

Informe final publicable de proyecto

Análisis de la Estructura y Funcionamiento de las Comunidades y Tramas Tróficas Fluviales: Comunidades de peces del Río Queguay como Modelo.

Código de proyecto ANII: FCE_1_2019_1_155715

Fecha de cierre de proyecto: 01/09/2023

GONZÁLEZ BERGONZONI, Iván (Responsable Técnico - Científico)

REYNALT TATAJE, David Augusto (Investigador)

SAPRIZA AZURI, Gonzalo (Investigador)

SILVA FRIPP, Ivana (Investigador)

LUCAS, Christine Marie (Investigador)

ERASUN, Vanessa (Investigador)

LÓPEZ RODRÍGUEZ, Anahí (Investigador)

UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. CENTRO UNIVERSITARIO REGIÓN LITORAL NORTE (Institución Proponente) \\
UNIVERSIDAD FEDERAL DA FRONTEIRA SUL (UFFS), CAMPUS CERRO LARGO, RIO GRANDE DO SUL, BRASIL \\
UNIVERSIDAD DE LA REPÚBLICA. CENTRO UNIVERSITARIO REGIÓN LITORAL NORTE

Resumen del proyecto

Las teorías sobre el funcionamiento de ecosistemas fluviales están mayoritariamente basadas en ecosistemas templados y tropicales, pero apuntando a una aplicación global. En ecosistemas subtropicales de nuestra región estos marcos teóricos son escasamente analizados y su aptitud no resulta evidente. En este proyecto investigamos un río de bajo impacto antrópico como el río Queguay, un río pampeano de Uruguay, como base para poner a prueba algunas teorías y caracterizar el funcionamiento de sus comunidades. Se registraron variables ambientales continua y estacionalmente, caracterizando la estructura de las comunidades y redes tróficas de peces (adultos e ictioplancton en un gradiente longitudinal de más de 180 Km). Resultados preliminares denotan fuertes cambios en la composición comunitaria conforme el río fluye hacia su desembocadura. Entre las aproximadamente 120 especies registradas, destaca la presencia de 24 especies no registradas aún para esta cuenca. Los patrones comunitarios y de las tramas tróficas parecen contradecir gran parte de las teorías existentes, sin embargo la riqueza y el largo de las tramas tróficas aumentan consistentemente aguas abajo tal como predicen algunas teorías. Además, el tamaño corporal aparece como fuerte estructurador de las tramas tróficas (apoyando teorías ecológicas), siendo determinante del nivel trófico del depredador tope *Hoplias lacerdae*. Los ensambles de larvas y huevos indican que la reproducción ocurre en los meses cálidos de primavera y verano y que el área protegida Montes del Queguay es un importante sitio para la reproducción de peces. Esperando establecer una línea de base sobre la estructura y el funcionamiento de ríos pampeanos de Uruguay, aportamos información sobre la diversidad funcional del río Queguay (objeto de conservación en el Litoral Norte). Concomitantemente, aportamos evidencia empírica contextualizada para avanzar hacia teorías globales que faciliten la comprensión del funcionamiento de los ecosistemas fluviales.

Ciencias Naturales y Exactas / Ciencias Biológicas / Ecología / Ecología Fluvial

Palabras clave: Redes tróficas / Isótopos Estables / Ecología Fluvial /

Antecedentes, problema de investigación, objetivos y justificación.

Las últimas décadas han marcado un periodo de gran desarrollo de teorías en ecología, que apuntan a comprender la globalidad del funcionamiento de los ecosistemas [e.g. 1-6]. Asimismo, estas teorías nutren abordajes que apuntan a la comprensión del funcionamiento de ecosistemas específicos como por ejemplo los ecosistemas fluviales [7-12]. Estos sistemas se caracterizan por el flujo unidireccional del agua desde nacientes hacia desembocadura, el cual está asociado a procesos de transformación y transporte de materia orgánica [8, 11-13].

El Concepto de Río Continuo (CRC, [9]) postula que las comunidades varían a lo largo del gradiente fluvial como consecuencia de cambios ambientales constantes y predecibles. Por ejemplo, el constante aumento en el área hacia aguas abajo favorece una mayor diversidad en las comunidades (e.g., riqueza específica y diversidad funcional) y ensambles dominados por peces de mayores tamaños [9, 14]. Independientemente de esto, el Concepto de Pulsos de Inundación (CPI, [12]) remarca la importancia de la dimensión lateral en los ecosistemas fluviales y postula que en áreas con planicies de inundación y lagunas marginales, que toman contacto con el río durante las crecidas, existen comunidades asociadas al uso de estos hábitats para cumplir funciones tales como alimentación y reproducción. Por ello, la dimensión lateral fluvial puede ser por ejemplo, un determinante clave de la reproducción y cría de gran diversidad de especies [12].

Por otro lado, la teoría de Síntesis del Ecosistema Rivereno (SER, [8]) propone un desacople entre los cambios a nivel comunitario con los cambios longitudinales en sistemas lóticos. Según la SER, todo proceso ecológico es el resultado de la interacción entre comunidades y las cambiantes unidades hidro-geomorfológicas a lo largo del sistema fluvial. Estos parches (determinados por la hidro-geomorfología y el paisaje circundante) se repiten a lo largo del gradiente fluvial, y determinan el funcionamiento de las comunidades en cada sección.

Analizar los determinantes de la estructura comunitaria es clave, no obstante, el entendimiento a nivel ecosistémico sólo es posible mediante un abordaje de redes ecológicas, como el estudio de las tramas tróficas [1-5], el cual conjuga el conocimiento sobre la estructura con el funcionamiento y procesos que ocurren a nivel ecosistémico (e.g., flujo de energía a través de la red) [1-2].

En ecología se predice que a medida que los sistemas fluviales fluyen en su gradiente longitudinal, las tramas tróficas se vuelven más complejas y la longitud de la cadena trófica va en aumento [10,15-17], como consecuencia de un aumento en el área y productividad de los ecosistemas [1-2, 10]. Asimismo, el aumento en el área promueve una mayor atenuación de la intensidad de los disturbios hidrológicos reforzando este patrón [10]. Por otra parte, los recursos basales que sustentan la biomasa de los consumidores podrían cambiar a lo largo del sistema [8-9, 11]. El CRC supone que existe un gradiente

longitudinal en el uso de recursos que sustentan las tramas tróficas: desde nacientes subsidiadas por recursos terrestres hasta secciones bajas donde la producción autóctona constituye el mayor sustento [9]. Por otro lado el CPI postula que pulsos de inundación aumentan la superficie de intercambio con el medio terrestre determinando un mayor sustento autóctono (proveniente del ecosistemas terrestre circundante) en las tramas tróficas [12]. Contrario a éstas, la SER predice que la biomasa es originada por recursos autóctonos (i.e., producidos en el ecosistema fluvial, basado en su mayor calidad nutricional), a excepción de las comunidades ubicadas en geomorfologías donde lo autóctono esté limitado [8]. A pesar del gran debate entre estas teorías, se destaca una importante idea en común: las características hidro-geomorfológicas locales afectan las características de las tramas locales insertas en el continuo fluvial [8-9, 11-12]. Sin embargo, la evidencia empírica que pone a prueba las teorías más recientes (e.g., SER) es muy escasa y limitada.

La mayoría de la evidencia sobre el funcionamiento de tramas tróficas acuáticas proviene de ecosistemas del hemisferio norte (e.g. [7-11]), de donde derivan casi la totalidad de las teorías sobre funcionamiento de ecosistemas acuáticos. Aunque reconocemos la creciente evidencia sobre el funcionamiento de las redes tróficas en sistemas tropicales ([e.g.12]), la información se torna particularmente escasa para sistemas de regiones subtropicales [18]. Esto hace fundamental el desarrollo de investigaciones que pongan a prueba estos supuestos usando ecosistemas de nuestra región como modelo para analizar su globalidad.

En este trabajo, se utilizaron como modelo las comunidades y las tramas tróficas de peces del río Queguay, un ecosistema sin grandes alteraciones antrópicas directas (sin represas o centros urbanos). Los peces son organismos clave en ecosistemas acuáticos que representan gran parte de la biomasa de las redes y que ocupan diversos nichos tróficos, siendo responsables de la movilización de materia y energía desde los recursos basales hasta posiciones tope de la cadena alimenticia y entre ambientes a diversas escalas (conectando desde micro y meso-hábitats hasta escalas de paisaje) [e.g. 19-21]. Este tipo de investigaciones resultan fundamentales para el desarrollo local. En los últimos años, el conocimiento sobre nuestra ictiofauna y la estructura comunitaria de ecosistemas dulceacuícolas ha ido en aumento. En consecuencia, hoy tenemos un buen panorama de la diversidad de peces de Uruguay y su distribución [22-24], habiendo descrito especies nuevas para la ciencia ([e.g. 25-27]). Si bien se ha estudiado la dieta de varias especies de peces [28-31] y las redes tróficas de pequeños arroyos [28] y del río Uruguay [30], aún se desconoce casi por completo la estructura y funcionamiento de los ríos de mediano orden de nuestro país, que albergan varias especies de importancia comercial y para la conservación [22-24]. Por ejemplo, al momento se desconoce por completo si existen áreas de cría y alimentación de especies migradoras de importancia comercial en tributarios del río Uruguay. Por lo tanto, aquí se analiza el funcionamiento del río Queguay, y particularmente los patrones espacio-temporales de variación natural en la estructura de las comunidades de peces (e.g. distribución de la biodiversidad y hábitats de cría) y tramas tróficas a lo largo del gradiente fluvial.

En este proyecto estudiamos un gradiente desde nacientes a desembocadura en un ecosistema fluvial con importantes planicies de inundación y gran variabilidad de condiciones ambientales a lo largo de su curso (río Queguay), como modelo para poner a prueba teorías de ecología fluvial. Cabe resaltar que además de ser un sistema de relativamente bajo impacto antrópico, también representa un sitio de interés para la conservación de la biodiversidad (e.g., albergando una de las mayores áreas del SNAP: Montes del Queguay). Con foco en las comunidades de peces, se ponen a prueba teorías como CRC, CPI y SER. Para esto, durante dos años se realizaron muestreos estandarizados para análisis de funcionamiento de: i) comunidades de peces, ii) tramas tróficas, y iii) ecología reproductiva. Todos los muestreos de factores ambientales y biológicos se realizaron en seis sitios distribuidos desde las nacientes a la desembocadura con metodologías complementarias y estandarizadas y cuya eficacia ha sido demostrada a nivel global. Asimismo se registró de forma continua la temperatura y el nivel del río en cada sitio.

El objetivo general del estudio fue analizar la estructura y funcionamiento de las comunidades, tramas tróficas y la ecología reproductiva de peces del río Queguay, evaluando los potenciales factores ambientales que las determinan y poniendo a prueba algunas de las principales teorías ecológicas de sistemas fluviales. En este trabajo, se ha puesto especial énfasis en el análisis del rol de la hidrología y de los cambios que se dan estacionalmente y a lo largo del gradiente fluvial sobre la estructura de las comunidades de peces (e.g., riqueza específica y funcional, composición específica, estructura de tallas, abundancia y biomasa), de las tramas tróficas (e.g., el largo de la trama trófica y las fuentes basales que sustentan su biomasa), y sobre los ensambles del ictioplancton como indicadores de la ecología reproductiva de los peces (e.g., estacionalidad de eventos reproductivos, riqueza y abundancia de huevos y larvas).

Objetivos específicos e hipótesis asociadas

1) Determinar el rol de la hidrología y de cambios ambientales estacionales y espaciales a lo largo del gradiente fluvial sobre la estructura de las comunidades de peces del río Queguay (e.g., riqueza específica y funcional, composición específica, estructura de tallas, abundancia y biomasa).

2) Determinar el rol de cambios ambientales que se dan a lo largo del gradiente fluvial y de la hidrología sobre la arquitectura de las tramas tróficas (e.g., largo y complejidad de las tramas tróficas) y sobre el origen de fuentes basales que subsidian su

biomasa (e.g., importancia de fuentes de origen terrestre vs. acuático).

3) Describir la ecología reproductiva de la comunidad de peces, analizando los patrones de riqueza, abundancia y grado de desarrollo de huevos y larvas de peces, evaluando la estacionalidad y posibles áreas de ocurrencia de eventos reproductivos, y el rol de hidrología como desencadenante de los mismos.

Hipótesis general

Debido a los cambios en factores ambientales clave como el área del ecosistema y/o las condiciones hidro-geomorfológicas predominantes a escala local, el funcionamiento de las comunidades de peces varía temporal y espacialmente a lo largo del gradiente fluvial. Basándonos en la teoría fluvial planteamos las siguientes hipótesis específicas:

Hipótesis-obj.1

1a) El incremento continuo en el área del sistema hacia aguas abajo promueve un aumento gradual en la riqueza específica y funcional de las comunidades (apoyando CRC y teorías generales [e.g. 2, 10]).

1b) La composición de las comunidades varía en el gradiente fluvial en función de las características ambientales predominantes. En regiones de nacientes con mayor velocidad de corriente, dominan las especies de menores tallas, adaptadas a rápidos. Por otra parte, hacia zonas bajas, donde predominan ambientes de funcionamiento más léntico, dominan especies de mayor talla corporal y diversidad funcional (apoyando CRC y SER).

Hipótesis-obj.2

2a) El área del sistema aumenta hacia aguas abajo. Como consecuencia, la diversidad específica y funcional aumentan también, generando un incremento en la diversidad y en el largo de las tramas tróficas en el gradiente fluvial nacientes-desembocadura (apoyando teorías ecológicas generales [e.g. 2, 10]).

2b) El origen de las fuentes que subsidian la biomasa de peces en las tramas tróficas tiene un carácter espacialmente explícito, variando en función de las características ambientales acuáticas y del paisaje circundante de cada región del río. El subsidio de recursos terrestres a las tramas tróficas aumenta con el porcentaje de áreas de planicies de inundación y de cobertura riparia en el paisaje inmediato (apoyando SER y CPI).

2c) La complejidad de las tramas tróficas (e.g. largo máximo de la cadena trófica) disminuye en eventos de caudal extremo que representan un gran disturbio a los consumidores y recursos del río, siendo esta disminución de mayor magnitud en las nacientes donde el disturbio genera un mayor impacto [e.g. 10]. Durante estos eventos, la contribución terrestre a la biomasa de peces aumenta conforme el río contacta las planicies de inundación (apoyando CPI y teorías asociadas [e.g. 11]).

Hipótesis-obj.3.

3a) Las planicies de inundación actúan como importantes áreas de cría de varias especies migradoras que están adaptadas a reproducirse en sus inmediaciones. Por esto, existe mayor riqueza y abundancia de huevos y larvas de estas especies inmediatamente aguas abajo de las planicies de inundación del río Queguay, con un aumento en la proporción de larvas de estadios más avanzados de crecimiento y juveniles hacia aguas abajo en el río (apoyando CPI).

3b) La temperatura y la hidrología durante el periodo de mayor temperatura son los principales desencadenantes de los eventos reproductivos en muchas especies de la región. Esto también ocurre en el río Queguay donde la mayor riqueza y abundancia de huevos y larvas tiene lugar durante la primavera y verano, aumentando en magnitud conforme aumenta el caudal del río

Metodología/Diseño del estudio

Se seleccionaron seis sitios de estudio desde las nacientes del río Queguay en su cruce con la ruta 26, hasta las cercanías de la localidad de Lorenzo Geyres, unos 10 km aguas arriba de la desembocadura del río Queguay en el río Uruguay, en donde se llevaron a cabo los muestreos abajo detallados. Específicamente, los sitios de estudio se identifican como: 1) Ruta 26, 2) Cercanías de Piedra Sola, 3) Paso del Sauce en las cercanías de Morató, 4) Ingreso del río Queguay al área protegida SNAP Montes del Queguay, 5) Salida del río aguas abajo del área protegida SNAP Montes del Queguay y 6) Cercanías de Lorenzo Geyres. La ubicación detallada de estas localidades se pueden observar en la Figura 1 disponible como archivo adjunto complementario.

Muestreo de campo

Para poner a prueba los postulados de CRC, CPI y SER sobre aspectos de ecología fluvial, se trabajó a tres niveles con estrategias complementarias. Los niveles de estudio y sus metodologías de muestreo fueron:

1) Estructura de las comunidades de peces: se realizaron muestreos de variables ambientales y comunitarias con frecuencia estacional en cada sitio, por un periodo de dos años. En cada muestreo se aplicaron 50 pulsos de pesca eléctrica en los litorales de cada sitio de estudio y se colocaron durante 12 hs, cuatro sets de redes de enmalle multi-malla de 30 m de largo cada una y dos sets de redes de malla de 70 mm de distancia entrenudos por sitio. In situ se determinó la diversidad específica

y funcional, la estructura de tallas, la abundancia y biomasa de los peces colectados.

2) Estructura de las tramas tróficas: se realizó un análisis trófico mediante el análisis de contenidos estomacales (ACE) de los peces depredadores tope (*Hoplias lacerdae* y *Hoplias argentinensis*) y mediante el análisis de isótopos estables (AIE) de C y N en recursos basales y músculos de peces (considerando una sub-muestra de cada especie de pez) colectados durante el primer muestreo comunitario. El ACE permitió obtener datos de interacciones alimenticias directas observadas, permitiendo la estimación de métricas como el número de conexiones tróficas, índices de omnivoría y el largo de trama trófica, que se utilizaron como indicadores de complejidad estructural de dichas redes. El AIE permitió estimar el subsidio de energía desde diferentes recursos basales hacia la biomasa de peces y obtener parámetros indicadores de nicho trófico como el largo de trama trófica y la diversidad de nicho isotópico. Además se obtuvieron indicadores de la complejidad estructural de las tramas, complementarios a los obtenidos con ACE. Además de realizar la reconstrucción completa de las redes de cada sitio en un escenario puntual de muestreo (muestreo de mayo de 2021), durante los 8 muestreos estacionales realizados en cada sitio entre agosto de 2020 y mayo de 2022 se analizó la dieta de los depredadores tope y el nicho isotópico de especies de peces representativas de diferentes niveles de la red. Estos peces fueron la mojarra *Bryconamericus iheringii* (especie omnívora-herbívora), *Heptapterus mustelinus* (especie invertívora) y las especies de piscívoros hallados (*Crenicichla* spp, *Hoplias* spp, *Salminus brasiliensis*, *Oligosarcus* spp., entre otros). De este modo se evaluaron los cambios en el largo de la trama trófica (representado por el depredador tope) y en el origen del C asimilado en la biomasa de peces a lo largo de los 8 eventos de muestreo en cada uno de los seis sitios. Esto último, se realizó con el objetivo de analizar cambios estructurales en condiciones hidrológicas contrastantes (poniendo a prueba postulados teóricos).

3) Ecología reproductiva: en cada uno de los sitios de estudio antes mencionados se realizaron además muestreos nocturnos estacionales de ictioplancton durante dos años, realizando tres colectas (transectas) por sitio de huevos y larvas, utilizando una red de copo de 300 micras de apertura de malla. Se analizaron los cambios en la riqueza específica, abundancia y grado de desarrollo larval en cada muestra, con el objetivo de poner a prueba el rol de las planicies de inundación sobre la reproducción de los peces (aspectos postulados por CPI).

Registro de variables ambientales

En cada sitio se instaló un sensor de temperatura y luz HOB0-Pendant® (sumergido), y se obtuvieron datos modelados del nivel del río a partir de sensores automáticos instalados por DINAGUA en paso Andrés Pérez y en el puente sobre Ruta 3.

Metodología específica para el objetivo 1

Desde agosto de 2020 a mayo de 2022 se realizaron cuatro muestreos estacionales anuales estandarizados de la comunidad de peces, colocando cuatro redes multi-malla y realizando pulsos de pesca eléctrica en cada sitio. Las redes se colocaron al atardecer y se viraron al amanecer, siendo dispuestas a profundidades representativas de la variabilidad ambiental de cada tramo. Este procedimiento es sugerido por normativas internacionales y es utilizado exitosamente en nuestro país [30-31]. Los peces colectados se identificaron taxonómicamente, se midieron y pesaron en campo y se preservaron en solución de formol 4% para posterior análisis de laboratorio. Mediante revisión bibliográfica se clasificaron las especies según sus atributos funcionales (e.g., hábito, alimentación, reproducción) para determinar la diversidad funcional.

Metodología específica para el objetivo 2.

Durante el muestreo comunitario realizado en mayo de 2021 se colectaron en cada sitio ejemplares de depredadores tope para análisis de contenido estomacal (ACE) y se separó una submuestra (n=5) de cada especie presente para análisis de isótopos estables de carbono (C) y nitrógeno (N) (AIE). Para el ACE, se removió el tracto digestivo de cada ejemplar y se lo preservó en formol 4%, luego se diseccionó en laboratorio en donde se identificó y cuantificó cada presa hallada en los estómagos. Para cinco individuos de cada especie en cada sitio y de diferentes tallas, se extrajo una muestra de músculo para el AIE, preservándola congelada a -20°C hasta su preparación en laboratorio. Para el AIE, se colectaron además muestras de los principales recursos basales como: algas bentónicas, detrito terrestre, y las especies de macroinvertebrados dominantes en el sistema (*Aegla uruguayana*, *Corbicula fluminea*, *Potamolithus* spp.). Para la colecta de estos recursos basales se procedió al raspado de rocas y la recolección manual en los entornos del área de disposición de redes, siguiendo métodos estandarizados [e.g. 30-35].

Con el fin de analizar cambios tróficos en función de escenarios hidrológicos contrastantes, en cada muestreo realizado, se seleccionaron ejemplares de las especies *B. iheringii*, *H. mustelinus* y los depredadores tope para realizar AIE y se limpiaron, secaron (a 60°C por 48 hs.) y empacaron las muestras de isótopos estables para su envío a laboratorios analíticos en EEUU.

Con datos del ACE se realizará la reconstrucción de las tramas tróficas mediante análisis de grafos (paquete "Igraph" en software R), con representaciones gráficas de las mismas y se estimarán los parámetros de arquitectura (e.g., número de links, omnívora, largo de cadena, etc) que usaremos como indicadores de complejidad de las redes [e.g. 1, 5, 37-39]. Con los

datos de AIE se utilizarán modelos de mezcla isotópica bayesianos que, a partir de los valores isotópicos de los consumidores, recursos basales, y sus fraccionamientos isotópicos, estiman el porcentaje de la biomasa de la muestra generada por cada recurso alimenticio y métricas indicadoras de nicho ecológico (mediante paquetes estadísticos Mix-Siar y SIBER en software libre R) [40-41]. En este caso, se estimaremos el porcentaje de la biomasa generado por recursos acuáticos vs. recursos terrestres y las métricas indicadoras de la diversidad trófica del ecosistema y la complejidad de las tramas. Esta metodología complementaria entre ACE y AIE ha sido también utilizada en proyectos y publicaciones previas [e.g. 30-35, 37-39]

Metodología específica para el objetivo 3

Las colectas de ictioplancton fueron realizadas en cada estación y sitio de muestreo por el periodo de dos años en cinco locales de muestreo del río Queguay mediante arrastres con red de plancton cónico-cilíndrica, de 500 μ m de malla, acoplada a un flujómetro para obtener el volumen de agua filtrada, durante 10 minutos. En el laboratorio se analizaron las muestras bajo un estereomicroscopio. Las larvas fueron identificadas con ayuda de claves especializadas [42-43] y separadas en los estadios: larval vitelino (LV), preflexión (PF), flexión (F) y posflexión (POF), de acuerdo a [42]. Los huevos fueron clasificados de acuerdo con su estadio de desarrollo: segmentación (S), cabeza-cola (CC) y cola libre (CL), y separados en huevos de migradores y no migradores [42].

Análisis de datos

Se utilizaron análisis multivariados para observar cambios espacio- temporales en las comunidades, así como modelos lineales generalizados (GLM) comparando las métricas estimadas en cada caso entre sitios de muestreo y entre las estaciones del año. Además, los datos de ecología trófica obtenidos por AIE son analizados mediante estadística bayesiana.

Resultados, análisis y discusión

Grado de avance al momento de finalización.

A la fecha se han realizado todos los muestreos y procesado todas las muestras en laboratorio de forma satisfactoria, logrando analizar los datos y obtener resultados finales correspondientes a los objetivos 1 y 3. A pesar de esto, debido a retrasos puntuales en el trabajo como consecuencia de la pandemia de covid-19 y a la obtención de un mayor número de muestras al primariamente estipulado (lo cual implicó un mayor tiempo de procesamiento en laboratorio), el análisis isotópico final aún no está completo, a pesar que las muestras ya han sido procesadas y recientemente enviadas a los laboratorios analíticos en el exterior. Estimamos recibir el reporte final de estos datos desde el laboratorio en el correr de los próximos dos meses, momento en el cual comenzará el análisis más detallado del segundo objetivo planteado en este proyecto.

A continuación se detallan los principales resultados obtenidos para el objetivo 1 y 3 y algunos resultados, aunque preliminares aún, correspondientes al segundo objetivo.

Principales resultados asociados al Objetivo Específico 1

A lo largo de los 8 muestreos estacionales realizados se registró la presencia de 120 especies de peces, destacando el hallazgo de 24 especies nuevas para la cuenca del río Queguay (Figura 2). Esto permite indicar que río Queguay es uno de los más diversos del país, superando el número de especies de peces registrado, por ejemplo, para el Río Negro. Entre estas nuevas especies se destaca el registro de un especie de corvina de agua dulce, *Plagioscion ternetzi* que no había sido registrada aún para la cuenca del río Uruguay. Esto ameritó una publicación al respecto (Pais et al., 2021) que se adjunta a este informe.

Esta gran diversidad de peces reportada no se ha distribuido de forma uniforme a lo largo del gradiente fluvial, pero tampoco ha demostrado un patrón creciente desde nacientes a desembocadura como postulaba nuestra Hipotesis 1a. Esto denota que las predicciones de la teoría del río continuo (CRC) no se cumplen en este ecosistema modelo. En concreto, las mayores riquezas de especies se hallaron en las nacientes y en la desembocadura del río Queguay (Figura 3), probablemente asociadas con los ambientes más heterogéneos muestreados en las nacientes y con un mayor flujo de especies desde el río Uruguay hacia la desembocadura.

En cuanto a la composición específica hemos hallado diferencias estadísticamente significativas (Permanova: $p < 0,05$) en la composición de las comunidades de cada uno de los sitios (Figura 4), denotando que las condiciones locales de cada zona determinan especies y rasgos distintivos. En este sentido hemos comprobado nuestra hipótesis 1b, ya que no sólo existen diferencias en las comunidades dadas por condiciones locales sino que además, las menores tallas se hallaron en la zona de

las nacientes y las mayores en la zona de la desembocadura (Figura 5), tal y como se predijo en dicha hipótesis. Estos hallazgos apoyan las predicciones de la teoría de síntesis del ecosistema ribereño (SER) en nuestro ecosistema modelo.

Principales resultados (preliminares) asociados al Objetivo Específico 2

En cuanto al objetivo 2, al momento solo contamos con datos de largo de la trama trófica obtenidos a partir del AIE de un primer set de muestras correspondientes a los años 2020 y 2021 del depredador tope *Hoplias lacerdae* presente en todos los sitios de estudio y del ACE de esta especie. Estos resultados sugieren que el largo de las tramas tróficas aumenta desde nacientes a desembocadura hasta el tramo medio del río Queguay y luego disminuye desde el tramo medio hacia la desembocadura (Figura 6). Esto refuta la hipótesis 2a planteada ya que no existe un aumento gradual y continuo en el largo de las tramas tróficas desde nacientes a desembocadura. Cuando se exploran los posibles determinantes de estos cambios se ha detectado una relación lineal significativa ($p < 0,05$) entre la talla corporal de los depredadores tope y su posición trófica (Figura 7). Esto último indica que hacia el tramo medio del río Queguay (en el área protegida Montes del Queguay), en donde los individuos de *H. lacerdae* tienen mayor porte, la red alimenticia es más larga. Si bien el rol del tamaño corporal de los depredadores tope como determinante clave de las tramas tróficas no fue previsto originalmente en nuestra hipótesis, este hallazgo coincide plenamente con la teoría ecológica sobre el rol del tamaño corporal como forjador de patrones del flujo de energía en las redes alimenticias. La presencia de mayores tallas de esta especie en el área protegida puede responder al mejor estado de conservación de las poblaciones de esta especie en la zona, resaltando la importancia de la conservación de los grandes depredadores sobre la integridad de las redes alimenticias acuáticas.

Lamentablemente al momento no poseemos datos para analizar el cumplimiento de las hipótesis 2b y 2c planteadas que abarcan el origen de la energía asimilada en las tramas tróficas. Se espera que en los próximos meses sean obtenidos los datos finales desde laboratorios analíticos para proceder con esta parte del análisis.

Principales resultados (preliminares) asociados al Objetivo Específico 3

El último objetivo, con el propósito de analizar las variaciones en la actividad reproductiva de los peces, se acopló a la hipótesis centrada en la presencia de planicies de inundación cuya dinámica hidrológica implicaría eventos de inundación que potenciaran eventos reproductivos. En este sentido cabe destacar que, previo al análisis del cumplimiento de las hipótesis planteadas, durante el periodo de estudio la región pasó por uno de los periodos de sequía más prolongados de las últimas décadas, por lo cual no ocurrieron eventos de inundación que suelen ser comunes en un año promedio. Esto implica que los resultados entorno al rol de la hidrología como promotora de la ecología reproductiva en peces no sean los más representativos. No obstante, se han observado algunos patrones interesantes que cabe resaltar a continuación.

El sitio localizado en las planicies inundables del área protegida Montes del Queguay, aguas abajo de la confluencia del río Queguay Grande y río Queguay Chico es en donde se han hallado las mayores abundancias de larvas y huevos de peces (Figura 8). Esto por un lado parece apoyar la hipótesis 3a planteada, sin embargo, cabe notar que la dinámica de inundaciones en el área no parece ser la responsable directa de estos eventos, ya que no han ocurrido inundaciones en el periodo analizado. Por otro lado, la mejor conservación del área protegida Montes del Queguay, junto con sus particularidades ambientales, podrían ser las principales desencadenantes de que allí ocurran los mayores eventos reproductivos detectados en el gradiente longitudinal de nuestro estudio.

En cuanto a la variación temporal en los eventos reproductivos, la Hipótesis 3b ha resultado firmemente apoyada ya que las mayores abundancias y riquezas de larvas y huevos fueron halladas hacia la primavera y verano, no encontrando eventos reproductivos en los escenarios de menor temperatura de otoño e invierno de entre 2020 y 2022.

Conclusiones y recomendaciones

A modo general los resultados hallados hasta el momento sugieren que teorías ecológicas como la teoría del Río Continuo no parecen aplicar a nuestra región, ya que la mayoría de sus predicciones (por ejemplo la existencia de un gradiente longitudinal en la diversidad de las especies) no se han cumplido para nuestro sistema de estudio de referencia. Por el contrario, teorías más abarcativas y recientes como la Síntesis del Ecosistema Ribereño parecen ser más aplicables, en tanto las diferencias ambientales entre sitios de estudio parecen ser determinantes de estructuras comunitarias contrastantes, posiblemente adaptadas a condiciones locales específicas.

En cuanto a los patrones en las tramas tróficas, los resultados preliminares aquí hallados sugieren que los efectos que el

aumento constante en área del ecosistema y productividad hacia aguas abajo deberían ocasionar sobre las tramas tróficas se ve enmascarado por un rol preponderante del tamaño corporal sobre el largo de las cadenas tróficas. Es por esto que la presencia de mayores depredadores hacia el tramo medio (posiblemente a consecuencia de un menor impacto antrópico en esa zona) es sumamente relevante a la hora de estructurar el funcionamiento de las comunidades de peces a lo largo de este gradiente fluvial, y debiera ponerse especial foco en la preservación de estos individuos para mantener el funcionamiento natural de este ecosistema.

El análisis del ictioplancton ha revelado que los eventos reproductivos ocurren hacia los meses más cálidos y que la zona más preservada del río es la que presenta mayores abundancias de huevos en la época reproductiva, implicando un relevante sitio de reproducción de peces en el área protegida Montes del Queguay. Cabe resaltar nuevamente que el periodo de estudio ha resultado un tanto peculiar en su comportamiento hidrológico, por lo cual sería aconsejable extender el estudio hacia años de flujo más regular para confirmar la representatividad de nuestros hallazgos.

En suma, los resultados de aplicación a nivel más global indican que los sistemas fluviales de nuestra región son altamente complejos en cuanto a su funcionamiento, apartándose de algunas teorías globales. Esto hace que para la comprensión sobre su funcionamiento natural en el que subyacen innumerables servicios ecosistémicos sea necesario obtener más datos empíricos y abordar los efectos de los diversos factores estructuradores de las comunidades y tramas tróficas que confluyen a lo largo de las redes fluviales. Esto implica por ejemplo, por un lado tener en cuenta los efectos del área y productividad del sistema, pero también de la intensidad de disturbios, los tamaños corporales de los organismos en las tramas tróficas y el flujo de individuos a través de las redes meta comunitarias que existen en la red fluvial. Este último punto es clave, por ejemplo, a la hora de comprender los patrones de diversidad de la parte baja del Queguay, altamente influenciados por el Río Uruguay.

Finalmente cabe resaltar que a nivel regional este estudio ha contribuido a diversos aspectos de investigación básica, que resulta esencial para la elaboración de políticas de manejo en nuestro país. Por un lado, se ha detallado la diversidad de peces presente en el río Queguay posicionándolo como uno de los ríos más diversos del país. Esto se da por una alta tasa de recambio de especies entre sitios con variables ambientales contrastantes en la cuenca, y también probablemente por la continuidad e integridad hidrológica del sistema. Prueba de esto último es por ejemplo la presencia de especies de peces migradores a lo largo de todo el río, incluso hacia las nacientes. Por estos puntos expuestos se puede argumentar que la integridad ecológica del Queguay basada en su bajo impacto hidrológico y antrópico en general, es la clave de su biodiversidad y son aspectos fundamentales a preservar para mantener los procesos y servicios de este ecosistema icónico en el Litoral Norte de Uruguay.

Referencias bibliográficas

1. Williams R.J., et al. 2000. Simple rules yield complex food webs. *Nature*. 404: 180-183.
2. Polis G.A., et al. 2004. Food webs at the landscape level. Chicago, USA, University of Chicago Press.
3. Arim, M., et al. 2007. On the relationship between productivity and food chain length at different ecological levels. *Amer. Nat.* 169(1), 62-72.
4. Thompson R.M., et al. 2012. Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Tree* 27(12), 689-697.
5. Van-Altena et al., 2016. Food web stability and weighted connectance: the complexity-stability debate revisited. *Theor. Ecol.* 9(1), 49-58.
6. Borthagaray, A., et al. 2012. Connecting landscape structure and patterns in body size distributions. *Oikos* 121(5), 697-710.
7. Thorp J.H, DeLong M.D. 1994. The riverine productivity model: an heuristic view of carbon sources and organic processing in large river ecosystems. Blackwell, Oxford, ROYAUME-UNI.
8. Thorp J.H, et al. 2008. The riverine ecosystem synthesis: toward conceptual cohesiveness in river science. Amsterdam, the Netherlands: Academic Press/Elsevier.
9. Vannote R.L, et al. 1980. The River Continuum Concept. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 37(1), 130-137.
10. Sabo, J. L., et al. 2010. The role of discharge Variation in scaling of drainage area and food chain length in rivers. *Science* 330(6006) 965-967.
11. Humphries P., et al. 2014. The River Wave Concept: Integrating River Ecosystem Models. *BioScience* 64(10), 870-882.
12. Junk W.J., et al. 1989. The flood pulse concept in river- floodplain systems. Dodge DP, editor. Proceedings of the International Large River Symposium (LARS). *Can. Special Publ. Fish. Aqua. Sci.* 106(1), 110-127.
13. Tank J.L., et al. 2010. A review of allochthonous organic matter dynamics and metabolism in streams. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 29(1), 118-146.
14. Horwitz, 1978. Temporal variability patterns and the distributional patterns of stream fishes *Ecol. Monogr.* 48(3), 307-321.
15. Ibañez C., et al. 2009. Convergence of temperate and tropical fish assemblages. *Ecography* 32(4), 658-70.
16. Romanuk T.N., et al. 2006. The structure of food webs along river networks. *Ecography* 29(1), 3-10.
17. Winemiller, K.O., et al. 2011. Stable isotope analysis reveals food web structure and watershed impacts along the fluvial gradient of a Meso-american river. *River Res. Appl.* 27(6), 791-803.
18. González-Bergonzoni I., et al. 2012 Meta-analysis shows a Consistent and Strong Latitudinal Pattern in Fish Omnivory across Ecosystems. *Ecosystems* 15(3), 492-503.
19. Flecker A.S., 1997. Habitat Modification by Tropical Fishes: Environmental Heterogeneity and the Variability of Interaction Strength. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 16(1), 286-295.
20. Flecker A.S., et al. 2010. Migratory fishes as material and process subsidies in riverine ecosystems. In *Community ecology of stream fishes: concepts, approaches, and techniques* (eds. Gido K.B., Jackson D.), pp. 559-592. Bethesda, Maryland, USA, American Fisheries Society, Symposium.
21. Townsend C.R., 2003. Individual, Population, Community, and Ecosystem Consequences of a Fish Invader in New Zealand Streams. *Conserv. Biol.* 17(1), 38-47.
22. Loureiro M., et al. 2013. Peces continentales. In *Especies prioritarias para la conservación en Uruguay Vertebrados, moluscos continentales y plantas vasculares* (eds. Soutullo A., Clavijo C., Martínez-Lanfranco J.A.), pp. 91-112. Montevideo, Uruguay, SNAP/DINAMA/MVOTMA y DICYT/MEC.
23. Serra S., et al. 2014. Peces del Río Negro. Montevideo, Uruguay, MGAP-DINARA.
24. Teixeira de Mello F., et al. 2011. Peces de agua dulce del Uruguay. Montevideo, Uruguay.
25. González-Bergonzoni I., et al. 2009. A new species of *Gymnogeophagus* from the río Negro and río Tacuarí basins, Uruguay (Teleostei: Perciformes). *Neotrop. Ichthyol* 7(1), 19-24.
26. Loureiro M., et al. 2016. A new species of *Gymnogeophagus* Miranda Ribeiro from Uruguay (Teleostei: Cichliformes). *Neotrop. Ichthyol.* 14(1).
27. Loureiro M., Silva A. 2006. A New Species of *Brachyhypopomus* (Gymnotiformes, Hypopomidae) from Northeast Uruguay. *Copeia* 2006(4), 665-673.
28. González-Bergonzoni I., et al. 2016. Potential drivers of seasonal shifts in fish omnivory in a subtropical stream. *Hydrobiologia* 768(1), 183-196.
29. González-Bergonzoni I., et al. 2010. Reappearance and diet of juvenile armado catfish (*Pterodoras granulosus*) in Lower Uruguay River, (Río Negro, Uruguay). *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 19, 42-46.
30. González-Bergonzoni, I., et al., 2019. Origin of fish biomass in a diverse subtropical river: allochthonic-supported biomass

- increase following flood pulses. *Ecosystems* 1-18. 31. López-Rodríguez et al., 2019. Trophic ecology of fish species in a large and diverse subtropical river: río Uruguay River. *Water*, ACEPTADO.
32. González-Bergonzoni, I., et al., 2014. Fish determine macroinvertebrate food webs and assemblage structure in Greenland subarctic streams. *Freshwater Biology*, 59: 1830-1842.
33. González-Bergonzoni I., et al., 2015. General validation of formalin-preserved fish samples in foodweb studies using stable isotopes. *Meth. Ecol. Evol.*, 6(3), 307-314.
34. González-Bergonzoni I., et al., 2017. Small birds, big effects: The Little Auk (*Alle alle*) transforms high arctic ecosystems. *Proc Roy Soc B*. 284(1849), 1849-1849.
35. González-Bergonzoni I., et al., 2018. Riparian forest modifies fueling sources for stream food webs but not food chain length in lowland streams of Denmark. *Hydrobiologia*, 805(1), 291-310.
36. Hyslop E.J., 1980. Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17(4), 411-429.
37. Dunne J. A., et al., 2002. Network structure and biodiversity loss in food webs: robustness increases with connectance. *Ecol. Lett.* 5(4), 558-567.
38. Dunne J. A., et al., 2004. Network structure and robustness of marine food webs. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 273: 291-302.
39. Strogatz S.H., 2001. Exploring complex networks. *Nature*. 410: 268-276.
40. Parnell A.C., et al., 2013. Bayesian stable isotope mixing models. *Environmetrics* 24(6), 387-399.
41. Layman C.A., et al., 2012. Applying stable isotopes to examine food-web structure: an overview of analytical tools. *Biol. Rev.* 87(3), 545-562. 42. Nakatani, K., et al. 2001. Ovos e larvas de peixes de água doce: desenvolvimento e manual de identificação. Maringá, EDUEM, 349p.
43. Reynalte-Tataje, D. A.; Zaniboni-Filho, E. 2008. Biologia e identificação de ovos e larvas de peixes do alto rio Uruguai. Reservatório de Itá. Estudos ambientais, desenvolvimento de tecnologia e conservação da ictiofauna. Florianópolis, Editora UFSC, 319p.

Licenciamiento

Reconocimiento-NoComercial-SinObrasDerivadas 4.0 Internacional. (CC BY-NC-ND)