineatus* (Characiformes: Prochilodontidae) breeders during passage through a fish ladder. *Mar Freshwater Res.* 69(12):1814–1821.

Bonetto AA, Canon Veron M, Roldan D. 1981. Nuevos aportes al conocimiento de las migraciones de peces en el río Paraná. *Ecosur.* 8(16): 29-40.

Bonetto AA, Neiff JJ, Di Persia DH.1986. The Paraná River system. In: Davies B.R., Walker K.F. (eds) The Ecology of River Systems. Monographiae Biologicae, vol 60. Springer, Dordrecht.

Bonetto AA, Wais IR. 1990. El concepto de "pulso de inundacion" en relacion a las planicies aluviales del sistema fluvial Parana-Paraguay. Ecosur. 16 (27): 85-98.

Bonetto AA. 1994. Austral rivers of South America. En: R. Margalef (ed.) Limnology Now, Elsevier Science B.V, Amsterdam, The Netherlands: 425-472.

Bosi G, Di Giancamillo A, Arrighi S, Domeneghini C. 2004. An immunohistochemical study on the neuroendocrine system in the alimentary canal of the brown trout, *Salmo trutta*, L. 1758. Gen Comp Endocrinol 138: 166-181.

Bosi G, Domeneghini C, Arrighi S, Giari L, Simoni E, Dezfuli BS. 2005. Response of the gut neuroendocrine system of *Leuciscus cephalus* (L.) to the presence of *Pomphorhynchus laevis* Müller, 1776 (Acanthocephala). Histol Histopathol 20: 509-518.

Breves JP, Veillette PA, Specker JL. 2009. Ghrelin in the summer flounder: immunolocalization to the gastric glands and action on plasma cortisol levels. Comp Biochem Phys A Mol Integr Physiol 152: 268-272.

Bruslé J, González Anadon I.1996. The structure and function of fish liver. In: Fish Morphology, Munshi JSD, Dutta HM (Eds.). Science Publishers Inc., USA. pp. 77-93.

Buddington RK, Krogdahl Å. 2004. Hormonal regulation of the fish gastrointestinal tract. Comp Biochem Phys A Mol Integr Physiol 139: 261-271.

Camargo MMP, Martinez CBR. 2006. Biochemical and physiological biomarkers in *Prochilodus lineatus* submitted to in situ tests in an urban stream in southern Brazil. Environ Toxicol Pharmacol. 21: 61-69.

Carpio Y, León K, Acosta J, Morales R, Estrada M. 2007. Recombinant tilapia Neuropeptide Y promotes growth and antioxidant defenses in African catfish (*Clarias gariepinus*) fry. Aquaculture. 272: 649-655.

Carragher JF, Sumpter JP. 1990. The effect of cortisol on the secretion of sex steroids from cultured ovarian follicles of rainbow trout. Gen Comp Endocrinol. 77: 403-407.

- Castro RMC, Vari RP.** 2004. Detritivores of the South American Fish Family Prochilodontidae (Teleostei: Ostariophysi: Characiformes): A Phylogenetic and Revisionary Study. *Smithsonian contributions to zoology*. 622. 189 p.
- Cazenave C, Bacchetta C, Parma MJ, Scarabotti P, Wunderlin D.** 2009. Multiple biomarkers responses in *Prochilodus lineatus* allowed assessing changes in the water quality of Salado River basin (Santa Fe, Argentina) *Environ Pollut*. 157: 3025-3033.
- Celestino LF, Sanz-Ronda FJ, Miranda LE Makrakis MC, Dias JHP, Makrakis S.** 2019. Bidirectional connectivity via fish ladders in a large Neotropical river. *River Res Appl*. 35: 236–246.
- Chrousos GP.** 2009. Stress and disorders of the stress system. *Nat Rev Endocrinol*. 5: 374-381.
- Colombo JC, Bilos C, Remes Lenicov M, Colauti D, Landoni P, Brochu, C.** 2000. Detritivorous fish contamination in the Río de la Plata estuary: a critical accumulation pathway in the cycle of anthropogenic compounds. *Can J Fish Aquat Sci*. 57: 1139– 1150.
- Comisión Administradora del Río Uruguay.** 2017. Recursos pesqueros del río Uruguay. <http://www.caru.org.uy/web/institucional/subcomisiones/subcomision-tecnica-pescay-otros-recursos-vivos/actividades-en-la-evaluacion-del-recursopesquero/comportamiento-migratorio/>.
- Convenio Comisión Mixta del Río Paraná- Universidad Nacional del Nordeste.** 2017.
- Cordiviola de Yuan E.** 1971. Crecimiento de peces del Paraná Medio. I. "Sábalo" (*Prochilodus platensis* Holmberg, (Pisces: Tetragonopteridae). *Physis*. 30 (81): 483-504.
- Cummings DE.** 2006. Ghrelin and the short- and long-term regulation of appetite and body weight. *Physiol Behav*. 89: 71-84.
- Datta S, Ghosh D, Saha DR, Bhattacharaya S, Mazumder S.** 2009. Chronic exposure to low concentration of arsenic is immunotoxic to fish. Role of head kidney macrophages as biomarker or arsenic toxicity to *Clarias batrachus*. *Aquat Toxicol*. 92(2) 86– 94.
- Dezfuli B S, Pironi F, Giari L, Domeneghini C, Bosi G.** 2002. Effect of *Pomphorhynchus laevis* (Acanthocephala) on putative neuromodulators in the intestine of naturally infected *Salmo trutta*. *Dis Aquat Organ*. 51: 27-35.

- Dezfuli BS, Giari L, Simoni E, Shinn AP AND Bosi G.** 2004. Immunohistochemistry, histopathology and ultrastructure of *Gasterosteus aculeatus* tissues infected with *Glugea anomala*. Dis Aquat Organ. 58: 193-202.
- Dezfuli BS, Giari L.** 2008. Mast cells in the gills and intestines of naturally infected fish: evidence of migration and degranulation. J Fish Dis. 31: 845-852.
- Dezfuli BS, Manera M, Bosi G, Merella P, DePasquale JA, Giari L.** 2018. Intestinal granular cells of a cartilaginous fish, thornback ray *Raja clavata*: Morphological characterization and expression of different molecules. Fish & Shellfish Immunology. 75:172- 180.
- Diler D, Çınar K, Zorlu S.** 2011. An Immunohistochemical Study on the Endocrine Cells in the Stomach and Intestine Regions of the *Dicentrarchus labrax*, L., 1758. F Ü Sağ Bil Vet Derg 25: 01-06.
- Domitrovic HA, Bechara JA, Jacobo R, Flores Quintana CI, Roux JP.** 1994. Mortandad de peces en el río Paraná provocada por sobresaturación de gases: causas y lesiones. Rev Ictiol. 2-3 (1-2). 49-54.
- Domitrovic HA.** 1983. Histología del tracto digestivo del sábalo (*Prochilodus platensis*, Holmberg, 1880, Pisces, Prochilodontiae). Physis 41: 57-56.
- Einarsson S, Davies PS, Talbot C.** 1997. Effect of exogenous cholecystokinin on the discharge of the gallbladder and the secretion of trypsin and chymotrypsin from the pancreas of the Atlantic salmon, *Salmo salar* L. Comp Biochem Phys C Toxicol Pharmacol. 117: 63-67.
- Entidad Binacional Yacyreta.** 2013. Yacyretá: Energía para el desarrollo 1973-2013. Primera edición.
- Espinach Ros A, Sánchez, RP.** 2007. Proyecto de evaluación del recurso sábalo en el Paraná. Informe de los resultados de la primera etapa (2005-2006) y medidas de manejo recomendadas Secretaría de Agricultura Ganadería, Pesca y Alimentación, Serie Pesca y Acuicultura: Estudios e Investigaciones Aplicadas Nro. 1, Buenos Aires.
- Farzi A, Reichmann F, Holzer P.** 2015. The homeostatic role of neuropeptide Y in immune function and its impact on mood and behaviour. Acta Physiol 213: 603-627.
- Feng K, Zhang GR, Wei KJ, Xiong BX.** 2013. Molecular cloning, tissue distribution, and ontogenetic expression of ghrelin and regulation of

expression by fasting and refeeding in the grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*). J Exp Zool A Ecol Genet Physiol 319: 202-212.

Fernández AB, Ruiz I, DE Blas I. 2002. El sistema inmune de los teleósteos (II): Respuesta inmune inespecífica. Revista AquaTIC. [serial online]. 2002a 16:[24pantallas].URL:<http://www.revistaaquatic.com/aquatic/art.asp?t=h&c=146>

Fernando CH, Holcik J. 1982. The nature of fish communities: a factor influencing the fishery potential and yields of tropical lakes and reservoirs. Hydrobiologia. 97 (2) 127-140.

Ferreira DG, Souza-Shibatta L, Shibatta, OA, Sofia SH, Carlsson J, Dias, Makrakis S, Makrakis MC. 2017. Genetic structure and diversity of migratory freshwater fish in a fragmented Neotropical river system. Rev Fish Biol Fish. 27: 209–231.

Finer M, Jenkins, CN. 2012. Proliferation of hydroelectric dams in the Andean Amazon and implications or Andes-Amazon connectivity. PLoS ONE 7: 1–9.

Floodplain Systems. In: Dodge DP, editor. Proceeding of the International Large River Symposium. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences. 110-127 p.

Fuentes CM, Quiros R. 1988. Variacion de la composicion de la captura de peces en el rio Parana durante el periodo 1941–1984. Mar del Plata (Argentina): Instituto Nacional de Investigacion y Desarrollo Pesquero. Serie Informes Tecnicos del Departamento de Aguas Continentales 6.

Fuentes F, Espinach Ros A. 1998. Distribucion espacial y temporal del ichthyoplnton en un punto del bajo delta del rio Parana. Rev Mus Arg Cienc Nat Bernardino Rivadavia. 8: 51-61.

Furness JB, Kunce WAA, Clerc N. 1999. Nutrient tasting and signalling mechanisms in the gut. II. The intestine as sensory organ: neuronal, endocrine, and immune responses. Am J Physiol. 277 (40) 922-928.

García JO. 1999. Principales características de la central hidroeléctrica de Yacyretá, Argentina y de los ambientes de su área de influencia en relación con los programas de evaluación de la fauna íctica. Rev Ictiol. 7: 5-14.

Genton L, Kudsk KA. 2003. Interactions between the enteric nervous system and the immune system: role of neuropeptides and nutrition. Am J Surg. 186: 253-258.

Gneri FS, Angelescu V. 1951. La nutrición de los peces ilíofagos en relación con el metabolismo general del ambiente acuático. *Rev Mus Argent Cienc Nat* 2: 1-44.

Godinho AL, Kynard B. 2008. Migratory fishes of Brazil: Life history and fish passage needs. *River Res Appl.* 25:702–712.

Godoy MP. 1975. Peixes do Brasil, Subordem Characoidei. Bacia do Río Mogí Guassu. Vol. I, II, III, IV: 847. Editora Franciscana.

Goetzl EJ, Sreedharan SP.1992. Mediators of communication and adaptation in the neuroendocrine and immune systems. *FASEB J.* 6: 2646-2652.

Gomes LC, Agostinho AA. 1997. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in Upper Paraná River, Brazil. *Fish Manag Ecol.* 4 (4) 263-274.

Gomez GA, Englander EW, Greeley GH. 2012. Postpyloric gastrointestinal peptides. In: Johnson LR (Ed), *Physiology of the gastrointestinal tract*, 5th edn, Academic, New York, USA, p.155-198.

Gorissen MH, Flik G, Huising MO. 2006. Peptides and proteins regulating food intake: a comparative view. *Anim Biol Leiden Neth* 56: 447-473.

Gräns A, Olsson C. 2011. Gut Motility. In A. P. Farrell (Ed) *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, Academic Press, San Diego, p. 1292-1300.

Harris J, Bird DJ. 2000. Modulation of the fish immune system by hormones. *Vet Immunol Immunopathol.* 77: 163-176.

Hartviksen MB, Kamisaka Y, Jordal AEO, Koedijk RM, Rønnestad I. 2009. Distribution of cholecystokinin-immunoreactive cells in the gut of developing atlantic cod *Gadus morhua* L. larvae fed zooplankton or rotifers. *J Fish Biol.* 75: 834-844.

Hernández DR, Barrios CE, Santinon JJ, Sánchez S, Baldisserotto B. 2018. Effect of fasting and feeding on growth, intestinal morphology and enteroendocrine cell density in *Rhamdia quelen* juveniles. *Aquac Res* 49: 1512-1520.

Hernández DR, Vigliano FA, Sánchez S, Bermúdez R, Domitrovic HA Quiroga MI. 2012. Neuroendocrine system of the digestive tract in *Rhamdia quelen* juvenile: an immunohistochemical study. *Tissue Cell* 44: 220-226.

Hosomi N, Furutani T, Takahashi N, Masumoto T, Fukada H. 2014. Yellowtail neuropeptide Y: molecular cloning, tissue distribution, and response to fasting. *Fish Sci* 80: 483-492.

Iwaszkiw J, Lacoste F. 2011. La pesca artesanal en la Cuenca del Plata (Argentina) y sus implicancias en la conservación de la biodiversidad. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales*. 1: 21-25.

Jensen J. 2001. Regulatory peptides and control of food intake in non mammalian vertebrates. *Comp Biochem Phys A Mol Integr Physiol* 128:471-79.

Ji W, Ping HC, Wei KJ, Zhang GR, Shi ZC, Yang RB, Gui- Wei Zou, Wang WM. 2015. Ghrelin, neuropeptide Y (NPY) and cholecystokinin (CCK) in blunt snout bream (*Megalobrama amblycephala*): cDNA cloning, tissue distribution and mRNA expression changes responding to fasting and refeeding. *Gen Comp Endocrinol*. 223: 108-119.

Jönsson AC, Holmgren S, Holstein B. 1987. Gastrin/CCK-like immunoreactivity in endocrine cells and nerves in the gastrointestinal tract of the cod, *Gadus morhua*, and the effect of peptides of the gastrin/CCK family on cod gastrointestinal smooth muscle. *Gen Comp Endocrinol*. 66: 19-202.

Jönsson E, Forsman A, Einarsdottir IE, Kaiya H, Ruohonen K, Björnsson BTH. 2007. Plasma ghrelin levels in rainbow trout in response to fasting, feeding and food composition, and effects of ghrelin on voluntary food intake. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*. 147: 1116-1124.

Jönsson E, Kaiya H, Björnsson BT. 2010. Ghrelin decreases food intake in juvenile rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) through the central anorexigenic corticotropin releasing factor system. *Gen Comp Endocrinol*. 166: 39-46.

Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in River-
Kaiya H, Miyazato M, Kangawa K, Peter RE, Unniappan S. 2008. Ghrelin: a multifunctional hormone in non-mammalian vertebrates. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol*. 149: 109-128.

Kamisaka Y, Drivenes Ø, Kurokawa T, Tagawa M, Rønnestad I, Tanaka M, Helvik JV. 2005. Cholecystokinin mRNA in Atlantic herring, *Clupea harengus* – molecular cloning, characterization and distribution in the digestive tract during the early life stages. *Peptides* 26: 385-393.

Kiliaan A, Holmgren S, Jonsson AC, Dekeer K, Groot J. 1992. Neurotensin, substance P, gastrin/cholecystokinin, and bombesin in the

intestine of the tilapia (*Oreochromis mossambicus*) and the goldfish (*Carassius auratus*): Immunochemical Detection and effects on electrophysiological characteristics. *Gen Comp Endocrinol.* 88: 351-363.

Kiris GA, Kumlu M, Dikel S. 2007. Stimulatory effects of neuropeptide Y on food intake and growth of *Oreochromis niloticus*. *Aquaculture* 264: 383-389.

Kojima M, Kangawa K. 2005. Ghrelin: structure and function. *Physiol Rev* 85: 495-522.

Ku SK, Lee JH, LEE HS. 2004. Immunohistochemical study on the endocrine cells in gut of the stomachless teleost, *Zacco platypus* (Cyprinidae). *Anat Histol Embryol* 33: 212-219.

Langiano VC, Martinez CBR. 2008. Toxicity and effects of a glyphosate-based herbicide on the Neotropical fish *Prochilodus lineatus*. *Comp Biochem Physiol. Part C.* 147: 222-231.

Latrubesse EM .2008 Patterns of anabranching channels: the ultimate end-member adjustment of mega rivers. *Geomorphology.* 101: 130-145.

Le Cren ED. 1951: The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J Anim Ecol.* 20: 201-219.

Lee JH, Ku SK, Park KD, Lee HS. 2004. Immunohistochemical study of the gastrointestinal endocrine cells in the Korean aucha perch. *J Fish Biol.* 65: 170-181.

Lin X, Wang P, Ou Y, Li J, Wen J. 2017. An immunohistochemical study on endocrine cells in the neuroendocrine system of the digestive tract of milkfish *Chanos chanos* (Forsskal, 1775). *Aquac Res* 48: 1439-1449.

Lira NA, Pompeu PS, Agostinho CS, Agostinho AA, Arcifa MS, Pelicice FM. 2017. Fish passages in South America: An overview of studied facilities and research e ort. *Neotrop Ichthyol.* 15:1-14.

Lizama MAP, Ambrósio AM. 2002. Condition factor in nine species of fish of the Characidae family in the upper Paraná river floodplain, Brazil. *Braz J Biol.* 62(1): 113-124.

López-Patiño MA, Guijarro AI, Isorna E, Delgado MJ, Alonso-Bedate M, De Pedro N. 1999. Neuropeptide Y has a stimulatory action on feeding behavior in goldfish (*Carassius auratus*). *Eur J Pharmacol.* 377: 147-153.

Lowe-Mcconnell RH. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. São Paulo: EDUSP. 534 p.

- Lozano IE, Llamazares Vegh S, Gómez MI, Piazza YG, Salva JL, Fuentes CM.** 2019. Episodic recruitment of young *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1836) (Characiformes: Prochilodontidae) during high discharge in a floodplain lake of the River Paraná, Argentina. *Fish Manage Ecol.* 26:260–268.
- Lucas MC, Baras E.** 2001. The Stimulus and Capacity for Migration. Pp. 14–65. In: Lucas MC, Baras E. *Migration of Freshwater Fishes.* Blackwell Science: Oxford.
- Luz-Agostinho KDG, Agostinho AA, Gomes LC, Júlio-JR HF, Fugi R.** 2009. Effects of flooding regime on the feeding activity and body condition of piscivorous fish in the Upper Paraná River floodplain. *Braz J Biol.* 69: 481-490.
- Luzzana U, Serrini G, Moretti VM, Grimaldi P, Paleari MA, Valfreé F.** 1996. Seasonal variations in fat content and fatty acid composition of male and female coregonid "Bondella" from Lake Maggiore and landlocked Shad from Lake Como (Northern Italy). *J Fish Biol.* 48: 352-366.
- Macdonald E, Volkoff H.** 2009. Neuropeptide Y (NPY), cocaine and amphetamine regulated transcript (CART) and cholecystokinin (CCK) in winter skate (*Raja ocellata*): cDNA cloning, tissue distribution and mRNA expression responses to fasting. *Gen Comp Endocrinol.* 161: 252-261.
- Makrakis M, Makrakis S, Baumgartner D, Baumgartner G, Fernández D, Morris W, García O.** 2002. Study of fish migration in the Paraná River. In: *Proceedings of the International Symposium on reservoir management in tropical and subtropical regions, Sept 26, 2002, Foz do Iguazu, Brazil: ICOLD International Commission on Large Dam.* 519-531.
- Makrakis MC, Miranda LE, Makrakis S, Fontes-Júnior HM, Morlis W, Dias JHP, Garcia JO.** 2012. Diversity in migratory patterns among Neotropical fishes in a highly regulated river basin. *J Fish Biol* 81:866–881.
- Makrakis S, Bertão APS, Silva JFM, Makrakis MC, Sanz-Ronda FJ, Celestino LF.** 2019. Hydropower development and fishways: A need for connectivity in rivers of the upper Paraná Basin. *Sustainability.* 11 (13) 3749.
- Mola L, Bertacchi I, Gambarelli A, Pederzoli A.** 2004. Occurrence of ACTH- and enkephalin-like peptides in the developing gut of *Dicentrarchus labrax*. *Gen Comp Endocrinol.* 136: 23-29.
- Moran TH, Kinzig KP.** 2004. Gastrointestinal satiety signals II. Cholecystokinin. *Am J Physiol.* 286: 183-188.
-

- Murashita K, Kurokawa T, Nilsen TO, Rønnestad I.** 2009. Ghrelin, cholecystokinin, and peptide YY in Atlantic salmon (*Salmo salar*): Molecular cloning and tissue expression. *Gen Comp Endocrinol.* 160: 223-235.
- Murray HM, Leggiadro CT, Douglas SE.** 2007. Immunocytochemical localization of pleurocidin to the cytoplasmic granules of eosinophilic granular cells from the winter flounder gill. *J Fish Biol.* 70 :336-345.
- Nachi AM, Hernandez-Blazquez FJ, Phan M, Barbieri RL, Leite RG.** 1998. Intestinal Histology of a Detritivorous (iliophagous) Fish *Prochilodus scrofa*. (Characiformes - Prochilodontidae). *Ann Sci Nat Zool* 2: 81-88.
- Nascimento CRB, Souza MM, Martinez CRB.** 2012. Copper and the herbicide atrazine impair the stress response of the freshwater fish *Prochilodus lineatus*. *Comparative Biochemistry and Physiology – C. Toxicology & Pharmacology.* 155: 456–461.
- Neiff JJ, Casco SL, Poi ASG, Zambiasio VA.** 2020. Influence of Yacyretá dam on trees distribution in the Paraná floodplain. *Ecol Eng.* 154:105931.
- Neiff JJ.** 2001. Diversity in some tropical wetland systems of South America. In: Gopal, W., Junk, J., Davis, J.A. (Eds.), *Biodiversity in Wetlands: Assessment, Function and Conservation.* Backhuys Publishers, Leiden, The Netherlands, pp. 1–60.
- Nilsson C, Reidy CA, Dynesius M, Revenga C.** 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems. *Science*, 308 (5720). pp. 405-408.
- Oldani NO, Baigún CRM, Nestler JM, Goodwin RA.** 2007. Is fish passage technology saving fish resources in the lower La Plata River basin? *Neotropical Ichthyology.* 5(2):89-102.
- Olden JD, Naiman RJ.** 2010. Incorporating thermal regimes into environmental flows assessments: modifying dam operations to restore freshwater ecosystem integrity. *Freshw Biol.* 55, 86–107.
- Oliveira AG, Suzuki HI, Gomes LC, Agostinho AA.** 2015. Interspecific variation in migratory fish recruitment in the Upper Paraná River: effects of the duration and timing of floods. *Environ Biol Fish.* 98:1327–1337
- Olsson C.** 2011. Gut anatomy and morphology: Gut anatomy. In: FARRELL, A. P. (Ed), *Encyclopedia of Fish Physiology: From Genome to Environment*, Vol. 2, San Diego, USA. Academic Press, p. 1268-1275.
- Olszewski PK, Schioth HB, Levine AS.** 2008. Ghrelin in the CNS: From hunger to a rewarding and memorable meal? *Brain Res Rev* 58: 160-170.
-

Orfeo O, Stevaux J.2002. Hydraulic and morphological characteristics of middle and upper reaches of the Paraná River (Argentina and Brazil). *Geomorphology*. 44 :309–322.

Organización de los Estados Americanos (OEA). 1971. Cuenca del Río de la Plata. Estudio para su Planificación y Desarrollo: Inventario de Datos Hidrológicos y Climatológicos. Organización de los Estados Americanos, Unidad Recursos Naturales, Washington, 272 pp.

Pan QS, Fang ZP, Zhao YX. 2000. Immunocytochemical identification and localization of APUD cells in the gut of seven stomachless teleost fishes. *World J Gastroenterol* 6: 96-101.

Pankhurst NW, Van Der Kraak G. 2000. Evidence That Acute Stress Inhibits Ovarian Steroidogenesis in Rainbow Trout in Vivo, through the Action of Cortisol. *Gen Comp Endocrinol*. 117: 225–237

Paoli C, Iriondo M, García N. 2000. Características de las cuencas de aporte, Cap. 1. En: Paoli C, Schreider M (eds.) *El río Paraná en su tramo medio*. Centro de Publicaciones, Universidad Nacional del Litoral, Santa Fe, Argentina, 1: 27-68.

Paulsen SM, Sveinbjørnsson B, Robertsen B. 2001. Selective staining and disintegration of intestinal eosinophilic granule cells in Atlantic salmon after intraperitoneal injection of the zinc chelator dithizone. *J Fish Biol*. 58 (3) 768-775

Penissi AB, Rudolph MI, Piezzi RS. 2003. Role of mast cells in gastrointestinal mucosal defence. *Biocell* 27: 163–172.

Pereira R, Costa L, Oliveira I, Araújo J, Aerts M, Vigliano F, Rosa P. 2015. Relative distribution of gastrin-, CCK-8-, NPY-and CGRP-immunoreactive cells in the digestive tract of dorado (*Salminus brasiliensis*). *Tissue Cell* 47: 123-131.

Pereira RT, De Freitas TR, De Oliveira IRC, Costa LS, Vigliano FA, Rosa PV. 2017. Endocrine cells producing peptide hormones in the intestine of Nile tilapia: distribution and effects of feeding and fasting on the cell density. *Fish Physiol Biochem* 43: 1399-1412.

Petrere Jr M, Agostinho AA, Espinach Ros A, Vera FG. 1998. Evaluación del potencial pesquero en el embalse Yacyretá. Aspectos ambientales y económicos. VIII Panel de expertos medio ambiente y reasentamiento. Entidad Binacional Yacyretá, 19p.

Petrere Jr M. 1996. Fisheries in large tropical reservoirs in South America. *Lakes Reserv. Res Manag*. 2 (1-2) 111-133.

Picotti, G. C. 2014. Escala de referencia macroscópica para estadios de madurez sexual en peces de importancia comercial. Informe Preliminar. Dirección de Pesca Continental, Subsecretaría de Pesca y Acuicultura, MAGyP. Bs. As., Informe Técnico nº 12: 1-13.

Poff NL, Allan JD, Bain MB, Karr JR, Prestegard KL, Richter B, Sparks R, Stromberg J. 1997. The natural flow regime: a new paradigm for riverine conservation and restoration. *BioScience*. 47: 769-784.

Powell MD, Wright GM, Burka JF. 1993. Morphological and distributional changes in the eosinophilic granule cell (EGC) population of the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss walbaum*) intestine following systemic administration of capsaicin and substance P. *J Exp Zool*. 266:19-30.

Rabuffetti AP, Abrial E, Espínola LA, Amsler ML, Eberle EG, Blettler MCM, Paira AR. 2017. Influence of hydrology on the fish body condition in a large subtropical floodplain. *Neotrop Ichthyol*. 15(1): e160049.

Radulovic J, Mancev Z, Stanojevic S, Vasiljevic T, Kovacevic-Jovanovic V, Pesic G. 1996. Modulation of humoral immune response by central administration of leucine-enkephalin: effects of mu, delta and kappa opioid receptor antagonists. *J Neuroimmunol*. 65: 155-161.

Rauber RG. 2018. Segregação longitudinal na atividade reprodutiva de peixes Neotropicals como indicador de caráter de migração. Universidade Estadual de Maringá.

Reite OB, Evensen O. 2006. Inflammatory cells of teleostean fish: A review focusing on mast cells/eosinophilic granule cells and rodlet cells. *Fish Shellfish Immunol*. 20:192-208.

Reite OB. 1997. Mast cells/eosinophilic granule cells of salmonids: staining properties and responses to noxious agents. *Fish Shellfish Immunol*. 7:567-584.

Resende EK. 2003. Migratory fish of the Paraguay Parana Basin, excluding the upper Paraná 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.

Rios FSA, Carvalho CS, Pinheiro GHD, Donatti L, Fernandes MN, Rantin FT. 2011. Utilization of endogenous reserves and effects of starvation on the health of *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae). *Environmental Biology of Fishes*. 91: 87-94.

Roa BH, Hirt IM, Araya P, Flores S, Roncati H, Lucia A, Aichino DR. 2000. Informe final sobre la campaña de pesca experimental en el Río Paraná

entre las progresivas 1478 (Toma de agua ERIDAY) y km. 1625 (Arroyo Yabebiri)-Argentina. Misiones, Argentina, Entidad Binacional de Yacyretá-Universidad Nacional de Misiones, 139p.

Roberts RJ, Young H, Milne JA. 1971. Studies on the skin of plaice (*Pleuronectes platessa L.*) The structure and ultrastructure of normal plaice skin. *Journal of Fish Biology.* 4:87e98.

Rodríguez-Gómez FJ, Rendón-Unceta C, Sarasquete C, Muñoz-Cueto, JÁ. 2001. Distribution of neuropeptide Y-like immunoreactivity in the brain of the Senegalese sole (*Solea senegalensis*). *Anat Rec.* 262: 227-237.

Rønnestad I, Gomes AS, Murashita K, Angotzi R, Jönsson E, Volkoff H. 2017. Appetite-controlling endocrine systems in teleosts. *Front Endocrinol.*8: 73.

Rønnestad I, Kamisaka Y, Conceição LEC, Morais S, Tonheim SK. 2007. Digestive physiology of marine fish larvae: Hormonal control and processing capacity for proteins, peptides and amino acids. *Aquaculture.* 268: 82-97.

Rønnestad I, Rojas-García CR, Skadal J. 2000. Retrograde peristalsis, a possible mechanism for filling the pyloric caeca? *J Fish Biol* 56: 216-218.

Rosenberg DM, Cully MCP, Pringle CM. 2000. Global scale environmental effects of hydrological alterations: Introduction. *Bioscience.* 50:746-751.

Rotta MA. 2003. Aspectos gerais da fisiologia e estrutura do sistema digestivo dos peixes relacionados à piscicultura, Embrapa Pantanal, Documentos 53, 1517-1973.

Rubio VC, Sánchez-Vázquez FJ, Madrid JA. 2008. Role of cholecystokinin and its antagonist proglumide on macronutrient selection in European sea bass *Dicentrarchus labrax, L.* *Physiol Behav.* 93: 862-869.

Salzman NH, Underwood MA, Bevins CL. 2007. Paneth cells, defensins, and the commensal microbiota: a hypothesis on intimate interplay at the intestinal mucosa, *Semin. Immunol.* 19:70-83.

Sánchez S, González AO, Roux JP, Ruiz Díaz FJ, Santinón JJ, Flores Quintana CI, Hernández DR, Soneira P, Arbués M, Domitrovic HA. 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.

Sato Y, Bazzoli N, Rizzo E, Boschi MB, Miranda MOT. 2005. Influence of the Abaeté river on the reproductive success of the neotropical migratory

teleost *Prochilodus argenteus* in the Sao Francisco river, downstream from the Tres Marias dam, Southeastern Brazil.

Sato Y, Godinho HP. 2003. Migratory fishes of the Sao Francisco River. In Migratory Fishes of South America: Biology, Fisheries and Conservation Status, Carolsfelds J, Harvey B, Ross C, Baer A (eds). IDRC and World Bank: Victoria.195–232.

Schlenk D, Handy R, Steinert S, Depledge MH, Benson W .2008. Biomarkers. En: The Toxicology of Fishes. Eds. Di Giulio RT, Hinton DE. CRC Press, Boca Raton. p. 683 - 731.

Şenol N, Çinar K. 2006. Immunohistochemical localization of cholecystokinin and histamine in gastrointestinal tract in flower fish (*Pseudophoxinus antalyae*). Süleyman Demirel Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Fen Dergisi 1: 26-34.

Shahbazi F, Holmgren S, Larhammar D, Jensen J. 2002. Neuropeptide Y effects on vasorelaxation and intestinal contraction in the Atlantic cod *Gadus morhua*. Am J Physiol Regul Integr Comp Physiol 282: 1414-1421.

Silverstein JT, Plisetskaya EM. 2000. The effects of NPY and insulin on food regulation in fish. Am Zool. 40: 296-308.

Simões MA. 2010. Determinação da estrutura etária e idade de primeira maturação em populações de *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1837) no rio mogi-guaçu, cachoeira de emas, Pirassununga, sp. Ministério do meio ambiente instituto chico mendes de conservação da biodiversidade centro nacional de pesquisa e conservação de peixes continentais – CEPTA.

Simonato JD, Fernandes MN, Martinez CBR. 2013. Physiological effects of gasoline on the freshwater fish *Prochilodus lineatus* (Characiformes: Prochilodontidae). Neotropical Ichthyology. 11:683–691.

Sirkin DIP, Suzuki H, Cánepa MM, Vissio PG. 2013. Orexin and neuropeptide Y: Tissue specific expression and immunoreactivity in the hypothalamus and preoptic area of the cichlid fish *Cichlasoma dimerus*. Tissue Cell 45: 452-459.

Soengas JL, Cerda-Reverter JM, Delgado MJ. 2018. Central regulation of food intake in fish: an evolutionary perspective. J Mol Endocrinol.60: 171-199.

Souza Filho EE, Rocha PC, Comunello E, Stevaux JC. 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.

Speranza ED, Colombo JC. 2009. Biochemical composition of a dominant detritivorous fish *Prochilodus lineatus* along pollution gradients in the Paraná-Río de la Plata Basin. *Journal of Fish Biology*. 74:1226–1244.

Stassen MJM, Van de Ven MWPM, Van der Heide T, Hiza MAG, Van der Velde G, Smolders AJP. 2010. Population dynamics of the migratory fish *Prochilodus lineatus* in a neotropical river: The relationships with river discharge, flood pulse, El Niño and fluvial megafan behaviour. *Neotrop Ichthyol*. 8:113–122.

Suzuki HI, Agostinho AA, Bailly D, Gimenes MF, Júlio-Junior HF, Gomes LC. 2009. Inter-annual variations in the abundance of young-of-the-year of migratory fishes in the Upper Paraná River floodplain: Relations with hydrographic attributes. *Braz J Biol*. 69:649–660.

Svedäng H, Wickström H. 1997. Low fat contents in female silver eels: indications of insufficient energetic stores for migration and gonadal development. *J Fish Biol*. 50: 475-486.

Sverlij SB, Espinach Ros A, Orti G. 1993. Sinopsis de los datos biológicos y pesqueros del sábalo *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847). FAO, Sinopsis sobre la Pesca N° 154.

Sverlij SB, Ros AE, Orti G. 1993. Sinopsis de los datos biológicos y pesqueros de sabalo *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847). Roma, FAO, FAO Sinopsis sobre la Pesca, Vol. 154, 64 pp.

Terraes JC, Bechara JA, Roux JP, Flores Quintana C, Domitrovic HA, Sánchez S. 1999. Reproductive cycles of *Prochilodus lineatus* and *Hemiodus orthonops* (Pisces, Characiformes) in the Parana River below Yacyreta Dam, Argentina. *Rev Ictiol*. 7: 91-104.

Uesaka T, Yano K, Sugimoto S, Ando M. 1996. Effects of neuropeptide Y on ion and water transport across the seawater eel intestine. *Zoolog Sci*. 13: 341-346.

Vazzoler AEAM, Lizama MA, Inada P. 1997. Influências ambientais sobre sazonalidade reprodutiva. Pp. 267-279. In: Vazzoler, A. E. A. M.; A. A. Agostinho & N. S. Hahn (Eds.). *Aplanície de inundação do alto rio Paraná: aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos*. Editora da Universidade Estadual de Maringá, 460 p.

Vazzoler AEAM, Suzuki HI, Marques EE, Lizama MAP. 1997. Primeira maturação gonadal, períodos e áreas de reprodução. In: de Vazzoler A. E. A. M., A. A. Agostinho & N. S. Hahn (Eds.), *A planície de inundação do alto Rio Paraná: Aspectos físicos, biológicos e socioeconômicos* (pp. 249–265). Maringá, Brazil: EDUEM.

Vazzoler AEAM. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: Teoria e prática. Maringá, Brazil: EDUEM.

Verburg-Van Kemenade BML, Ribeiro CMS, Chadzinska MK. 2011. Neuroendocrine immune interaction in fish: differential regulation of phagocyte activity by neuroendocrine factors. *Gen Comp Endocrinol.* 172: 31-38.

Vieira AL. 1984. Aspectos do metabolismo lipídico do curimatá *Prochilodus scrofa* (Steindachner, 1881) no estágio de repouso gonadal. *Boletim do Instituto de Pesca.* 11:63-68.

Vieira-Lopes DA, Pinheiro NL, Sales A, Ventura A, Araújo FG, Gomes ID, Nascimento AA. 2013. Immunohistochemical study of the digestive tract of *Oligosarcus hepsetus*. *World J Gastroenterol* 19: 1919-1929.

Vigliano FA, Muñoz L, Hernández D, Cerutti P, Bermúdez R, Quiroga MI. 2011. Immunohistochemical study on the gut neuroendocrine system of juvenile pejerrey (*Odontesthes bonariensis*). *J Fish Biol.* 78: 901-911.

Volkoff H, Canosa LF, Unniappan S, Cerdá-Reverter JM, Bernier NJ, Kelly SP, Peter RE. 2005. Neuropeptides and the control of food intake in fish. *Gen Comp Endocrinol.* 142: 3-19.

Volkoff H. 2006. The role of neuropeptide Y, orexins, cocaine and amphetamine-related transcript, cholecystokinin, amylin and leptin in the regulation of feeding in fish. *Comp Biochem Physiol A Mol Integr Physiol.* 128: 469-477.

Volkoff H. 2016. The neuroendocrine regulation of food intake in fish: a review of current knowledge. *Front Neurosci.* 10: 1-31.

Wenderlar Bonga S. 1997. The stress response in fish. *Physiol Rev.* 77:591-625.

Weyts FA. 1999. Interactions between the immune system and the hypothalamo-pituitary-interrenal axis in fish. *Fish Shellfish Immunol.* 9: 1-20.

Winemiller KO, McIntyre PB, Castello L, et al. 2016. Development and Environment. Balancing hydropower and biodiversity in the Amazon, Congo, and Mekong. *Science.* 351 (6269) 128-129.

Winemiller KO. 1992. Life-history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos.* 62: 318-327.

Winemiller KO. 2005. Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Can J Fish Aquat Sci.* 62: 872-885.

World Commission on Dams. 2000. Dams and development: a new framework for decision-making. Report of the Word Commission on Dams. Earthscan, London.

Zalocar Y, Poi de Neiff A, Casco SL. 2007. Abundance and diversity of phytoplankton in the Paraná river (Argentina) 220 km downstream of the Yacyretá reservoir. *Braz. J. Biol.* 67 (1), 53–63.

Zhou Y, Liang X-F, Yuan X, Li J, He Y, Fang L, Guo X, Liu L, Li B, Shen D. 2013. Neuropeptide Y stimulates food intake and regulates metabolism in grass carp, *Ctenopharyngodon idellus*. *Aquaculture*. 380-383: 52-61.