

Tesis Doctoral

Impacto del molusco invasor *Limnoperma fortunei* sobre el ecosistema: interacción trófica y efectos sobre las larvas de peces nativos

Paolucci, Esteban Marcelo

2010

Este documento forma parte de la colección de tesis doctorales y de maestría de la Biblioteca Central Dr. Luis Federico Leloir, disponible en digital.bl.fcen.uba.ar. Su utilización debe ser acompañada por la cita bibliográfica con reconocimiento de la fuente.

This document is part of the doctoral theses collection of the Central Library Dr. Luis Federico Leloir, available in digital.bl.fcen.uba.ar. It should be used accompanied by the corresponding citation acknowledging the source.

Cita tipo APA:

Paolucci, Esteban Marcelo. (2010). Impacto del molusco invasor *Limnoperma fortunei* sobre el ecosistema: interacción trófica y efectos sobre las larvas de peces nativos. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires.

Cita tipo Chicago:

Paolucci, Esteban Marcelo. "Impacto del molusco invasor *Limnoperma fortunei* sobre el ecosistema: interacción trófica y efectos sobre las larvas de peces nativos". Facultad de Ciencias Exactas y Naturales. Universidad de Buenos Aires. 2010.

EXACTAS UBA

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales



UBA

Universidad de Buenos Aires



Universidad de Buenos Aires

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales

Departamento de Ecología, Genética y evolución

Impacto del molusco invasor *Limnoperna fortunei* sobre el ecosistema: interacción trófica y efectos sobre las larvas de peces nativos

Tesis presentada para optar al título de Doctor de la Universidad de Buenos Aires en el
área: Ciencias Biológicas

Esteban Marcelo Paolucci

Director: Demetrio Boltovskoy
Director Asistente: Daniel Cataldo

Lugar de trabajo:
Departamento de Ecología, Genética y Evolución,
FCEyN de la UBA
y
Museo Argentino de Ciencias Naturales
“Bernardino Rivadavia”

Buenos Aires, 2010

Impacto del molusco invasor *Limnoperna fortunei* sobre el ecosistema: interacción trófica y efectos sobre las larvas de peces nativos

Resumen

El objetivo de esta tesis es estudiar el impacto de las velíferas del bivalvo invasor *Limnoperna fortunei* en dieta de las más abundantes larvas de peces de los ríos y ambientes marginales de la cuenca del Río de la Plata. De los 25 taxones de peces registrados, 18 tenían velíferas de *L. fortunei* en su tracto digestivo, incluyendo los Characiformes y Siluriformes más abundantes de la cuenca. De las 825 larvas con contenido estomacal, 135 (16%) consumieron exclusivamente larvas de *L. fortunei*, y el 20% (169 peces) tuvieron *L. fortunei* y algunas otra presa. La frecuencia y biomasa relativas de velíferas de *L. fortunei* difirió fuertemente durante el desarrollo larval. En protolarvas y mesolarvas, las velíferas representaron el 30-35% del contenido del intestino, mientras que en metalarvas representaron sólo el 3%. Experimentalmente se observó que las protolarvas y mesolarvas de *P. lineatus* consumieron velíferas casi exclusivamente (88-90% en términos numéricos y de biomasa, respectivamente) cuando este ítem fue ofrecido en alta concentración, mientras que en metalarvas las velíferas solo representaron el 16% del alimento consumido. Las proporciones de velíferas en el contenido estomacal fueron siempre superiores a las suministradas en la dieta. Las larvas alimentadas con una dieta enriquecida en velíferas crecieron significativamente más (tanto en peso como en largo) que las alimentadas con las otras dietas. Concluimos que este nuevo y abundante recurso alimenticio tiene un impacto importante en la supervivencia y el crecimiento de *P. lineatus* y probablemente en otras especies de peces.

Palabras clave: *Limnoperna fortunei*; Ictioplancton; Cambio dietario; Impacto ecológico; Especie invasora; Cuenca del Río de la Plata; Selección de presas; Crecimiento.

Environmental Impacts of the introduced bivalve, *Limnoperna fortunei*: trophic interactions and effects on fish larvae.

Abstract

The aim of this work is to study the impact of veligers of the exotic bivalve *Limnoperna fortunei* on the diets of the more abundant larval fish in the Río de la Plata basin and associated lentic environments. Of the 25 fish taxa collected, 18 had veligers of *L. fortunei* in their guts including the more abundant Characiformes and Siluriformes. Of the 825 feeding larvae recorded, 135 (16%) fed exclusively on *L. fortunei*, and 20% (169 fishes) had *L. fortunei* and some other prey. The relative frequency and biomass contribution of *L. fortunei* larvae differed strongly in fishes of different developmental stage. In protolarvae and mesolarvae, veligers accounted for 30–35% of the gut contents. In metalarvae, veligers accounted for only 3%. Experiments show that protolarvae and mesolarvae of *Prochilodus lineatus* consumed veligers almost exclusively (88-90%, both in numbers and in biomass) when offered prey enriched in veligers, whereas for metalarvae veligers represented only 16.0% of the food consumed. Proportions of veligers in gut contents were always higher than those in the experimental diet. Larvae fed a veliger-enriched diet grew to a significantly larger size than larvae fed the other two diets. We anticipate that this new and abundant food resource has an important impact on the survival and growth of *P. lineatus* and probably other fish species.

Keywords: *Limnoperna fortunei*; Ichthyoplankton; Prey shift; Ecological impact; Invasive species; Río de la Plata Basin; Prey selection; Growth

Agradecimientos

A mis directores, Dr. Demetrio Boltovskoy y Dr. Daniel H. Cataldo por la orientación y constante enseñanza durante estos años.

A los colegas Dr. Erik Thuesen, Dr. Carlos M. Fuentes, Lic. Pablo Almada, Valentin Leites quienes participaron directamente en trabajos de laboratorio y de campo.

A Paula Sardiña, Aurora Matsubara y Dr. Francisco Sylvester por su constante apoyo, asesoramiento y ayuda en tareas de campo y laboratorio, y porque supieron acompañarme durante tantos años de trabajo.

A mis compañeros del Museo Argentino de Ciencias Naturales “Bernardino Rivadavia” y de la Facu: Silvia Watanabe, Violeta Totah, Gabriela Piacentino, Agustina Balazote, Carolina Notaro, Luis Capozzo, Adrian Scilipoti, Pablo Perepelizin.

A mi familia y a Ley por su cariño, constante apoyo y fundamentalmente paciencia.

A mis amigos que siempre están para ayudar o dar un consejo.

Extended abstract

Limnoperna fortunei (Dunker, 1857), an Asian mytilid bivalve, was first discovered in the Río de la Plata estuary, Argentina, around 1990. At present, it has colonized almost all the Río de la Plata basin, including areas in Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay, and Brazil. Very high densities of *Limnoperna*'s larvae (5.0-8.0 ind. l⁻¹), are present in the plankton of the Río de la Plata basin between August and April. Predation of *L. fortunei* adults by at least 17 fish species has been recorded throughout the distribution area. However, not only adult fish seem to have benefited from the bivalve: the planktivorous larvae and juveniles of several fish may also benefit from very high densities of *L. fortunei* veligers.

The aims of this work are:

1. To quantify the impact of *L. fortunei* veligers on the diets of the more abundant larval fish in the Río de la Plata basin and associated lentic environments;
2. To assess the spatial, temporal and ontogenetic trends in the incidence of this new food item on the different fish species;
3. On the basis of field samples, study the feeding preferences of different fish larvae for this new item, pinpointing differences between developmental stages and environments;
4. To analyze experimentally the feeding preferences and growth effects of the veligers on larvae of *Prochilodus lineatus* ("sábalo"), probably the most important fish species of the Río de la Plata basin.

We compared spatial and temporal differences in prey incidence, using both occurrence frequency and biomass, between fish species collected in different lotic and lentic environments. Because some larval fish feed in the main river channel, while others forage in marginal water-bodies of the alluvial plain, data from both environments were analyzed.

In the Lower and Middle Paraná River, samples were collected at monthly intervals between October 2000 and March 2001, at three locations along a 600 km stretch of the Paraná River. Complementarily, two marginal lagoons connected to the river near the city of San Nicolás, Argentina, were sampled during November 2004. A second sampling program was carried out during October- November 2006; samples were collected along 800 km of the main channel of the Lower Paraguay River and the Middle Paraná River at ca. 50-100 km intervals. Fish larvae were also collected in the artificial lake Salto

Grande, Uruguay River, at weekly intervals during four sampling periods, between October and March (the only time of the year when fish larvae are present in the water) from 2005 to 2009. Zooplankton samples were obtained with the ichthyoplankton materials in San Nicolás lagoons in 2004, in the Lower Paraguay and Middle Paraná River in 2006, and in Salto Grande Lake in 2005-2009.

In total, 27791 fish larvae were retrieved, of which 4437 were used for detailed analyses. Of the 25 fish taxa collected, 18 had veligers of *L. fortunei* in their guts. Veligers were recorded in the guts of *Prochilodus lineatus* (“sábalo”), *Iheringichthys labrosus* (“bagre trompudo”), *Pseudoplatystoma* spp. (“surubí manchado” and “surubí pintado”), *Luciopimelodus pati* (“patí”), *Sorubim lima* (“cucharón”), *Pimelodus* spp. (“bagre amarillo” and “bagre blanco”), *Parapimelodus valenciennis* (“bagre porteño”), *Lycengraulis grossidens* (“anchoa de río”), *Apareiodon affinis* (“virolo”), *Catathyridium jeninsky* (“lenguado”), *Pachyurus bonariensis* (“corvina de río”) and *Aphyocharax* sp. (“mojarras”). Other unidentified members of the families Anostomidae (“bogas”), Doradidae (“armados”), Characidae, Pimelodidae and the orders Characiformes and Siluriformes were also found to prey on veligers. These species represented around 90% of the fish larvae recorded. Fish larvae with empty guts represented around 90% in the main channel of the Paraná and Paraguay River, and 60% in San Nicolás and Salto Grande reservoir. While in the marginal lagoons and Salto Grande proportions of feeding fish larvae with *L. fortunei* veligers in their guts was around 20%, in the main channel their proportions varied between 14% (Paraguay River) and 68% (Paraná River, 2006). Of the 825 feeding larvae recorded, 135 (16%) fed exclusively on *L. fortunei*, and 20% (169 fishes) had *L. fortunei* and some other prey. For those that had consumed *L. fortunei* larvae and other food, in terms of biomass *L. fortunei* was the most important item in 60% (101 larvae). No major temporal or spatial changes in the diet were observed along the Paraná River, but the absolute and relative contribution of *L. fortunei* larvae differed strongly between fishes collected in this river and the Paraguay River. The relative frequency and biomass contribution of *L. fortunei* larvae differed strongly in fishes of different developmental stage. In protolarvae and mesolarvae, veligers accounted for 30–35% of the gut contents. In metalarvae, veligers accounted for only 3%. Comparison of the relative proportions of the main zooplankton types in the water and in larval fish guts indicates that *L. fortunei* is always selected positively over the other prey types by some of the most abundant fish larvae, including *P. lineatus* and Pimelodinae. While our results strongly suggest that the expansion of *L. fortunei* resulted in an enhanced food supply for local fish populations, they do not necessarily imply that the overall effect on the ecosystem in general, and on the fish fauna in particular is beneficial.

Larvae of sábalo, *P. lineatus*, whose adults represent over 60% of overall fish biomass in the Río de la Plata Catchment, have been observed to feed intensively on veligers of this exotic bivalve. We studied experimentally the feeding selectivity of larvae of *P. lineatus* (Pisces), with particular emphasis on the role of these veligers. Three concentrations of veligers were offered to three developmental stages of *P. lineatus*: (1) higher than in the field (“High”, 0.09 ind. ml⁻¹), (2) unmodified from field conditions (“Middle”, 0.06 ind. ml⁻¹), and (3) lower than in the field (“Low”, 0.02 ind. ml⁻¹). Fish developmental stages were protolarvae (approx. 10 days old), mesolarvae (17 days) and metalarvae (25 days). Proportions (in terms of numbers and biomass) and selectivity values were calculated for each prey item evaluated: veligers, small cladocerans + nauplii, medium-sized cladocerans, copepodits, and large cladocerans + copepods. Protolarvae and mesolarvae consumed veligers almost exclusively (88-90%, both in numbers and in biomass) when offered prey enriched in veligers, whereas for metalarvae veligers represented only 16% of the food consumed. At lower veliger concentrations only protolarvae preferred *Limnoperna* veligers, whereas older fishes switched gradually to crustacean plankton. We conclude that veligers are preferred by the early fish developmental stages, and we contend that this behavior may respond to their slower swimming, thus making them easier to capture than planktonic crustaceans. However, as fish larvae grow larger veligers become too small a prey for their energetic needs and they switch to larger items like cladocerans and copepods. We anticipate that this new and abundant food resource has an important impact on the survival and growth of *P. lineatus*.

To assess the effects of this dietary shift on the growth of *P. lineatus*, 28-day laboratory experiments were carried out feeding newly hatched *P. lineatus* larvae with three diets: zooplankton artificially enriched with *L. fortunei* veligers; natural zooplankton; and zooplankton artificially enriched with cladocerans and copepods. The average length, weight and gut contents of the fish larvae were assessed weekly and metabolic rates of fish larvae were measured. Proportions of veligers in gut contents were always higher than those in the experimental diet: 100, 76 and 21% for veliger-enriched, natural and low-veliger diets, respectively. Larvae fed a veliger-enriched diet grew to a significantly larger size than larvae fed the other two diets. In energetic balance comparisons using metabolic rates and prey energy content, all three diets were sufficient to support metabolism and growth. The greatest values of excess energy at the end of each week were in the veliger-enriched experiments. Feeding on veligers of *L. fortunei* significantly enhances the growth of *P. lineatus* larvae and supports the idea that this new and abundant resource is selectively preyed upon by *P. lineatus* during its larval stages. Higher growth rates

may stem from the higher energy contents of veligers compared to crustaceans, as well as from the lower energy costs of capturing slower prey.

Resumen extendido

Limnoperna fortunei (Dunker, 1857), un bivalvo mitílido de Asia, fue descubierto por primera vez en el Río de la Plata, Argentina alrededor de 1990. En la actualidad ha colonizado casi toda la Cuenca del Río de la Plata, encontrándose altas densidades de esta especie en Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay y Brasil. Entre agosto y abril, Las larvas de *Limnoperna* están presentes en el plancton de la Cuenca del Río de la Plata en altas densidades, 5.0-8.0 ind. l⁻¹. Al menos 17 especies de peces han sido registradas como consumidores de este bivalvo en prácticamente toda el área de su distribución. Sin embargo, no sólo los peces adultos parecen haberse beneficiado de los bivalvos: las larvas y juveniles planctívoros de varias especies de peces también consumen velíferas de *L. fortunei*.

Los objetivos de esta tesis son:

1. Cuantificar el impacto de las velíferas de *L. fortunei* en dieta de las más abundantes larvas de peces de los ríos de la Cuenca del Río de la Plata y ambientes lénticos asociados.
2. Comparar las diferencias espaciales, temporales, y ontogénicas de la incidencia de esta nueva presa en la dieta de los peces.
3. Estudiar a campo de la preferencia alimentaria de las larvas de peces por este nuevo ítem y su variación entre ambientes y en función del estado de desarrollo de los predadores.
4. Analizar en forma experimental la preferencia alimentaria y los efectos de esta dieta sobre el crecimiento de una de las especies más abundantes de la Cuenca del Río de la Plata, el sábalo (*Prochilodus lineatus*).

Se analizó tanto la frecuencia de ocurrencia como la biomasa de las velíferas y de las otras presas observadas en el contenido estomacal de las larvas de peces recolectadas en distintos ríos y ambientes asociados a éstos. Debido a que algunas larvas de peces se alimentan en el canal principal del río y otras lo hacen en ambientes marginales, como lagunas asociadas al

canal principal o ambientes cercanos a la costa, se complementaron los muestreos incluyendo este tipo de ambientes.

El primer muestreo fue realizado en el canal principal del río Paraná Medio e Inferior, mensualmente entre octubre del 2000 y marzo del 2001, en tres lugares a lo largo de 600 km de este río. Complementariamente, durante noviembre de 2004 se tomaron muestras de ictioplancton en dos lagunas marginales conectadas con el río Paraná cerca de la ciudad de San Nicolás, Argentina. Un segundo muestreo se realizó durante octubre-noviembre del 2006, en el cual se recolectaron muestras en el canal principal del río Paraguay Inferior y Paraná Medio cada aprox. 50-100 km a lo largo de un tramo de 800 km. Paralelamente, se muestreó el ictioplancton del embalse de Salto Grande, río Uruguay, a intervalos semanales durante cuatro períodos de (octubre-marzo) entre los años 2005 y 2009. Conjuntamente con las muestras de ictioplancton se obtuvieron muestras de zooplancton en las lagunas de San Nicolás (2004), el Río Paraguay Inferior y Paraná Medio (2006), y el embalse de Salto Grande (2005-2009).

En total, se obtuvieron 27.791 larvas de peces, de los cuales 4437 fueron utilizadas para análisis del contenido estomacal. De los 25 taxones de peces registrados, 18 tenían velígeras de *L. fortunei* en su tracto digestivo, incluyendo *Prochilodus lineatus* (Sábalo), *Iheringichthys labrosus* (Bagre trompudo), *Pseudoplatystoma* spp. (Surubí manchado o surubí pintado), *Luciopimelodus pati* (patí), *Sorubim lima* (cucharón), *Pimelodus* spp. (Bagre amarillo o bagre blanco), *Parapimelodus valenciennis* (Bagre porteño), *Lycengraulis grossidens* (Anchoa de río), *Apareiodon affinis* (Virolo), *Catathyridium jeninsy* (Lenguado), *Pachyurus bonariensis* (Corvina de río) y *Aphyocharax* sp. (Mojarras) Otros miembros de las familias Anostomidae (Bogas), Doradidae (Armados), Characidae y Pimelodidae, y de los órdenes Characiformes y Siluriformes (no identificados a nivel de especie) también consumieron velígeras. En conjunto, estas especies representan cerca del 90% del ictioplancton recolectado en estos ambientes. Las larvas sin contenido estomacal representaron alrededor del 90% en el canal principal de los ríos Paraná y Paraguay y 60% en las lagunas de San Nicolás y el Embalse de Salto Grande. Mientras que en las lagunas marginales y el embalse de Salto Grande la proporción de larvas con velígeras de *L. fortunei* en su tracto digestivo fue de alrededor del 20%, en el canal principal de los ríos estudiados varió entre 14% (río Paraguay) y 68% (río Paraná). De las 825 larvas con contenido estomacal, 135

(16%) consumieron exclusivamente larvas de *L. fortunei*, y el 20% (169 peces) tuvieron *L. fortunei* y algunas otra presa. Para aquellos ejemplares que consumieron larvas de *L. fortunei* y algún otro ítem, las velígeras representaron el mayor aporte en biomasa en el 60% (101 larvas) de los animales. No se observaron variaciones temporales o espaciales significativas de la importancia de las velígeras en la dieta a lo largo del río Paraná Inferior y Medio. Por otra parte, la contribución absoluta y relativa de las larvas de *L. fortunei* a la dieta de larvas de peces mostró importantes diferencias entre este río y el Paraguay. La frecuencia y biomasa relativas de velígeras de *L. fortunei* difirió fuertemente durante el desarrollo larval. En protolarvas y mesolarvas, las velígeras representaron el 30-35% del contenido del intestino, mientras que en metalarvas representaron sólo el 3%. La comparación de las proporciones relativas de los principales componentes del zooplancton en el agua y en el contenido estomacal de las larvas de peces indica que *L. fortunei* fue seleccionada por varias de las especies más abundantes, *P. lineatus* y protolarvas de pimelodinos.

Las larvas de sábalo, *P. lineatus*, cuyos adultos representan más del 60% de la biomasa íctica en la cuenca del Río de la Plata, fueron uno de los consumidores de velígeras más frecuentes, y dada su abundancia, fueron utilizadas para las distintas pruebas experimentales. En primer lugar, se estudió experimentalmente la selectividad alimentaria de estas las larvas haciendo especial hincapié en el papel de las velígeras de *L. fortunei*. Tres concentraciones de velígeras fueron ofrecidas a tres estadios de desarrollo de *P. lineatus*. Las concentraciones de velígeras fueron: “Alta” (proporción artificialmente incrementada; 0.09 ind.ml⁻¹); “Media” (concentración original, sin modificar; 0.06 ind.ml⁻¹), y “Baja” (proporción artificialmente disminuida; 0.02 ind.ml⁻¹). Las etapas de desarrollo de peces utilizadas fueron protolarvas (aprox. 10 días de edad), mesolarvas (17 días) y metalarvas (25 días). La proporción (en frecuencia de ocurrencia y biomasa) y valores de selectividad fueron evaluados para cada categoría de ítem presa: velígeras, cladóceros pequeños + nauplii, cladóceros medianos, copepoditos, y cladóceros grandes + copépodos. Las protolarvas y mesolarvas de *P. lineatus* consumieron casi exclusivamente velígeras (88-90% en términos numéricos y de biomasa, respectivamente) cuando este ítem fue ofrecido en alta concentración, mientras que en metalarvas las velígeras solo representaron el 16% del alimento consumido. A baja

concentración de velígeras solo las protolarvas prefirieron este ítem, mientras larvas más grandes incorporaron gradualmente crustáceos planctónicos. Concluimos que las velígeras son preferidas por los estadios de desarrollo más tempranos y sugerimos que esto podría deberse a su menor capacidad de natación, siendo por ende presas más fáciles de atrapar que los crustáceos. Sin embargo, a medida que las larvas crecen comienzan a predar sobre presas más grandes como cladóceros y copépodos. Concluimos que este nuevo y abundante recurso alimenticio tiene un impacto importante en la supervivencia y el crecimiento de *P. lineatus*.

Para evaluar los efectos de este cambio dietario en el crecimiento de *P. lineatus*, se llevaron a cabo experimentos de 28 días de duración, en los cuales se alimentaron larvas recién eclosionadas de *P. lineatus* con tres dietas: alta (zooplancton artificialmente enriquecido con velígeras), media (zooplancton natural), y baja (zooplancton enriquecido con cladóceros y copépodos) concentración de velígeras. El largo y peso medio, contenido estomacal y tasa metabólica de las larvas de peces se evaluaron semanalmente. Las proporciones de velígeras en el contenido estomacal fueron siempre superiores a las suministradas en la dieta: 100, 76 y 21% para las dietas alta, media y baja concentración de velígeras, respectivamente. Las larvas alimentadas con una dieta enriquecida en velígeras crecieron significativamente más (tanto en peso como en largo) que las alimentadas con las otras dos dietas. En análisis del balance energético utilizando las tasas metabólicas y el contenido energético de las presas mostró que las tres dietas fueron suficientes para afrontar el gasto metabólico y de crecimiento de las larvas de *P. lineatus*. Sin embargo, al final de cada semana, los mayores valores de energía excedente ocurrieron en las larvas alimentadas con alta concentración de velígeras en la dieta. La incorporación de las velígeras en la dieta de las larvas de peces aumentó significativamente el crecimiento de las larvas de *P. lineatus* y apoya la idea de que este abundante alimento es predado selectivamente por estas larvas de peces. Las mayores tasas de crecimiento podrían deberse al mayor contenido energético de las velígeras en comparación a crustáceos de similar tamaño, y/o al menor costo energético asociado a la captura de presas más lentas.

Índice general

Resumen	II
Abstract	III
Agradecimientos.....	IV
Extended abstract	V
Resumen extendido	IX
Parte I	4
Capítulo 1	5
Introducción general.....	5
1.1 Introducción.....	5
1.2 Llegada de Limnoperna a la cuenca del Río de la Plata.....	7
1.3 Ocurrencia de los estadios larvales de Limnoperna fortunei.....	8
1.4 Larvas de peces en la Cuenca del Río de la Plata predadores de larvas de Limnoperna fortunei	10
1.5 Objetivos generales.....	11
Capítulo 2	12
Larvas del molusco invasor Limnoperna fortunei en la dieta de larvas de peces de la Cuenca del Plata: estudio de campo	12
2.1 Introducción.....	12
2.2 Materiales y métodos.....	13
2.2.1 Área de estudio.....	13
2.2.2 Muestreo	15
2.2.2.1 Río Paraná Inferior y Medio (años 2000 a 2001).....	15
2.2.2.2 Lagunas marginales, San Nicolás (2004).....	15
2.2.2.3 Ríos Paraná Medio y Paraguay (2006).....	18
2.2.2.4 Embalse Salto Grande (2005-2009)	21
2.2.3 Análisis de las muestras	24

2.2.4 Analisis Estadístico	25
2.3 Resultados.....	26
2.3.1 Canal principal del río Paraná (2000 a 2001) y lagunas marginales (2004)	26
2.3.1.1 Canal principal del río Paraná	26
2.3.1.2 Ambiente marginal (Lagunas de San Nicolás).....	37
2.3.2 Río Paraná Medio y tramo final del río Paraguay	40
2.3.3 Embalse Salto Grande	55
2.4 Discusión	68
2.4.1 Canal principal del río Paraná Medio e Inferior y lagunas marginales	68
2.4.2 Ríos Paraná Medio y Paraguay	71
2.4.3 Embalse de Salto Grande	74
Capítulo 3	77
Preferencia alimentaria de las larvas de peces: estudio de campo	77
3.1 Introducción.....	77
3.2 Materiales y métodos.....	78
3.3 Resultados.....	80
3.3.1 Canal principal de los ríos Paraná y Paraguay	80
3.3.2 San Nicolás.....	87
3.3.3 Embalse Salto Grande	89
3.4 Discusión	93
Parte II	96
Capítulo 4	97
Evaluación experimental de la selección de presas por larvas de <i>Prochilodus lineatus</i> : plancton nativo versus velígeras de un bivalvo introducido, <i>Limnoperna fortunei</i>	97
4.1 Introducción.....	97
4.2 Materiales y métodos.....	98
4.3 Resultados.....	102
4.4 Discusión	109
Capítulo 5	112

Evaluación experimental del impacto de las larvas de <i>Limnoperna fortunei</i> en el crecimiento de larvas de sábalo, <i>Prochilodus lineatus</i>	112
5.1 Introducción	112
5.2 Materiales y métodos	114
5.2.1 Experiencias de crecimiento	114
5.2.2 Análisis Bioquímicos	116
5.2.3 Oximetría	116
5.2.4 Analisis metabólico	117
5.2.5 Análisis de datos y estadística	117
5.3 Resultados	118
5.3.1 Análisis de la dieta	118
5.3.2 Experiencias de crecimiento	121
5.3.3 Composición bioquímica y contenido energético	123
5.4 Discusión	128
Capítulo 6	131
Discusión general	131
Bibliografía	137
Anexos	157

Parte I

Capítulo 1

Introducción general

1.1 Introducción

Las especies exóticas, organismos desplazados intencional o accidentalmente fuera de su rango de distribución, han despertado en la última década un creciente interés científico (Ruiz y Carlton, 2003). La cantidad de casos registrados (probablemente casi medio millón), y los impactos ecológicos y económicos que causan, han hecho que este fenómeno fuera catalogado como una de las amenazas más serias del nuevo milenio (Pimentel 2002). A pesar de que este impacto es mayor en ambientes acuáticos que en terrestres (Gherardi, 2007), el número de investigaciones sobre especies invasoras está aún sesgado hacia estos últimos. Más aún, la mayoría de los estudios sobre ambientes de agua dulce fueron realizados en Europa y América del Norte, y sólo una fracción menor al 10% en Sudamérica, situación que destaca la necesidad de continuar profundizando este tipo de investigaciones en nuestro medio.

El impacto de las especies invasoras sobre el ambiente acuático ha sido ampliamente documentado y descrito por numerosos autores con múltiples niveles de análisis (Dextrase y Mandrak,

2006; Gherardi, 2007). Uno de los casos de invasiones acuáticas más intensamente estudiado, el del mejillón cebra *Dreissena polymorpha*, demostró que el impacto se puede extender a distintos niveles del ecosistema invadido (MacIssac 1996; Strayer et al. 1999; Karatayev et al. 2002; Grosholz 2002). Más aún, se ha descrito a esta especie como “Ingeniero de ecosistemas”, porque controla directa o indirectamente la disponibilidad de recursos para otros organismos. El balance definitivo de los efectos de estas nuevas interacciones es aún incierto, y se han descrito tanto efectos adversos (French y Bur 1996; Nagelkerke y Sibbing 1996; Pothoven y Madenjian 2008), como consecuencias positivas (Strayer et al. 2004; Boltovskoy et al. 2006; Sylvester et al. 2007a). En ambos casos, las consecuencias más evidentes suelen afectar la estructura trófica del ecosistema invadido (Karatayev et al. 2002; Feyrer et al. 2003; Barnard et al. 2006). En este sentido, si bien existe una gran cantidad de trabajos centrados sobre la evaluación del invasor como predador de especies nativas, el enfoque inverso, presa exótica – predador nativo, ha recibido mucho menos atención (Carlsson et al. 2009). El interés de este enfoque reside, en parte, en que este tipo de relaciones son un elemento central en la regulación de las densidades de las especies invasoras.

En el caso de los bivalvos exóticos, su impacto como presa para predadores nativos, así como el provocado por su actividad alimentaria, han sido extensamente estudiados (Molloy et al. 1997). Las altas tasas de filtración de estos organismos pueden afectar la abundancia y composición del zooplancton alterando el equilibrio de extensos cuerpos de agua (Karatayev et al. 1997, 2002; Strayer et al. 1999; Boltovskoy et al. 2009). Por otro lado, estos organismos representan un abundante recurso alimenticio para las especies nativas llegando a tener efectos a nivel de las poblaciones de los organismos que predan sobre ellos (Molloy et al. 1997). Sin embargo, la mayoría de estos efectos fueron estudiados solo a nivel de estadios adultos, sin considerar los de sus estadios larvales en el plancton. Dados los altos valores de fecundidad de estos organismos y, en consecuencia, las altas densidades de larvas de vida libre en el zooplancton, es de esperar un impacto similar a nivel de la comunidad planctónica, tanto por su consumo de recursos como por su oferta de alimento que representan. Las velígeras de estos organismos a menudo superan en número a crustáceos y rotíferos nativos (Karatayev et al. 2007), constituyendo un abundante recurso alimenticio para las especies zooplantívoras (French y Bur 1996; Molloy et al. 1997). Tal es el caso del mencionado mejillón cebra, *D. polymorpha*, para el cual se han identificado numerosos predadores, tanto a nivel de adultos como de sus estadios larvales. Molloy et al. (1997), en una revisión sobre los predadores de esta especie exótica,

concluye que las velíferas del mejillón cebra son alimento de las larvas de al menos 10 especies de peces europeos y 5 norteamericanos.

Estas alteraciones dietarias están asociadas a cambios en los niveles tróficos, en los roles predador-presa preexistentes, en la densidad poblacional de los organismos nativos, y en el comportamiento y crecimiento de los predadores (Karatayev et al. 2002; Feyrer et al. 2003; Barnard et al. 2006). Las similitudes de este molusco con *Limnoperna fortunei* (Karatayev et al. 2007), un molusco exótico que ha colonizado gran parte de la cuenca del Río de la Plata, donde se encuentra gran cantidad de peces con estadios larvales planctívoros, subraya la importancia de los estudios orientados a analizar su impacto sobre la fauna local.

1.2 Llegada de *Limnoperna* a la cuenca del Río de la Plata

L. fortunei (Dunker, 1857), un bivalvo mitílido Asiático, fue descubierto por primera vez en el estuario del Río de la Plata alrededor de 1990 (Pastorino et al. 1993). Actualmente ha colonizado prácticamente toda la cuenca de este río, y puede ser encontrado en Argentina, Bolivia, Paraguay, Uruguay, y Brasil, con densidades que sobrepasan los 200,000 Ind. m⁻² (Darrigran 2002; Muñiz et al. 2005; Boltovskoy et al. 2006). Estos bivalvos sésiles se adhieren a sustratos duros por medio un fuerte biso, y son fácilmente dispersados por sus larvas planctónicas (Morton 1979). Son organismos dioicos de fertilización externa que producen altas cantidades de larvas de vida libre. De acuerdo a su estado de desarrollo, éstas se denominan charnela recta, velígera, larva umbonada y pedivelígera; estas últimas ya tienen la capacidad de fijarse en distintos tipos de sustrato. El ciclo completo de desarrollo de esta especie fue descrito en laboratorio a partir de individuos recolectados en el río Paraná Inferior, mostrando una duración de entre 11 y 20 días para temperaturas de 28°C y 20°C, respectivamente (Cataldo et al. 2005).

En los últimos años se estudiaron algunos aspectos del impacto del mejillón dorado sobre el ecosistema, incluyendo varios derivados de sus altas tasas de filtración sobre el fitoplancton y el zooplancton, y el consecuente reciclado de nutrientes (Sylvester et al. 2005; Cataldo et al. 2008; Rojas Molina y Paggi 2007). También se analizaron los cambios en la fauna bentónica acompañante del molusco (Sylvester et al. 2007a; Sardiña et al. 2008). Algunas de estas interrelaciones tienen un impacto directo sobre la trama trófica, en particular aquéllos que se relacionan con la actividad alimentaria de esta especie. Sin embargo, al igual que en el caso del mejillón cebra, las evaluaciones de su importancia como alimento para las especies locales estuvieron centradas en sus estadios adultos y su consumo por

parte de peces, crustáceos y aves (Montalto et al. 1999; Penchaszadeh et al. 2000; García y Protogino, 2005; Boltovskoy et al. 2006; Sylvester et al. 2007b; Oliveira et al. 2006; Cantanhêde et al. 2008). En la cuenca del Río de la Plata, el consumo de adultos de *L. fortunei* fue registrado en al menos 17 especies de peces (Tabla 1), confirmando que el mejillón es un ítem alimenticio importante para los peces nativos, muchos de ellos de importancia comercial y ecológica (García y Protogino 2005; Boltovskoy et al. 2006). La tabla 1 resume estos resultados. El impacto de este nuevo recurso trófico es tal que ha llevado a sugerir que podría ser responsable de un incremento considerable en las capturas de peces entre 1994 y 2004 (Boltovskoy et al. 2006).

1.3 Ocurrencia de los estadios larvales de *Limnoperna fortunei*

Los primeros estudios sobre la actividad reproductiva de *Limnoperna fortunei* en el río Paraná Inferior mostraron que las larvas del molusco están presentes en el plancton durante casi 9 meses al año con densidades promedio de 5.0-8.0 Ind. l⁻¹ (Cataldo y Boltovskoy 2000). Los valores máximos ocurren entre los meses de agosto y abril, mientras que entre mayo y julio las densidades no superan los 0.1-0.2 Ind. l⁻¹. Más al norte, en los ríos Colastiné y Santa Fe, dos afluentes del río Paraná Medio, se registraron densidades promedio de larvas de *L. fortunei* de entre 2.9 y 17.2 ind. l⁻¹ (Rojas Molina y Paggi 2008). La presencia de larvas de *Limnoperna* fue registrada también en el río Paraná Superior, en la represa hidroeléctrica Yacyretá (Darrigran et al. 2007) con una densidad media de 7.8 ind. l⁻¹, y un patrón temporal similar al encontrado por Cataldo y Boltovskoy (2000) en el río Paraná Inferior. El análisis comparativo de Boltovskoy et al. (2009), que abarcó varios ambientes invadidos (las represas de Salto Grande, Itaipú y Río Tercero, el Delta de río Paraná y el estuario del Río de la Plata), reportó valores medios de entre 4.0 y 7.0 ind. l⁻¹, con mínimos durante el invierno. Este patrón parece ser generalizado independientemente de la temperatura ambiente, con excepción del embalse de Salto Grande, donde el marcado descenso en la densidad de larvas durante el verano podría estar vinculado con las floraciones de cianobacterias.

Tabla 1. Peces consumidores de adultos de *Limnoperna fortunei* en diferentes ambientes acuáticos de la cuenca del Río de la Plata

Especies	Region	Referencias
Potamotrygon cf. Brachyurus	Paraná Medio	Montalto et al. 1999
Leporinus obtusidens	Paraná Inferior y Medio, Río de la Plata	Boltovskoy y Cataldo, 1999; Montalto et al. 1999; Penchaszadeh et al. 2000; García y Protogino, 2005
Schizodon borellii	Paraná Medio	Montalto et al. 1999
Pterodoras granulosus	Paraná Inferior, Medio y Superior; Río de la Plata	Boltovskoy y Cataldo, 1999; Montalto et al. 1999; Ferriz et al. 2000; García y Protogino, 2005; Cantanhêde et al. 2008
Rhinodoras dorbignyi	Paraná Medio, río de la Plata	Montalto et al. 1999; García y Protogino, 2005
Oxydoras kneri	Paraná Superior e Inferior, Río de la Plata	Boltovskoy y Cataldo, 1999; Oliveira et al. 2006
Piaractus mesopotamicus	Paraná Superior	Oliveira et al. 2006
Pimelodus albicans	Paraná Inferior y Medio, Río de la Plata	Boltovskoy y Cataldo, 1999; Montalto et al. 1999
Pimelodus maculatus	Paraná Medio	Montalto et al. 1999
Pimelodus sp. (Pimelodidae)	Paraná Medio	Montalto et al. 1999
Brochiloricaria chauliodon	Río de la Plata	García y Protogino, 2005
Hypostomus cf. Laplatae	Paraná Medio	Montalto et al. 1999
Hypostomus uruguayensis	Paraná Inferior, Río de la Plata	Boltovskoy y Cataldo, 1999
Paraloricaria cf. Vetula	Paraná Inferior, Río de la Plata	Boltovskoy y Cataldo, 1999; García y Protogino, 2005
Loricaria Loricaria nudiventris	Paraná Inferior, Río de la Plata	Boltovskoy y Cataldo, 1999, Cataldo et al. 2002
Micropogonias furnieri	Río de la Plata	López Armengol y Casciotta 1998; García y Protogino, 2005
Ciprinus carpio	Paraná Inferior, Río de la Plata	Boltovskoy y Cataldo, 1999, Cataldo et al. 2002

1.4 Larvas de peces en la Cuenca del Río de la Plata predadores de larvas de *Limnoperna fortunei*

La presencia de larvas de peces a lo largo del canal principal de los ríos Paraná, Uruguay y Paraguay, así como en los ambientes marginales a éstos, se debe principalmente a la actividad reproductiva de especies migratorias (Bonetto et al. 1971; Godoy 1975; Oldani y Oliveros 1984; Oldani 1990; Rossi 1989; Fuentes y Espinach 1998). Durante el período reproductivo, octubre a marzo, estos peces emprenden desplazamientos río arriba hasta llegar a zonas de desove, y a partir de allí sus huevos y larvas derivan río abajo hasta alcanzar ambientes marginales donde terminan su desarrollo. En general, esta deriva pasiva ocurre durante las temporadas de primavera y verano, y el desarrollo de las larvas está íntimamente ligado con los períodos de crecida. Este factor ambiental no solo actúa como señal sincronizadora del desove (Vazzoler et al. 1996), sino también permite la deriva de los productos de reproducción y facilita el ingreso de las larvas a los ambientes marginales de cría. Entre las especies migratorias más abundantes que habitan la cuenca del Río de la Plata se encuentran, en primer lugar el sábalo (*Prochilodus lineatus*), que representa el 60% de la biomasa total de peces (Espinach Ros y Fuentes 2001). Este es seguido por otras especies de Characiformes, como bogas (*Leporinus obtusidens* y *Schizodon borelli*), dorado (*Salminus maxillosus*), o Siluriformes, como el bagre amarillo y bagre blanco (*Pimelodus maculatus* y *P. albicans*), surubí (*Pseudoplatystoma coruscans*) y cucharón (*Sorubim lima*). La composición y las densidades del ictioplancton varían de acuerdo a los tramos considerados, desde valores máximos de 44 larvas m⁻³ en el río Paraná (Rossi et al. 2007), hasta valores uno o dos órdenes de magnitud menores en el río Uruguay Inferior (Paolucci 2002).

El único antecedente de estudios de las larvas de *Limnoperna* como alimento de larvas de peces es el de Rossi (2008). Esta autora analizó la dieta de las larvas de peces en distintos ambientes a la altura de las ciudades de Santa Fe y Paraná, en el valle aluvial del Paraná Medio. En estos ambientes halló que las larvas del molusco fueron consumidas por unos 10 taxones de larvas de peces, incluyendo entre estos al surubí (*Pseudoplatystoma cf. coruscans*), el cucharón (*Sorubim lima*), bagre trompudo (*Iheringichthys labrosus*), bagres del género *Pimelodus* y otros *Pimelodidae*, larvas de *Doradidae*, sábalo (*Prochilodus lineatus*), chafalote (*Rhaphiodon vulpinus*), y larvas de los géneros *Cynopotamus* sp. y *Plagioscion* sp.

1.5 Objetivos generales

El primer objetivo de este trabajo es un análisis geográfica y temporalmente extenso de la importancia de las larvas de *L. fortunei* en la dieta de larvas de peces en la cuenca Inferior y Media del Río de la Plata (Primera Parte, Capítulo 2). El segundo objetivo es analizar la dieta y la oferta de alimento a fin de estimar la selectividad alimentaria con énfasis en las velíferas y otros ítems planctónicos (Primera Parte, Capítulo 3). El tercer objetivo fue complementar los datos de campo con experiencias de laboratorio a fin de analizar en detalle los aspectos ecológicos y fisiológicos de estas nuevas interacciones tróficas y sus efectos sobre las larvas de peces. Para esto se eligió la especie predatora de velíferas de *L. fortunei* más abundante - el sábalo, *Prochilodus lineatus*, estudiando experimentalmente sus preferencias alimentarias con diferentes concentraciones de velíferas y distintos estadios de desarrollo del pez (Segunda Parte, Capítulo 4). Simultáneamente se analizaron los efectos de la dieta sobre el crecimiento del sábalo durante el desarrollo larval y bajo distintas concentraciones de velíferas en la dieta, haciendo foco en la composición bioquímica del alimento, su contenido energético y sus efectos sobre el metabolismo larval (Segunda Parte, Capítulo 5).

Capítulo 2

Larvas del molusco invasor *Limnoperna fortunei* en la dieta de larvas de peces de la Cuenca del Plata: estudio de campo

2.1 Introducción

El estudio de la dieta de los organismos resulta imprescindible para conocer su rol e interacciones con el resto del ecosistema, especialmente en el caso de las especies invasoras que han demostrado tener un alto impacto modificando las cadenas tróficas de los ambientes invadidos (Karatayev et al. 2002; Feyrer et al. 2003; Barnard et al. 2006). En ambientes acuáticos los peces son los principales vertebrados predadores y forman una compleja red trófica donde las distintas especies pueden agruparse en gremios de acuerdo a su hábito trófico (Gerking, 1994; Allan y Castillo, 2007). El estudio de esta compleja organización indica que muchas especies cambian sus hábitos alimenticios a lo largo del desarrollo, o incluso entre ambientes, en función de la disponibilidad de alimento. En el caso de muchas especies sudamericanas, en especial las migratorias, se observan importantes cambios durante el desarrollo, siendo la mayoría de ellas zooplanctívoras en la etapa larval, para especializarse luego en alguno de los distintos tipos de hábitos tróficos característicos, como piscívoros, detritívoros,

omnívoro, etc. (Abelha et al. 2001; Rossi 2008). Tal es el caso de una de las especies más abundantes, el sábalo (*Prochilodus lineatus*), que comienza consumiendo plancton y cambia tempranamente a una dieta detritívora (Rossi 1992). Otro ejemplo es el dorado (*Salminus maxillosus*), una especie conocida por su hábito piscívoro, pero que en sus estadios larvales consume plancton (Rossi, 1989).

El objetivo de esta parte del trabajo es cuantificar el impacto de las velígeras de *L. fortunei* en la dieta de larvas de peces en los principales ríos de la cuenca media e inferior del Río de la Plata. Se analizó tanto la frecuencia de ocurrencia como la biomasa de las velígeras y de las otras presas encontradas en el contenido estomacal de las larvas de peces recolectadas en el río Paraná Medio, Inferior y en ambientes marginales asociados a este último, así como del primer tramo del río Paraguay y del embalse de Salto Grande, sobre el río Uruguay. Se compararon las diferencias espaciales y temporales en la importancia de las velígeras en la dieta de las distintas especies y estadios de larvas de peces. Debido a que algunas larvas de peces se alimentan en el canal principal del río y otras lo hacen en ambientes marginales, como lagunas asociadas al canal principal o ambientes cercanos a la costa, se complementaron los muestreos incluyendo este tipo de ambientes en la zona de San Nicolás y en el embalse de Salto Grande.

2.2 Materiales y métodos

2.2.1 Área de estudio

Según Ringuelet (1975), desde el punto de vista ictiogeográfico el área del trabajo es parte de la provincia Paranoplatense, Dominio Paranaense, donde predominan peces Characiformes y Siluriformes. Esta provincia biogeográfica abarca el tramo final del río Paraguay y la parte meridional de la cuenca del río Paraná, desde los saltos de Guayra hasta el Río de la Plata, siendo el Paraná, en sus tramos Medio e Inferior, su principal cauce fluvial. El tramo medio del río Paraná comienza a partir de la confluencia de éste con el río Paraguay (Bonetto y Drago, 1968), y se desarrolla como un río de llanura, con fondo móvil, sedimento suelto y fangoso y aguas más turbias y lentas que el tramo Superior. En su margen derecha se desarrolla una amplia planicie de inundación que alcanza un ancho de 56 km a la altura de Rosario y Victoria (Menni, 2004). Luego de la desembocadura del río Carcarañá, cerca de la ciudad de Diamante, comienza el río Paraná Inferior, donde a diferencia del tramo anterior la planicie de inundación se desarrolla sobre la margen izquierda. El río Paraguay es el principal tributario del Paraná con una relación de caudal de 1:3 con este último. El río Paraná Medio ejerce una fuerte influencia en lo referente a composición específica de peces sobre el primer tramo del río Paraguay.

Esta influencia, así como el hecho de constituir estos tramos un claro eje potámico en relativamente buen estado de preservación, destaca su importancia para la reproducción de gran cantidad de especies migratorias (Quirós et al. 2007). De las 414 especies de peces conocidas para esta área, solamente 104 son comunes a ambos ríos, y alrededor de 15 son las consideradas de gran importancia tanto económica como recreacional, todas ellas de hábitos migratorios. Estas especies incluyen a grandes predadores como el surubí manchado y el pintado (*Pseudoplatystoma coruscans* y *P. fasciatum*), el dorado (*Salminus maxillosus*), patí (*Luciopimelodus pati*) y el manguruyú de las piedras (*Paulicea lutkenii*), especies detritívoras como el sábalo (*Prochilodus lineatus*) y otras de distintos hábitos tróficos como bogas (*Leporinus obtusidens* y *Schizodon borelli*), armado (*Pterodoras granulosus*) y otros miembros de la familia Doradidae (Quirós, 2004).

Dado el régimen de pulsos de crecientes característico del ciclo hidrológico de estos grandes ríos de llanura, durante la etapa de inundación se forma una gran cantidad de cuerpos de agua asociados al cauce principal (Bonetto et al. 1969). Este período de crecida, que ocurre entre primavera y finales del verano, está asociado a un proceso de migración de peces entre el cauce principal y estos ambientes marginales. En general, alevinos y juveniles que vienen derivando durante el pulso de crecida por el canal principal se incorporan a los ambientes marginales, mientras que ejemplares adultos o casi adultos se desplazan en el sentido opuesto. En estos ambientes asociados al río Paraná predominan las especies iliófagas, particularmente *P. lineatus*, aunque también son comunes otras con diferentes hábitos tróficos como el dientado transparente (*Charax stenopterus*), la tararira (*Hoplias malabaricus*), el lenguado (*Catathyridium jenynsi*), mojarra del género *Astyanax* sp., etc. (Cordiviola de Yuan y Pignalberi de Hassan, 1985).

Con un área de 786 km² y una profundidad máxima de 33 m, el embalse de Salto Grande está emplazado entre los tramos medio e inferior del río Uruguay (aproximadamente entre 30.6 y 31.3°S), constituyendo uno de los principales obstáculos para las migraciones de peces de la baja cuenca (Bonetto et al. 1987). En este embalse se han descrito unas 64 especies de peces, muchas de las cuales utilizan este ambiente como sitio de cría para sus estadios larvales y juveniles (Menni, 2004). Estos estadios tempranos de desarrollo se alimentan fundamentalmente de zooplancton, tradicionalmente compuesto por cladóceros, copépodos y rotíferos (Chalar et al. 2004). Después del 2000, la reproducción de *L. fortunei* comenzó a aportar un recurso trófico muy importante - sus larvas planctónicas. Entre los meses de junio y septiembre estas larvas pueden representar entre el 30% y el 35% del total de zoopláncteres en la columna de agua (Boltovskoy et al., 2009).

2.2.2 Muestreo

2.2.2.1 Río Paraná Inferior y Medio (años 2000 a 2001)

Las muestras de ictioplancton se recolectaron mensualmente en el canal principal del río Paraná, en cercanías de las ciudades de La Paz, Paraná y Zárate, Argentina (Fig. 1, Tabla 2), entre octubre del 2000 y marzo del 2001, período de mayor abundancia de larvas de peces en la columna de agua. Estas muestras se obtuvieron por medio de campañas realizadas por personal del INIDEP. En cada estación se obtuvieron 2 muestras por mes (36 en total) con una red cónica de 0.35 m de diámetro y 1 m de longitud, con malla de 300 μm . Los lances fueron horizontales estacionarios a una profundidad media de 5 m y durante 5-10 minutos.

2.2.2.2 Lagunas marginales, San Nicolás (2004)

En noviembre de 2004 se recolectaron 17 muestras de ictioplancton y 4 de zooplancton con redes de 300 y 25 μm , respectivamente, en las lagunas marginales El Saco y Laguna Larga, conectadas con el río Paraná en cercanías de la ciudad de San Nicolás (Tabla 2; Fig. 1). Para las muestras de ictioplancton se realizaron arrastres a baja velocidad, mientras que para las de zooplancton se recolectó un volumen conocido de agua mediante baldes. Las muestras fueron recolectadas en aguas abiertas y áreas vegetadas, cubiertas por macrófitas flotantes, principalmente camalotes (*Eichornia crassipes*). Todas las muestras fueron fijadas en alcohol al 70%.

Si bien este muestreo es posterior al realizado en el canal principal del río Paraná, las condiciones ambientales en noviembre de 2000 y noviembre de 2004 fueron similares. Las diferencias en la tasa de descarga y valores promedio de temperatura del agua no difirieron en más del 5% entre ambos períodos (Borús et al. 2005).

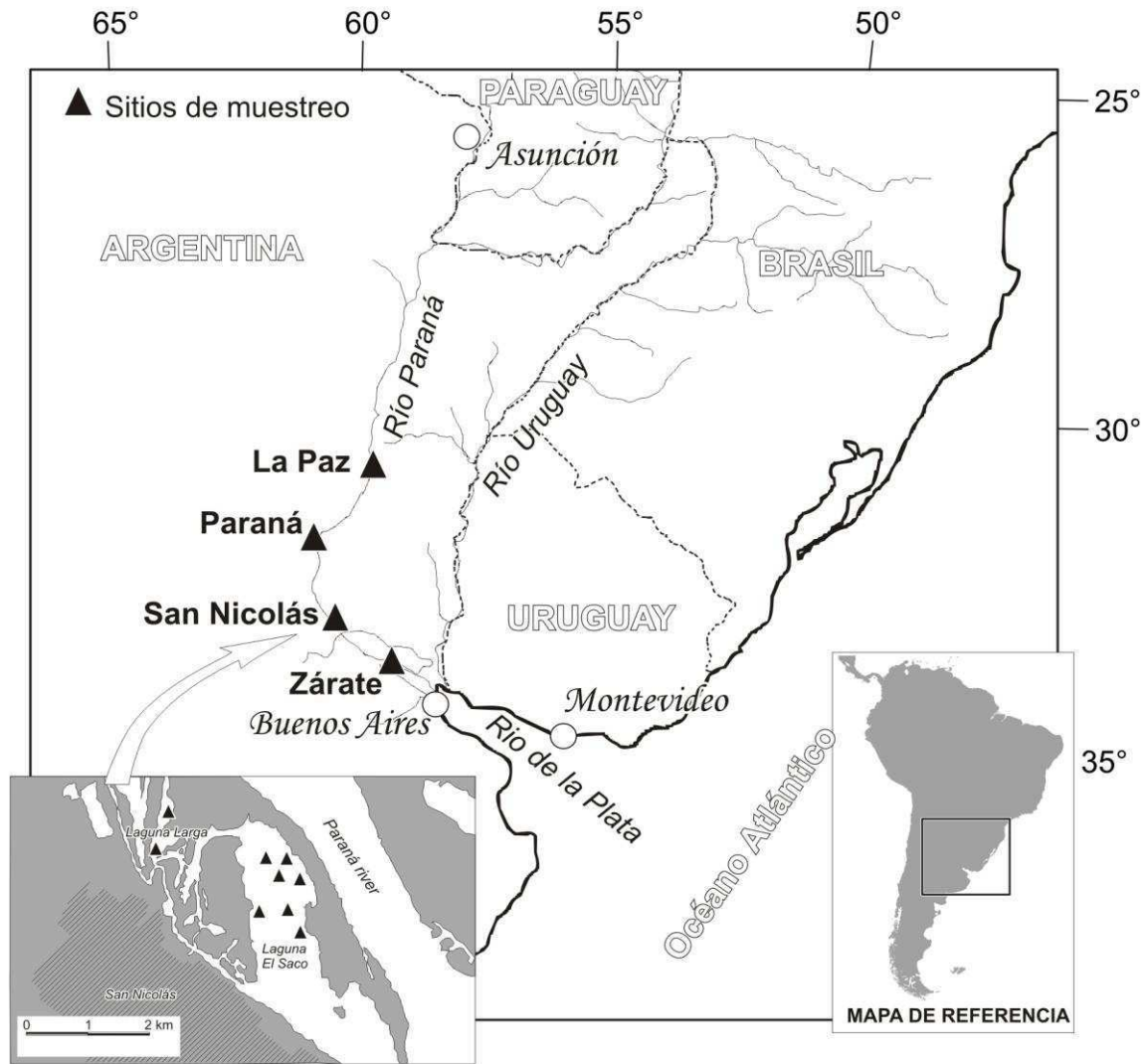


Fig. 1. Sitios de muestreo (triángulos) en el río Paraná y en la laguna de San Nicolás (detalle)

Tabla 2: Muestras de zooplancton e ictioplancton recolectadas en el canal principal de los tramos Medio e Inferior del río Paraná entre los meses de octubre de 2000 y marzo de 2001, y en las lagunas marginales “El Saco” (ES) y “Laguna larga” (LL) asociadas al río Paraná en noviembre de 2004.

Estación de muestreo	Fecha	Número de muestras		Posición geográfica		Temperatura del agua (°C)
		Ictioplancton	Zooplancton	Latitud	Longitud	
Canal principal del río Paraná						
La Paz	Oct. 2000 - mar 2001	12	-	30° 44.846'S	59° 39.703'O	-
Paraná	Oct. 2000 - mar 2001	12	-	31° 41.832'S	60° 33.061'O	-
Zárate	Oct. 2000 - mar 2001	12	-	34° 6.147'S	59° 0.312'O	-
San Nicolás (laguna marginal)						
ES01	26-nov- 2004	1	-	33°18.835'S	60°11.969' O	25.0
ES02	26-nov- 2004	2	-	33°18.834'S	60°11.979' O	25.0
ES03	26-nov- 2004	2	1	33°18.823'S	60°11.978' O	25.0
ES04	26-nov- 2004	2	1	33°18.876' S	60°11.956' O	25.0
ES05	26-nov- 2004	2	-	33°18.885'S	60°11.949' O	25.0
ES06	26-nov- 2004	2	-	33°18.885'S	60°11.949' O	25.0
ES07	26-nov- 2004	2	-	33°18.885'S	60°11.949' O	25.0
LL01	27-nov- 2004	2	1	33°18.722' S	60°11.891' O	25.2
LL02	27-nov- 2004	2	1	33°18.722' S	60°11.891' O	25.2

2.2.2.3 Ríos Paraná Medio y Paraguay (2006)

Este muestreo cubrió el río Paraguay Inferior, desde los 25°23.18'S, 57°38.17'O, hasta su confluencia con el río Paraná, y este último hasta la ciudad de Paraná. Las muestras fueron tomadas desde la embarcación de Prefectura Naval Argentina "Dr. Leloir" durante octubre-noviembre del 2006. Se recolectaron un total de 42 muestras (22 de zooplancton y 20 de ictioplancton) en 15 estaciones de muestreo (Tabla 3; Fig. 2). Se utilizó una red cónica de 0.50 m de diámetro, 1 m de longitud y malla de 300 µm equipada con un flujómetro en la boca. En cada punto de muestreo se registró la temperatura del agua, la velocidad de la corriente y el nivel hidrométrico. Con el fin de analizar la disponibilidad de presas, conjuntamente con las muestras de ictioplancton se tomaron muestras de zooplancton mediante una red de 1 m de longitud y malla de 25 µm a través de la cual se filtraron entre 50 y 100 litros de agua. Todas las muestras fueron fijadas en formol al 5%.

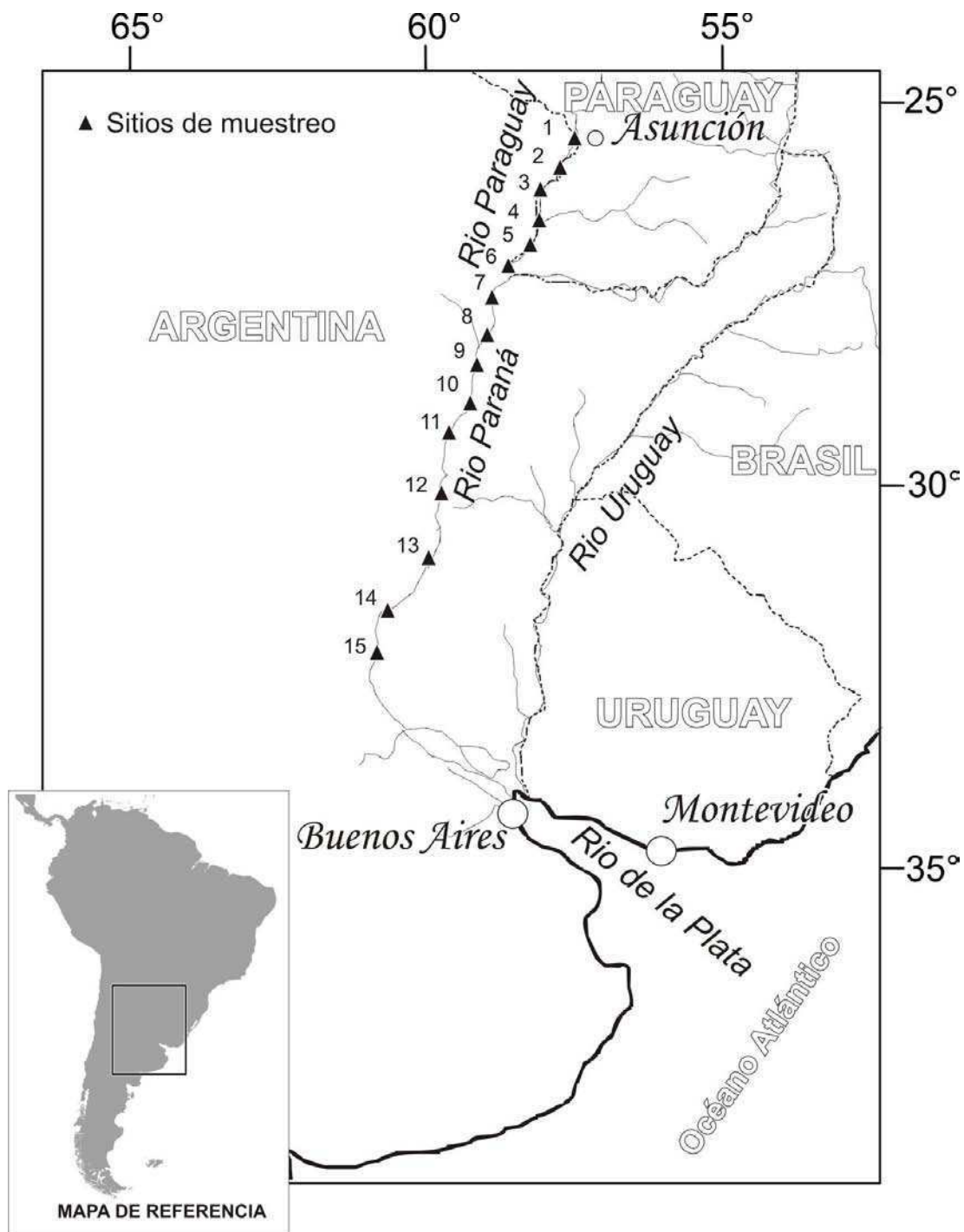


Fig. 2. Sitios de muestreo en los ríos Paraguay Inferior y Paraná Medio e Inferior donde se recolectaron muestras de ictioplancton y zooplancton durante los meses de octubre y noviembre de 2006.

Tabla 3: Posición y fechas de las muestras de zooplancton e ictioplancton tomadas por la embarcación “Dr. Leloir” de la Prefectura Naval Argentina en los ríos Paraná y Paraguay durante los meses de octubre y noviembre del 2006.

Estación de muestreo	Fecha	Número de muestras		Posición geográfica		Río	Temperatura del agua (°C)
		Ictioplancton	Zooplancton	Latitud S	Longitud O		
1	28-10-06	3	2	25°23.18'	57°38.17'	Paraguay	24.0
2	29-10-06	2	2	25°62.68'	57°52.24'	Paraguay	24.0
3	29-10-06	2	2	26°10.68'	58°9.72'	Paraguay	24.0
4	31-10-06	2	2	26°31.99'	58°13.65'	Paraguay	23.0
5	1-11-06	1	2	26°51.55'	58°19.41'	Paraguay	22.0
6	1-11-06	1	1	27°6.88'	58°39.61'	Paraguay	23.5
7	2-11-06	1	2	27°27.60'	58°50.6'	Paraná	23.0
8	3-11-06	1	1	28°7.20'	58°55.23'	Paraná	22.0
9	3-11-06	1	2	28°30.26'	59°2.93'	Paraná	22.0
10	5-11-06	1	1	29°6.40'	59°16.65'	Paraná	21.0
11	5-11-06	1	1	29°37.70'	59°36.60'	Paraná	21.0
12	6-11-06	1	1	30°12.31'	59°37.73'	Paraná	21.5
13	6-11-06	1	1	30°42.37'	59°37.48'	Paraná	22.0
14	8-11-06	1	1	31°42.39'	60°34.30'	Paraná	21.0
15	9-11-06	1	1	32°18.12'	60°41.3'	Paraná	20.0

2.2.2.4 Embalse Salto Grande (2005-2009)

Entre 2005 y 2009, durante la temporada de mayor actividad reproductiva en peces (octubre-marzo), se obtuvieron semanalmente 130 muestras de ictioplancton (Fig. 3 y Tabla 4). En cada fecha las muestras fueron tomadas en dos puntos: uno ubicado en el centro del lago ($31^{\circ}15.99'S$ y $57^{\circ}55.91'W$, E1), y otro en el área costera, Seno Yacaré ($31^{\circ}14.99'S$, $57^{\circ}57.54'W$, 2005-2006), o Itapebí ($31^{\circ}11.23'S$, $57^{\circ}50.36'W$, 2007-2009). Las muestras de ictioplancton fueron tomadas por medio de una red de 1 m de largo, 0.5 m de diámetro y malla de $500\ \mu\text{m}$, mediante arrastre activo durante aprox. 5 min. Al igual que en el Paraná Medio, conjuntamente con estas muestras se tomaron muestras de zooplancton mediante una red con malla de $25\ \mu\text{m}$ a través de la cual se filtraron 100 litros de agua superficial. Todas las muestras fueron fijadas con formol al 5%. En el transcurso del primer año de estudio (2005) se muestrearon también otros ambientes marginales a fin de determinar su importancia como zona de cría (Playa los Médicos, Villa Constitución, Parque del Lago y Prefectura, ver Fig. 3). Sin embargo, estos ambientes no contuvieron poblaciones larvales de importancia, o presentaron inconvenientes técnicos para su muestreo, motivo por el cual fueron excluidos del estudio.

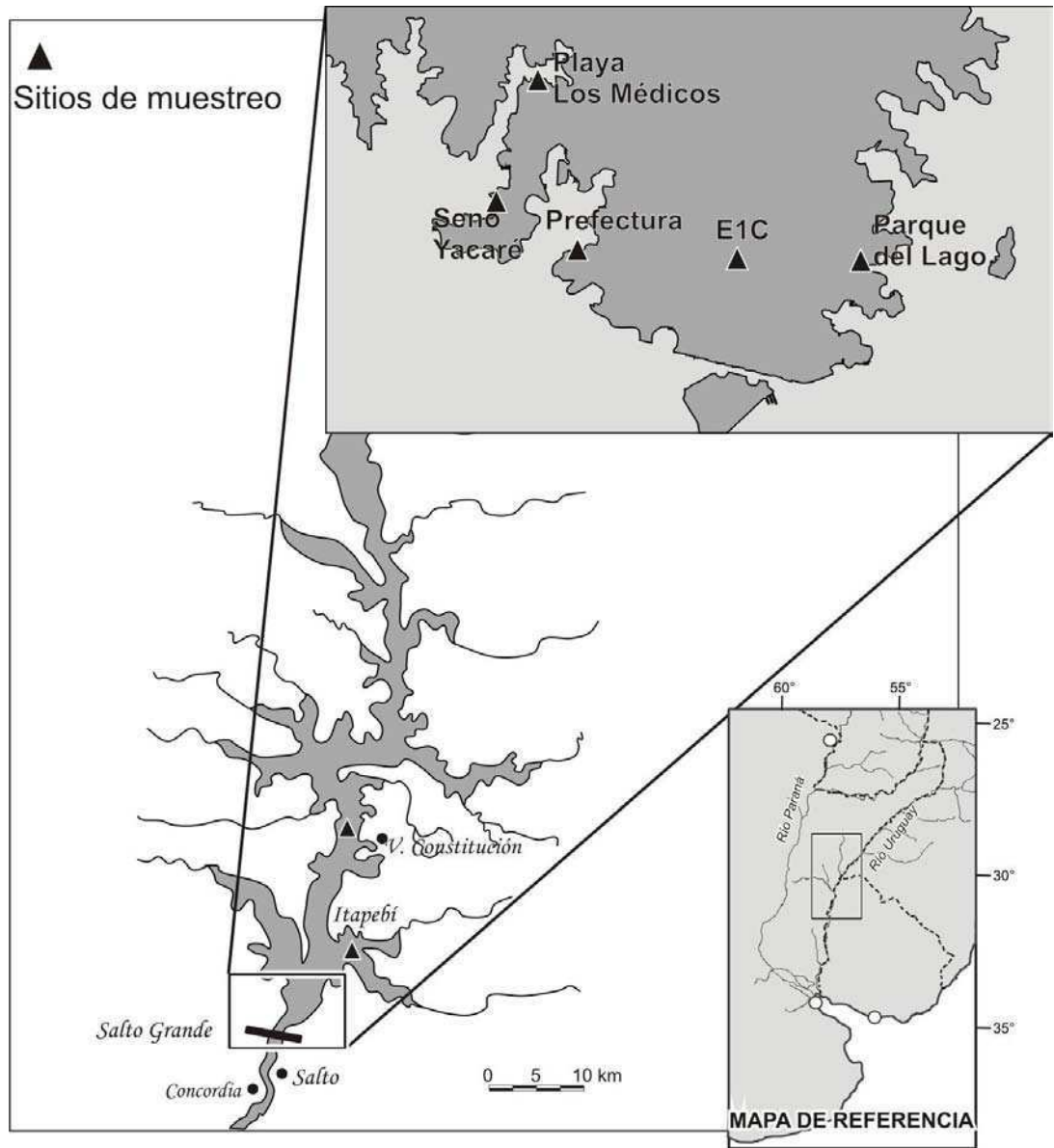


Fig. 3. Sitios de muestreo en el embalse Salto Grande. Se incluye un detalle de la zona más próxima a la represa donde se realizaron muestreos más intensivos.

Tabla 4: Muestras de zooplancton e ictioplancton tomadas en el Embalse de Salto Grande.

Estación de muestreo	Fecha	Número de muestras		Posición geográfica		Ambiente
		Ictioplancton	Zooplancton	Latitud	Longitud	
E1C	oct. 2005- mar 2009	61	61	31° 15.991'S	57° 55.906'O	Canal Principal del embalse
Seno Yacaré	oct. 2005 - mar 2006	23	23	31° 14.993'S	57° 57.539'O	Zona costera, margen argentina
Itapebí	oct. 2006-mar 2009	46	46	31° 11.232'S	57° 50.356'O	Zona costera, margen uruguay
Playa Los Médicos	23-2-06	2	-	31° 14.326'S	57° 57.251'O	Zona costera, margen argentina
Parque del Lago	23-2-06	2	-	31° 15.351'S	57° 54.507'O	Zona costera, margen uruguay
Prefectura	23-2-06	2	-	31° 15.707'S	57° 57.224'O	Zona costera, margen argentina
Villa constitución	23-2-06	2	-	31° 3.526'S	57° 51.474'O	Zona costera, margen uruguay

2.2.3 Análisis de las muestras

Para los recuentos y análisis del contenido estomacal se usó la muestra completa (cuando el total de larvas de peces era menor a 100), o fracciones obtenidas con el submuestreador de Folsom (McEwen et al. 1954), usando al menos 50 larvas. En el caso de las muestras fraccionadas los especímenes más grandes eran removidos antes del submuestreo, procesados, y sus abundancias relativas calculadas separadamente.

Las larvas de peces fueron contadas y medidas bajo microscopio estereoscópico (aumento 10x), provisto de un ocular micrométrico, e identificadas de acuerdo a Sverlij et al. (1993) y Nakatani et al. (2001). Los estadios de desarrollo fueron asignados según el criterio de Snyder (1976). Este autor clasifica los estadios de desarrollo en protolarvas (sin radios en las aletas), mesolarvas (con al menos algún radio en aletas impares), y metalarvas (con radios bien desarrollados en todas las aletas). Complementariamente, se tomó en cuenta la presencia o ausencia de vitelo a fin de determinar la capacidad de alimentación exógena (Hardy et al. 1978). Los peces fueron diseccionados y sus contenidos estomacales analizados bajo microscopio binocular a 80x. Los ítems alimenticios fueron identificados, medidos y cuantificados. Cada una de las presas fue luego clasificada en alguna de seis categorías: Larvas de *L. fortunei* (trócoforas y velíferas), cladóceros, copépodos, estadios inmaduros de insectos, larvas de peces, y algas. Restos no identificados fueron agrupados en la categoría “material no identificado” (NI).

La frecuencia de ocurrencia (FO) de cada ítem presa fue estimada como el número de estómagos conteniendo uno o más individuos de una determinada categoría en relación al total de los estómagos con algún contenido estomacal (Hyslop 1980). La biomasa (peso seco) de cada ítem presa fue evaluada tanto en forma absoluta como relativa con respecto al total de estómagos analizados. Los pesos secos de cladóceros, copépodos e insectos fueron calculados de acuerdo a Dumont et al. (1975), Bottrell et al. (1976), y Masferro et al. (1991). El peso seco medio de las larvas de *L. fortunei* fue basado en muestras triplicadas de 400 larvas, tanto charnela-recta como umbonadas, secadas en estufa a 60°C hasta peso constante. El peso seco de las larvas de peces más abundantes (*P. lineatus* y protolarvas de Pimelodidae) encontradas en el contenido estomacal de otras larvas de peces, fue calculado de similar manera a las larvas de *Limnoperna*, pero usando un total de 383 individuos agrupados en 20 categorías de talla con intervalos de 0.5 mm de longitud.

Los recuentos de zooplancton se basaron en una fracción de la muestra obtenida por medio de un submuestreador tipo Folsom (McEwen et al. 1954). En cada submuestra se contaron al menos 50 ítems por categoría. Para la identificación de los zoopláncteres se utilizaron las guías de Paggi (1979; 1995) y Ringuelet (1958).

2.2.4 Analisis Estadístico

Las diferencias en la FO y biomasa del alimento entre sitios, meses y estadios de desarrollo fueron comparadas usando Análisis de Varianza de una vía (ANOVA), previa transformación angular de los datos (Sokal y Rohlf 1995). Para los test post hoc en todos los pares de comparaciones posibles se usaron contrastes múltiples de Duncan. Cuando las supuestos exigidos por métodos paramétricos no se cumplieron, las diferencias fueron evaluadas con técnicas ANOVA no paramétricas (Kruskal-Wallis) (Daniel, 1978). En todos los casos se utilizó el nivel de significancia de 0.05.

En las lagunas marginales del río Paraná también se compararon las diferencias en el largo medio de las larvas y el grado de repleción de los estómagos entre las zonas vegetada y no vegetada. Para el caso del muestro realizado en los ríos Paraná-Paraguay, ambos cauces fueron comparados en cuanto a la composición del zooplancton y el contenido estomacal, tanto en biomasa como en FO. Similar metodología se aplicó para las comparaciones de las muestras obtenidas en los diferentes ambientes del embalse Salto Grande (E-1 versus seno Yacaré o Itapebí).

2.3 Resultados

2.3.1 Canal principal del río Paraná (2000 a 2001) y lagunas marginales (2004)

En el cauce principal y las lagunas marginales del río Paraná se obtuvieron 11956 larvas de peces (10970 en el cauce principal y 986 en las lagunas marginales). De éstas, 1511 fueron identificadas y utilizadas para análisis del contenido estomacal (Tabla 5). La proporción de larvas sin contenido estomacal fue mayor en el río Paraná (77%) que en las lagunas de San Nicolás (64%).

2.3.1.1 Canal principal del río Paraná

En el canal principal del río Paraná la especie dominante (30%) fue el sábalo, *P. lineatus*. El restante 70% estuvo representado por Siluriformes no identificados, y larvas de las familias Doradidae, Pimelodidae y Anostomidae (Tabla 6). Las velígeras de *L. fortunei* fueron encontradas en el contenido estomacal de 8 especies. Entre éstas, las más activas consumidoras de velígeras fueron el bagre trompudo (*Iheringichthys labrosus*), el patí (*Luciopimelodus pati*), el cucharón (*Sorubim lima*), bagres del género *Pimelodus* sp. y otras larvas de la familia Pimelodidae (Tabla 6, Fotos 1 y 2). Entre los Characiformes solo el sábalo (*Prochilodus lineatus*) consumió *L. fortunei*; sin embargo, para estas larvas las velígeras fueron el único ítem identificable (Foto 3).

En el río Paraná, 243 de las 1043 larvas analizadas (23%) tuvieron algún ítem en el contenido estomacal (Tabla 5). De estas 243 larvas, 37 (15%) se alimentaron exclusivamente con *L. fortunei*, y 101 larvas (40%) tuvieron, además, alguna otra presa en el contenido estomacal. La ocurrencia de *L. fortunei* en la dieta de estos peces fue usualmente mayor que la de otros ítems (Tabla 5; Fig. 4). La biomasa de *L. fortunei* representó hasta un 100% del contenido estomacal. Para especímenes que consumieron las larvas del mejillón y algún otro ítem (101 larvas), en términos de biomasa *L. fortunei* fue el alimento más importante en 56 casos (55%).

Tabla 5. Información general de los resultados para el río Paraná y en las lagunas marginales (San Nicolás). Los valores de biomasa están en μg de peso seco. [1] Como proporción del total analizado en cada sitio; [2] proporción del total de estómagos con algún ítem; [3] proporción del total de biomasa para el sitio. DE denota desviación estándar.

Variable	Sitios de muestro				
	La Paz	Paraná	Zárate	San Nicolás	
				Con vegetación	Sin vegetación
Total de larvas recolectadas	6680	3695	595	525	461
Larvas analizadas	430	338	275	161	307
Larvas con contenido estomacal [1]	65 [15.0%]	101 [30.0%]	77 [28.0%]	107 [66.0%]	66 [21.0%]
Estómagos con <i>L. fortunei</i> [2]	32 [49.2%]	62 [61.4%]	44 [57.1%]	20 [18.3%]	14 [19.7%]
Estómagos con cladóceros [2]	34 [52.3%]	62 [61.4%]	35 [45.5%]	59 [51.3%]	32 [48.5%]
Estómagos con copépodos [2]	2 [3.0%]	21 [20.8%]	27 [35.1%]	26 [22.6%]	7 [0.6%]
Estómagos con larvas de peces [2]	18 [27.7%]	9 [8.9%]	21 [27.3%]	0 [0%]	4 [6.1%]
Estómagos con insectos [2]	11 [16.9%]	9 [8.9%]	11 [14.3%]	1 [0.9%]	0 [0%]
Estómagos con algas [2]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	5 [4.7%]	1 [1.5%]
Estómagos con material no indent.[2]	24 [37.0%]	27 [27.0%]	20 [26.0%]	35 [30.0%]	20 [30.0%]
Biomasa media de <i>L. fortunei</i> [3]	121.9 [4.7%]	238.5 [43.6%]	227.1 [5.9%]	48.2 [13.4%]	11.3 [8.0%]
Biomasa media de cladóceros [3]	181.1 [6.9%]	52.8 [9.7%]	93.7 [2.4%]	214.7 [59.8%]	68.7 [48.5%]
Biomasa media de copépodos [3]	7.1 [0.3%]	69.8 [12.8%]	634.4 [16.5%]	96.27 [26.8%]	10.7 [7.5%]
Biomasa media de larvas de peces [3]	2297.3 [87.5%]	171.9 [31.4%]	2883.5 [74.8%]	0.0 [0%]	50.9 [36.0%]
Biomasa media de insectos [3]	17.59 [0.7%]	13.65 [2.5%]	17.47 [0.5%]	9.0 [2.0%]	0.0 [0.0%]
Zooplankton (Ind. l⁻¹±DE)					
Velíferas de <i>L. fortunei</i>	-	-	-	2.8 ± 2.3	
Cladóceros	-	-	-	54.8±55.9	
Copépodos	-	-	-	8.1±9.1	

Tabla 6. Dieta del ictioplancton del río Paraná. [1] Proporción del total de larvas recolectadas; [2] proporcional a los ejemplares recolectados; [3] proporcional a las larvas analizadas; [4] proporcional a los estómagos con contenido. Los valores de biomasa están en μg de peso seco. NI: material no identificado.

	larvas recolectadas [1]	Larvas analizadas		Frecuencia de ocurrencia [4]						Biomasa [%]				
		N [2]	Con contenido [3]	L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos	NI	L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos
<i>Prochilodus lineatus</i>	3603 [32.8%]	246 [6.8%]	8 [3.3%]	6 [75.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [100%]	4.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Anostomidae	1265 [11.5%]	105 [8.3%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Curimatidae	101 [0.9%]	9 [8.9%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	2 [0.0%]	1 [50.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	1 [0.01%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [100.0%]	0.9 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Doradidae	1403 [12.8%]	242 [17.2%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
<i>Pimelodus spp.</i>	213 [1.9%]	73 [34.3%]	73 [100.0%]	37 [50.7%]	56 [76.7%]	32 [43.8%]	30 [41.1%]	15 [20.5%]	15 [20.5%]	170.9 [3.7%]	139.1 [3.0%]	632.8 [13.8%]	3628.2 [79.3%]	0.0 [0.0%]
<i>Iheringichthys labrosus</i>	36 [0.3%]	24 [66.7%]	22 [91.7%]	15 [68.2%]	9 [40.9%]	1 [4.5%]	4 [18.2%]	5 [22.7%]	9 [40.9%]	116.6 [11.5%]	19.5 [1.9%]	11.6 [1.1%]	856.3 [84.5%]	8.2 [0.8%]
<i>Parapimelodus valenciennis</i>	57 [0.5%]	34 [59.6%]	34 [100.0%]	16 [47.1%]	22 [64.7%]	7 [20.6%]	6 [17.6%]	5 [14.7%]	5 [14.7%]	46.2 [12.1%]	80.0 [20.9%]	26.3 [6.9%]	219.8 [57.6%]	8.8 [2.3%]
<i>Pseudoplatystoma spp.</i>	43 [0.4%]	43 [100.0%]	37 [86.0%]	11 [29.7%]	8 [21.6%]	1 [2.7%]	5 [13.5%]	2 [5.4%]	23 [62.2%]	12.1 [2.1%]	3.0 [0.5%]	11.5 [2.0%]	532.7 [94.6%]	3.7 [0.6%]
<i>Luciopimelodus patí</i>	1 [0.0%]	1 [100.0%]	1 [100.0%]	1 [100.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	4.7 [51.6%]	4.4 [48.3%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
<i>Sorubim lima</i>	8 [0.1%]	7 [87.5%]	7 [100.0%]	6 [85.7%]	2 [28.6%]	1 [14.3%]	0 [0.0%]	1 [14.3%]	4 [57.1%]	14.1 [87%]	0.9 [5.5%]	0.5 [3.0%]	0.0 [0.0%]	0.7 [4.3%]
Pimelodidae	1196 [10.9%]	116 [9.7%]	60 [51.7%]	46 [76.7%]	30 [50.0%]	7 [11.7%]	3 [5.0%]	3 [5.0%]	13 [21.7%]	223.1 [53.2%]	45.4 [10.8%]	28.6 [6.8%]	115.6 [27.5%]	6.6 [1.5%]
Siluriformes	3042 [27.7%]	142 [4.7%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]

Foto 1. Protolarvas (a) y mesolarvas (b) de bagre trompudo, *Iheringichthys labrosus*, detalle de la cabeza (c) y contenido estomacal donde se observan estadios larvales de *Limnoperla fortunei* (d).

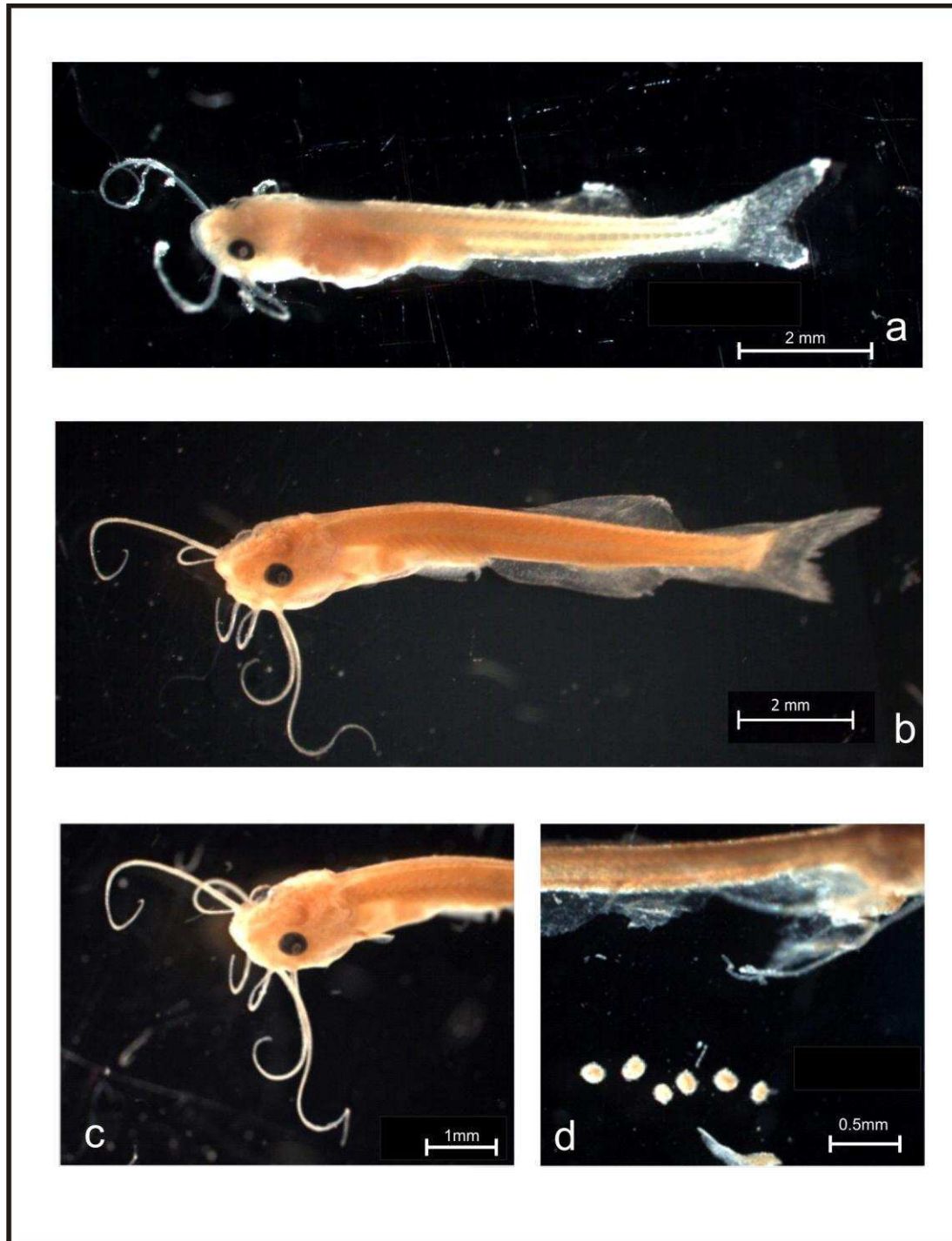


Foto 2. Protolarva (a) y mesolarvas (b y c) de pimelodinos con detalle del contenido estomacal donde se observan estadios larvales de *Limnoperna fortunei* y cladóceros.

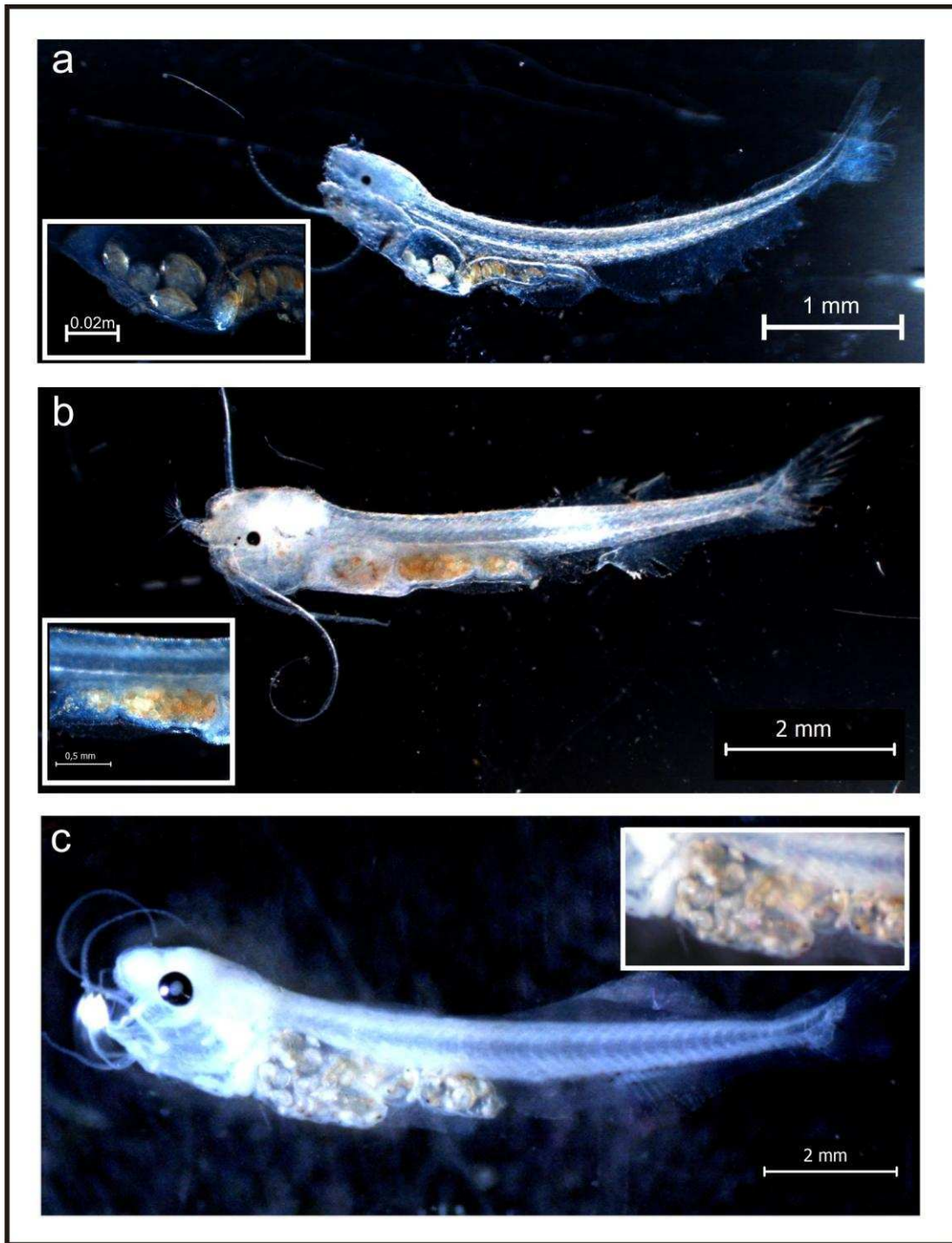
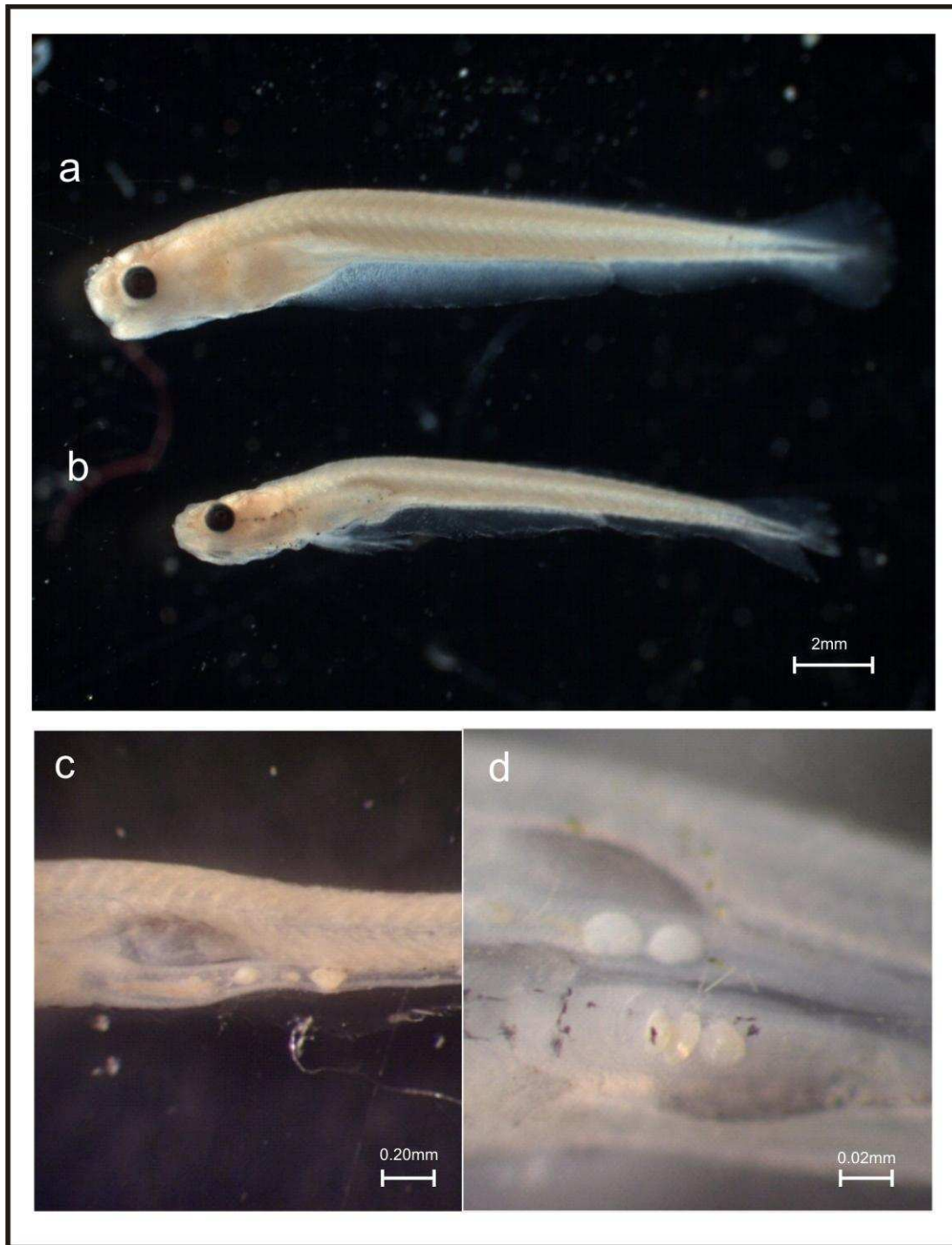


Foto 3. Larvas de sábalo, *Prochilodus lineatus* (a), boga, familia Anostomidae (b) y detalle de la sección estomacal (c y d) donde se observan estadios larvales de *Limnoperna fortunei* (c y d).



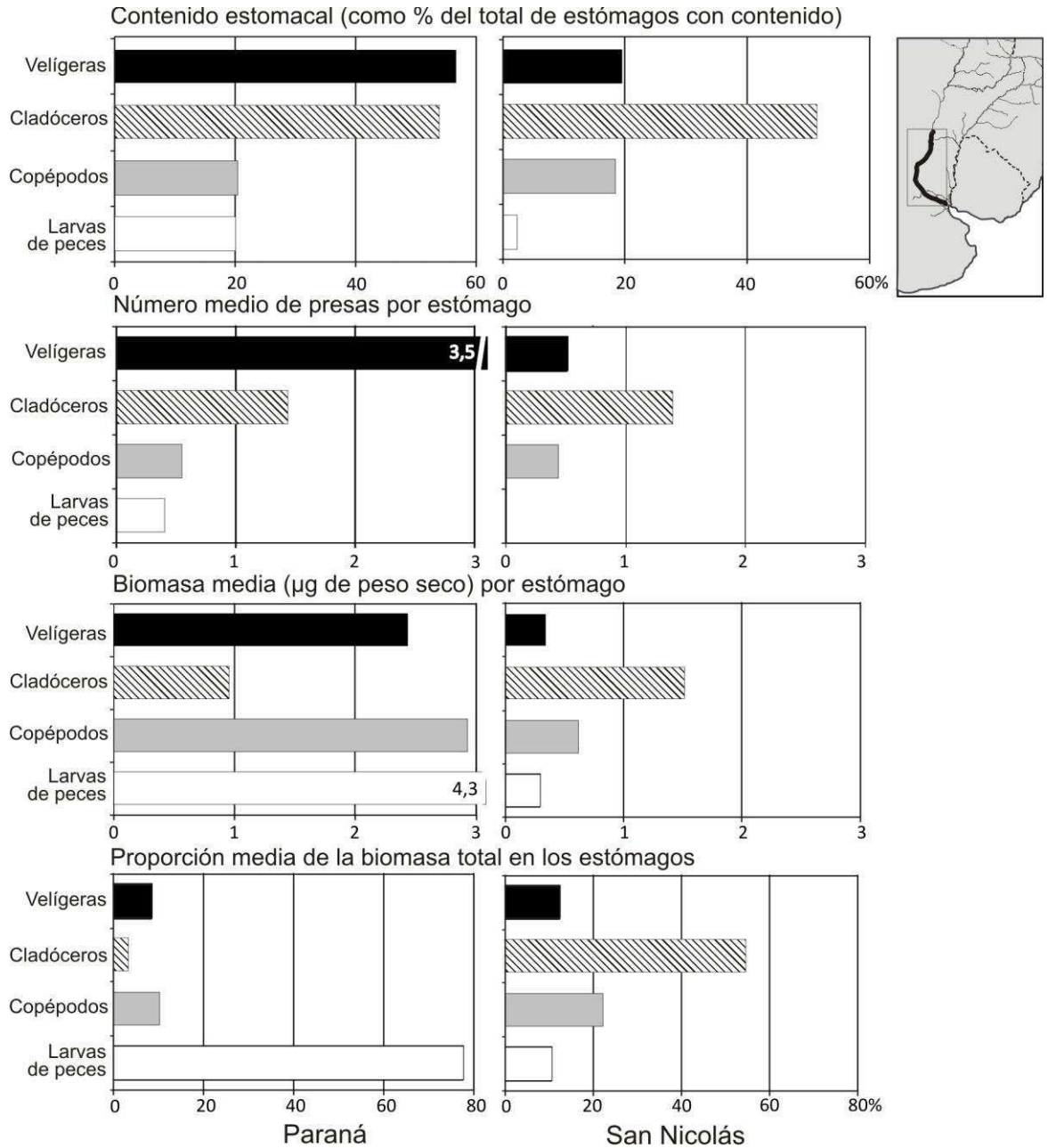


Fig. 4. Contribuciones de los cuatro ítems alimenticios más importantes a la dieta de las larvas analizadas en el canal principal del río Paraná y en las lagunas marginales en San Nicolás.

La distribución espacial y temporal, tanto en FO como en biomasa, de los distintos ítems presa fue relativamente uniforme a lo largo del río Paraná, aunque con ciertos altibajos. El número de larvas de peces con *L. fortunei* en su contenido estomacal fue similar en los diferentes sitios de muestreo, pero biomasa relativa de este ítem fue algo mayor (aunque no significativamente) en la estación de muestreo Paraná que en las otras (Tablas 5, 7), y menor (tanto en términos de porcentaje de presas totales como en términos absolutos), aunque no significativamente, en La Paz (Tabla 5 y 7). Numéricamente, las presas representadas por copépodos y larvas de peces fueron menos abundantes en Paraná, pero en términos de biomasa relativa sus valores mínimos se dieron en Zárate (Tabla 5).

La variación temporal de la importancia, en biomasa, de *L. fortunei* en la dieta de las larvas de peces siguió distintos patrones en los diferentes sitios estudiados. La contribución de las velíferas a la dieta de las larvas de peces fue significativamente mayor durante el mes de octubre en las estaciones de Paraná y Zárate ($p = 0.005$ y 0.002 , respectivamente; Tabla 7 y Fig. 5). En La Paz el patrón general fue el mismo, pero las diferencias con el resto del período muestreado fueron no significativas. Las frecuencias de ocurrencia de las velíferas en los distintos sitios también mostraron un máximo en octubre, pero sin diferencias significativas con respecto a otros meses.

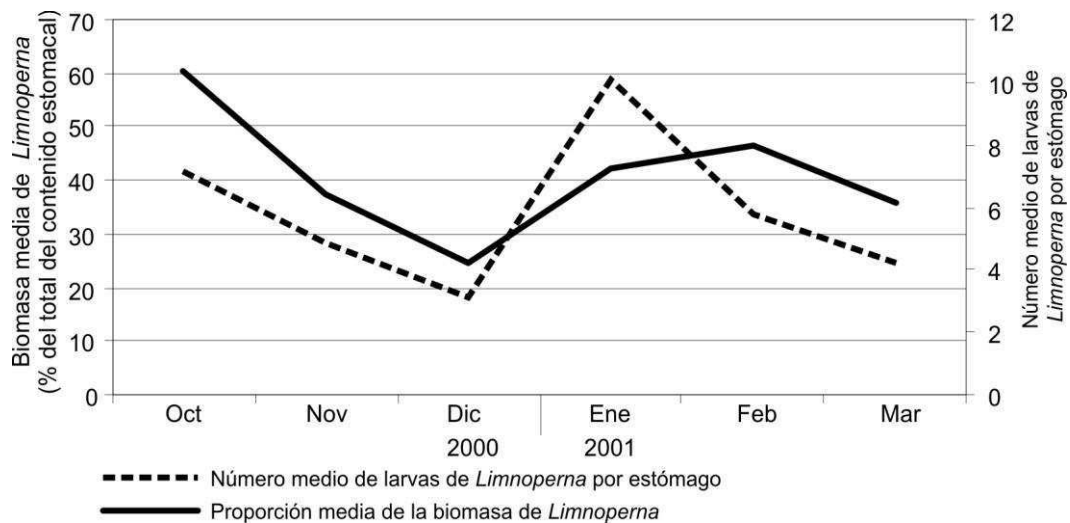


Fig. 5. Cambios mensuales en el número y biomasa medios de larvas de *L. fortunei* registradas en los contenidos estomacales de larvas de peces, con respecto al total de alimento en los estómagos con al menos un ítem. Datos agrupados del río Paraná.

En proto, meso y metalarvas de pimelodinos, en términos absolutos, tanto la FO como la biomasa de velígeras tuvieron valores similares. Sin embargo, debido a que los pimelodinos más grandes consumieron significativamente más larvas de peces que los más pequeños (Tablas 7 y Fig. 6), la importancia relativa de las velígeras en su dieta fue diferente, disminuyendo desde un 48.1% en protolarvas, a 3.0% en metalarvas (del total del peso seco de la biomasa consumida). Consecuentemente, se encontraron diferencias significativas en el porcentaje de biomasa de velígeras consumidas entre los distintos estadios de desarrollo (ANOVA, $F_{2,66}=3.40$; $p=0.039$). Para la FO, en cambio, solo se observó una tendencia a disminuir su importancia en la dieta con la edad del pez (ANOVA, $F_{2,66}=0.8$; $p=0.45$): la biomasa relativa de velígeras fue significativamente mayor en protolarvas y mesolarvas que en metalarvas ($p=0.002$ y $p=0.02$, respectivamente, test de Duncan; Fig. 6). En consecuencia, durante el desarrollo de estas larvas la dieta cambió de una dominada por las velígeras de *L. fortunei* a otra con predominancia de larvas de peces y copépodos.

Tabla 7. Resultados de ANOVA para las diferencias en la frecuencia de ocurrencia y biomasa media de *L. fortunei* entre estadios de desarrollo de Pimelodidae del río Paraná, entre sitios, entre meses para cada sitio, y entre zonas vegetadas y no vegetadas en San Nicolás. En los casos donde los datos no cumplieron los supuestos del ANOVA se realizó una prueba no paramétrica (Kruskal-Wallis).

	N	g.l.	ANOVA		Kruskal-Wallis	
			F	p	H	p
Entre estadios de desarrollo de Pimelodidae en el río Paraná						
Estómagos con <i>L. fortunei</i>	68	66	0.8	0.45	-	-
Biomasa media de <i>L. fortunei</i>	68	66	3.40	0.04	-	-
Entre sitios (La Paz, Paraná, Zárate)						
Estómagos con <i>L. fortunei</i>	74	72	0.42	0.66	-	-
Biomasa media de <i>L. fortunei</i>	74	72	0.62	0.54	-	-
Entre meses para La Paz (Octubre-marzo)						
Estómagos con <i>L. fortunei</i>	16	13	-	-	5.19	0.16
Biomasa media de <i>L. fortunei</i>	47	43	0.91	0.44	-	-
Entre meses para Paraná (Octubre-marzo)						
Estómagos con <i>L. fortunei</i>	28	24	-	-	7.64	0.11
Biomasa media de <i>L. fortunei</i>	84	80	4.04	0.005	-	-
Entre meses para Zárate (Octubre-marzo)						
Estómagos con <i>L. fortunei</i>	28	23	-	-	9.91	0.08
Biomasa media de <i>L. fortunei</i>	63	58	4.39	0.002	-	-
Entre áreas con y sin vegetación En San Nicolás						
Estómagos con <i>L. fortunei</i>	31	30	-	-	1.99	0.16
Biomasa media de <i>L. fortunei</i>	128	127	0.41	0.52	-	-
Largo medio de las larvas de peces	469	468	23.27	<0.001	-	-
Estómagos con contenido	469	468	71.14	<0.001	-	-

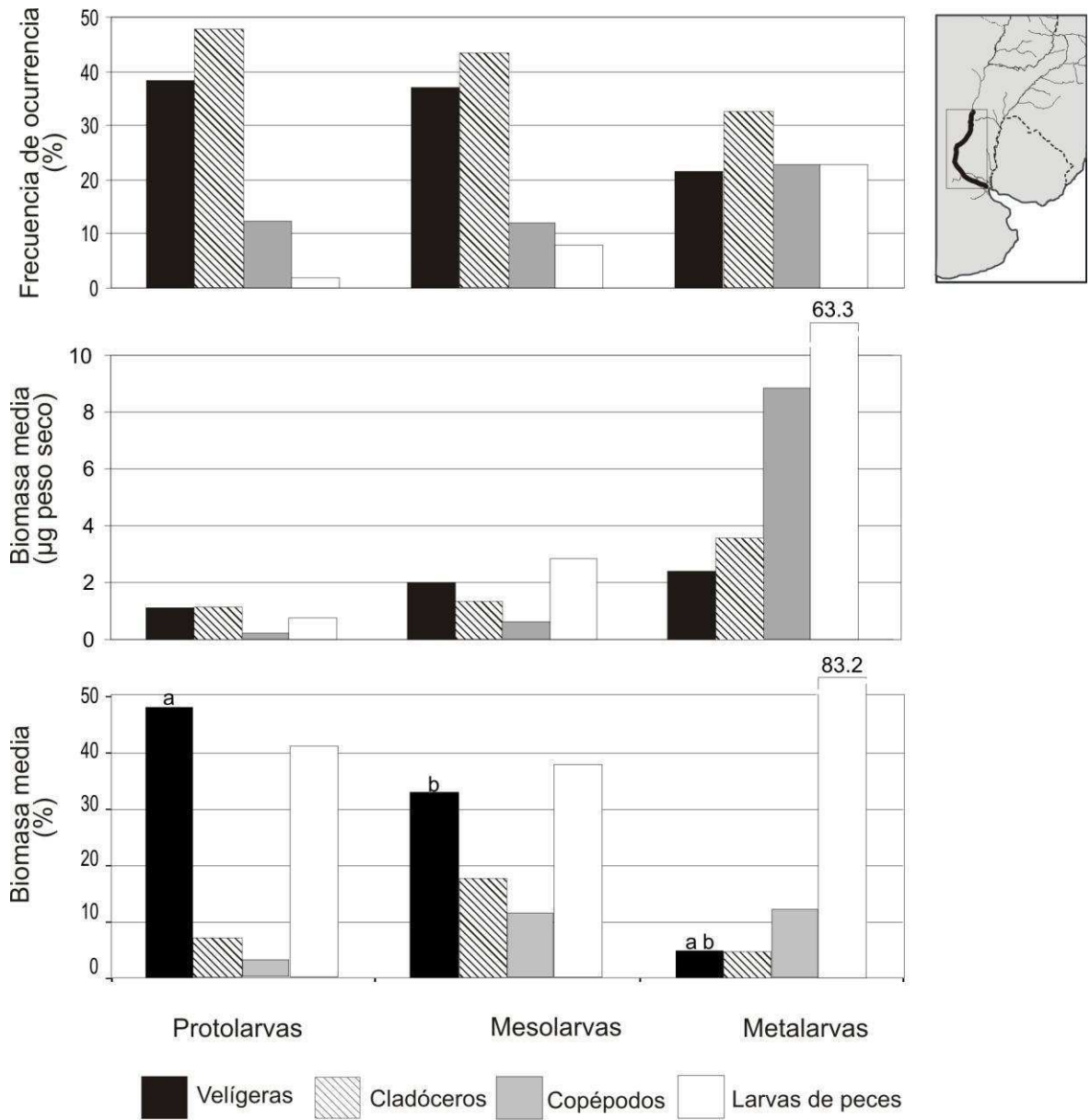


Fig. 6. Frecuencia de ocurrencia y biomasa promedio de los más importantes ítems presa encontrados en protolarvas, mesolarvas, y metalarvas de Pimelodidae. Las letras denotan diferencias significativas: a = $p < 0.01$ y b = $p < 0.05$, test de Duncan.

2.3.1.2 Ambiente marginal (Lagunas de San Nicolás)

Siete de los 10 taxones registrados en San Nicolás tuvieron *L. fortunei* en sus tractos digestivos (Tabla 8). Aproximadamente 20% de los Characiformes (que representaron cerca del 90% de los peces recolectados) consumieron velíferas. Para Siluriformes (mayormente pimelodinos), la proporción fue similar (23%), pero estos peces fueron comparativamente escasos en estas lagunas (cerca del 10% del total de larvas recolectadas).

En San Nicolás, 173 de 468 larvas (37%) tuvieron algún material en su contenido estomacal (Tabla 5). Las velíferas de *L. fortunei* fueron observadas en 34 especímenes (20% de los estómagos con contenido), mayormente como único ítem alimenticio. En términos de biomasa, la incidencia de *L. fortunei* en la dieta de las larvas de peces fue segunda en importancia (Fig. 4). Para aquellos organismos que consumieron velíferas y algún otro ítem, *L. fortunei* fue el alimento más importante en términos de biomasa en 5 de 7 casos (71%). La incidencia de *L. fortunei* en la dieta de estas larvas, particularmente en FO, fue generalmente menor que en el río Paraná; así, mientras en este ambiente más de la mitad de las larvas con algún contenido estomacal consumió velíferas, en San Nicolás menos del 20% lo hizo.

También se observaron diferencias dentro de las lagunas: los peces recolectados en zonas vegetadas fueron significativamente más grandes (largo medio = 23 mm) y tuvieron mayor ocurrencia de larvas con contenido (66%), que los recolectados en sitios sin vegetación (largo medio = 6 mm; 21% con contenido estomacal; ANOVA $p < 0.001$ para ambos parámetros; Tabla 7). La FO y biomasa de *L. fortunei* fue semejante en las zonas vegetada y la no vegetada (Tabla 7).

Tanto en valores de densidad absoluta como en términos de composición relativa el zooplancton de las lagunas fue semejante en los distintos sitios de muestreo. A excepción de la muestra tomada en LL02, donde el ítem dominante fueron las velíferas, los cladóceros fueron generalmente el grupo más abundante ($67,8 \pm 29,3\%$), seguido por las velíferas de *L. fortunei* ($20,9 \pm 33,1\%$) y los copépodos ($11,3 \pm 8,9\%$) (Tabla 9).

Tabla 8. Dieta del ictioplancton en las lagunas de San Nicolás. [1] Proporción del total de larvas recolectadas; [2] proporcional a las larvas recolectadas; [3] proporcional a las larvas analizadas; [4] proporcional a los estómagos con contenido. Los valores de biomasa están en µg de peso seco. NI: material no identificado.

	larvas recolectadas [1]	Larvas analizadas			Frecuencia de ocurrencia [4]					Biomasa [%]			
		N [2]	Con contenido [3]	L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos	NI	L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces
Prochilodus lineatus	695 [70.5%]	264 [38.0%]	122 [46.2%]	20 [16.4%]	70 [57.4%]	17 [13.9%]	0 [0.0%]	6 [4.9%]	33 [27.0%]	34.8 [15.1%]	167.5 [73.1%]	26.7 [11.6%]	0.0 [0.0%]
Flia Anostomidae	148 [15.0%]	77 [52.0%]	12 [15.6%]	5 [41.7%]	2 [16.7%]	3 [25.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	3 [25.0%]	5.4 [41.5%]	1.4 [10.7%]	6.2 [47.6%]	0.0 [0.0%]
Flia Characidae	34 [3.4%]	20 [58.8%]	12 [60.0%]	3 [25.0%]	1 [8.3%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	8 [66.7%]	2.0 [83.3%]	0.4 [16.6%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Doradidae	2 [0.2%]	2 [100.0%]	2 [100.0%]	1 [50.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	2 [100.0%]	0.7 [100%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Pimelodus spp.	7 [0.7%]	5 [71.4%]	5 [100.0%]	2 [40.0%]	3 [60.0%]	2 [40.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	10.1 [31.2%]	10.0 [30.9%]	12.2 [37.7%]	0.0 [0.0%]
Pseudoplatystoma spp.	13 [1.3%]	13 [100.0%]	10 [76.9%]	2 [20.0%]	6 [60.0%]	5 [50.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	2 [20.0%]	6.7 [27.4%]	7.3 [29.9%]	10.4 [42.6%]	0.0 [0.0%]
Sorubim lima	7 [0.7%]	7 [100.0%]	7 [100.0%]	0 [0.0%]	6 [85.7%]	4 [57.1%]	4 [57.1%]	0 [0.0%]	1 [14.3%]	0.0 [0.0%]	92.9 [53.2%]	30.4 [17.4%]	51.0 [29.2%]
Flia. Pimelodidae	11 [1.1%]	11 [100.0%]	1 [9.1%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	2.0 [100%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Siluriformes NI	66 [6.7%]	66 [100.0%]	1 [1.5%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [100.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Lycengraulis grossidens	3 [0.3%]	3 [100.0%]	1 [33.3%]	0 [0.0%]	1 [100.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	4.3 [24.5%]	13.2 [75.4%]	0.0 [0.0%]

Tabla 9: Composición y densidades de los distintos ítems registrados en el zooplancton recolectado en las lagunas marginales de San Nicolás, Laguna El Saco (ES) y Laguna Larga (LL). I.C. denota el intervalo de confianza con $p < 0.05$.

Muestra	Ítems del zooplancton contados				Volumen Filtrado (m^{-3})	Densidad Ind. l^{-1}			Composición porcentual		
	Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Total		Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Velíferas	Cladóceros	Copépodos
ES03	22	400	66	488	0.1	3.5	64.0	10.6	4.5	81.9	13.5
ES04	33	850	45	928	0.1	5.3	136.0	7.2	3.5	91.6	4.8
LL01	30	440	140	610	0.1	4.8	70.4	22.4	4.9	72.1	22.9
LL02	360	130	20	510	0.1	28.8	10.4	1.6	70.6	25.5	3.9
Promedio \pm I.C.						10.6 \pm 12.1	70.2 \pm 51.4	10.44 \pm 8.8	20.88 \pm 33.1	67.79 \pm 29.3	11.3 \pm 8.9

2.3.2 Río Paraná Medio y tramo final del río Paraguay

En este sector se capturaron un total de 15223 larvas y huevos de peces. De éstas, 2314 fueron identificadas y utilizadas para análisis del contenido estomacal (Tabla 10). Gran parte de estas larvas fueron viteladas o tenían los estómagos vacíos, y solo un 10% (230 larvas) tuvieron algún contenido estomacal. En larvas con contenido estomacal, las velígeras fueron encontradas en al menos 9 taxones. Esta diversidad de predadores fue similar a la hallada para copépodos, pero inferior a la de cladóceros, que fueron consumidos por al menos 13 taxones diferentes (Tabla 11). Las velígeras fueron consumidas mayormente por protolarvas de pimelodinos, bagres del género *Pimelodus* sp., bagre trompudo (*Iheringichthys labrosus*) y cucharón (*Sorubim lima*), aunque también por Characiformes como larvas de sábalo (*Prochilodus lineatus*) y miembros de la familia Anostomidae (bogas), además de otros Characiformes no identificados. Aunque en escaso número, también se observó la presencia de velígeras en el contenido estomacal de larvas de lenguado (*Catathyridium jenynsi*). Estas especies (a excepción del lenguado) fueron las más abundantes en el ictioplancton, representando casi el 90% de las larvas recolectadas.

De las 230 larvas con contenido estomacal, 38 (16.5%) se alimentaron exclusivamente con *L. fortunei*, y 15.7% (36 larvas) tuvieron velígeras junto con alguna otra presa. En promedio, la frecuencia de ocurrencia de las velígeras fue del 32% (74 larvas entre ambos ríos), levemente inferior a la registrada para cladóceros (40%; 94 larvas). En protolarvas de pimelodinos y sábalo (*Prochilodus lineatus*) la ocurrencia de *L. fortunei* en la dieta fue usualmente mayor que aquella registrada para otros ítems. Copépodos, larvas de peces, y larvas de insectos fueron menos frecuentes (8 a 14%). A diferencia de lo observado en el muestreo anterior del río Paraná, en estos materiales se registró un alto porcentaje de larvas piscívoras, como el dorado (*Salminus maxillosus*) y el chafalote (*Raphiodon vulpinus*), y en menor medida metalarvas de Pimelodinos (Fotos 4 a 6), cuyo contenido estomacal fue mayormente compuesto de larvas de sábalo, alcanzando valores de FO de 85% y 75%, respectivamente.

Para especímenes que consumieron las larvas del mejillón y algún otro ítem (36 larvas), en términos de biomasa las velígeras representaron más del 50% del contenido en 24 casos (66.7%). En algunas especies de peces la biomasa de las velígeras consumidas alcanzó valores de entre 70.0% y 100.0% (e.g., en *P. lineatus*, Anostomidae, *C. jenynsi* y protolarvas de Pimelodinos) (Tabla 11). Con excepción de la biomasa de las larvas de peces, cuyos valores muy altos se deben al mayor tamaño de estas presas la biomasa de las velígeras fue primera en importancia en el Paraná y tercera en el Paraguay

(Tabla 10). Al igual que la FO, en el río Paraguay la biomasa del contenido estomacal estuvo dominada por los cladóceros, seguidos por copépodos y velíferas, y en menor proporción larvas de insectos.

Tabla 10. Resultados generales de los muestreos de los ríos Paraná Medio y Paraguay. Los valores de biomasa están en μg de peso seco. [1] Como proporción del total analizado en cada sitio; [2] proporción del total de estómagos con algún ítem; [3] proporción del total de biomasa para cada sitio.

Variable	Río		Test de Kruskal-Wallis	
	Paraná	Paraguay	H	p
Total de larvas recolectadas	4046	11177		
Total de larvas con vitelo	2400	6806		
Numero de Huevos de peces	554	587		
Larvas analizadas	931	1383		
Larvas con contenido estomacal [1]	76 [8.1%%]	154 [11.1%]		
			H (1. N= 176)	
Estómagos con <i>L. fortunei</i> [2]	52 [68.4%]	22 [14.2%]	75.33	<0.0001
Estómagos con cladóceros [2]	20 [26.3%]	74 [48.0%]	27.54	<0.0001
Estómagos con copépodos [2]	2 [2.6%]	17 [11.0%]	6.03	0.0141
Estómagos con larvas de peces [2]	6 [7.8%]	27 [17.5%]	4.25	0.0391
Estómagos con insectos [2]	6 [7.8%]	24 [15.5%]	4.29	0.0383
Estómagos con material no indent.[2]	0 [0.0%]	5 [3.2%]	2.78	0.0953
Estómagos con algas [2]	2 [2.6%]	0 [0.0%]	3.69	0.0545
Biomasa			H (1. N= 176)	
Biomasa media de <i>L. fortunei</i> [3]	112.5 [19.8%]	21.4 [1.4%]	75.75	<0.0001
Biomasa media de cladóceros [3]	12.3 [2.1%]	93.8 [4.5%]	22.65	<0.0001
Biomasa media de copépodos [3]	2.0 [0.3%]	43.5 [2.1%]	5.86	0.0155
Biomasa media de larvas de peces [3]	441.0 [77.5%]	1896.3 [92.1%]	3.84	0.0500
Biomasa media de insectos [3]	0.4 [0.1%]	2.0 [0.1%]	4.00	0.0455

Tabla 11. Dieta del ictioplancton del río Paraná y Paraguay. [1] Proporción del total de larvas recolectadas; [2] proporcional a las larvas recolectadas; [3] proporcional a las larvas analizadas; [4] proporcional a los estómagos con contenido. Los valores de biomasa están en µg de peso seco. NI: material no identificado.

	Larvas recolectadas [1]	Larvas analizadas		Frecuencia de ocurrencia [3]							Biomasa [%]			
		N [2]	Con contenido L. fortune [3]	L. fortune	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos	NI	L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos
Prochilodus lineatus	4277 [30.2%]	625 [14.6%]	7 [1.1%]	5 [71.4%]	0 [0.0%]	1 [14.2%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [14.2%]	3.3 [83.5%]	0.0 [0.0%]	0.7 [16.49%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Prochilodontinae	128 [0.9%]	12 [9.3%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Anostomidae	4520 [31.9%]	404 [8.9%]	2 [0.4%]	1 [50%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [50%]	0.67 [100%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Curimatidae	6 [0.04%]	6 [100.0%]	1 [16.6%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [100.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0 [0.0%]
Rhaphiodon vulpinus	32 [0.2%]	32 [100.0%]	12 [37.5%]	0 [0.0%]	1 [8.3%]	0 [0.0%]	9 [75%]	0 [0.0%]	3 [25%]	0.0 [0.0%]	0.3 [0.1%]	0.0 [0.0%]	472.5 [99.9%]	0 [0.0%]
Apareiodon affinis	58 [0.4%]	9 [15.5%]	3 [33.3%]	0 [0.0%]	1 [33.3%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	3 [100]	0.0 [0.0%]	0.14 [100.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Hoplias sp.	6 [0.04%]	6 [100.0%]	1 [16.6%]	0 [0.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.3 [100.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Salminus maxillosus	56 [0.4%]	22 [39.2%]	7 [31.8%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	6 [85.7%]	0 [0.0%]	1 [14.2%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	441.1 [100.0%]	0.0 [0.0%]
Flia. Characidae	55 [0.4%]	20 [36.3%]	5 [25.0%]	0 [0.0%]	2 [40.0%]	2 [40.0%]	0 [0.0%]	2 [40.0%]	1 [20.0%]	0.0 [0.0%]	1.6 [12.5%]	10.6 [82.5%]	0.0 [0.0%]	0.6 [4.9%]
Aphyocharax anisitsi	1 [0.0%]	1 [100.0%]	1 [100.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	0.7 [36.8%]	0.0 [0.0%]	1.0 [55.5%]	0.0 [0.0%]	0.1 [7.7%]
Astianax sp.	1 [0.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Curimatino	6 [0.04%]	6 [100.0%]	1 [16.6%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [100.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Briconidae	32 [0.2%]	4 [12.5%]	1 [25.0%]	0 [0.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.91 [100.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Characiformes	3878 [27.4%]	497 [12.8%]	5 [1.0%]	1 [20.0%]	1 [20.0%]	2 [40.0%]	1 [20.0%]	2 [40.0%]	0 [0.0%]	5.4 [11.5%]	0.3 [0.7%]	4.3 [9.3%]	36.3 [78.1%]	0.1 [0.3%]

Tabla 11 (Continuación). Dieta del ictioplancton del río Paraná y Paraguay. [1] Proporción del total de larvas recolectadas; [2] proporcional a las larvas recolectadas; [3] proporcional a las larvas analizadas; [4] proporcional a los estómagos con contenido. Los valores de biomasa están en µg de peso seco.

	Larvas Recolectadas [1]	Larvas analizadas		Frecuencia de ocurrencia [3]						Biomasa [%]				
		N [2]	Con contenido [3]	L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos	NI	L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos
Doradidae NI	29 [0.2%]	8 [27.5%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Pimelodus spp.	16 [0.1%]	16 [100.0%]	11 [66.6%]	1 [10%]	9 [90%]	1 [10%]	3 [30%]	3 [30%]	1 [10%]	0.7 [0.3%]	18.2 [8.5%]	3.32 [1.5%]	191.9 [89.3%]	0.2 [0.1%]
Iheringichthys labrosus	72 [0.5%]	72 [100.0%]	54 [75%]	17 [31.4%]	34 [62.9%]	5 [9.2%]	12 [22.2%]	8 [14.8%]	7 [12.9%]	33.5 [3.2%]	269.5 [25.9%]	8 [0.8%]	730.5 [70.1%]	0.5 [0.04%]
Pseudoplatystoma spp.	27 [0.2%]	27 [100.0%]	5 [18.5%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [20%]	0 [0.0%]	4 [80%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	181.0 [100.0%]	0.0 [0.0%]
Luciopimelodus pati	28 [0.2%]	28 [100.0%]	15 [53.5%]	2 [13.3%]	4 [26.6%]	2 [13.3%]	0 [0.0%]	5 [33.3%]	5 [33.3%]	2.7 [25.9%]	2.9 [28.4%]	4.3 [42.0%]	0.0 [0.0%]	0.3 [2.8%]
Sorubim lima	13 [0.1%]	13 [100.0%]	8 [61.5%]	0 [0.0%]	4 [50%]	2 [25%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	6 [75%]	0.0 [0.0%]	2.7 [25.7%]	7.9 [74.3%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Pimelodidae NI	494 [3.5%]	208 [42.1%]	76 [36.5%]	46 [60.5%]	29 [38.1%]	4 [5.2%]	0 [0.0%]	8 [10.5%]	13 [17.1%]	89.8 [76.2%]	22.2 [18.8%]	5.4 [4.6%]	0.0 [0.0%]	0.5 [0.4%]
SiluriformesNI	376 [2.6%]	46 [12.2%]	9 [19.5%]	0 [0.0%]	1 [11.1%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [11.1%]	8 [88.8%]	0.0 [0.0%]	0.3 [35.9%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.1 [9.6%]
Sciaenidae	34 [0.2%]	17 [50.0%]	4 [23.5%]	0 [0.0%]	4 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	12.39 [100.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Catathyridium jenynsi	16 [0.1%]	5 [31.2%]	2 [100.0%]	1 [50.0%]	1 [50.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	2.0 [86.5%]	0.3 [13.4%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]
Lycengraulis grossidens	2 [0.01%]	2 [100.0%]	1 [50.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	0.0 [0.0%]	108.5 [99.7%]	0.0 [0.0%]

Foto 4: Larvas de chafalote, *Raphiodon vulpinus*, sin vitelo (a), con contenido estomacal (b), detalle de la cabeza con boca completamente desarrollada (c), y contenido estomacal donde se observan larvas de peces (d).

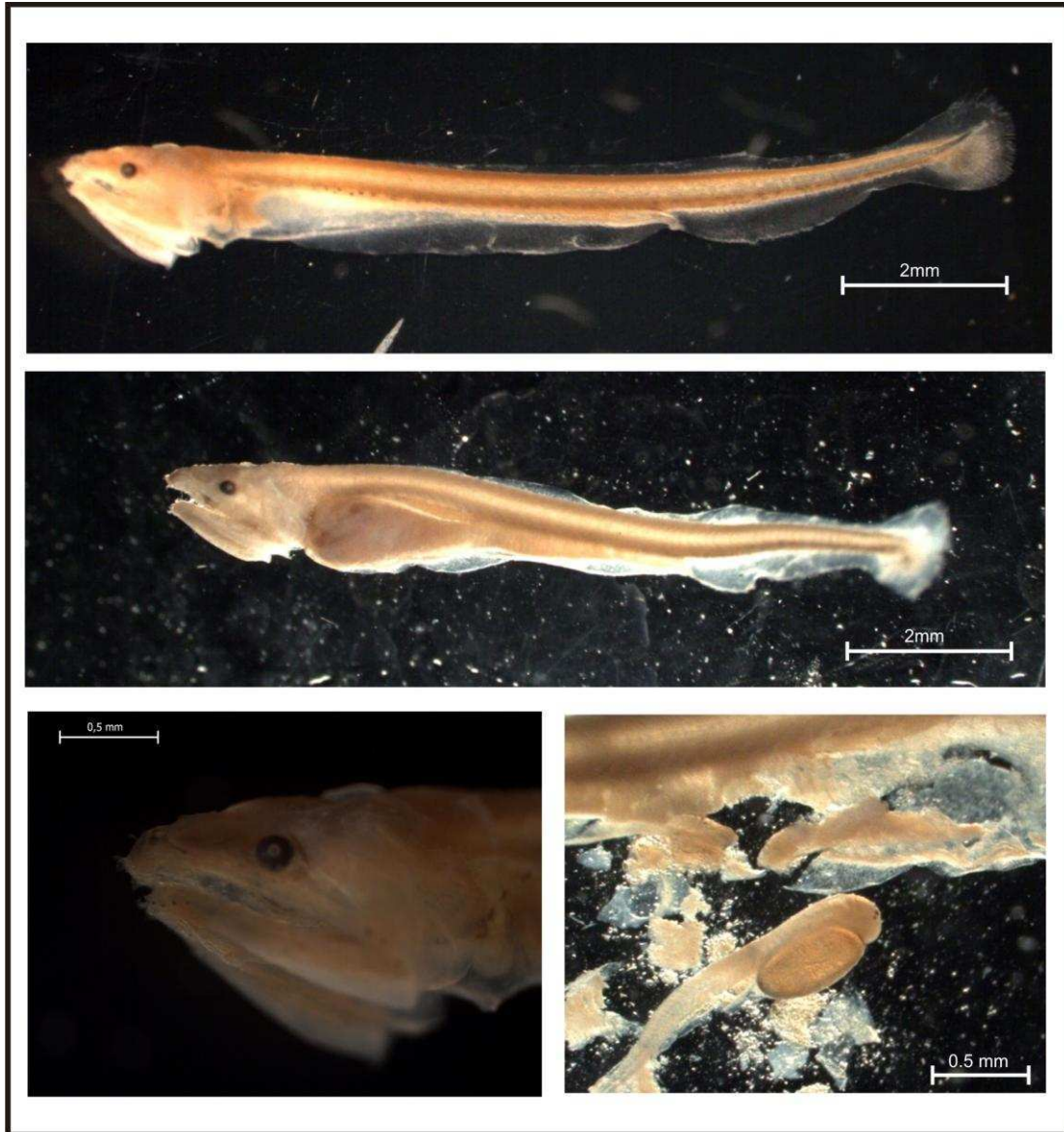


Foto 5: Larvas de dorado, *Salminus maxillosus*, con vitelo (a, b), y con contenido (c). Detalle de la cabeza con boca desarrollada (d-e), y estómago abierto mostrando las larvas consumidas (f).

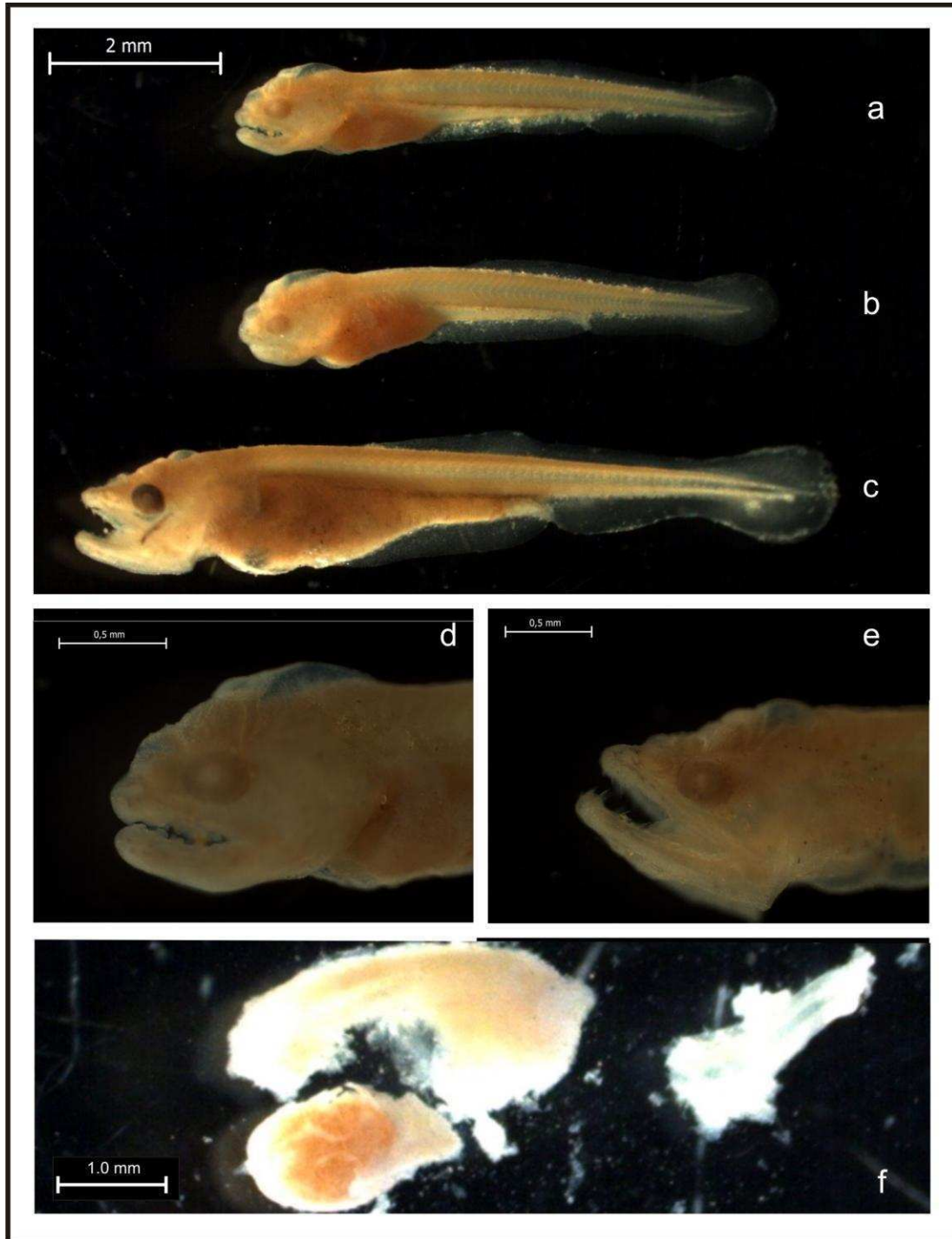
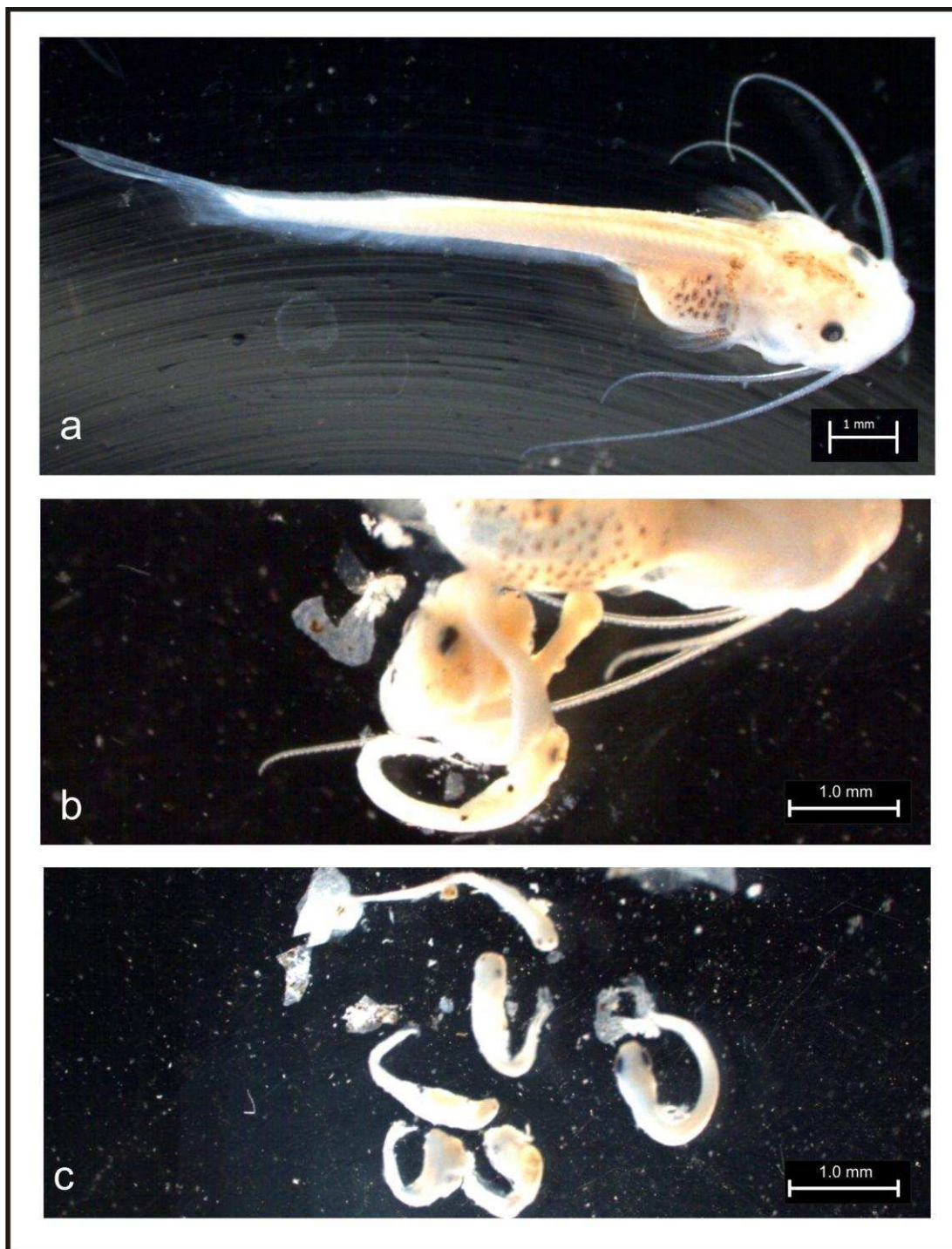


Foto 6: Metalarva de surubí, *Pseudoplatystoma* sp. (a), y estómago abierto mostrando las larvas consumidas (b y c).



Las proporciones de huevos de peces, larvas con vitelo y larvas con contenido estomacal variaron a lo largo de las estaciones muestreadas (Tabla 12). La mayor cantidad de larvas con vitelo y huevos de peces se encontraron entre las estaciones 5 y 10, donde las larvas con contenido estomacal fueron escasas (Tabla 12). A pesar de esta variación, en promedio la proporción de larvas con contenido estomacal fue similar en ambos ríos (Paraná: 8.1%, Paraguay: 11.1%) (Tabla 10), aunque la composición del contenido estomacal fue diferente. Tanto la FO como la biomasa de velíferas, cladóceros, copépodos y larvas de insectos en el contenido estomacal difirieron significativamente (test Kruskal-Wallis; Tabla 10; Fig. 7). La frecuencia de ocurrencia de velíferas fue aproximadamente 4 veces mayor en el río Paraná (52 estómagos, 83.8%) que en el Paraguay (22 estómagos, 19.2%) (Test de Kruskal-Wallis $H_{176} = 75.33$, $P = <0.001$). Concomitantemente, la biomasa de velíferas fue más importante en el Paraná (promedio en peso seco: 112.5 μg , 19.8% del contenido total) que en el Paraguay (21.4 μg , 1.4%) (Test de Kruskal-Wallis $H_{176} = 75.75$, $P = <0.001$). Para los cladóceros se observó un patrón inverso con valores de ocurrencia y biomasa significativamente mayores en los estómagos del río Paraguay que en los del Paraná (Test de Kruskal-Wallis $H_{176} = 27.54$, $P = <0.001$ y $H_{176} = 22.65$, $P = <0.001$ para frecuencia de ocurrencia y biomasa, respectivamente). Para copépodos, larvas de peces e insectos las diferencias entre ambos ríos siguieron un patrón semejante al visto para cladóceros, aunque menos marcado (Tabla 10).

En ambos ríos, pero particularmente en el Paraná, se observó una tendencia hacia el aumento en la importancia de velíferas como alimento hacia el sur, tanto en términos de FO como en biomasa, (Tabla 12, Figs. 8 y 9). En el río Paraguay (estaciones 1 a 6), las velíferas tuvieron una FO máxima de 22.2% y representaron hasta el 24.7% de la biomasa de la dieta mientras que en el río Paraná a partir de la estación 10 estos valores aumentan, alcanzando frecuentemente más del 80% para ambas variables. En el río Paraguay, las larvas de peces como ítem alimenticio alcanzaron valores máximos en las estaciones 1 a 3, mientras que en el Paraná lo hicieron en las estaciones 9 a 12 (Tabla 11, Figs. 8 y 9).

Tabla 12. Dieta del ictioplancton en los ríos Paraná y Paraguay. [1] Proporción del total de larvas recolectadas; [2] proporcional a los especímenes recolectados; [3] proporcional a las larvas analizadas; [4] proporcional a los estómagos con contenido. Los valores de biomasa están en µg de peso seco. Material no indent. (NI). CC: con contenido estomacal; CV: con vitelo.

	Larvas analizadas					Frecuencia de ocurrencia [3]							Biomasa [%]				
	larvas recolectadas [1]	N [2]	Huevos [3]	CV [3]	CC [3]	L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos	Algas	NI	L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos
1	2690 [17.6%]	305 [11.3%]	6 [1.9%]	190 [62.2%]	35 [11.4%]	0 [0%]	8 [14.6%]	2 [1.5%]	4 [3%]	4 [15.3%]	0 [0%]	21 [65.3%]	0 [0%]	6.9 [4.7%]	3.2 [2.2%]	135.7 [92.2%]	1.1 [0.7%]
2	2006 [13.1%]	177 [8.8%]	8 [4.5%]	51 [28.8%]	13 [7.3%]	2 [6.4%]	5 [38.7%]	1 [3.2%]	1 [9.6%]	2 [6.4%]	0 [0%]	4 [35.4%]	1.3 [0.7%]	6 [3.2%]	1 [0.5%]	175.6 [95.3%]	0.1 [0%]
3	4423 [29%]	440 [9.9%]	23 [5.2%]	160 [36.3%]	75 [17%]	13 [8.8%]	43 [39.6%]	13 [8.3%]	22 [16.2%]	15 [13.2%]	0 [0%]	14 [13.6%]	13.4 [0.7%]	294.5 [16.7%]	34.9 [1.9%]	1409.4 [80.3%]	1.8 [0.1%]
4	1068 [7%]	220 [20.5%]	2 [0.9%]	144 [65.4%]	21 [9.5%]	5 [22.2%]	13 [63.8%]	1 [2.7%]	0 [0%]	1 [2.7%]	0 [0%]	3 [8.3%]	5.3 [24.7%]	12.9 [59.6%]	3.3 [15.3%]	0 [0%]	0 [0.2%]
5	238 [1.5%]	147 [61.7%]	54 [36.7%]	51 [34.6%]	9 [6.1%]	2 [14.2%]	4 [42.8%]	1 [7.1%]	0 [0%]	2 [14.2%]	0 [0%]	2 [21.4%]	1.3 [15.8%]	5.9 [70.5%]	1 [11.9%]	0 [0%]	0.1 [1.7%]
6	752 [4.9%]	94 [12.5%]	15 [15.9%]	77 [81.9%]	1 [1%]	0 [0%]	1 [100%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	35 [100%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]
7	240 [1.5%]	35 [12.5%]	9 [25.7%]	20 [57.1%]	6 [17.1%]	1 [100%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	16 [100%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]
8	648 [4.2%]	162 [25%]	91 [56.1%]	69 [42.5%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]
9	1438 [9.4%]	133 [9.2%]	0 [0%]	93 [69.9%]	19 [14.2%]	8 [26.3%]	4 [9.7%]	1 [1.3%]	3 [4.1%]	3 [5.5%]	1 [1.3%]	7 [51.3%]	12.7 [7.7%]	2.8 [1.7%]	1 [0.6%]	147.5 [89.7%]	0.2 [0.1%]
10	336 [2.2%]	42 [12.5%]	13 [30.9%]	14 [33.3%]	3 [7.1%]	2 [66.6%]	1 [16.6%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	1 [16.6%]	0 [0%]	21.4 [89.5%]	2.4 [10.4%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]
11	723 [4.7%]	78 [10.7%]	0 [0%]	27 [34.6%]	19 [24.3%]	14 [85.8%]	5 [6.5%]	0 [0%]	1 [2.1%]	2 [2.1%]	2 [2.1%]	1 [1%]	52.9 [32.4%]	5.3 [3.2%]	0 [0%]	104.9 [64.2%]	0.1 [0%]
12	22 [1.4%]	51 [22.5%]	0 [0%]	7 [13.7%]	19 [37.2%]	15 [82.7%]	6 [7.4%]	0 [0%]	2 [2.4%]	0 [0%]	2 [6.1%]	1 [1.2%]	44.8 [19%]	1.8 [0.7%]	0 [0%]	188.5 [80.1%]	0 [0%]
13	185 [1.2%]	185 [100%]	11 [5.9%]	43 [23.2%]	1 [0.5%]	1 [100%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	1.3 [100%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]
14	117 [0.7%]	117 [100%]	1 [0.8%]	8 [6.8%]	3 [2.5%]	3 [91.6%]	0 [0%]	1 [8.3%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0%]	7.3 [87.9%]	0 [0%]	1 [12%]	0 [0%]	0 [0%]
15	132 [0.8%]	132 [100%]	1 [0.7%]	8 [6%]	11 [8.3%]	8 [81.3%]	4 [11.6%]	0 [0%]	0 [0%]	1 [2.3%]	0 [0%]	2 [4.6%]	23.4 [91.7%]	2 [8%]	0 [0%]	0 [0%]	0 [0.2%]

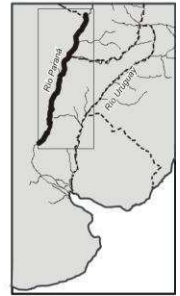
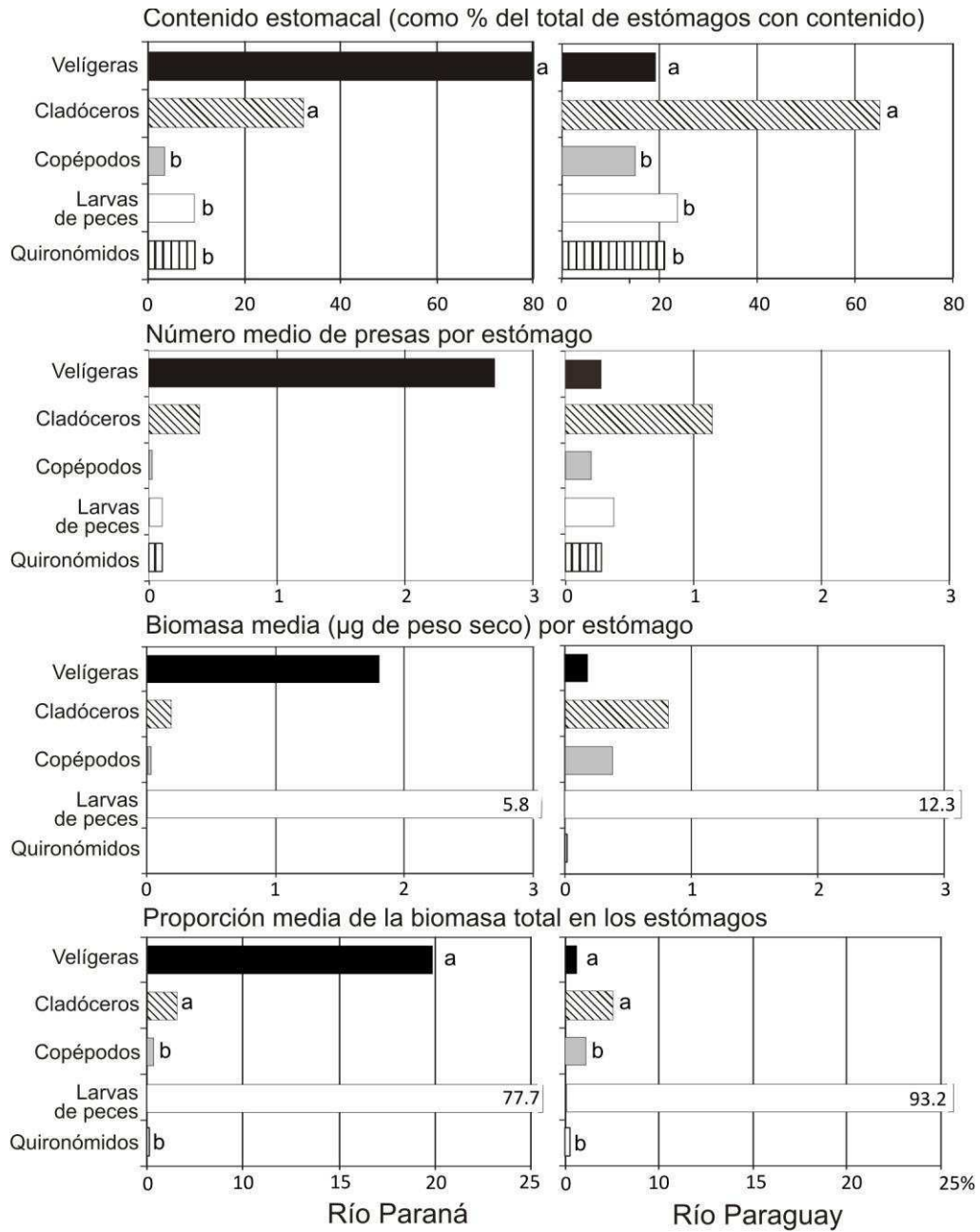


Fig. 7. Contribuciones comparadas de los cinco principales ítems alimenticios para las protolarvas analizadas en los ríos Paraná y Paraguay. Las letras denotan diferencias significativas: a = $p < 0.01$, b = $p < 0.05$, ANOVA.

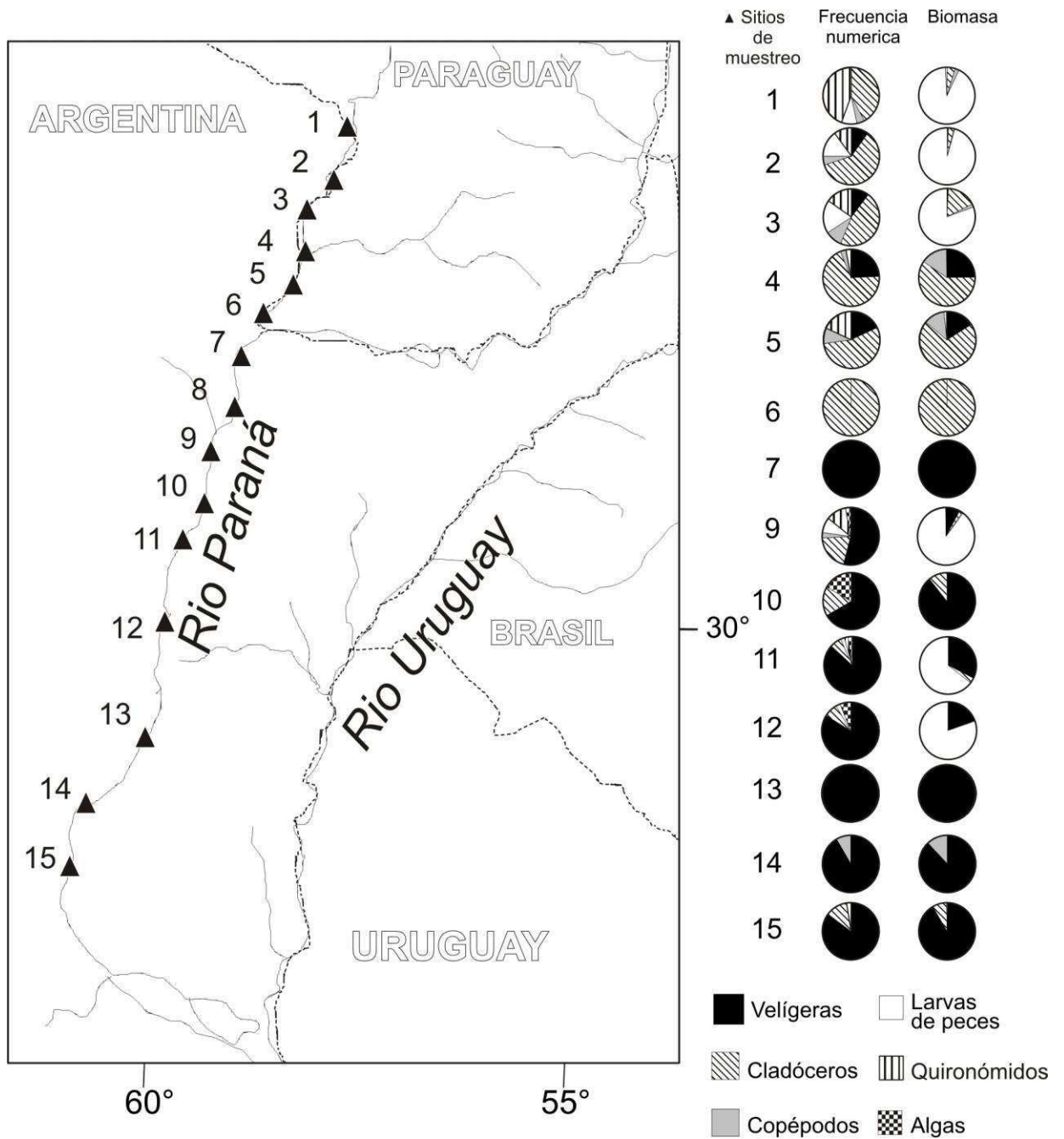


Fig. 8. Variación del contenido estomacal, en biomasa y frecuencia numérica, de las larvas de peces recolectadas en los ríos Paraguay y Paraná. En la estación de muestreo 8 solo se recolectaron huevos y larvas con vitelo.

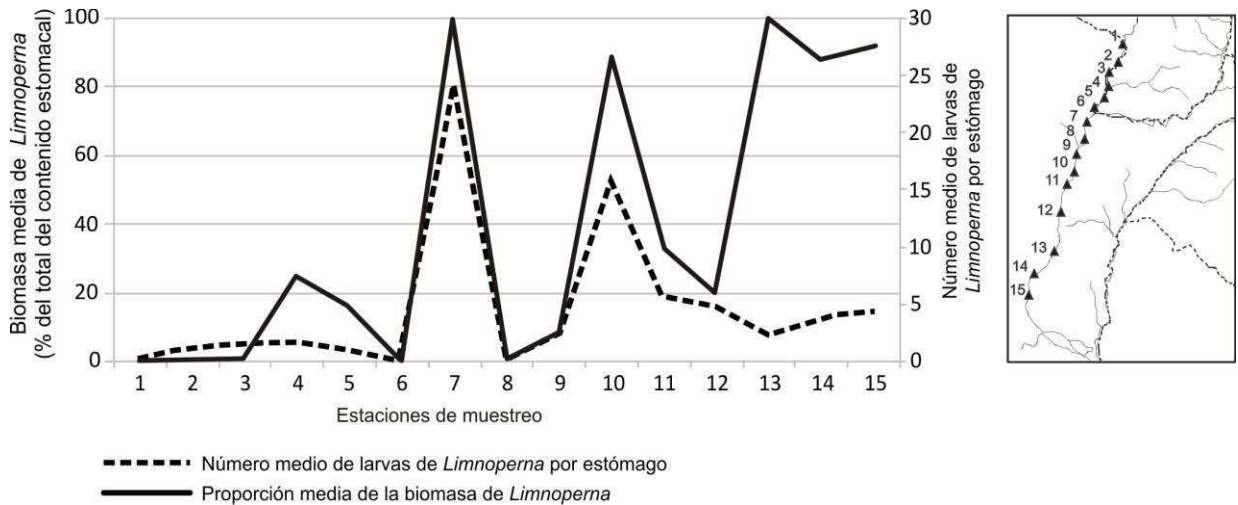


Fig. 9. Cambios espaciales en el número medio y biomasa promedio de larvas de *L. fortunei* registradas en los contenidos estomacales de larvas de peces, con respecto al total del alimento en los estómagos con al menos un ítem. Río Paraguay (estaciones 1-6) y río Paraná (estaciones 7-15).

El análisis de la variación de la importancia de las velíferas durante el desarrollo de las larvas de peces estuvo basado principalmente en Siluriformes (el 75% del total de larvas con contenido), en especial Pimelodinos. La FO de las velíferas con respecto al resto de los ítems disminuyó significativamente con el grado de desarrollo de las larvas de peces, desde un 38% en protolarvas a un 23% en metalarvas (ANOVA, $F_{2,223} = 6.49$ $p = 0.002$; Fig. 10). Las protolarvas consumieron significativamente más velíferas que las mesolarvas (test de Duncan $p = 0.016$), y éstas a su vez más que las metalarvas (test de Duncan $p = 0.040$). También la biomasa de las velíferas difirió entre estadios de desarrollo, con una importancia relativa mayor en las protolarvas que en meso y metalarvas (ANOVA, $F_{2,166} = 8.70$; $p < 0.001$ y test de Duncan con $p = 0.004$ y 0.009 respectivamente). La FO de los cladóceros y larvas de peces también difirieron significativamente entre estadios, pero aumentando en importancia con la edad de los predadores (ANOVA, $F_{2,223} = 8.70$; $p < 0.001$ y ANOVA, $F_{2,223} = 4.32$; $p < 0.014$, respectivamente). El mismo comportamiento se observó en la biomasa de las larvas de peces como presas, que aumentó significativamente con la edad de los predadores, particularmente comparando protolarvas con metalarvas (ANOVA, $F_{2,166} = 6.6$; test de Duncan con $p = 0.009$).

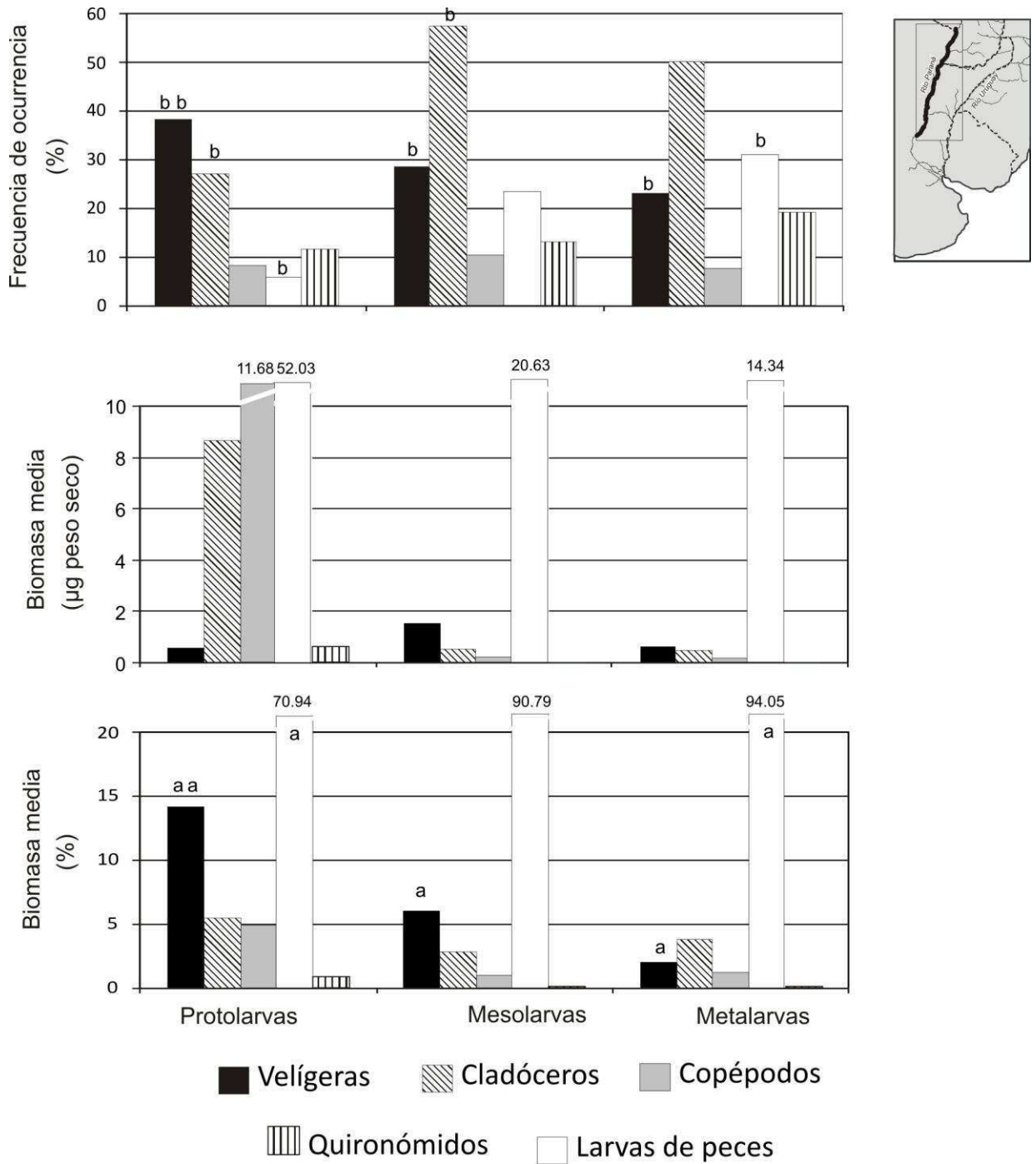


Fig. 10. Frecuencia de ocurrencia, biomasa promedio y biomasa relativa de los ítems presa más importantes registrados en protolarvas, mesolarvas, y metalarvas (datos agrupados de los ríos Paraná y Paraguay). Las letras denotan diferencias significativas: a = $p < 0.01$, b = $p < 0.05$, test de Duncan.

Al igual que el contenido estomacal, también la composición del zooplancton varió a lo largo de los tramos muestreados (Tabla 13 y 14). En líneas generales, en el río Paraguay la abundancia de los diferentes organismos fue más homogénea que en el Paraná. Los estadios larvales del mejillón fueron más de 6 veces más abundantes en el Paraná que en el Paraguay (test de Kruskal-Wallis $H_{22} = 15.8$, $P = <0.001$). En el Paraná las velíferas llegaron a densidades de hasta 9 ind. l^{-1} y representaron hasta un 95.0% del zooplancton total. Los cladóceros, por otro lado, fueron menos abundantes en el Paraná que en el Paraguay. Los demás zoopláncteres no mostraron una tendencia definida. Las larvas de quironómidos fueron dominantes en las estaciones más septentrionales del Paraná, representando hasta el 56% del zooplancton total (hasta 2.2 ind. l^{-1}).

Tabla 13: Composición del zooplancton de los ríos Paraná Medio y Paraguay (en ind. l^{-1} , media \pm desviación estándar).

Zooplancton (ind. l^{-1})	Ríos		Test de Kruskal-Wallis	
	Paraná	Paraguay	H (1, N=22)	p
Velíferas de <i>L. fortunei</i>	5.5 \pm 2.30	0.8 \pm 0.5	15.80	0.0001
Cladóceros	0.3 \pm 0.40	0.5 \pm 0.3	8.21	0.0042
Copépodos	0.5 \pm 0.50	0.6 \pm 0.4	1.73	0.1880
Larvas de peces ($\times 10^{-2}$)	0.8 \pm 0.4	2.4 \pm 1.8	-	-
Estadios inmaduros de Chironomidae	0.1 \pm 0.1	0.6 \pm 0.9	0.94	0.3326

Tabla 14: Abundancia de los zoopláncteres recolectados en los ríos Paraguay y Paraná

Estación	Muestra	Río	Temperatura del agua (°C)	Volumen filtrado (l)	Densidad - Ind. l ⁻¹ [%]			
					Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Insectos
1	A	Paraguay	24.0	50	1.6 [30.3%]	0.2 [3.0%]	1.1 [21.2%]	2.4 [45.4%]
1	B	Paraguay	24.0	60	0.7 [29.1%]	1.1 [46.7%]	0.5 [23.3%]	0.1 [0.7%]
2	A	Paraguay	24.0	100	0.2 [21.4%]	0.5 [46.4%]	0.3 [28.5%]	0.1 [3.5%]
2	B	Paraguay	24.0	60	0.9 [41.1%]	0.4 [17.6%]	0.6 [26.4%]	0.3 [14.7%]
3	A	Paraguay	24.0	100	0.9 [16.4%]	0.9 [17.9%]	1.3 [23.8%]	2.2 [41.7%]
3	B	Paraguay	24.0	100	0.2 [05.6%]	0.4 [15.4%]	0.6 [22.5%]	1.6 [56.3%]
4	A	Paraguay	23.0	100	0.4 [29.4%]	0.6 [47.0%]	0.2 [17.6%]	0.1 [5.8%]
4	B	Paraguay	23.0	100	0.4 [37.0%]	0.3 [25.9%]	0.4 [33.3%]	0.1 [3.7%]
5	A	Paraguay	23.0	100	1.1 [56.5%]	0.5 [26.0%]	0.3 [17.3%]	0.0 [0.0%]
5	B	Paraguay	23.0	100	1.3 [48.4%]	0.6 [21.2%]	0.7 [27.2%]	0.1 [3.0%]
6	A	Paraguay	23.5	100	1.5 [50.0%]	0.4 [13.1%]	1.1 [36.8%]	0.0 [0.0%]
7	A	Paraná	23.0	100	5.1 [90.1%]	0.0 [0.0%]	0.4 [7.0%]	0.2 [2.8%]
7	B	Paraná	23.0	100	2.9 [90.0%]	0.1 [3.7%]	0.2 [6.2%]	0.0 [0.0%]
8	A	Paraná	22.0	100	4.2 [94.5%]	0.2 [3.6%]	0.0 [0.0%]	0.1 [1.8%]
9	A	Paraná	22.0	100	6.9 [89.5%]	0.2 [2.0%]	0.6 [8.3%]	0.0 [0.0%]
9	B	Paraná	22.0	100	2.9 [80.8%]	0.1 [3.3%]	0.6 [15.7%]	0.0 [0.0%]
10	A	Paraná	21.0	60	8.8 [90.4%]	0.4 [4.1%]	0.4 [4.1%]	0.1 [1.3%]
11	A	Paraná	21.0	60	9.1 [94.4%]	0.2 [2.0%]	0.3 [3.4%]	0.0 [0.0%]
12	A	Paraná	21.5	60	5.1 [85.3%]	0.1 [1.1%]	0.3 [5.6%]	0.5 [7.8%]
13	A	Paraná	22.0	100	5.4 [57.6%]	1.6 [16.9%]	1.9 [20.3%]	0.5 [5.0%]
14	A	Paraná	21.0	60	2.8 [91.3%]	0.2 [6.5%]	0.0 [0.0%]	0.1 [2.1%]
15	A	Paraná	20.0	80	8.0 [94.1%]	0.1 [1.1%]	0.4 [4.7%]	0.0 [0.0%]

2.3.3 Embalse Salto Grande

En el curso de 4 períodos de muestreo se recolectaron 612 larvas de peces. Todas fueron procesadas para el análisis de su contenido estomacal. La cantidad de larvas capturadas en el canal principal del lago (343, estación E1C en la Fig. 3) fue levemente superior a la capturada en ambientes marginales (269; Seno Yacaré e Itapebí; Tabla 15). La proporción de larvas con contenido estomacal fue en general alta (alrededor del 40%, 245 larvas). Las velígeras estuvieron presentes en el 21% de los estómagos analizados (51 larvas; Tabla 15). De los 11 taxones registrados en el embalse las velígeras estuvieron presentes en 7, principalmente en Pimelodinos, lenguado (*Catathyridium jenynsi*) y virolo (*Apareiodon affinis*) (Fotos 7 y 8), y en menor proporción en corvina (*Pachyurus bonariensis*), anchoíta (*Lycengraulis grossidens*) (Fotos 9 y 10) y algunos Characiformes y Siluriformes no identificados a nivel de especie.

La presencia de larvas con vitelo y huevos de peces fue escasa (8 y 4% del total, respectivamente). Los huevos ocurrieron mayormente en ambientes marginales, donde alcanzaron el 10% de los ejemplares capturados, mientras que las larvas con vitelo, en su mayoría bogas, estaban en el canal principal del lago. El 95% (552 ejemplares) de las larvas recolectadas en el embalse fueron protolarvas, mientras que las mesolarvas y metalarvas estuvieron escasamente representadas, (4% y 1%, respectivamente). En las larvas en condiciones de alimentarse el promedio de ítems por estómago fue de 2.3, con máximos de hasta 7-8. Las proporciones de estómagos con alimento difirieron entre taxones; en sábalo (*Prochilodus lineatus*), anchoíta (*Lycengraulis grossidens*) y los anostómidos solamente el 25-30% de las larvas tenían alimento, pero en otros como Pimelodinos, virolo (*Apareiodon affinis*), lenguado (*Catathyridium jenynsi*) y corvina (*Pachyurus bonariensis*) los estómagos con alimento representaron entre 52% y 70% (Tabla 16 y 17).

Las especies más abundantes fueron anchoíta (*Lycengraulis grossidens*), bogas (Flia. Anostomidae), virolo (*Apareiodon affinis*), sábalo (*Prochilodus lineatus*), corvina (*Pachyurus bonariensis*), lenguado (*Catathyridium jenynsi*) y pimelodinos. La composición específica fue relativamente homogénea tanto espacial como temporalmente (Tablas 16 y 17), aunque con algunas excepciones. Por ejemplo, las larvas de anchoíta (*Lycengraulis grossidens*), sábalo (*Prochilodus lineatus*), y Anostomidae fueron más abundantes durante primavera tardía (octubre-noviembre), mientras que las de lenguado (*Catathyridium jenynsi*) y corvina (*Pachyurus bonariensis*) en febrero-marzo. La ocurrencia de pimelodinos no presentó una estacionalidad marcada siendo comunes durante

todo el período de muestreo. La variación interanual más importante fue la aparición de un importante pico de desove de virolo (*Apareiodon affinis*) durante noviembre de 2007.

Tabla 15: Información general para los materiales obtenidos en el embalse de Salto Grande. Los valores de biomasa están en μg de peso seco [1] como proporción del total analizado en cada sitio; [2] proporción del total de estómagos con algún ítem; [3] proporción del total de biomasa para un determinado sitio.

Variable	Ambientes			Test de Kruskal-Wallis	
	Centro del Lago	Itapebí	Seno Yacaré	H (2 N=244)	p
Total de larvas recolectadas	343	174	95		
Total de larvas con vitelo	46	4	4		
Numero de huevos de peces	4	27	42		
Larvas analizadas	343	174	95		
Larvas con contenido estomacal [1]	122 [35.5%]	84 [48.2%]	39 [42.8%]		
Número total de presas					
Estómagos con <i>L. fortunei</i> [2]	28 [22.9%]	13 [15.4%]	10 [23.8%]	2.47	0.2912
Estómagos con cladóceros [2]	62 [50.8%]	46 [54.7%]	29 [69.0%]	2.01	0.3664
Estómagos con copépodos [2]	6 [4.9%]	4 [4.7%]	3 [7.1%]	0.33	0.8486
Estómagos con rotíferos [2]	12 [9.8%]	0[0.0%]	3 [7.1%]	8.56	0.0138
Estómagos con material no indent. [2]	28 [22.9%]	29 [34.5%]	7 [16.6%]	8.12	0.0172
Estómagos con algas [2]	8 [6.5%]	6 [7.1%]	2 [4.7%]	0.43	0.8075
Biomasa de las presas					
Biomasa media de <i>L. fortunei</i> [3]	73.7 [44.0%]	16.7 [24.3%]	5.3 [26.7%]	1.22	0.5445
Biomasa media de cladóceros [3]	67.7 [40.4%]	49.3 [71.6%]	8.7 [43.9%]	8.40	0.015
Biomasa media de copépodos [3]	15.6 [9.3%]	2.8 [4.1%]	3.3 [16.7%]	0.16	0.9218
Biomasa media de rotíferos [3]	10.2 [6.1%]	0.0 [0.0%]	2.5 [12.6%]	0.00	1

Foto 7: Proto (a y b) y mesolarvas de lenguado, *Catathyridium jenynsi* (c), y detalle del contenido estomacal donde se observan estadios larvales de *Limnoperna fortunei* y otros ítems como cladóceros (d y e).

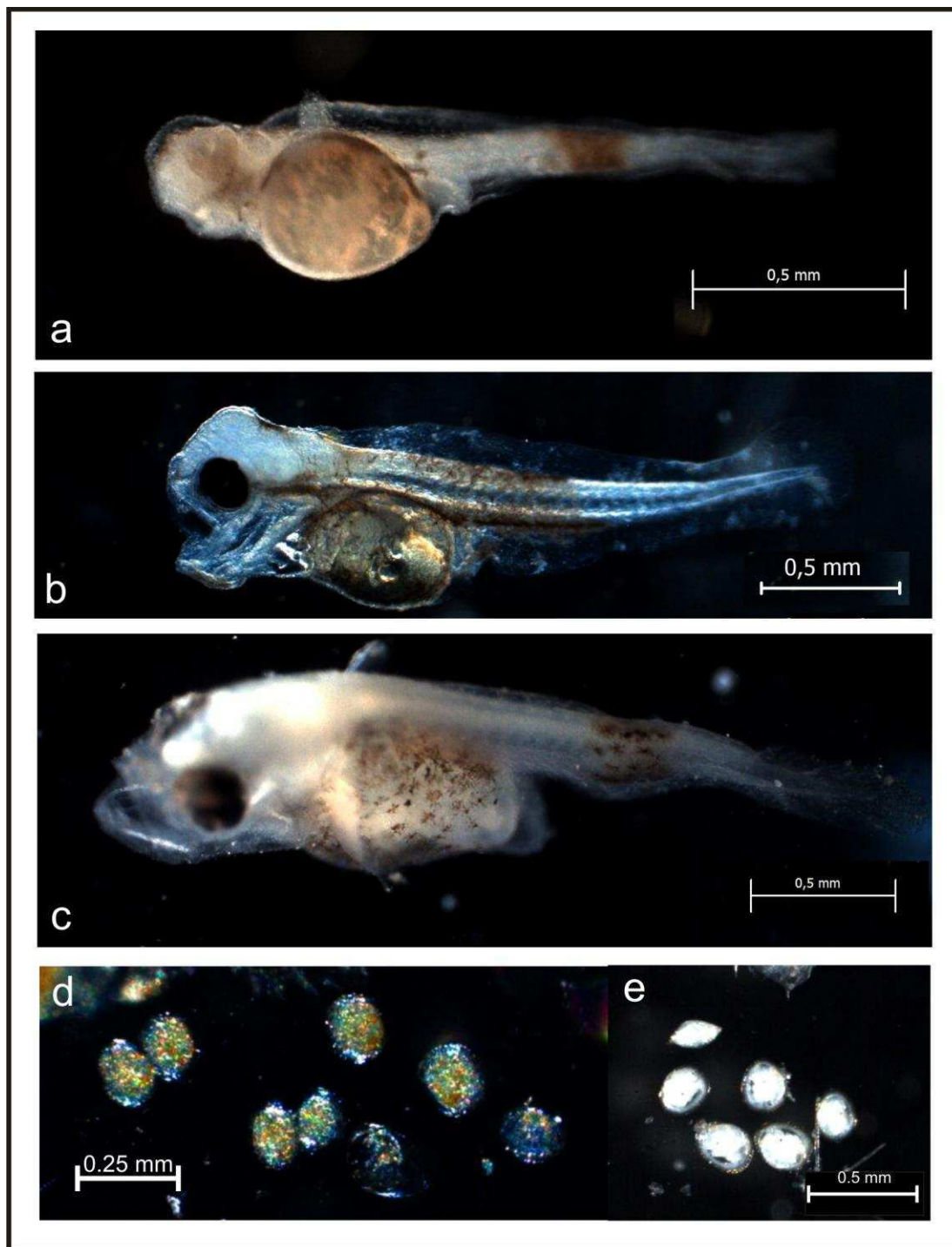


Foto 8: Protolarvas (a) y mesolarva de virolo, *Apareiodon affinis* (b).

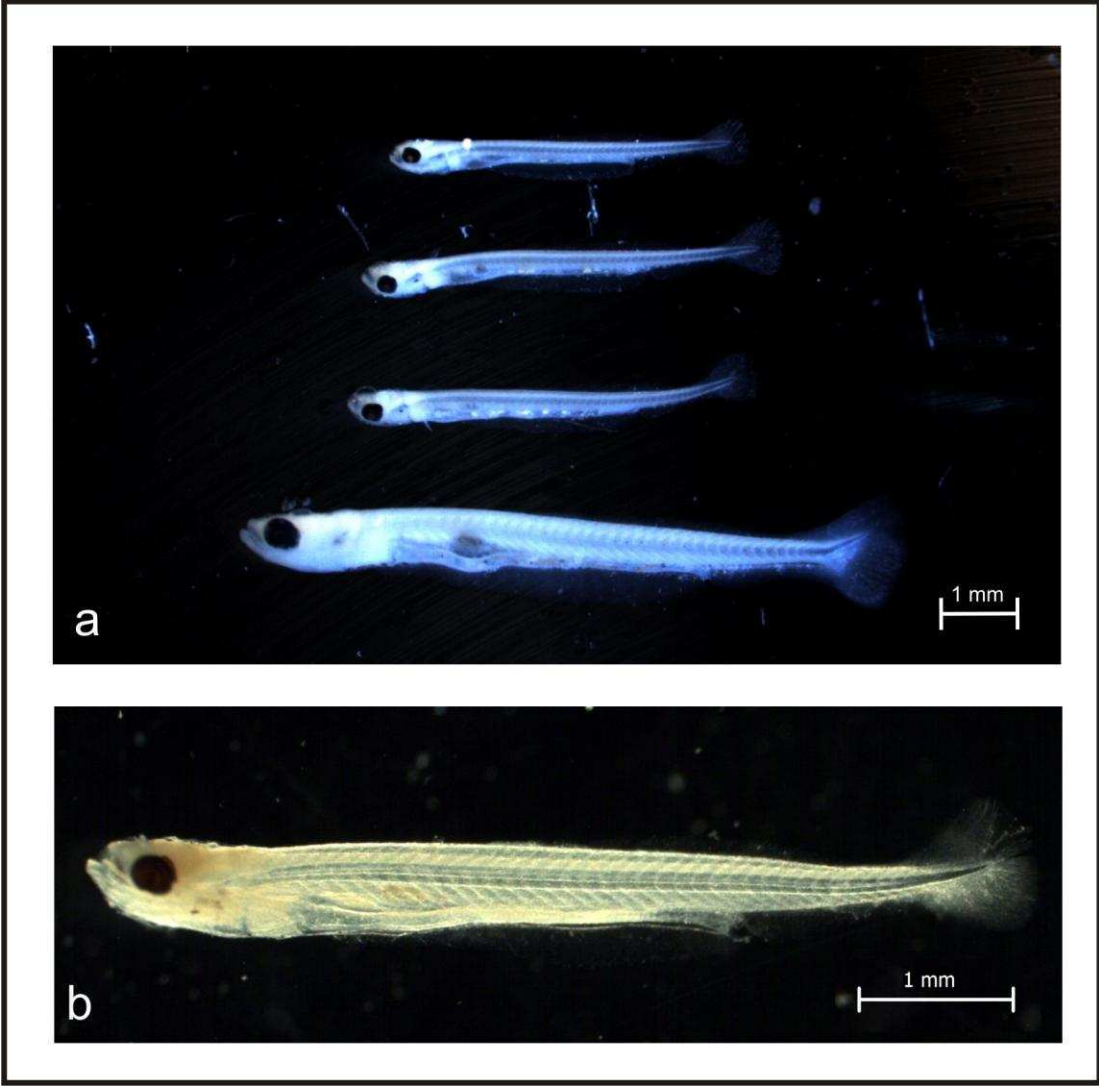


Foto 9: Protolarva (a) y mesolarvas de anchoíta, *Lycengraulis grossidens* (b). Detalle de la morfología del tubo digestivo (c) y del contenido estomacal donde se observa una larva de pez (d).

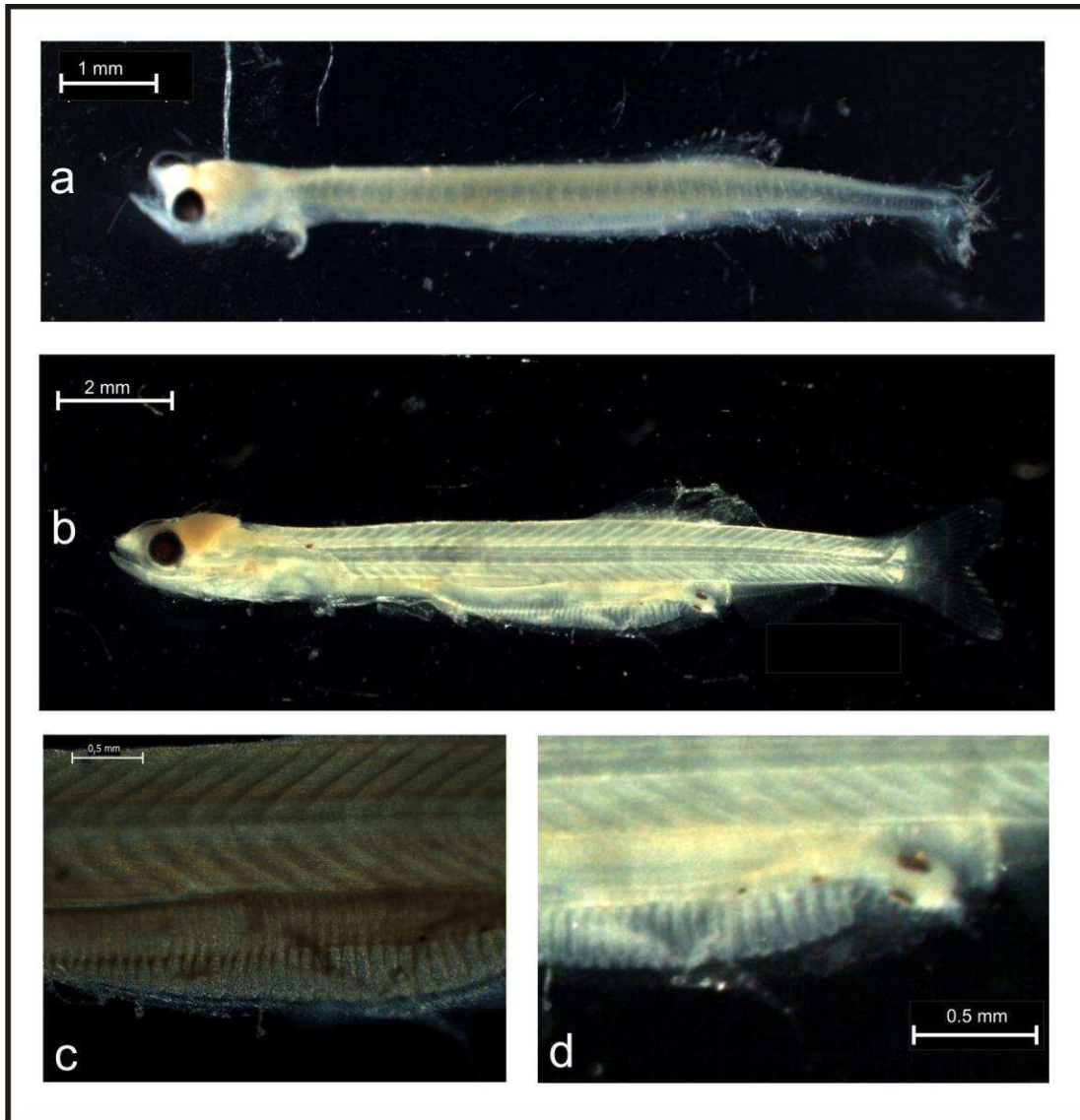


Foto 10: Proto (a y b) y mesolarvas de corvina, *Pachyurus bonariensis* (c).

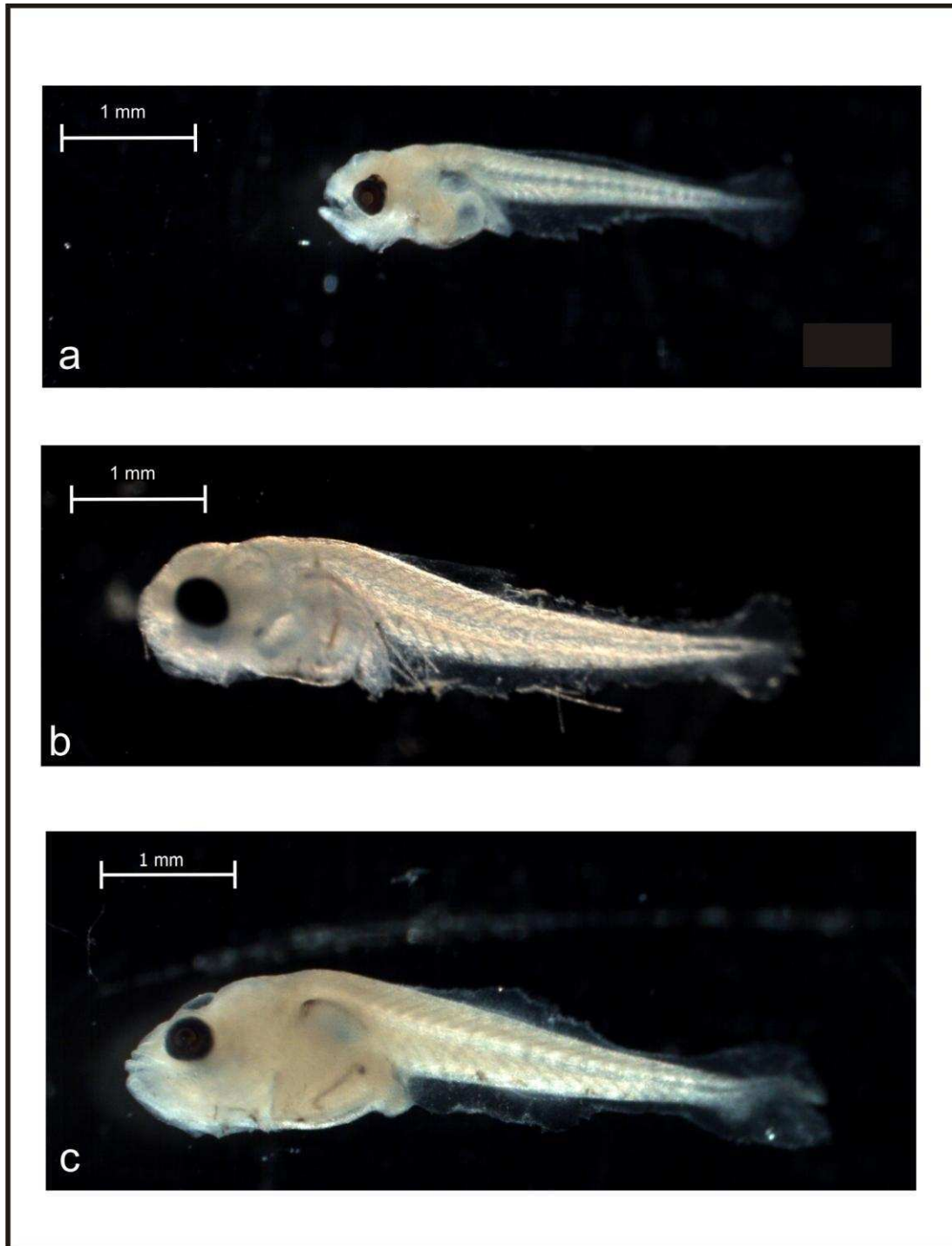


Tabla 16. Dieta del ictioplancton en la estación de muestreo E1 del Embalse Salto Grande. [1] Proporción de todas las larvas recolectadas; [2] proporcional a las larvas analizadas; [3] proporcional a los estómagos con contenido. Los valores de biomasa están en μg de peso seco [proporción sobre el total]. Material no identificado (NI).

	larvas recolectadas [1]	Larvas con contenido estomacal [2]	Frecuencia de ocurrencia [3]						Biomasa media [%]			
			L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Rotíferos	NI	Algas	L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces
Prochilodus lineatus	26 [7.5%]	7 [26.9%]	0 [0.0%]	4 [57.1%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	3 [42.8%]	0 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.55 [100.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Flia Anostomidae	45 [13.1%]	7 [15.5%]	0 [0.0%]	1 [2.2%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	2 [4.4%]	2 [4.4%]	0.00 [0.0%]	0.09 [100%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Apareiodon affinis	24 [6.9%]	13 [54.1%]	6 [46.1%]	10 [76.9%]	1 [7.6%]	3 [23%]	7 [53.8%]	0 [0.0%]	4.02 [37.0%]	4.55 [41.9%]	1.01 [9.3%]	1.28 [11.8%]
Characiformes NI	23 [6.7%]	3 [13.0%]	0 [0.0%]	3 [100%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.00 [0.0%]	1.00 [100.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Pimelodino	36 [10.4%]	28 [77.7%]	14 [50.0%]	10 [43.4%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	2 [8.6%]	1 [4.3%]	38.19 [88.9%]	4.75 [11.07%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Luciopimelodus pati	4 [1.1%]	1 [25.0%]	0 [0.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.31 [100%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Unidentif. Siluriformes	19 [5.5%]	4 [21.0%]	1 [25.0%]	2 [50.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [25.0%]	1 [25.0%]	3.35 [77.2%]	0.98 [22.7%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Pachyurus bonariensis	13 [3.7%]	9 [69.2%]	1 [11.1%]	9 [100%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.67 [9.79%]	6.16 [90.2%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Catathyridium jenynsi	17 [4.9%]	7 [41.1%]	6 [85.7%]	4 [57.1%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	8.04 [64.4%]	4.43 [35.7%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Lycengraulis grossidens	131 [38.1%]	43 [32.8%]	0 [0.0%]	18 [41.8%]	5 [11.6%]	9 [20.9%]	13 [30.2%]	4 [9.3%]	0.00 [0.0%]	15.34 [43.7%]	10.79 [30.7%]	8.96 [25.5%]
Ni	1 [0.2%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Huevos de peces	4 [1.1%]											

Tabla 17. Dieta del ictioplancton en las estaciones de muestreo Seno Yacaré e Itapebí del Embalse Salto Grande. [1] Proporción de todas las larvas recolectadas; [2] proporcional a las larvas analizadas; [3] proporcional a los estómagos con contenido. Los valores de biomasa están en μg de peso seco [proporción sobre el total].

	larvas recolectadas [1]	Larvas con contenido estomacal [2]	Frecuencia de ocurrencia [3]						Biomasa [%]			
			L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Rotíferos	NI	Algas	L. fortunei	Cladóceros	Copépodos	Rotíferos
Prochilodus lineatus	2 [0.7%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [0.0%]	0 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Flia Anostomidae	16 [5.9%]	9 [56.2%]	0 [0.0%]	4 [44.4%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	5 [55.5%]	2 [22.2%]	0.00 [0.0%]	0.63 [100.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Apareiodon affinis	65 [24.1%]	45 [69.2%]	2 [4.4%]	16 [35.5%]	3 [6.6%]	0 [0.0%]	27 [60.0%]	0 [0.0%]	1.34 [6.2%]	17.92 [82.7%]	2.41 [11.1%]	0.00 [0.0%]
Flia Characidae	1 [0.3%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Characiformes NI	7 [2.6%]	5 [71.4%]	1 [20.0%]	3 [60.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	2 [40.0%]	0 [0.0%]	0.67 [42.1%]	0.92 [57.9%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Pimelodino	19 [7.0%]	12 [80.0%]	7 [58.3%]	12 [100.0%]	0 [0.0%]	1 [8.3%]	0 [0.0%]	1 [8.3%]	3.35 [47.8%]	3.33 [47.6%]	0.00 [0.0%]	0.32 [4.6%]
Unidentif. Siluriformes	1 [0.3%]	1 [100%]	0 [0.0%]	1 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.00 [0.0%]	1.50 [100.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Pachyurus bonariensis	14 [5.2%]	10 [71.4%]	0 [0.0%]	10 [100.0%]	2 [20.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.00 [0.0%]	9.04 [72.9%]	3.34 [27.0%]	0.00 [0.0%]
Catathyridium jenynsi	24 [8.9%]	14 [58.3%]	10 [71.4%]	7 [50.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [7.1%]	0 [0.0%]	14.74 [77.0%]	4.39 [22.9%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Lycengraulis grossidens	90 [33.4%]	27 [30.0%]	3 [11.1%]	22 [81.4%]	1 [3.7%]	2 [7.4%]	0 [0.0%]	5 [18.5%]	2.01 [8.8%]	20.34 [89.4%]	0.39 [1.7%]	0.00 [0.0%]
Ni	3 [1.1%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]	0.00 [0.0%]
Huevos de peces	27 [10%]											

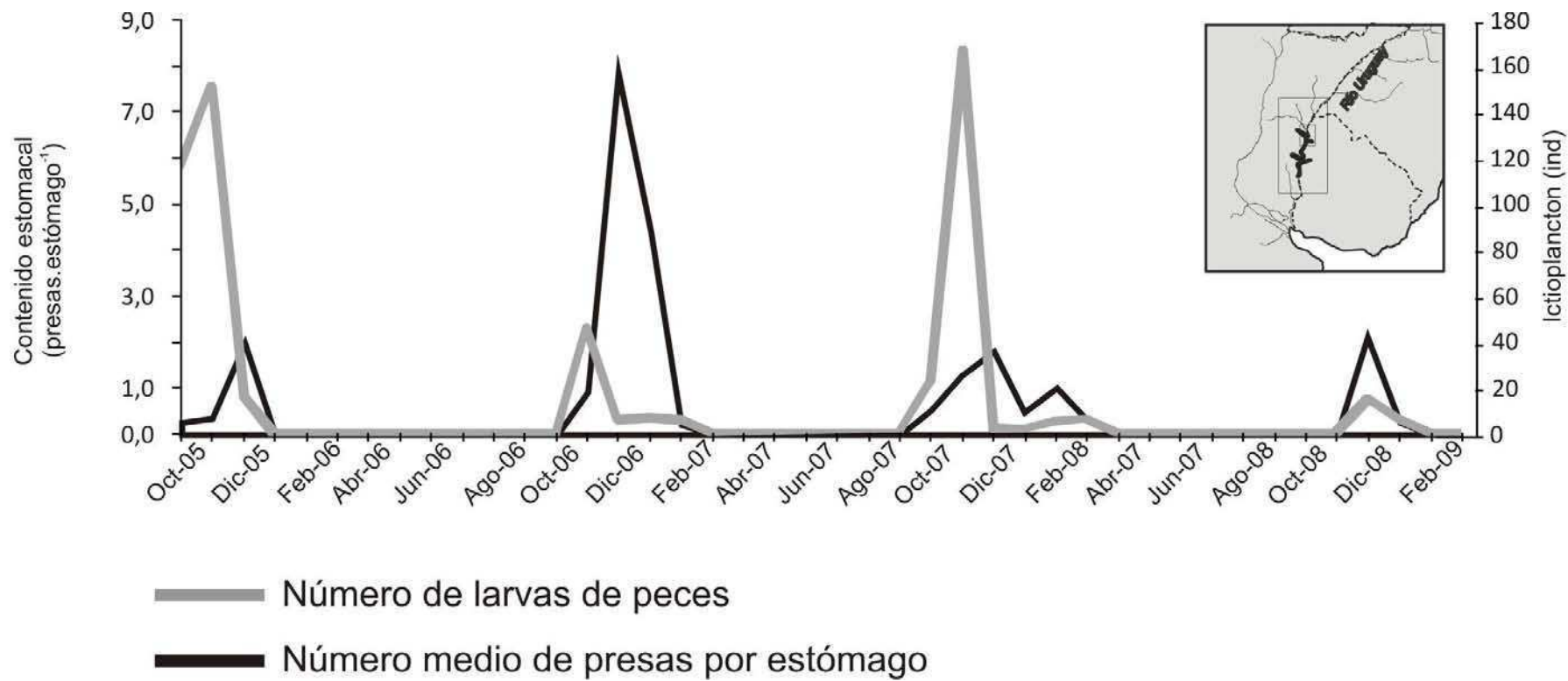


Fig. 11: Abundancia de larvas de peces y grado de repleción de sus estómagos a lo largo de los 4 períodos de muestreo entre octubre del 2005 y marzo del 2009, en el embalse de Salto Grande.

Los cladóceros fueron el ítem alimenticio consumido por la mayor cantidad de larvas (50% en el centro del lago y 60% en los ambientes costeros) (Fig. 12). Si bien no todas las larvas analizadas tuvieron cladóceros en el contenido estomacal, todas las especies presentaron este ítem como parte importante de la dieta. En muchas de las larvas identificadas a nivel de especie o familia los cladóceros alcanzaron altos valores de frecuencias de ocurrencia, entre 40% y 80% (e.g., en Pimelodinos, *Apareiodon affinis*, *C. jenynsi*, *P. lineatus*, *L. grossidens*) llegando ocasionalmente al 100% (en corvina, *Pachyurus bonariensis*) (Tablas 16 y 17). Los cladóceros presa más comunes fueron *Diaphanosoma birgey*, *Moina micrura*, *Bosmina longirostris* y *Bosmina aurroegeenre*. En términos de biomasa, sin embargo, los cladóceros generalmente fueron menos importantes que las velíferas y los copépodos (Fig. 12).

En frecuencia de ocurrencia las velíferas fueron el segundo ítem en importancia en la dieta de las larvas de peces, con valores promedio de entre 15% y 24%, de acuerdo al ambiente (Fig. 12). De las larvas con velíferas en el contenido estomacal, el 51% (26 larvas) tuvieron solo este ítem como alimento y 49% (25 larvas) comieron este y algún otro ítem, mayormente cladóceros. Considerando las diferentes especies y ambientes, las FO de las velíferas variaron entre 4.4% y 85.7% (Tablas 16 y 17). Los valores más altos fueron registrados para pimelodinos y larvas de lenguado (*Catathyridium jenynsi*), y virolo (*Apareiodon affinis*) (en el canal principal del lago). En términos de biomasa las velíferas fueron primeras o segundas en importancia, alcanzando los valores más altos en el canal principal. En los ambientes marginales la biomasa de copépodos fue levemente mayor (Fig. 12). Las velíferas fueron el principal alimento en términos de biomasa para protolarvas de Pimelodinos y de lenguado (*Catathyridium jenynsi*), donde alcanzó el 54 y el 71% del alimento consumido, respectivamente.

Los copépodos, rotíferos y algas representaron generalmente proporciones menores de las dietas (Tabla 15 y Fig. 12). Tanto la biomasa como la frecuencia de ocurrencia de los copépodos no presentaron diferencias significativas entre los ambientes estudiados, alcanzando el máximo en el área costera de Seno Yacaré (Tabla 15).

La presencia de rotíferos en el contenido estomacal fue registrada mayormente en el canal principal (Fig. 12) del embalse y como ítem alimenticio de anchoíta (*Lycengraulis grossidens*) y, en menor medida, en algunas larvas de pimelodinos y virolo (*Apareiodon affinis*). La frecuencia de ocurrencia de las algas en el contenido estomacal no mostró una tendencia definida presentándose en bajo porcentaje tanto en el canal principal del lago como en las zonas costeras

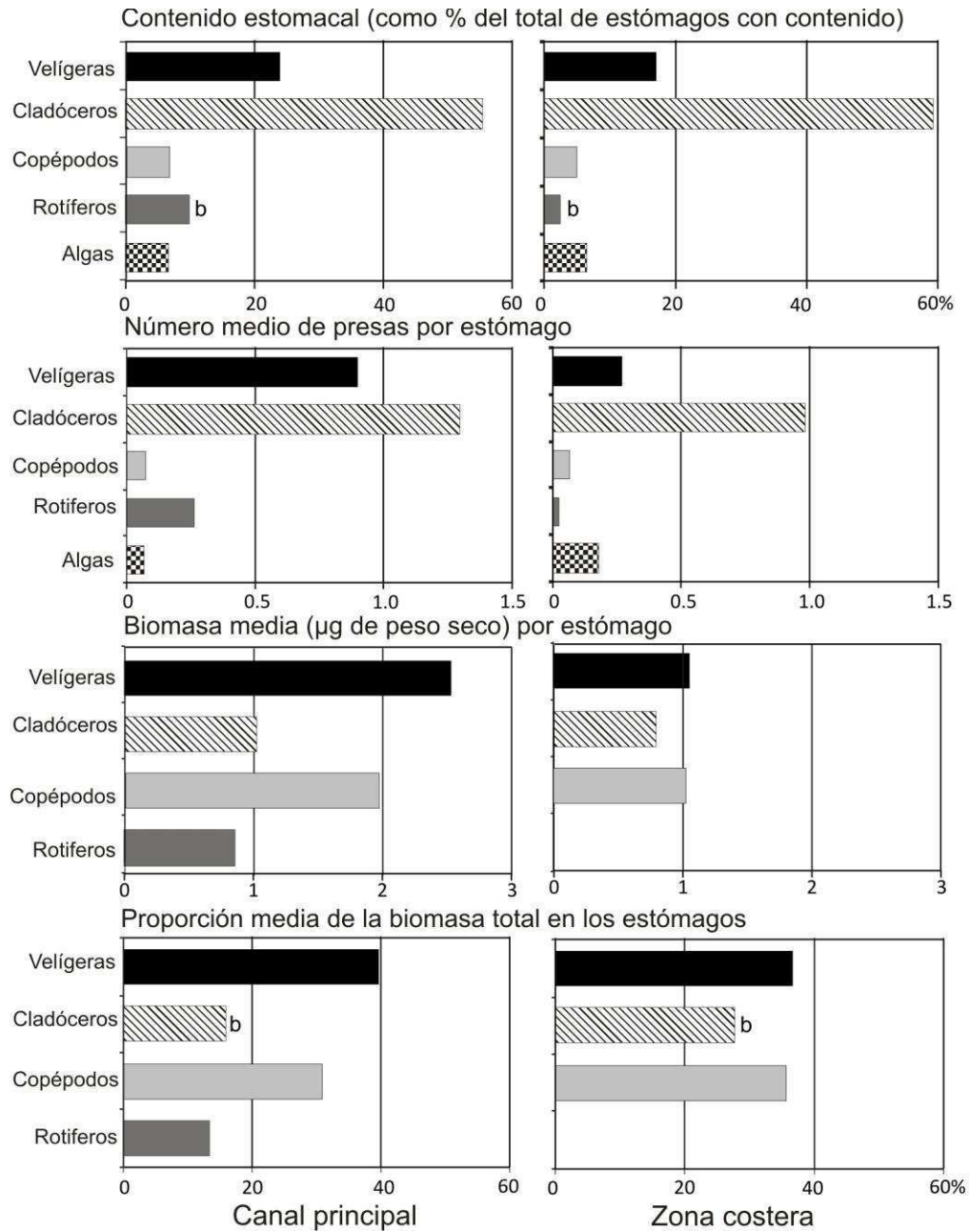


Fig. 12. Contribución de los cuatro ítems alimenticios más importantes para las larvas analizadas en el canal principal y en la zona costera del embalse Salto Grande. Las letras denotan diferencias significativas: a = $p < 0.01$, b = $p < 0.05$, test de Kruskal-Wallis.

Los cladóceros fueron los zoopláncteres más numerosos en el zooplancton del embalse (30,2%), seguidos por las velíferas (29,9%), copépodos (29,3%), y rotíferos (10,3%) (Fig. 13). No se hallaron diferencias significativas entre las densidades de estos grupos en los diferentes ambientes (Tabla 18; Kruskal-Wallis-test $p > 0.05$). Entre los cladóceros, las especies dominantes fueron *Moina micrura*, *M. minuta*, *Diaphanosoma birgey*, *Bosmina longirostris*, *B. huaronensis*, y *Ceriodaphnia cornuta*. Aunque las proporciones de cladóceros y copépodos fueron variables, ambos estuvieron siempre presentes. Por otro lado, los rotíferos y velíferas sufrieron variaciones de densidad más pronunciadas; las velíferas representaron entre 89 y 0.4% del zooplancton, con valores mínimos durante enero y febrero (Fig. 14).

Tabla 18: Densidades medias de los zoopláncteres más importantes en el embalse de Salto Grande (en ind. l⁻¹, media \pm desviación estándar).

Zooplancton (ind. l ⁻¹)	Ambiente		Test de Kruskal-Wallis	
	Canal principal	Zona costera	H	p
N	17	15	H (1, N= 32)	
Velíferas de <i>L. fortunei</i>	4.3 \pm 4.2	11.7 \pm 29.0	0.00143	0.9698
Cladóceros	19.3 \pm 48.2	4.8 \pm 7.1	0.00144	0.9698
Copépodos	6.5 \pm 9.8	5.0 \pm 6.8	0.12908	0.7194
Rotíferos	1.5 \pm 2.4	1.3 \pm 1.9	0.03523	0.8511

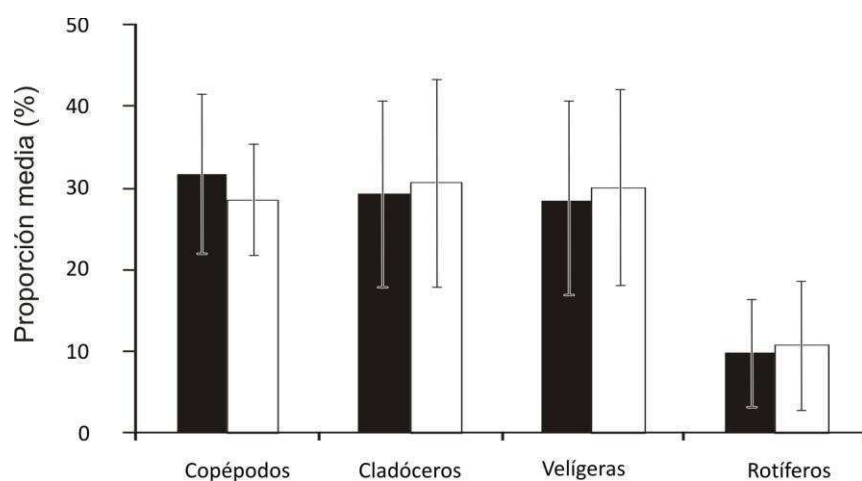


Fig. 13: Proporción promedio de los ítems alimentarios zooplanctónicos más importantes durante los 4 períodos de muestreo en el centro del lago (barras negras) y ambientes marginales (barras blancas). Las barras de error indican el intervalo de confianza con $p < 0.05$.

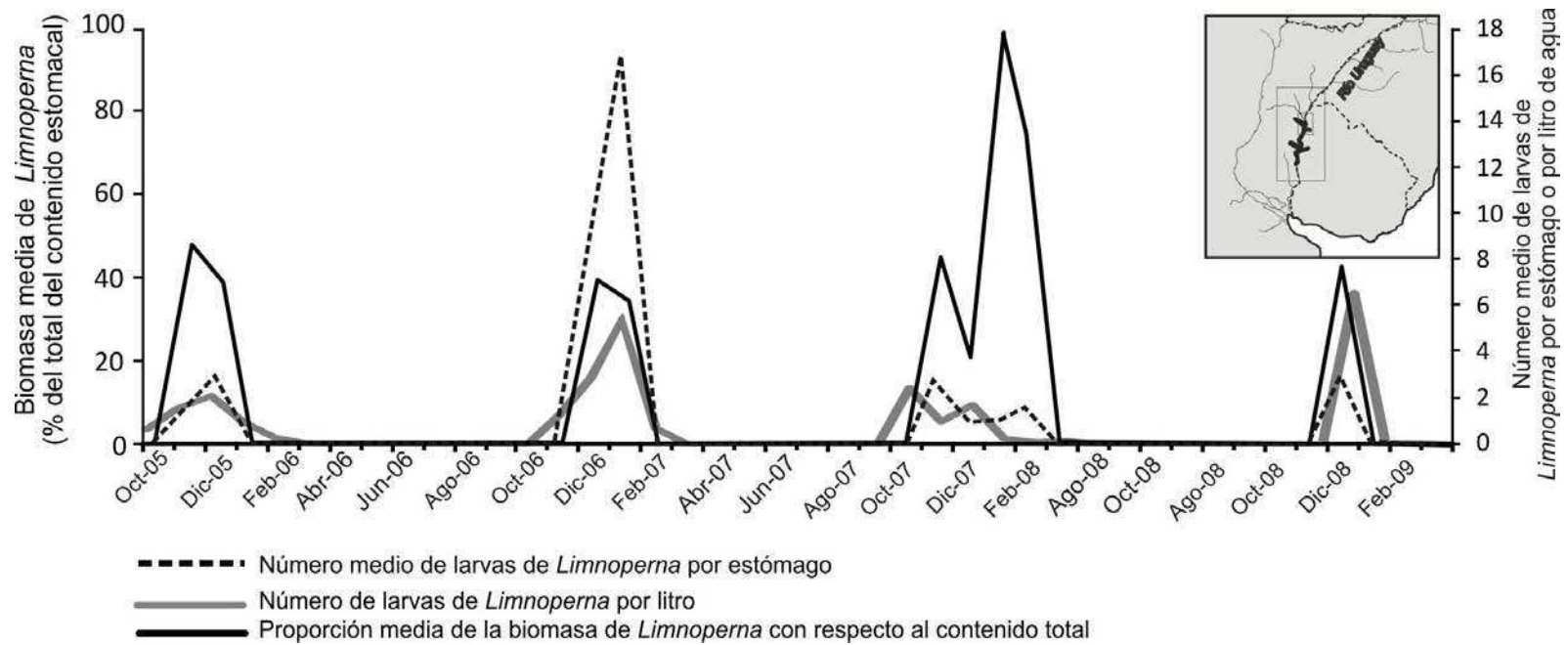


Fig. 14: Importancia de las velígeras en la dieta de las larvas de peces y su abundancia en el agua del embalse Salto Grande.

2.4 Discusión

Los resultados de este estudio indican que las velíferas de *Limnoperna fortunei* son incorporadas a la dieta de las larvas de 18 de los 25 taxones estudiados (Rossi, 2008, había encontrado velíferas en 10 especies del Paraná Medio), entre los cuales se encuentran los peces más abundantes (más del 90% de las larvas recolectadas) de la cuenca del Río de la Plata. Solo los Siluriformes y Characiformes que predan sobre *Limnoperna* representan más del 90% de las especies de estos ambientes (Oldani, 1990; Fuentes y Espinach Ros, 1998; Rossi 2007; nuestros datos).

2.4.1 Canal principal del río Paraná Medio e Inferior y lagunas marginales

En 2000-2001, en el canal principal del río Paraná los Characiformes, incluyendo el sábalo, (*Prochilodus lineatus*), representaron el 45% de las larvas registradas, y los Siluriformes el 55%. Esta composición coincide con datos previos de Oldani (1990) y Fuentes y Espinach Ros (1998), quienes reportaron que estos taxones representan cerca del 81% de las larvas de peces del río Paraná. Si bien en los ambientes marginales (lagunas de San Nicolás) la composición taxonómica fue similar, aquí la fauna estuvo dominada por Characiformes (89%), principalmente sábalo. La mayor parte de estas especies fueron activos predadores de velíferas.

Las velíferas de *L. fortunei* son consumidas por las larvas de al menos 11 de las 15 especies de peces encontradas en el canal principal del río Paraná Medio, Inferior y ambientes marginales asociados. En conjunto, estas especies representan cerca del 90% del ictioplancton encontrado en estos ambientes. *L. fortunei* fue registrada en el contenido estomacal de sábalo (*Prochilodus lineatus*), bagre trompudo (*Iheringichthys labrosus*), surubí (*Pseudoplatystoma* spp.), patí (*Luciopimelodus pati*), cucharón (*Sorubim lima*), bagres del género *Pimelodus* sp. y bagre porteño (*Parapimelodus valenciennis*), así como otros miembros de las familias Anostomidae, Doradidae, Pimelodidae y Characiformes (no identificados a nivel de especie). Solo unas pocas especies, chafalote (*Rhaphiodon vulpinus*), anchoíta de río (*Lycengraulis grossidens*), y algunos miembros no identificados de la familia Curimatidae, no presentaron larvas de *L. fortunei* en sus estómagos. Sin embargo, ello no significa que estos peces no se alimenten del bivalvo: dada su escasez natural las cantidades de larvas analizadas fueron bajas; es probable que el estudio de materiales más amplios arroje resultados diferentes.

La proporción de larvas con *L. fortunei* en el contenido estomacal varió entre 20% (San Nicolás) y 56% (río Paraná), mostrando diferencias entre taxones, entre sitios y entre estados de

desarrollo (Fig. 4 y tabla 7). Estas diferencias se deben principalmente a variaciones en la composición taxonómica del ictioplancton y a diferencias en el grado de desarrollo de las larvas en los distintos ambientes. Las diferencias en la disponibilidad de las presas seguramente juegan un rol menos importante, aunque no despreciable. En términos de biomasa, sin embargo, la contribución de las velíferas a la dieta de las larvas analizadas fue moderada: 8% en el río Paraná y 12% en San Nicolás (datos medios ponderados; Fig. 4), aunque ocasionalmente se registraron valores del 100%.

La composición taxonómica de los ensambles de larvas de peces, su actividad alimentaria, y la incidencia de *L. fortunei* en sus dietas mostró claras diferencias entre el canal principal del río Paraná y las lagunas de San Nicolás. Las larvas de sábalo (*P. lineatus*), la especie más abundante en los ríos Paraná y Uruguay (Sverlij et al. 1993), fueron numéricamente dominantes en ambos ambientes. Sin embargo, en el río Paraná solo el 3% de las larvas recolectadas tuvieron algún contenido estomacal, mientras que en San Nicolás casi la mitad presentó alimento en sus estómagos (Tabla 6 y 8). Este contraste concuerda con el comportamiento de las larvas de *P. lineatus* y otros peces de la región. El sábalo, al igual que otras especies migradoras, desova en el canal principal de los grandes ríos y sus larvas derivan aguas abajo y van siendo retenidas en los ambientes marginales. Durante la deriva utilizan sus reservas de vitelo como alimento, y solo comienzan una alimentación exógena una vez que alcanzaron el ambiente de cría (Welcomme, 1979; Fuentes y Espinach Ros, 1998). Por otra parte, la mayoría de las larvas de Pimelodinae, al igual que otras especies como el dorado (*Salminus maxillosus*), el chafalote (*Rhaphiodon vulpinus*) etc., comienzan a alimentarse en el canal principal del río Paraná, poco tiempo después de eclosionar. Coincidentemente, para estas especies las proporciones de estómagos con contenido alimenticio en el río Paraná y en San Nicolás fueron semejantes. Sin embargo, dado que las últimas son menos numerosas que las primeras, cuando se considera el ictioplancton total, la proporción de estómagos con contenido fue menor en el río Paraná (23%), que en San Nicolás (37%).

El análisis de la variación espacial de la ocurrencia de *L. fortunei* en la dieta de larvas de peces a lo largo del río Paraná estuvo restringido a miembros de la familia Pimelodidae, el único taxón que mostró actividad alimenticia importante en el canal principal de este río (Tabla 6). La proporción de Pimelodinos con contenido estomacal varió entre 67% (La Paz) y 85% (Zárate). Si bien en el mismo tramo también varió la proporción de velíferas en el zooplancton, esta variable no siguió un gradiente espacial definido. También en términos de biomasa las velíferas fueron el ítem dominante en la dieta de Pimelodidae (32 a 55%). Dado que las larvas se van desarrollando durante la deriva, y el consumo de velíferas es menor en los estadios más avanzados, podría esperarse un gradiente latitudinal en la

importancia de este ítem alimenticio. La ausencia de este gradiente en nuestros resultados puede deberse a diferencias interespecificas en la temporada reproductiva y la velocidad de desarrollo de las especies involucradas. Por ejemplo, surubí (*Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. coruscans*), bagre blanco (*Pimelodus albicans*), bagre amarillo (*P. maculatus*), patí (*Luciopimelodus pati*) y cucharón (*Sorubim lima*) realizan migraciones río arriba para desovar, sin embargo, el momento en que se efectúan estos movimientos es diferente (Welcomme, 1979; Fuentes y Espinach Ros, 1998).

En el río Paraná, las larvas con alimentación exógena fueron el 14% de los individuos analizados en enero de 2001, y el 38% en febrero de 2001; *L. fortunei* estuvo presente en el 56% de estos ejemplares. Estas variaciones mensuales no mostraron un patrón definido. Sin embargo, el número medio de velígeras por estómago y su biomasa relativa fueron máximos en octubre del 2000 y enero del 2001 (Fig. 5). Aunque no se cuenta con datos de densidad de larvas de *Limnoperna* en el plancton para el período y sitios muestreados, el patrón de reproducción conocido del bivalvo sugiere que estos máximos responden a incrementos en la oferta: tanto la primavera temprana (principalmente en el norte de la Argentina), como, en especial, el mes de enero (en la mayor parte de los cuerpos de agua) se caracterizan por picos en la producción de velígeras (Darrigran et al. 2002; Boltovskoy y Cataldo, 1999; Cataldo y Boltovskoy, 2000; Boltovskoy et al. 2009).

La importancia relativa de las diferentes presas, tanto en biomasa como en FO, estuvo claramente asociada con los estadios de desarrollo de los predadores. Las protolarvas se alimentaron mayormente de larvas de *L. fortunei* y cladóceros, y en mucho menor medida de copépodos y larvas de peces (Fig. 6). Las mesolarvas, en cambio, consumieron velígeras, cladóceros y copépodos en proporciones similares, pero exhibieron un incremento en la FO de las larvas de peces. Finalmente, las metalarvas consumieron velígeras y cladóceros menos frecuentemente, y presentaron un aumento considerable de copépodos y larvas de peces en la dieta. Debido a que la biomasa individual de copépodos y larvas de peces es 5-10 a 50 veces mayor que la de velígeras y cladóceros, la importancia relativa de la biomasa de velígeras disminuyó de 30-35% en protolarvas y mesolarvas, a solo 3% en metalarvas (Fig. 6). Similarmente, la biomasa de cladóceros disminuyó marcadamente con el incremento en el tamaño de los predadores, reduciéndose de un 20%-35% (en la dieta de protolarvas y mesolarvas) a solo 5% (en metalarvas) (Fig. 6). Concomitantemente, la proporción de larvas de peces en la dieta aumentó de 23% (en protolarvas), a 41% (mesolarvas) y 81% (metalarvas).

En las lagunas de San Nicolás se muestrearon dos ambientes diferentes: áreas con cobertura de plantas acuáticas flotantes, y áreas abiertas sin vegetación acuática. Si bien la abundancia del zooplancton fue similar en ambos, la proporción de larvas con contenido estomacal fue mayor en las áreas con vegetación (66%), que en las de aguas abiertas (21%) (Tabla 5 y 7). Curiosamente, el mayor éxito alimentario entre la vegetación acuática que en aguas abiertas contradice la noción que la capacidad del zooplancton de evadir a sus predadores es mayor en áreas donde las plantas ofrecen refugio y protección (Jeppesen et al. 1997; Stansfield et al. 2004). La hipótesis opuesta, propuesta recientemente por Meerhoff et al. (2006), sugiriendo que en lagos subtropicales el zooplancton evita fuertemente las macrofitas (especialmente las del tipo flotante, como *Eichhornia crassipes*, *Pistia stratiotes* y *Salvinia auriculata*) debido al mayor riesgo de ataque de peces zooplanctívoros, tampoco parece confirmarse en nuestro caso ya que la densidad de zooplancton no difirió marcadamente entre la zona vegetada y la no vegetada. Los resultados expuestos apuntan a un comportamiento neutro para las presas (sin preferencias marcadas por uno de los ambientes), pero no para los predadores, que son claramente más exitosos en las áreas vegetadas. Desde el punto de vista de los consumidores, esta conclusión confirma estudios previos sobre la importancia de la vegetación acuática en los cuerpos de agua conectados al río Paraná como lugar de refugio y alimentación de muchas especies de peces en sus estadios larvales (Rossi y Parma de Croux, 1992).

2.4.2 Ríos Paraná Medio y Paraguay

A pesar de las diferencias en la composición del ictioplancton con respecto al muestreo del período 2000-2001, en estas muestras la presencia de velíferas en el contenido estomacal mostró valores similares a los registrados en dicho muestreo del río Paraná y lagunas marginales. La composición del ictioplancton difirió en que los Characiformes (92%) fueron ampliamente dominantes sobre los Siluriformes (7%) (Tabla 11). Este contraste probablemente responda a diferencias en los períodos de muestreo correspondientes, más que a diferencias regionales, ya que el predominio de Characiformes se observa aún en aquellas zonas donde en los muestreos anteriores (2000-2001) no se había observado (río Paraná Medio; Fig. 15). Los muestreos de 2000-2001 cubrieron toda la temporada reproductiva de los peces migratorios de los años correspondientes (septiembre-marzo), mientras que los de 2005 estuvieron restringidos a los meses de octubre-noviembre. En consecuencia, los datos de 2000-2001 son, seguramente, más representativo de la composición y abundancia de peces en la cuenca. A pesar de estas diferencias en la composición específica, igual que en 2000-2001 los pimelodinos

fueron el principal grupo con contenido estomacal, y por lo tanto la tendencia en el consumo de velíferas y otros ítems mostró similitudes entre ambos muestreos.

La composición específica en los ríos Paraguay y Paraná fue semejante (Tablas 6 y 11, fig. 15), con dominancia de Characiformes como las protolarvas de sábalo (*Prochilodus lineatus*), bogas (flia. Anostomidae), y otros que no pudieron ser identificados (Tabla 11). También se registraron larvas de virolo (*Apareiodon affinis*; 0.8%), dorado (*Salminus maxillosus*; 0.4%), y chafalote (*Raphiodon vulpinus*; 0.2%). La mayor parte de los Siluriformes fueron Pimelodinae (mayormente *Iheringichthys labrosus*, *Pimelodus sp.*, *Pseudoplatystoma sp.* y *Sorubim lima*) y otros recién eclosionados de difícil identificación. Este inventario confirma resultados previos para el río Paraná (Oldani, 1990; Fuentes y Espinach Ros, 1998). También se registraron Pleuronectiformes (lenguados), Perciformes (corvina) y Engraulidos (anchoíta de río), aunque en proporciones menores.

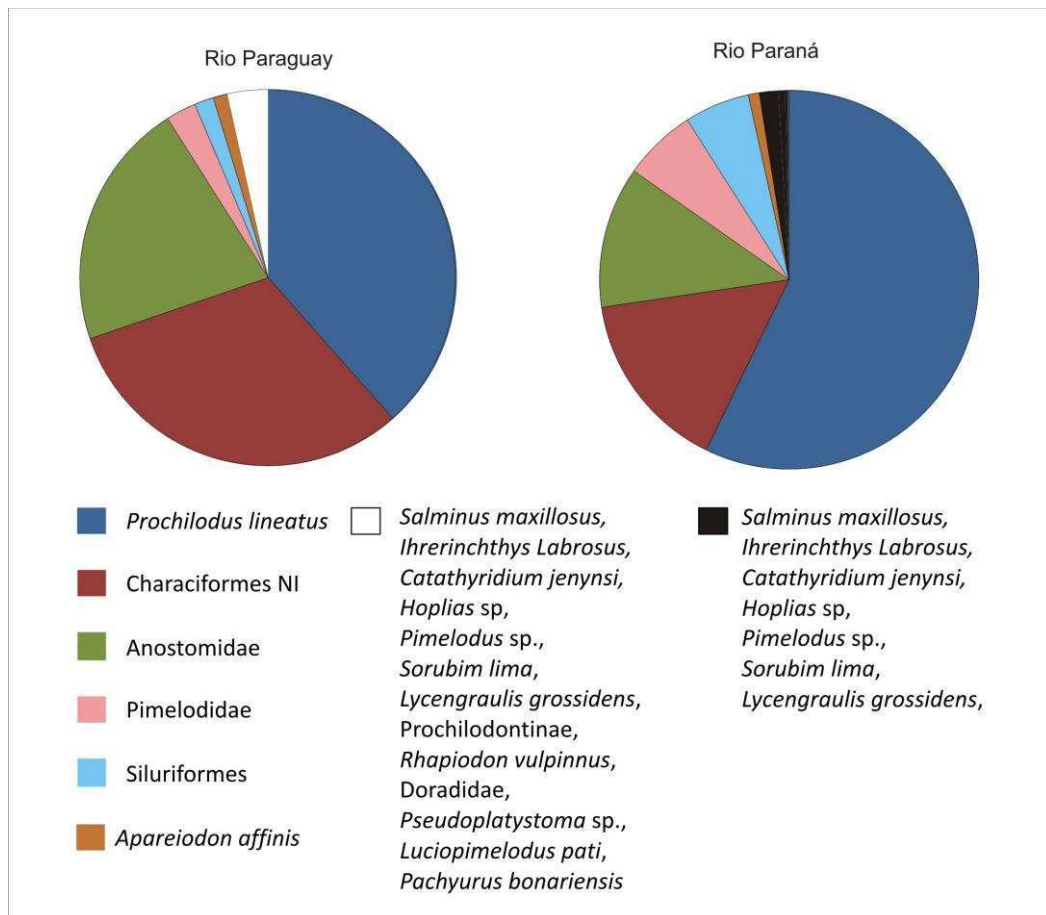


Fig. 15: Composición del ictioplancton colectado en los ríos Paraguay y Paraná durante el muestreo realizado en octubre-noviembre del 2004.

Las velíferas estuvieron presentes en 9 de las 25 especies recolectadas. Entre los Siluriformes, 66 (37%) de las 178 larvas con contenido presentaron velíferas, siendo los consumidores más importantes bagre trompudo (*Iheringichthys labrosus*; 31.4%) y protolarvas de pimelodinos (60.5% en FO) (Tabla 11). Aunque en menor proporción, también se registró el consumo de velíferas en patí (*Luciopimelodus pati*) y bagres del género *Pimelodus* sp. Entre los Characiformes, este ítem se registró en el contenido de sábalo (*Prochilodus lineatus*), bogas (*Anostomidae*) y otros Characiformes no identificados. Aunque los sábalos presentaron un bajo porcentaje de larvas con contenido (igual que en los materiales de 2001), la importancia relativa de las velíferas en la dieta fue alta (71.4% en FO). La presencia de velíferas en *P. lineatus* fue nuevamente dominante, siendo acompañada en este caso por una escasa cantidad de copépodos (14.2%) y material no identificado (Tabla 11). Otros consumidores de velíferas fueron los Pleuronectiformes (incluyendo al lenguado, *C. jenynsi*), los cuales no habían sido registrados como predadores de este ítem en el muestreo previo (2000-2001), ni en otros estudios anteriores (Rossi 2008).

La importancia de las velíferas en la dieta fue significativamente diferente en los ríos Paraná y Paraguay (Tabla 10 y fig. 7). Esto parecería deberse a diferencias entre las correspondientes ofertas, y no a diferencias entre la composición de los predadores, que fue muy similar en ambos ríos, tanto en especies como en estadios de desarrollo (Tabla 10; Fig. 15). Esta correspondencia entre dieta y disponibilidad fue particularmente evidente en el aumento de las densidades de velíferas en el zooplancton a partir de la confluencia del río Paraguay con el Paraná, que coincidió con un claro aumento en la importancia de los bivalvos en la dieta. Si bien no existe información comparativa sobre las densidades de *L. fortunei* en estos dos ríos, es probable que el Paraguay, debido a su muchísimo más alta concentración de sólidos en suspensión (derivados, principalmente, del río Bermejo (Amsler y Drago, 2000), sea un ambiente menos propicio para el molusco ya que el exceso de sólidos en suspensión interfiere con la actividad alimentaria de los bivalvos filtradores (Alexander et al. 1994; Payne et al. 1995; Cheung & Shin, 2005).

Los cambios en la importancia de las velíferas a lo largo del desarrollo de los peces fueron similares a los registrados en el Paraná Medio e Inferior. Tanto la FO de velíferas como la biomasa relativa mostraron un máximo en los estadios de desarrollo más tempranos, disminuyendo su importancia durante el crecimiento (Fig. 10). En ambos muestreos los valores de FO de este ítem fueron de aproximadamente 40% (protolarvas) y 20% (metalarvas). Los restantes ítems alimentarios variaron ampliamente en importancia a lo largo del desarrollo, especialmente en lo referente a su tamaño

relativo. Las larvas más desarrolladas incorporaron progresivamente presas de mayor tamaño, como larvas de peces, copépodos, y larvas de quironómidos. Estos cambios reflejan un incremento en la capacidad de captura, por un lado, y evasión, por el otro, en la interacción predador-presa a medida que las larvas crecen. Con la edad, las larvas de peces se vuelven más ágiles y rápidas (Clark et al. 2005), ganando acceso a presas que tienen mayor coordinación neuromotora y, por ende, mejor capacidad de evasión, pero por su mayor tamaño representan un mayor aporte energético, como los copépodos y otras larvas de peces. Las larvas de *L. fortunei* son más lentas y torpes, y son por lo tanto presas fáciles para los estadios de desarrollo más tempranos de peces. Sin embargo, por su pequeño tamaño el aporte energético que significan es limitado.

2.4.3 Embalse de Salto Grande

Si bien la composición específica de peces en el embalse de Salto Grande mostró diferencias con respecto a los otros ambientes investigados, en términos de FO la importancia de las velígeras fue similar a la registrada en los ambientes marginales del río Paraná (Tabla 15). Por otro lado la biomasa relativa de este ítem en los contenidos estomacales fue apreciablemente mayor en Salto Grande que en San Nicolás, probablemente debido a la ausencia en la dieta de otros ítems de mayor talla como larvas de peces o de insectos.

En los ambientes marginales conectados al río Paraná predominaron los Characiformes y Siluriformes, mientras que en el embalse de Salto Grande las más abundantes fueron la anchoíta de río (*Lycengraulis grossidens*), el lenguado (*Catathyridium jenynsi*), la corvina (*Pachyurus bonariensis*) y el virolo (*Apareiodon affinis*) (Tablas 16 y 17). Este ictioplancton refleja la composición de la ictiofauna adulta en el embalse donde, a partir del cierre de la represa, disminuyó la abundancia de algunas especies migratorias de gran porte, mientras que otras como la anchoíta (*Lycengraulis grossidens*), el bagre trompudo (*Iheringichthys labrosus*), y corvina (*Pachyurus bonariensis*), entre otras, aumentaron su abundancia relativa (Menni, 2004; Sverlij et al. 1998).

Las velígeras estuvieron presentes en el contenido estomacal de 7 de los 11 taxones identificados (Tabla 16 y 17). En coincidencia con lo observado en los ríos Paraná, Paraguay y ambientes asociados las velígeras fueron encontradas en el contenido estomacal de larvas de patí (*Luciopimelodus pati*), sábalo (*Prochilodus lineatus*), bogas (anostómidos), lenguado (*Catathyridium jenynsi*) y protolarvas de pimelodinos y Characiformes no identificados. Por otro lado, se registraron predadores de velígeras no observados en los otros ambientes ni en otros trabajos previos (Rossi 2008),

como el virolo (*Apareiodon affinis*), la corvina (*Pachyurus bonariensis*) y la anchoíta (*Lycengraulis grossidens*). Probablemente esta diferencia no sea comportamental, sino debida a la escasa abundancia de estas larvas en los ríos estudiados previamente (siempre inferior al 0.5%). Por otro lado, otras especies predatoras de velíferas, como *P. lineatus* y Anostomidae, no presentaron este ítem en su dieta en el embalse de Salto Grande, aunque ello puede deberse a la escasez de larvas de estos taxones en los materiales del embalse.

Los cladóceros fueron el ítem dominante en la dieta, siendo consumidos por todas las especies identificadas con valores de hasta un 70% de FO o biomasa (Tabla 15). Los cladóceros más comunes en el contenido estomacal fueron *Diaphanosoma birgei*, *Moina micrura*, *Bosmina longirostris* y *B. auroeegenre*.

Las velíferas generalmente fueron el segundo ítem en importancia, y se registraron en el 20% de las larvas recolectadas, aunque con picos aislados de FO y biomasa de hasta 23% y 44%, respectivamente (Tabla 15). Entre los consumidores más activos de velíferas se destacaron las larvas de lenguado (*Catathyridium jenynsi*) (80% de FO), protolarvas de pimelodinos (50%) y virolo (*Apareiodon affinis*) (40%). Otras larvas como las de corvina (*Pachyurus bonariensis*) y de anchoíta (*Lycengraulis grossidens*) presentaron valores de FO y biomasa relativa para velíferas cercanos al 10%.

El zooplancton y el ictioplancton (tanto en términos de composición como en proporciones de edad de las larvas de peces) fueron muy semejantes en el centro y en las zonas costeras del embalse (Tablas 15, 16 y 17), y tampoco difirieron la FO y la biomasa relativa de las velíferas en la dieta de los peces larvales (Tabla 15).

Por otro lado, a diferencia de los otros ambientes, en concordancia con sus bajas densidades estivales, la importancia de las velíferas en la dieta disminuyó marcadamente durante los meses de enero y febrero (Fig. 14). Estos resultados son coherentes con estudios previos sobre la actividad reproductiva de *Limnopena* en este ambiente (Boltovskoy et al. 2009), que indican descensos bruscos en la producción de larvas. Los autores atribuyeron este efecto a la presencia de importantes floraciones de cianobacterias tóxicas, principalmente *Microcystis aureaginosa*, que también fueron observadas en las muestras de este estudio. Cabe destacar, sin embargo, que tanto la densidad de larvas de peces como su grado de repleción estomacal parecen disminuir durante las floraciones algales (Fig. 14), sugiriendo que las fitotoxinas pueden tener tanto efectos subletales (Lefebvre et al. 2004; Karjalainen et al. 2005; Ghazali et al. 2010) como letales (Mills y Klein-MacPhee 1979; White et al. 1989; Gosselin et al. 1989;

Robineau et al. 1991; Ojaveer et al. 2003; Zhanga et al. 2008) sobre las larvas de peces. Entre los efectos subletales se han descrito impactos sobre la tasa de ingesta y egestión de las larvas de peces (Karjaslainen et al. 2005). Así y todo, algunas especies, como el lenguado, siguieron presentando velígeras en sus estómagos, aún en los períodos de más pronunciadas floraciones algales.

En los ambientes estudiados, 6 taxones [el chafalote (*Raphiodon vulpinus*), el dorado (*Salminus maxillosus*), la tararira (*Hoplias* sp.), mojarra del género *Astianax* sp. y miembros de las familias Curimatidae y Briconidae] nunca predaron sobre *Limnoperna*. Si bien el análisis de materiales más amplios podría mostrar que ocasionalmente lo hacen (como lo hallado recientemente por Rossi, 2008, para *R. vulpinus*), en particular porque también se ha observado que comen cladóceros (Rossi, 1989; Mérigoux y Ponton, 1998; Ribeiro y Nuñez, 2008), estos peces claramente prefieren presas de mayor tamaño (Schütz y de Oliveira Nuñez, 2007; nuestros resultados) y, si predan sobre las velígeras, lo hacen muy esporádicamente.

Capítulo 3

Preferencia alimentaria de las larvas de peces: estudio de campo

3.1 Introducción

La alimentación selectiva puede ser definida como la diferencia entre el porcentaje de un ítem en la dieta y su disponibilidad en el ambiente (Eggers 1977; Lazzaro 1987; Giske y Salvanes 1995; Deudero y Morales-Nin 2001; Fiksen y Mackenzie 2002; Howe et al. 2008). El estudio de la selectividad alimentaria puede ser abordado en el marco de diferentes conceptos teóricos, como por ejemplo el Forrajeo Óptimo, o mediante modelos predictivos del comportamiento trófico de una especie (Schoener 1971; Stephens y Krebs 1986; Fryxell y Lundberg 1998; Manatunge y Asaeda, 1999; Abrams 2000). Estas teorías intentan explicar el desarrollo de procesos de selectividad como respuesta evolutiva o comportamental a las diferencias en la calidad alimentaria de las distintas presas, con la

finalidad de optimizar el éxito reproductivo del predador. En este sentido, la invasión de la Cuenca del Plata por parte de *Limnoperna*, con la consiguiente aparición repentina de una abundante fuente de alimento de fácil disponibilidad, plantea un marco conceptual de gran interés ya que elimina el componente evolutivo del proceso de selección de la dieta, permitiendo evaluar la flexibilidad comportamental de los predadores ante el nuevo escenario.

El objetivo del presente capítulo es evaluar cuantitativamente la selectividad de las larvas de peces hacia las velíferas de *Limnoperna* utilizando los datos de contenido estomacal y zooplancton recolectados en los ambientes estudiados.

3.2 Materiales y métodos

A partir de los valores de contenido estomacal y las proporciones de las distintas presas en el zooplancton (Capítulo 2), se estimó la selectividad alimentaria de las larvas más abundantes con contenido estomacal identificable. Los análisis están basados sobre las muestras de los ríos Paraná y Paraguay (octubre-noviembre de 2006), de las lagunas marginales asociadas al Paraná Inferior en la zona de San Nicolás (2004), y del embalse de Salto Grande (2005-2009).

Se utilizó un índice lineal (L_i) propuesto por Strauss (1979) definido como:

$$L_i = r_i - p_i$$

Donde:

r_i es la proporción del ítem i en el contenido estomacal

p_i es la proporción del mismo ítem en el ambiente

Este índice varía entre -1 (correspondiente a evasión absoluta) y 1 (preferencia máxima). Los valores cercanos a cero indicando comportamiento neutral. Aunque este índice es relativamente sencillo y de fácil interpretación, al igual que otros más complejos es susceptible a errores de muestreo, especialmente cuando el número de presas es bajo. Esta situación es frecuente en estudios de larvas de peces debido al reducido tamaño de sus estómagos; en consecuencia, para paliar este problema complementariamente se calculó otro índice, el propuesto por Pearre (1982), basado en el estimador estadístico Chi-cuadrado:

$$C = \pm \left[\frac{\left(|a_d \cdot b_e - a_e \cdot b_d| - \left(\frac{n}{2} \right) \right)^2}{(a \cdot b \cdot d \cdot e)} \right]^{1/2}$$

Donde:

$$a = a_d + a_e$$

$$b = b_e + b_d$$

$$d = a_d + b_d$$

$$e = a_e + b_e$$

$$n = a + b$$

a_d y a_e son el número de especímenes de la especie a en la dieta y el ambiente, respectivamente; b_d y b_e , representan la suma del resto de los ítem encontrados en la dieta y el ambiente respectivamente.

Este índice varía entre -1 y 1. Los valores significativamente diferentes de cero indican que el ítem en cuestión es preferido (valores positivos) o rechazado (valores negativos), mientras que los valores que no difieren significativamente de 0 indican selección neutral. Este índice tiene la ventaja de no ser afectado por la abundancia relativa de las presas menos frecuentes. Además, este índice permite estimar estadísticamente la significancia para cualquier tamaño de muestra (Pearre 1982; Lazzaro 1987), lo cual es particularmente importante cuando el número de presas en el contenido es escaso. En algunos casos valores no significativamente diferentes de cero podrían deberse a una baja potencia del método estadístico; en consecuencia, la significancia estadística fue evaluada mediante la prueba de χ^2 con corrección de continuidad de Yate (Pearre 1982; Zar 1999) solo en los casos donde la frecuencia esperada para una determinada presa era mayor a 5%.

3.3 Resultados

3.3.1 Canal principal de los ríos Paraná y Paraguay

De las nueve especies con velígeras en el contenido estomacal, para 4 los porcentajes medios de velígeras en el estómago fueron más altos que los mismos en el zooplancton (Fig. 16a). Estas especies fueron el bagre trompudo (*Iheringichthys labrosus*), lenguado (*Catathyridium jenynsi*), protolarvas de pimelodinos y el sábalo (*Prochilodus lineatus*) (Tabla 19 y Fig. 16b). Sin embargo, solo los miembros de la familia Pimelodidae, como *Iheringichthys labrosus*, y otras protolarvas de pimelodinos presentaron valores significativos (Chi cuadrado, test corregido por Yates 7.56, $p = 0.006$ y 5.75, $p = 0.001$ respectivamente). Los cladóceros fueron preferidos por 10 de las 13 especies analizadas (Fig. 16a), principalmente larvas de Characiformes y Siluriformes, así como Corvina (*Flia Scianidae*) y *Catathyridium Jenynsi* (Lenguado, Pleuronectiforme). Los Siluriformes, en particular pimelodinos, como el cucharón (*Sorubim lima*), bagre trompudo (*Iheringichthys labrosus*), bagres del género *Pimelodus* sp. y otros Pimelodidae no identificados tuvieron valores de selectividad positivos y significativos por los cladóceros (Fig. 16b). Por otro lado, las larvas de surubí (*Pseudoplatystoma* sp.), dorado (*Salminus maxillosus*) y chafalote (*Rhaphiodon vulpinus*) predaron preferentemente sobre otras larvas de peces, aun en sus estadios más tempranos de desarrollo, con valores de selectividad altos y significativos (Figs. 16a y 16b).

La selectividad alimentaria varió no solo entre especies, sino también en función de la oferta alimentaria a lo largo de las estaciones de muestreo (Tabla 20; Figs. 17 a y b). La proporción de velígeras en el contenido estomacal de las larvas recolectadas en casi todas las estaciones del río Paraná fue mayor que la registrada en el zooplancton para esos ambientes. Esto fue especialmente marcado en las estaciones de muestreo donde las velígeras eran dominantes en el zooplancton (estaciones 12 a 15, Fig. 17a), arrojando valores de selectividad positiva significativos (estaciones 12 y 15, Fig. 17b; test de Chi cuadrado corregido por Yates 183.0, $p < 0.001$ y 3.6, $p < 0.05$ respectivamente). En contraste, en el río Paraguay los ítems más abundantes en el contenido estomacal en función de su abundancia en el plancton fueron los cladóceros (Fig. 17), con valores de selectividad positivos y significativos en los 6 sitios de muestreo ubicados sobre este río. Las larvas de peces y los copépodos solo fueron proporcionalmente más abundantes en los estómagos que en el plancton en las estaciones 3 y 14, mientras que las larvas de quironómidos lo fueron en las estaciones 9, 11 y 15, en el río Paraná.

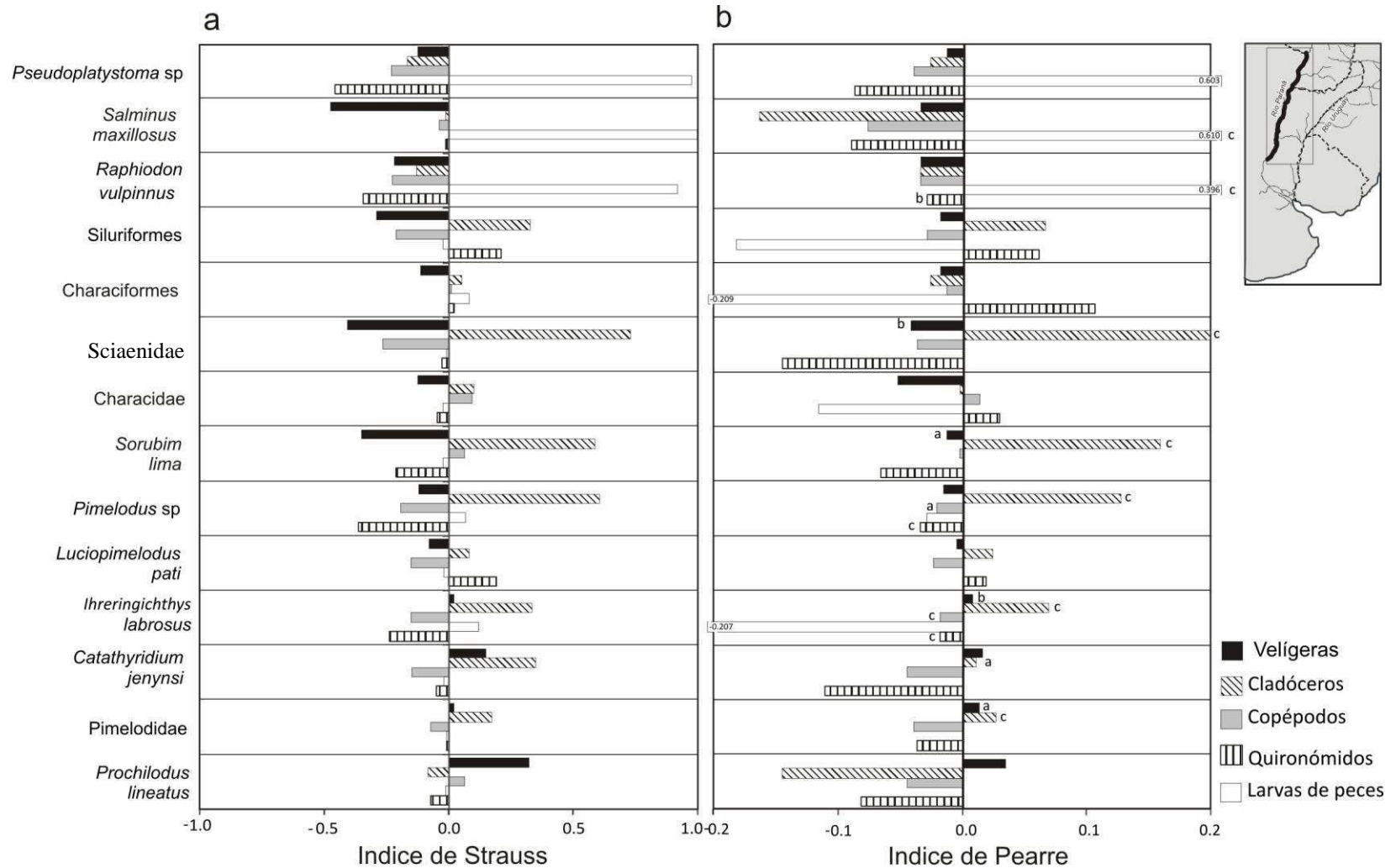


Fig. 16: Índices de selectividad según Strauss (a) y Pearre (b) de los ítems en el contenido estomacal de las larvas de peces colectadas en los ríos Paraná y Paraguay en octubre-noviembre 2005. Las letras indican diferencias significativas (test de chi cuadrado; a: $p < 0.05$, b: $p < 0.01$, c: $p < 0.001$).

Tabla 19: Número y proporción de las presas consumidas por las larvas de peces en el contenido estomacal y en el zooplancton en los ríos Paraná y Paraguay. Los datos del zooplancton corresponden a las muestras donde se halló el pez correspondiente solamente. El p de la prueba chi-cuadrado fue corregido por Yate.

	n	Composición del contenido estomacal n [%]					Zooplancton [%]				
		Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos	Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos
<i>Pseudoplatystoma</i> sp.	5	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	6 [100.0%]	0 [0.0%]	52 [12.4%]	70 [16.6%]	96 [22.8%]	10 [2.4%]	192 [45.7%]
<i>Salminus maxillosus</i>	7	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	7 [100.0%]	0 [0.0%]	436 [87.5%]	10 [2.1%]	40 [8.0%]	2 [0.6%]	9 [1.9%]
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	12	0 [0.0%]	1 [6.6%]	0 [0.0%]	14 [93.3%]	0 [0.0%]	54 [18.5%]	51 [17.6%]	66 [22.6%]	7 [2.5%]	113 [38.8%]
Siluriformes NI	9	0 [0.0%]	1 [33.3%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	2 [66.6%]	60 [29.2%]	36 [17.5%]	44 [21.4%]	4 [2.4%]	60 [29.4%]
Characiformes NI	5	1 [14.3%]	1 [14.3%]	2 [28.6%]	1 [14.3%]	2 [28.6%]	182 [42.1%]	54 [12.5%]	74 [17.2%]	6 [1.5%]	116 [26.7%]
Sciaenidae	4	0 [0.0%]	11 [100%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	87 [44.7%]	46 [23.6%]	56 [28.8%]	1 [0.7%]	4 [2.0%]
Flia. Characidae	5	0 [0.0%]	2 [11.7%]	5 [29.4%]	0 [0.0%]	10 [58.8%]	52 [12.4%]	70 [16.6%]	96 [22.8%]	10 [2.4%]	192 [45.7%]
<i>Sorubim lima</i>	8	0 [0.0%]	5 [62.5%]	3 [37.5%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	198 [55.2%]	38 [10.6%]	51 [14.3%]	5 [1.4%]	66 [18.4%]
<i>Pimelodus</i> sp.	11	1 [3.4%]	20 [68.9%]	1 [3.4%]	4 [13.8%]	3 [10.3%]	52 [12.4%]	70 [16.6%]	96 [22.8%]	10 [2.4%]	192 [45.7%]
<i>Luciopimelodus pati</i>	15	4 [23.5%]	6 [35.3%]	2 [11.8%]	0 [0.0%]	5 [29.4%]	48 [18.9%]	53 [20.7%]	59 [22.9%]	5 [2.2%]	91 [35.3%]
<i>Iheringichthys labrosus</i>	54	50 [34.7%]	63 [43.7%]	6 [4.2%]	17 [11.8%]	8 [5.5%]	110 [29.4%]	55 [14.7%]	76 [20.2%]	7 [2.0%]	125 [33.4%]
<i>Catathyridium jenynsi</i>	2	3 [75.0%]	1 [25.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	220 [76.7%]	22 [7.7%]	32 [11.2%]	2 [0.9%]	10 [3.5%]
Pimelodino	76	134 [70.9%]	42 [22.2%]	5 [2.6%]	0 [0.0%]	8 [4.2%]	328 [78.6%]	25 [6.1%]	35 [8.5%]	2 [0.5%]	26 [6.2%]
<i>Prochilodus lineatus</i>	7	5 [83.3%]	0 [0.0%]	1 [16.6%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	387 [85.0%]	17 [3.7%]	32 [7.1%]	2 [0.5%]	17 [3.7%]

Tabla 19 (continuación): Número y proporción de las presas consumidas por las larvas de peces en el contenido estomacal y en el zooplancton en los río Paraná y Paraguay. Los datos del zooplancton corresponden a las muestras donde se halló el pez correspondiente solamente. El p de la prueba chi-cuadrado fue corregido por Yate.

	Índice de selectividad					Chi cuadrado corregido por Yates [p]				
	Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos	Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos
<i>Pseudoplatystoma</i> sp.	-0.014	-0.026	-0.041	0.603	-0.088	0.08 [0.77]	0.29 [0.59]	0.7 [0.4]	0.59 [0.44]	3.3 [0.06]
<i>Salminus maxillosus</i>	-0.035	-0.164	-0.077	0.610	-0.089	3.64 [0.05]	2.76 [0.09]	0.19 [0.65]	614.09 [<0.001]	3.16 [0.07]
<i>Rhaphiodon vulpinus</i>	-0.035	-0.035	-0.036	0.396	-0.030	2.2 [0.13]	0.53 [0.46]	3.05 [0.08]	171.72 [<0.001]	7.63 [0.01]
Siluriformes NI	-0.020	0.065	-0.029	-0.182	0.059	0.21 [0.64]	0 [0.96]	0.03 [0.85]	2.69 [0.1]	0.59 [0.44]
Characiformes NI	-0.018	-0.028	-0.014	-0.209	0.104	0.76 [0.38]	0.12 [0.73]	0.19 [0.66]	1.65 [0.19]	0.03 [0.87]
Sciaenidae	-0.042	0.198	-0.037	-0.292	-0.145	6.63 [0.01]	27.04 [<0.001]	2.96 [0.08]	4.01 [0.04]	0.42 [0.51]
Flia. Characidae	-0.054	-0.002	0.012	-0.117	0.028	1.35 [0.24]	0.04 [0.84]	0.12 [0.73]	0.03 [0.85]	0.68 [0.41]
Sorubim Lima	-0.014	0.159	0.000	-0.233	-0.065	5.14 [0.02]	19.49 [<0.001]	2.52 [0.11]	1.84 [0.17]	0.52 [0.47]
<i>Pimelodus</i> sp.	-0.016	0.125	-0.023	-0.028	-0.034	1.68 [0.19]	45.4 [<0.001]	5.15 [0.02]	10.37 [0.0013]	12.42 [0.0]
<i>Luciopimelodus pati</i>	-0.005	0.022	-0.025	-0.207	0.018	0.03 [0.86]	1.26 [0.26]	0.54 [0.46]	0.05 [0.81]	0.04 [0.84]
<i>Iheringichthys labrosus</i>	0.008	0.068	-0.020	-0.060	-0.019	7.56 [0.006]	72.98 [<0.001]	11.97 [<0.001]	27.41 [<0.001]	26.42 [<0.001]
<i>Catathyridium jenynsi</i>	0.016	0.010	-0.046	-0.271	-0.111	1.04 [0.3]	0.79 [0.37]	0.39 [0.53]	11.43 [<0.001]	2.82 [0.09]
Pimelodino	0.013	0.027	-0.039	-0.333	-0.037	5.76 [0.01]	48.44 [<0.001]	3.46 [0.06]	0 [0.97]	0.01 [0.91]
<i>Prochilodus lineatus</i>	0.035	-0.145	-0.046	-0.432	-0.082	0.57 [0.44]	0.79 [0.37]	0.14 [0.71]	12.8 [<0.001]	0.79 [0.37]

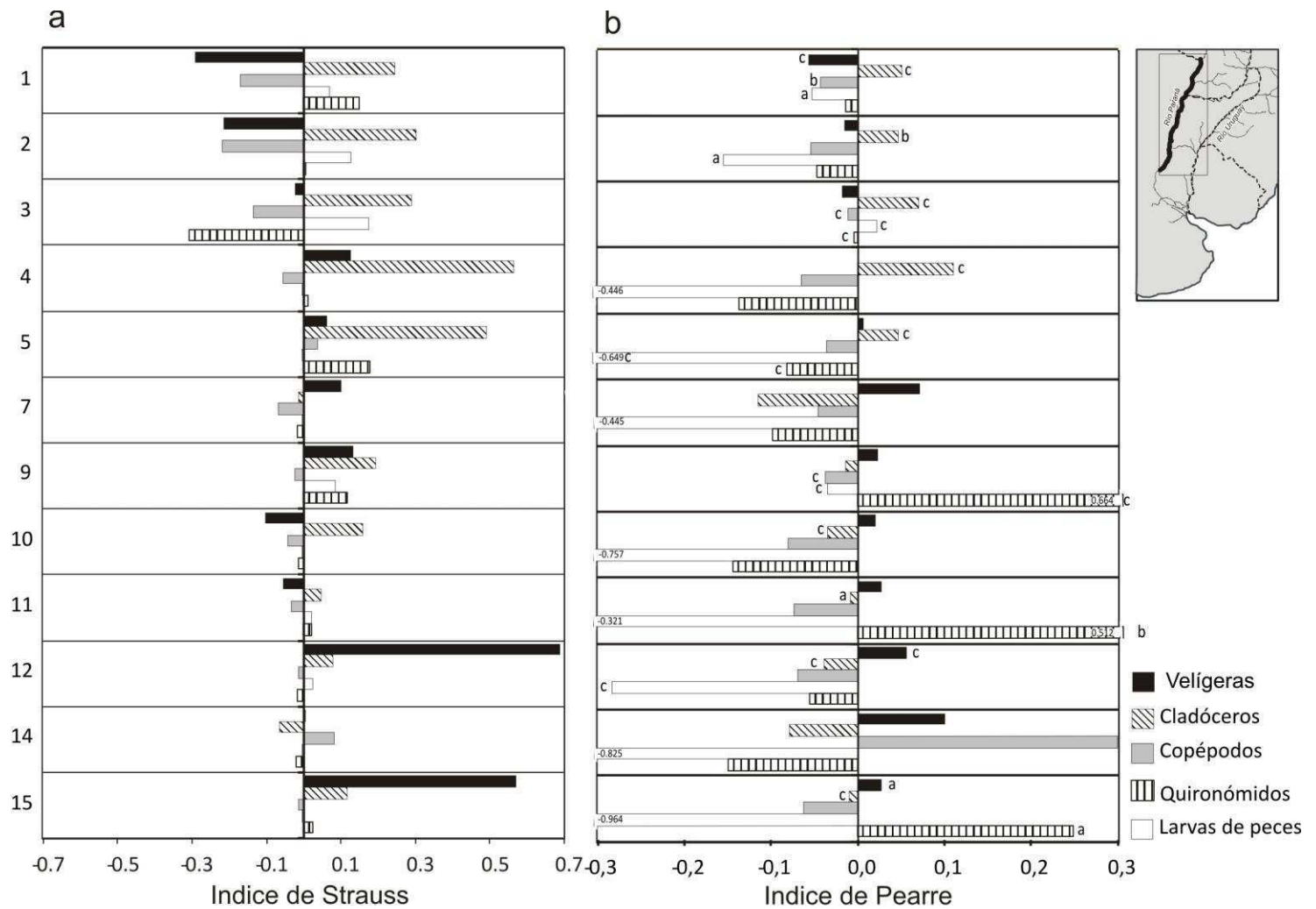


Fig. 17: Índices de selectividad según Strauss (a) y Pearre (b) de los ítems en el contenido estomacal de las especies colectadas en los ríos Paraná y Paraguay en octubre-noviembre 2005. Las letras indican diferencias significativas (test de chi cuadrado; a: $p < 0.05$, b: $p < 0.01$, c: $p < 0.001$).

Tabla 20: Número y proporción de las presas consumidas por las larvas de peces en el contenido estomacal y en el zooplancton en los ríos Paraná y Paraguay (datos por estación de muestreo). El p de la prueba chi-cuadrado fue corregido por Yate. En las estaciones 6, 8 y 13 la cantidad de larvas con alimento fue insuficiente para los cálculos.

	n	Composición del contenido estomacal n [%]					Zooplancton [%]				
		Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos	Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos
1	35	0 [0.0%]	19 [42.2%]	2 [4.4%]	4 [8.8%]	20 [44.4%]	60 [29.3%]	36 [17.6%]	44 [21.5%]	3.5 [1.7%]	60.5 [29.6%]
2	13	2 [10.0%]	12 [60.0%]	1 [5.0%]	3 [15.0%]	2 [10.0%]	40 [31.5%]	38 [29.9%]	34 [26.7%]	2.8 [2.3%]	12 [9.4%]
3	75	20 [10.2%]	90 [45.9%]	19 [9.6%]	37 [18.8%]	30 [15.3%]	52 [22.5%]	70 [16.8%]	96 [23.1%]	5 [1.2%]	192 [46.2%]
4	21	8 [24.2%]	23 [69.6%]	1 [3.0%]	0 [0.0%]	1 [3.0%]	40 [11.5%]	46 [13.2%]	30 [8.6%]	0.8 [0.2%]	6 [1.7%]
5	9	2 [18.1%]	6 [54.5%]	1 [9.0%]	0 [0.0%]	2 [18.1%]	116 [11.9%]	52 [5.3%]	52 [5.3%]	0.5 [0.05%]	4 [0.4%]
7	6	24 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	400 [90.0%]	6 [1.3%]	30 [6.7%]	0.4 [0.1%]	8 [1.8%]
9	19	19 [55.8%]	7 [20.5%]	1 [2.9%]	3 [8.8%]	4 [11.7%]	488 [42.4%]	14 [1.2%]	60 [5.2%]	2.4 [0.2%]	0 [0.0%]
10	3	32 [80.0%]	8 [20.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	528 [90.3%]	24 [4.1%]	24 [4.1%]	0.3 [0.1%]	8 [1.3%]
11	19	79 [88.7%]	6 [6.7%]	0 [0.0%]	2 [2.2%]	2 [2.2%]	544 [94.3%]	12 [2%]	20 [3.4%]	0.7 [0.1%]	0 [0.0%]
12	19	67 [89.3%]	6 [8.0%]	0 [0.0%]	2 [2.6%]	0 [0.0%]	304 [20.4%]	4 [0.2%]	20 [1.3%]	0.5 [0.1%]	28 [1.8%]
14	3	11 [91.6%]	0 [0.0%]	1 [8.3%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	168 [91.2%]	12 [6.5%]	0 [0.0%]	0.1 [0.1%]	4 [2.1%]
15	11	35 [85.3%]	5 [12.1%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	1 [2.4%]	640 [94.0%]	8 [1.1%]	32 [4.7%]	0.1 [0.1%]	0 [0.0%]

Tabla 20 (continuación): Número y proporción de las presas consumidas por las larvas de peces en el contenido estomacal y en el zooplancton en los río Paraná y Paraguay (datos por estación de muestreo). El p de la prueba chi-cuadrado fue corregido por Yate. En las estaciones 6, 8 y 13 la cantidad de larvas con alimento fue insuficiente para los cálculos.

	Índice de selectividad					Chi cuadrado corregido por Yates [p]				
	Velígeras	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos	Velígeras	Cladóceros	Copépodos	Larvas de peces	Insectos
1	-0.056	0.051	-0.043	-0.052	-0.014	15.87 [<0.001]	11.55 [<0.001]	6.09 [0.01]	3.71 [0.05]	3 [0.08]
2	-0.016	0.046	-0.054	-0.155	-0.047	2.93 [0.08]	5.69 [0.01]	3.39 [0.06]	4.19 [0.04]	0.11 [0.74]
3	-0.018	0.071	-0.011	0.022	-0.004	0.49 [0.48]	56.63 [<0.001]	14.87 [<0.001]	59.36 [<0.001]	53.83 [<0.001]
4	0.002	0.111	-0.065	-0.446	-0.137	3.34 [0.06]	60.85 [<0.001]	0.63 [0.42]	2.17 [0.14]	0.02 [0.88]
5	0.007	0.046	-0.036	-0.649	-0.081	0.03 [0.86]	39.06 [<0.001]	0.02 [0.9]	21.66 [<0.001]	31.18 [<0.001]
7	0.072	-0.115	-0.046	-0.455	-0.099	1.59 [0.2]	0.13 [0.72]	0.79 [0.37]	-	0.02 [0.88]
9	0.023	-0.013	-0.037	-0.035	0.664	1.91 [0.16]	60.38 [<0.001]	0.04 [0.84]	39.91 [<0.001]	102.97 [<0.001]
10	0.020	-0.035	-0.080	-0.757	-0.144	3.35 [0.06]	16.3 [<0.001]	0.78 [0.37]	-	0 [0.98]
11	0.028	-0.009	-0.074	-0.321	0.512	3.03 [0.08]	4.72 [0.02]	2.1 [0.14]	3.49 [0.06]	6.58 [0.01]
12	0.056	-0.039	-0.069	-0.284	-0.056	182.99 [<0.001]	55.4 [<0.001]	0.24 [0.62]	13.42 [<0.001]	0.29 [0.58]
14	0.101	-0.078	0.498	-0.825	-0.150	0.24 [0.62]	0.09 [0.77]	3.37 [0.06]	-	0.29 [0.59]
15	0.027	-0.010	-0.063	-0.964	0.248	3.6 [0.05]	20.66 [<0.001]	1.06 [0.3]	-	3.67 [0.05]

3.3.2 San Nicolás

En líneas generales, para los peces más abundantes los porcentajes de velíferas en el contenido estomacal fueron más altas que en el plancton (Tabla 21; Fig. 18a). Los valores de selectividad más altos y significativos se dieron en las larvas de las bogas (Flia. Anostomidae), sábalos (*P. lineatus*), y otros Characiformes no identificados (Fig. 18b). Por otra parte, aunque los cladóceros eran abundantes en la dieta, su presencia en el contenido estomacal fue proporcionalmente menor que en el plancton, dando como resultados valores negativos de selectividad. Presas menos abundantes, como los copépodos, solo fueron seleccionadas por larvas más avanzadas, como mesolarvas y metalarvas de bagres del género *Pimelodus*.

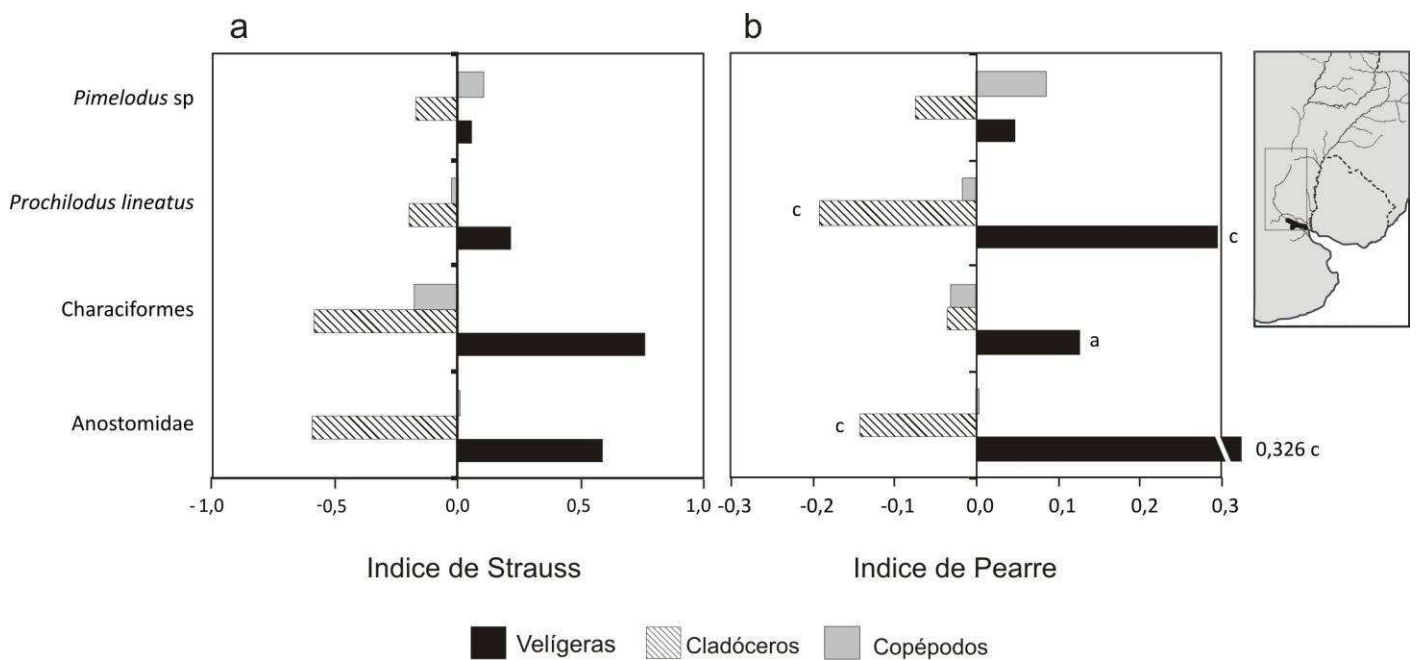


Fig. 18. Índices de selectividad según Strauss (a) y Pearre (b) de los distintos ítems consumidos por las larvas de peces colectadas en las lagunas de San Nicolás. Las letras indican significancia de acuerdo al test de chi cuadrado, a: $p < 0.05$, b: $p < 0.01$, c: $p < 0.001$.

Tabla 21: Número y proporción de las presas consumidas por las larvas de peces en el contenido estomacal y en el zooplancton en las lagunas San Nicolás. Los datos del zooplancton corresponden a las muestras donde se halló el pez correspondiente solamente. El p de la prueba chi-cuadrado fue corregido por Yate.

	Contenido estomacal [%]			Zooplancton [%]			Índice de selectividad			Chi cuadrado corregido por Yates [p]			
	n	Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Velíferas	Cladóceros	Copépodos
<i>Prochilodus lineatus</i>	39	36 [25.53%]	96 [68.08%]	9 [6.38%]	35 [3.84%]	803 [87.53%]	79 [8.61%]	0.294	-0.177	-0.017	88.61 [<0.001]	34.82 [<0.001]	0.53 [0.4655]
Flia Anostomidae	6	8 [66%]	2 [16%]	2 [16%]	30 [4.54%]	522 [77.49%]	121 [17.96%]	0.326	-0.149	0.001	61.17 [<0.001]	17.98 [<0.001]	0.14 [0.7067]
Flia Characidae	3	3 [100%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	140 [24.27%]	336 [58.38%]	100 [17.34%]	0.126	-0.036	-0.031	5.59 [0.0181]	0.49 [0.4826]	0 [0.9789]
<i>Pimelodus</i> spp.	6	18 [42.85%]	15 [35.71%]	9 [21.42%]	192 [36.99%]	271 [52.34%]	55 [10.66%]	0.032	-0.074	0.089	0.35 [0.5556]	3.69 [0.0547]	3.5 [0.0613]

3.3.3 Embalse Salto Grande

En función de su disponibilidad en el plancton, los cladóceros fueron el ítem mejor representado en la dieta de las larvas de peces, arrojando valores de selectividad positivos para todas las especies analizadas (Fig. 19a). También el índice de Pearre mostró en todos los casos valores positivos, 7 de los cuales fueron significativamente diferentes de cero, con $p < 0.001$ (Fig. 19b; tabla 22). Las velíferas fueron el segundo ítem en términos de preferencia, con valores algo mayores en el contenido que en el ambiente para tres grupos: lenguado (*Catathyridium jenynsi*), flia Pimelodidae, y protolarvas de Siluriformes. Para los Siluriformes y las larvas de lenguado los índices fueron significativamente diferentes de cero con un $p < 0.001$ y < 0.01 , respectivamente. Los copépodos y rotíferos nunca fueron seleccionados positivamente.

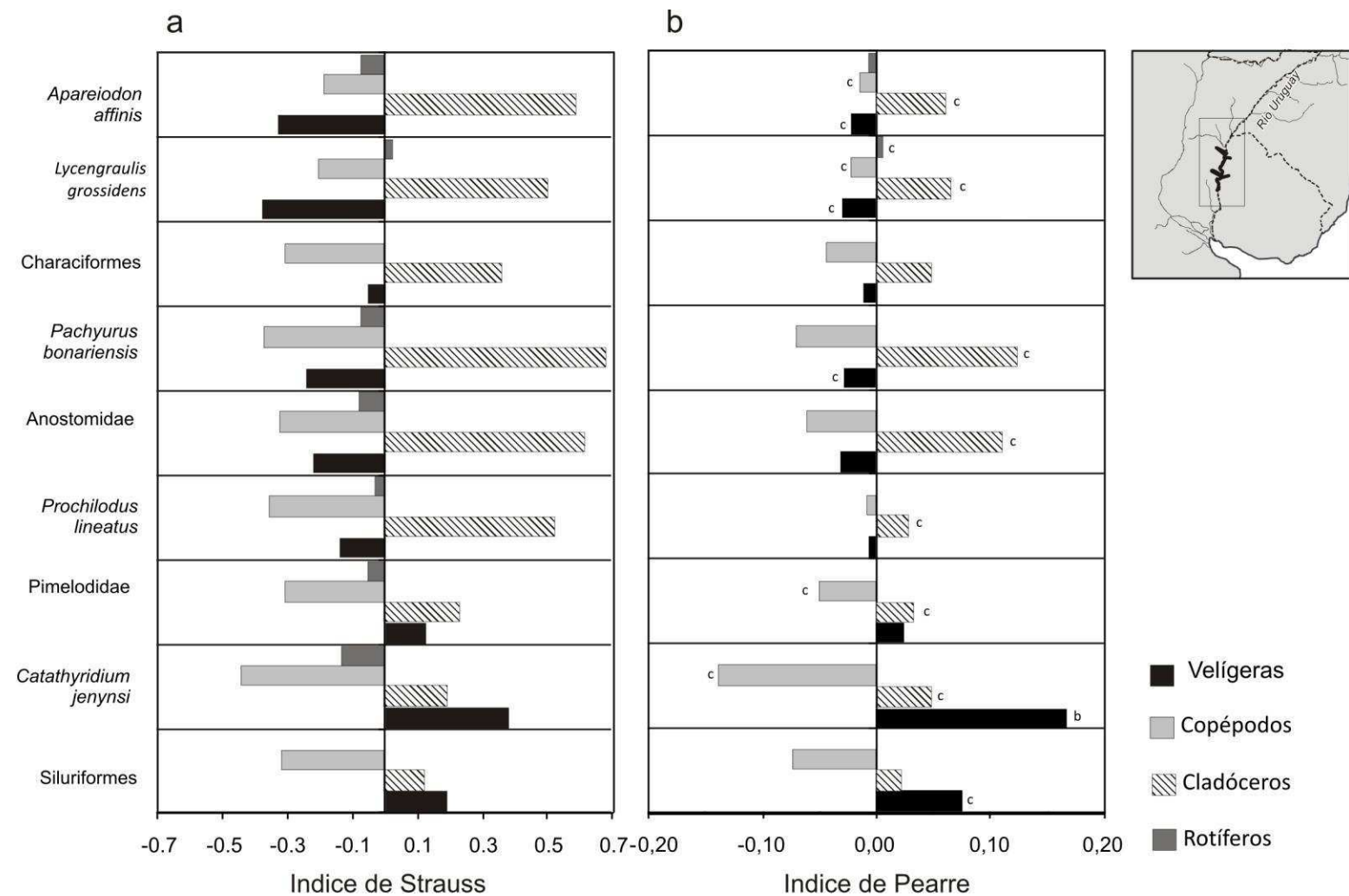


Fig. 19: Índices de selectividad según Strauss (a) y Pearre (b) de los ítems en el contenido estomacal de las larvas de peces colectadas en el embalse Salto Grande en el periodo 2005-2009. Las letras indican significancia de acuerdo al test de chi cuadrado, a: $p < 0.05$, b: $p < 0.01$, c: $p < 0.001$.

Tabla 22: Número y Proporciones de presas en contenido estomacal y en el zooplancton en el embalse de Salto Grande. Los datos del zooplancton corresponden a las muestras donde se halló el pez correspondiente solamente. Índices de selectividad de Pearre (1982); p corregido por Yate.

	n	Contenido estomacal [%]				Zooplancton [%]			
		Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Rotíferos	Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Rotíferos
<i>Apareiodon affinis</i>	34	8 [13.6%]	52 [73.0%]	4 [7.9%]	4 [5.4%]	729 [46.8%]	215 [13.8%]	400 [26.4%]	212 [12.9%]
<i>Lycengraulis grossidens</i>	54	3 [1.8%]	54 [68.8%]	6 [8.0%]	31 [21.3%]	599 [39.7%]	211 [18.3%]	328 [28.4%]	277 [18.6%]
Characiformes	6	1 [4.2%]	9 [95.8%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	37 [9.4%]	258 [59.8%]	125 [30.7%]	0 [0.0%]
<i>Pachyurus bonariensis</i>	20	1 [5.0%]	26 [88.3%]	4 [6.6%]	0 [0.0%]	353 [29.3%]	124 [19.8%]	254 [43.5%]	81 [7.3%]
Flia Anostomidae	5	0 [0.0%]	10 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	159 [21.9%]	220 [38.3%]	160 [32.1%]	96 [7.6%]
<i>Prochilodus lineatus</i>	4	0 [0.0%]	5 [100.0%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	356 [32.1%]	172 [17.1%]	464 [47.8%]	44 [2.9%]
Flia Pimelodidae	36	91 [46.5%]	92 [52.6%]	3 [0.9%]	0 [0.0%]	569 [34.0%]	344 [29.5%]	375 [31.4%]	28 [5.1%]
<i>Catathyridium jenynsi</i>	20	34 [60.4%]	24 [39.6%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	204 [22.0%]	62 [20.3%]	125 [44.3%]	168 [13.4%]
Siluriformes	3	5 [27.7%]	5 [72.2%]	0 [0.0%]	0 [0.0%]	21 [8.5%]	276 [59.7%]	105 [31.8%]	0 [0.0%]

Tabla 22 (continuación): Número y Proporciones de presas en contenido estomacal y en el zooplancton en el embalse de Salto Grande. Los datos del zooplancton corresponden a las muestras donde se halló el pez correspondiente solamente. Índices de selectividad de Pearre (1982); p corregido por Yate.

	Índice de selectividad				Chi cuadrado corregido por Yates [p]			
	Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Rotíferos	Velíferas	Cladóceros	Copépodos	Rotíferos
<i>Apareiodon affinis</i>	-0.0232	0.0598	-0.0146	-0.0065	27.79 [<0.001]	197.69 [<0.001]	11.38 [<0.001]	2.32 [0.12]
<i>Lycengraulis grossidens</i>	-0.0295	0.0648	-0.0223	0.0058	50.56 [<0.001]	119.56 [<0.001]	11.93 [<0.001]	11.46 [<0.001]
Characiformes	-0.0108	0.0477	-0.0435	0.0000	0.19 [0.66]	2.31 [0.12]	2.89 [0.08]	-
<i>Pachyurus bonariensis</i>	-0.0290	0.1228	-0.0698	0.0000	15.37 [<0.001]	111.72 [<0.001]	2.58 [0.1]	1.98 [0.15]
Flia Anostomidae	-0.0317	0.1108	-0.0599	0.0000	2.12 [0.14]	15.56 [<0.001]	2.15 [0.14]	0.78 [0.37]
<i>Prochilodus lineatus</i>	-0.0236	0.0768	-0.0354	0.0000	1.31 [0.25]	18.97 [<0.001]	2.43 [0.11]	0.41 [0.52]
Flia Pimelodidae	0.0243	0.0325	-0.0497	0.0000	2.54 [0.11]	44.05 [<0.001]	60.14 [<0.001]	2.89 [0.08]
<i>Catathyridium jenynsi</i>	0.1668	0.0489	-0.1373	0.0000	9.9 [0.002]	37.92 [<0.001]	15 [<0.001]	22.35 [<0.001]
Siluriformes	0.0760	0.0218	-0.0725	0.0000	25.95 [<0.001]	0.8 [0.37]	2.26 [0.13]	-

3.4 Discusión

Los resultados expuestos indican que las velígeras de *Limnoperna fortunei* fueron preferidas por varias de las larvas de peces más abundantes en la cuenca del Río de la Plata, en especial por los estadios protolarvales. Estas especies incluyeron protolarvas de pimelodinos, particularmente de bagre trompudo (*Iheringichthys labrosus*), bagres del género *Pimelodus* sp., de sábalo (*Prochilodus lineatus*) y de lenguado (*Catathyridium jenynsis*). Todas estas especies, así como la mayoría de las restantes analizadas, mostraron también una marcada preferencia por los cladóceros, confirmando de esta manera los resultados de estudios previos a la invasión del área por parte del *Limnoperna* (Rossi 1989, 1992, 2001; Ponton y Mérigoux 2001; Santin et al. 2005; Makrakis et al. 2005, Ribeiro y Nuñez 2008). Nuestros datos sugieren que, a partir de la invasión, tanto el consumo neto como la selectividad hacia los cladóceros disminuyen debido a la incorporación de las velígeras en la dieta de las larvas de peces.

La predación selectiva sobre velígeras y cladóceros fue característica del canal principal de los ríos Paraná y Paraguay. Casi todas las especies recolectadas en estos ambientes mostraron una preferencia marcada por los cladóceros, y tres de ellas (bagre trompudo - *Iheringichthys labrosus*; lenguado - *Catathyridium jenynsi*; y protolarvas de Pimelodinae) también predaron selectivamente sobre las velígeras (Fig. 16). Cabe destacar que los pimelodinos podrían incluir varias especies diferentes, no identificables en estos estadios tempranos de desarrollo (e.g., *Pimelodus albicans*, *P. maculatus*, *Parapimelodus valenciennis*, *Luciopimelodus pati*, *I. labrosus*, entre otras). El sábalo (*Prochilodus lineatus*) predó selectivamente sobre las velígeras pero no sobre los cladóceros, aunque la cantidad de registros de esta especie fue muy baja ($n=7$, Tabla 19) y los valores de selectividad calculados resultaron no significativos. En concordancia con su conocida predilección por una dieta piscívora, aún desde etapas larvales muy tempranas (Rossi, 1989; Mérigoux y Ponton, 1998; Ribeiro y Nuñez, 2008; Rossi 2008), el dorado (*Salminus maxillosus*), el chafalote (*Rhaphiodon vulpinus*) y el surubí (*Pseudoplatystoma* sp), se caracterizaron por una marcada preferencia por consumir otras larvas de peces.

El análisis del gradiente de selectividad a lo largo del eje potámico Paraná-Paraguay indica que la selectividad positiva hacia las velígeras es característica del río Paraná, mientras que en el Paraguay los cladóceros son dominantes en la dieta (Fig. 17). Dada la similitud en la composición de la fauna íctica de ambos ríos, este cambio en la selectividad parecería estar vinculado con cambios en la oferta de alimento. El aumento en la frecuencia relativa de las velígeras en el río Paraná con respecto al Paraguay confirma esta suposición (Tabla 14). Es bien sabido que la densidad de las presas juega un rol central en la selectividad de los predadores

pues aumenta la tasa de encuentro predador-presa en forma directamente proporcional (Confer et al. 1991; Deudero y Morales-Nin, 2001; Graeb et al. 2004; Fulford et al. 2006).

En las lagunas marginales del río Paraná las velíferas fueron seleccionadas positivamente sobre los cladóceros y copépodos, los otros dos principales ítems presa (Fig. 20). La proporción media de velíferas:cladóceros:copépodos para todas las muestras de zooplancton fue de 1:21:3, mientras que en el contenido estomacal de las larvas fue de 1:3:1. En particular, especies como *P. lineatus*, *Pimelodus* sp., miembros de la Flia Anostomidae, así como otros Characiformes, evidenciaron claras preferencias por las velíferas, aun en condiciones de baja concentración de larvas de *Limnoperna* (Fig. 18). Esta preferencia por la velíferas se debe, probablemente, a su menor capacidad de natación y de evasión de los predadores. A diferencia de los observado en el canal principal, *P. lineatus* y las larvas de anostómidos mostraron valores significativos de selectividad hacia las velíferas. Probablemente el aumento de la actividad trófica, y consecuentemente de larvas de estas especies con contenido estomacal, permitió alcanzar un número de muestras adecuado para mostrar lo que en otros ambientes era solo una tendencia.

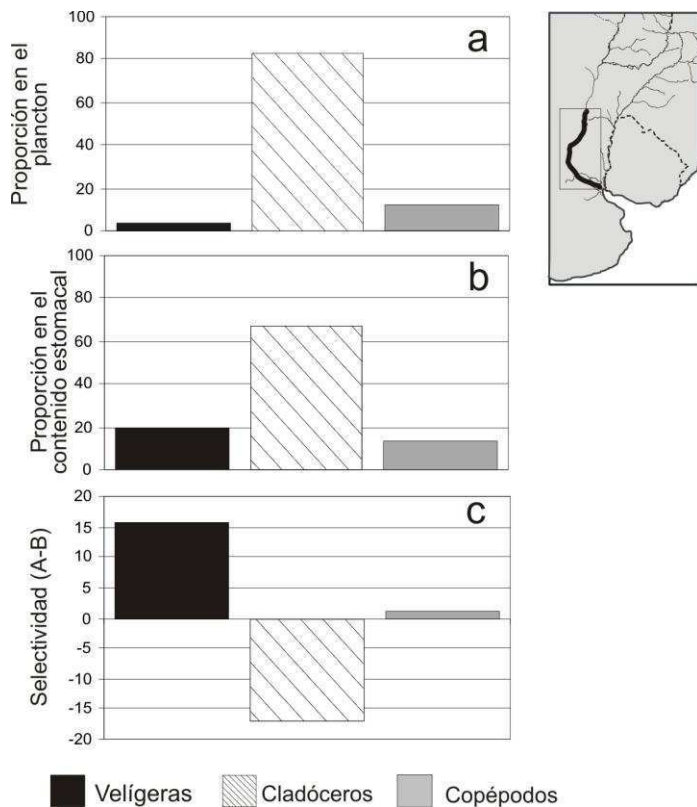


Fig. 20. Proporciones medias de los ítems alimenticios más importantes en el plancton (A) y en el contenido estomacal de las larvas de peces (B), y selectividad promedio calculada en base a estos porcentajes.

En el embalse de Salto Grande, en líneas generales la composición de la dieta reflejó la composición del zooplancton, aunque también se observaron desviaciones indicativas de selectividad con respecto a algunas de las presas. El ítem alimenticio más abundante, los cladóceros, fue el preferido por todas las especies con actividad alimentaria, hallándose en los estómagos en proporciones significativamente mayores a las registradas en el plancton (Fig. 19). El segundo ítem preferido fueron las velíferas, mostrando proporciones más altas en el contenido que en el zooplancton en larvas de lenguado (*Catathyridium jenynsi*) y protolarvas de pimelodinos o Siluriformes. Estos datos confirman lo observado en los ríos Paraná y Paraguay, donde las mismas especies presentaron altos valores de selectividad positiva hacia las velíferas.

La alimentación selectiva en este tipo de predadores incluye varias etapas: detección de la presa, persecución, captura, retención e ingestión, y digestión. Numerosos factores, tanto ambientales como intrínsecos de la presa y del predador, modulan la preferencia alimentaria (Lazzaro, 1987). Uno de estos factores es la densidad de presas; se ha observado que densidades bajas pueden determinar una alimentación no selectiva, pero al aumentar desencadenan procesos de selectividad positiva (Pyke, 1984; Dou et al. 2000; Islam y Tanaka, 2009). Este puede ser el factor desencadenante por ejemplo del cambio de selectividad entre los ríos Paraguay, con bajas concentraciones de velíferas, y Paraná, con concentraciones altas. En este sentido parece innecesaria la existencia previa de procesos de coevolución específicos para desencadenar la alimentación selectiva entre un predador y una presa determinada. De hecho, existen evidencias de preferencia de peces planctófagos hacia larvas de bivalvos sobre otros organismos planctónicos, en especial crustáceos (Lehtiniemi et al. 2007; Pepin y Penney 1997; Harding 1999), así como también de la incorporación y consumo selectivo de ítems planctónicos exóticos por larvas de peces (Mills et al. 1992; Coulas et al. 1998; MacIssac et al. 1999).

Parte II

Capítulo 4

Evaluación experimental de la selección de presas por larvas de *Prochilodus lineatus*: plancton nativo versus velígeras de un bivalvo introducido, *Limnoperna fortunei*

4.1 Introducción

El bivalvo mitflido *Limnoperna fortunei* (Dunker 1857), introducido en la cuenca de Río de la Plata alrededor de 1990, se ha registrado como un importante ítem presa para 17 especies de peces adultos y al menos 18 en sus estadios larvales, incluyendo algunas de las más importantes, tanto ecológica como económicamente (Boltovskoy et al. 2006; Cantanhêde et al. 2008; Primera Parte de esta tesis). Algunas de estas, como las larvas de *Prochilodus lineatus* (Sábalo), *Pseudoplatystoma* spp. (Surubí), *Sorubim lima* (Cucharón), y *Iheringichthys labrosus* (Bagre trompudo) se alimentan de velígeras de *L. fortunei* (Rossi 2008; esta Tesis), mientras que otras como *Micropogonias furnieri* (corvina rubia) y *Potamotrygon brachyura* (raya) se alimentan de mejillones adultos (López Armengol y Casciotta 1998; Montalto et al. 1999; García y Protogino, 2005). Más aun, varias especies (por ejemplo: *Leporinus obtusidens* y *Schizodon borellii* - boga, *Pterodoras granulosus* - armado, *Pimelodus maculatus* - bagre amarillo, *P. albicans* - bagre blanco) se alimentaron de velígeras planctónicas durante su etapa larval y de mejillones sésiles cuando llegan a adultos (Boltovskoy y Cataldo, 1999; Montalto et

al. 1999; Penchaszadeh et al. 2000; esta Tesis). En algunas especies la alimentación a expensas de velíferas de *Limnoperla* representa hasta el 100% del contenido estomacal (*P. lineatus*), y en varias (*P. lineatus*, *Catathyridium jeninsy* y otros Anostomidae y Pimelodidae) la selectividad hacia las velíferas es alta y muy significativa. (Ver Primera Parte de este trabajo).

Estos resultados de las observaciones de campo sugirieron la conveniencia de analizar en mayor detalle el comportamiento alimentario de algunas especies, en particular aquéllas para las cuales la cantidad de registros fue baja en las muestras de plancton y no permitió cubrir adecuadamente todos los estadios de desarrollo. Para este propósito se eligió el sábalo, *Prochilodus lineatus*, por ser la especie más importante del sistema en términos de biomasa en la cuenca del Río de la Plata (Quirós y Cuch 1989; Sverlij et al. 1993), y porque en los registros de campo solamente se recolectaron sus estadios más tempranos - las protolarvas.

Para evaluar la importancia de las velíferas como alimento de las larvas de *P. lineatus*, se llevó a cabo un estudio de laboratorio con varios estadios de desarrollo de esta especie, alimentadas con distintas concentraciones de velíferas y zooplancton natural. Los objetivos de este trabajo fueron: (1) evaluar experimentalmente la importancia de las velíferas de *L. fortunei* en la dieta de las larvas de *P. lineatus*; (2) testear la selectividad de las larvas de *P. lineatus* hacia presas nativas vs. introducidas; y (3) analizar los cambios en la selectividad en función del desarrollo larval y variaciones en la concentración de velíferas.

4.2 Materiales y métodos

Los experimentos de selectividad fueron realizados durante la temporada reproductiva 2006-2007 de *Prochilodus lineatus* (diciembre a enero). Las larvas de sábalo fueron recolectadas el 27 de diciembre de 2006 en el río Paraná Inferior, en cercanías de la ciudad de Zarate (34° 6'11.39"S - 59° 0'25.06"O), con una red de plancton cónica de 0.35 m de diámetro, 1 m de largo y malla de 300 µm. Las larvas fueron transportadas dentro de las 3 horas al laboratorio y transferidas a acuarios de 50 L ubicados en una cámara a temperatura constante 22±1°C (la temperatura del agua al momento de recolectar las larvas fue de 21-22°C), iluminación natural, suavemente aireados (la concentración de oxígeno fue verificada diariamente y mantenida a 80-90% de saturación), y alimentadas diariamente con *Artemia persimilis*. La mitad del volumen de los acuarios fue reemplazada diariamente con agua declorada en idénticas condiciones de temperatura y aireación.

El zooplancton fue recolectado el mismo día de cada experimento de selectividad (2, 9 y 17 de enero) en el estuario del Río de la Plata, en las cercanías de ciudad de Buenos Aires (34°32'50.26"S - 58°25'48.55"O) con una red de zooplancton cónica de 0.35 m de diámetro, 1 m de longitud, malla de 25 μm , y transportado dentro de los 30 minutos al laboratorio. En el momento en que se tomaron las muestras de zooplancton la temperatura del agua fluctuó entre 23 y 25°C. Una fracción de la muestra fue conservada a -20°C para ulteriores determinaciones de biomasa (ver más adelante), y el remanente fue mantenido a 22±1°C hasta ser procesado y utilizado en los experimentos.

Se realizó un total de 45 experiencias, con una larva de sábalo cada una: 9 tratamientos experimentales (3 estadios de desarrollo de peces, cada uno con tres diferentes concentraciones de velígeras) con 5 réplicas cada uno. Los estadios de desarrollo utilizados fueron: protolarvas (sin radios en aletas pectorales, aprox. 10 días de edad, largo medio 7.7 mm), mesolarvas (con al menos un radio en aletas pectorales, aprox. 17 días y largo medio 10.0 mm), y metalarvas (con desarrollo completo de los radios en aletas impares, 25 días de edad y largo medio de 13.1 mm) (cf. Snyder, 1976). Cada experimento consistió en alimentar las larvas de peces con zooplancton natural con diferentes concentraciones de velígeras de *L. fortunei* (Tabla 23): “Alta” donde la proporción de velígeras fue artificialmente incrementada (densidad aprox. = 0.09 ind. ml^{-1} ; ver más abajo); “Media” donde la concentración natural de velígeras no fue modificada (típicamente 0.06 ind. ml^{-1}), y “Baja” donde la concentración de velígeras fue artificialmente disminuida (densidad aprox. = 0.02 ind. ml^{-1}). Las densidades absolutas de los ítems presa estuvieron dentro de los rangos usuales para el río Paraná (Boltovskoy y Cataldo 1999; Cataldo y Boltovskoy 2000).

El zooplancton para los tratamientos con concentración de velígeras “Alta” y “Baja” fue procesado vertiendo el concentrado de la muestra recolectada en cilindros plásticos oscuros (50 cm de largo, 3 cm de diámetro) iluminado desde la parte superior. Debido a las diferentes capacidades de natación y comportamientos foto- y geotrópicos de las velígeras y crustáceos, la mayoría de las velígeras tienden a asentarse en el fondo de las columnas, mientras que los cladóceros y copépodos migran hacia la porción superior. Luego de 15 min la mitad superior de la columna de agua fue separada de la inferior, obteniendo así dos muestras con diferentes concentraciones de larvas de *Limnopena* (Tabla 23). Las dos fracciones, más una de la muestra sin procesar (Media), fueron luego subdivididas 4 veces con ayuda de un fraccionador de zooplancton tipo Folsom para obtener 8 fracciones equivalentes. De éstas, 5 fueron usadas en las réplicas de cada tratamiento, y cada una de las restantes tres fracciones fueron a su vez sub-

fraccionadas en partes iguales. Una de estas sub-fracciones fue fijada en formol a 4% y utilizada para el conteo de las diferentes presas y estimación de la concentración inicial de alimento, mientras que la otra fue conservada a -20°C para determinar posteriormente el peso seco libre de cenizas de las presas.

Tabla 23. Densidad de presas para los tratamientos de “Alta”, “Media” y “Baja” concentración de velígeras usados en los experimentos de alimentación de *P. lineatus* (valores medios de las cámaras quintuplicadas). El P corresponde al ANOVA de las diferencias ente dietas para cada categoría de ítem presa. DE denota desviación estándar.

	Tamaño medio [rango] (mm)	Concentración (ind. l ⁻¹) ± 1 DE			P
		Alta	Media	Baja	
Protolarvas					
Velígeras	0.09 [0.07-0.18]	78.0±10.7	57.6±9.3	13.6±5	<0.001
Cladóceros pequeños	0.26 [0.05-0.34]	11.2±4.3	8.8±2.0	14±4.3	0.292
Cladóceros medianos	0.39 [0.35-0.44]	18.8±6.0	9.6±2.0	16.6±6.7	0.188
Copepoditos	0.19 [0.26-0.40]	16.4±4.0	17.6±4.5	20.8±5.3	0.746
Cladóceros y copépodos grandes	0.82 [0.45-1.57]	35.2±6.7	45.6±9.0	51.2±9.6	0.229
Total		159.6±28	139.2±28.1	116.2±39.1	0.326
Mesolarvas					
Velígeras	0.09 [0.07-0.18]	109.6±15	81.4±12.0	38.0±7.3	<0.001
Cladóceros pequeños	0.26 [0.05-0.34]	1.2±0.2	13.0±3.7	1.6±1.0	0.089
Cladóceros medianos	0.39 [0.35-0.44]	5.2±0.4	14.8±3.0	5.0±2.7	0.178
Copepoditos	0.19 [0.26-0.40]	19.2±3.0	16.2±4.0	38.4±10.3	0.146
Cladóceros y copépodos grandes	0.80 [0.45-1.57]	6.2±1.1	7.8±0.2	9.8±4.2	0.435
Total		141.4±23.3	133.2±29.6	92.8±32.1	0.218
Metalarvas					
Velígeras	0.08 [0.07-0.18]	80.0±13	53.6±17.1	17.6±6.5	<0.001
Cladóceros pequeños	0.27 [0.05-0.34]	8.0±1.0	4.8±2.0	20.0±8.4	0.125
Cladóceros medianos	0.39 [0.35-0.44]	10.4±1.0	19.2±5.0	17.6±5.2	0.275
Copepoditos	0.19 [0.26-0.40]	30.4±1.5	57.6±13	34.4±4.6	0.151
Cladóceros y copépodos grandes	0.85 [0.45-1.44]	28.8±4.3	31.2±11.0	29.6±3.5	0.962
Total		157.6±31.2	166.4±31.1	119.2±25.6	0.213

La composición inicial del zooplancton recolectado para los experimentos de selectividad fue similar en las distintas fechas de recolección. Los componentes numéricamente dominantes fueron velígeras de *L. fortunei*, copépodos calanoideos (*Boeckella bergi*, *Notodiaptomus* sp., *Argyrodiaptomus* sp.), copepoditos, y cladóceros (*Diaphanosoma birgei*, *Moina micrura*, *Bosmina longirostris*, *Ceriodaphnia* sp.). La mayor parte (>90%) del zooplancton suministrado a las larvas de peces fue de pequeño tamaño (menor que 0.7 mm); los organismos más grandes estuvieron representados mayormente por copépodos y algunos cladóceros de gran tamaño, aunque ninguno de estos fue encontrado en el contenido estomacal de las larvas de sábalo. En promedio, en la dieta “Baja” las velígeras representaron el 12-41% de las presas, en la “Media” el 32-60%, y en la “Alta” el 49-78%. El alimento suministrado a las mesolarvas fue más rico en velígeras y el de las protolarvas más rico en cladóceros, debido a la alta concentración de estos organismos en el río los días de la toma de las muestras correspondientes. A pesar de estas diferencias, en todos los casos el fraccionamiento selectivo permitió suministrar a cada estadio de desarrollo dietas con concentraciones de velígeras significativamente diferentes (ANOVA, $p < 0.01$; Tabla 23).

Para cada tratamiento, 5 larvas de *P. lineatus* del mismo estadio de desarrollo fueron elegidas al azar, hambreadas durante 24 hrs, y usadas en los experimentos de selectividad. Estos experimentos fueron conducidos a 22°C, en recipientes plásticos de 1.5 L con 1 L de agua corriente dechlorada, utilizando una larva de sábalo por recipiente y 5 réplicas por dieta. Los recipientes fueron iluminados con una fuente difusa y desde todos los ángulos, incluidos el lado superior e inferior. Las presas no mostraron una tendencia a acumularse ni en la superficie (crustáceos) ni en el fondo (velígeras) de los recipientes. Durante una hora se permitió a las larvas alimentarse del zooplancton, al cabo de la cual la experiencia era detenida agregando al recipiente 50 ml de formaldehído. El largo total y diámetro de la boca de las larvas de peces fue medido y el contenido estomacal analizado bajo microscopio estereoscópico con ocular micrométrico. Los diferentes ítems del zooplancton y las presas encontradas en el contenido estomacal fueron identificados, contados y medidos. Las presas fueron clasificados en 5 categorías: velígeras de *L. fortunei* (0.09-0.20 mm), pequeños cladóceros + nauplii (0.05-0.34 mm), copepoditos (0.20-0.40 mm), cladóceros de tamaño medio (0.35-0.44 mm), y cladóceros y copépodos grandes (0.45-0.66 mm). A pesar las superposiciones de tamaño, los copepoditos fueron considerados separadamente de los cladóceros debido a su mayor capacidad de natación y escape a los predadores (ver debajo). Los organismos más pequeños, tales como rotíferos, así como los mayores a 0.7 mm no fueron considerados dado que no son consumidos por las larvas de *P. lineatus* de las tallas usadas en el experimento (Rossi 1992).

Las alícuotas de zooplancton suministradas a los diferentes tratamientos fueron conservadas a -20°C , para luego ser mezcladas y utilizadas para aislar cladóceros, copépodos y velígeras destinados a las determinaciones de biomasa. Para las velígeras se aislaron tres grupos de aprox. 500 individuos cada uno; estos grupos fueron secados en estufa a 60°C hasta peso constante, y luego el contenido de cenizas fue determinado incinerándolos a 500°C durante 4 hrs. Debido a que el tamaño de las velígeras era muy homogéneo, el peso seco libre de cenizas obtenido fue utilizado a para todas las determinaciones de biomasa subsiguientes. Para cladóceros y copépodos se usó un procedimiento similar para determinar peso seco y proporción de cenizas en grupos triplicados de 300-500 individuos. Sin embargo, debido a que los tamaños de estos organismos fueron muy variables, los valores de peso seco fueron calculados para cada experimento separadamente aplicando las ecuaciones propuestas por Dumont et al. (1975) y Bottrell et al. (1976) a cada organismo identificado en el contenido estomacal y el zooplancton ofrecido. Estos valores de peso seco fueron luego corregidos por el contenido de cenizas calculado para cladóceros y copépodos.

La selectividad fue calculada con ayuda del índice de Pearre (1982), basado en Chi-cuadrado (ver Material y Métodos de la Primera Parte). Este índice fue seleccionado debido a que no es afectado por la abundancia relativa de las presas menos frecuentes. Además, permite estimar estadísticamente la significancia del valor obtenido para cualquier tamaño de muestra (Pearre 1982; Lazzaro 1987), lo cual es particularmente importante cuando las presas en los estómagos son escasas, como sucede en las experiencias de laboratorio. En todos los casos cuando la frecuencia esperada para una determinada presa fue mayor a 5%, la significancia estadística fue evaluada mediante la prueba de χ^2 con corrección de continuidad de Yate (Pearre 1982; Zar 1999).

Para comparar el largo total de las larvas de peces con el diámetro de su boca se usó la correlación no paramétrica de Spearman. La significancia de las diferencias en la concentración de presas fue evaluada mediante análisis de variancia de una vía (ANOVA; $\alpha=0.05$) y contrastes múltiples de Duncan (Zar 1999).

4.3 Resultados

La densidad total de presas varió entre 116.2-159.6 ind. l^{-1} (para los ensayos con protolarvas), 92.8-141.4 ind. l^{-1} , (mesolarvas), y 119.2-166.4 ind. l^{-1} (metalarvas) (Tabla 23). Ninguna de estas diferencias fue estadísticamente significativa (ANOVA, $p>0.05$). Además, la ausencia de correlación entre la densidad total y la selectividad hacia las velígeras ($r^2=0.005$,

p=0.788) sugiere que las diferencias en selectividad halladas no fueron influenciadas por la concentración total de alimento en los experimentos.

El largo total de las larvas de peces usadas en los experimentos varió con su estadio de desarrollo, protolarvas: 7.3±0.5 mm, mesolarvas: 10.0±0.8 mm, y metalarvas: 13.0±1.9 mm (Tabla 24). El diámetro de la boca varió entre 0.52 y 1.7 mm, aumentando linealmente con el largo total (6.3-17 mm) (Spearman $r=0.917$, $p<0.01$; Fig. 21). Todas las larvas utilizadas en estos experimentos (45) tuvieron al menos alguna presa en el contenido estomacal al finalizar el ensayo. Las larvas más desarrolladas consumieron generalmente más presas que las más jóvenes (Tabla 24). La proporción de velíferas en la dieta aumentó desde protolarvas (45%) a mesolarvas (69%), cayendo marcadamente en la etapa de metalarvas (15%). La tabla 24 muestra el tamaño y peso medio libre de cenizas de las presas registradas en los estómagos, indicando que la biomasa de las velíferas es proporcionalmente más de 4 veces mayor que la de los crustáceos.

Tabla 24. Tamaño medio, biomasa y tasa de ingesta de las presas registradas en los estómagos de las larvas de *P. lineatus*. DE denota desviación estándar.

	N	Tamaño medio [rango] (mm)	Peso seco libre de cenizas (Media ± 1 DE, ug)	Tasa de ingesta (Media ± 1 DE, ind. h ⁻¹)
Protolarvas	15	7.3 [6.3–8.4]		
Velíferas	42	0.11 [0.09–0.18]	0.21 ± 0.05	3.13 ± 0.05
Cladóceros pequeños	49	0.24 [0.05–0.34]	0.13 ± 0.04	2.07 ± 0.04
Cladóceros medianos	12	0.40 [0.35–0.44]	0.46 ± 0.05	0.67 ± 0.05
Copepoditos	-	-	-	-
Cladóceros y copépodos grandes	-	-	-	-
Total	103			6.90 ± 2.34
Mesolarvas	15	10.0 [8.8–11.2]		
Velíferas	82	0.11 [0.09–0.18]	0.21 ± 0.05	6.47 ± 0.05
Cladóceros pequeños	49	0.25 [0.05–0.34]	0.14 ± 0.03	2.13 ± 0.03
Cladóceros medianos	6	0.40 [0.35–0.44]	0.46 ± 0.05	1.40 ± 0.05
Copepoditos	1	0.39	0.57	0.27
Cladóceros y copépodos grandes	1	0.52	0.84	0.07
Total	139			9.26 ± 4.42
Metalarvas	15	13.0 [12.0–17.2]		
Velíferas	24	0.11 [0.09–0.18]	0.21 ± 0.05	1.60 ± 0.05
Cladóceros pequeños	74	0.25 [0.05–0.34]	0.14 ± 0.02	4.13 ± 0.02
Cladóceros medianos	18	0.40 [0.35–0.44]	0.46 ± 0.05	2.47 ± 0.05
Copepoditos	25	0.26 [0.20–0.40]	0.31 ± 0.06	0.70 ± 0.06
Cladóceros y copépodos grandes	17	0.59 [0.45–0.66]	1.10 ± 0.22	1.80 ± 0.22
Total	158			10.53 ± 4.22

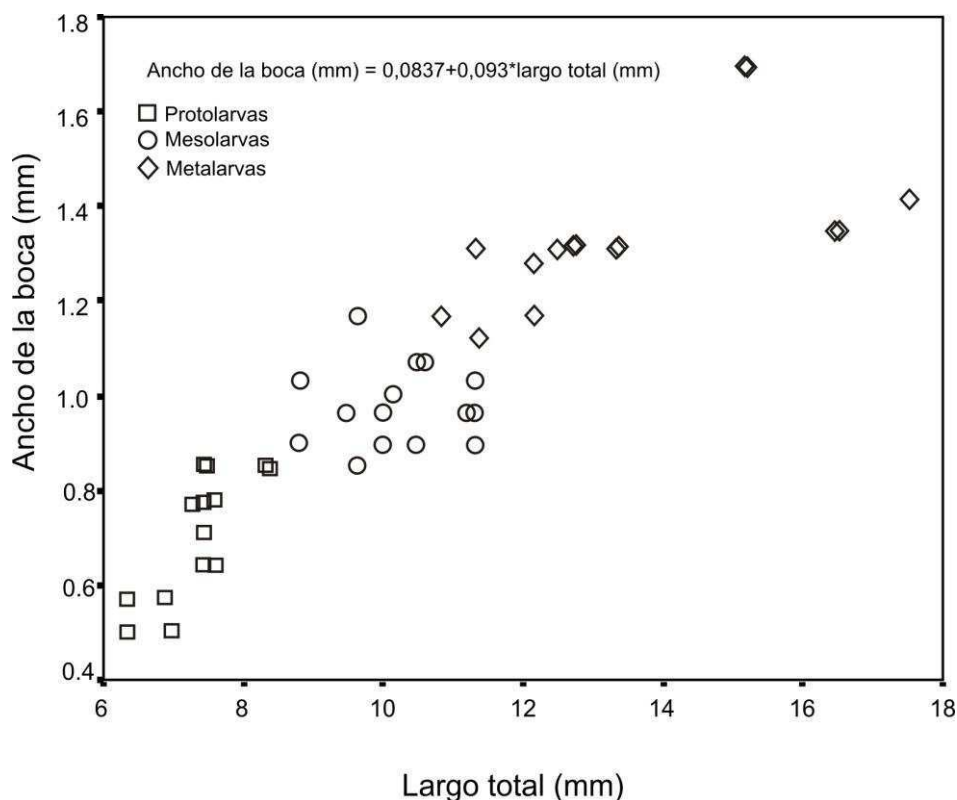


Fig. 21. Correlación entre el largo total y el ancho de la boca de las larvas de *P. lineatus* usadas en los experimentos de selectividad ($R=0.917$, $p<0.01$ $n = 45$). Los distintos símbolos indican si las medidas fueron tomadas en protolarvas (cuadrados), mesolarvas (círculos) y metalarvas (rombos).

Las velíferas estuvieron presentes en el contenido estomacal de todas las larvas analizadas independientemente del estadio de desarrollo y la dieta suministrada (Fig. 22). Para protolarvas, la proporción media de velíferas fue siempre más alta en el contenido estomacal que en la dieta suministrada (Fig. 22), indicando que la selectividad hacia este ítem fue positiva y, en el caso de las alimentadas con una dieta de alta o media concentración de velíferas, significativa (Chi-cuadrado $p<0.01$ y $p<0.05$, respectivamente) (Fig. 23). Las otras presas fuertemente favorecidas por las protolarvas fueron los cladóceros y nauplii, que mostraron valores de selectividad positivos y significativos (Fig. 23). De las otras tres categorías de presas suministradas a las protolarvas, solo los cladóceros de tamaño medio mostraron valores positivos de selectividad (aunque no significativos), pero solo en los tratamientos de Baja concentración en velíferas. Las restantes categorías de alimento fueron siempre más abundantes en la oferta que en el contenido estomacal (Figs. 22 y 23).

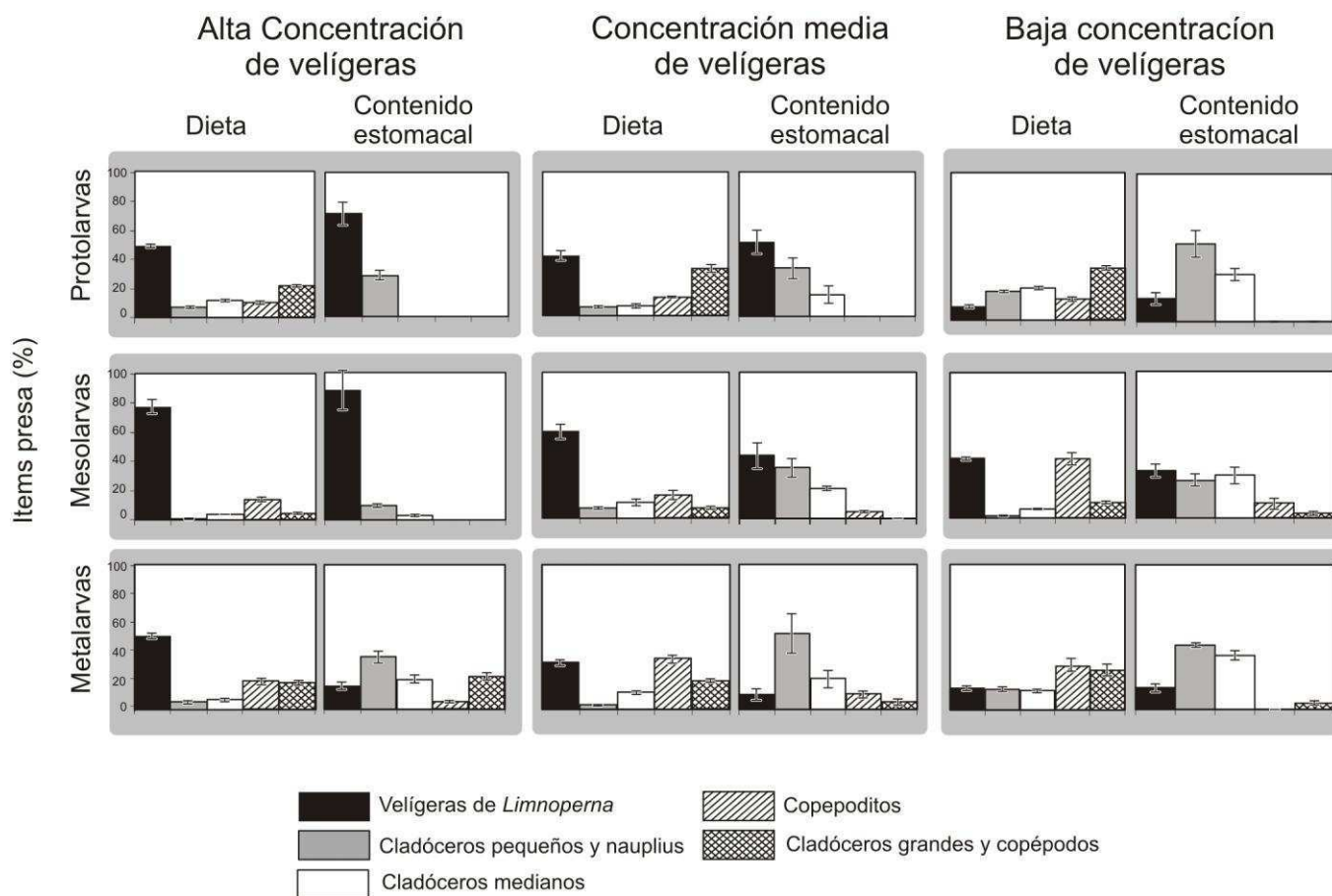


Fig. 22. Porcentajes de ítems presa en el alimento ofrecido y en el contenido estomacal de protolarvas, mesolarvas y metalarvas de *P. lineatus* en los tres tratamientos experimentales (alta, media y baja concentración de velíferas). Las barras de error indican el intervalo de confianza con $p < 0.05$.

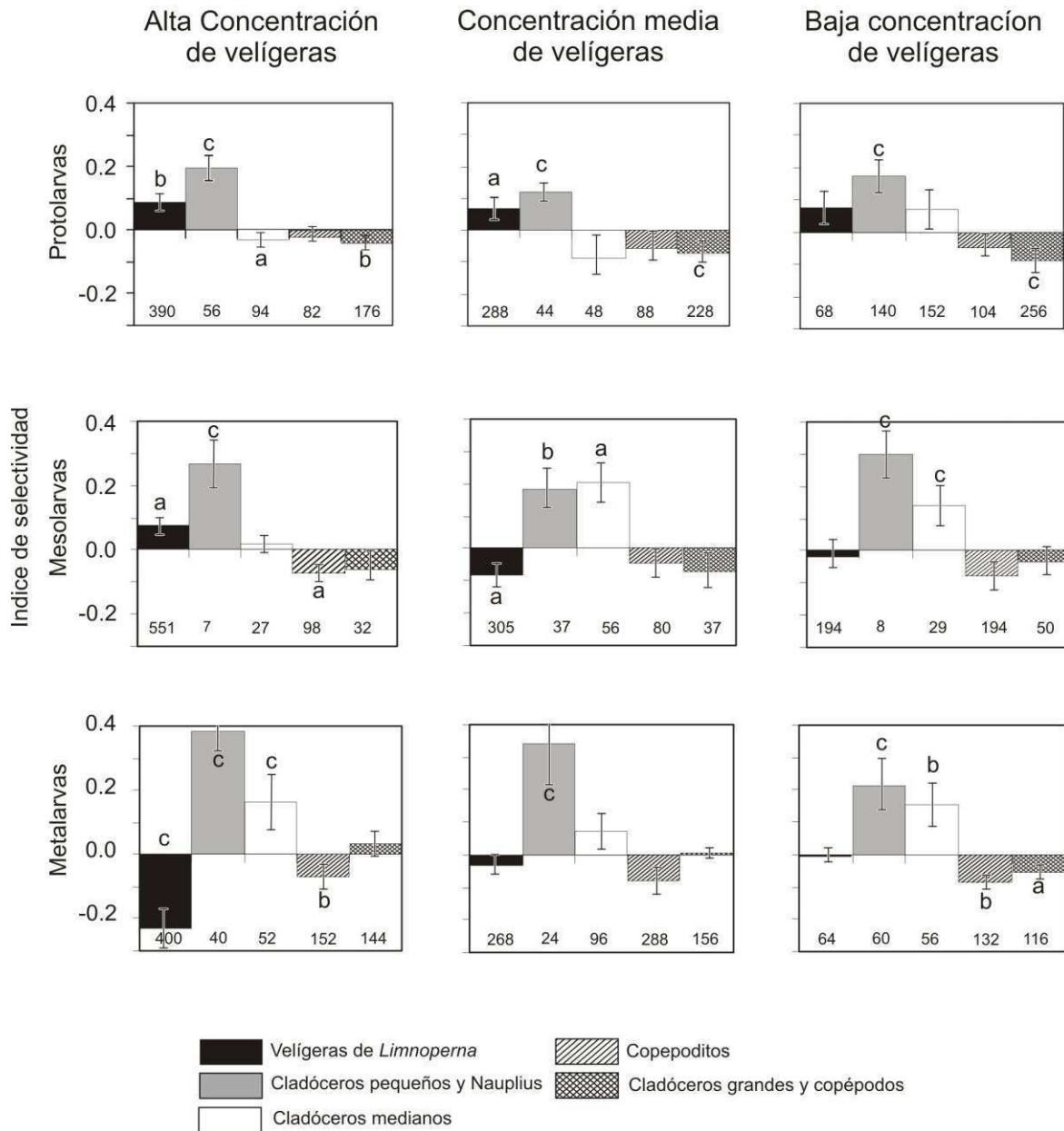


Fig. 23. Índice de selectividad medio para los distintos ítems presa en protolarvas (n =15), mesolarvas (n =15) y metalarvas (n =15) de *P. lineatus*. Las letras indican diferencias significativas en la incidencia de cada ítem en el alimento ofrecido y en el contenido estomacal con $p < 0.05$ (a), $p < 0.01$ (b), o $p < 0.001$ (c) (test de Chi cuadrado). Las barras de error indican intervalos de confianza a $p < 0.05$. Los números dentro de cada gráfico indican el número total de cada ítem presa ofrecida.

Las mesolarvas prefirieron a las velígeras sobre los otros ítems solo cuando éstas eran muy abundantes en el medio (dieta “Alta concentración de velígeras”, Fig. 22); sin embargo, cuando la concentración de velígeras era menor (tratamientos con Media y Baja densidad de velígeras), éstas fueron seleccionadas negativamente (Fig. 22). Este estadio de desarrollo fue especialmente eficiente en consumir cladóceros de pequeño y mediano tamaño, cuyos valores de índice de selectividad fueron invariablemente positivos y estadísticamente significativos (Fig. 23). La categoría “Cladóceros pequeños y nauplii”, en particular, alcanzo máximos de 36-56% en el contenido estomacal (para densidades de presas ofrecidas de 3-14%). Las dos categorías de presas más grandes, copepoditos y copépodos+grandes cladóceros, frecuentemente estuvieron ausentes en el contenido estomacal y nunca fueron un alimento preferido por las larvas (Figs. 22 y 23).

En contraposición a los estadios más tempranos de desarrollo, las metalarvas nunca prefirieron a las velígeras por sobre otra presa, independientemente de su concentración en el alimento ofrecido; al finalizar los experimentos la proporción de velígeras fue siempre más alta en el medio que en el contenido estomacal (Figs. 22 y 23). Como en el caso de las mesolarvas, las metalarvas claramente favorecieron a los cladóceros pequeños o medianos por sobre los copepoditos y copépodos+grandes cladóceros; los dos últimos aparecían en el contenido estomacal, aunque siempre en proporciones menores a las del alimento ofrecido (Figs. 22 y 23). En conjunto, copepoditos, copépodos, y grandes cladóceros nunca fueron presas preferidas, y en 7 (de un total de 9) experimentos estuvieron significativamente sub-representados en el contenido estomacal de las larvas de peces en comparación con el medio (Fig. 23). Sus diferencias entre la disponibilidad y el contenido estomacal fueron particularmente altas para las larvas de peces más pequeñas, y algo menores (pero aun negativas y significativas) para las metalarvas.

En términos de biomasa, para protolarvas y mesolarvas las velígeras fueron el alimento más importante, alcanzando un promedio de 62% del alimento consumido. Las mayores proporciones de biomasa de velígeras (hasta 95%) correspondieron a los peces alimentados con altas concentraciones de velígeras. Sin embargo, cuando la biomasa de velígeras en el medio fue baja (tratamientos “Media” y “Baja” concentración de velígeras), los cladóceros de pequeño y mediano tamaño resultaron las presas que más importantes en biomasa (Fig. 24). Para las metalarvas, por otro lado, la biomasa de las velígeras nunca fue dominante, independientemente de su

concentración en el medio. Este estadio prefirió presas mayores, principalmente cladóceros. No obstante, la contribución de la biomasa de velíferas a su dieta fue siempre considerable, representando alrededor de un 10-20% de la materia libre de cenizas en el contenido estomacal (Fig. 24).

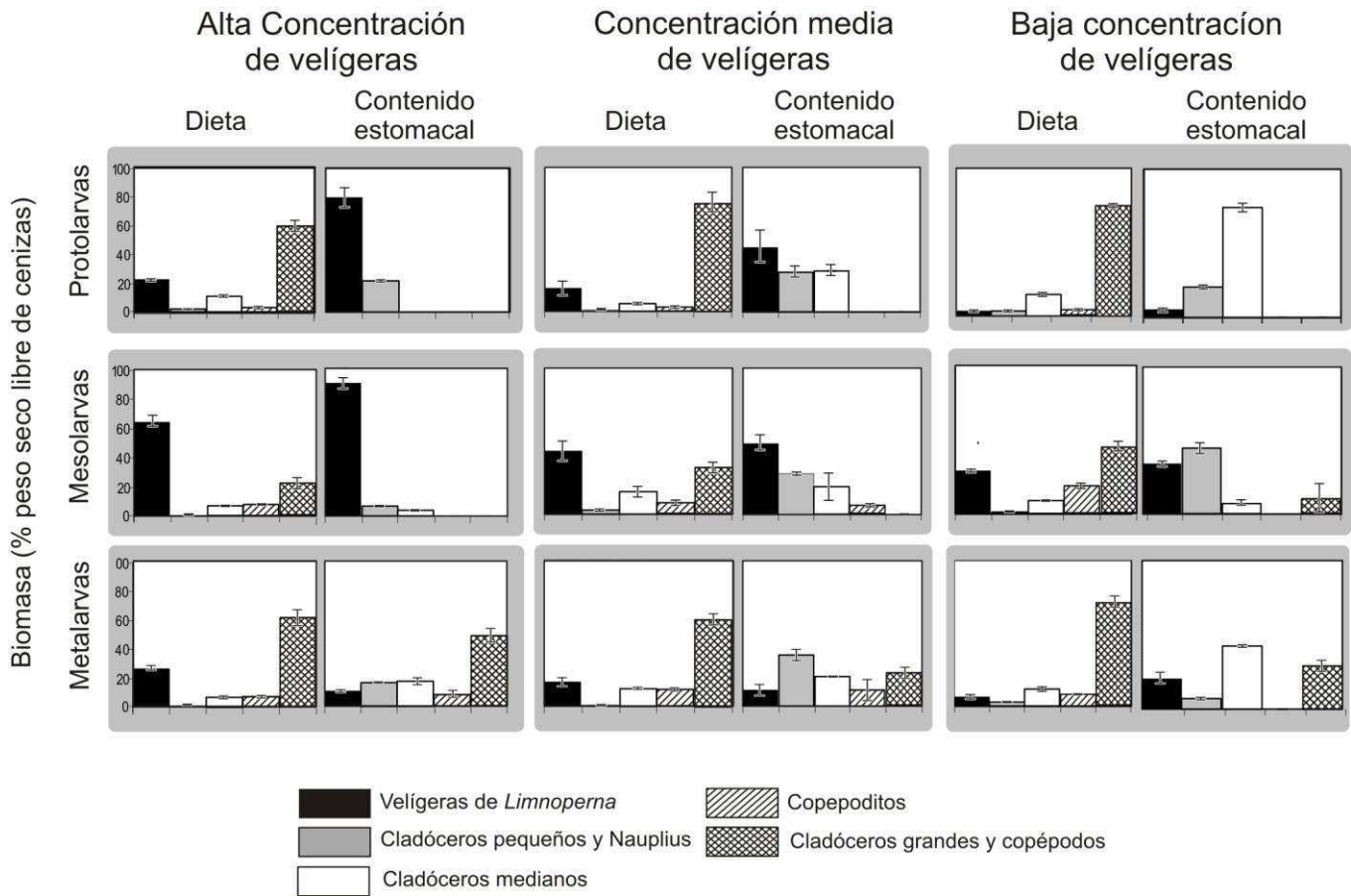


Fig. 24. Proporciones en términos de biomasa de cada ítem presa ofrecido y registrado en el contenido estomacal de protolarvas, mesolarvas y metalarvas de *P. lineatus* en los tres tratamientos experimentales usados (alta, normal y baja concentración de velíferas). Las barras de error indican intervalos de confianza a $p < 0.05$.

4.4 Discusión

Tanto las densidades absolutas como las proporciones de velígeras de *L. fortunei* usadas en los experimentos son representativas de aquéllas que ocurren naturalmente en cuerpos de agua lénticos y lóticos de Sudamérica invadidos por el mejillón dorado. La concentración de crustáceos utilizada varió entre 32 y 112 ind. (Cladóceros + copépodos) por litro (Tabla 23). Estos valores son comparables con los conocidos para el río Paraná, así como para algunas represas colonizadas por *Limnoperna* en la última década (Bonetto y Martínez de Ferrato 1966). Las proporciones de velígeras de *Limnoperna* usadas en los experimentos variaron entre 12% y 78% del total de zooplancton usado (Fig. 22). En el campo, las velígeras de *Limnoperna* (la única especie local de molusco con larvas planctónicas de vida libre) varían entre un 0% del conjunto de velígeras+crustáceos (durante el invierno cuando la reproducción es mínima) hasta un 95% (durante el verano, a densidades de aprox. 100 larvas por litro) (Boltovskoy y Cataldo 1999; Cataldo y Boltovskoy 2000). Estas cifras indican que las condiciones experimentales utilizadas son una aproximación razonable a las relaciones tróficas presentes en la naturaleza.

Para protolarvas y mesolarvas, las velígeras fueron generalmente la presa más importante, tanto en término de número como de biomasa. Su contribución a la dieta fue particularmente importante a altas concentraciones en el medio, cuando representan alrededor del 90% del alimento consumido por las larvas de peces. Cuando la abundancia relativa de las velígeras en el medio cae, su proporción en el contenido estomacal también decrece y son parcialmente reemplazadas por cladóceros. Aunque las metalarvas, prefirieron presas de mayor tamaño, como cladóceros, también consumieron velígeras de *Limnoperna* en proporciones considerables (Figs. 22 y 23).

Estos resultados experimentales concuerdan con los datos de campo expuestos en la primera parte de esta tesis para *P. lineatus*. En el canal principal del Paraná Inferior, donde desde primavera a otoño las velígeras de *Limnoperna* son 8-9 veces más abundantes que copépodos y cladóceros combinados (Karatayev et al. 2007; nuestros datos), la importancia relativa de las larvas del mejillón en el contenido estomacal analizado fue mucho más alta (75% en número y 100% en biomasa) que en los ambientes marginales asociados a este río (20% en número y 16% en biomasa), en cuyo zooplancton las velígeras representan solamente el 4% del zooplancton. En otras palabras, las experiencias de laboratorio confirman que mayores proporciones de velígeras en la oferta están asociadas con selectividades más altas hacia este alimento. Sin embargo, aun en ambientes con baja concentración de

velígeras (las lagunas marginales), la selectividad hacia las larvas del mejillón es positiva (4% en el zooplancton vs. 20% en el contenido estomacal).

Rossi (1992) analizó la alimentación de las protolarvas de *P. lineatus* antes de la llegada de *Limnoperna* al ambiente, concluyendo sus presas dominantes eran pequeños cladóceros y nauplii. Nuestros resultados indican que los pequeños cladóceros han sido reemplazados en buen grado por las velígeras, especialmente cuando estas son abundantes. Este cambio dietario, sin embargo, está mayormente restringido a los estadios de desarrollo más tempranos. Cuando los peces crecen la importancia relativa de los crustáceos aumenta. Esto fue especialmente notorio en metalarvas, en las cuales el consumo de las tres categorías de presas más grandes (14%) fue más de dos veces superior al registrado en protolarvas (5%) y mesolarvas (7%) (Fig. 22). En los datos de campo se observa una tendencia similar para las protolarvas, mesolarvas y metalarvas de *Pimelodinos* (Figs. 6 y 10).

Es probable que el remplazo de los crustáceos por larvas de *Limnoperna* en la dieta de las larvas de peces se debe principalmente a que las velígeras son pobres nadadoras, con limitada coordinación neuromuscular, y con una capacidad mucho menor de evasión de predadores que los crustáceos presentes. Los cladóceros, a su vez, son más lentos y menos ágiles que los copépodos. Este gradiente en la capacidad de escape a los predadores parece ser el principal factor en determinar la selección de presas durante las etapas más tempranas del desarrollo de peces. Las larvas de moluscos suelen ser presas preferidas sobre los crustáceos (Lehtiniemi et al. 2007; Pepin y Penney 1997; nuestros datos), y los cladóceros frecuentemente son más vulnerables a la predación que los copépodos (Cooper y Goldman 1980; Vanderploeg et al. 1982; Clarke et al. 2004), a veces independientemente del tamaño (Werner 1974).

Otra posible causa para el activo consumo de las velígeras por parte de los peces es, probablemente, su comparativamente mayor biomasa en relación al tamaño (unas 4 veces; Tabla 26). En consecuencia, a igualdad de tamaño su consumo proporciona al predador entre 3 y 4 veces más energía que los crustáceos (Sprung 1993; Akopian et al. 2001; González et al. 2008).

Con el aumento de tamaño las larvas de *P. lineatus* tienden a consumir menos velígeras. Este cambio hacia presas mayores parece responder a un aumento en la capacidad de captura de presas más ágiles, así como al incremento en la demanda energética de los peces. Su mayor movilidad y velocidad de natación, en combinación con el tamaño de la boca (Fig. 21), les permitirían capturar presas cada vez mayores y más rápidas (Lazzaro 1987; Michaletz et al. 1987; Pryory Epifanio 1993; Makrakis et al.

2005). Al mismo tiempo, sus mayores exigencias alimenticias hacen que las presas menores sean menos beneficiosas en términos de balance entre la energía invertida en su captura y la energía obtenida.

Este comportamiento confirma resultados previos en un amplio rango de animales, algunas veces referidos como “Teoría de forrajeo óptimo” (Schoener 1971; Stephens y Krebs 1986), donde el éxito de supervivencia es maximizado cuando los predadores consumen las presas más abundantes y de mayor valor alimenticio, de las cuales obtienen una cantidad mayor de energía en función del esfuerzo invertido en la captura y digestión (Stephens y Krebs 1986; Fryxell y Lundberg 1998). Estas relaciones han sido analizadas en un contexto evolutivo, donde el desarrollo de estrategias de forrajeo óptimo requiere de la coevolución de predadores y presas (Abrams 2000). Sin embargo, nuestros resultados indican que cambios comportamentales rápidos en presencia de un recurso más beneficioso no requieren necesariamente un periodo de coevolución previo. En este sentido, las especies invasoras representan una oportunidad invaluable para testear estas predicciones. Resultados similares se obtuvieron también con otras especies invasoras. Por ejemplo, varios cladóceros cercopágidos originarios de la cuenca Ponto-Aral-Caspiana introducidos en partes de Europa y Norteamérica se han convertido rápidamente en la presa preferida de muchas especies de peces locales (Mills et al. 1992; Coulas et al. 1998; MacIssac et al. 1999).

Capítulo 5

Evaluación experimental del impacto de las larvas de *Limnoperna fortunei* en el crecimiento de larvas de sábalo, *Prochilodus lineatus*

5.1 Introducción

Uno de los efectos más importantes de la introducción de bivalvos exóticos es su impacto en las interacciones tróficas (Heath et al. 1995; Molloy et al. 1997; Vaughn y Hakenkamp, 2001; Karatayev et al. 2002, 2007; Noonburg et al. 2003; Bulté y Blouin-Demers 2008). Para los consumidores potenciales de las especies introducidas estos impactos suelen ser positivos debido al aumento en la disponibilidad de alimento (Molloy et al. 1997; Boltovskoy, 2007; Karatayev et al. 2002). Sin embargo, también se han observado efectos negativos. En algunos casos éstos se han relacionado con la competencia por alimento entre los bivalvos y los peces zooplancóvoros (Strayer et al. 2004; Feyrer et al. 2003; Bartsch et al. 2003). En otros casos se ha observado que el nuevo alimento (los bivalvos exóticos) tiene un contenido calórico más bajo que el alimento tradicional debido a los altos porcentajes de material no digerible, como las valvas, y al mismo tiempo involucra gastos metabólicos más altos derivados de la

necesidad de manipulaciones más complejas de las presas, redundando de esta manera en un balance global menos conveniente (French y Bur, 1996; Nagelkerke y Sibbing 1996; Magoulick y Lewis, 2002).

Desde su introducción en el Río de la Plata, alrededor de 1990, el mejillón dorado, *Limnoperna fortunei* es consumido en cantidades significativas por al menos 17 especies de peces nativos en sus estadios adultos (Montalto et al. 1999; Penchaszadeh et al. 2000; García y Protogino, 2005; Boltovskoy et al. 2006; Sylvester et al. 2007b; Cantanhêde et al. 2008; Oliveira et al. 2006), y sus velígeras son alimento de las larvas de al menos 18 especies (Rossi 2008; este trabajo). Si bien no existen evaluaciones globales de los efectos de este cambio en la Cuenca del Plata, sus consecuencias son seguramente muy significativas. Entre otros efectos, es probable que tengan relación con el incremento del 300% en la captura de peces de agua dulce de la Argentina registrado en la década de 1990 (Boltovskoy et al., 2006).

Si bien *Limnoperna* podría estar compitiendo por recursos tróficos con el zooplancton y afectando su abundancia (Rojas Molina y Paggi 2007), los resultados de campo expuestos en este trabajo sugieren que, al menos en lo que a las larvas de peces concierne, los efectos positivos de la disponibilidad de sus velígeras como recurso trófico (hasta más de 30.000 individuos m^{-3} ; Boltovskoy y Cataldo, 1999; Cataldo y Boltovskoy, 2000) compensan con creces las probables disminuciones en las densidades de otras presas. Sin embargo, obviamente no solo la cantidad de alimento es importante, sino también su calidad. Para evaluar los efectos de este cambio dietario en el crecimiento de la especie más importante en este sistema - el sábalo, realizamos experiencias de laboratorio donde alimentamos a larvas recién eclosionadas de *P. lineatus* con: (1) plancton artificialmente enriquecido con velígeras de *Limnoperna*; (2) zooplancton natural; y (3) plancton artificialmente enriquecido en cladóceros y copépodos. La composición bioquímica y el contenido calórico de las presas fueron analizados para evaluar su importancia relativa en el balance energético del crecimiento de los peces.

5.2 Materiales y métodos

Larvas de *Prochilodus lineatus* con las reservas de vitelo agotadas fueron recolectadas en diciembre del 2006 en el río Paraná Inferior en cercanías de la ciudad de Zarate (34° 6.190'S - 59° 0.418'O), donde la temperatura del agua era de entre 21 y 22°C. Las larvas fueron recolectadas con una red de 1 metro de largo, 0.35 m de diámetro y malla de 300 µm. Las larvas fueron transportadas al laboratorio dentro de las 3 horas de realizada la recolección y separadas del resto de las especies. Una fracción de las larvas de *P. lineatus* fue preservada a -20°C para análisis bioquímicos, mientras que la otra fue colocada en un acuario de 50 litros para su aclimatación. Durante este proceso, que duró 3 días, las larvas fueron alimentadas con *Artemia persimilis*, y la temperatura estabilizada en 22°C.

El zooplancton para los distintos tratamientos dieta era recolectado día por medio en el Río de la Plata (34° 32.838'S - 58° 25.809'O) utilizando una red de 1 m de largo, 0.35 m de diámetro y con malla de 25 µm. La muestra era transportada inmediatamente al laboratorio y conservada en la misma cámara experimental que las larvas para ser utilizada durante dos días como alimento de las larvas.

5.2.1 Experiencias de crecimiento

Después de tres días de aclimatación, 150 larvas de peces fueron extraídas, pesadas y medidas para estimar el tamaño inicial de la población del stock de larvas. Por otro lado, en cada una de 9 cámaras de 3.5 l, usadas para llevar a cabo las experiencias de crecimiento, se ubicaron 35 larvas de peces. Estas cámaras fueron divididas en tres grupos, donde a cada una de las cámaras se le asignó al azar uno de tres tratamientos dietarios. Durante los 28 días que duró el experimento las larvas de *P. lineatus* fueron mantenidas en estas cámaras conteniendo agua corriente declorada y con agregado de 50 ppm de estreptomicina y penicilina (Rontag S.A.; 50 ppm; Struhsaker et al. 1973). En resumen, las larvas fueron alimentadas con tres dietas diferentes, usando 3 réplicas para cada dieta, sumando un total de 9 recipientes de 3.5 l con 35 larvas cada uno. La temperatura fue mantenida a 22±1°C, con iluminación y fotoperiodo natural, y aeración suave y constante. El porcentaje de saturación de oxígeno, chequeado diariamente, fue mantenido a 80-90%. Diariamente, antes del agregado del alimento el agua era remplazada en su totalidad por agua limpia con iguales características.

Cada tratamiento consistió en alimentar a las larvas de peces con zooplancton natural a una de tres concentraciones diferentes de velígeras de *L. fortunei*: “alta” donde la proporción de velígeras estaba artificialmente incrementada y representaba el 90% de la biomasa suministrada; “Media”, donde

no se modificó la concentración de velíferas original (43% de la biomasa); y “baja”, donde la proporción de velíferas era artificialmente reducida hasta aprox. 1% de la biomasa de zooplancton (Tabla 25). El zooplancton para los tratamientos de “alta” y “baja” concentración de velíferas fue procesado de igual forma que lo descrito para los experimentos de selectividad (Capítulo 4, página 100).

Tabla 25. Composición de la biomasa y peso seco promedio suministrado diariamente a las larvas de *P. lineatus* en cada cámara experimental, en las dietas de alta, media y baja concentración de velíferas. DE denota desviación estándar.

Dieta (concentración de velíferas)	Biomasa media en peso seco \pm DE (mg día ⁻¹ ;%)				
	n	<i>L. fortunei</i>	Cladóceros	Copépodos	Total
Alta	28	4.26 \pm 0.26 (87.05)	0.24 \pm 0.01 (4.99)	0.38 \pm 0.03 (7.94)	4.9 \pm 0.31
Media	28	1.46 \pm 0.14 (33.99)	1.24 \pm 0.04 (28.89)	1.59 \pm 0.06 (37.1)	4.29 \pm 0.25
Baja	27	0.03 \pm 0.01 (0.8)	1.44 \pm 0.04 (31.93)	3.04 \pm 0.13 (67.25)	4.52 \pm 0.18

n representa el número de muestras utilizadas para determinar biomasa y composición de la dieta

Diariamente, el zooplancton usado en los diferentes tratamientos era dividido en 4 fracciones mediante un fraccionador tipo Folsom. Tres de estas fracciones eran usadas para los correspondientes triplicados de cada tratamiento. La cuarta fracción era dividida en dos mitades; una de éstas era fijada con formol al 4% y utilizada para el conteo de las presas y las determinaciones de biomasa (Tabla 25). Las presas fueron clasificadas en cladóceros, copépodos (incluyendo nauplii y copepoditos), y velíferas de *L. fortunei*, contadas y medidas usando una lupa estereoscópica Leica. Para cladóceros y copépodos los valores de peso seco fueron calculados identificando las distintas especies, midiendo su largo total y aplicando las ecuaciones propuestas por Dumont et al. (1975) y Bottrell et al. (1976). Este valor de peso seco fue corregido por el contenido de cenizas para obtener el peso seco libre de cenizas (PSLC) usando tres conjuntos de 350-450 individuos los cuales fueron secados hasta peso constante a 60°C y luego calcinados a 500°C por 4 horas. Para determinar la biomasa de velíferas 3 grupos de aprox. 500 velíferas cada uno fueron aislados y procesados de igual forma que los cladóceros y copépodos. Debido a la homogeneidad en el tamaño de las velíferas, entre 0.09 y 0.18 mm, el peso seco promedio libre de cenizas calculado a partir de estos sets fue usado para las conversiones a biomasa. La otra mitad de la sub-fracción fue almacenada en freezer para el análisis de composición bioquímica. El alimento fue suministrado una vez al día, ad libitum. No se observaron diferencias significativas en el peso seco promedio del alimento suministrado en las diferentes dietas (ANOVA de una vía, $p = 0.629$; Tabla 25).

Semanalmente, se midió el largo total de 10 larvas en cada cámara experimental. Estas larvas fueron previamente anestesiadas con 0.5 μM de benzocaina y el largo total medido mediante una lupa estereoscópica con ocular micrométrico Leica S8APO con un error de 0.01mm. Cada semana, 2 a 3 larvas eran extraídas al azar de cada cámara experimental y utilizadas para mediciones de peso seco y análisis de contenido estomacal. Los distintos ítems encontrados en los estómagos eran contados, clasificados, y su biomasa calculada como se describiera anteriormente para el análisis de la dieta.

5.2.2 Análisis Bioquímicos

La composición bioquímica inicial y final de las larvas de peces, y la de las presas, fueron analizadas mediante métodos bioquímicos estándar. Las proteínas solubles fueron determinadas usando el método de Lowry (Lowry et. al. 1951), utilizando una curva de calibración en base a albúmina bovina estándar (Sigma No A-4503). Los lípidos totales fueron determinados por el micro ensayo colorimétrico desarrollado por Van Handel (1985), modificado para muestras pequeñas (Inouye y Lotufo 2006). El contenido de cenizas totales para presas y larvas de peces fue obtenido usando muestras secadas a peso constante a 60°C, y pesadas antes y después de incinerarlas a 500°C durante 4 horas. Todos los ensayos se hicieron por triplicado en muestras de 200 (copépodos, cladóceros) a 500 individuos (velígeras), o 3-5 individuos (larvas de peces). Los componentes fueron expresados en términos de % del peso seco libre de cenizas (PSLC). El contenido de carbohidratos de las larvas de peces e ítems alimenticios se estimó por diferencia entre PSLC total y PSLC de proteínas y lípidos. El contenido energético fue calculado usando los valores de conversión de Paine (1971): 5.65, 9.45 y 4.10 kcal por g de PSLC para proteínas, lípidos y carbohidratos, respectivamente, y transformados luego a calorías mediante el valor de conversión de 4.18 kJ. kcal⁻¹.

5.2.3 Oximetría

Para las mediciones del consumo de oxígeno se utilizaron 32 larvas de *P. lineatus*. Estas larvas fueron mantenidas en las mismas condiciones que las experiencias de crecimiento descriptas anteriormente, pero alimentadas con zooplancton natural, sin modificar las proporciones de sus componentes. Diariamente, 4 a 5 larvas eran elegidas al azar, transferidas a un recipiente con agua a 22°C, filtrada (0.22 μm), y con agregado de antibióticos (100 mg. l⁻¹ de estreptomomicina y ampicilina). Estas larvas no eran alimentadas durante las 24 h previas a la medición. Como cámaras de respirometría se usaron jeringas de vidrio (2 ml de capacidad para las larvas más pequeñas, 30 ml para las más grandes). Las jeringas fueron selladas mediante teflón siguiendo la metodología descripta por

Rutherford y Thuesen (2005). Las tasas de consumo de oxígeno fueron medidas usando sensores de fibra óptica PreSens tipo B2-NTH conectados a oxímetros PreSens Microx TX3 con compensación por temperatura (Precisión Sensing, Alemania). Los sensores ópticos fueron calibrados con dos puntos de referencia, usando solución acuosa de sulfito de sodio al 5% para ajustar el 0% de contenido de oxígeno, y agua a temperatura experimental suavemente agitada mediante agitadores magnéticos para el máximo de saturación de oxígeno. Los datos fueron registrados en una computadora a través de un conector serial. El largo total de las larvas era medido después de realizar las mediciones de consumo de oxígeno y luego los animales eran devueltos a las cámaras hasta la próxima medición. Los controles consistieron en condiciones idénticas, pero sin organismos, a fin de estimar el error de las mediciones debido al consumo de oxígeno por parte de microorganismos. Estos controles no mostraron consumo de oxígeno significativo durante períodos equivalentes a los usados para las larvas de peces. La tasa de consumo de oxígeno fue convertida a tasa de consumo de energía usando el equivalente oxicalórico de $450 \text{ kJ mol O}_2^{-1}$ (Elliott y Davison 1975; Wieser et al. 1988). Con el fin de evaluar la relación largo-peso, 10 larvas eran extraídas semanalmente, medidas (largo total) y pesadas (peso húmedo), y vueltas a pesar luego de llevarlas a peso seco constante. Esta relación peso seco-peso húmedo fue utilizada para convertir los valores de peso húmedo de las larvas experimentales.

5.2.4 Analisis metabólico

El balance energético de las larvas de *P. lineatus* se calculó usando el siguiente modelo metabólico: $C = R + P + E$, donde la energía disponible (C) es utilizada tanto para sustentar el metabolismo (R) y para elaborar nuevos tejidos (P), o es perdida por el sistema (E) (Rombough, 1994). Las variables energéticas C, R y P medidas en este estudio se usaron para determinar si el contenido de energía de las dietas era suficiente para mantener el gasto metabólico energético y el costo de crecimiento de las larvas considerando las tasas de consumo descritas en el capítulo anterior. Usando un período de alimentación diario correspondiente al fotoperiodo local de aprox 14 hrs, la tasa de crecimiento específica para cada dieta, los valores medios de contenido energético de los distintos ítems alimenticios, y asumiendo la misma SMR para las tres dietas, se calculó la energía consumida por semana.

5.2.5 Análisis de datos y estadística

Los datos de respirometría fueron analizados usando el software Graphical Analysis (Vernier Software) para ajustar la concentración de oxígeno vs. el tiempo. El consumo de oxígeno por individuo

como función del peso seco fue ajustado a una regresión polinómica. La tasa de crecimiento de las larvas usadas en las experiencias de oximetría fue calculada con la misma metodología que los experimentos de crecimiento descritos anteriormente, y usada conjuntamente con la densidad energética de las larvas para estimar el gasto energético del crecimiento. Las diferencias entre el largo y peso húmedo de las larvas usadas en la experiencia de crecimiento y las usadas para oximetría fueron estimadas mediante ANOVA de medidas repetidas ajustando por Greenhouse-Geisser, con contrastes ortogonales para cada uno de los pares de combinaciones posibles por semana y entre dietas. Las diferencias en la composición bioquímica de los distintos ítems alimenticios, así como de las larvas de peces (inicial y final en cada tratamiento), fueron evaluadas mediante ANOVA de una vía previa transformación de los datos mediante la función arco-seno (Sokal y Rohlf 1995). Los datos de composición bioquímica cumplieron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianza. Se usaron contrastes múltiples de Duncan para las comparaciones post-hoc de todos los pares posibles de combinaciones de compuesto bioquímico-ítem presa o compuesto bioquímico-tratamiento dieta. Para las comparaciones entre el porcentaje de cada ítem en el contenido estomacal y el alimento ofrecido se utilizó el test no paramétrico de Kruskal-Wallis (Daniel, 1978) pues los datos no cumplían con los supuestos estadísticos para los cálculos paramétricos; estos porcentajes fueron previamente transformados mediante la función arco seno.

5.3 Resultados

Aunque las tasas de crecimiento para las tres dietas ensayadas fueron significativamente diferentes, las larvas experimentales presentaron tasas de supervivencia muy altas (>90%) en todos los tratamientos. El análisis del contenido estomacal indicó que el 95% de las larvas observadas tenían algún contenido estomacal (N = 76); el promedio de ítems por estómago fue 6.2.

5.3.1 Análisis de la dieta

Tanto la proporción numérica como la biomasa de *L. fortunei* en los contenidos estomacales reflejó la concentración de velíferas en las dietas respectivas, aunque siempre con proporción de velíferas más altas en el contenido que en la oferta (Fig. 25). Las larvas de peces alimentadas con las tres dietas mostraron variaciones en la composición del contenido estomacal durante las 4 semanas que duró el experimento.

Para larvas alimentadas con una dieta enriquecida en velígeras, este ítem fue la principal presa encontrada en los estómagos, tanto en porcentaje numérico como en biomasa. De hecho, durante las primeras tres semanas este ítem constituyó el único alimento encontrado con diferencias significativas tanto en términos de abundancia numérica (Kruskal-Wallis test; $H_{1,14} = 5.42$, $H_{15} = 5.71$, $H_{13} = 4.23$, $P < 0.05$ para todas las comparaciones; Fig. 25) como en biomasa (Kruskal-Wallis test; $H_{14} = 5.42$, $H_{15} = 5.71$, $H_{13} = 9.96$, $P < 0.05$ para todas las comparaciones; Fig. 25). Solo en la última semana, cuando los peces alcanzaron una talla de 15.1 ± 1.1 mm, los copépodos formaron parte de la dieta en igual proporción numérica que las velígeras. Para las larvas alimentadas con concentración normal de zooplancton, la proporción de los tres ítems fue generalmente más homogénea que en las otras dietas, particularmente en términos de biomasa. En este caso, aunque numéricamente las velígeras alcanzaron un porcentaje significativamente mayor en el contenido estomacal que en zooplancton disponible para la semana 1 (Test de Kruskal-Wallis $H_{12} = 4.87$, $P = 0.027$), en promedio en términos de biomasa, los tres ítems tuvieron una importancia similar durante toda la experiencia. A pesar de esta similitud en la biomasa promedio, durante el experimento las velígeras fueron significativamente más abundantes en el contenido estomacal durante las primeras dos semanas (Test de Kruskal-Wallis $H_{12} = 6.42$, $P = 0.011$ y $H_{14} = 5.0$, $P = 0.025$ para las semanas 1 y 2 respectivamente), para luego disminuir su proporción con respecto a los crustáceos planctónicos (Fig. 25).

Finalmente, para las larvas que fueron alimentadas con una dieta de baja concentración de velígeras, este alimento representó el 18% de las presas consumidas, y el 30% de la biomasa (Fig. 25). Los promedios semanales de este ítem en los estómagos nunca fueron significativamente más altos que en el alimento ofrecido. En términos de frecuencia numérica, los cladóceros fueron las presas más importantes en esta dieta, mientras que los copépodos fueron dominantes en términos de biomasa. Solo durante las dos primeras semanas las velígeras fueron un ítem dominante en la dieta de las larvas alimentadas con el tratamiento “baja” concentración de velígeras, y luego fueron totalmente remplazadas por los copépodos y cladóceros en el contenido estomacal (Fig. 25).

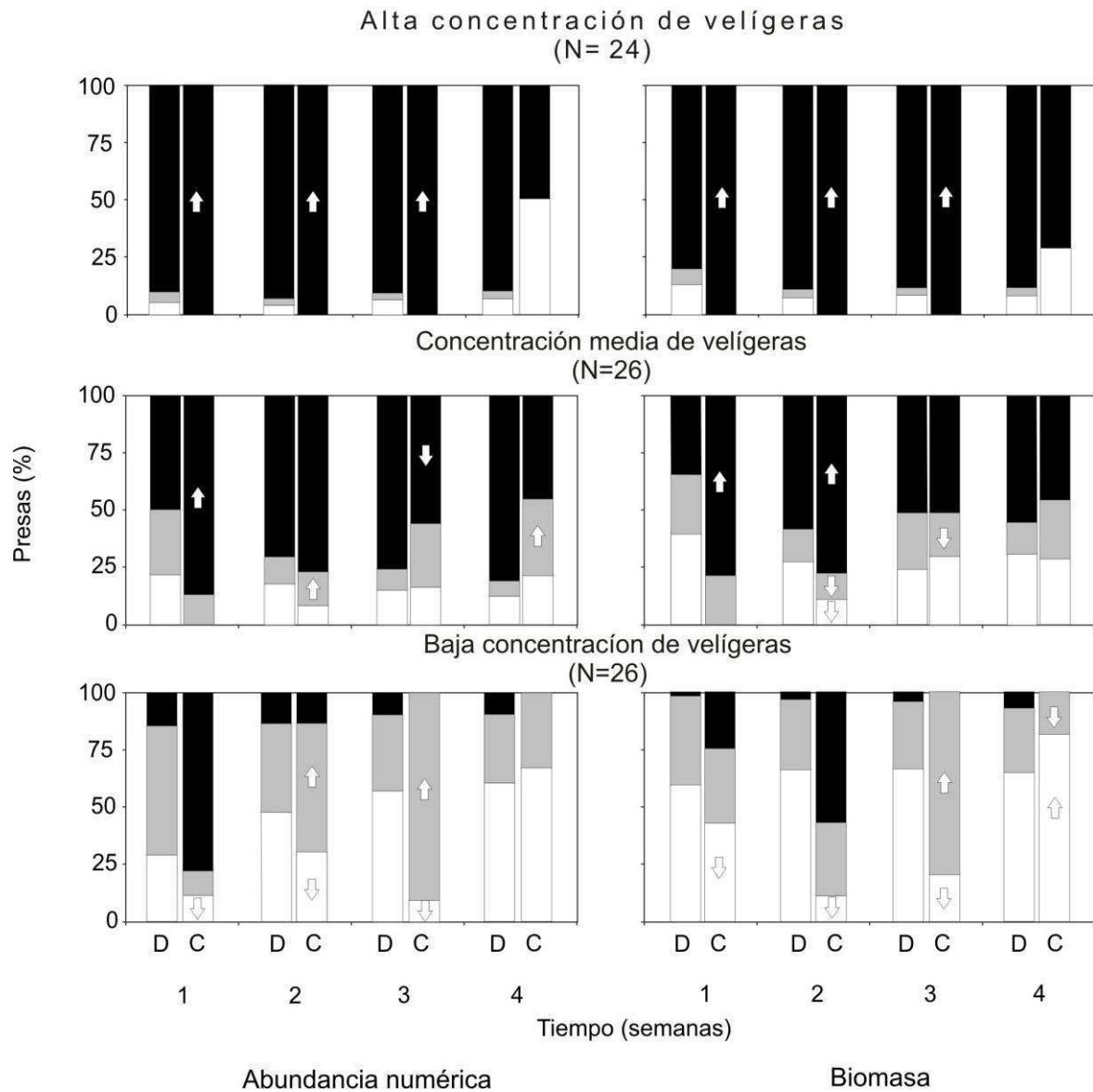


Fig. 25. Abundancia numérica (%) y biomasa (%) promedio del total de alimento suministrado (D) y del contenido estomacal (C) en cada semana del estudio en las dietas de alta, media y baja concentración de velíferas. Las barras negras, grises y blancas indican el porcentaje de velíferas, cladóceros y copépodos, respectivamente. Las flechas indican valores significativamente mayores (hacia arriba) o menores (hacia abajo) en el contenido con respecto al alimento ofrecido (test de Kruskal-Wallis). N representa el número total de larvas de peces usadas para el análisis del contenido estomacal.

5.3.2 Experiencias de crecimiento

Los experimentos realizados indicaron que las distintas dietas ensayadas dan por resultado tasas de crecimiento significativamente diferentes (Figs. 26a y 26b). Las larvas de *P. lineatus* alimentadas con una dieta con “alta” concentración de velíferas fueron las que más crecieron, seguidas por las alimentadas con concentración “natural” y “baja” de larvas del bivalvo. Esta tendencia surgió tanto del largo total como del peso húmedo de las larvas, en los cuales se encontraron diferencias significativas entre los tres tratamientos (ANOVA, $F_{6, 111} = 119.91$, $P < 0.01$ y ANOVA, $F_{6, 111} = 30.54$, $P < 0.01$ para largo total y peso húmedo, respectivamente; Figs. 26 a y b). Los contrastes ortogonales mostraron que el largo total de las larvas alimentadas con concentraciones de velíferas “alta” y “natural” fueron significativamente más altas que el de las alimentadas con “baja” concentración de velíferas a partir del día 14 del experimento (ANOVA, $F_{1, 37} = 15.9$, $P < 0.01$ y $F_{1, 37} = 6.95$, $P = 0.01$ respectivamente; Fig. 26a). A partir del día 21 el largo total de las larvas alimentadas con “alta” concentración de velíferas fue significativamente más alto que aquellas alimentadas con concentración “natural” (ANOVA, $F_{1, 37} = 50.35$, $P < 0.001$). Similarmente, el peso húmedo promedio de las larvas de peces alimentadas con una dieta con alta concentración de velíferas fue significativamente mayor que el de las alimentadas con concentración “media” (ANOVA, $F_{1, 37} = 19.9$, $P < 0.01$; Fig. 26b), y en estas últimas mayor que en las alimentadas con “baja” concentración de velíferas (ANOVA, $F_{1, 37} = 7.5$, $P = 0.01$) también a partir del día 14. Consecuentemente, al cabo de la experiencia, el largo promedio y peso húmedo promedio de las larvas de *P. lineatus* fue menor en las alimentadas con bajas concentraciones de velíferas que en las alimentadas con la dieta “media” y “alta” (largo total: 15.1 ± 1.1 , 11.2 ± 0.6 y 9.5 ± 0.4 mm, y peso húmedo medio: 28 ± 5.3 , 18.7 ± 2.3 y 8.5 ± 3.1 mg, para las dietas “alta”, “media” y “baja” concentración de velíferas, respectivamente).

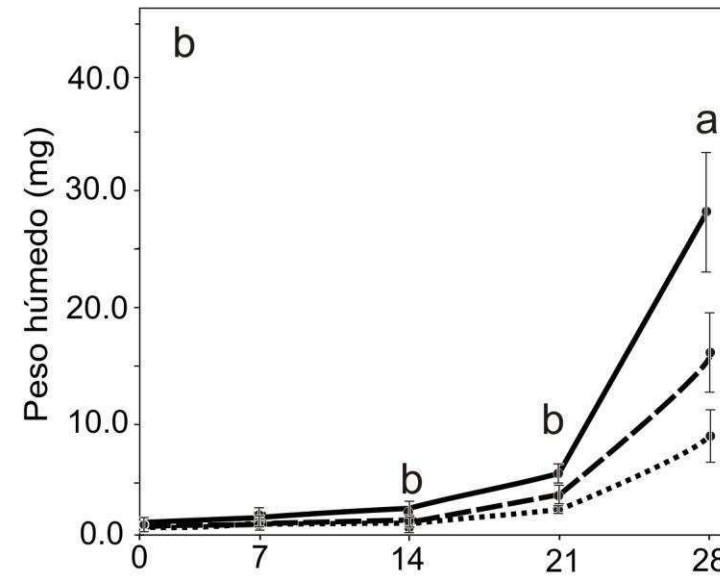
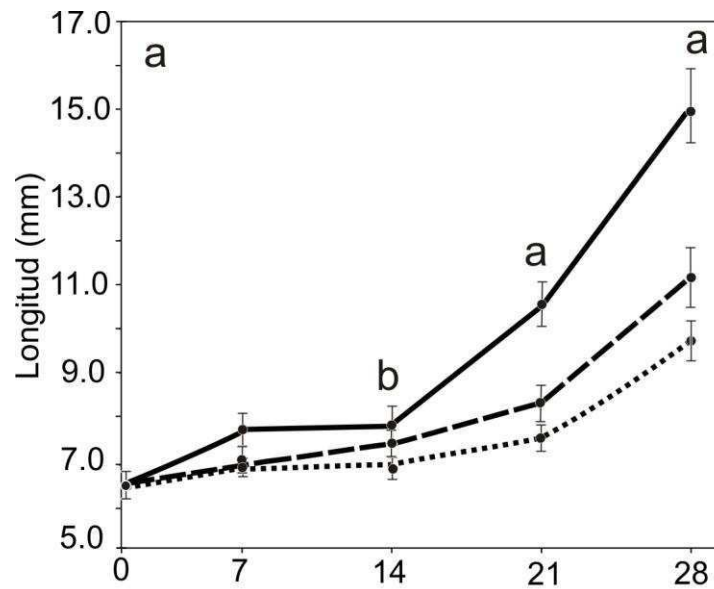


Fig. 26.
y peso húmedo
larvas de *P.*
alimentadas

Tiempo (días)

Largo total (A)
(B) de las
lineatus
con las tres

dietas: alta (línea sólida), natural (guiones) y baja (línea punteada). Las barras verticales muestran el intervalo de confianza al 95%. Las letras denotan diferencias significativas ($p < 0.01$) entre todos los tratamientos (a), o al menos un par de tratamientos (b).

5.3.3 Composición bioquímica y contenido energético

Los tres ítems alimenticios (velíferas, cladóceros y copépodos) tuvieron alta proporción de proteínas (más de 50% del PSLC), aunque con diferencias significativas entre ellos (Tabla 26; ANOVA, $p < 0.05$). Los copépodos tuvieron la más alta proporción de proteínas ($66.1 \pm 5.9\%$), seguidos por las velíferas (58.5 ± 11.1) y los cladóceros (54.2 ± 3.1). Los carbohidratos fueron el segundo compuesto en importancia después de las proteínas y su proporción varió entre 23.0 y 40.0% del PSLC. Con respecto a los lípidos, las velíferas tuvieron el porcentaje más alto, alcanzando el 17.7% del PSLC. Este porcentaje de lípidos fue significativamente más alto que en cladóceros (3 veces mayor) y copépodos (5 veces mayor) (Tabla 26; ANOVA, $p < 0.01$). Debido a estas diferencias en la composición bioquímica, el contenido energético también mostró diferencias significativas. Mientras el contenido calórico específico de cladóceros fue similar al de copépodos, el de las velíferas fue significativamente mayor (Tabla 26; ANOVA, $p < 0.001$) (aún cuando en términos absolutos el contenido calórico individual de los copépodos fue mayor debido a su mayor biomasa) (Tabla 26). El peso seco promedio de las velíferas fue mayor que el de los cladóceros, y consecuentemente su contenido calórico también fue mayor.

El contenido de proteínas de las larvas de peces aumentó significativamente durante el experimento en los tres tratamientos (Tabla 2; ANOVA, $p = 0.002$). Si bien las larvas alimentadas con la dieta de alta concentración de velíferas tuvieron mayor porcentaje de proteínas, seguidas por aquellas alimentadas con concentración media y baja, no se hallaron diferencias significativas entre estos tratamientos para este parámetro. Por otro lado, al final del experimento las larvas alimentadas con la dieta de alta concentración de velíferas tuvieron significativamente menor cantidad de lípidos que las alimentadas con otras dietas, y también porcentaje de lípidos que al inicio de la experiencia (Tabla 26). El contenido calórico específico de las larvas de peces mostró un leve incremento durante el desarrollo, pero el valor final no fue significativamente diferente al inicial, y tampoco varió entre tratamientos (ANOVA, $p = 0.07$; Tabla 26).

Tabla 26: Composición bioquímica de los ítems alimenticios y larvas de *Prochilodus lineatus* al tiempo 0 y después de 28 días de alimentarlas con las tres dietas: Alta, Natural y Baja concentración de velíferas. Media y desvío estándar (SD) de tres réplicas. Los asteriscos denotan diferencias significativas a $p < 0.05$ (*) y 0.01 (**) (ANOVA). DE denota desviación estándar.

Ítem	Peso seco	Longitud	Composición química del peso seco libre de cenizas				Contenido calórico				Contenido energético	
	Media \pm DE	Media \pm DE	Media \pm DE				Media \pm DE (Kcalgr ⁻¹)				Media \pm DE (%)	
	(μ g)	(mm)	Proteínas	Lípidos	Carbohidratos	Cenizas	Proteínas	Lípidos	Carbohidratos	Total	(J ind ⁻¹)	(kJ g ⁻¹ peso seco)
Cladóceros	1.19 \pm 0.98	0.51 \pm 0.16	54.2 \pm 3.0*	5.3 \pm 0.3	40.4 \pm 2.8	6.1 \pm 3.1	3.06 \pm 0.17	0.50 \pm 0.03	1.65 \pm 0.11	5.22 \pm	0.009	21.84 \pm 0.45
Copépodos	2.80 \pm 2.96	0.63 \pm 0.39	66.0 \pm 5.9*	3.2 \pm 0.2	30.6 \pm 6.1	2.5 \pm 1.6	3.73 \pm 0.33	0.31 \pm 0.02	1.25 \pm 0.25	5.30 \pm	0.056	22.15 \pm 0.85
Velíferas	0.47 \pm 0.09	0.16 \pm 0.04	58.4 \pm 11.1*	17.6 \pm 2.3 **	23.8 \pm 11	28.6 \pm 1.3	3.30 \pm 0.62	1.67 \pm 0.22	0.97 \pm 0.45	5.95 \pm	0.012	24.88 \pm 1.81 **
<i>P. lineatus</i>	(mg)	(mm)										
Inicial	0.14 \pm 0.01	6.57 \pm 0.82	67.6 \pm 2.4**	11.2 \pm 1.2	21.2 \pm 3.2	9.5 \pm 0.8	3.82 \pm 0.13	1.05 \pm 0.11	0.87 \pm 0.13	5.74 \pm	-	24.00 \pm 0.54
Final (28 días)												
Alta	0.68 \pm 0.05	15.08 \pm 1.49	88.5 \pm 3.3	9.7 \pm 0.6 *	1.8 \pm 2.4	12.0 \pm 1.0	4.99 \pm 0.19	0.91 \pm 0.06	0.07 \pm 0.09	5.99 \pm	-	25.04 \pm 0.49
Media	0.29 \pm 0.09	11.20 \pm 0.96	83.3 \pm 4.5	10.4 \pm 1.6	6.3 \pm 5.5	12.1 \pm 2.6	4.70 \pm 0.25	0.98 \pm 0.15	0.25 \pm 0.22	5.95 \pm	-	24.87 \pm 0.89
Baja	0.23 \pm 0.02	09.53 \pm 1.01	79.5 \pm 4.7	11.8 \pm 0.5	8.6 \pm 4.9	10.1 \pm 2.2	4.49 \pm 0.27	1.11 \pm 0.05	0.35 \pm 0.20	5.96 \pm	-	24.93 \pm 0.73

5.3.4 Consumo de oxígeno

Las mediciones respirométricas (N = 91; Fig. 27) fueron llevadas a cabo sobre un total de 32 larvas; el crecimiento de éstas durante el período de tiempo que se las utilizó fue normal y sin diferencias significativas con respecto a las usadas en la experiencia de crecimiento alimentadas con concentración natural de velígeras (mrANOVA, $F_{4, 22} = 1.32$, $P = 0.29$ y mrANOVA, $F_{4, 22} = 2.52$, $P = 0.09$ para largo total y peso húmedo, respectivamente). Estas larvas variaron entre 7 ± 0.46 y 14 ± 1.01 mm de largo total, y entre 0.1 ± 0.02 y 0.9 ± 0.18 mg de peso seco a $22 \pm 1^\circ\text{C}$. Durante este período de tiempo, el consumo específico de oxígeno de las larvas de *P. lineatus* fue de 0.73 ± 0.26 mg O_2 g peso húmedo $^{-1}\text{h}^{-1}$ (a un peso húmedo promedio de 6.45 ± 4.15 mg). La tasa metabólica estándar (SMR) a la temperatura experimental para este rango de tallas varió entre 0.025 y 0.120 J h^{-1} por larva (Fig. 27a). Los cambios en la SMR con respecto a el peso seco ajustaron a un función polinómica ($y = -0.046x^2 + 0.1811x + 0.001$) con $N = 91$ y $r^2 = 0.83$. La energía total consumida por larva y por semana, incluyendo el costo energético del crecimiento y la tasa metabólica estándar, aumentó durante el período estudiado variando entre 7 y 21 J ind^{-1} , donde el equivalente energético por el incremento en peso fue de entre 1 y 6 J ind^{-1} (Fig. 27b).

5.3.5 Análisis energético

En promedio, la energía usada por las larvas de *P. lineatus* durante este experimento fue menor que la energía disponible para las mismas durante las tres primeras semanas de este estudio, como surge de las diferencias entre energía disponible y la utilizada en el metabolismo y el crecimiento (tabla 27). Las diferencias entre estos valores fueron máximas durante la semana 2, disminuyendo hacia el final del experimento. Solo durante la cuarta semana del tratamiento con concentración media de velígeras el balance energético resulto negativo (Tabla 27)

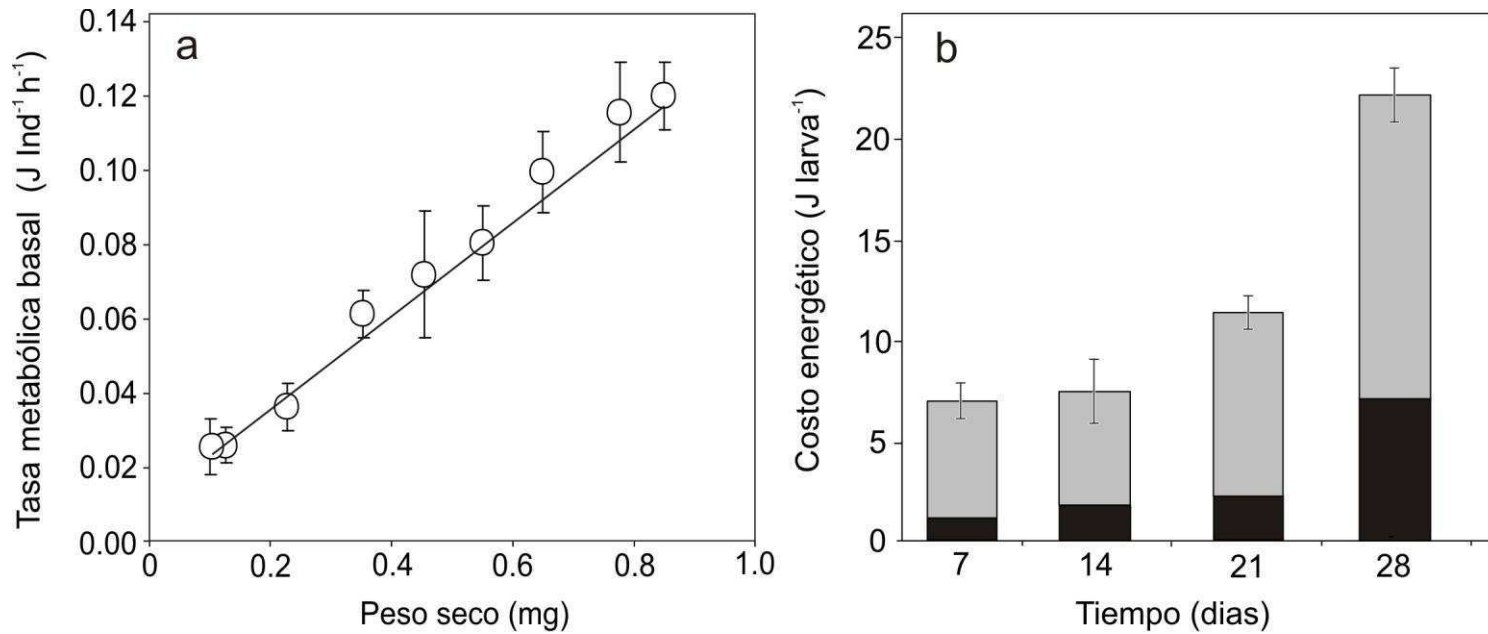


Fig. 27. A. Tasa metabólica basal promedio en función del peso seco en larvas de *P. lineatus* ($y = -0,0464x^2 + 0,1811x + 0,001$; $R^2 = 0,837$, $N = 91$). B. Costo energético semanal del crecimiento (barras negras) y tasa metabólica basal (barras grises) de acuerdo al peso medio de las larvas usadas en el experimento de respirometría en cada semana. Las barras verticales denotan el intervalo de confianza al 95% de los costos energéticos combinados.

Tabla 27: Crecimiento y balance energético de las larvas de *Prochilodus lineatus* alimentadas con dietas de alta, media y baja concentración de velíferas. El número de ítems alimenticios en la dieta fue calculado usando las tasas de consumo medidas en el capítulo anterior y el correspondiente porcentaje de cada ítem alimenticio en el presente trabajo. La energía disponible de cada ítem fue calculada con la tasa de consumo y contenido energético de cada ítem promedio: 0.009, 0.056 y 0.012 J Ind⁻¹ para cladóceros, copépodos y velíferas respectivamente, y con un período de alimentación de 14h. DE denota desviación estándar.

Dieta	Semana	Peso húmedo medio (mg ± DE)	Tasa de crecimiento (% por día ± DE)	Tasa de alimentación (ind.h ⁻¹ ± DE)	Energía consumida (Joule.semana ⁻¹ ind ⁻¹)				Energía necesaria (Joule.semana ⁻¹ ind ⁻¹ ± DE)			
					Cladóceros	Copépodos	Velíferas	Total	SMR	Crecimiento	Total	Energía excedente
Alta conc. de velíferas	1	2.01±1.33	4.81±1.33	8.4 ±3.28	0.00	0.00	9.88	9.88	5.79±0.85	0.69±0.12	6.49±0.97	3.40
	2	2.54±0.92	3.76±0.92	15.0 ±11.11	0.00	0.00	17.64	17.64	5.57±1.55	0.58±0.11	6.15±1.66	11.49
	3	5.7±1.61	17.77±1.61	15.0 ±11.11	0.00	0.00	17.64	17.64	9.04±0.82	4.44±0.12	13.49±0.94	4.16
	4	28±15.46	55.88±15.46	15.0 ±12.55	0.00	41.16	8.82	49.98	14.97±1.34	29.18±0.76	44.15±2.10	5.83
Conc. media de velíferas	1	1.69±0.76	1.77±0.76	6.0 ±3.84	0.48	0.00	6.41	6.90	5.79±0.85	0.20±0.72	5.99±1.57	0.91
	2	2.3±0.71	5.15±0.71	9.8 ±5.54	1.04	4.30	9.22	14.56	5.57±1.55	0.72±0.07	6.30±1.62	8.25
	3	4.8±1.88	15.52±1.88	9.8 ±5.54	1.85	5.76	7.82	15.44	9.04±0.82	3.50±0.12	12.55±0.94	2.89
	4	17.5±3.33	37.79±3.33	12.0 ±4.76	2.12	15.15	8.04	25.31	14.97±1.34	16.47±0.23	31.44±1.57	-6.15
Baja conc. de velíferas	1	1.66±1.61	1.48±1.46	3.8 ±3.56	0.37	2.32	3.48	6.17	5.79±0.85	0.15±0.23	5.95±1.08	0.21
	2	1.8±1.36	1.2±0.25	6.2 ±5.06	0.55	10.21	4.37	15.13	5.57±1.55	0.04±0.14	5.62±1.69	9.50
	3	3.01±1.57	9.6±0.2	6.2 ±5.06	4.10	8.51	0.00	12.61	9.04±0.82	1.68±0.14	10.72±0.96	1.88
	4	8.5±4.52	26.05±2.95	5.8 ±1.51	1.71	21.22	0.00	22.93	14.97±1.34	7.03±0.27	22.00±1.61	0.92

5.4 Discusión

Este es el primer estudio que combina análisis de crecimiento y tasa metabólica basal en larvas de *Prochilodus lineatus*. Nuestros resultados indican que las velígeras de *Limnoperna fortunei* aumentan significativamente el crecimiento de las larvas de *P. lineatus* y apoya la idea de que este nuevo y abundante recurso es selectivamente consumido por las larvas de esta especie. Antes de la llegada de *L. fortunei*, los cladóceros era la principal presa de las larvas de tallas menores a 14.0 mm (Rossi 1992). Después de la llegada del mejillón dorado, las velígeras fueron incorporadas a la dieta de las larvas de *P. lineatus* representando entre 20% y 90%, de la dieta, dependiendo principalmente de la concentración de velígeras en el agua (primer parte de esta tesis). Esto sugiere que nuestros resultados de laboratorio son indicativos del crecimiento en el medio natural. Este aumento de las tasas de crecimiento responde a la composición bioquímica y el contenido calórico de las velígeras, así como los costos energéticos involucrados en la captura de las presas.

El análisis de la composición química mostró que las velígeras tienen un alto contenido de proteínas, y que su porcentaje de lípidos y, la densidad energética son significativamente superiores a las de cladóceros y copépodos. La composición bioquímica de los alimentos concuerda con la informada en otros estudios de crustáceos y moluscos, que coinciden en que los niveles de proteínas son altos (más del 50%), en tanto que las proporciones de lípidos e hidratos de carbono son menores y altamente variables (Williams y McMahon 1989; Sprung 1993; Ricciardi y Mangoni 1999; Chaparro et al. 2006). Carbohidratos y lípidos son el segundo y el tercer componente corporal después de las proteínas, oscilando entre 23,0%-40,0% y 3,3%-17,7% del PSLC, respectivamente. La composición bioquímica de cladóceros y copépodos observada en el presente estudio es similar a la registrada anteriormente (Ricciardi y Mangoni 1999; Macedo y Pinto-Coelho, 2001; Vijverberg y Frank 2006). Aunque el contenido de lípidos es muy variable entre presas, en las velígeras es 3 o 5 veces más alto que en cladóceros y copépodos, respectivamente. El contenido de lípidos de las velígeras alcanzó el 17,0% de la PSLC, siendo su densidad energética mayor que las de las otras presas. Los valores de densidad energética medidos en este estudio fueron comparables con los reportados anteriormente para otras especies de bivalvos, copépodos y cladóceros (Williams y McMahon 1989; Ricciardi y Mangoni 1999; Magoulick y Lewis 2002). Si bien no hay datos previos de la densidad de energía en velígeras de *L. fortunei*, los valores registrados en nuestro estudio ($24,88 \pm 1,81 \text{ kJ g}^{-1}$ peso seco) son solo ligeramente superiores a los de ejemplares adultos y estadios larvales de otro bivalvo invasor, *Dreissena polymorpha* (entre 17,3 y 22,7 KJ g⁻¹; Blaber 1979). Además de una alta densidad energética, las

velígeras tienen mayor biomasa (peso seco) que los crustáceos de similar longitud total, y por consiguiente un mayor contenido total de energía.

Al igual que en otras larvas de peces, las diferencias en las tasas de crecimiento observadas en este experimento seguramente están determinadas por la composición bioquímica de las presas (Lankford y Targett 1997; Halver 2001; Teshima et al. 2004). Varios autores han destacado que una combinación de alto contenido de proteínas y lípidos (como la encontrada en las velígeras), es de gran importancia para la dieta de las larvas de peces (Rodríguez et al. 1997; Sargent et al. 1999; Lazo 2000; Rønnestad et al. 2007): los lípidos proporcionan la energía necesaria durante el rápido desarrollo larval, mientras que las proteínas son el componente estructural más importante, representando generalmente más del 50% del peso seco en estos organismos.

Las dietas ricas en aminoácidos libres, péptidos y ácidos grasos insaturados, como el ácido docosahexaenoico (DHA) y eicosapentanoico (EPA) son particularmente favorables para el crecimiento de las larvas de peces. Estos dos compuestos no pueden ser sintetizados por las larvas, y son incorporados a través de la ingesta de zooplancton (Sprung 1984; Vanderploeg et al. 1996, Barnard et al. 2006), incluyendo las larvas del bivalvos (Baines et al. 2007).

La reducción del costo energético asociado con la captura de una presa más lenta, como una velígera, en comparación con otras más rápidas como cladóceros y copépodos, también puede tener un efecto importante sobre el crecimiento de las larvas de *P. lineatus*. Nuestros resultados muestran evidencias de selectividad hacia las larvas de *L. fortunei*, sobre todo en las primeras semanas de desarrollo de las larvas de *P. lineatus* (Fig. 26). Estos resultados son coherentes con los datos de campo y experimentales discutidos en capítulos anteriores, que muestran que las velígeras son preferidas sobre otras presas como cladóceros y particularmente copépodos, probablemente en buena medida debido a su menor capacidad de evitar la predación. Esta alimentación selectiva sobre presas más fáciles de capturar implica un menor costo energético que, a su vez, posibilita tasas de crecimiento más ventajosas (Lazzaro, 1987; Lankford y Targett, 1997, Graeber et al. 2004).

La tasa metabólica estándar de las larvas de *P. lineatus* estimada en este estudio es coherente con los valores obtenidos por Croux Parma (1994) para juveniles de esta especie. Para los juveniles se calculó una media de consumo específico de oxígeno de $0,24 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1}$ (en individuos de 10 g); este valor es aproximadamente 3 veces menor al nuestro para las larvas ($0,73 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ mg}^{-1}$ a $6,5 \text{ mg}$ peso

húmedo). La información disponible para otras especies es, en líneas generales, coherente con estos datos (Wieser y Medgyesy 1990; Wieser et al. 1988, Parra y Yúfera, 2001).

En concordancia con lo observado experimentalmente, las tres dietas usadas parecen suficientes para afrontar el gasto metabólico y el destinado al crecimiento. La diferencia entre la energía disponible y la consumida fue mayor en la dieta con alta concentración de velíferas que en las otras dos. Sin embargo, en las tres dietas se alcanzó un máximo en la energía excedente hacia el final de la segunda semana del experimento (Tabla 27), justo antes de un aumento importante en la tasa de crecimiento. El único momento en que la energía consumida parece no ser suficiente para afrontar el gasto metabólico es hacia el final de la cuarta semana con el tratamiento dietario de concentración media de velíferas. Estos valores de energía excedente tan bajos están probablemente relacionados con una transición en el comportamiento alimentario entre los estadios de postlarva y juvenil. Rossi (1992) observó que larvas de *P. lineatus* cambian la dieta basada en crustáceos a una rica en algas, hongos, protozoarios, rotíferos, microcrustáceos y detritos, más semejante a la detritívora característica de los adultos. Las estimaciones realizadas no incluyen otros costos energéticos (tales como acción dinámica específica, coeficientes de utilización, costos comparados en preda sobre los diferentes tipos de presas, la energía perdida por el sistema, etc.) necesarios para comprender el balance energético total de las larvas. Así y todo, los resultados expuestos destacan claramente la importancia energética de las velíferas en la dieta de larvas de *P. lineatus*.

Capítulo 6

Discusión general

Al menos 18 de las 25 especies de peces identificadas en este trabajo consumen velígeras de *Limnoperna fortunei* durante sus estadios larvales. Estas especies incluyen algunas de las formas más abundantes de la cuenca del Río de la Plata (Tabla 28). Esta diversidad de consumidores, así como la abundancia de muchos de ellos, destacan la importancia de las larvas del bivalvo en la alimentación de las larvas de peces. Probablemente el hecho que las larvas de peces de estos grupos compartan una primera etapa de alimentación zooplanctívora (Mérigoux y Ponton, 1998; Rossi, 1992; 2007; 2008; Makrakis et al. 2005), y presenten una alta flexibilidad trófica permitió una rápida incorporación de las velígeras en su dieta.

La plasticidad de la dieta de peces sudamericanos fue discutida por varios autores (Mérigoux y Ponton, 1998; Abelha et al. 2001), destacando su valor adaptativo, en particular durante el desarrollo de las larvas y juveniles de peces en ríos con grandes fluctuaciones ambientales. Seguramente esta plasticidad es un factor decisivo para que pudieran incorporar nuevos ítems a su dieta sin la necesidad de un proceso adaptativo previo.

Tabla 28: Frecuencia de ocurrencia y biomasa de veligeras registradas en las larvas de peces recolectadas en los diferentes ambientes en este estudio. [1] porcentaje sobre el total analizado. La FO fue calculada por ambiente muestreado y la máxima registrada corresponde al ambiente resaltado en negrita.

Especies	Larvas con contenido	Estómagos con L. fortunei [1]	FO máxima [%]	Biomasa media total de L. fortunei	Ambiente
Pimelodidae	177	114 [64.4%]	100.0	321.66	Río Paraná Medio e Inferior - Paraguay Inferior - Embalse Salto Grande - Lagunas marginales (San Nicolás)
Prochilodus lineatus	137	31 [22.6%]	100.0	42.15	Río Paraná Medio e Inferior - Paraguay Inferior - Lagunas marginales (San Nicolás)
Pimelodus spp.	89	40 [44.9%]	50.7	181.67	Río Paraná Medio e Inferior - Paraguay Inferior - Lagunas marginales (San Nicolás)
Iheringichthys labrosus	76	32 [42.1%]	68.2	150.10	Río Paraná Medio e Inferior - Paraguay Inferior
Lycengraulis grossidens	70	3 [4.2%]	11.1	0.04	Embalse Salto Grande
Apareiodon Affinis	58	8 [13.7%]	46.1	0.19	Embalse Salto Grande
Pseudoplatystoma spp.	47	13 [27.6%]	29.7	18.80	Río Paraná Medio e Inferior - Lagunas marginales (San Nicolás)
Parapimelodus valenciennis	34	16 [47.0%]	47.1	46.20	Río Paraná Medio e Inferior
Catathyridium jeninsy	23	17 [73.9%]	85.7	3.52	Río Paraná Medio e Inferior - Paraguay Inferior - Embalse Salto Grande
Pachyurus bonariensis	19	1 [5.2%]	11.1	0.05	Embalse Salto Grande
Luciopimelodus pati	16	3 [18.7%]	100.0	7.38	Río Paraná Medio e Inferior - Paraguay Inferior
Flia Anostomidae	14	6 [42.8%]	50.0	6.07	Río Paraná Medio e Inferior - Paraguay Inferior - Lagunas marginales (San Nicolás)
Flia Characidae	12	3 [25.0%]	25.0	2.00	Lagunas marginales (San Nicolás)
Characiformes NI	8	2 [25.0%]	20.0	5.46	Río Paraná Medio e Inferior - Paraguay Inferior - Embalse Salto Grande
Sorubim lima	7	6 [85.7%]	85.7	14.10	Río Paraná Medio e Inferior
Doradidae	2	1 [50.0%]	50.0	0.70	Lagunas marginales (San Nicolás)
Aphyocharax	1	1 [100.0%]	100.0	0.67	Río Paraná Medio e Inferior - Paraguay Inferior
Siluriformes NI	10	1 [10.0%]	25.0	0.18	Embalse Salto Grande
Total	800	298 [37.6%]			

Tanto los datos de campo como los experimentos de laboratorio mostraron que el mayor consumo de velíferas se produce en los estadios protolarvales y disminuye con el desarrollo. Las velíferas constituyen el alimento más importante (Paraná Medio e Inferior), o segundo en importancia (San Nicolás y Embalse Salto Grande) de las protolarvas, tanto en frecuencia numérica como en biomasa. Que sean precisamente los primeros estadios de desarrollo de peces los más activos consumidores de velíferas es particularmente significativo debido a que estas etapas son usualmente las más vulnerables en la vida del animal, con altas tasas de mortalidad, en buena medida debidas a limitaciones tróficas (Leiby 1984; Fortier y Leggett 1985; Li Sifa y Mathias 1987; Kamler, 1992). También es muy significativo que *L. fortunei* se reproduce continuamente desde septiembre hasta mayo, produciendo hasta más de 30.000 larvas por metro cúbico (Boltovskoy y Cataldo, 1999; Cataldo y Boltovskoy, 2000), de manera que las larvas de peces, que están presentes entre octubre y febrero-marzo (Vazzoler, 1996), tienen una permanente provisión de velíferas durante las etapas más tempranas de su desarrollo. Esto, sumado a la adecuada composición bioquímica de las velíferas (ver Capítulo 5), es muy probable que constituya un importante impacto positivo sobre las poblaciones de peces de la cuenca.

Es necesario destacar que las especies de peces que predan más intensamente sobre las velíferas no solo son muy abundantes, sino también son ecológicamente muy importantes en el sistema. (Bonetto et al. 1969; Sverlij et al. 1993; Espinach Ros y Fuentes, 2001; Menni, 2004; Rossi, 2008), de manera tal que los beneficios que el nuevo alimento representa para ellas puede ser transferido a muchas otras. Por ejemplo, las larvas de sábalo (*P. lineatus*) y pimelodinos son el alimento preferencial de las larvas ictiófagas de dorado (*Salminus maxillosus*), chafalote (*Rhaphiodon vulpinus*), surubí (*Pseudoplatystoma coruscans* y *P. fasciatum*) y otros.

Si bien en la mayoría de los casos la incorporación de bivalvos exóticos a la dieta de peces nativos ha redundado en impactos positivos para los segundos (Molloy et al. 1997; Bur y francés 1996; Magoulick y Lewis 2002; Montalto et al. 1999; Cataldo y Boltovskoy 2000; Penchaszadeh et al. 2000; Protogino y García 2005, Boltovskoy et al. 2006; Cantanhêde et al. 2008), algunos estudios concluyeron lo contrario. Por ejemplo, se ha sugerido que el mejillón invasor *D. polymorpha* puede constituir un alimento de menor calidad que las presas tradicionales por su valor calórico bajo o por los mayores costos energéticos involucrados en su manipulación (French y Bur 1996, Nagelkerke y Sibbing 1996; Magoulick y Lewis 2002; Pothoven y Madenjian 2008). Este no parece ser el caso de las velíferas de *L. fortunei*, cuya proporción de material indigerible (valvas) es inferior al 30% (para los

adultos de *D. polymorpha* en los estudios mencionados era de 67% a 94%), y la “manipulación” (captura, ingestión) es probablemente menos onerosa energéticamente que la involucrada en la alimentación con cladóceros y copépodos. Desde el punto de vista de su calidad como alimento, tal como se describiera en el Capítulo 5 las velíferas tienen un contenido calórico específico mayor que el de copépodos y cladóceros.

La invasión de Europa Occidental y Norteamérica por el mejillón cebra ha sido objeto de cientos de investigaciones (Schloesser et al. 1994). Esta riqueza de información y el hecho que *D. polymorpha* comparte varios rasgos salientes con el mejillón dorado (Karatayev et al. 2007) hace que *D. polymorpha* frecuentemente se utilice como modelo para la extrapolación de los impactos de *L. fortunei* en Sudamérica. Sin embargo, hay numerosas evidencias que sugieren que existen diferencias muy importantes entre estas dos invasiones. Aunque *D. polymorpha* ha sido intensamente investigada por más de 100 años (Schloesser et al. 1994), solo 10 especies de peces en Europa y 5 en Norteamérica fueron registrados como predadores de sus larvas planctónicas. Los valores reportados de FO y biomasa de las larvas de *D. polymorpha* en la dieta de estas especies son usualmente más bajos que los obtenidos en este estudio (por ejemplo Mills et al. 1995; Molloy et al. 1997). Este impacto trófico moderado de las velíferas de *D. polymorpha* sobre otros componentes de las comunidades fue recientemente confirmado mediante estudios de isótopos estables en ambientes estuariales (Barnard et al. 2006).

Es probable que estas diferencias entre *Dreissena* y *Limnoperna* se deban a una combinación de rasgos de los invasores y de los ambientes invadidos. A diferencia de *D. polymorpha*, que es un desovante secuencial que produce larvas por un período de 6 a 8 semanas (Nichols, 1996), *L. fortunei* se reproduce continuamente durante 7 a 10 meses (Boltovskoy et al., 2009). De esta manera, la disponibilidad de sus velíferas para los potenciales predadores es mucho mayor y más predecible en términos ecológicos. Las condiciones ambientales de los grandes ríos sudamericanos también difieren fuertemente de muchos cuerpos de agua habitados por *D. polymorpha*, especialmente en Norte América. Los ríos Sudamericanos son turbios (profundidad de Secchi menos de 20 cm) y pobres en plancton. Las densidades de fitoplancton están usualmente de por debajo de 500 células por ml, y las de zooplancton, incluidos los rotíferos, cladóceros y copépodos, por debajo de los 30 ind. l⁻¹ (Boltovskoy et al. 1995; de Cabo et al. 2003). Los organismos filtradores son escasos en estas aguas (Boltovskoy et al. 2006), y los peces planctívoros están restringidos a unas pocas especies, algunas de las cuales predan sobre el plancton solo durante las etapas de larva y juvenil (Iwazkiw, 2001). En consecuencia, es poco probable que los efectos positivos de un aumento en la disponibilidad de alimento debido a la presencia

de las velíferas puedan ser anulados por el impacto de la competencia de *Limnoperna* con otros organismos filtradores, incluidos peces, como ha sido notado para *Dreissena* (MacIsaac 1996; Bridgeman et al. 1995; Bartsch et al. 2003). Así como no todas las especies invasoras tienen impactos importantes en el mismo ambiente, la misma especie puede tener efectos muy diferentes en ambientes distintos (Byers et al. 2002).

Si bien nuestros resultados sugieren que la expansión de *L. fortunei* resulta en un aumento de la disponibilidad de alimento para las poblaciones de peces locales, ello no necesariamente implica que el efecto global sobre el ecosistema en general, y aún sobre la ictiofauna en particular, sea beneficioso. Las relaciones tróficas con peces son solo una de las muchas interacciones nuevas que la invasión de estos mejillones ha desencadenado. Sin bien el consumo de velíferas por parte de las larvas de peces debe tener efectos positivos sobre los predadores, también podría haber efectos negativos, directos o indirectos, como la alteración del balance histórico entre especies de peces, incremento de la transparencia del agua, aumento del crecimiento de macrófitas, modificación de la disponibilidad de nutrientes, modificaciones en la composición y abundancia de comunidades planctónicas y bentónicas, introducción de nuevos parásitos, etc. (Botts et al. 1996; Karatayev et al. 1997; Strayer et al. 1999; Ogawa et al. 2004; Boltovskoy et al., 2009).

Es probable que el efecto de los cambios en el comportamiento alimenticio de las larvas de peces no esté restringido a los organismos involucrados directamente en esta interacción, sino también tenga un efecto cascada, en ambos sentidos de la cadena trófica (MacIsaac et al. 1999; Yan et al. 2001; Clarke et al. 2004). En la medida que esta nueva interacción modifique los efectos previamente establecidos podría también afectar fuertemente la composición específica y estructuras de tallas de la comunidad zooplanctónica (Dumitru et al. 2001), y estos a su vez cambiar los valores de abundancia y composición del fitoplancton (Strecker y Arnott 2008).

Un efecto interesante de este consumo de velíferas por parte de las larvas de peces es el impacto que esta predación puede tener en el crecimiento de las poblaciones del molusco. A juzgar por la información disponible, la intensidad de la predación sobre diferentes estadios de vida de los bivalvos invasores es altamente variable (ejemplo: Stewart et al. 1998; Bartsch et al. 2005). En el río Paraná Inferior Sylvester et al. (2007b) concluyeron que los predadores de *L. fortunei*, principalmente peces adultos, consumen el 26-79% de los individuos (20-85% de la biomasa) de esta especie. Aun cuando este consumo es más alto que el registrado para otros bivalvos exóticos, como *D. polymorpha*, no

parece hacer peligrar las poblaciones de mejillón. De igual manera, parece poco probable que el efecto de la predación de las larvas de peces pueda reducir significativamente el stock de velígeras en el plancton, al menos a densidades de ictioplancton de alrededor de 3 larvas m^{-3} . Un cálculo rápido indica que a estas densidades la mortalidad por predación podría afectar entre el 10 y el 20% de la población permanente de velígeras. Si bien estas cifras, que se basan en mediciones de laboratorio de las tasas de consumo de larvas de *P. lineatus*, pueden ser sobreestimativas (MacKenzie et al. 1990), el balance energético obtenido en este trabajo sugiere que es poco probable que tasas de consumo menores puedan mantener las altas tasas de crecimiento de las larvas de *P. lineatus*. Esta circunstancia, así como la presencia de otras especies de peces predadores de velígeras en el ictioplancton, algunas de los cuales probablemente tengan tasas de consumo mayores que *P. lineatus* (como correspondería a su mayor talla), apoyan la idea que la magnitud de esta predación no es despreciable. A pesar de ello, el período reproductivo más extenso del mejillón en comparación con los peces, así como su probablemente muy alto potencial biológico, deben compensar largamente los efectos de la predación larval y minimizar su efecto a largo plazo. Un análisis más profundo de este tema requiere de algunas piezas del rompecabezas que aún no poseemos, como datos de la fecundidad del molusco, así como el uso de técnicas aún no ensayadas, como isótopos estables aplicados al estudio de las relaciones tróficas (Lopes et al. 2007; Rennie et al. 2009).

Bibliografía

- Abelha MCF, Agostinho AA & Goulart E, 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum* 23: 425-434.
- Abrams PA, 2000. The evolution of predator–prey interactions: theory and evidence. *Annu Rev Ecol Syst* 31: 79–105.
- Akopian M, Garnier J, Testard P & Ficht A, 2001. Estimating the benthic population of *Dreissena polymorpha* and its impact in the lower Seine River, France. *Estuaries* 24: 1003–1014.
- Alexander JE, Thorp JH & Fell RD, 1994. Turbidity and Temperature Effects on Oxygen Consumption in the Zebra Mussel (*Dreissena polymorpha*). *Can J Fish Aquat Sci* 51: 179-184.
- Allan JD & Castillo MM, 2007. *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. 2nd Ed. Kluwer Academic Publishers, Boston, pp. 436.
- Amsler M & E Drago, 2000. Revisión del balance de sedimentos suspendidos en la confluencia de los ríos Paraná y Paraguay. *Memorias del XVII. Congr.Nac. del Agua, Argentina, Junio 2000 (CD ROM)*.
- Baines SB, Fisher NS & Cole JJ, 2007. Dissolved organic matter and persistence of the invasive zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) under low food conditions. *Limnol Oceanogr* 52: 70-78.
- Barnard C, Martineau C, Dodson JJ & Vincent WF, 2006. Trophic position of zebra mussel veligers and their use of dissolved organic carbon. *Limnol Oceanogr* 51: 1473-1484.
- Bartsch LA, Richardson WB & Sandheinrich MB, 2003. Zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) limit food for larval fish (*Pimephales promelas*) in turbulent systems: a bioenergetics analysis. *Hydrobiologia* 495: 59-72.
- Bartsch MR, Bartsch LA & Gutreuter S, 2005. Strong effects of predation by fishes on an invasive macroinvertebrate in a large floodplain river. *J North Am Benthol Soc* 24: 168–177.
- Blaber SJM, 1979. The biology of filter feeding teleosts in Lake St. Lucia Zululand. *J Fish Biol* 15: 37-59.

- Boltovskoy D & Cataldo D, 1999. Population dynamics of *Limnoperna fortunei*, an invasive fouling mollusc, in the lower Paraná River (Argentina). *Biofouling* 14: 255-263.
- Boltovskoy D, Correa N, Cataldo D & Sylvester F, 2006. Dispersion and impact of invasive freshwater bivalves: *Limnoperna fortunei* in the Río de la Plata watershed and beyond. *Biol Invasions* 8: 947-963.
- Boltovskoy D, Izaguirre I & Correa N, 1995. Feeding selectivity of *Corbicula fluminea* (Bivalvia) on natural phytoplankton. *Hydrobiologia* 312: 171-182.
- Boltovskoy D, Sylvester F, Otaegui A, Leites V & Cataldo D, 2009. Environmental modulation of reproductive activity of the invasive mussel *Limnoperna fortunei*: implications for antifouling strategies. *Austral Ecol.* Doi: 10.1111/j.1442-9993.2009.01974.x.
- Bonetto AA & Drago EC, 1968. Consideraciones faunísticas en torno a la delimitación de los tramos superiores del río Paraná. *Physis* 27: 437-444.
- Bonetto AA & Martinez de Ferrato A, 1966. Introducción al estudio del zooplankton en las cuencas isleñas del Paraná Medio. *Physis* 26: 385-96.
- Bonetto AA, 1971. Informaciones complementarias sobre migraciones de peces en la cuenca del Plata. *Physis* 30: 305-20.
- Bonetto AA, Castelo HP & Wais EIR, 1987. Stream regulation in Argentina, including the superior Paraná and Paraguay rivers. *Reg Rivers Res & Manag* 1: 129-143.
- Bonetto AA, E Cordiviola de Yuan, C Pignalberi & Oliveros O, 1969. Ciclos hidrológicos del río Paraná y las poblaciones de peces contenidas en las cuencas temporarias de su valle de inundación. *Physis* 29: 213-223.
- Borús JM, Quirno U & Calvo D, 2005. Evaluación de caudales diarios descargados por los grandes ríos del sistema del plata al estuario del Río de la Plata, alerta hidrológico. Instituto Nacional del Agua y el Ambiente, Ezeiza, Argentina.

- Bottrell HH, Duncan A, Gliwicz ZM, Grygierek E, Herzig A, Hillbricht-Ilkowska A, Kurasawa H, Larsson P & Weglenska T, 1976. A review of some problems in zooplankton production studies. *Nor J Zool* 24: 419-456.
- Botts PS, BA Patterson & Schloesser DW, 1996. Zebra Mussel effects on benthic invertebrates: Physical or biotic? *J N Am Benthol Soc* 15: 179-184.
- Bridgeman TB, Fahnenstiel GL, Lang GA & Nalepa TF, 1995. Zooplankton Grazing During the Zebra Mussels (*Dreissena polymorpha*) Colonization of Saginaw Bay, Lake Huron. *J Gt Lakes Res* 21: 567-573.
- Bulté G & Blouin-Demers G, 2008. Northern map turtles (*Graptemys geographica*) derive energy from the pelagic pathway through predation on zebra mussels (*Dreissena polymorpha*). *Freshwat Biol* 53: 497-508.
- Byers JE, S Reichard, JM Randall, IM Parker, CS Smith, WM Lonsdale, IAE Atkinson, TR Seastedt, M Williamson, E Chornesky & Hayes D, 2002. Directing research to reduce the impacts of nonindigenous species. *Conserv Biol* 16: 630-640.
- Cantanhêde G, Hahn NS, Gubiani EA & Fugi R, 2008 Invasive molluscs in the diet of *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1821) (Pisces, Doradidae) in the Upper Paraná River floodplain, Brazil. *Ecol Freshw Fish* 17: 47-53.
- Cataldo D & Boltovskoy D, 2000. Yearly reproductive activity of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia) as inferred from the occurrence of its larvae in the plankton of the Lower Paraná River and the Río de la Plata estuary (Argentina). *Aquat Ecol* 34: 307-317.
- Cataldo D, Boltovskoy D, Marini V & Correa N, 2002. Limitantes de la expansión de *Limnoperna fortunei* en la cuenca del Plata: la predación por peces. En: Terceras Jornadas para la Conservación de la Fauna Íctica del Río Uruguay, Paysandú, Uruguay, 25-26 April 2002.
- Cataldo D, Boltovskoy D, Hermosa JL & Canzi C, 2005. Temperature-dependent rates of larval development in *Limnoperna fortunei* (Bivalvia: Mytilidae). *J Moll Stud* 71: 41-46.

- Cataldo D, O'Farrel I, Paolucci E, Sylvester F & Boltovskoy D, 2008. Impacto del mejillón dorado *Limnoperna fortunei* sobre el fitoplancton y los nutrientes: XIV Congreso de la Asociación Ibérica de Limnología, Huelva, España.
- Chaparro OR, Navarrete LR & Thompson RJ, 2006. The physiology of the larva of the Chilean oyster *Ostrea chilensis* and the utilisation of biochemical energy reserves during development: An extreme case of the brooding habit. *J Sea Res* 55: 292-300.
- Clark DL, Leis JM, Hay AC & Trnski T, 2005. Swimming ontogeny of four temperate marine fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 292: 287-300.
- Clarke LR, Letizia PS & Bennett DH, 2004. Autumn-to-Spring Energetic and Diet Changes among Kokanee from North Idaho Lakes with and without *Mysis relicta*. *N Am J Fish Manag* 24: 597-608.
- Clements WH & Livingston RJ, 1984. Prey selectivity of the fringed filefish, *Monacanthus ciliatus* (Pisces: Monacanthidae): role of prey accessibility. *Mar Ecol Prog Ser* 16: 291-295.
- Confer JL, Mills EL & O'Bryan L, 1990. Influence of prey abundance on species and size selection by young yellow perch (*Perca flavescens*). *Can J Fish Aquat Sci* 47: 882-887.
- Cooper SD & Goldman CR, 1980. Opossum shrimp (*Mysis relicta*) predation on zooplankton. *Can J Fish Aquat Sci* 37: 909-919.
- Coulas RA, MacIsaac HJ & Dunlop W, 1998. Selective Predation on an Introduced Zooplankton (*Bythotrephes cederstroemi*) by Lake Herring (*Coregonus artedii*) in Harp Lake, Ontario. *Freshw Biol* 40: 343-355.
- Daniel WW, 1978. Applied Nonparametric Statistics. Boston: Houghton Mifflin Company.
- Darrigran G, 2002. Potential Impact of filter-feeding Invaders on temperate inland freshwater environments. *Biol Invasions* 4: 145-156.
- Darrigran G, Penchaszadeh P, Damborenea C & Greco N, 2002. Abundance and distribution of golden mussel (*Limnoperna fortunei*) larvae in a Hydroelectric Power Plant. In: South America 11th

International Conference On Aquatic Invasive Species; 2002 February 25-28; Hilton Alexandria Mark Center, Alexandria, Virginia. USA.

Dawidowicz P & Gliwicz M, 1983. Food of brook charr in extreme oligotrophic conditions of an alpine lake. *Envir Biol Fishes* 8: 55-60.

de Cabo L, Puig A, Arreghini S, Olguin HF, Seoane R & Obertello I, 2003. Physicochemical variables and plankton from the lower delta of the Paraná River (Argentina) in relation to flow. *Hydrobiol* 503: 1279-1290.

Deudero S & Morales-Nin B, 2001. Prey selectivity in planktivorous juvenile fishes associated with floating objects in the western Mediterranean. *Aquacult Res* 32: 481-490.

Dextrase AJ & Mandrak NE 2006. Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada. *Biol Invasions* 8: 13-24.

Dou S, Seikai T & Tsukamoto K, 2000. Feeding behaviour of Japanese flounder larvae under laboratory conditions. *J Fish Biol* 56: 654-666.

Dumitru C, Sprules WG & Yan ND, 2001. Impact of *Bythotrephes longimanus* on zooplankton assemblages of Harp Lake, Canada: an assessment based on predator consumption and prey production. *Freshw Biol* 46: 241-51.

Dumont HJ, Van de Velde I & Dumont S, 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia* 19: 75-97.

Elliott JM & Davison W, 1975. Energy equivalents of oxygen consumption in animal energetics. *Oecologia* 19: 195-201.

Eggers DM, 1977. The Nature of Prey Selection by Planktivorous Fish. *Ecology* 58: 46-59.

Espinach Ros A & Fuentes CM, 2001. Recursos Pesqueros y Pesquerías de la Cuenca del Plata. In Bezzi, S, Akselman, R y Boschi (eds), *Síntesis del Estado de las Pesquerías Marítimas Argentinas y de la Cuenca del Plata. Años 1997-1998, con una actualización de 1999*. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero, Mar del Plata. Argentina: 353-358.

- Ferriz RA & López GR, 1998. Dieta de *Lycengraulis olidus* (Günther, 1874) (Pisces: Engraulidae) en el río Uruguay inferior. *Bioikos* 12: 69-71.
- Feyrer F, Herbold B, Matern C & Moyle PB, 2003. Dietary shifts in a stressed fish assemblage: consequences of a bivalve invasion in the San Francisco Estuary. *Environ Biol Fish* 67: 277-288.
- Fiksen Ø & Mackenzie BR 2002. Process-based models of feeding and prey selection in larval fish. *Mar Ecol Prog Ser* 243: 151-164.
- Fortier L & Leggett WC, 1985. A drift study of larval fish survival. *Mar Ecol Prog Ser* 25: 245-257.
- French JRP & Bur MT, 1996. The effect of zebra mussel consumption on growth of freshwater drum in Lake Erie. *J Freshwat Ecol* 11: 283-289.
- Fryxell JM & Lundberg P, 1998. *Individual Behaviour and Community Dynamics*. Chapman and Hall, London.
- Fuentes CM & Espinach Ros A, 1998. Variación de la actividad reproductiva del sábalo, *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847), estimada por el flujo de larvas en el río Paraná Inferior. *Natura Neotropicalis* 29: 25-32.
- Fulford RS, Rice JA, Miller TJ, Binkowski FP, Dettmers JM & Belonger B, 2006. Foraging selectivity by larval yellow perch (*Perca flavescens*): implications for understanding recruitment in small and large lakes. *Can J Fish Aquat Sci* 63: 28-42.
- Garcia ML & Protogino LC, 2005. Invasive freshwater molluscs are consumed by native fishes in South America. *J Appl Ichthyol* 21: 34-38.
- Gerking SD, 1994. *Feeding ecology of fish*. London: Academic Press. 416p.
- Ghazali E, Saqrane S, Carvalho AP, Ouahid Y, Del Campo FF, Vasconcelos V & Oudra B, 2010. Effects of the microcystin profile of a cyanobacterial bloom on growth and toxin accumulation in common carp *Cyprinus carpio* larvae. *J Fish Biol* 76: 1415-1430.

- Gherardi F, 2007. Biological invasions in inland waters: an overview. In: Gherardi F (ed) Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats. Springer, Dordrecht, pp 3-25.
- Giske J & Salvanes AGV, 1995. Why pelagic planktivores should be unselective feeders. *J Theor Biol* 173: 41-50.
- Godoy MP, 1975. Peixes do Brasil, Suborden Characoidei, Bacia do Rio Mogi-Guassu. Piracicaba, Brasil, Editora Franciscana, 4 vols.
- Gonzalez EJ, Matsumura-Tundisi & Tundisi JG, 2008. Size and dry weight of main zooplankton species in Bariri reservoir (SP, Brazil). *Braz J Biol* 68: 69-75.
- Gosselin S, Fortier L & Gagné JA, 1989. Vulnerability of marine fish larvae to the toxic dinoflagellate *Protogonyaulax tamarensis*. *Mar Ecol Prog Ser* 57 1–10.
- Graeb BDS, Dettmers JM, Wahl DH & Caceres C, 2004. Fish Size and Prey Availability Affect Growth, Survival, Prey Selection, and Foraging Behavior of Larval Yellow Perch. *Trans Am Fish Soc* 133: 504–514.
- Grosholz E, 2002. Ecological and evolutionary consequences of coastal invasions. *Trends Ecol Evol*, 17: 22-27.
- Halver JE, 2001. My 50 years in fish nutrition 1949-1999. *Aquacult Res* 32: 615-622.
- Harding JM, 1999. Selective feeding behavior of larval naked gobies *Gobiosoma bosc* and blennies *Chasmodes bosquianus* and *Hypsoblennius hentzi*: preferences for bivalve veligers. *Mar Ecol Prog Ser*, 179: 145-153.
- Hardy JD, 1978. Development of fishes of the mid-Atlantic Bight: an atlas of egg, larval and juvenile stages. U.S. Dept Interior Fish. Wildl Serv Biol Serv Program 2: 1-458.
- Heath RT, Fahnenstiel GL, Gardener WS, Cavaletto JF & Hwang SJ, 1995. Ecosystem-level effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*): An enclosure experiment in Saginaw Bay, Lake Huron. *J Gt Lakes Res* 21:501–516.
- Howe DV, Jordan RC & Juanes F, 2008. Selective feeding in a generalist invertivore, age-0 striped bass. *Ecol Fresh Fish* 17: 495-501.

- Hyslop EJ, 1980. Stomach contents analysis – a review of methods and their application. *J Fish Biol* 17: 411–429.
- Inouye LS & Lotufo GR, 2006. Comparison of macro-gravimetric and micro-colorimetric lipid determination methods. *Talanta*, 70: 584-587. doi: 10.1016 / j.talanta. 2006.01.024.
- Islam MS & Tanaka M, 2009. Diet and prey selection in larval and juvenile Japanese anchovy *Engraulis japonicus* in Ariake Bay, Japan. *Aquat Ecol* 43: 549-558.
- Iwaszkiw JM, 2001. *Pesquerías continentales del tramo argentino de la Cuenca del Plata*. Consejo Federal de Inversiones, Buenos Aires, Argentina.
- Jeppesen E, Jensen JP, Søndergaard M, Lauridsen T, Pedersen LJ & Jensen L, 1997. Top-down control in freshwater lakes: the role of nutrient state, submerged macrophytes and water depth. *Hydrobiologia* 342/343: 151-164.
- Kamler E, 1992. *Early life history of fish an energetics approach*. London: Chapman and Hall.
- Karatayev AY, Boltovskoy D, Padilla DK & Burlakova LE, 2007. The invasive bivalves *Dreissena polymorpha* and *Limnoperna fortunei*: parallels, contrasts, potential spread and invasion impacts. *J Shellfish Res* 26: 205-213.
- Karatayev AY, Burlakova LE & Padilla DK, 1997. The Effects of *Dreissena polymorpha* (Pallas) invasion on aquatic communities in Eastern Europe. *J Shellfish Res* 16: 187-203.
- Karatayev AY, Burlakova LE & Padilla DK, 2002. Impacts of zebra mussels on aquatic communities and their role as ecosystem engineers. In: Leppakoski E, Gollasch S, Olenin S (eds) *Invasive aquatic species of Europe: distribution, impacts and management*. *Monographiae Biologicae Series*. Kluwer Scientific Publishers, Dordrecht, pp 433–446.
- Karjalainen M, Reinikainen M, Spoo L, Meriluoto JAO, Sivonen K & Viitasalo M, 2005. Trophic Transfer of Cyanobacterial Toxins from Zooplankton to Planktivores: Consequences for Pike Larvae and Mysid Shrimps. *Environ Toxicol* 20: 354–362.
- Lankford TE & Targett TE, 1997. Selective predation by juvenile weakfish: post-consumptive constraints on energy maximization and growth. *Ecology* 78: 1049-1061.

- Lazo J, 2000. Conocimiento actual y nuevas perspectivas en el desarrollo de dietas para larvas de peces marinos. In: Cruz -Suárez LE, Ricque-Marie D, Tapia-Salazar M, Olvera-Novoa, MA y Civera-Cerecedo R (Eds). Avances en Nutrición Acuícola V. Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuícola. 19-22 Noviembre, 2000. Mérida, Yucatán, Mexico.
- Lazzaro X, 1987. A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding behaviours, selectivities, and impacts. *Hydrobiologia* 146: 97-167.
- Lefebvre KA, Trainer VL & Scholz NL, 2004. Morphological abnormalities and sensorimotor deficits in larval fish exposed to dissolved saxitoxin. *Aquat Toxicol* 66: 159-170.
- Lehtiniemi M, Hakala T, Saesmaa S & Viitasalo M, 2007. Prey selection by the larvae of three species of littoral fishes on natural zooplankton assemblages. *Aquat Ecol* 41: 85-94.
- Leiby MA, 1984. Life history and ecology of pelagic fish eggs and larvae. In: Steidinger KA, Walker LM (eds) *Marine Plankton Life Cycle Strategies*, CRC Press, Boca Raton, pp121–140.
- Li Sifa & Mathias JA, 1987. The critical period of high mortality of larvae fish. A discussion based on current research. *Chin J Oceanol Limnol* 5: 80-97.
- Lopes CA, Benedito-Cecilio E & Martinelli LA, 2007. Variability in the carbon isotope signature of *Prochilodus lineatus* (Prochilodontidae, Characiformes) a bottom-feeding fish of the neotropical region. *J Fish Biol* 70: 1649-1659.
- López-Armengol MF & Casciotta J, 1998. First record of the predation of the introduced freshwater bivalve *Limnoperna fortunei* (Mytilidae) by the native fish *Micropogonias* (Scianidae) in the Río de la Plata estuary, South America. *Iberus*, 105-108.
- Lowry OH, Roseborough NJ, Farr AL & Randall RJ, 1951. Protein measurement with the folin phenol reagent. *J Biol Chem* 193: 265-275.
- Macedo CF & Pinto-Coelho RM, 2001. Nutritional status response of *Daphnia laevis* and *Moina micrura* from a tropical reservoir to different algal diets: *Scenedesmus quadricauda* and *Ankistrodesmus gracilis*. *Braz J Biol* 61: 555-562.

- MacIsaac HJ, 1996. Potential abiotic and biotic impacts of zebra mussels on the inland waters of North America. *Am Zool* 36: 287-299.
- MacIsaac HJ, Grigorovich IA, Hoyle JA, Yan ND & Panov VE, 1999. Invasion of Lake Ontario by the Ponto-Caspian predatory cladoceran *Cercopagis pengoi*. *Can J Fish Aquat Sci* 56: 1-5.
- MacKenzie BR, Leggett WC & Peters RH, 1990. Estimating larval fish ingestion rates: can laboratory derived values be reliably extrapolated to the wild? *Mar Ecol Prog Ser* 67: 209-225.
- Magoulick DD & Lewis LC, 2002. Predation on exotic zebra mussels by native fishes: effects on predator and prey. *Freshwat Biol* 47: 1908-1918.
- Makrakis MC, Nakatani K, Bialetzki A, Sanches PV, Baumgartner G & Gomes LC, 2005. Ontogenetic shifts in digestive tract morphology and diet of fish larvae of the Itaipu Reservoir, Brazil. *Environ Biol Fish* 72: 99-107.
- Manatunge J & Asaeda T, 1999. Optimal foraging as the criteria of prey selection by two centrarchid fishes. *Hydrobiologia* 391: 223-240.
- Masaferro J, Paggi AC & Capítulo RA, 1991. Estudio poblacional de los Quironómidos (Insecta Diptera) de la laguna de Lobos, Pcia. de Buenos Aires, Argentina. *Graellsia* 47: 129-137.
- McEwen GF, Johnson MW & Folsom TR, 1954. A statistical analysis of the performance of the Folsom plankton sample splitter, based upon test observations. *Archiv für Meteorologie, Geophysik und Klimatologie A7*: 502-527.
- Meerhoff M, Fosalba C, Bruzzone C, Mazzeo N, Noordoven W & Jeppesen E, 2006. An experimental study of habitat choice by *Daphnia*: plants signal danger more than refuge in subtropical lakes. *Freshwat Biol* 51: 1320-1330.
- Menni RC, 2004. Peces y ambientes en la Argentina continental. *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales*.5: 1-316.
- Mérigoux S & Ponton D, 1998. Body shape, diet and ontogenetic diet shifts in young fish of the Sinnamary River, French Guiana, South America. *J Fish Biol* 52: 556-569.

- Michaletz PH, Unkenholz DG & Stone CC, 1987. Prey size selectivity and food partitioning among zooplanktivorous age-0 fishes in Lake Francis Case, South Dakota. *Am Midl Nat* 117: 126-138.
- Mills EL, O’Gorman R, Roseman EF, Adams C & Owens RW, 1995. Planktivory by alewife (*Alosa pseudoharengus*) and rainbow smelt (*Osmerus mordax*) on microcrustacean zooplankton and dreissenid (*Bivalvia: Dreissenidae*) veligers in southern Lake Ontario. *Can J Fish aquat Sci* 52: 925-935.
- Mills EL, O’Gorman R, DeGisi J, Heberger RF & House RA, 1992. Food of the alewife (*Alosa pseudoharengus*) in Lake Ontario before and after the establishment of *Bythotrephes cederstroemi*. *Can J Fish aquat Sci* 49: 2009-2019.
- Mills LJ & Klein-MacPhee GK, 1979. Toxicity of the New England red tide dinoflagellate to winter flounder larvae. In: Taylor, D.L., Seliger, H.H. (Eds.), *Toxic Dinoflagellate Blooms*. Elsevier, New York, pp. 389–394.
- Molloy DP, Karatayev AY, Burlakova EB, Kurandina DP & Laruelle F, 1997. Natural enemies of Zebra Mussels: predators, parasites, and ecological competitors. *Rev Fish Sci* 5: 27-97.
- Montalto L, Oliveros OB, Ezcurra de Drago I & Demonte LD, 1999. Peces del Río Paraná medio predadores de una especie invasora: *Limnoperna fortunei* (*Bivalvia, Mytilidae*). *Revista de la facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral, Santa Fé*, 3: 85-101.
- Morton BS, 1979. Freshwater fouling bivalves. *Proceedings of the First International Corbicula Symposium*, Texas Christian University, Fort Worth, Texas.
- Muñiz P, Clemente J & Brugnoli E, 2005. Benthic invasive pests in Uruguay: A new problem or an old one recently perceived? *Mar Poll Bull* 50: 993-1018.
- Nagelkerke LAJ & Sibbing FA, 1996. Reproductive segregation among the *Barbus intermedius* complex of Lake Tana, Ethiopia. An example of intralacustrine speciation? *J Fish Biol* 49: 1244-1266.

- Nakatani K, Agostinho AA, Baumgartner G, Bialetzki A, Sanches PV, Makrakis MC & Pavanelli CS, 2001. Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação. Maringá: Eduem.
- Nichols SJ, 1996. Variations in the Reproductive Cycle of *Dreissena Polymorpha* in Europe, Russia, and North America. *Am Zool* 36: 311-325.
- Noonburg EG, Shute BJ & Abrams PA, 2003. Indirect effects of zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) on the planktonic food web. *Can J Fish Aquat Sci* 60: 1353-1368.
- Ogawa K, Nakatsugawa T & Yasuzaki IM, 2004. Heavy metacercarial infections of cyprinid fishes in Uji River. *Fish Sci* 70: 132-140.
- Ojaveer E, Simm M, Balode M, Purina I & Suursaar U, 2003. Effect of *Microcystis aeruginosa* and *Nodularia spumigena* on Survival of *Eurytemora affinis* and the Embryonic and Larval Development of the Baltic Herring *Clupea harengus membras*. *Environ Toxicol* 18: 236-242.
- Oldani N, 1990. Variaciones de la abundancia de peces del valle del río Paraná. *Rev d'Hydrobiol tropic* 23:67-76.
- Oldani NO & Oliveros OB, 1984. Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del río Paraná. Dinámica temporal de peces de importancia económica. *Rev Asoc Cienc Nat Litoral* 15: 175-183.
- Oliveira MD, Takeda AM, Barros LF, Barbosa DS & Resende EK, 2006. Invasion by *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Bivalvia Mytilidae) of the Pantanal wetland, Brazil. *Biol Invasions* 8: 97-104.
- Paggi JC, 1979. Revisión de las especies argentinas del género *Bosmina* Baird agrupadas en el subgénero *Neobosmina* Lieder (Crustacea, Cladóceras). *Acta Zoológica Lilloana* 35: 137-62.
- Paggi JC, 1995. Crustacea Cladocera. In: Lopretto, EC, Tell, G (Eds.), *Ecosistemas de Aguas continentales: Metodologías para su Estudio*, vol. 3. Ediciones Sur, La Plata, pp. 909-951.
- Paine RT, 1971. The measurement and application of the calorie to ecological problems. *Ann Rev Ecol Syst* 11: 145-164.

- Paolucci EM, 2002. Actividad reproductiva de sábalo *Prochilodus lineatus* y otras especies de interés comercial y deportivo en el río Uruguay Inferior, estimada por la abundancia de estadios larvales en la deriva. Tesis de licenciatura, Universidad de Buenos Aires, diciembre del 2002, 74 páginas.
- Parma de Croux MJ, 1994. Metabolic rate and oxygen consumption requirements of some fish species from the Middle Paraná River. *Acta Venezuéllica* 15: 1-10.
- Parra G & Yúfera M, 2001. Comparative energetics during early development of two marine fish species, *Solea senegalensis* (Kaup) and *Sparus aurata* (L.). *J Exp Biol* 204: 2175-2183.
- Pastorino G, Darrigran G, Martin S & Lunaschi L, 1993. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del Río de la Plata. *Neotropica* 39: 34.
- Payne BS, Lei J, Miller AC & Hubertz ED, 1995. Adaptive variation in palp and gill size of the zebra mussel (*Dreissena polymorpha*) and Asian clam (*Corbicula fluminea*). *Can J Fish Aquat Sci* 52: 1130–1134.
- Pearre S, 1982. Estimating prey preference by predators: uses of various indices and a proposal of another based on χ^2 . *Can J Fish aquat Sci* 39: 914-923.
- Penchaszadeh PE, Darrigran G, Angulo C, Averbuj A, Brogger M, Dogliotti A & Pirez N, 2000. Predation of the invasive freshwater mussel *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae) by the fish *Leporinus obtusidens* Valenciennes, 1846 (Anostomidae) in the río de la Plata, Argentina. *J Shellfish Res* 19: 229-231.
- Pepin P & Penney RW, 1997. Patterns of prey size and taxonomic composition in larval fish: are there general size dependent models? *J Fish Biol* 51: 84–100.
- Pimentel D, 2002. Biological invasions: economic and environmental costs of alien plant, animal, and microbe species. Boca Raton, Fla.: CRC Press.
- Ponton D & Mérigoux S, 2001. Description and Ecology of some Early Life Stages of Fishes in the River Sinnamary (French Guiana, South America). *Folia Zool* 50. Monograph 1.

- Pothoven SA & Madenjian CP, 2008. Changes in consumption by alewives and lake whitefish after Dreissenid mussel invasions in Lakes Michigan and Huron. *N Am J Fish Manag* 28: 308-320.
- Pryor VK & Epifanio CE, 1993. Prey selection by larval weakfish (*Cynoscion regalis*): the effects of prey size, speed and abundance. *Mar Biol* 116: 31-37.
- Pyke GH, 1984. Optimal Foraging Theory: A Critical Review. *Ann Rev Ecol Syst* 15: 523-575.
- Quirós R & Cuch S, 1989. The Fisheries and Limnology of the Lower Plata Basin. In DP Dodge (eds) *Proceedings of the International Large River Symposium*. *Can Spec Pub Fish aquat Sci* 106: 429-443.
- Quirós R, 2004. The La Plata river basin: International basin development and riverine fisheries (p: 253-272). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries*. Volume I. Welcomme RL and T Petr, Eds, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, Thailand. RAP Publication 2004/16.
- Quirós R, Bechara JA & de Resende EK, 2007. Fish diversity and ecology, habitats and fisheries for the un-dammed riverine axis Paraguay- Paraná-Río de la Plata (Southern South America). In *Freshwater Fishes, Their Biodiversity, Fisheries, and Habitats: A Global Assessment of Their Health and Prospects*. *Aquat Ecosyst Health Manag* 10: 1-14.
- Rennie MD, Sprules WG & Johnson TB, 2009. Resource switching in fish following a major food web disruption. *Oecologia* 159: 789-802.
- Ribeiro DNO & de Oliveira Nuñez AP, 2008. Feed preferences of *Salminus brasiliensis* (Pisces, Characidae) larvae in fish ponds. *Aquaculture* 274: 65-71.
- Riccardi N & Mangoni M, 1999. Considerations on the biochemical composition of some freshwater zooplankton species. *J Limnol* 58: 58-65.
- Ringuelet RA, 1958. Los Crustáceos Copépodos de las aguas continentales de la Republica Argentina. *Sinopsis sistematica*. *Contribución científica Facultad Ciencias Exactas, Físicas y Naturales Universidad de Buenos Aires*. Serie Zoología 1: 35-126.

- Ringuelet RA, 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur, Corrientes*. 2: 1-151.
- Robineau B, Gagné JA, Fortier L & Cembella AD, 1991. Potential impact of a toxic dinoflagellate (*Alexandrium excavatum*) bloom on survival of fish and crustacean larvae. *Mar Biol* 108: 293–301.
- Rodríguez C, Pérez JA, Díaz M, Izquierdo MS, Fernández-Palacios H & Lorenzo A, 1997. Influence of the EPA/DHA ratio in rotifers on gilthead seabream (*Sparus aurata*) larval development. *Aquaculture* 150: 77-89.
- Rojas Molina F & José de Paggi S, 2008. Zooplankton in the Paraná River floodplain (South America) before and after the invasion of *Limnoperna fortunei* (Bivalvia). *Wetlands* 28: 695-702.
- Rombough PJ, 1994. Energy partitioning during fish development: additive or compensatory allocation of energy to support growth? *Functional Ecol* 8: 178-186.
- 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.
- Rossi LM & Parma de Croux MJ, 1992. Influencia de la vegetación acuática en la distribución de peces del río Paraná, Argentina. *Ambiente Subtropical* 2: 65–75.
- Rossi LM, 1989. Alimentación de larvas de *Salminus maxillosus* Val. 1840 (Pisces: Characidae). *Iheringia, Sér Zool, Porto Alegre, Brasil*, 69: 49-59.
- Rossi LM, 1992. Evolución morfológica del aparato digestivo de postlarvas y prejuveniles de *Prochilodus lineatus* (Val, 1847) (Pisces, Curimatidae) y su relación con la dieta. *Rev Hydrobiol Trop* 25: 159-167.
- Rossi LM, 2001. Ontogenic diet shifts in a Neotropical catfish, *Sorubim lima* (Schneider) from the River Paraná Sistem. *Fish Manag Ecol* 8: 141-152.

- Rossi LM, Cordiviola E & Parma MJ, 2007. Fishes. In: Iriondo MH, Paggi JC, Parma MJ (eds) *The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland* Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp 305-325.
- Ruiz GM & Carlton JT, 2003. Invasion vectors: a conceptual framework for management. In: *Invasive Species: Vectors and Management Strategies*, GM Ruiz and JT Carlton (editors). Island Press, Washington.
- Rutherford LD & Thuesen EV, 2005. Metabolic performance and survival of medusae in estuarine hypoxia. *Mar Ecol Prog Ser* 294: 189–200.
- Santin M, Di Benedetto M, Bialecki A, Nakatani K & Suiberto RM, 2005. Aspectos da dieta de larvas de *Astyanax janeiroensis* (Eigemann, 1908) (Osteichthyes, Characidae) no reservatório de Guaricana, rio Arraial, estado do Paraná. *B. Inst. Pesca, São Paulo*, 31: 73-80.
- Sardiña P, Cataldo D, Boltovskoy D, 2008. The effects of the invasive mussel, *Limnoperna fortunei*, in associated fauna in South American freshwaters: importance of physical structure and food supply. *Arch Hydrobiol*, 173: 1135-144.
- Sargent J, Bell G, McEnvoy L, Tocher D & Estevez A, 1999. Recent developments in the essential fatty acid nutrition of fish. *Aquaculture* 177: 191-199.
- Schloesser DW, de Vaate AB & Zimmerman A, 1994. A bibliography of *Dreissena polymorpha* in European and Russian waters: 1964-1993. *J Shellfish Res* 13: 243-261.
- Schoener TW, 1971. Theory of feeding strategies. *Ann Rev Ecol Syst* 2: 369-404.
- Schütz JH & de Oliveira Nuñez AP, 2007. Growth and Survival of Dorado *Salminus brasiliensis* (Pisces, Characidae) Post-larvae Cultivated with Different Types of Food and Photoperiods. *Braz Arch Biol Technol* 50: 435-444.
- Sylvester F, Dorado J, Boltovskoy D, Juarez A & Cataldo D, 2005. Filtration rates of the invasive pest bivalve *Limnoperna fortunei* as a function of size and temperature. *Hydrobiologia* 534:71–80.

- Snyder DE, 1976. Terminologies for intervals of larval fish development, pp 41-58. In J. Boreman (ed), Great Lake fish egg and larvae identification: Proceedings of a work-shop, National Power Plant Team, Poer Plant Project, FWS/OBS 76/23, Ann Arbor, Michigan.
- Sokal RR & Rohlf FJ, 1995. Biometry. The principles and practice of biological research W H Freeman, New York. pp 887.
- Sprung M, 1984. Physiological energetics of mussel larvae (*Mytilus edulis*). II. Food Uptake. Mar Ecol Prog Ser 17: 295-305.
- Sprung M, 1993. The other life: an account of present knowledge of the larval phase of *Dreissena polymorpha*. In: Nalepa TF, Schloesser DW (eds) Zebra Mussels Biology, Impacts and Control Lewis Publishers, Boca Raton, FL pp 39-53.
- Stansfield JH, Perrow MR, Tench LD, Jowitt AJD & Taylor AAL, 2004. Submerged macrophytes as refuges for grazing Cladocera against fish predation: observations on seasonal changes in relation to macrophyte cover and predation pressure. *Hydrobiologia* 342/343: 229-240.
- Stephens DW & Krebs JR, 1986. Foraging Theory. Princeton University Press.
- Stewart TW, Miner JG & Lowe RL, 1998. An experimental analysis of crayfish (*Orconectes rusticus*) effects on a *Dreissena*-dominated benthic macroinvertebrate community in western Lake Erie. *Can J Fish Aquat Sci* 55: 1043–1050.
- Strauss RE, 1979. Reliability estimates for Ivlev's electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. *Trans Am Fish Soc* 108: 344–352.
- Strayer DL, Caraco NF, Cole JJ, Findlay S & Pace ML, 1999. Transformation of freshwater ecosystems by bivalves: a case study of zebra mussels in the Hudson River. *BioScience* 49: 19–27.
- Strayer DL, Hattala KA & Kahnle AW, 2004. Effects of an invasive bivalve (*Dreissena polymorpha*) on fish in the Hudson River estuary. *Can J Fish Aquat Sci* 61: 924-941.
- Strecker AL & Arnott SE, 2008. Invasive Predator, *Bythotrephes*, has Varied Effects on Ecosystem Function in Freshwater Lakes. *Ecosystems* 11: 490-503.

- Struhsaker JW, Hashimoto DY, Girard SM, Prior FT & Cooney TD, 1973. Effect of antibiotics on survival of carangid fish larvae (*Caranx mate*), reared in the laboratory. *Aquaculture* 2: 53-88.
- Sverlij SB, A Espinach Ros & Orti G, 1993. Sinopsis de los datos biológicos y pesqueros del sábalo *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847). FAO Sinopsis sobre la Pesca, No. 154. Roma, FAO. 64 pp.
- Sverlij SB, Delfino LR, López HL & Espinach Ros A, 1998. Peces del río Uruguay. Guía ilustrada de las especies más comunes del río Uruguay inferior y el embalse de Salto Grande. Publicaciones de la Comisión Administradora del río Uruguay. Paysandú, 89pp.
- Sylvester F, Boltovskoy D & Cataldo D, 2007a. The invasive bivalve *Limnoperna fortunei* enhances benthic invertebrate densities in South American floodplain rivers. *Hydrobiologia* 589: 15–27.
- Sylvester F, Boltovskoy D & Cataldo D, 2007b. Fast response of freshwater consumers to a new trophic resource: Predation on the recently introduced Asian bivalve *Limnoperna fortunei* in the Lower Paraná River, South America. *Austral Ecol* 32: 403–15.
- Teshima SI, Koshio S, Ishikawa M, Alam MS & Hernandez LHH, 2004. Effects of protein and lipid sources on the growth and survival of red sea bream *Pagrus major* and Japanese flounder *Paralichthys olivaceus* receiving micro-bound diets during larval and early juvenile stage. *Aquacul Nutr* 10: 279-287.
- Van Hanlen E, 1985. Rapid determination of total lipids in mosquitoes. *J Am Mosq Control Assoc* 1: 302-304.
- Vanderploeg A, Bowers JA, Chapeleski O & Soo HK, 1982. Measuring in situ predation by *Mysis relicta* and observations on underdispersed microdistributions of zooplankton. *Hydrobiologia* 93: 189-119.
- Vanderploeg HA, Liebig JR & Gluck AA, 1996. Evaluation of different phytoplankton for supporting development of zebra mussel larvae (*Dreissena polymorpha*): The importance of size and polyunsaturated fatty acid content. *J Gt Lakes Res* 22: 36-45.

- Vaughn CC & Hakenkamp CC, 2001. The functional role of burrowing bivalves in freshwater ecosystems. *Freshwat Biol* 46: 1431-1446.
- Vazzoler AEM, 1996. *Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática*. Maringá: EDUEM; São Paulo: SBI.
- Vijverberg J & Frank TH, 2006. The chemical composition and energy contents of copepods and cladocerans in relation to their size. *Fresh Biol* 6: 333-345.
- Welcomme RL, 1979. *The fisheries ecology of floodplain rivers*. London, Longman.
- Werner EE, 1974. The fish size, prey size, handling time relation in several sunfishes and some implications. *J Fish Res Board Can* 31: 1531-1536.
- White AW, Fukuhara O & Anraku M, 1989. Mortality of fish larvae from eating toxic dinoflagellates or zooplankton containing dinoflagellate toxins. In: Okaichi, T., Anderson, DM, Nemoto, T (Eds), *Red Tides: Biology, Environmental Science and Toxicology*. Elsevier, New York, pp. 395–398.
- Wieser W & Medgyesy N, 1990. Aerobic maximum for growth in the larvae and juveniles of a cyprinid fish, *Rutilus rutilus* (L.): implications for energy budgeting in small poikilotherms. *Funct Ecol* 4: 233-242.
- Wieser W, Forstner H, Medgyesy N & Hinterleitner S, 1988. To switch or not to switch: partitioning of energy between growth and activity in larval cyprinids (Cyprinidae: Teleostei). *Funct Ecol* 2: 499-507.
- Williams CJ & McMahon RF, 1989. Annual variation in the tissue condition of the Asian freshwater bivalve, *Corbicula fluminea*, in terms of dry weight, ash weight, carbon and nitrogen biomass and its relationship to downstream dispersal. *Can J Zool* 67: 82-90.
- Yan ND, Blukacz A, Sprules WG, Kindy PK, Hackett D, Girard RE & Clark BJ 2001. Changes in zooplankton and the phenology of the spiny water flea, *Bythotrephes*, following its invasion of Harp Lake, Ontario, Canada. *J Fish Aquat Sci* 58: 2341-2350.
- Zar JH, 1999. *Biostatistical Analysis*. Prentice Hall International, New Jersey.

Zhanga X, Xieb P, Wanga W, Lia D, Li L, Tang R, Leib H & Shi Z, 2008. Dose-dependent effects of extracted microcystins on embryonic development, larval growth and istopathological changes of southern catfish (*Silurus meridionalis*). *Toxicon* 51: 449–456.

Anexos

Anexo I: detalle del contenido estomacal, recuentos de zooplancton y valores de selectividad para los experimentos de selectividad con larvas de sábalo (*Prochilodus lineatus*). Índice de selectividad calculado según Pearre (1982).

	Contenido estomacal			Zooplancton		Item-elresto	V index	P chi square yale
	frec	%	Ítem – el resto	Frec. (fraccionado)	% (fraccion)			
Protolarvas								
Alta concentración de velíferas								
Velíferas	30	0.714	12	390	0.489	408	0.09	p=.0071
Copepoditos	0	0.000	42	82	0.103	716	-0.02	p=.0548
Pequeños cladóceros y nauplius	12	0.286	30	56	0.070	742	0.19	p=.0000
Cladóceros Medianos (0.35-0.44 mm)	0	0.000	42	94	0.118	704	-0.03	p=.0349
ítems >0.45	0	0.000	42	176	0.221	622	-0.04	p=.0012
Concentración media de velíferas	42			798	0.000			
Velíferas	14	0.519	13	288	0.414	408	0.07	p=.0479
Copepoditos	0	0.000	27	88	0.126	608	-0.06	p=.0946
Pequeños cladóceros y nauplius	9	0.333	18	44	0.063	652	0.12	p=.0000
Cladóceros Medianos (0.35-0.44 mm)	4	0.148	23	48	0.069	648	-0.09	p=.2369
ítems >0.45	0	0.000	27	228	0.328	468	-0.07	p=.0007
Baja concentración de velíferas	27			696	0.000			
Velíferas	3	0.158	16	68	0.094	656	0.07	p=.5885
Copepoditos	0	0.000	19	104	0.144	620	-0.05	p=.1480
Pequeños cladóceros y nauplius	10	0.526	9	140	0.193	584	0.17	p=.0010
Cladóceros Medianos (0.35-0.44 mm)	6	0.316	13	156	0.215	568	0.07	p=.4449
ítems >0.45	0	0.000	19	256	0.354	468	-0.09	p=.0031
Mesolarvas	19			724	0.000			
Alta concentración de velíferas								
Velíferas	66	0.880	9	551	0.771	163.5	0.07	p=.0421
Copepoditos	0	0.000	75	98	0.138	615.75	-0.07	p=.0012
Pequeños cladóceros y nauplius	7	0.093	68	7	0.009	707.25	0.27	p=.0000
Cladóceros Medianos (0.35-0.44 mm)	2	0.027	73	27	0.038	687	0.02	p=.8685
ítems >0.45	0	0.000	75	32	0.044	682.5	-0.06	p=.1182

Concentración media de velíferas	75			714	0.000			
Velíferas	21	0.429	28	305	0.594	208.5	-0.08	p=.0374
Copepoditos	1	0.020	48	80	0.155	434.25	-0.04	p=.0181
Pequeños cladóceros y nauplius	17	0.347	32	37	0.072	477	0.18	p=.0000
Cladóceros Medianos (0.35-0.44 mm)	10	0.204	39	56	0.108	458.25	0.21	p=.0809
ítems >0.45	0	0.000	49	37	0.072	477	-0.07	p=.1007
Baja concentración de velíferas	49			514	0.000			
Velíferas	10	0.323	21	194	0.408	280.5	-0.02	p=.4502
Copepoditos	3	0.097	28	194	0.408	280.5	-0.07	p=.0011
Pequeños cladóceros y nauplius	8	0.258	23	8	0.017	465.75	0.30	p=.0000
Cladóceros Medianos (0.35-0.44 mm)	9	0.290	22	29	0.060	445.5	0.14	p=.0000
ítems >0.45	1	0.032	30	50	0.106	423.75	-0.03	p=.3157
metalarvae	31			474	0.000			
Alta concentración de velíferas								
Velíferas	18	0.162	93	400	0.508	388	-0.23	p=.0000
Copepoditos	5	0.045	106	152	0.193	636	-0.07	p=.0002
Pequeños cladóceros y nauplius	40	0.360	71	40	0.051	748	0.38	p=0.0000
Cladóceros Medianos (0.35-0.44 mm)	23	0.207	88	52	0.066	736	0.17	p=.0000
ítems >0.45	25	0.225	86	144	0.183	644	0.03	p=.3458
Concentración media de velíferas	111			788	0.000			
Velíferas	2	0.105	17	268	0.322	564	-0.03	p=.0786
Copepoditos	2	0.105	17	288	0.346	544	-0.08	p=.0517
Pequeños cladóceros y nauplius	10	0.526	9	24	0.029	808	0.34	p=0.0000
Cladóceros Medianos (0.35-0.44 mm)	4	0.211	15	96	0.115	736	-0.01	p=.3067
ítems >0.45	1	0.053	18	156	0.188	676	0.00	p=.6044
Baja concentración de velíferas	19			832	0.000			
Velíferas	4	0.148	23	64	0.150	364	-0.01	p=.7959
Copepoditos	0	0.000	27	132	0.308	296	-0.09	p=.0013
Pequeños cladóceros y nauplius	12	0.444	15	60	0.140	368	0.21	p=.0001
Cladóceros Medianos (0.35-0.44 mm)	10	0.370	17	56	0.131	372	0.16	p=.0017
ítems >0.45	1	0.037	26	116	0.271	312	-0.05	p=.0135
	27			428	0.000			

Anexo II: variables y condiciones experimentales durante las mediciones de tasa de metabólica basal (TMB) de larvas de sábalo (*Prochilodus lineatus*).

Semana	talla (mm)	volumen de la cámara (ml)	Peso Hum. (mg)	Consumo de O ₂ (mg.mint ⁻¹ . l ⁻¹)	TMB (mgO ₂ . mg ⁻¹ . h ⁻¹)	TMB (mmol. mg ⁻¹ . h ⁻¹)	TMB (mgO ₂ . h ⁻¹ . larva ⁻¹)	TMB (Umol.h ⁻¹ . larva ⁻¹)	TMB (Joule. larva ⁻¹ . hora ⁻¹)	TMB (Joule. larva ⁻¹ . semana ⁻¹)
0	5.3	2	1.16	-0.0096	0.9897	0.0309	0.0011	0.0359	0.0161	2.7103
0	5.4	2	1.20	-0.0168	1.6839	0.0526	0.0020	0.0632	0.0284	4.7764
0	5.8	2	1.38	-0.0202	1.7521	0.0548	0.0024	0.0757	0.0340	5.7201
0	5.9	3	1.43	-0.0092	1.1607	0.0363	0.0017	0.0519	0.0234	3.9248
0	6.3	1	1.65	-0.0192	0.7004	0.0219	0.0012	0.0361	0.0162	2.7260
0	6.3	2	1.65	-0.0138	1.0056	0.0314	0.0017	0.0518	0.0233	3.9137
0	6.3	2	1.65	-0.0134	0.9784	0.0306	0.0016	0.0504	0.0227	3.8078
0	6.3	2	1.65	-0.0182	1.3283	0.0415	0.0022	0.0684	0.0308	5.1698
0	6.5	2	1.77	-0.0118	0.8007	0.0250	0.0014	0.0442	0.0199	3.3432
1	6.7	3	1.90	-0.0081	0.7687	0.0240	0.0015	0.0455	0.0205	3.4433
1	6.8	2	1.96	-0.0142	0.8680	0.0271	0.0017	0.0533	0.0240	4.0269
1	6.9	2	2.03	-0.0200	1.1820	0.0369	0.0024	0.0751	0.0338	5.6803
1	7.0	2	2.11	-0.0093	0.5278	0.0165	0.0011	0.0347	0.0156	2.6269
1	7.9	2	2.79	-0.0172	0.7379	0.0231	0.0021	0.0644	0.0290	4.8649
1	7.9	3	2.79	-0.0131	0.8478	0.0265	0.0024	0.0739	0.0333	5.5899
1	7.9	3	2.79	-0.0173	1.1149	0.0348	0.0031	0.0972	0.0438	7.3505
2	8.4	2	3.33	-0.0204	0.7350	0.0230	0.0024	0.0764	0.0344	5.7770
2	8.4	2	3.33	-0.0161	0.5793	0.0181	0.0019	0.0602	0.0271	4.5529
2	8.4	2	3.33	-0.0268	0.9661	0.0302	0.0032	0.1004	0.0452	7.5933
2	8.4	3	3.33	-0.0118	0.6395	0.0200	0.0021	0.0665	0.0299	5.0260
2	8.4	3	3.33	-0.0178	0.9625	0.0301	0.0032	0.1001	0.0450	7.5649
2	8.4	3	3.33	-0.0144	0.7767	0.0243	0.0026	0.0807	0.0363	6.1045
2	8.5	2	3.45	-0.0124	0.4328	0.0135	0.0015	0.0466	0.0210	3.5236
2	8.5	2	3.45	-0.0114	0.3970	0.0124	0.0014	0.0428	0.0192	3.2320
2	8.5	1	3.45	-0.0245	0.4260	0.0133	0.0015	0.0459	0.0206	3.4680
2	8.5	1	3.45	-0.0253	0.4410	0.0138	0.0015	0.0475	0.0214	3.5903
2	8.5	0.9	3.45	-0.0266	0.4165	0.0130	0.0014	0.0448	0.0202	3.3903
2	8.5	1	3.45	-0.0242	0.4214	0.0132	0.0015	0.0454	0.0204	3.4305
2	8.6	2	3.57	-0.0128	0.4294	0.0134	0.0015	0.0479	0.0216	3.6208
2	8.6	2	3.57	-0.0159	0.5349	0.0167	0.0019	0.0597	0.0268	4.5103
2	8.8	1	3.83	-0.0268	0.4204	0.0131	0.0016	0.0503	0.0226	3.8030
2	8.9	2	3.97	-0.0374	1.1305	0.0353	0.0045	0.1401	0.0631	10.5925

2	8.9	2	3.97	-0.0398	1.2039	0.0376	0.0048	0.1492	0.0671	11.2801
2	8.9	3	3.97	-0.0126	0.5699	0.0178	0.0023	0.0706	0.0318	5.3397
2	8.9	3	3.97	-0.0250	1.1326	0.0354	0.0045	0.1404	0.0632	10.6125
2	8.9	4	3.97	-0.0096	0.5808	0.0182	0.0023	0.0720	0.0324	5.4424
3	9.5	3.8	4.73	-0.0107	0.5172	0.0162	0.0024	0.0764	0.0344	5.7768
3	9.5	3.4	4.73	-0.0124	0.5365	0.0168	0.0025	0.0793	0.0357	5.9928
3	9.5	3.6	4.73	-0.0196	0.8938	0.0279	0.0042	0.1321	0.0594	9.9836
3	9.5	3	4.73	-0.0253	0.9644	0.0301	0.0046	0.1425	0.0641	10.7723
3	9.5	4	4.73	-0.0134	0.6796	0.0212	0.0032	0.1004	0.0452	7.5911
3	9.7	4	5.07	-0.0150	0.7107	0.0222	0.0036	0.1127	0.0507	8.5166
3	9.7	4	5.07	-0.0130	0.6163	0.0193	0.0031	0.0977	0.0440	7.3848
3	9.7	4	5.07	-0.0142	0.6718	0.0210	0.0034	0.1065	0.0479	8.0504
3	9.7	4	5.07	-0.0207	0.9790	0.0306	0.0050	0.1552	0.0698	11.7311
3	9.8	4	5.25	-0.0118	0.5398	0.0169	0.0028	0.0886	0.0399	6.6994
3	9.8	4	5.25	-0.0180	0.8206	0.0256	0.0043	0.1347	0.0606	10.1852
3	9.8	4	5.25	-0.0167	0.7649	0.0239	0.0040	0.1256	0.0565	9.4935
3	9.8	4	5.25	-0.0159	0.7279	0.0227	0.0038	0.1195	0.0538	9.0339
3	10.0	5	5.64	-0.0111	0.5915	0.0185	0.0033	0.1042	0.0469	7.8762
3	10.0	4	5.64	-0.0170	0.7223	0.0226	0.0041	0.1272	0.0572	9.6170
3	10.0	4	5.64	-0.0191	0.8132	0.0254	0.0046	0.1432	0.0645	10.8278
4	10.3	6	6.26	-0.0129	0.7435	0.0232	0.0047	0.1455	0.0655	11.0008
4	10.3	5	6.26	-0.0128	0.6146	0.0192	0.0038	0.1203	0.0541	9.0932
4	10.3	4	6.26	-0.0255	0.9770	0.0305	0.0061	0.1912	0.0860	14.4552
4	10.5	3.8	6.72	-0.0272	0.9234	0.0289	0.0062	0.1939	0.0872	14.6573
4	10.5	4	6.72	-0.0282	1.0075	0.0315	0.0068	0.2115	0.0952	15.9921
4	10.5	4	6.72	-0.0148	0.5271	0.0165	0.0035	0.1107	0.0498	8.3667
4	10.5	5	6.72	-0.0124	0.5526	0.0173	0.0037	0.1160	0.0522	8.7719
4	10.5	4	6.72	-0.0163	0.5828	0.0182	0.0039	0.1224	0.0551	9.2513
4	10.5	4	6.72	-0.0133	0.4742	0.0148	0.0032	0.0996	0.0448	7.5266
4	10.5	5	6.72	-0.0181	0.8075	0.0252	0.0054	0.1696	0.0763	12.8182
4	10.5	5	6.72	-0.0180	0.8025	0.0251	0.0054	0.1685	0.0758	12.7379
4	10.5	5	6.72	-0.0209	0.9321	0.0291	0.0063	0.1957	0.0881	14.7949
4	10.5	5	6.72	-0.0115	0.5153	0.0161	0.0035	0.1082	0.0487	8.1789
4	10.6	4	6.96	-0.0124	0.4292	0.0134	0.0030	0.0933	0.0420	7.0571
4	11.0	5	8.01	-0.0198	0.7433	0.0232	0.0060	0.1861	0.0837	14.0660
4	11.0	4.4	8.01	-0.0204	0.6737	0.0211	0.0054	0.1686	0.0759	12.7477
4	11.0	4.6	8.01	-0.0169	0.5827	0.0182	0.0047	0.1458	0.0656	11.0255
4	11.0	5	8.01	-0.0220	0.8230	0.0257	0.0066	0.2060	0.0927	15.5733
4	11.6	5	9.55	-0.0179	0.5619	0.0176	0.0054	0.1677	0.0755	12.6761

4	11.6	5	9.55	-0.0203	0.6364	0.0199	0.0061	0.1899	0.0855	14.3563
4	12.1	6	11.38	-0.0176	0.5568	0.0174	0.0063	0.1981	0.0891	14.9741
4	12.1	6	11.38	-0.0175	0.5544	0.0173	0.0063	0.1972	0.0887	14.9074
4	12.1	5.8	11.38	-0.0264	0.8064	0.0252	0.0092	0.2868	0.1291	21.6838
4	12.1	5.8	11.38	-0.0170	0.5202	0.0163	0.0059	0.1850	0.0833	13.9877
4	12.1	5.6	11.38	-0.0218	0.6448	0.0201	0.0073	0.2293	0.1032	17.3383
4	12.1	5.6	11.38	-0.0185	0.5447	0.0170	0.0062	0.1937	0.0872	14.6469
4	12.1	6	11.38	-0.0219	0.6939	0.0217	0.0079	0.2468	0.1111	18.6583
4	12.1	6	11.38	-0.0208	0.6591	0.0206	0.0075	0.2344	0.1055	17.7243
4	12.6	6	13.57	-0.0217	0.5763	0.0180	0.0078	0.2444	0.1100	18.4730
4	12.6	6	13.57	-0.0228	0.6056	0.0189	0.0082	0.2568	0.1156	19.4144
4	12.6	6	13.57	-0.0263	0.6970	0.0218	0.0095	0.2955	0.1330	22.3425
4	12.6	6	13.57	-0.0269	0.7134	0.0223	0.0097	0.3025	0.1361	22.8688
4	12.7	6	14.05	-0.0213	0.5456	0.0171	0.0077	0.2396	0.1078	18.1172
4	12.7	6	14.05	-0.0181	0.4630	0.0145	0.0065	0.2034	0.0915	15.3744
4	12.8	6	14.56	-0.0258	0.6382	0.0199	0.0093	0.2903	0.1307	21.9496
4	12.8	6	14.56	-0.0242	0.5988	0.0187	0.0087	0.2724	0.1226	20.5931
4	13.0	6	15.62	-0.0234	0.5389	0.0168	0.0084	0.2630	0.1183	19.8814
4	13.0	6	15.62	-0.0214	0.4927	0.0154	0.0077	0.2404	0.1082	18.1765
4	13.1	6	16.18	-0.0172	0.3835	0.0120	0.0062	0.1939	0.0872	14.6553
4	13.1	6	16.18	-0.0165	0.3666	0.0115	0.0059	0.1853	0.0834	14.0104