

Dieta y ecomorfología de la ictiofauna del arroyo Manantiales, provincia de Buenos Aires, Argentina

Eduardo M. FERNÁNDEZ¹, Ricardo A. FERRIZ¹, Cristina A. BENTOS¹ & Guillermo R. LÓPEZ^{1,2}

¹Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" Av. Ángel Gallardo 470, 1405 Buenos Aires, República Argentina. ²Facultad de Veterinaria (UBA), Área de Medicina, Producción y Tecnología de Fauna Acuática y Terrestre. edumarfernandez@gmail.com; rferriz@macn.gov.ar; cbentos@macn.gov.ar; glopezfcvuba@yahoo.com.ar

Abstract: Diet and ecomorphology of the ichthyofauna of Manantiales stream, Buenos Aires province, Argentina. The present study addresses the correlation between diet and morphology of 19 fish species that inhabit the Manantiales stream at the headwaters of the Samborombón river, Buenos Aires province, Argentina. The species were classified into four trophic groups: carnivores, omnivores, insectivores and detritivores-algúivores. Twelve ecomorfológic attributes related to habitat use and feeding patterns were analyzed to distinguish ecomorfológic groups of species-with the food consumed. Univariate and multivariate analysis techniques were used to determine groups of species using the ecomorfológic and diet attributes as descriptors. Carnivores were associated with well developed head, mouth, pectoral and caudal fins and usually presenting compressed bodies. Omnivores were a more heterogeneous group. Nektonic forms of this group were associated with a compressed body, lateral eyes and relatively small size of the pectoral fins and caudal fins; nektobentonic forms were associated with small mouth, fusiform body and long caudal peduncle; benthic forms were related to depressed body, dorsal eyes, ventral mouth and long digestive tract. The only nektonic species consuming insects on the surface is characterized by a strongly compressed body, lateral eyes, tail and big wide mouth facing up. The detritus-algúivores had a long digestive tract, mouth ventral or terminal and long caudal fin. The significant relationship between diet and ecomorphology allows to sustain that fish with similar diets converge towards common ecomorfológic attributes.

Key words: diet, morphology, multivariate analysis, Samborombón river, Argentina.

Resumen: Se estudio la correlación entre dieta y morfología de 19 especies de peces del arroyo Manantiales, cabecera del río Samborombón, provincia de Buenos Aires, Argentina. Las especies fueron clasificadas en cuatro grupos tróficos: carnívoros, omnívoros, insectívoros y detritívoros- algúivoros. Se analizaron 12 atributos ecomorfológicos relacionados con el uso del hábitat y la alimentación con el fin de distinguir patrones ecomorfológicos de las especies y de las especies con el alimento consumido. Se utilizaron técnicas de análisis univariado y multivariado para determinar agrupamientos de especies utilizando los atributos ecomorfológicos y la dieta como descriptores. Los carnívoros se relacionaron con un buen desarrollo de cabeza, boca, aletas caudal y pectoral; y en general con cuerpos comprimidos. Los omnívoros constituyeron un grupo más heterogéneo. Las formas nectónicas de este grupo se relacionaron con un cuerpo comprimido, ojos laterales y tamaño relativamente pequeño de las aletas pectorales y aleta caudal; las formas nektobentónicas se relacionaron con boca pequeña, cuerpo fusiforme y pedúnculo caudal largo; y las formas bentónicas, con cuerpo deprimido, ojos de posición dorsal, boca ínfera y tubo digestivo largo. La única especie nectónica consumidora de insectos sobre la superficie se caracterizó por un cuerpo fuertemente comprimido, ojos laterales, aleta caudal grande y boca grande orientada hacia arriba. Los detritívoros-algúivoros presentaron un tubo digestivo largo, boca ínfera o terminal y aletas caudales largas. La relación significativa dieta-ecomorfología permite sostener que peces de dieta similar convergen hacia atributos ecomorfológicos comunes.

Palabras clave: dieta, morfología, análisis multivariado, río Samborombón, Argentina.

INTRODUCCIÓN

Los estudios sobre la morfología de los peces y sus características ecológicas están generalmente basados en el paradigma ecomorfológico

(Gatz, 1979; Webb, 1984; Wikranamayake, 1990; Winemiller, 1991; Piet, 1998; Pouilly *et al.*, 2003; Casatti & Castro, 2006), el cual explica las diferencias anatómicas entre las especies como el resultado de presiones selectivas diferentes (Norton

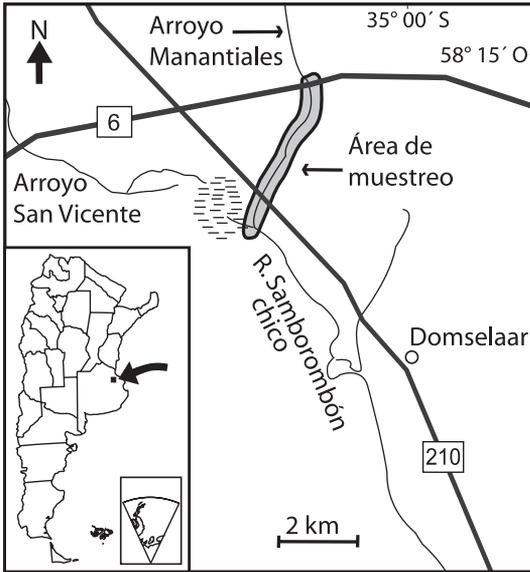


Fig. 1: Localización del área de muestreo, en gris, zona de muestreo en el arroyo Manantiales, provincia de Buenos Aires.

et al., 1995). Como idea general de estos trabajos se ha comprobado que las características morfológicas indicarían un uso compartido de recursos para especies morfológicamente semejantes, los cuales serían el resultado evolutivo de procesos de competencia que posibilitan la coexistencia de especies y la minimización o anulación de dichos procesos (Adite & Winemiller, 1997; Ward-Campbell *et al.*, 2005).

La ecología trófica, el tipo de natación y el uso del hábitat de una especie pueden ser inferidos, a menudo, examinando su morfología (Gatz, 1979; Watson & Balon, 1984; Norton *et al.*, 1995). Se estima que el recurso trófico es uno de los ejes principales que permiten la segregación las especies de peces que coexisten en un ambiente (Ross, 1986). Según la hipótesis ecomorfológica, la morfología y las variaciones de la misma entre las especies influyen en la dieta determinando la variación del alimento, la habilidad y uso de la presa (Ruzzante *et al.*, 1998).

Comparando con los ecosistemas de agua dulce templados del hemisferio norte, hay relativamente menos estudios sobre las adaptaciones ecomorfológicas en el ensamblado de peces de ecosistemas Neotropicales (Winemiller, 1991; Menni *et al.*, 1996; Mérigoux & Ponton, 1998; Pouilly *et al.*, 2003; Willis *et al.*, 2005; Casatti & Castro, 2006; Milano *et al.*, 2002, 2006; Ferreira, 2007). Ringuet *et al.* (1967) y Ringuet (1975) indican que los peces de aguas continentales pue-

den diferenciarse en tipos ecológicos basado en características morfológicas, al hábitat que ocupan y a su comportamiento, este sistema que fue utilizado para categorizar los tipos ecológicos de los peces del centro del país (Haro *et al.*, 1986 y 1987) y los del embalse de Salto Grande (Delfino *et al.*, 1997). Asimismo Gómez (*vide* Menni, 2004) propuso un detallado patrón ecológico para los siluriformes de aguas continentales. En ambientes lénticos del sur de la Argentina existen trabajos donde se evidencia polimorfismo trófico (Cussac *et al.*, 1998; Ruzzante *et al.*, 1998; Alonso & Cussac, 2000, Logan *et al.*, 2000, Milano *et al.*, 2006).

La hipótesis ecomorfológica incluye dos importantes consideraciones: (1) la morfología de las especies es probablemente similar dentro de un mismo grupo ecológico y difiere entre grupos ecológicos que dependen de la naturaleza del recurso y la estrategia que desarrollan para usarlo y (2) las variaciones morfológicas corresponden a una respuesta a la presión selectiva y producen el fenómeno de convergencia: la similitud morfológica de especies que no están filogenéticamente relacionadas (Winemiller, 1991; Casatti & Castro, 2006).

En el presente estudio se investigó la alimentación y la morfología de 19 especies de peces nativos que habitan el arroyo Manantiales, provincia de Buenos Aires, Argentina. Los principales objetivos del trabajo fueron: (1) analizar la relación entre las especies de peces y la dieta, y detectar agrupamientos entre especies en relación con la dieta, (2) analizar la relación entre especies y atributos ecomorfológicos, detectar agrupamientos entre especies en relación con los atributos ecomorfológicos y (3) analizar la relación entre especies/dieta y especies/atributos ecomorfológicos.

Área de estudio

El presente trabajo se llevó a cabo en el arroyo Manantiales o Campos ($35^{\circ} 02' 34''$ S - $58^{\circ} 19' 37''$ W), perteneciente a la alta cuenca del río Samborombón, partido de San Vicente, provincia de Buenos Aires, desde la intersección con la ruta 6 hasta la desembocadura del arroyo en el río Samborombón Chico (Fig. 1). López *et al.* (2002) ubican la cuenca del río Samborombón en el borde sur de la ecoregión Eje Potámico Subtropical. La cuenca del río Samborombón tiene una superficie de 6.000 km^2 y pertenece a la cuenca con desagüe al río de la Plata.

Es un cuerpo de agua de segundo orden, tributario del río Samborombón Chico. Sus aguas

Tabla 1. Especies de peces residentes del arroyo Manantiales, alta cuenca del río Samborombón, estudiadas en el presente trabajo. Nombres científicos y códigos utilizados en los gráficos.

Order Characiformes	
Familia Curimatidae	
<i>Cyphocharax voga</i> Fowler, 1909	CYV
Familia Crenuchidae	
<i>Characidium rachovii</i> Regan, 1913	CHR
Familia Characidae	
<i>Pseudocorynopoma doriai</i> Perugia 1891	PSD
<i>Astyanax eigenmaniorum</i> (Cope, 1894)	ASE
<i>Astyanax fasciatus</i> (Cuvier, 1819)	ASF
<i>Bryconamericus iheringii</i> (Boulenger, 1887)	BRI
<i>Oligosarcus jenynsii</i> (Günther, 1864)	OLJ
<i>Cheirodon interruptus</i> (Jenyns, 1842)	CHI
Familia Erythrinidae	
<i>Hoplias malabaricus</i> (Bloch, 1794)	HOM
Order Siluriformes	
Familia Callichthyidae	
<i>Corydoras paleatus</i> (Jenyns, 1842)	COP
Familia Loricariidae	
<i>Otocinclus flexilis</i> Cope, 1894	OTF
<i>Loricariichthys anus</i> (Valenciennes, 1836)	LOA
<i>Hypostomus commersoni</i> Valenciennes, 1836	HYC
Familia Pimelodidae	
<i>Pimelodella laticeps</i> Eigenmann, 1917	PIL
<i>Rhamdia quelen</i> (Quoy and Gaimard, 1824)	RHQ
Order Cyprinodontiformes	
Familia Anablepidae	
<i>Jenynsia multidentata</i> (Jenyns, 1842)	JEM
Familia Poeciliidae	
<i>Cnesterodon decemmaculatus</i> (Jenyns, 1842)	CND
Order Synbranchiformes	
Familia Synbranchidae	
<i>Synbranchus marmoratus</i> Bloch, 1875	SYM
Order Perciformes	
Familia Cichlidae	
<i>Australoheros facetus</i> Jenyns, 1842	AUF

presentan baja turbidez; velocidad de corriente de media a rápida en épocas de creciente y remansos. La composición del fondo es de limo y tosca. La vegetación flotante está caracterizada por el predominio de falsa verdolaga, *Ludwigia pepeloide*; amapola de agua, *Hydrocleys nymphoides* y helechito de agua, *Azolla filiculoides*. En las aguas bajas próximas a la orilla predominan los céspedes de bacopa, *Bacopa monnieri*.

En la vegetación sumergida predominan *Myriophyllum aquaticum* y *Bacopa monnieri*. Entre las plantas palustres predomina el jun-

co, *Schoenoplectus californicus*, y la sagitaria, *Sagitaria montevidensis*. Los márgenes bajas, pantanosas, están cubiertas por céspedes de *Bacopa monnieri*. La vegetación terrestre en las márgenes de las zonas de muestreo es el pastizal de gramíneas con ausencia de árboles y arbustos.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo de peces

Para las capturas se utilizó una red de arrastre de malla fina de 5 mm de distancia entre nudos, 10 metros de largo y 1,8 metros de altura, y una red con marco metálico de 50 cm x 30 cm, de 2 mm de distancia entre nudos (sin copo), esta última fue utilizada en las áreas vegetadas poco profundas cercanas a las orillas. El esfuerzo de pesca se estandarizó a 50 m de arrastre a lo ancho del arroyo. Los muestreos se realizaron en forma mensual desde mayo de 2004 hasta abril de 2005.

Los peces capturados fueron fijados *in situ* con una solución de formol al 8% y luego conservados en alcohol al 75%. Las especies de peces fueron identificadas de acuerdo a Ringuelet *et al.* (1967), Aquino (1996) y Miquelarena & Menni (2005).

En la Tabla 1 figuran las especies sobre las que se realizó el presente trabajo y la nomenclatura que se utilizó para representar a cada especie en los gráficos. Para realizar los estudios se seleccionó una muestra al azar de 20 ejemplares adultos de cada especie. Todos los ejemplares capturados fueron depositados en la colección del MACN-Ict.

Dieta

Se examinaron bajo lupa estereoscópica los estómagos de 20 ejemplares de cada una de las especies estudiadas, la caracterización de la dieta se realizó a través de la frecuencia de ocurrencia de cada ítem alimentario (Hyslop, 1980). Se consideraron once categorías alimentarias: peces, moluscos, microcrustáceos (Copepoda, Cladocera y Ostracoda), macrocrustáceos (*Hyaella*, decápoda), larvas de insectos acuáticos (Coleoptera, Heteroptera); insectos acuáticos; insectos terrestres; algas; restos vegetales; detritos y restos minerales (incluidos arena y grava).

Atributos ecomorfológicos

Se estudiaron los siguientes parámetros morfométricos de los 20 ejemplares adultos, con la menor variación posible del largo, de cada una

Tabla 2: Atributos ecomorfológicos, fórmulas y códigos utilizados en los gráficos.

Atributos ecomorfológicos	Fórmulas	Códigos
Índice de compresión	Alto del cuerpo/ancho del cuerpo	Alcu/Ancu
Altura relativa del cuerpo	Alto del cuerpo/longitud estándar	Alcu/Lst
Largo relativo aleta caudal	Largo aleta caudal/longitud estándar	Lacaud/Lst
Alto relativo aleta caudal	Alto aleta caudal/longitud estándar	Alcaud/Lst
Largo relativo pedúnculo caudal	Largo pedúnculo caudal/longitud estándar	Laped/Lst
Compresión pedúnculo caudal	Alto pedúnculo caudal/ancho pedúnculo caudal	Alped/Anped
Largo relativo cabeza	Largo cabeza/longitud estándar	Lacab/Lst
Posición relativa del ojo	Altura del ojo/altura cabeza	Alojo/Alcab
Compresión aleta pectoral	Largo aleta pectoral/ancho aleta pectoral	Lapec/Anpec
Ancho relativo boca	Ancho boca/longitud estándar	Anboc/Lst
Alto relativo boca	Alto boca/longitud estándar	Alboc/Lst
Largo relativo de intestino	Largo intestino/longitud estándar	Laint/Lst

Tabla 3: Frecuencia de la ocurrencia de los ítems alimentarios de las 19 especies residentes del arroyo Manantiales. Las referencias de las abreviaturas de los ítems alimentarios son las siguientes: PE, peces; MOL, moluscos; MIC, microcrustáceos; MAC, macrocrustáceos; LIA, larvas de insectos acuáticos; IA, insectos acuáticos; IT, insectos terrestres; AL, algas; RV, restos vegetales; DET, detritos; MIN, minerales.

Especies / ítems por dieta	PE	MOL	MIC	MAC	LIA	IA	IT	AL	RV	DET	MIN
<i>Cyphocharax voga</i>	-	-	30	-	10	-	-	80	100	100	10
<i>Characidium rachovii</i>	-	-	22,22	-	100	33,3	-	22,22	-	-	-
<i>Cheirodon interruptus</i>	-	-	40	-	70	-	-	80	-	-	-
<i>Astyanax eigenmanniorum</i>	-	-	20	-	30	60	-	10	60	-	-
<i>Astyanax fasciatus</i>	-	-	11	22	11	22	-	22	55	11	-
<i>Bryconamericus iheringii</i>	-	-	20	-	60	20	-	100	40	-	-
<i>Oligosarcus jenynsii</i>	50	-	-	30	-	40	-	-	10	-	-
<i>Pseudocorynopoma doriai</i>	-	-	6,25	-	12,5	93,75	50	-	-	-	-
<i>Hoplias malabaricus</i>	62,5	-	-	50	-	25	-	-	-	-	-
<i>Corydoras paleatus</i>	-	-	20	-	60	10	-	60	40	-	-
<i>Otocinclus flexilis</i>	-	-	10	-	10	-	-	90	37	100	100
<i>Loricariichthys anus</i>	-	-	50	-	90	-	-	30	40	50	20
<i>Hypostomus commersoni</i>	-	-	5	-	14	-	-	75	60	100	50
<i>Pimelodella laticeps</i>	-	14	28	-	57	43	-	43	14	-	28
<i>Rhamdia quelen</i>	30	-	10	80	50	30	10	-	-	-	-
<i>Jenynsia multidentata</i>	-	-	37,5	-	50	25	-	87,5	12,5	-	-
<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	-	-	20	-	50	-	-	80	20	10	-
<i>Synbranchus marmoratus</i>	100	60	-	50	-	-	-	-	-	-	-
<i>Australoheros facetus</i>	2,3	-	11,5	54,9	38	5,3	-	-	-	-	-

de las especies estudiadas siguiendo las descripciones de Gatz (1979), Watson & Balon (1984), Winemiller (1991), Piet (1998), Hugueny & Pouilly (1999). a) longitud estándar: distancia desde la punta de la boca hasta el final del pedúnculo caudal; b) alto del cuerpo: en la parte más alta del mismo, c) ancho del cuerpo: a la altura de la base de las pectorales; d) largo aleta caudal: medida desde última vértebra hasta extremo del radio más largo de la aleta caudal; e) alto aleta caudal: distancia entre el extremo del lóbulo superior y el extremo el lóbulo inferior de la aleta caudal cuando ésta se encuentra extendida; f) largo pedúnculo caudal: distancia desde la parte posterior de la base de aleta anal hasta

última vértebra g) alto pedúnculo caudal: medida en la parte media del pedúnculo caudal; h) ancho pedúnculo caudal: medida en la parte más angosta del pedúnculo caudal; i) largo aleta pectoral: medida del radio más largo de la aleta pectoral; j) ancho aleta pectoral: longitud de la base de la aleta pectoral; k) largo cabeza: distancia desde el extremo de la boca, con la boca cerrada, hasta el extremo posterior del opérculo; l) altura de la cabeza: alto de la cabeza medida a la altura del ojo; m) altura de ojo: distancia desde el medio del ojo a la parte inferior de la cabeza; n) ancho de la boca: distancia del ancho interior de la boca medida con la boca abierta; o) alto de la boca: distancia del alto del interior de la boca medida

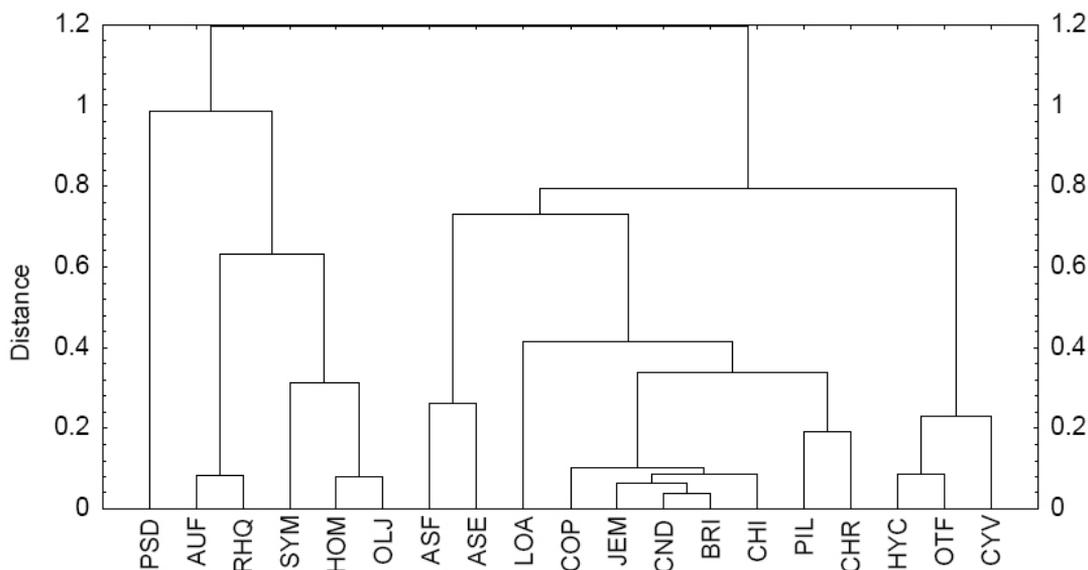


Fig. 2: Dendrograma de la dieta de 19 especies de peces residentes del arroyo Manantiales, alta cuenca del río Samborombón (véase Tabla 1 por las abreviaturas).

con la boca abierta; p) largo intestino: largo del intestino extendido.

Las medidas se realizaron con un calibre de precisión de 0,1 mm. Con estos parámetros morfométricos se estimaron doce atributos ecomorfológicos descritos en la Tabla 2.

Análisis de datos

Se realizaron análisis de cluster para determinar agrupamientos de especies utilizando los atributos ecomorfológicos y la dieta como descriptores. Los agrupamientos entre especies se realizaron según la distancia euclidiana y el método de aglomeración mediante enlace completo para los atributos ecomorfológicos. Para la dieta se elaboró un dendrograma con el método de agrupamiento UPGMA, utilizándose el coeficiente de correlación producto-momento de Pearson (Sokal, 1961) (software XLSTAT, versión 2007).

Como medida exploratoria de ordenación se realizaron dos análisis de componentes principales (ACP) con los valores medios de la dieta y de los atributos ecomorfológicos (software XLSTAT, versión 2007). Las filas con factores faltantes fueron eliminadas. Se eligió un nivel de significación alfa de 0,05.

Se efectuó un análisis de correspondencia canónica (CCA) para evaluar la relación entre las variables tróficas y las variables ecomorfológicas. El CCA es un método multivariado no lineal especialmente adaptado para explorar relaciones

unimodales (Ter Braak, 1986). Se utilizó una matriz de 19 filas (especies) y 11 columnas (variables tróficas) y una matriz de 19 filas (especies) por 12 columnas (variables ecomorfológicas). El biplot resultante dieta-atributos morfológicos es un diagrama de ordenación en el que los atributos morfológicos son representados por puntos y la dieta por líneas (Ter Braak, 1986). El nivel de significación estadística se realizó a través del test de Monte Carlo, sin restricciones, con 1000 permutaciones. Se eligió un nivel de significación alfa de 0,05 y la opción de eliminar las observaciones con datos faltantes (Software CANOCO 4.0).

RESULTADOS

Dieta

Análisis de agrupamientos. El análisis de agrupamientos permitió diferenciar seis grupos (Fig. 2); el primero incluye sólo a *P. doriai*, que consume insectos acuáticos y alóctonos; el segundo grupo incluye *Australoheros facetus* (AUF) y *Rhamdia quelen* (RHQ) que consumen preferentemente macrocrustáceos, larvas de insectos y peces (Tabla 3); el tercer grupo, constituido por *Synbranchus marmoratus* (SYM), *Hoplias malabaricus* (HOM) y *Oligosarcus jenynsii* (OLJ), presenta un marcado consumo de peces, macrocrustáceos y larvas de insectos; el cuarto grupo incluye a las dos especies de *Astyanax* (ASE y ASF) con importantes ingestas de vegetales, insectos acuáticos y larvas

Tabla 4. Resultados del análisis de componentes principales (PCA) entre los ítems alimentarios y las especies de peces residentes del arroyo Manantiales. Contribución de los ítems alimentarios (%) a la conformación de los ejes 1 y 2 del PCA.

Ítems alimentarios	Eje 1	Eje 2
Peces	14,998	9,067
Moluscos	5,914	7,135
Microcrustáceos	10,776	9,157
Macrocrustáceos	14,446	2,696
Larvas de insectos acuáticos	3,707	18,440
Insectos acuáticos	4,289	12,776
Insectos terrestres	2,635	6,026
Algas	17,272	0,462
Restos de vegetales	10,502	4,806
Detritos	9,764	16,627
Minerales	5,697	12,809
Autovalor	3,986	2,396
Varianza explicada %	36,235	21,779
Varianza acumulada %	36,235	58,014

de insectos; el quinto grupo (el más numeroso) agrupa a las especies omnívoras *Loricariichthys anus* (LOA), *Corydoras paleatus* (COP), *Jenynsia multidentata* (JEM), *Cnesterodon decemmaculatus* (CND), *Bryconamericus iheringii* (BRI), *Cheirodon interruptus* (CHI), *Pimelodella laticeps* (PIL) y *Characidium rachovii* (CHR); por último los integrantes del sexto grupo, *Hypostomus commersoni* (HYC), *Otocinclus flexilis* (OTF) y *Cyphocharax voga* (CYV), son consumidores de detritos, algas y vegetales superiores.

Análisis de Componentes Principales (ACP). El análisis de componentes principales (ACP) indicó una correlación significativa entre las especies y la dieta, $p < 0,05$. El porcentaje de variabilidad representado por los dos primeros ejes es del 58,01 %. El eje 1 contribuye al 36,23 % de la varianza y el eje 2 contribuye con el 21,78 % de la varianza. Los componentes de la dieta con mayor incidencia en el eje 1, en orden decreciente, son: algas, peces, macrocrustáceos, microcrustáceos y detritos. Los componentes de la dieta con mayor contribución al eje 2 en orden decreciente son: larvas de insectos acuáticos, detritos, restos minerales, insectos acuáticos (Tabla 4).

La representación en dos dimensiones (biplot) de las relaciones especie-dieta (Fig. 3) indica que *O. flexilis*, *H. commersoni* y *C. voga* se encuentran positivamente relacionadas con una dieta en la que predominan, detritos, restos minerales, restos vegetales y algas, y negativamente relacionadas con los insectos acuáticos e insectos

Tabla 5. Resultados del análisis de componentes principales (PCA) entre los atributos ecomorfológicos y las especies de peces residentes del arroyo Manantiales. Contribución de los atributos ecomorfológicos (%) a la conformación de los ejes 1 y 2 del PCA.

Atributos ecomorfológicos	Eje 1	Eje 2
RIL	1,330	2,346
CI	11,450	12,053
RD	17,707	0,916
RPL	18,326	0,049
CPC	15,137	1,658
RHL	5,812	20,069
REP	8,590	7,537
PFI	0,129	0,444
RMW	0,660	31,388
RMH	10,521	10,961
RCL	0,576	5,914
RCD	9,761	6,662
Autovalor	4,361	2,812
Varianza explicada %	36,338	23,435
Varianza acumulada %	36,338	59,772

tos terrestres. *H. malabaricus* y *O. jenynsii* se encuentran positivamente relacionadas con una dieta con predominancia de peces, macrocrustáceos y moluscos. La dieta de *A. facetus* y *R. quelen* está positivamente relacionada con macrocrustáceos e insectos terrestres. *Pseudocorynopoma doriai* está positivamente relacionada con la dieta de insectos acuáticos e insectos terrestres y negativamente relacionada con componentes minerales y detritos. *Astyanax eigenmaniorum* y *Characidium rachovii* están positivamente relacionados con la alimentación sobre la base de larvas acuáticas y larvas de insectos acuáticos. Un gran grupo de peces integrado por *Cheirodon interruptus*, *Cnesterodon decemmaculatus*, *Bryconamericus iheringii*, *Loricariichthys anus*, *Jenynsia multidentata*, *Corydoras paleatus*, *Pimelodella laticeps* está relacionado positivamente con la ingesta de larvas de insectos acuáticos y microcrustáceos.

Atributos ecomorfológicos

Análisis de agrupamiento. El análisis de agrupamiento permitió diferenciar cinco clases principales (Fig. 4). La clase 1 agrupa a tres especies, *A. facetus*, *H. malabaricus* y *R. quelen*, que se caracterizan porque la altura del cuerpo predomina sobre el ancho del cuerpo, una mayor apertura bucal y una cabeza más grande que el resto de las clases. La clase 2 esta integrada por

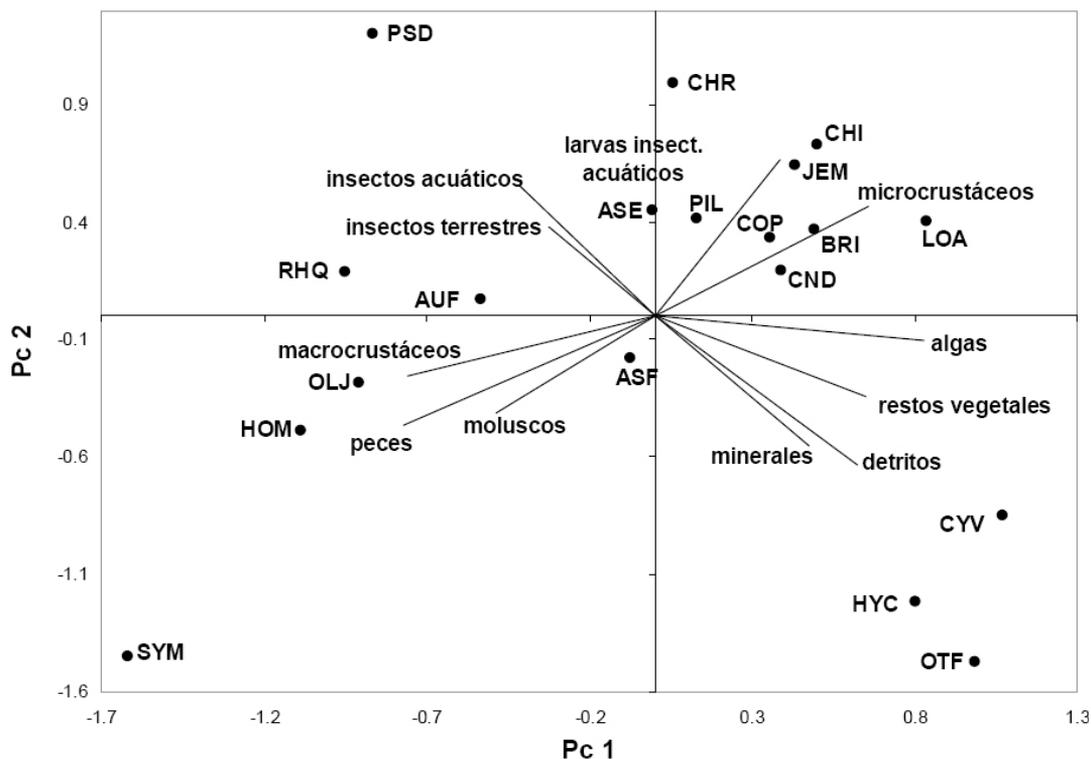


Fig. 3. Proyección de los valores de los ejes 1 y 2 del análisis de componentes principales (ACP) para la relación especies-dieta, de los peces residentes del arroyo Manantiales, alta cuenca del río Samborombón. Las especies están representadas por puntos y la dieta por flechas (véase Tabla 1 por las abreviaturas).

P. doriai, especie en la que predomina la altura del cuerpo sobre el ancho de cuerpo y el largo de la aleta pectoral sobre su ancho. La clase 3 es la más numerosa, e incluye a especies donde la altura del cuerpo predomina sobre el ancho. La clase 4 incluye *L. anus*, con un pedúnculo caudal más largo y una relación largo intestino/longitud estándar menor que las de las dos especies de la clase 5, *O. flexilis* y *H. commersonii*. La clase 5 se caracteriza por un alto valor de la relación largo del intestino/longitud estándar, pedúnculo caudal relativamente largo y ojos de posición dorsal.

Análisis de Componentes Principales (ACP). El análisis de componentes principales (ACP) indicó una correlación significativa entre las especies y los atributos ecomorfológicos ($p < 0,05$).

La varianza acumulada del eje 1 y el eje 2 es de 59,77 %. El eje 1 contribuye al 36,34 % de la varianza total y el eje 2 contribuye con el 23,43 % de la varianza total (Tabla 5).

Las variables ecomorfológicas con mayor con-

tribución en el eje 1 son: Laped/Lst, Alcu/Lst; Alped/Anped, Alcu/Ancu, Alboc/Lst y Alcaud/Lst. Las especies más relacionadas con las variables del eje F1 son *L. anus*, *C. decemmaculatus*, *A. fasciatus* y *A. facetus*. (Fig. 5). Las variables con mayor contribución al eje 2 son Anboc/Lst, Lacab/Lst, Alcu/Ancu, Alboc/Lst. Las especies más relacionadas con estas variables son: *R. que-len*, *H. malabaricus*, *O. flexilis*, *B. iheringii*, *P. doriai*, *A. eigenmaniorum* y *C. rachovii* (Fig. 5). Un tercer grupo de especies muestra una relación pareja con las variables que contribuyen con ambos ejes, entre estas especies se encuentran *H. commersonii*, *A. facetus*, *C. interruptus*, *O. jenyns-sii*, *C. voga*.

Relación dieta - atributos ecomorfológicos

Análisis de correspondencia canónica (CCA). El análisis de correspondencia canónica (CCA) indicó una correlación significativa entre la dieta de las especies estudiadas y los atributos ecomorfológicos ($p < 0,05$). El riesgo de rechazar la hi-

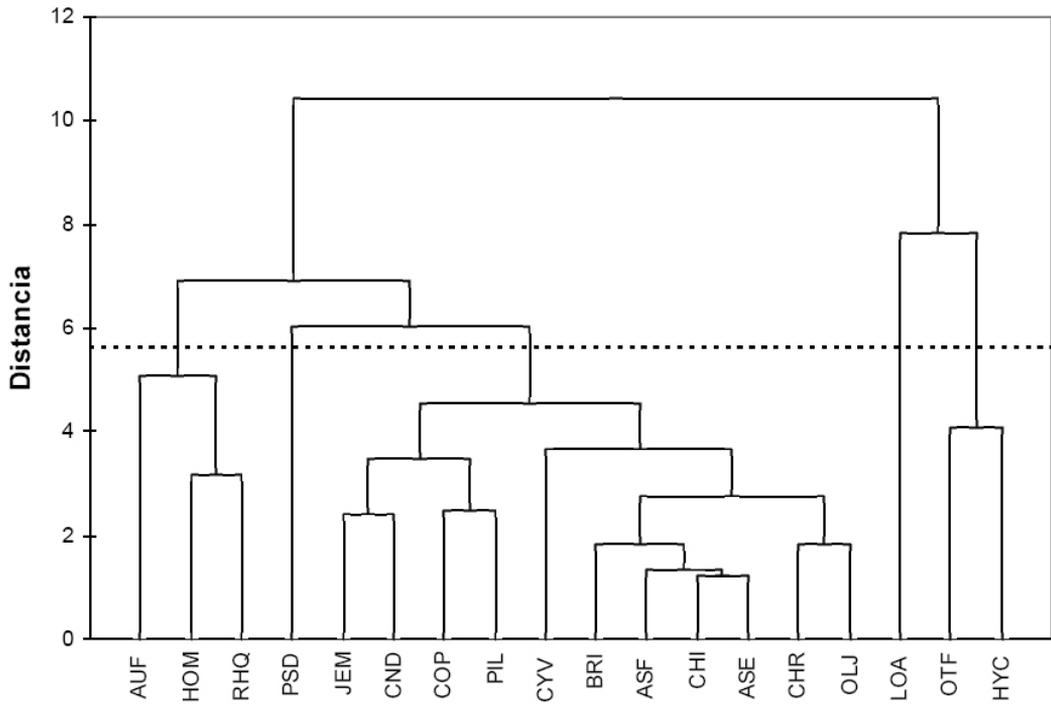


Fig. 4. Dendrograma de los atributos ecomorfológicos de 19 especies de peces residentes del arroyo Manantiales, alta cuenca del río Samborombón (véase Tabla 1 por las abreviaturas).

pótesis nula, siendo ésta verdadera, es menor al 3,4 %.

La varianza acumulada del eje 1 y el eje 2 es de 94,6 %. El eje 1 contribuye al 88,8 % de la varianza total y el eje 2 contribuye con el 5,8 % de la varianza total.

El análisis de la figura 6 indica que la presencia de insectos acuáticos y macrocrustáceos en la dieta se asocia positivamente con altos valores de los índices alto de la boca/longitud estándar y alto de la aleta caudal/longitud estándar.

La presencia de minerales y detritos está asociada con valores bajos de los índices alto del cuerpo/ancho del cuerpo, alto del cuerpo/longitud estándar, alto de la boca/longitud estándar y alto del pedúnculo caudal/ancho del pedúnculo caudal.

Los restos vegetales en la dieta están asociados a valores bajos del índice largo aleta caudal/longitud estándar y largo cabeza/ longitud estándar.

La presencia de larvas de insectos acuáticos y peces en la dieta está relacionada con altos índices de las relaciones: altura del ojo/altura de la cabeza, largo aleta pectoral/ancho aleta pectoral,

ancho boca/longitud estándar y largo aleta caudal/longitud estándar.

Los microcrustáceos y moluscos están asociados con altos índices altura del ojo/altura cabeza y largo pedúnculo caudal/longitud estándar.

DISCUSIÓN

Dieta

Las 19 especies estudiadas en el arroyo Manantiales, usaron colectivamente una gama amplia de recursos tróficos, explotando básicamente recursos alóctonos. De acuerdo a los análisis de la similitud alimentaria se observaron cuatro grupos tróficos. El grupo de los carnívoros, el cual presenta dos tendencias: *A. facetus* y *R. quelen* con un fuerte consumo de crustáceos, insectos acuáticos y peces; y *S. marmoratus*, *H. malabaricus* y *O. jenynsii* con un consumo preferente de peces y crustáceos. *H. malabaricus*, es un predador de emboscada (*sit-and-wait predator*, Sazima, 1986); los adultos acechan a sus presas en las zonas vegetadas del litoral y las formas juveniles exploran la columna de agua en busca de presas (Oliveros & Rossi, 1991; Bistoni *et al.*,

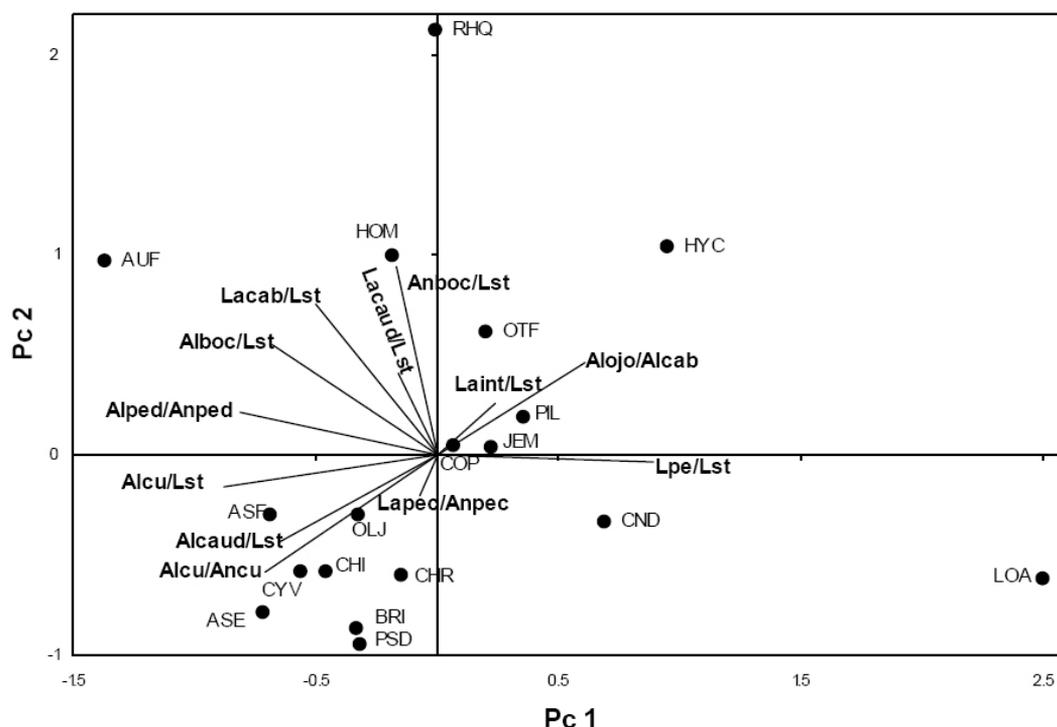


Fig. 5: Proyección de los valores de los ejes 1 y 2 del análisis de componentes principales (ACP) para de los atributos ecomorfológicos de las especies de peces residentes del arroyo Manantiales, alta cuenca del río Samborombón. Las especies están representadas por puntos y los atributos ecomorfológicos por líneas (véase Tabla 1 por las abreviaturas).

1995; Ferreira, 2007). *Symbranchus marmoratus* es una especie nectobentónica, que habita aguas quietas y captura al reparo de la vegetación (Ferreira, 2007) y se comporta como un carnívoro generalista (Rodríguez, 1999). Asimismo, *R. quelen* es un predador bentónico oportunista eurifágico (Ringuélet, 1975), Gonzo *et al.* (1998) indican que esta especie y *H. malabaricus* que son peces frecuentadores de fondo y activos cazadores de la interfase aire-agua. *A. facetus* es un carnívoro que habita aguas vegetadas donde consume larvas de insectos, crustáceos y peces (Gutiérrez *et al.*, 1986). Este grupo, de los carnívoros, abarca a peces de natación activa como *O. jenynsii*, que se mueve en toda la columna de agua para la captura del alimento (Ringuélet, 1975; Haro & Gutiérrez, 1985; López Cazorla *et al.*, 2003).

Los omnívoros, el grupo más numeroso, constituido por diez especies, consumieron algas, restos vegetales, microcrustáceos, insectos adultos (tanto autóctonos como alóctonos) y larvas de insectos. Estas especies presentan todos los tipos ecológicos: nectónicos como *A. eigenmaniorum*,

A. fasciatus y *B. iheringii* (Casatti & Castro, 2006); nectobentónicos como *J. multidentata*, *C. decemmaculatus*, *C. interruptus*, *C. paleatus*, *C. rachovii* y *P. laticeus* y a ellas se asocia una forma bentónica, *L. anus*, que posee una mayor tendencia al consumo de algas y vegetales, considerada por Albrecht & Silveira (2001) como iliófaga-omnívora. Estudios previos concernientes a las especies omnívoras analizadas en el presente trabajo corroboran los resultados de este estudio (Escalante, 1982, 1983, 1987a y b; Grosman *et al.*, 1996; Gonzo *et al.*, 1998; López Cazorla *et al.*, 2003; Menni, 2004). *P. doriai* especie nectónica (Gracioli *et al.*, 2003) consumidora de insectos acuáticos adultos como coleópteros, insectos terrestres y ninfas de odonatos y efemerópteros es la especie que más presas de origen terrestre capturó

El grupo de los detritívoros-alguívoros está constituido por *H. commersoni*, *O. flexilis* y *C. voga*. Los loricáridos son peces bentónicos que pastan sobre el fondo, sobre las superficies de los vegetales y el substrato, adaptados para la succión y el raspado (Power, 1990; Menni, 2004),

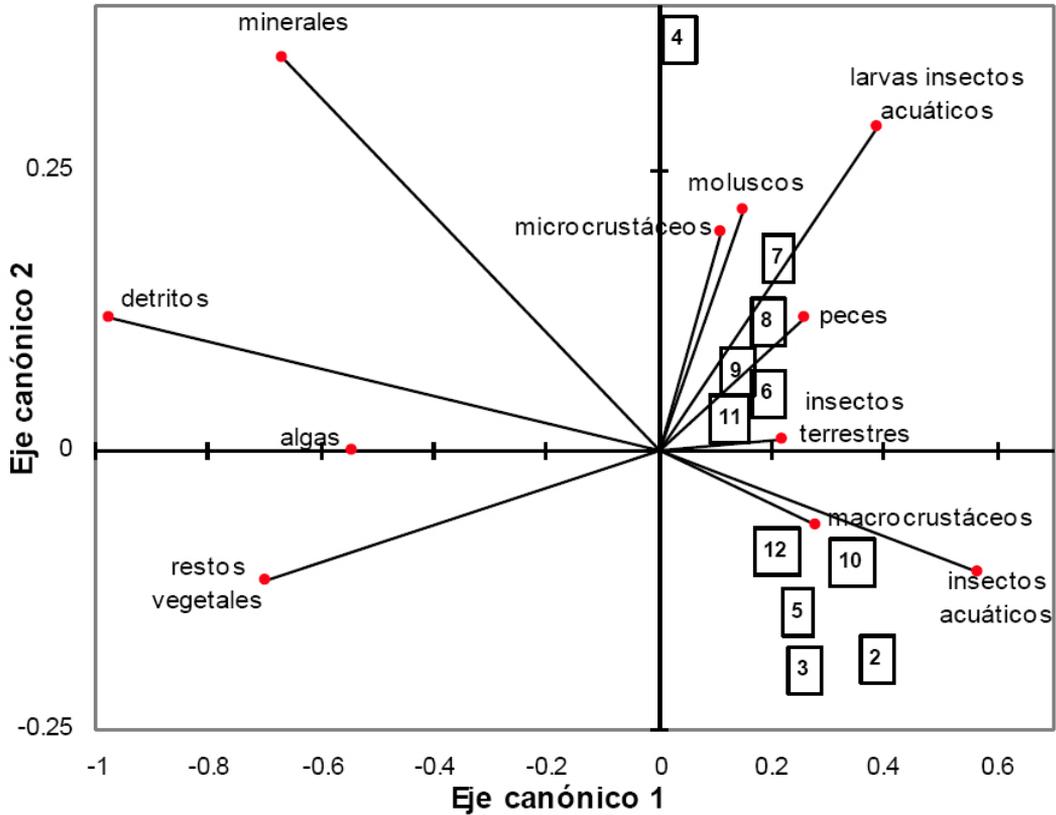


Fig. 6: Análisis de correspondencia canónica (CCA). Biplot dieta-atributos ecomorfológicos. En el gráfico la dieta se representa con líneas y los atributos ecomorfológicos se indican con números dentro de recuadros. Las referencias de los números son las siguientes: 1: largo intestino/longitud estándar; 2: alto cuerpo/ancho cuerpo; 3: alto cuerpo/longitud estándar; 4: largo pedúnculo caudal/longitud estándar; 5: alto aleta pectoral/ancho aleta pectoral; 6: largo cabeza/longitud estándar; 7: alto ojo/alto cabeza; 8: largo aleta pectoral/ancho aleta pectoral; 9: ancho boca/longitud estándar; 10: alto boca/longitud estándar; 11: largo aleta caudal/longitud estándar; 12: alto aleta caudal/longitud estándar.

H. commersoni y *O. flexilis* se diferencian de *L. anus* por consumir mayor cantidad de detritos, restos de vegetales y material mineral. *C. voga* en estos ambientes consumió detritos en mayor medida que en otros ambientes pampásicos (Destefanis & Freyre, 1972; Grosman *et al.*, 1996).

Entre los integrantes de cada uno de los grupos descritos se observa una fuerte superposición de dietas, pero en general ocupan distintos microhábitat y usan distintas modalidades de captura.

Ecomorfología

La meta inicial en los estudios de ecomorfología está dirigida principalmente a identificar

las características morfológicas de mayor importancia que puedan correlacionar la utilización del microhábitat y la dieta de las especies (Bhat, 2005).

La coexistencia de especies dentro del mismo hábitat y la explotación de los recursos tróficos se facilitan a través de las diferencias en el uso del microhábitat, el comportamiento diferencial o las diferencias morfológicas. Esta división de los recursos disponibles puede ser considerado un efecto coincidente que resulta de lo morfológico, de lo fisiológico, del comportamiento, y de los cambios evolutivos (Motta *et al.*, 1995; Menni *et al.*, 1996). Se estima que la segregación trófica es uno de los mecanismos principales que parti-

ciona a la mayoría de las comunidades de peces (Esteves & Galetti, 1995; Cussac et al., 1998).

En el presente estudio se determinó la existencia de correlación entre factores morfológicos y la dieta de los peces de arroyos de la alta cuenca del río Samborombón. Como lo indican otros estudios (Gatz, 1979; Adite & Winemiller, 1997; Hugueny & Pouilly, 1999; Bhat, 2005 entre otros) la relación largo y ancho de la mandíbula y largo estándar y la relación largo cabeza/largo estándar son buenos indicadores de hábitos piscívoros, en especial en el consumo de presas de tamaño considerable. En *H. malabaricus*, *A. facetus* y *R. quelen*, de acuerdo al CCA; además de estos atributos el largo relativo de la aleta caudal y la compresión de la aleta pectoral están asociados positivamente con la ictiofagia, el segundo particularmente con el posicionamiento del pez antes del ataque. *Oligosarcus jenynsii* se encuentra relacionado positivamente con la compresión del pedúnculo caudal, es un nadador activo con un cuerpo comprimido y ojos laterales. *A. facetus* que es un especialista en maniobras en ambientes estructuralmente complejos con cierta capacidad de aceleración para capturar sus presas (Gómez et al., 2003), presenta un cuerpo orbicular con pedúnculo caudal corto.

El grupo de los omnívoros constituido por peces nectónicos como *A. eigenmaniorum* y *B. iheringii* que son carácidos de pequeña talla, de cuerpo comprimido, ojos laterales, y tamaño relativo de las aletas pectorales y aleta caudal; son buenos nadadores que capturan presas arrastradas por la corriente (*drift-feeding*) y sobre la superficie del agua (*surface picking*). Los peces necrobentónicos de este grupo, *J. multidentata*, *C. decemmaculatus*, *C. interruptus*, *C. paleatus*, *C. rachovii* y *P. laticeps*, constituyen un grupo heterogéneo de carácidos, silúridos y ciprinodontinos, que, en general, presentan un cuerpo fusiforme, pedúnculo caudal largo, boca pequeña indicadora de hábitos micrófagos y bajo índice de compresión de la aleta pectoral.

Loricariichthys anus es una especie bentónica que presenta un cuerpo deprimido, pedúnculo caudal comprimido y largo, un tubo digestivo largo, ojos de posición dorsal y boca ínfera, atributos del estilo de vida bentónica y consumo de algas y detrito (Gatz, 1979; Watson & Balon, 1984).

Horn (1988) indica que los peces omnívoros poseen grandes variaciones morfológicas, que probablemente se relacionen con la falta de especialización que los caracteriza.

Pseudocorynopoma doriai es una especie necrobentónica consumidora de insectos acuáticos y de ori-

gen terrestre a media agua y sobre la superficie (*surface picking*). Presenta un cuerpo fuertemente comprimido, boca relativamente grande orientada hacia arriba típica de un consumidor de superficie (Gatz, 1979; Wikranamayake, 1990; Winemiller, 1991), ojos laterales y aleta caudal grande.

En el grupo de los detritívoros-alguívoros se observan no sólo diferencias en el espacio que ocupan, sino también en su morfología, teniendo en común altos índices de largo intestino/largo estándar. El largo del tubo digestivo, como lo indica el CCA, está asociado a los restos vegetales, algas, detritos y minerales. En general los herbívoros y los detritívoros presentan un tubo digestivo más largo que los omnívoros y carnívoros (Gatz, 1979; Adite & Winemiller, 1997; Pouilly et al., 2003); el largo relativo de este en los peces herbívoros y detritívoros está en relación al bajo valor energético de este tipo de alimento, lo cual requiere una mayor superficie de digestión.

Hypostomus commersoni y *O. flexilis* presentan un cuerpo deprimido, pedúnculo caudal relativamente largo, aletas caudales largas, ojos de posición dorsal y latero-superior y boca ínfera en forma de disco succionador. Estas características morfológicas ubican a estas especies como peces forrajeros de fondo: la forma general del cuerpo indica la capacidad de desplazarse activamente pequeñas distancias (Power, 1990), mantener el equilibrio y cambiar rápidamente de posición sobre el fondo. *Cyphocharax voga* se caracteriza por tener un cuerpo fusiforme, pedúnculo caudal corto y robusto, boca terminal, aleta caudal y pectoral grande y un tubo digestivo largo. Casi todos estos atributos indican hábitos bentónicos, a excepción de los ojos laterales.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a Roberto C. Menni por la lectura crítica del primer manuscrito y sus valiosas sugerencias y a Luciana Ramírez por su ayuda.

BIBLIOGRAFÍA

- Adite, A. & K.O. Winemiller. 1997. Trophic ecology and ecomorphology of fish assemblages in coastal lakes of Benin, West Africa. *Ecoscience* 4(1): 6-23.
- Albrecht, M.P. & C.M. Silveira. 2001. Alimentação de *Loricariichthys anus* (Teleostei, Loricariichthys) nas lagoas Marcalino e Peixete, Planíola Costeira do Rio Grande do Sul. *Acta Limnol. Bras.* 13(2): 79-85.
- Alonso, M.F. & V.C. Cussac. 2000. Long term diet between morphs in trophical polymorphic *Percichthys*

- trucha* (Pisces: Percichthyidae) populations from the southern Andes. *Biol. J. Linn. Soc.* 69: 599-616.
- Aquino, A.E. 1996. Redescripción de *Otocinclus flexilis* Cope, 1894 (Siluriformes, Loricariidae, Hipoptopomatinae) con un nuevo sinónimo. *Iheringia, Sér. Zool.* 81: 13-22.
- Bhat, A. Ecomorphological correlates in tropical stream fishes of southern India. *Environ. Biol. Fish.* 73:211-225.
- Bistoni, M.A., J.G. Haro & M. Gutiérrez. 1995. Feeding of *Hoplias malabaricus* in the wetland of Dulce river (Córdoba, Argentina). *Hydrobiologia* 316:103-107.
- Casatti, L. & R.M.C Castro. 2006. Testing the ecomorphological hypothesis in a hedwater riffles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. *Neotrop. Ichthyol.* 4(2):203-214.
- Cussac, V.E., D. Ruzzante, S. Walde, P.J. Macchi, V. Ojeda, M.F. Alonso & M.A. Denegri. 1998. Body shape variation of three species of *Percichthys* in relation to their coexistence in the Limay river basin, in Northern Patagonia. *Environ. Biol. Fish.* 53:143-153.
- Delfino, R., F. Amestoy, S. Sverlij, M. Spinetti, A. Espinach Ros, R. Foti, G. Chediak & M. Bellaganba. 1997. Estructura de las comunidades de peces, 2: 4-14. En: A. Espinach Ros & C. Río Parodi (Eds.). *Conservación de la fauna Ictica en el Embalse de Salto Grande*, CARU, Paysandú, Uruguay, y CTM de Salto Grande, Argentina.
- Destefanis, S. & L. Freyre. 1972. Relaciones tróficas de los peces de la laguna de Chascomús con un intento de referenciación ecológica y tratamiento bioestadístico de espectro trófico. *Acta Zool. Lilloana.* 29: 17-33
- Escalante, A.H. 1982. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. I. *Astyanax eigenmaniorum* (Osteichthyes, Tetragonopteridae). *Limnobiós* 2(5): 311-322.
- Escalante, A.H. 1983. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. III. Otras especies. *Limnobiós* 2(7): 453-463
- Escalante, A.H. 1987a. Dieta comparativa de *Cheirodon i. interruptus* (Osteichthyes, Characidae) en ambientes lénticos y lóticos de la provincia de Buenos Aires. *Rev. Mus. La Plata (N.S.)*, 14, *Zool.* 152: 35-45.
- Escalante, A.H. 1987b. Alimentación de *Bryconamericus iheringi* y *Jenynsia lineata lineata* (Osteichthyes) en Sierra de la Ventana (Argentina). *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso* 18: 101-108.
- Esteves, K.E. & P.M. Galetti Jr. 1995. Food partitioning among some Characids of a small Brazilian floodplain from Parana River Basin. *Environ. Biol. Fishes* 42: 372-389.
- Ferreira, K.M. 2007. Biology and ecomorphology of stream fishes from the rio Mogi-Guaçu basin, Southeastern Brazil. *Neotrop. Ichthyol.* 5(3): 311-326.
- Gatz Jr. A.J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany.* 21:91-124.
- Gómez, S.E., J. González Naya & A. Giusto. 2003. Velocidad de natación de un especialista en maníobra, *Cichlasoma facetum* (Jenyns) (Pisces, Cichlidae), en condiciones experimentales. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat., n.s.* 5(1): 87-92.
- Gonzo, G.M., V. Martínez, R. Vera & D. Santos. 1998. Utilización de recursos y estructura en gremios de comunidades de peces en ríos de bajo orden. *Bol. Soc. Biol. Concepción* 69:131-140.
- Gracioli, G., M.A. Azevedo & F.A.G. De Melo. 2003. Comparative study of the diet of Glandulocaudinae and Tetragonopterinae (Ostariophysi: Characidae) in a small stream in southern Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna & Environ.* 38(2):95-103.
- Grosman, F., J.R. González & E.J. Usonoff. 1996. Trophic niches in on Argentine ponds as a way assess fuctional relationships between fishes and other communities. *Water SA* 22(4):345-350.
- Gutiérrez, M., M.A. Bistoni & J.G. Haro. 1986. Hábitos alimentarios de *Cichlasoma facetum* (Jenyns) (Pisces, Cichlidae) en el río Primero (Córdoba, Argentina). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 17(1): 115-126.
- Haro, J.G. & M. Gutiérrez. 1985. Alimentación de *Oligosarcus jenynsi* (Gunther) (Pisces, Characidae) en el lago San Roque (Córdoba, Argentina). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. del Litoral* 16(2): 227-235.
- Haro, J. G., M. Gutiérrez, M.A. Bistoni, W. Bertolio & A. López. 1986. Ictiofauna del río Primero (Suquía) (Córdoba, Argentina). *Hist. Nat.* 6(7): 53-63.
- Haro, J.G., M.A. Bistoni & M. Gutiérrez. 1987. Ictiofauna del río Segundo (Xanaes) (Córdoba, Argentina). *Bol. Acad. Nac. Cienc. Córdoba.* Miscelánea n° 77: 1-13.
- Horn, H.M. 1988. Feeding and digestion. En: D.H. Evans (Ed.), *The physiology of fishes.* 2nd ed. CRC Press, Boca Raton: 43-64.
- Hugueny, B. & M. Pouilly 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *J. Fish. Biol.* 54:1310-1325.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methodss and their application. *J. Fish. Biol.* 17:411-429.
- Logan, M.S., S. Iverson, D.E., Ruzzante, S.J. Walde, P.J. Macchi, M.F. Alonso & V.C. Cussac. 2000. Long term diet between morphs in trophical polymorphic *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) populations from the southern Andes. *Biol. J. Linn. Soc.* 69: 599-616.
- López, H.L., C.C. Morgan. & M. Montenegro. 2002. Ichthyological ecoregions of Argentina. *ProBiota, Serie Documentos* N° 1: 1-68.
- López Cazorla, A., W. Durán & L. Tejera. 2003. Alimentación de la ictiofauna del Río sauce Grande, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Biol. Acuát.* 20: 73-79.
- Menni, R.C. 2004. Peces y ambientes en la Argentina continental. *Monogr. Mus. Argentino Cienc. Nat.,* 5: 1-316.

- Menni, R.C., S.E. Gómez & F. López Armengol. 1996. Subtle relationships: freshwater and water chemistry in southern South America. *Hydrobiologia* 328: 173-197.
- Mérigoux, S. & D. Ponton. 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.
- Milano, D., V.E. Cussac, P.J. Macchi, D.E. Ruzzante, M.F. Alonso, P.H. Vigliano & M.A. Denegri. 2002. Predator associated morphology in *Galaxias platei* in Patagonian lakes. *J. Fish. Biol.* 61:138-156.
- Milano, D., D.E. Ruzzante, V.E. Cussac, P.J. Macchi, R.A. Ferriz; J.P. Barriga, J.C. Aigo, M.E. Lattuca & S.J. Walde. 2006. Latitudinal and ecological correlates of morphological variation in *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in Patagonia. *Biol. J. Linn. Soc.* 87:69-82.
- Miquelarena, A.M. & R.C. Menni. 2005. *Astyanax tumbayaensis*, a new species from northwestern Argentina highlands (Characiformes: Characidae) with a key to the Argentinean species of the genus and comments on their distribution, *Revue suisse de Zoologie*. 112(3): 661-676.
- Motta, P.J., K.B. Clifton, P. Hernández & B. Eggold. 1995. Ecomorphological correlates in ten species of subtropical seagrass fishes: diet and microhabitat utilization. *Environ. Biol. Fish.* 44: 37-60.
- Norton, S.F., J.J. Luczkovich & P.J. Motta. 1995. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Environ. Biol. Fish.* 44(1-2): 287-304.
- Oliveros, O.B. & L.M. Rossi. 1991. Ecología trófica de *Hoplias malabaricus malabaricus* (Pisces, Erythrinidae). *Rev. Asoc. Cienc. Nat. Litoral* 22(2): 55-68.
- Piet, G.J. 1998. Ecomorphology of a size-structured tropical freshwater fish community. *Environ. Biol. Fish.* 51:67-86.
- Pouilly, M., F. Lino, J.G. Breteneoux & C. Rosales. 2003. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the Bolivian Amazonian floodplain. *J. Fish Biol.* 62:1137-1158.
- Power, M.E. 1990. Resource enhancement by indirect effects of grazer: armored catfish, algae, and sediment. *Ecology* 71(3): 897-904.
- Ringuelet, R.A. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur* 2(3): 1-122.
- Ringuelet, R. A., R.H. Aramburu & A.A. Aramburu. 1967. *Los peces argentinos de agua dulce*, CIC, La Plata, 602 pp.
- Rodríguez, M. 1999. El espectro trófico de *Synbranchus marmoratus* (Synbranchiformes, Synbranchidae). *Iheringia, Sér. Zool.* 86:137-143.
- Ross, S.T. 1986. Resource partitioning in fish assemblage: a review of field studies. *Copeia* 1986:352-388.
- Ruzzante, D.E., S.J. Walde, V.E. Cussac, P.J. Macchi & M.F. Alonso. 1998. Trophic polymorphism, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces, Percichthyidae) in the Andes. *Biol. J. Linn. Soc.* 166.
- Sazima, I. 1986. Similarities in feeding behaviour between some marine and freshwater fishes in two tropical communities. *J. Fish Biol.* 29: 53-65.
- Sokal, R.R. 1961. Distance and Measure of Taxonomic Similarity. *Syst. Zool.* 10:71-90.
- Ter Braak, C.F.J. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology* 67: 1176-1179.
- Ward-Campbell, B.M.S., F.W.H. Beamish & C. Kongchaiya. 2005. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting Thai fish species. *J. Fish Biol.* 67:1266-1279.
- Watson, D.J. & E.K. Balon. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *J. Fish Biol.* 25: 371-384.
- Webb, P.W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* 24: 107-120.
- Wikramayake, E.D. 1990. Ecomorphological and biogeography of a tropical stream fish assemblage: evolution of assemblage structure. *Ecology* 71: 1756-1764.
- Willis, S.C., K.O. Winemiller & H. López-Fernández. 2005. Habitat structural complexity and morphological diversity of fish assemblages in Neotropical floodplain river. *Oecologia* 142: 284-295.
- Winemiller, K.O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblage from five biotic regions. *Ecological Monographs* 61: 343-365.

Recibido:06/07/2011

Aceptado: 29/05/2012

