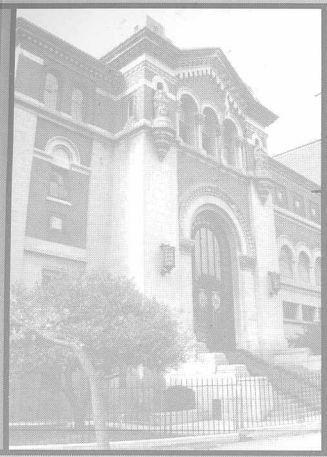
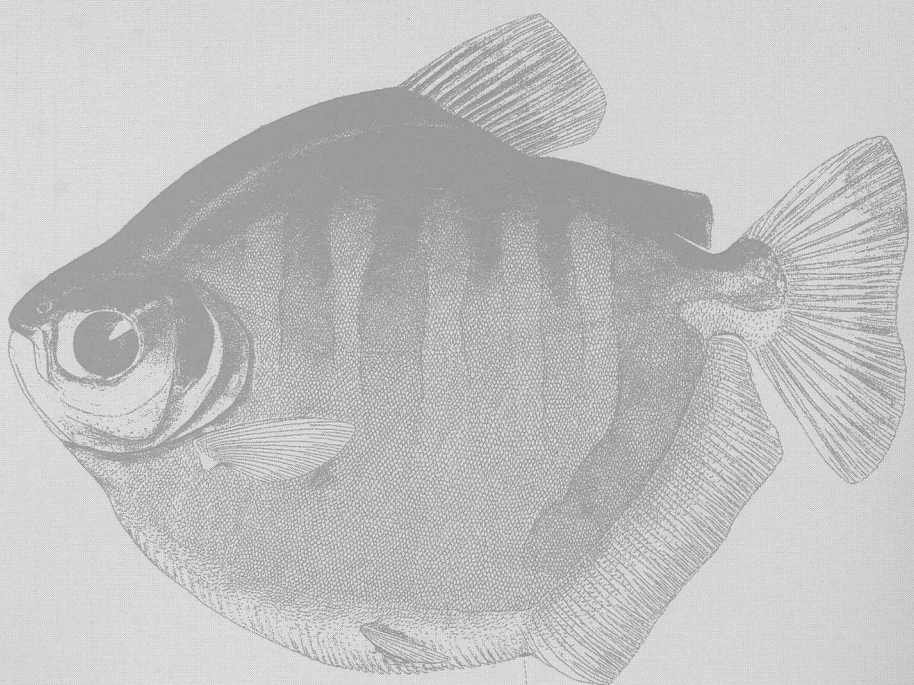
ISSN 1515-7652



MONOGRAFIAS DEL MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES

Número 5, Marzo 2004



Roberto Carlos Menni

Peces y ambientes en la Argentina continental

MINISTERIO DE EDUCACION
SECRETARIA PARA LA TECNOLOGIA, LA CIENCIA Y LA INNOVACION PRODUCTIVA
CONSEJO NACIONAL DE INVESTIGACIONES CIENTIFICAS Y TECNICAS

Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"
e Instituto Nacional de Investigación de las Ciencias Naturales

Dirección: Av. Angel Gallardo 470 - C1405DJR Buenos Aires - Rep. Argentina

Director: Dr. Edgardo J. Romero

Editor Responsable: Arturo Roig Alsina
Secretario de Redacción: Sergio E. Gómez

Comité Editorial y Asesor:

Sergio Archangelsky, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires
Axel O. Bachmann, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA, Buenos Aires
Nélida M. Bacigaluppo, Instituto de Botánica Darwinion, San Isidro
Demetrio Boltovskoy, Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, UBA, Buenos Aires
José F. Bonaparte, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires
Hugo Corbella, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires
Celina M. Matteri, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires
Jorge R. Navas, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires
Fernando Novas, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires
Teodoro Stadler, Museo Argentino de Ciencias Naturales, Buenos Aires
Wolfgang Volkheimer, Instituto Argentino de Nivología y Glaciología, Mendoza

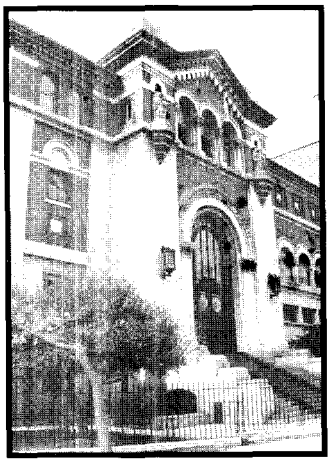
Asistente de Compaginación: Luis A. Compagnucci

La serie *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* está dedicada a la publicación de trabajos extensos en Ciencias Naturales y aparece en forma irregular. Toda correspondencia referida a suscripciones debe enviarse a: Biblioteca, Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Av. A. Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina.

La financiación de este volumen ha sido posible gracias a la Fundación Antorchas

---

Hecho el depósito que establece la ley nº 11.732



MONOGRAFIAS DEL MUSEO ARGENTINO DE CIENCIAS NATURALES

Número 5

Roberto Carlos Menni

Peces y ambientes en la Argentina continental

Buenos Aires
Marzo de 2004
ISSN 1515-7652

Edición realizada por **Estudio Sigma S.R.L.** - J. E. Uriburu 1252 - 8º F - Buenos Aires
Tel.: 4824-9431 / 4821-2702
E-mail:estsigma@sinectis.com.ar - www.estudiosigma.com.ar
Impreso en el mes de Marzo de 2004

Para Matías Menni, por su constante interés en este trabajo, y en especial recuerdo de su compañía en Dublin y Howth, Irlanda.

A través de los años he llegado a convencerme de que cada generación ... puede construir tan sólo dentro de su presente. No les es posible retroceder, ni tampoco repetir sus experiencias. Deben proseguir dentro de un mundo que ha cambiado, efectuando nuevas observaciones y desarrollando teorías y métodos que no eran posibles antes que sus maestros se internasen en el campo investigado y que, por otra parte, no serán satisfactorios para sus propios discípulos ... Los libros y las monografías registran los resultados de estas experiencias.

Margaret Mead, *Cartas de una antropóloga.*

Monogr. Mus. Argentino Cienc. Nat.
5: 1-316, 2004
Buenos Aires. ISSN 1515-7652

Peces y ambientes en la Argentina continental

Roberto Carlos MENNI

Museo de La Plata, Paseo del Bosque s/n, 1900 La Plata, Argentina.

Abstract: Fishes and environment in continental Argentina. This monograph is about the freshwater fish communities of Argentina, and their composition and changes in the geographic space. The most important trait is the ecological change observed along a NE - SW axis. The northeastern fish fauna occupies a fanlike area, from the Paraguay and Paraná Rivers to the eastern border of the Andes to the west and to the Pampasic Highlands in central Argentina. In northwestern and central Argentina there are numerous endorheic basins, but they do not have a long enough history to have very different fish species or flocks. Along an east - west gradient, basins connected with the Paraguay and Paraná Rivers show regular variations in the number of species, in diversity, and in the organisation of fish communities. In the pampasic plain, south of the Paraná River Delta, the commonest aquatic environments are the "lagunas", which show the influence of the subtropical area. The fish fauna from the lagunas shows a clear impoverishment to the southwest, significantly correlated with temperature. A western stripe north of 36°S along the Andes, and parts of central Argentina, have an impoverished and transitional fauna with some endemics. The Patagonian fish fauna, living mainly south of the Colorado River, is scarce in number of species and phylogenetically different from the rest. Based mainly on these faunistic units, we describe the composition of the fish fauna in each of them, the ecological traits of their fishes, the limnological characteristics of the environments, the structure of communities, relevant adaptations and peculiarities of fishes, and their general relationships with geology, hydrology and climate. Within this ecological framework, the place and function of many species in several environments are discussed. Limnology is treated with some detail, particularly when information is related more or less directly to the biology of fishes.

Key words: Fish ecology, limnology, zoogeography, freshwater environments, Argentina.

CONTENIDO

Introducción 5
Algunas consideraciones generales sobre los peces y ambientes de la Argentina continental 6
La descripción ambiental y el problema histórico 8

Parte I. Las regiones naturales de la Argentina y su ictiofauna 9
1. Zoogeografía de la Argentina 9
Divisiones zoogeográficas de la Argentina (Ringuelet, 1961) 17
Características de la distribución de los peces (Ringuelet, 1967) 19
La formalización de la distribución de los peces (Ringuelet, 1975) 22
2. Otros patrones de distribución de los peces 26
Distribución de los dientudos del género *Oligosarcus* 28
Distribución de los Curimatidae 29
Distribución de las especies de loricáridos de la subfamilia Ancistrinae 29
Distribución de las especies de loricáridos de la subfamilia Hypoptopomatinae 29
Distribución meridional de *Synbranchus marmoratus* 30
Distribución de los pejerreyes del género *Odontesthes* 31
Distribución de los peces del Norte de Tucumán 31

3. Patrones de distribución y química del agua 34
El contexto ecofisiológico 41
4. Diversidad morfológica 43
Tipos biológicos de peces 45
Tipos morfológicos y ecología 67

Parte II. Composición de la ictiofauna continental argentina 69
5. Peces de la Argentina continental 69

Parte III. El Noreste y la influencia del Paraná 89
6. Ambientes del Noreste Argentino y peces paranenses 89
7. Ictiofauna del río Paraná 93
8. Ambientes leníticos relacionados con el Paraná 97
9. Composición faunística de los ambientes relacionados con el Paraná 100
Ambientes cercanos a Corrientes y Santa Fé 103
Ambientes cercanos a Diamante y San Pedro 104
10. Relación entre los peces y la vegetación acuática 104
11. Los esteros de Santa Lucía 106
12. El sistema del Iberá 108
Esteros 109
Lagunas 110
Ictiofauna 110
13. La cuenca del Riachuelo 112
14. Peces del delta del Paraná 114
Impacto de una central nuclear sobre los peces 115
15. El río Paraguay y la ictiofauna de Formosa. 116
Peces y ambientes de las cuencas del Paraguay, el Pilcomayo y el Bermejo en Formosa 118
Ambientes relacionados con el Bermejo 122
Ambientes del Oeste de Formosa 123
16. Aspectos ecológicos generales de la ictiofauna de Formosa 123
17. Los movimientos migratorios 124
Prochilodus lineatus 126
Salminus brasiliensis 128
Lycengraulis grossidens 128
Migraciones de peces en el río Bermejo 129
Aspectos generales 130
18. Estimaciones de la abundancia 131
Abundancia en ambientes leníticos 131
Abundancia en ambientes temporarios 137
19. Ecología de la pesca en el Paraná 138
20. El río Uruguay y ambientes relacionados 142
El embalse de Salto Grande 143
Peces de tributarios del río Uruguay 144
21. Peces de Misiones 145
El río Iguazú 146
El arroyo Urugua-í 147

Parte IV. Las lagunas y ríos de la Pampasia 149
22. Las lagunas de la Pampasia 149
Características Ambientales 151
Ictiofauna 152
El caracter ecotonal de la fauna lagunar 156
23. Peces de las lagunas Encadenadas del Oeste 158
24. Distribución espacial de los peces lagunares 160
Alternancia día – noche 164
25. Ambientes artificiales relacionados con el Río de la Plata 164

Conducta de los peces en un hábitat de estacionalidad moderada 169
26. Las estimaciones de la abundancia 170
Laguna de Chascomús 170
Laguna Sauce Grande 171
Laguna de Lobos 171
Otras estimaciones 172
27. Efecto de la contaminación en la abundancia relativa de las especies de peces 173
28. El arroyo (o río) El Pescado, un ambiente de estacionalidad moderada en la Pampasia 173
Peces del arroyo El Pescado 175
29. Peces del río Reconquista 180
30. Peces de arroyos de Sierra de la Ventana y de la pendiente atlántica 181
Peces de cursos de agua de la pendiente atlántica 183
31. Especies introducidas 184
La carpa 184
El sogyo 185
La carpa plateada 185
El esturión 185
32. El Río de la Plata 185
33. Peces de agua dulce de la Bahía de Samborombón y otros ambientes mixohalinos 188

Parte V. Los peces del Noroeste 193
34. Peces de Jujuy 193
35. Peces de Salta 195
36. Aspectos ecológicos de la ictiofauna de Salta y Jujuy 197
Distribución de los peces en altura 200
37. Ecología de un arroyo influido por fuentes termales 201
Características limnológicas 202
Ictiofauna 204
Adaptación de los peces a la temperatura elevada 207
Ecología general de Aguas Calientes 207
38. Peces de la cuenca del río Salí en Tucumán 209

Parte VI. Los peces de la Argentina central 213
39. Cuencas de los ríos Salado y Dulce en Santiago del Estero 213
Química del agua 213
Ictiofauna 213
Peces del río Dulce 214
Peces del embalse de Río Hondo 215
Peces del río Salado 216
40. El río Dulce en Córdoba 216
La laguna Mar Chiquita 217
41. Cuencas interiores del Oeste de Córdoba 217
Química del agua en ambientes serranos de Córdoba occidental 219
Peces de Córdoba occidental 219
Distribución y ecología de peces de áreas serranas de Córdoba occidental 221
42. Ríos de Córdoba 227
Ecología trófica en ríos de Córdoba 230
Alimentación de *Hoplias malabaricus* y *Salminus brasiliensis* en el rio Dulce 230
Selectividad de presas por *Salminus brasiliensis* 232
Alimentación de *Pimelodus albicans* en Argentina central 233
Caza comunitaria de *Pimelodus albicans* 233
43. Efectos de la contaminación en los peces 234
44. El río Quinto en San Luis y Córdoba y otros ríos de San Luis 235
45. El río Carcarañá en Córdoba y ambientes relacionados 236
46. Peces de La Pampa 238

Parte VII. El oeste de la Argentina central 239
47. Peces de Catamarca 239
Río Santa María 239
Río Belén 239
Río El Tala 239
48. Peces de La Rioja 241
49. Peces de San Juan 241
50. Peces de Mendoza 244
51. Fauna acompañante de *Hatcheria macraei* 246
52. Distribución de los peces del Oeste de la Argentina entre los 28 y 32°S 246

Parte VIII. La ictiofauna patagónica 247
53. La ictiofauna chilena 250
54. Los peces de Patagonia 251
55. Peces de los ríos de Patagonia 252
Peces del río Colorado 252
Peces del río Negro 252
Peces del río Limay 252
Peces del río Chubut 253
Peces del río Senguer, Chubut 253
Peces del río Chico, Santa Cruz 253
56. Los Galaxiidae 253
Galaxias maculatus 253
Galaxias platei 255
Alimentación selectiva de *Galaxias maculatus* en un lago andino 256
Relaciones tróficas entre los peces de un embalse de Patagonia 257
57. Los Aplochitonidae 258
58. La discusión zoogeográfica 259
59. Los Diplomystidae 260
60. Los Trichomycteridae de Patagonia 261
Hatcheria macraei 261
Trichomycterus areolatus 262
61. El pejerrey patagónico 262
62. Las percas o truchas criollas 265
63. Organización espacial de los peces 266
64. Habitat y aislamiento de *Gymnocharacinus bergi* 267
Alimentación y morfología de la mojarra desnuda 270
65. Especies introducidas 274
Introducciones y protección de la Naturaleza 275

Reconocimientos 277
Bibliografía 279
Indice 303
Indice de las ilustraciones de peces 313
Lista de nombres comunes y científicos correspondientes 315

INTRODUCCIÓN

> Yo no tengo la instrucción necesaria para estar en estado de describir todos los peces de estos ríos y todas las masas de agua que se encuentran en el país, y me limitaré a nombrar aquellos de que me acuerde.
>
> Félix de Azara, *Viajes por la América meridional.*

Este libro es sobre las comunidades de peces de agua dulce de la Argentina y sus variaciones en el espacio geográfico meridional de América del Sur. Está desarrollado sobre un modelo o sistema de cómo los peces están organizados en la matriz geográfica de la Argentina, descripto por Raúl Ringuelet en 1967a y en 1975, retomado y modificado en parte por Gloria Arratia *et al.* en 1983.

La característica más importante de este sistema, es que hay una organización de las faunas con un eje dominante NE-SO. Este parece un patrón fundamental, relacionado con la hipótesis zoogeográfica de una América del Sur de doble origen (Parenti, 1981a; Humphries & Parenti, 1999).

Todavía hay muy pocos análisis biogeográficos basados sobre filogenias. Pero además de las razones filogenéticas que hayan motivado en todo o en parte la distribución de los peces, en el presente hay numerosas correlaciones evidentes entre esta distribución y factores geológicos, ecológicos y climáticos.

La ictiofauna de la sección nororiental de la Argentina, se distribuye en forma de abanico desde el Paraguay - Paraná, aproximadamente hasta el límite oriental de los Andes en el Norte, y hasta las Sierras Peripampásicas en la Argentina central. En el Noroeste y centro se encuentran muchas cuencas endorreicas, pero no tienen una historia suficientemente larga como para que sus peces sean particulares, o para que hayan evolucionado "*flocks*", o para que los endemismos sean muchos. De Este a Oeste, las cuencas conectadas con el Paraguay y el Paraná muestran variaciones regulares en el número de especies, en la diversidad, y en la organización de las comunidades, con discontinuidades explicables por factores físicos o climáticos.

En una vasta superficie, más o menos coincidente con la provincia de Buenos Aires, los ambientes acuáticos más comunes son las lagunas pampásicas. Estos cuerpos de agua particulares, de diversos orígenes, albergan una fauna paranense empobrecida, pero a veces su riqueza es considerable, evidenciando una influencia subtropical en el Norte del Dominio Pampásico. El empobrecimiento de la ictiofauna hacia el Suroeste ha sido estudiado, y se sabe que su correlación con la temperatura es significativa. La relación con la salinidad no se ha probado, pero no debe ser desdeñada. Es posible que la falta de regularidad en la distribución de la salinidad, se deba a la considerable diversidad de origen de las lagunas, que impide agruparlas en regiones limnológicas (Ringuelet, 1962a, 1968a).

La fauna patagónica tiene diferencias filogenéticas bien establecidas con el resto. Habita una región geográfica completamente diferente y es mucho más pobre. Estas diferencias han influido en el tipo de investigación que se ha desarrollado en cada área.

La información disponible sobre los peces de la Argentina es considerable. He tratado de mantener actualizada la sistemática, que no es un trabajo fácil, tanto por el descubrimiento de nuevas especies o nuevas presencias, como por las modificaciones nomenclaturales y filogenéticas frecuentes y que se revierten o cambian con facilidad. Es probable que en las listas de especies de hábitats muy ricos, aparezcan nombres equivocados para el especialista. Esto es normal en el estado del conocimiento de nuestra fauna, y espero que aun las citas erróneas puedan sugerir presencias inesperadas [o esperadas] y promover su verificación. En la mayoría de los casos, se han seguido los criterios de Eschmeyer (1990, 1998) y López *et al.* (2003).

Se ha elegido una orientación ecológica general, y se discute el lugar y función de muchas especies en varios ambientes. Los aspectos limnológicos se tratan con alguna extensión, pero sólo cuando pueden relacionarse más o menos directamente con la ecología de los peces. Se han generalizado los datos de distribución, y se discuten en algunos casos particulares, pero no se enumeran necesariamente todas las localidades de las que se conocen las especies.

Un resumen de la biología de cada especie habría duplicado la extensión de este libro. Esto no significa que se conozcan en detalle todos los peces de agua dulce de la Argentina, pero sí que la información sobre sistemática, reproducción, alimentación, demografía, pesca y parasitología de muchas de ellas es considerable (referencias en Ferriz *et al.*, 1998; López *et al.*, 1981, 1982,

1987b, 1989, 1991, 1994; Ponte Gómez *et al.*, 1984; Sverlij *et al.*, 1993).

Algunas consideraciones generales sobre los peces y ambientes de la Argentina continental

En aguas lénticas de la Argentina no hay grandes poblaciones de clupeidos. La abundancia relativa de *Platanichthys platana* en algunos ambientes de la Pampasia es una rareza. Los clupeidos son un ejemplo típico del pez marino generalista, con una baja inversión materna por huevo y con larvas planctónicas con poco vitelo. La larva es pequeña, y requiere una importante fase de alimentación planctónica y crecimiento para alcanzar la talla en que se produce la metamorfosis. En este período la predación es intensa, y puede haber sido el factor limitante en nuestra área. Una situación complementaria es la de los galáxidos de Patagonia, que parecen haber conservado su larva planctófaga porque el refugio litoral es pobre y la predación pelágica relativamente baja (Cussac, com. pers.).

Una población de *Lycengraulis grossidens*, una especie anfibiótica migratoria, quedó aislada en el embalse de Salto Grande y aumentó su abundancia.

Aunque es la quinta familia en número de especies, la falta de cíclidos como formas dominantes es una característica definida de los ambientes lénticos de la Argentina. Sólo en un hábitat termal, una especie de *Bujurquina* es casi tan abundante como una de *Astyanax*, y pueden ser numerosos en ambientes del extremo Noreste. Es probable que esto esté relacionado con que el rango de temperatura disponible no es el óptimo para la familia, y con que lagos tectónicos de algún tamaño y profundidad sólo se encuentren aquí bajo climas fríos en latitudes altas.

En Patagonia hay tres tipos de lagos, que se ordenan en un gradiente definido principalmente por las características tróficas y edáficas. La morfología y las características climáticas influyen menos. La temperatura y la profundidad de la termoclina están relacionadas con la latitud, pero la termoclina es más profunda de lo que predicen los modelos de lagos del Hemisferio Norte. Parece que en general, la cantidad de clorofila alfa de estos lagos ha sido sobrestimada (Baigún & Marinone, 1995). Si esto es así, podría sumarse a los factores históricos que subyacen a la pobreza íctica de Patagonia.

En muchas localidades aisladas de áreas templadas de la Argentina, en el área mesopotámica occidental y en el Este de Formosa, la diversidad es muy elevada. Aparte de los ambientes relacionados con el Paraná, donde esto es esperable, también hay diversidades elevadas, aunque no tanto, en el borde del dominio subtropical al Sur de La Plata y en ambientes rodeados de selva húmeda en el Noroeste.

Si se considera una transecta desde el Sur de Salta hasta el Norte de Jujuy, hay una variación regular de la riqueza (número de especies) y de la diversidad, que son menores a medida que aumenta la altura, desciende la temperatura, y disminuye la cantidad de lluvia.

Se ha sostenido que en territorio argentino, el Paraná no tiene una zonación como la del modelo tradicional europeo, pero esto es discutible. Otros ríos sí la tienen, en particular algunos de Córdoba. Naturalmente las especies son diferentes, pero cuando hay salmónidos introducidos, ocupan hacia las cabeceras el lugar que postula la teoría. En el arroyo Valcheta, la elevada temperatura del agua de las nacientes, debida a las fuentes termales, mantiene a los salmones aguas abajo del área ocupada por la mojarra desnuda, invirtiendo la zonación.

En hábitats lóticos y lénticos de la Pampasia, muchos pequeños caraciformes varían su régimen alimentario en clara relación con la riqueza del tipo de hábitat. En este contexto, datos del arroyo El Pescado parecen apoyar la hipótesis de Angermeier y Karr de que la diversidad trófica puede estar relacionada con la confiabilidad ofrecida por los recursos alimentarios disponibles. Las estrategias de vida en el sentido de Pianka – Winemiller son reconocibles en peces pampásicos.

En el Río de la Plata y el Paraná, varias especies, mostrando una notable adaptabilidad, han pasado en muy poco tiempo, a alimentarse con preferencia de moluscos asiáticos que han invadido el área recientemente. De la misma manera, en un río de Córdoba, la tararira ha incorporado la carpa introducida como componente importante de su dieta.

Bonetto y Lowe McConnell, mostraron que en los ambientes en proceso de desecación de la planicie de inundación del Paraná, la composición específica parece estocástica. En cambio, al menos en un ambiente de estacionalidad moderada en la Pampasia, las comunidades de peces muestran una persistencia considerable, o restablecen su estructura muy rápidamente después de las inundaciones.

La enorme cantidad de conocimiento acumulado sobre el pejerrey bonaerense ha provisto información más general. Así, por lo menos en una laguna, el proceso de maduración impli-

ca que aumenta la energía relacionada con la red trófica bentónica, a expensas de la del plancton. Aquí el número de especies asociadas al bentos y a la vegetación, aumenta en relación al de las asociadas al plancton (Freyre *et al.*, 1997).

La generalización de que el desove de los ostariofisos, o al menos de los caracoideos, está relacionada con la época de inundación, no es válida en algunos ambientes pampásicos.

La relación entre el número de especies de dos ambientes relacionados con el Río de la Plata y este río, y uno relacionado con el Paraná y este río, es decir, con los ambientes principales de los que dependen, es notablemente similar y está alrededor de 30%.

En varias cuencas de la Argentina hay una especie de tamaño considerablemente mayor que el resto de los peces. Este tamaño es proporcional al área de la cuenca (Bentos *et al.*, 2001). La presencia de un intervalo de talla sin especies entre las menores y una o unas pocas mayores, es muy evidente en los histogramas de tallas máximas medias de peces de los ríos Fraser, Mekong y Magdalena recopilados en Allan (1996).

La distribución y los datos de tolerancia a muchos factores ecológicos de especies argentinas, apoyan la idea de Pianka de que las especies más tolerantes están más ampliamente distribuidas.

Las poblaciones de peces de las lagunas pampásicas están muy lejos de ser tan estructuradas como las comunidades muy estables de los grandes lagos de Africa, especialmente las compuestas por cíclidos. Sin embargo, se han establecido algunas relaciones entre grupos de peces de hábitats leníticos y características ambientales.

La presencia en el pasado de la fauna paranense en latitudes patagónicas, parece confirmada por la presencia de *Gymnocharacinus bergi* en su hábitat termal particular. También, en las palabras de Ringuelet, por "la persistencia de antiguas modalidades fisiológicas", como la considerable diferencia entre la temperatura de pérdida de equilibrio y la de muerte en *Hatcheria macraei*, que indica posibles diferencias con la distribución del pasado.

No tenemos una idea precisa de la cantidad de casos de territorialidad, relacionados con cría o alimentación. Son bien conocidas la territorialidad de la tararira y la de *Ancistrus*, y en áreas y hábitats diferentes, de agregaciones de tricomictéridos.

Aparte de los del extremo nororiental, en términos generales los peces de la Argentina no son tan coloridos como los de otras áreas de América del Sur. En zonas templadas algunos rivúlidos, y en especial el macho del glandulocaudino *Pseudocorynopoma doriai,* tienen colores intensos, obviamente en relación a su conducta sexual. Hay algunos cíclidos llamativos, pero proceden generalmente del área subtropical, lo mismo que los llamados "peces ornamentales". Sin embargo, aun una especie "opaca", como *Rhamdia quelen,* tiene en la aleta dorsal áreas hialinas y oscuras alternadas, muy visibles, que podrían tener una función social.

En un río de Salta, una especie de *Trichomycterus* sostiene una población considerable en el agua intersticial de fondos rocosos, aunque no haya agua sobre el nivel del fondo.

En otro río de Salta, se han observado numerosos ejemplares de una especie de *Characidum* trepando por una pared casi vertical, que es apenas salpicada por el salto de agua adyacente.

En el territorio de la Argentina hay tres comunidades de peces termales con diferencias considerables en su composición faunística y sus características ecológicas.

La región Neotropical es la más rica en peces cavernícolas (unas 30 especies), pero no se ha hallado ninguna en la Argentina. Estos peces y algunos peces marinos de profundidad, son un buen ejemplo de la presencia de reducciones morfológicas resultantes de ambientes con presiones de selección especialmente bajas. Las reducciones observadas en *Gymnocharacinus bergi* son otro ejemplo de este fenómeno.

A juzgar por datos de otras áreas, dos especies argentinas podrían comer escamas, los dientudos *Roeboides prognathus* y *R. bonariensis*. Alimentarse de escamas parece una modalidad limitada por el tamaño del organismo y se ha notado que la mayoría de los peces que lo hacen miden alrededor de 120 mm. Aunque es fácil pensar que las escamas no deben proveer mucha energía, éstas son tallas bastante grandes para un pez de agua dulce. Margalef (1983) ha notado que las escamas se regeneran y permiten vivir a expoliadores especializados, y se pregunta si este fenómeno no sería "un simple fuego de artificio, si alguien pudiera contemplarlo desde una perspectiva temporal más extensa".

El Paraná medio puede ser considerado el hábitat "normal" de las especies que viven en la parte nororiental de la Argentina. Allí las poblaciones son más abundantes, y la diversidad es mayor. En las áreas periféricas de la Pampasia, con condiciones ecológicas más extremas que las del Paraná medio, en particular

áreas serranas de Córdoba y Sierra de la Ventana, la fauna de peces está compuesta por formas paranenses euritópicas. Cuando estas especies aparecen en ambientes al borde, o lejos, de su distribución normal, es en sitios con temperaturas más bajas que las del área paranense. De acuerdo con esto, *Jenynsia* cf. *multidentata*, *Cnesterodon decemmaculatus*, y en menor medida *Bryconamericus iheringi*, son especies pioneras en Sierra de la Ventana, algunos hábitats patagónicos, y en zonas serranas de la Argentina central, todos lugares donde el frío es un factor importante. En Sierra de la Ventana, la fecundidad de *Jenynsia* cf. *multidentata* es la mitad de la que tiene en los ambientes más septentrionales.

La descripción ambiental y el problema histórico

La descripción de ambientes o de las historias de vida, tiene un retraso temporal inevitable, requerido por el análisis de los datos y su publicación. Cuando no lo tiene, se trata de un monitoreo, y esto requiere otras técnicas y otros presupuestos, pero también necesita de conocimiento previo.

Los cambios naturales de gran magnitud de las características ambientales, son casos de impredictibilidad ambiental relacionados con el tipo de paisaje, o son parte de la sucesión. Un ejemplo de lo primero son las crecidas torrenciales en la zona serrana de Córdoba, donde puede haber un remodelado brutal en pequeña escala, pero la trama del paisaje en una escala más amplia se mantiene sin mayores modificaciones.

Un ejemplo de lo segundo es la sucesión bien conocida de las lagunas pampásicas, que terminan en terreno normal después de la invasión por la vegetación palustre, o en salina o saladar en áreas particulares (Ringuelet, 1962a).

Arratia *et al.* (1983) señalaron que "... la comparación de trabajos antiguos y actuales muestra en ciertas regiones una deapauperización lamentable en los últimos años ... que implica que el análisis de la fauna actual debe ser acompañado con [el de] aquella descripta algunos años ha, para entender parcialmente la distribución de determinadas formas".

La intensidad de los cambios provocados por el hombre altera la escala temporal, y las descripciones, aun recientes, de los ambientes afectados, quedan sin sujeto. La descripción ecológica se parece entonces a la de una especie extinguida, basada sobre ejemplares de museo. Esta es la situación de varios arroyos de los alrededores de Zapla, cursos de cauce rocoso de considerable pendiente, en los que habitaban por lo menos algunos tricomictéridos, y que han desaparecido debido a construcciones viales y modificaciones del terreno para cultivo. Probablemente lo mismo ocurrirá en algún momento con el arroyo de Aguas Calientes tratado en V 37. El cauce principal del Paraná medio se ajusta todavía a las descripciones disponibles (Cordiviola de Yuan, com. pers.), pero el madrejón Don Felipe, cercado por caminos, ya no es lo que era cuando Bonetto y sus colaboradores construyeron algunas de las primeras etapas de la limnología argentina.

Aun cuando algunos ambientes analizados en este trabajo hayan sido muy modificados o desaparezcan, muchas características de la naturaleza son muy regulares, de manera que su conocimiento debería ser útil al tratar los que todavía no han sido estudiados.

PARTE I

Las regiones naturales de la Argentina y su ictiofauna

1. ZOOGEOGRAFÍA DE LA ARGENTINA

> ... qu´enfin l´art de la critique était aussi peu connu alors des naturalistes que des historiens, ce qui est beaucoup dire.
>
> Jean Léopold Nicolas Fréderic (George) Cuvier, *Recherches sur les ossements fossiles de quadrupèdes, Discours preliminaire.*

La geografía constituye una trama apropiada para situar los organismos. Por una parte proporciona una inmediata referencia espacial para los fenómenos biológicos, y por otra resume aspectos geológicos y climáticos. En este trabajo usamos varios marcos geográficos de referencia. Cuando tratamos distribuciones de faunas, o localizaciones de hábitats en un sentido amplio, nos referimos en general a las regiones naturales de la geografía descriptiva, como se usan por ejemplo en Daus (1971) o en el Atlas del Instituto Geográfico Militar (1997). Divisiones geográficas regionales de la Argentina hay muchas. En el siglo XVIII Carlos III, que creó el Virreinato del Río de la Plata, ordenó una. Del siglo XIX son las de Parish, de Moussy, Burmeister y Napp, y del siglo XX las de Deschamps, Kühn y Rohemeden. En la Fig. 1.1 se muestra la de Siragusa (1957), que es una de las más parceladas.

Algunas de estas regiones serían muy apropiadas para la descripción de la distribución ecológica de los peces, ya que coinciden con cuencas o tipos de hábitat. Así la división de Patagonia en tres sectores longitudinales, la existencia de zonas propicias a peces paranenses en la subregión de los valles de regadío (aunque sean en parte resultado de acción antrópica), la cuenca del Salado, la consideración de un Chaco Oriental y un Chaco Occidental, los valles y quebradas intermedias. Sería interesante examinar la relación entre los peces y las zonas de oasis, pobres y ricos.

Desde hace mucho tiempo, algunos de los nombres de las regiones, como Pampa deprimida, Chaco Oriental o Patagonia extrandina, son de uso común, aun sin asociarlos a autores o esquemas determinados.

López *et al.* (2002), utilizando un análisis de similitud de la fauna de peces de 52 cuencas hidrográficas, definen once ecoregiones que caracterizan por sus especies endémicas y por las características fisonómicas. Las ecoregiones (con sus peces endémicos entre paréntesis) son: **Misionera** (*Oligosarcus menezesi, Bryconamericus sylvicola, Astyanax ojiara, Bryconamericus agna, Gymnogeophagus che, Cichlasoma tembe, Pimelodus absconditus* y *P. mysteriosus*), **Eje potámico subtropical** (*Ixinandria steinbachi, Hypostomus laplatae, Rhamdella jenynsi, Hyphessobrycon wajat* y *Phallotorynus victoriae*), **Endorreica central** (*Bryconamericus eigenmanni, Hypostomus cordovae* y *Trichomycterus tenuis*), **Paranoplatense occidental** (*Rineloricaria catamarcensis, Trichomycterus catamarcensis*, y *T. ramosus*), **Subandino - cuyana** (*Diplomystes cuyanus, Trichomycterus alterus, T. heterodontum, T. riojanum* y *Silvinichthys mendozensis*), **Paranoplatense oriental** (*Rhamdella aymarae* y *Jenynsia maculata*), **Patagónica** (*Diplomystes viedmensis, D. mesembrinus, Percichthys colhuapiensis, P. vinciguerrai* y *P. altispinnis*), **Salado del Sur - Vallimanca** (*Austrolebias nonoiuliensis*), **Río Uruguay inferior** (*Loricariichthys edentatus*), **Somuncurá** (*Gymnocharacinus bergi*). La ecoregión **Drenaje atlántico bonaerense** carece de endemitas, y se mantiene el criterio de Ringuelet (1975) de no categorizar la zona sin peces de la Argentina central.

Estos sistemas no son en modo alguno incompatibles con el esquema geológico de Frenguelli (1946), caro a los limnólogos argentinos, y coinciden en general con las regiones fitogeográficas de Cabrera (1951, 1971, 1976) o biogeográficas de Cabrera & Willink (1973) (Fig. 1.2). En 1961 Ringuelet escribió que "los límites faunísticos no pueden estar *fundamentalmente* divorciados de los límites naturales determinados por rasgos geomorfológicos y por los caracteres gruesos de la vegetación, que al fin de cuentas reflejan las condiciones ecológicas predominantes". Los climas son parte de estas condiciones ecológicas (Fig. 1.3).

Estas descripciones sistematizadas de las regiones naturales de la Argentina tienen muchas características en común, y sugieren que los in-

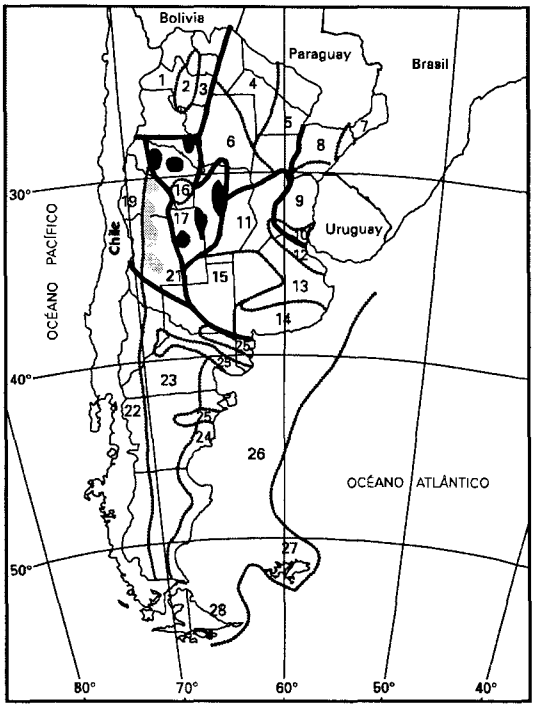


Fig. 1.1. Regiones y subregiones geográficas de la Argentina continental (subregiones numeradas). Región NOROESTE: 1, La Puna; 2, Valles y Quebradas Intermedias; 3, Sierras Subandinas y Conoides. Región CHAQUEÑA: 4, Chaco Occidental; 5, Chaco Oriental, 6: Diagonal Fluvial. Región MESOPOTÁMICA o MESOPOTAMIA: 7, Misionera; 8, Planicies y Esteros Correntinos; 9, Lomadas Entrerrianas, 10, Tierras Bajas Deltaicas. Región PAMPEANA: 11, Pampa del Norte o de las Colonias, 12, Pampa Ondulada; 13, Pampa Deprimida o del Valle del Salado; 14, Pampa del Litoral o Interserrana; 15, Pampa del Oeste, Pampa Arreica o de las Invernadas; Región de las SIERRAS PAMPEANAS: 16, Llanos Arenosos; 17, Sierras y Pampas Altas; 18 (en negro), Oasis Pobres; Región de CUYO: 19, Grandes Montañas del Oeste; 20 (tramado), Oasis Ricos; 21, Travesías. Región PATAGÓNICA o PATAGONIA: 22, Andes Patagónicos; 23, Patagonia Extrandina o de las Mesetas; 24, Franja Costera; 25, Valles de Regadío. Región MAR ARGENTINO: 26, Mar Argentino o Epicontinental; 27, Archipiélago Malvinero; 28 Archipiélago Fueguino. Según Siragusa (1957).

vestigadores han tenido y tienen – más allá de sus textos y de la escala o precisión de sus mapas – una percepción muy homogénea del país.

En un contexto zoogeográfico estricto, y en especial con los peces, usamos el esquema de Ringuelet (1975), y la modificación de éste propuesta por Arratia *et al.* (1983). Para otros organismos, y eventualmente para los peces, usamos el esquema de Ringuelet (1961) (Tabla 1.1, Figuras 1.4, 1.5 y 1.6).

En la consideración de este tema, es ineludible tratar al menos parte de la obra zoogeográfica de Raúl Ringuelet (Schnack, 1982; Freyre, 1983; Menni, 1983a; Lopretto & Menni, 2003). Aunque han pasado más de 30 años de la publicación de sus trabajos, sólo se ha intentado una somera revisión de detalles relativamente menores de sus proposiciones sobre la zoogeografía de los peces y de muchos otros grupos. Es probable que la obra escrita de Ringuelet, no refleje con exactitud su conocimiento original de la considerable cantidad de grupos zoológicos que tomaba en cuenta para fundamentar sus esquemas. El enfoque con que trataba la zoogeografía, puede verse en la siguiente cita de un trabajo temprano sobre la distribución de los escorpiones (Ringuelet, 1953):

"Creo que este nuevo planteo de la zoogeografía de los escorpiones argentinos ... concuerda parcialmente en unos casos y totalmente en otros, con lo conocido sobre la dispersión de aves y mamíferos, y de otros animales que no han sido tenidos mayormente en cuenta o cuyo valor zoogeográfico no se ha sumado al de los grupos tradicionales. Es de esperar que tal síntesis sea realizable".

Considerando que prefigura varios aspectos de sus proposiciones posteriores, transcribiré a continuación las conclusiones de este trabajo. Tómese en cuenta, que cada una de ellas está avalada por información concreta, que no incluimos, sobre los organismos.

- La Provincia Chilena, en cuanto a su escorpiofauna, no debe incluir ninguna parte de Argentina.

- Conviene ampliar la Provincia Patagónica, con lo que resulta tener una extensión casi idéntica a las provincias Subantártica y Patagónica de los botánicos.

- La Provincia Guaraní de Mello Leitão (en líneas generales casi igual al Distrito Subtropical de Cabrera y Yepes) engloba el Este de Jujuy, Salta y Tucumán, la margen santafecina del Paraná y una faja costera del Río de la Plata. Si se juntaran los hechos ofrecidos por la dispersión [= distribución en este contexto] de éstos y otros arácnidos, con los conocidos sobre moluscos, anélidos, crustáceos, insectos, reptiles, aves y mamíferos, se vería que una provincia zoogeográfica Subtropical o Guaraní debie-

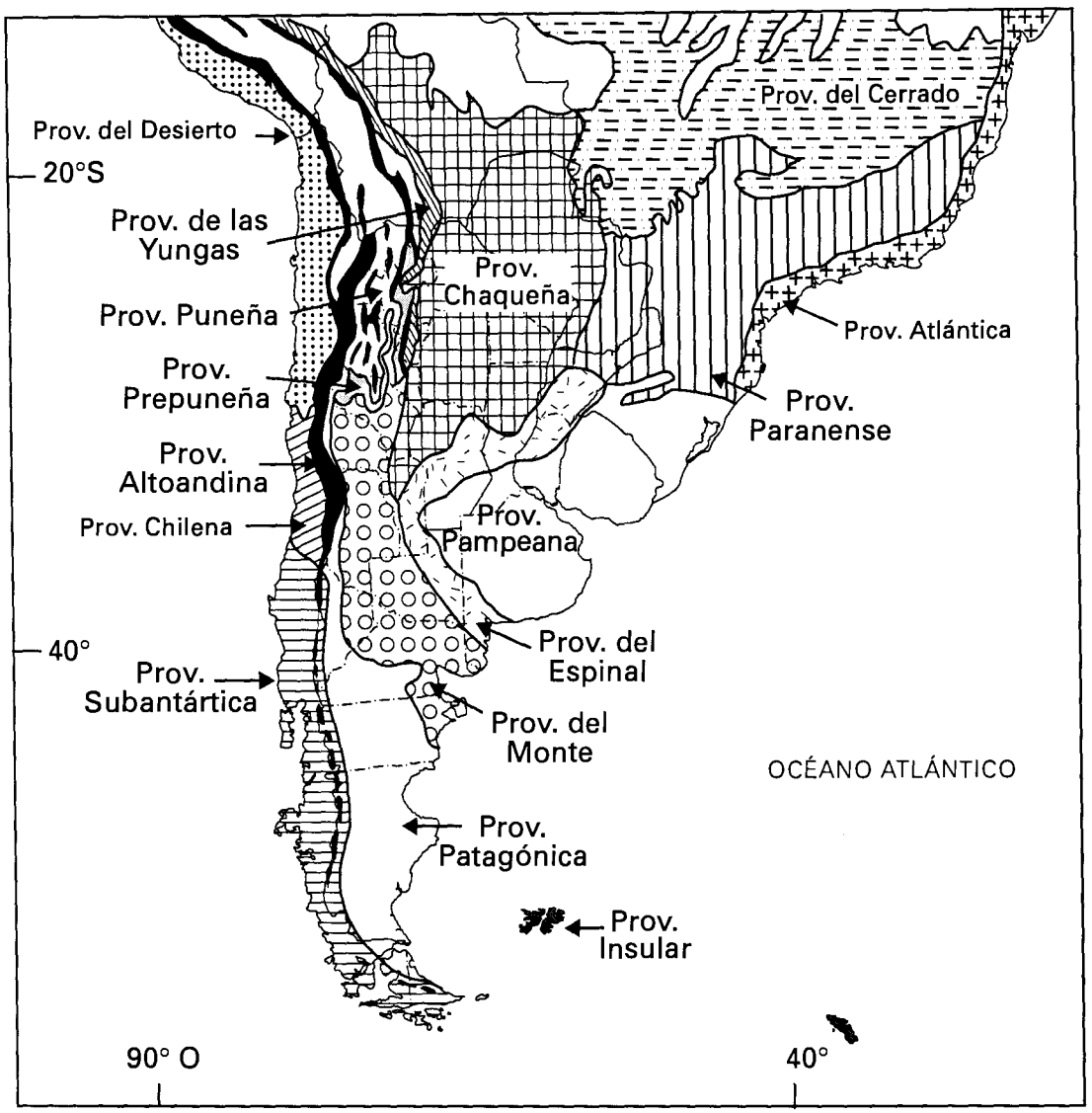


Fig. 1.2. Regiones biogeográficas de la Argentina. Basado en Cabrera & Willink (1973) y Cabrera (1976).

ra incluir el delta paranense y la franja nordeste de la provincia de Buenos Aires. [Ringuelet (1955a) extendería después esta idea].

- Todo el Oeste y el centro del país que resta entre las provincias Subtropical o Guaraní, Chilena y Patagónica, es, modificada, la Provincia Pampásica de Mello Leitão.

- Debe tenerse en cuenta que la provincia de Buenos Aires, con alguna extensión vecina, salvo el Sur y la franja Nordeste, queda diferenciada del resto de la Provincia Pampásica (la considera el Distrito Bonaerense).

En resumen, Ringuelet extiende el límite meridional de la Provincia Subtropical, hasta abarcar una franja de la costa del Río de la Plata, amplía la Provincia Pampásica incluyendo gran parte de la Argentina central y noroccidental (criterio que no seguirá después), y restringe la sección oriental de la Provincia Patagónica.

En 1961 publicó una síntesis de sus ideas sobre los rasgos fundamentales de la zoogeografía argentina. En la introducción, señala que el trazado de áreas en un mapa es apenas una consecuencia del criterio zoogeográfico puro, basado en presencias y ausencias, cuyos resultados deben tomarse con precaución; que una aproximación

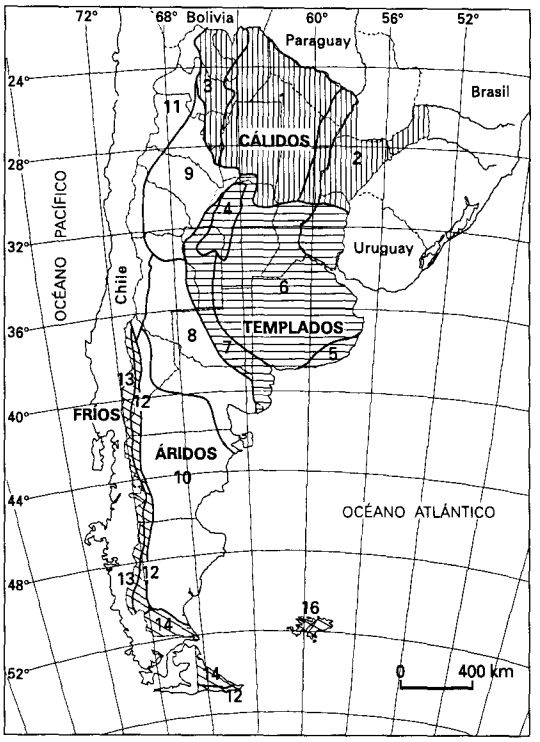


Fig. 1.3. Tipos de clima de la Argentina según la clasificación de Köppen. CALIDOS. 1, Tropical con estación seca; 2, Subtropical sin estación seca; 3, Tropical serrano. TEMPLADOS. 4, Templado serrano; 5, Templado oceánico; 6, Templado pampeano; 7, Templado de transición. ÁRIDOS. 8, Semiáridos; 9, Árido de sierras y bolsones; 10, Árido patagónico; 11, Árido Andino Puneño. FRÍOS. 12, Frío húmedo de la cordillera patagónico Fueguina; 13, Nival; 14, Magallánico; 15, Frío Antártico (no incluido); 16, Insular Oceánico.

Tabla 1.1. Divisiones zoogeográficas de la Argentina. Según Ringuelet (1961).

Subregión GUAYANO BRASILEÑA

Dominio I Subtropical
Distritos 1. Misionero
2. Chaqueño
3. Tucumano-salteño
4. Mesopotámico
Sectores 1. Septentrional
2. Entrerriano
3. Meridional

Dominio II Pampásico
Sectores 1. Tandílico
2. Costero

Subregión ANDINO-PATAGONICA

Dominios I Andino
II Patagónico
III Central o Subandino
Distritos 1. Sud-oriental
Sector 1. Altas pampas cordobesas
2. Subandino

Subregión ARAUCANA

Dominio I Austral-cordillerano
Distritos 1. Continental
Sector 1. Septentrional
2. Meridional
2. Malvinense

satisfactoria debería incluir un criterio ecológico agregado, que resaltara los tipos ambientales y los tipos de comunidades en relación con dichos ambientes, teniendo en cuenta la distribución de la vegetación, y que procurara discernir los factores ecológicos responsables de presencias o ausencias, además de un criterio biocenológico que informe sobre la composición y aspecto de las comunidades.

Con un criterio que no resultará ajeno a los que han seguido los desarrollos modernos de la disciplina, Ringuelet agrega que para que esa zoogeografía merezca llamarse biogeografía, deberá agregarse el factor histórico: cuáles son los orígenes de las faunas, y cómo han llegado [al área que ocupan] o si ya estaban.

Ringuelet daba mucha importancia a los factores ecológicos de la distribución, considerando que determinaban presencias y ausencias. Creía posible una zoogeografía experimental, referida a los límites de tolerancia, la persistencia de antiguas modalidades fisiológicas (VII 60) y las experiencias con substratos provistos por el investigador. "Por ahora -escribió- para América Austral es necesario persistir con la base faunística".

Señala que el origen de las faunas y las vías de poblamiento son de enorme importancia, y comenta lo que finalmente sería parte de la discusión biogeográfica entre evolucionistas y filogeneticistas: "A los excesos del mobilismo y sobre todo de los partidarios de los puentes continentales a discreción, se han enfrentado los criterios fijistas, cuyo relevante exponente es Matthew y sus continuadores que hoy día [1961] forman el principal conjunto de zoogeógrafos de América septentrional. No obstante el peso de la opinión de los zoólogos y paleontólogos americanos (Simpson, Darlington), seguimos enfrentados entre dos corrientes en contraposición casi absolu-

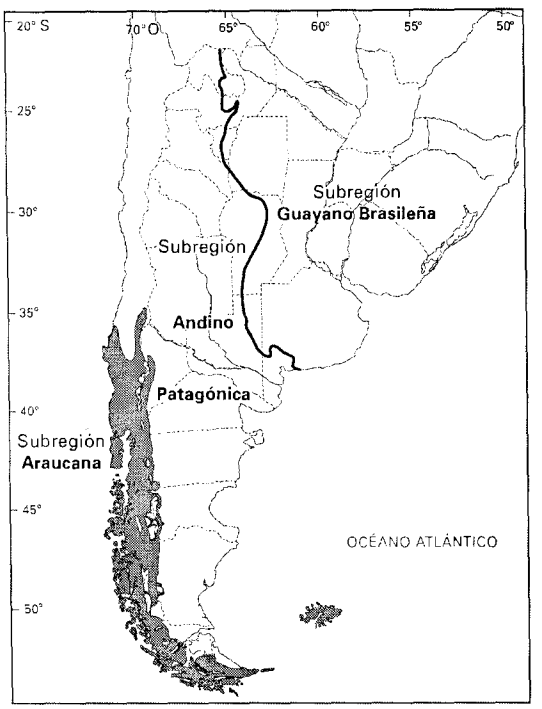


Fig. 1.4. Subregiones zoogeográficas de la Argentina. Según Ringuelet (1961).

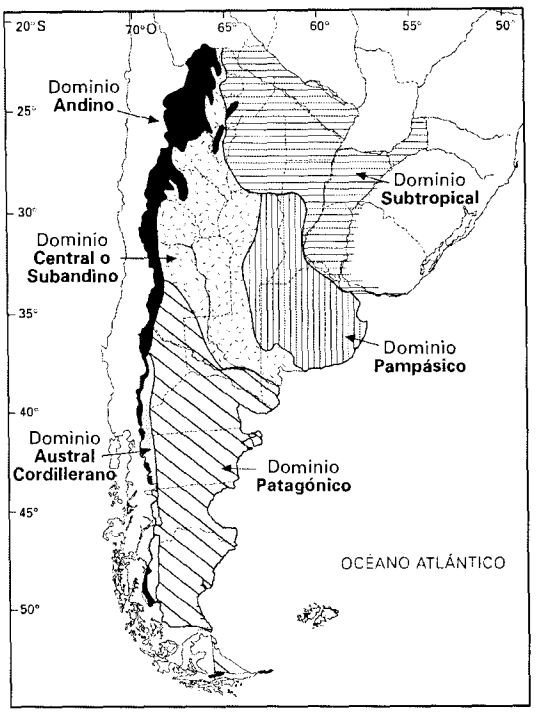


Fig. 1.5. Dominios zoogeográficos de la Argentina. Según Ringuelet (1961).

ta, todos cuyos argumentos no cuentan con el apoyo lógico y documental deseables. No dudaremos de las excelentes razones que existen para aceptar el origen neártico o paleártico de muchas cepas faunísticas, especialmente cuando la documentación paleontológica y la buena hipótesis filogenética conducen a ello, pero no conozco razones científicas para aceptar que en la dilatada historia de la tierra toda la vida vino del Norte ... Si los continentes meridionales fueron los últimos descubiertos y conquistados por el hombre blanco, no es creíble que tal situación pueda haber pesado psicológicamente en los conceptos científicos; no obstante, muchas disquisiciones publicadas en el país y el extranjero parecen demostrar que tal situación no es insólita y que los patrones de comparación y la norma siguen siendo para algunos biólogos los animales, o mejor dicho, los nombres científicos del hemisferio Norte" ... "Ahora ya sabemos con certeza que la antigüedad de muchas entidades faunísticas excede en profundidad de lo habitualmente sostenido"... "De cualquier modo, los argumentos valederos para dilucidar orígenes de faunas y vías probables de poblamiento siguen siendo los datos paleontológicos y la sistemática filogenética".

Ringuelet sostiene que por su abolengo no existe una fauna argentina sino un conjunto plural; que existen distintos orígenes y varias estirpes. Los conceptos de abolengo y estirpe, propuestos por Ringuelet, fueron precisados por Reig (1981). Se entiende por "abolengo la afinidad entre grupos de organismos o taxones, determinada por su comunidad de origen geográfico y su común historia evolutiva, durante un período original de su evolución biogeográfica. La afinidad por abolengo es independiente de la distribución actual de los grupos pertinentes. Por ejemplo, los camélidos y los tapíridos son de abolengo neártico, a pesar de que no existen actualmente en la región Neártica. Según Reig, el término "estirpe" se refiere a un grupo determinado de organismos, que constituyen un elemento discreto de una fauna, por su comunidad de origen y de historia geográfico-evolutiva (abolengo). El concepto de estirpe correspondería a las "*historical source units*" o "*historical components*" de Savage.

Ringuelet considera los siguientes linajes continentales y extracontinentales:

- Estirpe austro-americana primitiva
- Estirpe gondwánica
- Estirpe austral o notogeica
- Estirpe afrobrasileña o anfiatlántica
- Estirpe paleártica
- Estirpe neártica

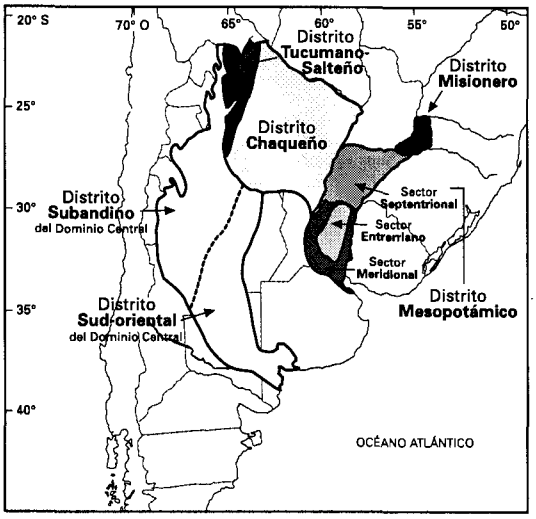


Fig. 1.6. Distritos y sectores de los dominios zoogeográficos Subtropical y Central de la Argentina. (Ver Fig. 1.5 y Tabla 1.2). Según Ringuelet (1961).

- Integrantes pacíficos
- Integrantes intrusos o de penetración (talasoides, únicamente en la fauna dulceacuícola)
- Productos de evolución autóctonos, derivados de cualquier linaje.

"Una fauna cualquiera - escribe Ringuelet - como la chaqueña, o la de la cordillera patagónica, tiene integrantes diversos, de distinta historia, pero de similares exigencias ecológicas si forman parte de una comunidad dada. Una misma asociación se integra con elementos totalmente disímiles por su linaje. Un mamífero de la meseta patagónica, de abolengo neártico, incluirá en su régimen alimentario normal a la perdiz de estirpe austroamericana, la cual lleva malófagos de matiz notogeico (emparentados con los del kiwi neozelandés). La charca vecina contiene copépodos de estirpe notogeica y subido matiz subantártico, conviviendo con ciclópidos de linaje holártico e invasores recientes junto a otros crustáceos de la misma familia que se han originado allí mismo" ... "Las relaciones extracontinentales podrán aceptarse cuando se apoyan en una sistemática filogenética» (da el ejemplo de formícidos del mismo género, *Notomyrmex*, en Nueva Zelandia y los bosques patagónicos) [actualmente considerado un sinónimo de *Monomorium*, género muy amplio y de extensa distribución].

Esta recurrencia permanente al origen de los organismos y a las características de la distribución, dio a los trabajos de Ringuelet, en muchos campos, una profundidad especial. Así en su discusión del piso supralitoral de la ría Deseado, en Patagonia, menciona que en la línea de resaca, una residencia ecológica peculiar, habitan juntos un escorpión endémico de origen patagónico, *Bothriurus burmeisteri*, un isópodo oniscoideo sinantrópico, peregrino y de origen holártico, *Porcellio scaber*, y un tisanuro austral, *Heterolepisma pampeanum* (Ringuelet, 1963).

Ringuelet considera las vías de poblamiento en sentido tradicional, como zonas en las que el mantenimiento de condiciones ecológicas determinadas permite a los organismos expandir su distribución. El concepto no implica únicamente un camino físico, sino condiciones climáticas o florísticas favorables a la dispersión activa o pasiva de un organismo. Da como ejemplos la selva en galería a lo largo de los márgenes del Paraná - que en particular permite la extensión meridional del dominio Subtropical por él demostrada- y el Río de la Plata (IV 32) como entrada para la fauna de penetración de origen marino.

Hay ejemplos recientes bien documentados de este tipo de dispersión, como los de la garcita bueyera y la abeja africana en la fauna terrestre, los salmones sembrados en Chile que han atravesado la cordillera hasta la Argentina, y las corvinas de Piauí que han avanzado desde Brasil hasta el Norte de la Argentina. En el medio marino hay ejemplos recientes como la aparición del bivalvo *Donax* en playas de Buenos Aires y de especies de *Balanus* en Mar del Plata. Hace poco han entrado al Río de la Plata tres especies de moluscos bivalvos originarios del Extremo Oriente, *Corbicula largillierti* y *C. fluminea* (en 1970) (Ituarte, 1981) y *Limnoperna fortunei* (en 1991) (Pastorino *et al.*, 1993).

En los diez años desde la invasión, *Limnoperna fortunei* ha llegado a componer una parte importante de la dieta de varios peces, incluyendo el bagre blanco, el armado *Pterodoras granulosus*, la boga *Leporinus obtusidens* y las viejas *Hypostomus uruguayensis* y *Paraloricaria* cf. *vetula* (Ferriz *et al.*, 2000).

Estos casos, como los de la extensión de la carpa (IV 31) en el Río de la Plata, escapan un poco del ejemplo típico de vía de poblamiento entendida como un área más o menos lineal, con las características comentadas, y responden a la dinámica de las introducciones.

Ringuelet sostiene que las vías de poblamiento no son permanentes, y que se pierden por remodelado o cambio de la superficie terrestre o de otras condiciones ecológicas. Para él, la vía de poblamiento que permitió la entrada de los cangrejos dulceacuícolas de la subfamilia Trichodactylinae, y "la que llevó o trajo" el opilión

Ceratomontia (un género sudafricano) parecen no existir más. Ringuelet considera como un ejemplo de desaparición de vías de poblamiento, la existencia de áreas de aislamiento de gasterópodos Bulimulidae en el litoral patagónico, lo que es también un ejemplo de disyunción, y considera la corriente de Malvinas como una vía de poblamiento permanente en el mar.

También trata lo que denomina "biotopos críticos", como las "extensiones a modo de dedo o de isletas en serie que se adentran en ambientes totalmente extraños, como los sauzales en las márgenes del río Chubut, los montecillos de chañar en plena estepa herbácea bonaerense, o lagunas que perduran en áreas desérticas". Indica que es difícil decidir hasta dónde estos ambientes son avances o relictos, y que deben ser protegidos.

Ringuelet considera tipos de distribución de carácter general, que, como he señalado anteriormente (Menni, 1983a), implican un concepto semejante al de los "tracks generalizados" en el sentido de Croizat - Rosen, aunque en las consideraciones de Ringuelet subyace una mezcla de factores históricos y ecológicos que la vicariancia no acepta (Nelson, 1978).

La importancia de los tipos de distribución de Ringuelet, radica en que están basados en una consideración personal de muy variados grupos de organismos y en hipótesis contrastables de relaciones filogenéticas. Estos tipos de distribución, con sus ejemplos, se resumen a continuación. Los "*global patterns*" de Matthews (1998) son equivalentes.

- Distribución Gondwánica.

Es una distribución disyunta transoceánica, con presencias en América neotropical, Africa del Sur y la región Australiana, de la que un ejemplo es la distribución de los opiliones palpatores Acropsopilionidae, que no sería válido si el género norteamericano *Caddo* perteneciera a esta familia. Otros son los diplópodos polidesmoideos Sphaerotrichopidae y el género de isópodo oniscoideo *Styloniscus*. [En los peces este es el tipo de distribución de los Galaxiidae].

- Distribución Austral o Notogeica.

Incluye grupos con distribución disyunta en las regiones Neotrópica y Australiana (comenta aquí los trabajos de Hennig). Da como ejemplos la distribución de *Eucalyptus*, la esponja dulceacuícola *Ephydatia ramsayi*, los géneros *Kawhamia* (Ostracoda), *Boeckella* (Copepoda), *Deto* (Isopoda Oniscoidea), *Kenodactylus* (Coleoptera, Carabidae), *Listroderes* (Coleoptera, Curculionidae), *Diplodon* (Pelecypoda, Unionidae), *Notomyrmex* (= *Monomorium*, Hymenoptera, Formicidae), las familias Limnophilidae (Insecta, Trichoptera), Bothriuridae (Scorpionida), y Aplochitonidae (Teleostei).

- Distribución Anfiatlántica.

Incluye una considerable serie de organismos que habitan en Africa y América neotropical, sean las mismas familias o los mismos géneros o especies. Son ejemplos los cladóceros *Pseudosida bidentata, Chydorus eurynotus, Simosa acutirostrata brehmi* y los ostrácodos *Cypris decaryi* y *Cyprinotus reticulatus*, en los que, por la presencia de formas de resistencia, Ringuelet considera que hay un condicionamiento ecológico. Géneros con representantes sólo afroamericanos son *Ceratomontia* (Opiliones), *Semiscolex* (Hirudinea), *Dolops* (Branchiura), *Podocnemis* (Chelonia), y *Amphisbaena* (Sauria). Son familias exclusivamente afroamericanas, con géneros propios en una y otra parte, Lepidosirenidae y Characidae (Pisces), Pipidae y Brachycephalidae (Amphibia), Pelomedusidae, Amphisbaenidae y Leptotyphlopidae (Reptilia).

- Distribución Andina.

Según Ringuelet, este tipo corresponde a distribuciones latitudinales, continuas o discontinuas a lo largo de la cadena andina, que merecerían un análisis futuro, porque incluye tipos de distribución dispares que abarcan cepas y épocas muy diversas (véase Morrone, 1996, 2001, y en particular sobre roedores de altura, Reig, 1986). La fauna de altura o andina se debe, de acuerdo a Ringuelet, a la continuidad de factores ecológicos rigurosos. Según la concepción filogenética de ese momento, los formícidos de altura estarían relacionados con formas tropicales, y el único opilión de altura de la Argentina (*Parabalta*, de La Rioja) derivaría de formas neotropicales. Los leptodactílidos del género *Telmatobius* tienen una distribución andina disyunta. Un tipo especial de distribución, también discontinua, a lo largo de la cadena andina, relacionada con elementos higrófilos vinculados a la vegetación, es el de los opiliones Leiobuninae del género *Thrasychirus*, con tres especies distribuidas en los bosques australes hasta la Isla de los Estados, y cuyo rastro [filogenético] puede seguirse, según Ringuelet, desde *Carmenia* de Colombia hasta los restantes falángidos de América septentrional.

En lo restante del trabajo de 1961, Ringuelet trata una serie de cuestiones de fundamentación y propone un esquema formal de la zoogeografía de la Argentina. Resumiremos primero sus opiniones generales, y luego expondremos el esque-

ma, que es precursor del propuesto en 1975 exclusivamente para los peces.

Los puntos principales se refieren a rasgos que determinan la zoogeografía de la Argentina, y son los siguientes:

- Cada territorio zoogeográfico posee faunas de diversas estirpes (orígenes), pero ecológicamente similares.

- Habría una congruencia entre la dispersión [distribución] general de la fauna "brasílica" o "guayano-brasileña" y las áreas ligadas al cratón Brasilia. Ringuelet se refiere aquí, a que el área conocida como Pampasia, o llanura Chaco - Pampeana, ha tenido una fauna de tipo brasílico o "tropical", como indicarían los mamíferos cuaternarios y la fauna de agua dulce, de sello Paranense, aunque empobrecido. El límite cuaternario Guayano - brasileño coincide con el límite geomorfológico al Sur y al Oeste, y hay una coincidencia con el recorrido del bosque xerófilo del espinal [el Espinal es una provincia fitogeográfica con comunidades clímax caracterizadas por la dominancia de especies arbóreas de *Prosopis*].

- La distribución de la fauna Brasílica hacia el Sur en tiempos precuaternarios ha excedido el límite señalado arriba. [Trataremos con más detalle este tema en la secciones sobre las lagunas pampásicas (IV 22) y sobre la mojarra bronceada (VIII 64)]. Ringuelet apoya esta consideración en la presencia de elementos de origen tropical brasílico en los bosques austral-cordilleranos, como opiliones gonyleptinos y pachylinos, y la presencia de opiliones Gagrellinae guayano - brasileños en Tarapacá, Chile.

- Muchos grupos de carácter notogeico (distribución en las regiones Neotropical y Australiana) habitan el ámbito de la subregión Andino patagónica o de la subregión Araucana (Tabla 1.1). Este es el caso de los copépodos Boeckellidae, que alcanzan los 8°S en los Andes del Perú, en oposición a los Diaptomidae guayano - brasileños (aunque de estirpe holártica). También habitan la parte meridional de América del Sur los peces de las familias Galaxiidae y Aplochitonidae (Osmeriformes) (Ringuelet, 1955b,c), Diplomystidae (Siluriformes) y Percichthyidae (Perciformes) (VIII). Otros grupos notogeicos se restringen a los bosques patagónico - fueguinos del dominio Austral cordillerano. Ringuelet (1955b) caracterizó detalladamente este dominio, y la composición de la fauna de artrópodos fue actualizada por Morrone (1996).

- La oposición entre una fauna brasílica predominantemente subtropical y una fauna andino - patagónica de ambiente erémico, no incluye los bosques australes que constituyen un tercer conjunto ecológico y zoogeográfico, con predominio de comunidades integradas por especies higrófilas de marcado endemismo.

- Hay un dinamismo ecológico que implica una variación secular del límite entre las faunas guayano - brasileña y andino - patagónica.

- Un tema de considerable interés es el de las discrepancias entre la hidrografía actual y la distribución de la fauna dulceacuícola. Según Ringuelet, esta diferencia es notable en los crustáceos malacostracos, pero no en los cladóceros o copépodos, de mayor facilidad de dispersión. Señala que en la gran unidad geomorfológica de la llanura chaco – pampeana, hay por lo menos dos grandes áreas sin desagüe que poseen, no obstante, ictiofauna típicamente parano - platense (V 38, VI 41). A esto agrega que no hay indicios de subespeciación que pudieran indicar un aislamiento prolongado. Ambos elementos indican una vinculación hidrográfica efectiva en el pasado reciente. A los de la ictiofauna, Ringuelet agrega ejemplos de crustáceos decápodos de sistemas sin desagüe de San Luis, Este de Catamarca y Tucumán, como los camarones *Palaemonetes argentinus* y *Macrobrachium borellii*, el brachyuro *Trichodactylus platensis* y anomuros del género *Aegla*. A este planteo general habrá que agregarle, cuando se sepa, el análisis histórico de las condiciones en que se dio la especiación de algunas formas del Noroeste de la Argentina, que muestran considerable grado de endemismo. Algunas de ellas, como *Trichomycterus corduvense*, tienen una distribución relativamente amplia en esa zona, pero otras, como *Rineloricaria catamarcensis, Hypostomus cordovae, Acrobrycon tarijae, Jenynsia alternimaculata, J. maculata* y *J. pygogramma*, muestran distribuciones y exigencias ecológicas indicadoras de un considerable grado de aislamiento.

- Existen "islas" faunísticas y áreas de aislamiento que indican aportes de otros territorios y cambios en las condiciones ecológicas. Ringuelet cita varios ejemplos de organismos de diversos grupos, con distribuciones separadas del con-

junto subtropical o tropical, al que pertenecerían por parentesco. Así el saurio *Typhlops reticulatus* y opiliones de varias familias en los bosques patagónicos, los ya mencionados opiliones Gagrellinae de Tarapacá, y aun la misma especie, como el gasterópodo Bulimulidae *Bulimulus ameghinoi* en Santa Cruz, Chubut y Río Negro. El ejemplo ictiológico es la mojarra desnuda *Gymnocharacinus bergi*, que vive en Patagonia, en la meseta de Somuncurá (VIII 64).

- Hay ejemplos de distribución disyunta correspondientes a secciones separadas de las sierras pampeanas, que en general consisten en distintas subespecies de una especie, o especies cercanas, que habitan las sierras de Córdoba y macizos serranos de la provincia de Buenos Aires, o estas últimas y Uruguay. Ringuelet provee ejemplos de anfibios, gasterópodos y diversos opiliones.

Los elementos presentados llevaron a Ringuelet (1961), a proponer un esquema de la zoogeografía de la Argentina (Figuras 1.4, 1.5 y 1.6), que es utilizado comúnmente como marco de referencia, pero que no ha sido actualizado o detallado de manera global, en la medida que merece su valor prospectivo.

Divisiones zoogeográficas de la Argentina (Ringuelet, 1961)

En el esquema de Ringuelet (1961) (Tabla 1.1), la Argentina se divide en tres subregiones zoogeográficas: la Subregión Guayano brasileña, la Subregión Andino patagónica y la Subregión Araucana (Fig. 1.4). Mencionaremos unos pocos de los varios elementos considerados por Ringuelet en su comentario sobre estas divisiones. Respecto al Dominio Subtropical (Fig. 1.5) (de la Subregión Guayano brasileña), un punto importante es que incluye el margen del Río de la Plata en el Noreste de la provincia de Buenos Aires (Ringuelet, 1955a). El Dominio Pampásico, de la misma subregión, se ha diferenciado en poca medida, básicamente debido a la retracción de la fauna subtropical en general y chaqueña en particular, desde mediados o fines del Cuaternario. Como mencionamos recién, no incluye la franja rioplatense que es subtropical.

El Dominio Andino (Subregión Andino patagónica), incluye las áreas por encima de los 3000 m s.n.m. En altura se prolonga parcialmente en territorio araucano, andino y subtropical. El Dominio Patagónico (de la misma subregión), abarca la Patagonia extra-andina. Su límite Norte está hacia el Este en el río Colorado y hacia el Oeste en el sistema del río Desaguadero, en Mendoza. Como se ve en los peces, hay un desborde de elementos patagónicos al Norte de estos límites. El Dominio Central o Subandino es un territorio de llanura y elevaciones bajas y medias, que abarca parte de la Precordillera, áreas de bolsones y parte de las sierras peripampásicas, y incluye la fauna del sistema de Ventana.

La Subregión Araucana abarca, en la Argentina y Chile, el territorio cubierto por los bosques australes o selva húmeda (bosques antartándicos), en los que hay endemismos de alto nivel con vinculaciones extracontinentales (Ringuelet, 1955b). Las islas Malvinas pertenecen al Dominio Austral Cordillerano (Ringuelet, 1955b,c).

Áreas más restringidas con condiciones climáticas o fisiográficas definidas son consideradas distritos (Fig. 1.6).

A este esquema geográfico Ringuelet agrega, como hemos indicado, una serie de consideraciones ecológicas que llevan a una caracterización, podríamos decir fisonómica, de la fauna. Distingue así cuatro tipos faunísticos, que considera en conjunto como un rasgo saliente de la zoogeografía argentina. En el Noreste hay un tipo subtropical, formado por elementos ligados a la vegetación arbórea, de clima húmedo y cálido o templado cálido, que en sentido estricto llega hasta la altura de Magdalena (Provincia de Buenos Aires), con diversas facies regionales, como lo indican peces y crustáceos en la fauna acuática, y escolopendromorfos y muchos insectos en la terrestre. En un sentido más amplio, y para los peces, alcanza los ríos Colorado y Negro, por lo menos en un pequeño sector al Sur de Bahia Blanca (Almirón *et al.*, 1997). Con algunas modificaciones relacionadas con un clima distinto, se incluyen en este tipo componentes de la fauna del Noroeste y centro del país (Arratia *et al.*, 1983; V, VI, VII).

Existe también un tipo de fauna andina u orófila, con un límite inferior a los 3000 m s.n.m, que puede prolongarse hacia el Dominio Austral Cordillerano y mezclarse al Este con fauna subtropical (Arratia *et al.*, 1983; Menni *et al.*, 1984; Haro *et al.*, 1986, 1987; VI).

Hay una fauna higrófila, estenoterma del frío, en las áreas boscosas de la cordillera patagónico - fueguina, que continúa en territorio chileno, en parte con relaciones extracontinentales.

Finalmente, hay una fauna mesófila y erémica relativamente pobre, que ocupa la llanura pampásica, sujeta a gradientes Norte-Sur y Este-Oeste. Hay un gradiente NE-SO en la distribución de los peces en esta área, para el que se han propuesto varias explicaciones (Mac Donagh,

Tabla 1.2. Equivalencia entre zonas zoogeográficas de Ringuelet (1961, fauna en general) y botánicas de Cabrera (1976, flora en general).

Ringuelet 1961	Cabrera 1976
REGION NEOTROPICAL	REGION NEOTROPICAL
SUBREGION GUAYANO BRASILEÑA	
I Dominio Subtropical	Dominio Amazónico
Distrito Misionero	Provincia Paranense
Distrito Tucumano Salteño	Provincia de las Yungas
	Dominio Chaqueño
Distrito Chaqueño	Provincia Chaqueña
Distrito Mesopotámico	Provincia del Espinal
	Provincia Prepuneña
	Provincia del Monte
II Dominio Pampásico	Provincia Pampeana
SUBREGION ANDINO PATAGONICA	
	Dominio Andino Patagónico
III Dominio Central o Subandino	
IV Dominio Patagónico	Provincia Patagónica
V Dominio Andino	Provincia Altoandina
	Provincia Puneña
SUBREGION ARAUCANA	REGION AUSTRAL
VI Dominio Austral Cordillerano	Dominio Subantártico
	Provincia Subantártica
Distrito Malvinense	Provincia Insular

1934; Ringuelet, 1955a; Menni *et al.*, 1988, Casciotta *et al.*, 1989; Menni *et al.*, 1992; Menni & Gómez, 1995; Gómez, 1996; IV 22).

Aunque quizá anecdótico en el presente, Ringuelet (1961) advierte contra la tentación de calcar las distribuciones animales sobre el patrón fisionómico vegetal, señalando que el método faunístico es laborioso, analítico, y recurre a gran número de datos documentales; pero que ambos enfoques no son excluyentes y deben ser utilizados juntos. La Tabla 1.2 presenta las equivalencias entre las áreas zoogeográficas de Ringuelet (1961) y las botánicas de Cabrera (1976).

Una sistematización de la zoogeografía de América Latina y el Caribe, basada en plantas y animales, fue publicada por Morrone (2001). Es un esquema bastante diferente de los conocidos, en particular por el aumento en el número de subregiones y de provincias, lo que está asociado a que sus categorías son bastante más restringidas que las de los autores anteriores. Así áreas como el Distrito de los Pinares de Cabrera, tienen nivel de provincia. Morrone (2001) mantiene la conveniente costumbre de los botánicos de establecer para cada categoría una especie de sinonimia, que muestra en que medida concuerdan con las propuestas de otros autores, y ha incluido algunos peces entre las especies características de algunas de sus divisiones. Estas especies (no todas presentes en la Argentina) se indican a continuación, junto con las equivalencias de las divisiones de Morrone con las de Ringuelet.

La Provincia de las Yungas de Morrone (pez característico *Steindachnerina binotata*), es igual a la Provincia Norandina de Ringuelet (1975).

Subregión Chaqueña (*Charax spilotus, Jenynsia*, Hypostominae) = Provincia Paranoplatense (Ringuelet, 1975).

Provincia del Chaco (*Cyphocharax gilli, Neofundulus*) = Dominio Subtropical de Ringuelet (1961).

Provincia de la Pampa (*Oligosarcus jenynsii, Cyphocharax platanus, C. voga, Steindachnerina*

binotata) = Dominio Pampásico de Ringuelet (1961).

Provincia del Monte = Dominio Central o Subandino (en parte) de Ringuelet (1961).

Provincia del Bosque Paranense (*Mimagoniates barbouri, Oligosarcus macrolepis, O. meadi, O. pintoi, Cyphocharax modestus, C. vanderi*) = Provincia del Río San Francisco (en parte) de Ringuelet (1975).

Región Andina = Subregión Andino Patagónica de Ringuelet (1961).

Subregión Páramo Puneña (Orestini: Cyprinodontidae) = Dominio Andino (en parte) de Ringuelet (1961).

Provincia de La Puna (*Orestias*) = Provincia del Titicaca de Ringuelet (1975).

La Subregión Antártica de Morrone (2001) equivale al Dominio Austral Cordillerano de Ringuelet (1955b y1961), a la Subregión Araucana de Ringuelet (1961) y a la Provincia Patagónica (en parte) de Ringuelet (1975).

La Provincia de las Islas Malvinas = Distrito Malvinense de Ringuelet (1961).

Características de la distribución de los peces (Ringuelet, 1967)

La concepción de la distribución de los peces que Ringuelet presenta en Ringuelet *et al.* (1967a), está obviamente relacionada con sus ideas zoogeográficas expuestas más arriba. Tómese en cuenta que éstas son anteriores a los trabajos de Novacek & Marshall (1976) y de Briggs (1979). Los puntos principales son transcriptos a continuación, con ligeras modificaciones.

Según Ringuelet, la distribución de los peces argentinos de agua dulce no puede ser considerada aparte de la de los peces sudamericanos, ni sin conexión con la historia, ecología y geonemia de los demás grupos. Considera que hay tres tipos de causales para la presencia de un organismo en un área dada:

a) Causales históricas o paleocorológicas, relativas al origen y dispersión de cada grupo, la ubicación de los genocentros, las vías de poblamiento que siguieron, y las condiciones geológicas y ecológicas que enfrentaron.[Hay mucha gente que no cree en los genocentros o en el modo de encontrarlos. Brundin (1988) sostuvo que las áreas de endemismo "son evidentemente los lugares de origen de sus especies endémicas, en tanto éstas no sean relictos". Si se acepta la existencia de una barrera que produce la división de una población preexistente en dos especies hermanas, las áreas a los lados de la barrera son los genocentros de esas especies].

b) Causales ecológicas que permiten o no la permanencia de un grupo en una región.

c) Causales biocenológicas, por las que entiende básicamente los fenómenos de competencia interespecífica que pueden excluir a una entidad de un hábitat que le es propicio (ejemplos en VIII 62, 64).

Ringuelet considera tres inconvenientes fundamentales que impiden un conocimiento adecuado de los poblamientos, a saber, la falta de documentación fósil, la falta de documentación sobre las distribuciones actuales (que él llevó a superar de muchas maneras), y la falta de una filogenia satisfactoria de la ictiofauna sudamericana. En la Argentina sólo se han hecho avances en el segundo punto.

Ringuelet, aparte de sus ideas personales, siempre otorgó un enorme valor a la obra de Carl Eigenmann y de Emiliano Mac Donagh, y en un contexto más amplio a la de Hermann von Ihering. Resumió así las ideas de Eigenmann:

a) Los peces sudamericanos no tienen relaciones [filogenéticas] con los de Estados Unidos.

b) Los peces de los ríos costeros del Este de Brasil difieren de los de la Amazonia más que de los del río Paraguay.

c) La distribución de los peces indica que América del Sur estaba dividida en una sección septentrional y una meridional [este tema es tratado en un contexto más amplio en Humphries & Parenti (1999)], y que parece haber habido una conexión entre las Guayanas y Africa.

d) Formalmente Eigenmann considera una fauna Brasileña, la más rica del mundo en especies, que se extiende desde el Sur de México hasta el Sur de Buenos Aires, y desde el Atlántico hasta el Pacífico, pero excluyendo los Altos Andes y Chile. Estos constituirían la división Andina. La fauna patagónica, una de las más pobres del globo, muy distinta de las otras, se extiende desde el río Negro y Valparaíso hasta el extremo Sur de América del Sur.

Las ideas de Mac Donagh, en particular las de su trabajo de 1934, se refieren de manera más limitada a los peces de la Argentina, y en particular de la provincia de Buenos Aires. Los puntos fundamentales son los siguientes:

a) La cuenca del Salado de Buenos Aires y sus lagunas, aunque pertenezcan a la cuenca del Plata, tienen nacimiento y alimentación propios.

b) No hay comunicación directa, pero parte del curso del Salado se aproxima al nacimiento de afluentes del Paraná, es decir, de la cuenca del Plata.

c) Hay una divisoria fisiográfica de aguas entre el Salado y el río Arrecifes, en las cercanías de la laguna El Carpincho.

d) No obstante, los peces de la cuenca superior del Salado fluvial y lagunar, son netamente paranenses.

e) El Río de la Plata ha sido considerado mucho tiempo como el límite meridional de los peces de agua dulce del tipo "brasílico", pero, según los mapas de Eigenmann se extienden más al Sur.

Después Ringuelet comenta las ideas de Mac Donagh sobre el límite meridional de la ictiofauna paranense en la provincia de Buenos Aires (IV 22, IV 23, IV 30) y la composición de la ictiofauna del Centro - Oeste de la Argentina (VI).

Ringuelet considera que hay varios hechos de interés, en parte señalados por autores anteriores, que sirven de base para el análisis de la ictiogeografía argentina. Son los siguientes.

a) Existe un marcado endemismo de la ictiofauna sudamericana, incluida la argentina. Esta fauna es completamente distinta de la ictiofauna neártica, y considerablemente diferente de la africana. Ringuelet considera que se trata de un paleoendemismo, pero los datos sobre peces fósiles en ese momento eran pobres para documentar esta opinión [ahora también].

b) La inmensa mayoría de la ictiofauna sudamericana, en número de especies, géneros y familias, se concentra en las cuencas amazónica y paranense. Ringuelet discute los límites geográficos de la subregión Guayano-brasileña, indicando en particular que hacia el Sur y el Oeste esos límites no coinciden con las cuencas hidrográficas actuales. Así gran parte de las cuencas endorreicas del centro de la Argentina, como el sistema del Salí en Tucumán, sistemas aislados en el Este de Catamarca y ríos del Oeste de Córdoba, tienen peces paranenses (Menni *et al.*, 1984; Casciotta *et al.*, 1989 y Miquelarena *et al.*, 1990; V, VI).

c) Existe una ictiofauna patagónica, o patagónico-chilena, pobre en número de especies, de notable endemismo y diferente de la brasílica (VIII).

d) Hay áreas de aislamiento y áreas relictuales que indican una extensión mucho más amplia hacia el sur de la ictiofauna brasílica en el pasado. Posiblemente las áreas brasílica o paranense y patagónica tuvieron en el pasado límites diferentes que en la actualidad, o quizá una gran zona de superposición y transición, previa a la separación actual muy marcada (Almirón *et al.*, 1997; IV 22).

e) Un rasgo importante de la ictiofauna sudamericana es la presencia de grupos con distribución anfiatlántica. Se trata de los Cichlidae y los Characidae, con representantes en América del Sur y Central y en Africa [los carácidos también en el Sur de Norte América, los cíclidos también en parte de América Central, islas del Caribe, Siria y Palestina y la India y Ceylán], pero la similitud no desciende del nivel familiar.

f) Ringuelet considera notables los ejemplos de distribución gondwánica de grupos relativamente primitivos de teleósteos, como los Galaxioidei, presentes en América meridional, Africa y la región Australiana. Menciona que son eurihalinos, pero que "no obstante es innegable su restricción al Hemisferio Sur" y su primitivismo.

g) Consistente con los conceptos señalados más arriba, Ringuelet considera que los peces de agua dulce argentinos, y por extensión los sudamericanos, no componen una fauna uniforme, sino que difieren en su estirpe y origen geográfico, y sostiene que tentativamente es posible señalar los siguientes grupos:

1- Grupos autóctonos, es decir, de estirpe austro-americana, que corresponden a la mayoría de la ictiofauna actual. Incluye todos los géneros de Tetragonopteridae [= Characidae, en parte], los Erythrinidae y los Serrasalmidae, los Gymnotiformes y todas las familias de Siluriformes, los Percichthyidae y todos los géneros de Cichlidae, los Osteoglossidae y los Nandidae.

Aunque el grupo tiene un origen externo, estima que quizá sean autóctonos algunos géneros de Cyprinodontiformes, en particular *Orestias* del área andina de Perú y Bolivia. Se supone que aun en el Plioceno (menos de 7 millones de años), la zona que ocupa el altiplano moderno estaba situada a sólo unos cientos de metros sobre el nivel del mar, y debido a su cercanía al Ecuador estaba poblada por una fauna semitropical y aun tropical. Se considera que la elevación de los Andes comenzó al final del Plioceno o comienzos del Pleistoceno (alrededor de 5 a 2 millones de años), y causó la muerte de los elementos adaptados a temperaturas elevadas. El ancestro de *Orestias*, que no es conocido, debe haber estado entre los sobrevivientes, ya que es difícil imaginar que pueda haber migrado al área después del levantamiento final (Villwock, 1983). Notablemente, *Orestias* parece estar más relacionado con un cyprinodóntido de Anatolia que con cualquiera de América del Sur o del Norte (Parenti, 1981b, 1984a,b).

2- Grupos de estirpe afroamericana y distribución anfiatlántica como los cíclidos.

3- Grupos de estirpe notogeica, como los Synbranchiformes, y con mayor restricción los Synbranchidae, presentes en América austral, el Sudeste asiático y la región Australiana [hay también en América Central, Africa, India y China].

4- Grupos de distribución gondwánica (aunque Ringuelet los presenta como notogeicos restringidos), como los Galaxiidae.

5- Grupos secundariamente notogeicos como los dipnoos, de estirpe holártica.

6- Finalmente considera aquellos componentes con una historia breve en las aguas dulces, es decir, grupos intrusos, o de penetración, relacionados cercanamente con grupos marinos. Pertenecen a esta categoría algunos clupeidos y engráulidos, pejerreyes y corvinas, y también los belónidos, con representantes en las cuencas amazónica y paranense.

h) Señala Ringuelet que, con la composición indicada y la existencia de dos áreas fundamentales, la Brasílica y la Patagónica, sujetas a un dinamismo en escala geológica o histórica, puede precisarse una distinción ecológica entre la ictiofauna tropical y templada de tipo brasílico, la ictiofauna andina de aguas de montaña, de composición particular, pero también de origen brasílico, y la ictiofauna patagónica de aguas frías. En las áreas brasílica y paranense no hay en la actualidad formas de estirpe patagónica, pero en Patagonia y en Chile (especies de *Cheirodon*), hay relictos brasílicos (VIII 53, 64).

i) Hacia el Oeste en la Argentina, el límite de los peces brasílicos llega al arco de las Sierras Pampeanas y de las Sierras Australes de la provincia de Buenos Aires. Al Noroeste alcanza el sistema del río Grande en Jujuy, la cuenca del Salí en Tucumán (Miquelarena *et al.*, 1990; V 38) y algunas cuencas endorreicas de Catamarca. Al centro Oeste incluye los ríos de Córdoba relacionados con el Paraná, la cuenca sin desagüe que confluye en la laguna de Mar Chiquita de Córdoba [también cuencas al Oeste de las Sierras Grandes de Córdoba; Menni *et al.* 1984; VI 41], la cuenca del río Quinto (VI 44), y al Sur las cuencas de la Sierra de la Ventana [Mac Donagh, 1934; Menni *et al.* 1988; IV 30] y transicionalmente los ríos Colorado y Negro (Almirón *et al.* 1997). Martín de Moussy (1860) consideró el territorio entre el río Colorado y los ríos Limay y Negro un área de transición, que llamó "Entre Ríos del Sur".

Un corolario de este patrón, ya mencionado, es que la distribución de los peces paranenses no coincide con las cuencas hidrográficas del presente.

j) Hacia el Norte, el límite de la ictiofauna patagónica coincide con la cuenca del Colorado y del Desaguadero, incluyendo Mendoza y San Juan. La exactitud del límite depende de la distribución de los bagres otunos, de la familia Diplomystidae, de los Trichomycteridae del género *Hatcheria* y de las percas de la familia Percichthyidae. Los galáxidos y aploquitónidos, típicamente patagónicos, no llegan tan al Norte. Todos son peces de aguas frías (VIII).

k) Ringuelet señala como discrepancias en este esquema general, las extensiones de distribución de peces paranenses, como la presencia de *Cheirodon* en San Juan (ya mencionamos la presencia de este género en Chile), la de la mojarra bronceada *Gymnocharacinus bergi* en el centro - Oeste de Río Negro (VIII 64), las presencias de *Jenynsia multidentata* en el río Colorado y de *Cnesterodon decemmaculatus* en el arroyo Chasicó (Menni *et al.*, 1988) y la presencia del género patagónico *Hatcheria* en un área aislada de La Rioja. Algunos peces paranenses llegan al río Negro (Almirón *et al.*, 1997).

l) Entre el límite Sur y Oeste de la ictiofauna paranense, y el borde septentrional de la ictiofauna patagónica, se interpone y superpone parcialmente un área caracterizada por la presencia de los bagres anguila del género *Trichomycterus*, [que tradicionalmente son considerados "andinos", pero que están relacionados filogenéticamente con formas brasílicas], y que se encuentran en cuencas endorreicas de regiones de altura en Jujuy, Salta, Tucumán, Catamarca, La Rioja, Córdoba, San Luis y Mendoza, así como en partes muy occidentales de cursos de la cuenca paranense y en la del Colorado.

Ringuelet señala la existencia de un factor ecológico en la distribución de *Trichomycterus*, ya que se lo encuentra en la parte superior del río Tercero de Córdoba [también en el curso superior del río Primero según Haro el al., 1986] y en el río Grande de Jujuy, que a través del San Francisco es de la cuenca del Bermejo.

En un último ítem, Ringuelet trata el empobrecimiento de la fauna paranense, que se observa en la provincia de Buenos Aires a lo largo de un eje NE-SO. Después de listar los límites meridionales de muchos grupos, propone una explicación, manteniendo que "las causas de este notable empobrecimiento no pueden atribuirse solamente a la separación de las cuencas, sino principalmente a una causa ecológica, cual es la calidad química de la mayor parte de las aguas superficiales bonaerenses ..." y que "las temperaturas bajas de los ambientes lénticos y lóticos de la plana bonaerense pueden ser limitantes para los peces paranenses, sean adultos o para sus estados de desarrollo ...". La influencia de la temperatura en

la distribución de los peces de la provincia de Buenos Aires ha sido evaluada y confirmada con análisis de correlación y de los intervalos de temperaturas letales (Gómez, 1988, 1996; IV 22).

Podrá verse en el material que sigue, que la interpretación de Ringuelet de los patrones básicos de la distribución de los peces de agua dulce de la Argentina es muy convincente, y que, en términos generales, las investigaciones posteriores, más que corregirla la han completado o detallado.

La formalización de la distribución de los peces (Ringuelet, 1975)

> He was not right about everything; who can be?
> Stephen Jay Gould, *Shields of expectations - and actuality.*

En 1975 Ringuelet publicó una monografía de cierta extensión sobre la zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina. No pudo revisar las pruebas de imprenta, porque estaba en ese momento estudiando los hirudíneos del Museo de Historia Natural de París, de modo que el trabajo tiene algunas desprolijidades. No es de extrañar que la sección ecológica haya envejecido con más rapidez que la zoogeográfica, pero ambas han provisto, durante muchos años, el esquema básico con el que se podían comparar nuevos resultados. La monografía incluye algunos aspectos generales, como los tratados más arriba; una exposición de las ideas de Ihering, de Eigenmann, de Mac Donagh, de Pozzi y de Géry; y un esquema de la ictiogeografía de América del Sur, original en cuanto a la parte meridional, y basado sobre Eigenmann para el resto. Trata después diversos genocentros implicados en el origen de los peces argentinos de agua dulce, los medios de dispersión, los tipos ecológicos (tema sobre el que ya propuso un esquema propio en Ringuelet *et al*, 1967a), y los gradientes de densidad específica y de diversidad. Sigue con un análisis de las causas ecológicas de fenómenos zoogeográficos, como la pauperización íctica al Sur del Río de la Plata y otros, la restricción de áreas de distribución por coacciones, incluyendo la competencia con especies introducidas, y el efecto de la contaminación industrial. Los capítulos siguientes se refieren a especies indicadoras de regiones zoogeográficas, a la ictiofauna de las grandes cuencas, a los peces de cuencas menores o endorreicas, a las áreas de aislamiento y a la cuantificación de los fenómenos zoogeográficos.

Resumiremos a continuación la parte formal del trabajo, y dejaremos para cada sección en particular el comentario de las listas de presencias y de las características ecológicas de cada cuenca.

El esquema ictiogeográfico de Ringuelet (1975) (Tabla 1.3, Fig. 1.7), considera en América del Sur dos subregiones, Brasílica y Austral. La primera incluye las regiones Brasiliana y Andina de Eigenmann, y la segunda equivale, con algunas modificaciones, a la región Patagónica del mismo autor. Tómese en cuenta que la Provincia Parano-platense incluye el río Paraguay aguas abajo de Bahía Negra. Trataremos aquí sólo la información correspondiente al territorio argentino.

Esta sistematización es comentada por Ringuelet como sigue. La Subregión Brasílica se superpone en gran medida con los territorios zoogeográficos denominados Subregión Guayano-brasileña y Dominio Andino. Al Oeste llega a la Cordillera de los Andes, a una zona transandina de Panamá, y hasta el río Rimac en el Perú. Hacia el Sur abarca la Argentina hasta una línea irregular que desde la cuenca endorreica de Chasicó y Bahía Blanca pasa por el Sur de Córdoba, Sur de San Luis, y la laguna Diamante en Mendoza.

En esta área de considerable extensión, las cuencas más importantes, y en las que la cantidad de especies es mayor, son las del Orinoco, la del Amazonas, la del Paraná y en menor extensión algunas cuencas relativamente independientes de la pendiente atlántica. Viven en esta subregión geográfica las especies de peces de aguas tropicales y templadas de la Argentina y las de peces andinos de origen brasílico. Los dominios Paranense y Andino comprenden tres provincias cada uno.

El Dominio Paranense comprende las cuencas de los ríos Paraná, Paraguay y del Río de la Plata, y su límite suroccidental coincide con el de la Subregión Brasílica. [La "región de endemismo" "Paraguay", definida por Vari (1988) basándose sobre la distribución y filogenia de los Curimatidae, coincide en gran parte con el conjunto de las provincias Alto Paraguay y Paranoplatense de Ringuelet (1975)].

El Dominio Andino, en la Argentina, incluye la Provincia Subandino - cuyana, que ocupa el Noroeste del país al Oeste de las Sierras de Córdoba y San Luis (VII) hasta la laguna Diamante en Mendoza. Este territorio se superpone parcialmente con la Subregión Austral.

La Subregión Austral comprende las provincias Chilena y Patagónica, y corresponde con algunas modificaciones a la región Patagónica de Eigenmann (VIII).

En este esquema, Ringuelet utiliza una sola provincia para los peces de Patagonia, es decir, no separa la Patagonia extrandina del dominio Aus-

Tabla 1.3. Regiones ictiogeográficas de América del Sur. Según Eigenmann (1909) [en parte] y Ringuelet (1975). En negrita áreas correspondientes a la Argentina.

SUBREGIÓN	DOMINIO	PROVINCIA
BRASILICA	Orinoco –Venezuelense	Maracaibo
		Costa del Caribe
		Orinoco
		Trinidad
	Pacífico o Transandino	Nor-Pacífica
		De las Guayas
	Magdaleniense	
	Andino	Nor-andina
		Del Titicaca
		Subandino cuyana
	Guayano-Amazónico	Guayania
		Amazonas
	Paranense	Alto Paraguay
		Alto Paraná
		Parano-platense
	Este del Brasil	Nordeste de Brasil
		Río San Francisco
		Ríos costeros del Sudeste de Brasil
AUSTRAL		Chilena
		Patagónica

tral Cordillerano. Este criterio, aunque no es errado, puede resultar en cierta forma incómodo, si se consideran las condiciones climáticas de la Patagonia occidental, lluviosa, y rica en cursos y cuerpos de agua, y la oriental que es una estepa árida (VIII). Independientemente del criterio que siguió, Ringuelet era consciente de estas características y las trata explícitamente en el trabajo de 1955b, donde escribe: "En el lago Nahuel Huapí y en biótopos lóticos y lénticos cercanos de la cordillera austral, los peces autóctonos están representados por el pejerrey [*Odontesthes hatcheri*], las percas o truchas criollas (bajo el nombre colectivo *Percichthys trucha* Girard), y el puyen (*Galaxias maculatus* Jenyns). La peladilla (*Aplochiton taeniatus* Jenyns) se encuentra en aguas que desaguan al Pacífico, siendo los lagos más cercanos donde vive el Lácar y el Puelo. Como es sabido, la ictiofauna dulceacuícola patagónica (en sentido lato) es sumamente característica, está representada por pocas especies, y tiene algunas llamativas concomitancias con la ictiofauna de la región australiana. A primera vista no habría ninguna diferencia apreciable en la geonemia de las especies como para diferenciar la Patagonia andina de la extraandina. Aparte de la lamprea, que no es un pez (el marsipobranquio Petromizonoideo *Geotria australis* Gray) y del insólito Caracínido desnudo (*Gymnocharacinus bergi* Steindachner), de distribución limitada al arroyo Valcheta (y si acaso en otros arroyos de la serranía de Somuncurá), las familias representadas son: Galáxidos (puyen), Haploquitónidos (peladilla), Diplomístidos (otuno), Pigídidos (bagre anguila, etc.), Serránidos [ahora Percichthyidae] (percas) y Atherínidos (pejerreyes). No obstante, es digno de notar dos hechos. Los Pygydiidae o Trichomycteridae, tan típicamente andino patagónicos ... no se encuentran en biótopos de la cordillera austral, pues la citación más cercana (una *Hatcheria*) es de una localidad andina cercana al Nahuel Huapí. Segundo, los Haplochitonidae [esta grafía no se usa en el presente], grandemente característicos del sur chileno, junto con los



Fig. 1.7. Ictiogeografía de la Argentina según Ringuelet (1975). (Tabla 1.3).

Galáxidos desde Valdivia, se distribuyen por las islas Malvinas, lagos y ríos de Fuegia, y en los cuerpos de agua de desagüe pacífico de la cordillera patagónica. Que sepamos, las especies de *Haplochiton* no viven en los ríos de la planicie mesetiforme patagónica. A pesar de la indiscutible concordancia de la ictiofauna argentina desde el río Colorado al sur, los hechos recién comentados suministran un indicio no despreciable de diferenciación faunística".

En 1983 Arratia *et al.* basándose en un muestreo muy detallado del Oeste de la Argentina, propusieron una modificación a la sección argentino-chilena del esquema de Ringuelet (1975) (Fig. 1.8). En principio el sistema es bastante similar, pero hay dos diferencias importantes. Una es la extensión hacia el Oeste de la parte Norte de la Provincia Parano - platense. La otra es que la Provincia Andino – Cuyana ("Sub - andino Cuyana" en su Fig. 10) es considerada parte de la Subregión Austral.

Arratia *et al.* (1983) consideran una Provincia Parano-platense incluida en la Subregión Brasílica, y una Subregión Austral con una Provincia Chilena, una Patagónica y una Andino - Cuyana. La Provincia Parano-platense, a diferencia de la de Ringuelet, incluye todo el Noroeste de la Argentina al Norte de 28°S, aunque piensan que es posible que haya, en altura, una entrada de la Provincia Titicacense del dominio Andino. Arratia & Menu Marque (1984) apoyan este criterio, e incluyen el Oeste de Jujuy y ambas orillas de la parte septentrional del río Grande en la provincia Titicacense. Se basan sobre la presencia de los tricomictéridos *Trichomycterus roigi*, que vive a unos 4300 m s.n.m en la Puna ("Andean plateau") de Jujuy y la de *T. boylei* en la sección superior del río Grande, desde 3520 m s.n.m. en Tres Cruces hasta unos 1000 m s.n.m.

Para estas autoras, la fauna actual de los ríos de Jujuy (el río Grande por debajo de los 2100 m

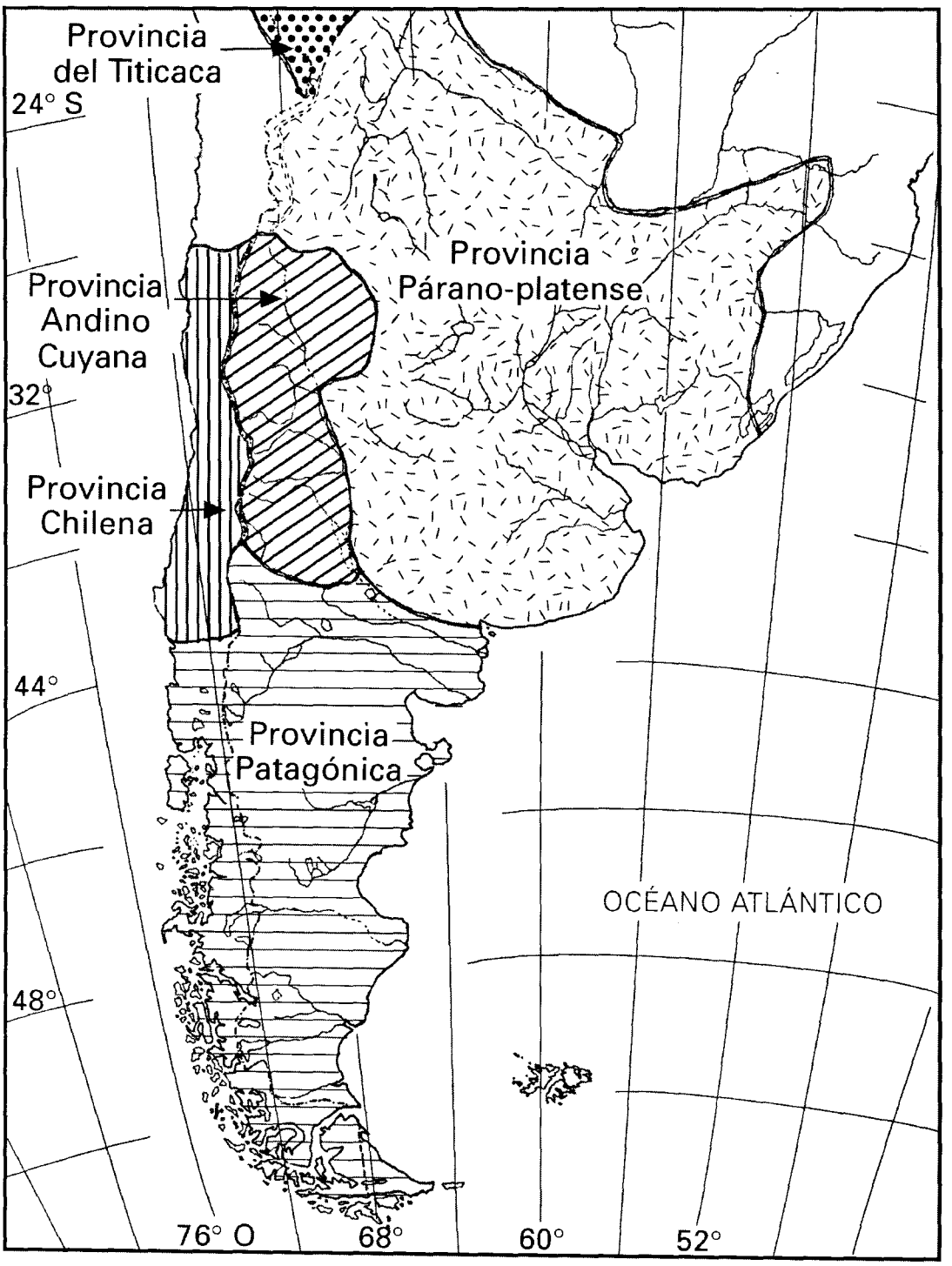


Fig. 1.8. Ictiogeografía de la Argentina según Arratia *et al.* (1983). La Provincia Párano-platense pertenece al Dominio Paranense de la Subregión Brasílica. La Provincia del Titicaca pertenece al Dominio Andino de la misma subregión. Las provincias Andino Cuyana, Patagónica y Chilena corresponden a la Subregión Austral, no dividida en dominios. El Norte de Misiones corresponde a la Provincia Alto Paraná.

s.n.m.), Salta y Catamarca (V) incluye numerosas formas brasílicas y sólo algunas andinas, y hay varias evidencias paleontológicas en el mismo sentido, como la presencia de lepidosirénidos y *Corydoras* en el Terciario de Jujuy (Cockerell, 1925; Fernández *et al.*, 1973) y *Corydoras*, *Aequidens* y *Acaronia* en el Terciario de Salta (Cockerell, 1925; Bardack, 1961; Casciotta & Arratia, 1993).

La cantidad de especies actuales del área y el predominio de characiformes y siluriformes típicos del Dominio Paranense, junto con información paleontológica, paleoclimática, y el clima actual en la zona de mayor diversidad de peces, fundamentarían la inclusión de las provincias políticas mencionadas, excluyendo la zona andina más elevada, en el dominio Paranense.

La incorporación del Este de Catamarca a la provincia Parano-platense está fundamentada (Arratia *et al.* 1983), sobre la presencia de típicos indicadores parano-platenses como *Bryconamericus iheringi, Rhamdia* cf. *quelen, Hoplosternum littorale* y *Hypostomus commersoni.* Al Oeste del límite tradicional del dominio Paranense y desde 28° a 37°S, en la vertiente oriental de los Andes, se extiende la Provincia Andino - Cuyana de la Subregión Austral, que tiene así un alcance meridional mayor que la Provincia Subandino-cuyana de Ringuelet. Desde este límite en el Oeste y desde el río Colorado en el Este, hacia el Sur, se extiende la Provincia Patagónica en la Argentina. En Chile abarca desde el río Toltén hacia Sur. La Provincia Chilena se extiende desde el río Copiapó hasta el río Toltén (es decir de 27°30' a 39°S) (VIII 53).

Arratia *et al.* (1983) indican que la mayoría de los peces de la provincia Parano - platense es típica de ella, y que sólo hay unas pocas formas andinas (tricomictéridos). Las características principales de la provincia Andino - Cuyana serían las cuencas endorreicas y la presencia de especies de peces de distribución geográfica muy restringida, que pueden ser considerados como especies "indicadoras" de la provincia, a saber *Trichomycterus riojanum, T. heterodontum, Silvinichthys mendozensis*, y *Diplomystes cuyanus.* Las especies indicadoras de la provincia Patagónica son las de *Galaxias y Aplochiton, Odontesthes mauleanum, O. wiebrichi* (en Chile), *Diplomystes viedmensis* y *D. mesembrinus, Cheirodon killiani* (en Chile), *Gymnocharacinus bergi, Odontesthes hatcheri* y *Percichthys vinciguerrai.*

Los indicadores de la provincia Chilena son *Nematogenys inermis, Trichomycterus chiltoni, Bullockia maldonadoi, Cheirodon pisciculus, C. galusdae, C. australe, Percilia irwini, Odontesthes (Cauque) mauleanum*, y *O. (C.) brevianalis.* Salvo una cita dudosa de *C. galusdae*, ninguna de estas especies habita en la Argentina.

En el esquema de Géry (1969), muy utilizado por autores extranjeros, la mayor parte del territorio argentino corresponde a las regiones faunísticas "Paranean" y "Patagonian", y una franja centro Oeste y Noroeste a la región "Andean".

No parece haberse examinado la relación entre las ictiofaunas de Argentina y Uruguay, aunque se han citado como limítrofes en Argentina especies de localidades uruguayas del río Uruguay y del Río de la Plata (Ringuelet et al., 1967a, López *et al.* 2003). De la lista disponible de peces del Uruguay (Reichert Lang, 2001), se puede concluir que Uruguay comparte con la Argentina poco más de 140 especies de peces de las algo más de 180 citadas, es decir, la mayoría. Una diferencia importantes es que Uruguay carece de Lepidosireniformes y Beloniformes. Otra es el número de especies de Rivulidae, con 14 especies uruguayas que no se encuentran Argentina (*Austrolebias adloffi, A. affinis, A. cinereus, A. cyaneus, A. gymnoventris, A. luteoflammulatus, A. melanoorus, A. nioni, A. vaz-ferreirai, A. viarius, Megalebias cheradophilus, M. prognathus, M wolterstorffi* y *Cynopoecilus melanotaenia*). Uruguay tiene también algunos cíclidos propios (*Cichlasoma pusillum, Geophagus brasiliensis,* y *Gymnogeophagus labiatus*). En Uruguay hay menos especies de potamotrigónidos, de parodóntidos, y de anostómidos. Hay también menos especies de *Astyanax*, un género que en Argentina se ha enriquecido recientemente con varias especies del Noreste, pero en Uruguay hay varias especies de *Hyphessobrycon* que no se encuentran en Argentina. En Uruguay no se han encontrado pacúes (Myleinae), los tricomictéridos y loricáridos son menos y, naturalmente, no hay diplomístidos.

2. OTROS PATRONES DE DISTRIBUCIÓN DE LOS PECES

> Parece inútil observar que los grandes peces no se encuentran en los parajes poco profundos y que tampoco los hay en todas partes. Por ejemplo, las viejas, las tarariras y otras especies no existen, que yo sepa, en ninguno de los grandes ríos; y como se los encuentra en todos los lagos y en todos los ríos medianos y pequeños, es de creer que han sido creados separadamente en cada paraje.
>
> Félix de Azara, *Viajes por la América meridional.*

En la geografía de los peces de la Argentina, pueden observarse algunos patrones, quizá de naturaleza ecológica, que no han sido necesaria-

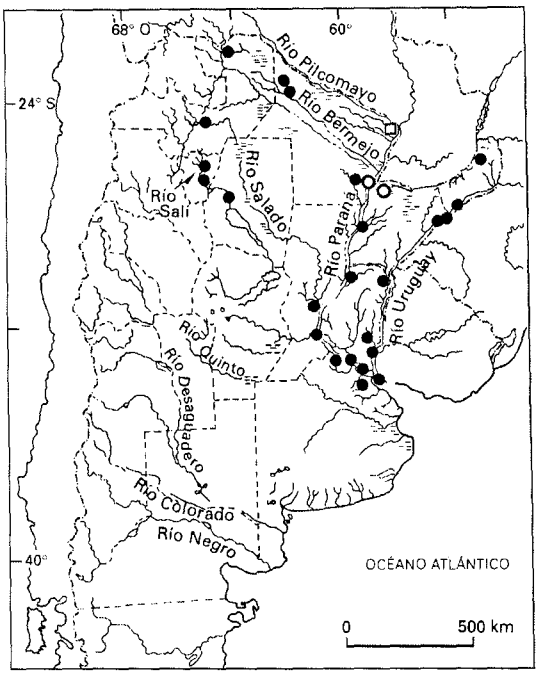


Fig. 2.1. Distribución de especies de bogas del género *Leporinus* (Anostomidae). Círculos negros: *Leporinus obtusidens*, cuadrado blanco: *Leporinus macrocephalus*, círculos blancos: *Leporinus lacustris*. Modificado de Braga (1993).

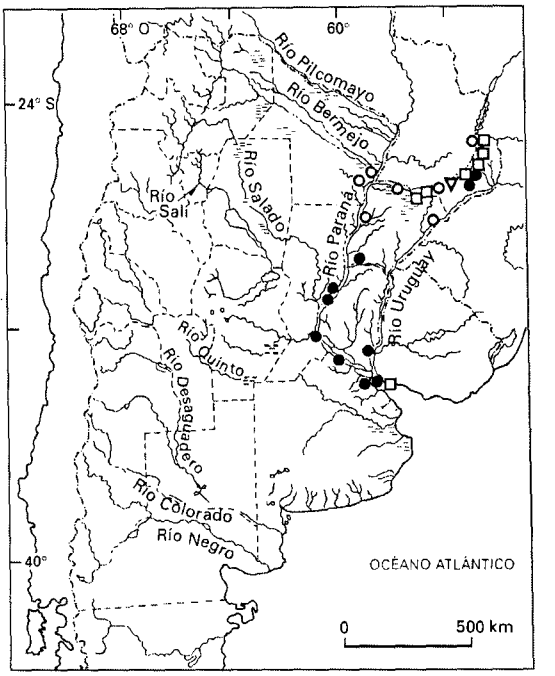


Fig. 2.2. Distribución de bogas de la familia Anostomidae. Círculos negros: *Schizodon platae*, triángulo blanco: *Schizodon nasutus*, cuadrados blancos: *Leporinus acutidens*, círculos blancos: *Leporinus striatus*. Modificado de Braga (1993).

mente recogidos en los esquemas formales. Por ejemplo, en la provincia de Formosa se observa una marcada disminución en el número de especies de Este a Oeste; 79 y 41 especies respectivamente, con 31 en común (Ringuelet *et al.* 1967a; Menni *et al.* 1992; III 15). Estas diferencias se deben en parte a las condiciones hidrológicas actuales, pero quizá también a factores históricos que aun no han sido examinados. La existencia de gradientes de dirección Este - Oeste fue notada por Ringuelet (1961, 1975) y Arratia *et al.* (1983). En particular, la ictiofauna de la Argentina central es mucho más pobre que la del Paraná a la misma latitud (Menni *et al.* 1984; Casciotta *et al.* 1989). Un gradiente latitudinal ha sido observado en la fauna del Oeste de la Argentina, donde el mayor número de especies se observa entre 33° y 34°S en la provincia de Mendoza, con cifras menores al Norte y al Sur (Arratia *et al.* 1983).

Muchas especies tienen un área de distribución de forma triangular, con un lado del triángulo sobre los ríos Paraná – Paraguay o el Uruguay y el vértice opuesto en el Noroeste. Este patrón es muy común entre los peces paranenses, y por lo menos en parte está condicionado por la disposición de los afluentes del Paraná. Ya Ringuelet (1955a) había señalado que los peces "y otras faunas acuáticas, debido a la hidrografía particular de nuestro país, llevan una tendencia manifiesta a la dispersión hacia el Oeste y el Sur a favor de la cuenca del Paraná".

En varias familias hay especies con esta distribución, y otras que se restringen a lugares a lo largo del Paraná o del Paraná – Paraguay. En la Figura 2.1 puede verse que la boga *Leporinus obtusidens* tiene una amplia distribución en la Mesopotamia y en el Noroeste, en tanto *Leporinus macrocephalus* y *L. lacustris* viven solamente a lo largo del Paraná – Paraguay y el Uruguay. La Figura 2.2 muestra especies de dos géneros que sólo se encuentran a lo largo de los grandes ríos del Noreste. La Figura 2.3 muestra los mismos patrones.

Cione & Casciotta (1995), precisando los datos de Berra (1981), señalan que el chafalote *Rhaphiodon vulpinus* (Cynodontidae), no habita los ríos Salado y Dulce (Santiago del Estero), ni el Carcarañá. Las corvinas de agua dulce (Sciaenidae) no viven en estos ríos, y tampoco en el Pilcomayo, el Bermejo, el Salado de la provincia de Buenos Aires, el Colorado ni el Negro.

Los Potamotrygonidae, una familia de rayas con espina caudal, son exclusivamente de agua dulce y endémicos de América del Sur. La familia

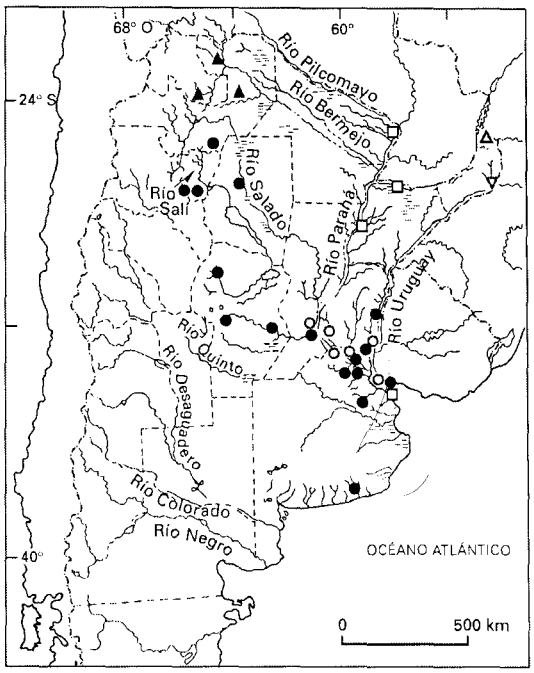


Fig. 2.3. Distribución de especies de dientudos. Cuadrados blancos: *Acestrorhynchus pantaneiro*, círculos blancos: *Oligosarcus oligolepis*, triángulo blanco: *Oligosarcus longirostris*, triángulo blanco invertido: *Oligosarcus brevioris*, triángulos negros: *Oligosarcus bolivianus*, círculos negros: *Oligosarcus jenynsii*. Modificado de Braga (1994).

incluye los géneros *Potamotrygon, Paratrygon* y *Plesiotrygon*, con unas veinte especies, pero en la Argentina sólo se conoce el primero.

Se ha señalado que la ausencia de los potamotrigónidos de los fragmentos orientales de Gondwana, y sus relaciones filogenéticas intergenéricas indican que esta familia evolucionó independientemente en agua dulce. La diferenciación de los Potamotrygonidae habría ocurrido en el Terciario, después de la separación de Africa y América del Sur, y en paralelo con el desarrollo geológico de los Andes y de la cuenca Amazónica (Rosa, 1986). Parece que en la Argentina, las especies de *Potamotrygon* se mantienen a lo largo del eje Paraguay - Paraná y en el Uruguay, pero no se alejan mucho hacia el Oeste del Paraná, aunque hay pocos datos.

Distribución de los dientudos del género *Oligosarcus*

En la Argentina, las especies de *Oligosarcus* muestran distribuciones con los patrones recién comentados (Fig. 2.3). La sección oriental es más rica en especies, y aparentemente también en densidad poblacional. El carácter de la región Neotrópica, donde los hábitats principales son los ríos, más que los lagos, evidencia [o impone] distribuciones con patrones lineales o dendríticos (Vari, 1988).

Todas las especies de este género habitan al sur de la cuenca del Amazonas, y la única relacionada con este río es *Oligosarcus schindleri*, que vive en un tributario boliviano del Madeira. Se reconocen dos grupos de especies, las del "plateau" y las de "tierras bajas" (Menezes, 1988).

Las 10 especies del plateau se encuentran en alturas medianas a elevadas (200 - 1500 m), e incluyen dos "elementos" diferentes. El elemento Andino está constituido por *O. schindleri*, que habita a unos 1500 m en Bolivia, y *O. bolivianus*, de las cabeceras del Bermejo en la Argentina y del Pilcomayo en Tarija, Bolivia, que se encuentra entre 800 y 1000 m. El elemento Centro - oriental incluye 8 especies que se distribuyen principalmente en las tierras altas brasileñas. De ellas, *O. paranensis* se encuentra en el arroyo Urugua-í en Misiones (Azpelicueta *et al.*, 1985) y *O. longirostris* en el Iguazú (III 20). La catarata del Iguazú es considerada como una barrera importante por Menezes (1988). *Oligosarcus. brevioris*, descripta en 1990, habita el arroyo Yabotí - Guazú, afluente del Paraná, y el Yasá, tributario del Uruguay (Braga, 1994) y *Oligosarcus menezesi* (Miquelarena & Protogino, 1996) habita el arroyo Urugua-í por encima de las cataratas.

Oligosarcus jenynsii, *O. hepsetus* y *O. robustus* corresponden al grupo de las tierras bajas. Menezes (1988) sugiere que *O. jenynsi* y *O. robustus*, que se superponen en parte de su distribución, probablemente evolucionaron durante el Terciario tardío, cuando el Paraguay, el Paraná inferior y el Uruguay adquirieron la configuración hidrológica que presentan en la actualidad. *Oligosarcus jenynsi*, como otras formas paranenses, ha sido hallada al Oeste de las Sierras Grandes, y en los ríos Primero, Segundo y Cuarto en Córdoba (Haro *et al.* 1986, 1987), además de las localidades clásicas en Río Tercero y el Sur de la provincia de Buenos Aires. Este dientudo habita tanto ambientes de aguas abiertas como aguas quietas y vegetadas. En su localidad más occidental, en un arroyo de la cuenca del Panaholma, en Córdoba, convive con *Astyanax eigenmanniorum* y con *Trichomycterus corduvense* (Miquelarena & Menni, 1992). Así, la distribución hacia el Oeste de las formas de las tierras bajas es más amplia que lo indicado en Menezes (1988).

Distribución de los Curimatidae

Según Vari (1988), la barrera formada por los masivos rápidos de Sete Quedas explica la particular fauna de curimátidos del Paraná superior, y la ausencia en este sistema de muchas especies encontradas en las partes inferiores de la cuenca y en el cercano río Paraguay.

Vari (1988) también se refiere a las especies endémicas del área de endemismo que denomina "Paraguay", que corresponde aproximadamente al conjunto de las provincias Paraná-Plata y Uruguay de Bonetto (1994). Estas especies se dividen en dos grupos. El primero incluye especies que sólo se encuentran en las cuencas interiores, como *Curimata myersi, Potamorhina squamoralevis, Steindachnerina conspersa, S. brevipinna* y otras. El segundo grupo abarca especies con una distribución más amplia, desde el sistema del río Paraguay a lo largo del Paraná y los ríos costeros, como *Cyphocharax saladensis, C. spilotus* y *C. voga* [*C. voga* es una especie ampliamente distribuida en lagunas y otros ambientes de la Pampasia. Numerosos aspectos de su biología pueden encontrarse bajo el sinónimo *Pseudocurimata gilberti*, por el que fue conocida hasta la revisión de Vari (1992)]. *Cyphocharax voga* se encuentra en los ríos Paraguay y Paraná, en Uruguay y Sur de Brasil, y llega a las lagunas bonaerenses, donde es común, algo más al Sur de lo señalado en Vari (1992).

Los datos de Vari (1992) muestran que *Cyphocharax spilotus* tiene la distribución triangular comentada más arriba, con numerosas localidades en Paraguay y la Mesopotamia Argentina, pero también con localidades hacia el Oeste incluyendo el arroyo Calimayo cerca de Lules en Tucumán. Otras especies no se extienden hacia el Oeste. *Cyphocharax platanus* se distribuye en los ríos Paraguay y Paraná, el Río de la Plata y el Uruguay y algunos de sus afluentes. *Cyphocharax saladensis* se encuentra en el Paraguay, el Alto Paraná y el Paraná medio, y en la frontera uruguaya - brasileña hacia la costa. También ha sido citada del arroyo Villoldo, cerca de Punta Indio (Almirón, 1990). En los dos casos se trata del límite meridional de la especie, y estas presencias pueden considerarse en el contexto ecotonal tratado en IV 22. Los curimátidos de la Argentina han sido revisados por Azpelicueta y Braga (1991).

Distribución de las especies de loricáridos de la subfamilia Ancistrinae

Esta subfamilia de loricáridos, que habita sistemas hidrográficos de la cuenca del Plata, está representada en la Argentina por cuatro géneros con nueve especies (Miquelarena *et al.* 1994). Su distribución responde a un patrón de amplitud muy reducida, sobre todo considerando que el número de especies es relativamente elevado. En la Argentina, los Ancistrinae habitan sólo en la parte oriental del dominio Paranense, y a diferencia de muchas otras especies, no se han extendido hacia el Oeste. Así *Ancistrus cirrhosus* se encuentra en el río Uruguay hacia 28°S, a la altura de Salto Grande y en el NO de la provincia de Buenos Aires. *Megalancistrus aculeatus* habita el río Paraguay y prácticamente todo el Paraná en la Argentina, y el Uruguay inferior, pero aparentemente no el Río de la Plata o el Delta. *Ancistrus piriformis* se conoce del arroyo Urugua-í en Misiones, aparte de la localidad tipo en Paraguay. *Peckoltia vittata* ha sido capturada cerca de la confluencia Paraná - Paraguay. *Ancistrus hoplogenys* no ha sido hallada desde la referencia de Berg (1897) de Entre Ríos. Es difícil entender [para el autor], cómo ninguna de estas especies ha podido encontrar otros ambientes adecuados, sea en el Oeste de Formosa o en el Oeste de Santa Fe. En varios casos se han atribuido endemismos a la existencia de saltos, como los del Acaray (en Paraguay), considerados una barrera para *Ancistrus piriformis*, pero como indicamos, su distribución ha sido ampliada.

Distribución de las especies de loricáridos de la subfamilia Hypoptopomatinae

Esta subfamilia incluye unas sesenta especies de pequeña talla que habitan la vertiente atlántica de América del Sur desde Surinam hasta la provincia de Buenos Aires. En la Argentina sólo se han hallado cuatro especies (Aquino, 1997) (Fig. 2.4), que, como es usual en la subfamilia, habitan márgenes vegetados de cursos de agua poco profundos, de fondo arenoso o rocoso y con corriente rápida, pero también ambientes lénticos vegetados. *Hypoptopoma inexpectata* y *Microlepidogaster maculipinnis* muestran un patrón de distribución restringido, como el comentado para los Ancistrinae. *Hypoptopoma inexpectata* se encuentra en el río Paraguay, el Alto Paraná, el Paraná medio y el inferior; es decir en el Oeste de la Mesopotamia. *Microlepidogaster maculipinnis* ocupa los mismos tramos, pero también se halla en el río Uruguay y en la provincia de Buenos Aires sobre el Río de la Plata.

Otocinclus flexilis habita el Paraná medio, el río Uruguay, aguas interiores de Corrientes y Entre Ríos y el NE de la provincia de Buenos Aires hasta el Salado. La otra especie, *Otocinclus vittatus*, es más interesante. Por una parte, habita el río Paraguay, el Alto Paraná y el Paraná medio, y llega al Sur hasta el arroyo El Pescado (IV 28) al Sur de

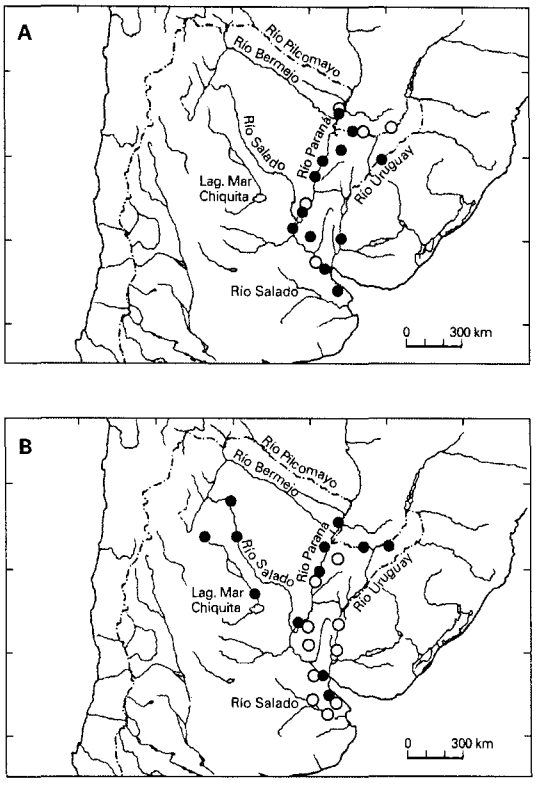


Fig. 2.4. Distribución de las especies de loricáridos de la subfamilia Hypoptopomatinae. A, distribución geográfica en la Argentina de *Hypoptopoma inexpectata* (círculos abiertos) y *Microlepidogaster maculipinnis* (círculos cerrados). B, distribución geográfica en la Argentina de *Otocinclus flexilis* (círculos abiertos) y *Otocinclus vittatus* (círculos cerrados). Modificado de Aquino (1997).

La Plata. Por otra, habita en la cuenca del Juramento en Santiago del Estero y Salta y en la cuenca del Salí en Tucumán, que es endorreica. Aunque es normal que muchos peces paranenses se extiendan hasta el Noroeste de la Argentina en Salta y Jujuy, las condiciones en que habitan estas poblaciones de *O. vittatus* son bastante diferentes de las que toleran las del eje potámico del Paraná o de la llanura pampeana.

Estas dos especies de *Otocinclus* componen el grupo hermano del resto del género, que se distribuye ampliamente al Norte y al Noreste, fuera de la Argentina (Schaefer, 1997).

Distribución meridional de *Synbranchus marmoratus*

Las anguilas del género *Synbranchus* se encuentran en cuencas separadas en ambas vertientes de los Andes (Rosen & Greenwood, 1976). En el pasado (Pleistoceno tardío) *S. marmoratus* llegaba a la altura de Necochea, y ha sido hallada más al Norte en sitios indígenas del Holoceno (Cione & Tonni, 1981).

La anguila criolla (Fig. 4.29) es posiblemente el pez de distribución más amplia de América del Sur. En la Argentina habita en las cuencas de los ríos Paraguay y Paraná, en la del Bermejo en Salta, en Cachi en Salta, en el Iberá, en el río Uruguay, en la cuenca del Salado de Buenos Aires y en el Río de la Plata (Ringuelet *et al.* 1967b) y hacia el Oeste hasta San Juan (V 49).

En ocasión de citar la presencia de la anguila criolla en el arroyo Las Flores, un afluente del Malacara, a 38°50'S 56°30'O, en el Sur de la provincia de Buenos Aires, Cione & Barla (1997) sugieren que *S. marmoratus* se habría originado antes del Mioceno medio, época en que los Andes devinieron una barrera importante, y proveen una discusión de la distribución de esta especie, incluyendo varios escenarios posibles que explicarían su presencia en el débilmente aislado arroyo Malacara.

El arroyo está situado al Sur de las Sierras Septentrionales, formadas por rocas precámbricas y paleozoicas tempranas, afectadas por el tectonismo del Cenozoico tardío. Estas sierras separan el arroyo Malacara de los situados al Norte, pero las cabeceras pueden entrar en contacto.

El primer escenario de Cione & Barla (1997) implica que la anguila habitaba el área antes del levantamiento de las Sierras Septentrionales, y habría sido eliminada de la pampasia meridional por las glaciaciones. Sin embargo, la especie sobrevive a inviernos fríos (10°C de temperatura del aire y heladas) en los arroyos Quiñihual, Las Tunas y Catriel, al Norte de las Sierras Australes (Gallardo, 1970) (IV 30).

El segundo considera la posibilidad de que la anguila haya entrado al área a través de cuencas que en el presente están sumergidas en la plataforma, que es muy ancha en esta latitud.

El tercero considera que inundaciones que pusieran en contacto cuencas a ambos lados de las Sierras Septentrionales funcionarían como vías de poblamiento, aunque acontecimientos de esta magnitud no se han registrado en la actualidad.

Pensamos que el cuarto, dispersión marina, no es sostenible, y el quinto, introducción humana, es dudoso.

Cione & Barla (1997) sostienen que la más parsimoniosa es la primera, que es apoyada por los registros pleistocenos del valle del río Quequén, y que la influencia de las inundaciones puede ser importante.

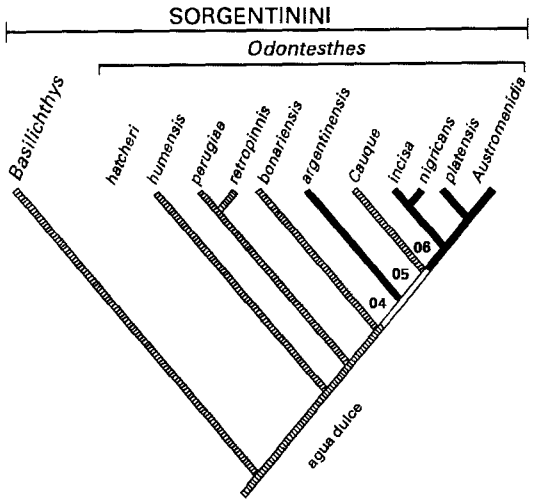


Fig. 2.5. Filogenia de los pejerreyes de la tribu Sorgentininae, mostrando las especies marinas y de agua dulce. La vida en agua dulce sería una condición derivada para la tribu, pero plesiomórfica para las especies de *Odontesthes*. El rayado indica grupos de agua dulce, el negro de marinas, y el blanco ambigüedad. Los nodos 04, 05 y 06 indican reversiones. Según Dyer (1998), en Lucena *et al.* (1998). Con autorización de los Editores.

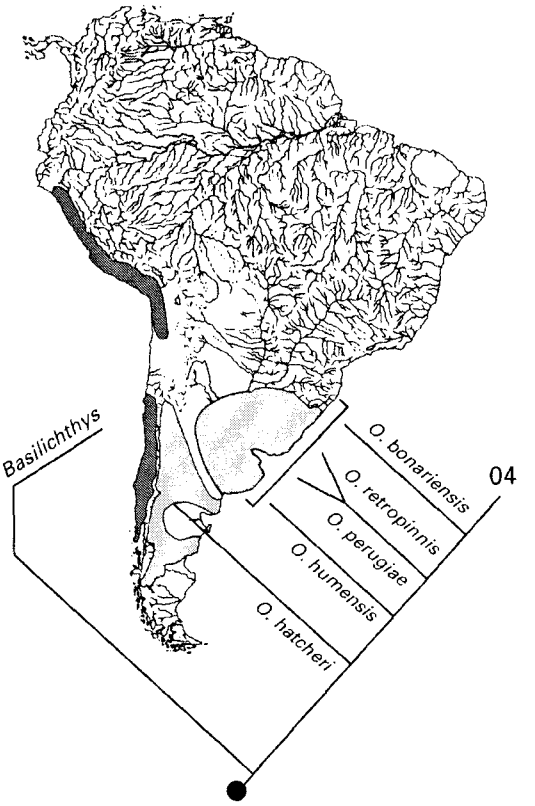


Fig. 2.6. Distribución de las especies de agua dulce de *Odontesthes* indicando el cladograma de relaciones entre especies y el grupo hermano (*Basilichthys* de Chile). 04 corresponde al nodo de la figura anterior. Según Dyer (1998), en Lucena *et al.* (1998). Con autorización de los Editores.

Distribución de los pejerreyes del género *Odontesthes*

Los pejerreyes son uno de los grupos de peces más populares de la Argentina. Hay varias especies marinas y de agua dulce que son bien conocidas. Todas son de interés para la pesca deportiva, y algunas para la comercial, incluyendo la pesca furtiva. López *et al.* (1991) han compilado trabajos sobre este grupo.

La popularidad del conjunto se basa especialmente en el pejerrey de Buenos Aires, *Odontesthes bonariensis*, que se cultiva desde principios de siglo, y que ha sido introducido en muchísimos ambientes de la Argentina y exportado a Chile, Japón y Italia donde ha prosperado cómodamente (Ringuelet, 1943; Grosman, 1995). Las tres especies de agua dulce y las cinco marinas que habitan la Argentina (Dyer, 1997), pertenecen al género *Odontesthes*, lo mismo que otras dos especies uruguayas de agua dulce. En Chile hay especies de *Odontesthes* y de *Basilichthys*.

El conocimiento de la filogenia de los pejerreyes de la tribu Sorgentinini (familia Atherinopsidae), a la que pertenece *Odontesthes*, ha llevado a una hipótesis biogeográfica original (Dyer, 1998). La primera consideración es que los sorgentininos son tanto de agua dulce como marinos, lo que plantea cuál es el ambiente ancestral. La filogenia muestra que las especies primitivas de la tribu son de agua dulce, y las marinas derivadas (Fig. 2.5).

La distribución de las especies argentinas de agua dulce es consistente con el esquema zoogeográfico de Ringuelet - Arratia tratado más arriba. *Odontesthes hatcheri*, el pejerrey patagónico (VI 61), habita en las provincias Patagónica y Andino-cuyana. *Odontesthes bonariensis, O. perugiai* (del Río de la Plata) y las especies uruguayas, en la provincia Paranoplatense (Fig. 2.6). El acontecimiento vicariante responsable de esta división sería, según Dyer (1998), la transgresión marina que formó el Mar Paranense o una rama meridional del Mar de Tethys.

Distribución de los peces del Norte de Tucumán

Butí (1988) estudió la distribución y ecología de los peces del departamento de Trancas, un área

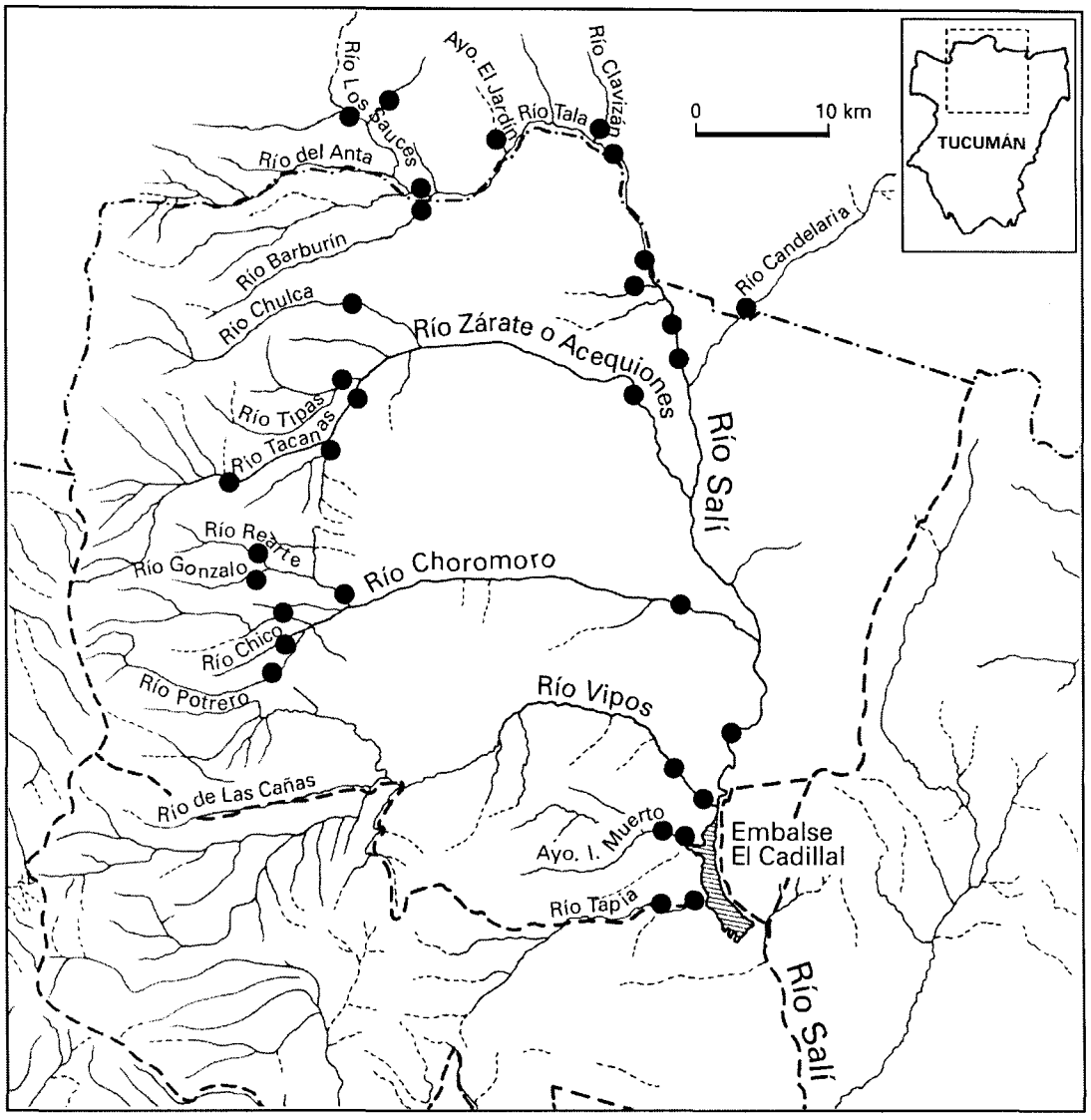


Fig. 2.7. Localidades de la cuenca del río Salí muestreadas por Butí (1988) en el Norte de la provincia de Tucumán. En las figuras 2.8 a 2.12 se detalla la distribución de las especies halladas en estas localidades.

de 2930 km^2 en el Norte de Tucumán. Datos sobre los peces de diversas localidades y parte de los datos ambientales han sido publicados (Butí & Miquelarena, 1995).

El trabajo original (Butí, 1988) provee datos de distribución muy detallados para el área (Fig. 2.7), excluyendo el curso principal del Salí. El examen de sus mapas sugiere la existencia de por lo menos los siguientes patrones de distribución local:

Especies limitadas al río Tala o a alguno de sus tributarios, al Norte de la confluencia con el Candelaria (Fig. 2.8):

Cnesterodon decemmaculatus
Cichlasoma dimerus
Synbranchus marmoratus
Eigenmannia virescens
Hoplias m. malabaricus
Cheirodon interruptus
Astyanax abramis
Prochilodus scrofa

Especies que se encuentran en los ríos Tala y Vipos (Fig. 2.9):

Pimelodus albicans
Pimelodella laticeps

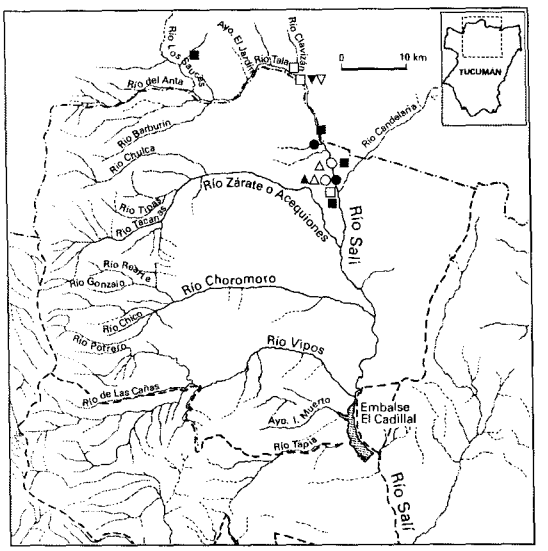


Fig. 2.8. Especies del Norte de Tucumán, de distribución limitada al río Tala, al Norte de la confluencia con el Candelaria. *Cichlasoma dimerus* (círculos abiertos), *Cnesterodon decemmaculatus* (círculos cerrados), *Synbranchus marmoratus* (triángulos abiertos), *Eigenmannia virescens* (triángulos cerrados), *Hoplias m. malabaricus* (cuadrados abiertos), *Cheirodon interruptus* (cuadrados cerrados), *Astyanax abramis* (triángulos invertidos abiertos) y *Prochilodus scrofa* (triángulos invertidos cerrados). Modificado de Butí (1988).

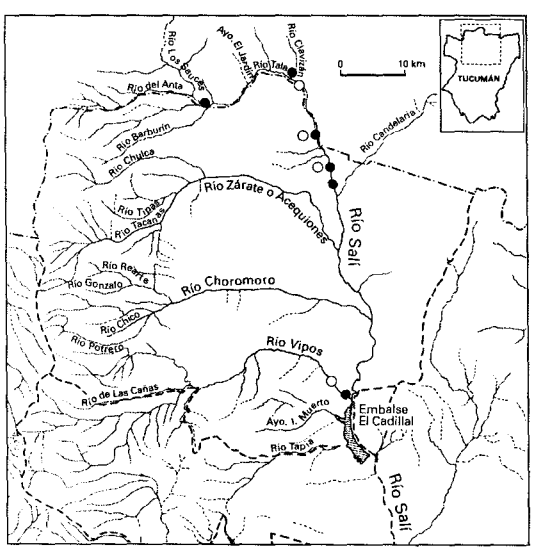


Fig. 2.9. Especies del Norte de Tucumán, que se encuentran en los ríos Tala y Vipos. *Pimelodus albicans* (círculos abiertos), *Pimelodella laticeps* (círculos cerrados). Modificado de Butí (1988).

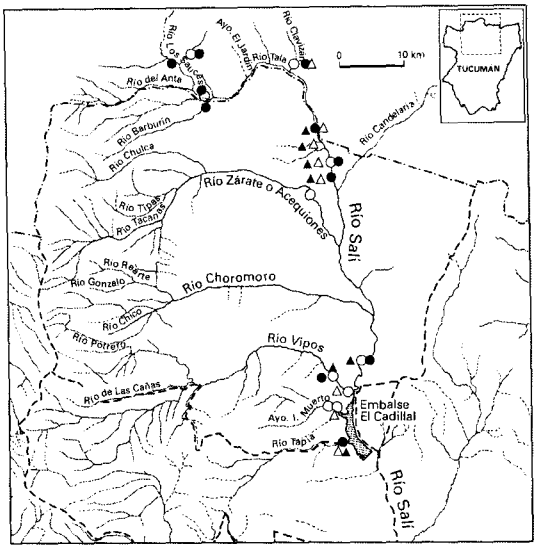


Fig. 2.10. Especies que se encuentran en el río Tala y tributarios, y en el curso del Salí y tributarios en las inmediaciones del dique El Cadillal. *Jenynsia cf. multidentata* (Patrón B y localidades en común con Patrón A) (círculos abiertos), *Bryconamericus iheringi* (círculos cerrados), *Astyanax eigenmanniorum* (triángulos abiertos), *Astyanax bimaculatus* (triángulos cerrados). Modificado de Butí (1988).

Especies que se encuentran en el curso del Tala y tributarios, en el curso del Salí cerca del dique El Cadillal, y otros ríos en áreas cercanas (Fig. 2.10):

Astyanax eigenmanniorum
Astyanax bimaculatus paraguayensis
Jenynsia cf. *lineata* (Patrón B)
Bryconamericus iheringi

Especies de amplia distribución, que se encuentran en el río Salí y en la parte baja de los tributarios de segundo orden (Fig. 2.11):

Jenynsia cf. *lineata* Patrón A
Heptapterus mustelinus
Rineloricaria phoxocephala
Hypostomus cordovae

Otras especies muestran distribuciones más particulares. *Trichomycterus corduvense* se encuentra en el río Tala y sus tributarios, cerca de la desembocadura de varios afluentes del Salí y en las partes bajas y altas de los tributarios de segundo orden. Una especie de *Characidium* se encuentra en el río Tala y algunos de sus tributarios, y en tributarios del Salí. *Acrobrycon tarijae* fue hallada solamente en el río Rearte, cerca de la confluencia con el Choromoro, y *Odontostilbe microcephala* en

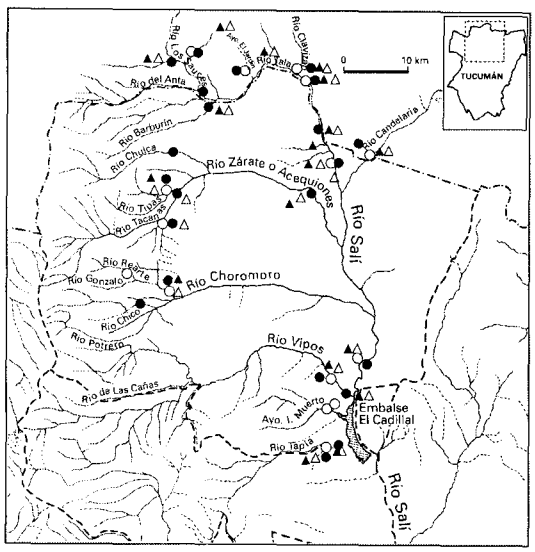


Fig. 2.11. Especies de amplia distribución en la mayor parte de la cuenca del río Salí, incluyendo la parte baja de los tributarios de segundo orden. *Jenynsia* cf. *multidentata* (Patrón A) (círculos abiertos), *Heptapterus mustelinus* (círculos cerrados), *Rineloricaria phoxocephala* (triángulos abiertos), *Hypostomus cordovae* (triángulos cerrados). Modificado de Butí (1988).

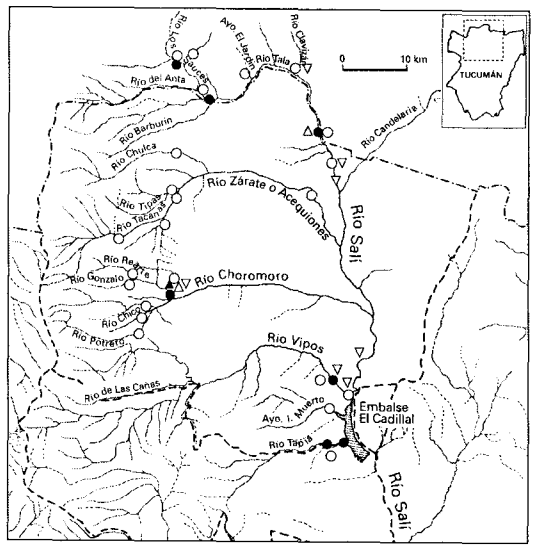


Fig. 2.12. Distribución de *Trichomycterus corduvense* (círculos abiertos) en gran parte de la cuenca del río Salí, incluyendo las partes altas de los tributarios de segundo orden; *Characidium* sp. (círculos cerrados), *Odontostilbe microcephala* (triángulos abiertos), *Acrobrycon tarijae* (triángulo cerrado), *Oligosarcus jenynsii* (triángulos invertidos abiertos). Modificado de Butí (1988).

este lugar y en el río Tala. *Oligosarcus jenynsii* fue capturada en el río Tala, en el Salí y tributarios cerca de El Cadillal y también al Oeste en la parte baja del río Reartes. (Fig. 2.12).

3. PATRONES DE DISTRIBUCIÓN Y QUÍMICA DEL AGUA

> ... tomar en cuenta factores abióticos del medio ... representa desde Humboldt, el corazón del pensamiento ecológico.
> Pascal Acot, *Historia de la Ecología*

A diferencia del agua de mar, que tiene una composición relativamente uniforme, las aguas continentales, "de volumen pequeño y sometidas a influencias divergentes, muestran un amplio espectro en su composición química, que se refleja también en la distribución de especies y grupos de organismos" (Margalef, 1991).

En las áreas de inundación del Amazonas, la diferenciación entre ríos de aguas blancas, claras y negras se remonta a Wallace. En la Argentina, Ringuelet y colaboradores (1967b) clasificaron las lagunas pampásicas basándose en la química del agua (IV 22). Su esquema ha alcanzado una difusión parcial, pero ofrece un marco adecuado para la consideración de las características del agua en la Argentina, donde los rangos de salinidad y la composición suelen diferir de los de otras regiones del mundo (Ringuelet *et al.*, 1967b; Golterman, 1975; Margalef, 1977).

Algunas características fisicoquímicas del agua son relativamente fáciles de medir, y han sido usadas para la evaluación de ambientes acuáticos y sus faunas, en las lagunas pampásicas (Ringuelet *et al.* (1967b), en el Amazonas (*e.g.* Geisler *et al.*, 1975), en el Paraná (Bonetto & Lancelle, 1981), en las sierras de Córdoba (Menni *et al.* (1984) y en otras varias áreas de la Argentina (Menni *et al.* (1996).

Hasta hace relativamente poco tiempo, algunos autores consideraban que la influencia de la composición iónica del agua sobre la presencia de los peces y su conducta, era difícil de evaluar (Hynes, 1970; Whitton, 1975; Goulding, 1993). Según Stevenson *et al.* (1974), los arroyos templados, "debido a que fluyen sobre sustratos variados, tienden a estar bien equilibrados químicamente y bien oxigenados. Por lo tanto es difícil encontrar correlaciones marcadas entre los factores químicos y los patrones de distribución de los peces, excepto en condiciones extremas". En cambio, Moyle (1956), había sostenido que "con frecuencia se encuentran elevadas correlaciones entre los patrones de distribución de los peces y la producción, y los

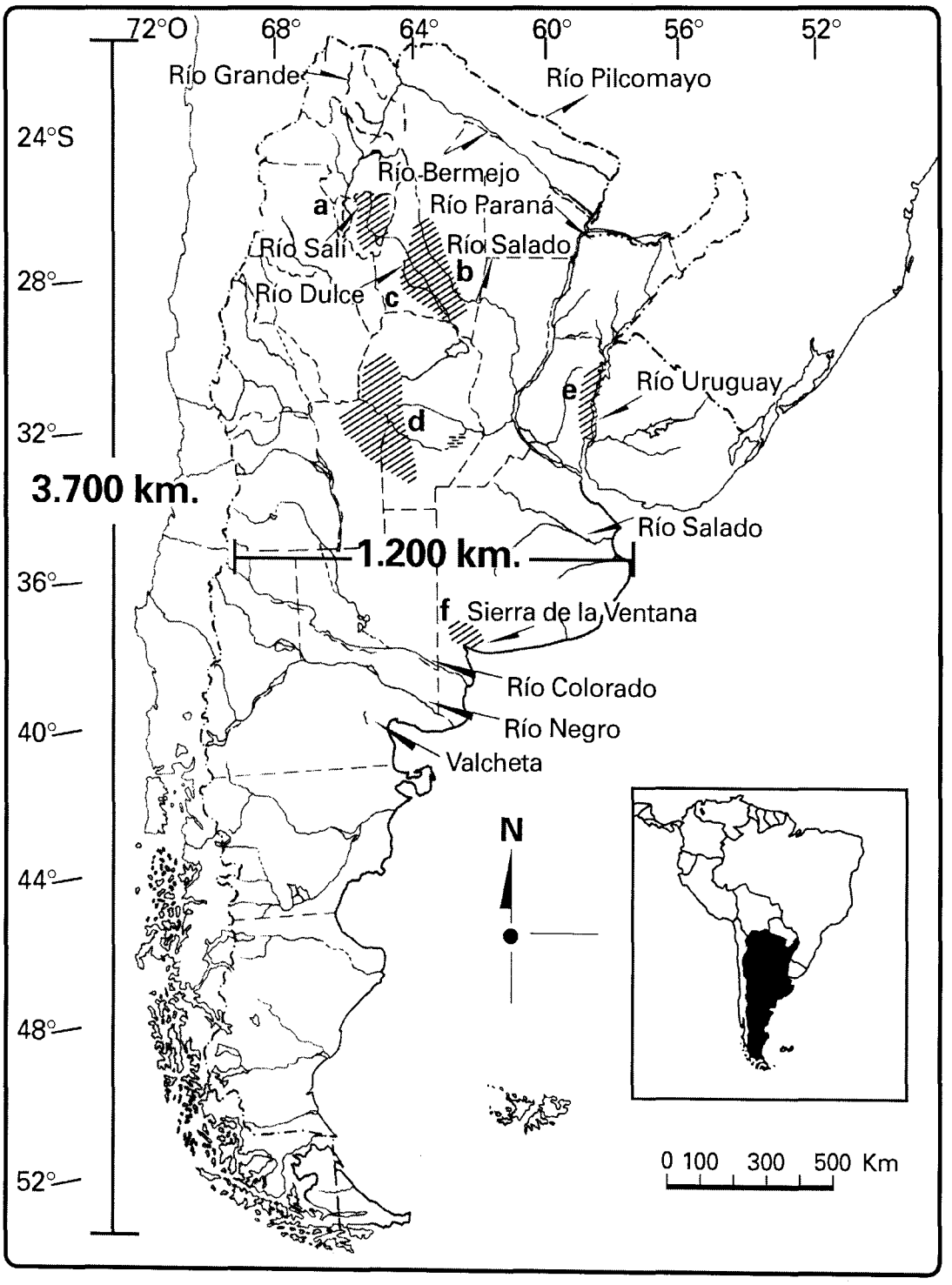


Fig. 3.1 Areas de la Argentina en las que se estudió la relación entre los peces y la química del agua. a, ambientes de la cuenca del río Salí; b, ambientes de la cuenca del Salado; c, ambientes de la cuenca del río Dulce; d, cuencas endorreicas en áreas serranas de Córdoba; e, arroyos tributarios del río Uruguay; f, arroyos de Sierra de la Ventana. Según Menni *et al.* (1996). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

Tabla 3.1. Valores máximos de las variables de la química del agua tolerados por 34 especies de peces. AM, BM y CM: grupos de especies derivados de un análisis de agrupamientos (ver texto). M: tipo morfológico, C= comprimido, S= subcilíndrico, D= deprimido. COND: conductividad (μS cm^{-1}). STD: sólidos totales disueltos (y los iones, en mg l^{-1}). t: temperatura del agua (°C). Razones calculadas sobre meq l^{-1}. Según Menni *et al.* (1996). Con autorización de Kluwer Academic Publishers.

Especies	M	COND	STD	t	pH	$CO_3^=$	CO_3H^-	Cl^-	$SO_4^=$	Na^+	K^+	Ca^{++}	Mg^{++}	Mg/Ca	Mg+Ca/ Na+K
AM															
A. eigenmanniorum	C	2944	2019,6	25,5	7,8	0,0	499,7	432,2	835,5	693,0	27,5	164,3	60,5	0,90	2,90
C. stenopterus	C	2944	2019,6	—	7,8	0,0	499,7	432,2	835,5	693,0	27,5	164,3	60,5	0,65	1,80
H. m. malabaricus	S	2944	2019,6	—	7,8	0,0	499,7	432,2	835,5	693,0	27,5	164,3	60,5	0,65	2,08
S. spilopleura	C	2944	2019,6	—	7,8	0,0	499,7	432,2	835,5	693,0	27,5	164,3	60,5	0,60	0,43
C. i. interruptus	C	3419	2077,3	22,0	8,9	21,7	499,7	846,2	835,5	800,0	27,5	164,3	60,5	0,65	2,30
O. jenynsi	C	2944	2019,6	22,0	8,8	21,7	499,7	432,2	835,5	693,0	27,5	164,3	60,5	0,65	4,27
A. b. bimaculatus	C	3419	2077,3	22,0	8,8	21,7	499,7	846,2	835,5	800,0	27,5	164,3	60,5	1,43	4,27
A. f. fasciatus	C	3419	2077,3	20,5	7,9	0,0	499,7	846,2	835,5	800,0	27,5	164,3	60,5	1,43	4,27
BM															
C. decemmaculatus	S	532	486,0	24,0	8,0	0,0	290,9	54,5	87,2	100,0	9,5	50,9	15,9	0,79	2,36
T. corduvense	D	1766	1402,0	31,0	9,6	48,9	542,1	130,5	164,0	291,0	20,6	102,8	34,4	2,12	2,47
C. voga	C	284	237,0	—	7,6	0,0	171,6	3,1	5,0	28,7	4,3	30,7	10,1	0,67	1,80
H. anisitsi	C	206	181,0	—	7,6	0,0	138,7	0,3	5,0	28,7	3,7	17,5	7,0	0,67	1,70
P. doriai	C	284	237,0	—	7,6	0,0	171,6	3,1	5,0	28,7	4,3	30,7	10,1	0,79	2,36
A. rubropinnis	C	206	181,0	—	7,6	0,0	138,7	0,3	5,0	28,7	3,6	17,5	7,0	0,65	1,08
P. clarias maculatus	D	206	181,0	—	7,6	0,0	138,7	0,3	5,0	28,7	3,6	17,5	7,0	0,65	1,08
I. westermanni	D	206	181,0	—	7,6	0,0	138,7	0,3	5,0	28,7	3,6	17,5	7,0	0,65	1,08
C. paleatus	D	350	312,0	20,0	8,1	0,0	230,5	9,6	11,0	37,3	5,3	50,9	15,9	0,65	2,18
P. laticeps	D	350	312,0	20,0	8,1	0,0	230,5	8,7	11,0	37,3	5,3	50,9	15,9	0,54	2,18
J. l. lineata	S	3419	2077,3	28,5	9,6	48,9	542,1	846,2	622,7	800,0	19,0	142,3	48,0	1,03	2,30
C. portalegrense	C	350	312,0	—	7,0	0,0	230,5	8,7	11,0	37,3	5,3	50,9	15,9	0,51	2,18
J. rachowi	S	350	312,0	—	7,0	0,0	230,5	8,7	11,0	37,3	5,3	50,9	15,9	0,51	2,18
D. terofali	C	44	47,0	—	7,0	0,0	26,8	0,3	3,0	4,0	3,7	6,6	2,6	0,64	2,08
H. meridionalis	C	71	57,0	—	6,6	0,0	19,5	0,0	5,0	3,3	4,3	6,6	3,2	0,79	2,36
H. luetkeni	C	158	148,0	—	6,8	0,0	94,9	0,3	5,0	16,7	3,2	16,4	3,8	0,38	1,40
CM															
B. ihering	C	1122	909,0	28,5	9,5	39,1	380,7	68,3	131,0	240,0	20,6	157,7	38,3	0,90	4,27
H. mustelinus	D	830	909,0	21,5	8,6	26,5	291,8	19,1	121,0	56,7	4,7	157,7	38,3	0,61	5,59
T. alterum	D	830	909,0	21,5	8,6	26,5	291,8	19,1	121,0	56,7	4,7	157,7	39,3	0,61	5,59
C. f. fasciatum	S	830	909,0	22,0	8,8	21,7	291,8	55,3	121,0	56,7	4,7	157,7	38,3	0,40	4,27
A. tarijae	C	830	909,0	20,5	8,8	0,0	291,8	15,3	121,0	56,7	4,7	157,7	38,3	0,40	4,27
O. microcephala	C	830	909,0	20,5	8,4	4,8	291,8	15,3	121,0	56,7	4,7	157,7	38,3	0,40	4,27
P. albicans	D	830	909,0	20,5	7,9	0,0	291,8	15,3	121,0	56,7	4,7	157,7	38,3	0,40	4,27
H. cordovae	D	830	909,0	25,5	8,9	24,5	291,8	55,3	121,0	98,3	5,6	157,7	38,3	0,50	4,27
J. l. alternimaculata	S	1200	1059,0	25,5	8,6	14,5	291,8	153,6	138,0	160,0	6,8	157,7	38,3	0,48	4,27
T. spegazzinii	D	1200	1059,0	25,5	8,6	14,5	139,8	153,6	138,0	160,0	6,8	125,5	36,5	0,48	4,00

patrones de la química del agua expresados como pH, concentración de nutrientes o alguna medida del total de sales disueltas inorgánicas y orgánicas, como la salinidad, sólidos totales disueltos, conductividad o alcalinidad", y esto es lo que se acepta en el presente.

Ringuelet ha señalado que "La mera presencia y la prosperidad de poblaciones estables y de comunidades de seres vivos está regida, de modo muy estricto, por las condiciones químicas del agua, que afectan positiva o negativamente a los estadios adultos de plantas y animales, a la intensidad de sus funciones normales, así como a sus estados de desarrollo".

Según Roberts (1972), las características del agua de la cuenca del río Negro en Brasil, tienen una influencia profunda en la determinación de la distribución y abundancia de los animales. En particular, en Brasil, *Corydoras macropterus* y *Mimagoniates lateralis* están asociadas con aguas negras, y *Corydoras barbatus* con aguas claras (Weitzman *et al.*, 1988), y la distribución limitada de una especie de *Curimata* en el río Negro depende de su preferencia por aguas ácidas (Vari, 1988). La química del agua de ambientes habitados por especies de *Austrolebias* puede verse en Taberner (1979) y Taberner *et al.* (1975).

Los valores publicados de química del agua de Sudamérica, y también las medias mundiales (Golterman, 1975; Berner y Berner, 1987), son bastante más bajos que los de muchas zonas de Argentina. Se ha observado sin embargo, que en general, las medias continentales disponibles no proveen el rango natural de variación, porque son dominadas por medidas tomadas cerca de las desembocaduras de grandes ríos (Allan, 1995).

Aunque la composición química del agua de muchas cuencas es conocida, los valores globales no pueden ser relacionados a priori con la presencia o ausencia de peces, dada su movilidad y la variedad de hábitats que ocupan. Es conveniente tomar las muestras de agua para análisis químico, inmediatamente antes de la pesca.

Tabla 3.2. Distribución geográfica de 34 especies de peces de 6 cuencas. Las especies están listadas según el agrupamiento basado sobre valores máximos de variables de la química del agua (Tabla 3.1). Las cuencas están ordenadas aproximadamente de Noroeste a Sureste. +=citado en la literatura, x=presente con datos químicos disponibles, xx=presente sólo en esa cuenca y con datos químicos disponibles. Modificado de Menni *et al.* (1996). Con autorización de Kluwer Academic Publishers.

Especies	Río Salí	Río Salado	Río Dulce	Cuencas endorreicas de Córdoba	Río Uruguay	Arroyos de Sierra de la Ventana
Grupo AM						
A. eigenmanniorum		x	+	x	x	
C. stenopterus		x	+	+	x	
H. m. malabaricus		x			+	
S. spilopleura		x			x	
C. i. interruptus	x	x		x	x	x
O. jenynsi	x	x		x	x	
A. b. bimaculatus	x	x	x			
A. f. fasciatus	x	x	x	+	x	
Grupo BM						
C. decemmaculatus	x	x	x	x	x	+
T. corduvense	x			x		
C. voga				+	x	
H. anisitsi					x	
P. doriai					x	
A. rubropinnis			+		x	
P. c. maculatus	+		+		x	
I. westermani					x	
C. paleatus	x			+	x	x
P. laticeps	x			+	x	x
J.l. lineata	x	x	+	x		x
C. portalegrense	x	+	+			
J. rachowi	x					
D. terofali					x	
H. meridionalis					x	
H. luetkeni					x	
Grupo CM						
B. iheringi	x			x	x	x
H. mustelinus	x		+		x	
T. alterum	xx					
C. f. fasciatum	x				+	
A. tarijae	xx					
O. microcephala	xx					
P. albicans	x		+		+	
H. cordovae	x			x		
J. l. alternimaculata	xx					
T. spegazzinii	xx					

Menni *et al.* (1996) investigaron las relaciones entre la química del agua y la presencia, distribución, fisiología y morfología de los peces de la Argentina. Consideraron 34 especies de 12 familias, que corresponden a cerca de 10% del total de los peces de agua dulce del país, obtenidas en 54 ambientes situados entre Trancas (Tucumán) (26°15'S) y Sierra de la Ventana (Buenos Aires) (38°30'S) (Fig. 3.1). Estos ambientes corresponden a 5 áreas: ambientes relacionados con el río Salí en Tucumán, con el Salado y el Dulce en Santiago del Estero, ambientes de zonas serranas de Córdoba occiden-

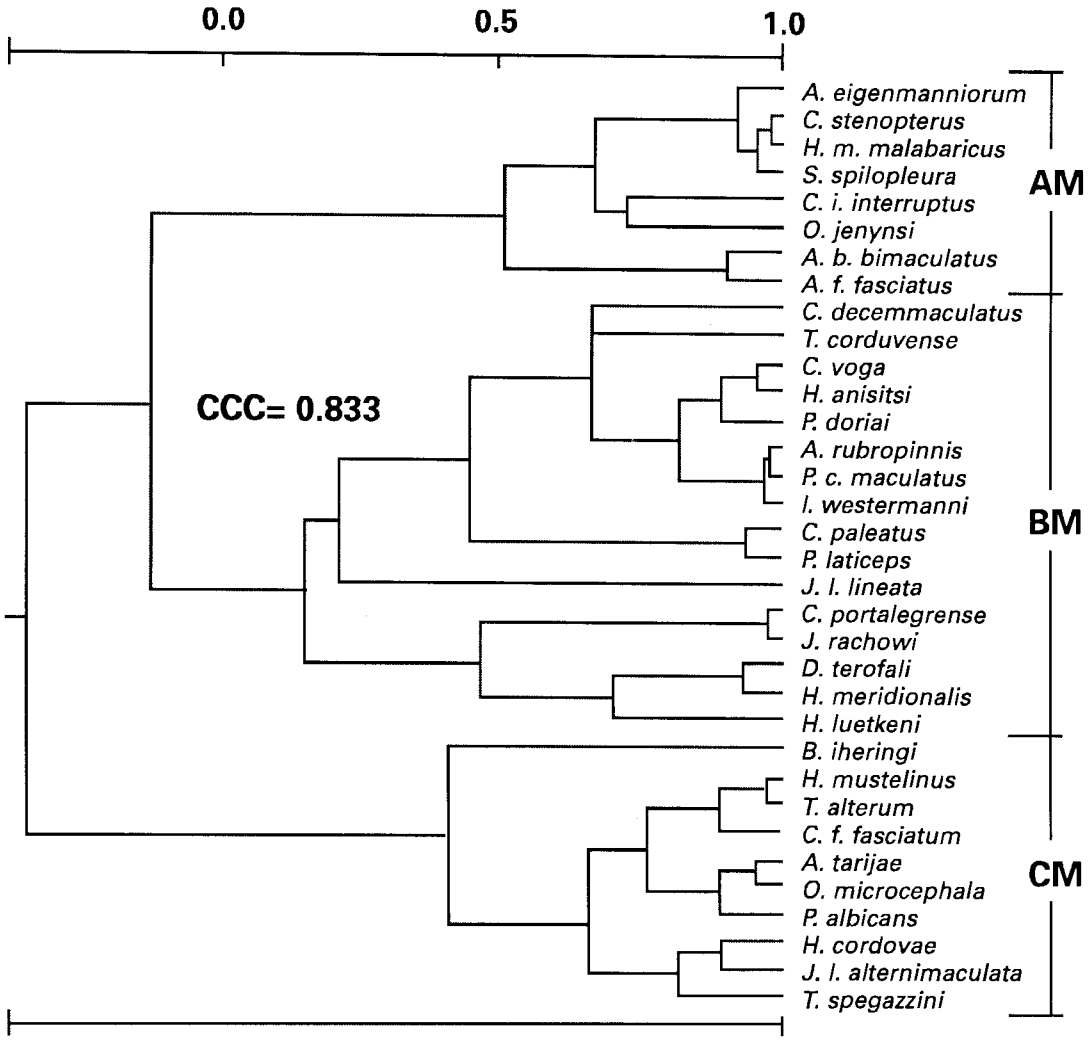


Fig. 3.2. Fenograma de correlación (UPGMA) de 34 especies de peces basado en los valores máximos de las variables físico-químicas del agua. CCC= coeficiente de correlación cofenética. Véase el texto para las designaciones de los grupos. Según Menni *et al.* (1996). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

tal, arroyos tributarios del río Uruguay, y arroyos serranos en Sierra de la Ventana.

Consideraron 14 características físicas y químicas incluyendo conductividad, sólidos totales disueltos, temperatura, pH, $CO_3^=$, CO_3H^-, Cl^-, $SO_4^=$, Ca^{++}, K^+, Mg^{++}, Na^+, y las relaciones Mg/Ca y Mg+Ca/Na+K, y prepararon 3 matrices básicas de datos con los valores medios, mínimos y máximos de las variables para cada especie de pez (Tabla 3.1). A partir de las matrices se calcularon coeficientes de correlación y se aplicaron análisis de agrupamientos y de componentes principales. De estos análisis resultaron 3 grupos de especies que se repiten con consistentemente, aunque no exactamente, usando valores medios, máximos y mínimos de las variables.

Los grupos de especies obtenidos por análisis de agrupamientos y de componentes principales fueron congruentes, y pueden ser considerados como asociaciones reales en el sentido de Margalef (1977). La composición de estas asociaciones, permite una mejor comprensión de la manera en que las comunidades de peces están organizadas en áreas subtropicales y templadas de la Argentina, correspondientes al dominio Paranense.

Las relaciones entre los peces y la química del agua derivadas de este trabajo, pueden considerarse en tres contextos: geográfico, fisiológico y morfológico, de los que aquí trataremos los dos primeros. Se usan como ejemplo los datos de la matriz basada en valores máximos de las varia-

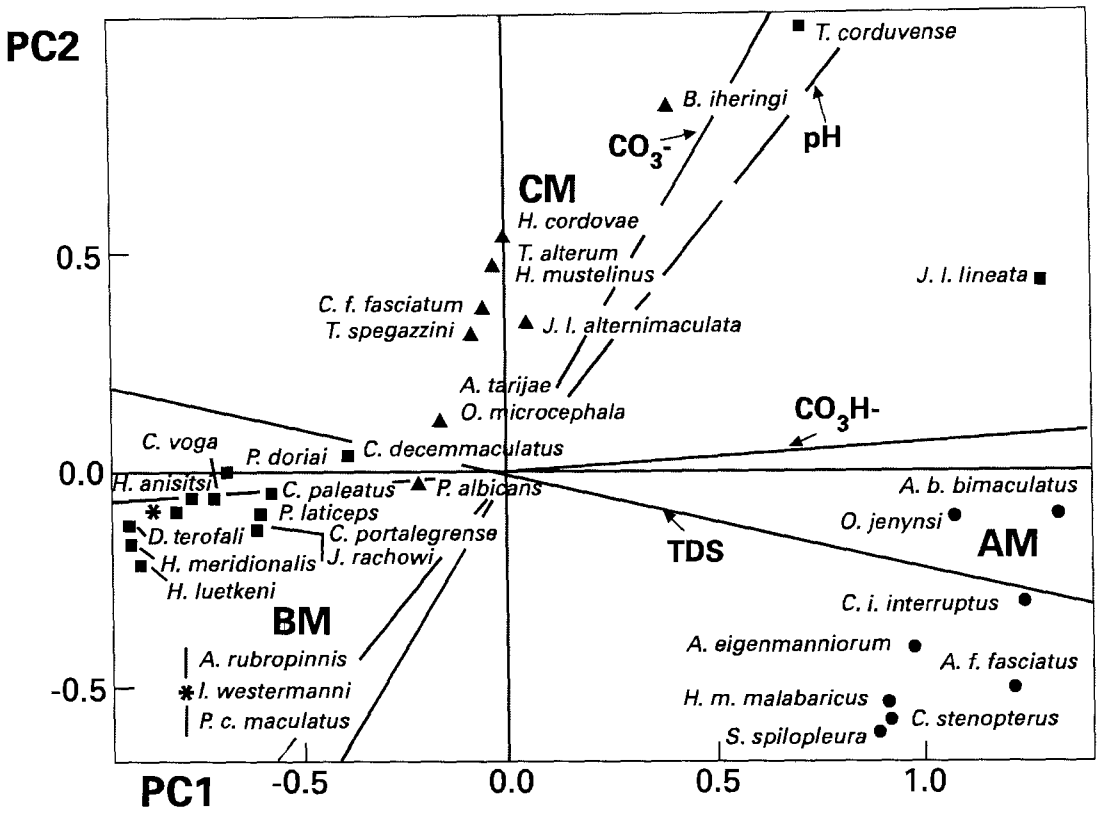


Fig. 3.3. Análisis de Componentes Principales. Gráfico de los Componentes Principales 1 y 2, mostrando la posición relativa de 34 especies de peces. Se usaron los valores máximos de cada variable. Se muestran las rectas de regresión de 4 variables (carbonatos, pH, bicarbonatos y sólidos totales disueltos). Los grupos AM, BM y CM son los de la Fig. 3.2. Según Menni *et al.* (1996). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

bles fisicoquímicas, pero los resultados originales están basados también en las matrices de valores medios y mínimos.

La relación entre las características químicas del agua y la distribución de los peces significa, en este caso, la congruencia entre la distribución de grupos de especies y la composición del agua en que fueron colectadas. En la Tabla 3.2 las cuencas están ordenadas de NO a SE, y las especies están agrupadas sobre la base de los valores máximos de las variables (Figuras 3.2 y 3.3).

Todas las especies del grupo AM (Fig. 3.2) se encontraron en el río Salado de Santiago del Estero, y varias especies en diversas cuencas, pero en Sierra de la Ventana el grupo sólo está representado por *Cheirodon interruptus*.

El grupo BM está representado en el río Uruguay por 75% de las especies del grupo y en el Salí por 50%, pero la mayoría no se encontraron en el Salado.

Todas las especies del grupo CM habitan el Salí, la mitad sólo en este río, y ninguna el Salado.

En resumen, las especies se agrupan de manera definida según la química del agua de las cuencas. El grupo AM tiene 100% de presencia en el río Salado, el BM 75% de presencia en arroyos tributarios del Uruguay, y el CM 100% de presencia en el Salí (Tabla 3.2). En este río hay algunas especies, como *Hypostomus cordovae*, que habitan exclusivamente esta cuenca o otras cuencas del NO de la Argentina, pero en general no al Sur o al Este. Estas especies faltan en el Salado. *Trichomycterus alterum* habita el Salí en localidades del Este, a baja altura s.n.m., y en localidades al Oeste y Noroeste de esta cuenca (Miquelarena *et al.*, 1990). *Jenynsia alternimaculata* también está restringida al noroeste de la Argentina y Bolivia. *Trichomycterus spegazzinii* también tiene una distribución restringida en el Norte de la Argentina (Ringuelet *et al.*, 1967a; Ringuelet, 1975; Arratia *et al.*, 1983; Menni *et al.*, 1992).

La fauna de peces de Córdoba, especialmente en el Oeste de la provincia, está compuesta por especies compartidas por varias cuencas, y en ge-

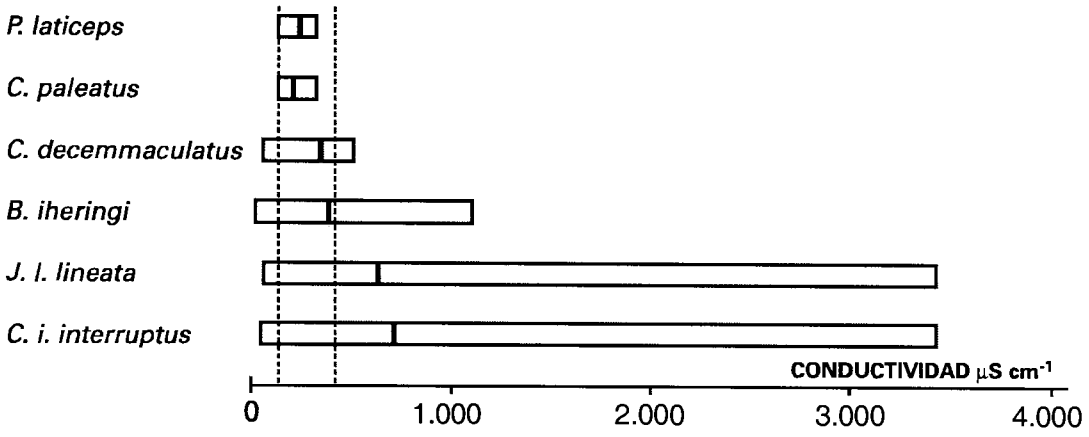


Fig. 3.4. Rangos de conductividad tolerados por peces de Sierra de la Ventana. Para cada especie se da el valor medio (barras verticales). Las líneas punteadas indican el rango de conductividad de ambientes de la Sierra. Según Menni *et al.* (1996). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

neral son de los grupos AM y BM. Es similar a las faunas del Salado y el Uruguay. Con relación al Paraná y al Uruguay, la ictiofauna de Córdoba está empobrecida y carece de endemitas.

La combinación de especies de Sierra de la Ventana (Menni *et al.*, 1988), en la que tampoco hay formas endémicas, indica que en esta zona viven juntas especies pertenecientes a grupos diferentes en cuanto a la química del agua. Es decir, que en cada grupo hay especies que tienen una tolerancia mayor que el resto y pueden tener una distribución más amplia en áreas marginales de características extremas (Fig. 3.4).

Menni *et al.* (1996) consideran que las especies que en Ventana resisten condiciones "duras" del medio en el sentido de Wootton (1991), en particular bajas temperaturas (Gómez, 1996), son especies paranenses con gran resistencia a factores ecológicos particulares del área, como un clima frío, pocos sólidos totales disueltos y baja productividad; de hecho es un área en que se crían salmones. Los peces de Ventana son un subgrupo de peces paranenses empobrecido por factores ecológicos, o al menos mantenido por éstos en su composición actual.

Las especies del río Salí pertenecen, en términos de la química del agua, al grupo CM. Las condiciones generales en esta zona son complejas (relieve marcado, cuencas endorreicas), y parecerían haber provisto más oportunidades para la aparición de formas endémicas.

Las diferencias en la química del agua entre diferentes cuencas, y las consistentes diferencias entre sus faunas de peces, junto con la consideración del clima, estado trófico y complejidad hidrográfica (Casciotta *et al.*, 1989; Menni *et al.*, 1988; Miquelarena *et al.*, 1990) proveen algunos elementos para comprender y explicar los patrones de distribución observados por Mac Donagh (1934), Ringuelet (1975), Arratia *et al.* (1983) y Menni *et al.* (1984, 1988).

Las características del agua han sido utilizadas por Gómez & Ferriz (1998), para proponer una hipótesis sobre la dominancia casi absoluta del pejerrey *Odontesthes bonariensis* en las lagunas pampásicas, bajo ciertas condiciones ambientales. Las capturas más elevadas de pejerrey se observan en agua con una conductividad de 2468 µS cm^{-1} (Baigún & Delfino, 1994). Como el aumento de salinidad elimina muchas especies, la diversidad disminuye. Esto es consistente con el modelo de Freyre (1976b), que establece que la captura de pejerrey por unidad de esfuerzo es inversamente proporcional a la diversidad específica de peces en el ambiente (que es lo que consideramos aquí), y directamente proporcional al rendimiento calórico del plancton. Entre las especies pampásicas, el pejerrey ocupa el segundo lugar en resistencia a la salinidad, con una salinidad letal de 32 g l^{-1}, después de *Jenynsia* cf. *multidentata* (35 g l^{-1}), y seguido por *Cichlasoma facetum* (18,4 g l^{-1}), *Cnesterodon decemmaculatus* (16,9 g l^{-1}) y *Pimelodella laticeps* (14,1 g l^{-1}).

Como se verá en IV 22, la salinidad de las lagunas bonaerenses es muy variable (Ringuelet, 1972; Ringuelet *et al.*, 1967b). En 1962, con 100 g l^{-1}, la laguna de Chasicó no tenía peces (IV 30), pero en 1968 y 1973 Menni *et al.* (1988) hallaron *J.* cf. *multidentata*, y ahora hay pejerrey con 22,9 g l^{-1}. También hay pejerrey

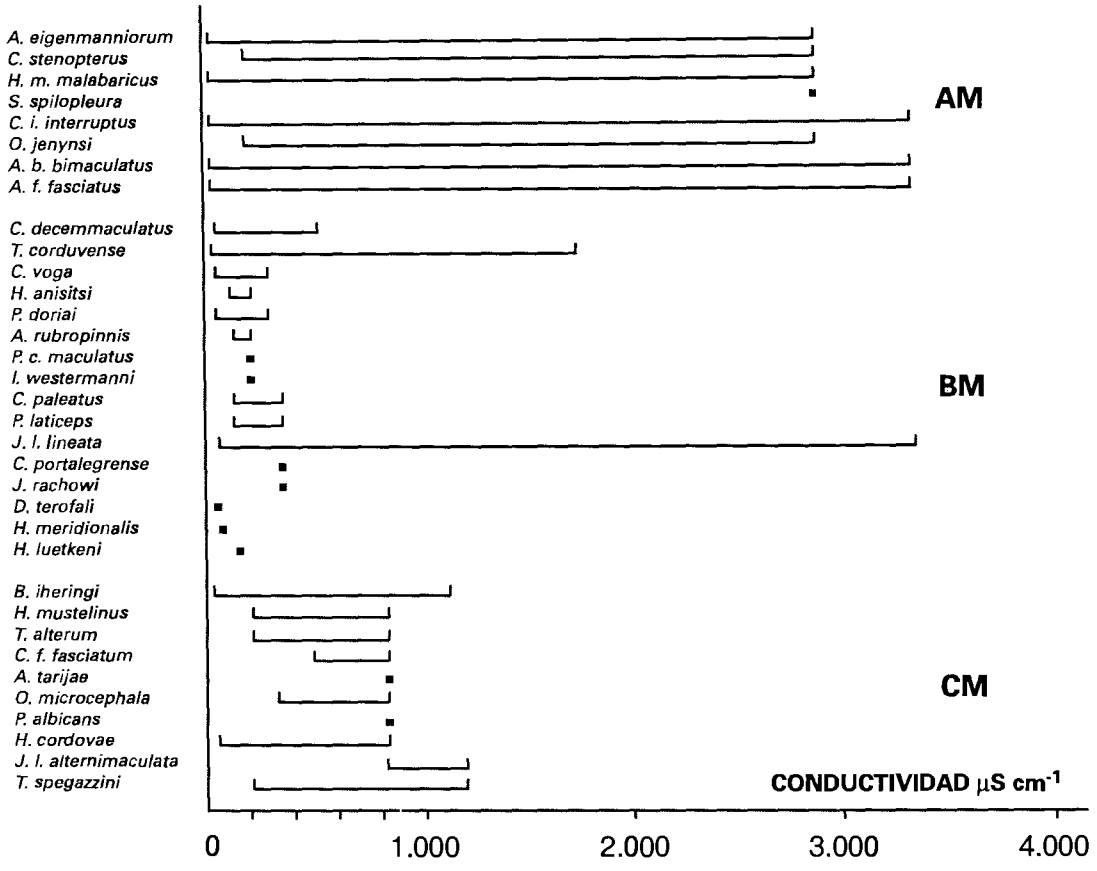


Fig. 3.5. Rangos de conductividad tolerados por 34 especies de peces. El orden de las especies sigue el del fenograma basado en valores máximos (Fig. 3.2). Según Menni *et al.* (1996). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

en la laguna Mar Chiquita de Córdoba con 20,3 g l^{-1}, y en 7 lagunas del Oeste de la Pampa (Gilbert *et al.*, 1996) con 20,3 g l^{-1}, junto con *J.* cf. *multidentata*. Gómez & Férriz (1998), sugieren que en un contexto de salinización progresiva, la eliminación de otras especies deja a disposición del pejerrey y de *J.* cf. *multidentata* todos los recursos tróficos de cada ambiente. Esto explicaría las altas biomasas de pejerrey que se encuentran ocasionalmente.

El contexto ecofisiológico

Factores letales y limitantes han sido estudiados en varias especies argentinas. Se dispone de información sobre la resistencia al frío de *Pimelodus clarias, P. albicans* y *Hoplias m. malabaricus* (Dioni & Reartes, 1975), y sobre las respuestas de *Jenynsia* cf. *multidentata* (sub *J. lineata*) al incremento de salinidad (Thörmalen de Gil, 1949; Soriano Señorans & Orsi, 1960; Gluzman de Pascar, 1968). Gómez (1996), provee una evaluación de la resistencia de ocho especies a la salinidad y al frío, a lo largo de un gradiente geográfico (IV 22). También han sido tratadas las temperaturas letales de *Gymnocharacinus bergi* (Ortubay *et al.*, 1997; VIII 64), los niveles letales de pH en el pejerrey bonaerense (Gómez, 1998) y la toxicidad del zinc en *Cnesterodon decemmaculatus* del Paraná y el Río de la Plata (Gómez *et al.*, 1998). La tolerancia de *Pimelodus maculatus* y del sábalo a condiciones críticas de oxígeno puede verse en Parma de Croux (1989, 1995).

Menni *et al.* (1996) obtuvieron para 24 especies, los rangos de tolerancia para 12 factores (iones), y dos relaciones entre iones. El análisis muestra que las especies se agrupan de acuerdo a su tolerancia. En la Figura 3.5 se proveen los rangos de conductividad (o datos puntuales) para 34 especies, que muestran que las especies del grupo AM tienen los rangos más amplios.

Tabla 3.3. Rangos de tolerancia de especies que toleran al menos un máximo o un mínimo absoluto (M o m) de variables de la química del agua. COND: conductividad (μScm^{-1}). STD: sólidos totales disueltos (y iones, en $mg.l^{-1}$). t: temperatura (°C). Razones calculadas sobre meq l^{-1}. Según Menni *et al.* (1996). Con autorización de Kluwer Academic Publishers.

Especies		COND	STD	t	pH	CO^2_3	CO_3H^-	Cl^-	$SO_4^=$	Na^+	K^+	Ca^{++}	Mg^{++}	Mg/Ca	Mg+Ca/ Na+K
A. b. bimaculatus	M	3419	2077,3	—	—	—	—	846,2	835,4	800,0	27,5	164,3	60,5	—	—
	m	30	46,0	—	—	0,0	—	—	—	2,6	—	4,2	—	—	—
A. f. fasciatus	M	3419	2077,3	—	—	—	—	846,2	835,4	800,0	27,5	164,3	60,5	—	—
	m	30	46,0	—	—	0,0	—	—	—	2,6	—	4,2	—	—	—
A. eigenmanniorum	M	—	—	—	—	—	—	—	—	—	27,5	164,3	60,5	—	—
	m	—	—	10,2	6,6	0,0	—	—	—	—	0,4	—	0,0	0,00	0,26
J. l. lineata	M	3419	2077,3	—	9,6	48,9	542,1	846,2	835,4	800,0	—	—	—	—	—
	m	—	—	10,2	—	0,0	—	—	—	—	—	—	0,0	0,00	—
C. i. interruptus	M	3419	2077,3	—	—	—	—	846,2	—	800,0	27,5	164,3	60,5	—	—
	m	—	—	10,2	—	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
B. ihering	M	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	m	30	46,0	10,2	—	0,0	—	—	—	2,6	0,4	4,2	0,0	0,00	0,26
T. corduvense	M	—	—	31,0	9,6	48,9	542,1	—	—	—	—	—	—	2,12	—
	m	—	—	10,2	—	0,0	—	0,0	—	—	—	—	—	—	0,26
C. stenopterus	M	—	—	—	—	—	—	—	835,4	—	27,5	164,3	60,5	—	—
	m	—	—	—	—	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
H. m. malabaricus	M	—	—	—	—	—	—	—	835,4	—	27,5	164,3	60,5	—	—
	m	—	—	—	—	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
S. spilopleura	M	—	—	—	—	—	—	—	835,4	—	27,5	164,3	60,5	—	—
	m	—	—	—	—	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
O. jenynsi	M	—	—	—	—	—	—	—	835,4	—	27,5	164,3	60,5	—	—
	m	—	—	—	—	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
C. decemmaculatus	M	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	m	—	—	—	6,6	0,0	19,5	0,0	—	—	—	—	—	—	—
C. voga	M	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	m	—	—	—	6,6	0,0	19,5	0,0	—	—	—	—	—	—	—
P. doriai	M	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	m	—	—	—	6,6	0,0	19,5	0,0	—	—	—	—	—	—	—
H. meridionalis	M	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	m	—	—	—	6,6	0,0	19,5	0,0	—	—	—	—	—	—	—
H. cordovae	M	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	m	—	—	—	—	0,0	—	—	0,0	—	0,4	—	—	—	—
H. mustelinus	M	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,59
	m	—	—	—	—	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—
T. alterum	M	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	5,59
	m	—	—	—	—	0,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Puede considerarse que si una especie tolera valores extremos de más factores que otra, es más tolerante, o más eurioica. Las especies incluidas en la Tabla 3.3 toleran al menos un valor máximo o mínimo (todas las especies estudiadas toleran un mínimo absoluto 0,0 mg l^{-1} de CO_3Ca).

Astyanax bimaculatus y *A. fasciatus* son las especies que toleran el mayor número de valores máximos (8) y mínimos (5), que son los mismos para ambas. La magnitud del rango de conductividad, sólidos totales disueltos, Na^+ y Ca^{++} corresponden en todos los casos a máximos o mínimos absolutos. De acuerdo a sus tolerancias, las especies aparecen asociadas cuando se consideran ambos tipos de valores.

Jenynsia cf. *multidentata* tolera 7 máximos y 4 mínimos, sólo en un caso el mismo factor ($CO_3^=$). Mientras todas las especies toleran el mínimo para este factor, *J.* cf. *multidentata* y *Trichomycterus corduvense* alcanzan el máximo absoluto. *Astyanax eigenmanniorum* tolera 4 máximos y 7 mínimos, que son los mismos en dos casos (K^+ y Mg^{++}). *Trichomycterus corduvense* tolera 5 máximos y 4 mínimos, que son los mismos en dos casos (temperatura y $CO_3^=$). En el arroyo India Muerta, de la cuenca del Salí, en Tucumán, tolera (aunque muy ocasionalmente) una conductividad de 23.869 $\mu S\ cm^{-1}$, 4,5 g l^{-1} de Na^+ y 799,60 mg l^{-1} de K^+ (Butí, 1998). La temperatura más alta observada para esta especie en el campo, es mayor que la obtenida como letal en laboratorio en especies chilenas del género (23°C; Arratia, 1983).

Estas cinco especies son las más euritópicas entre las tratadas en el trabajo comentado, conclusión apoyada por otras fuentes. Es sabido que *Jenynsia* cf. *multidentata* tiene una distribución geográfica y ecológica amplísima, y como se mencionó, su eurihalinindad ha sido demostrada experimentalmente. En comparación con otras especies del género, *Trichomycterus corduvense* tiene una distribución relativamente amplia (Ringuelet, 1975 y Menni *et al.*, 1984). El género

Astyanax es rico en especies y de taxonomía compleja; por ejemplo, *Astyanax fasciatus* es muy euritópica, y se supone que se distribuye desde la Argentina hasta Estados Unidos, y tiene una forma cavernícola; probablemente sea un complejo de especies. En general, estos datos apoyan la opinión de Pianka (1982), de que las especies que tienen rangos de tolerancia más amplios para más factores, tienen mayores probabilidades de tener una distribución más extensa.

Otras especies toleran valores absolutos máximos y mínimos de diferentes variables. *Cheirodon interruptus* tolera 8 máximos y 2 mínimos, y *Bryconamericus iheringi* 10 mínimos pero ningún valor máximo.

Hypostomus cordovae tolera valores mínimos de 3 variables (K^+, $SO_4^=$ y $CO_3^=$), y es la única especie que tolera ese mínimo de $SO_4^=$. *Heptapterus mustelinus* y *Trichomycterus alterum* toleran valores máximos de la relación Mg+Ca/Na+K, lo que coincide con una característica de la cuenca del Salí (Miquelarena *et al.*, 1990).

Bryconamericus iheringi, que tolera 10 valores mínimos pero ningún máximo, es común en lagunas bonaerenses y arroyos de montaña con escasos sólidos disueltos, pero no en el río Salado, donde en cambio se encuentra *Cheirodon interruptus*, que tolera 8 máximos y 2 mínimos.

Las diferentes tolerancias a los factores estudiados son una medida de la posición de las especies en un eje euritopía-estenotopía. La Tabla 3.3 muestra 18 especies que toleran valores absolutos mínimos o máximos de más de un factor, ordenadas de acuerdo al número decreciente de factores. Gómez (1988) propuso dos secuencias de especies de la provincia de Buenos Aires, basadas sobre su resistencia a la salinidad y al frío. Cuatro de estas especies (*Jenynsia* cf. *multidentata*, *Serrasalmus spilopleura*, *Cnesterodon decemmaculatus* y *Cyphocharax voga*) aparecen en el mismo orden en el eje propuesto en Menni *et al.* (1996). Datos de Dioni & Reartes (1975) indican que la tararira (posición 9 en Menni *et al.*, 1996), que llega bastante más al Sur, es más resistente al frío que *Pimelodus maculatus* o *P. albicans*, que no aparecen con valores extremos y son más septentrionales.

Cinco especies brasílicas llegan al río Colorado (Almirón *et al.*, 1997): *Astyanax eigenmanniorum*, *Jenynsia multidentata*, *Cheirodon interruptus*, *Oligosarcus jenynsi*, y *Odontesthes bonariensis*. Las cuatro primeras ocupan respectivamente las posiciones 3, 4, 5 y 11 en la escala de euritopía de Menni *et al.* (1996). Considerando los mismos parámetros, el pejerrey es tan euritópico como *Astyanax bimaculatus* (posición 1).

El análisis precedente muestra que hay una correlación entre química del agua, tipos de ambiente, distribución, y la historia de faunas particulares. Aunque las características iónicas seguramente no son la única causa de diferencias en los agrupamientos de especies, su incidencia en la organización de las comunidades no puede ser ignorada.

4. DIVERSIDAD MORFOLÓGICA

> ... Natural selection also leads to divergence of character; for more living beings can be supported on the same area the more they diverge in structure, habits and constitution ...
>
> Charles Darwin, *On the Origin of Species* ...

> If two divergent taxa can be shown to have evolved similar solutions for the same problem in different regions, we can gain a measure of confidence in our inferences of adaptive functions and that at some level, a set of universal rules exists for the structuring of natural communities.
>
> Kirk O. Winemiller, *Ecomorphology of freshwater fishes.*

> Today we think of the diversity of form and function largely as a dynamic between the demands of ecology and the potential of phylogenetic history.
>
> Kevin Padian, *Form versus function: the evolution of a dialectic.*

La idea de una generalización que comprenda las características biológicas más definidas u obvias de un organismo, tiene su desarrollo más estructurado en los tipos biológicos de la botánica (Raunkiaer, 1934). La ventaja de su aplicación a las plantas, está especialmente en la comodidad y economía con que permiten describir los organismos comprendidos en una comunidad. No es de extrañar que de este contexto, el concepto de tipo biológico haya pasado fácilmente a la ecología bentónica, donde las comunidades, como en la tierra, se estructuran principalmente sobre un plano, y donde la movilidad de los organismos es relativamente pobre.

En el caso de los peces es un concepto que no se ha desarrollado, y que tiene un alcance más bien didáctico e introductorio, aunque ya Rioja (1941) observó que no podría aplicarse un mismo tipo morfológico a todos los peces. La caracterización, especialmente de los peces marinos, en litorales, neríticos, demersales, bentónicos y otros tipos, está basada en una obvia consideración de tipos biológicos, entendidos como una descripción resumida de características morfológicas, de comportamiento y otras, que están en relación con el tipo general de ambiente que los organismos ocupan o frecuentan. También corresponde a la parte descriptiva

Tabla 4.1. Tipos ecológicos de peces de ríos de Córdoba. Modificada de Haro *et al.* (1987).

Peces de fondo	
Loricariformes	
	Corydoras paleatus
	Hypostomus cordovae
Frecuentadores de fondo	
	Heptapterus mustelinus
	Pimelodus albicans
	Pimelodella laticeps
	Rhamdia quelen
Peces de aguas quietas y vegetadas	
Pequeños animalívoros	
	Cheirodon interruptus
	Astyanax cordovae
	A. eigenmanniorum
	Bryconamericus iheringi
	Oligosarcus jenynsi
Omnívoros - herbívoros	
	Parodon suborbitale
Otros	
	Jenynsia cf. *multidentata*
	Cnesterodon decemmaculatus
	Gambusia affinis
	Cichlasoma facetum
Peces estenotermos de aguas frias	
	Trichomycterus sp.
Peces de respiración aérea	
	Synbranchus marmoratus
	Hoplias malabaricus

de lo que se denomina "tipo de historia de vida" (*life-history style*). Una estrategia de vida es el conjunto de caracteres moldeados por la selección natural, que permiten a un organismo solucionar un problema ecológico. Toda historia de vida está compuesta de un gran número de variables biológicas, de manera que el número potencial de patrones de historias de vida es enorme (Gruber, 1990).

Muchos aspectos del nicho ecológico de un pez pueden inferirse con alguna seguridad del examen de características morfológicas (Gatz, 1979a,b, Compagno, 1990; Winemiller, 1991, 1992).

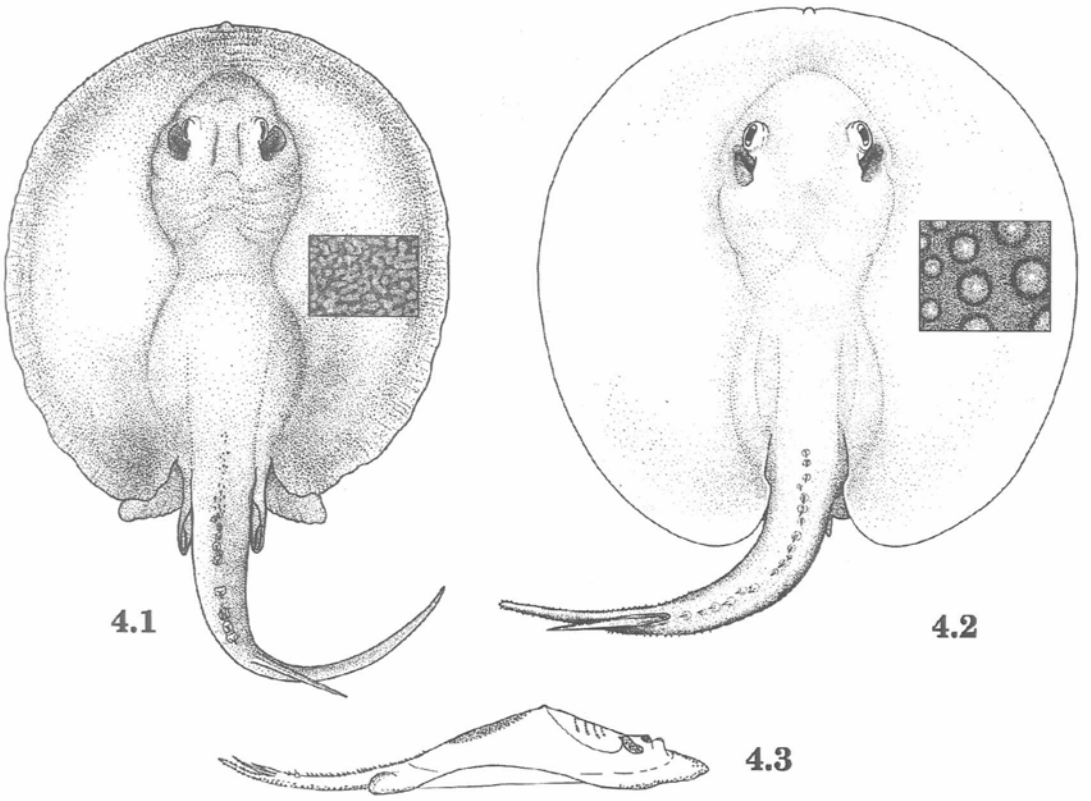
Las deficiencias de un sistema de tipos biológicos para los peces, se deben a que la movilidad de estos organismos impide que sus asociaciones tengan una fisonomía equivalente a la de una comunidad bentónica clásica (Menni, 1983b).

Al tratar la zonación de los peces de la costa de Guayana, Lowe McConnell (1962) agrupó a las especies bajo generalizaciones equivalentes a la noción de tipo biológico, aunque, naturalmente, aplicables casi exclusivamente a esa fauna en particular.

Es probable que cuando las comunidades de peces de agua dulce sean mejor conocidas, puedan describirse en parte, en función de la cantidad de especies que corresponden a cada tipo biológico. Este proceso está obviamente en marcha (Menni *et al.*, 1996; Tablas 4.1, 20.2, 24.2), aun cuando los autores no presten mucha atención a su sistematización, pero sí a su significado en el funcionamiento de las comunidades (Bechara *et al.*, 1999). Los tipos biológicos son, conceptualmente, un desarrollo previo de la proposición de Matthews (1998) de que la morfología de los peces pone límites a su capacidad de usar los hábitats o el alimento.

Es posible que detrás del concepto de tipo biológico haya diferencias biológicas importantes. Por ejemplo, si se considera el metabolismo de diversos peces paranenses en términos de consumo de oxígeno, se encuentran dos grupos de características fisiológicas diferentes (Freyre & Protogino, 1993). El metabolismo de cada especie se expresa como $\mathbf{c}_1 = \beta_1 \mathbf{b}_1$. En esta ecuación, β_1 es constante para cada especie y es el exponente del peso en la ecuación de metabolismo (peso *vs.* consumo de O_2), $\mathbf{b}_1$ también es constante para cada especie, y es el exponente de la longitud en la ecuación longitud – peso. El valor promedio de **c** para el conjunto *Oligosarcus jenynsi, Astyanax eigenmanniorum, Odontesthes bonariensis* y *Apareiodon affinis* es 2,4578. Para el grupo *Prochilodus lineatus, Pimelodus maculatus, Hoplias malabariccus* y *Bryconamericus iheringi* **c** promedio vale 1,8411. El primer grupo está formado por peces de aguas libres, mayormente planctófagos, y el segundo por peces frecuentadores de aguas vegetadas, micro y mesoanimalívoros, varios muy relacionados con el fondo.

Refiriéndose en particular a la Argentina, Ringuelet *et al.* (1967a) señalan que atendiendo al hábitat que frecuentan, a su morfología y comportamiento, los peces de aguas continentales pueden diferenciarse en varios tipos o grupos ecológicos o biológicos. Algunos de estos tipos demuestran una adaptación manifiesta entre forma y función y el hábitat, como es el caso de los peces de respiración aérea que viven en esteros desoxigenados. Ringuelet (1975) - mucho antes de las dudas sobre el "programa adaptacionista"- señaló que si bien algunos de estos tipos muestran dicha adaptación, ésta no puede deducirse siempre de una coincidencia o correlación, ya que



Figs. 4.1-4.3. 4.1, *Potamotrygon castexi*. El patrón de coloración se indica sólo en parte del disco. Modificado de Castello & Yagolkowski (1969). 4.2, *Potamotrygon motoro*. El patrón de coloración se indica sólo en parte del disco Modificado de Castex & Castello (1970). 4.3, *Potamotrygon pauckei*. Vista lateral mostrando la elevación del cuerpo que es una excepción en el género. Modificado de Castex & Yagolkowski (1970).

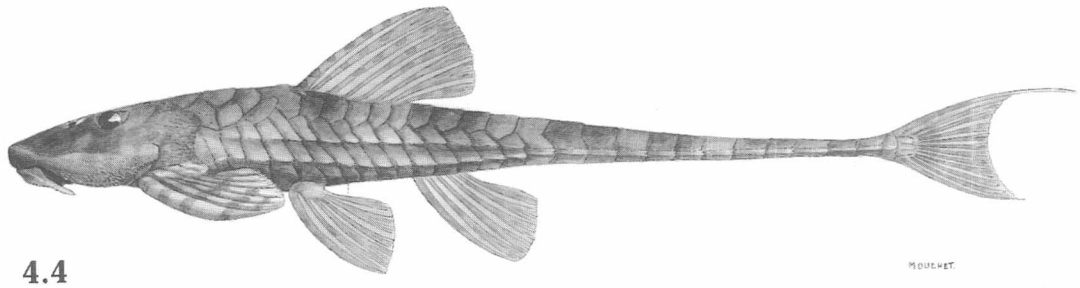
muchas especies de morfología similar viven en ambientes muy distintos. Las ideas de Ringuelet *et al.* (1967a) y Ringuelet (1975) sobre tipos biológicos, se resumen a continuación, con algunas modificaciones y agregados.

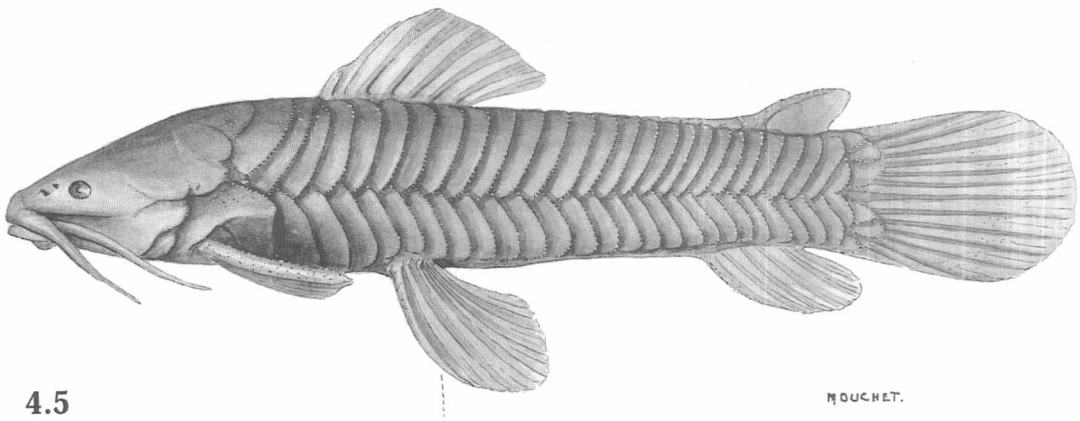
Tipos biológicos de peces

Peces de fondo o componentes de la comunidad bentónica

Tipo **rajiforme** o de **raya**. (Figuras 4.1, 4.2 y 4.3). Corresponde a especies de la familia Potamotrygonidae, que habitan en fondos limosos o limo- arenosos, que se alimentan de moluscos y otros organismos. En la confluencia del río Colastiné con el canal del puerto de Santa Fe durante la bajante del río, se han observado numerosos ejemplares juveniles de *Potamotrygon motoro*, en una laguna de 100 m de largo por 30 de ancho y 2,50 m de profundidad máxima, extendida sobre un banco de arena. En la zona del puerto se encuentran ejemplares adultos, principalmente hembras, sobre lecho cenagoso y en aguas turbias, independientemente de las fluctuaciones de nivel del agua (Castex, 1963b).

Tienen el cuerpo conformado en un disco achatado y una cola delgada. La parte dorsal del disco (cenital) es coloreada, a veces de manera llamativa, y en ella están situados los ojos y los espiráculos. Los espiráculos funcionan aquí como abertura incurrente para el agua respiratoria. Las narinas, la boca y las branquias, están ubicadas en la parte ventral del disco (nadiral), que generalmente es incolora. Presentan una púa caudal aserrada, con glándulas venenosas anexas. A diferencia de las formas marinas, carecen de la glándula rectal que regula el contenido salino en sangre, y el número de ampollas de Lorenzini, relacionadas con la percepción de campos eléctricos, es mucho menor. En Brasil, *Potamotrygon motoro*





Figs. 4.4-4.5. 4.4, *Rineloricaria catamarcensis*, 13 cm. Vieja. Original de E. Mouchet. 4.5, *Callichthys callichthys*, 12 cm. Cascarudo. Misiones. Original de E. Mouchet.

y otras especies pueden vivir en aguas ácidas pobres en oxígeno (Araujo, 2002). Castex (1963a) trata numerosos aspectos de interés, biológicos y históricos, de los Potamotrygonidae.

Se ha observado una especie de *Potamotrygon,* en la que las crías permanecen sobre el dorso de la madre por 3 o 4 días después de nacer, lo que constituye el único caso conocido de cuidados parentales en los condríctios (Araujo, 1998).

Tipo **loricariforme**. Es el de muchas viejas de agua (Loricariidae) (Fig. 4.4) y cascarudos (Callichthyidae) (Fig. 4.5), que tienen el cuerpo cubierto por placas óseas, la superficie ventral aplanada y la dorsal más o menos angular y curva, de modo que en muchos loricáridos la sección transversal del cuerpo es triangular. Siempre tienen barbillas y algunas formas, en la época reproductiva, llevan los huevos en un pliegue formado por el labio inferior [por ejemplo la especie de *Loricariichthys* de la Argentina ilustrada en Ferraris (1991:77)]. Prefieren aguas calmas de fondo blando o limoso, o se protegen en irregularidades del sustrato o en ramas sumergidas. En general son peces iliógafos (comedores de fango) o se alimentan de perifiton u otros organismos aplicados, pero algunos predan sobre pequeños gasterópodos.

Algunas especies de características morfológicas semejantes viven en aguas corrientes y límpidas, en arroyos y ríos montañosos, manteniéndose en posición con la boca, que funciona como una ventosa.

Los armados de la familia Doradidae (Fig. 4.6), aparentemente son carroñeros.

Tipo de **peces frecuentadores de fondo**. El ejemplo más obvio es el de los bagres de la familia Pimelodidae (Fig. 4.7), de faz ventral casi incolora y dorso curvo, más o menos elevado, con coloraciones diversas, desde amarillenta o plateada a tonos oscuros o muy oscuros. Tienen barbillas bien desarrolladas. Algunos son más comprimidos. La mayoría son omnívoros, en general con una dieta de moluscos, crustáceos e insectos, con cambios a fango, plancton o peces. Hay algunas diferencias entre especies, y variaciones de la dieta que dependen de la época del año o de diferencias de hábitat.

Tipo **pleuronectiforme** o **de los lenguados**. Los lenguados de agua dulce, de la familia

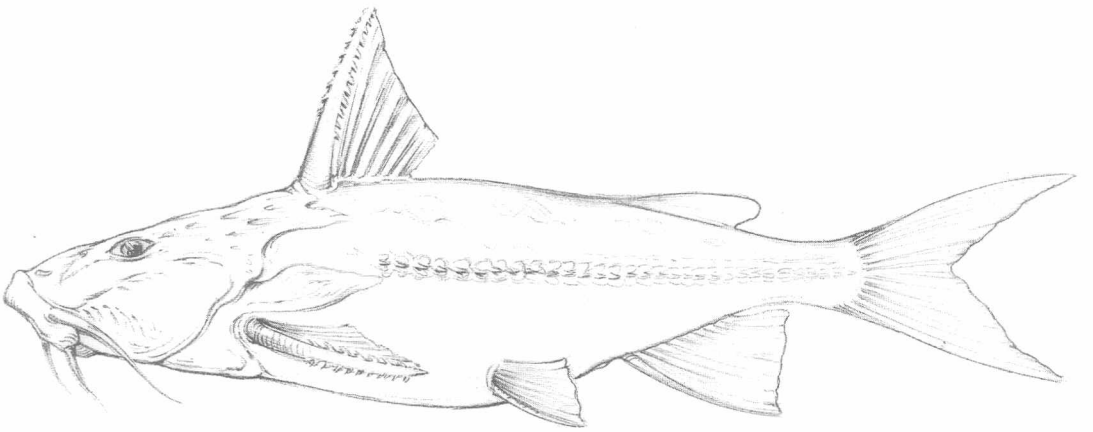


Fig. 4.6. *Rhinodoras dorbignyi*, < 50 cm. Armado amarillo. Original de C. Tremouilles.

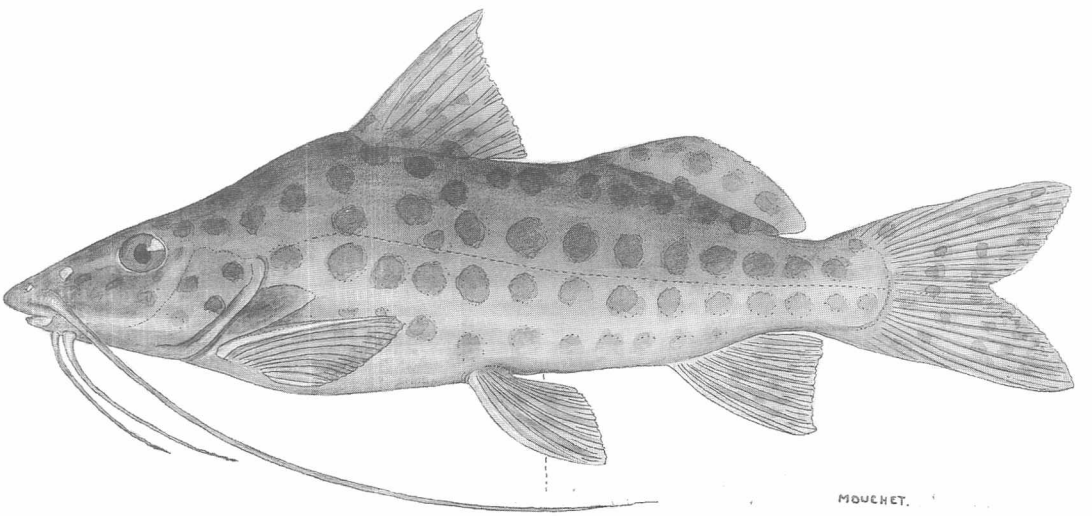


Fig. 4.7. *Pimelodus* cf. *maculatus* (juvenil), 18 cm. Río Paraná en Rosario. Original de E. Mouchet.

Achiridae, de la que parece haber una sola especie en la Argentina, *Catathyridum jenynsii* (Tabla 5.1), tienen un tipo propio, caracterizado por la extrema depresión del cuerpo, con dicromatismo, aletas impares casi de la longitud del cuerpo, y con la cabeza modificada que presenta los ojos en posición dorsal en un solo lado.

Los tres últimos tipos mencionados, están compuestos por especies comparativamente lentas, sedentarias, de cuerpo deprimido o muy poco comprimido. En los frecuentadores de fondo, el ancho es aproximadamente igual a la altura. Esta relación, aparentemente banal, es un buen indicador de algunas características ecológicas. Ninguno de estos peces es realmente migrador, aunque algunos bagres realizan movimientos de alguna magnitud (III 17).

Peces de aguas libres o río abierto

Tipo de **peces predadores de río abierto**. En el ambiente de las aguas libres son típicos los caraciformes predadores, nadadores veloces, corrientemente de régimen ictiófago sobre consumidores primarios. Son de cuerpo comprimido, con la cabeza compacta y corta, y la escamación regular. Tienen dientes caniniformes o cónicos. La altura del cuerpo no sobrepasa en general, el tercio de su longitud. Algunos efectúan migraciones regulares de gran alcance. En general forman cardúmenes, son diurnos, se orientan visualmente y se alimentan de manera

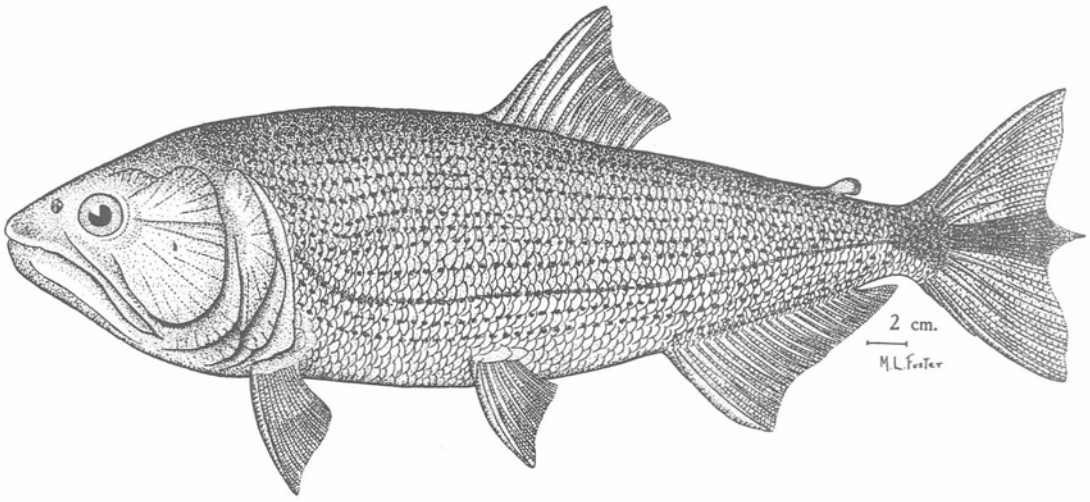


Fig. 4.8. *Salminus brasiliensis*, 30 cm. Dorado. Original de M.L. Fuster.

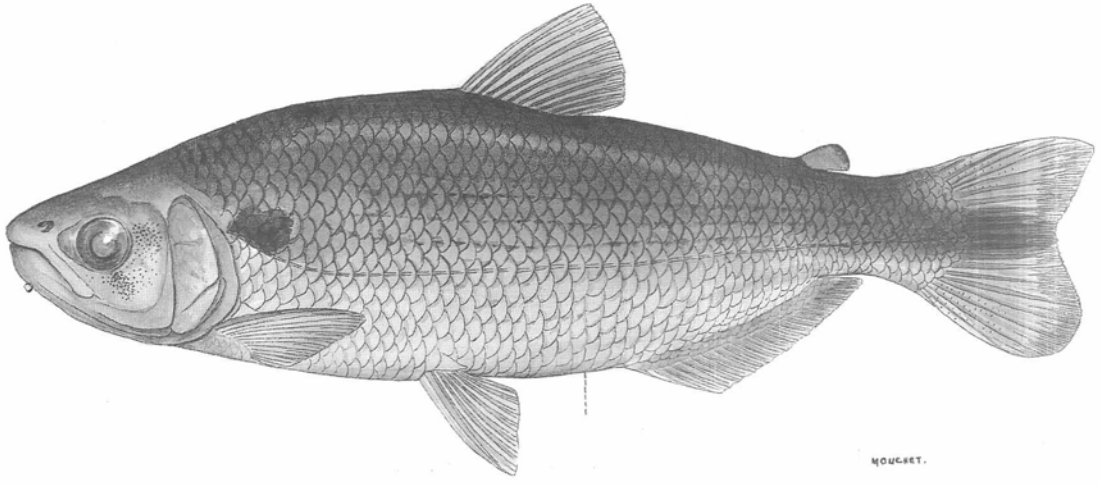


Fig. 4.9. *Brycon orbignyanus*, juvenil, 18,5 cm. Pirapitá. Río Paraná en Rosario. Original de E. Mouchet.

oportunística. Se incluyen aquí el dorado *Salminus brasiliensis* (Fig. 4.8), el pirapitá *Brycon orbignyanus* (Fig. 4.9) y los grandes dientudos (Fig. 4.10). Aunque el pirapitá tiene la morfología descripta y una dentición compleja, en muchas especies del género, y en áreas tropicales, se ha observado una alimentación frugívora y secundariamente insectívora, basada en material alóctono proveniente de la floresta costera.

Tipo de **siluriformes ictiófagos de río abierto**. Los peces aquí agrupados podrían ser calificados de semidemersales, ya que, como los surubíes (*Pseudoplatystoma*) y el manguruyú *Paulicea luetkeni*, frecuentan aguas relativamente profundas. Los surubíes son migradores (Bonetto, 1963).

Otros peces de río abierto. Algunos individuos de tamaño grande de sábalos, bogas y bogas lisas (*Schizodon*), coinciden en este hábitat, aunque tienen otros tipos de alimentación, y lo mismo que los curimatinos, habitan aguas estancadas vinculadas por desborde con los grandes ríos. Algunos, como los sábalos, sólo entran o se mantienen en ambientes pequeños de la llanura de inundación en la primera parte de sus ciclos vitales. Los sábalos tienen un régimen alimentario iliófago, es decir, se alimentan de organismos con-

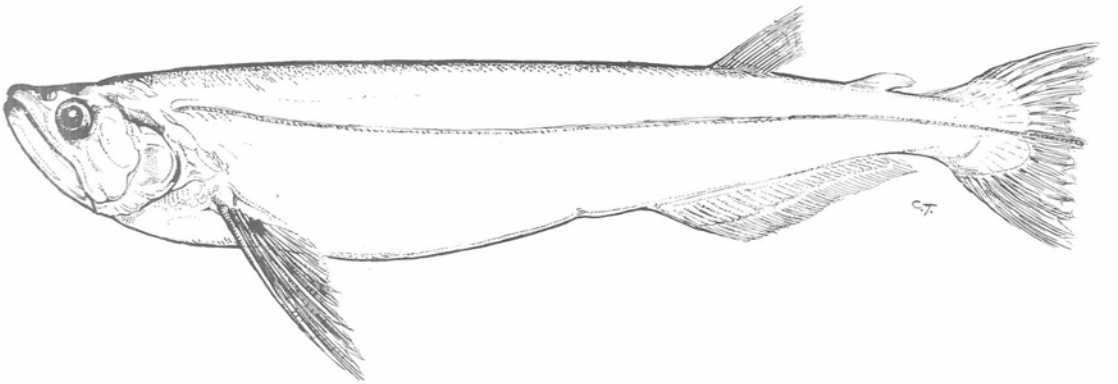


Fig. 4.10. *Raphiodon vulpinus*, < 80 cm. Chafalote. Punta Lara. Original de C. Tremouilles.

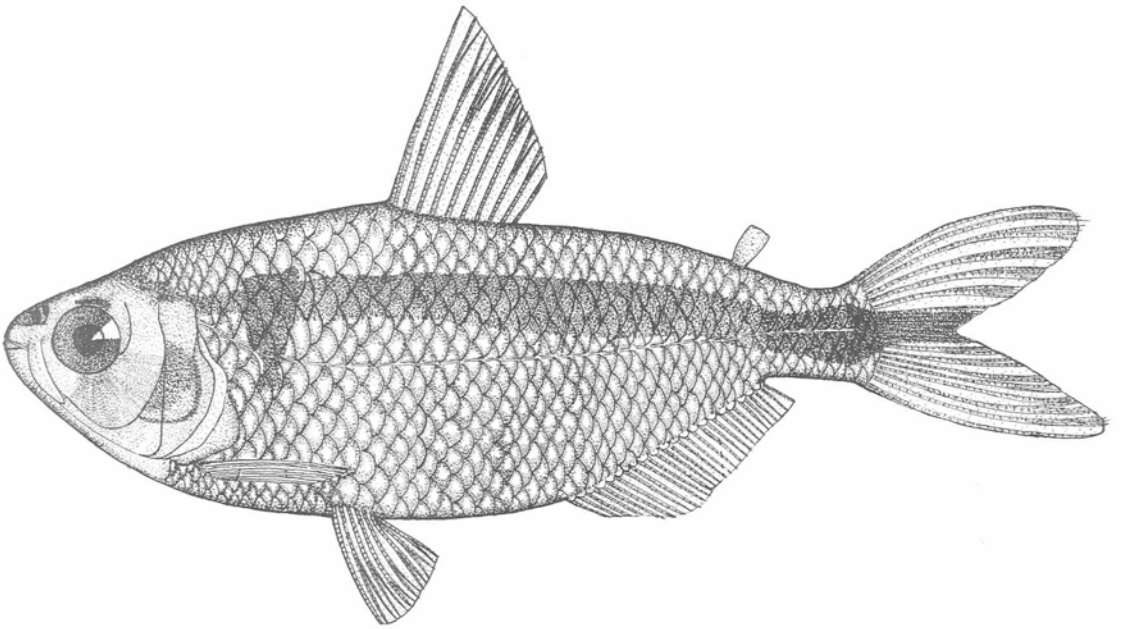


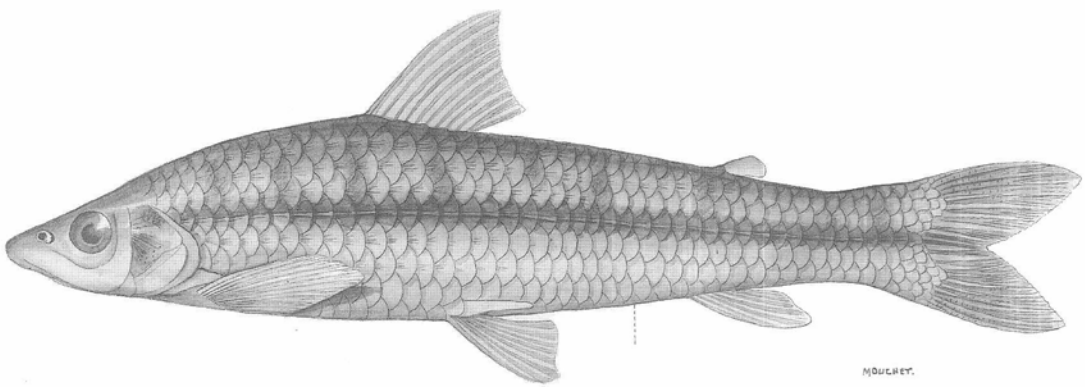
Fig. 4.11. *Astyanax fasciatus*, 7 cm. Mojarra. Arroyo afluente del río Uruguay.

tenidos en el fango y especialmente de detritos derivados de la vegetación litoral. Tienen una función importante en el reciclado de materia orgánica. Además, debido a la considerable biomasa que componen, son alimento de grandes peces ictiófagos, en particular los surubíes y el dorado (Ringuelet *et al.*, 1967a; Bonetto & Castello, 1985). Una lista de trabajos sobre el sábalo puede verse en López et al. (1993), y detalles de su biología en Sverlij *et al.* (1993).

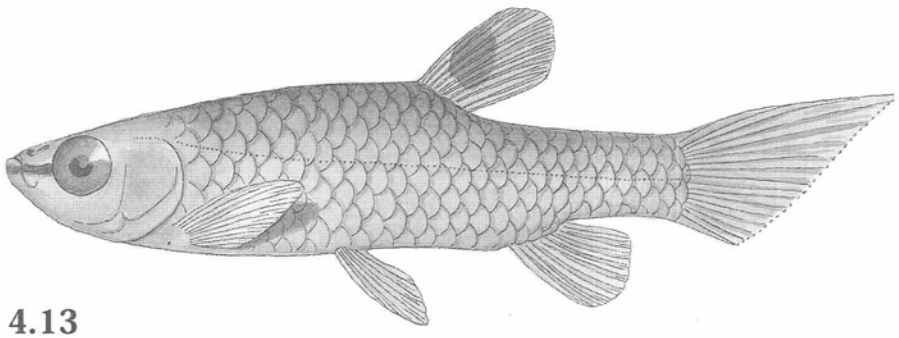
Las especies de *Hypophthalmus* (que es el grupo hermano de *Parapimelodus*) son filtradoras pelágicas (Pinna, 1998) (véase más abajo la alimentación del bagarito *Parapimelodus valenciennesi*).

Peces de aguas quietas y vegetadas

Tipo de **peces pequeños de régimen carnívoro**. Los más típicos son las mojarras, especies de diversos géneros de Characidae, incluyendo *Astyanax* (Fig. 4.11), *Bryconamericus* e *Hyphessobrycon*, que se alimentan de pequeños crustáceos, larvas y ninfas de insectos, oligoquetos limícolas y peces larvales (IV 25). No cuidan las crías y no son migradores, aunque pueden realizar movimientos locales entre ambientes dependientes del río. En general forman pequeños cardúmenes, son diurnos y se orientan visualmente. Tienen el cuerpo comprimido, con flancos de fondo plateado, y boca con dientes multicúspides.



4.12



4.13

Figs. 4.12-4.13. 4.12,. *Apareidodon affinis*, 14,6 cm. Virolito. Original de E. Mouchet. 4.13, *Pyrrhulina australis*, 4 cm. Rosario. Original de E. Mouchet.

Tipo de **pequeños y medianos omnívoros y herbívoros**. Comprende especies de los géneros *Characidium, Parodon, Apareiodon* (Fig. 4.12) y *Schizodon,* bogas pequeñas del género *Leporinus*, y especies de *Pyrrhulina* (Fig. 4.13). Todas tienen el cuerpo de sección redondeada u ovalada, de poca altura, con escamas grandes, y boca con dientes de tipo incisiforme, de borde recto o crenulado. Son sedentarios y no cuidan a sus crías.

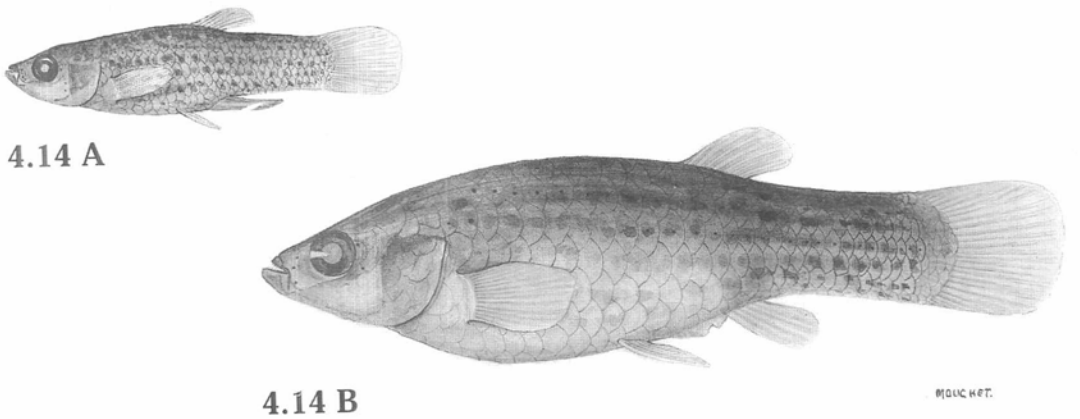
Tipo de las **madrecitas de agua**. Los cyprinodontoideos *Jenynsia* cf. *multidentata* (Anablepidae) (Fig. 4.14), y *Cnesterodon decemmaculatus* (Poeciliidae) (Fig. 4.15), son especies de aspecto parecido, de cuerpo subcilíndrico y con la parte superior de la cabeza aplanada, micro o mesoanimalívoros que se alimentan en la superficie (Ringuelet, 1975; Escalante, 1987b).

Son muy comunes en charcas y en áreas costeras de bañados, ríos y lagunas de la Pampasia, y también en muchos ambientes de características muy diferentes en casi toda la Argentina, hacia el Sur hasta la provincia de Río Negro. *Jenynsia* cf. *multidentata* es una especie pionera en muchos ambientes, algunos con características ecológicas particulares (Menni *et al.*, 1988; Menni *et al.*, 1996; IV 30).

Grandes abundancias locales de *Cnesterodon decemmaculatus* se han registrado en el arroyo El Pescado, al Sur de La Plata, donde la especie alcanza entre 25 y 60% de la captura anual total (Almirón *et al.*, 2000).

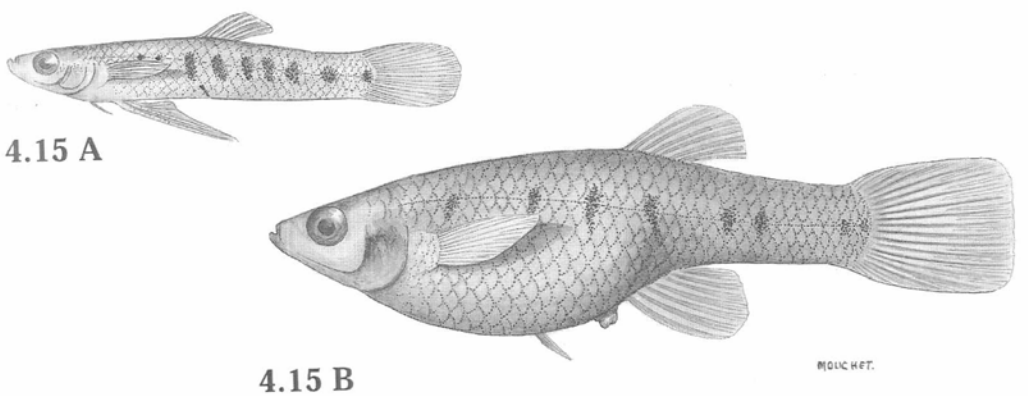
Las dos especies tienen estrategias reproductivas parecidas, con un número de crías bastante bajo. Son de tamaño pequeño, crecimiento rápido, y el período de reproducción es breve. Estas características hacen que sean consideradas buenos modelos experimentales en biología y toxicología (Molero & Pisanó, 1987).

La pertenencia a un tipo biológico determinado no implica una similitud absoluta en los patrones de vida. *Jenynsia* cf. *multidentata* es vivípara, y *Cnesterodon decemmaculatus* ovovivípara. Las hembras embrionadas de *J.* cf. *multidentata* tienen una talla promedio de 49 mm y la media del número de embriones es 43.



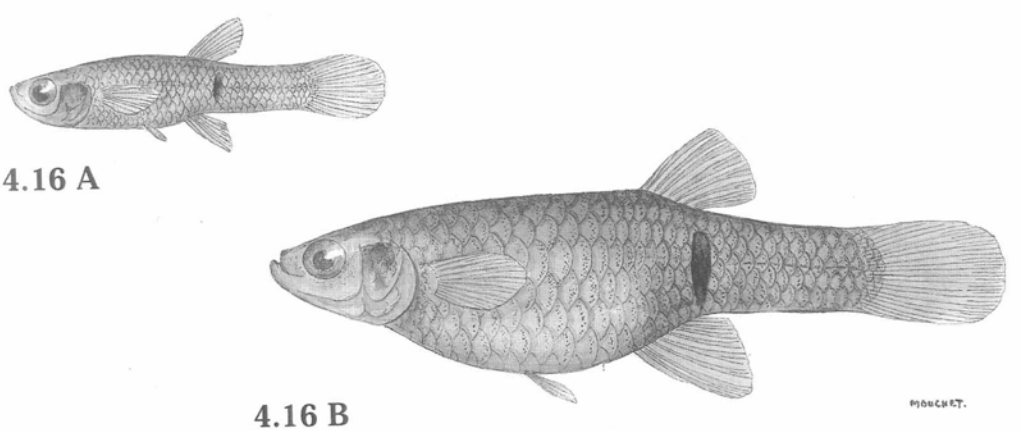
4.14 A

4.14 B



4.15 A

4.15 B



4.16 A

4.16 B

Figs. 4.14-4.16. 4.14, *Jenynsia* cf. *multidentata*. A: macho, 3,5 cm; B: hembra, 7 cm. Madrecita de agua. Río Quinto, Las Vertientes, San Luis. Original de E. Mouchet. 4.15, *Cnesterodon decemmaculatus*. A: macho, 2,6 cm; B: hembra, 4,3 cm. Panzudito. Original de E. Mouchet. 4.16, *Phalloceros caudimaculatus*. A: macho, 2 cm; B: hembra, 4 cm. Madrecita de una mancha. Original de E. Mouchet.

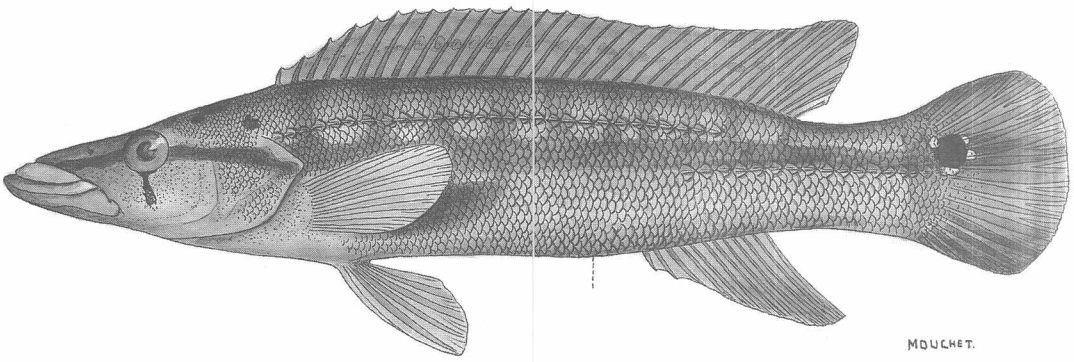


Fig. 4.17. *Crenicichla vittata*, 25 cm. Rosario. Original de E. Mouchet.

La media de talla de hembras embrionadas de *C. decemmaculatus* es 23 mm, y el promedio del número de embriones 21. Tanto la diferencia entre tallas como la diferencia en número de embriones son estadísticamente significativas. En las dos especies, el número de embriones aumenta con la longitud de la madre (como en algunos tiburones). El tamaño de los embriones está entre 7,6 y 14,9 mm en *J.* cf. *multidentata*, y el de las tecas foliculares entre 1,70 y 3,06 en *C. decemmaculatus* (Ferriz *et. al.*, 1999). Estos autores sugieren que la diferencia de talla de los embriones permite que los juveniles se alimenten de presas de tamaño y/o taxa diferentes, limitando la competencia. La significativa diferencia entre la talla de las hembras adultas haría posible alguna segregación espacial.

Menni *et al.* (1988, 1996) han tratado la habilidad colonizadora de *Jenynsia* cf. *multidentata* y su tolerancia a amplios rangos de varios factores ecológicos. En diferentes localidades de Sierra de la Ventana, hay poblaciones de esta madrecita de agua con longitudes estándar medias de 42,5 mm y 52,4 mm, con promedios del número de crías por hembra de 27 y 26,5 respectivamente (Menni *et al.*; 1988). Estas cantidades de crías son aproximadamente la mitad de las halladas por Ferriz *et al.* (1999). Sierra de la Ventana es un ambiente más riguroso que la Pampasia o el Paraná medio, y los peces que la habitan forman un conjunto particular, o limitado, de peces paranenses (Menni *et al.*, 1996; I 3, IV 30). Esta diferencia de fecundidad, parece confirmar que los ambientes fríos y altos de Ventana, imponen un límite fisiológico a *J.* cf. *multidentata*.

En la Argentina, la madrecita de una mancha, *Phalloceros caudimaculatus* (Fig. 4.16), vive desde Misiones hasta los alrededores de La Plata. Según Taberner (1974) forma pequeños cardúmenes, normalmente en charcas y raramente en arroyos o ríos. Prefieren un pH entre 6,7 y 7,8, y resisten temperaturas de 0° a 30°C. Viven en la vegetación sumergida predando sobre pequeños crustáceos y el perifiton. Por encima de 10°C los colores son más acentuados, especialmente la mancha y los matices azul verdosos que la rodean. Se ha observado el cortejo entre 10 y 15°C. El desarrollo dura de 40 a 70 días entre 15° y 18°C.

Tipo de **cíclidos predadores**. Son peces de la familia Cichlidae (Casciotta, 1998b; Casciotta & Arratia, 1993), de los géneros *Crenicichla* (Fig. 4.17) y *Batrachops*, de cuerpo alargado, rollizo, de poca altura, con cabeza larga y baja, con labios gruesos y dientes caniniformes. Su coloración presenta tonos grises o pardos, con una banda que cruza el ojo, una franja longitudinal, y a menudo barras transversales y un ocelo en la base del lóbulo superior de la caudal. Al menos para una especie, *Astronotus ocellatus*, de los llanos de Venezuela, se ha propuesto que el ocelo funciona impidiendo a los predadores especializados en comer aletas el reconocimiento de la región caudal de la presa (Winemiller, 1990). Otra hipótesis (Zaret, 1977), propone que permite el reconocimiento intraespecífico, en particular inhibiendo el canibalismo. Estos peces son sedentarios y agresivos, homocrómicos, y presentan cuidados parentales.

Tipo de **cíclidos orbiculares**. Comprende las chanchitas (*Cichlasoma*) (Fig. 4.18) y San Pedros, también de la familia Cichlidae. En ellos la altura del cuerpo es casi la mitad de su longitud, la dorsal es larga, la cabeza corta y alta, tienen manchas en los flancos y en la base de la caudal, y barras delgadas o gruesas en los costados. Cambian de color de acuerdo al tipo de sustrato. Practican complejos cuidados de sus crías, con diversos tipos de nidificación y hasta incubación o

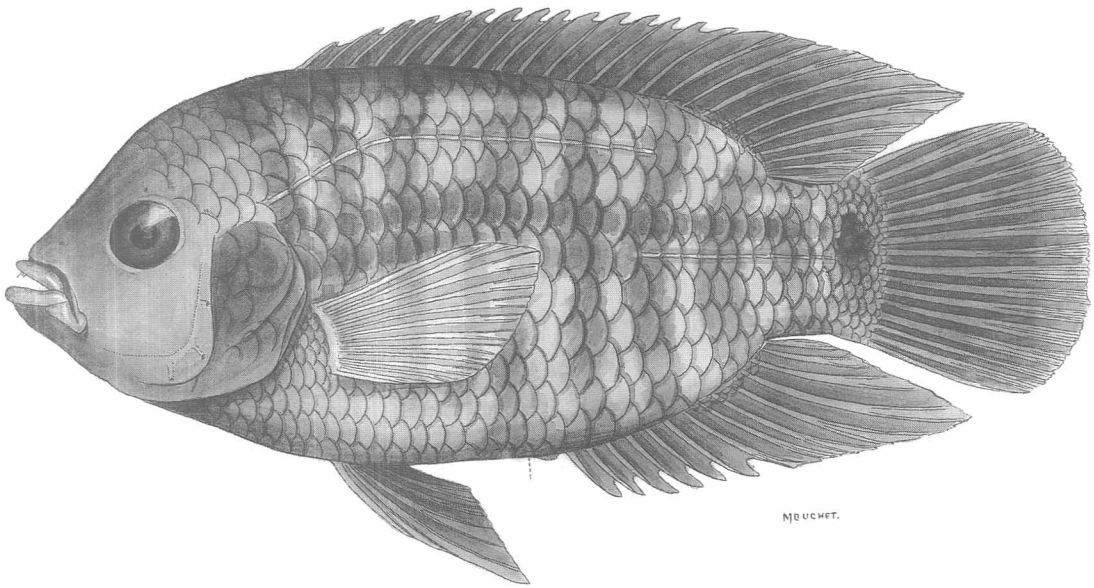


Fig. 4.18. *Cichlasoma facetum*, 13 cm. Chanchita. Camino de La Plata a Magdalena. Original de E. Mouchet.

protección bucal de las larvas. No migran y tienen un reducido ámbito del hogar. Tienen pequeños dientes cónicos y régimen carnívoro.

Otros tipos

Tipo de peces **hematófagos o parásitos**. Comprende algunas especies de la familia Trichomycteridae, como *Homodiaetus maculatus, Paravandellia bertonii* y *Parabranchioica teaguei*, que se adhieren a las branquias y mucosas de peces de mayor tamaño, donde permanecen cierto tiempo. Carecen de escamas (ver Menni, 1988), y tienen una conformación de sección redondeada, que les permite entrar en cavidades estrechas. Tienen dientes poco numerosos, en forma de gancho o garra, y espinas operculares o interoperculares que aumentan su capacidad de fijación. En el Paraná medio la especie más frecuente es *Homodiaetus maculatus*, de la que el hospedador comprobado es el patí *Luciopimelodus pati*. La presencia local en gran cantidad de peces de este tipo de parásito es perjudicial para la pesca, pues deshace los cardúmenes y ahuyenta los peces que se desea capturar (Bonetto & Castello, 1985).

Es famoso el ejemplo del candirú, una especie de Brasil, que penetra ocasionalmente en cavidades urogenitales del ser humano.

Tipo de **peces estenotermos de agua fría**. Se trata de siluriformes de los géneros *Trichomycterus* y *Hatcheria*, de cuerpo alargado, con ojos poco desarrollados, que pueden resistir la sequía, y evitan la luz enterrándose o ocultándose entre las piedras en los arroyos y ríos de aguas frías y transparentes.

Las especies de *Trichomycterus* (Fig. 4.19) tienen el cuerpo alargado y rollizo, sin escamas, con la aleta dorsal en una posición posterior. Poseen generalmente dos barbillas maxilares en cada ángulo de la boca y a veces barbillas nasales. La piel suele ser muy mucosa. Los ojos son pequeños. Estas características pueden interpretarse de diferente manera. Durand (1968), describió una especie, *Trichomycterus chaberti*, proveniente de un río subterráneo de la gruta de Umajalanta, en Bolivia, a la que atribuyó caracteres de "degradación orgánica", basándose en que 13 individuos sobre 30 estaban despigmentados y la mitad presentaba ojos reducidos. Según Ringuelet (1974b), estos caracteres de *T. chaberti* no serían señales de una adaptación cavernícola, ya que son comunes en las especies del género, muchas de las cuales son capaces de permanecer largo tiempo enterradas en la arena húmeda, a veces presentan ejemplares despigmentados a pesar de no ser hipogeos, y normalmente son microftalmas; serian pre - adaptaciones, en el sentido de Cuènot. A favor de la hipótesis de Durand, está el hecho de que en algunos ejemplares falta el cristalino de uno de los ojos.

Greenfield *et al.* (1982), describieron *Rhamdia laticauda typhla* (Pimelodidae) de la

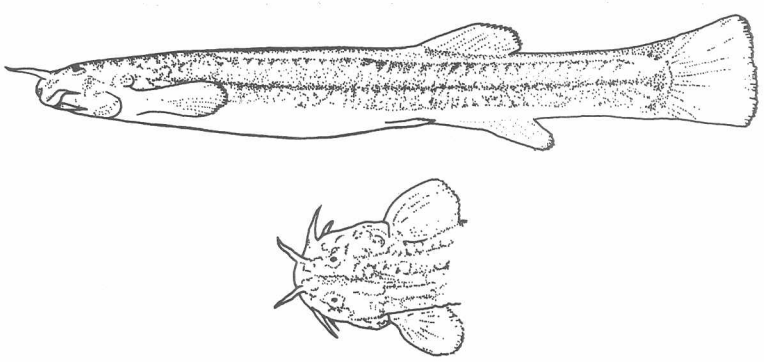


Fig. 4.19. *Trichomycterus roigi*. Modificado de Arratia y Menu Marque (1984).

caverna de Mountain Pine Ridge, en Belize, remarcando que mostraba varios grados de reducción de los ojos. Relacionaron esta característica con comentarios de Hubbs (1936, 1938), a quien le había parecido rara la ausencia de pimelódidos ciegos en cavernas y cenotes de Tucatán, ya que están notablemente preadaptados a vivir en cavernas. Hubbs sostenía que esta ausencia era probablemente explicada por el origen reciente de la fauna del Norte de Yucatán, y predijo que se encontrarían poblaciones con ojos reducidos (Greenfield *et al.*, 1982).

Parte de las especies habita regiones de considerable altura sobre el nivel del mar, y se conocen algunos aspectos de sus hábitats y comportamiento (Arratia & Menu Marque, 1984; V 36). En arroyos de Córdoba *Trichomycterus corduvense* se halla en zonas poco profundas en los bordes de los cauces. En muchos ambientes, las huellas de los movimientos de estos peces quedan marcadas en el fondo. En el arroyo Aguas de Ramón, en esa provincia, y en otros lados, se ha observado un marcado gregarismo de esta especie, con los individuos densamente agrupados en la parte inferior de grandes trozos de roca, comprendiendo muy diversas tallas. A pesar de las perturbaciones provocadas por la pesca, no abandonan el lugar (Menni *et al.*, 1984). Esta conducta también se ha observado en el loricárido *Ancistrus cirrhosus* en un arroyo de aguas templadas de la provincia de Buenos Aires (Miquelarena *et al.*, 1994).

Tenemos la impresión de que en algunos hábitats los tricomictéridos son más abundantes de lo que sugieren las capturas con los métodos habituales. Esto se basa sobre la observación, debajo del fondo de un río de Salta prácticamente seco, de un enorme número de individuos viviendo entre los cantos rodados, en agua que sólo puede calificarse de intersticial.

Un ejemplo de convergencia es el de la notable similitud morfológica que hay entre los tricomictéridos y los cypriniformes de la familia asiática Cobitidae y otras (Fig. 4.20). En las dos familias el cuerpo es alargado y subcilíndrico, hay barbillas alrededor de la boca y a veces barbillas nasales, una cámara ósea en la vejiga natatoria, estómago sifonal y algunos huesos del cráneo con, o transformados en, espinas móviles (Nalbant & Linares, 1987).

Algunos géneros y especies de Trichomycteridae no son necesariamente de aguas frías, como *Scleronema operculatum* de Corrientes y Entre Ríos, *S. angustirostris* del Uruguay, *Trichomycterus johnsoni* del Paraná, *T. davisi* de tributarios del Paraná y del Iguazú en Misiones (Miquelarena & Fernández, 2000) y *Ituglanis eichorniarum* en Misiones y Corrientes (Azpelicueta & García, 1994; Fernández, 2001)

Tipo de **peces voladores**. Incluye *Thoracocharax stellatus* (Fig. 4.21) de la fauna argentina, y especies del género *Carnegiella*. Habitan en aguas calmas, cerca de la superficie. Tienen las pectorales bastante largas, y el coracoides y la musculatura correspondiente muy desarrollados. Pueden batir las aletas con una frecuencia elevada, lo que les permite vuelos de alrededor de un metro. Esto les permitiría escapar de los predadores. Especies de *Triportheus* (Fig. 4.22) nadan velozmente con la parte anterior fuera del agua.

Tipo de **peces anuales**. Se trata de algunos cyprinodontiformes de la familia Rivulidae, de los que los más llamativos en la Argentina, por su coloración, son las especies de *Austrolebias* (Fig. 4.23). Estos peces pueden vivir en pequeños ambientes muy someros, en los que el agua llega a temperaturas de hasta unos 30°C antes de secarse. Cuando

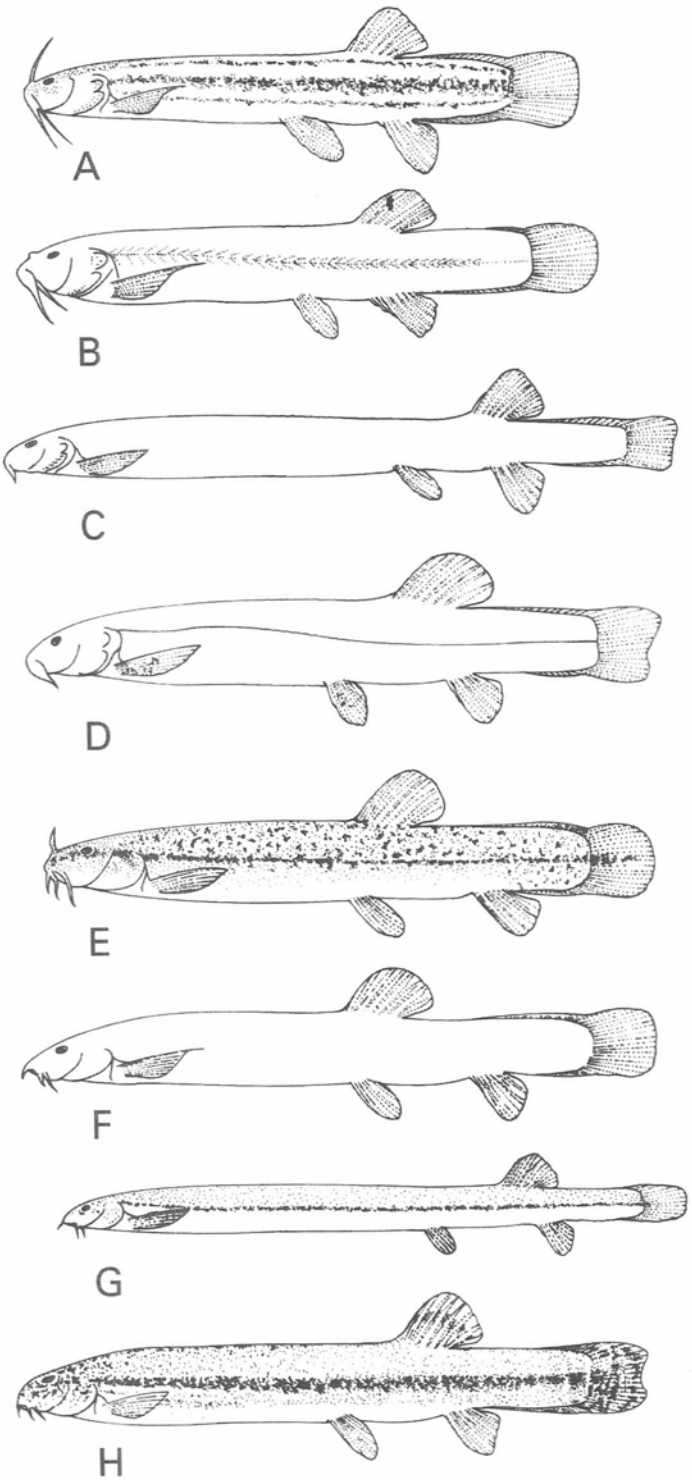
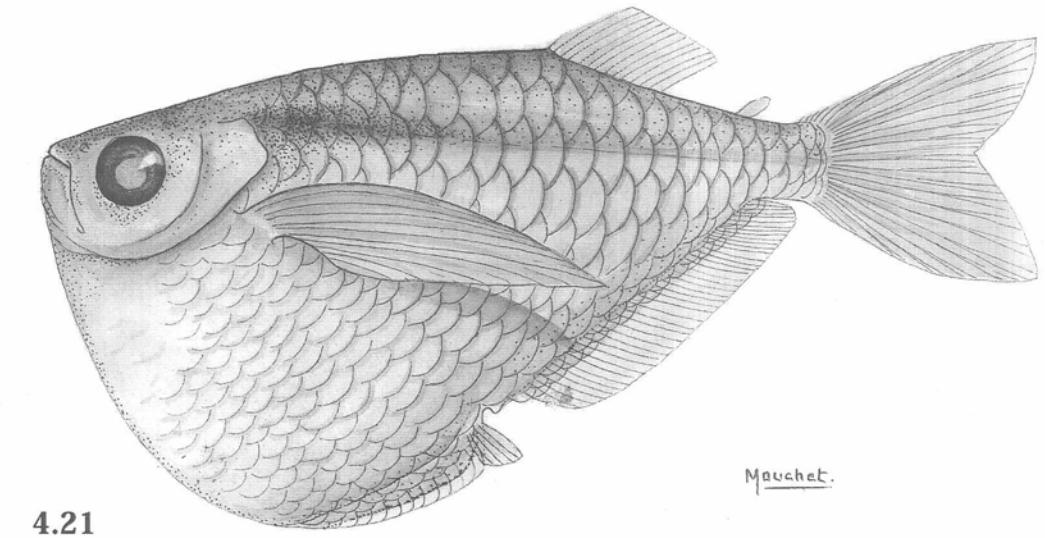
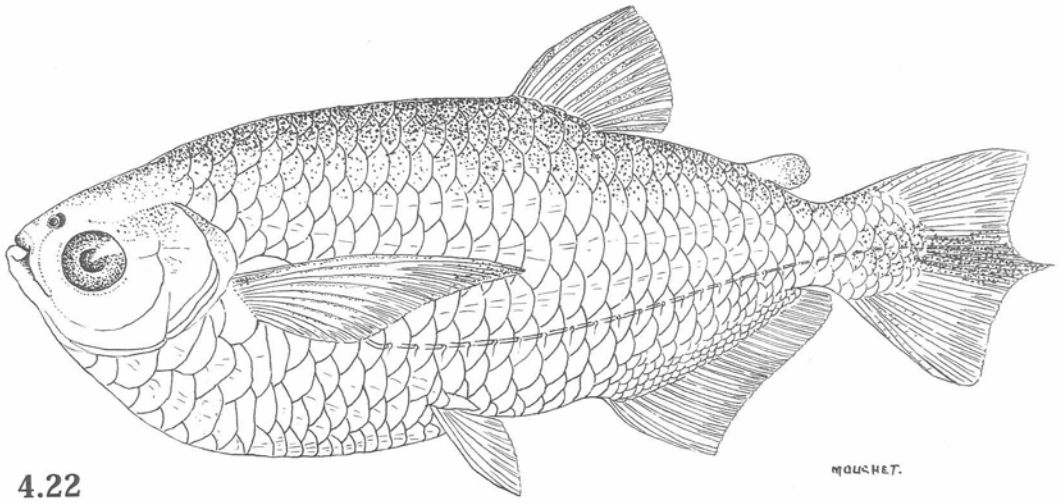


Fig. 4.20. Convergencia entre las familias Trichomycteridae (A-D), Balitoridae (E) y Cobitidae (F-H). A: *Trichomycterus reinhardti* (Brasil), B: *Trichomycterus hasemani* (Bolivia), C: *Vandellia palazai* (Brasil), D: *Homodiaetus anisitsi* (Paraguay), E: *Oreonectes echigonia* (Japón), F: *Misgurnus anguillicaudatus* (Japón), G: *Acantophthalmus anguillaris* (Thailandia), H: *Acanthophthalmus javanicus* (Borneo). Modificado de Nalbant & Linares (1987).



4.21



4.22

Figs. 4.21-4.22. 4.21, *Thoracocharax stellatus*, 4.2 cm. Pechito. Original de E. Mouchet. 4.22. *Triportheus paranensis*, 14 cm. Pirá guirá, golondrina. Original de E. Mouchet.

el ambiente se seca, los huevos se mantienen latentes hasta la siguiente época de lluvias. Pueden vivir más de un año si el ambiente persiste con agua, pero los huevos no eclosionan y dejan de ser viables si no han permanecido en seco. Ringuelet *et al.* (1967a), comparan esta característica con las gémulas de las esponjas dulceacuícolas, los estatoblastos de los bryozoos, los huevos de invierno de los cladóceros y los huevos resistentes de los filópodos, considerándolos ejemplos convergentes de adaptaciones que permiten repoblar un biotopo, a pesar del aislamiento o de la falta de aportes externos de elementos vivos.

Estos peces muestran características anatómicas, fisiológicas y embriológicas relacionadas con la tolerancia a factores poco favorables, en particular la reducida disponibilidad de oxígeno, casi limitante en ambientes reducidos o alterados. Estas características incluyen entradas y salidas de pequeñas cuencas de inundación periódica a favor de conexiones fugaces y de mínima profundidad; la posibilidad de desplazamientos fuera del agua y una resistencia más o menos prolongada a la exposición, y la resistencia de los huevos a la exhondación, que implican la adecuación del ciclo vital a la dinámica de pequeños cuerpos de agua transitorios (Vaz Ferreira & Sierra, 1973).

En su reproducción, muestran una sucesión de "moldes etológicos" que incluyen la penetración, fertilización, y depósito de los huevos en

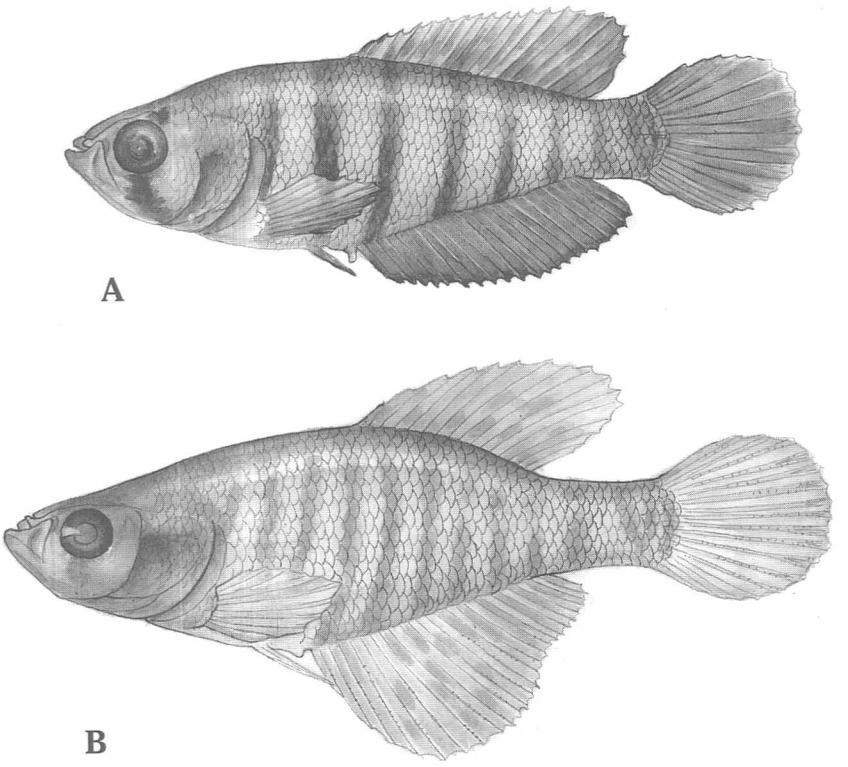


Fig. 4.23. *Austrolebias alexandrii*. A: macho, B: hembra, 4,5 cm. Original de E. Mouchet.

sustrato blando. Los huevos quedan a profundidades de hasta 15 cm, y ya embrionados se mantienen en barro seco desde menos de un mes a cinco meses. La larva eclosiona, y alcanza el agua con un movimiento retrógrado.

Existe la posibilidad de que los huevos eclosionen en un momento inapropiado, si la charca se llena de agua sólo por un período que es demasiado corto para que el pez complete su ciclo vital. Este riesgo es reducido, porque los peces han desarrollado una impredictibilidad en el desarrollo que contrarresta la impredictibilidad ambiental. El desarrollo de los huevos presenta tres períodos (diapausas), en los que el desarrollo se interrumpe. Estos períodos son facultativos u obligatorios y de duración variable, y el resultado es que sólo una parte de los huevos eclosiona en cada período posiblemente favorable (Wootton, 1991). Muchos datos biológicos sobre *Austrolebias bellotti* pueden verse en Ringuelet *et al.* (1967a). Taberner (1979) y Taberner *et al.*(1975) ilustran varios ambientes en que viven las especies de *Austrolebias*, y proveen datos detallados de la química del agua.

Tipo de las **pirañas**. Peces de conformación orbicular, de tamaño mediano, coloración llamativa, con fuertes dientes cortantes, que forman cardúmenes y pueden atacar animales grandes (Fig. 4.24). En general se encuentran en aguas libres, pero no muy rápidas, y pueden formar grupos compactos en ambientes vegetados de poca extensión. En algunos lugares del Norte de América del Sur, las pirañas son en alguna medida frugívoras, pero no en Argentina central. En Ringuelet *et al.* (1967a) hay una consideración etnográfica de estos peces.

Escriben Bonetto *et al.* (1967), que "estas especies son propias de las aguas lénticas o por lo menos de escaso movimiento, constituyendo uno de los componentes importantes del contenido íctico de las cuencas [pequeños ambientes] definidas en las islas del Paraná, o en los brazos de los ríos y riachos que aparecen más o menos cortados en las bajantes. El plan morfológico general no parece adaptarse a las aguas lóticas y, en efecto, no se encuentran pirañas en aguas de cierta velocidad, salvo sea en las áreas marginales donde la fuerza de la corriente se ve muy amortiguada. Pero, precisamente en estos ambientes, se encuentran los ejemplares de mayor tamaño, lo que unido a los estudios realizados sobre el contenido íctico de las cuencas isleñas ... parece venir a indicar que estas especies viven con preferencia en las

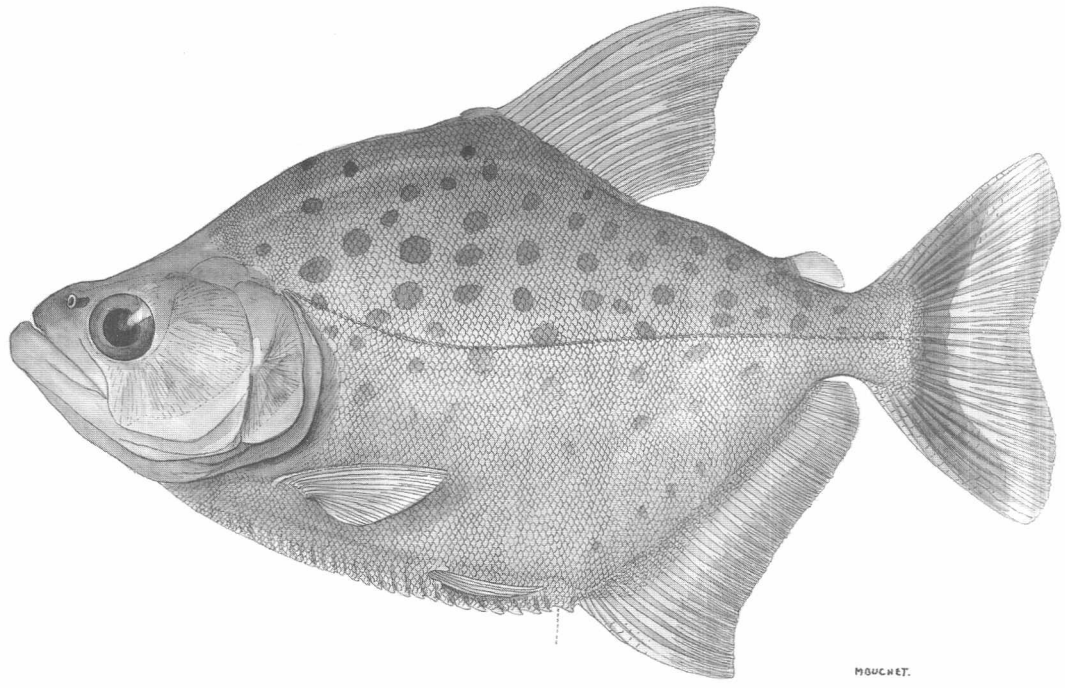


Fig. 4.24. *Serrasalmus marginatus*, 12 cm. Piraña. Original de E. Mouchet.

lagunas y madrejones isleños hasta alcanzar un par de años de edad, y que, tras superar esta etapa, se tornarían algo más movedizas, o por lo menos con una cierta tendencia a abandonar los ambientes lénticos para establecerse en aguas abiertas de escasa corriente, o en puntos colocados al abrigo de la misma".

En el madrejón Don Felipe, un ambiente bien conocido, relacionado con el Paraná medio (Bonetto *et al.*, 1965), se investigaron varios aspectos de la biología de tres especies de pirañas (Bonetto *et al.*, 1967). El examen de la alimentación en 104 individuos de *Serrasalmus spilopleura,* con pesos de 3 a 657g., mostró que la especie se alimenta de peces, camarones, moluscos e insectos, más algunas algas filamentosas y restos de hidrófitas. La combinación más frecuente entre estos ítems fue 48% de restos de peces y 32% de peces más restos de plantas superiores. Otros componentes se encontraron en menos de 4%, y acompañados por arena. *Pygocentrus nattereri* mostró también exclusividad de peces (38%), seguida por la combinación de peces más restos de vegetales superiores (19%).

Las pirañas del madrejón Don Felipe y otros ambientes del Paraná medio, tienen un pico de actividad reproductiva de noviembre a abril. En latitudes más bajas se reproducen durante todo el año.

Normalmente, las bajantes del Paraná se producen en otoño e invierno. La bajante, junto con temperaturas mas bajas, provoca mortandades en las que las pirañas representan una parte considerable del total de peces muertos. *Serrasalmus marginatus* parece ser la que menos tolera las bajas temperaturas, en tanto *Pygocentrus nattereri* y *Serrasalmus spilopleura* (que llega ocasionalmente a la laguna Chis Chis al Sur de La Plata) son más resistentes. Como el grado de resistencia está relacionado con la abundancia relativa de las especies, Bonetto *et al.* (1967) concluyen que la temperatura tiene una influencia importante en la regulación de las poblaciones de pirañas, de modo que su número se reduce hacia el Sur, y en el Paraná inferior ya no provocan daños en la ganadería.

Tipo de los **pacúes**. Los pacúes (Fig. 4.25, 4.26, 4.27) tienen una forma parecida a la de las pirañas, pero suelen alcanzar mayor talla (hasta 83 cm en la Argentina) y no son tan coloridos. Más importante es que no tienen una dentición cortante, y son predominantemente herbívoros. *Piaractus mesopotamicus* (antes *Colossoma mitrei*) se alimenta de frutos, crustáceos y hojas, pero también come caracoles y peces pequeños (Ringuelet *et al.*, 1967a).

Tipo de los **peces de respiración aérea**. Ringuelet (1975) considera que el único carácter común de los componentes de este grupo es su

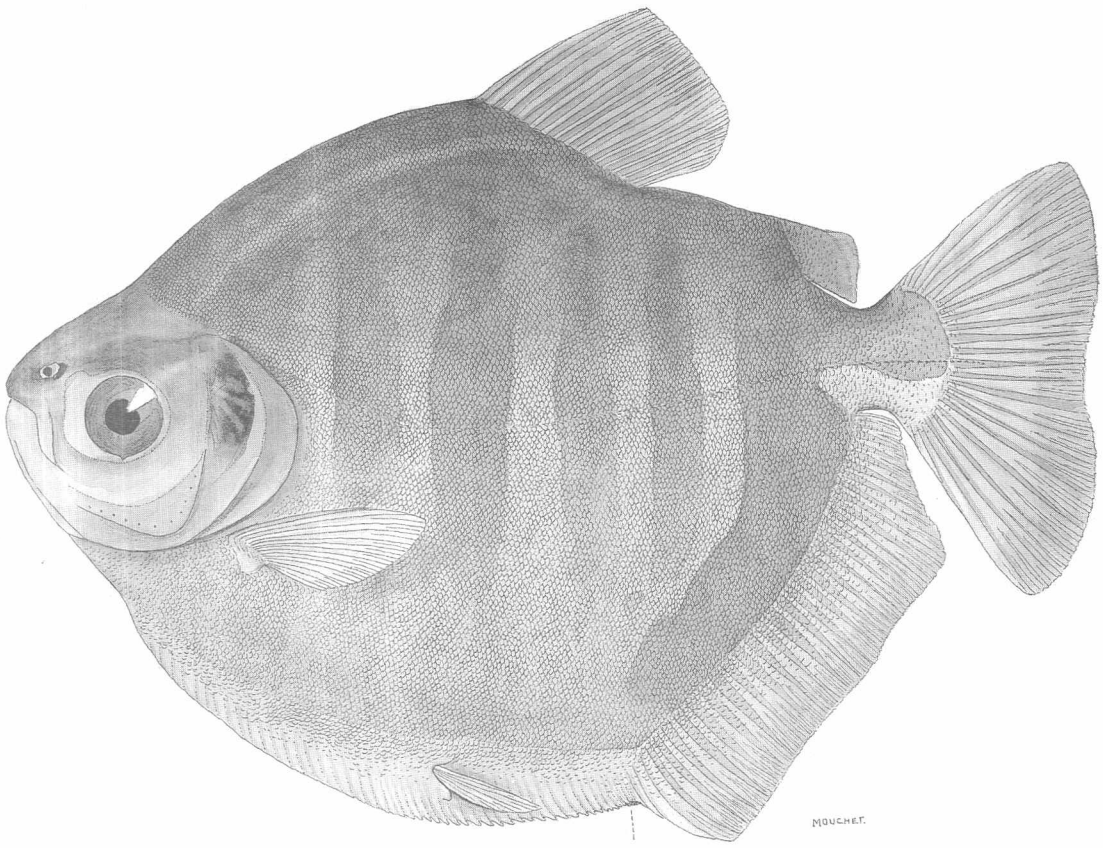


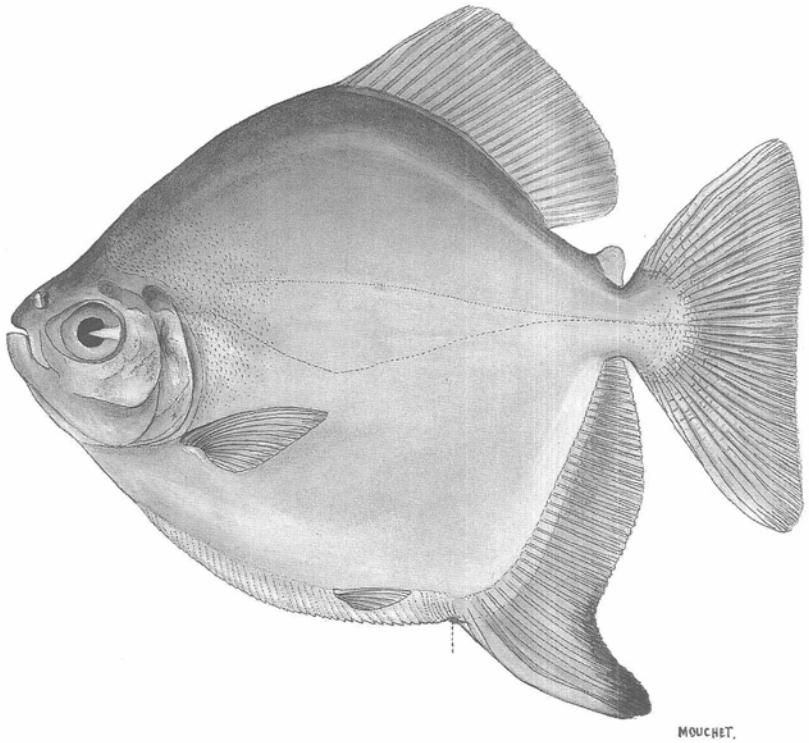
Fig. 4.25. *Mylossoma orbignyanus*, 12 cm. Pacú. Río Paraná en Rosario. Original de E. Mouchet.

capacidad de obtener oxígeno de la atmósfera, complementando así la respiración branquial. En este sentido, y como en el caso de los peces anfibióticos, no equivale realmente a los demás tipos considerados. Los dispositivos para respiración aérea difieren considerablemente entre diversas especies de géneros y familias diferentes, de modo que se trata de convergencias.

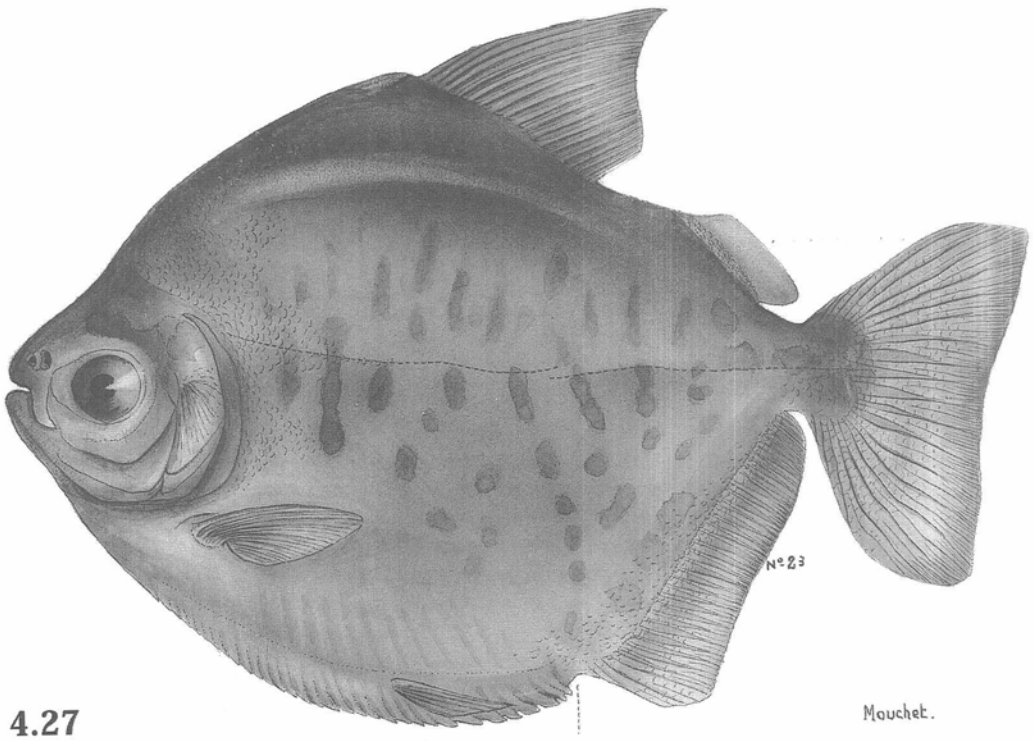
Al menos siete especies que tienen mecanismos de este tipo, son comunes en esteros con aguas de temperatura muy elevada y en general desoxigenadas, aunque también pueden encontrarse en otros ambientes. *Hypopomus brevirostris* (Hypopomidae) (Fig. 4.28), tiene una cámara branquial bien irrigada, llena de aire. *Synbranchus marmoratus* (Synbranchidae) (Fig. 4.29), un mecanismo similar al de *Hypopomus*. En *Hoplerythrinus unitaeniatus* (Erythrinidae), el órgano respiratorio es la vejiga natatoria, irrigada por la arteria celíaca, con la vena cardinal póstero derecha como vaso eferente.

En *Lepidosiren paradoxa* (Dipnoi, Lepidosirenidae), el órgano respiratorio es la vejiga natatoria, irrigada por el VI arco aórtico, y el vaso eferente es la arteria pulmonar. Además de estivar, este pez utiliza normalmente hasta 90 % de aire atmosférico. La lepidosirena (o loloch, pirá-cururú o piramboia) podría estar en un grupo ecológico propio o con la anguila criolla. Tiene el cuerpo subcilíndrico, alargado, con escamas muy pequeñas insertadas profundamente en la piel, los ojos muy pequeños y las aberturas branquiales reducidas. El ano está sobre el lado derecho. Las aletas impares confluyen, y las pares son filiformes.

En la Argentina, la lepidosirena vive en la cuenca del Bermejo en Salta, cerca de Resistencia en Chaco, en el río Paraná en Asunción, en los esteros del Iberá y en ambientes de la cuenca del Paraguay (Ringuelet *et al.*, 1967a). También aparece más al Sur, en la provincia de Santa Fe y en el Delta del Paraná. En esta zona han sido capturados los mayores ejemplares conocidos, de 945 y 975 mm. Se los capturó con línea cebada con sábalo o con un tipo de arpón local. Aunque su hábitat general son áreas de bañados, el ejemplar menor del Delta fue capturado a unos 14 m de profundidad con fuerte corriente (Mac Donagh, 1945a).

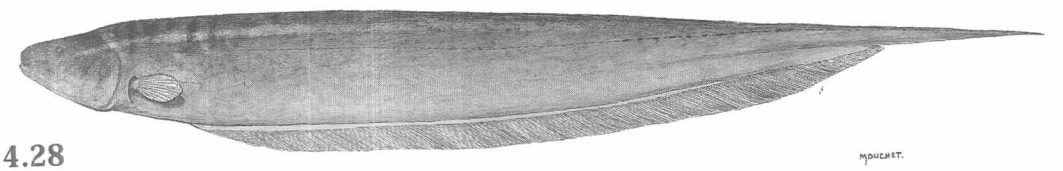


4.26



4.27

Figs. 4.26-4.27. 4.26, *Myloplus* cf. *asterias*, 11.6 cm. Riacho cerca de la ciudad de Formosa. Original de E. Mouchet. 4.27, *Metynnis otuquensis*, 18 cm. San Isidro. Original de E. Mouchet.



4.28



4.29

Figs. 4.28-4.29. 4.28, *Hypopomus brevirostris*, 12 cm. Río Paraná. Original de E. Mouchet. 4.29. *Synbranchus marmoratus*, 25 cm. Anguila criolla. Original de E. Mouchet.

Lepidosiren paradoxa vive en esteros, y pasa la estación seca estivando enterrada en el barro. Antes de que el ambiente se seque, excava una cueva acodada que tapa con un tapón de barro perforado, con otro semejante un poco más adentro. El pez se ubica en una cámara ensanchada en el fondo de la cueva, y se reproduce algunas semanas después que el ambiente se llene de agua. Los huevos son depositados en un nido construido en una cueva horizontal de fondo cerrado que puede tener 1,5 m de largo. La puesta es cuidada por el macho, que desarrolla en las aletas pélvicas unas vellosidades muy vascularizadas que contribuyen a la oxigenación de los huevos. Las larvas presentan branquias externas que pierden rápidamente. La respiración pulmonar comienza cuando las crías llegan a unos 35 a 40 mm de longitud, hacia la séptima semana.

Lepidosiren paradoxa se alimenta de moluscos del género *Pomacea*, vegetales acuáticos como el repollito de agua *Pistia striatotes*, y lombrices de agua del género *Tubifex* (Barrio, 1943). Predación sobre *Pomacea insularum* fue observada también en cautividad. El pez desmenuza el alimento y lo expele envuelto en una "baba" hasta tres veces antes de ingerirlo (Martinez Achenbach, 1970). Las lepidosirenas emiten un sonido particular (Barrio, 1943).

Callichthys callichthys (Callichthyidae) (Fig. 4.5), respira por medio del estómago e intestino; los vasos aferente y eferente son respectivamente la aorta dorsal y la vena inter-renal. *Hoplosternum littorale* y *Lepthoplosternum pectorale* (de la misma familia), presentan el mismo mecanismo. Tienen también respiración aérea complementaria algunas especies de *Doras* (Doradidae), *Pterygoplichthys anisitsi* y especies de *Hypostomus* (Loricariidae) y *Corydoras* (Callichthyidae) (Ringuelet, 1975).

En las especies de *Otocinclus* (Loricariidae), la pared distal del esófago se modifica en un divertículo ciego, que conforma una vejiga natatoria accesoria, que puede servir para la respiración aérea, y que podría proveer flotabilidad (Schaefer, 1997).

Más ocasional es la presencia en algunos géneros de Characidae, Gasteropelecidae y Serrasalmidae, de protuberancias dermales en los labios, que tienen función respiratoria cuando el pez vive en un ambiente hipóxico. Esta estructura se ha observado en individuos de la mojarra *Astyanax fasciatus* (4.11), capturados en una charca cercana al Río de la Plata, en Uruguay. El ambiente tenía 2 m de diámetro, 50 cm de profundidad, fondo fangoso y agua turbia. La temperatura nunca estuvo debajo de 30°C. Histológicamente, la protuberancia dermal se caracteriza por un agrandamiento de los espacios intersticiales de la hipodermis. Otros characiformes presentes en la charca, como *Cheirodon interruptus* y *Pseudocorynopoma doriai*, no mostraron esta adaptación (Casciotta, 1993).

Tipo de la **anguila criolla**. Un tipo propio corresponde a la anguila criolla, *Synbranchus marmoratus* (Fig. 4.29), por su estivación, el tipo de refugio que construye y su adaptación al desecamiento de sus hábitats. Se trata de una especie que puede medir más de un metro, de morfología "anguiliforme", es decir, de cuerpo rollizo, algo más alto que ancho, que se adelgaza progresivamente hacia atrás, y comprimido posteriormente. Las aletas impares confluyen alrededor del cuerpo, y tienen una única abertura branquial en posición medial y muy adelantada.

La anguila criolla se pesca en el río Uruguay medio en los meses más frescos, de marzo a noviembre. Durante el verano se recluye en fondos fangosos, o se protege en cavidades de las barran-

cas de ríos, arroyos y lagunas. También se la ha observado entre piedras (Almirón *et al.*, 2000). Pueden resistir extremas condiciones de sequía, enterrándose en el barro a unos 30 a 40 cm de profundidad (Ringuelet *et al.*, 1967a). En acuario reconoce señales de que va a ser alimentada.

Lüling (1980) estudió con detalle las espiras de meandros en los alrededores de Santa Fe, que muestran variaciones marcadas en el nivel del agua. Durante la bajante, en el fondo de los meandros, cerca o en la orilla misma, en un sedimento viscoso y homogéneo, libre de partículas grandes como piedras, raíces o fragmentos de valvas, la anguila excava un tubo vertical, que puede alcanzar hasta 2 o 2,5 metros - aunque en general no es tan profundo - con secciones horizontales, que en la parte más profunda son llenados por el agua de napa. En general la anguila se mantiene inmediatamente debajo del agua disponible, sea en la abertura externa o dentro del tubo cuando el nivel baja. A diferencia de los *Protopterus* africanos y de la lepidosirena, la anguila permanece activa aunque el tubo esté seco.

Synbranchus marmoratus tiene cuatro tipos sexuales: hembras, intersexos, machos primarios y machos secundarios. Los machos secundarios derivan de hembras en las que se da una reversión sexual. Es una especie hermafrodita, protogínica, diándrica (Lo Nostro & Guerrero, 1996). En muestras obtenidas en arroyos y esteros de Corrientes, 9% de los individuos eran intersexos, 11% machos primarios, 37% hembras y 43% machos secundarios (Petracchi & Guerrero, 1999).

No hay en la Argentina el tipo de peces cavernícolas, o del estigobios, que presentan un peculiar conjunto de adaptaciones (Ringuelet, 1975; Wilkens, 1988; Langecker *et al.*, 1995; Trajano & Bockman, 2000). Tanto en este caso como en el de los peces de respiración aérea, la aproximación habitual al encontrar un rasgo de interés en una especie en particular, ha sido examinar su presencia en especies no relacionadas que tengan requerimientos ecológicos similares, y cuando se la encuentra, se considera que las características asociadas a ambas conductas son adaptaciones. Con el desarrollo de la sistemática filogenética se dio la posibilidad de interpretar estas características en un contexto más estricto, ya que si hay restricciones filogenéticas en las diversificaciones ecológicas (como estas), o en las conductas, las especies estrechamente relacionadas podrían tener las mismas características ecológicas o de conducta, independientemente del hábitat que ocupen. En el primer caso se asume que las semejanzas han surgido como respuestas adaptativas a presiones de selección comunes. En el segundo, puede establecerse si las características compartidas surgieron en un antecesor común y han persistido. Esta aproximación incluye la ventaja de que explica la presencia de especies con el rasgo considerado pero que viven en hábitats diferentes (Funk & Brooks, 1990).

No conforman un tipo biológico las numerosas especies de peces anfibióticos.

Un esquema algo más detallado, restringido a los siluriformes, ha sido propuesto por Gómez (com. pers., 1984), tomando en cuenta la morfología y la reproducción, y dando algún énfasis al régimen alimentario, basándose en que caracteres de orden funcional, anatómico y morfométrico de los órganos del aparato digestivo, están relacionados con las características de los alimentos y pueden constituir adaptaciones (Angelescu & Gneri, 1949; Wootton, 1991; Cussac *et al.*, 1998).

Gómez (1984, com. pers., con algunas modificaciones) propone los siguientes tipos ecológicos de siluriformes dulceacuícolas.

Tipo I. Siluriformes **hematófagos** o **parásitos**. Coincide con el citado más arriba.

Tipo II. **Bagres de torrente**. Coincide con el de peces estenotermos de agua fría citado más arriba.

Tipo III. **Siluriformes predadores de río abierto**.- Coincide con el de siluriformes ictiófagos de río abierto citado más arriba. Este grupo abarca peces de gran tamaño de la familia Pimelodidae, de cabeza aplanada y hocico deprimido, con boca amplia y grandes parches o placas dentarias. Las barbillas en general son más cortas que en el común de los pimelódidos, y los radios espinosos de las aletas son débiles. Pertenecen a este grupo varias especies de importancia económica, incluyendo las más grandes de la fauna argentina, como los surubíes del género *Pseudoplatystoma* y los manguruyúes de los géneros *Paulicea* y *Zungaro*. Bonetto (1963) ha mostrado que ambas especies de surubí son migratorias. En el Paraná medio no se reproducen en el área de Colastiné, donde no se capturan juveniles (Cordiviola, 1966).

Luciopimelodus pati constituye una forma de transición al siguiente grupo.

Tipo IV. **Bagres frecuentadores de fondo**. Se subdivide en tres subtipos.

Subtipo a. **Bagre generalizado**.- A este subtipo corresponden algunas especies de Pimelodidae, tí-

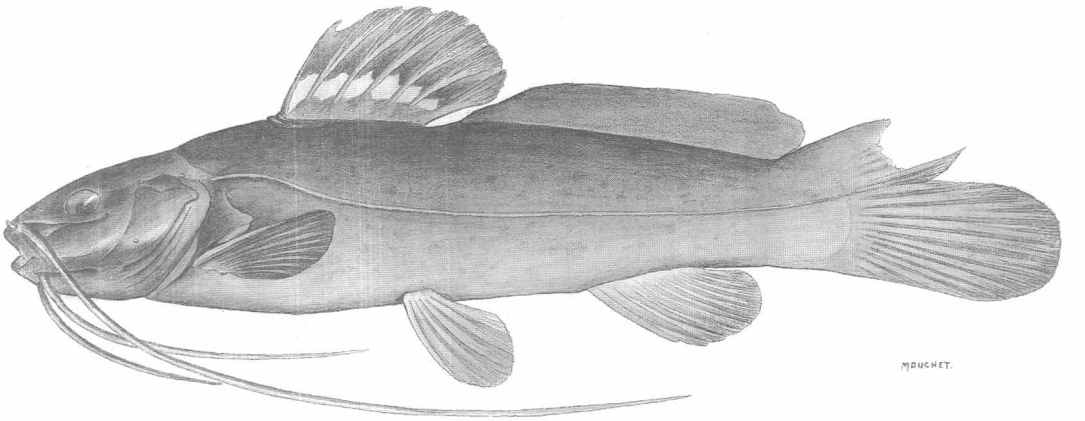


Fig. 4.30. *Rhamdia quelen*, 16 cm. Bagre sapo. Río Paraguay. Original de E. Mouchet.

picamente las de los géneros *Pimelodus* y *Pimelodella*, con barbillas y ojos bien desarrollados, y espinas dorsal y pectorales fuertes y punzantes, o no tanto (*Rhamdella*). Son organismos comparativamente lentos, en gran medida sedentarios. Dos ejemplares de *Pimelodus albicans* recorrieron una distancia máxima de 225 km, que corresponde a 11 km día^{-1} (Bonetto *et al.*, 1971). Este grupo de bagres tiene una alimentación omnívora, que corresponde a predadores oportunistas, eurífagos, relacionados con las comunidades bentónicas.

En ambientes lóticos, *Pimelodus maculatus* y *P. albicans* tienen una dieta ictiófaga, pero en ambientes lénticos una de organismos bentónicos e incluso iliófaga, lo que sugiere dos modelos de tramas tróficas. En su búsqueda de alimento estas especies remueven el fondo. Su dieta varía con la edad. Son planctófagos hasta unos 6 cm, luego se alimentan de peces pequeños y camarones, y finalmente adoptan el régimen citado más arriba (Bonetto *et al.* 1963).

En el Río de la Plata, *Pimelodus maculatus* tiene una dieta con partes iguales de vegetales e invertebrados bentónicos (Oliva *et al.*, 1981).

Pimelodus absconditus es un bagre relativamente pequeño (alrededor de 15 cm), que habita los ríos Paraná y Uruguay y algunos tributarios, y la laguna La Salada conectada con el río Paraguay. Los ejemplares de los ríos son los mayores, y el más chico se capturó en la laguna. Datos de algunos ejemplares muestran que se alimenta de larvas de quironómidos, ceratopogónidos y coleópteros terrestres, de adultos de estos últimos, hormigas y moluscos. También se hallaron numerosos restos de insectos y restos óseos y escamas de peces (Azpelicueta, 1995).

Sólo forzando un poco las cosas, puede incluirse aquí el bagarito *Parapimelodus valenciennesi*. Es una especie de hábitos nectónicos, muy abundante en las lagunas bonaerenses, donde se alimenta principalmente de zooplancton (Ringuelet *et al.*, 1967a). En el Río de la Plata tiene un régimen omnívoro, con alguna tendencia a la planctofagia, incluyendo 42% de alimentos de origen animal, 39% vegetal y 17% de material inorgánico (Cabrera *et al.*, 1973). Este es un caso más que muestra que, en general, los peces tienen una enorme libertad de elección en cuanto a su dieta, y que tanto las consideraciones adaptativas como las de restricción filogenética deben tomarse con cuidado.

Son también bagres generalizados en el sentido aquí usado, las especies de *Rhamdia*. A este género, de amplia distribución en América Neotropical, pertenece la muy conocida especie tradicionalmente referida a *Rhamdia sapo*, y a la que parece corresponderle según Silfvergrip (1996), el nombre *Rhamdia quelen* (Fig. 4.30) . Es común en riachos de corriente lenta y lagunas de fondo lodoso o firme, y se alimenta de pequeños peces y crustáceos, y en las lagunas bonaerenses, de desoves de pejerrey (Ringuelet *et al.*, 1967a). Los juveniles ingieren detritos (Luchini & Rangel, 1981). Los ejemplares en cautividad tienen hábitos sedentarios y lucífugos.

Subtipo b. El **bagre anguila y otras formas bentónicas**. En los componentes de este grupo, la órbita no tiene el margen libre. Incluye los géneros *Heptapterus*, *Microglanis*, *Myoglanis* y *Pariolius*, que se apartan bastante del patrón de otros Pimelodidae. Se trata de bagres de talla reducida, la máxima de unos 25 cm, de hábitos bentónicos y lucífugos. El bagre anguila, *Heptapterus mustelinus,* difiere de los demás en que la aleta dorsal se continúa sin interrupción con la caudal. Esta configuración, relacionada con hábitats estrechos, entre piedras o irregularida-

des del fondo, se encuentra también en algunos peces marinos que viven en la zona entre mareas, como *Xererpes fucorum* (Pholidae) de California. En el Río de la Plata, a veces hasta veinte ejemplares de *Heptapterus* se encuentran agrupados debajo de las piedras, de la misma forma señalada más arriba para los tricomictéridos (Ringuelet *et al.* 1967a). Las especies de *Microglanis* y *Pseudopimelodus*, de natación lenta, son nocturnas, y de día se refugian bajo piedras, y aun, según observaciones en acuario, en caparazones vacías del caracol *Pomacea* (Castello, 1971).

Subtipo c. Los **manduvíes, mandubá y formas similares**. Se incluyen aquí peces de la familia Auchenipteridae (que incluye ahora a los Ageneiosidae), en los que la aleta anal tiene la base considerablemente alargada, y a menudo presenta, en los machos, los radios anteriores modificados en una papila o pseudopene. Los ojos son laterales y la aleta dorsal está en una posición muy anterior. Algunas características reproductivas los separan de otros bagres. Castello (1969) considera tres tipos de siluriformes de acuerdo a las características del aparato reproductor masculino, que corresponden a los casos en que macho y hembra no presentan diferencias externas, en que el primer radio de la aleta anal de los machos está modificado formando un gonopodio o pseudopene, y en el que poseen una papila que no actúa como órgano copulador pero que dirige la eyaculación. Los peces de este subgrupo se encuentran en alguna de las dos últimas categorías.

En *Trachelyopterus striatulus* (quizá un sinónimo de *T. lucenai*), cuando se acumula una cierta cantidad de esperma, es envuelto en una masa de una sustancia gelatinosa y depositado en el oviducto de la hembra por medio del pseudopene tubular. El esperma se mantiene viable unos cuatro meses, hasta que los óvulos descienden y son fecundados (Ihering, 1937). Se ha descripto a esta especie como sedentaria y rara, y se cree que se alimenta de peces pequeños y crustáceos (Devincenzi & Teague, 1942).

Se ha sugerido que las peculiares barbillas, robustas y de movimiento vertical de *Auchenipterus osteomystax* [citado antes en la Argentina como *A. nuchalis*] pueden ser utilizadas para sujetar a la hembra durante la fecundación.

En el río Iguazú, algunas especies de *Glanidium* se comportan como activos ictiófagos, que durante el día se mantienen, tanto en aguas someras como en río abierto, en profundidades intermedias, a diferencia de otros bagres más ligados al fondo. En correlación con esto, el cuerpo es de sección subcilíndrica. Son más activos de noche, cuando ascienden a la superficie, donde se capturan con espineles tendidos a ras del agua.

Tipo V. **Siluriformes con placas**. Esta categoría comprende los varios tipos de peces que Ringuelet *et al.* (1967a) y Ringuelet (1975) agrupan en el tipo **loricariforme**. La característica más obvia es la presencia de una o más hileras de placas en el cuerpo. Las formas con menos placas son nadadores activos de régimen omnívoro, en tanto las que tienen más son formas bentónicas, poco activas e iliófagas, en las que las barbillas son más cortas. Un carácter notorio en varias especies de estas familias, es la capacidad de respirar aire. En los siluriformes americanos el órgano pertinente es una parte del sistema digestivo. En las tres familias del grupo las conductas reproductivas son complejas, con ejemplos de nidificación y de transporte y protección de los huevos. Pueden considerarse tres subtipos.

Subtipo a. **Armados**.

> A fish called *armado* (a *Silurus*) is remarkable from a harsh grating noise which it makes when caught by hook and line, and which can be distinctly heard when the fish is beneath the water. This same fish has the power of firmly catching hold of any object, such as the blade of an oar or the fishing line, with the strong spine both of its pectoral and dorsal fin.
>
> Charles Darwin, *The voyage of the Beagle.*

Incluye los siluriformes de la familia Doradidae (Fig. 4.6), con una única hilera de placas óseas en cada flanco, cada placa con una espina dirigida hacia atrás. Las espinas pectorales son fuertes y están bien osificadas, con espinas en forma de sierra a ambos lados, y con un mecanismo que permite trabarlas. Son animales relativamente sedentarios, de cuerpo de sección redondeada o subtriangular. Este es el subtipo en que los peces muestran la menor dependencia respecto del fondo. Son considerados omnívoros. El armado chancho *Oxydoras kneri,* se alimenta de insectos, crustáceos, moluscos y restos vegetales y animales.

El régimen atribuido tradicionalmente a *Pterodoras granulosus*, el armado común, consiste principalmente en frutas silvestres, crustáceos y moluscos. Ambos son especies de tamaño relativamente grande (unos 700 mm) con pesos de más de 4 kg. Datos comparativos más detallados, muestran diferencias en la alimentación de *Pterodoras granulosus* en diferentes localidades (Ferriz *et al.*, 2000). En el bajo Paraná, los bivalvos (especies de *Corbícula* y *Limnoperna* exóticas), componen la mitad del peso del contenido estomacal, en tanto la mayor parte del resto corresponde a material de origen vegetal, incluyendo maíz, trigo, sauce (*Salix humboldtiana*) y ceibo (*Erythrina cristagalli*). En la margen derecha del Río de la

Plata los moluscos tuvieron una importancia mucho mayor. Según Ferriz *et al.* (2000), el armado común es un bentófago eurifágico que explota el recurso más abundante disponible, ya que la importancia relativa de los ítems alimentarios correspondió a la del ambiente. Parece que el armado común ejerce alguna influencia en la abundancia de *Corbícula fluminea*, más intensa en el bajo Paraná donde el armado reside casi permanentemente, que en el Río de la Plata adonde llega estacionalmente.

Las barbillas en el extremo del hocico, junto con las membranas de alrededor de la boca, forman en algunas especies de *Doras* y *Oxydoras* una estructura de succión (Pinna, 1998).

Algunas especies de *Doras* parecen estar adaptadas a la respiración aérea, o tienen por lo menos una notable resistencia a la exposición (Cordini, 1955; Ringuelet, 1975).

Subtipo b. **Calíctidos**.- Especies de la familia Callichthyidae, de los géneros *Corydoras*, *Callichthys* (Fig. 4.5) *Hoplosternum y Pseudhoplosternum*, son comunes en muchos ambientes someros, y no tanto, de la Argentina. En general son peces sedentarios que se encuentran a poca profundidad. *Callichthys callichthys* y *Hoplosternum thoracatum thoracatum* son mencionados entre los respiradores aéreos comunes en los esteros del Chaco paraguayo, en condiciones de extrema penuria de oxígeno (Carter & Beadle, 1931). *Hoplosternum thoracatum* y *Hoplosternum littorale* son respiradores aéreos obligados, en los que el órgano respiratorio es la pared intestinal.

Las especies de *Corydoras* (Fig. 4.31) [un género con unas noventa y nueve especies nominales, número que parece excesivo], tienen respiración aérea facultativa, siendo el órgano pertinente la pared de la sección posterior del intestino. El número de ascensos respiratorios depende de la profundidad, la temperatura y la concentración de oxígeno disuelto. La necesidad de que el trayecto hasta la superficie no sea antieconómico desde el punto de vista energético, explica al menos en parte el hábitat de aguas poco profundas de las especies de *Corydoras*. La cuestión de si estos peces son respiradores aéreos obligados o facultativos tiene algunos problemas semánticos. Gómez (1993) señala que *Corydoras paleatus* es un respirador aéreo "voluntario", ya que impidiendo su acceso a la superficie es capaz de sobrevivir al menos 14 días con concentraciones de oxígeno disuelto entre 4,1 y 8,0 mg l^{-1}, en una temperatura media de 26,6°C. Si se considera que los peces impedidos de acceder a la superficie incrementan el número de intentos de hacerlo, y que disminuyen su flotabilidad y capacidad de natación, se concluye que, a pesar de la resistencia que puedan mostrar cuando están restringidos a una respiración branquial exclusiva, ésta nunca es equivalente a la de un pez de respiración exclusivamente branquial. En este sentido, no puede decirse que *Corydoras paleatus* es un respirador aéreo facultativo.

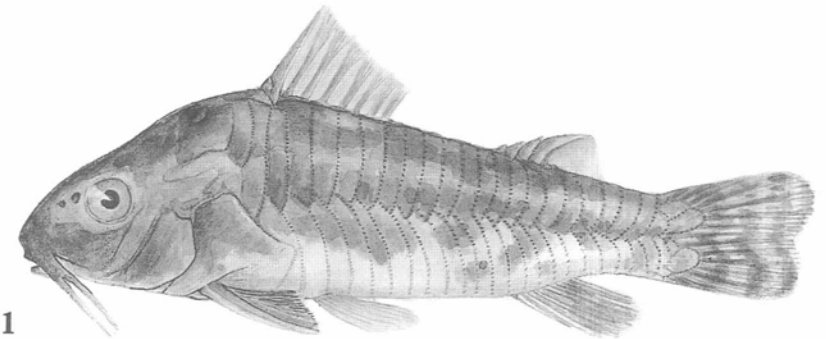
Hoplosternum littorale presenta una considerable resistencia a la exposición. De 100 ejemplares capturados en un estero, 27 sobrevivieron fuera del agua durante 18 horas, durante las cuales soportaron una amplitud térmica de -1 a 23°C y 4 horas de exposición directa al sol. En Chaco, con la bajante progresiva del nivel de agua de los esteros, se produce una concentración de los cardúmenes. Se han capturado 2600 ejemplares en un charco de 4 m de diámetro, en agua con un contenido de oxígeno disuelto equivalente a 2% de saturación (Neiff, 1981a). Para proteger los huevos [valga la teleología], *H. littorale* construye un nido flotante formado por restos vegetales aglutinados con una secreción bucal gelatinosa. Los huevos son colocados en la parte inferior y sujetos por una masa de espuma. El cuidado del nido corresponde al macho.

Callichthys callichthys se encuentra algunas veces en pequeños volúmenes de agua retenidos en cuevas de cangrejo durante el verano (Vaz Ferreira, 1969), y ocupa escondrijos en las barrancas de la orilla, de donde sólo sale de noche (Devincenzi & Teague, 1942).

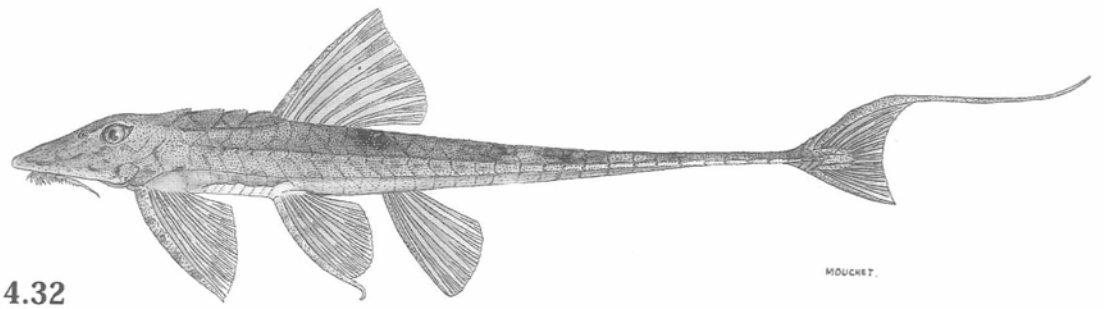
Las hembras de algunas especies de *Corydoras,* depositan cinco o seis huevos en un receptáculo formado por la reunión de las aletas ventrales y una expansión externa del oviducto, donde los retienen hasta un tiempo después de la fecundación. Después limpian con la boca la superficie de una piedra donde fijan los huevos, a unos 10 cm por debajo del nivel del agua.

Todas las especies de este subtipo son omnívoras, con dietas procedentes del bentos. El alimento más frecuente de *Corydoras paleatus* son copépodos y cladóceros correspondientes a especies de haptotaxismo desarrollado, es decir que no son estrictamente planctónicas (Escalante, 1983b).

Subtipo c. **Loricáridos**. Este grupo incluye las numerosas especies (unas 400 en América tropical), de la familia Loricariidae. Con un rango de tamaño que va desde unos 5 cm en especies de *Otocinclus* a unos 70 cm en *Hypostomus commersoni*, presentan una morfología muy definida, con el cuerpo cubierto de varias hileras de placas óseas. Tienen marcados hábitos bentónicos y sedentarios. Con barbillas cortas y poco evidentes, la boca es inferior y suctora, con diferentes



4.31



4.32

Fig. 4.31-4.32. 4.31, *Corydoras* sp., 5 cm. Río Quinto, Las Vertientes, San Luis. Original de E. Mouchet. 4.32, *Loricariichthys anus*, 21 cm (sin filamento). Vieja. Original de E. Mouchet.

morfologías labiales y dentarias. El cuerpo es muy deprimido en los loricarinos, y menos en los hypostomatinos, que son de sección triangular. Los primeros son, en general, omnívoros, y los otros iliófagos. Mientras las especies de *Loricariichthys* (Fig. 4.32) se alimentan de organismos bentónicos, animales y vegetales, y fango con detritos, las de *Hypostomus* se restringen a fango, detritos orgánicos y diatomeas. Concomitantemente, el conducto gastrointestinal de los *Hypostomus* es bastante largo.

El fango que estos peces utilizan como alimento, incluye diatomeas y bacterias vivientes provenientes del bentos, restos de fitoplancton y zooplancton originados en las aguas libres, restos de plantas superiores de la zona bentónica, restos de microorganismos tanto limnéticos como bentónicos, excrementos de organismos heterotrofos de ambas zonas, material orgánico de origen terrestre y material mineral proveniente de la zona emergida y de las orillas (Gneri & Angelescu, 1951). Si se considera esta variedad de componentes, puede considerarse a la iliofagia como una forma particular de régimen omnívoro. En otro contexto, esto explica también, al menos en parte, la enorme importancia de *Prochilodus lineatus* en la trama trófica del Paraná (Bowen *et al.*, 1984).

Se considera que varias especies de este grupo practican respiración aérea por medio del estómago, ascendiendo regularmente a la superficie a tomar aire, que luego expelen por las aberturas branquiales.

Numerosas observaciones (*e.g.* Vaz Ferreira, 1969) indican que en las especies de *Loricaria* el macho incuba los huevos, transportándolos en un repliegue del labio inferior.

Observaciones de Vaz Ferreira & Soriano Señorans (1971) en el río Cuareim, en Uruguay, muestran que la vieja *Hypostomus alatus* "construye sobre barrancas, cuevas en [las] que pueden identificarse los siguientes elementos: a) plataforma de acceso, b) boca, c) túnel de sección triangular con escotaduras superior y laterales correspondientes respectivamente a las aletas dorsal y pectorales, d) túnel de sección elíptica y e) cámara terminal ensanchada y con menor altura que el túnel, con una depresión central que retiene agua cuando la cueva queda en seco y otra depresión más pequeña. La cámara terminal es una cámara de cría ocupada por estadíos juveniles de la especie, desde alevinos a postlarvas. Mientras las bocas de las cuevas están debajo del agua, ejemplares adultos pueden permanecer dentro de ellas con la cabeza hacia el fondo: durante el desarrollo

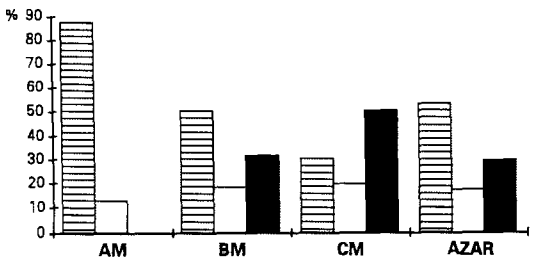


Fig. 4.33. Porcentaje de especies de cada tipo morfológico que aparece en grupos de especies basados en valores máximos de variables físico-químicas del agua. Comprimido: rayado, Subcilíndrico: blanco, Deprimido: negro. Los grupos son los de la Fig. 3.2. Modificado de Menni *et al.* (1996). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

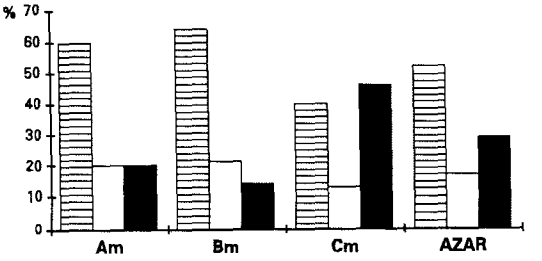


Fig. 4.34. Porcentaje de especies de cada tipo morfológico que aparece en grupos de especies basados en valores mínimos de variables físico-químicas del agua. Comprimido: rayado, Subcilíndrico: blanco, Deprimido: negro. Modificado de Menni *et al.* (1996). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

de la cría impiden así el acceso de predadores ... [los adultos] resisten la extracción...mediante la extensión de [las] aletas dorsal y pectorales, y sólo se retiran de la cueva espontáneamente por retropropulsión caudal con [las] aletas dorsal y pectorales plegadas". Los autores notan que el nombre local en Brasil, en idioma tupí, de una especie de *Hypostomus* referida a *H. commersoni,* significa "el que vive en agujero de piedra".

Tipos morfológicos y ecología

La forma del cuerpo de los organismos acuáticos influye mucho en sus capacidades ecológicas, en función de la física del movimiento a través de un medio fluido. En los peces, las diferencias en la forma del cuerpo están correlacionadas con variaciones en la forma de natación y con la utilización del espacio en los hábitats acuáticos (Winemiller, 1992).

La posibilidad de relacionar los patrones morfológicos con la ecología o con los tipos de vida de los organismos, ha tenido un desarrollo cuantitativo importante iniciado por Gatz (1979a,b), quien estableció correlaciones significativas entre 56 características morfológicas y la ecología general de 44 peces de aguas lóticas. Un análisis semejante hicieron Watson y Balon (1984), sobre peces de un curso de agua de Borneo. Winemiller (1991, 1992), ha analizado detalladamente este tema con resultados de un amplio grado de generalización, que comprenden desde ambientes de zonas frías a tropicales.

Haro *et al.* (1986, 1987) (VI 42), han ordenado los peces de los ríos de Córdoba por tipos ecológicos según el sistema de Ringuelet (Tabla 4.1), y Delfino *et al.* (1997), con un criterio semejante, las especies más comunes del embalse de Salto Grande (Tabla 20.2).

Arroyos de la Argentina con diferentes características químicas, muestran variaciones notables en la cantidad de componentes de cada tipo morfológico básico. En un amplio muestreo en varias cuencas, de 34 especies consideradas, 18 eran de cuerpo comprimido (53%), 10 deprimidas (29,4%) y 6 subcilíndricas (17,6%). Estas frecuencias no difieren significativamente de las esperadas en cualquier muestra de estas especies obtenida al azar (Figs. 4.33, 4.34). En cambio, las frecuencias obtenidas en muestras parciales parecen estar relacionadas con características químicas del agua. Tanto si se consideran valores máximos como mínimos de cada variable, los grupos con mayoría de especies endémicas de distribución restringida tienen una cantidad mayor de especies de cuerpo deprimido, y una cantidad menor de especies comprimidas, que las esperables al azar. La mayoría de las especies euritópicas son de cuerpo comprimido. En cambio, cuando se consideran en grupo las especies típicamente paranoplatenses, las frecuencias son muy semejantes a las obtenidas al azar. Esto sugiere que el área de los ríos Paraná y Uruguay es en el presente, el hábitat "normal" o común de las especies subtropicales de la Argentina. Esta área provee condiciones óptimas para la diversidad y abundancia, debido a su extensión, variedad de hábitats, riqueza en alimento y complejidad ecológica (Menni *et al.*, 1996).

PARTE II

Composición de la ictiofauna continental Argentina

En sus remotas páginas está escrito que los animales se dividen en (a) pertenecientes al emperador, (b) embalsamados, (c) amaestrados, (d) lechones, (e) sirenas, (f) fabulosos, (g) perros sueltos, (h) incluidos en esta clasificación, (i) que se agitan como locos, (j) innumerables, (k) dibujados con un pincel finísimo de pelo de camello, (l) etcétera, (m) que acaban de romper el jarrón, (n) que de lejos parecen moscas.

Jorge Luis Borges, *El idioma analítico de John Wilkins.*

A man raised in one part of the desert would know its flora and fauna backwards. He knew which plant attracted game. He knew his water. He knew where there were rubbers underground. In other words, by ***naming*** all the ***things*** in his territory, he could always count on survival.

Bruce Chatwin, *The songlines.*

Los peces de agua dulce de la Argentina, como los de cualquier sitio, forman un conjunto particular. La mayor parte constituye una porción empobrecida de la fauna brasílica, pero algunas especies que han sido adjudicadas a formas de distribución más septentrional están siendo reconocidas como diferentes, y muchas especies nuevas han sido descriptas recientemente. La parte meridional muestra afinidades gondwánicas y los peces son completamente diferentes de los del Norte (VIII 58). Mientras la mayoría de las especies de la región Neotrópica se distribuye en áreas cálidas y lluviosas en la zona intertropical y subtropical, muchos peces continentales de la Argentina viven en la zona templada y templada fría, a tal punto que el caraciforme más meridional precisa de un ambiente termal para mantenerse en su enclave geográfico (VIII 64). La riqueza (número de especies) es mucho menor que en la cuenca amazónica u otras de América del Sur septentrional, y en general, los peces son menos coloridos.

5. PECES DE LA ARGENTINA CONTINENTAL

La primera sistematización moderna de la ictiofauna argentina de agua dulce fue publicada en 1967a por Ringuelet y colaboradores. Se trata de una obra de considerable alcance, que hizo posible gran parte del desarrollo posterior de la ictiología en el país. Ordenó una enorme cantidad de información dispersa, incluyendo prácticamente todos los sinónimos y referencias disponibles a la fecha. Provee las caracterizaciones de todas las categorías consideradas y datos originales sobre numerosos grupos. Novedades resultantes de esta tarea fueron publicadas paralelamente (Alonso de Arámburu *et al.*, 1962; Ringuelet *et al.*, 1964). La sección taxonómica está precedida por un capítulo sobre ecología y zoogeografía, aún vigente en gran medida, y de enorme originalidad en su momento (I 1). Las descripciones de la biología de numerosas especies, muchas veces basadas en experiencias directas, constituyen una verdadera historia natural, en particular las del dorado, el sábalo y el pejerrey bonaerense. La cantidad de material examinado para ese libro es enorme, y sigue siendo una de las fuentes más detalladas de datos de distribución.

El amplio carácter de la obra, combinado con el desarrollo incipiente de la ictiología local en la fecha de su publicación, quizá retrasaron un tiempo la aparición de una actitud crítica y el hallazgo de algunas novedades. Pero, naturalmente, esto no es culpa de sus autores. De hecho, señalaron explícitamente que solamente en algunos casos pudieron "revisar y aclarar situaciones inciertas o dudosas sobre el ámbito y validez de ciertas especies", y que "el trabajo previo de ... investigación científica de un problema de sistemática zoológica no es una tarea libresca, y no puede ser resuelta sin tener muchas veces" el material original. Más particularmente, y éste sigue siendo un problema común, indican que "Múltiples referencias, como son las menciones no documentadas de especies brasileñas, señaladas una sola vez, y luego repetidas por simple referencia", no pueden ser aclaradas sin los materiales originales o sin el hallazgo de nuevos.

La Tabla 5.1 incluye los peces de agua dulce de la Argentina citados en este libro y algunos más, y permite ubicar en el esquema formal las especies mencionadas. Hemos considerado algunas adiciones y correcciones, pero no es estricta-

mente una lista crítica, y no hemos incluido especies limítrofes, pero sí algunas de presencia dudosa pero posible.

En todos los grupos en que estaban disponibles, se han seguido los criterios filogenéticos de los autores reunidos en Malabarba *et al.* (1998), sin considerar las categorías intermedias entre familia (o subfamilia) y género. Cuando no es así, las especies están en orden alfabético. Considerando que "Attempts to systematise organisms come and go; none is permanent and there are many kinds" (McKenna & Bell, 1997), se han sacrificado algunas precisiones a favor de una mayor claridad. Para las categorias superiores se provee una breve descripción, que de ninguna manera es diagnóstica, pero que puede orientar sobre su composición.

Con las restricciones indicadas, y según el número de especies en cada uno, los grupos más abundantes de peces argentinos continentales son los de las familias Characidae (>22%), Loricariidae (>14%, Pimelodidae (>8%), Trichomycteridae (>6%), Cichlidae (>5%), Anostomidae y Serrasalmidae (>3% cada una), y Curimatidae, Callichthyidae, Auchenipteridae y Rivulidae (>2% cada una). Las primeras cuatro de estas familias (sobre 51 familias en total), reúnen la mitad de las especies. Los dos órdenes dominantes, Characiformes y Siluriformes, reúnen más de 70% de las especies. Es llamativo el número de especies de *Astyanax* (mojarras, Characidae), de *Hypostomus* (viejas, Loricariidae), y de *Trichomycterus* (bagres de torrente, Trichomycteridae). En muchos ambientes las especies de *Astyanax* son simpátricas, pero no se ha estudiado si son alotópicas. Las especies de los otros dos géneros suelen tener distribuciones de poca extensión.

La identificación de los peces de agua dulce en el campo, salvo en el caso de algunas especies muy características y de tamaño por encima de los 20 cm, es difícil. Sólo se dispone de una clave hasta especies (Ringuelet et al., 1967a), y de otras más sencillas, pero que no en todos los casos llegan a especie (Menni & López, 1978; Menni *et al.*, 1995). Casciotta *et al.* (2003) proveen una, bien ilustrada, para identificar los peces del Iberá.

Tabla 5.1. Peces de agua dulce de la Argentina. Modificada de López *et al.* (1987), López *et al.* (2003), y fuentes puntuales. En la macrosistemática se sigue a Helfman *et al.* (1997). Los grupos indicados con asterisco son introducidos. Los nombres vulgares más comunes se indican entre paréntesis después de la especie, o de la familia o subfamilia cuando son más generales. Las descripciones de los grupos superiores no son diagnósticas.

Phylum **CHORDATA**
(Cordados)

Subphylum **VERTEBRATA**
(Vertebrados)

Superclase **GNATHOSTOMATA**
(Vertebrados con mandíbulas)

Clase **CHONDRICHTHYES**
(Peces de esqueleto cartilaginoso)

Subclase **ELASMOBRANCHII**
(Peces de esqueleto cartilaginoso con branquias laminares) (rayas y tiburones)

Superorden **BATOIDEA**
(Elasmobranquios con el cuerpo aplanado y expandido lateralmente formando un disco, con espiráculos dorsales y aberturas branquiales ventrales) (rayas, rayas águila, mantas, peces guitarra y peces sierra)

Orden **MYLIOBATIFORMES**
(Batoideos con el disco en general más ancho que largo – no en los potamotrigónidos en que es subcircular -, con pedúnculo caudal muy definido, a veces forma de látigo, y en general con una o más espinas) (rayas con espina, chuchos, rayas mariposa, mantas)

Familia **POTAMOTRYGONIDAE**
(rayas de agua dulce)
Según Nishida (1990), el género *Potamotrygon* estaría incluido en la familia Dasyatididae (sic), pero McEachran *et al.* (1996) continúan con el uso aquí indicado.

Potamotrygon brachyurus
Potamotrygon castexi (Fig. 4.1)
Potamotrygon falkneri
Potamotrygon hystrix
Potamotrygon motoro (Fig. 4.2)
Potamotrygon pauckei (Fig. 4.3)
Potamotrygon schuhmacheri

Grado **TELEOSTOMI**
(Acanthodii más "Osteichthyes" en sentido amplio)

Clase **SARCOPTERYGII**
(Peces de aletas lobuladas)

Subclase **DIPNOI**
(Peces pulmonados)

Orden **LEPIDOSIRENIFORMES**
(Peces pulmonados vivientes)

Familia **LEPIDOSIRENIDAE**
(Pez pulmonado de América del Sur)

Lepidosiren paradoxa (lepidosirena, loloch, pirá cururú)

Clase **ACTINOPTERYGII**
(Peces de aletas con radios)

Subclase **CHONDROSTEI***
(Actinopterigios de esqueleto cartilaginoso)

Orden **ACIPENSERIFORMES***
(esturiones y peces de hocico espatulado)

Familia **ACIPENSERIDAE***
(esturiones)

Acipenser cf. *baerii**
Esta es una especie del Norte de Rusia, hallada en el Río de La Plata procedente, probablemente, de un criadero del Río Negro en Uruguay (Azpelicueta & Almirón, 1999; IV 31).

Subclase **NEOPTERYGII**
(Actinopterigios de esqueleto calcificado; lepisosteidos y ámidos más los teleósteos)

División **TELEOSTEI**
(Peces vivientes dominantes, con variadas características esqueletarias, en particular de la aleta caudal)

Subdivisión **CLUPEOMORPHA**
(Peces en los que la vejiga natatoria está conectada con el oído interno)

Orden **CLUPEIFORMES**
(sardinas, anchoas, lachas, sardinas lobo)

Familia **ENGRAULIDAE**
(anchoas)

Lycengraulis grossidens (anchoa de río, anchoa)

Familia **PRISTIGASTERIDAE**

Pellona flavipinnis (lacha pelada, saraca)

Familia **CLUPEIDAE**
(sardinas, lachas)

Brevoortia aurea (lacha)
Platanichthys platana (mandufia)
Ramnogaster melanostoma limnoica y *Spratella pallidae* son sinónimos de esta especie (Cione *et al.*, 1998).
Ramnogaster melanostoma (sardina de río)

Subdivision **EUTELEOSTEI**
("Verdaderos" teleósteos)

Superorden **OSTARIOPHYSI**
(Peces que producen una sustancia de alarma cuando son dañados)

Serie **OTOPHYSI**
(Peces con aparato de Weber)

Orden **CYPRINIFORMES***
(Peces de agua dulce dominantes en el Sudeste de Asia, Africa, América del Norte y Europa. Boca muy protráctil, en general con barbillas y notable dentición faringea)

Suborden **CYPRINOIDEI***

Familia **CYPRINIDAE***
(carpas y pez rojo de acuario)
Algunas especies de esta familia, muy abundante en América del Norte, Europa, Asia y Africa, han sido introducidas en la Argentina en diversas circunstancias (VIII 64).

*Carassius auratus** (pez rojo de acuario)
*Ctenopharingodon idellus** (sogyo)
*Cyprinus carpio** (carpa, carpa de espejos)
*Hypophthalmichthys molitrix** (carpa plateada)
Esta especie fue encontrada en el Río de La Plata en 1997, durante grandes inundaciones, y se supone que provino de granjas de peces introducidos (García Romero *et. al.*, 1998).

Orden **CHARACIFORMES**
(Uno de los dos órdenes dominantes en América del Sur, donde compone más de la mitad de la ictiofauna. Numerosas familias de variada morfología, con diferentes tipos de dientes que se reemplazan en una boca poco protráctil -raramente edéntulos-, en general dos dorsales -la segunda adiposa- y típicamente con escamas cicloides)

Familia **HEMIODONTIDAE**
Subfamilia HEMIODONTINAE

Hemiodus orthonops

Subfamilia PARODONTINAE

Apareiodon affinis (virolito)
Apareiodon piracicabae
Citado por Miquelarena *et al.* (1997) de varias localidades del arroyo Urugua-í, en Misiones.
Parodon carrikeri
Parodon suborbitale
Parodon tortuosus tortuosus

Familia **PROCHILODONTIDAE**
(sábalos)
Prochilodus argenteus (sábalo plateado)
Prochilodus lineatus (sábalo)
Prochilodus scrofa (sábalo)

Familia **CURIMATIDAE**
Subfamilia CURIMATINAE

Potamorhina squamoralevis (blanquillo)
Las citas de *Anodus latior* bajo diferentes combinaciones se refieren a esta especie (Vari, 1984). Río Paraguay y Paraná.
Psectrogaster curviventris
Hamatichthys ciliatus y otras combinaciones citadas de la Argentina corresponden a esta especie (Vari, 1989).
Steindachnerina conspersa
Habita el sistema del río Paraguay y bajo Paraná. *Curimata b. bimaculata* es un sinónimo (Vari, 1991).
Steindachnerina biornata
Habita el Sudeste del Brasil, Uruguay y Norte de la Argentina. Su límite Sur en la Argentina está en arroyos cerca de La Plata, que desembocan en el Río de La Plata (Braga & Azpelicueta, 1987).
Steindachnerina brevipinna (huevada)
Curimata nitens es un sinónimo (Vari, 1991). Habita sistemas de los ríos Paraguay, Paraná inferior y Uruguay inferior.
Curimatella dorsalis
Curimatus alburnus y otras combinaciones, incluyendo *Rivasella australis* son sinónimos (Vari, 1992). Habita en los ríos Orinoco, Amazonas, Tocantins, Paraguay y Paraná. Esta es una distribución notablemente amplia para un curimátido.
Cyphocharax platanus (sabalito plateado, huevada)
Cyphocharax saladensis
Cyphocharax spilotus
Cyphocharax voga (sabalito)
Esta especie, muy común en la Pampasia, aparece en numerosas publicaciones bajo el nombre *Pseudocurimata gilberti.*

Familia **ANOSTOMIDAE**
Subfamilia LEPORELLINAE

Leporellus cartledgei
Leporellus vittatus

Subfamilia ANOSTOMINAE (Fig. 5.1)

Abramites solari (jikii) (Fig. 5.2)
Leporinus acutidens (boga)
Leporinus lacustris
Leporinus macrocephalus
Leporinus obtusidens (boga, bogón)
Leporinus octofasciatus (boga)
Leporinus pellegrini (boga)
Leporinus platycephalus
Según Braga (1993) es un posible sinónimo de *Schizodon borelli.*
Leporinus striatus (trompa roja)
Leporinus trifasciatus
Pseudanos trimaculatus
Schizodon borelli(boga, boga lisa)
Schizodon nasutus
Schizodon platae (boga)
Schizodon vittatum (boga)

Familia **ERYTHRINIDAE**

Erythrinus erythrinus
Hoplerytrhinus unitaeniatus
Hoplias malabaricus malabaricus (tararira, tarucha) (Fig. 5.3)

Familia **LEBIASINIDAE**
Subfamilia PYRRHULININAE
(Pirrulinas)
Tribu PYRRHULININI

Pyrrhulina australis
Pyrrhulina brevis
Pyrrhulina macrolepis
Pyrrhulina melanostoma
Pyrrhulina rachoviana

Familia **CTENOLUCIDAE**

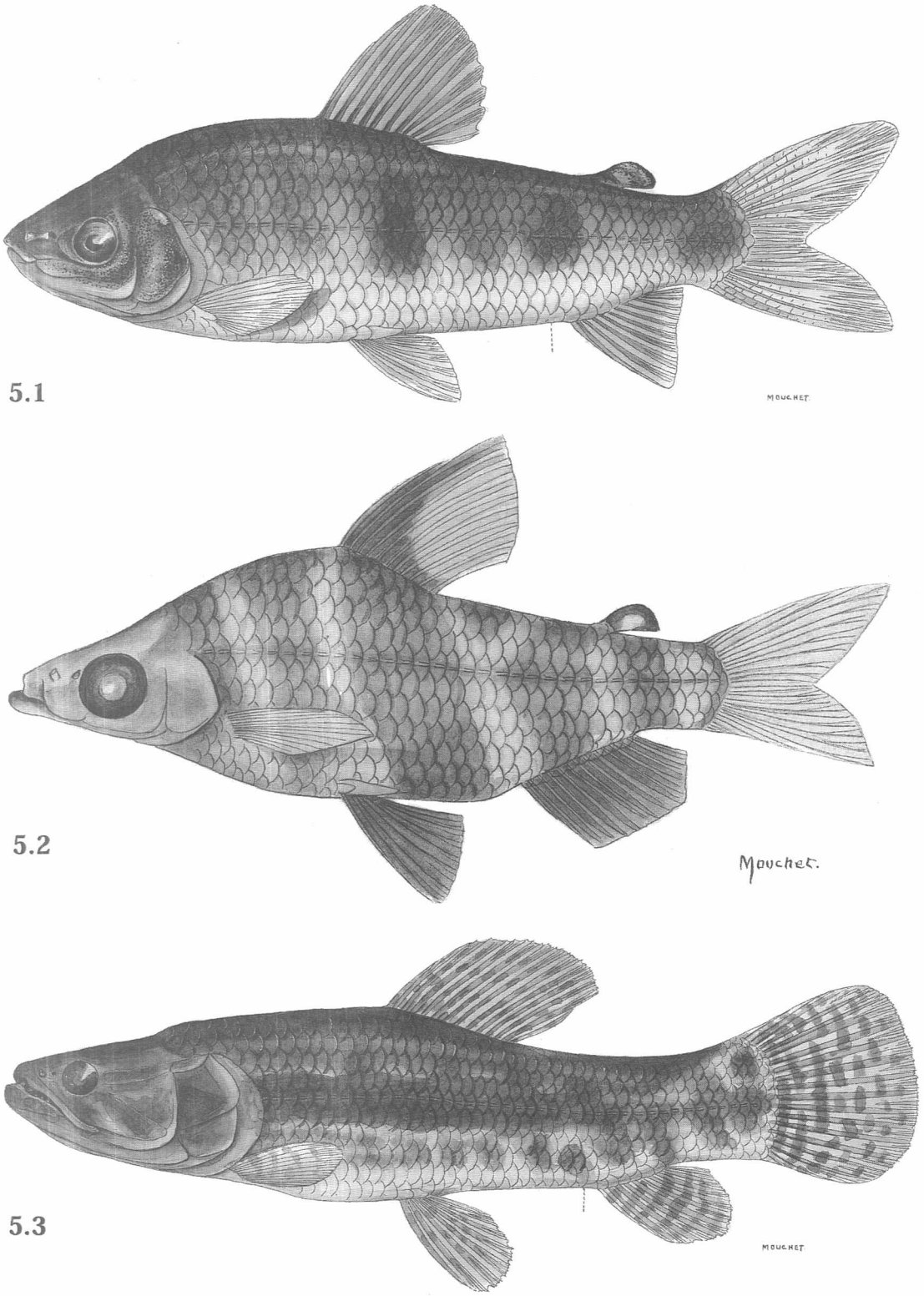
Boulengerella lucius

Familia **GASTEROPELECIDAE**
Subfamilia THORACOCHARACINAE

Thoracocharax stellatus (pechito)

Familia **CYNODONTIDAE**
Subfamilia CYNODONTINAE

Raphiodon vulpinus (chafalote, machete, dentudo)



Figs. 5.1-5.3. 5.1, *Leporinus* sp., 8,7 cm. Riacho cerca de la ciudad de Formosa. Original de E. Mouchet. 5.2, *Abramites hypselonotus*, 6,3 cm. Jikii. Corrientes,. Original de E. Mouchet. 5.3,. *Hoplias malabaricus,* 14 cm. Tararira. Camino de La Plata a Magdalena. Original de E. Mouchet. Véase la dentición en la Fig. 42.2.

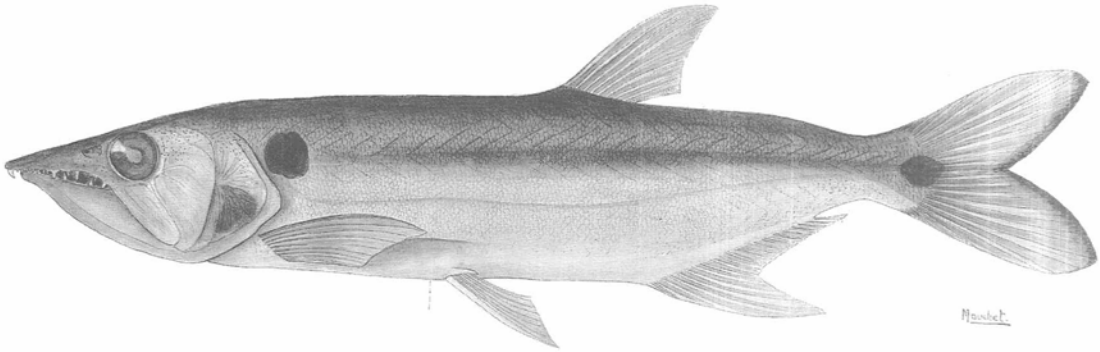


Fig. 5.4. *Acestrorhynchus pantaneiro,* 13 cm. Dientudo. Original de E. Mouchet.

Familia **ACESTRORHYNCHIDAE**

Acestrorhynchus lacustris (dientudo)
Acestrorhynchus pantaneiro (dientudo) (Fig. 5.4)
Acestrorhynchus altus, citado en muchas ocasiones de ambientes relacionados con el Paraná, es considerado un sinónimo de esta especie.

Familia **CHARACIDAE**
Subfamilia CHARACINAE

Charax gibbosus (dentudito jorobado, mojarra dentuda)
Es posible que las citas argentinas de esta especie correspondan a la especie siguiente (López *et al.*, 2003).
Charax leticiae
Charax stenopterus (dientudo transparente) (Fig. 5.5)
Roeboides bonariensis (dientudo)
Roeboides paranensis (dientudo)
Roeboides prognathus (dientudo) (Fig. 5.6)
Oligosarcus bolivianus (dientudo)
Oligosarcus brevioris (dientudo)
Citado del arroyo Yabotí Guazú, tributario del río Uruguay, en Misiones (Braga, 1994).
Oligosarcus jenynsi (dientudo)
Oligosarcus longirostris (dientudo) (Fig. 5.7)
Oligosarcus menezesi (dientudo)
Esta especie fue citada por Miquelarena y Protogino (1996), del arroyo Urugua-í, aguas arriba de la catarata, en el NO de Misiones.
Oligosarcus oligolepis (dientudo)
Oligosarcus paranensis (dientudo)

Subfamilia CYNOPOTAMINAE

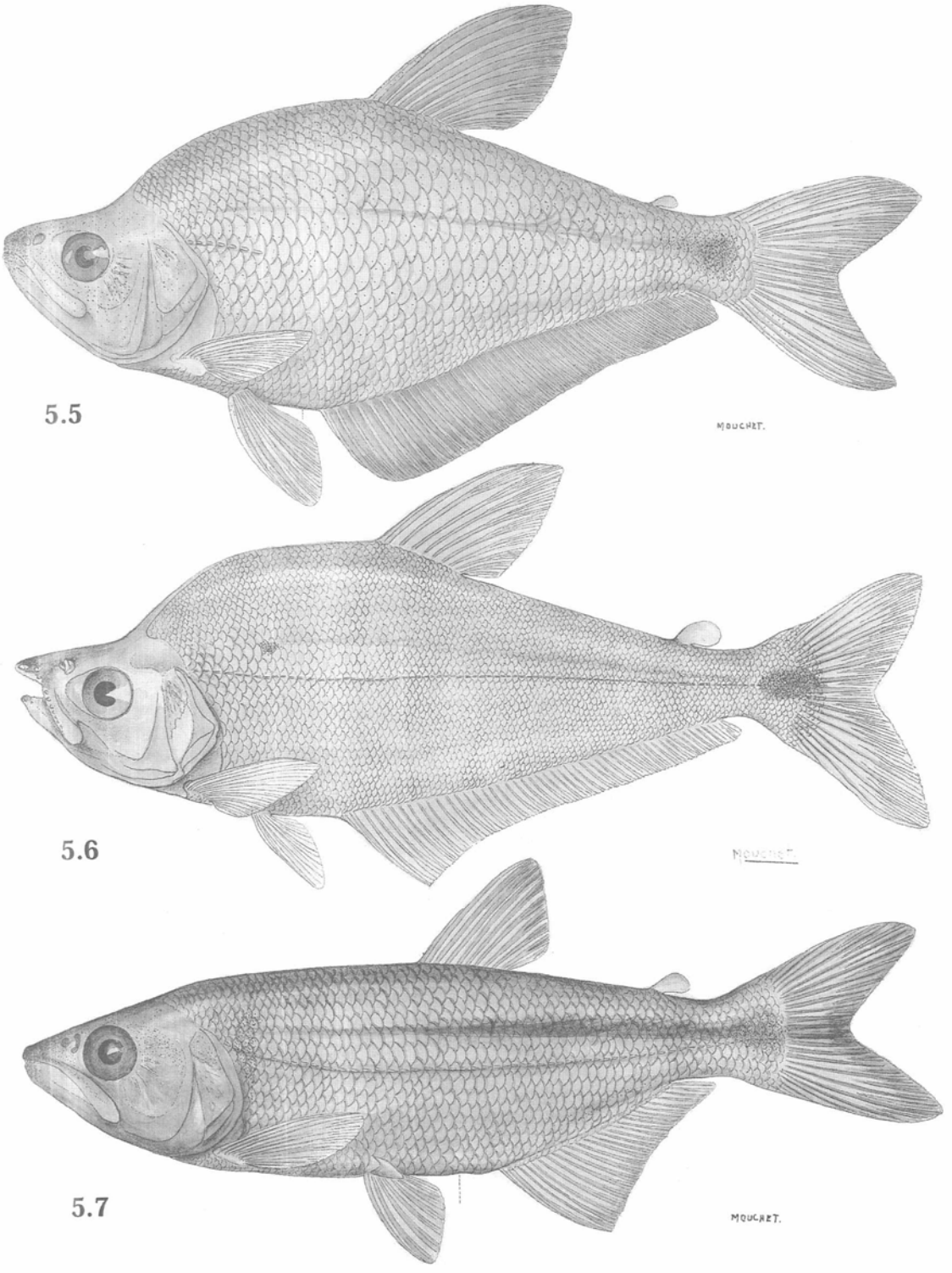
Cynopotamus argenteus (dientudo jorobado) (Fig. 5.8)
Cynopotamus caliurus
Incluimos esta especie, de definido patrón de coloración, basándonos en la comparación de la ilustración de Menezes (1976), con la realizada por E. Mouchet (Fig. 5.9) de un ejemplar de 12 cm, procedente del río Formosa, en Formosa. El material fue originalmente depositado en el Museo Argentino de Ciencias Naturales (Nº 2724a), pero se considera perdido.
Cynopotamus kincaidi (dientudo)
Galeocharax humeralis (dientudo)
Galeocharax kneri

Subfamilia BRYCONINAE

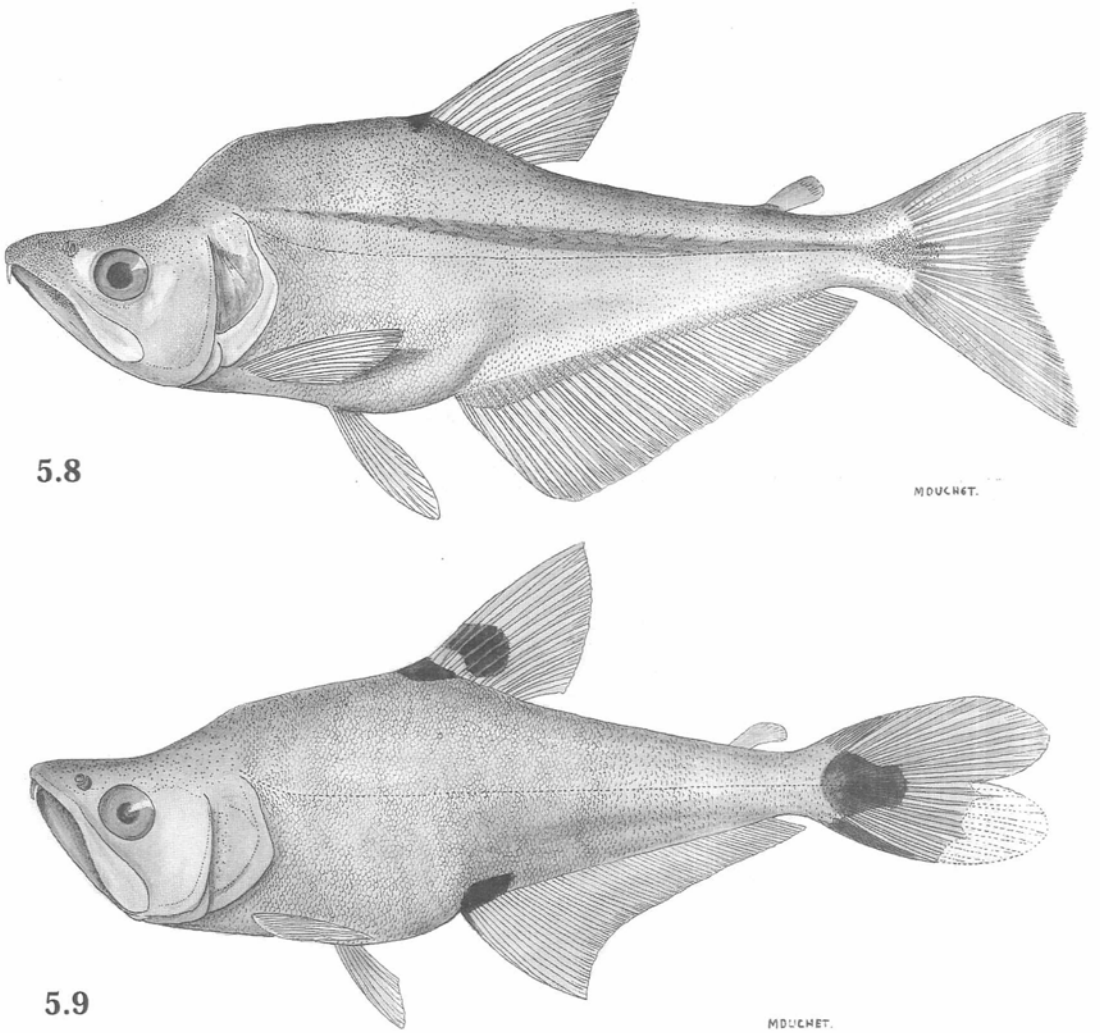
Brycon microlepis
Brycon orbygnianus (pirapitá, salmón del Paraná)
Salminus brasiliensis (dorado)
Salminus hilarii (dorado plateado o tabarana)
Triportheus paranensis (pirá guirá, golondrina, machete)

Subfamilia CLUPEACHARACINAE

Clupeacharax anchoveoides
Citada por Miquelarena & Casciotta (1982) de un riacho cerca de Bella Vista, Corrientes.
Engraulisoma taeniatum
Esta especie fue citada de un pequeño canal del río Corriente, en Corrientes (Casciotta *et al.*, 2002).



Figs. 5.5-5.7. 5.5,. *Charax stenopterus,* 10,5 cm. Dentudo transparente. "Arroyo Manzanares". Original de E. Mouchet. 5.6, *Roeboides prognathus,* 14 cm. Río Paraguay frente a la ciudad de Formosa. Original de E. Mouchet. 5.7, *Oligosarcus longirostris,* 10 cm. Dientudo. "Arroyo Manzanares". Original de E. Mouchet.



Figs. 5.8-5.9. 5.8, *Cynopotamus argenteus*, 11 cm. Delta entrerriano. Original de E. Mouchet. 5.9, *Cynopotamus caliurus*, 12 cm. Río Formosa, Formosa. Original de E. Mouchet

Subfamilia PARAGONIATINAE

Prionobrama paraguayensis

Subfamilia APHYOCHARACINAE (Fig. 5.10)

Aphyocharax alburnus
Aphyocharax anisitsi
Phoxinopsis typicus es un sinónimo.
Aphyocharax dentatus
Aphyocharax erythrurus
Aphyocharax paraguayensis
Aphyocharax rathbuni
Aphyocharax rubropinnis

Subfamilia GLANDULOCAUDINAE

Acrobrycon tarijae
Diapoma terofali
Pseudocorynopoma doriai (mojarra de velo, buchona)

Subfamilia STETHAPRIONINAE

Poptella paraguayensis

Subfamilia GYMNOCHARACINAE

Gymnocharacinus bergi (mojarra bronceada o mojarra desnuda)

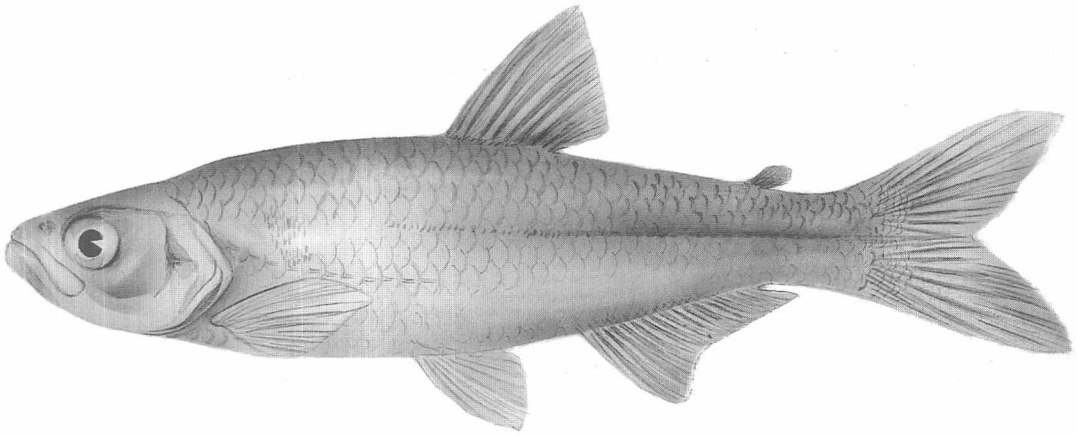


Fig. 5.10. *Aphyocharax* sp., 7 cm. Río Paraguay frente a la ciudad de Formosa. Original de E. Mouchet.

Subfamilia TETRAGONOPTERINAE
(mojarras)

Astyanax abramis
Astyanax bimaculatus
Astyanax cordovae
Astyanax correntinus
Astyanax eigenmanniorum
Astyanax erythropterus
Astyanax fasciatus
Astyanax gymnogenys
Astyanax ita
Descripta de las cabeceras del arroyo Tateto, un afluente del San Antonio en la cuenca del Iguazú en Misiones (Almirón *et al.*, 2002).
Astyanax leonidas
Astyanax lineatus
Astyanax ojiara
Descripta del arroyo Benítez, afluente del río Yabotí, a su vez afluente del Uruguay (Azpelicueta & García, 2000).
Astyanax paranahybae
Astyanax paris
Esta especie fue descripta de los arroyos Yabotí-Guazú y Fortaleza, de la cuenca del río Uruguay, en Misiones (Azpelicueta *et al.*, 2002).
Astyanax pellegrini
Astyanax. scabripinnis
Astyanax taeniatus
Astyanax troya
Bryconamericus agna
Esta especie fue descripta del arroyo Tabay (27°00´S, 55°10´) en Misiones (Azpelicueta & Almirón, 2001).
Bryconamericus eigenmanni
Bryconamericus exodon
Bryconamericus iheringii
Bryconamericus mennii
Esta especie fue descripta por Miquelarena *et al.* (2002), de los arroyos Cuñá Pirú y Uruguaí, en Misiones.
Bryconamericus rubropictus
Bryconamericus stramineus
Bryconamericus silvycola
Esta especie fue descripta del arroyo Urugua-í, en Misiones (Braga, 1998).
Bryconamericus thomasi
Esta especie fue revalidada por Miquelarena y Aquino (1995). Habita en la cuenca superior del Bermejo, en la cuenca del Pasaje - Juramento en Salta, y en el departamento de Tarija, en Bolivia.
Bryconamericus uporas
Esta especie fue descripta de arroyos de la cuenca del río Uruguay, en Misiones (Casciotta *et al.*, 2002).
Creagrutus beni
Ctenobrycon alleni
Ctenobrycon multiradiatus
Gymnocorymbus ternetzi
Hemigrammus manherti
Hemigrammus mattei
Hemigrammus ulreyi
Hyphessobrycon anisitsi
Hyphessobrycon bifasciatus
Hyphessobrycon elachys
Hyphessobrycon eques
Hyphessobrycon guarani
Hyphessobrycon igneus
Hyphessobrycon luetkeni
Hyphessobrycon meridionalis
Hyphessobrycon reticulatus
Hyphessobrycon uruguayensis
Hyphessobrycon wajat
Esta especie fue descripta por Almirón y Casciotta (1999) de Laguna Brava en Co-

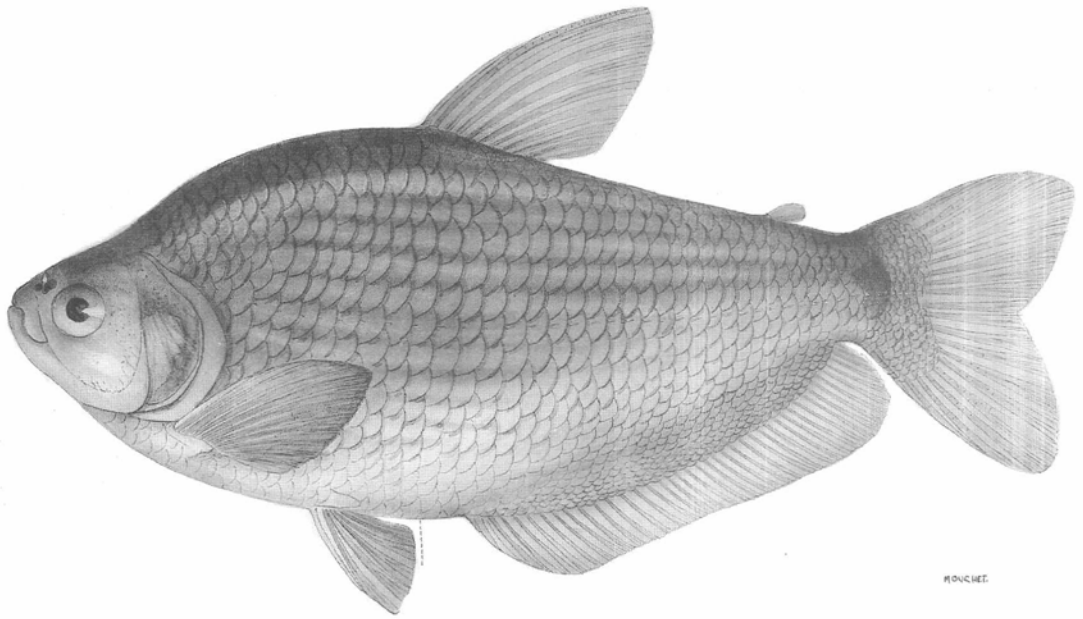


Fig. 5.11. *Markiana nigripinnis*, 13 cm. Laguna en Resistencia, Chaco. Original de E. Mouchet.

rrientes, el río Negro y Laguna Blanca cerca de Resistencia, en Chaco, y el Iberá en Corrientes.

Hypobrycon poi
Esta especie fue citada de los arroyos Acaraguá y Once Vueltas, tributarios del Río Uruguay en Misiones (Almirón *et al.*, 2001).

Markiana nigripinnis (ipiaú) (Fig. 5.11)
Moenkhausia dichroura (piki)
Moenkhausia intermedia
Moenkhausia sancta-filomenae
Psellogrammus kennedyi
Tetragonopterus argenteus (chanquete, mojarrita)
Piabucus melanostomus

Subfamilia CHEIRODONTINAE (mojarras)

Cheirodon galusdae
La presencia de esta especie en la Argentina es dudosa.

Cheirodon interruptus
Heterocheirodon yatai
Especie descripta por Casciotta *et al.* (1992). Es conocida del arroyo El Palmar, Entre Rios, Argentina, de un afluente del Río de la Plata (Almirón, 1994) y del río Santa María, en Rio Grande do Sul, Brasil.

Serrapinus calliurus
Serrapinnus kriegi
Serrapinnus microdon
Citada de la reserva El Bagual, en Formosa (Azpelicueta & Yanosky, 1992).

Serrapinnus notomelas
Serrapinnus piaba
Macropsobrycon urugayanae
Odontostilbe microcephala
Odontostilbe paraguayensis
Odontostilbe pequira
Saccoderma hastata

Familia **SERRASALMIDAE**
Subfamilia SERRASALMINAE
(pirañas, palometas)

Metynnis otuquensis
Las referencias argentinas de *Metynnis maculatus* corresponden a esta especie o a la siguiente (Braga, 1993/94).

Metynnis mola
Según Braga (1993/94) esta especie habita los esteros del Riachuelo, en Corrientes, y el río Paraná en Posadas.

Pygocentrus nattereri
Serrasalmus marginatus
Serrasalmus rhombeus
Serrasalmus serrulatus
Serrasalmus spilopleura

Subfamilia MYLEINAE
(pacúes, pacucitos)

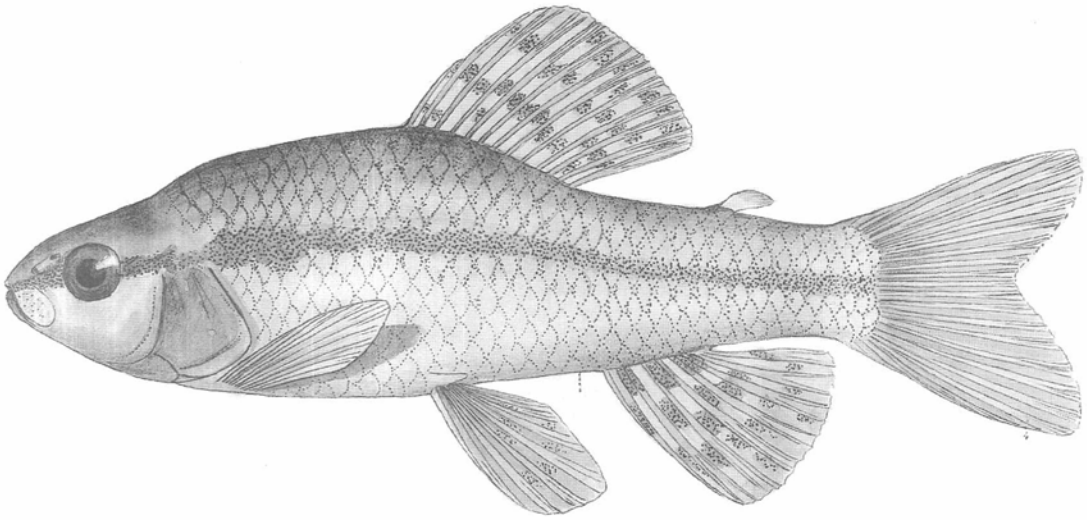


Fig. 5.12. *Characidium rachowi*, 4,5 cm. Original de E. Mouchet.

Piaractus mesopotamicus
Piaractus brachypomus
Mylossoma duriventris
Mylossoma orbignyanus
Mylossoma paraguayensis
Myleus tiete
Esta especie fue citada por Azpelicueta *et al.* (1985) del río Paraná en Posadas.
Myloplus asterias

Familia **CRENUCHIDAE**
Subfamilia CHARACIDIINAE

Characidium cf. *fasciatum* (tritolo)
Characidium pterostictum
Esta especie y Ch. tenue, fueron citadas por Braga (2001) de ambientes del departamento Gualeguaychú, en entre Ríos.
Characidium rachovii (Fig. 5.12)
Characidium tenue
Characidium cf. *zebra*

Orden **SILURIFORMES**
(Uno de los grupos de peces dominantes en América del Sur, desnudos o con placas óseas, con diversas combinaciones de barbillas alrededor de la boca que es poco móvil y con dientes finos y numerosos. Aletas de radios blandos pero comúnmente con el primer radio osificado y punzante y/o aserrado)

Familia **DIPLOMYSTIDAE**
(otunos o bagres aterciopelados)

Diplomystes cuyanus
Diplomystes mesembrinus
Diplomystes viedmensis
Suele considerarse que a esta especie le corresponde el género *Olivaichthys* (Arratia, 1987).

Familia **CETOPSIDAE**

Cetopsis coecutiens
Pseudocetopsis gobioides

Familia **LORICARIIDAE**
(viejas, viejas de agua)
Subfamilia NEOPLECOSTOMATINAE

Rhinelepis aspera

Subfamilia HYPOPTOPOMATINAE
(limpiavidrios)

Hisonotus cf. *paulinus*
Hypoptopoma inexpectata
Macrotocinclus flexilis
Microlepidogaster maculipinnis
Otocinclus affinis
Otocinclus vittatus

Subfamilia LORICARIINAE
(viejas, viejas de cola)

Brochiloricaria chauliodon
Farlowella hahni
Hemiloricaria lanceolata
Es ta especie fue citada del río Paraná en Corza Cué, Corrientes y el río Coronda en Santa Fe (Rodríguez & Miquelarena, 2002).

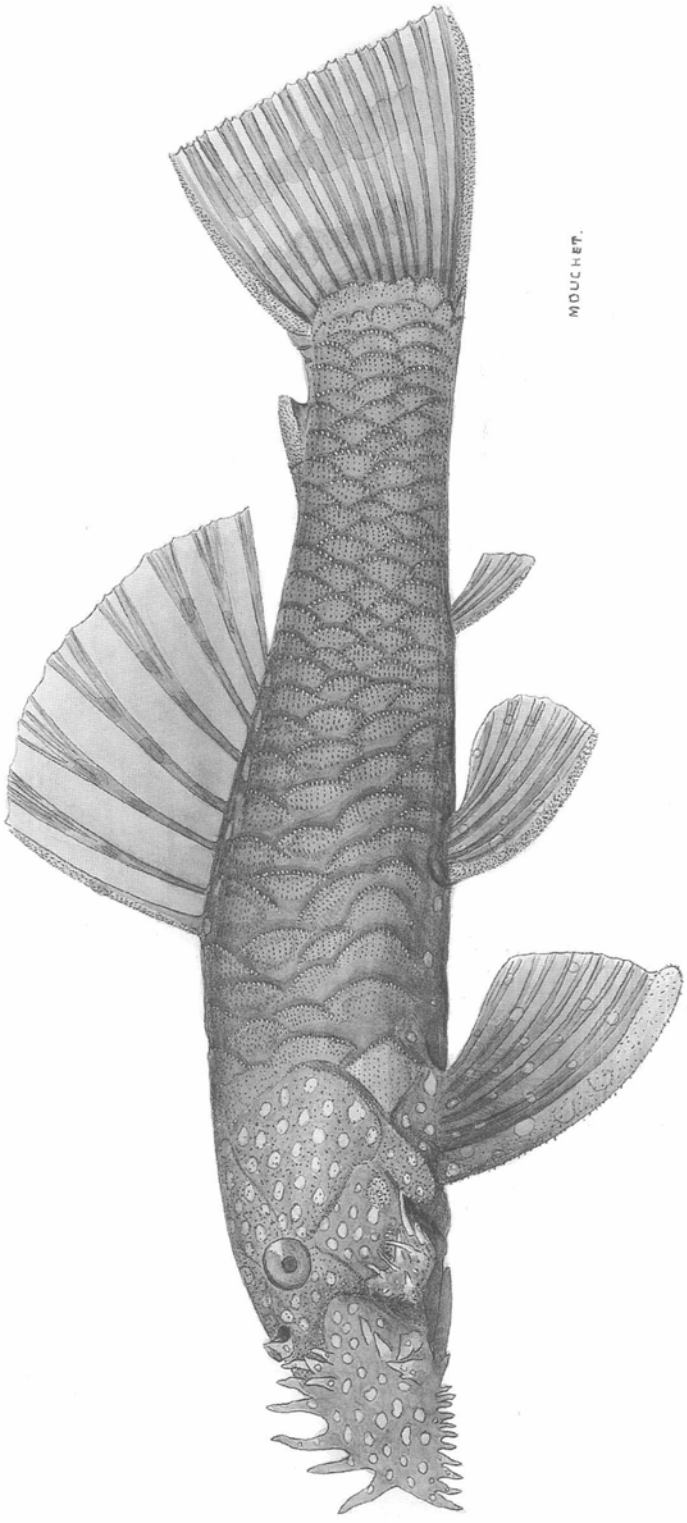


Fig. 5.13. *Ancistrus cirrhosus*, macho 16 cm. Vieja. Río de la Plata. Original de E. Mouchet.

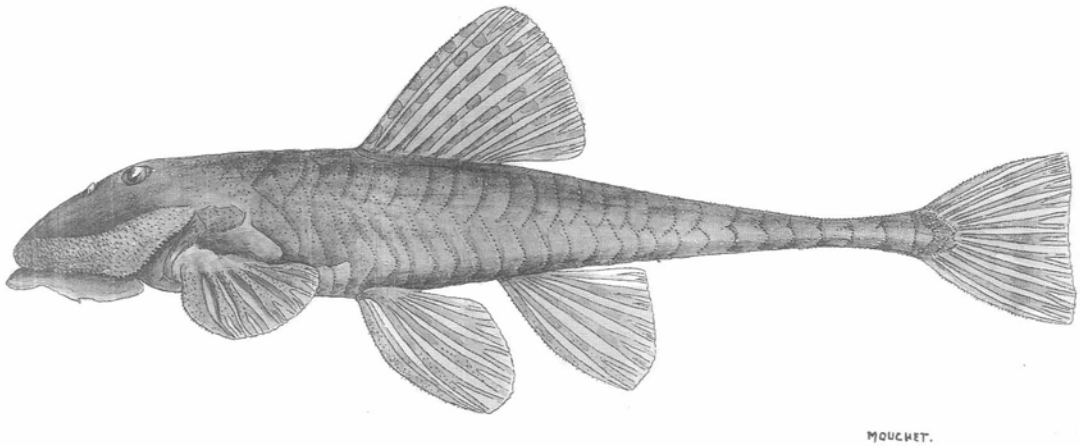


Fig. 5.14. *Ixinandria steinbachi,* 9 cm. Vieja. Charca en Salta. Original de E. Mouchet.

Hemiloricaria parva
Hemiloricaria phoxocephala
Ixinandria steinbachi (Fig. 5.14)
Loricaria apeltogaster
Loricaria simillina
Loricaria tucumanensis
Loricariichthys anus
Loricariichthys edentatus
Loricariichthys labialis
Loricariichthys melanocheilus
Loricariichthys platymetopon
Paraloricaria commersonoides
Paraloricaria vetula
Pseudohemiodon devincenzii
Pseudohemiodon laticeps
Ricola macrops
Rineloricaria catamarcensis
Rineloricaria felipponei
Rineloricaria lima
Rineloricaria pareiacantha
Rineloricaria thrissoceps
Spatuloricaria evansii
Spatuloricaria nudiventris
Sturisoma barbatum
Sturisoma robustum

Subfamilia ANCISTRINAE

Ancistrus cirrhosus (Fig. 5.13)
Ancistrus gymnorhynchus
Ancistrus hoplogenys
Ancistrus piriformis
Hemiancistrus fuliginosus
Megalancistrus parananus
Peckoltia vittata

Subfamilia HYPOSTOMINAE

Cochliodon cochliodon
Hypostomus alatus
Hypostomus albopunctatus
Hypostomus auroguttatus
Hypostomus borellii
Hypostomus commersoni
Hypostomus cordovae
Hypostomus derbyi
Hypostomus francisci
Hypostomus hermanni
Hypostomus laplatae
Hypostomus luteomaculatus
Hypostomus myersi
Hypostomus paulinus
Hypostomus piratatu
Hypostomus punctatus
Hypostomus regani
Hypostomus ternetzi
Hypostomus uruguayensis
Hypostomus variostictus
Liposarcus anisitsi
Pterygoplichthys multiradiata
Watawata microstomus

Familia **CALLICHTHYIDAE**

Hoplosternum littorale (cascarudo)
Lepthoplosternum pectorale (cascarudo)
Según Reis (1997) esta especie habita la "cuenca del Paraguay en Brasil, Paraguay y Argentina", y ha sido confundida tradicionalmente con *Megachelis thoracata* [antes *Hoplosternum thoracatum*]. Por lo tanto, es posible que las citas argentinas de *Hoplosternum thoracatum* correspondan a esta especie. Según Reis (1997), se la encuentra en el Sur del Chaco y a lo largo del Paraguay.
Callichtys callichthys (cascarudo)
Esta especie se encuentra en el río Dulce en el Norte de la Argentina, al Norte de la

provincia de Buenos Aires, aparentemente en el Bermejo, el Pilcomayo y alrededor del río Paraguay sobre Formosa, y en el río Uruguay. *Cataphractops melampterus* y *Cascadura maculocephala*, citada como limítrofe, son sinónimos (Reis, 1997).

Corydoras aeneus
Corydoras aurofrenatus
Corydoras carlae
Corydoras ellisae
Esta especie fue citada para la cuenca del Riachuelo (Braga, 1988).
Corydoras hastatus
Corydoras micracanthus
Corydoras paleatus (tachuela, limpiavidrios)
Corydoras polystictus
Corydoras undulatus

Familia **TRICHOMYCTERIDAE**
(bagres anguila, bagres de torrente, bagres serranos)
Subfamilia TRICHOMYCTERINAE
(pique y bagres de torrente)

Hatcheria macraei (pique, pique cuyano)
Trichomycterus alterum
Trichomycterus areolatus
La presencia en la Argentina de esta especie es dudosa (Fernández, com. pers.).
Trichomycterus barbouri
Trichomycterus belensis
Trichomycterus borellii
Trichomycterus boylei
Trichomycterus catamarcensis
Esta especie fue descripta por Fernández (2000) de Laguna Blanca, en el Departamento Belén, Catamarca.
Trichomycterus corduvensis
Trichomycterus davisi
Trichomycterus heterodontum
Trichomycterus johnsoni
Trichomycterus ramosus
Esta especie fue descripta de Laguna Blanca, Catamarca (Fernández, 2000).
Trichomycterus riojanum
Trichomycterus roigi
Trichomycterus spegazzinii
Trichomycterus tenue
Silvinichthys mendozensis
Silvinichthys sería un sinónimo de *Trichomycterus* (Fernández, com. pers.).
Scleronema angustirostris
Scleronema minutum
Esta especie fue citada por Casciotta y Almirón (1996) del arroyo Yuquerí Chico, de la cuenca del río Uruguay en Entre Ríos.
Scleronema operculatum
Ituglanis eichorniarum

Subfamilia VANDELLINAE
(chupa sangres, pirá candirú, sanguijuelas)

Paravandellia bertonii
Parabranchioica teaguei

Subfamilia STEGOPHILINAE

Homodiaetus anisitsi
Homodiaetus vazferreirai
Ochmacanthus batrachostoma
Esta especie fue citada por Casciotta & Almirón (1996), de Bella Vista, sobre el río Paraná, en Corrientes.
Pseudostegophilus maculatus

Subfamilia TRIDENTINAE

Tridentopsis cahuali
Esta especie fue descripta de charcas y del riacho Mbiguá, afluente del Bermejo (III 15), en el Sur de Formosa (Azpelicueta, 1990).
Tridentopsis pearsoni

Familia **ASPREDINIDAE**
Subfamilia BUNOCEPHALINAE

Bunocephalus coracoideus
Bunocephalus doriai
Bunocephalus iheringi
Bunocephalus rugosus
Amaralia hypsiura

Subfamilia HOPLOMIZONTINAE

Xyliphius barbatus

Familia **DORADIDAE**
(armados)

Platydoras costatus
Anadoras insculptus
Anadoras weddellii
Rhinodoras dorbgnyi
Pterodoras granulosus
Megalodoras laevigatulus (armado)
Oxydoras kneri (armado chancho)
Trachydoras paraguayensis
Doras eigenmanni

Familia **AUCHENIPTERIDAE**
(hocicones, buzos)

Subfamilia CENTROMOCHLINAE

Glanidium riberoi

Subfamilia AUCHENIPTERINAE

Trachelyopterus striatulus
Según Bertoletti *et al.* (1995), los ejemplares de la cuenca del Plata atribuidos a la especie acá citada, corresponderían a *Trachelyopterus lucenai* Los mismos autores sostienen que la especie de la cuenca del Uruguay es también *T. lucenai.*
Trachelyopterus albicrux (bagre cruz blanca)
Trachelyopterus ceratophysus
Trachelyopterus galeatus (bagre rojizo, torito)
Trachelyopterus teaguei
Ageneiosus brevifilis (manduví, manduví cabezón)
Ageneiosus valenciennesi (manduví, manduví fino)
Auchenipterus nigripinnis
Auchenipterus osteomystax (buzo)
Gran parte de las citas de *Auchenipterus nuchalis*, que no se hallaría en la Argentina, parecen corresponder a esta especie (Ferraris & Vari, 1999).
Epapterus dispilurus
Epapterus chaquensis es un sinónimo de esta especie (Vari & Ferraris, 1998).

Familia **ARIIDAE**
(Familia de bagres marinos o mochuelos, de los que una especie de *Netuma* entra a las aguas dulces, en particular al Paraná. La cita de *Genidens genidens* no ha sido comprobada)

Netuma barba

Familia **PIMELODIDAE**
Subfamilia PIMELODINAE

*Luciopimelodus pati (*patí*)*
Pinirampus argentinus (patí de aletas negras)
Megalonema platanum (bagre blanco, bagre plateado, patí bastardo)
Pimelodus albicans (bagre blanco)
Pimelodus absconditus
Esta especie fue descripta por Azpelicueta (1995), de varias localidades en los ríos Paraná y Uruguay, y de la laguna La Salada, conectada con el río Paraguay.
Pimelodus argenteus (bagre plateado)
Pimelodus brevis
Pimelodus maculatus (bagre amarillo)
Pimelodus mysteriosus
Esta especie se encuentra en la corriente principal del Paraná medio cerca de la confluencia con el Paraguay, en algunos de sus tributarios y también en el río Paraguay en Cáceres, Brasil (Azpelicueta, 1998).
Pimelodus ornatus
Iheringichthys labrosus (Fig. 5.15)
Iheringichthys platanus
Iheringichthys westermanni (bagre trompudo)
Parapimelodus valenciennesi (poteño)
Hypophthalmus edentatus (bagre rosado, manduví rosado)
Hypophthalmus oreomaculatus (bagre rosado, manduví rosado)
La validez de esta especie es discutida.
Paulicea luetkeni (manguruyú de las piedras)
Según Silfvergrip (1992), *Paulicea* es un sinónimo de *Zungaro.*
Brachyplatystoma filamentosum
Steindachneridion inscripta
Hemisorubim platyrhynchos
Zungaro zungaro (manguruyú)
Sorubim lima (cucharón)
Pseudoplatystoma coruscans (surubí manchado)
Pseudoplatystoma fasciatum fasciatum (surubí pintado)
Sorubimichthys planiceps

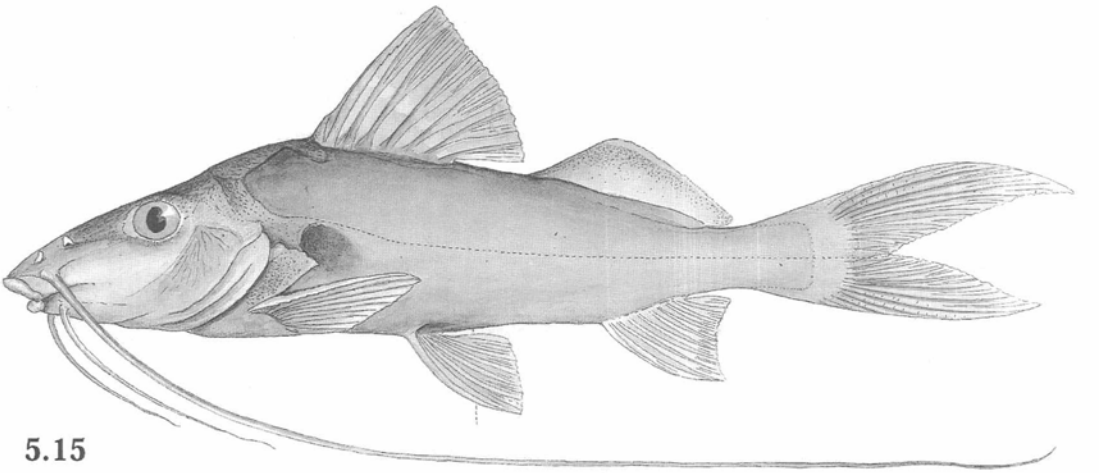
Subfamilia HEPTAPTERINAE

Heptapterus mustelinus
Myoglanis colletti
Pariolius hollandi
Pimelodella cochabambae
Pimelodella cristata
Pimelodella gracilis (Fig. 5.16)
Pimelodella griffini
Pimelodella howesi
Pimelodella laticeps (bagarito) (Fig. 5.17)
Rhamdella aymarae
Esta especie fue descripta por Miquelarena & Menni (1999), de la cuenca del río Itiyuro en el Norte de Salta.
Rhamdella jenynsi
Rhamdia quelen
Según Silfvergrip (1996), este es el nombre que correspondería a la especie ampliamente conocida en la Argentina con el nombre *Rhamdia sapo.*

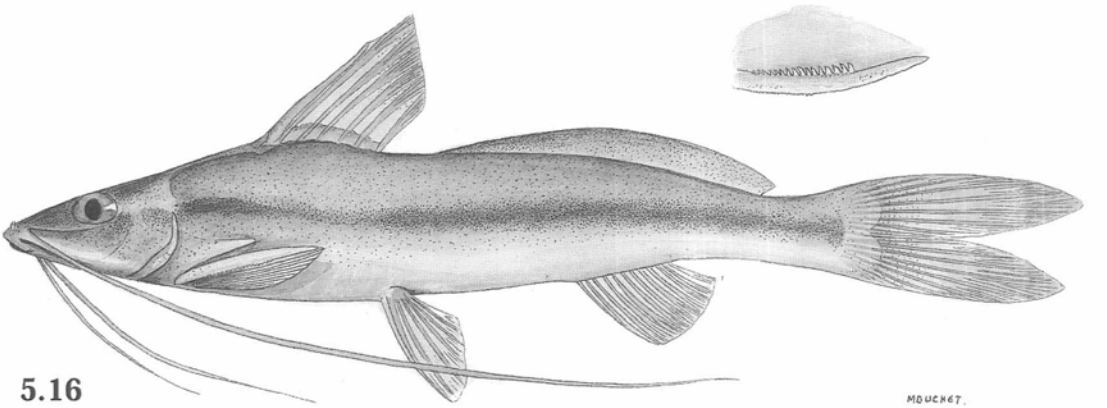
Subfamilia PSEUDOPIMELODINAE

Microglanis parahybae
Microglanis cottoides

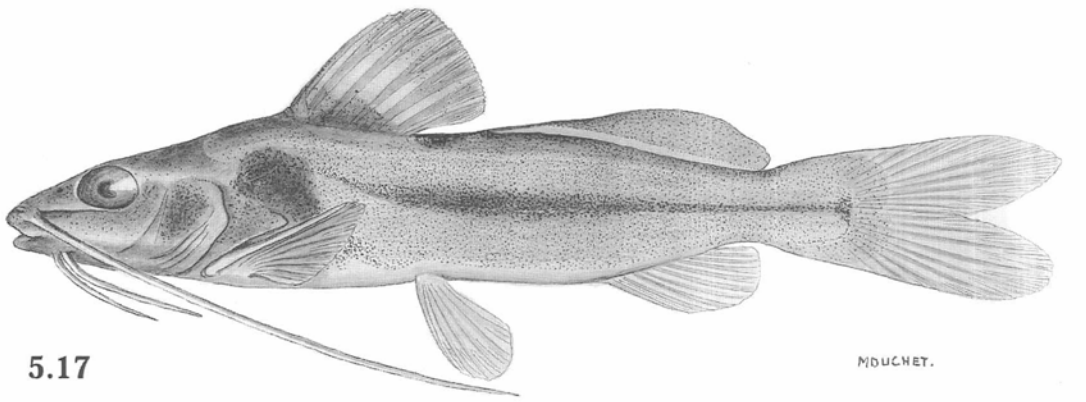
Orden **GYMNOTIFORMES**
(Peces de cuerpo muy comprimido y alargado, con órganos eléctricos, ojos pequeños, sin aleta dor-



5.15



5.16



5.17

Figs. 5.15-5.17. 5.15, *Iheringichthys labrosus*, 20,5 cm. Bagre trompudo. Río Gualeguaychú, Entre Ríos. Original de E. Mouchet. 5.16, *Pimelodella gracilis*, 12,5 cm. Bagre cantor. Alrededores de Rosario. Original de E. Mouchet. 5.17, *Pimelodella laticeps*, 8 cm. Bagre gris, bagre cantor. Río Reconquista en Moreno. Original de E. Mouchet.

sal y en general sin caudal, excepto los Apteronotidae, en los que es pequeña)

Familia **GYMNOTIDAE**

Gymnotus carapo (anguila, carapo)

Familia **RHAMPHICHTHYIDAE**

(banderitas, morenitas)
Rhamphichthys rostratus
Rhamphichthys hahni
Gymnorhamphichthys hypostomus

Familia **HYPOPOMIDAE**

Hypopomus artedi
Brachyhypopomus brevirostris

Familia **STERNOPYGIDAE**

Sternopygus macrurus
Eigenmannia trilineata
Eigenmannia virescens

Familia **APTERONOTIDAE**

Apteronotus albifrons (morena negra)
Apteronotus brasiliensis (morena negra)
Apteronotus ellisi (morena)

Superorden **PROTACANTHOPTERYGII**

Orden **OSMERIFORMES**
(Varios grupos de peces marinos, de agua dulce y diadromos –que migran entre el mar y el agua dulce-, en general con una sola dorsal, pero a veces también con una adiposa, y con la maxila edéntula que forma parte del borde de la boca)

Suborden **GALAXIOIDEI**
(Peces de aguas frías del hemisferior Sur)

Familia **GALAXIIDAE**

Galaxias maculatus (puyen)
Galaxias platei (puyen grande)

Familia **APLOCHITONIDAE**
Aplochiton taeniatus (peladilla)
Aplochiton zebra (peladilla)

Orden **SALMONIFORMES***
(Peces con aletas sin radios espinosos y con una adiposa, un proceso triangular en la base de las pélvicas, membranas branquiales libres del istmo, y particularidades anatómicas en la boca y las vértebras)

Familia **SALMONIDAE***
(Peces del hemisferio Norte, introducidos en ambientes naturales de Patagonia, y también cultivados)

*Oncorhynchus mykiss** (trucha arco iris)
Salmo salar var. *sebago** (salmón encerrado)
*S. trutta** (trucha marrón)
*Salvelinus fontinalis** (trucha de arroyo)
*Salvelinus namaycush** (trucha de lago)

Grupo **NEOTELEOSTEI**
(Peces con características particulares en la relación de la columna vertebral con el craneo, en la musculatura de las quijadas y la inserción de los dientes)

Superorden **ACANTHOPTERYGII**
(Peces de aletas espinosas que tienen una disposición particular de la quijada superior, dentición faringea; en general con escamas ctenoides, dos dorsales, la primera espinosa y la segunda compuesta por radios blandos y vejiga natatoria cerrada)

Serie **MUGILOMORPHA**
(Peces costeros con las dorsales separadas, y características propias en las cinturas y las escamas)

Orden **MUGILIFORMES**
(igual que la serie)

Familia **MUGILIDAE** (lisas)

Mugil liza
Mugil platanus

Serie **ATHERINOMORPHA**
(Peces en general de superficie y buenos nadadores, con un mecanismo particular de protrusión mandibular)

Orden **ATHERINIFORMES**
(Aterinomorfos plateados con dos dorsales claramente separadas)

Familia **ATHERINOPSIDAE**
(pejerreyes)
Odontethes hatcheri (pejerrey patagónico)
Odontesthes humensis
Odontesthes guazu de Buen, 1953 es un sinónimo (Dyer, 1998).
Odontesthes perugiae
Odontesthes retropinnis
Odontesthes bonariensis (pejerrey, pejerrey bonaerense)

Orden **BELONIFORMES**
(Grupo predominantemente marino, con quijadas elongadas y el lóbulo inferior de la caudal más desarrollado que el superior)

Familia **BELONIDAE**
(peces aguja, agujas de río) (Fig. 5.18)

Potamorrhaphis eigenmanni
Pseudotylosurus angusticeps (piratimbucú)

Orden **CYPRINODONTIFORMES**
(Peces de agua dulce que en algunos casos muestran una marcada resistencia a salinidades ele-

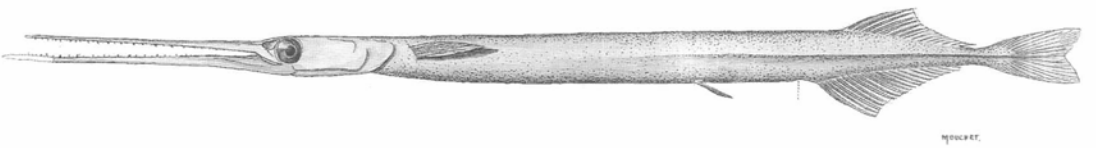


Fig. 5.18. *Pseudotylosurus* sp., 16 cm. Aguja de río. Río Paraná en Formosa. Original de E. Mouchet.

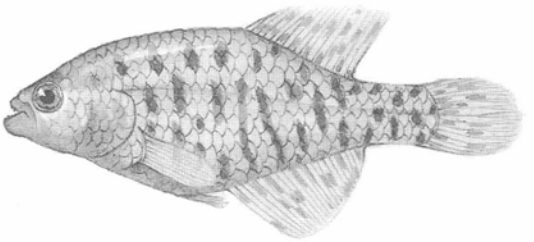


Fig. 5.19. *Austrolebias bellotti*, hembra, 4 cm. Original de E. Mouchet.

vadas y que tienen notables características reproductivas, incluyendo viviparismo y huevos de resistencia)

Familia **ANABLEPIDAE**

Jenynsia alternimaculata (madrecita de agua)
Se distribuye a lo largo de la vertiente oriental de los Andes, normalmente por encima de 1000 m s.n.m desde la provincia de Chuquisaca en Bolivia hasta Salta en la Argentina (Ringuelet, 1975; Ringuelet *et al.*, 1967a; Arratia *et al.*, 1983; Miquelarena *et al.*, 1990; Ghedotti, 1998; Ghedotti & Weitzman, 1996).

Jenynsia maculata
Esta especie se distribuye en el Noroeste de la Argentina.

Jenynsia multidentata (madrecita de agua)
Se distribuye en las planicies alrededor del Río de La Plata, Argentina, y en el Sur de Rio Grande do Sul, Brasil. Ghedotti & Weitzman (1996) indican que puede ser "nativa" también en el área costera de Brazil al Norte de Rio Grande do Sul hasta Rio de Janeiro, y también en las provincias argentinas de La Rioja, Catamarca, Tucumán, Córdoba, Mendoza y La Pampa en la Argentina, pero que podría haber nuevas especies en esta área. Por otra parte, la distribución de esta especie parece haber sido afectada por acción humana. En el área citada de la Argentina, esta especie se conocía [y ha sido ampliamente citada] como *J. lineata*, especie restringida por Ghedotti & Weitzman (1996) al río Cebollatí en Uruguay. También hay *J. multidentata* en canales de riego de la cuenca del río Colorado (Almirón *et al.*, 1997).

Jenynsia pygogramma (madrecita de agua)

Familia **POECILIIDAE**
(madrecitas de agua)

Cnesterodon decemmaculatus (overito, madrecita de agua)
Phalloceros caudimaculatus (madrecita de una mancha)
Phalloptychus januarius
Phallotorynus victoriae
*Gambusia affinis**
Poecilia vivipara

Familia **RIVULIDAE**
(pavitos, doraditos)

Austrolebias alexandri
Austrolebias bellotti (cynolebia, Argentine pearl fish) (Fig. 5.19)
Austrolebias nigripinis
Austrolebias nonoiuliensis
Austrolebias vandenbergi
Megalebias elongatus
Megalebias monstruosus
Neofundulus ornatipinnis
Neofundulus paraguayensis
Papiliolebias bitteri
Pterolebias longipinnis
Rivulus punctatus
Trigonectes balzanii

Serie **PERCOMORPHA**
(El grupo más avanzado de los euteleósteos, con la cintura pectoral en una posición muy anterior y conectada a la cintura pélvica por un ligamento)

Orden **SYNBRANCHIFORMES**
(Pequeño orden con especies principalmente de agua dulce, de cuerpo muy alargado, con aletas muy reducidas y peculiar suspensión mandibular anfistílica)

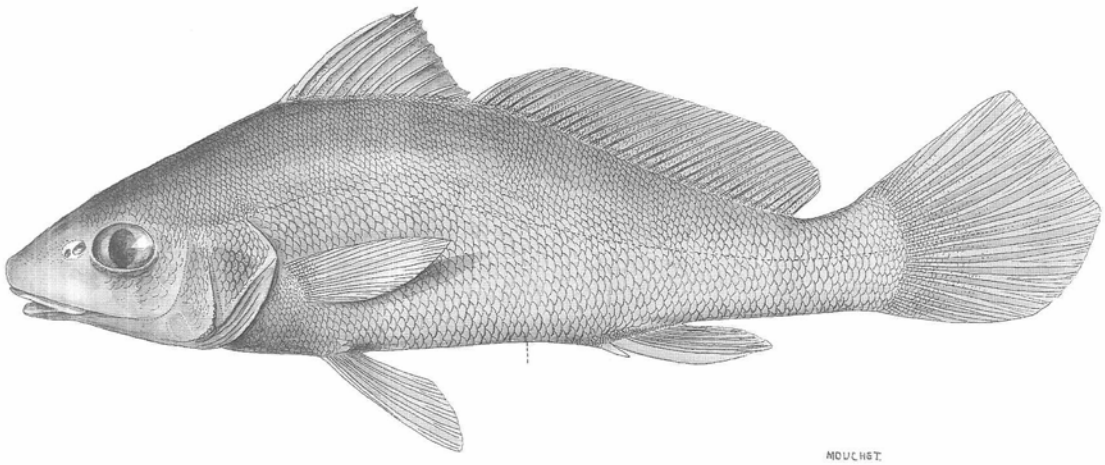


Fig. 5.20. *Pachyurus bonariensis,* 26 cm. Corvina de río. Río Paraná en Rosario. Original de E. Mouchet.

Familia **SYNBRANCHIDAE**

Synbranchus marmoratus (anguila criolla, anguila, pirá mboi)

Orden **PERCIFORMES**
(El orden más importante de los Percomorpha, principalmente marino)

Suborden **PERCOIDEI**
(El suborden más importante de los Perciformes; con dos aletas dorsales -nunca una adiposa-, espinas en las aletas dorsal, anal y pélvicas y otros caracteres)

Familia **PERCICHTHYIDAE**
(percas o truchas riollas)

Percichthys altispinis
Percichthys colhuapiensis
Percichthys trucha
Percichthys vinciguerrai

Familia **SCIAENIDAE**
(corvinas, corvinas de río)

Pachyurus bonarensis (Fig. 5.20)
Pachyurus paranensis
Aparentemente, esta especie es un sinónimo de la anterior.
Plagioscion macdonaghi
Plagioscion squamosissimus (corvina de Piauí)
Plagioscion ternetzi

Suborden **LABROIDEI**
(Peces con particularidades en la dentición faringea; comprende varias familias de peces marinos, incluyendo las damiselas y los peces loro, y la familia de agua dulce acá citada)

Familia **CICHLIDAE**

Crenicichla celidochilus
Crenicichla gaucho
Crenicichla lacustris (cabeza amarga)
Crenicichla lepidota (cabeza amarga)
Crenicichla minuano
Crenicichla misioneira
Crenicichla niederleini (cabeza amarga)
Crenicichla scotti (cabeza amarga)
Crenicichla tendybaguassu
Crenicichla vittata (cabeza amarga)
Crenicichla semifasciata
Astronotus ocellatus (cabeza amarga)
Chaetobranchopsis australis
Esta especie fue citada por Casciotta (1998a), del Paraná, a la altura de la ciudad de Corrientes.
Gymnogeophagus australis (chanchita)
Gymnogeophagus balzanii (chanchita)
Gymnogeophagus che
Esta especie fue descripta por Casciotta *et al.* (2000), del arroyo Urugua-í y de uno de sus afluentes, en Misiones.
Gymnogeophagus gymnogenys (chanchita)
Gymnogeophagus meridionalis (Fig. 5.21)
Apistogramma borelli
Apistogramma commbrae (chanchita, palometa)
Cichlasoma facetum (chanchita, palometa)
Cichlasoma tembe (chanchita, palometa)
Cichlasoma dimerus (chanchita, palometa)
Esta especie fue descripta en Argentina por Casciotta *et al.* (1995), del arroyo

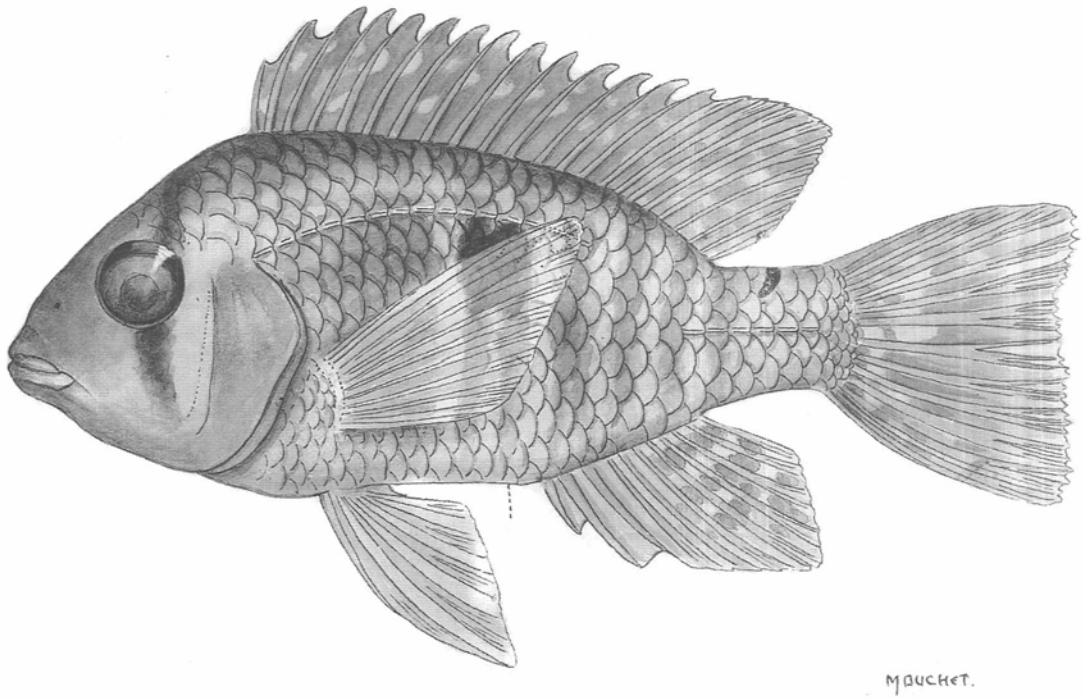


Fig. 5.21. *Gymnogeophagus meridionalis*, 6,5 cm. Camino de La Plata a Magdalena. Original de E. Mouchet.

Urugua-í, aguas arriba de la catarata, en el NO de Misiones.

Aequidens vittatus
Laetacara dorsigera
Bujurquina vittata
*Oreochromis niloticus** (tilapia nilótica)

Orden **PLEURONECTIFORMES**
(Peces muy modificados, con los ojos en en mismo flanco, en posición dorsal) (Lenguados)

Suborden **SOLEOIDEI**
(Lenguados con los ojos del lado derecho y con línea lateral simple)

Familia **ACHIRIDAE**
(lenguados de río)

Catathyridium jenynsi
Catathyridium lineatus

Es dudoso que esta especie, de amplia distribución costera marina, esté en aguas dulces de la Argentina.

PARTE III

El noreste y la influencia del Paraná

Después que Álvar Nuñez Cabeza de Vaca descubriera las cataratas del Iguazú y navegara el Alto Paraná, después que Juan Díaz de Solís penetrara con sus barquitos pintados por el Río de la Plata, que bien puede considerarse el lecho de muerte del Alto Paraná, y que fue entonces llamado el Mar Dulce, cartógrafos y astrólogos coincidieron en que en alguna parte debía hallarse el Paraná Medio, aunque sólo fuera para ofrecer una precaria solución de continuidad a tan asombrosos descubrimientos.

Leonardo Moledo, *Verídico informe sobre la ciudad de Bree.*

El Noreste Argentino constituye un área geográfica ecológicamente heterogénea, en la que se concentra una gran parte de los recursos hídricos de la Argentina. Los grandes ríos que atraviesan el Noreste conforman ecosistemas muy complejos, con características limnológicas muy influidas por los variados ambientes por los que pasan en áreas más septentrionales (Neiff, 1981a). Según Neiff (1990), los grandes ríos de la cuenca del Plata no se adecuan a una zonación de acuerdo al sistema clásico europeo. Esto parece válido sólo para el río Paraguay, que tiene una enorme cuenca de captación, el Gran Pantanal, que ocupa el lugar correspondiente al ritron de un río "típico", pero que está constituido por diversos ambientes lóticos y lénticos de gran movilidad en relación con el nivel hidrológico. El tramo aguas abajo del Pantanal funciona como zona de descarga, recibe pocos tributarios, tiene islas importantes, y al confluir con el Paraná no tiene un delta típico (Neiff, 1990; Bonetto & Wais, 1990).

El río Paraná se forma por la confluencia del Paranahyba, que nace en las Serras dos Piloes y do Río Claro, y el Río Grande que se origina en la Serra do Mantiqueira. Con 3740 km de longitud, es el segundo río de América del Sur. Tiene un área de captura de 2,8 millones de km^2, y una descarga anual de 500 millones de m^3, con picos de flujo de 65.000 m^3 s^{-1} (Bonetto, 1986a). [En Brasil llaman "paraná" a los brazos laterales del Amazonas (Sioli, 1991)].

6. AMBIENTES DEL NORESTE ARGENTINO Y PECES PARANENSES

Se dispone de varios esquemas de las divisiones del Paraná; aquí seguiremos el propuesto por Bonetto & Drago (1968) (Fig. 6.1). Estos autores dedicaron particular atención a la delimitación de los tramos superiores del río, pero sus argumentos tienen un carácter general, e incluyen consideraciones fisiográficas y faunísticas.

Bonetto & Drago (1968) proponen una división del Paraná en cuatro sectores. El Paraná superior se extiende desde las nacientes hasta los saltos del Guayrá (ahora cubiertos). El Alto Paraná desde este punto hasta la confluencia Paraná – Paraguay. El Paraná medio desde este punto hasta algo al Sur de la ciudad de Paraná, y desde aquí hasta el Río de la Plata, abarcando el delta, el Paraná inferior. Bonetto también ha propuesto que el Paraná inferior comienza a la altura de la desembocadura del Carcarañá en el Paraná, o a la altura de la ciudad de Diamante, algo más al Norte, donde comienzan zonas inundables en la margen izquierda (Bonetto, 1994).

La división del Paraná en sectores superior, medio e inferior ha sido discutida como ecológicamente inconsistente, debido a que está basada esencialmente sobre diferencias en la sección de escurrimiento, y porque considera solamente el eje principal, sin tener en cuenta las características del valle de inundación (Neiff, 1990). Puede aceptarse que los límites entre los sectores no son absolutos, y que los límites laterales se desplazan según el caudal, pero esto no parece invalidar las divisiones propuestas, que están relacionadas con rasgos fisiográficos definidos.

Los saltos del Guayrá, límite Sur del Paraná superior, eran una serie de cataratas por las que el agua entraba a un cañón de 5 km de longitud y 60 m de ancho, con paredes de 100 m de altura. Cuando los saltos fueron obliterados por la represa de Itaipú, especies que nunca se habían encontrado aguas abajo, como la corvina de Piauí, *Plagioscion squamosissimus*, aparecieron hasta por lo menos Itatí, en Corrientes.

El Alto Paraná corre a lo largo de una línea de falla geológica a través de un amplio plateau, con rápidos menores.

Los dos primeros tramos constituyen una cuenca activa, con fondos pedregosos y numerosos saltos de diferente magnitud, que alternan con los denominados "estirões", es decir, sectores de

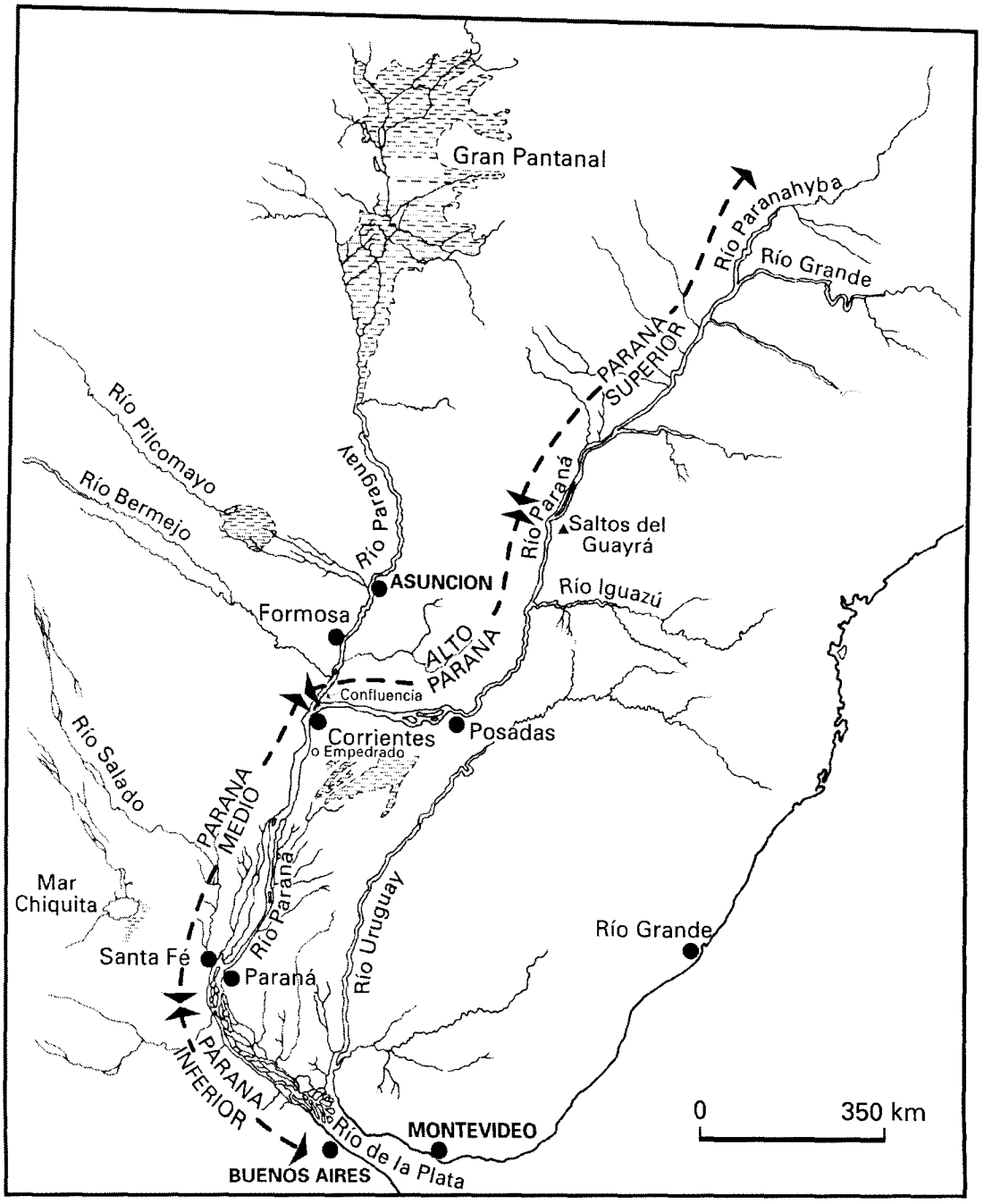


Fig. 6.1. Sectores del río Paraná. Modificado de Bonetto & Drago (1968).

márgenes anegadizas con lagunas y brazos muertos, donde el fondo es predominantemente arenoso. Hay también pozos o sectores de fondo lodoso. Estas características se suavizan mucho hacia los saltos del Apipé. Después de su confluencia con el Paraguay, el Paraná cambia mucho sus caracteres hidrológicos y biológicos. A medida que progresa hacia el Río de la Plata, conforma un típico río de llanura, con fondo móvil, en que el valle se dilata, el sedimento se hace suelto y fangoso y las aguas son más turbias y lentas. A todo lo largo del Paraná medio se extiende una formación de islas bajas que se amplía más aun en el delta del tramo inferior.

El conjunto Paraná superior - Alto Paraná aporta al Paraná medio un caudal promedio de 12.000

$m^3 s^{-1}$. El Paraguay tiene un módulo mucho más regular, de unos 4000 $m^3 s^{-1}$ promedio, de modo que la relación entre caudales es más o menos de 3:1. La confluencia constituye un área de engranaje donde el resultado de las influencias mutuas es muy variable.

Las aguas del Paraná provocan un remanso hidrográfico sobre el Paraguay inferior, tanto más definido cuanto mayor es la altura de las aguas de creciente del primero y más bajo se encuentra el segundo. Esta influencia puede alcanzar hasta Asunción, unos 250 km al Norte. El agua del Paraguay mantiene cierta individualidad hasta Empedrado. Desde el punto de vista químico, el aporte del Paraná parece suavizar los incrementos en sólidos solubles y suspendidos que el Pilcomayo y el Bermejo respectivamente, provocan en el Paraguay (Bonetto & Drago, 1968).

A partir de la confluencia Paraná - Paraguay, se forma una planicie de inundación que se extiende a todo lo largo de la margen derecha. En el sector entre Santa Fe y Paraná tiene unos 13 km de ancho, reducido por algunos tributarios y la laguna Setúbal. Entre Rosario y Victoria la planicie de inundación alcanza una anchura de 56 km. A la altura de la desembocadura del Carcarañá y la ciudad de Diamante, donde comienza el Paraná inferior, la planicie de inundación está sobre la margen izquierda (Bonetto, 1994).

El agua del Paraná medio es bicarbonatada - sódica. Su contenido en sales es bajo, con valores de 200 mg l^{-1} durante la estación seca, cuando es más elevado. La conductividad es baja y aun muy baja en comparación con la de sus tributarios en territorio argentino (Fig. 6.2; Drago & Vassallo, 1980). El contenido de SiO_2 es alto. Las concentraciones de $SO_4^=$ y K^+ son bajas, pero las de nutrientes relativamente elevadas a lo largo de todo el año (Maglianesi, 1968; Stangenberg & Maglianesi, 1968 a,b,c; Bonetto *et al.*, 1969a; C. Bonetto *et al.*, 1998; Bonetto & Di Persia, MS) (Tabla 6.1).

La turbidez del Paraná medio tiene valores entre 6 y 200 unidades APHA, y depende del estado del Bermejo y del Paraná superior. El Paraná superior transporta grandes cantidades de materia particulada, que es algo diluida durante las crecientes, en que su descarga es muy elevada (alrededor de 65.000 $m^3 s^{-1}$).

Sin embargo, en el Paraná inferior hay una notable disminución de la materia suspendida y del fósforo total, debida a precipitación en la llanura de inundación. En ésta, el bajo contenido de oxígeno del agua en contacto con el considerable "pool" de materia orgánica, indica que hay pérdidas de nitrato (Bonetto & Wais, 1995; Villar *et al.*, 1998).

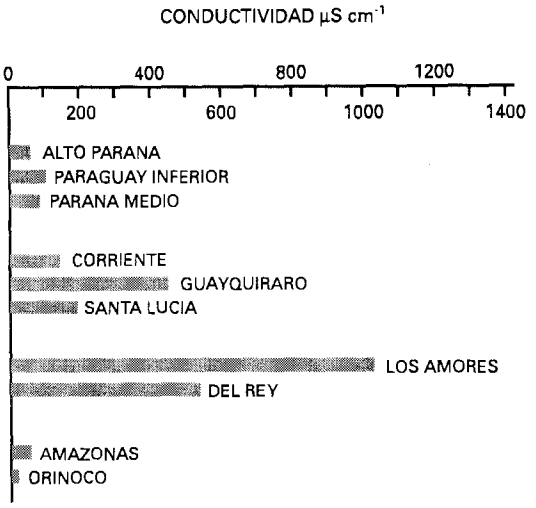


Fig. 6.2. Conductividades específicas del Paraná medio y algunos tributarios, del Paraguay, del Amazonas y del Orinoco. Modificado de Drago & Vasallo (1980).

El río Paraguay, que es el tributario más importante del Paraná, corre sobre más de 2550 km, drenando un área de 1,1 millones de km^2 (Bonetto, 1986a). Durante la estación húmeda, en su sección superior, hay un vasto complejo de tierras inundadas, el Gran Pantanal, una llanura de unos 80.000 km^2, de hasta 250 km de ancho (Fig. 6.1). Este macroambiente tiene un efecto considerable sobre la descarga y otras características limnológicas del Paraguay, entre ellas que el agua es transparente en creciente, debido a la retención de sólidos suspendidos (Bonetto, 1994). En la misma estación, las cabeceras del Paraguay pueden entrar en contacto con los tributarios del Amazonas, posibilitando el intercambio de fauna entre los dos sistemas fluviales. Esta posibilidad de intercambio ha sido mencionada muchas veces, y Pearson (1937) la remonta por lo menos a Reclus (1895). El mismo año, Koslowsky (1895) sostuvo que esta comunicación se producía "por los ríos temporarios que corren por los llanos de Chiquitos, desembocando en las lagunas de Gaiba y Oberaba [Uberaba en mapas recientes] formadas por el Paraguay y los afluentes del Guaporé, que nacen más al sur de San Ignacio".

El río Paraguay aguas arriba de Bahía Negra, es el área del sistema potámico Paraguay - Paraná con más especies de peces (más de 270) (Ringuelet, 1975; CECOAL, 1977). Generalmente, esto es atribuido a la relación con las cabeceras del Amazonas, y también a la elevada productividad de las aguas (Bonetto & Wais, 1992). Estimaciones más recientes indicarían que hay unas 400

Tabla 6.1. Composición iónica del agua del río Paraná (mg l^{-1}). Según datos de Maglianesi (1973) y Bonetto & Lancelle (1981).

	Río Paraná frente a Itatí			Río Paraná frente a Paraná		
	Máx.	Mín.	Prom.	Máx.	Mín.	Prom.
HCO_3^-	35,0	21,1	27,2	47,6	27,3	36,5
Cl^-	5,5	0,5	3,1	16,0	2,5	9,1
$SO_4^=$	4,3	0,1	1,9	10,8	2,5	5,5
Ca^{++}	6,8	3,2	4,4	10,0	4,4	6,7
Mg^{++}	3,9	1,7	2,6	4,8	2,1	3,3
Na^+	6,5	1,5	2,5	13,6	4,1	7,9
K^+	2,0	0,5	1,1	3,0	1,0	1,7
Conductividad ($\mu S\ cm^{-1}$)	72,1	31,1	44,3	112	49,1	87,8

especies de peces en el río Paraguay (Bonetto, 1998). Cerca de la confluencia, el Paraguay presenta características semejantes a las del Paraná medio (Gómez, 1996).

El curso resultante de la confluencia del Alto Paraná y el Paraguay, que es el Paraná medio, conserva el mismo rumbo general que el Paraguay, sus lechos presentan rasgos comunes y el contenido faunístico es esencialmente el mismo. De acuerdo con Bonetto & Wais (1992), el Paraguay y el Paraná medio definen un eje potámico con marcadas diferencias faunísticas respecto al Alto Paraná. La continuidad entre el Paraguay y el Paraná medio en cuanto a los peces, está atenuada por la falta hacia el Sur de especies de marcada estenotermia. Otros factores ecológicos explicarían la desaparición, a partir de la ciudad de Corrientes, de numerosas especies de invertebrados.

Bonetto & Drago (1968) fundamentan su división del Paraná en la diferente composición de las faunas de esponjas, briozoos, y bivalvos en cada tramo. Sobre los peces señalan que salvo el Alto Paraná, que constituiría un ecotono, la fauna de los sectores superiores es de sólo 30% de la del Paraguay - Paraná medio. Faltarían las rayas del género *Potamotrygon*, el dipnoo *Lepidosiren paradoxa* y especies de Ageneiosidae. Hay una sola especie de Doradidae, *Rhinodoras dorbignyi*, y los Loricariidae están pobremente representados.

A su vez los tramos superiores tienen especies propias que no alcanzan aguas argentinas, como el piracanjuva *Triurobrycon lundii*, y algunas que sí lo hacen, como el dorado plateado o tabarana *Salminus hilarii*. Si peces capaces de grandes desplazamientos a lo largo del Paraná medio e inferior y el Paraguay, están ausentes en los tramos superiores del Paraná, parece deberse a la presencia de rápidos y saltos que les cierran el paso, pero debe tenerse en cuenta que la historia de estos ambientes no ha sido estudiada. El hallazgo reciente de *Hemiloricaria lanceolata* en el Paraná, ha sido atribuido a modificaciones hidrológicas relacionadas con cambios climáticos de las últimas décadas, que habrían posibilitado la colonización de nuevos hábitats a lo largo de este río (Rodríguez & Miquelarena, 2002).

Según Bonetto & Drago (1968), la fauna del Alto Paraná presenta claras relaciones con la del río Uruguay, los ríos de la pendiente atlántica del Sur de Brasil y el río San Francisco. Esto ocurre también con los ríos Iguazú y Urugua-í.

Debido a las planicies de inundación de los sectores medio e inferior, el Paraná es un río de considerable complejidad ecológica (Margalef, 1977) (Fig. 6.3). Margalef incluso ha planteado la posibilidad de que el Paraná constituya, dada su riqueza ambiental, un centro de especiación. En la sección correspondiente a la Argentina, al menos para los peces, la escasez de endemismos sugiere que no es así. El curso principal del Paraná está en amplia comunicación con el resto de la cuenca, y quizá sea demasiado inestable. La hipótesis de la complejidad ha sido sugerida para explicar la riqueza en especies de peces del Paraguay aguas arriba de Bahía Negra (Bonetto & Wais, 1992). La riqueza en especies del Amazonas, que es mucho mayor, se ha fundamentado en la hipótesis de perturbación intermedia (Connell & Hubbel). En esta hipótesis se considera que la mayor riqueza de especies se encontrará, no donde el clima es estable, sino donde las perturbaciones ambientales sean frecuentes pero no excesivas (Colinvaux, 1989). Es más probable que esto pase en pequeños arroyos relativamente aislados de Misiones, tributarios del Paraná y del Uruguay, de los que se están describiendo nuevas especies con frecuencia. En particular, en la cuenca del río Uruguay en esta área, el género de cíclidos *Crenicichla* es el más rico, con ocho especies endémicas (Lucena & Kullander, 1992). En la misma

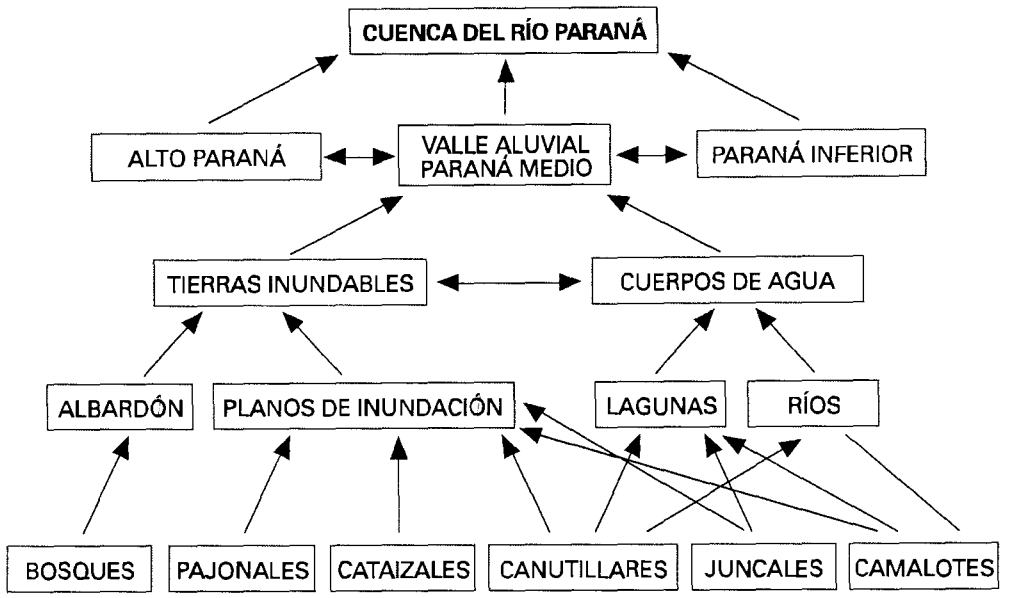


Fig. 6.3. Modelo preliminar de las relaciones entre los ambientes del Paraná medio. Las especies predominantes en ambientes con nombres vernáculos son: en los juncales, *Scirpus californicus*; en canutillares, *Panicum elephantipes*, *Echinochloa polystachya* y *Paspalum repens*; en cataizales, especies de *Polygonum* y en los camalotales *Eichhornia crassipes*, *E. azurea*, *Pistia striatotes* y *Salvinia herzogii*. Modificado de Lallana & Sabattini (1986).

zona se acumulan 9 de las veinte especies de *Hypostomus* que se conocen de la Argentina (Tabla 5.1). También el río Iguazú tiene valores muy altos de endemismo, relacionados con que el río ha estado aislado del Paraná por las cataratas, por lo menos desde hace 22 millones de años (Almirón *et al.*, 2002).

Neiff (1996), señala que "Una idea generalmente aceptada, es que la complejidad biológica, en particular la riqueza específica, aumenta aguas abajo, hacia la boca del río. Esto no ocurre en ríos como el Paraguay - Paraná, donde la mayor complejidad biológica se encuentra en el Gran Pantanal de Mato Grosso, en la cuenca superior del río Paraguay" (Fig. 6.1).

7. ICTIOFAUNA DEL RÍO PARANÁ

En su consideración de la ictiofauna de las grandes cuencas hidrográficas, Ringuelet (1975) compara la ictiofauna del Paraná superior (que llama Alto Paraná) y sus diversos afluentes, aguas arriba de las cataratas, con el Alto Paraná (hasta la confluencia con el Paraguay), el Paraná medio y el Paraná inferior. La Tabla 7.1 repite la provista por Ringuelet con algunas modificaciones, y permite comparar las ictiofaunas del Paraná, del Río de la Plata y del Uruguay.

Formalmente, Ringuelet (1975) reconoce un Dominio Paranense, que incluye tres provincias ictiofaunísticas:

a) **Provincia Paranoplatense**. Abarca la parte meridional de la cuenca del Paraná, a lo largo del río Paraguay al Sur de Bahía Negra, y a lo largo del Paraná desde los saltos del Guayrá hasta el Río de la Plata.

b) **Provincia del Alto Paraguay**. Desde las nacientes del Paraguay hasta Bahía Negra.

c) **Provincia del Alto Paraná**. Desde las nacientes del Paraná hasta los saltos del Guayrá.

Para el sistema en conjunto, el número de especies conocidas es de 540-550, aunque es probable que alcance a 600 (Bonetto, 1986b). Las relaciones biogeográficas son complicadas por los intercambios entre las cuencas del Plata y del Amazonas, a través de tributarios de los ríos Guaporé y Arinos y de las cabeceras del Paraguay. Según Bonetto (1986b) el Paraguay superior y su Gran Pantanal tienen el conjunto de peces más rico del Dominio Paranense. Incluye unas 300 especies, que reflejan su extensión geográfica, la elevada temperatura, el considerable tiempo de residen-

Tabla 7.1. Peces de los ríos Paraná y Uruguay, indicando las especies que también se encuentran en el río Paraguay. Modificada de Ringuelet (1975), Cordini (1977), López *et al.* (1987), López *et al.* (2003), Sverlij *et al.* (1998) y Roa & Permingeat (1999). Las subfamilias de Characidae y Loricariidae se indican entre paréntesis. El asterisco indica que la especie es introducida. Pá: Río Paraná, Py: Río Paraguay, Uy: Río Uruguay.

	Pá	Py	Uy
POTAMOTRYGONIDAE			
Potamotrygon brachyurus	x	x	-
Potamotrygon castexi	x	-	-
Potamotrygon falkneri	x	x	-
Potamotrygon hystrix	x	x	x
Potamotrygon motoro	x	x	x
Potamotrygon schuhmacheri	x	-	-
LEPIDOSIRENIDAE			
Lepidosiren paradoxa	x	x	-
ENGRAULIDAE			
Lycengraulis grossidens	x	x	x
PRISTIGASTERIDAE			
Pellona flavipinnis	x	-	x
CLUPEIDAE			
Ramnogaster melanostoma	x	-	x
Platanichthys platana	-	-	x
CYPRINIDAE			
*Cyprinus carpio**	x	-	x
HEMIODONTIDAE			
Hemiodus orthonops	x	x	-
Apareiodon affinis	x	x	x
Parodon carrikeri	x	-	-
Parodon suborbitale	x	x	x
Parodon tortuosus	x	x	-
Parodon caudalis	x	-	-
PROCHILODONTIDAE			
Prochilodus lineatus	x	x	x
Prochilodus scrofa	x	x	x
CURIMATIDAE			
Curimatella dorsalis	x	x	-
Cyphocharax platanus	x	x	x
Cyphocharax saladensis	x	-	-
Cyphocharax voga	x	x	x
Potamorhina squamoralevis	x	x	-
Psectrogaster curviventris	x	x	-
Steindachnerina conspersa	x	x	x
Steindachnerina biornata	x	x	x
Steindachnerina brevipinna	x	x	x
ANOSTOMIDAE			
Leporellus vittatus	x	-	-
Abramites hypselonotus	x	x	-
Leporinus acutidens	x	x	x
Leporinus octofasciatus	x	x	x
Leporinus lacustris	x	-	-
Leporinus obtusidens	x	x	x
Leporinus pellegrini	x	x	-
Leporinus platycephalus	x	-	-
Leporinus striatus	x	-	x
Leporinus trifasciatus	-	-	x
Schizodon borellii	x	x	x
Schizodon nasutus	x	x	x
Schizodon platae	x	-	x
ERYTRHINIDAE			
Hoplerythrinus unitaeniatus	x	x	-
Hoplias m.malabaricus	x	x	x
LEBIASINIDAE			
Pyrrhulina australis	x	x	-
Pyrrhulina brevis	x	x	-
Pyrrhulina melanostoma	x	x	-
CTENOLUCIDAE			
Boulengerella lucius	-	x	-
GASTEROPELECIDAE			
Thoracocharax stellatus	x	x	x
CYNODONTIDAE			
Raphiodon vulpinus	x	x	x
ACESTRORHYNCHIDAE			
Acestrorhynchus pantaneiro	x	x	x
CHARACIDAE (CHARACINAE)			
Charax gibbosus (o *C. leticiae*)	x	x	x
Charax stenopterus	x	x	x
Roeboides bonariensis	x	x	x
Roeboides prognathus	x	x	-
Oligosarcus jenynsii	x	-	x
Oligosarcus oligolepis	x	-	x
(CYNOPOTAMINAE)			
Cynopotamus argenteus	x	x	x
Cynopotamus kincaidi	x	-	-
Galeocharax humeralis	x	x	x
Galeocharax knerii	x	-	-
(BRYCONINAE)			
Brycon orbignyanus	x	x	x
Salminus brasiliensis	x	x	x
Salminus hilarii	x	-	-
Triportheus paranensis	x	x	x
(CLUPEACHARACINAE)			
Clupeacharax anchoveoides	x	-	-
Engraulisoma taeniatum	x	-	-
(PARAGONIATINAE)			
Prionobrama paraguayensis	x	x	-
(APHYOCHARACINAE)			
Aphyocharax anisitsi	x	x	x
Aphyocharax erythrurus	x	x	-
Aphyocharax rathbuni	x	x	-
Aphyocharax rubropinnis	x	-	-
(GLANDULOCAUDINAE)			
Diapoma terofali	-	-	x
Acrobrycon tarijae	x	-	-
Pseudocorynopoma doriae	x	x	x

Tabla 7.1. Continuación

	Pá	Py	Uy
(STETHAPRIONINAE)			
Poptella paraguayensis	x	x	-
(TETRAGONOPTERINAE)			
Astyanax fasciatus	x	x	x
Astyanax lineatus	x	x	-
Astyanax paranahybae	x	-	-
Astyanax abramis	x	x	x
Astyanax bimaculatus	x	x	x
Astyanax erythropterus	x	-	-
Astyanax eigenmanniorum	-	-	x
Astyanax correntinus	x	-	-
Bryconamericus exodon	x	x	-
Bryconamericus iheringi	x	x	x
Bryconamericus rubropictus	x	-	-
Bryconamericus stramineus	-	-	x
Ctenobrycon alleni	x	x	-
Ctenobrycon correntinus	x	-	-
Gymnocorymbus ternetzi	x	x	-
Hemigrammus mattei	x	-	-
Hyphessobrycon anisitsi	x	-	x
Hyphessobrycon bifasciatus	x	-	-
Hyphessobrycon eques	x	x	-
Hyphessobrycon meridionalis	x	-	-
Hyphessobrycon reticulatus	x	-	-
Hyphessobrycon uruguayensis	-	-	x
Markiana nigripinnis	x	x	-
Moenkhausia dichroura	x	x	-
Moenkhausia intermedia	x	x	-
Moenkhausia sanctaefilomenae	x	x	-
Psellogramus kennedyi	x	x	-
Tetragonopterus argenteus	x	x	-
(CHEIRODONTINAE)			
Cheirodon interruptus	x	x	x
Odontostilbe pequira	x	x	x
Macropsobrycon uruguayanae	-	-	x
Odontostilbe microcephala	x	x	-
Odontostilbe paraguayensis	x	x	-
Serrapinus piaba	x	x	x
SERRASALMIDAE			
Serrasalmus marginatus	x	x	x
Serrasalmus rhombeus	x	x	-
Serrasalmus serrulatus	x	x	-
Serrasalmus spilopleura	x	x	x
Pygocentrus nattereri	x	x	x
Piaractus mesopotamicus	-	-	x
Metynnis mola	x	x	-
Metynnis otuquensis	x	-	-
Myleus rubripinnis	x	x	-
Myleus tiete	x	x	-
Mylossoma orbignyanus	x	x	-
Mylossoma paraguayensis	x	x	x
CRENUCHIDAE			
Characidium cf. *fasciatum*	x	x	x
Characidium teaguei	-	-	x
Characidium ayuiensis	-	-	x
Characidium rachovii	x	-	-
CETOPSIDAE			
Pseudocetopsis gobioides	x	x	-
LORICARIIDAE			
(NEOPLECOSTOMATINAE)			
Rhinelepis aspera	x	-	x
(HYPOPTOPOMATINAE)			
Hypoptopoma inexspectata	x	x	-
Hisonotus maculipinnis	x	x	x
Macrotocinclus flexilis	x	-	x
Otocinclus vittatus	x	x	-
(LORICARIINAE)			
Brochiloricaria cauliodon	x	-	-
Farlowella hahni	x	-	-
Farlowella kneri	x	x	-
Hemiloricaria lanceolata	x	-	-
Hemiloricaria parva	x	x	-
Loricaria apeltogaster	x	x	-
Loricaria simillima	x	x	-
Loricariichthys anus	x	x	x
Loricariichthys edentatus	-	-	x
Loricariichthys labialis	-	-	x
Loricariichthys maculatus	x	x	x
Loricariichthys melanocheilus	x	x	x
Loricariichthys platymetopon	x	-	-
Paraloricaria commersonoides	-	-	x
Paraloricaria vetula	x	x	x
Pseudohemiodon laticeps	x	x	-
Pseudohemiodon devincenzii	-	-	x
Ricola macrops	x	-	-
Rineloricaria felipponei	-	-	x
Rineloricaria latirostris	x	-	-
Rineloricaria lima	-	-	x
Rineloricaria microlepidogaster	x	x	x
Rineloricaria thrissoceps	-	-	x
Spatuloricaria nudiventris	x	-	x
Sturisoma robustum	x	x	-
Sturisoma barbatum	-	x	-
(ANCISTRINAE)			
Ancistrus cirrhosus	x	x	x
Ancistrus hoplogenys	x	x	x
Megalancistrus parananus	x	x	x
Peckoltia vittata	x	x	-
(HYPOSTOMINAE)			
Cochliodon cochliodon	x	x	-
Hypostomus alatus	x	-	x
Hypostomus borellii	-	-	x
Hypostomus commersoni	x	-	x
Hypostomus cordovae	x	-	-
Hypostomus derbyi	x	-	-
Hypostomus francisci	x	-	-
Hypostomus laplatae	x	-	-
Hypostomus latirostris	x	-	-

Tabla 7.1. Continuación

	Pá	Py	Uy
Hypostomus luetkeni	-	-	x
Hypostomus luteomaculatus	x	-	x
Hypostomus macrops	x	-	-
Hypostomus piratatu	x	-	-
Hypostomus punctatus	x	-	x
Hypostomus uruguayensis	x	-	x
Liposarcus cf. *anisitsi*	x	x	x
Watawata microstomus	-	-	x
CALLICHTHYIDAE			
Callichthys callichthys	x	x	x
Corydoras aeneus	x	x	-
Corydoras hastatus	x	x	-
Corydoras paleatus	x	x	x
Corydoras polystictus	x	-	-
Hoplosternum littorale	x	x	x
Lepthoplosternum pectorale	x	x	-
TRICHOMYCTERIDAE			
Ituglanis eichorniarum	-	-	x
Trichomycterus johnsoni	x	-	-
Homodiaetus anisitsi	x	x	x
Homodiaetus vazferreirae	-	-	x
Pseudostegophilus maculatus	x	-	x
Scleronema angustirostris	-	-	x
Scleronema minutum	-	-	x
Paravandellia bertonii	x	x	-
Parabranchioica teaguei	-	-	x
Ochmacanthus batrachostoma	x	-	-
ASPREDINIDAE			
Bunocephalus coracoideus	-	-	x
Bunocephalus doriae	x	x	x
Bunocephalus iheringi	x	x	x
Xyliphius barbatus	x	-	-
DORADIDAE			
Anadoras insculptus	x	-	-
Anadoras weddellii	x	x	-
Doras eigenmanni	x	x	-
Megalodoras laevigatulus	x	-	x
Oxydoras kneri	x	x	x
Platydoras costatus	x	x	-
Pterodoras granulosus	x	x	x
Rhinodoras dorbignyi	x	x	x
Parapterodoras paranensis	x	-	-
Trachydoras paraguayensis	x	x	-
AUCHENIPTERIDAE			
Ageneiosus dentatus	x	x	-
Ageneiosus brevifilis	x	x	x
Ageneiosus valenciennesi	x	x	x
Auchenipterus nigripinnis	x	x	x
Auchenipterus osteomystax	x	x	x
Trachelyopterus galeatus	x	-	x
Epapterus dispilurus	x	-	-
Glanidium riberoi	x	x	-
Trachelyopterus ceratophysus	x	-	-
Trachelyopterus striatulus	x	x	x
Trachelyopterus teaguei	-	-	x
ARIIDAE			
Netuma barba	x	-	x
PIMELODIDAE			
Luciopimelodus argentinus	x	-	-
Luciopimelodus pati	x	x	x
Megalonema platanum	x	x	x
Pimelodus absconditus	x	x	x
Pimelodus albicans	x	x	x
Pimelodus argenteus	x	x	-
Pimelodus brevis	x	-	-
Pimelodus maculatus	x	x	x
Pimelodus mysteriosus	x	-	-
Pimelodus ornatus	x	x	-
Iheringichthys westermanni	x	x	x
Parapimelodus valenciennesi	x	x	x
Hypophthalmus edentatus	x	-	-
Brachyplatystoma filamentosum	x	-	-
Steindachneridion inscripta	-	-	x
Hemisorubim platyrhynchos	x	x	-
Zungaro zungaro	x	x	x
Paulicea luetkeni	x	x	x
Sorubim lima	x	x	x
Pseudoplatystoma coruscans	x	x	x
Pseudoplatystoma fasciatum	x	x	x
Heptapterus mustelinus	x	x	x
Pimelodella cristata	x	x	-
Pimelodella gracilis	x	x	x
Pimelodella laticeps	x	x	x
Rhamdia cf. quelen	x	x	x
Microglanis cottoides	x	x	-
Microglanis parahybae	x	-	-
GYMNOTIDAE			
Gymnotus carapo	x	x	x
RHAMPHICHTHYIDAE			
Gymnorhamphichthys hypostomus	x	x	-
Rhamphicthys hahni	x	-	-
Rhamphichthys rostratus	x	x	x
HYPOPOMIDAE			
Hypopomus artedi	-	-	x
Brachyhypopomus brevirostris	x	x	-
STERNOPYGIDAE			
Eigenmannia virescens	x	x	x
Sternopygus macrurus	x	x	-
APTERONOTIDAE			
Apteronotus albifrons	x	x	x
Apteronotus brasiliensis	-	-	x
Apteronotus ellisi	x	-	-
MUGILIDAE			
Mugil liza	x	-	x
ATHERINOPSIDAE			
Odontesthes bonariensis	x	-	x
Odontesthes humensis	-	-	x

Tabla 7.1. Fin.

	Pá	Py	Uy
Odontesthes perugiai	x	-	x
BELONIDAE			
Pseudotylusurus angusticeps	x	-	-
Potamorrhaphis eigenmanni	x	x	-
ANABLEPIDAE			
Jenynsia cf. *multidentata*	x	-	x
POECILIIDAE			
Cnesterodon decemmaculatus	x	x	x
Phalloceros caudimaculatus	x	x	x
Phallotorynus victoriae	x	-	-
Phalloptychus januarius	x	x	x
RIVULIDAE			
Austrolebias bellottii	x	-	-
Austrolebias nigripinnis	-	-	x
Austrolebias spinifer	-	-	x
Megalebias elongatus	-	-	x
Pterolebias longipinnis	x	x	-
SYNBRANCHIDAE			
Synbranchus marmoratus	x	x	x
SCIAENIDAE			
Pachyurus bonaeriensis	x	x	x
Plagioscion ternetzi	x	x	-
Plagioscion squamosissimus	x	-	-
CICHLIDAE			
Aequidens tetramerus	-	-	x
Apistogramma commbrae	-	-	x
Apistogramma borelli	x	-	x
Bujurquina vittata	x	x	x
Cichlasoma dimerus	x	x	x
Cichlasoma facetum	x	x	x
Crenicichla acutirostris	-	-	x
Crenicichla lepidota	x	x	x
Crenicichla niederleinii	x	-	-
Crenicichla scotti	-	-	x
Chaetobranchopsis australis	x	-	-
Gymnogeophagus australis	x	-	x
Gymnogeophagus balzanii	x	x	x
Gymnogeophagus gymnogenys	-	-	x
Gymnogeophagus meridionalis	-	-	x
Laetacara dorsigera	x	-	-
ACHIRIDAE			
Achirus lineatus	x	-	-
Catathyridium jenynsi	x	x	x
Catathyridium lorentzii	x	-	-

cia del agua de inundación y la diversidad de ambientes. En estos aspectos, tanto como en la composición taxonómica, la Provincia del Alto Paraguay, en el sentido de Ringuelet, es válida para Bonetto.

El número de especies declina hacia el Sur, principalmente debido al descenso de la temperatura. En la confluencia del Paraná con el Paraguay hay unas 200. La lista de la Tabla 7.1 muestra poco más de 260 especies citadas del Paraná en la Argentina. En el Noreste habita más de la mitad de las especies de la Argentina (58%).

El Paraná medio y partes del inferior son probablemente las áreas más productivas. Esto se debe a que proveen una gran variedad de hábitats para las especies que desde el canal central entran a los arroyos, pantanos, pozas y lagunas relacionados con el curso principal, en busca de alimentación y refugio (III 8, 9). Sin embargo, las bajas temperaturas de invierno pueden producir mortandades (Bonetto, 1986b). Parece que las mortandades debidas al frío ocurren cuando el descenso de la temperatura a unos 1,3 a 3°C se combina con la presencia de los peces en lugares con poca agua (Rosenzvaig, 1968).

Neiff (1990) provee estimaciones del número de especies de peces de varios ríos del Nordeste, que muestran alguna correlación con el área de las superficies inundables (Tabla 7.2).

8. AMBIENTES LENÍTICOS RELACIONADOS CON EL PARANÁ

Bonetto *et al.* (1969b) señalan que el ciclo hidrológico del Paraná "...se caracteriza fundamentalmente, por un período de crecida que culmina al término del verano, y uno de estiaje que alcanza los valores mínimos a fines de invierno y comienzos de primavera (agosto - setiembre)". "En los períodos de creciente, cuando el río llega a una altura próxima al nivel de las aguas medias (2,96 m en el puerto de Santa Fe), comienza a invadir las cuencas lenítica de su extenso valle de inundación" (Fig. 8.1). [En este contexto, Bonetto y otros investigadores, un tanto arbitrariamente, llaman "cuencas" o "cuencas isleñas" a los cuerpos de agua de tamaño relativamente pequeño que hay en las islas relacionadas con el Paraná o ríos menores del sistema]. "A medida que se incrementa la altura de las aguas, progresan los contactos establecidos entre tales cuencas y los ríos y arroyos que las alimentan, de modo que si en sus comienzos tales contactos se efectuaban con dificultad a través de canales más o menos tortuosos y bajos, densamente vegetados, lo hacen finalmente de modo directo y sin la interposición de mayores obstáculos, pudiendo quedar las islas cubiertas por un manto casi continuo de agua. A poco de superarse los niveles de inun-

Tabla 7.2. Número de especies de peces y extensión en porcentaje de las áreas inundables en ríos del Noreste. Según Neiff (1990) y Bonetto & Di Persia (MS).

Río	Número de Especies	Extensión del área inundable (%)
Alto Paraguay	266	19 – 24
Paraguay medio	218	13 – 20
Paraná Superior	86 – 130	< 5
Alto Paraná	138	1 – 3
Paraná Medio	218	13 – 20
Uruguay en Salto Grande	174	< 0.5
Uruguay inferior	125	sin datos
Río de La Plata	117	-

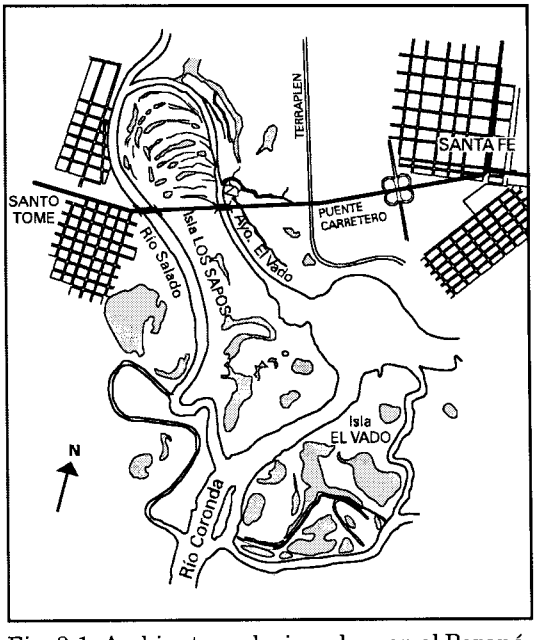


Fig. 8.1. Ambientes relacionados con el Paraná. Modificado de Bonetto *et al* (1969b).

dación, se produce un activo intercambio de peces entre ambos tipos de ambientes, incorporándose a las cuencas lenítica del valle de inundación alevinos, ejemplares jóvenes y de mediana talla de diversas especies (a lo que cabe sumar los huevos de desoves producidos en aguas lóticas), en tanto que una parte importante de los que estuvieron encerrados dentro de las mismas - especialmente los que han logrado el desarrollo necesario para reproducirse- las abandonan para alcanzar las aguas de los arroyos y ríos adyacentes. Al mismo tiempo, un elevadísimo número de pequeñas y someras depresiones contenidas en tales islas (viejas espiras de meandros, zanjones abandonados, remanentes de lagunas y madrejones colmatados...), que se habían desecado completamente a lo largo del período de aislamiento determinado por el ciclo anual de aguas bajas, se pueblan de peces, recibiendo aportes que varían notablemente en su integración y abundancia" (Fig. 8.2).

"El fenómeno es muy complejo y está sujeto a múltiples variaciones entre las cuales revisten una gran importancia las relativas a la altura alcanzada por la creciente y su duración, las temporadas en que tiene lugar y la distinta exposición de las cuencas a las aguas de inundación. Ahora bien, al producirse las bajantes y cortarse las comunicaciones con los ríos y arroyos que los alimentan, estos cuerpos de agua recuperan su individualidad y las poblaciones de peces encerradas en ellos evolucionan diversamente, lo que depende en esencia de las características de tales cuencas y de la integración del contenido íctico resultante de los procesos antedichos".

"Si las cuencas son de reducidas dimensiones y carecen de macrófitas, especialmente de las arraigadas, aumentan las posibilidades de la predación de los ictiofágos (a lo que cabe sumar la de diversas especies de aves), con tendencia al desarrollo de una relación 'ictiófagos - forrajeros' que puede llegar a ser netamente favorable a los primeros. Además, si existen condiciones para el desarrollo de una densa macrofitia flotante, y sobre todo, si la profundidad de las cuencas no resulta suficiente para soportar la evaporación posterior (los promedios de menores precipitaciones coinciden con los de estiaje del Paraná y el aislamiento de las cuencas) y los factores climáticos adversos (las heladas de invierno y el recalentamiento de primavera y verano), se producen fuertes pérdidas en el contenido íctico, pudiendo llegar a su extinción total, por desecamiento o por la

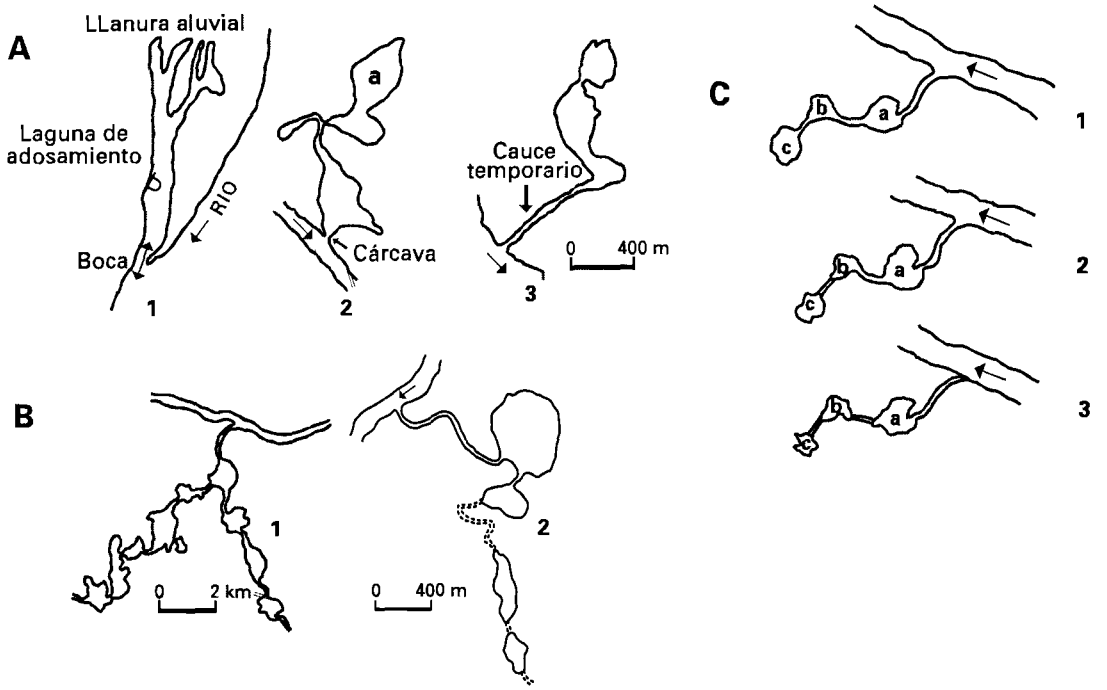


Fig. 8.2. Modos y extensión de las conexiones entre ambientes leníticos y lóticos en la llanura aluvial del Paraná. A: lagunas conectadas directamente. 1, con boca; 2, con cárcava de erosión; 3, con cauce temporario. B: lagunas encadenadas. 1, con tributarios y emisarios activos; 2, con tributarios y emisarios colmatados. C: evolución (de arriba abajo) de las conexiones directas (laguna a) o indirectas (lagunas b y c), debido a procesos de colmatación en cauces secundarios. Modificado de Drago (1981).

profunda trastrocación de las condiciones básicas de vida" (véase III 21, Fig. 21.1).

El valle de inundación presenta un continuo de variaciones a lo largo del tiempo "... de tal manera que un cierto punto del mismo podrá tener condiciones de bañado (*wetland* o *backswamp*) en aguas muy bajas del sistema, transformarse en laguna (*pond*) durante una creciente moderada, y convertirse en arroyo (*stream*) o aun en parte del eje de escurrimiento en oportunidad de una creciente ..." excepcional (Neiff, 1990; Neiff *et al.*, 1994).

El aumento del nivel hidrométrico tiene una relación negativa con la captura ($p < 0,05$). La disminución en el número de peces no se trata sólo del simple efecto de la dilución que se produce con el aumento de nivel, sino que además, a medida que crece el río, los peces entran a las áreas inundadas en busca de refugio y alimento (Pignalberi de Hassan & Cordiviola de Yuan, 1985).

El movimiento de los peces desde los ríos a las planicies de inundación y en sentido contrario, constituye una migración lateral con diversas causas, en particular relacionadas con la reproducción (Bonetto & Castello, 1985) y la alimentación. En bañados llenados por las lluvias, próximos a Puerto Velez, Chaco, es frecuente hallar tarariras, lisas y bagres procedentes de los arroyos cercanos (Neiff, 1981a).

Durante la perturbación causada por las crecientes, estos movimientos laterales permiten a muchos peces permanecer en las cercanías de su sector original del curso de agua, formándose zonas de refugio que eventualmente presentan un conjunto de peces más rico que otras áreas o que el que tendrían normalmente (Matthews, 1986).

Estos ambientes leníticos, cuyo origen y poblamiento se acaba de detallar, son llamados aquí "ambientes relacionados con el Paraná". Su comportamiento hidrológico y sedimentológico depende fundamentalmente de su origen y morfometría, que determinan el grado y tipo de conexión con el río (Iriondo & Drago, 1972). Desde un punto de vista limnológico son difíciles de clasificar, ya que pertenecen a un río con elevada tasa de cambio. Su régimen hídrico y sedimentario son muy variables y determinan cambios marcados en su volumen, ubicación, e interconexiones con otros ambientes del valle de inundación (Neiff, 1990). Constituyen, como se verá después, una reserva considerable de peces, y además, por

Tabla 8.1. Especies de peces, cantidad y peso, en lagunas de islas del Paraná medio. Las Lagunas 1 a 15 son de la isla Los Sapos, las 16 y 17 de isla El Vado. X= valores <1%, P= peso en kg, NI= número de individuos. Modificado de Bonetto et al. (1969b). Continúa.

Especies	Laguna 1			Laguna 4			Laguna 7			Laguna 8		
	NI	P	%P	NI	P	%P	NI	P	%P	NI	P	%P
Prochilodus lineatus	14.237	97,68	60,8	5	0,28	1,3	1.386	17,36	74,2	152	8,13	5,7
Cheirodon interruptus												
Odontostilbe paraguayensis	19.977	22,74	14,2	462	0,93	5,0	111	0,43	1,9	85.818	67,55	47,2
Holosthesthes pequira												
Astyanax spp.												
Hoplias malabaricus	86	20,21	12,6	74	8,38	45,3	58	3,72	15,9	54	39,16	27,4
Cyphocharax platanus	3.878	13,00	8,1	73	0,28	1,5	54	0,07	X	1,97	14,26	9,9
Pseudocurimata gilberti												
Cichlaurus facetus												
Apistogramma taeniatum	159	3,36	2,1	283	7,32	39,5	19	0,54	2,3	48	0,89	X
Gymnogeophagus australis												
Cichlasoma dimerus												
Leporinus obtusidens	41	0,49	X	1	0,01	x	—	—	—	21	2,23	1,6
Triportheus paranensis	42	0,25	X	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Salminus maxillosus	7	0,21	X	—	—	—	15	0,45	x	—	—	—
Asiphonichthys stenopterus	27	0,10	X	2	0,00	x	2	0,00	x	4.370	8,68	6,00
Symbranchus marmoratus	4	1,59	1,6	1	0,44	2,3	9	0,45	1,6	1	0,73	X
Rhamdia spp.	1	0,05	X	10	0,71	3,9	—	—	—	2	0,03	X
Hoplosternum littorale	2	0,03	X	—	—	—	5	0,11	x	—	—	—
Crenicichla lepidota	1	0,01	X	7	0,14	x	—	—	—	6	0,28	x
Mylossoma orbignyanum	1	0,01	X	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Apareiodon affinis	1	0,00	X	—	—	—	—	—	—	21	0,18	x
Parauchenipterus striatulus	—	—	—	1	0,03	X	—	—	—	1	0,11	X
Eigenmannia virescens	—	—	—	4	0,01	X	—	—	—	—	—	—
Corydoras paleatus	—	—	—	3	0,01	X	—	—	—	52	0,16	X
Pimelodus clarias	—	—	—	—	—	—	18	0,13	X	52	0,58	X
Pterolebias longipinnis	—	—	—	1	0,00	X	177	0,10	X	—	—	—
Loricaria spp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	25	0,23	X
Disichthys coracoides	—	—	—	—	—	—	1	0,01	X	8	0,03	X
Characidium cf. fasciatum	—	—	—	—	—	—	6	0,01	X	75	0,08	X
Characidium rachowi												
Schizodon fasciatum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	23	0,08	X
Roeboides bonariensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2	0,04	X
Acestrorhamphus jenynsi	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	0,01	X
Otocinclus vittatus	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	0,00	X
Pimelodella spp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4	0,01	X
Hypostomus sp.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Odontesthes perugiai	—	—	—	—	—	—	1	0,01	X	—	—	—
Pterygoplichthys anisilsi	—	—	—	—	—	—	2	0,02	X	—	—	—
Hyphessobrycon anisilsi	—	—	—	—	—	—	—	—	—	15	0,01	X
Pyrrhulina australis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Totales	38.464	159,70		927	18,51		1.864	23,42		92.727	143,38	

su tamaño relativamente pequeño, han resultado ambientes adecuados para investigaciones faunísticas y de abundancia (Tabla 8.1).

9. COMPOSICIÓN FAUNISTICA DE LOS AMBIENTES RELACIONADOS CON EL PARANÁ

Algunos datos sobre la composición general de la ictiofauna de ambientes dependientes del Paraná medio, se dan al tratar las estimaciones de la abundancia (III 18). Datos de Bonetto *et al.* (1969b) (Fig. 9.1) muestran una variación considerable de las especies o grupos dominantes, a veces con predominio de especies iliófagas, en especial *Prochilodus lineatus*, a veces ictiófagas, y aun de otros hábitos alimentarios. Los factores que afectan la diversidad específica de las poblaciones de peces actúan en forma combinada y sus límites son difíciles de determinar (Cordiviola de

Tabla 8.1. Fin

Especies	Laguna 12			Laguna 15			Laguna 16			Laguna 17		
	NI	P	%P	NI	P	%P	NI	P	%P	NI	P	%P
Prochilodus lineatus	150	4,05	15,1	1.427	25,70	30,7	159	58,87	44,6	23	5,17	58,0
Cheirodon interruptus												
Odontostilbe paraguayensis	1.023	2,43	9,1	5.779	15,24	18,2	6.299	12,30	9,3	347	0,50	5,6
Holoshesthes pequira												
Astyanax spp.												
Hoplias malabaricus	19	15,29	57,0	29	29,92	35,8	50	27,50	20,9	12	0,65	7,3
Cyphocharax platanus	12	0,07	X	541	2,29	2,7	288	2,40	1,8	38	0,32	3,6
Pseudocurimata gilberti												
Cichlaurus facetus												
Apistogramma taeniatum	61	0,94	3,5	65	1,87	2,2	459	2,86	2,2	17	0,34	3,9
Gymnogeophagus australis												
Cichlasoma dimerus												
Leporinus obtusidens	26	1,27	4,8	9	0,37	x	15	5,89	4,5	—	—	—
Triportheus paranensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Salminus maxillosus	4	0,03	x	4	0,45	x	—	—	—	—	—	—
Asiphonichthys stenopterus	382	1,21	4,5	3,33	5,70	6,8	1,14	2,30	1,7	32	0,05	X
Symbranchus marmoratus	—	—	—	2	1,48	1,8	1	0,01	X	4	1,19	13,4
Rhamdia spp.	4	0,51	1,9	3	0,01	X	1	1,03	X	—	—	—
Hoplosternum littorale	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Crenicichla lepidota	23	0,65	2,4	7	0,20	X	8	0,32	X	5	0,04	X
Mylossoma orbignyanum	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Apareiodon affinis	—	—	—	—	—	—	2	0,05	X	—	—	—
Parauchenipterus striatulus	—	—	—	—	—	—	10	1,71	1,3	—	—	—
Eigenmannia virescens	—	—	—	—	—	—	28	0,21	X	105	0,37	4,1
Corydoras paleatus	13	0,02	X	13	0,03	X	72	0,22	X	—	—	—
Pimelodus clarias	2	0,00	X	3	0,01	X	14	0,39	X	—	—	—
Pterolebias longipinnis	—	—	—	71	0,06	X	—	—	—	—	—	—
Loricaria spp.	3	0,18	X	10	0,06	X	164	11,53	8,7	3	0,00	X
Disichthys coracoides	9	0,01	X	4	0,01	X	343	0,32	X	13	0,01	X
Characidium cf. fasciatum	158	0,12	X	109	0,09	X	150	0,13	X	248	0,24	2,7
Characidium rachowi												
Schizodon fasciatum	3	0,12	X	5	0,04	X	3	0,26	X	—	—	—
Roeboides bonariensis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Acestrorhamphus jenynsi	—	—	—	5	0,02	X	231	0,90	X	3	0,01	X
Otocinclus vittatus	—	—	—	—	—	—	38	0,05	X	22	0,02	X
Pimelodella spp.	1	0,00	X	—	—	—	21	0,10	X	—	—	—
Hypostomus sp.	—	—	—	—	—	—	4	2,54	1,9	—	—	—
Odontesthes perugiai	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Pterygoplichthys anisilsi	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hyphessobrycon anisilsi	—	—	—	7	0,01	X	5	0,00	X	—	—	—
Pyrrhulina australis	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6	0,00	X
Totales	1.893	26,82		38.464	83,56		38.464	131,88		878	8,92	

Yuan & Pignalberi, 1980). En el Paraná, las migraciones de algunas especies, tanto río arriba como río abajo, llevan a la formación, en diferentes sitios del curso, de cardúmenes de tamaño y composición variables. Estos movimientos dependen de procesos tróficos y reproductivos.

Como la composición de la fauna de los ambientes marginales depende del curso principal, la refleja en gran medida (En IV 28 se trata el mismo fenómeno en ambientes pampásicos). Las características topográficas de la llanura aluvial definen la distancia de las lagunas a las aguas de inundación y la configuración de los canales, influyendo en el tiempo de colonización.

Las características de los ambientes relacionados con el Paraná han sido analizadas en cuatro áreas; tres en el valle del Paraná y una en el valle de inundación del Paraguay, frente a Formosa (Cordiviola de Yuan, 1974a). La mayoría de los muestreos fue posterior a una pronunciada cre-

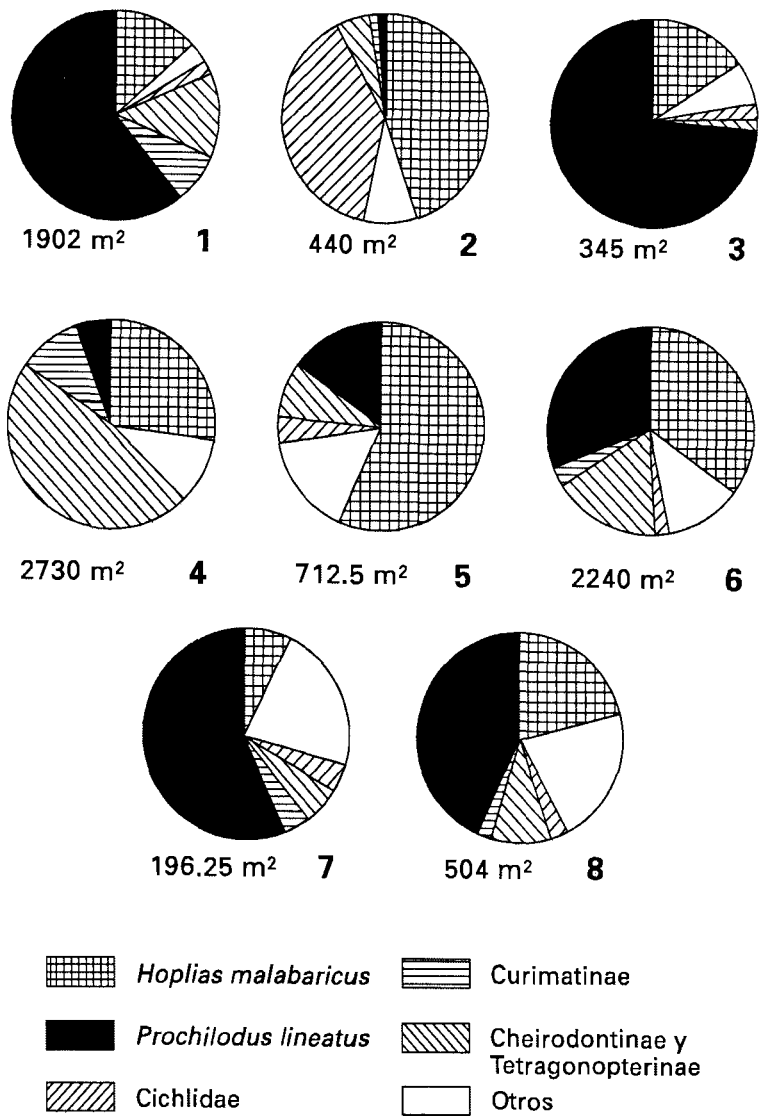


Fig. 9.1. Composición porcentual de las especies más abundantes, en ambientes del valle de inundación del Paraná, en las islas Los Sapos (1 a 6) y El Vado (7 y 8) (Fig. 8.1). Modificada de Bonetto *et al.* (1969).

ciente del Paraná producida en el verano - otoño de 1972. El nivel del río en las diferentes áreas fue de 1,35 - 1,64 m (aguas medias) a 2,83 - 3,07 m (aguas altas). Los ambientes considerados fueron desde lagunas temporarias, que se secan anualmente en los períodos de bajante marcada, en primavera, a lagunas entre 225 y 5625 m² con profundidades medias de 0,50 a 1,50 m.

En el Paraguay, el nivel del agua fue de 2,37 m (aguas altas), y se muestrearon desde ambientes pequeños, de 280 m², con profundidades entre 0,60 y 1,10 m, a la laguna Oca, un antiguo brazo del río de unos 95.000 m² y casi 6 m de profundidad.

Como el sábalo registra su primera marca anual en las escamas a los 19 - 20 cm, se consideran juveniles los ejemplares menores de 20 cm. Ejemplares de estas características dominaron las muestras en la mayor parte de los ambientes estudiados. La presencia de individuos de mayor talla, siempre en número menor, se atribuye a la facilidad con que algunos ambientes son alcanzados por las aguas de inundación, o a la supervivencia de ejemplares en lagunas permanentes,

donde pueden alcanzar tallas de 61 cm y 5 años de edad. En resumen, las crías de sábalo provenientes de desoves realizados en el río, se refugian en ambientes leníticos de reducido a moderado tamaño, debido a las conexiones con ambientes lóticos que se dan en época de inundación. Cuando el ambiente es mayor, las poblaciones incluyen varias clases de edad.

Estos ambientes ofrecen condiciones favorables para el crecimiento de los sábalos en las primeras etapas de vida, en las que alcanzan hasta 15 cm de largo en 6 meses (Cordiviola de Yuan, 1971).

Ambientes cercanos a Corrientes y Santa Fe

Cordiviola de Yuan & Pignalberi (1981) analizaron las poblaciones de peces de cuerpos de agua leníticos ubicados en Santa Fe (hacia el límite inferior del Paraná medio), y a 650 km río arriba, hacia la confluencia del Paraná con el Paraguay, cerca de Corrientes. Utilizaron una red de 12 m de largo por 1 m de alto, con una malla de 4 x 5 mm.

Frente a Corrientes se muestraron dos lagunas en la isla Noguera, y tres algo más al Sur, en la isla La Palomera. En total se capturaron 44 especies, de las que sólo dos, el dientudo *Acestrorhynchus altus* (un sinónimo de *A. pantaneiro*) y el sábalo, aparecieron en todos los ambientes muestreados.

La laguna Totoras, a unos 35 km de la ciudad de Corrientes, tiene una superficie de 80 ha y una profundidad de más de 6 m. Tiene una elevada permeabilidad lumínica, que favorece el desarrollo de extensas praderas sumergidas de *Egeria naias*, seguida por sectores con cianofíceas.

El agua es bicarbonatada-sódico-potásica, con baja conductividad (± 80 µS cm^{-1}), pH elevado (7,4 – 8,3) y pocos nutrientes (0,25 mg l^{-1} de nitratos y 0,05 mg l^{-1} de fosfatos).

Hay producción primaria en todo el perfil vertical, con alguna inhibición superficial. La máxima fijación de carbono se produce entre 1 y 2 m, y la producción total neta es de 300 g C m^2 año^{-1}.

Como se ha señalado de varios ambientes de tipo estero, los peces predominantes son de especies sedentarias, incluyendo tararira, pirañas, dientudos, una especie de *Crenicichla*, una vieja y una boga, más otros peces que componen una fauna de más de 25 especies.

De los migradores se encontraron pocos ejemplares de sábalo, de considerable tamaño (50 - 60 cm) y peso (4 kg), que se supone entran a la laguna durante las crecientes y crecen sin reproducirse.

La laguna González, de unas 30 ha y 1,5 - 2 m de profundidad, está a unos 25 km de la ciudad de Corrientes. Es de menores dimensiones que la anterior, y mostraba un avanzado estado de eutrófia y evolución horizontal centrípeta.

Debido a la cantidad de sólidos suspendidos y a la elevada producción planctónica la turbidez era considerable (Secchi 12 - 25 cm). El pH fluctuó entre 7 y 9 y la conductividad entre 60 y 120 µS cm^{-1}. El O_2 mostró una distribución uniforme alcanzando entre 50 y 160% de saturación. La demanda química de oxígeno fue bastante alta (15 a 500 mg O_2 l^{-1}). El agua era bicarbonatada-sódica-potásica, como en la laguna Totoras. Los nitratos fluctuaron entre 0,1 y 1 mg l^{-1} y los fosfatos entre 0,05 y 0,1 mg l^{-1}. La producción primaria fue alta, con valores de alrededor de 1 g C m^{-2} dia^{-1} en primavera e invierno y 2,2 g C m^{-2} día^{-1} en otoño y verano.

Los sábalos eran más abundantes pero de menor tamaño que en la laguna Totoras, y tampoco se reproducían. Fueron abundantes las viejas, en particular *Pterygoplichthys anisitsi* y las pirañas. En total había unas 20 especies.

Cerca de Santa Fe, la población total de una laguna en la isla Los Sapos (Fig. 8.1) comprendió 60 especies. El sábalo fue dominante tanto en número (46%) como en biomasa (64%); las tallas fueron de 6 a 26 cm, es decir, por debajo de la talla de madurez en el área, que está en los 30 cm. También eran juveniles los dorados (hasta 17 cm). Los peces de mayor tamaño fueron adultos de especies de *Loricaria*, *Hoplias malabaricus* y *Hoplosternum littorale*.

En otras 17 lagunas de la misma isla se obtuvieron 52 especies, de las que dos fueron de presencia constante, *Prochilodus lineatus* y *Cyphocharax platanus*. En la mayoría de las lagunas se hallaron los caracoideos *Potamorhina squamoralevis*, *Triportheus paranensis*, *Hoplias malabaricus*, *Ctenobrycon alleni*, *Odontostilbe pequira* y *Leporinus obtusidens*.

El número total de especies en la isla fue 75, no mucho mayor que el de 60 especies encontradas en la primera laguna, que fue totalmente muestreada. Las capturas menores coinciden con las aguas crecidas, al comienzo del período de aislamiento.

Después del sábalo, las especies más abundantes fueron *Potamorhina squamoralevis* y *Cyphocharax platanus*, con máximos de 48% y 24% respectivamente.

En lagunas de la isla El Vado (Fig. 8.1) se capturaron, además de sábalo, una especie de *Cheirodon*, *Triportheus paranensis*, *Cyphocharax platanus*, *Charax stenopterus*, *Cyphocharax voga* y *Odontostilbe pequira*. El total para la isla fue de 40 especies, el máximo por ambiente 29 y el mínimo 7 (véanse cifras de Formosa en III 16).

En una única laguna muestreada en la isla Sirgadero, fue dominante *Cyphocharax platanus*,

con una biomasa de 27%, seguida por *Hypostomus commersoni* con 21%, y una especie de *Cheirodon* con 16%. La mayoría de los peces medía menos de 20 cm, salvo *Loricariichthys melanocheilus* (citada como *Loricaria maculata*) (7 a 30 cm), el sábalo (22 a 25 cm) y *Pimelodus maculatus* (31 a 33 cm).

Los datos globales para el área de Santa Fe dan un total de 96 especies. El mayor número, 75, se halló en la isla Los Sapos, seguida por 40 en El Vado, 33 en Los Chepes y 26 en Sirgadero. La fauna de las tres primeras islas compartió una absoluta dominancia de sábalo, en presencia y biomasa.

Información disponible del período 1968-1972 muestra que 9 especies, un cíclido (probablemente *Cichlasoma dimerus*), una especie de *Astyanax*, una de *Characidium, Cheirodon interruptus, Odontostilbe pequira, Hoplias m. malabaricus, Prochilodus lineatus, Cyphocharax voga* y *Salminus brasiliensis* estuvieron presentes todos los años, tanto en invierno como en primavera.

La notable diferencia en el número de especies entre la zona cercana a Corrientes y la cercana a Santa Fe, refleja probablemente las diferencias en el esfuerzo de captura, y quizá también un efecto de área. Otros datos de las mismas autoras dan, como suma de varios años de observaciones, 110 especies para la zona de Corrientes contra 97 de la zona de Santa Fe.

En las cercanías de Santa Fe, las especies que siempre estuvieron presentes en las islas Los Sapos, El Vado y Sirgadero eran iliófagas (sábalo y *Cyphocharax platanus*), mientras en Los Chepes muchas especies eran carnívoras, como *Charax stenopterus*, la tararira y *Characidium rachovii*. Otras, como *Astyanax fasciatus*, son omnívoras.

Cerca de Corrientes los iliófagos eran los mismos citados para Santa Fe, más *Apareiodon affinis*. *Odontostilbe pequira* es omnívora, y cinco especies comunes, a saber *Lycengraulis grossidens, Acestrorhynchus altus, Moenkhausia dichroura* y *Triportheus paranensis* son carnívoras.

Ambientes cercanos a Diamante y San Pedro

Los datos siguientes, obtenidos durante la estación seca, permiten comparar las características de ambientes de la parte inferior del Paraná medio (ambientes cercanos a Sauce Viejo y Diamante, 31°55'S) y del Paraná inferior (ambientes cercanos a San Pedro, 33°40'S) (Cordiviola de Yuan & Pignalberi de Hassan, 1985).

Se dispone de datos de 5 ambientes cercanos a Sauce Viejo y Diamante. Se trata de cuerpos de agua de poca profundidad, con áreas de 0,07; 0,13 y 18 ha, en general de aguas turbias (Secchi 0,03 a 0,05 m). Algunos tenían sólo vegetación perimetral de *Solanum, Polygonum* y *Paspalum*, otros abundante cobertura de *Azolla*, y otros abundante vegetación (*Eichhornia, Hydromistria, Ludwigia, Hydrocotyle* o *Solanum*). La Tabla 9.1 muestra la abundancia relativa de las especies más comunes en los 5 ambientes.

El número de especies fue de 11 a 24, con sólo 2 especies comunes a los 5 ambientes, *Charax stenopterus* y *Hoplias malabaricus*. En todos, los únicos peces de cierto tamaño fueron la tararira (20 a 57 cm), loricáridos de unos 30 a 40 cm o sábalos de la misma talla.

En dos de las lagunas, de muy poca profundidad (0,25 m), se removieron casi todos los peces. En una se obtuvieron 446 ejemplares con un peso total de 93,6 kg, y en otra 702 con 53,9 kg de peso húmedo. La biomasa fue estimada en 720 y 769 kg ha^{-1}. Estos valores se consideran aumentados por la reducción de la superficie debido al bajo nivel estacional del agua. El número de peces se calculó entre 0,034 y 1 individuo m^{-2}

Las biomasas obtenidas están entre el máximo y el mínimo que se obtienen en cuerpos de agua relacionados con el Paraná medio (III 18).

De los alrededores de San Pedro se dispone de datos de 6 lagunas con superficies de 0,0008 a 31,4 ha, de poca a bastante profundidad (0,35 a 10 m). Las capturas se realizaron, como las anteriores, en aguas bajas. Todos los ambientes estaban cubiertos por abundante vegetación.

El número de especies fue de 5 a 23, pero no hay datos para correlacionar con el área. La Tabla 9.2 muestra la abundancia relativa de las especies más comunes en los 6 ambientes.

La única especie común a todas las lagunas fue *Cyphocharax platanus*. La referencia a alguna abundancia del lenguado *Catathyridium jenynsi* es la única disponible en la bibliografía; según Ringuelet *et al.* (1967a), no se lo pesca para consumo, aunque es comestible, y el mayor peso conocido es de 453 g.

En la laguna número 2 se obtuvo la captura máxima en una redada, con 193 ejemplares de diversas especies y un peso total de 2,8 kg.

10. RELACIÓN ENTRE LOS PECES Y LA VEGETACION ACUÁTICA

Numerosas observaciones indican que muchos de los peces de pequeña talla encuentran refugio, permanente o temporario, entre la vegetación litoral. En arroyos de corriente relativamente rápida de Córdoba, es común observar mojarras del género *Astyanax* entre los frondes, y en lagunas subtropicales de Formosa muestreos con "cama" (una red horizontal entre barras), muestran que una ictiofauna muy rica se acumula bajo la vege-

Tabla 9.1. Abundancia relativa en porcentaje de cantidad de ejemplares o peso (entre paréntesis), de las especies más comunes en cuerpos de agua (A a E) del área de Diamante, en la parte inferior del Paraná medio. Datos originales de Cordiviola de Yuan & Pignalberi de Hassan (1985).

Especies	A	B	C	D	E
Astyanax lineatus	37				
Hoplias malabaricus	(40)	(90)	(80)		
Holoshestes pequira		30			
Astyanax fasciatus			47	56	
Hypostomus sp.				(35)	
Hemigrammus caudovittatus					83
Prochilodus platensis					(56)

Tabla 9.2. Abundancia relativa en porcentaje de cantidad de ejemplares o peso (entre paréntesis), de las especies más comunes en cuerpos de agua (1 a 6) del área de San Pedro, en el Paraná inferior. Datos originales de Cordiviola de Yuan & Pignalberi de Hassan (1985).

Especies	1	2	3	4	5	6
Austrolebias bellotti	46					
Prochilodus lineatus	(81)	(65)				
Astyanax sp.		57				
Cyphocharax platanus			66	84	73	
			(54)		(58)	
Synbranchus marmoratus				(49)		
Holoshestes pequira						42
Catathyridium jenynsi						(32)

tación flotante. En un arroyo de la provincia de Buenos Aires, las estaciones con vegetación costera, difieren en abundancia y composición de peces, de áreas de aguas abiertas o rápidos con rocas (Almirón *et al.*, 2000; IV 28).

Se conocen las especies que se encuentran ligadas al camalote, *Eichhornia crassipes*, en ambientes lóticos y lénticos del Paraná (Poi de Neiff & Neiff, 1980) (Tabla 10.1) [véase "embalsado" en IV 11].

En ambientes del valle aluvial del Paraná se han distinguido especies de aguas abiertas, de vegetación y aguas abiertas, y exclusivamente relacionadas con la vegetación (Cordiviola de Yuan, 1980). En el último grupo se incluyen especies de *Bunocephalus, Aphyocharax rubropinnis, Corydoras hastatus, Gymnotus carapo, Eigenmannia virescens, Hoplosternum thoracatum, Hypoptopoma inexpectata, Pterolebias longipinnis, Cichlasoma* cf. *dimerus, Apistogramma borelli* y *Crenicichla lepidota.*

Aunque es tentador dar gran importancia a la vegetación como lugar de refugio y alimentación, los datos de Cordiviola de Yuan (1980) indican que son más las especies que no la usan o entran y salen de ella. Respecto al ambiente en conjunto, la correlación entre la cobertura vegetal y el número de especies es baja y negativa (r= -0,43).

La composición, densidad y biomasa de los peces, su frecuencia de presencia, cambios en la distribución, y relación con los parámetros ambientales, fueron estudiadas en la laguna Los Matadores (III 18), al Sur de la ciudad de Santa Fe. Muestreos obtenidos durante un año y medio se relacionaron con la vegetación que cubre 4464 m^2, correspondientes a 15% del área de la laguna. Se capturaron 3132 peces de 71 especies, de 5 órdenes y 18 familias (Cordiviola de Yuan *et al.*, 1984).

Las especies más abundantes fueron *Odontostilbe pequira, Serrapinnus piaba, Apistogramma commbrae, Characidium* cf.

Tabla 10.1 Peces ligados al camalotal. Modificada de Poi de Neiff & Neiff (1980).

Characidium sp.
Tetragonopterus argenteus
Holoshestes pequira
Serrapinnus piaba
Aphyocharax rubropinnis
Moenkhausia dichroura
Leporinus fasciatus affinis
Leporinus friderici
Leporinus striatus
Trachydoras paraguayensis
Loricaria sp.
Hypostomus sp.
Apistogramma taeniatum
Apteronotus albifrons
Eigenmannia virescens

fasciatum y una especie de Hypoptopomatinae.

Las densidades más altas se dan cuando la laguna está aislada del río Correntoso, con máximos en verano (232 individuos m^{-2}) y mínimos en invierno (120 individuos m^{-2}). Durante la inundación se observaron 3 ó 4 individuos m^{-2}.

En aguas bajas *Odontostilbe pequira* fue abundante en invierno y *Serrapinnus piaba* en verano-otoño. Las fluctuaciones de biomasa corresponden con la numerosidad.

El análisis de similitud entre estaciones (Jaccard) muestra dos grupos. En el primero, que corresponde a otoño - invierno, y es más homogéneo, se agrupan especies de *Aphyocharax, Charax stenopterus,* especies de *Astyanax, Odontostilbe paraguayensis, Prionobrama paraguayensis, Pyrrhulina australis,* varias especies de Curimatidae, *Hypopomus brevirostris, Otocinclus vittatus,* los Hypoptopomatinae y *Synbranchus marmoratus.*

El segundo grupo está formado por estaciones correspondientes a las especies más abundantes en primavera - verano, que son *Characidium rachovii, Serrasalmus spilopleura, Pimelodus maculatus, Hypostomus commersoni* y *Pterygoplichthys anisitsi.*

Cordiviola de Yuan *et al.* (1984) señalan semejanzas entre sus resultados y los obtenidos por Junk (1973) sobre peces ligados a la vegetación de *Paspalum repens* en el Amazonas medio. Se encontraron doce géneros en común, y a nivel específico *Gymnotus carapo* y *Synbranchus marmoratus.*

La densidad aparece correlacionada con las variaciones del nivel hidrométrico (r= 0,83), en tanto la correlación con la transparencia es baja y negativa (-0,16). La correlación múltiple entre las tres variables dio un valor de r= 0,84.

La diversidad específica (Shannon y Weaver) varía entre 1.25 y 3.73 y en general hay pocas especies dominantes.

El número de peces (instantáneo) para los 4464 m^2 de cobertura, se calculó en 178.576 individuos con una biomasa de 54 kg.

En parte de un madrejón relacionado con el Paraná medio, se examinó el contenido estomacal de peces colectados entre plantas flotantes de los géneros *Salvinia, Pistia, Azolla* y *Eichhornia.* Caracínidos de 3 a 3,5 cm de longitud total se alimentaban de copépodos y cladóceros, en tanto ejemplares de 1,8 a 2 cm ingerían un complejo de algas, detritos, bacterias y microfauna (Dioni, 1967). Los juveniles de la anguila *Synbranchus marmoratus* (entre 25,5 y 190 mm de longitud), parecen ser comunes entre la macrofitia litoral. En esta etapa, el pez se comporta como un carnívoro generalista, alimentándose principalmente de cladóceros, larvas de insectos y ostrácodos. La cantidad de alimento ingerido aumenta en verano, lo que parece coincidir con el aumento de la densidad de cladóceros e insectos asociados a la vegetación flotante en esa estación (Rodríguez, 1999).

11. LOS ESTEROS DE SANTA LUCÍA

En el Oeste de Corrientes hay una serie de ambientes lóticos y lénticos, los esteros de Santa Lucía, que comunican con la laguna del mismo nombre y a través de ella con el Paraná (Fig. 12.1). Este conjunto incluye esteros, cañadas, bañados, canales, arroyos, lagunas sin plantas y lagunas con vegetación tanto flotante como sumergida y normalmente con presencia de embalsados [un embalsado es una masa flotante constituida por un conjunto de plantas palustres entre cuyas raíces quedan retenidas variadas cantidades de detritos orgánicos y minerales (Tur, 1972)].

Varias fuentes permiten estimar que en los hábitats acuáticos de la provincia de Corrientes, en conjunto, hay 175 especies de peces. Un relevamiento desarrollado durante un breve período (Baldo *et al.*, 1993/94), mostró 29 especies en los esteros de Santa Lucía (Tabla 11.1). Las muestras son de ambientes lóticos (arroyo Flores), pequeñas lagunas aisladas, bañados y esteros y la laguna Santa Lucía. Muchas de las especies fueron capturadas en varios de estos hábitats, pero los adultos de cierto tamaño de la raya *Potamotrygon motoro* (Fig. 4.2), el dorado *Salminus brasiliensis,* la piraña *Pygocentrus nattereri,* el sábalo y la vieja *Pterygoplichthys anisitsi* sólo se encontraron en la laguna.

La mayor parte de los peces (62%), como es común en muchos ambientes relacionados con

Tabla 11.1. Peces de esteros y otros ambientes relacionados con la laguna Santa Lucía. A: arroyo Flores; B: pequeñas lagunas cerradas; C: bañados y esteros; D: laguna Santa Lucía. Datos de Baldo *et al.* (1993/94) con algunas modificaciones.

Especies	A	B	C	D
Acestrorhynchus altus	+	+	+	+
A. bimaculatus paraguayensis	+	+	+	+
Hyphessobrycon callistus	+	+	+	+
Serrasalmus spilopleura	+	+	+	+
Hoplias malabaricus	+	+	+	+
Gambussia affinis	+	+	+	+
Cichlasoma dimerus	+	+	+	+
Apistogramma sp.	+	+	+	+
Crenicichla lepidota	+	+	+	
Charax gibbosus	+	+		
Pyrrhulina australis	+	+		
Aphyocharax anisitsi	+	+		
Astyanax f. fasciatus	+	+		
Holoshestes pequira	+	+		
Characidium sp.	+	+		
Jobertina rachowi	+	+		
Gymnogeophagus sp.	+	+		
Psellogrammus kennedyi	+			
Loricaria sp.	+			
Cyphocharax voga	+		+	
Hoplerythrinus unitaeniatus		+	+	
Hypopomus brevirostris		+	+	
Hoplosternum thoracatum		+		
Moenkhausia dichroura		+		+
Potamotrygon motoro				+
Salminus brasiliensis				+
Pygocentrus nattereri				+
Prochilodus lineatus				+
Pterygoplichthys anisitsi				+

el Paraná y en el NE de la provincia de Buenos Aires, son de pequeño y mediano tamaño, frecuentadores de aguas quietas y vegetadas. Este grupo incluye varias especies de mojarras, cíclidos y dientudos de pequeño porte. Las rayas (*Potamotrygon*), se hallaron en zonas calmas de las lagunas, donde también se colectaron muchas pirañas adultas y juveniles. No se hallaron peces frecuentadores del fondo. Ya Bonetto *et al.* (1978) señalaron que en Corrientes, al contrario de lo que ocurre en ambientes del Chaco y Paraguay, serían raros los pimelódidos, anguilas y pulmonados (*Lepidosiren*). Como otros ambientes similares, estos esteros de variada configuración hidrológica son probablemente áreas de cría.

Una pequeña laguna de 1 ha, al Oeste de los esteros de Santa Lucía, cerca de Bella Vista, es la localidad tipo de la mojarra *Hyphessobrycon igneus*. Es un ambiente con abundante hidrofitia, en el que el agua era alcalina, con pH 8,34. El residuo sólido fue de 172 mg l^{-1}. La conductividad relativamente baja (98 μ mho cm^{-1}, a 20°C), con bajo contenido (en mg l^{-1}) de Ca^{++} (6,6), Mg^{++} (3,9), carbonatos (9,9), bicarbonatos (40,2), cloruros (2,8) y sulfatos (6,0). La temperatura del agua cerca del fondo fue de 25°C, y el porcentaje de saturación de oxígeno disuelto (al mediodía) de 117,65%. El disco de Secchi era totalmente visible a 66 cm de profundidad. También habitaban la laguna los dientudos *Oligosarcus jenynsii* y *Acestrorhynchus pantaneiro*, *Aphyocharax rubropinnis*, una especie de *Characidium*, los cíclidos *Cichlasoma dimerus*, *Gymnogeophagus australis*, *G. balzanii* y *Crenicichla lepidota*, la tararira *Hoplias malabaricus*, *Moenkhausia intermedia*, *M. dichroura*, y la piraña *Serrasalmus spilopleura* (Miquelarena *et al.*, 1980).

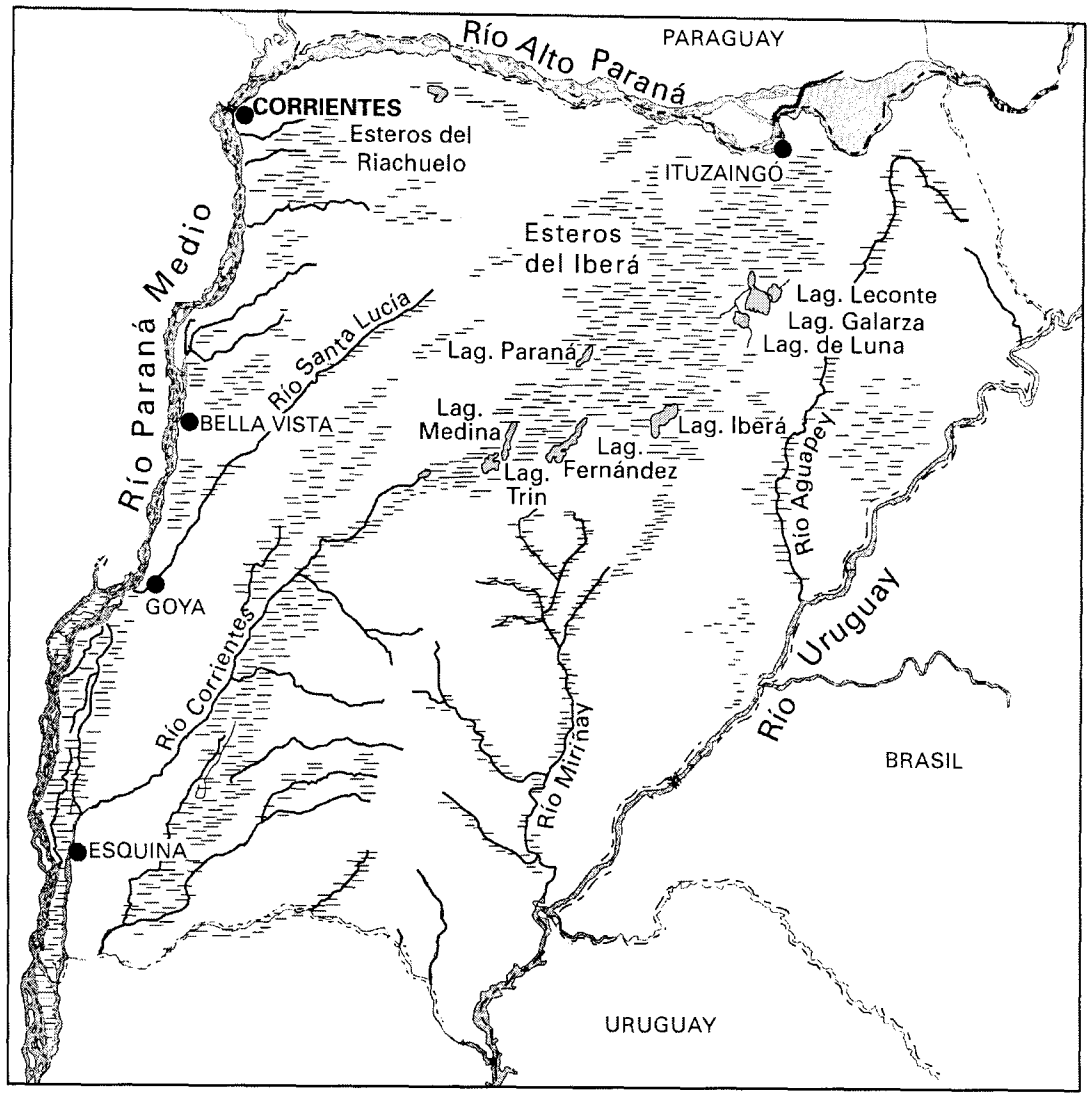


Fig. 12.1. Sistema de lagunas y esteros del Iberá y de los ríos Riachuelo, Santa Lucía y Corrientes en la provincia de Corrientes. Rayas horizontales: zonas inundadas.

12. EL SISTEMA DEL IBERÁ

El lago de Iberá no recibe ni río ni arroyo ni fuente; subsiste todo el año casi sin variación y está en gran parte lleno de plantas y aun de algunos árboles. El Iberá es una gran extensión de agua que en algunos parajes forma un verdadero lago, pero la mayor parte está llena de plantas ... Su situación y la disposición total del país indican que en otro tiempo el río Paraná atravesaba este lago y que se dividía en los cuatro ríos que de él salen ...

Felix de Azara, *Viajes por la América meridional.*

Una parte de los ambientes acuáticos del Noreste, que Martín de Moussy llamó la Mesopotamia argentina, es la región limitada naturalmente por los ríos Paraná, Uruguay e Iguazú, Tiene una extensión de 196.000 km^2, que corresponden a 7,1% de la Argentina continental. Hacia el centro - Norte de esta región, hay un complejo de ambientes acuáticos denominado sistema del Iberá ("aguas brillantes" en guaraní), que cruza diagonalmente la provincia de Corrientes desde las proximidades de Ituzaingó (frente al embalse de Yaciretá), hasta las cabeceras del río Corriente (Fig. 12.1).

Este ecosistema de casi 1.200.000 ha es considerablemente heterogéneo, incluyendo esteros, cañadas, grandes lagunas permanentes, redes de afluentes y canales secundarios de flujo permanente o transitorio, tierras emergentes, y amplias áreas de interfase como bañados y campos

anegables, con diversas características de anegabilidad y drenaje (Tabla 12.1). Las relaciones y la dinámica temporal del total de los ambientes condicionan la distribución, abundancia y productividad de la biota (Bonetto *et al.*, 1981).

Esta variedad ambiental se contrapone a una marcada homogeneidad en la química del agua, cuyo bajo contenido de electrolitos constituye uno de los rasgos ecológicos más característicos del sistema.

La temperatura media del aire es de 21°C con una máxima absoluta de 44°C y una mínima absoluta de -2°C. La humedad relativa es elevada y las precipitaciones anuales oscilan entre 1200 y 1500 mm.

El sistema del Iberá drena hacia el río Corriente, que a su vez desemboca en el Paraná. Como consecuencia de la escasa pendiente y del efecto retardador de la enorme masa de vegetación, el escurrimiento resulta muy lento y la red de avenamiento se presenta escasamente definida. Estas características no son tan marcadas en el área de influencia del río Corriente.

Sesenta por ciento de la superficie del sistema corresponde a esteros y cañadas densamente vegetados, con predominancia de plantas anfibias. Los esteros se localizan principalmente en la depresión central, si bien se prolongan a manera de franjas acompañando a los ríos. Los espejos de agua (lagunas), ocupan actualmente menos de 20% de la superficie, en razón del avance gradual de los esteros sobre las aguas libres.

Los esteros ocupan una superficie de 6750 km^2, las lagunas de 323 km^2 y los riachos de 77 km^2.

Los esteros y las lagunas de esteros conforman unidades funcionales y serán consideradas separadamente.

Tabla 12.1. Tipos de ambientes en el sistema Iberá y similares. Según Neiff (1981b).

I-	Ambientes leníticos
	a- Permanentes
	Lagunas de superficie bien definida
	Esteros
	Cañadas
	b- Temporarios
	Bañados
	Malezales
II-	Ambientes lóticos
	c- Afluentes y efluentes
	d- Canales secundarios

Esteros

Los esteros del Iberá son cuerpos lénticos de aguas permanentes, densamente vegetados. Son dominantes plantas anfibias que poseen una tasa importante de renovación estacional, y que aportan materia orgánica abundante, que se degrada muy lentamente, dando origen a suelos orgánicos de espesor creciente. Este suelo es muy poroso en superficie y menos en los estratos inferiores. Su espesor indica su antigüedad y la modalidad del proceso sucesional. Los poros están ocupados en parte por agua de origen pluvial, pero el aporte principal proviene de las lagunas. Esta agua intersticial tiene una salinidad algo más elevada que las aguas lagunares del sistema, un pH de 4 a 6 y abundantes compuestos húmicos en disolución. Suele haber anoxia y a veces condiciones reductoras. Superficialmente quedan definidos charcos de 20 a 100 cm de profundidad.

En el Iberá no parece haber mayores diferencias bióticas entre los esteros y las cañadas. Estas pueden tener un ancho mayor de 1 km, y muestran interfases ocupadas por bañados.

Estos esteros son cuerpos de agua permanentes o con un corto período anual de emergencia. Están alimentados por las lluvias, por lo que el régimen de fluctuación hidrométrica es gradual, y la circulación del agua es lenta debido a la escasa pendiente. El sistema de escurrimiento es difuso y funciona a niveles superficial, intersticial y profundo, y el desplazamiento del agua se define, en general, desde los esteros marginales hacia las lagunas.

La Figura 12.2 muestra la distribución vertical de la temperatura y el oxígeno disuelto en el Iberá y la influencia de la vegetación sumergida en ambos parámetros.

En los grandes esteros, las condiciones ambientales son más variables que en las lagunas. La conductividad es más elevada y el pH tiende a la acidez (5.5 - 6.5). El oxígeno disuelto puede ser menor que 40% de saturación y el agua adquiere tonos castaños por la presencia de compuestos húmicos.

El suelo es un histosol orgánico, compuesto principalmente por tejidos vegetales en diverso grado de desintegración, que evidencia la elevada producción de las plantas vasculares, escasamente utilizada por consumidores o descomponedores.

Los esteros corresponden a un estado muy avanzado de senescencia de lagunas con condiciones de distrofia o saprotrofia. La distrofia se debe a la elevada relación C/N en las plantas, al pobre contenido en nutrientes del agua, a la intercepción de la luz por las plantas y a la deficiencia de

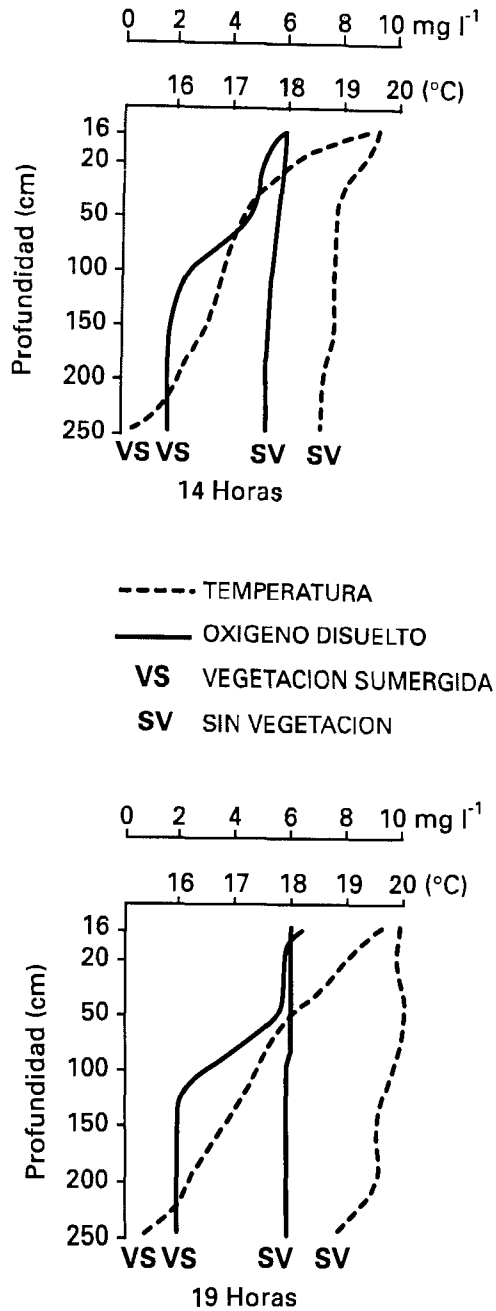


Fig. 12.2. Distribución vertical de la temperatura y el oxígeno disuelto en el Iberá, e influencia de la vegetación sumergida sobre los dos parámetros. Modificado de Neiff (1981a).

oxígeno, factores que en conjunto determinan una mineralización deficiente de la materia orgánica. De esta manera se operan una creciente acidificación del agua y colmatación de las cubetas (Bonetto *et al.*, 1981).

Lagunas

Las lagunas del sistema del Iberá son cuerpos de agua de elevada productividad primaria neta al nivel de las plantas vasculares, con tendencia a la acumulación de materia orgánica muerta. Son cubetas ubicadas en terrenos llanos, de formas y dimensiones muy variadas, desde redondas de unos 30 m de diámetro a elongadas o irregulares de más de 19 km de largo.

Están rodeadas por extensos esteros poblados por vegetación palustre. Su perfil vertical es en forma de cajón, con los márgenes ocupados por embalsados, debajo de los cuales hay una orla perimetral de agua.

El fondo es arenoso o arenoso - arcilloso, con un "*ooze*" superficial de detritos vegetales que puede ser alterado por el movimiento del agua. La profundidad es con frecuencia de 1,5 a 3 m, por lo que no es común que haya estratificación térmica, salvo en sitios muy vegetados.

El agua oscila de neutra a fines del verano a ligeramente ácida a mediados de invierno, pero la variación diaria es de 8 (después del mediodía) a 6 (al amanecer). La acidez es mayor en las áreas con vegetación.

Debido a la alimentación pluvial y a la lixiviación de los suelos circundantes la salinidad es baja, con 20 a 30 mg l^{-1}; el agua es bicarbonatada-cálcica-sódica o bicarbonatada-cálcica-magnésica. La conductividad oscila entre 15 y 60 µS cm^{-1} y aumenta en invierno al descender el nivel del agua y en época de lluvia debido al lavado de los esteros circundantes. La demanda química de oxígeno está entre 5 y 15 mg l^{-1}, el tenor de oxígeno disuelto es elevado, y la transparencia del agua es alta. Estas características se refieren a la zona limnética, y varían considerablemente en los sectores vegetados (Bonetto *et al.*, 1981).

Ictiofauna

A pesar de las dificultades de muestreo debidas a la extensión y densidad de la vegetación en el Iberá, se han citado de este macroambiente 126 especies de peces (Bonetto *et al.*, 1981; Casciotta & Almirón, 2000; Casciotta *et al.*, 2003) (Tabla 12.2).

Esta ictiofauna está compuesta básicamente por especies de talla pequeña a mediana, consideradas sedentarias en cuanto a que prosperan y se reproducen en ambientes leníticos (Bonetto *et al.* 1981). Es bastante similar a la estudiada por Bonetto *et al.* (1978) en la cuenca del Riachuelo, con una similitud de 0,65 según el índice de Sørensen.

Tabla 12.2. Peces del sistema del Iberá. Modificada de Bonetto *et al.* (1981) y Casciotta & Almirón (2000).

Ramnogaster melanostoma	*Leporinus obtusidens*
Lycengraulis grossidens	*Leporinus lacustris*
Oligosarcus jenynsii	*Pyrrhulina australis*
Acestrorhynchus pantaneiro	*Hoplerythrinus unitaeniatus*
Charax stenopterus	*Hoplias m. malabaricus*
Charax leticiae	*Metynnis mola*
Roeboides paranensis	*Serrasalmus spilopleura*
Roeboides bonariensis	*Pygocentrus nattereri*
Salminus maxillosus	*Gymnotus carapo*
Aphyocharax rubropinnis	*Eigenmannia virescens*
Aphyocharax rathbuni	*Brachypopomus brevirostris*
Astyanax bimaculatus	*Trachelyopterus striatulus*
Astyanax fasciatus	*Luciopimelodus argentinus*
Astyanax lineatus	*Pimelodella gracilis*
Hemigrammus mahnerti	*Pimelodella laticeps*
Hyphessobrycon anisitsi	*Rhamdia* cf. *quelen*
Hyphessobrycon luetkeni	*Dysichthys doriai*
Cheirodon interruptus	*Callichthys callichthys*
Bryconamericus iheringi	*Cataphractops melampterus*
Serrapinnus calliurus	*Corydoras aeneus*
Serrapinnus piaba	Corydoras australis
Serrapinnus kriegi	*Corydoras paleatus paleatus*
Heterocheirodon yatai	*Corydoras undulatus*
Poptella paraguayensis	*Trichomycterus johnsoni*
Diapoma terofali	*Paraloricaria vetula*
Hemigrammus caudovittatus	*Hypostomus commersoni*
Hemigrammus ulreyi	*Rhinelepis aspera*
Hyphessobrycon eques	*Rineloricaria parva*
Hyphessobrycon igneus	*Loricariichthys platymetopon*
Hyphessobrycon reticulatus	*Rivulus punctatus*
Hyphessobrycon wajat	*Phalloceros caudimaculatus*
Macropsobrycon uruguayanae	*Jenynsia multidentata*
Moenkhausia dichroura	*Cnesterodon decemmaculatus*
Moenkhausia intermedia	*Odontesthes bonariensis*
Moenkhausia sanctaefilomenae	*Synbranchus marmoratus*
Pseudocorynopoma doriae	*Cichlasoma dimerus*
Psellogrammus kennedyi	*Apistogramma borelli*
Characidium cf. *fasciatum*	*Apistogramma commbrae*
Characidium rachowi	*Crenicichla lepidota*
Cyphocharax saladensis	*Bujurquina vittata*
Cyphocharax platanus	*Cichlasoma facetum*
Cyphocharax spilotus	*Gymnogeophagus australis*
Cyphocharax voga	*Gymnogeophagus balzani*
Steindachnerina conspersa	*Laetacara dorsigera*
Steindachnerina brevipinna	*Pachyurus bonariensis*
Prochilodus lineatus	

Aparentemente, la ictiofauna del Iberá puede dividirse, aunque sin mayor precisión, en dos sectores. El sector septentrional presenta la composición básica recién comentada. Aquí la producción se canaliza hacia los típicos predadores de ambientes calmos, como pirañas, tarariras y dientudos de poco valor económico.

En el sector meridional se agregan a esta fauna dos especies típicamente migratorias, *Prochilodus lineatus* y *Salminus brasiliensis*. Es-

tas especies no avanzarían más al Norte de las lagunas Iberá y Paraná, debido a la progresiva obliteración de las vías de drenaje por la vegetación palustre.

Es típico de la ictiofauna del Iberá una gran abundancia de las pirañas *Pygocentrus nattereri* y *Serrasalmus spilopleura*.

En el río Corrientes en Mercedes se han observado tres especies de rayas, la de lunares *Potamotrygon motoro*, la lisa *P. hystrix* y la reticulada, *P. brachyura* (Gómez, com. pers.). De un pequeño canal de este río, es la referencia más meridional del carácido *Engraulisoma taeniatum* (4 cm). El único ejemplar fue capturado en invierno, en agua con 50 cm de transparencia y una profundidad de 90 cm. El agua estaba a 9,1°C, con una conductividad de 55,4 μS cm^{-1}, baja, como es usual en esta área, y presentaba ligera sobresaturación de oxígeno, pH neutro y baja alcalinidad. El fondo del arroyo es arenoso, y la vegetación acuática abundante, con dominio de *Nymphoides indica, Eicchornia azurea, Potamogeton* sp. y gramineas (Casciotta *et al.*, 2002).

Los esteros resultan relativamente pobres en peces, debido a las condiciones limitantes del hábitat, en particular el bajo contenido de oxígeno, la acidez del agua y las dificultades opuestas por la vegetación a la natación. En las grandes lagunas del sistema, en los sectores donde se desarrollan praderas continuas y extensas de vegetación sumergida (*Cabomba australis, Egeria naias, Utricularia oligosperma*), la riqueza en especies es mayor y también la abundancia.

Las limitaciones que el sistema del Iberá impone al ingreso de peces desde el río Paraná, están relacionadas con un proceso sucesional por el que los esteros van ocupando superficies cada vez mayores. En el pasado, el sistema, aunque con menor extensión, ofrecía mayor superficie de aguas abiertas y una red de avenamiento más definida y eficiente. El Iberá podría haber estado relacionado con el río Uruguay a través del río Miriñay, cuyas nacientes están cercanas (Bonetto *et al.* 1981).

13. LA CUENCA DEL RIACHUELO

La cuenca del Riachuelo ocupa un área de 3400 km^2, en el Noroeste de Corrientes, de 27°20' a 27°40'S y de 57°30' a 58°50'O (Fig. 12.1). Aunque menos extensos que el Iberá, los ambientes de la cuenca del Riachuelo constituyen un ecosistema típico del dominio Paranense, y han sido estudiados con algún detalle por Bonetto *et al.* (1978), a quienes se sigue a continuación.

Aproximadamente 30% de la superficie mencionada (que llega a 45% en época de inundación), está ocupado por cuerpos de agua permanentes o semipermanentes. El sistema drena en conjunto al Riachuelo, y en menor escala directamente al Paraná por una red de avenamiento poco definida.

En la parte Norte de la cuenca, en tierras altas arenosas, hay una estrecha franja de lagunas de diferentes características. Al Sur predominan grandes esteros y bañados que rodean lagunas de mayor superficie en áreas bajas inundables.

La vegetación característica de estos ambientes es palustre y acuática, con colonización centrípeta en las zonas con agua, en tanto en las elevadas hay isletas de monte cerrado y bosque marginal. En los esteros dominan las especies palustres como *Thalia multiflora, Typha latifolia* y *Cyperus giganteus*. A su alrededor, se disponen las zonas algo más elevadas y de ancho variable, típicas de los bañados, con *Eryngium pandanifolium, Polygonum punctatum, Cleome spinosa* y otras. En las lagunas se desarrollan *Ceratophyllum demersum* y praderas extensas de *Egeria naias, Nitella* y *Chara*, que hacia las márgenes son reemplazadas por camalotales de *Eichhornia crassipes* y *Salvinia herzogii*.

Las particularidades resultantes determinan variaciones considerables en el contenido biótico, en particular en las poblaciones de peces.

Los cuerpos de agua de la cuenca del Riachuelo tienen baja conductividad. La transparencia varía pero la concentración de fitoplancton y la remoción de detritos orgánicos por los vientos determina valores del disco de Secchi de unos pocos centímetros (laguna González) a 3,5 m (laguna Las Totoras, III 9). La temperatura del agua varía entre 10 y 33°C. No hay diferencias verticales marcadas, aunque en verano pueden producirse estratificaciones poco persistentes. En esta estación disminuye el oxígeno disuelto, particularmente en el fondo de los ambientes con mucho detrito vegetal, pero rara vez es menor de 50%.

El sedimento de fondo es principalmente arenoso y con variada cantidad de materia orgánica. Como en otros sistemas de este tipo, hay lagunas con poca vegetación, y otras en que se desarrollan densas formaciones periféricas, que pueden extenderse en diversa medida hacia el centro, o formar embalsados.

En el curso del Riachuelo se hallaron 98 especies de peces, el mayor número entre todos los ambientes del sistema. Naturalmente se trata de especies grandes, algunas migradoras, y en general de aguas lóticas. Las más evidentes son el dorado, el pacú *Piaractus mesopotamicus*, los surubíes *Pseudoplatystoma coruscans* y *P. fasciatum*, el mandubá *Ageneiosus brevifilis*, el armado *Oxydoras kneri* y el chafalote *Rhaphiodon*

Tabla 13.1. Talla y peso del sábalo en lagunas de la cuenca del Riachuelo. Según Bonetto *et al.* (1978).

Laguna	Longitud fork (cm)	Peso medio (k)	Abundancia
Totoras	50 - 59	4,0	baja
González	32 - 39	1,1	densa
La Brava	42 - 50	2,5	moderada
Vallejos	43 - 52	2,5	moderada

vulpinus. El sábalo, que aparece con estos peces, se encuentra también en lagunas y esteros.

En el Riachuelo el número de especies de peces es mayor en la parte inferior y hacia la desembocadura, disminuyendo hacia las cabeceras. Es evidente que hay un considerable movimiento de peces desde y hacia el Paraná, que aumenta notablemente con los cambios del nivel hidrométrico.

En las lagunas y esteros se hallaron 73 especies, de las que 26 no se encuentran en el río. El mayor número (41 especies) se halló en La Brava, una laguna de 380 ha con densa vegetación acuática, pero en lagunas pequeñas como Leconte, de 2 ha, hubo 36 especies, sugiriendo que la disminución de área afecta menos la riqueza que el número de individuos o su densidad, y que la variedad ambiental no es disminuida por la disminución del área.

En algunas lagunas, las especies de talla pequeña o mediana, y los ictiófagos típicos de estos ambientes, como *Acestrorhynchus altus, Serrasalmus spilopleura* y *Hoplias malabaricus*, se hallaban en poblaciones normales compuestas por varias clases de edad. En otras, en particular de pequeña superficie, sólo se encontraban algunas clases, lo que sugiere alguna limitación ecológica o un ingreso diferencial de individuos a partir de ambientes cercanos.

Como se ha observado en otras oportunidades, el sábalo, aunque no puede reproducirse en ambientes lóticos, y a pesar de su carácter riverino y migrador, suele presentar poblaciones relativamente densas en estos ambientes (Tabla 13.1).

Se considera que estas poblaciones están estructuradas a partir de pequeños grupos que entran a las lagunas a favor de las inundaciones. Esto también ocurre con huevos, larvas y peces pequeños de numerosos grupos, que se desarrollan en estos ambientes relativamente protegidos y vuelven al cauce principal en condiciones favorables.

En el caso del Riachuelo, Bonetto *et al.* (1978), consideran que debido a lo precario de su comunicación con lagunas y esteros, el aporte de estas poblaciones a la producción pesquera de este río, y eventualmente del Paraná, sería nulo. Su idea de la dinámica de este proceso es la siguiente:

"... sin perjuicio de la existencia de poblaciones propias, relativamente estables y equilibradas, estas lagunas y esteros reciben variados aportes y experimentan sustanciales cambios en su estructura durante las inundaciones de la cuenca ... la altura alcanzada por las aguas y las condiciones topográficas locales regulan tales intercambios, dando lugar a poblamientos que, dentro de un cierto patrón, presentan una gran variabilidad en su estructura y densidad numérica".

"En estos procesos, las posibilidades de una más amplia dispersión, así como la de prosperar en los nuevos ambientes, dependen también del tamaño de los ejemplares. Los de pequeña talla, pueden propagarse con mayor facilidad por los amplios sectores cubiertos por las aguas de inundación que, por lo común, sirven de asiento a una densa vegetación palustre". Los ejemplares mayores "tienen más posibilidades de superar la predación, que se intensifica al bajar las aguas y definirse los límites reales de las lagunas y esteros".

"A partir de este momento, las variadas características del biotopo, la alimentación disponible, la competencia, predación y otros factores introducirán importantes ajustes en los contingentes ingresados. Algunos de estos cuerpos de agua pueden permanecer durante varios años en condiciones de aislamiento, de modo que, con el correr del tiempo, las poblaciones derivadas de estos fenómenos de inundación ... tienden a alcanzar una integración por clases de edad que se aproxima más a lo normal, por lo menos en lo referente a especies que se multiplican en aguas lenïticas, aunque esto, según lo observado, pocas veces parece lograrse".

Según Bonetto *et al.* (1978) y Bonetto (1980), parece una característica general de estos ambientes la rareza o ausencia de algunas especies de peces frecuentadores de fondo, que son comunes en ambientes similares de la región chaqueña y en los esteros del Chaco paraguayo estudiados por Carter & Beadle (1931). Este es el caso de la an-

guila *Synbranchus marmoratus* y del pulmonado *Lepidosiren paradoxa*, de los cascarudos de los géneros *Callichthys* y *Lepthoplosternum*, y también de pimelódidos.

La explicación de esta situación, seguramente deberá considerar que los hábitats chaqueños están en una zona de clima más extremo y con marcada sequía, al menos estacional, en la que las adaptaciones de los peces mencionados resultan funcionales. Bonetto *et al.* (1978) consideran que parte de estas diferencias pueden ser explicadas por las características de los sedimentos del fondo de las lagunas y esteros del Riachuelo, constituidos esencialmente por arena, con escaso material pelítico, y en general con material detrítico suelto, que reduce la concentración de oxígeno en profundidad, aunque sin llevarla a límites críticos.

Nunca se capturaron rayas (*Potamotrygon*) en las lagunas y esteros, pero en primavera y verano eran abundantes en los desplayados arenosos de la boca del Riachuelo. Parece que las rayas sólo entran a ambientes marginales cuando las relaciones de éstos con el río son muy fluidas.

Bonetto *et al.* (1978) notan poca especialización en la alimentación, y que esto es más marcado en ambientes pequeños y vegetados. Sugieren, "no sin un considerable grado de arbitrariedad" [sus palabras] los grupos tróficos de la Tabla 13.2.

La marcada heterogeneidad y variación en la dieta de estos peces, se observan también en el sábalo, que en estos ambientes agrega a su típica iliofagia alguna presión sobre las comunidades desarrolladas sobre macrófitas acuáticas. Esta generalización en la dieta parece deberse al confinamiento. Una marcada falta de especialización se observa también en peces de las canteras de Los Talas (Menni & Almirón, 1994).

Bonetto ha mencionado en varias oportunidades, que los peces migradores de mayor talla e importancia económica no entran normalmente a estos ambientes, por lo que su importancia pesquera es relativamente baja; más aun si se considera que utilizarlos para acuicultura requeriría trabajos de adecuación.

Tabla 13.2. Grupos tróficos de peces de la cuenca del Riachuelo. Según Bonetto *et al.* (1978).

Consumidores de algas y macrófitas, iliófagos, micrófagos y detritivoros
Cheirodon piaba
Cyphocharax saladensis
Metynnis mola
Loricaria typus
Loricaria maculata
Psellogramus kennedyi
Pyrrhulina australis
Planctófagos y micro y mesoanimalívoros
Hemmigramus caudovittatus
Moenkhausia dichroura
Hypopomus brevirostris
Eigenmannia virescens
Aphyocharax rubropinnis
Astyanax bimaculatus asuncionensis
Characidium rachowi
Leporinus maculatus
Roeboides paranensis
Aequidens tetramerus
Ictiófagos sobre peces pequeños
Crenicichla lepidota
Gymnotus carapo
Cichlasoma dimerus
Ictiófagos
Hoplias malabaricus
Acestrorhynchus altus
Serrasalmus spilopleura
Ictiófagos con menor frecuencia
Hoplerythrinus unitaeniatus
Oligosarcus jenynsi
Serrasalmus marginatus
Pygocentrus nattereri

14. PECES DEL DELTA DEL PARANA

> ...thus the islands near the mouth of the Parana are thickly clothed with peach and orange trees, springing from seeds carried there by the waters of the river.
> Charles Darwin, *The voyage of the Beagle.*

El delta es el tramo final del río Paraná, previo al Río de la Plata. Se extiende entre el Paraná, el Río de la Plata y el Uruguay, en una superficie de 17.000 km², entre 33°36' y 34°26'S y 58° y 59°30'O [Groeber (1961) extiende la "zona del delta" hasta 32°S]. Puede considerarse un eje principal de dirección NO-SE, que coincide aproximadamente con el curso Paraná-Guazú - Paraná-Miní. Numerosos cursos de diversa magnitud, con un marcado diseño dendrítico, especialmente en sus bordes sobre el Plata y el Uruguay, combinados con la rica vegetación sub-

tropical, contribuyen a formar un ambiente complejo.

Los ambientes predominantes (Quintana *et al.*, 1992), son bajos anegables, lagunas y barras litorales. La morfología deltaica típica está limitada al denominado bajo delta, sujeto a procesos activos de formación de islas por deposición de sedimentos. En esta parte las islas presentan una zona elevada o albardón, en la actualidad con plantaciones de salicáceas. Alrededor de 80% de las islas son zonas bajas anegadizas, con bañados, pajonales y juncales.

Se han citado para el delta a la altura de San Nicolás 140 especies de peces (Liotta *et al.*, 1994). De éstas 15% no habían sido citadas antes, y más o menos la misma cantidad fueron ampliaciones de distribución. Si se agregan a estas especies 39 citas anteriores de diversas fuentes, la ictiofauna del delta tiene unas 179 especies. Naturalmente los grupos dominantes son los Characiformes (39%) y los Siluriformes (36.9%). Liotta *et al.* (1994), consideran que es posible que el delta sea un área de expatriación para algunas especies que aparecen poco, como *Brachyplatystoma filamentosum, Hypopomus brevirostris* y *Lepidosiren paradoxa*. [La lepidosirena fue citada del delta en 1945a por Mac Donagh].

Considerando que se conocen unas 225 especies del Paraná (Ringuelet, 1975), el delta resulta un área de considerable riqueza específica. Además del poblamiento continuo desde el Paraná, pueden contribuir a esta riqueza diversos factores, que han sido propuestos para otros ambientes, incluyendo la variedad de hábitats y microhábitats (Casciotta *et al.*, 1989; Menni *et al.*, 1992), la abundante vegetación acuática (Rossi & Parma de Croux, 1992), abundancia de materia orgánica (Quirós, 1987; Menni *et al.*, 1988, 1992), y el desarrollo de áreas inundables (Neiff, 1990).

Por otra parte Liotta *et al.* (1994) atribuyen a degradación ambiental la desaparición del manguruyú *Paulicea luetkeni* y el pacú *Piaractus mesopotamicus*, y la disminución de capturas de *Brycon orbignyanus*.

Se ha sugerido (Amestoy *et al.*, 1988; Fabiano & Amestoy, 1988), que el progresivo aumento de poblaciones de moluscos de los géneros *Corbicula* y *Neocorbicula* [invasores recientes de origen asiático, I 1], provee abundante alimento para peces frecuentadores de fondo como los armados *Pterodoras granulosus* y *Oxydoras kneri*, la boga *Leporinus obtusidens* (en el Uruguay inferior) y varios bagres como *Iheringichthys westermanni*, *Pimelodus maculatus* y *P. albicans*.

El bagre de mar, *Netuma barba* alcanza áreas limitadas del delta, en desplazamientos regulares. El pejerrey es más abundante de setiembre a noviembre (Minotti & Malvarez, 1992).

Impacto de una central nuclear sobre los peces

A unos 10 km al Norte de la ciudad de Zárate, sobre el brazo del Paraná llamado Paraná de las Palmas, está la central nuclear de Atucha. El ancho del río en el lugar es de unos 450 m, la profundidad de 50 m y el caudal de 5100 m^3 s^{-1}. La central utiliza un circuito de refrigeración por el que circulan, con un tiempo de residencia de 6 minutos, 69.600 m^3 h^{-1}, que son volcados al río a una temperatura más alta que la de ingreso.

Mercado *et al.* (1998) estudiaron el efecto de la central sobre las larvas de peces. Incidentalmente reportaron, juveniles y/o adultos de 26 especies del área. Se capturaron cuatro curimátidos, dos anostómidos, un gasteropelécido, siete carácidos (Characiformes), un dorádido, un auqueniptérido, tres pimelódidos y un calíctido (Siluriformes), un esternopígido y un ramfíctido (Gymnotiformes), un anablépido y un poecílido (Cyprinodontiformes) y una corvina y un cíclido (Perciformes).

Las temperaturas máximas obtenidas en el efluente termal fueron en promedio 11°C superiores a la normal del río en el período de muestreo. El impacto sobre las larvas se traduce en pérdida de coordinación en la natación y una mortalidad de 60 - 100%. Sin embargo, esto no parece deberse tanto a la diferencia de temperatura como a la acción mecánica de los tamices de la sala de bombas y quizá a cambios de presión.

Las temperaturas en la estación del río antes de la central fueron de 21 a 27C°. En la estación ubicada a la salida del circuito de refrigeración variaron entre 34 y 38°C, un rango prácticamente coincidente con el de temperaturas letales críticas para 50% de los ejemplares obtenidas por Gómez (1993) para *Pimelodella laticeps, Rhamdia* cf. *quelen, Corydoras paleatus, Cnesterodon decemmaculatus, Jenynsia* cf. *multidentata, Cichlasoma facetum* y *Gymnogeophagus australis*. Los datos sugieren una resistencia de las larvas al ascenso de temperatura mayor que la de los adultos, pero seguramente influye mucho que el tiempo de residencia del agua en el circuito de refrigeración es breve. Sin embargo, no se excluye que las larvas sean afectadas por el estrés térmico, ya que hay alguna evidencia indirecta, como la acumulación de predadores en la zona de la pluma térmica, de que allí son más vulnerables. También es posible que predadores que no se alimentan de larvas, prefieran el agua de temperatura más elevada (Gómez, com. pers.).

15. EL RÍO PARAGUAY Y LA ICTIOFAUNA DE FORMOSA

El río Paraguay, principal afluente del Paraná, nace en las sierras de Parecis y el Tombador, en Brasil, a 300 m s.n.m. Recorre 2550 km drenando un área de 1,1 millones de km^2. Durante la estación húmeda, en las cabeceras del Paraguay, se forma un vasto complejo de tierras bajas inundadas conocido como el Gran Pantanal (III 6, Fig. 6.1), que tiene un efecto regulador sobre la descarga y otras características limnológicas del río. En esta estación, las cabeceras del Paraguay entran en contacto con algunos de los tributarios del Amazonas, posibilitando intercambios faunísticos entre ambos (Bonetto, 1986a).

El Paraguay inferior se extiende por algo más de 900 km desde la desembocadura del río Apa hasta su confluencia con el Paraná. Es un río sinuoso que conforma parte de la frontera oriental de la Argentina. Cincuenta y ocho por ciento de la superficie de su llanura aluvial está ocupada por una planicie de meandros recientes. Esta unidad está formada por series muy juntas de albardones y depresiones someras, que muestran el deslizamiento sucesivo de los bancos de meandros. Hay también lagunas en forma de medialuna ("*oxbow lakes*"), algunas con superficies extensas, que pueden adquirir un carácter lótico durante las crecientes. Debido a la influencia del Pantanal las variaciones de caudal son pequeñas, con un caudal medio de 4300 m^3 s^{-1} (Drago, 1975).

En la última sección del río, donde tiene una anchura de unos 700 m, las orillas son bajas, y durante las inundaciones el agua sobrepasa ambas márgenes entre 10 y 15 km. El río recibe tributarios importantes como el Tebicuary por la margen izquierda, y el Pilcomayo y el Bermejo por la derecha.

No se ha hecho un relevamiento sistemático de los peces de esta sección del río Paraguay. En su análisis de los peces de las grandes cuencas, Ringuelet (1975) provee listas comparadas de los peces del Paraná, el Río de la Plata, el Paraguay y Amazonia, pero indica que los conocimientos disponibles son deficientes, y que cualquier tipo de comparación tiene un margen de error inevitable. La lista de Ringuelet incluye para el Paraguay 165 especies de peces. La de la Colección del Inventario Biológico Nacional de Paraguay incluye 33 familias, 96 géneros y 129 especies (Ramlow, 1989), no todas necesariamente del río.

En el período entre 1988 y 1992 se realizaron varios trabajos en la parte oriental de la provincia de Formosa, donde la red hidrográfica está ampliamente relacionada con el río Paraguay. Esta zona (Fig. 15.1) incluye una gran variedad de ambientes acuáticos, con acentuadas características dinámicas, sobre los que puede verse Neiff (1981a,b) y los trabajos del volumen editado por Neiff (1986). El Bermejo y el Pilcomayo pueden considerarse como sistemas alóctonos en la llanura chaqueña, porque su caudal depende del régimen de la cuenca superior. Las crecientes se producen al final del verano, y las bajantes más intensas hacia fin del invierno o en primavera (Neiff, 1981a). Hacia el Norte, el área comentada está limitada por el Pilcomayo, que ejerce también una considerable influencia. Este río probablemente ha sido en el pasado, y es en el presente en menor medida, uno de los varios cursos de agua que conectan los ambientes del Noroeste de la Argentina con los ríos Paraguay y Paraná. Las fuentes del Pilcomayo están entre 4000 y 5000 m s.n.m. en el altiplano boliviano, con algunas ramas en el territorio argentino entre 19° y 23°S y 64° y 67°O.

Durante las bajantes, que pueden durar nueve meses al año, el río se interrumpe en una región de esteros, desarrollando un paisaje con grandes pantanos y lagunas, generalmente temporarios, debido a que el agua aún corre por la pendiente entre los albardones bajos, evaporándose e infiltrándose a la napa freática. El régimen del Pilcomayo incluye inundaciones de verano, y largos períodos durante los cuales se alimenta de agua del subsuelo. Se seca unos quince días en octubre (Palese de Torre, 1958).

Hacia el Sur el límite está dado por el Bermejo, que por la magnitud de su caudal es el afluente más importante del sistema Paraguay - Paraná. Después de pasar por sedimentos no consolidados en el Chaco, el Bermejo, especialmente durante las crecientes, entra al bajo Paraguay con un promedio de unos 5 g l^{-1} de sólidos suspendidos, y una tasa de transporte con valores de hasta 1100 T km^{-2} año^{-1}. La conductividad del agua del Bermejo es bastante baja, con 350-850 µS cm^{-1}, y valores aun menores en bajante (Bonetto *et al.*, 1984; Bonetto, 1994) (Tabla 15.1). El tramo medio o de descarga del Bermejo carece de afluentes y tiene derrames laterales en diversas partes del curso. El tramo final carece de delta (Neiff, 1990).

La mitad oriental de la provincia de Formosa, denominada Depresión oriental (Morgan, 1980) (Fig. 15.1), es parte de un enorme valle pluvial sin elevaciones, donde el relieve está determinado por los depósitos aluviales. Hay una leve pendiente en dirección NO-SE, con un patrón similar de orientación de ríos y arroyos. Los lagos, lagunas y salinas pertenecen a la provincia hidrográfica Chaqueña (Siragusa, 1975), concordando con otros criterios geográficos y

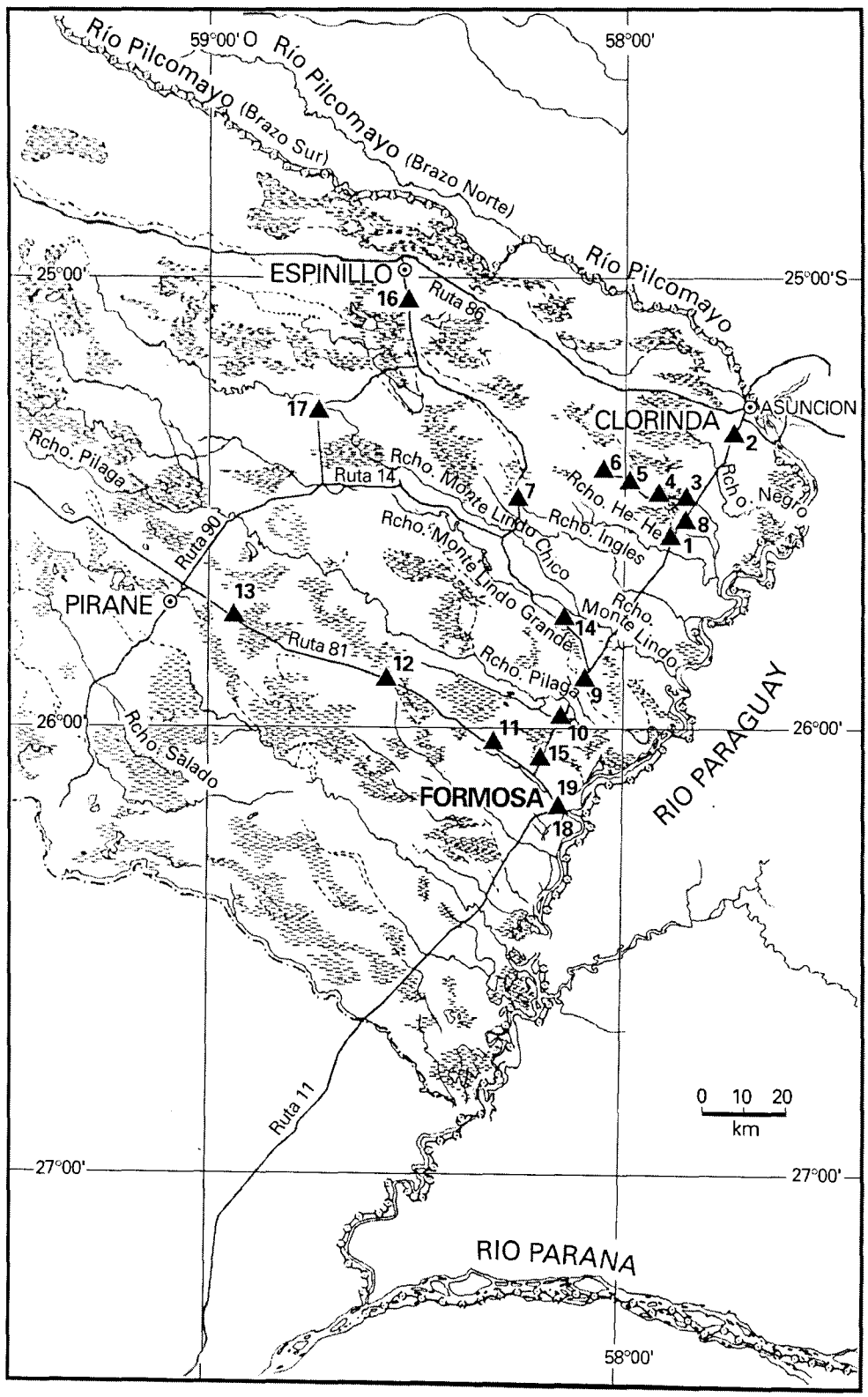


Fig. 15.1. Ambientes del Este de Formosa relacionados con el río Paraguay. Según Menni *et al.* (1992). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

Tabla 15.1. Principales iones del agua del río Bermejo en mgl^{-1}. Según Bonetto *et al.* (1984).

Iones	Mínimo	Máximo	Promedio
HCO_3^-	106,8	186,8	151,0
Cl^-	8,0	62,0	27,0
$SO_4^=$	27,0	150,0	75,4
Ca^{++}	19,1	49,2	33,9
Mg^{++}	4,3	22,5	11,7
Na^+	16,5	82,0	43,0
K^+	3,4	26,4	15,1

fitogeográficos (Bucher, 1980; Cabrera, 1976). Esta zona es atravesada por un extenso sistema de ríos autóctonos con una superficie de unos 82.700 km^2 (Neiff, 1986).

La isoterma de verano (enero es el mes más cálido) es la de 27-28°C y la de invierno (julio es el mes más frío) la de 17°C. Hay heladas menos de 25 días al año, y las precipitaciones alcanzan 1100 mm $año^{-1}$ (Burgos, 1970).

Los factores más importantes para la fauna terrestre, a saber lluvia, estacionalidad y tipo de suelo, muestran un gradiente E-O bien definido, que tiene sobre la biota una influencia mayor que la ejercida por el débil gradiente N-S de temperatura (Bucher, 1980). El clima es subtropical, con una franja sin estación seca (Chiozza & González van Domselaar, 1958).

Peces y ambientes de las cuencas del Paraguay, el Pilcomayo y el Bermejo, en Formosa

Una lista relativamente amplia de los peces de Formosa (84 especies), puede obtenerse de las localidades mencionadas en Ringuelet *et al.* (1967a). Además, López & Castello (1966) citaron *Sternopygus macrurus* para Riacho de Oro, Castello *et al.* (1978) *Corydoras hastatus* para los alrededores de la ciudad de Formosa, y Azpelicueta & Braga (1980) *Curimatella dorsalis* (como *C.* cf. *australis*) del Paraguay frente a Formosa. López (1972) agrega *Piaractus mesopotamicus*, *Pseudoplatystoma fasciatum*, *Paulicea luetkeni*, *Pimelodus albicans* y *Raphiodon vulpinus* para el Bermejo, y Bayley (1973) menciona *Pseudoplatystoma coruscans* para el Pilcomayo. Pignalberi de Hassan & Cordiviola de Yuan (1988) proveen una lista de 76 especies, de las que 24 eran, en ese momento, nuevas citas para la provincia de Formosa.

Azpelicueta & Yanosky (1992) citan *Odontostilbe kriegi*, *O. microdon*, *Tridentopsis cahuali*, *Bunocephalus australis*, *B. doriai*, *Corydoras australis* y *Lepthoplosternum pectorale*. Estas especies, con otras ya conocidas, componen las 38 especies halladas en la reserva ecológica El Bagual, en el Sudeste de Formosa, en ambientes dependientes del Bermejo.

Menni *et al.* (1992), sobre la base de material colectado en 23 localidades, más material de colección y ejemplares colectados por los indios Toba-Pilagá, obtienen 89 especies, que incluyen 18 nuevas citas para las cuencas consideradas. Estos datos abarcan también material del Oeste de Formosa, de ambientes relacionados con el Pilcomayo.

Se conocen por lo tanto de la provincia de Formosa, es decir, de ambientes dependientes o relacionados con el Paraguay, el Pilcomayo y el Bermejo, 143 especies de peces (Tabla 15.2).

En los llanos de Venezuela, como en otras regiones de América del Sur, los cuerpos de agua tienen una ictiofauna dominada por los órdenes Cypriniformes, Siluriformes, Gymnotiformes y Perciformes. Los tres primeros representan casi 80 % de las 300 especies presentes en los llanos (Mago Leccia, 1970). En el río Napo, en Ecuador, Ibarra & Stewart (1989) encontraron 51% de Characiformes y 39% de Siluriformes. Oliveros (1980) sintetiza la composición según grandes grupos taxonómicos, de 17 lagunas relacionadas con el Paraná medio, que estaban, en el momento del análisis, separadas de los ríos que las alimentan. Las 85 especies que hallaron comprendían 55% de Cypriniformes, 27% de Siluriformes, 11% Perciformes, 2% Atheriniformes, 2% Pleuronectiformes y 1% Rajiformes [más detalles en III 9].

En Formosa los Characiformes componen 52,2%, los Siluriformes 34,5%, Perciformes 5,9%, Atheriniformes 4,4%, y Myliobatiformes, Synbranchiformes, Pleuronectiformes y Lepidosireniformes 0,73% cada uno. Puede verse que a este nivel taxonómico la composición es considerablemente constante. La composición en el ámbito familiar (número de especies en cada familia en relación con el total de especies), indica como familias dominantes a los Characidae con 29,4%, Pimelodidae 12,5%, Loricariidae 8,8%, Curimatidae 6,6%, Cichlidae 5,9% y Serrasalmidae y Callichthyidae 5,1% cada una (Menni *et al.*, 1992).

Esta ictiofauna considerablemente rica, habita ambientes de diversas características limnológicas, que dependen naturalmente de las condiciones hidrográficas generales que se han descripto. En esta zona las cuencas no tienen forma de árbol, sino que los colectores de primer y segundo orden se expanden repetidamente en las amplias áreas inundadas localmente llamadas bañados, esteros y cañadas (Neiff, 1986). Aquí nos limitaremos a ambientes en los que las características fisiográficas y limnológicas se registra-

Tabla 15.2. Peces de Formosa. Modificada de Menni *et al.* (1992). Continúa.

Especies	Especies conocidas hasta 1992	Especies según Menni *et al.* (1992)	Nº de ejemplares
Astyanax b. bimaculatus	X	X	761
Psellogrammus kennedyi	X	X	502
Tridentopsis pearsoni		X	434
Odontostilbe paraguayensis	X	X	382
Gymnocorymbus ternetzi	X	X	368
Cichlasoma dimerus	X	X	250
Hoplosternum t. thoracatum	X	X	237
Corydoras aeneus	X	X	182
Markiana nigripinnis	X	X	172
Moenkhausia sanctaefilomenae		X	159
Cyphocharax spilota		X	154
Rhamdia cf. *quelen*		X	118
Holoshesthes pequira	X	X	100
Triportheus paranensis	X	X	91
Parauchenipterus striatulus	X	X	90
Hypopomus brevirostris	X	X	77
Hoplerythrimus unitaeniatus	X	X	75
Pyrrhulina australis	X	X	73
Callichthys callichthys	X	X	70
Bujurquina vittata	X	X	65
Aphyocharax anisitsi	X	X	64
Astyanax f. fasciatus		X	46
Charax gibbosus	X	X	41
Roeboides paranensis	X	X	35
Pterolebias longipinnis	X	X	30
Disichthys iheringi		X	29
Acestrorhynchus altus	X	X	27
Odontostilbe paraguayensis	X	X	25
Steindachnerina conspersa	X	X	25
Serrasalmus spilopleura	X	X	24
Cyphocharax voga	X	X	22
Gymnotus carapo	X	X	19
Hoplosternum littorale	X	X	19
Hyphessobrycon luetkeni		X	17
Hoplias m. malabaricus	X	X	17
Aphyocharax alburnus	X	X	15
Microglanis parahybae	X	X	15
Pterygoplichthys anisitsi	X	X	15
Piabucus melanostomus	X	X	14
Synbranchus marmoratus	X	X	14
Moenkhausia intermedia		X	12
Eigenmannia virescens	X	X	8
Corydoras hastatus	X	X	8
Crenicichla lepidota	X	X	8
Hyphessobrycon callistus	X	X	7
Pimelodella howesi	X	X	7
Characidium cf. *fasciatum*		X	6
Pimelodella gracillis	X	X	6
Apistogramma borelli		X	5
Apistogramma commbrae	X	X	4
Roeboides bonariensis	X	X	3
Doras eigenmanni	X	X	3

Tabla 15.2. Continúa.

Especies	Especies conocidas hasta 1992	Especies según Menni *et al.* (1992)	Nº de ejemplares
Poptella paraguayensis		X	2
Astyanax alleni	X	X	2
Serrasalmus marginatus	X	X	2
Hemiodus orthonops		X	2
Loricariichthys maculata	X	X	2
Austrolebias belloti	X	X	2
Rivulus strigatus	X	X	2
Rivulus sp.		X	2
Lepidosiren paradoxa		X	2
Tetragonopterus argenteus	X	X	1
Serrasalmus nattereri	X	X	1
Parauchenipterus cf. *ceratophysus*		X	1
Pimelodella laticeps	X	X	1
Rhineloricaria cf. *parva*		X	1
Gymnogeophagus balzanii	X	X	1
Potamotrygon sp.	X		
Raphiodon vulpinus	X		
Charax stenopterus	X		
Roeboides prognathus	X		
Cynopotamus argenteus	X		
Galeocharax humeralis	X		
Salminus maxillosus	X	X	
Prionobrama paraguayensis	X	X	
Aphyocharax dentatus	X	X	
Aphyocharax nasutus		X	
Abrobrycon tarijae	X		
Pseudocorynopoma doriae	X		
Astyanax lineatus	X		
Astyanax abramis	X	X	
A. bimaculatus paraguayensis	X		
Ctenobrycon multiradiatus	X		
Hemigrammus sp.	X		
Moenkhausia dichroura	X	X	
Piaractus mesopotamicus	X		
Mylossoma duriventris	X		
Mylossoma orbignyanum	X		
Mylossoma paraguayensis	X		
Thoracocharax stellatus	X		
Pyrrhulina macrolepis	X		
Schizodon f. fasciatum	X	X	
Leporinus friederici	X		
Leporinus obtusidens	X		
Apareiodon affinis	X	X	
Prochilodus platensis	X	X	
Steindachnerina brevipinna	X		
Cyphocharax platanus	X	X	
Potamorhina squamoralevis	X		
Psectrogaster curviventris	X		
Curimatella cf. *australis*	X		
Sternopygus macrurus	X		
Anadoras wedelli	X	X	
Pterodoras granulosus	X		

Tabla 15.2. Fin

Especies	Especies conocidas hasta 1992	Especies según Menni *et al.* (1992)	Nº de ejem
Rhinodoras dorbignyi	X		
Trachydoras paraguayensis	X		
Auchenipterus nigripinnis	X		
Auchenipterus osyteomystax	X		
Iheringichthys westermanni	X	X	
Pimelodus albicans	X	X	
Pimelodus argenteus	X	X	
Pimelodus clarias maculatus	X	X	
Pimelodus ornatus	X		
Rhamdia sapo	X		
Luciopimelodus pati	X		
Hemisorubim platyrhynchos	X		
Paulicea luetkeni	X		
Pseudoplatystoma coruscans	X		
Pseudoplatystoma f. fasciatum	X		
Sorubim lima	X	X	
Corydoras paleatus	X		
Corydoras microps	X		
Hypoptopoma gulare	X		
Hypoptopoma inexpectatum	X		
Otocinclus maculipinnis	X		
Loricaria simillima	X	X	
Sturisoma robustum	X		
Hypostomus commersoni	X		
Pterygoplichthys multiradiatus		X	
Potamorrhaphis eigenmanni	X		
Neofundulus paraguayensis	X	X	
Batrachops semifasciatus	X		
Crenicichla vittata	X		
Catathyridium jenynsi	X		

ron al mismo tiempo que la recolección de los peces.

Menni *et al.* (1992), siguiendo a Ringuelet (1962a), agrupan los ambientes de Formosa donde realizaron sus colectas en seis tipos diferentes: ríos, arroyos, bañados de desborde, cañadas, pozas en depresiones causadas por el hombre y pequeños cuerpos leníticos. Los ríos eran cursos permanentes de más de 5 m de ancho, con corrientes lentas, fondos suaves y sedimentos ricos en materia orgánica. Los arroyos fueron cursos de menos de 5 m de ancho, permanentes o semipermanentes, con fondos de fangos blandos. Las temperaturas diurnas del agua variaron entre 17 y 20°C, las profundidades fueron de 1 a 1,2 m, y los valores del disco de Secchi de 2 a 45 cm.

En la Argentina se llama "bañado" [equivale a "*marsh*" en inglés y a "*brejal*" en portugués], a un cuerpo de agua semipermanente o temporario que no tiene una cuenca bien definida, de contorno o perímetro indefinido y sin sedimento propio, con abundante vegetación emergente que deja pocos espacios libres (Ringuelet, 1962a). Se forman por derrame de un río o arroyo cercano o por la lluvia. Un brazo del río Pilcomayo de 1,5 m de profundidad, con agua totalmente transparente, entraba en esta categoría.

Otra localidad era una cañada, es decir, un biotopo entre dos elevaciones, con agua transitoria y vegetación acuática, que en el Oeste de Formosa constituía la única fuente de agua para la comunidad indígena de las cercanías. El rango de temperatura estuvo entre 22 y 26°C, la profundidad entre 1 y 1,5 m, y la vegetación flotante incluía *Hydromistria laevigata* y *Eichhornia azurea*.

Se está lejos de una caracterización limnológica detallada de estos ambientes, y como señaló

Ringuelet (1962a), no sólo no se tiene una idea completa de sus características y transformaciones, sino que hasta parecería inoportuno darles, tanto a bañado, como a cañadas y cañadones, un sentido limnológico estricto. Sin embargo, sus definiciones se aplican con bastante precisión a los ambientes estudiados, y permiten al menos una aproximación a sus características.

En muchos lugares del mundo, las obras humanas de construcción [o de destrucción], como canteras abandonadas, canales de irrigación y fosos resultantes de la construcción de caminos, constituyen cavidades de diversas características y tamaños, que los peces pueblan con notable facilidad. [Véase en IV 25 la biología de los peces en canteras de la provincia de Buenos Aires y en IV 22 peces de canales de riego del río Colorado]. Estos ambientes comienzan en general como charcas (*"pool"*, *"temporary pool"*), pero las mayores y más profundas, que pueden ser semipermanentes o permanentes, se transforman en verdaderas lagunas (Ringuelet, 1962a).

Varias localidades de este tipo, que se llenan con agua de lluvia, o son inundadas, y que son invadidas lentamente por la vegetación, fueron muestreadas en Formosa. En general sus dimensiones no excedieron de 25 x 10 m, con profundidades de 0.5 a 1.5 m. El rango de temperatura fue de 16 a 28°C, y los valores del disco de Secchi de 10 a 14 cm. Algunas de estas lagunas tenían densas carpetas de lemnáceas y *Ludwigia* y parches de *Eichhornia azurea* y *Polygonum hispida*.

El número total de peces colectados en los diferentes ambientes descriptos, estuvo cerca de 5000 ejemplares (Menni *et al.*, 1992). La captura mínima fue en una depresión de 3 x 5 m, de 15 cm de profundidad, formada por el tránsito de camiones. Aunque el origen del hábitat es ligeramente ridículo, aparentemente estaba situado, en el momento de la observación, a 10 km de distancia de cualquier otro cuerpo de agua. Vivían en él un ejemplar de *Hoplosternum littorale* y otro de *Lepthoplosternum pectorale*. Ambas especies, como es bien sabido, están adaptadas a la respiración aérea, y son capaces de recorrer tramos terrestres al amanecer y sobre el pasto húmedo (Ringuelet *et al.*, 1967a).

El mayor número de peces (998) fue colectado en una laguna artificial como las mencionadas más arriba, en una zona de rica hidrografía. Los porcentajes de individuos a nivel ordinal fueron de 66% para los caraciformes, 25% para siluriformes, y el restante 10% para gymnotiformes, ateriniformes, synbranquiformes y lepidosireniformes.

En 16 de las localidades, más de 55% de la captura estaba representada sólo por cuatro especies. Las capturadas más frecuentemente en el Nordeste de Formosa fueron *Psellogramus kennedyi, Astyanax bimaculata, Gymnocorymbus ternetzi, Lepthoplosternum pectorale* y *Cichlasoma* cf. *dimerus* (Tabla 15.2). En una localidad *Tridentopsis pearsoni* correspondió a 65% con 398 ejemplares que formaban un denso cardumen [Una dominancia efímera de este tipo se observó también en el arroyo El Pescado, en la provincia de Buenos Aires, IV 28].

El tipo predominante de ambiente muestreado, de tamaño reducido y poca profundidad, con amplia cobertura vegetal y sujeto a variaciones temporales del nivel del agua, explica la dominancia de caraciformes, cíclidos y siluriformes de pequeño tamaño. Los peces relacionados con la vegetación en ambientes dependientes del Paraná forman comunidades semejantes. Cordiviola de Yuan *et al.* (1984) (III 10) encontraron 58 especies, de las cuales 44 aparecen en las muestras de Formosa, una similitud de 76%.

Un elevado número de individuos (663), y el mayor número de especies (34), fue hallado en un brazo en forma de saco del arroyo Timbó Porá. Este ambiente, perpendicular al curso principal, medía unos 50 x 4,2 m, con una profundidad de 1,5 m. Como el arroyo es un curso encajonado, profundo, con corriente rápida, puede suponerse que el brazo funcionaba como un refugio temporario, lo que explicaría el elevado número de especies. Pero es posible también que esto se deba a una separación del ambiente y a evaporación posterior. Situaciones similares se han mencionado para numerosos ambientes relacionados con el Paraná.

La composición y abundancia de especies en lagunas de extensión mucho mayor, como Los Indios (14 ha) y Oca (120 ha), también en Formosa (Pignalberi de Hassan & Cordiviola de Yuan, 1988), son diferentes, ya que tanto en número como en biomasa, hay predominio de pacúes, pirañas y pimelódidos, normalmente de mayor tamaño que las especies citadas más arriba.

Ambientes relacionados con el río Bermejo

En la misma franja hidrológica y climática de Formosa, pero hacia el límite meridional formado por el Bermejo, se encuentran ambientes semejantes a los recién considerados, pero que dependen de este río. Se dispone de datos de un área ubicada a 26°10'53'S y 58° 56'39'W, que constituye la reserva ecológica El Bagual (Azpelicueta & Yanosky, 1992). Las temperaturas fluctúan entre -2°C en julio y 44°C en diciembre, pero el promedio anual está entre 20 y 23°C. La época de lluvia es en verano. Las praderas ocupan alrededor de 4,5% de la superficie, las áreas fluviales

6,7%, y los bañados, que constituyen el hábitat más evidente, 57,6% (alrededor de 20 km^2). Como si "bañado" no fuera un nombre suficientemente vernáculo (véase más arriba), en esta zona se los denomina "canchas" y pueden tener nombres propios. [En el Paraná frente a la provincia de Corrientes, se llama "canchas" a áreas de 1 km o más de longitud, que los pescadores desbrozan para que los trenes de enmalle puedan derivar sin problemas].

El agua de los ambientes de El Bagual corre de NO a SE, volcándose al Bermejo, de donde la reciben en época de inundación. En el área estudiada hay un único curso, el arroyo Mbiguá. El pH del agua, 6.5, es algo mas bajo que el indicado para el área por otros datos disponibles.

Se hallaron 38 especies, de las que sólo 24 habitan el arroyo;. 47% corresponde a caraciformes, 31% a siluriformes, 11% a gymnotiformes, 5% a perciformes y 5% a cyprinodontiformes.

A partir de las listas de los peces correspondientes al arroyo Mbiguá, bañados y pozas resultantes de actividad humana, puede concluirse que la composición específica es muy semejante en los tres tipos de ambientes, con valores muy elevados del índice de Long, a saber: bañados/pozas 76,1%, arroyo/bañados 82,4% y arroyo/pozas 91,48%. [El índice de Long es C (N1+N2) 100/ 2N1N2 donde C es el número de especies comunes y N1 y N2 el número de especies en cada sección considerada. El resultado es un porcentaje].

De acuerdo con el criterio de que la mayor riqueza específica se encuentra en pequeños ambientes vegetados (Menni *et al.*, 1992), los bañados tienen el mayor número de especies, siendo especialmente ricos en caraciformes de pequeña talla. En general se trata de especies de pequeño tamaño o de juveniles de las grandes. Las mayores corresponden a *Trachelyopterus*, *Eigenmannia* y *Hoplosternum*, de unos 170 mm, y *Hoplias*, *Hoplerythrinus*, *Rhamphichthys* y *Rhamdia* hasta más de 200 mm.

Según Azpelicueta & Yanosky (1992), las especies más abundantes en número son *Odontostilbe microdon* y una especie indeterminada del mismo género. En un segundo lugar están *Tridentopsis cahuali* y *Psellogramus kennedyi*. Esta última está también entre las más abundantes en ambientes ubicados más al Norte (Menni *et al.*, 1992).

Ambientes del Oeste de Formosa

Una pequeña sección del NO de Formosa (Fig. 15.2), que a diferencia del área oriental tiene estación seca, está ubicada en la franja tropical, y de acuerdo a las características del suelo es denominada Zona de inundación del Pilcomayo (Morgan,

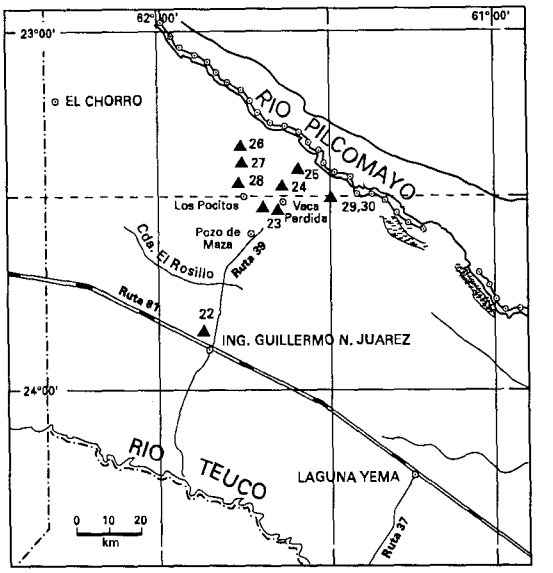


Fig. 15.2. Ambientes del Oeste de Formosa relacionados con el río Pilcomayo. Según Menni *et al.* (1992). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

1980). Depende hidrográficamente del río Pilcomayo, que tiene un régimen con inundaciones de verano, que alternan con períodos de aguas bajas durante las cuales el curso se alimenta de agua del subsuelo, quedando seco sólo unos 15 días en octubre (Palese de Torre, 1958).

Esta zona, con 700 mm anuales de lluvia, es considerablemente seca, y los cuerpos o cursos de agua no son abundantes. La isoterma de verano es la de 28-29°C, y la de invierno la de 17°C. En seis localidades se hallaron 41 especies, contra 79 de la zona oriental, con 31 en común. No se hallaron especies de las familias Gymnotidae, Hemiodontidae, Crenuchidae, Trichomycteridae, Lebiasinidae ni Aspredinidae (Menni *et al.*, 1992).

16. ASPECTOS ECOLÓGICOS GENERALES DE LA ICTIOFAUNA DE FORMOSA

La mayor riqueza de especies en el Este de Formosa se debe a la influencia del Paraguay y al elevado número de ambientes disponibles, relacionados con una hidrografía compleja (Casciotta *et al.*, 1989; Menni *et al.*, 1993; VI 39). La menor riqueza faunística de las localidades en el Oeste de esta provincia debe estar influida por la irregularidad en el flujo del Pilcomayo, que es escaso la mayor parte del año. La existencia de gradientes de empobrecimiento desde el Este hacia el Oeste en algunas zonas ya ha sido descripta, en particu-

lar por Ringuelet (1961, 1975), Arratia *et al.* (1983) y Menni *et al.* (1984) (IV 23, VI 41).

Las características ecológicas de los ambientes son influyentes, en particular el tamaño y la distancia a cuerpos y cursos de agua importantes (IV 28). Los ambientes cercanos al Paraná (Pignalberi de Hassan & Cordiviola de Yuan, 1988) o al Río de la Plata (Menni & Almirón, 1994) son siempre más ricos que los ambientes de la Argentina central o noroccidental (Menni *et al.*, 1984; Casciotta *et al.*, 1989; Miquelarena *et al.*, 1990).

Ringuelet (en Ringuelet *et al.*, 1967a; 1975) fue el primero en destacar la existencia de gradientes de riqueza específica, independientes de las diferencias de superficie y otras características. Entre otros ejemplos, señaló que el madrejón Don Felipe, un brazo separado del río Paraná, con una superficie de 19 ha, tiene 54 especies, mientras que la laguna de Chascomús, con 3000 ha tiene 21 [a 23]. Respecto a las cuencas de Formosa, señaló que de Este a Oeste, la laguna Oca tenía 41 especies, Luna Muerta en Salta 36, y el río Lipeo 14. Datos más recientes, mencionados más arriba (Arratia *et al.*, 1983; Pignalberi de Hassan & Cordiviola de Yuan, 1988; Menni *et al.*, 1992), precisan la afirmación de Ringuelet, aunque se tome en cuenta que el número total de especies en el Este de Formosa duplica el número que se conocía de la laguna Oca.

La riqueza de peces en los ambientes relacionados con los ríos Paraguay, Pilcomayo y Bermejo, junto con los elevados valores de carbono orgánico particulado y fósforo total asociados, apoyan la opinión de Neiff (1986) acerca del rol ecológico de estos ambientes, que incluye la función de protección de la vegetación, su capacidad de almacenamiento de agua, su influencia en la regulación de los períodos de inundación y sequía, y su carácter de trampas de nutrientes, y de hábitats de elevada calidad para la vida silvestre autóctona y migradora.

Al Sur de Formosa, en la provincia del Chaco, cerca de Las Viruelas, hay pequeñas lagunas redondas, de 100 a 300 m de diámetro, de menos de 1 m de profundidad, que se secan en años de poca lluvia. Tienen agua alcalina, poco transparente, y una conductividad de unos 500 μS cm^{-1}. La vegetación es pobre y parecen tener baja producción primaria. Los peces dominantes son especies de cascarudos (*Hoplosternum*) y *Hoplerythrinus* (Neiff, 1981b).

17. LOS MOVIMIENTOS MIGRATORIOS

> Según parece, los caballos del Ponto se comportan como el soberano persa, que suele invernar en Susa y pasar el estío en Ecbatana.
>
> Claudio Elíano, *De la naturaleza de los animales.*

El estudio de las migraciones de los peces involucra una considerable variedad de aspectos, algunos de difícil investigación. Se dispone de información detallada sobre mecanismos de orientación, el reconocimiento del hogar, y su significado ecológico. Hasta ahora, los elementos considerados en la explicación de las migraciones son, por una parte, la capacidad de los peces de obtener información direccional del sol, de la luz polarizada y de los campos geomagnéticos; y por otra la existencia de una búsqueda continua de optimización de los estados fisiológicos y neurológicos, que se obtiene con el hallazgo de condiciones ambientales definidas alcanzadas con el proceso migratorio (Legget, 1977). El mismo autor señala que realizar estudios de campo, bien diseñados, de las migraciones, es muy costoso, y que por lo tanto, son pocos y están referidos principalmente a especies de importancia comercial. Esta aclaración da mayor relieve a la magnífica serie de trabajos que Bonetto y colaboradores comenzaron a publicar en 1963, y que resumiremos en las páginas siguientes.

Las migraciones más conocidas y espectaculares se han estudiado en peces anadromos [que migran del mar para reproducirse en las aguas dulces] y catadromos [que migran desde las aguas dulces al mar para reproducirse]; pero, según Bonetto (1963), "muchos de los peces que viven permanentemente en las aguas dulces realizan, también, migraciones de importancia entre distintos tramos de los ríos de las cuencas en que viven, y sus desplazamientos, aunque menos espectaculares, generalmente restringidos en su extensión y desarrollados dentro de un mismo medio, involucran, en esencia, un proceso que ofrece similares características, planteando problemas de importancia a la economía pesquera, y también, interrogantes de extraordinaria complejidad" ... "los grandes ríos, como los que participan en el sistema platense, presentan tramos de caracteres muy diversos, con una fisiografía, temperatura, permeabilidad lumínica, dinámica, etc., extremadamente variadas, configurando biotopos de caracteres propios, a veces fundamentalmente diferentes entre sí".

Se han estudiado en la Argentina los desplazamientos migratorios de varias especies, en general las de mayor talla e interés económico. Con diferencias en la magnitud de los movimientos y en los estímulos que las provocan, se han observado en la sardina o anchoa de río *Lycengraulis grossidens*, en los surubíes *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. coruscans*, en el dorado *Salminus brasiliensis*, en un pacú, *Piaractus mesopotamicus*, en el moncholo *Pimelodus albicans* y especialmente en el sábalo *Prochilodus lineatus*.



Fig. 17.1. Migraciones de peces en los ríos Paraná, Uruguay, Salado y el Río de la Plata. Las líneas continuas indican migraciones tróficas y las interrumpidas migraciones de reproducción y térmicas. Modificado de Bonetto (1963).

Hay especies en las que la tendencia migratoria es menos clara y definida, como en el amarillo *Pimelodus maculatus* y en la boga *Leporinus obtusidens*, "...cuyas poblaciones parecen mantenerse poco activas durante todo o gran parte del transcurso del año, aunque acusando un lento y progresivo desplazamiento aguas abajo para, súbitamente, emprender una fuerte marcha aguas arriba y efectuar recorridos estimados en más de 500 km". Estas migraciones responden al esquema descripto para el sábalo. Sólo ejemplares mayores, de 30 cm en el amarillo y 35 cm en la boga, realizan movimientos de magnitud (Bonetto, 1963) (Fig. 17.1).

Prochilodus lineatus

Durante los meses de verano, el sábalo forma grandes cardúmenes en el Río de la Plata y en los tramos inferiores de los ríos Paraná y Uruguay. Se ha calculado que en el Río de la Plata, en ese momento, hay unos 210 millones de individuos que comprenden varias poblaciones. En los tres sitios mencionados, los peces están en diversos estados de preparación o regresión de las gónadas, pero no los hay con indicios de madurez sexual a término (Bonetto, 1963; Ringuelet *et al.*, 1967a) y compondrían 80% del total de la ictiofauna (Bonetto, 1998).

En febrero y marzo los cardúmenes se desconcentran y alcanzan el Paraná y el Uruguay, mostrando en el otoño indicios de una variable pero evidente preparación de las gónadas. Con los fríos invernales, las concentraciones desaparecen casi por completo.

Se ha comprobado que peces marcados en La Plata a comienzos del mes de marzo, aparecen en el límite del Paraná inferior con el Paraná medio en abril, mayo y junio, y alcanzan después diferentes partes del Paraná medio.

Como causales de esta migración se han considerado, por una parte, la actividad sexual, que continúa hasta el mes de junio, y por otra, una diferencia de 5°C entre las temperaturas del Río de la Plata y el Paraná. Nótese que a principios de la migración, en marzo, no todos los ejemplares presentan signos de actividad sexual. Los datos disponibles indican que no todos los ejemplares recorren este sector de los ríos, que implicaría más de 500 km, sino que los cardúmenes van perdiendo una parte considerable de los individuos que los forman, que pasan a cursos menores.

Sábalos marcados a comienzos de primavera en Puerto Gaboto, en el límite entre los tramos medio e inferior del Paraná, realizaron dos tipos de movimiento. Parte se dirigió al Sur, apareciendo en el Río de la Plata al fin de esa estación. Otros remontaron (o siguen remontando) el río, hallándoselos con indicios de actividad sexual de octubre a noviembre. Los ejemplares que en la misma época se encuentran en el Río de la Plata no muestran preparación sexual.

Escribe Bonetto (1963), que "... en un momento dado (fin de agosto, comienzos de setiembre), se encuentran mezclados en el límite del Paraná medio e inferior cardúmenes que siguen direcciones opuestas, de los cuales unos descienden a fin de posibilitar el desarrollo de la activa alimentación posterior al desove, favorecida por el incremento de la temperatura, en tanto otros se dirigen aguas arriba a los efectos de la reproducción, para, a su vez, descender posteriormente cubriendo en su descenso un tramo considerable, o alcanzar el Río de la Plata".

Varios años después, Bonetto *et al.* (1971) publicaron una serie de observaciones complementarias, que incluyen los resultados de varias operaciones de marcado en diferentes lugares cercanos a Santa Fe, y otras en el río Bermejo. De más de 2500 ejemplares de sábalo marcados de octubre de 1965 a marzo de 1966 en la laguna Guadalupe o Setúbal, adyacente a la ciudad de Santa Fe, se recapturaron 45, de los que sólo 21 habían efectuado desplazamientos de interés. La mitad se había desplazado aguas arriba por el sistema de Los Saladillos [un par de ríos que se ubican más o menos paralelos al Paraná, desde algo al Norte de Colonia Teresa hasta la zona de marcado]. El desplazamiento de mayor magnitud (unos 150 km), se realizó entre estos dos lugares a razón de 0,8 km día^{-1}. Otros ejemplares se capturaron en el mismo sistema a 142 y 130 km del lugar de marcado.

Los movimientos aguas abajo fueron menores, y alcanzaron Coronda, a 90 km del lugar de marcado, lo que implica una velocidad de 0,3 km día^{-1}. En otra oportunidad se marcaron 1908 ejemplares de sábalo en la parte superior de este sistema, en las lagunas El Tembleque y Los Jacintos. Los peces descendieron entre 210 y 260 km con velocidades de 1,5 a 2 km día^{-1}.

En junio de 1966 se realizó un marcado de 925 sábalos en Sauce Viejo, sobre el río Coronda, de los que se recapturó el 4,4%. Las migraciones aguas arriba no superaron los 100 km, alcanzando Cululu y Santo Domingo, sobre el río Salado, con desplazamientos diarios de 0,3 y 0,5 km (posiblemente una subestimación). Al contrario, los desplazamientos aguas abajo alcanzaron un máximo de 570 km, que corresponden a 2,3 km día^{-1} recorridos por un ejemplar que alcanzó el Río de la Plata en Buenos Aires. Los demás ejemplares se recuperaron tanto en el río Paraná como en sus afluentes en las cercanías de Rosario y Baradero, a 145 y 370 km respectivamente, lo que implica recorridos diarios de 2 y 2,2 km.

Eventualmente, los juveniles pueden permanecer en pozas de la llanura de inundación durante toda la estación seca, y entrar al río después del siguiente período de aguas altas (Bonetto, 1975). Los mismos ejemplares de sábalo han sido recapturados en años sucesivos en las mismas pozas en la llanura de inundación del Paraná, lo que sugiere que es posible que puedan reconocer su lugar de origen, si es que no han permanecido en el lugar durante todo el tiempo (Bonetto *et al.*, 1971).

En octubre y noviembre de 1965 (Bonetto *et al.* 1971), se marcaron 1242 sábalos en el área

que se extiende desde la desembocadura del Bermejo en el Paraguay hasta 35 km aguas arriba. El 80% de los desplazamientos fue aguas arriba, con un máximo de 700 km en 175 días (4 km día^{-1}), y con velocidades de 8,7 km día^{-1} en desplazamientos menores.

Los movimientos aguas abajo no fueron tan considerables, salvo el realizado por un ejemplar que descendió 340 km por el Paraná, ascendiendo después por el río Santa Lucía otros 170 km, completando unos 500 km con una velocidad de 3,5 km día^{-1}.

Las distancias máximas recorridas por *P. lineatus* en el Bermejo son semejantes a las registradas por Pereyra de Godoy (1954, 1957) en el Alto Paraná brasileño (700 y 652 km respectivamente).

Algunas limitaciones que reducen las recapturas, como el largo tiempo requerido por las operaciones de marcado, las irregularidades de los ciclos hidrológicos, y la baja presión de pesca en algunas áreas, no alcanzan a ocultar la magnitud y complejidad de estos desplazamientos.

Ejemplares marcados en la laguna Setúbal, que recorrieron mayores distancias, estaban en el comienzo de su actividad reproductiva. Los extensos recorridos aguas abajo de ejemplares marcados en el río Coronda, parecen indicar un proceso migratorio, quizá lento y mal definido, pero que contribuiría a determinar las grandes concentraciones de sábalo que se dan en el Paraná inferior y el Río de la Plata en primavera y verano.

El definido desplazamiento aguas arriba de los sábalos marcados en las cercanías de la desembocadura del Bermejo, parece corresponder al período de preparación gonadal (agosto-octubre) para los desoves de primavera-verano.

Bayley (1973) estudió los desplazamientos del sábalo en el río Pilcomayo en Bolivia y la Argentina, muestreando especialmente en una localidad boliviana, Villa Montes, donde el río cambia sus características. Al Oeste de este lugar, el curso del Pilcomayo muestra pozas profundas, rápidos y pequeñas cascadas; el fondo es rocoso, formado principalmente por areniscas, piedras y diques, con franjas arenosas en las partes bajas de las pozas. Al Este el río es poco profundo y moderadamente rápido, con un ancho entre 50 y 150 m cuando no hay inundación, y con pozas de 3 a 6 m de profundidad que alternan con rápidos poco profundos. El lecho es predominantemente de arena fangosa, lo cual, combinado con las fuertes corrientes y elevada turbidez sólo permite una moderada producción primaria.

Los peces que migran aguas arriba, pasan por el área descripta desde mayo a setiembre, con picos en julio y/o agosto. A lo largo de este período se observa un progresivo aumento del tamaño gonadal. Los cardúmenes iniciales están compuestos por hembras de hasta 2 kg y machos de hasta 1,5 kg. En los de julio y agosto, en cambio, predominan ejemplares de alrededor de 1 kg. Es raro encontrar individuos menores de 34 cm (alrededor de 0,5 kg).

Como ocurre en otras especies, el sábalo acumula reservas de grasa a lo largo del intestino, consumiéndola durante la migración. Prácticamente todos los ejemplares observados en Villa Montes tenían el estómago vacío.

Los peces migran aguas abajo al tiempo de las mayores crecidas, que normalmente comienzan a fines de noviembre o comienzos de diciembre. Los sábalos que descienden están en estado de postdesove, confirmando que la migración aguas arriba de *P. lineatus* en el Pilcomayo es de carácter reproductivo. Los huevos y juveniles son arrastrados aguas abajo.

Unos 400 km al Sur de Villa Montes, el Pilcomayo se extiende en una zona de meandros, con frecuentes lagunas en forma de media luna. El río se extiende en lagunas poco profundas y áreas anegadas y pantanosas, donde el caudal disminuye por infiltración y evaporación (III 15). Bayley (1973) sugiere que el sábalo del Pilcomayo se alimenta en esta zona.

Durante los muestreos en Villa Montes, la temperatura fue de 12 a 20,5°C, con variaciones diarias menores de 0,5°C. La profundidad del disco de Secchi fue de 10 a 100 cm. Hay flujos de 45 ±5 a 220 ±10 m^3 s^{-1}, con 50 m^3 s^{-1} de valor medio en el invierno, y flujos mucho mayores durante las crecientes de verano (noviembre - abril).

Según Bayley (1973), estos movimientos locales del sábalo aguas arriba, no pueden ser relacionados con variaciones de la turbidez, magnitud del flujo, temperatura del aire ni condiciones del tiempo. En cambio, sostiene que la temperatura del agua parece tener un marcado efecto en la migración, con captura de elevado número de individuos cuando la temperatura del agua es de 15,5 a 16,5°C, un rápido descenso con temperaturas bajas, y una disminución más gradual con temperaturas más altas.

Aunque los datos no son estadísticamente significativos, Bayley (1973) muestra una convincente relación entre la abundancia de sábalos y la fase de luna llena.

En el Paraná, las capturas de sábalo (Quirós, 1990) parecen estar directamente relacionadas con la cantidad de agua que hay en la llanura de inundación durante los años anteriores a la captura, y muestran una relación positiva con las temperaturas de los años anteriores. Esta relación probablemente se deba a la mortalidad del

sábalo en las pozas y lagunas de la llanura de inundación durante las aguas bajas de los años secos (Bonetto, 1975).

El sábalo está más relacionado con la llanura de inundación que otras especies migratorias. En verano es raro que se encuentren surubíes, dorados o patíes en ambientes de la planicie, aunque puede haber individuos chicos de estas especies (Bonetto *et al.*, 1969b, 1970a,b; Cordiviola de Yuan & Pignalberi, 1981).

Entre octubre de 1965 y enero de 1966, se marcaron 1050 sábalos en Gualeguaychú, sobre el río del mismo nombre, cerca de su desembocadura en el río Uruguay. Las recapturas se hicieron más de 7 meses después del marcado, verificándose movimientos aguas arriba de unos 100 km y aguas abajo de 200 km (Bonetto *et al.*, 1971).

Entre 1985 y 1994 se marcaron en los 100 km finales del río Uruguay, 14.320 sábalos de 24 a 70 cm de longitud "fork" (Espinach Ross *et al.*, 1998). Ciento cuarenta y ocho individuos fueron recapturados en el mismo período. Algo más de la mitad (59%) aparecieron en la zona de marcado, 21,6% en el Paraná o sus tributarios, 11% en el Río de la Plata y 9% en el río Negro, un afluente uruguayo del Uruguay. Peces marcados en abril (otoño), fueron recapturados unos pocos días después varios centenares de km aguas arriba en el Paraná. Los marcados en primavera aparecieron en el Paraná de 5 a 7 meses después (al otoño siguiente) [nótese que estamos tratando marcaciones realizadas en el río Uruguay, pero que parte de la población migra por el Paraná]. Estos desplazamientos aguas arriba son considerados migraciones de invernada o termales, porque los peces del área de marcado no están maduros (Espinach Ros *et al.*, 1998). Se supone que de esta forma los peces evitan las bajas temperaturas del Río de La Plata y del Uruguay inferior, y se reproducen en su zona invernal más al Norte. Mientras que a lo largo del Paraná los peces realizan movimientos de hasta más de 900 km, con modas entre 300 y 500 km, en el río Uruguay la mayor distancia recorrida fue de 168 km, hasta Salto Grande.

Salminus brasiliensis

Al mismo tiempo que las marcaciones de sábalo, Bonetto *et al.* (1971) realizaron marcaciones de dorado. De 4293 ejemplares marcados en la laguna Setúbal, el valor máximo de recaptura, 1,4% correspondió a esta especie, y en su mayor parte a ejemplares que se desplazaron más de 10 km. El máximo recorrido aguas abajo fue de 610 km (hasta Núñez, Buenos Aires), implicando una velocidad de 1,6 km día^{-1}. Otras capturas se hicieron a 190 y 450 km del lugar de marcado, con promedios diarios de 0,4 a 5 km. Unos pocos ejemplares fueron recuperados aguas arriba, sin superar los 62 km.

Ejemplares marcados en el río Coronda se desplazaron de 120 a 600 km aguas abajo, con promedios de 1 a 3 km día^{-1}. Aguas arriba, un ejemplar alcanzó 250 km. Un pez marcado en Gualeguaychú migró 273 km aguas arriba, a 21,5 km día^{-1}, una de las velocidades más altas registradas. Otro migró 250 km (6 km día^{-1}) aguas arriba del Bermejo.

Las marcaciones realizadas en el río Carcarañá tienen un interés particular, ya que a la altura de las localidades de Audino, Lucio V. López y Carcarañá, se ha establecido una serie de represas destinadas a la producción hidroeléctrica. Las operaciones de marcado intentaban determinar la bondad de las escalas para peces construidas en esas represas. Los peces fueron capturados cerrando las compuertas de la escala de la represa correspondiente al molino en Carcarañá. Se marcaron en ese lugar y se liberaron aguas abajo. De 48 dorados marcados, sólo 2 superaron la represa. Un individuo se desplazó 172 km a 6 km día^{-1}.

Una operación de mayor importancia se realizó en 1965, en la que se marcaron 814 dorados de los que se recapturaron 114. Sólo 11,4% pasó la represa, no superando los 225 km (4 km día^{-1}). Aguas abajo, la mayor parte de los peces se movió poco, mientras una veintena se desplazó hasta 555 km. La represa del Carcarañá constituye entonces una importante barrera, que determina la concentración de peces en sus proximidades, impidiendo sus movimientos y facilitando su captura.

En Carcarañá Bonetto *et al* (1971) marcaron también *Pimelodus albicans* y *Leporinus obtusidens*. La mayor parte de los primeros no pasó la represa ni realizó movimientos de importancia, aunque dos ejemplares lo hicieron recorriendo 225 km aguas arriba en veinte días.

Lycengraulis grossidens

La anchoa de río o sardina, que alcanza hasta 210 mm de longitud, es fácilmente reconocible por la posición del ojo muy por delante de la comisura de la boca (Fig. 17.2). Es una especie migradora anfibiótica potamotoca, es decir, que vive un tiempo en el mar pero migra a las aguas dulces para reproducirse. Los ejemplares de río son plateados, con el dorso azulado oscuro y con una banda plateada iridiscente, la parte anterior y basal de la aleta dorsal amarillentas y los lóbulos caudales anaranjados con los bordes oscuros. Los individuos marinos son más pálidos y las aletas no tienen tonalidad anaranjada. Habita los

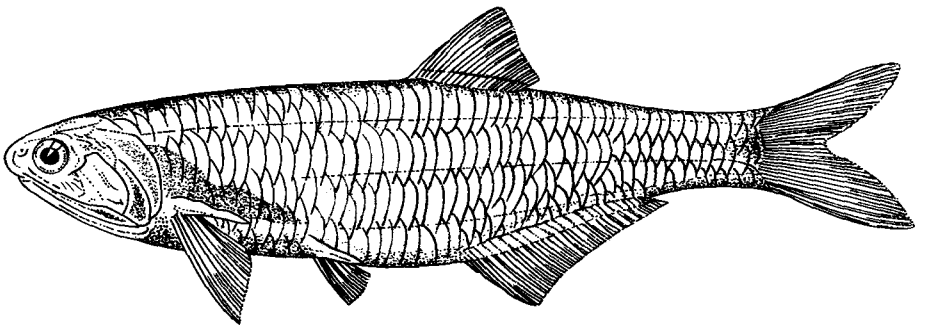


Fig. 17.2. Anchoa o sardina de río, *Lycengraulis grossidens*. Según Fuster de Plaza y Boschi (1961).

ríos Paraguay, Uruguay (hasta Itacuraré en Misiones), Paraná (hasta Posadas, Misiones) y el Río de la Plata, y el Atlántico desde 15°S (Brasil meridional) hasta por lo menos 41°S (Ringuelet *et al.*, 1967a).

En 1947a Mastrarrigo dice que la sardina (como es un engráulido y no un clupeido este nombre no sería adecuado), es un pez anadromo que realiza una migración periódica estacional desde el Río de la Plata hacia los cursos principales del Paraná y el Uruguay.

Las sardinas aparecerían en el Paraná y el Uruguay en abril, en relación con el descenso de la temperatura, y hacia esa fecha se dirigen al Norte nadando "vigorosamente" y contra corrientes intensas. En octubre los peces desaparecen del canal principal y se ubican en aguas lentas que constituyen lugares de puesta, que son pequeños arroyos y zonas protegidas en las que el agua está entre 21 y 24°C (Mastrarrigo, 1947a).

Datos del río Uruguay muestran que *Lycengraulis grossidens* es un pez carnívoro, que se alimenta principalmente de copépodos, cladóceros y peces, y que muestra un alto grado de canibalismo. La especie deviene marcadamente ictiófaga por encima de los 90 mm de longitud (Ferriz & López, 1998).

En el Mar Argentino el hábitat de *Lycengraulis grossidens* parece coincidir con las llamadas "aguas residuales de plataforma", en una franja frente a la provincia de Buenos Aires donde se la pesca hasta unos 1000 m de la costa. Las sardinas permanecen en esta área de diciembre a mayo, es decir, mayormente en verano, en temperaturas de 20 a 22°C. El movimiento hacia los ríos coincide con el descenso de la temperatura a 14°C. A partir de junio en el Paraná la temperatura del agua comienza a ascender, y alcanza 19 a 22°C en Rosario y 24 a 26°C en Bella Vista en octubre y noviembre, cuando la sardina se encuentra en madurez y freza (Fuster de Plaza & Boschi, 1961).

Migraciones de peces en el río Bermejo.

Resumiremos a continuación observaciones realizadas por R.B. López (1972) en el río Bermejo en la zona de Orán (Salta), a más de 700 km de su desembocadura en el Paraguay. La migración a lo largo de este río implica, para peces que presumiblemente vienen del bajo Paraguay, salvar los desniveles de las sierras subtropicales y llegar a los contrafuertes de los Andes.

En esta área el río corre entre barrancos, o en partes llanas de fondo pedregoso, con mucha pendiente. Estas alternan con zonas de varios metros de profundidad y un centenar de metros de largo. En las orillas, que se inundan durante el verano, hay bosques de *Salix humboldtiana* (sauce), *Tessaria integrifolia* (bobadal) y matorrales de chilcas, *Tessaria dodoneafolia* y *Baccharis salicifolia*. Las plantas jóvenes forman parte de la dieta del pacú *Piaractus mesopotamicus*.

En el momento de las observaciones, las temperaturas del aire y del agua respectivamente fueron 36 y 31°C (a las 12 hs), 37 y 34°C (a las 17 hs), 35,8 y 33,4°C (a las 14 hs) y 36,5 y 33°C (a las 14,30 hs).

Los peces, en particular el sábalo y el pacú, llegan al área en noviembre y diciembre, momento en que el Bermejo está en estiaje. Deben salvar bancos de arena y piedra que en esta época no exceden los 20 cm de profundidad. Se forman grandes concentraciones de sábalos y pacúes, y en menor escala de dorados, surubíes, moncholos y manguruyúes. Los peces que alcanzan la zona de Orán en primavera pueden ser afectados por las primeras lluvias, que arrastran al agua grandes cantidades de fango que obstruyen las branquias. El pacú parece ser el más resistente a esta condición.

En los alrededores de Orán, las especies que comienzan el desove en la primera mitad de diciembre son *Prochilodus lineatus*, *Piaractus*

mesopotamicus, el surubí *Pseudoplatystoma fasciatum*, el dorado, el manguruyú *Paulicea luetkeni*, el moncholo *Pimelodus albicans*, y, en menores cantidades, el mandurobí *Hemisorubim platyrhynchos*, la boga *Leporinus obtusidens* y el machete *Raphiodon vulpinus*.

Según López, las hembras maduras de surubí remontan el río seguidas por los machos, que producen un ronquido más bajo que el de los bagres, y se concentran en las pozas. Individuos de los dos sexos forman un círculo de unos 30 m de diámetro, llamado "troya" por los pescadores. Al comienzo de la puesta, los machos, que son de menor tamaño, se ubican entre las hembras, y todos se mueven desordenadamente. Estas concentraciones durante el desove son denominadas "peloteras". El desove dura de 5 a 10 minutos, y cuando termina, los surubíes son arrastrados por la corriente a las partes playas, desde donde remontan la corriente y continúan el desove, en el mismo pozo o en otro corriente arriba.

Se estima que una de estas agrupaciones puede incluir unos 100 ejemplares con más de 1000 kg.

Los huevos, de menos de 1 mm, forman en la superficie una película gelatinosa. No se observan crías ni juveniles, lo que sugiere que los huevos son llevados por la corriente hasta la llanura chaqueña donde crecerían los juveniles.

Para desovar, los pacúes se concentran por centenares, produciendo un crujido con los dientes. El desove es breve. Los peces se ponen de costado y repiten la puesta dos o tres veces. No se observaron crías en el área.

A diferencia de las especies recién tratadas, en el Bermejo en Orán se han observado juveniles de dorado, sábalo, manguruyú y moncholo.

A fines del verano los peces inician su migración de retorno al río Paraguay, pero parte de la población permanece en el área. Con las bajantes de invierno muchos ejemplares pueden quedar aislados en pozas, y se conocen mortandades de manguruyú, bagre blanco y surubí, a causa de las heladas.

En época invernal, *Pimelodus maculatus* y *P. albicans* descienden a lo largo de la cuenca Parano - platense hasta la zona del delta del bajo Paraná y el Río de la Plata, donde se alimentan, y en el río Salí hasta su lugar de invernada. A comienzos de la primavera emprenden desplazamientos reproductivos ascendentes de varios kilómetros río arriba de su lugar de alimentación, época que coincide con el ascenso del nivel hidrométrico.

Aspectos generales

Las causales de carácter trófico y reproductivo de las migraciones en el Paraná, y en parte la influencia de la temperatura, han sido puestas en duda por Tablado & Oldani (1984). Escriben estos autores que "... casi todo el valle aluvial del río Paraná medio es actualmente área de reproducción, cría y alimentación de las especies de peces que lo pueblan. Por lo tanto, una migración ascendente por el curso del río de los individuos reproductivos carece de sentido, si lo que buscan en su migración son sitios de desove apropiados". El mismo razonamiento es aplicado a las migraciones descendentes. Consideran que la migración reproductiva se produciría en primavera fundamentalmente por efecto del ascenso del nivel hidrométrico ... y a partir de cualquier punto del curso del río hacia 200 a 400 km aguas arriba". Es decir, que el área donde comienza la migración de un ejemplar puede ser área de reproducción de otro que se hallaba río abajo del primero. De esta forma, lo único que "buscaría" cada ejemplar, es desovar unos cuantos kilómetros río arriba de su punto de partida, asegurando que las larvas arrastradas río abajo por la corriente tengan la oportunidad de ingresar a los ambientes leníticos del valle y mantener así la posición geográfica de sus progenitores. Luego del desove, se produce la migracion trófica aguas abajo, que "no sería otra cosa que irse alimentando en las ricas zonas inundadas por la creciente, con el menor esfuerzo posible, acompañando a la corriente y volviendo más o menos al punto de partida".

El desencadenamiento de la migración parece asociado entonces a la creciente, y combinado con el ascenso de temperatura que favorece el desarrollo gonadal. Tablado & Oldani (1984) enfatizan el carácter hipotético de esta explicación. Es posible que la búsqueda de una causa única o final sea estéril, ya que es evidente que se trata de un mecanismo complejo en el que inciden una cantidad de factores. Que los cambios de nivel del agua (III 19) constituyen un factor básico en el funcionamiento de los ecosistemas de inundación, y que proveen condiciones sin las que los procesos comentados no existirían parece claro; que sean su única causa es más difícil de establecer.

La migración hacia hábitats favorables para la puesta, es un medio con el que los peces reducen la incertidumbre, en sus intentos de explotar las variaciones ambientales temporales y espaciales de gran escala (Winemiller & Rose, 1992). Se entiende que en los párrafos anteriores, atribuir a los peces la búsqueda de ambientes determinados o intentos de aprovechar condiciones ecológicas, son licencias de lenguaje, y que los procesos involucrados son resultados evolutivos.

Northcott (1978) atribuye a Nikolskii la idea de que la migración, especialmente en los peces de agua dulce, puede ser vista como un fenómeno

adaptativo que incrementa el crecimiento, la supervivencia y la abundancia, que se combinan para aumentar la producción. Señala también que en 1931 Heape sugirió que la causa de la migración está casi invariablemente asociada a la provisión de alimento. En cierto sentido, el hábitat reproductivo puede ser considerado el "original", y la migración una estrategia para "escapar" de sus restricciones alimentarias, resultando a menudo en el incremento de producción indicado.

Goulding (1993) ha relacionado la migración de *Doras dorsalis* en el Amazonas, aparentemente trófica, con la posibilidad de evitar la competencia por el alimento entre larvas, y juveniles y adultos.

Los peces migradores del bajo Paraná medio, viven en el presente en un régimen de inundación que, debido a los trabajos de regulación, no es el mismo que aquel en el que evolucionaron. En el canal principal frente a Rosario, las grandes especies de carácidos y siluriformes dominan las capturas durante todo el año. Sin embargo, su abundancia varía muy cíclicamente, en forma semejante a como ocurre en el río no regulado, de manera que se altera la relación entre los movimientos de los peces y el ciclo de inundación. Esto parece indicar que, aunque haya influencias ambientales, debe haber un componente genético en la migración (Quirós, 1997).

18. ESTIMACIONES DE LA ABUNDANCIA

> La naturaleza es múltiple, no infinita, si bien el caudal de recursos de que puede disponer casi le permite simular esta condición.
>
> Richard Garnett, *La ciudad de los filósofos.*

Abundancia en ambientes leníticos

Las estimaciones de la abundancia de peces en ambientes relativamente pequeños constituyen un aspecto muy atractivo de la ecología, en gran medida por la sugerencia de que la cantidad de materia viva que esos ambientes contienen es enorme.

En las islas del Paraná hay numerosos cuerpos de agua de diferente tamaño, que localmente son denominados lagunas, madrejones y pozos. En 1965 Bonetto *et al.* publicaron un trabajo que consideramos histórico, que les permitió "adelantar algunas conclusiones en torno a la integración, desarrollo y evolución del contenido íctico de algunas lagunas y madrejones isleños" de los alrededores de Santa Fe. Mostraremos aquí sólo una parte de los datos, correspondientes al madrejón Don Felipe, un fragmento de un antiguo brazo del río Colastiné con una superficie de 190.000 m^2 y un volumen aproximado de 125.000 m^3. Para calcular el número de peces se usaron redes de arrastre, se aplicaron los métodos de Petersen y Schnabel, y se hicieron recuentos totales aplicando polvo de timbó, un ictiotóxico natural.

El número de especies fue 55, de las que se estimó la abundancia de 9 usando el método de Schnabel, y de otras calculando el rendimiento por redada. El número de ejemplares de cada especie fue: *Aphyocharax rubropinnis* 345.840, *Characidium* cf. *fasciatum* 85.140, *Steindachnerina brevipinna* 74.580, *Cheirodon interruptus* 61.380, *Corydoras paleatus* 54.120, una especie de *Hyphessobrycon* 38.280, *Prochilodus lineatus* 19.168 (Schnabel), *Charax stenopterus* 15.840, *Odontostilbe pequira* 15.180, *Odontostilbe paraguayensis* 12.540, *Loricariichthys anus* 8887 (Schnabel), *Otocinclus maculipinnis* 8580, *Pimelodus clarias* 7045, una especie de Loricariidae 6213 (Schnabel), *Astyanax fasciatus* 3300, *Leporinus obtusidens* 3250 (Schnabel), *Schizodon fasciatus* 2910 (Schnabel), *Serrasalmus spilopleura* 2142, *Apareiodon affinis* 1980, *Corydoras hastatus* 1980, *Acestrorhynchus pantaneiro* 1350 (Schnabel), *Astyanax bimaculatus* 1320, *Hoplias malabaricus* 914 (Schnabel), *Gymnogeophagus australis* 660, *Hypostomus commersoni* 319 (Schnabel), *Parapimelodus valenciennesi* 278, (Schnabel), *Astyanax abramis* 132. Nótese la simpatría de varias especies de *Astyanax*.

El mayor número de ejemplares corresponde a especies de pequeña talla, pero los individuos de las mayores de 30 cm no son pocos, alcanzando 36,5% el sábalo, 13,4% el bagre blanco, 6,1% la boga *Leporinus obtusidens* y 5,5% la boga *Schizodon fasciatus*. En estos muestreos no se encontraron juveniles ni adultos reproductivos de las especies grandes. Se calculó que la densidad de estas especies era de 1 individuo por metro cúbico, y la de las pequeñas de 5 (Bonetto *et al.*, 1965).

En 1970a Bonetto *et al.* publicaron un trabajo cuyo objetivo manifiesto era "proporcionar una primera estimación del *standing crop*" en ambientes lenítico permanentes del valle del río Paraná medio ["*standing crop*" es el peso de materia orgánica que puede ser muestreada o cosechada por métodos normales en un área dada en un momento dado (Westlake, 1965)].

Trataremos primero dos sitios en los que el estudio de la composición íctica se realizó por medio de ictiotóxicos, de modo que la estimación de la abundancia puede considerarse directa, y después los realizados por medio de los denominados métodos de captura-recaptura.

La laguna La Mira es un cuerpo lenítico originado en un remanente de un viejo brazo del río. A

Tabla 18.1. Biomasa (en kilogramos de peso fresco) y porcentaje por especie de peces de la laguna La Mira. Según Bonetto *et al.* (1970a).

Especies	Biomasa	Porcentaje
Prochilodus lineatus	13.540	73,2
Pimelodus clarias	618	3,3
Serrasalmus spilopleura	570	3,1
Hoplias malabaricus	527	2,8
Leporinus obtusidens	359	1,9
Loricaria sp.	319	1,7
Hypostomus sp.	229	1,2
Schizodon fasciatus	109	0,6
Salminus maxillosus	101	0,5
Pseudohoplosternum littorale	72	0,4
Rhamdia sp.	49	0,3
Trachycorystes sp.	39	0,2
Crenicichla sp.	26	0,1
Pseudoplatystoma coruscans	18	0,1
Otros, incluyendo *Gymnotus carapo, Synbranchus marmoratus* y *Eigenmannia virescens*	649	3,5
Individuos menores de 10 cm de los que el 73% son curimatinos	1309	7,1
Biomasa total	18.534	

diferencia de las lagunas isleñas, alcanza rápidamente una profundidad de 2,60 m. En aguas medias tienen un espejo de agua de 150.000 m^2, y un volumen de 216.000 m^3. En el momento de la investigación, el margen costero estaba cubierto por las hidrófitas *Eichhornia crassipes, Hydrocotyle ranunculoides, Paspalum repens, Polygonum sp., Ludwigia sp.* y *Nymphoides humboldtiana*. El registro de los ejemplares muertos con "toxafene", se realizó hasta 4 días después de su aplicación (la posterior creciente del Paraná permite el repoblamiento de las lagunas). La Tabla 18.1 muestra la biomasa de cada especie y el porcentaje con que cada una contribuye a la biomasa total. Los autores señalan que algunos ejemplares juveniles de *Salminus brasiliensis* y *Pseudoplatystoma coruscans* no son característicos de este tipo de ambiente. En la laguna La Mira la biomasa total fue de 18.534 kg, que corresponde a un rendimiento de 1287 kg ha^{-1}.

Tacuaral es una pequeña laguna ubicada en la isla El Pueblo. De carácter semipermanente, se seca ocasionalmente en años de bajantes prolongadas. Durante la investigación aquí reseñada, la profundidad máxima era de 50 a 60 cm y la superficie de 8500 m^2. En la hidrofitia marginal predominaba *Paspalum repens* y había zonas aisladas con *Potamogeton*.

La Tabla 18.2 provee los datos de abundancia de peces de la laguna del Tacuaral, correspondientes a dos grupos de tamaño. Este ambiente difiere de los otros tres aquí considerados, en el predominio de *Hoplias malabaricus* y especies de *Serrasalmus*. La biomasa total fue de 524 kg correspondientes a 615 kg ha^{-1}.

En los dos ambientes que trataremos ahora, la estimación de la abundancia se efectuó de acuerdo a las fórmulas de Schnabel (1938), Chapman (1954) y Schumacher & Eschemeyer (1943), que son las siguientes:

$$N = \frac{\sum(Ct \cdot Mt)}{R}$$

donde N= estimación de la numerosidad de la población, Ct= el total de individuos capturados al cabo del tiempo t, Mt= número de ejemplares marcados previamente al tiempo t, y R= al total de recapturas logradas al término de la experiencia.

En la fórmula de Chapman el denominador es R+1.

Tabla 18.2. Biomasa (en kilogramos de peso fresco) y porcentaje por especie de peces de la laguna El Tacuaral. Según Bonetto *et al.* (1970a).

Especies	Biomasa	Porcentaje
Hoplias malabaricus	191	36,5
Prochilodus lineatus	122	23,3
Serrasalmus spilopleura	51	9,7
Leporinus obtusidens	28	5,3
Gymnotus carapo	12	2,3
Loricarichthys sp.	8	1,5
Pseudohoplosternum littorale	5	1,0
Crenicichla lepidota	4	0,8
Synbranchus marmoratus	3	0,6
Schizodon fasciatum	3	0,6
Trachycorystes sp	0,7	0,1
Pimelodus clarias	0,7	0,1
Rhamdia sp.	0,6	0,1
Individuos menores de 15 cm*	95,0	18,1
Biomasa total	524	

* Los ejemplares menores de 15 cm corresponden a 20 especies, de las que la más abundante fue *Cyphocarax platanus* (53,7%). En segundo lugar estaban especies de *Astyanax* con 17,8% y el resto cada una con menos del 4%.

La fórmula de Schumacher & Eschmeyer obtiene el número de individuos de la población estimando

$$\frac{1}{N} = \frac{\sum(Mt \cdot Rt)}{\sum(Ct \cdot Mt^2)}$$

calculándose la desviación y el error estándar de 1/N.

Los autores sostienen que la fórmula de Schumacher & Eschmeyer permite obtener mejores resultados, aun admitiendo cierto cambio en la numerosidad de las poblaciones por mortalidad y/o reclutamiento, y que funciona aun cuando los muestreos no sean al azar y las marcas no estén numeradas. Sin embargo, las estimaciones de numerosidad de cuatro especies en el madrejón El Negro son notablemente similares según los tres métodos (Tabla 18.3), y lo mismo ocurre con las estimaciones de sábalo en el Zanjón del Baño y en la laguna La Cuarentena.

El Zanjón del Baño, próximo a la laguna Tacuaral, es un cuerpo de agua alargado, de 1200 x 50 m, con una profundidad máxima de 2 m, una superficie de 60.000 m^2 y un volumen de 110.000 m^3. Es, en realidad, un brazo del río, más o menos cortado, que se activa durante las crecientes. Las hidrófitas presentes son las mismas que en la laguna La Mira. De 1198 peces marcados en este ambiente, 87,8% correspondió a *Prochilodus lineatus*, seguido por *Pimelodus maculatus, Leporinus obtusidens, Serrasalmus spilopleura*, una especie de *Crenicichla*, *Parapimelodus valenciennesi* y *Hoplias malabaricus*. Los valores de numerosidad de sábalo, basándose en 1102 ejemplares marcados y 64 recapturados, fueron:

Método	**Número de ejemplares**
de Schnabel	9704
de Chapman	9554
de Schumacher y Eschmeyer	9718 (8921-10.672)

Las biomasas porcentuales se indican en la Tabla 18.4. La biomasa total obtenida, 3618 kg, corresponde a 614 k ha^{-1}.

El madrejón El Negro es una cubeta estrecha y alargada, que en bajante se divide en dos sectores, de los que se estudió el más próximo al río Colastiné. En la vegetación de los extremos predominaban *Paspalum repens*, varias especies de *Polygonum* y una de *Heleocharis*. La superficie era de 150.000 m^2, el volumen de 200.000 m^3 y la profundidad de 1,40 m. En este ambiente se marcaron 1500 ejemplares; la mayor parte de

Tabla 18.3. Estimaciones del número de peces del madrejón El Negro según tres métodos de captura-recaptura. Según Bonetto *et al.* (1970a).

Especies	Marcados	Recapturados
Prochilodus lineatus	540	9
Pimelodus clarias	64	7
Leporinus obtusidens	153	5
Loricaria sp.	590	40

Estimación del número de peces según método de		
Schnabel	Chapman	Schumacher y Eschmeyer
15476	13929	11551 (9327 – 15167)
320	280	297 (237 – 398)
2435	2029	2576 (1933 – 3860)
4911	4791	4955 (4431 – 5621)

Tabla 18.4. Biomasa (en kilogramos de peso fresco) y porcentaje por especie de peces del zanjón del Baño. Según Bonetto *et al.* (1970a).

Especies	Biomasa	Porcentaje
Prochilodus lineatus	2876	78,8
Pimelodus clarias	150	4,1
Synbranchus marmoratus, *Gymnotus carapo* y otros Gymnotiformes	105	2,8
Serrasalmus spilopleura	97	2,6
Leporinus obtusidens	77	2,1
Loricaria sp.	26	0,7
Crenicichla sp	12	0,3
Hoplias malabaricus	8	0,2
Parapimelodus valenciennesi	6	0,2
Catathyridium sp.	3	0,1
Individuos menores de 15 cm	325	8,8
Biomasa total	3686	

Prochilodus lineatus, Pimelodus maculatus, Leporinus obtusidens, Hoplias m. malabaricus y diversos loricáridos. Menos abundantes fueron el dorado, varios curimatinos, una especie de *Crenicichla, Schizodon fasciatum*, un lenguado (*Catathyridium*) y *Parapimelodus valenciennesi* (Tabla 18.5).

Sólo se hicieron estimaciones de numerosidad de aquellas especies de las que el número de recapturas permitió la aplicación de los métodos citados.

La población de sábalo estaba integrada por ejemplares de longitudes totales de 17 a 45 cm, con la máxima frecuencia en 35 cm, que es lo corriente en ambientes isleños como el estudiado. La talla más frecuente de *Leporinus obtusidens* fue de 31 cm, la de *Pimelodus maculatus* de 21 cm y la de *Loricaria* sp. de 27 cm.

La biomasa total alcanzó 11.050 kg correspondientes a 550 k ha^{-1}.

Los datos obtenidos en estos cuatro ambientes, se refieren a la composición, estructura y abundancia de las poblaciones de peces que los habitan, y están referidos a períodos en los que estas lagunas isleñas, de carácter permanente, estaban aisladas de los ríos que las alimentan. Debe to-

Tabla 18.5. Biomasa (en kilogramos de peso fresco) y porcentaje por especie de peces del madrejón El Negro. Según Bonetto *et al.* (1970a).

Especies	Biomasa	Porcentaje
Prochilodus lineatus	6290	56,9
Hoplias malabaricus	1441	13,0
Leporinus obtusidens	989	9,0
Loricaria (varias especies)	497	4,5
Synbranchus marmoratus y otros "anguiliformes"	300	2,7
Serrasalmus spilopleura	250	2,3
Hypostomus (varias especies)	127	1,1
Salminus maxillosus	102	0,9
Pimelodus clarias	81	0,7
Crenicichla sp	26	0.2
Curimatidae (varias especies)	10	0,1
Catathyridium sp.	10	0,1
Schizodon fasciatus	6	0,1
Parapimelodus valenciennesi	6	0,1
Individuos menores de 10 cm	903	8,2
Biomasa total	11050	

marse en cuenta que el poblamiento es heterogéneo, ya que está fundado sobre aportes alóctonos, producidos en ocasión del contacto con los ríos cuando hay crecientes.

En tres de las lagunas se observa un tipo de población característico, en el que, entre las especies de mayor talla, hay un neto predominio del sábalo, al que siguen, en orden variable, *Pimelodus maculatus, Hoplias malabaricus, Leporinus obtusidens, Schizodon fasciatus* y pirañas. En la laguna del Tacuaral, probablemente a favor de la profundidad, la tararira presenta la biomasa más alta y hay una gran abundancia de pirañas.

Puede verse que, dependiendo del incremento en extensión y profundidad, aparecen juveniles de especies propias de ambientes lóticos, como el dorado, surubíes o pacúes, en número y tamaño reducidos. Por otra parte están ausentes otras formas muy comunes en aguas lóticas, como el moncholo *Pimelodus albicans, Luciopimelodus pati*, diversos *Ageneiosus* y tampoco hay rayas.

"... el marcado predominio del sábalo ... especie de reconocidos hábitos iliófagos, unido a otras varias [especies] en las que la iliofagia es corriente o circunstancial, lleva a una relación entre forrajeros y carnívoros fuertemente inclinada a favor de los primeros, a la vez que, como fuera explicado en otras oportunidades, representaría el resultado de los complejos mecanismos bioproductivos que se dan en estas aguas, las que, a través de la iliofagia, definirían uno de los rasgos más característicos del metabolismo general" (Bonetto *et al.*, 1970a). En la laguna Tacuaral, y en mayor medida en lagunas de las islas de Los Sapos y El Vado (Bonetto *et al.*, 1969b), en bajante, y por efecto de la activa predación, facilitada por la progresiva reducción de la profundidad y la concentración de los animales, el balance forrajeros / ictiófagos se mueve a favor de los segundos (Tabla 18.6).

En islas de La Florida, Heatwole & Levins (1972) establecieron que a pesar de la gran variación en la composición de la fauna, la estructura trófica era constante. Esto significa que el equilibrio final, después de un poblamiento, era resultado del establecimiento de un grupo de especies coadaptado, más que el de un conjunto al azar de las especies disponibles. Los datos sobre la composición trófica de ambientes relacionados con el Paraná medio, parecen mostrar que la composición específica (la estructura taxonómica) es azarosa, ya que las combinaciones de tipos tróficos difieren considerablemente en ambientes de características similares cercanos entre sí.

La biomasa general promedio de los cuatro ambientes tratados resulta de 1100 kg ha^{-1}, de los que corresponden al sábalo 61,4%, a los loricáridos 6,6%, a *Pimelodus clarias* 5,5% y valores decrecientes a otras especies. Obsérvese, sin embargo, que 11,2% corresponde a tetragonopterinos y curimatinos de pequeño tamaño.

Tabla 18.6. Porcentaje en peso de peces según sus hábitos alimentarios y relación forrajeros/ictiófagos (F/I). Datos de Bonetto *et al.* (1969a) sobre lagunas en las islas Los Sapos y El Vado.

Laguna en Isla	Ictiófagos	Iliófagos	Omnívoros y otros grupos	F/I
El Vado	7	58	35	12,40
Los Sapos	13	61	26	6,80
Los Sapos	18	74	8	4,60
El Vado	21	47	32	3,60
Los Sapos	27	6	67	2,60
Los Sapos	36	31	33	1,70
Los Sapos	45	1	54	1,20
Los Sapos	57	15	28	0,75

Las poblaciones de peces también han sido estudiadas en la laguna Los Matadores, cerca de Santa Fe, en el valle aluvial del Paraná medio (Cordiviola de Yuan, 1977). La mayor parte del año la laguna está en comunicación con el río Correntoso. En el verano de 1974 la laguna tenía una superficie de 32.950 m^2, un volumen de 50.784 m^3 y una profundidad máxima de 2,75 m. Las aguas eran turbias (Secchi 0,15 - 0,45 m) y el pH varió entre 6,5 y 7,8. En momentos de bajante pronunciada la superficie disminuyó a 26.000 m^2.

La estimación de la numerosidad de peces se hizo con los métodos tratados más arriba, que dieron resultados homogéneos. Para calcular la biomasa se aplicaron los resultados del cálculo de la relación longitud - peso. Como ocurre en muchos ambientes del Paraná medio, hubo elevados porcentajes de sábalo (43%) y de tararira (37%). En escasa cantidad se capturaron ejemplares de especies de importancia económica típicas de ambientes lóticos como *Pseudoplatystoma coruscans* y dorado (Tabla 18.7). La biomasa del sábalo fue de 46,55 kg y la de tararira de 455,25 kg.

En un segundo muestreo en el invierno de 1975 no se hallaron sábalos, y la numerosidad de la tararira, según los mismos métodos fue de 287, 281 y 294 (226-418). La biomasa correspondiente fue de 345 kg. La biomasa fue de 193 kg ha^{-1} (ambas especies dominantes) en 1974, y de 132 kg ha^{-1} (*Hoplias malabaricus* solamente) en 1975. Estos valores se consideraron bajos en comparación con los dados más arriba para las lagunas La Mira y El Tacuaral.

En ambos muestreos la fauna acompañante incluyó especies de *Crenicichla, Leporinus obtusidens*, una especie de *Oligosarcus*, *Pimelodus maculatus*, una especie de *Rhamdia*, *Serrasalmus spilopleura* y diversos calíctidos y loricáridos.

Este ambiente sólo se aísla una o dos veces al año, durante bajantes pronunciadas, de modo que se comporta como un anexo del río y los peces pueden desplazarse libremente. El hallazgo nueve meses después de ejemplares marcados de tararira, confirma los hábitos relativamente sedentarios de esta especie.

La abundancia del sábalo fue estudiada con cierto detalle en la laguna La Cuarentena (31°41´15"S), un cuerpo de agua de 132 ha y 5 m de profundidad relacionado con el Paraná. Los datos fueron obtenidos en un momento en que la laguna se encontraba totalmente aislada del río (Cordiviola de Yuan & Pignalberi de Hassan, 1989). Se capturaron un total de 1287 peces de 9 especies de 9 familias, de los que los más abundantes fueron el sábalo (90% de la captura) y la tararira (7%). En mucho menor número se hallaron especies de loricáridos, *Pimelodus maculatus*, dorado, *Pachyurus*, *Trachelyopterus striatulus*, *Ageneiosus brevifilis* y una especie de *Crenicichla*.

El número de sábalos fue estimado en 6681 ejemplares (entre 6657 y 6706) según el método de Schumacher y Eschmeyer y en 5725 según el de Schnabel. Las tallas predominantes estuvieron entre los 35 y 44 cm.

En la laguna La Cuarentena también se estudiaron cambios estacionales de la densidad de los peces (Tablado *et al.*, 1988). Se usaron estimaciones de la densidad con electrosonda, y control con redes enmalladoras como las utilizadas por los pescadores locales (en promedio, el rendimiento de la redes comerciales fue de 21,5 kg de peces por día por cada 100 m^2 de red).

Durante esta investigación se capturaron en la laguna La Cuarentena 1259 peces de 28 especies y 12 familias, de las que las más ricas en especies fueron los Characidae y Pimelodidae con 6 cada una y los Loricariidae con cinco.

Durante casi todo el período de muestreo se capturaron 7 especies, incluyendo el sábalo, la tararira, la boga *Leporinus obtusidens*, el dorado y tres viejas (*Pterigoplichthys anisitsi, Hypostomus commersoni* y una *Loricaria*). Los armados

Tabla 18.7. Abundancia de peces en la laguna Los Matadores. Según Cordiviola de Yuan (1977). Entre paréntesis desviación estándar.

Método	*Hoplias malabaricus*	*Prochilodus lineatus*
Schnabel	345	57
Chapman	344	55
Schumacher y Eschmeyer	344 (256-526)	76 (53-130)

Pterodoras granulosus y *Oxydoras kneri* y la corvina de río *Plagioscion ternetzi* fueron abundantes en verano. En invierno abundó el bagre *Pimelodus maculatus*.

El número total de especies fue 7 en invierno (principios de agosto) y 16 en verano (febrero y marzo). De la misma manera, la densidad total de peces varió entre 4,2 peces cada 1000 m^3 en invierno a 86,3 peces cada 1000 m^3 en verano. El promedio anual de 24,8 peces cada 1000 m^3 equivale a 932 peces ha^{-1} (rango: de 121 a 2412 peces ha^{-1}). Las estimaciones de la densidad estuvieron significativamente relacionadas con el nivel hidrométrico (negativamente) y con la temperatura (positivamente). Ambos factores juntos explicaron 60% de la varianza de la densidad.

El sábalo dominó numéricamente, con más de 50% de la captura total en cada muestreo. Las menores capturas de esta especie se dieron en agosto, con bajas temperaturas (16°C) y crecida (4,92 m).

La ictiofauna de la laguna La Cuarentena es más parecida a la de ambientes del valle aluvial que a la del curso principal del Paraná, como indica la presencia de la tararira y la abundancia de loricáridos.

La dinámica temporal de pequeños peces de agua libre en la misma laguna, ha sido estudiada por Oldani & Tablado (1985), que mostraron que hay menos especies en verano, cuando el nivel hidrométrico del río (Paraná) comienza a elevarse, y las larvas y juveniles de las especies migradoras que se reproducen en el río pasan a las aguas libres de vegetación del interior de la laguna. Hay dos grupos de especies muy definidos. Uno que habita en la laguna en aguas altas, desde febrero a julio (con mayor abundancia en febrero), compuesto por *Lycengraulis grossidens, Pellona favipinnis* (filtradoras), *Raphiodon vulpinus* y *Auchenipterus osteomystax* (ictiófagas), que reaparecen hacia noviembre y diciembre. Son especies visitantes de las que hay numerosas larvas. De mayo a julio, con menores niveles hidrométricos, se capturan adultos de especies locales de menor talla, microcarnívoras e iliófagas, de las que las más abundantes en numerosidad y biomasa son *Triportheus paranensis, Moenkhausia dichroura*, especies de *Astyanax* y curimátidos.

Hay un acuerdo general en que en los cuerpos de agua de la llanura aluvial del Paraná el sábalo es la especie dominante. En cuerpos temporarios, la biomasa de peces oscila entre 30 y 6500 kg ha^{-1}, con una media de 845 kg ha^{-1}. En promedio, el sábalo representa 60% de estas cantidades (Bonetto *et al.*, 1965, 1969b, 1970b).

Abundancia en ambientes temporarios

Una estimación directa de la abundancia de peces en ambientes temporarios del valle de inundación del Paraná medio, fue realizada en seis ambientes en la isla Los Sapos y en dos en la isla El Vado, en las cercanías de Santo Tomé (Bonetto *et al.*, 1969b) (Fig. 8.1). Estos ambientes, de una profundidad media de 35 cm, fueron estudiados a partir de por lo menos tres meses de su aislamiento de los ríos adyacentes. El agua descendió 0,4 cm $día^{-1}$ hasta la desecación.

En los ambientes de isla Los Sapos la turbidez era considerable, con un valor de profundidad del disco de Secchi de 2,5 a 28 cm. El agua era clorurada, sulfatada, sódica, con poco carbonato. La conductividad varió entre 1550 y 2000 $\mu S\ cm^{-1}$ y el pH entre 7.2 y 7.9. El contenido de materia orgánica fue de 10 a 28 mg l^{-1}. En isla El Vado el agua era bicarbonatada, clorurada, sódica, con pH neutro y conductividad baja.

Los ambientes presentaban considerables diferencias en la composición y densidad de la hidrofitia.

Para conocer la composición y abundancia de la ictiofauna se realizaron redadas sucesivas hasta el agotamiento de las poblaciones existentes. Se utilizó una red de arrastre de 12 m de largo y 1 m de alto, con copo, de malla de 4 x 5 mm. La longitud, peso y sexo de los ejemplares mayores de 20 cm se registraron individualmente.

En los ambientes de la isla Los Sapos se hallaron 40 especies de 37 géneros, 13 familias y 7 órdenes. En cinco sitios los caraciformes representaron más de 90% del peso total; en el sexto

alcanzaron 53%, compensado por 40% de perciformes representados en forma dominante por el cíclido *Cichlasoma* cf. *dimerus*. Los sinbranquiformes contribuyeron con 2%, pero este valor es una subestimación.

Los valores de biomasa total en peso fresco fueron de 18,5 kg (927 ejs.) a 160 kg (38.464 ejs.) con valores de 370 a 845 kg ha^{-1}, con una media de 545 kg ha^{-1}.

En los dos sitios de la isla El Vado se capturaron 35 especies de 31 géneros de 10 familias de 5 órdenes, con predominio de los caraciformes con 80%. Los valores de biomasa fueron 9 kg (878 ejs.) y 130 kg (9504 ejs.), que corresponden a 175 y 6500 kg ha^{-1}, con un promedio de 2000 kg ha^{-1}. En estos ambientes, a diferencia de los tratados más arriba, no predominó el sábalo.

De acuerdo con los resultados de Bonetto *et al.* (1969b), tanto la integración de las poblaciones de peces como la biomasa por unidad de superficie variaron mucho en los ambientes estudiados, aun considerando cuerpos de agua de una misma isla muy próximos entre sí. En la isla Los Sapos hubo una variación considerable aun dentro de los grupos dominantes en cada cuerpo de agua. Se observaron tanto cambios en la composición de los grupos dominantes sin diferencias notables de biomasa (Los Sapos), como cierta uniformidad faunística con variaciones de biomasa (El Vado).

Dependiendo del momento del ciclo, en los cuerpos de agua remanentes de cuerpos mayores se da una concentración progresiva del contenido íctico, seguida por una alteración del agua y la pérdida de ese contenido.

Si se toma en cuenta el valor promedio de 20 kg ha^{-1} de la isla Los Sapos, y se lo aplica a la totalidad del valle de inundación del Paraná medio, puede evaluarse la magnitud de las pérdidas de biomasa que derivan de los procesos analizados. Los resultados son notables. Si se calcula la superficie del valle en unos 2.000.000 de ha, las pérdidas en función de la biomasa de peces que pueden producirse anualmente son del orden de las 40.000 toneladas. Esta cifra cuadruplica la pesca total realizada en la cuenca del Plata según las estadísticas de pesca del año 1967 (Bonetto *et al.*, 1969b).

Los autores sugieren que esta pérdida podría compensarse con el trasplante, especialmente de peces de pequeño tamaño, a lagunas más profundas o ríos y arroyos próximos. De orientarse esta práctica a especies económicamente importantes, la selección de ambientes de dimensiones pequeñas o moderadas, con abundancia de dorados, bogas o amarillos, le daría cierta viabilidad económica.

Ambientes leníticos o semileníticos como los mencionados, son muy abundantes en el valle aluvial del Paraná medio e inferior, y se supone que ocupan hasta 50 o 60% del área total del valle. Estos ambientes y sus comunidades se relacionan con el cauce principal y los secundarios durante las crecientes de primavera - verano, y quedan más o menos aislados en los períodos de bajante de otoño e invierno. Esto significa que muchas de sus características ecológicas dependen básicamente del ciclo hidrológico del río y de la fluctuación térmica anual, que a su vez están correlacionados.

Los peces que habitan estos ambientes pueden diferenciarse en dos grupos. Uno está compuesto por especies locales, en particular las que habitan ambientes vegetados, de talla variada, que desarrollan su ciclo vital en estas lagunas y en los arroyos y ríos adyacentes. A otro grupo corresponden las especies migradoras, que llevan a cabo desplazamientos de reproducción o por influencia de la temperatura; en general son de mayor talla, y algunas de interés comercial. Los adultos ingresan a las lagunas y madrejones para alimentarse, y sus larvas y juveniles, después de su nacimiento en ambientes lóticos, entran también, a su vez, a los ambientes lénticos donde encuentran alimentación y refugio.

Los peces de pequeña talla del primer grupo, y las larvas y juveniles de las mayores pueden tener diferentes regímenes tróficos, pero en conjunto constituyen el eslabón entre los productores y los grandes carnívoros.

19. ECOLOGÍA DE LA PESCA EN EL PARANÁ

El estudio de la abundancia de los peces en los grandes ríos presenta varias dificultades. En primer lugar, las que resultan de la combinación de un área considerable, extendida a lo largo de un eje dominante, con poblaciones que se mueven a lo largo del mismo eje, y también transversalmente. En segundo lugar, la variedad de los datos disponibles cuando se pretende realizar estimaciones a partir de estadísticas obtenidas en épocas diversas y referidas a gran variedad de métodos de pesca, principalmente artesanales.

En los grandes ríos con planicie de inundación, las características de esta zona influyen sobre el rendimiento pesquero, junto con las características geomorfológicas de la cuenca y sus variaciones en el tiempo. Los cambios de nivel del agua en un período dado influyen en el reclutamiento de los peces y afectan el desarrollo de las poblaciones en momentos posteriores. Las alteraciones del ambiente por acción humana modifican de varias formas, en general no bien conocidas, la producción secundaria. Esto hace que la

importancia relativa de los factores naturales y de la regulación de los ríos sobre la pesca, y la pérdida de calidad del agua, sean un tema complejo (Quirós, 1990).

Quirós & Cuch (1989) tratan la ecología de la cuenca inferior del Río de la Plata, en particular la geomorfología y régimen de crecidas del río Paraná, con relación a la pesca. Utilizan datos sobre desplazamiento de los peces, combinándolos con capturas registradas en más de 50 sitios. Aunque las estadísticas son pobres, consideran que esta cuenca, de la que se dispone de datos de captura desde 1921, no sufre una explotación pesquera excesiva.

Podría ser llamativo que en un área de considerable diversidad, la pesquería esté basada casi exclusivamente en el sábalo *Prochilodus lineatus*, de edades entre 4 y 6 años o mayores. Sin embargo, Bonetto ha mostrado que debido a su posición en la cadena trófica, el sábalo es el más abundante de los peces paranenses. La pesca deportiva y de subsistencia no ha sido evaluada.

Según Quirós & Cuch (1989), el total de peces capturados en el Paraná entre 1945 y 1984 fue de 3679 t año^{-1}, de las cuales 40% fue sábalo. En el río Uruguay se capturaron 2560 t año^{-1} (95% sábalo), y en el Río de la Plata 4960 t año^{-1} (86% sábalo). La captura total para la cuenca inferior del Río de la Plata fue de 11.119 t año^{-1} (73% sábalo) (Tabla 19.1).

No se dispone de buenas medidas del esfuerzo pesquero. Una cifra indicativa es una captura de 22,8 kg pescador^{-1} día^{-1} obtenida para el período 1982-84. Si se considera como unidad de esfuerzo al pescador que sólo realiza esta actividad, la captura varía entre 3 y 382 kg pescador^{-1} día^{-1} en el Paraná, 28 a 411 kg pescador^{-1} día^{-1} en el Río de la Plata y 2 a 138 kg pescador^{-1} día^{-1} en el río Uruguay.

En el sistema en conjunto, la captura por unidad de área fue de 3,5 kg ha^{-1} año^{-1} de 1945 a 1984 y de 7,5 kg ha^{-1} año^{-1} de 1982 a 1984 excluyendo el Paraná superior en Paraguay. La segunda cifra es 25% o menos del rendimiento potencial del sistema. Las mayores capturas por unidad de esfuerzo corresponden a desembarcos en los que el sábalo es dominante. Tanto la captura como la frecuencia de sábalo aparecen correlacionadas positivamente con el tamaño relativo de la llanura de inundación respecto al canal principal. De acuerdo con el esquema general descripto por Bonetto *et al.* (1969a) [III 8, 9], Quirós & Cuch (1989) señalan que la importancia del sábalo en las capturas aumenta también cuanto más ricas son las conexiones entre las lagunas de la planicie inundada y los canales. Esta relación implica que más cuerpos de agua son accesibles a los pescadores, y también que es mayor el movimiento de los peces hacia áreas adecuadas de alimentación y puesta.

Tabla 19.1. Especies de peces capturadas en la pesquería comercial del río Paraná consideradas en el análisis de Quirós & Cuch (1989).

Oxydoras kneri
Pterodoras granulosus
Rhinodoras dorbignyi
Lycengraulis grossidens
Parapimelodus valenciennesi
Leporinus spp.
Pimelodus clarias
Salminus maxillosus
Ageneiosus spp.
Sorubim lima
Paulicea luetkeni
Pseudopimelodus zungaro
Pimelodus albicans
Luciopimelodus pati
Megalonema platanum
Odontesthes bonariensis
Brycon orbignyanus
Prochilodus lineatus
Pseudoplatystoma fasciatum
Pseudoplatystoma coruscans
Hoplias malabaricus

Quirós & Cuch (1989) proveen una sinopsis de la estructura de la pesquería, basada en un análisis de componentes principales de la composición de la captura en función de los desembarques. Los resultados están relacionados con los tipos de pesca regionales.

En el espacio de los dos primeros componentes (Fig. 19.1) se reconocen tres *clusters*. El *cluster* o grupo A corresponde a sitios en el canal principal, en los que se usan artes de pesca selectivas -anzuelos y mallones- para los surubíes del género *Pseudoplatystoma*, localidades del Paraná medio al Norte de Helvecia, el Paraná superior y el Paraguay. El *cluster* C incluye sitios del Paraná medio, el delta del Paraná y el Uruguay, en los que una pesquería industrial captura más de 95% de sábalo, empleando redes de cerco y algunas agalleras.

Las restantes localidades, agrupadas en el *cluster* B, se dividen en tres. El *cluster* B1 incluye todos los lugares de desembarco del Paraná medio al Sur de Santa Fe y algunos lugares del Paraná superior y el Uruguay superior. En estos sitios la captura de sábalo varía entre 25 y 50% debido al uso de "trammel nets", agalleras y anzuelos menos selectivos. El *cluster* B2 incluye sitios del Río de la Plata, dos casi en la boca del delta. Uno de

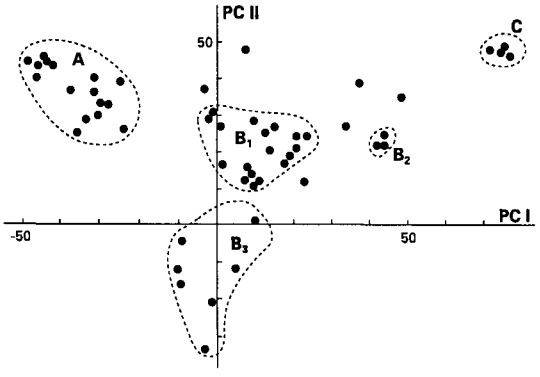


Fig. 19.1. Análisis de componentes principales de la composición de la captura de peces en el Paraná, en función de los desembarques. Grupo A: sitios en el canal principal en el Paraná medio al Norte de Helvecia, el Paraná superior y el Paraguay. Grupo B1: lugares de desembarco del Paraná medio al Sur de Santa Fé y algunos lugares del Paraná superior y el Uruguay superior. Grupo B2: sitios del Río de la Plata y cerca de la boca del Delta. Grupo B3: sitios del canal principal del Paraná inferior. Grupo C: sitios del Paraná medio, el Delta y el Uruguay. Modificado de Quirós & Cuch (1989).

ellos corresponde a capturas del delta y del Uruguay inferior, donde hay más de 55% de sábalo. El *cluster* B3 incluye sitios del canal principal del Paraná inferior, donde el sábalo es muy poco abundante pero hay buenas capturas de *Luciopimelodus pati* y especies de *Pimelodella*.

El ordenamiento según el tercer componente, muestra que la proporción de pacú *Piaractus mesopotamicus*, de manguruyú *Paulicea luetkeni* y de pirapitá *Brycon orbignyanus*, es mayor en el Paraná superior que en el Paraná medio, y que en el Uruguay superior son abundantes *B. orbignyanus* y el manguruyú amarillo *Zungaro zungaro*.

En el mismo trabajo, Quirós & Cuch (1989) analizan la relación entre la captura y el régimen de crecidas del Paraná. Encontraron indicaciones estadísticas de que las capturas de peces están relacionadas con el nivel hidrológico del río en los años previos, especialmente con las alturas media anual y media mensual mínima. Estas relaciones son estadísticamente significativas para la captura total, las capturas de sábalo, la captura total excluido el sábalo, y las capturas de surubíes, dorado y patí (Tabla 19.2).

En general, la densidad poblacional humana no parece ser una variable importante, pero en el caso del sábalo, es probable que factores propios de la industria tengan mayor influencia que las variables hidrológicas.

El análisis de series de tiempo de capturas medias en el río Uruguay y el Río de la Plata (Quirós & Cuch, 1989), muestra que el porcentaje de variación de las capturas totales y de las capturas totales excluyendo el sábalo - que es explicado por el régimen hidrológico del Paraná - es menor que en el Paraná. Sin embargo, las capturas del Uruguay están mejor correlacionadas con el nivel del Paraná que con las del propio Uruguay, y las del Pilcomayo están sólo relacionadas con los niveles del Paraná. En el Río de la Plata, los valores más altos para la captura total sin el sábalo, se desplazan a los 7 y 10 años anteriores.

Considerando juntos el Paraná, el Uruguay y el Río de la Plata, la correlación máxima es con los 5 y 6 años anteriores para los tres tipos de captura señalados en la Tabla 19.2. En el sistema en conjunto, la abundancia de sábalo en los dos años siguientes a una crecida grande, está relacionada con la cantidad total de agua en la cuenca, más que con la que queda en el período de aguas bajas. De acuerdo con esto, en períodos en que hubo niveles hidrológicos máximos y mínimos excepcionales en el Paraná, hubo un aumento notable de las capturas de sábalo.

Datos de captura en Rosario durante 1957-1958 apoyan el modelo general de Bonetto – Quirós y Cuch. Esta información muestra que a medida que el nivel del agua sube, la abundancia total de peces aumenta en la llanura de inundación y disminuye en el canal principal, y esto se debe a la abundancia de sábalo.

Otras especies no aparecen tan relacionadas con la llanura de inundación como con movimientos a lo largo del eje del río.

En el eje del río las capturas máximas de sábalo se dan en bajante o cuando el agua está en el nivel mínimo, y disminuyen en creciente o en el pico de crecida. Los patrones de captura en el Río de la Plata están invertidos respecto a los del Paraná medio y el delta, y son similares a los de las lagunas de inundación.

Las conclusiones de Quirós & Cuch (1989) indican que en la parte inferior de la cuenca del Plata, y en particular en el Paraná, la pesca, basada especialmente en el sábalo *Prochilodus lineatus* y en otros grandes migradores, está en un nivel de explotación bajo. La captura parece determinada por la intensidad de las crecientes y la cantidad de agua que permanece en el sistema en el pico de la bajante, durante el período en que nacen las clases de edad que serán objeto de la pesquería.

Las tasas anuales de explotación de las pesquerías de sábalo han sido evaluadas basándose

Tabla 19.2. Pesca en el Paraná. Regresiones de la captura total (CT), la captura total menos la de sábalo (CR), y la captura de sábalo (CS), contra el nivel hidrológico medio mensual mínimo (Nm) y la densidad poblacional humana (H). Los subíndices del Nm indican los años anteriores a las capturas.(1) y (2) indican submuestras para evaluación del esfuerzo. Según Quirós & Cuch (1989).

N	Regresión	R	P<
36	$CT= 2394 + 763\ Nm_{5,6,7}$	0,35	0,001
18 (1)	$CT= 2181 + 595\ Nm_{5,6,7}$	0,21	0,030
18 (2)	$CT= 3056 + 568\ Nm_{5,6'7}$	0,29	0,010
36	$CT= -78,7 + 608,2\ Nm_{5,6,7} + 0,5\ H$	0,50	0,001
36	$CR= 1423 + 479\ Nm_{6,7}$	0,47	0,001
36	$CR= -83,5 + 417,1\ Nm_{6,7} + 0,31\ H$	0,61	0,001
36	$CT= 1365 + 1625\ Nm_{1,9}$	0,56	0,001
36	$CR= 914 + 907\ Nm_{3,8}$	0,67	0,001
36	$CS= 768 + 434\ Nm_{1,6}$	0,23	0,005

sobre el porcentaje de recaptura de peces durante los doce meses siguientes a una operación de marcado (Espinach Ros *et al.*, 1998). Estas tasas son más o menos constantes o ligeramente decrecientes para el período 1985-1988 (1,04 a 0,86%). Alcanzaron a 2,54% en 1989-1990 por exigencias del mercado internacional y volvieron a 0,49 - 0,58% de 1991 a 1994. Estos datos concuerdan con las conclusiones de Quirós & Cuch (1989) en que el sábalo está poco explotado. Datos informales indican que durante el año 2000 se exportaron 16.000 toneladas de sábalo.

El sábalo es la especie que más depende de la llanura de inundación. Su abundancia en las capturas parece estar relacionada con la cantidad de agua que queda en la planicie inundada en los años anteriores a la pesca, y con la intensidad de las fases de aguas altas y bajas de los 4 ó 5 años previos.

La abundancia de otras especies parece estar relacionada con los niveles del agua en los 5 a 7 años previos a la captura.

Para el sistema en conjunto, la captura está relacionada con los niveles de bajante y crecida en los años en que se realizan las puestas, y puede correlacionarse con el nivel de aguas altas de los dos años previos a la pesca. A lo largo del Paraná, la abundancia de sábalo aparece inversamente correlacionada con la proporción de llanura inundada. Tanto la captura por unidad de esfuerzo, como la proporción de sábalo en la captura, aumentan hacia el Río de la Plata.

La estructura temporal del sistema está ligada al régimen de crecientes, y la influencia del clima parece menos importante.

Tanto en el canal principal como en la llanura de inundación, la biomasa total de los heterotrofos aumenta en el mismo sentido que el nivel de nutrientes totales en el agua, y que el de materia orgánica en el agua y los sedimentos de fondo (Quirós & Baigún, 1985).

La dinámica temporal de peces de importancia económica en una sección transversal del Paraná medio, fue estudiada entre agosto de 1976 y setiembre de 1978 (Oldani & Oliveros, 1984). En el tramo considerado hay especies que estuvieron presentes durante todo el año y otras que se capturaron durante períodos más breves. Las de presencia constante fueron *Prochilodus lineatus, Luciopimelodus pati, Pimelodus albicans* y *Pseudoplatystoma coruscans*. La primera y el armado *Pterodoras granulosus*, fueron las más abundantes, pero su abundancia fluctuó en forma alternada. El sábalo fue más abundante de junio a noviembre, y el armado de diciembre a mayo. Nótese la presencia de especies de talla mediana y grande, y la ausencia de tetragonopterídos.

La mayor riqueza específica se observó de octubre a junio, es decir en la parte cálida del año. La abundancia muestra relación con las variaciones del nivel hidrométrico, disminuyendo a fines del verano (nivel más de 5 m en Puerto Paraná) y a mediados del invierno (nivel 3 m).

Las fluctuaciones en la captura total están relacionadas con las migraciones, que producen un reemplazo total o parcial de especies y probablemente también de poblaciones. Hacia fines del invierno y durante las crecidas de primavera-verano, muchas especies del Paraná inician migraciones de alcance diverso, aguas arriba con fines reproductivos, y aguas abajo con fines tróficos (II 17). En la zona estudiada por Oldani & Oliveros (1984), parte de los ejemplares que se reprodu-

Tabla 19.3. Presencia de larvas de peces en ambientes cercanos a las ciudades de Santa Fe y Paraná. Modificada de Oldani & Oliveros (1984).

Especies	Oct.	Nov.	Dic.	Ene.	Feb.	Mar.	Abr.
Salminus maxillosus	+	+	+	+	+	+	+
Pimelodus maculatus	+	+	+	+	+	+	
Prochilodus lineatus		+	+	+	+	+	+
Leporinus obtusidens		+	+	+	+	+	
Pseudoplatystoma coruscans		+	+	+	+		
Hoplias malabaricus		+	+	+	+		
Pimelodus albicans		+	+	+			
Sorubim lima		+		+		+	

cen de setiembre a marzo proceden de aguas abajo. El final de la reproducción ocurre a fines del verano, cuando se inundan extensas zonas del valle aluvial y hay una marcada dispersión de las poblaciones. Con el descenso del agua en abril y junio, los peces abandonan las áreas inundadas y emigran, produciéndose las bajas capturas de mitad del invierno.

Entre noviembre y marzo se observan individuos de tallas grandes y hembras maduras o desovadas de *Pimelodus albicans, Prochilodus lineatus, Pterodoras granulosus, Oxydoras kneri, Leporinus obtusidens, Sorubim lima* y *Ageneiosus valenciennesi*, lo que indica que estas especies se reproducen en el área. De acuerdo con la presencia de larvas, ésta es también área de cría del bagre blanco, el sábalo, la boga y el cucharón (de las mencionadas), y además, de *Pseudoplatystoma coruscans* y el dorado (Tabla 19.3). En lagunas cercanas hay nidos de tararira.

20. EL RÍO URUGUAY Y AMBIENTES RELACIONADOS

El Uruguay – "río de las aves" en guaraní - es, con 1838 km de longitud y una cuenca de 365.000 km^2, el tercer río de la cuenca del Plata. Se extiende entre 28°10'y 37°08'S en la zona templada, a través de un relieve en general por debajo de los 600 m s.n.m. Nace en las cadenas costeras de la Serra do Mar y la Serra Geral en el Sur de Brasil. A su fuente principal, el río Pelotas, se agrega el río Canoas cerca de Piratuba. En su primera parte en Brasil corre hacia el Oeste, pero después de recibir al Pepirí, forma un amplio arco de dirección general NE-SO formando un límite natural entre la Argentina y Brasil primero y con Uruguay después. En su desembocadura confluye con el Paraná formando el Río de la Plata.

La cuenca del río Uruguay difiere de las del Paraná y el Paraguay en varios aspectos. Debido a la inmadurez geomorfológica de la cuenca, el perfil del río muestra una diferencia de nivel relativamente marcada entre Palmeira y Concordia, manteniéndose, a partir de allí hasta la desembocadura, apenas por encima del nivel del mar. Desde las nacientes hasta Salto Grande, el Uruguay tiene un sustrato rocoso, fuertes corrientes, y un régimen hidrológico determinado principalmente por las lluvias de la cuenca superior. Aguas abajo de Salto Grande, la cantidad de sólidos suspendidos es mayor, y el curso es afectado por el régimen de mareas del Río de la Plata (Di Persia & Neiff, 1986).

La salinidad del Uruguay es muy baja, con 49 mg l^{-1} de sólidos disueltos y conductividad entre 30 y 80 µS cm^{-1} (Quirós & Cuch, 1982). El pH fluctúa entre 6,5 y 8. Los niveles de oxígeno disuelto son elevados. El contenido de fosfato es bajo, entre <0.002 y 0.14 mg l^{-1}. La demanda química de oxígeno oscila entre 7.6 y 18.5 mg l^{-1} (ver referencias en Di Persia & Neiff, 1986). La temperatura del agua está entre 18 y 28°C.

Sobre la ictiofauna, los antecedentes más importantes del pasado son los trabajos de Devincenzi (1924) y Devincenzi & Teague (1942). Una serie de trabajos más recientes ha ampliado considerablemente la información. Así, en 1975 y 1977, Ringuelet cita 124 especies que habitan este río. Sierra *et al.* (1977) comentan las características ecológicas de las zonas uruguayas afectadas por la represa de Salto Grande, y proveen una lista de peces. Cordini (1977) agrega a la lista de Ringuelet (1975) las especies marinas de penetración, la carpa introducida y 21 especies primarias de agua dulce (Tabla 7.1). López (1990b) agrega una especie de *Megalancistrus*, y Sverlij *et al.* (1998) proveen una guía ilustrada en color de las especies más comunes del río Uruguay inferior y del embalse de Salto Grande.

El embalse de Salto Grande

Este embalse es un lago de 783 km² ubicado sobre el río Uruguay a 31°S y 57°05'W a 35 m s.n.m., donde la temperatura media anual es de 19°C. Su profundidad máxima es de 33 m y la media de 6.4 m. Es considerado entre oligotrófico y mesotrófico, pero su contenido de fósforo es alto para estas categorías (Calcagno *et al.*, 1995; Quirós & Cuch, 1982). Muestreos realizados entre 1990 y 1995 (Delfino *et al.*, 1997) mostraron que hay 64 especies de peces en el embalse (Tabla 20.1).

Usando como unidad de esfuerzo los kilogramos capturados por noche por una batería de redes de 900 m², la abundancia de peces en el embalse de Salto Grande entre 1981 y 1984, durante el verano, varió entre 18 y 42 kg.

La abundancia de la mayoría de las especies migratorias disminuyó después del cierre del embalse, pero algunas, como el sábalo, se adaptaron. La captura del patí aumentó hacia 1984, y la boga *Leporinus obtusidens* y el dorado *Salminus brasiliensis* aumentaron durante 1990. Durante los primeros años después del llenado del embalse, las CPUE de sábalos estuvieron alrededor de 8-10 kg y las de loricáridos de 2-6 kg. Estos valores se atribuyen a la cantidad de materia orgánica presente en las zonas inundadas. En 1983 y 1984 las capturas fueron menores, pero aumentaron a partir de 1990, probablemente debido al aumento de superficie y de sedimentación en el embalse. A este proceso se debería también el aumento en la abundancia de especies relacionadas con el bentos, como el bagre trompudo *Iheringichthys westermanni* y la corvina *Pachyurus bonariensis*.

Delfino *et al.* (1997) sugieren que la abundancia del sábalo se debe a que poblaciones de aguas arriba, que incluían el área del embalse en sus migraciones, y que antes no eran abundantes, han reemplazado a las que fueron bloqueadas en sus desplazamientos. La aparición de *Prochilodus scrofa* correspondería también a esta situación. En cambio *Sorubim lima, Oxydoras kneri y Psudoplatystoma coruscans* prácticamente desaparecieron.

Una población de *Lycengraulis grossidens*, que normalmente es una especie migradora, está confinada en Salto Grande, donde su abundancia aumentó mucho después del cierre de la represa (Sverlij *et al.*, 1998).

La abundancia del porteño, *Parapimelodus valenciennesi*, planctófago y de aguas libres, aumentó con el desarrollo del hábitat pelágico provisto por el embalse (Geracitano & Sverlij, 1995). En cambio, la tararira parece afectada por la influencia de los cambios de nivel del agua sobre

Tabla 20.1. Peces del embalse de Salto Grande. Modificado de Delfino *et al.* (1997) y López *et al.* (1986).

Especies	Adultos	Juveniles
Lycengraulis grossidens	X	X
Salminus maxillosus	X	X
Diapoma terofali	X	X
Pseudocorynopoma doriai	X	X
Cyphocharax platanus	X	X
Steindachnerina brevipinna	X	X
Steindachnerina biornata	X	X
Schizodon fasciatum	X	X
Leporinus obtusidens	X	X
Schizodon platae	X	X
Parodon affinis	X	X
Hoplias malabaricus	X	X
Serrasalmus spilopleura	X	X
Eigenmannia virescens	X	X
Iheringichthys westermanni	X	X
Pimelodus maculatus	X	X
Rhinelepis aspera	X	X
Hypostomus commersoni	X	X
Odontesthes perugiai	X	X
Pachyurus bonaerensis	X	X
Catathyridium jenynsi	X	X
Charax stenopterus	X	
Cyrtocharax squamosus	X	
Raphiodon vulpinus	X	
Acestrorhynchus altus	X	
Oligosarcus hepsetus	X	
Prochilodus lineatus	X	
Prochilodus scrofa	X	
Pygocentrus nattereri	X	
Gymnotus carapo	X	
Ageneiosus brevifilis	X	
Ageneiosus valenciennesi	X	
Pterodoras granulosus	X	
Rhinodoras dorbignyi	X	
Parapimelodus valenciennesi	X	
Luciopimelodus pati	X	
Megalonema platanum	X	
Pseudoplatystoma coruscans	X	
Sorubim lima	X	
Rhamdia cf. *quelen*	X	
Steindachneridion inscripta	X	
Megalancistrus aculeatus	X	
Cyphocharax voga		X
Serrapinus piaba		X
Astyanax fasciatus		X
Astyanax abramis		X
Astyanax bimaculatus		X
Astyanax eigenmanniorum		X
Bryconamericus stramineus		X
Holoshestes pequira		X
Corydoras paleatus		X
Cichlasoma cf. *dimerus*		X
Apistogramma commbrae		X
Crenicichla acutirostris		X
Crenicichla lepidota		X
Gymnogeophagus balzani		X
Gymnogeophagus gymnogenys		X

sus nidos. La Tabla 20.2 muestra los peces más abundantes del embalse de Salto Grande ordenados por tipos ecológicos.

Peces de tributarios del río Uruguay

Fernández Santos *et al.* (1982) proveen información sobre los peces del parque nacional El Palmar, obtenida en 1974 y 1979. Los muestreos se hicieron en afluentes de los arroyos Los Loros y El Palmar, que desembocan directamente en el río Uruguay, y en el arroyo Capilla. Se pescó en charcas de poca profundidad y en diversos sectores de los arroyos. La vegetación predominante estaba compuesta por especies de *Schoenoplectus, Myriophyllum* y *Ceratophyllum*, y era poco abundante. En la mayoría de los casos, el fondo de los arroyos era de arena con piedras, y a veces algo de limo. Los lugares con mayores capturas fueron los arroyos, a unos 1600 m aguas arriba de las desembocaduras. Se obtuvieron 33 especies, de las que 16 eran caraciformes, 10 siluriformes, 3 cíclidos, 2 cyprinodontiformes y 2 gymnotiformes (Tabla 20.3). En general se trata de peces pequeños, o de formas juveniles de especies mayores.

López *et al.* (1984a) relevaron doce arroyos y el río Gualeguaychú, afluentes del Uruguay ubicados entre Salto y Gualeguaychú. Colectaron en total 58 especies, de las que *Megalodoras laevigatulus, Schizodon platae, Auchenipterus osteomystax* (como *A. nuchalis*) y *Odontostilbe pequira* fueron nuevas citas para el río.

Para los arroyos fueron novedades *Diapoma terofali, Hyphessobrycon luetkeni, H. meridionalis, Aphyocharax rubropinnis* y *Bunocephalus iheringi*.

La mayor parte de la fauna de estos arroyos se encuentra también en el río Uruguay. Se trata de cursos en los que el agua alcanza una temperatura relativamente alta, entre 24 y 30°C en invierno. El espejo de agua del arroyo Concepción estaba cubierto por las hidrófitas *Ludwigia* cf. *peploides* y *Myriophyllum aquaticum*, y el del arroyo La Capilla por *Nymphoides indica, Ceratophyllum demersum, M. aquaticum* y *Polygonum hydropiperoides*.

El agua de los arroyos tuvo un pH entre 6,63 y 7,58, y valores de residuo sólido entre 47 y 237 mg l^{-1}. La conductividad, con un promedio de 148 µS cm^{-1} y un rango de 44 a 284 µS cm^{-1}, es bastante más elevada que la de diversos tramos del Paraná y el Uruguay y aun que el Paraguay; concomitantemente el contenido global de aniones y cationes es también mayor. Los bicarbonatos son dominantes con valores de 19,5 a 171,6 mg l^{-1}; los sulfatos siguen en importancia aunque con valores que no superan los 5 mg l^{-1}, siendo siempre más abundantes que los cloruros. Los carbonatos, de acuerdo con el pH mencionado, están ausentes, como ocurre en el Alto Paraná y el Paraná medio (Bonetto, 1976; Bonetto & Lancelle, 1981).

Tabla 20.2. Tipos ecológicos de los peces más abundantes en el embalse de Salto Grande. Según Delfino *et al.* (1997).

Especies iliófagas y detritívoras
Prochilodus lineatus
Prochilodus scrofa
Loricaridae y Ancistridae (viejas)
Curimatinos (sabalitos)
Especies pelágicas
Parapimelodus valenciennesi
Lycengraulis grossidens
Parauchenipterus galeatus
Parauchenipterus nuchalis
Especies bentófagas
Pachyurus bonariensis
Iheringichthys westermanni
Especies depredadoras de pequeño tamaño
Cyrtocharax squamosus
Oligosarcus hepsetus
Acestrorynchus altus
Astyanax spp.
Serrasalmus spp.
Especies migratorias
Salminus brasiliensis
Raphiodon vulpinus
Leporinus obtusidens

El total de cationes es elevado, con el calcio en general más abundante, en particular con un tenor de 30,7 mg l^{-1} en el arroyo El Pelado, que tiene también el máximo de magnesio (10,1 mg l^{-1}). La relación Mg/Ca en miliequivalentes varió de 0,38 a 0,48. El sodio tiene valores entre 3,3 y 28,7 mg l^{-1}, que en algunos casos son superiores a los del Paraná medio. Las cantidades de potasio son menores, variando entre 3,2 y 4,3 mg l^{-1}. La relación Ca+Mg/Na+K, varió entre 1,08 y 2,36.

El agua era de blanda a moderadamente dura, con contenidos de CO_3Ca entre 27 y 118 mg l^{-1}, valores algo superiores a los del Paraná medio.

Los arroyos albergan una fauna bastante definida de peces relativamente pequeños (Tabla 20.3). Hay varias especies de mojarras (Characidae, Tetragonopterinae), que nadan en aguas superficiales, y que a menudo están asociadas a la vegetación (III 10). Otras especies, como las de

Tabla 20.3. Peces de arroyos afluentes del río Uruguay en el Parque Nacional El Palmar y en la zona de Salto Grande y del río Gualeguaychú. Según datos de Fernández Santos *el al.* (1982) y López *et al.* (1984a).

Especies	El Palmar	Salto Grande y Gualeguaychú
Cheirodon interruptus	X	X
Holoshestes pequira	X	X
Hyphessobrycon meridionalis	X	X
Astyanax fasciatus	X	X
Charax stenopterus	X	X
Pseudocorynopoma doriai	X	X
Oligosarcus jenynsi	X	X
Characidium cf. *fasciatum*	X	X
Cyphocharax voga	X	X
Hoplias malabaricus	X	X
Heptapterus mustelinus	X	X
Homodiaetus anisitsi	X	X
Cnesterodon decemmaculatus	X	X
Phalloceros caudimaculatus	X	X
Bryconamericus stramineus	X	
Astyanax eigenmanniorum	X	
Astyanax scabripinnis	X	
Apareiodon affinis	X	
Characidium rachowi	X	
Curimata nitens	X	
Gymnotus carapo	X	
Hypopomus brevirostris	X	
Microglanis cottoides	X	
Homodiaetus vazferreirae	X	
Disichthys doriai	X	
Corydoras aurofrenatus	X	
Microlepidogaster maculipinnis	X	
Loricaria sp.	X	
Ancistrus cirrhosus	X	
Hypostomus sp.	X	
Cichlasoma facetum	X	
Gymnogeophagus australis	X	
Gymnogeophagus gymnogenys	X	
Bryconamericus iheringi		X
Hyphessobrycon anisitsi		X
Hyphessobrycon luetkeni		X
Aphyocharax rubropinnis		X
Diapoma terofali		X
Acestrorhynchus altus		X
Leporinus striatus		X
Serrasalmus spilopleura		X
Austrolebias bellotti		X
Disichthys coracoideus		X
Disichthys iheringi		X
Parapimelodus valenciennesi		X
Pimelodella laticeps		X
Pimelodus clarias		X
Pimelodus labrosus		X
Sorubim lima		X
Corydoras		X
Catathyridium sp		X

Characidium y bagres de pequeña talla como *Parapimelodus valenciennesi* y *Pimelodella laticeps,* están más o menos ligadas al fondo. Los Cyprinodontiformes no fueron muy abundantes. No se hallaron en estos arroyos grandes nadadores de aguas abiertas, como las especies de los géneros *Salminus, Lycengraulis* o *Raphiodon*. El luciopimelodino *Pinirampus argentinus* ha sido citado del arroyo Brazo Chico, a 10 km de la desembocadura en el Uruguay (Protogino, 1992). *Macropsobrycon uruguayanae*, citada para la Argentina como limítrofe por Ringuelet *et al.* (1967a), habita también el río Ñancay, afluente del Uruguay en Entre Ríos (López *et al.*, 1984b).

21. PECES DE MISIONES

El extremo nordeste de la Argentina es un territorio de 30.719 km^2 que corresponde a la provincia de Misiones. Su límite noroccidental es el Alto Paraná, el Norte el río Iguazú y el oriental y suroriental los ríos San Antonio, Pepirí Guazú y Uruguay. A cada curso, excepto el Iguazú, corresponde una serie de numerosos ríos y arroyos tributarios que corren en forma paralela. En la parte de la frontera oriental entre San Antonio y Bernardo de Irigoyen no hay cursos de agua. [En 1961 Roig & Cei hicieron una revisión de las relaciones biogeográficas entre Misiones y el sistema de la Serra Geral, en la que resumen varios aspectos de la historia natural de Misiones].

Hay una clara divisoria de aguas definida por la Sierra de Misiones. Unos 270 ríos desembocan en el Paraná y el Itaembé, 120 en el Iguazú y el San Antonio, y unos 400 en el Pepirí-Guazú – Uruguay (Chebez, 1996).

Los arroyos o ríos más importantes de la cuenca del Uruguay en Misiones, de Norte a Sur, son el Yabotí Miní, el Yabotí Guazú, el Soberbio, el Chafariz, el Saltito, el Alegre, el Acaraguá y el Itacuararé. El Chimiray forma la frontera sudoriental con Corrientes. Los afluentes más importantes del Paraná en Misiones son, de Norte a Sur, el Urugua-í (ahora interrumpido por un embalse), el Aguaray Guazú, el Piray Miní, el Piray Guazú, el Garuhapé, el Cuñapirú, el Yabebirí y el Pindapoy. El Itaembé forma la frontera sudoccidental con Corrientes.

El sector del Paraná que corre a lo largo de la provincia de Misiones, y que corresponde a la sección argentina del Alto Paraná, puede dividirse en dos secciones con distintas características ambientales y faunísticas. En la que abarca desde la confluencia con el Iguazú hasta aproximadamente la desembocadura del arroyo Yabebirí - río de las rayas en guaraní -, el río es relativamente angosto, las costas son elevadas y con barrancas, y hay rápidos.

El Yabebirí, como el Zaiman y otros ríos de Misiones, tiene poca pendiente en su desembocadura y sus aguas son detenidas o embalsadas por el caudal del Paraná. Gran cantidad de materia orgánica particulada y restos vegetales en descomposición se acumulan en el lugar donde la corriente es mas lenta, originando una desembocadura ancha, de poca profundidad, con grandes bancos de fango. Casi no hay canto rodado, que queda depositado en algún tramo superior. Las rayas son muy abundantes sobre este fondo, en el que quizá se encuentre una rica fauna de invertebrados que les serviría de alimento. En arroyos con las mismas características en el Alto Iguazú , no hay rayas. En arroyos normales este fango es arrastrado al cauce del Paraná (Gómez, com. pers.).

A partir del Yabebirí, el ancho aumenta y hay numerosas islas, es decir, adquiere algunas de las características típicas del Paraná medio (Gómez & Chebez, 1996).

Gómez & Chebez (1996) recopilaron las referencias de peces del área, incluyendo las de los grandes ríos que limitan la provincia y las de varios cursos interiores. Considerando estos datos, y los de Azpelicueta y Braga (1985), Azpelicueta *et al.* (1985), Gómez & Somay (1985), Braga & Azpelicueta (1986), Miquelarena & Protogino (1996), Miquelarena *et al.* (1997b, 2002), Azpelicueta & García (1993/94, 2000) y Azpelicueta & Almirón (2001), un cálculo conservador indica que es probable que en los ambientes acuáticos de Misiones, incluyendo las secciones correspondientes de los ríos Paraná y Uruguay, vivan más de 219 especies de peces. Aunque algunas citas deban ser revisadas, es una considerable riqueza específica, especialmente si se considera que las investigaciones en el área han sido esporádicas y que nuevas especies aparecen con frecuencia Habría unas 254 según Gil & Chebez (2001).

En la bibliografía sobre los peces de Misiones figuran unas 40 localidades, desde pequeños arroyos a macroambientes como el curso principal del Paraná. Del Paraná entre Candelaria y Puerto Iguazú, que corresponde prácticamente a todo el sector misionero del río, se han citado unas 110 especies. Más en general, de lo que Gómez & Chébez (1996) llaman "Cuenca del Alto Paraná Misionero" se han citado 124. De los alrededores de Posadas se conocen unas 50, del arroyo Uruguaí y afluentes más de 32, de los alrededores de Nemesio Parma más de 30, y del río Iguazú y afluentes más de 20. De los alrededores de Candelaria se conocen 15, y del arroyo Yabebirí, que desemboca en el Paraná cerca de San Ignacio, 11 especies. La parte menos conocida es la oriental, sobre el río Uruguay, donde según datos preliminares hay por lo menos 80 especies (Gómez & Chebez, 1996).

Bryconamericus uporas es conocida de las cabeceras de varios arroyos de la cuenca del Uruguay en el Este de Misiones, incluyendo el Yabotíminí. Son arroyos en los que la temperatura del agua es de 24-25°C en verano, con fondo de arena y rocas, de profundidad irregular, alrededor de los 80 cm. Se han observado individuos en pozas o nadando aguas arriba en pequeños cascadas (Casciotta *et al*, 2002).

El pejerrey y la carpa han sido introducidos en pequeños embalses de la cuenca del Uruguay, y se intentó el cultivo de la trucha arco iris. En 1991 se introdujeron en el embalse Urugua-í el pacú (*Piaractus mesopotamicus*) y el chafalote o pirayaguá (*Raphiodon vulpinus*).

El río Iguazú

> Muchas personas dignas de fe y que con frecuencia han pasado por encima o por debajo de las cataratas, me aseguran igualmente que no se encuentra en la parte superior ninguna de las especies que existen en la inferior.
>
> Felix de Azara, *Viajes por la América meridional.*

El río Iguazú recorre 1300 km desde sus nacientes en la Serra do Mar en Brasil, hasta su confluencia con el Paraná. Recoge 50% de las lluvias de su cuenca, y su caudal está influido por la densidad vegetal del área. Sus crecientes tenían una periodicidad muy marcada, ocurriendo en febrero y octubre, pero ahora el flujo es controlado por varias represas brasileñas. El caudal medio es de unos 1500 $m^3 s^{-1}$.

El río Iguazú y el arroyo Urugua-í son importantes afluentes del Alto Paraná en la provincia de Misiones, y su ictiofauna, como la de la mayoría de los cuerpos y cursos de agua de la provincia, ha comenzado a ser estudiada en años recientes. Los peces del Iguazú superior, es decir arriba de las cataratas, en la sección argentina, sólo se conocen parcialmente (Nijssen & Isbrüker, 1983; Gómez & Somay, 1985a,b y 1989). Hay algunos datos sobre la distribución y ecología del pimelódido *Steindachneridion inscripta*, y del auqueniptérido *Glanidium riberoi*, estudiados en localidades del río Iguazú dentro del parque nacional Iguazú.

Steindachneridion inscripta es un pez gris uniforme, con pequeñas manchas negras. Se lo encuentra en el río Iguazú, en el río Uruguay en Itá y Machadinho en Brasil, y en el mismo río al menos desde Itaquí hasta Concordia. Con más de 66 cm de longitud (y menciones informales de hasta 1 m), es la especie de mayor tamaño del río.

Relativamente abundante, representa el 13,5% en número de ejemplares de las capturas con espinel.

Se comporta como un predador bentónico, y vive en aguas rápidas sobre fondo de arena o piedra. Moluscos del género *Pomacea* y crustáceos *Aegla* aparecen en su alimentación. Gómez & Somay (1985b), quienes proveen los datos precedentes, sugieren que podría ser migratorio.

Glanidium riberoi aparentemente tiene una distribución restringida al río Iguazú y el arroyo Urugua-í. Alcanza una talla máxima de 29 cm, y representa 34% de los ejemplares capturados con espinel. Es un predador nocturno, que frecuenta aguas someras tranquilas sobre fondo de barro (Gómez & Somay, 1985).

En arroyos afluentes del Iguazú es muy abundante otro predador, la tararira, *Hoplias malabaricus*, que no se encuentra en el Urugua-í.

El río Iguazú inferior se extiende 28 km desde la base de las cataratas hasta la confluencia con el Paraná. Desde la construcción de la represa de Itaipú sobre el Paraná, se ha observado que grandes cardúmenes de sábalos, pira-pitaes (*Brycon*), y en menor cantidad dorados, surubíes, manguruyúes y patíes, remontan el río Iguazú y se concentran al pie de las cataratas de octubre a marzo.

Según Gómez (1986), en el salto Bonetti, los 70 m de desnivel no forman un escalón simple, sino que hay una poza de 15 m de diámetro, 6 m por encima del río, desde la que el agua atraviesa un rápido de unos 50 m de longitud para alcanzar el nivel de la corriente (Fig. 21.1). Los peces remontan este rápido hasta la poza, pero en sus saltos muchos suelen caer fuera del agua, entre las piedras, donde son predados por el jote de cabeza negra *Coragyps atratus*.

En 1985 un gran cardumen quedó aislado en la poza y a principios de 1986 muchos de los peces murieron. Muchas variables ambientales pueden alcanzar niveles letales para los organismos, pero las situaciones extremas en general se deben a la combinación de dos o más factores. En este caso, las profundidades medias se redujeron en 20 a 50% de los valores mínimos de las temporadas anteriores. Con la reducción del caudal baja el contenido de oxígeno, y la temperatura del agua se acerca a la del aire, que había subido varios grados por encima de lo normal. En la zona de la poza, la temperatura del agua en enero y febrero varía entre 25°C y 31°C con una media de 28°C. Durante la mortandad, probablemente la temperatura máxima del agua llegó cerca de 38°C, que es la máxima ambiental. Datos experimentales muestran que el coma cálido del sábalo ocurre a los 35,6°C. Si bien este factor sería suficiente para explicar la mortandad de la especie más abundante, es posible que dada la restricción del ambiente, el contenido de oxígeno también haya alcanzado niveles letales (Gómez, 1986).Otro ejemplo de mortandad durante estiaje puede verse en Bonetto *et al.* (1967).

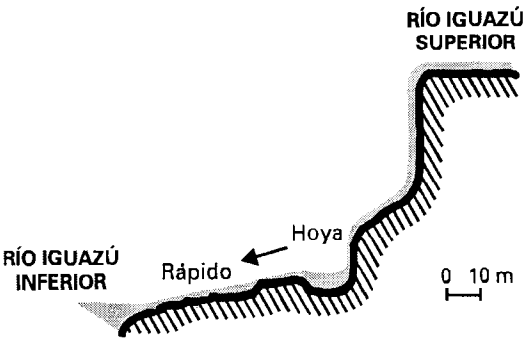


Fig. 21.1. Esquema del perfil, de Este a Oeste, del salto Bonetti de las cataratas del río Iguazú. En la poza se produjeron mortandades por acción del calor. La flecha indica la dirección de la corriente. Modificado de Gómez (1986).

El arroyo Urugua-í

El arroyo Urugua-í está situado a 25°52´S y 54°33'O, en el departamento Iguazú en Misiones. Nace a unos 700 m s.n.m. cerca de Bernardo de Irigoyen, en la Sierra de Misiones, atraviesa la provincia de Este a Oeste, y formaba, a pocos kilómetros de su desembocadura en el Paraná, un salto de 28 m de altura, anulado por la construcción de una represa en 1989. La corriente es moderada, con un flujo de hasta 5 m s^{-1}. Su cuenca de drenaje tiene una superficie de 2556 km^2. Como el Iguazú, el arroyo atraviesa una zona subtropical sin estación seca, con una temperatura media mensual entre 13,5 y 23,5°C, con lluvias promedio entre 1900 y 2000 mm anuales. El fondo del arroyo es de fango, arena, arena con grava o rocoso.

Para el Urugua-í, por encima del salto, se conocen 22 especies de peces de 8 familias y 15 géneros (Gómez *et al.*, 1990; Miquelarena *et al.*, 1997b). Según Miquelarena *et al.* (1997b), esta fauna es más similar a la del Paraná que a la de los ríos Uruguay y Iguazú.

Si bien ambos son afluentes del Paraná, la presencia de las cataratas del Iguazú (70 m) y del Urugua-í (28 m) [en el pasado] habría impedido el intercambio faunístico entre ambas cuencas a través del Paraná. Parece muy evidente que en general las cataratas han tenido un papel importante en el aislamiento de las especies, pero su formación e importancia como barreras al inter-

cambio faunístico, tanto en el pasado como en el presente, no han sido aún totalmente comprendidas (Menezes, 1988).

En este marco, la presencia en los dos ríos de *Hypostomus derbyi* y *H. myersi* se ha explicado por una conexión de las cuencas en el pasado o por crecientes extraordinarias. Estas especies son endémicas en un área de unos 2500 km² que corresponde zoogeográficamente a la provincia Alto Paraná.

Aguas arriba de las cataratas del Iguazú y de los saltos del Urugua-í, faltan algunas familias y géneros que son muy comunes en el Paraná en esta área. Según Gómez & Chebez (1996), faltan clupeidos, engráulidos, potamotrigónidos y serrasálmidos, y los géneros *Salminus* (pero ver más abajo), *Brycon, Prochilodus, Paulicea* y *Pseudoplatystoma*. Si bien es tentador atribuir a los saltos un carácter de barrera, que seguramente tienen, debe notarse que todos los géneros citados corresponden a especies de tamaño grande y migradoras. También son grandes los miembros de las familias mencionadas que hay en el área. Es decir, que aparte de la barrera de los saltos, los cursos de agua de menor volumen quizá no sean apropiados para especies grandes y muy móviles, que según ocurre en otras áreas del Paraná, entran a los ambientes relacionados con el río en sus etapas juveniles o larvales.

Se han citado de aguas arriba del salto del Urugua-í *Astyanax scabripinnis, Bryconamericus iheringi, Salminus brasiliensis, Apareiodon piracicabae, Prochilodus scrofa* y *Schizodon nasutus*, y especies indeterminadas de los géneros *Bryconamericus, Oligosarcus* y *Laemolyta* (Miquelarena & Protogino, 1994) y *Oligosarcus menezesi* (Miquelarena & Protogino, 1996). Los cíclidos *"Cichlasoma" tembe* (Casciotta *et al.*, 1995) y *Gymnogeophagus che* (Casciotta *et al.*, 2000) son hasta el momento endémicos del Urugua-í.

En el Urugua-í, *«Cichlasoma» tembe*, de unos 11 a 15 cm cuando adulto, vive en zonas de corriente lenta, entre medio y un metro de profundidad, sobre fondos rocosos o arenosos. Los juveniles se encuentran en aguas más someras, con fondo de arena y macrófitas. En primavera se observaron parejas en reproducción, sobre fondos de grava o roca (Casciotta *et al.*, 1995).

Bryconamericus mennii vive en este río, y también en el arroyo Cuñá-Pirú, otro tributario del Paraná. En este arroyo la temperatura en verano es de 19,3 a 33,4°C, y la química del agua es semejante a la del Paraná superior. Está habitado por 25 especies de peces, de las que *Gymnotus carapo* y *Eigenmannia trilineata* son explotados comercialmente (Miquelarena *et al.*, 2002).

PARTE IV

Las lagunas y ríos de la Pampasia

> The plain here looked like that around Buenos Ayres; the turf being short and bright green, with beds of clover and thistles, and with bizcacha holes. I was very much struck with the marked change in the aspect of the country after having crossed the Salado.
>
> Charles Darwin, *The voyage of the Beagle.*

> ...en la pampa, los únicos que escriben son los viajeros ingleses.
>
> Ricardo Piglia, *Ficción y política en la literatura argentina.*

Pampa significa "llanura sin árboles" o "campo raso", en quechua. El nombre "Pampasia" y el adjetivo correspondiente "pampásico" [preferido a "pampeano"], son términos ampliamente utilizados en la literatura biológica argentina. "Pampasia" es un galicismo promocionado por Frenguelli (1941) y Ringuelet (siempre), y proviene de Moussy (1860-64).

22. LAS LAGUNAS DE LA PAMPASIA

Las lagunas bonaerenses, por su carácter de ambiente dominante en un área muy cercana a grandes núcleos de población (Fig. 22.1), constituyeron a partir de 1960 un objetivo de interés para muchos investigadores. En ellas se realizaron numerosos trabajos, tanto en limnología general (Ringuelet, 1962a, 1972, 1968a; Ringuelet *et al.*, 1967b), como en la sistemática y la biología de grupos diversos. En cuanto a los peces, se estudió con detalle la morfología, biología pesquera, ciclo sexual, metabolismo y alimentación del pejerrey; se hicieron evaluaciones de la abundancia, estimaciones de metabolismo, y trabajos en sistemática y morfología de muchas especies (López *et al.*, 1981, 1982, 1987b, 1989, 1994; Ponte Gómez *et al.*, 1984).

Las lagunas, que constituyen uno de los rasgos más típicos de la pampa húmeda de la provincia de Buenos Aires (Ringuelet, 1962a,b, 1972), son ambientes leníticos que equivalen, porque carecen de estratificación térmica persistente, a los lagos de tercer orden de los limnólogos europeos y norteamericanos. Tienen un perfil en forma de salsera, un sedimento propio que difiere del suelo emergido que las rodea, y no hay una diferenciación entre una zona litoral y otra profunda, o la diferencia es sólo cuantitativa.

Por su dinámica trófica pueden ser saprotróficas, si la sucesión termina en pantano, o halitróficas si por salinización progresiva termina en un cuerpo salado.

El plancton es un eulimnoplancton, pero hay frecuentes elementos adventicios.

La cuenca de las lagunas bonaerenses es playa, en forma de cubeta regular, con una profundidad, en general, no mayor de 4 metros, y casi siempre bastante menor. El aporte de agua que reciben es irregular, y sufren amplias variaciones del volumen retenido. El sedimento es limoso, con poca arcilla, con arena silícea fina, de partículas más gruesas que el loess, y con abundante materia orgánica (Ringuelet, 1962a, 1972).

Presentan una hidrofitia abundante, con predominio de plantas sumergidas de los géneros *Potamogeton*, *Ceratophyllum* y *Myriophyllum*, o emergidas, como *Schoenoplectus californicus*.

La cantidad de información, de diversa calidad, obtenida sobre estos ambientes es enorme. Sin embargo, las primeras síntesis (Ringuelet, 1962a, 1972), se realizaron a mitad del período de investigación, y salvo en aspectos particulares, no ha habido intentos posteriores de evaluación o generalización de los conocimientos disponibles (Gómez & Toresani, 1998; Almirón *et al.*, 1992; López *et al.*, 2001).

En los últimos 20 años se han producido en estos cuerpos de agua fenómenos biológicos evidentes. Aumentó la contaminación (Freyre, 1973 y fuentes informales), en Chascomús desapareció la pesquería del pejerrey, aumentó el número de especies de peces, y se observaron morfotipos anómalos (López, 1989) de *Hypostomus commersoni*. La cantidad de pejerrey ha aumentado en otras, y la carpa ha invadido muchos de estos ambientes (IV 31).

Los orígenes de las lagunas pampásicas son muy diversos, pero no se manifiestan en las condiciones actuales del cuerpo de agua. Distintos procesos dan origen a lagunas muy semejantes, y un mismo proceso a lagunas diferentes. Por esto, Ringuelet (1962a,c) considera que aunque deba

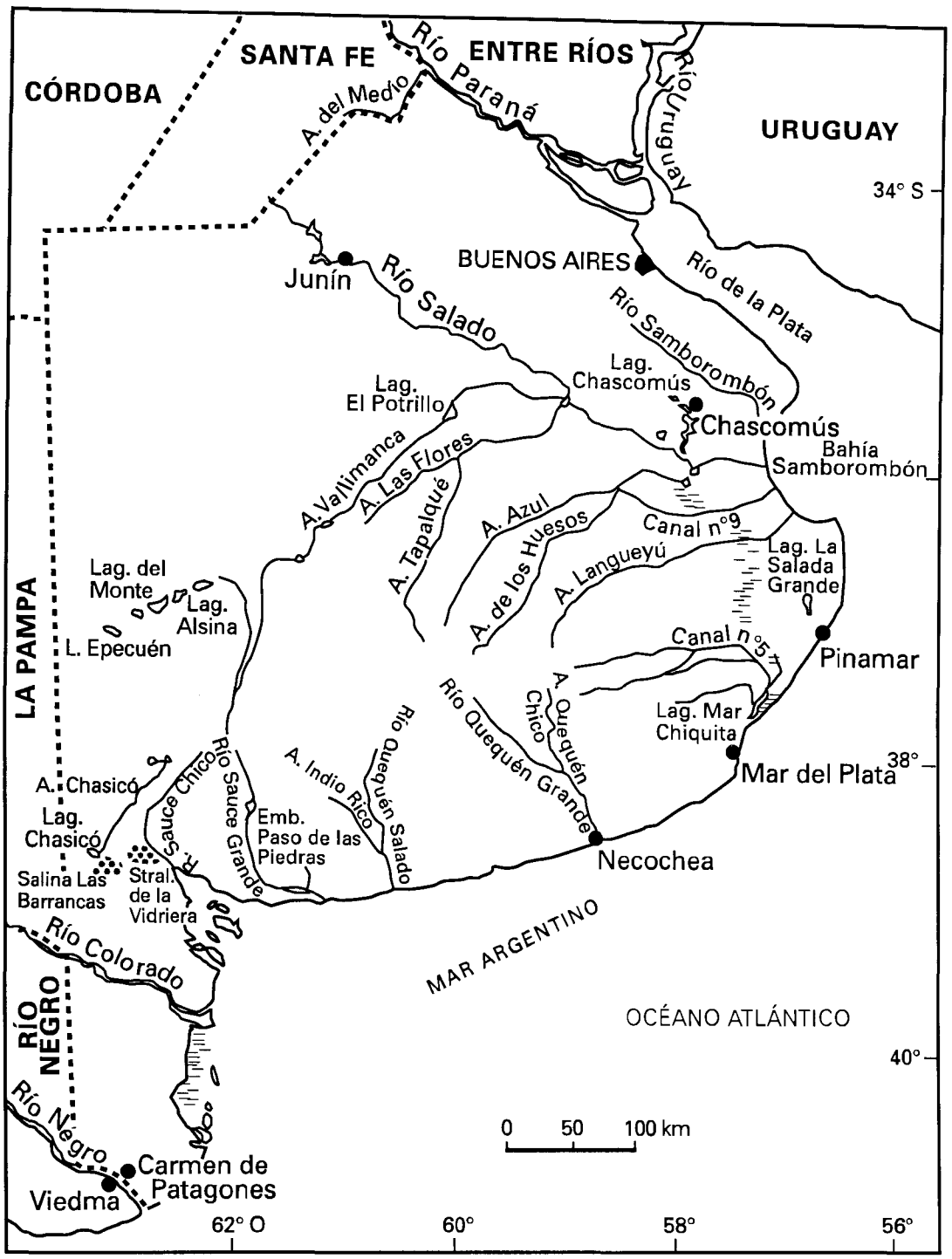


Fig. 22.1. Algunas lagunas y cursos de agua importantes de la provincia de Buenos Aires

ser conocido, el origen no debería influir demasiado en la sistematización de estos ambientes. Muchas de las lagunas pampeanas se han formado en cauces preexistentes, es decir, son lagunas de "thalweg", pero las hay de origen tectónico, por erosión eólica y otros procesos. "Por otra parte, las lagunas pampásicas no responden al clásico esquema sucesional: lago – estanque (= laguna) – pantano. En efecto, no conocemos ningún caso comprobado de que una laguna pampásica haya

tenido un lago predecesor" (Ringuelet, 1968a). En la limnología regional en el sentido de Naumann, se insistía mucho en la dependencia geográfica. Ringuelet (1962a, 1968a) discutió la tipología de las lagunas en ese sentido, afirmando que "en la llanura chaco - pampeana no existen regiones limnológicas. A lo más existirán algunas regiones con características uniformes, hasta acusadas, pero al lado de ellas o dentro de ellas, se presentarán cuerpos de agua enteramente disímiles".

Información geográfica sobre las lagunas bonaerenses puede verse en Toresani *et al.* (1994) y sobre su valor como humedales en Gómez & Toresani (1998). Un cálculo conservador, que no incluye lagunas con una longitud máxima menor de 500 m ni áreas inundadas, estima que la provincia de Buenos Aires tiene lagunas permanentes con una superficie de 160.000 ha, y unas 180.000 ha de lagunas transitorias. En conjunto constituyen 1,15% de la superficie de la provincia, que es de 307.571 km² (Gómez, com. pers.).

Características ambientales

> En definitiva, es posible que allá en el Oriente al que se refieren Plinio y los otros graves autores, las cosas pasaran así como ellos dicen, pero aquí en Cubagua y Terarequi las cosas son distintas.
>
> Gonzalo Fernández de Oviedo, *Historia general y natural de las Indias*

En el conjunto de investigaciones realizadas en las lagunas pampásicas, tienen un particular carácter pionero las realizadas por Ringuelet y colaboradores sobre las características químicas del agua. En 1962a Ringuelet llamó la atención sobre el hecho de que la relación Mg/Ca en estos ambientes difiere mucho del valor clásico conocido para ambientes de agua dulce (alrededor de 0,23), y dio para 41 lagunas valores de 0,26 a 16,50.

Tomando en cuenta una considerable cantidad de datos, las lagunas pampásicas, de acuerdo al residuo sólido, son en su mayoría oligohalinas, con algunas mesohalinas y en algunos casos hiperhalinas (Ringuelet *et al.*, 1967b). Aplicando algunas modificaciones al sistema de Venecia, se pueden distinguir dos grandes categorías de lagunas basadas en la salinidad. La primera, con un residuo sólido entre 5 y 18 g por mil corresponde a los ambientes mesohalinos; la segunda, con un residuo sólido entre menor que 1 g por mil y 3 a 5 g por mil, a los oligohalinos. En la primera Ringuelet *et al.* (1967b) incluyeron solamente a Cochicó. Dividieron la categoría oligohalina en cuatro subcategorías. Este sistema puede mejorarse tomando en cuenta las fluctuaciones de la composición iónica durante el año. Para esto los autores mencionados usaron el sistema de Aguesse (1957) con algunas modificaciones. Así reconocen cinco categorías de acuerdo a la salinidad media durante el año:

- Agua hipohalina. Residuo sólido no mayor de 0,5 g l^{-1}.
- Agua oligohalina. Residuo sólido entre 0,5 y 5 g l^{-1}.
- Agua mesohalina. Residuo sólido entre 5 y 16 g l^{-1}.
- Agua polihalina. Residuo sólido entre 16 y 40 g l^{-1}
- Agua hiperhalina. Residuo sólido mayor de 40 g l^{-1}.

Si la amplitud de variación anual es tal que los valores permanecen en la misma categoría se califica al agua de oligopoiquilohalina. Si la amplitud de variación anual incluye valores menores que el mínimo de la categoría se la califica de mesopoiquilohalina menos (-). Si la amplitud de variación anual incluye valores mayores que el máximo de la categoría se la califica de mesopoiquilohalina más (+). Si ambos limites son excedidos por la amplitud anual se la califica como mesopoiquilohalina ±.

Así, las lagunas pampásicas fueron agrupadas en 1967, de acuerdo a su salinidad media y a sus variaciones, como sigue.

I. Lagunas oligohalinas

A- Oligohalinas oligopoiquilohalinas
Adela, El Burro, Las Averías, Barrancas, La Limpia, Vitel, Chis-Chis, La Salada, El Carpincho, La Viuda, San Jorge, La Segunda, Tablillas y Lobos.

B- Oligohalinas mesopoiquilohalinas -
Las Perdices, Monte, Santa María, Yalca.

C- Oligohalinas mesopoiquilohalinas +
Las Flores Grande, Gómez, Mar Chiquita de Junín.

II. Lagunas mesohalinas

A- Mesohalinas oligopoiquilohalinas
Cochicó

III. Lagunas polihalinas

Quizá la Salada de Pedro Luro en años desfavorables.

IV. Lagunas hiperhalinas

Laguna Guaminí o del Monte.

Tomando en cuenta la abundancia relativa de los diferentes iones, las lagunas pampásicas tienen algunas características generales y comunes que se indican a continuación.

Todas ellas tienen un elevado tenor de Na^+, así como de haluros solubles y de bicarbonatos, de modo que son bicarbonatadas sódicas cloruradas o cloruradas sódicas bicarbonatadas.

El Mg^{++} y el $SO_4^=$ varía mucho. La relación Mg/Ca, debido a las variaciones del Mg^{++} es, como

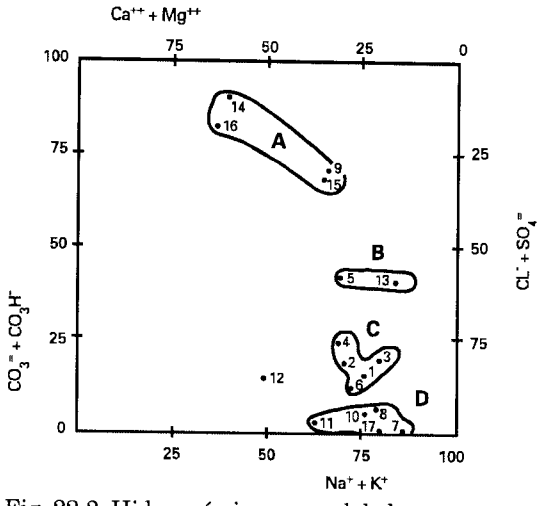


Fig. 22.2. Hidroquímica general de lagunas y pozos de agua del Sureste de la provincia de Buenos Aires según el método de Tolstikhin. En por ciento de miliequivalentes. Grupo A: aguas bicarbonatadas, oligocloruradas a cloruradas, hemimagnésicas a cálcicas. Grupo B: aguas cloruradas sódicas hemibicarbonatadas. Grupo C: aguas cloruradas sódicas oligobicarbonatadas. Grupo D: aguas cloruradas sódicas oligosulfatadas. 1: laguna Salada Grande, 2: laguna Salada Chica, 3: laguna Las Chilcas, 4: laguna La Limpia, 5: laguna la Barrancosa, 6: laguna La Larga, 7: laguna El Carbón, 8: laguna El Tigre, 9 a 16: pozos o molinos del área, 17: agua de mar de Pinamar. Modificado de Dangavs (1988).

se señaló más arriba, muy variable, con valores extremos de 0,01 a 3,78 [este máximo, que dan Ringuelet *et al.* (1967b), es bastante inferior al citado más arriba]. La relación Mg+Ca/Na+K varía entre 0,01 y 0,18, pero es bastante constante en cada laguna. El tenor de materia orgánica rara vez es mayor de 20 ppm, y los valores máximos se observan en invierno.

La Figura 22.2 muestra las proporciones de iones en lagunas y pozos de agua del Sureste de la provincia de Buenos Aires y en el agua de mar (Dangavs, 1988).

Ictiofauna

Puede verse como un indicio del carácter dinámico de la naturaleza, que aun en una región bien conocida como la pampásica, de poco relieve y con un clima relativamente calmo, la fauna de las lagunas muestre, en breves períodos históricos, cambios fácilmente perceptibles en su composición faunística. En muchos casos, la distribución geográfica de los peces no respeta los límites de las cuencas del presente y constituye una evidencia de los procesos históricos.

Arámburu & Menni (1966) citaron 23 especies que eran comunes en las lagunas bonaerenses. En 1969, Arámburu *et al.* comentan el hallazgo por primera vez, el año anterior, de varias especies en las Encadenadas de Chascomús. Primero aparecieron el dientudo paraguayo *Acestrorhynchus pantaneiro* y la piraña *Serrasalmus spilopleura* en la laguna Chis-Chis. Una piraña y la boga lisa *Schizodon platae* aparecieron después en Chascomús. Arámburu *et al.* (1969), siguiendo ideas de Ringuelet, consideraron que la vía de poblamiento fue el río Salado, y la serie de lagunas que incluye Tablillas, Barrancas, Chis-Chis, Adela y Chascomús, con la circunstancia concurrente de grandes inundaciones. Años antes, un gran cardumen de sábalos había entrado a Chascomús, pero sus integrantes no se reprodujeron. También mencionan la probable presencia de *Hypostomus commersoni*.

Iwaszkiw & Sendra (1981) agregaron *Gymnogeophagus australis* y *Hypostomus commersoni*. López *et al.* (1984b) citan *Gymnotus carapo*. Iriart & López (1989) citan *Trachelyopterus striatulus, Callichthys callichthys* y *Otocinclus flexilis*, y confirman la presencia de *Pimelodus maculatus*. De la laguna San Lorenzo, 55 km al Sur de Chascomús, cercana al río Salado, mencionan la piraña *Serrasalmus spilopleura*, y de la laguna Barrancas, situada entre las dos mencionadas, *Ageneiosus valenciennesi* y *Brevoortia pectinata*. Si bien es común en el Río de la Plata, *B. pectinata* (o *B. aurea*) es una especie anfibiótica de estirpe marina.

Al presente se han citado de Chascomús 37 especies (6 ocasionales), que es el mismo número que se da para el conjunto de la cuenca del Salado. Lagunas más meridionales tienen menos, como Alsina (16 especies), Cochicó (14 especies) (López, *et al.*, 2001) o 10 como la Salada Grande.

Se considera que cambios cualitativos de las taxocenosis, como son los indicados por estos hallazgos, son paralelos a cuadros de eutroficación (Iriart & López, 1989). La misma opinión dieron Barla & Iriart (1987) sobre el hallazgo de *Cyprinus carpio* en la laguna de Chascomús, donde apareció por primera vez en febrero de 1986 después de un período de inundaciones.

En 1992 Almirón *et al.* publicaron una lista de los peces de la provincia de Buenos Aires, de la que se citan en la Tabla 22.1 los de aguas interiores. La diversidad (índice de Simpson) en 23 lagunas de más de 5 km^2 está entre 0.00 y 0.74 con una media de 0.49, es decir que es baja (Baigún & Anderson, 1993). Varias especies de *Austrolebias* (antes en *Cynolebias*) habitan en la Pampasia, pero no realmente en las lagunas sino en charcas

Tabla 22.1. Peces de las lagunas de la provincia de Buenos Aires. Modificado de Arámburu *et al.* (1966), Arámburu *et al.* (1969) y Almirón *et al.* (1992). El * indica las presencias ocasionales, y la + las especies halladas solamente en las charcas de Los Talas, que comunican con el Río de La Plata.

*Brevoortia pectinata**	*Odontostilbe pequira*
Platanichthys platana	*Pygocentrus nattereri*
Apareiodon affinis+	*Serrasalmus spilopleura**
Cyphocharax platanus+	*Characidium* cf. *zebra*+
Cyphocharax spilotus+	*Characidium rachowi*
Cyphocharax voga	*Otocinclus arnoldi**
*Leporinus obtusidens**	*Loricariichthys anus*
*Schizodon platae**	*Hypostomus commersoni*
Hoplias m. malabaricus	*Callichthys callichthys**
*Rhaphiodon vulpinus**	*Corydoras paleatus*
*Acestrorhynchus pantaneiro**	*Trachelyopterus striatulus**
Roeboides bonariensis	*Ageneiosus valenciennesi**
Oligosasrcus jenynsi	*Pimelodus albicans*+
Oligosarcus oligolepis	*Iheringichthys westermanni*+
*Cynopotamus argenteus**	*Parapimelodus valenciennesi*
Galeocharax humeralis	*Pimelodella gracilis*+
Astyanax abramis	*Pimelodella laticeps*
Astyanax alleni	*Rhamdia quelen*
Astyanax bimaculatus	*Gymnotus* sp.*
Astyanax eigenmanniorum	*Mugil liza*+
Astyanax taeniatus	*Odontesthes bonariensis*
Bryconamericus iheringi	*Jenynsia multidentata*
Hyphessobrycon anisitsi	*Cnesterodon decemmaculatus*
Hyphessobrycon meridionalis	*Synbranchus marmoratus*
Cheirodon galusdae (dudosa)	*Gymnogeophagus meridionalis*
Cheirodon i. interruptus	*Cichlasoma facetum*
Cheirodon leuciscus	

temporarias, de poca profundidad, fondo fangoso y aguas turbias, o en pequeños arroyos de corriente lenta. Raramente aparecen en el Río de la Plata, posiblemente después de fuertes lluvias (Ringuelet *et al.*, 1967a).

En la Tabla 22.2 se compara la composición íctica de 23 lagunas de la cuenca del río Salado de la provincia de Buenos Aires (López *et al.*, 2001). [Que se conoce bien la composición de las lagunas, pero no se dispone de una lista de las especies del río, es un pintoresquismo argentino].

La Tabla 22.2 muestra que poco más de 20 especies son comunes, y que entre ellas es notable la extensión de la distribución en el área de tres especies de aguas libres, el dientudo *Oligosarcus jenynsii*, el pejerrey *Odontesthes bonariensis* y el sabalito *Cyphocharax voga*, junto con dos ligadas al fondo, la tararira *Hoplias malabaricus* y el bagre sapo *Rhamdia quelen* (citado frecuentemente bajo el nombre *Rhamdia sapo*). Son también de distribución amplia la vieja *Loricariichthys anus* y varias mojarras. El 23% de las especies son ocasionales. En la cuenca del Salado faltan las familias Potamotrygonidae, Lepidosirenidae, Engraulidae, Gasteropelecidae, Hemiodontidae, Ariidae, Doradidae, Aspredinidae, Hypophthalmidae, Trichomycteridae, Rhamphichthyidae, Sciaenidae y Achiridae (Ringuelet, 1955a).

Podrían proponerse varias hipótesis para explicar estas ausencias, incluyendo el tamaño de algunas especies, el carácter marino de otras, la poca extensión de algunas lagunas, el carácter lenítico de estos ambientes, el descenso de la temperatura con la latitud, la falta de estabilidad ambiental, la menor productividad general del ambiente en comparación con ambientes subtropicales, y la facilidad con que las lagunas se eutrofican. La influencia de la temperatura ha sido examinada, y la de la salinidad se ha considerado importante. Según Ringuelet (1971), la temperatura "probablemente sea un factor inhibidor de mayor importancia durante el desarrollo o en el estado larval que en el período de adultez", y la composición química del agua, tiende "a una

Tabla 22.2. Peces de lagunas de la cuenca del Salado. Oc.: especies de presencia ocasional, NE: especie que se encuentra en el Noreste de la cuenca. Modificada de López et al. (2001). Continúa.

Especies	Cuenca del Salado	Chascomús	Lobos	Vitel	El Carpincho	Gómez	Alsina	La Limpia	Las Mulitas	Monte	Las Chilcas	La Tablilla
Oligosarcus jenynsii	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Rhamdia quelen	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Hoplias malabaricus	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X
Odontesthes bonariensis	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	
Corydoras paleatus	X	X	X	X	X	X	X					
Parapimelodus valenciennesi	X	X	X	X	X	X	X					
Jenynsia multidentata	X	X	X	X	X	X						
Cyphocharax voga	X	X	X	X	X	X			X	X		X
Cichlasoma facetum	X	X	X	X	X		X					
Synbranchus marmoratus	X	X	X	X								
Platanichthys platana	X	X	X	X						X		
Cnesterodon decemmaculatus	X	X	X	X			X					
Loricariichthys anus	X	X	X		X	X	X			X		
Cheirodon interruptus	X	X	X		X	X	X					
Hypostomus commersoni	X	X	X									
Bryconamericus iheringi	X	X	X		X		X					
Hyphessobrycon anisitsi	X	X	X									
Astyanax eigenmanniorum	X	X	X		X		X			X		
Pimelodella laticeps	X	X	X		X					X		
Cyprinus carpio	X	X	X			X	X			X	X	
Pseudocorynopoma doriae	X	X	X									
Astyanax fasciatus	X	X	X	X								
Austrolebias bellottii	X	X										
Austrolebias nonoiuliensis	X	X										
Megalebias elongatus	X	X										
Pellona flavipinnis	X											
Oncorrhynchus mykiss	X											
Mugil sp.	X	Oc.		Oc.								
Pimelodus maculatus	Oc-	X		X								
Acestrorhynchus pantaneiro	Oc.	X										
Callichthys callichthys	Oc.	Oc.										
Paraloricaria vetula	NE	X										
Salminus maxillosus	Oc.											
Schizodon platae	Oc.											
Pygocentrus nattereri	Oc.											
Luciopimelodus pati	Oc.											
Otocinclus flexilis		X										
Gymnogeophagus meridionalis		X										
Prochilodus lineatus	Oc.	Oc.		Oc.								
Hyphessobrycon meridionalis		Oc.										
Serrasalmus spilopleura		Oc.										
Trachelyopterus striatulus		Oc.										
Gymnotus carapo		Oc.										
Pimelodus albicans				X								
Pimelodella gracilis				X								
Brevoortia pectinata												
Galeocharax humeralis							X					
Astyanax taeniatus							X					
Cheirodon galusdae							X					
Ageneiosus valenciennesi												
Número de especies	37	37	22	18	14	11	16	4	5	10	5	4

Tabla 22.2. Fin.

Especies	Indio Muerto	Bragado	Blanca Grande	Cochicó	Monte	Navarro	del Venado	Yalca	Barrancas	San Lorenzo	La Dulce	Epecuén
Oligosarcus jenynsii	X	X	X	X	X	X	X					
Rhamdia quelen	X	X	X	X	X	X						
Hoplias malabaricus	X											
Odontesthes bonariensis		X	X	X	X		X	X			X	
Corydoras paleatus		X	X	X	X							
Parapimelodus valenciennesi												
Jenynsia multidentata		X		X	X		X					X
Cyphocharax voga	X	X	X	X	X	X	X					
Cichlasoma facetum				X				X				
Synbranchus marmoratus								X				
Platanichthys platana												
Cnesterodon decemmaculatus				X			X					
Loricariichthys anus	X	X	X	X		X		X				
Cheirodon interruptus		X	X	X			X					
Hypostomus commersoni								X				
Bryconamericus iheringi		X	X	X			X					
Hyphessobrycon anisitsi												
Astyanax eigenmanniorum			X	X	X		X					
Pimelodella laticeps												
Cyprinus carpio			X									
Pseudocorynopoma doriae												
Astyanax fasciatus												
Austrolebias bellottii												
Austrolebias nonoiuliensis												
Megalebias elongatus												
Pellona flavipinnis												
Oncorrhynchus mykiss												
Mugil sp.	X											
Pimelodus maculatus												
Acestrorhynchus pantaneiro												
Callichthys callichthys												
Paraloricaria vetula												
Salminus maxillosus												
Schizodon platae												
Pygocentrus nattereri												
Luciopimelodus pati												
Otocinclus flexilis												
Gymnogeophagus meridionalis												
Prochilodus lineatus												
Hyphessobrycon meridionalis												
Serrasalmus spilopleura										Oc.		
Trachelyopterus striatulus												
Gymnotus carapo												
Pimelodus albicans												
Pimelodella gracilis												
Brevoortia pectinata									Oc.			
Galeocharax humeralis				X								
Astyanax taeniatus												
Cheirodon galusdae				X								
Ageneiosus valenciennesi										Oc,		
Número de especies	6	9	10	14	7	4	8	5	1	2	1	1

salinización estival rítmica que puede hacerse casi permanente ...".

Como se verá en la sección sobre el arroyo El Pescado (IV 28), las especies ocasionales son típicamente riverinas, y en general de mayor talla que las lagunares.

El carácter ecotonal de la fauna lagunar

En 1962b, explicando los rasgos faunísticos de las reservas naturales de la provincia de Buenos Aires, Ringuelet comparó la presencia de 140 especies de peces en el Río de la Plata con la de 25 especies en la laguna de Chascomús y 8 especies en la laguna Alsina. Consideró que las diferencias entre los tres ambientes explicaban tanto el carácter paranense de los peces de Buenos Aires como su empobrecimiento cualitativo, y que "Las causas de la merma notoria en el número de especies de los ambientes acuáticos de la Pampasia bonaerense residen, en nuestra opinión, en las condiciones ecológicas más estrictas en comparación con las reinantes en los biotopos de la cuenca de inundación del Paraná – Plata. Por una parte, se comprueba que gran parte de los ambientes lénticos y lóticos son oligohalinos a mesohalinos, esto es, de salinidad superior a los 0,85 g l^{-1}, debido especialmente a un tenor elevado de cloruros y sulfatos. Por otra parte, los biotopos acuáticos de extensión relativamente reducida, que son prácticamente todos los existentes en la plana bonaerense, están sujetos a marcadas fluctuaciones de volumen, de temperatura, de salinidad y, en general, de una serie de factores físicos y químicos. A estos factores limitantes y en cierta medida a la falta de continuidad física de algunas cuencas hidrográficas, se debería esencialmente la gran pauperización de la fauna subtropical de Copépodos, la casi ausencia de Mutélidos y Uniónidos [moluscos] y la escasez notable de los peces paranenses". En este trabajo, hace 40 años, Ringuelet proveyó los rangos de tolerancia de nueve especies de copépodos a 6 factores químicos del agua.

El carácter ecotonal de la fauna de las lagunas de Buenos Aires, es un aspecto parcial de la naturaleza transicional del dominio Pampásico (Ringuelet, 1962a,b, 1975, 1978, 1981a). La fauna Guayano-brasileña o Brasílica, integrada principalmente por organismos tropicales y subtropicales, alcanza en la Argentina hasta Ventana, Bahía Blanca y el río Negro hacia el Sureste, y hasta las sierras subandinas y peripampásicas hacia el Oeste. Los elementos tropicales y subtropicales más típicos del dominio Subtropical, alcanzan el margen argentino del Río de la Plata, hasta los partidos de Ensenada y Berisso (Ringuelet, 1955a). El resto de la subregión Brasílica (básicamente la Pampasia), es una zona de transición y empobrecimiento faunístico, que Ringuelet describe como un gigantesco ecotono, y corresponde formalmente al dominio Pampásico. Si se consideran los mamíferos, el ecosistema que corresponde a este dominio no existía durante el Pleistoceno, y el clima actual de la Pampasia se estableció hace unos 1000 años (Tonni & Cione, 1997).

En 1845, describiendo los alrededores de Guardia del Monte, Darwin escribió el texto del epígrafe. En estas líneas Darwin reconoció el carácter ecotonal de la Pampasia, y en las siguientes analiza los cambios de las comunidades vegetales, comparándolos con los de las praderas de América del Norte, y comentando que Azara, a quien considera una "alta autoridad", ya los había observado.

Ringuelet (1978) sostiene que datos paleontológicos (Cione, 1986), históricos y biogeográficos, indican que la fauna brasílica tuvo en el pasado una extensión mayor que la actual, que hay fenómenos de retracción secular de causalidad ecológica indicados por relictos, que la situación actual es de equilibrio inestable, que los cambios tienen velocidades variables, y que hay un factor antrópico. La Figura 22.3 muestra la correlación entre la disminución del número de especies, con la temperatura, y con la distancia a la localidad de mayor riqueza faunística, según datos de las localidades mostradas en la Figura 22.4. Seguramente no es casual, que trabajos más globales, basados sobre factores ambientales muy variados, climáticos, paleoclimáticos, geomorfológicos y geoquímicos, muestren gradientes similares a los mencionados. La pampa puede considerarse como una "entidad individual o sistema ambiental complejo, al estilo de un glaciar, un suelo o un océano" (Suriano *et al.*, 1992). Aplicando un modelo geoambiental, estos autores definen "un gradiente SO a NE de las condiciones ambientales de la pampa, demostrándose una interdependencia manifiesta entra la zonalidad geográfica del clima, el desarrollo de los suelos, la distribución de la vegetación natural y las condiciones regionales de meteorización" (Fig. 22.5).

En la actualidad, la fauna subtropical ocupa el Nordeste de la Argentina hasta una línea que pasa por las sierras subandinas (Yungas, distrito Tucumano-Salteño) y peripampásicas, cruza el Sur de Santiago del Estero hasta cerca del Paraná y baja hasta la costa rioplatense al Sur de La Plata. Numerosos comentarios de viajeros y naturalistas se refieren a la presencia en la Pampasia de especies que ahora no se encuentran al Sur de esta línea. Según Ringuelet (1981a) d'Orbigny menciona el pecarí de collar (*Tayassu tajacu*) de los alrededores de Patagones, y el yaguareté

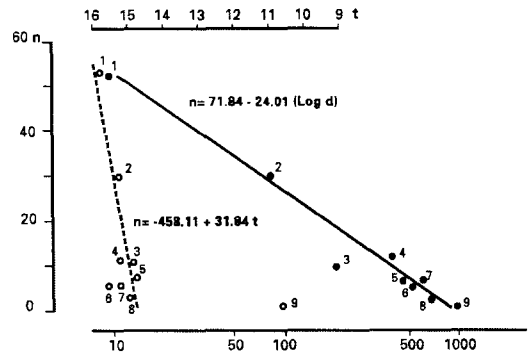


Fig. 22.3. Disminución del número de especies de peces con la disminución de la temperatura y con el aumento de la distancia a la localidad con mayor número de especies. Línea de trazos: regresión (r= 0,949, P< 0,01), entre el número de especies permanentes (**n**) y la temperatura media anual del aire (**t**), para 8 localidades de la provincia de Buenos Aires y el arroyo Valcheta que se muestran en la Fig. 22.4. Línea llena: regresión entre **n** y el logaritmo de la distancia en km (**d**) al Puerto de La Plata para las mismas localidades (r= 0,991, P < 0,01). 1 Los Talas, 2 laguna de Chascomús, 3 laguna Salada Grande, 4 lagunas Alsina y Cochicó, 5 arroyos de Sierra de la Ventana, 6 arroyo Napostá Grande, 7 arroyo Chasicó, 8 canales de drenaje del río Colorado, 9 cabeceras del arroyo Valcheta. Modificado de Menni & Gómez (1995). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

(*Panthera onca*) en el centro de la provincia de Buenos Aires; a fines del siglo XVIII llegaba al río Negro, su límite natural. En 1880 fue cazado el último de la zona de Tapalquén, en 1902 uno en el delta del Paraná, y en 1930 otro en Las Lechiguanas.

En el siglo XVIII Sánchez Labrador cuenta que en La Rioja había aguará-guazú (*Chrysocyon brachyurus*), y Félix de Azara señala la presencia de un mono sahui (*Callicebus*) en Entre Ríos en los primeros años del siglo XIX.

A favor de su hipótesis, Ringuelet considera ejemplos de distribución disyunta de numerosos grupos, incluyendo hirudíneos, copépodos y opiliones. Sobre los peces en particular, cita las mojarras del género *Cheirodon* que hacia el Sur llegan a Ventana [y hasta el río Colorado], y después reaparecen en Chile con algunas especies endémicas (*Cheirodon pisciculus*, *C. australe*). La mayor extensión de la fauna brasílica en el pasado, es al menos parte de la explicación de la presencia de la mojarra bronceada *Gymnocharacinus bergi* en la meseta de Somuncurá, en el Norte de Patagonia (VIII 64). Hay caraciformes fósiles en el Golfo de San Jorge (Cione, com. pers.).

En el presente, la fauna del dominio Pampásico presenta evidentes gradientes de diversidad específica, observados en tecamebianos, hirudíneos, oligoquetos limícolas, moluscos pelecípodos, gasterópodos, insectos acuáticos y terrestres, crustáceos entomostráceos y decápodos, peces, anfibios, aves y mamíferos. A estos ejemplos, Ringuelet (1981a) agrega una lista considerable de ejemplos botánicos. Si se considera la diversidad (Ringuelet, 1975), se evidencia que la complejidad de las comunidades, por lo menos en los peces, disminuye en los mismos gradientes, de Noreste a Suroeste [si uno acepta que los índices de diversidad reflejan la estructura de las comunidades].

Ringuelet (1978, 1981a) sostiene que esta retracción de la fauna brasílica tiene dos causales: una geológica y otra climática, que han provocado que una fauna mesoterma y mesohigrófila, de tipo brasílico o subtropical, haya cedido lugar, por lo menos en la Pampasia meridional, a otra mesoandina, propia de clima semiárido.

Como en toda área dinámica, hay una invasión o repoblamiento permanente de peces a partir del Rio de la Plata (IV 25), o de inundaciones ocasionales de magnitud suficiente como para poner en relación cauces y lagunas que no lo están normalmente. Estas invasiones, a veces repetidas, pueden fracasar, como ocurre ocasionalmente con el sábalo o con las pirañas, que no logran reproducirse en las lagunas (Ringuelet, 1968b, 1969). Eventualmente algunas especies colonizan nuevos ambientes, en contra, digamos, de la tendencia general descripta más arriba. Según Barla e Iriart (1987), la carpa entró a Chascomús a través del Salado, de acuerdo con una de las hipótesis de Ringuelet (1969), después de pasar del Río de la Plata a la Bahía de Samborombón en momentos de baja salinidad.

En las palabras de Ringuelet (1978), el ecotono "persiste globalmente un tiempo más o menos largo, pero las presencias o ausencias que lo indican varían según la fidelidad ecológica de cada cual". Este ocasional planteo en el sentido de Gleason (1926), no impedía que Ringuelet viera las comunidades como entidades muy estructuradas, y siempre consideró el factor biocenológico en su constitución.

El género de tetragonopterinos *Cheirodon*, como se mencionó, incluye especies que se distribuyen de manera disyunta en la Argentina y Chile centrales. *Cheirodon interruptus*, muy común en las lagunas pampásicas, tiene un amplio rango de tolerancia a muchos factores ambientales (Menni *et al.* 1984, 1992, 1996) que le permite ocupar ambientes "duros" en el sentido de

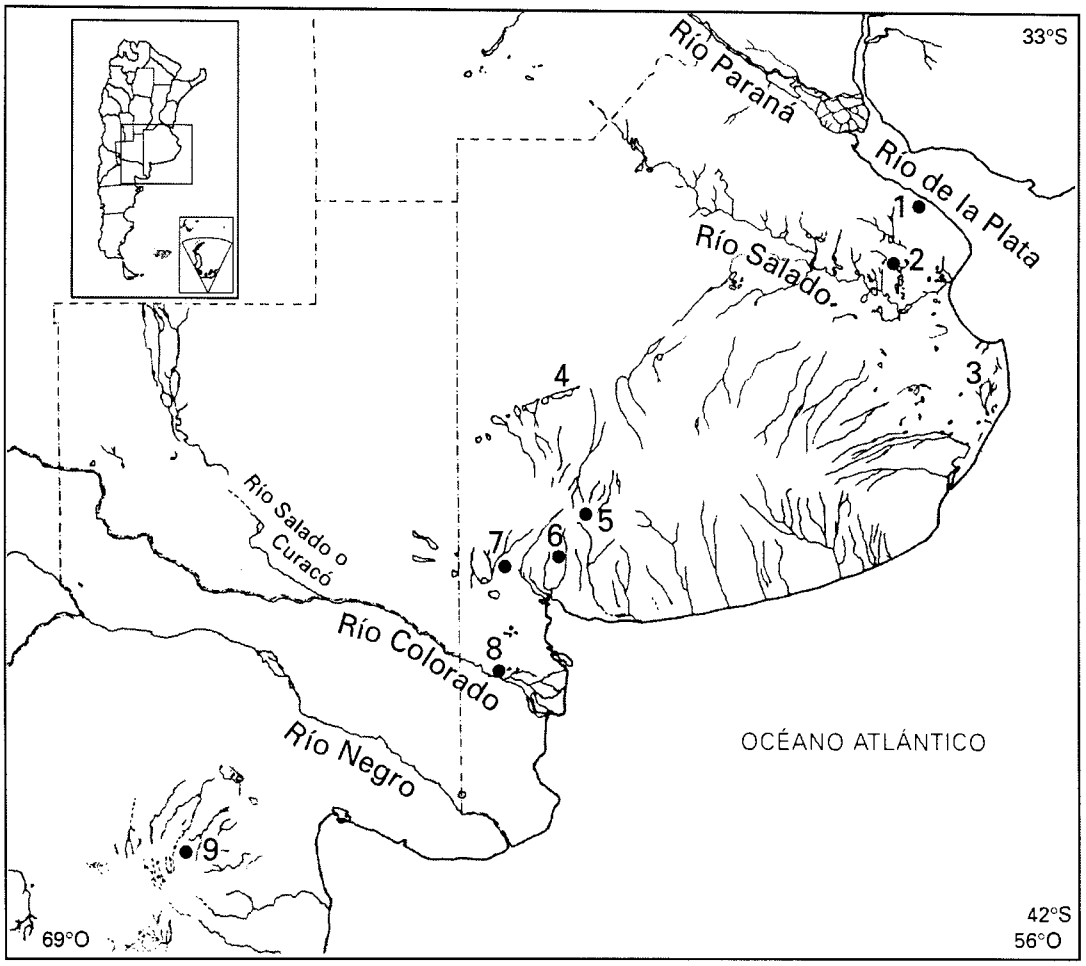


Fig. 22.4. Localidades de la Pampasia y Norte de Patagonia mencionadas en la Fig. 22.3.

Wootton (1991). Según datos de Cazzaniga (1978), esta especie habita canales artificiales de drenaje de campos en el valle inferior del río Colorado, es decir, en el borde mismo de Patagonia. Se trata de una invasión reciente, ya que los canales fueron construidos a partir de 1951. Estos ambientes, de unos 4 m de ancho y 1,5 de profundidad, tienen un fondo limoso sapropelítico y aguas oligohalinas a mesohalinas (3,9 a 12,6 g l^{-1}), cloruradas sódicas sulfatadas, con predominio de sulfatos en algunos meses, con pH de 7 a 8 durante todo el año.

Cheirodon interruptus comparte este hábitat con *Jenynsia multidentata*, y con *Percichthys trucha*, de la que el limite reconocido era el río Colorado, pero que entra así 50 km al Norte, en la provincia de Buenos Aires. De todas maneras, hay fósiles de esta especie hallados junto a representantes de géneros típicamente paranenses como *Pimelodella* y *Callichthys*, en las cercanías de Bahía Blanca (Cione & López Arbarello, 1995).

La acción humana contribuye al empobrecimiento del área de manera directa e indirecta. En los pocos kilómetros desde el delta del Paraná a La Plata, han desaparecido el ciervo de los pantanos (*Blastoceros dichotomus*), el jaguar, la vizcacha (*Lagostomus maximus*), y varios pelecípodos muteláceos. Los canales de Río Santiago, en los alrededores de La Plata, de los que había hasta citas de peces marinos (Ringuelet *et al.*, 1967a), han perdido casi todos sus peces por la intensa contaminación industrial.

23. PECES DE LAS LAGUNAS ENCADENADAS DEL OESTE

En el Suroeste de la provincia de Buenos Aires -de 36°30' a 37°30'S y de 61° a 63°30'S- hay una hilera de cinco lagunas (Alsina, Cochicó, Del Monte, del Venado y Epecuén), que forman una cuenca endorreica ocasionalmente conectada al

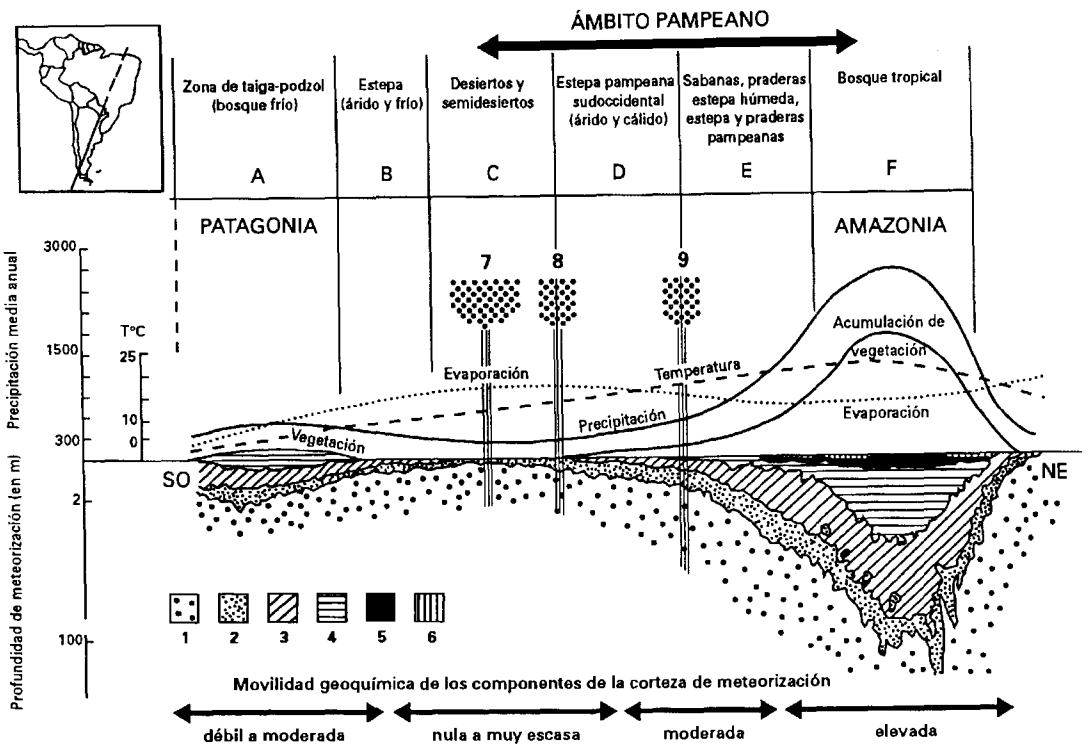


Fig. 22.5. Zonalidad geográfica de la corteza de meteorización en el sistema geoambiental pampeano. Según varias fuentes. 1 a 6: Diversos tipos de roca. 7 a 9: divisorias climáticas. Original de Suriano *et al.* (1992). Con gentil autorización de la Asociación Ciencia Hoy.

sistema del río Salado por un canal artificial. El conjunto presenta un gradiente E-O bien definido de salinidad, desde agua dulce a salina (Fig. 23.1). El área está sujeta a inundaciones periódicas de considerable magnitud, como la de 1986 cuando la ciudad de Epecuén fue cubierta por el agua. Son consideradas una "*wetland*", nombre que ha tenido aceptación en América del Sur, donde áreas que alternan fases de sequía e inundación son conocidas con diversos nombres locales.

El área inundada ha aumentado en los últimos años, con la formación de zonas que parecen propicias para el mantenimiento de cierta diversidad (H.L. López, com. pers.).

Es sabido que la fauna de estas lagunas es típicamente paranense. Ringuelet (1975) escribió que "Por lo común, las cuencas hidrográficas de la Pampasia suroriental al sur del río Salado no tienen contacto con esta cuenca imbrífera [la del Salado] ni menos aun con la cuenca del Plata o Párano-platense. No obstante la ictiofauna, aunque pauperizada, es la misma ... no debe existir una barrera permanente entre el río Salado ... y las lagunas aisladas del Sur pampásico", ya que las inundaciones permitirían un flujo génico ininterrumpido "debido a la hidrocoria y al transporte activo combinados".

En las Encadenadas del Oeste habitan 18 especies de peces (Miquelarena & López, 1995) (Tabla 23.1). El número de especies muestra un obvio gradiente NE-SO que sugiere el poblamiento a partir de la cuenca del Salado, probablemente del arroyo Vallimanca. La idea de un poblamiento dinámico y actual, contra una conformación estable de la fauna desde el pasado, es sostenida por la invasión reciente de alguna de las lagunas por la tararira, el sabalito, la vieja *Loricariichthys anus* y la carpa. Dado que la carpa es una especie exótica, es indudable que es un colonizador reciente.

El número de especies (**N**) está significativa y negativamente relacionado con la conductividad (**C**), según la ecuación

$$\ln \mathbf{N} = 2{,}7147 - 8{,}2534 \times 10^{-5} \times \mathbf{C}$$

(Gómez & Ferriz, 1998) (Fig. 23.1).

Astyanax taeniatus, Cheirodon galusdae y *Galeocharax humeralis* fueron citadas por Lüling

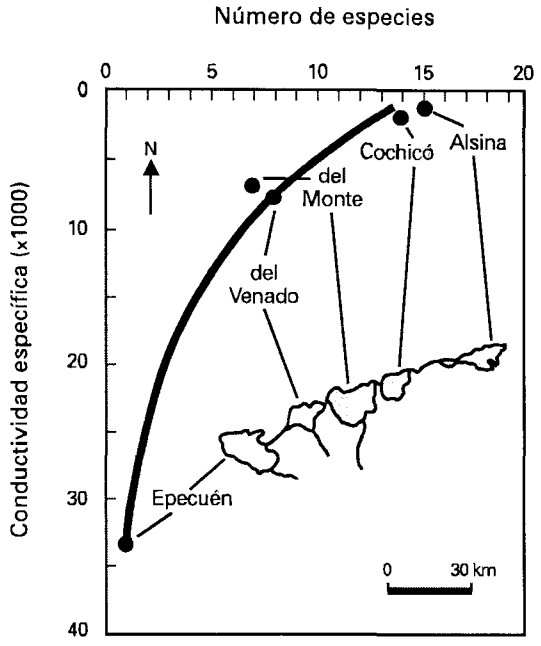


Fig. 23.1. Relación entre el número de especies y la conductividad en las lagunas Encadenadas del Oeste. Modificado de Gómez (com. pers.).

(1981) y no han sido confirmadas. La laguna de Epecuén ha sido considerablemente salina, como indica la presencia del crustáceo anostraco *Artemia salina*. Una sola especie es citada de esta laguna, el cyprinodontiforme eurihalino, y muy euritópico (Thormälen de Gil, 1949; Menni *et al.*, 1996) *Jenynsia* cf. *multidentata*. Su presencia en la línea costera confirma este carácter, pero también sugiere la posibilidad de algún cambio reciente en las condiciones físico-químicas del agua (Miquelarena & López, 1995).

24. DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS PECES LAGUNARES

We see pattern, for pattern surely exists, even in a purely random world.

Stephen Jay Gould, *The streak of streaks.*

Dentro de una comunidad, las especies muestran una disposición espacial definida. Esta disposición no debe ser confundida con el nicho funcional en el sentido original de Elton (1946), pero puede dar una indicación inicial de sus características. Los peces se ubican en diferentes lugares de una laguna, definidos por su situación respecto al fondo, a la columna de agua y a la presencia de plantas flotantes o arraigadas. Una caracterización de este tipo es fácil de relacionar con los tipos ecológicos de los peces considerados, y provee una primera aproximación, podríamos decir estática, a la configuración espacial de la comunidad. Un perfeccionamiento de este análisis se obtiene si se conoce la alimentación de las especies. Si se consideran los desplazamientos individuales o de las especies, y los estacionales, y se los correlaciona con diversos factores, se obtendrá una idea dinámica de la comunidad.

La primera aproximación a la ictiofauna de las lagunas bonaerenses desde un punto de vista comunitario fue la de Destefanis & Freyre (1972). Este trabajo tenía el objetivo de adjudicar a los peces de Chascomús una ubicación ecológica fundada en la intensidad de sus relaciones tróficas. Para esto se aplicó, a una escala de abundancia relativa de los ítems alimentarios, un coeficiente de concordancia (**W**), que toma valores entre 0, cuando la abundancia relativa de cada especie en cada muestra varía al azar, y 1, cuando las muestras coinciden en sus respectivas escalas de abundancia. El coeficiente expresa la fidelidad del organismo a una dieta determinada, y se calculó un coeficiente de fidelidad trófica $\mathbf{T} = \mathbf{W} \times 100$, que varía entre 0 y 100. **T** es mayor cuando más fiel sea el pez a la dieta obtenida del total de presas consideradas. El índice toma en cuenta la presencia e importancia de los componentes del alimento, pero no estima las variaciones.

Los ítems alimentarios fueron atribuidos a diferentes "comunidades" de la laguna, ahora equiparables a "tipos biológicos" (Margalef, 1983), a saber el plancton, el bafon, el pleuston, el perifiton y el bentos. El bafon era entendido en ese momento como el conjunto de la vegetación fanerogámica sumergida y los organismos errantes convivientes (Ringuelet, 1962a). El pleuston era el conjunto de vegetales flotantes, en parte sumergidos y en parte emergidos, con los organismos convivientes, acuáticos o semiacuáticos. En etapas siguientes de la limnología argentina, para evitar el problema de prejuzgar la condición de comunidad de este conjunto, se usó el nombre "complejo pleustónico". De todas maneras, el sentido ecológico de las atribuciones estaba claro.

En general los valores de **T** resultaron bajos (<50), de lo que se dedujo que los peces de Chascomús, excepto la tararira, no mostraban una ubicación ecológica muy precisa, ya que la mayoría estaba relacionada por lo menos con dos comunidades o tipos de hábitat (Tabla 24.1).

Ringuelet (1975) propuso una caracterización de las especies lagunares desde el punto de vista del hábitat ocupado (Tabla 24.2), señalando que las especies constituyen varios grupos alotópicos

Tabla 23.1. Peces de las lagunas Encadenadas del Oeste. Modificada de Miquelarena & López (1995).

Especies	Lagunas				
	Alsina	Cochicó	Monte	Venado	Epecuén
Jenynsia cf. *multidentata*		X	X	X	X
Oligosarcus jenynsi	X	X	X	X	
Astyanax cf. *eigenmanniorum*	X	X	X	X	
Cyphocharax voga	X	X	X	X	
Odontesthes bonariensis	X	X	X	X	
Corydoras paleatus	X	X	X		
Rhamdia sp.	X	X	X		
Bryconamericus iheringi	X	X		X	
Cheirodon interruptus	X	X		X	
Astyanax taeniatus	X	X			
Cheirodon galusdae	X	X			
Galeocharax humeralis	X	X			
Cichlasoma facetum	X	X			
Hoplias malabaricus	X				
Parapimelodus valenciennesi	X				
Loricariichthys anus		X			
Cnesterodon decemmaculatus				X	
Cyprinus carpio	X				
Número de especies	15	14	7	8	1

dentro de la misma laguna [En una distribución alotópica dos fenotipos se encuentran en el mismo ámbito geográfico pero en diferentes hábitats; son microalopátricos (Wiley, 1981)].

La delimitación de "zonas de peces" en los lagos o lagunas puede resultar más arbitraria que en los ríos, porque los peces son comparativamente más libres para moverse de una zona a otra. Además, en los lagos estas zonas suelen ser muy estacionales y estar mejor desarrolladas en verano (Moyle & Cech, 1996).

Barla (1991a), siguiendo en parte consideraciones de Margalef sobre fronteras, planteó que los peces de la laguna de Chascomús se organizan en asociaciones que pueden considerarse como subsistemas que intercambian producción por medio de sus componentes más móviles o de menor fidelidad. El análisis de agrupamientos basado sobre datos de la topografía, el substrato y la presencia y abundancia de macrófitas, evidenció tres grupos diferentes de lugares de muestreo: cinco sitios de aguas abiertas, cinco litorales y uno con substrato de caliza y presencia de *Schoenoplectus californicus*.

Se encontraron varios grupos definidos por la combinación de especies de peces y vegetación acuática:

- *Parapimelodus valenciennesi* y *Platanichthys platana* aparecen en ambientes de aguas abiertas.
- Las dos especies citadas más *Astyanax eigenmanniorum* y *Oligosarcus jenynsi* aparecen aguas afuera, donde la vegetación está dispersa.
- *Cyphocharax voga, Pimelodella laticeps* y *A. eigenmanniorum* aparecen asociadas en la boca de un arroyo de fondo fangoso con las plantas *Schoenoplectus californicus* y *Ceratophyllum demersum*.
- La mojarra y *P. laticeps*, junto con la mandufia y el porteño, que son planctófagos, aparecen cerca de la costa en aguas bien oxigenadas sobre sustrato de caliza con vegetación.
- *Cheirodon interruptus*, y ocasionalmente *Cnesterodon decemmaculatus, Jenynsia* cf. *multidentata* y *Corydoras paleatus* se encuentran en hábitats someros de fuerte turbulencia [para una laguna], con abundante vegetación.

Movimientos definidos de los peces respecto a la costa, pueden estar relacionados con la reproducción, y aunque en el caso de las lagunas sería exagerado llamarlos migraciones, pueden tener cierta regularidad. En Chascomús la mojarra *Bryconamericus iheringi* tiene dos cohortes anuales, una que nace en primavera y otra en otoño. Para el desove, los peces aparecen en áreas

Tabla 24.1. Agrupaciones de peces de la laguna de Chascomús, basadas sobre sus relaciones tróficas. Según Destefanis & Freyre (1972) con algunas modificaciones.

Consumidores de plancton, relacionados secundariamente con el bentos
Corydoras paleatus
Bryconamericus iheringi
Cyphocarax voga
Pimelodella laticeps
Consumidores de plancton, relacionados secundariamente con el pleuston
Astyanx eigenmanniorum
Parapimelodus valenciennesi
Hyphessobrycon anisitsi
Odontesthes bonariensis
Consumidor de plancton relacionado secundariamente con el perifiton
Cheirodon interruptus
Consumidor de plancton relacionado con la vegetación y con peces de aguas libres
Rhamdia cf. *quelen*
Consumidor de organismos relacionados con la vegetación y secundariamente con el plancton
Oligosarcus jenynsi
Consumidor de peces de aguas libres y secundariamente con peces bentónicos litorales
Hoplias malabaricus
Consumidor de organismos del complejo pleustónico, relacionado secundariamente con la vegetación sumergida
Cichlasoma facetum
Consumidor de bentos, relacionado secundariamente con el plancton
Loricariichthys anus

Tabla 24.2. Distribución espacial y tipos biológicos de los peces de la laguna de Chascomús. Según Ringuelet (1975).

a-. Peces de fondo: *Loricariichthys anus, Corydoras paleatus, Rhamdia* cf. *quelen, Cyphocarax voga.*

Poseen variados regímenes alimentarios: algófagos y microanimalívoros de fondo, detritívoros y mesoanimalívoros. No se encuentra ninguna especie transformadora o premineralizadora de régimen iliófago. En el Paraná, el sábalo, con esta característica, es la especie de mayor biomasa.

b- Peces de aguas libres o limnéticos, de régimen planctófago: *Odontesthes bonariensis, Platanichthys platana, Parapimelodus valenciennesi.*

Se trata de especies normalmente planctófagas, con la aclaración que el pejerrey de cinco o más años tiene, como alimento de reemplazo, un gasterópodo del género *Littoridina* y juveniles de su propia especie. El caso del bagarito, *P. valenciennesi*, es interesante, porque difícilmente se hubiera inferido su alimentación planctófaga de su morfología.

c- Peces frecuentadores de aguas vegetadas, micro y mesoanimalívoros: *Astyanax eigenmanniorum, Hyphessobrycon anisitsi, Cheirodon i. interruptus, Bryconamericus iheringi, Cnesterodon decenmaculatus, Jenynsia* cf. *multidentata, Oligosarcus jenynsi* y *Cichlasoma facetum* (véanse detalles de la alimentación de estas especies en IV 25).

d- Peces frecuentadores de áreas vegetadas y libres, exclusivamente ictiófagos: *Hoplias m. malabaricus.*

definidas de la costa en esas fechas (Sendra & Freyre, 1978).

Observaciones en 1986 y 1987 en la laguna de Chascomús, mostraron que la diversidad (Shannon) y la biomasa, variaron estacionalmente en una estación costera con macrófitas, en una lejos de la costa con menos macrófitas, y en una de aguas libres. Los valores mínimos se registraron en invierno cerca de la costa y en verano en aguas libres. Hay indicaciones de que algunas especies se desplazan al interior de la laguna en invierno y regresan a la costa en primavera. En la estación cercana a la costa la diversidad aumentó significativamente con el ascenso de temperatura, en tanto en las alejadas de la costa disminuyó en forma muy marcada. La disminución de la diversidad en aguas libres aparece relacionada con que en ellas el bagarito es dominante en primavera. En cambio en 1987, en que las temperaturas fueron más extremas, la salinidad mayor y la profundidad menor, prosperaron la mandufia y el pejerrey. Hacia los 20°C la diversidad (alrededor de 2,0) fue similar en todas las estaciones (Barla, 1991b).

Una aplicación de análisis multivariado fue hecha en la laguna Güemes, un cuerpo de agua con una superficie de 2,5 ha y una profundidad media de 1,5 m, cerca de Azul (36°50'S, 59°50'O). El objetivo de este trabajo (Grosman *et al.*, 1996),

fue identificar los nichos tróficos de varias especies, y usar los "hábitats", definidos en términos de composición de la dieta, como una indicación indirecta de la relación de los predadores con las variables ambientales.

La ictiofauna de la laguna está compuesta por once especies, y, aunque algo reducida, es típicamente lagunar, incluyendo las familias Characidae, con cuatro especies, y los Cichlidae, Erythrinidae, Loricariidae, Callichthyidae, Pimelodidae, Atherinidae y Curimatidae con una especie cada una.

Dieciocho tipos de presa se ordenaron en 5 grupos (Tabla 24.3).

En el análisis de correspondencia, el primer factor, que explica 24% de la varianza, separa a los ictiófagos, en cuya dieta el ítem "restos de peces" tiene una contribución absoluta de 96%. El segundo factor (14,3% de la varianza), aparece relacionado por una parte con el fitoplancton y el perifiton y por otra con el plancton. Los peces que predan sobre este grupo fueron considerados consumidores primarios no exclusivos.

El factor 3 (10.6% de la varianza) reconoce factores de la comunidad bentónica. Un análisis de componentes principales dio resultados similares a los del análisis de correspondencia.

En los gráficos provistos resulta difícil definir los grupos, excepto en el caso de los ictiófagos, y tanto los predadores como las presas parecen ordenarse a lo largo de un continuo. En particular, los autores indican que el método no separa el fitoplancton del perifiton. Sobre la dieta de los peces concluyeron que:

Tabla 24.3. Composición de las presas utilizadas por peces de la laguna Güemes. Simplificada de Grosman *et al.* (1996)

Fitoplancton-Perifiton
Protistas
Clorofitas
Cyanofitas
Diatomeas
Algas del perifiton
Rotíferos
Bentos
Restos vegetales
Microcrustáceos bentónicos
Acaros
Larvas de quironómidos
Larvas de odonatos y dípteros
Fragmentos de insectos
Zooplancton
Cladóceros Bosminidae
Copépodos calanoideos y ciclopoideos
Neuston
Dípteros adultos
Otros
Cyanófitas del género *Coelosphaerium*
Crustáceos Palaemonidae
Restos de peces

- *Hoplias malabaricus* y los adultos de *Oligosarcus jenynsi* son ictiófagos.

- Las mojarras *Bryconamericus iheringi y Cheirodon interruptus*, y el sabalito *Cyphocharax voga* están relacionados tróficamente con el fitoplancton y el perifiton.

- El pejerrey *Odontesthes bonariensis* es el principal zooplanctófago.

- *Rhamdia* cf. *quelen, A. eigenmanniorum*, juveniles del dientudo, *Corydoras paleatus* y la vieja *Loricariichthys anus* predan sobre el zoobentos y en menor medida sobre el fitoplancton-perifiton.

- *Cichlasoma facetum* es considerada una especie generalística-oportunista.

Un alga del género *Coelosphaerium*, que tiene floraciones con frecuencia, es utilizada por casi todas las especies de la laguna, excepto los ictiófagos.

Los autores señalan que sus conclusiones sobre el nicho trófico de los peces de la laguna Güemes no coinciden, en algunos casos, con los resultados de investigaciones en otras lagunas del área, y proponen dos explicaciones: las diferencias en la oferta de alimento y la versatilidad de algunas de estas especies, ya señalada por Destefanis & Freyre (1972). En términos generales, sin embargo, parecería que estos resultados tienen una buena correspondencia con datos previos, en particular de Escalante (1982, 1983a, 1984), referidos a la variación de la dieta en diferentes ambientes lóticos y lénticos, y en particular con los de un ambiente reducido como las canteras de Los Talas (Menni & Almirón, 1994; IV 25). Una diferencia, quizá aparente, y quizá debida al nivel taxonómico al que fueron tratados, es la menor importancia relativa de los microcrustáceos que parece deducirse de los datos de Grosman y colaboradores.

Alternancia día - noche

En las lagunas se han utilizado con éxito sistemas de trampas, capturando peces de un amplio rango de tamaño, desde mojarras de 35 mm a tarariras de 640 mm (Colautti, 1998). En la laguna de Lobos se capturaron 20 especies de las 22 que hay allí. Las que no se capturaron fueron el panzudito, *Cnesterodon decemmaculatus*, que escapa por el tamaño de malla, y la anguila *Synbranchus marmoratus*, que vive en cuevas en zonas marginales.

Con esta técnica se precisaron por primera vez en el área los conocidos cambios de conducta debidos a la alternancia día/noche (Geisler *et al.*, 1975). La tararira, el bagre sapo y las viejas, relacionadas con el fondo, están más activas durante la noche. En cambio, especies reconocidas de aguas abiertas, como las mojarras, la mandufia y el pejerrey son diurnas.

25. AMBIENTES ARTIFICIALES RELACIONADOS CON EL RÍO DE LA PLATA

Hacia principios del siglo XX fueron excavadas en los alrededores de La Plata algunas canteras para explotación de yacimientos de conchilla usada en construcción (Almirón, 1989). Están situadas en Los Talas (34°58'S, 58°W), en el borde meridional del dominio zoogeográfico Subtropical en el sentido de Ringuelet (1961, 1975, 1981a) (Fig. 25.1).

Se han llenado con agua de napa, por las lluvias, y con agua que entra desde el Río de La Plata, situado a 2 km, a través de canales naturales y artificiales. En el presente no muestran cambios de nivel del agua, y han adquirido una ictiofauna típicamente bonaerense. Son charcas heliotópicas (Ringuelet, 1962a), ubicadas en terrenos despejados que reciben luz solar directa.

El clima es templado húmedo, con veranos cálidos y lluvias a lo largo de todo el año. Durante el período 1951 - 1960 la temperatura media anual del aire fue 15,8°C, la media máxima anual 21,2°C, y la media mínima anual 11,7°C. La máxima absoluta fue de 39°C en enero y la mínima absoluta -3°C en julio. La humedad relativa media anual fue de 76%. El menor valor mensual de lluvia (66 mm) se dio en setiembre y el más alto (153 mm) en enero, con una media anual de 1075 mm. Los valores mensuales durante el período 1984 - 1986 corresponden al régimen típico.

Un conjunto de cuatro charcas, con superficies de 3500, 6000, 9000, y 19.500 m^2, fue estudiado en distintos aspectos incluyendo limnología general y fitoplancton (Solari, 1983), poblaciones de

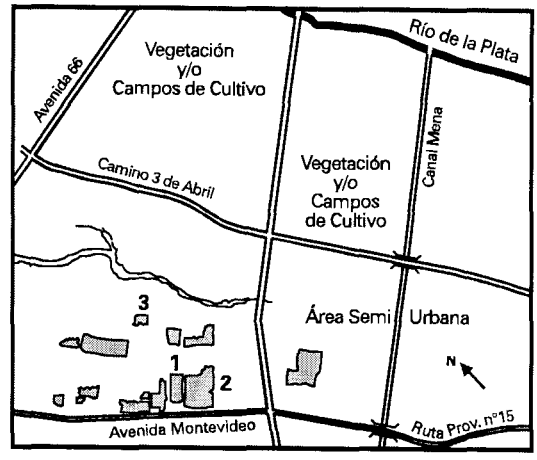


Fig. 25.1. Canteras excavadas por el hombre en Los Talas. 1 a 3: ambientes mencionados en el texto. La distancia de las canteras al Río de la Plata es de unos 2 km. Modificado de Almirón (1989).

insectos (Schnack *et al.*, 1972) y poblaciones de peces (Almirón, 1984, 1989; Menni & Almirón, 1994).

Estas lagunas artificiales tienen una profundidad máxima de 2,4 m, y agua de color azul verdoso a amarillo verdoso, con una transparencia inferior a 1 m (disco de Secchi). El pH varía entre 5.7 y 8.4. De día los valores de O_2 en la superficie van de 2,6 mg l^{-1} cerca de la costa, a 19,6 mg l^{-1} en aguas abiertas durante floraciones de cianofitas. Las concentraciones de nutrientes son altas. El agua es clorurada - bicarbonatada sódica.

Los valores de sólidos totales disueltos varían entre 405 y 1083 mg l^{-1} con una conductividad de 578 a 1463 µS cm^{-1}. La materia orgánica varía entre 21 y 30,4 mg l^{-1}, el P de PO_4^{3-} entre 0 y 511 µg l^{-1} (Solari, 1983).

El fitoplancton incluye 89 taxa, incluyendo clorofitas (las más diversas), cianofitas (las más abundantes), chrisofitas, euglenofitas y pirrofitas. La riqueza específica disminuye en verano. La diversidad varió entre 0.42 y 2.94, con valores más elevados en verano y otoño. Las floraciones de cianofitas son frecuentes (Solari, 1987).

La estabilidad y estado trófico con abundancia de nutrientes, permiten en estos ambientes el desarrollo de una comunidad planctónica con una estructura y una dinámica similares a las de las lagunas pampásicas, de las que difieren por su tamaño y profundidad menores y plancton escaso [fitoplancton y zooplancton menos abundantes, y zooplancton con menor riqueza de especies (Escalante, 1982, 1983a).

La formación de cuerpos de agua a partir de estas excavaciones fue aparentemente un proceso natural sin participación humana. A pesar de sus reducidas dimensiones, han alcanzado en poco menos de 100 años cierto grado de estabilidad y complejidad biótica. En el presente las canteras de Los Talas son utilizadas como fuente de agua para riego, recreación y pesca (Almirón, 1989). Constituyen un caso de recuperación involuntaria, pero sugieren el desarrollo de un ecosistema alternativo para recuperar tierras alteradas por excavaciones de alguna magnitud (Gabellone *et al.*, 1994). La formación de humedales por acción humana y su importancia en el mantenimiento de la biodiversidad se tratan también en Schnack *et al.* (2000).

La ictiofauna de estas lagunas incluye 53 especies de 18 familias, es decir, duplica el de las lagunas bonaerenses naturales. Esto parece deberse a la relación con el Río de la Plata. El orden con mayor número de especies es el de los Characiformes, especialmente de la familia Characidae (19 especies, 54,7%). Lo siguen los Siluriformes (13 especies, 24,4%), Perciformes (5 especies, 9,4%), Atheriniformes (4 especies, 7,5%) y los Synbranchiformes y Clupeiformes, cada uno con 1 especie (1,9%). Treinta y cinco especies son permanentes y 18 son ocasionales.

Las especies más abundantes son *Platanichthys platana, Cheirodon interruptus, Astyanax eigenmanniorum, Pseudocorynopoma doriae, Oligosarcus jenynsi, Charax stenopterus, Diapoma terofali, Astyanax fasciatus, Hyphessobrycon meridionalis, Cyphocharax voga, Cyphocharax platanus, Loricariichthys anus, Gymnogeophagus meridionalis* y *Cichlasoma facetum*.

Si se considera el tamaño de los ambientes, el número de especies es muy alto; de hecho es mayor que en 80% de los lagos del mundo citados por Barbour & Brown (1974), que observaron que la riqueza específica de ambientes leníticos reducidos aumenta cuando el hábitat está conectado a un ambiente más rico. En el Río de la Plata habitan más de 140 especies de peces. El porcentaje de especies de Los Talas con relación al río es 37%, muy similar al observado en ambientes leníticos asociados con el Paraná (30 - 34%) (Almirón, 1989; IV 28). Se ha sugerido que la principal vía de poblamiento de las canteras y el factor más importante en la composición de su comunidad de peces es el cercano Río de la Plata. Una hipótesis derivada, es que las lagunas interiores más grandes de la provincia de Buenos Aires podrían tener una ictiofauna más rica si su relación con el río fuera más directa (Almirón, 1989), aunque esto podría ser limitado por las variaciones de la salinidad.

Las poblaciones de peces de estos ambientes fueron utilizadas para analizar en qué medida la periodicidad en la reproducción de las especies dominantes era diferente de la que se da en ambientes tropicales de estacionalidad muy definida, y para examinar hasta dónde su ecología respondía a los factores propuestos por Kramer (1978) (Menni & Almirón, 1994).

Se halló que la duración del período de puesta varía entre 3 meses en *Hyphessobrycon meridionalis* al año entero en *Cyphocharax voga*. Catorce especies estudiadas forman 3 grupos basados en la duración del período de puesta, y más precisamente de acuerdo con la presencia de ejemplares en estado de puesta (Fig. 25.2).

El primer grupo incluye las especies que se reproducen durante todo o la mayor parte del año. *Cyphocharax voga* está en el primer caso, en tanto *Astyanax eigenmanniorum* no tiene puesta en junio. *Cheirodon interruptus, Psudocorynopoma doriae* y *Oligosarcus jenynsi* interrumpen la puesta al final de la primavera y/o en el verano.

Un segundo grupo comprende especies que no tienen puesta en invierno: *Charax stenopterus* y *Platanichthys platana* no se reproducen de mayo a agosto, y *Astyanax fasciatus* de junio a agosto. *Diapoma terofali* se reproduce de agosto a enero, es decir, desde el fin del invierno hasta mitad del verano. *Gymnogeophagus meridionalis* interrumpe la puesta de abril a julio.

Un tercer grupo comprende especies con períodos de puesta más breves (*Cichlasoma facetum, Loricariichthys anus, Cyphocharax platanus* y *Hyphessobrycon meridionalis*), restringidos al último mes del invierno y la primavera, aunque en uno de los años muestreados *C. facetum* también se reprodujo en marzo.

El segundo grupo no se reproduce a temperaturas inferiores a 20°C. El tercero lo hace desde el mínimo al máximo de temperatura, pero sólo en el período en que la temperatura está en ascenso; no tiene actividad reproductiva en el mismo intervalo de temperatura, cuando ésta decrece durante la primera mitad del año.

En ambientes de estacionalidad poco marcada, los caracoideos muestran una considerable variedad de períodos reproductivos, que contrasta con la marcada estacionalidad observada en ambientes estrictamente tropicales con alternancia de períodos secos y húmedos (Kramer, 1978). En Los Talas la principal variación ambiental es la térmica, más que la pluvial. Margalef (1980), ha observado que "Bajo un clima fluctuante son de esperar menos reliquias testigo de ecosistemas precedentes, y un número grande de especies cuyas temporadas de máximo desarrollo se escalonen a lo largo del año".

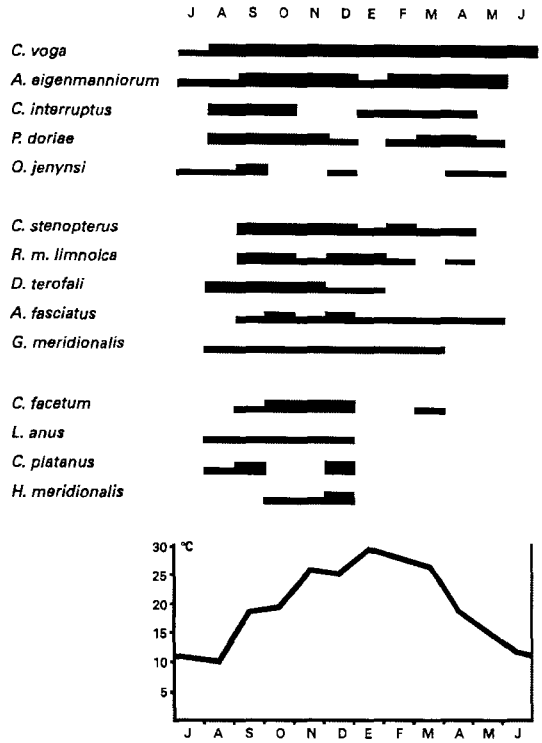


Fig. 25.2. Períodos de reproducción de las especies de peces más abundantes en canteras de Los Talas. La barra doble indica que 50% de los individuos están en estado de puesta, la barra simple que menos del 50% están en ese estado. Abajo: medias mensuales de tres años de la temperatura del agua en una charca, coincidentes con los momentos de pesca. Según Menni & Almirón (1994).

La variedad de períodos reproductivos en caraciformes y otros órdenes de peces observada en Los Talas (Menni & Almirón, 1994), apoya las observaciones de Kramer, en el sentido de que es posible que la preeminencia de la puesta en época de inundación atribuida a los ostariofisos, o al menos a los caracoideos, haya sido influida por la marcada estacionalidad de las localidades estudiadas.

Los autores citados examinaron, en el contexto de las lagunas de Los Talas, cinco hipótesis propuestas por Kramer (1978) para investigar los factores involucrados en la duración y momento de la estación reproductiva. Se las trata a continuación.

1- La disponibilidad de alimento como control de la estacionalidad reproductiva.

No se dispone de información cuantitativa directa sobre la disponibilidad alimentaria en Los Talas. Como se detallará más abajo, el gran número de ítems alimentarios observado indica que es más o menos continua. En particular, no hay períodos de sequía durante los cuales el alimento de origen acuático pueda ser escaso. El alimento de los peces en ambientes leníticos de la Argentina templada raramente incluye material de origen terrestre, una situación muy diferente de la observada en los trópicos (Goulding, 1980, 1993; Lowe McConnell, 1987; VIII 56). En bañados de Córdoba, la piraña *Serrasalmus spilopleura*, a veces citada como ejemplo, es estrictamente ictiófaga (Bistoni, com. pers.), y en el río Zaire, en Africa, no hay peces frugívoros, a pesar de que su cuenca incluye bosques inundados como los del Amazonas (Goulding, 1993). En las llanuras inundables del Amazonas hay por lo menos unas 200 especies de peces que consumen alimentos de origen terrestre, incluyendo semillas y frutos. Habrá que esperar trabajos sobre las especies paranenses para ver hasta dónde éstas se parecen a las del trópico o presentan otras características. En las áreas templadas tratadas en este libro, las dietas de los peces muestran un grado considerable de oportunismo, en tanto Goulding (1993), se inclina a considerar como mutualismo la estrecha relación entre algunas plantas del bosque inundable amazónico y los peces frugívoros.

Los valores de diversidad (Shannon y Weaver) de las comunidades de peces en Los Talas (2.5 - 2.8), son similares a los de comunidades de ambientes subtropicales de Formosa consideradas ricas (Menni *et al.*, 1992). Estos valores sugieren que la comunidad de Los Talas tiene una considerable complejidad poblacional y trófica, aunque seguramente su estructuración es lábil, y depende, como se ha indicado, del repoblamiento desde el Río de la Plata.

Los peces nunca muestran indicaciones de hambruna, ni se han observado mortandades masivas debidas a bajas temperaturas como en hábitats ubicados más al Sur. Por otra parte, como también pasa en la laguna de Chascomús (Ringuelet, 1975), el único pez estrictamente ictiófago es la tararira. Esta situación probablemente relaje la intensidad de la predación entre las especies más abundantes (Margalef, 1991). El caso opuesto se ha estudiado en ambientes marginales del río Paraná, donde, en períodos de bajante, hay una predominancia marcada de peces ictiófagos, con una fuerte reducción en el número de otras especies (Bonetto *et al.*, 1969a, 1970a; Tabla 18.6).

En estos ambientes *Cyphocharax voga* está muy asociada al fondo (Destefanis & Freyre, 1972; Destefanis *et al.*, 1969; Oliveros, 1980; Escalante, 1984). *Cheirodon interruptus* se ali-

menta principalmente de algas y microcrustáceos, pero en otros hábitats tiene un amplio espectro de ítems (Escalante, 1983a). La mojarra *Astyanax eigenmanniorum* se alimenta de varios tipos de algas y de grandes cantidades de cladóceros y copépodos y de larvas de quironómidos (Escalante, 1982); no se observaron diferencias estacionales importantes, y la dieta es semejante en lugares diferentes, incluyendo Los Talas.

En otros hábitats, *Oligosarcus jenynsi* preda sobre el camarón *Palaemonetes argentinus*, y su alimento incluye fragmentos de insectos, restos vegetales y el anfípodo *Hyalella curvispina* (Escalante, 1983a; Haro & Gutiérrez, 1985). Se sabe que los ejemplares mayores son ictiófagos (Aquino, 1993).

En Los Talas *Charax stenopterus* se alimenta de copépodos cyclopoideos (2 especies), calanoideos, ostrácodos y larvas de quironómidos (Escalante, 1984). En otros ambientes *Platanichthys platana* se alimenta exclusivamente de cladóceros y copépodos, y es considerada típicamente zooplanctófaga (Escalante, 1983b). *Cichlasoma facetum* tiene un espectro trófico más amplio que *Astyanax eigenmanniorum, Platanichthys platana, Cheirodon interruptus, Hyphessobrycon meridionalis* y *Oligosarcus jenynsi*. Una comparación de sus dietas en varios hábitats, muestra que solamente en Los Talas la especie selecciona cladóceros, copépodos y ostrácodos. Ha sido considerada un consumidor de pleuston, secundariamente relacionado con el bafon (Destefanis & Freyre, 1972), y como un micro y meso carnívoro frecuente en aguas vegetadas (Ringuelet, 1975). *Cichlasoma facetum* usa comúnmente muy diversos tipos de alimento (Escalante, 1984; Gutiérrez *et al.*, 1986). Debido a su tamaño, organismos microscópicos como cladóceros y copépodos representan una parte poco importante de su dieta, en tanto predominan organismos mayores, como larvas de quironómidos. Ejemplares de Los Talas presentan una dieta más diversa que los de Chascomús. La alimentación más variada se observa en otoño, coincidiendo con la condición reproductiva.

Los datos disponibles indican que *Astyanax fasciatus* es un omnívoro que se alimenta de pequeños peces y camarones y otros invertebrados. Escalante (1984) encontró clorofitas y crisofitas, cladóceros, copépodos harpacticoideos y cyclopoideos y unos pocos rotíferos en un ejemplar de Los Talas. En el mismo sitio (Escalante, 1984), *Gymnogeophagus meridionalis* muestra una dieta más variada, que sugiere una disponibilidad de alimento mayor que en Chascomús, y cita diez ítems en marzo, incluyendo ostrácodos y larvas de quironómidos, varios grupos de algas, cladóceros y copépodos, pero no restos vegetales. El espectro trófico de este cíclido es más restringido que el de *C. facetum*. Magra información referida a *Loricariichthys anus* en otros ambientes indica un régimen detritívoro en los ejemplares grandes, y la presencia de microcrustáceos, ostrácodos y larvas de quironómidos en un ejemplar de 260 mm (Escalante, 1984). *Cyphocharax platanus* se alimenta de fango con sustancias orgánicas y algas, y también de diversos restos de plantas.

Datos de Los Talas (Escalante, 1983a) muestran que *Hyphessobrycon meridionalis* se alimenta de algas, cladóceros, copépodos, larvas de quironómidos, e insectos y arácnidos que se encuentran en fragmentos. La especie tiene picos de alimentación en primavera y otoño.

Al menos en *Hyphessobrycon meridionalis, Cheirodon interruptus* y *Oligosarcus jenynsi*, la variación estacional en la dieta muestra una predominancia de algunos ítems sobre otros, más que diferencias de composición (Escalante, 1983a) (VIII 64).

Debido a su tamaño reducido, poca profundidad y escaso plancton, las lagunas de Los Talas conforman un ambiente lenítico diferente de las lagunas pampásicas típicas. Sin embargo, en Los Talas, los organismos del fondo y los asociados con la vegetación están más relacionados entre sí, igualmente disponibles y más accesibles para los peces (Escalante, 1982, 1983a). Una situación similar se da en algunos ambientes de inundación del Paraná, en los que la columna de agua se reduce más de 100 veces en comparación con la de lagos típicos. En estos casos la circulación vertical en toda la columna de agua es un hecho frecuente, especialmente en las áreas vegetadas en las que el contacto entre la superficie y el fondo crea corredores de desplazamiento donde se encuentran, por ejemplo, moluscos ancílidos y planórbidos (Neiff, 1990).

La información precedente indica que todas las especies examinadas utilizan una variedad considerable de ítems en su alimentación, y que hay una considerable superposición de tipos de alimento. Esto apoya la suposición de que la competencia por el alimento entre los adultos no sería un factor relevante en la estacionalidad reproductiva observada en Los Talas. Parecería que el alimento es abundante, aunque la abundancia relativa de los ítems puede variar (Escalante, 1983a).

Las condiciones en las lagunas son diferentes del ciclo abundancia - escasez de los hábitats tropicales, debido a la cantidad y variedad de alimento disponible posibilitados por la relativa suavidad climática. Esto proveería la base para los extensos períodos reproductivos exhibidos por

algunas de las especies de Los Talas. El hecho de que cuando la temperatura y las condiciones de alimentación lo permiten, los peces muestran largas épocas de reproducción y crecimiento, ya fue observado por Lowe McConnell (1979).

2- Un segundo factor, es el que deriva de conocer en que medida, entre los juveniles, la estacionalidad reproductiva es controlada por la competencia interespecífica por el alimento.

Esta es una cuestión que deberá examinarse en el futuro, ya que no hay datos sobre la alimentación de larvas o juveniles. Menni & Almirón (1994) sugieren que aquí son aplicables los argumentos utilizados en el caso anterior, ya que sus datos muestran la coexistencia de juveniles y adultos de cada especie durante la mayor parte del año, apoyando la idea de que el alimento es abundante.

3- Control de la estacionalidad reproductiva a través de la competencia por lugares de puesta.

No hay descripciones de los lugares de puesta usados por las especies aquí consideradas, ni en el ambiente estudiado ni en otros similares de la Argentina. Este tipo de información ha sido obtenido para las grandes especies migradoras de río abierto, y para especies con características peculiares como los ciprinodontiformes anuales (*Austrolebias*), y especies que nidifican, como la tararira. En Los Talas la competencia sexual intraespecífica debe ser baja, ya que la mayor parte de las especies no presentan un dimorfismo sexual marcado, y en particular, las diferencias sexuales de talla son pequeñas. Sólo *Pseudocorynopoma. doriai* tiene un dimorfismo sexual acentuado, y los machos de *Cheirodon interruptus,* especies de *Astyanax* y *Charax stenopterus* tienen "ganchos" en los radios de la aleta anal (Fig. 25.3). Incluso los cíclidos no presentan aquí colores y diferencias sexuales de color tan intensas como en otras áreas. La ausencia en las lagunas de una zona litoral bien definida, de zonas rocosas o de otros accidentes topográficos, probablemente disminuya la posibilidad de relaciones territoriales intensas [este argumento no funciona en partes de los grandes lagos de Africa].

No se ha estudiado la organización espacial de los peces en estos ambientes. En la laguna de Chascomús, que tiene una configuración más típica, las relaciones de las especies con secciones determinadas del ambiente son bastante tenues (IV 24).

De acuerdo con observaciones en laboratorio, los cíclidos citados limpian un sector de guijarros o la pared del acuario, antes de depositar sus huevos allí.

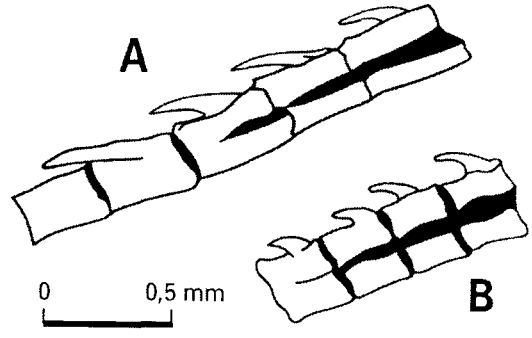


Fig. 25.3. Dimorfismo sexual secundario en especies de carácidos. Los machos tienen espinas en los radios de la aleta anal. A: *Bryconamericus thomasi*, B: *Bryconamericus iheringi*. Modificado de Miquelarena & Aquino (1995).

Pseudocorynopoma doriae tiene un cortejo que precede al depósito de los huevos, los que se desarrollan entre pequeñas piedras en dos días a 23°C (Ringuelet *et al.*, 1967a). *Loricariichthys anus* reduce la predación sobre sus crías por medio de cuidado parental. No hay datos sobre las demás especies.

4- La estacionalidad reproductiva como mecanismo de aislamiento reproductivo.

Kramer (1978) considera esta explicación como improbable, porque las especies que estudió difieren considerablemente en morfología y tamaño. Entre las especies estudiadas en Los Talas las hay similares y diferentes en cuanto a ambas características. Los períodos reproductivos observados sugieren que cualquiera fuera el tipo de competencia entre las especies, la estacionalidad no podría evitarla, ya que las épocas de puesta se superponen en gran medida entre los tres grupos de especies.

La hipótesis de que la competencia es débil o falta entre las especies consideradas, no debe dejar de tomar en cuenta que son las más abundantes, las más "exitosas", de 53 especies que viven en las lagunas. Esto no sólo indica que son las mejor adaptadas a las condiciones del hábitat [si uno acepta el programa adaptacionista], sino que dominan sobre otras 39 especies. Entre estas 39 especies menos comunes, hay algunas consideradas típicamente riverinas, como *Raphiodon vulpinus, Cynopotamus argenteus, Sorubim lima* (IV 28) y especies de *Serrasalmus*, que difícilmente sean excluidas por competencia directa. Estas especies están hacia el límite Sur de su distribución, y aunque entran a las lagunas desde el Río de la Plata, lo hacen de manera esporádica o

no prosperan, lo que sugiere un control ambiental más que biocenológico.

5- La estacionalidad reproductiva no estaría relacionada con las condiciones locales, sino con la evolución anterior, o con las especializaciones reproductivas que limitan a una especie a reproducirse bajo condiciones particulares.

Lo que se discute aquí es la posibilidad de que la estacionalidad reproductiva sea un carácter con fuerte "inercia filogenética" o "restringido filogenéticamente" en el sentido de Wilson (1975). Significa que especies que comparten una historia evolutiva común pueden tener ecologías semejantes, aunque esto, naturalmente, debe ser verificado en cada caso (Gorman, 1989; Funk & Brooks, 1990). Si esta hipótesis es correcta, especies que están estrechamente relacionadas filogenéticamente deberían tener el mismo tipo de biología reproductiva. Los datos disponibles muestran que tres especies de Tetragonopterinae (dos de *Astyanax* y una de *Hyphessobrycon*) difieren en su período reproductivo. También los miembros de pares de especies de Glandulocaudinae, los Cichlidae y los Curimatidae (dos especies de *Cyphocharax*) pertenecen a grupos de puesta diferentes. Estas observaciones parecen contradecir en estos casos la hipótesis propuesta, pero debe notarse que no se dispone de filogenias de estas especies.

Por otra parte, la adaptabilidad de los peces no debe ser subestimada, y la aplicación del concepto de restricción filogenética a las respuestas ecológicas debe ser cuidadosa. Por ejemplo, la mayoría de las especies de peces de agua dulce de Europa están ampliamente distribuidas, y relativamente poco especializadas en sus requerimientos de alimento y hábitat. *Cottus gobio* y otras especies ponen varias veces por año en ambientes productivos, y sólo una vez por año en ambientes pobres (Mann *et al.*, 1984).

Un caso similar es el del amplio rango de valores de pH tolerado por miembros del mismo género, o de géneros presuntamente muy relacionados (especies de *Cheirodon* y de *Hyphessobrycon*), de valores ácidos en muchas localidades de Amazonas (Geisler *et al.*, 1975; Sioli, 1975) a básicos en la mayoría de los ambientes estudiados en la Argentina (López *et al.*, 1984a; Menni *et al.*, 1984, 1988, 1992; Casciotta *et al.*, 1989).

Finalmente, Kramer (1978) considera, entre los factores que pueden influir en la estacionalidad, el tamaño del cuerpo. Las especies de Los Talas no muestran ninguna relación entre peces de pequeña talla y períodos reproductivos extensos. *Cyphocharax voga* tiene el período de puesta más largo y sigue en talla sólo a *Loricariichthys anus*. De hecho hay algunas especies pequeñas con estaciones de puesta breves y otras de período largo.

Kramer (1978) escribió que "En hábitats tropicales más estables, los ostariofisos, como otros grupos, tienden a tener estaciones reproductivas más extensas y épocas de reproducción más diversas. La diversidad de patrones estacionales exhibida por este grupo enfatiza lo poco que sabemos de los factores principales que seleccionan los diversos patrones de estacionalidad ...".

La información sobre catorce especies de ambientes templados considerada en esta sección, referida a la duración del período reproductivo, la época de puesta, y la distribución de los estados de maduración a lo largo del año, es consistente con las conclusiones de Kramer.

Conducta de los peces en un hábitat de estacionalidad moderada

La conducta de los peces en ambientes estacionales ha sido tratada en detalle (Winemiller, 1989; Winemiller & Taphorn, 1989). Estos autores relacionan los patrones de conducta reproductiva con el bien conocido ciclo de inundación - sequía de América tropical, pero consideran también las variaciones en las particularidades de las denominadas "historias de vida" ("life histories"), en el marco de las "estrategias de vida".

Setenta y una especies de peces de agua dulce de Venezuela forman cuatro grupos, de acuerdo a diferentes estrategias (Winemiller, 1989):

- estrategia de equilibrio, asociada con cuidados parentales y reproducción no estacional.
- estrategia oportunística, que implica la habilidad de colonizar rápidamente nuevos ambientes, una maduración temprana, reproducción continua y camadas poco numerosas.
- estrategia estacional, que incluye especies que se reproducen durante la primera parte de la estación lluviosa, con fecundidad elevada, y sin cuidados parentales ni migraciones de reproducción.
- estrategia intermedia, que incluye pequeños peces con poco o ningún cuidado parental, camadas poco numerosas y estación reproductiva breve.

Los peces de Los Talas pueden tratarse de acuerdo a esta clasificación de estrategias reproductivas, y muestran algunas diferencias debidas a las particularidades del hábitat o de la historia de cada especie.

Tres de las especies pueden considerarse estrategas de equilibrio, a saber *Gymnogeophagus meridionalis* y *Cichlasoma facetum* (Cichlidae), y *Loricariichthys anus* (Loricariidae). Los cíclidos son incluidos aquí porque cuidan las crías, ponen pocos huevos y son territoriales, pero difieren de las especies tropicales por su reproducción estacional. *Cichlasoma facetum* y *L. anus* (número de huevos 1125 a 1445) tienen períodos reproductivos cortos relacionados con temperaturas elevadas, y *G. meridionalis* no se reproduce en invierno.

De acuerdo con su reproducción casi continua, *Cyphocharax voga, Astyanax eigenmanniorum, Cheirodon interruptus, Pseudocorynopoma doriai* y *Oligosarcus jenynsi* son considerados estrategas oportunistas. En estas especies la reproducción toma una gran parte del año, pero en un solo caso todo el año (*C. voga*). *Astyanax eigenmanniorum* no se reproduce en junio (pleno invierno). Ni *C. interruptus* ni *P. doriai* lo hacen durante junio y julio, y *O. jenynsi* (número de huevos 5213 a 45.478, Iwaskiw *et al.*, 1983) durante julio. Además, las tres especies muestran interrupciones de la reproducción durante los meses cálidos.

Charax stenopterus, Platanichthys platana, Diapoma terofali y *Astyanax fasciatus* son considerados estrategas intermedios. Estas especies se reproducen durante los meses más cálidos. *Hyphessobrycon. meridionalis* es algo particular, ya que su período reproductivo dura prácticamente la mitad que los de las especies anteriores, y aparece relacionado con el ascenso de temperatura de la primera mitad del año.

Dadas las conclusiones del trabajo de Menni & Almirón (1994), es lógico que no aparezcan en Los Talas estrategas estacionales. Características de esta categoría se dan en especies de sábalos del género *Prochilodus* [número de huevos 289.894 a 490.015 (Iwaszkiw, 1991) y hay datos sobre números mayores] y en el dorado *Salminus brasiliensis* (número de huevos 200.000 a 2.619.000 - Ringuelet *et al.*, 1967a ; Hirt de Kunkel, 1985), o en grandes bagres que viven en río abierto. Estas especies raramente aparecen en hábitats leníticos como las lagunas de Los Talas, aunque a veces se capturan juveniles de *Prochilodus*.

En la zona templada, la exclusión de la alternativa inundación - estación seca, sugiere una influencia mayor de la temperatura sobre las características de los ciclos reproductivos. La variedad de las respuestas de los peces, indica que debe haber otros factores que actúan en una escala más fina. Por ejemplo, es sabido que *Hoplosternum littorale* se reproduce inmediatamente después de las lluvias, entre octubre y diciembre, y Cussac (com. pers.) halló que el período reproductivo de *Rhamdia* cf. *quelen* coincide con las fuertes lluvias que siguen al fotoperíodo más corto y a las bajas temperaturas.

Una evidencia indirecta de la importancia de la temperatura, es que en Los Talas, a diferencia de lo que ocurre en ambientes ubicados más al Sur, la temperatura del agua nunca baja a un nivel que cause mortalidad de los peces. La relación entre el descenso de la temperatura y las restricciones en la distribución latitudinal de las especies pampásicas en la provincia de Buenos Aires, originalmente propuesta por Ringuelet (1975), ha sido apoyada experimentalmente (Gómez, 1988, 1996).

26. LAS ESTIMACIONES DE LA ABUNDANCIA

> Fishing is a hard life. The only romance is what you bring to it, and that fades soon.
> P.D. Ward, *On Methuselah's trail.*

Laguna de Chascomús

En 1967 Freyre *et al.* publicaron las primeras estimaciones del número de peces en las lagunas pampásicas, que fueron corregidas y ampliadas poco después (Alaimo & Freyre, 1969). Dos aspectos son pertinentes a esta sección: el cálculo de la numerosidad total de la población del pejerrey *Odontesthes bonariensis* en la laguna de Chascomús, y la información sobre mortalidades relativa y absoluta y la biomasa de distintas especies del mismo ambiente. En ese trabajo se analiza detalladamente la metodología de Schnabel (1938) (III 18), para la que se propone una corrección por mortalidad, y se discute cómo aplicarla. El método de Schnabel es del tipo captura – recaptura e implica la utilización de un sistema de marcado. Dado que las especies más abundantes en Chascomús, como el pejerrey y el dientudo, son frágiles y delicadas respecto al manipuleo [en cuanto a los factores abióticos el pejerrey es uno de los peces más resistentes de la Argentina], se desechó el empleo de las marcas comerciales normales, y se utilizaron hilos de plástico con un código de colores. Se marcaron 2635 ejemplares y se recapturaron 8. El marcado se extendió de setiembre de 1965 a setiembre de 1966, con 89 lances de pesca. Las recapturas se hicieron entre julio y noviembre de 1966. Se utilizó una red de 100 m de largo, de los que 7 m corresponden al copo, 1,20 m de alto en las alas y 2 m de alto en el copo. La malla fue de 3 mm en las alas y 1 mm en el copo.

Dentro del espectro del arte usado (50 a 450 mm) la estimación del total de la población de

Tabla 26.1. Numerosidad relativa, en porcentaje, de especies de peces de la laguna de Chascomús. Modificada de Alaimo y Freyre (1969).

Especies	Nombre vulgar	%
Platanichthys platana	Mandufia	61,740
Odontesthes bonariensis	Pejerrey	9,392
Bryconamericus iheringi	Mojarra	8,000
Oligosarcus jenynsi	Dientudo	5,990
Cheirodon interruptus	Cheirodon	3,170
Parapimelodus valenciennesi	Bagarito	2,870
Astyanax eigenmanniorum	Mojarra	2,410
Corydoras paleatus	Tachuela	2,330
Pimelodella laticeps	Bagre cantor	1,370
Cyphocharax voga	Sabalito	0,940
Hyphessobrycon anisitsi	Mojarra	0,860
Loricariichthys anus	Vieja	0,490
Cichlasoma facetum	Chanchita	0,200
Rhamdia cf. *quelen*	Bagre sapo	0,160
Hoplias malabaricus	Tararira	0,030
Cnesterodon decemmaculatus	Madrecita	0,030
Jenynsia cf. *multidentata*	Madrecita	

pejerrey en Chascomús fue de un máximo anual de 1.429.813 individuos (que corresponde al momento del desove, t= 0), y un mínimo de 593.538 individuos (que corresponde al momento previo al siguiente desove, un año después). Alaimo & Freyre (1969) estimaron la numerosidad relativa en porcentaje, basándose sobre capturas con una red de arrastre estandarizada (Tabla 26.1). Los valores no deben tomarse como totalmente reales, ya que las especies de menor tamaño se capturan en menor número, y los datos están influidos por diferencias de comportamiento y hábitat. A partir de la numerosidad relativa estimada, se halló la numerosidad estimada de las distintas especies respecto de la numerosidad estimada del pejerrey. Con este dato y el peso promedio se obtuvo el peso húmedo total, y tomando en cuenta los gramos de materia orgánica por gramo de peso húmedo se obtuvo la biomasa, entendida como materia orgánica total, de los peces de Chascomús (Tabla 26.2). La biomasa de las distintas especies guarda una relación muy aproximada con el nivel trófico que ocupan. Padín *et al.* (1991) calcularon que esta laguna tiene un rendimiento de 554 kg ha^{-1}.

Laguna Sauce Grande

La laguna Sauce Grande, formada sobre un cauce fluvial preexistente, está situada en el SO de la provincia de Buenos Aires (38°56'S, 61°23'W). Tiene una superficie de 2290 hectáreas, de las cuales 951 están cubiertas por junco, y un volumen de agua calculado en 23.265.147 m^3 con una profundidad media de 1,02 m. El agua es dura, oligohalina, levemente alcalina, y con bastante materia orgánica.

Padín *et al.* (1991) usaron técnicas acústicas, redes de arrastre y trasmallos para evaluar el número y biomasa de peces, a los que consideraron en dos grupos ecológicos (Tabla 26.3).

El número total de individuos para el conjunto de 8 especies presentes se estimó en 89.206.052, con una biomasa de 1.062.910 kg, que representan 464 kg ha^{-1}.

Laguna de Lobos

Esta laguna, habitada por 22 especies de peces (López, 1987), está situada a 35°17'N y 59°07'O. Tiene una profundidad media de 1,07 m, es oligohalina - poiquilohalina, con agua bicarbonatada - clorurada. Valores de N total de 2 mg l^{-1} y de P total de 460 μg l^{-1} confirman que está muy eutroficada (Mariñelarena & Conzonno, 1997).

El proceso de maduración implica que se dirige más energía a la red trófica del bentos que a la del plancton. Las especies asociadas al bentos y a las zonas vegetadas han aumentado en relación a las asociadas al plancton. La disminución de energía habría producido una reducción en el alimento

Tabla 26.2. Biomasa (como materia orgánica) de peces de la laguna de Chascomús. Modificada de Alaimo & Freyre (1969).

Especies	Número	Peso promedio (g)	Peso húmedo total (kg)	Mat. org./ peso húmedo	Biomasa (kg)
Platanichthys platana	4.739.248	3,404	16.532,0	0,20150	3.331,2
Odontesthes bonariensis	720.497	76,021	54.773,0	0,18210	9.974,2
Bryconamericus iheringi	614.091	9,546	5.862,0	0,20815	1.220,2
Oligosarcus jenynsi	459.801	29,910	13.753,0	0,20010	2.752,0
Cheirodon interruptus	243.334	4,657	1.133,0	0,22985	260,4
Parapimelodus valenciennesi	220.305	97,131	21.398,0	0,20815	4.454,0
Astyanax eigenmanniorum	184.995	14,617	2.630,0	0,20945	550,9
Corydoras paleatus	178.854	6,451	1.154,0	0,28200	325,4
Pimelodella laticeps	105.163	10,698	1.125,0	0,20815	234,2
Cyphocharax voga	72.156	87,730	6.186,0	0,18900	1.169,2
Hyphessobrycon anisitsi	66.015	7,157	472,0	0,19970	94,3
Loricariichthys anus	37.613	332,985	12.525,0	0,20815	260,75
Cichlasoma facetum	15.352	177,765	2.729,0	0,11800	322,0
Rhamdia cf. *quelen*	12.282	313,807	3.854,0	0,20815	802,2
J. lineata + *C. decemmaculatus*	2.303	4,214	9,7	0,29600	2,9
Hoplias malabaricus	2.303	1.179,529	2.716,0	0,18200	494,3

Tabla 26.3. Número y peso de peces, por hectárea, en la laguna Sauce Grande. Según Padín *et al.*(1991).

	Número ha^{-1}	Peso kg ha^{-1}
En agua libre		
Odontesthes bonariensis	11.583	346,60
Oligosarcus jenynsi	2.606	167,30
Cheirodon interruptus	2.404	4,80
Bryconamericus iheringi	1.763	8,00
Corydoras paleatus	308	0,19
Rhamdia cf. *quelen*	280	200,50
Jenynsia cf. *multidentata*	36	0,20
Pimelodella laticeps	9	0,02
En el juncal		
Cheirodon interruptus	39.537	43,49
Odontesthes bonariensis	23.858	45,30
Jenynsia cf. *multidentata*	3.408	3,20
Oligosarcus jenynsi	273	1,60

disponible para el pejerrey. La especie respondió reduciendo la supervivencia de juveniles y su abundancia, sin cambiar el crecimiento individual (Freyre *et al.*, 1997).

La producción neta de pejerrey en la laguna de Lobos fue calculada en 60,33 kg ha^{-1} $año^{-1}$ para la cohorte de primavera y en 12,94 kg ha^{-1} $año^{-1}$ para la de otoño. La comparación de datos de 1972 y 1987 mostró un aumento de 7 veces en la producción neta (y casi una duplicación de la producción por individuo), en tanto la densidad anual media por hectárea se redujo 14 veces (Freyre *et al.*, 1997).

Hace más de 20 años (Freyre, 1976a), se hizo en esta laguna el primer cálculo de producción del pejerrey en una laguna pampásica, que fue de 746 kg ha^{-1} $año^{-1}$. Estas cantidades son una indicación de las modificaciones que estos ambientes pueden sufrir en períodos breves.

Otras estimaciones

Veintitrés lagunas de más de 5 km^2 en la provincia de Buenos Aires fueron seleccionadas por Baigún & Anderson (1993) para analizar la aplicabilidad de índices estructurales en la evaluación de *stock* de *Odontesthes bonariensis*. El pejerrey vivía en 19 de las lagunas consideradas y constituyó 55% del peso total de todos los peces capturados. La captura por unidad de esfuerzo expresada en kg red-$noche^{-1}$ fue considerada baja (<50) en 7 lagunas, moderada (de 51 a 150) en 6, elevada (151 a 300) en 4 y muy elevada (>300) sólo en una laguna. El rango total de variación de

la CPUE fue de 2,9 a 435,2 kg red-noche^{-1}. La densidad proporcional de *stock*, es decir, la proporción de peces de tamaño adecuado para la explotación, fue menor de 40% en 8 lagunas y de 40 a 70% en el resto.

La condición de los peces no parece ser afectada ni por la distribución de tallas ni por la abundancia, y a su vez la estructura de la población de pejerrey no aparece relacionada con las otras especies que habitan el mismo ambiente ni con su cantidad. Baigún & Anderson (1993) encontraron una relación significativa entre el $\log_{10}$ de la CPUE del pejerrey y el $\log_{10}$ de la biomasa seca del zooplancton. Esto confirma la relación entre el valor calórico del plancton y la CPUE de pejerrey propuesta por Freyre en 1976b. En cambio, el nitrógeno orgánico total no mostró correlación con la CPUE de pejerrey, y una correlación muy baja con la CPUE del conjunto de peces.

27. EFECTO DE LA CONTAMINACIÓN EN LA ABUNDANCIA RELATIVA DE LAS ESPECIES DE PECES

La laguna El Carpincho (34°25'S, 60°53'O), cerca de Junín, tiene un área de 4,6 km^2 y poca profundidad. En los años 1960 y 1970 se estudió la influencia que ejercían en la calidad del agua y en las comunidades de peces, la actividad de una planta procesadora de leche, una fábrica de envases de nylon, y un lavadero de camiones de transporte de ganado (Freyre, 1973).

Se constató un aumento de Na^+ y SO_2, nitratos y fosfatos, y elevados contenidos de $PO_4^=$ y NO_3^-. La presencia de Pb^{++} y Fe^{++} se detectó por primera vez en 1969. Las demandas bioquímicas de O_2 y de Cl^- eran elevadas y se encontró un exceso de lípidos.

Entre 1965 y 1969 la relación Mg/Ca pasó de 0,63 a 3,14, y el rendimiento calórico del plancton de 32,79 cal g^{-1} 100 l^{-1} a 3,89 cal g^{-1} 100 l^{-1}. De mediados de 1966 a fines de 1977 el número de ejemplares de pejerrey bajó de 314 a 16 ejemplares por muestra, y de 12,5 a 2,5 kg.

Entre 1966 y 1970, llamativamente, la captura media pasó de 643 a 62 individuos, pero el número de especies de peces aumentó de 3 (pejerrey, *Oligosarcus jenynsi* y *Cyphocharax voga*) a 9 (las citadas más, progresivamente, *Bryconamericus iheringi, Astyanax eigenmanniorum, Cheirodon interruptus, Pimelodella laticeps, Parapimelodus valenciennesi, Corydoras paleatus* y *Loricariichthys anus*). Correlativamente el índice de diversidad aumentó de 0,30 a 1,9.

El porteño *Parapimelodus valenciennesi*, que sería un competidor trófico del pejerrey y no habitaba El Carpincho en 1966, llegó a 4302,8 ejemplares en 1969 y a 85.952,2 en 1970 (numerosidad calculada comparando con la relación Número total/rendimiento medio de Chascomús, según adaptación del método de Schnabel) (III 18).

28. EL ARROYO O RÍO EL PESCADO, UN AMBIENTE DE ESTACIONALIDAD MODERADA EN LA PAMPASIA

Mientras las lagunas de la Pampasia han sido muy estudiadas, los ambientes lóticos han recibido menos atención. Su ictiofauna no es muy diferente de la de las lagunas, y excepto el río Salado, pocos cursos del área son de una magnitud que permita el desarrollo y presencia constante de peces de río de cierto tamaño.

La función de estos ríos y arroyos como vías de poblamiento ha sido verificada en muchas ocasiones. Ringuelet (com. pers.) los consideraba así para las pirañas, y al Salado como vía de entrada de *Acestrorhynchus altus* y *Schizodon platae* a las lagunas Tablillas y Barrancas, y del sábalo a las del Carpincho y Junín. Hay varias especies que ocasionalmente entran a charcas de Los Talas, pero no prosperan (Menni & Almirón, 1994; IV 25). En pequeños arroyos, como el Villoldo, cerca de Punta Indio, se encuentra *Cyphocharax saladensis*, en el límite meridional de su distribución (Almirón, 1990).

La regularidad del ciclo de inundación en los ríos tropicales es bien conocida (Lowe McConnell, 1979; Welcomme, 1969; Junk *et al.*, 1989; Neiff, 1990). En áreas de estacionalidad menos marcada, como la llanura bonaerense, ni las lluvias ni las crecientes son tan regulares. Las crecientes son fenómenos naturales de los cursos de agua, y las poblaciones han evolucionado en relación con estos fenómenos periódicos, que se cree funcionan como mecanismos de renovación importantes en el mantenimiento de la estructura normal de la comunidad (Winger, 1981). En pequeña escala las comunidades parecen variar al azar, pero en períodos mayores parecen ser relativamente estables (Bayley &Li, 1996; Winemiller, 1996; Matthews, 1998).

El Pescado es un arroyo [en la toponimia; técnicamente es un río, muy pequeño], típico de la Pampasia, que ha sido propuesto como reserva natural, y está ubicado en el límite Sur del dominio Subtropical (Almirón *et al.*, 2000). Nace al SE de la ciudad de La Plata y recorre 36 km a través de la Pampa meridional (en el sentido de Frenguelli, 1950), con una pendiente de 0,6 m km^{-1} hacia el Noreste, desembocando en el Río de la Plata a 34°55´S y 57°45´O (Fig. 28.1). El área

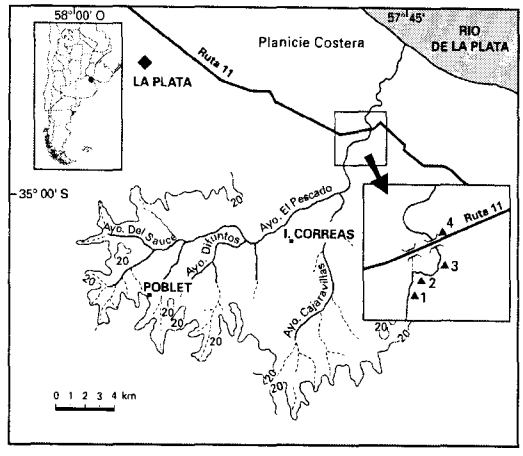


Fig. 28.1. Estaciones de muestreo en el arroyo El Pescado. Las líneas de contorno corresponden a 20 m de altura s.n.m. Reproducido de Almirón et *et al.* (*Marine and Freshwater Research* 51, 2000) con gentil autorización de CSIRO© PUBLISHING

total de la cuenca es de unos 400 km^2 (González & Laurencena, 1988; Laurencena & Kruse, 1993). El arroyo tiene meandros bien desarrollados y orillas de 0,5 a 5 m de alto. Hay muchos tributarios sobre la margen derecha, de los que los mayores son los arroyos Difuntos y Cajaravillas. El agua subterránea es la fuente principal, lo que mantiene el nivel aun en verano. La temperatura del agua durante el día varió entre 8°C (en invierno en todos los lugares muestreados) y 28°C (en primavera en un lugar de poca profundidad y fondo rocoso). El clima es húmedo y mesotermal, con una ligera deficiencia de agua según el sistema de Thornthwaite (1948). La media anual de lluvia es de 1010 mm. Las temperaturas del aire máxima (enero), mínima (julio) y media anual, son respectivamente 22,4; 9,9 y 16°C. El agua del arroyo es bicarbonatada–sódica-clorurada, algo alcalina, con pH entre 7.1 y 8.3. Los valores de pH variaron poco, a diferencia de lo que pasa en ambientes en los que el caudal es más variable (Menni *et al.*, 1984; 1988), o en ambientes subtropicales más húmedos (Bonetto & Lancelle, 1981). La conductividad y el pH son similares a los de la subcuenca Delta del Río de la Plata (Claps & Skorupka, 1991). Los sólidos totales disueltos fueron más elevados que en arroyos del Sur de la provincia de Buenos Aires bajo climas más duros, y que en tributarios del río Uruguay, pero más bajos que en lagunas pampásicas. La dureza (71,10 mg l^{-1} CO_3Ca) correspondió a agua ligeramente blanda. El arroyo no muestra los severos cambios debidos a contaminación que se encuentran en cursos de agua más al Norte, como el río Reconquista con 135 - 210 mg l^{-1} CO_3Ca. La demanda química de oxígeno estuvo entre 28,4 y 31,6 mg O_2 l^{-1} (media= 30,41 DS= 1,21), valores similares a los de ambientes húmedos subtropicales de Formosa (24,5 a 39,5 mg O_2 l^{-1}) y mucho mayores que en ambientes de Sierra de la Ventana (4,3 a 8,7 mg O_2 l^{-1}), con temperaturas más bajas, un clima más seco y fauna más pobre.

Las razones Mg/Ca y Mg+Ca/Na+K fueron casi constantes, y están dentro del rango de lagunas pampásicas típicas, como Chascomús y Tablillas (Ringuelet *et al.*, 1967b), aunque la cantidad de Ca^{++} es mayor.

La conductividad varió entre 374 y 1972 μS cm^{-1}, y la transparencia entre 10 y 40 cm del disco de Secchi. El contenido de oxígeno disuelto, entre 3,75 y 8,24 mg l^{-1}, puede ser en ocasiones relativamente bajo para un cuerpo lótico, pero debe considerarse que se trata de un arroyo de llanura bastante eutrófico sobre sedimento blando.

El arroyo tiene un interés ecológico particular, porque casi todos los cursos de agua situados más al Norte, hasta el Carcarañá (que es de la cuenca del Paraná), están contaminados o por lo menos muy influídos por acción humana. Los dos grandes ríos que le siguen hacia el Sur, el Salado y el Samborombón, tienen aguas bastante salinas (Izaguirre *et al.*, 1991; O´Farrel, 1994, Claps, 1996; Solari, 1995).

La vegetación más común (Solari, com. pers.), incluye *Schoenoplectus californicus*, presente todo el año, y en forma más variable *Potamogeton striatus, Ceratophyllum demersum, Myriophyllum aquaticum, Althernantera phyloxeroides, Azolla filiculoides*, una especie de *Ludwigia* y una de *Polygonum*.

En El Pescado se estudió la respuesta de las comunidades de peces a inundaciones de frecuencia irregular en un clima de estacionalidad relativamente suave, menos marcada que en ambientes tropicales (Almirón *et al.*, 2000). Durante el período de muestreo, de octubre de 1991 a agosto de 1993, hubo una gran inundación en mayo de 1992, que remitió un poco en junio, pero la planicie siguió inundada durante todo julio, y en agosto el nivel del agua era todavía alto. En mayo del año siguiente hubo otra inundación. Estas crecidas son causadas por fuertes lluvias y vientos del Sudeste que son típicos del área. En estas oportunidades, la vegetación flotante es arrastrada por la corriente.

Tomando en cuenta la variedad de sitios y de especies, se emplearon al mismo tiempo diferentes

artes de pesca, para obtener una buena estimación del número de especies y de su abundancia relativa (Winemiller 1996, Galacatos *et al.*, 1996). En las estaciones 1 y 2, con un fondo adecuado, se usó el método de área barrida.

Muestreos realizados en sitios elegidos a priori por diferencias en sustrato, velocidad de la corriente y tipo de vegetación, mostraron diferencias en la fidelidad de las especies que componen la ictiofauna del arroyo según las variaciones del medio. En el primer sitio el arroyo tiene 20 m de ancho, con 1,5 m de profundidad y fondo de poca pendiente, de arcilla y fango. La vegetación marginal incluye *Schoenoplectus californicus* y especies de *Ceratophyllum, Potamogeton, Hydromystria* y *Myriophyllum*.

El segundo sitio es un brazo de unos 7 m de ancho con fondos de arcilla, fango y grava, de pendientes pronunciadas y 1 m de profundidad. *Schoenoplectus californicus* y especies de *Ludwigia, Potamogeton, Althernantera* y carófitas componen la vegetación de la orilla.

En el tercer sitio el curso tiene 15 m de ancho, fondo de tosca y grava, y la corriente es más rápida que en los anteriores. Está rodeado por un área de suelo salino, inundable, con *Salicornia virginica* y *Cotula coronopifolia*.

En el cuarto sitio el ancho es de 10 m, la profundidad escasa, el fondo rocoso, y la velocidad del agua 1,8 km h^{-1}.

Peces del arroyo El Pescado

Almirón *et al.* (2000) colectaron en total 7321 individuos de 55 especies de 20 familias (Almirón & García, 1992). Nótese que el número de especies es casi igual al de las charcas de Los Talas (IV 25).

El tamaño de los peces estuvo entre 19 mm (*Phalloceros caudimaculatus*) y 286 mm (*Prochilodus lineatus*). *Loricarichtys anus* (164,3 mm), *Raphiodon vulpinus* (151,9 mm) y *Rhamdia* cf. *quelen* (145,3 mm) están entre los peces más grandes.

En ambientes del Noreste, se ha observado que hay una relación entre el área de las cuencas y el tamaño de la especie más grande de cada una. Así, en el río Uruguay el pez más grande es *Paulicea luetkeni*, en el Iguazú *Steindachneridion inscripta* y en el arroyo Urugua-í una especie de *Gymnotus* (Bentos *et al.*, 2001).

Entre las especies permanentes, las más abundantes, *Cnesterodon decemmaculatus* y *Pimelodella laticeps*, midieron 20,5 y 56,4 mm respectivamente.

En el primer sitio se colectaron 1696 individuos de 44 especies. El 72,6% del total estuvo compuesto por seis especies: *Cnesterodon decemmaculatus* (23,5%), *Pimelodella laticeps* (13,4%), *Cheirodon interruptus* (10,1%), *Charax stenopterus* (9,4%), *Astyanax fasciatus* (8,5%) y *Corydoras paleatus* (7,7%).

El peso total de los peces en este lugar fue 10,84 k, con 74,7% compuesto por el conjunto de *Hypostomus commersoni* (24,3%), *Prochilodus lineatus* (18,6%), *Loricariichthys anus* (12,9%), *Raphiodon vulpinus* (7.6%), *Astyanax fasciatus* (5,7%) y *Charax stenopterus* (5,6%). En esta estación de aguas libres, las capturas siempre fueron abundantes y se capturaron los ejemplares de mayor tamaño. La biomasa acumulada durante el período de muestreo fue de 1084 kg ha^{-1} . El máximo fue 5,85 kg (DS= 0,28) en otoño y el mínimo de 0,26 kg (DS= 0,05) en primavera.

En este sitio se halló una elevada correlación entre el número de especies y el logaritmo natural del número de individuos ($r= 0,85$, $P< 0,001$) (Fig. 28.2). Esta correlación, que también fue alta en el sitio 4, apoya el criterio de que los sitios 2 y 3 difieren de los otros en que la vegetación costera provee abrigo para los peces.

Valores bajos de diversidad y del logaritmo natural del número de especies se observaron en agosto de 1992 y mayo de 1993 (Fig. 28.3), después de las inundaciones. En la primera fecha el río estuvo fuera del cauce durante un mes con fuertes lluvias. A veces la acción del viento es suficiente para detener la corriente.

En el sitio 2 se colectaron 2872 ejemplares de 39 especies. Las más abundantes, que componían 78,8 % del total, fueron *C. decemmaculatus* (50,8 %), *P. laticeps* (12,1 %), *C. paleatus* (11,4 %) y *Otocinclus flexilis* (4,5 %).

El peso total obtenido fue 4,02 kg, con *P. laticeps* (20,8 %), *C. paleatus* (20,6 %), *R. vulpinus* (8,7 %), *R.* cf. *quelen* (8,2%), *C. stenopterus* (5,7%), *A. fasciatus* (5,6%) y *Hypostomus commersoni* (5,5%) representando 75,1% del total. El número de especies más alto fue registrado en este lugar. La biomasa acumulada durante el período de muestreo fue 402 kg ha^{-1}. El máximo fue 1,26 kg (DS= 0.06) en verano y el mínimo 0,21 kg (DS= 0,01) en invierno.

El número de especies mostró valores bastante constantes durante el año (Fig. 28.3). Durante los períodos de inundación, la diversidad alcanzó los valores más bajos, pero el número de individuos aumentó.

Durante las crecientes, la densa mata de *Schoenoplectus californicus* que cubre la orilla durante todo el año provee refugio para muchas especies (II 10).

En el sitio 3 se colectaron 2727 individuos de 26 especies. Los más abundantes fueron *C.*

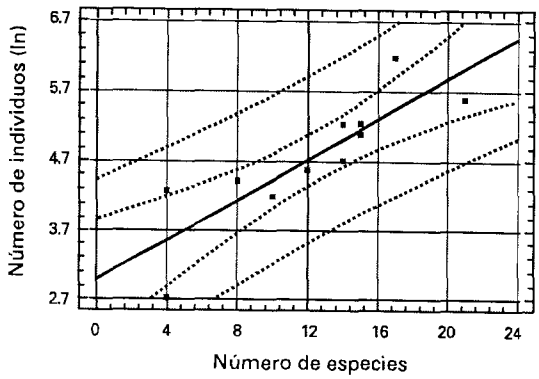


Fig. 28.2. Comunidad de peces del arroyo El Pescado Regresión lineal entre el número de especies y el logaritmo natural del número de individuos (r= 0,85, P< 0,001).

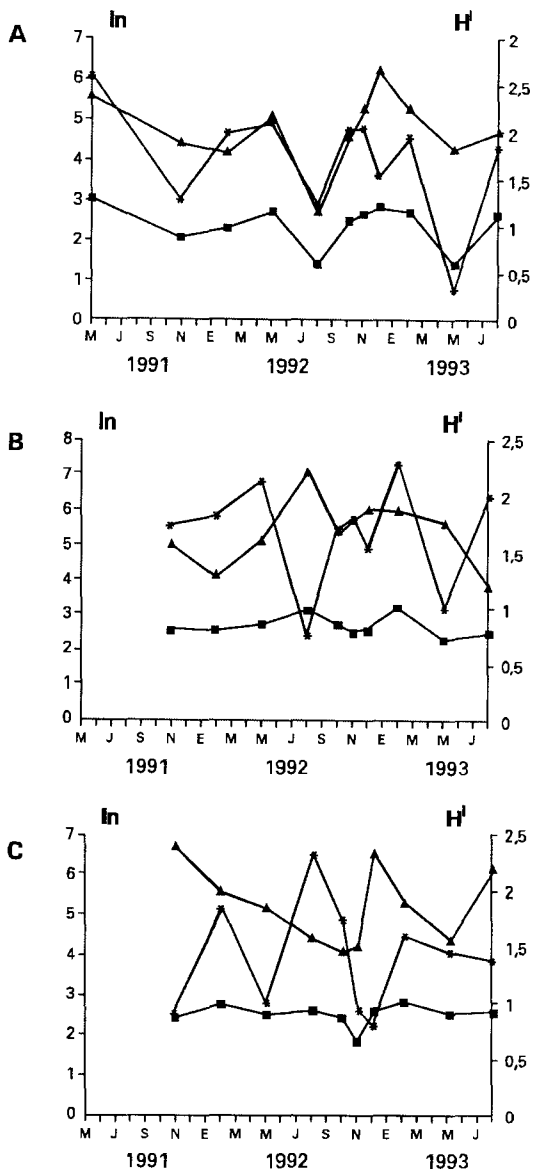


Fig. 28.3. Comunidad de peces del arroyo El Pescado. Variación anual de los valores de diversidad (asteriscos), logaritmo natural del número de especies (cuadrados) y número de individuos (triángulos) en estaciones con diferentes características (A: Loc. 1, B: Loc. 2 y C: Loc. 3 de la Fig. 28.1). Reproducido de Almirón *et al.* (*Marine and Freshwater Research* 51, 2000) con gentil autorización de CSIRO© PUBLISHING

decemmaculatus (50,9 %), *O. flexilis* (14,9%) y *Cheirodon interruptus* (8,5%), que componían 74,3% de todos los individuos capturados. El peso total obtenido fue 1,06 kg, con *O. flexilis* (23,5%), *H. commersoni* (12,7%), *C. paleatus* (12,2%), *C. decemmaculatus* (11,8%) y *Hoplias malabaricus* (11,6%) componiendo 72% del peso total en esta estación. El número de especies (11 a 15), menor que en los sitios 1 y 2, fue bastante constante durante el año. En cambio, los valores de diversidad fueron muy variables, pero no aparecieron relacionados con las crecientes como en los sitios anteriores (Fig. 28.3). Los cambios se debieron a aumentos súbitos de la abundancia de *Cnesterodon decemmaculatus*, un pez vivíparo que está entre los más euritópicos de la Argentina (Menni *et al.*, 1996).

En el sitio 4 se capturó el menor número de individuos (N= 67), pertenecientes a sólo 4 especies, que en este lugar viven bajo las rocas. *Hypostomus commersoni* (61,9 %) y *Ancistrus cirrhosus* (32,8%) fueron las más abundantes, mientras *Rineloricaria lima* (4,5%) y *Synbranchus marmoratus* (1,5 %) fueron escasas. El peso total obtenido fue 0,29 kg, con más de 80% correspondiendo a las dos primeras especies.

De acuerdo con las características físicas de este lugar, todas las variables mostraron enormes variaciones, reflejando tanto los particulares tipos de vida de las especies componentes como el bajo número de individuos de todas ellas. A pesar de esto, y probablemente debido a su carácter sedentario, la correlación entre el número de especies y el logaritmo natural del número de individuos fue elevada (r= 0.84, P< 0.04).

La Tabla 28.1 muestra las especies más abundantes en cada sitio. Es evidente la diferencia en la composición del cuarto sitio, de fuerte corriente, adecuado para especies criptobénticas o de hendiduras.

Las especies de peces permanentes, presentes al menos en 70% de las muestras, fueron *Charax*

Tabla 28.1. Especies de peces capturados en cuatro estaciones de diferentes características ecológicas del arroyo El Pescado. Número (N) y Peso (P, en g) de ejemplares capturados en cada estación de muestreo. *= permanentes, **= semipermanentes, ***= ocasionales. Según Almirón *et al.* (2000). Con autorización de CSIRO© PUBLISHING.

Especies	Estación 1		Estación 2		Estación 3		Estación 4	
	N	P	N	P	N	P	N	P
Cnesterodon decemmaculatus *	399	39,40	1459	124,00	1635	125,85		
Pimelodella laticeps *	228	405,14	349	836,80	24	31,70		
Charax stenopterus *	183	607,17	59	229,10	3	6,50		
Cheirodon interruptus *	174	129,68	113	67,90	231	77,01		
Astyanax fasciatus *	145	619,95	50	223,80	7	5,70		
Corydoras paleatus *	130	402,95	327	825,90	68	130,52		
Bryconamericus iheringi *	73	118,5	48	61,54	46	29,65		
Auchenipterus osteomystax	62	36,32						
Astyanax eigenmanniorum *	53	104,40	35	89,10	21	20,41		
Astyanax sp **	31	34,00	7	6,80				
Rhaphiodon vulpinus ***	30	822,50	13	348,00				
*Diapoma terofali***	27	34,20	13	14,40	5	2,82		
Otocinclus flexilis *	25	20,33	128	79,60	406	248,91		
Pseudocorynopoma doriae *	22	49,90	30	58,60	34	18,91		
Gymnogeophagus meridionalis *	22	123,40	16	15,08	18	18,95		
Steindachnerina biornata ***	19	274,50						
Oligosarcus jenynsii **	9	100,20	9	148,20				
Odontostilbe yatai **	9	7,15	5	2,40				
*Pimelodus maculatus***	9	293,50	3	49,40				
Hypostomus commersoni *	9	2635,00	54	220,95	71	135,10	41	94,08
Hyphessobrycon meridionalis **	8	28,00						
Characidium rachovii *	7	3,90	8	3,40	24	7,00		
Cynolebias bellotti ***	7	2,50	41	5,20	19	2,60		
Prochilodus lineatus ***	6	2017,00						
Loricariichthys anus **	5	1398,70	4	4,95	1	1,30		
Ageneiosus valenncciennesi ***	4	173,00						
Oligosarcus oligolepis ***	3	38,50						
*Phalloceros caudimaculatus***	3	9,00	21	1,80	4	0,64		
Pachyurus bonariensis ***	3	79,00	7	15,20				
Cyphocharax voga **	2	37,60	3	89,40				
Trachelyopterus galeatus ***	2	4,60						
Jenynsia multidentata *	2	2,50	10	4,90	75	19,99		
Iheringichthys westermanni ***	2	83,00	13	44,10				
Acestrorhynchus pantaneiro ***	1	23,0						
Salminus maxillosus ***	1	56,00						
Hoplias malabaricus **	1	30,00	1	0,20	7	123,00		
Schizodon platae ***	1	25,00						
Dysichthys sp. **	1	3,50	11	36,40				
Microglanis cottoides **	1	2,40	3	3,24	7	18,00		
Parapimelodus valenciennis ***	1	16,50	3	7,40				
Odontesthes bonariensis ***	1	4,00						
Plagioscion ternetzi ***	1	12,00						
Cichlasoma facetum ***	1	6,00	1	3,00	1	3,50		
Mugil liza ***	1	0,30						
Astyanax rubropictus ***					1	1,50		
Dysichthys iheringi ***			1	6,00	2	0,95		
Pimelodella gracilis ***			1	–				
Rhamdia sapo **			2	331,00	3	26,50		
Luciopimelodus pati ***			1	8,20				
Otocinclus maculipinnis ***			3	1,10	3	1,62		
O. vittatus ***			8	2,80	11	3,85		
Rineloricaria lima **			13	46,20			3	28,80
Ancistrus cirrhosus *							22	44,90
Synbranchus marmoratus ***							1	13,00
Crenicichla sp.***			1	–				

stenopterus, Pseudocorynopoma doriai, Astyanax eigenmanniorum, A. fasciatus, Bryconamericus iheringi, Cheirodon interruptus, Jobertina rachovii, Pimelodella laticeps, Corydoras paleatus, Otocinclus flexilis, Ancistrus cirrhosus, Hypostomus commersoni, Jenynsia lineata, Cnesterodon decemmaculatus y *Gymnogeophagus meridionalis*.

Trece especies estaban presentes entre 30 y 70% de las muestras y fueron consideradas semipermanentes, y 26 fueron ocasionales (<30% de las muestras).

Las especies permanentes y semipermanentes son muy comunes en las lagunas bonaerenses. Entre las ocasionales, hay especies que son raras en el área, en particular *Steindachnerina biornata, Pimelodella gracilis, Iheringichthys westermanni*, las especies de *Otocinclus* y *Odontostilbe yatai*. Su presencia está de acuerdo con el carácter limítrofe del biotopo. Otras, como las corvinas *Pachyurus bonaerensis* y *Plagioscyon ternetzi*, y la lisa, son de abolengo marino, y comunes en el Río de la Plata.

Según Matthews (1998), en cursos de agua templada del mundo hay muchos lugares con 1 a 16 especies de peces, y la proporción de conjuntos locales que sobrepasan este máximo es relativamente baja. Si es así, la riqueza específica de El Pescado [como la de Los Talas, IV 25] es notablemente alta, porque está muy por encima de la moda de los arroyos templados, y más cercana a la de algunos ambientes tropicales.

La composición específica es diferente entre los sitios estudiados, como era de esperar de sus diferentes características. En los sitios 1 a 3 *Cnesterodon decemmaculatus* fue el pez más abundante, componiendo 25, 50 y 60% respectivamente de la captura total anual. Las mayores biomasas, en cambio, correspondieron a especies grandes, como *Hypostomus commersoni*, o individuos juveniles de *Prochilodus lineatus* y *Loricariichthys anus*. En los sitios 1 y 2 *Pimelodella laticeps* siguió en abundancia. En el sitio 3, de fondo duro, *Otocinclus flexilis* ocupó este lugar, moviéndose entre plantas sumergidas de los géneros *Ludwigia, Myriophyllum* y *Ceratophyllum*.

Esta abundancia de cyprinodontoideos y siluriformes, es diferente de la dominancia del ateriniforme *Odontesthes bonariensis* en muchas lagunas pampásicas, o del clupeido *Platanichthys platana* en hábitats artificiales cercanos.

El mayor número de individuos se registró en los sitios 2 y 3, que tienen orillas irregulares con muchas áreas vegetadas. Estos lugares son ricos en alimento, y proveen refugio contra los ictiófagos, que son menos efectivos entre la vegetación (Wootton, 1991).

Las cosechas obtenidas en los sitios 1 y 2 están en el rango de las de pequeños ambientes relacionados con el Paraná (193 a 1287 k ha^{-1}) (Bonetto *et al.*, 1969b, 1970a; Cordiviola de Yuan y Pignalberi de Hassan, 1985).

Las especies ocasionales, capturadas en menos de 30% de las muestras, se ubican en dos grupos. Uno es el de las especies que entran al arroyo desde su hábitat normal en el Río de la Plata. Estas especies, *Raphiodon vulpinus, Acestrorhynchus pantaneiro, Salminus brasiliensis, Schizodon platae, Prochilodus lineatus, Auchenipterus osteomystax, Trachelyopterus striatulus, Iheringichthys westermanni, Luciopimelodus pati, Ageneiosus valenciennesi, Odontesthes bonariensis, Pachyurus bonariensis, Plagioscion ternetzi* y *Mugil liza*, son todas relativamente grandes y buenas nadadoras. El otro está formado por peces con modalidades de vida peculiares, que no son comunes en ambientes lóticos, a saber la anguila criolla *Synbranchus marmoratus* y la especie anual *Austrolebias bellotti*.

Durante primavera y el verano, la población incluye abundantes hembras maduras, larvas y juveniles, que ocultas en la vegetación probablemente obtienen su alimento de las comunidades relacionadas con ella.

Es bien sabido que en las zonas tropicales hay una relación inversa entre la altura del agua y la conductividad (Welcomme, 1979). En el subtrópico de la Argentina, las crecientes que invaden la llanura Paranense diluyen los sólidos disueltos concentrados durante la estación seca (Bonetto *et al.*, 1969a). Esta correlación fue demostrada para toda la pesquería del Paraná por Quirós y Cuch (1989) (III 18). En ambientes de este río, la densidad de los peces relacionados con la vegetación acuática también tiene una correlación alta con el nivel del agua (r= 0,83) (Cordiviola de Yuan *et al.*, 1984).

En El Pescado, durante los períodos de aguas altas, hay un efecto de dilución, que es seguido por un aumento del número de especies oportunistas del fitoplancton (Solari, com. pers.) y por un aumento de la diversidad de los peces. La correlación entre la conductividad - que es una medida de la dilución- y tanto el logaritmo natural del número de individuos como el número de especies, fue alta (r= 0,98, P< 0,0001 y r= 0,75, P< 0,08 respectivamente) (Figs. 28.4 y 28.5).

En el arroyo hay pocas especies estrictamente ictiófagas, a saber *Hoplias malabaricus, Raphiodon vulpinus, Salminus brasiliensis* y *Acestrorhynchus pantaneiro*. Las tres últimas son ocasionales. *Pimelodella laticeps* se alimenta principalmente del perifiton y el bentos (García *et al.*, 1997).

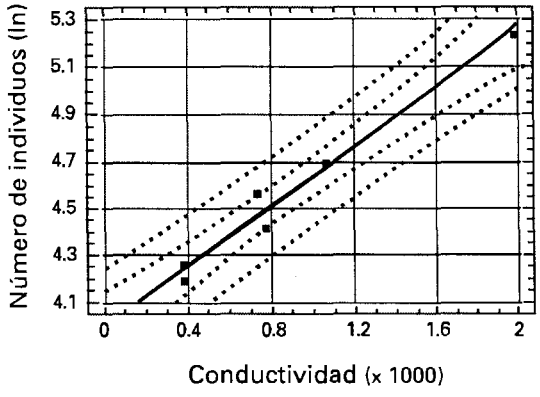


Fig. 28.4. Regresión lineal entre la conductividad (μS cm^{-1}) y el número de individuos (r= 0,98, p< 0,001) en la estación 1 del arroyo El Pescado. Reproducido de Almirón *et al.* (*Marine and Freshwater Research* 51, 2000) con gentil autorización de CSIRO© PUBLISHING

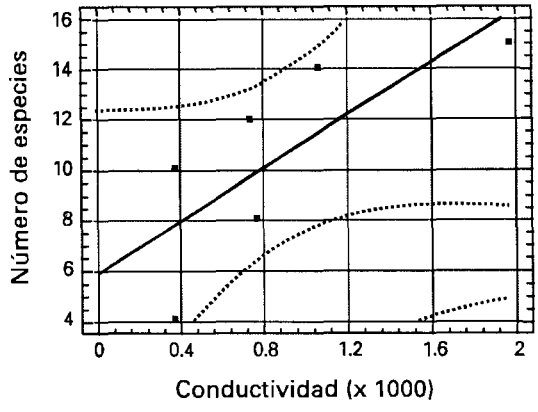


Fig. 28.5. Regresión lineal entre la conductividad (μS cm^{-1}) y el número de especies (r= 0,75, p< 0,08) en la estación 1 del arroyo El Pescado. Las líneas quebradas indican el intervalo de confianza de 90%.

Ancistrus cirrhosus, Rineloricaria lima, Hypostomus commersoni y *Synbranchus marmoratus* viven en el sitio 4, sobre fondo rocoso, expuestas a fuertes corrientes. Como ha sido descripto por Miquelarena *et al.* (1994), se observó una marcada territorialidad en *Ancistrus cirrhosus*. *Rineloricaria lima* fue observada cuidando masas de huevos adheridas bajo las piedras. Sólo se capturaron juveniles de *Hypostomus commersoni* (15,7-91,6 mm de longitud estándar) y *Synbranchus marmoratus* (190 y 220 mm de longitud total). *Synbranchus marmoratus* es un ejemplo de forma del cuerpo divergente, asociada con hábitats o modos de locomoción especiales (Winemiller, 1992). Comúnmente vive en fondos barrosos y en ciertos períodos enterrada en el fondo de cuerpos de agua secos (Ringuelet *et al.*, 1967a). Aquí fue hallada viviendo bajo rocas, una conducta no observada antes.

Los valores de diversidad, expresados como medias para cada estación, estuvieron entre 1,08 y 2,04, con fluctuaciones débiles durante el año, y son valores comunes en taxocenos de peces (Margalef, 1977). La diversidad es menor que en el Paraná medio (1,25-3,73) (Cordiviola de Yuan *et al.*, 1984), en charcas de Los Talas (1,14-3,65) (Almirón, 1989), el embalse de Salto Grande (0,98-3,91) (Elgue *et al.*, 1991), y que en ambientes subtropicales de Formosa (0,21-3,92) (Menni *et al.*, 1992). Esto se debe en parte al carácter lótico del arroyo (Margalef, 1977), pero también a que está ubicado cerca del límite meridional de muchas especies. Los bajos valores entre 0,81 y 2,60 de la cercana laguna de Chascomús en el presente, se deben a una excesiva eutroficación (Barla, 1991a), en tanto los valores notablemente bajos de un río en el Norte de Venezuela (Penczak y Lasso, 1991) o de pequeños tributarios del Paraná en Brasil (Penczak *et al.*, 1994) parecen ser naturales. Otros ambientes tropicales tienen una diversidad muy elevada.

La alternancia de crecientes y sequías resulta en modificaciones considerables de las comunidades de peces de cursos de agua tropicales (Lowe McConnell, 1979; Welcomme, 1969; Winemiller, 1996) y de ambientes acuáticos relacionados con el Paraná medio subtropical (Bonetto *et al.*, 1969b; Dioni y Reartes, 1975; Quirós y Cuch, 1989). En cambio, aunque El Pescado está sujeto a inundaciones, las especies más abundantes son también permanentes, y durante el año no hay grandes cambios ni en la composición específica ni en la abundancia (Fig. 28.3). La comunidad de peces del arroyo mantiene una composición bastante constante, que se restablece tan pronto como las situaciones extremas de inundación y sequía se suavizan ("persistencia" en el sentido de Winemiller, 1996). Probablemente la permanente disposición de agua y la temperatura moderada sean los factores más importantes en este proceso.

Datos de un arroyo templado "benigno", típico de los Estados Unidos de América (Matthews, 1998), muestran que ocho meses después de la creciente no se detectan efectos negativos sobre la ictiofauna. Las poblaciones de El Pescado se recobran en menos tiempo.

En El Pescado, durante la estación seca, no hay pozas que pudieran favorecer una separación inicial de las poblaciones. Sin embargo, el análisis del número de especies, diversidad y número de individuos entre sitios, muestra que cada uno

conforma un hábitat relativamente homogéneo dentro del arroyo. Tienen diferente composición específica, la diversidad cambia de manera diferente, y los peces reaccionan a la crecida de manera distinta. Como era de esperar, la máxima afinidad [calculada como AF= 100 (NC/NA + NC/NB)/2, donde NA y NB son el número de especies en las áreas A y B y NC el número de especies en común, Amezcua Linares y Yañes-Arancibia, 1980] fue 80% entre los sitios 2 y 3 (con orillas vegetadas), y la mínima de 13,5% entre los sitios 1 (aguas abiertas) y 4 (grandes rocas sobre el fondo).

El Pescado y los ambientes de la cuenca del Salado comparten 32 especies, con 66% de afinidad. Con cuerpos de agua artificiales con conexiones temporarias con el Río de la Plata, comparte 37 especies con 68% de afinidad. Aunque estos tres cuerpos de agua tienen dimensiones y características muy diferentes, tienen una considerable similitud específica. Menni & Almirón (1994) propusieron que la elevada riqueza específica de las charcas de Los Talas se debe a la conexión con el cercano Río de la Plata, y notaron que la relación entre el número de especies en las charcas y el río es de 37%. Entre ambientes leníticos relacionados con el Paraná y el río, el porcentaje es 34% cerca de Corrientes y 30% cerca de Santa Fe. Estas semejanzas sugieren más una influencia ambiental que un control dependiente de la densidad, y confirman la importancia que el tamaño de un curso de agua tiene en la composición faunística de sus tributarios (Gorman, 1986), y el concepto de que ambientes mayores, más estables, imponen límites sobre las unidades ambientales más pequeñas y variables (Bayley & Li, 1996).

Las especies del arroyo viven al comienzo de la transición ecotonal entre los peces subtropicales y los patagónicos (Ringuelet, 1975, 1981a). Las temperaturas mínimas no alcanzan a causar mortalidad ni otras alteraciones en las poblaciones. La estimación de Ringuelet (1975) de 12°C como la temperatura mínima letal para peces de la cuenca Párano-platense puede bajarse un poco, ya que las temperaturas de invierno en El Pescado van de 8 a 13°C (media= 10°C). Para las especies que habitan permanentemente en la cuenca del Salado, una mínima de 8°C no es letal (Gómez, 1988), pero en Chascomús, cuando la temperatura baja a 5°C, hay mortandades de tararira y de la vieja *Hypostomus commersoni* (Colautti, 1997).

Los peces son en general formas de pequeña talla, que viven asociadas, al menos tróficamente, con la vegetación y/o el fondo. Esto también ha sido observado en lagunas relacionadas con el Paraná (Cordiviola de Yuan, 1980; Cordiviola de Yuan *et al.*, 1984), tributarios del Uruguay (López *et al.*, 1984a), ambientes acuáticos de áreas serranas de Córdoba y San Luis (Menni *et al.*, 1984), y ambientes lénticos y lóticos de Formosa (Menni *et al.*, 1992). En las lagunas pampásicas los tipos de fondo y los lugares de refugio provistos por la vegetación son determinantes del establecimiento de las poblaciones de peces (Barla, 1991a).

La proximidad de La Plata pone el arroyo al alcance de contaminaciones, como las que se dan en ambientes cercanos (Ringuelet, 1967; Freyre, 1973). A pesar de esto, y de ser muy usado para la pesca deportiva, el arroyo está aún en buenas condiciones ecológicas. En el río Colorado de los Estados Unidos, por ejemplo, sólo alrededor de un tercio de las especies son nativas, mientras en El Pescado hay una sola especie exótica, *Cyprinus carpio*.

El área alrededor del arroyo es utilizada por ganado vacuno, una actividad que empobrece los hábitats de los peces y otros organismos (Ameghino, 1884; Armour *et al.*, 1994). Sin embargo, aquí esto no parece ocurrir, o las crecientes periódicamente renuevan las condiciones normales.

El arroyo El Pescado tiene sólo 36 km de longitud, y se extiende por una zona prácticamente llana, de manera que todo el curso equivale a la sección final de un río típico. A pesar de esto, pequeñas diferencias en el caudal, tipo de fondo, y quizá la composición de la vegetación, permiten una microzonación bien marcada, que probablemente esté relacionada con la riqueza y la diversidad relativamente elevadas del ambiente.

29. PECES DEL RÍO RECONQUISTA

Prácticamente todos los ríos y arroyos pampásicos que pasaban por el área ahora ocupada por Buenos Aires y otras ciudades que la rodean por el Norte, Oeste y Sur, han sido muy modificados por acción humana, incluyendo no sólo diversos tipos de contaminación, sino también entubamientos y otras obras de ingeniería para control. El río Reconquista atraviesa lugares muy poblados, que son afectadas por sus inundaciones, y es uno de los más contaminados de la Argentina (Topalian *et al.*, 1989). A pesar de estas condiciones, mantiene una pequeña fauna de peces, compuesta por *Astyanax eigenmanniorum, Bryconamericus iheringi, Cheirodon interruptus, Cyphocharax voga, Heptapterus mustelinus, Pimelodella laticeps, Corydoras paleatus, Loricariichthys anus* y *Hypostomus commersoni* (López, 1990b).

Se trata de especies típicas de las lagunas pampásicas, y su número no es tan bajo como se

habría esperado de acuerdo con las condiciones ambientales.

30. PECES DE ARROYOS DE SIERRA DE LA VENTANA Y DE LA PENDIENTE ATLÁNTICA

Las Sierras Australes, que incluyen Sierra de la Ventana, están formadas casi exclusivamente por rocas paleozoicas, y constituyen "un conjunto de cadenas montañosas de relieve bastante pronunciado, que surge de la llanura circundante. El conjunto serrano, alargado en sentido general NO a SE, tiene unos 180 km de largo y un ancho máximo de 60 km". Hay picos entre 900 y 1000 m con una altura máxima de 1247 m, pero debe considerarse que la llanura circundante está a 400-450 m s.n.m al pie de las sierras. "El relieve actual ... se debe a levantamientos intermitentes...que comenzaron en el Terciario superior" (Harrington, 1980).

Sierra de la Ventana está situada a 38°S y 62°W. El área tiene una temperatura media anual de 15°C, la temperatura media mensual más alta es 22°C en enero y la más baja de 7°C en junio y julio. La mínima anual media es de -5°C.

Datos recientes han mostrado la presencia de varias mojarras y bagres en ambientes relacionados con el río Colorado (Almirón *et al.*, 1997), permitiendo una definición del límite Sur de la provincia Parano - platense algo diferente del tradicional de Ringuelet (1975) (I 1). El área de la Sierra de la Ventana es parte de este límite suroriental, que corresponde a un momento particular de la retracción histórica de la fauna brasílica en América del Sur meridional, atribuible a causas históricas y ecológicas (Ringuelet, 1961, 1981a).

La ictiofauna del área de Sierra de la Ventana corresponde, o es parte, de la fauna que Ringuelet (1975) llama "peces de la llanura pampeana meridional al Sur de la cuenca del río Salado" (Tabla 30.1). Las siete especies de peces de los arroyos de Ventana son paranenses (Menni *et al.*, 1988) (Tabla 30.2).

Menni *et al.* (1988) investigaron sitios de la parte central y la vertiente meridional de las sierras, más el arroyo Las Tunas (al Norte), los arroyos Pelicurá y Chasicó, y la laguna de Chasicó, al suroeste de la sierra (Fig. 30.1).

Cheirodon interruptus fue capturada en 10 localidades en Ventana. Aparentemente no se observan indicaciones morfológicas de subespeciación en relación a otras localidades, aunque esto no se ha examinado en detalle. Ringuelet (1971) atribuye la falta de diferenciación a la amplia comunicación entre las cuencas en el pasado reciente, y en ocasión de grandes inundaciones cuya frecuencia no excede los cuatro o cinco años. Hasta que punto estas inundaciones proveen vías de poblamiento, está demostrado por el hecho de que posibilitaron la llegada de la carpa, que es una especie exótica, al arroyo Chasicó (Colautti, com. pers.).

Tabla 30.1. Peces de la llanura pampeana meridional al Sur de la cuenca del Salado. Según Ringuelet (1975).

Cheirodon interruptus
Bryconamericus iheringi
Astyanax eigenmanniorum
Hyphessobrycon anisitsi
Oligosarcus jenynsii
Cyphocharax voga
Hoplias malabaricus
Pimelodella laticeps
Rhamdia quelen
Corydoras paleatus
Loricariichthys anus
Austrolebias bellotti
Austrolebias nonoiuliensis
Megalebias elongatus
Cnesterodon decemmaculatus
Jenynsia multidentata
Synbranchus marmoratus
Cichlasoma facetum

Bryconamericus iheringi fue hallada sólo en las cercanías de la villa de Sierra de la Ventana Su límite meridional está en la boca y canales de drenaje del río Colorado (Cazzaniga, 1978; Almirón *et al.*, 1997).

El material de *Rhamdia* cf. *quelen*, que se halló en 5 localidades, muestra algunas diferencias con el de otras áreas de la Pampasia, pero muy ligeras (3 caracteres sobre 12). El bagre sapo está ampliamente distribuido en el centro - Este de la Argentina (Ringuelet *et al.*, 1967a). Su presencia en el sudeste de Buenos Aires está avalada por citas de Gallardo (1970), de Cazzaniga y Sijtar (1986) para el arroyo Napostá Grande en Bahía Blanca, y de Ringuelet y Orensanz (1969) de la albufera Mar Chiquita.

Notablemente, Mac Donagh (1934) había señalado: "la distribución del género *Rhamdia* se realiza prácticamente en toda la provincia de Buenos Aires. También en lagunas aisladas como La Brava y La Salada o El Carrizo se ha establecido; vi un *Rhamdia* en Cochicó (1928). Donde termina el sistema de arroyos y ríos bonaerenses, digamos en Bahía Blanca, hasta allí llegan". En el mismo trabajo, Mac Donagh señala la presencia en el río Quequén Grande (Fig. 22.1)

Tabla 30.2. Peces de arroyos en Sierra de la Ventana. Según Cazzaniga y Sitjar (1986) y Menni et al. (1988). Número de las localidades (ordenadas de NE a SO) según la Figura 30.1.

Localidades	*Jenynsia* cf. *multidentata*	*Cheirodon interruptus*	*Corydoras paleatus*	*Pimelodella laticeps*	*Bryconamericus iheringi*	*Rhamdia* cf. *quelen*	*Cnesterodon decemmaculatus*
1. Sierra de la Ventana	X	X	X	X	X		
2. Ayo. innominado	X	X					
10. Ayo. a 20 km		X					
21. Ayo. en vivero prov.		X					
20. Ayo. del Loro	X	X	X			X	
5. Ayo. en pinar							X
7. Villa Ventana	X	X	X				
18. Ayo. San Teófilo	X	X					
14. Ayo. Napostá Grande	X	X					X
15. Ayo. del Aguila		X					
16. Ayo. Sombra del Toro	X						X
9. Ayo. Napostá Chico	X	X					
11. Ayo. Sauce Chico	X						
12. Ayo Chasicó a 8 km	X						
13. Ayo. Pelicurá	X					X	
22. Ayo. Chasicó a 3 km	X		X				X
23. Ayo. Chasicó, puente	X		X	X		X	X

de pejerrey, lisa, un dientudo, una mojarra, y bagre sapo, y comentarios locales sobre la presencia de una especie de *Corydoras* durante las crecientes.

En uno de los arroyos de mayor caudal, el Napostá Grande, hay salmones introducidos.

Está claro que no es una fauna muy rica, y además las especies tienen una presencia dispersa (Tabla 30.2). *Jenynsia* cf. *multidentata* fue capturada en 13 arroyos, *Cheirodon interruptus* en 10, *Cnesterodon decemmaculatus* en 4, el bagre sapo y la tachuela en 5 cada una, *Pimelodella laticeps* en 2 y *Bryconamericus iheringi* en uno, aunque se observó un cardumen abundante.

Algunas características ambientales se registraron en los meses de abril y noviembre (Menni *et al.*, 1988). La temperatura del agua varió entre 16,8 y 24,3°C (media= 20,4°C, N= 15), el pH entre 6,5 y 9,3. Este grado de variación relativamente grande ha sido observado también en pequeños arroyos de Córdoba (Menni *et al.*, 1984) y Santiago del Estero (Casciotta *et al.*, 1989), y contrasta con los valores moderadamente homogéneos de cursos de mucho mayor caudal como el Paraná (Bonetto y Lancelle, 1981). Los valores de oxígeno disuelto fueron elevados.

La Tabla 30.3 muestra características físicas y químicas del agua en tres arroyos típicamente serranos y un cuarto en zona más llana. Los valores de residuo sólido y conductividad son menores que los de lagunas pampásicas (Ringuelet *et al.*, 1967b) o de ambientes serranos de Córdoba (Menni *et al.*, 1984). No se detectaron carbonatos y el bicarbonato es el anión más abundante. Sulfatos y cloruros son escasos y los cationes más abundantes son el calcio y el sodio. La relación Mg/Ca es, en general, inferior a la de las lagunas pampásicas o a la de arroyos de Córdoba. Son aguas bicarbonatadas - sódicas - cálcicas, hipohalinas, y moderadamente blandas.

En el arroyo Napostá hay un aporte de sales, probablemente por lavado, con aumento de sodio, cloruros y sulfatos.

En una zona de relieve suave al SO de las sierras, está la laguna de Chasicó, en una depresión regional de rumbo NO-SE en la que la laguna, a 40 m bajo el nivel del mar, es uno de los puntos más bajos (Fidalgo *et al.*, 1978). No se conocen peces de esta laguna. El principal afluente es el arroyo Chasicó, en el que Menni *et al.* (1988) hallaron, aparte de las dos madrecitas que ya eran conocidas de la localidad, *Rhamdia* cf. *quelen*, *Pimelodella laticeps* y *Corydoras paleatus*. *P. laticeps* había sido mencionada, junto con *Cheirodon interruptus*, de las lagunas Encadenadas del Norte por Ringuelet (1971), quien señaló explícitamente la relación de estos ambientes con el sistema de Chasicó.

De los peces de Ventana aquí mencionados, *Cheirodon interruptus* ha sido citado para los partidos de Villarino y Patagones, unos 100 km al sur de la laguna de Chasicó (Cazzaniga, 1978).

Excluyendo el arroyo Napostá, los valores de conductividad de los ambientes de Sierra de la Ventana están por debajo de 500 $\mu S\ cm^{-1}$. Se conocen los límites de tolerancia para esta variable de seis de los peces de Ventana. *Pimelodella laticeps*, *Corydoras paleatus* y *Cnesterodon decemmaculatus* toleran un rango de conductividad prácticamente igual al del ambiente. La media para

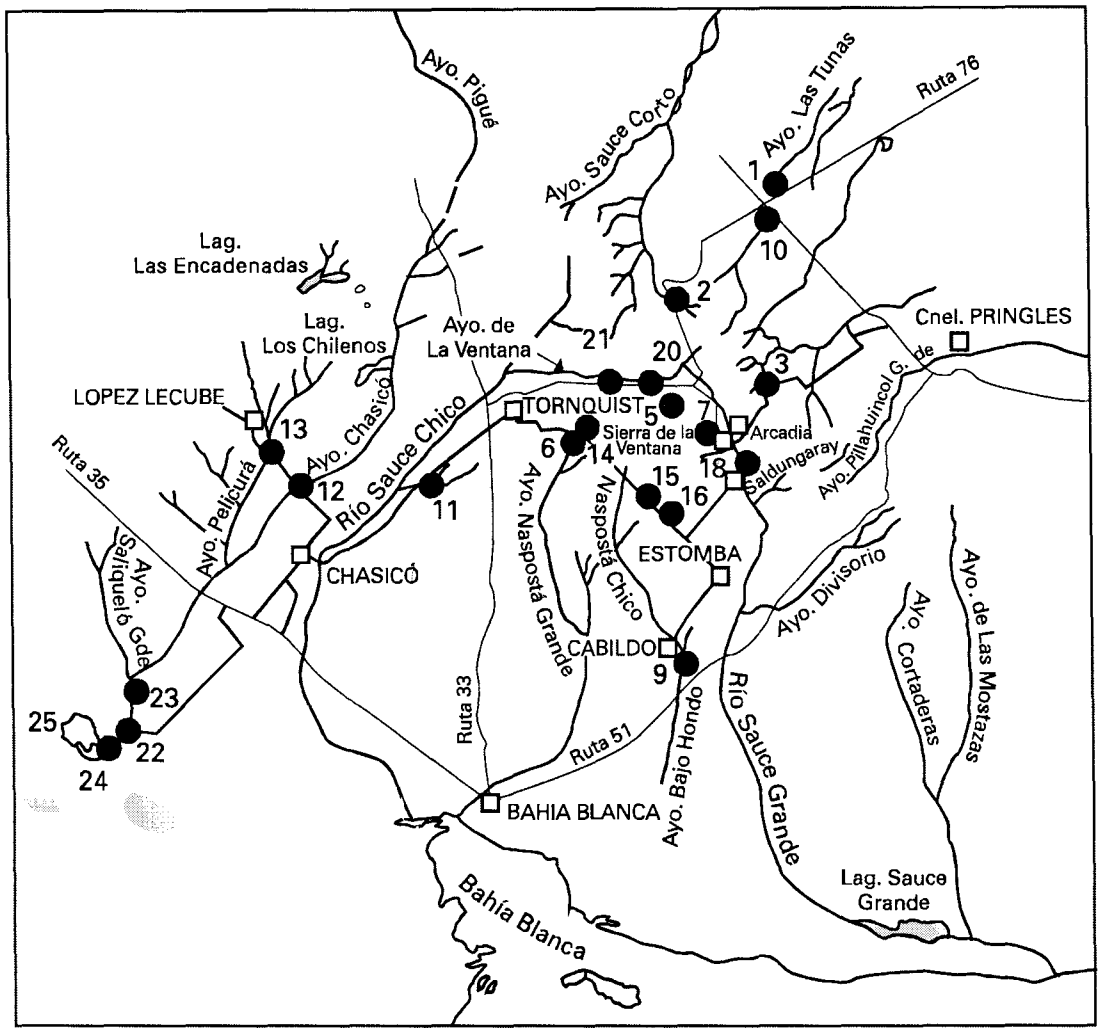


Fig. 30.1. Localidades muestreadas en Sierra de la Ventana. Modificado de Menni *et al.* (1988).

Bryconamericus iheringi está cerca del máximo del ambiente, y *Jenynsia* cf. *multidentata* y *Cheirodon interruptus* soportan un rango mucho más amplio, aunque sus valores medios no superan los 1000 µS cm^{-1} (I 3, Fig. 3.4, Tabla 3.3).

Peces de cursos de agua de la pendiente atlántica

En el Sur de la provincia de Buenos Aires, entre Mar del Plata (38°S, 57°33´O) y la Bahía Blanca (38°44´S, 62°16´O) se extiende una serie de cursos de agua, más o menos perpendiculares a la línea de costa, que desaguan al Océano Atlántico. Corresponden a la parte más meridional de lo que Ringuelet (1962a) llama cursos de la pendiente atlántica (Pampa meridional de Frenguelli, 1956).

Treinta y cinco localidades de esta zona fueron estudiadas por Casciotta *et al.* (1999). Se trata de arroyos (ninguno alóctono), que se originan en áreas poco elevadas, corren en dirección Sur y Sureste paralelos y aislados entre sí, y a veces desaparecen en el cinturón de dunas costero.

Bryconamericus iheringi y una especie indeterminada de *Austrolebias* fueron nuevas citas para el área. Las especies más comunes fueron *Jenynsia multidentata* (82% de las muestras), *Cheirodon interruptus* (44%), *Corydoras paleatus* (41%), y *Cnesterodon decemmaculatus* (38%). También son las más abundantes, y entre ellas conformaron 90% de los individuos capturados. Los

Tabla 30.3. Características físicas y químicas del agua en ambientes lóticos de Sierra de la Ventana. COND: conductividad (μS cm^{-1}), TEMP: temperatura (°C), DQO: demanda química de oxígeno (mg O_2 l^{-1}), Razón Mg/Ca calculada sobre meq l^{-1}, STD: sólidos totales disueltos. Según Menni *et al.*(1988).

	Sierra de la Ventana	Ayo. Innominado	Villa Ventana	Ayo. Napostá Chico
COND	156	146	171	427
TEMP	20	18	18	18.5
Hora	14	16	19	-
pH	7,97	8,27	8,11	8,39
DQO	8,7	5,4	4,3	8,1
CO_3^-	0,0	0,0	0,0	0,0
CO_3H^-	125,0	144,2	115,4	237,9
Cl^-	6,4	6,4	9,6	36,7
$SO_4^=$	3,9	6,3	1,4	13,2
Ca^{++}	27,7	21,2	21,2	32,6
Mg^{++}	4,9	4,6	7,1	7,4
Na^+	23,3	25,0	25,0	80,0
K^+	1,2	0,6	1,5	4,7
Mg/Ca	0,29	0,35	0,55	0,37
STD	197,4	208,3	181,2	412,5

dos cyprinodontoideos y *C. interruptus* son definidamente eurioicos (Menni *et al.*, 1996).

El registro de una especie de *Austrolebias* en el arroyo Nutria Mansa es el más meridional del género.

Las hipótesis de poblamiento sugeridas para el arroyo Malacara (Cione & Barla, 1997, I 2) son también consideradas en este caso por Casciotta *et al.* (1999), concluyendo que una amplia comunicación intercuencas en el pasado reciente y la acción de grandes inundaciones es la explicación más aceptable, como fue señalado por Ringuelet en varias oportunidades (I 1).

31. ESPECIES INTRODUCIDAS

La carpa

La carpa *Cyprinus carpio*, tiene una larga relación con el hombre como pez de cultivo (Balon, 1995; Hoffmann, 1995). En distintas épocas del siglo XX fue sembrada, con fines deportivos, en del Río de la Plata, el río Paraná en Misiones, la laguna San Ramón en Bragado, el dique San Roque en Córdoba y otros ambientes lacustres y fluviales (Navas, 1987). Había carpa en estanques públicos de la ciudad de Buenos Aires en 1924, y en el presente ha aumentado considerablemente en la provincia de Buenos Aires y en la provincia zoogeográfica Andinocuyana (Baigún y Quirós, 1985). En muchos casos la especie ha vuelto al estado silvestre, y ha sido hallada en el Río de la Plata y San Luis (Mac Donagh, 1945, 1948), la provincia de Buenos Aires (Arámburu, 1969; Arámburu *et al.*, 1969), Córdoba, y ambientes artificiales relacionados con el río Colorado (Almirón *et al.*, 1997). En 1932 se la introdujo en los alrededores de La Plata, después en Misiones, desde Brasil, y desde 1943 se la cría en lagunas relacionadas con el río Quinto en San Luis. También ha sido llevada a los embalses San Roque, Los Molinos y Río Tercero en Córdoba, La Florida en San Luis, las lagunas La Dulce y Urre-Lauquen en La Pampa, el bajo Vidaña al NO de Trenque Lauquen y al río Uruguay (Barla e Iriart, 1987) y ha alcanzado el arroyo Chasicó.

Su primera aparición en el Río de la Plata fue indicada por Mac Donagh (1945b). Posteriormente fue capturada junto con pejerreyes en el mismo ambiente, en el que se encuentran ejemplares maduros durante todo el año, con un máximo en primavera (Candia *et al.*, 1967). Se la captura con red de cerco y de arrastre, y menos con trasmallo. El obvio incremento de su abundancia en los últimos años motivó una investigación con marcado, que se aplicó a 68 ejemplares con longitudes totales de 36 a 64 cm y pesos de 650 a 9750 g, que corresponden a edades de 3 a 7 años. Los marcados evidenciaron desplazamientos de 264 km (70 km en aguas interiores) en 310 días, y de 560 km (370 km en el Río Salado) en 785 días para ejemplares de 56 y 52 cm respectivamente. Candia (1991) señala que las mayores densidades de carpa registradas en la costa argentina coinciden con la abundancia de materia orgánica proveniente de centros urbanos. La carpa se distribuye en forma prácticamente continua desde Buenos Aires hasta la bahía de Samborombón, y en el Salado en particular. El río constituiría un área predominantemente trófica, y los cuerpos interiores áreas de cría. En éstos, el período de puesta máxima se observa en octubre y febrero, coincidiendo con una disminución de la densidad en el río. Los juveniles aparecen en la desembocadura de los ríos Salado y Samborombón antes de alcanzar el primer año de edad.

Como se mencionó más arriba, la carpa (tanto la común como la de espejos), ha entrado a la laguna de Chascomús a través del Salado. Barla & Iriart (1987) predijeron que, dado que la carpa es más apta para colonizar ambientes leníticos, y que aparentemente es abundante en muy diversos sitios, prosperará fácilmente en esta laguna y otras del sistema, especialmente si se toma en cuenta que la

laguna de Chascomús se encuentra en estado de eutrofia, y que el tipo ecológico de la carpa no está representado en el ecosistema. Y así ha ocurrido.

En el presente, la carpa habita gran parte de las aguas bonaerenses, en las que ha encontrado un medio óptimo para su desarrollo, favorecido indirectamente por la perturbación antrópica de los sistemas acuáticos. Además, se desplaza activamente entre diversos ambientes, formándose acumulaciones de individuos en las entradas y salidas de las lagunas. Cuando hay obras de control, los peces son atraídos por la corriente, pero no pueden superar las diferencias de nivel. En ninguna laguna se han capturado al mismo tiempo individuos de más de tres edades, mientras en los ríos Samborombón y Salado los hay de un amplio rango de tallas. Las tallas máximas se encuentran en el Río de la Plata y en la desembocadura de los recién mencionados, pero no en las lagunas (Colautti, 1997).

La carpa es omnívora, y puede alimentarse en la película superficial, filtrar en aguas abiertas, y alimentarse sobre el fondo o excavar en él unos 10 cm. También es resistente a los cambios de salinidad, y ha llegado a áreas mixohalinas en Punta Rasa y la ría de Ajó (Barla & Iriart, 1987).

Dangavs (1991), en su propuesta para detener la eutroficación de la laguna de Lobos, menciona que la vegetación acuática estaba en retroceso, en particular el junco. Atribuye esta regresión, al menos en parte, a los hábitos tróficos de esta especie invasora. La carpa prospera también en canales de riego relacionados con el río Colorado.

El sogyo

El sogyo, *Ctenopharyngodon idellus*, es un ciprínido de Asia Oriental, ampliamente difundido en Japón desde 1941. Hacia principios de los años setenta, la Dirección de Recursos Pesqueros de la provincia de Buenos Aires hizo un intento de introducción que no prosperó (Arámburu, 1971). El sogyo es un consumidor primario, herbívoro, que alcanza un tamaño relativamente grande (8 a 10 kg, hasta 110 cm). En cautividad prefiere alimentarse de plantas acuáticas sumergidas, entre ellas *Potamogeton striatus* (camalote), *Myriophyllum elatinoides* (gambarrusa) y *Ceratophyllum demersum* (cola de zorro), comunes en las lagunas bonaerenses, y se supuso que podría contribuir a su control. También se consideró que por sus preferencias tróficas, el sogyo no entraría en competencia directa con las especies nativas, y que por su rusticidad y resistencia podría aclimatarse con facilidad, lo que no pasó. Algunos individuos fueron introducidos en la laguna El Burro, y otros 20 en Mendoza, donde prosperaron hasta alcanzar 50 cm y 4 kg.

La acción del sogyo sobre plantas de totora (*Typha* sp.), se evaluó en una planta depuradora de agua en Mendoza (Villanueva *et al.*, 1992). El pez actuó inmediatamente sobre los brotes juveniles. Peces con pesos iniciales de 150 a 700 g, alcanzaron en dos años 6 a 7 kg y longitudes de 78 a 87 cm. Además de los brotes de totora se alimentaron de las algas filamentosas *Cladophora* y *Chara*. Durante estos experimentos los sogyos toleraron variaciones de oxígeno disuelto entre 1,8 y 24,7 mg l^{-1}, temperaturas bajas, elevados contenidos de fitoplancton y zooplancton, alta carga bacteriana y granizo, sin mostrar cambios de conducta, ni de su estado sanitario o desarrollo. Villanueva *et al.* (1992) concluyen que el sogyo no se reproduce fuera de su hábitat original, ya que no lo ha hecho después de 15 años en Mendoza.

La carpa plateada

El ciprínido *Hypophthalmichthys molitrix* se distribuía originalmente en las cuencas de los ríos Yang-tse, Kwangsi y Kwantung, en China, y en la del Amur, en Rusia. Un ejemplar de 49 cm de longitud estándar y más de un kilo y medio de peso fue pescado en el Río de la Plata a 34°58´S con una red de arrastre costera. Se supone que provino de granjas del Sur de Brasil (García Romero *et al.*, 1998).

El esturión

En tanto la carpa tiene una larga historia de cambios de hábitat por acción humana, la introducción de una especie de esturión (Acipenseridae) es más llamativa. Criaderos de esturiones se han instalado en Chile y Uruguay en los últimos años, y ha habido referencias informales sobre su presencia en el Río de la Plata y el bajo Uruguay. Un ejemplar de 57 cm capturado en el Río de la Plata ha sido determinado como afín a *Acipenser baerii*, una especie del Norte de Rusia. El pez probablemente proviene de un criadero del río Negro de Uruguay (Azpelicueta y Almirón, 1999).

32. EL RÍO DE LA PLATA

El Río de la Plata abunda en toda suerte de peces; el mejor es el Pexerey o rey de los peces, que se asemeja exactamente al silver fish de nuestras costas, salvo en el tamaño. El Pexerey es generalmente de un pié de largo.

J.R. Poinsett, *Carta a Sumter (1811).*

The fish fauna of the Río de la Plata and the large affluents which discharge their waters into that estuary

> is but little known. On preparing a list of the species described by ichthyologists... I found their number to amount to 153. But so little is known as regards the distribution of the species within the main river and its tributaries that that list failed... to elucidate the degree of affinity between the Uruguay, Paraná, Paraguay ...
>
> Albert Günther, *A contribution to the knowledge of the fish fauna of the Río de la Plata (1880).*

El Río de la Plata es un cuerpo de agua lótico, de considerable magnitud, que resulta de la confluencia de los ríos Paraná y Uruguay. Tiene unos 40 km de ancho en su parte más angosta, 230 km de ancho entre Punta del Este (o el cabo Santa María) y el cabo San Antonio (o Punta Rasa) y unos 320 km de largo. Está situado entre 34° y 36°10´S y 55° y 58°10´O. Tiene un área de 38.800 km² y colecta una cuenca de 3.170.000 km². La profundidad media es de 5 m, con un máximo de 18 m cerca de la desembocadura, y muchas partes con mucho menos. El fondo es predominantemente fangoso arenoso, con unas pocas formaciones rocosas sobre la costa uruguaya. El flujo medio anual es de 25.000 $m^3 s^{-1}$, con el máximo en junio (invierno) y el mínimo en enero (verano). La temperatura del agua en la zona interna (agua dulce) varía entre 8,0 y 27,5°C (Fig. 32.1).

Se reconocen tres zonas del río; una interna hasta la línea La Plata - Colonia, una intermedia desde allí hasta la línea que une Punta Piedras (Argentina) con Punta Brava (cerca de Montevideo), y una externa hasta la línea Punta Rasa - Punta del Este.

La zona externa, que se mezcla con el océano hacia el Sureste, es el estuario o zona estuarial del Río de la Plata. Un estuario es "un cuerpo de agua costero, semicerrado, que tiene una conexión libre con el mar abierto, y dentro del cual el agua marina está diluida, de manera mensurable, por el agua dulce derivada del drenaje terrestre" (Pritchard, 1967). Los gradientes de salinidad conservan aproximadamente la misma posición en el espacio, a pesar de la renovación constante del agua (Margalef, 1972).

En el Río de la Plata, la isohalina de 5‰ de salinidad no cambia mucho estacionalmente y coincide con el límite interno del estuario. En la zona estuarial los gradientes de temperatura y salinidad son más marcados, más estacionales, y los que se establecen sobre la costa uruguaya difieren de los de la costa argentina (Guerrero *et al.*, 1997).

El estuario del Plata difiere de los sistemas estuariales o lagunares tropicales por la ausencia de manglares y lechos de fanerógamas marinas. Los productores equivalentes son las plantas halófilas como *Spartina*. Tampoco hay en el Río

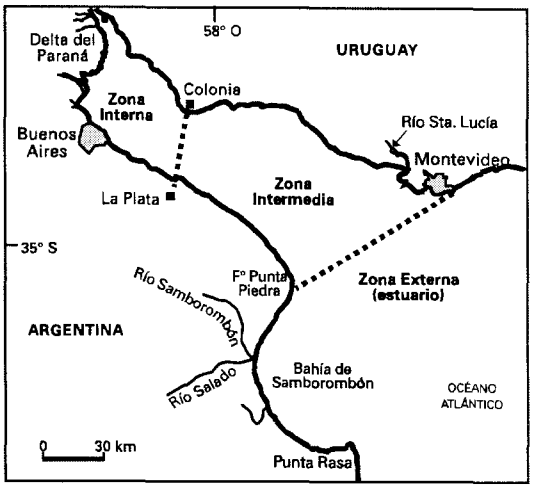


Fig. 32.1 Zonas hidrográficas del Río de la Plata. En parte según Boschi (1988).

de la Plata poblaciones densas de camarones peneidos ni bancos de ostras (Boschi, 1988).

En el Río de la Plata se encuentran peces que corresponden a diferentes grupos o abolengos, a saber: exclusivamente estuariales, de agua dulce y marinos. Los peces anfibióticos (que son pocos), conforman un grupo diferente, tanto por su comportamiento en sentido amplio, porque migran, y en especial porque suelen tener cierta plasticidad fisiológica o adaptaciones poblacionales. Hay algunas dudas sobre la existencia de faunas estrictamente estuariales, considerando que simplemente algunas especies siguen el gradiente de salinidad en el sentido de su aumento y otras en el su disminución (Attrill & Rundle, 2002), pero los argumentos no son muy convincentes.

La presencia de los peces está muy correlacionada con la salinidad. En la parte interna del río, la fauna es típicamente dulceacuícola (Boschi, 1988). *Rhamdia* cf. *quelen* llega hasta Punta Indio (M.L. García, com. pers.).

En la zona estuarial, normalmente con predominio de agua marina (salinidad entre 0,5 y 30‰) predominan los peces marinos. De los continentales sólo se encuentran, principalmente en otoño cuando hay más aporte de agua dulce, el chafalote *Raphiodon vulpinus*, *Parapimelodus valenciennesi*, una especie de *Trachelyopterus*, *Luciopimelodus argentinus* y *Pimelodus maculatus*.

A estas especies puede agregarse el patí, *Luciopimelodus pati*, el bagre blanco *Pimelodus albicans*, la boga *Leporinus fasciatus*, el sábalo y alguna especie de loricárido (Jaureguizar *et al.*, 2003).

Ringuelet *et al.* (1967a) citan como especies marinas de penetración en aguas dulces dos rayas (*Atlantoraja platana* y *Sympterygia bonapartei*), que en la actualidad, seguramente por la contaminación, no se capturan en Río Santiago, de donde fueron mencionadas. Tres teleósteos aparecen más o menos en la misma zona, el pejerrey de mar *Odontesthes argentinensis*, la corvina rubia *Micropogonias furnieri* y una lengüita del género *Symphurus*. A la parte interna dulceacuícola, entran a veces peces de incuestionable carácter marino, como el bagre de mar *Netuma barba*, *Lopholatilus villari* (que es raro) y el pez sable *Trichiurus lepturus* (Menni, 1983b).

Son consideradas especies eurihalinas (o tienen poblaciones eurihalinas), una especie de *Mugil*, *Brevoortia aurea*, la corvina negra *Pogonias cromis* y la corvina rubia *Micropogonias furnieri*.

Boschi (1988) ha sugerido que en los peces de la zona marina del estuario predominan los zooplanctófagos y carnívoros, y en el sector de agua dulce los iliófagos.

En 1961 Ringuelet sostuvo que "el Río de la Plata ha sido y es una via de penetración para la colonización de las aguas continentales a partir del mar". Su lista de diversos organismos de acuerdo a sus relaciones con grupos marinos, da una idea de la complejidad faunística del río. Ringuelet (1961) reconoce cinco grupos:

Animales de penetración ocasional o accidental y eurihalinos en mayor o menor grado. Se incluyen aquí varios cetáceos, a saber, la marsopa de anteojos *Phocoena dioptrica,* la tonina *Tursiops gephyreus,* el delfín *Tursiops truncatus,* el delfín de Arnoux *Berardius arnouxi,* la ballena azul *Balaenoptera musculus,* la ballena de aleta *B. physalus* y la ballena minke *B. acutorostrata.* Lichter & Hooper (1983) recogen citas antiguas del delfín azul y blanco *Stenella coeruleoalba*, de la marsopa espinosa *Phocoena spinipinnis*, del delfín picudo de Cuvier *Ziphius cavirostris* y, "en la zona del estuario", de la orca. Si a esto se agrega que hay una cita de la ballena jorobada *Megaptera novaeangliae* del delta del Paraná, parecería que la actividad humana ha alejado a estos mamíferos de un área que no les desagradaba.

El pejerrey *Odontesthes argentinensis* y alguna corvina están en este grupo.

Animales eurihalinos y migradores (anfibióticos). Pertenecen a este grupo la lamprea, *Geotria australis*, la franciscana o delfín del Plata, *Pontoporia blainvillei*, la "sardina" o anchoa *Lycengraulis grossidens* y la lisa *Mugil liza*.

Especies marinas eurihalinas establecidas en zonas salobres del estuario. La almeja amarilla *Mesodesma mactroides*, la uña de vieja *Tagelus plebeius*, el isópodo *Lygia exotica*, una especie de *Balanus* y el cangrejo *Uca uruguayensis*.

Especies eurihalinas con poblaciones no diferenciadas en el Atlántico Sur y en la parte dulceacuícola del estuario. Los cangrejos *Chasmagnathus granulata* y *Cyrtograpsus angulatus* y los isópodos *Exosphaeroma rhombofrontalis* y *Nerocila orbignyi* (ectoparásito).

Especies dulceacuícolas de géneros marinos. Este último grupo incluye la sardina de río *Ramnogaster melanostoma*, el copépodo *Pseudodiaptomus richardi inequalis*, el gamárido *Corophium rioplatense*, los tanaidáceos *Tanais fluviatilis* y *T. herminiae*, el isópodo *Exosphaeroma platensis*, una especie de *Probopyrus*, isópodo parásito del camarón, el camarón *Palaemonetes argentinus* y el sergéstido *Acetes paraguayensis*.

Si se quiere tomar una referencia inicial más o menos moderna sobre los peces del Río de la Plata, debe recurrirse a "El Mar de Solís y su fauna de peces" (De Buen, 1950).[Fernando De Buen, un ictiólogo español, trabajó en varios países de América del Sur. En especial en Chile realizó una obra de considerable magnitud. En todos ellos actualizó los conocimientos disponibles con un criterio histórico que resulta muy útil en el estudio de las referencias del pasado. En esta publicación sobre los peces del Plata, revisa la contribución de Dámaso Larrañaga, precursor de la ictiología uruguaya, y otros antecedentes hasta 1949].

De Buen (1950) cita unas 120 especies comunes de agua dulce, aparte de un considerable número de especies marinas. A pesar del título del trabajo, la mayor parte de las referencias de agua dulce corresponden a aguas interiores de la República Oriental del Uruguay (I 1), incluyendo el río Uruguay entre la Argentina y Uruguay. Las menciones concretas de presencias de especies en el Río de la Plata son relativamente pocas y se incluyen a continuación [las indicaciones entre paréntesis son de De Buen; las dos primeras especies de la lista son anfibióticas]:

Brevoortia pectinata
Lycengraulis olidus [un sinónimo de *Lycengraulis grossidens*]
Luciopimelodus pati
Pseudoplatystoma coruscans
Raphiodon vulpinus

Prochilodus lineatus (costa Sur de Montevideo).
Eigenmannia virescens (frente a Montevideo).
Rhamphichthys rostratus
Astyanax lineatus (frente a Montevideo).
Odontesthes perugiai
Odontesthes iheringi [un sinónimo de *O. argentinensis*]
Odontesthes argentinensis (desembocadura del Río de la Plata).
Odontesthes bonariensis (menos frecuente en el Río de la Plata).
Odontesthes uruguayensis [un sinónimo de *O. incisa*, que es marina]
Odontesthes regia (Isla de Flores) [esta especie es del Pacífico]
Mugil platanus (desembocadura del Río de la Plata).

Si se considera la "Bahía de Montevideo" como una sección del Río de La Plata [y debe serlo por lo menos en algunos períodos, si las especies que se mencionan habitan en ella], se agregan

Rhamdia quelen
Rhamdia sapo [quizá un sinónimo de *R. quelen*]
Astyanax fasciatus
Salminus maxillosus [un sinónimo de *S. brasiliensis*].

Ringuelet (1962b) listó 140 especies de peces del Río de la Plata, comparando esta cantidad con las mucho menores correspondientes a las lagunas de Chascomús y Alsina. En Ringuelet *et al.* (1967a) se citan unas 120 especies. No se dispone de información sobre la abundancia relativa de estas especies, salvo sobre la enorme abundancia del sábalo (III 17, 18). [En el pasado el sábalo se pescaba utilizando botes para calar la red, y caballos para recogerla].

En la Tabla 32.1 se indican las especies para las que Ringuelet *et al.* (1967a) dan como localidad "Río de la Plata" junto con las señaladas por Almirón *et al.* (1992) y Nion (1998).

Durante un relevamiento de los recursos pesqueros del Río de la Plata con redes de arrastre y de enmalle se obtuvieron 40 especies (Candia & Nion, 1990). En la parte interna, en otoño e invierno la especie dominante fue el pejerrey *Odontesthes bonariensis*, reemplazado en primavera y verano por el sábalo *Prochilodus lineatus*, el patí *Luciopimelodus pati*, la boga *Leporinus obtusidens* y el dorado *Salminus brasiliensis*. Un grupo diferente forman los armados *Megalodoras laevigatulus, Oxydoras kneri, Pterodoras granulosus* y *Rhinodoras dorbignyi*, el porteño *Parapimelodus valenciennesi*, los bagres *Pimelodus maculatus* y *P. albicans* y la tararira *Hoplias malabaricus*. La lisa *Mugil brasiliensis* y la "sardina" *Lycengraulis grossidens* son formas anfibióticas que salen al mar. La carpa introducida es una especie muy abundante.

La diversidad (Shannon) en campañas con redes de enmallar en invierno y verano de 1987 y 1988 varió entre 1,02 y 3,23.

Veintisiete especies, de las que las más comunes son el bagre amarillo, el bagarito, el bagre blanco, el bagre cruz blanca *Trachelyopterus albicrux*, la banderita *Eigenmannia virescens* y la mojarra *Astyanax fasciatus*, han sido citadas en particular del puerto de la ciudad de Buenos Aires (Remes Lenicov & Colautti, 2000). Es notable que en un área relativamente pequeña, haya diferentes asociaciones debidas al diseño del puerto y la influencia de diversas actividades humanas. La mayor cantidad de especies (23), y las mayores abundancias, se observaron en el canal de pasaje, que recibe agua proveniente de la refrigeración de una usina. Aparentemente en este lugar se producen condiciones favorables a especies termófilas.

"Las mortandades de peces típicos del Río de la Plata, que suelen afectar sobre todo a importantes contingentes de sábalos, parecen corresponder a fenómenos localizados de anoxia en los meses de alta temperaturas o, contrariamente, por el efecto de intensos fríos invernales, aunque los procesos generales de contaminación habrían contribuido también a determinar la desaparición o reducción notable en la presencia de algunos peces de alto valor como el dorado ... y los surubíes entre otros, peces que se hacían presentes en importantes cantidades en las capturas industriales del sábalo del Río de la Plata, en forma casi constante hasta no hace muchos años" (Bonetto, 1998).

33. PECES DE AGUA DULCE DE LA BAHÍA DE SAMBOROMBÓN Y OTROS AMBIENTES MIXOHALINOS.

La bahía Samborombón, entre 35°28´y 36°20´S y 56°50´y 57°25´O, en la provincia de Buenos Aires, es un ambiente de poca profundidad, con un extenso pantano salado en la costa. Es una bahía abierta, con su propia cuenca de drenaje, en la que el principal ambiente es el río Salado (de la provincia de Buenos Aires). La cuenca del Salado tiene 120.000 km^2. Algunas veces, el agua continental que entra a la bahía por ríos y canales resulta en una masa de agua costera con características térmicas propias, hasta una profundidad de 4-5 m. En la bahía en general la temperatura varía de 9°C en julio a 23°C en enero.

Tabla 32.1. Especies de peces de agua dulce y anfibióticas que habitan el Río de la Plata. Según Ringuelet *et al.* (1967a) y Nion (1998) con algunas modificaciones. Algunas especies sólo se encuentran en ambientes linderos al río. Continúa.

Potamotrygon brachyura
Potamotrygon hystrix
Potamotrygon motoro
Acipenser cf. *baeri* (introducida)
Brevoortia aurea (marina eurihalina)
Brevoortia pectinata
Ramnogaster arcuata (marina eurihalina)
Ramnogaster melanostoma
Platanichthys platana
Pellona flavipinnis
Lycengraulis grossidens (anfibiótica)
Cyprinus carpio (introducida)
Hypophthalmichthys molitrix (introducida)
Apareiodon affinis
Parodon suborbitale
Prochilodus lineatus
Steinachnerina biornata
Steindachnerina brevipinna
Cyphocharax platanus
Cyphocharax saladensis
Cyphocharax spilotus
Cyphocharax voga
Potamorhina squamoralevis
Abramites hypselonotus
Leporinus acutidens
Pseudanos trimaculatus
Pseudanos platae
Characidium rachovii
Charax stenopterus
Roeboides bonariensis
Cynopotamus argenteus
Galeocharax humeralis
Brycon orbygnianus
Salminus brasiliensis
Triportheus paranensis
Aphyocharax alburnus
Aphyocharax dentatus
Diapoma terofali
Pseudocorynopoma doriai
Poptella paraguayensis
Astyanax abramis
Astyanax bimaculatus
Astyanax eigenmanniorum
Astyanax erythropterus
Astyanax fasciatus
Bryconamericus iheringi
Bryconamericus rubropictus
Bryconamericus stramineus
Ctenobrycon alleni
Hyphessobrycon anistisi
Hyphessobrycon meridionalis
Markiana nigripinnis
Tetragonopterus argenteus
Oligosarcus jenynsii
Oligosarcus oligolepis
Cheirodon interruptus
Heterocheirodon yatai
Odontostilbe pequira
Pygocentrus nattereri
Serrasalmus marginatus
Serrasalmus spilopleura
Metynnis otuquensis
Mylossoma paraguayensis
Mylossoma obrbygnianum
Piaractus mesopotamicus
Thoracocharax stellatus
Acestrorhynchus pantaneiro
Rhapiodon vulpinus
Hoplias m. malabaricus
Pyrrhulina australis
Netuma barba
Genidens genidens (dudosa)
Parastegophilus maculatus
Callichthys callichthys
Corydoras paleatus
Corydoras undulatus
Hoplosternum littorale
Microlepidogaster maculipinnis
Otocinclus affinis
Otocinclus flexilis
Otocinclus vittatus
Brochiloricaria cauliodon
Farlowella hahni
Loricaria apeltogaster
Loricariicthys anus
Loricarichthys maculatus
Paraloricaria commersonoides
Paraloricaria vetula
Ricola macrops
Rineloricaria lima
Rineloricaria feliponei
Rineloricaria pareicantha
Rineloricaria thrissoceps
Spatuloricaria nudiventris
Rhinelepis aspera
Hypostomus commersoni
Hypostomus laplatae
Hypostomus punctatus
Watawata microstomus
Ancistrus cirrhosus
Megalodoras laevigatulus
Oxydoras kneri
Pterodoras granulosus
Rhinodoras dorbygnii
Auchenipterus osteomystax
Trachelyopterus albicrux

Tabla 32.1. Fin.

Trachelyopterus ceratophysus	*Gymnotus carapo*
Trachelyopterus galeatus	*Apteronotus albifrons*
Trachelyopterus striatulus	*Eigenmannia trilineata*
Ageneiosus brevifilis	*Eigenmannia virescens*
Ageneiosus valenciennesi	*Hypopomus artedi*
Ageneiosus ucayalensis	*Rhamphichthys rostratus*
Iheringichthys platanus	*Odontesthes bonariensis*
Iheringichthys labrosus	*Odontesthes perugiai*
Iheringichtys westermanni	*Odontesthes humensis*
Parapimelodus valenciennesi	*Austrolebias bellotti*
Pimelodus albicans	*Austrolebias nigripinnis*
Pimelodus argenteus	*Megalebias elongatus*
Pimelodus brevis	*Jeynsia multidentata*
Pimelodus maculatus	*Cnesterodon decemmaculatus*
Luciopimelodus argentina	*Phalloceros caudimaculatus*
Luciopimelodus pati	*Phalloptychus januarius*
Megalonema platanum	*Poecilia vivipara*
Heptapterus mustelinus	*Synbranchus marmoratus*
Myoglanis colletti	*Pachyurus bonariensis*
Pimelodella gracilis	*Plagioscion macdonaghi*
Pimelodella laticeps	*Plagioscion ternetzi*
Rhamdella jenynsi	*Cichlasoma facetum*
Rhamdia quelen	*Crenicichla lacustris*
Zungaro zungaro	*Crenicichla lepidota*
Paulicea luetkeni	*Gymnogeophagus australis*
Pseudoplatystoma coruscans	*Gymnogeophagus meridionalis*
Sorubim lima	*Mugil liza*
Microglanis cottoides	*Mugil platanus*
Bunocephalus doriai	*Catathyridium jenynsi*
Bunocephalus iheringi	*Catathyridium lineatus* (marina, dudosa en Argentina).
Hypophthalmus edentatus	

En esta sección mencionaremos solamente los pocos peces de agua dulce que se encuentran en la bahía. Esta es un ambiente mixohalino, es decir de salinidad variable, y es un hábitat más propicio para peces marinos que soportan cambios o valores bajos de salinidad, para los que funciona como área de refugio y de cría (Menni, 1983b). Los peces marinos son mucho más abundantes, tanto en peso como en número. La especie dominante (63,7% en peso y 77,3% en número) es la corvina rubia *Micropogonias furnieri* (Lasta, 1995).

Las especies de agua dulce incluyen una especie de limpiavidrios del género *Corydoras*, una mojarra del género *Astyanax* y bagres de tamaño mediano, a saber el bagre blanco *Pimelodus albicans*, el bagarito, *Parapimelodus valenciennesi* y el bagre amarillo *Pimelodus maculatus*.

La riqueza específica media es de 19 ± 4 especies, de manera que las especies de agua dulce componen menos de 25% del total. La frecuencia de aparición del bagarito en los lances de pesca es de 12,3%, la del bagre blanco 7,6%, y las de bagre amarillo, *Corydoras* y *Astyanax* 1,9% cada una.

Muy por encima de las especies autóctonas, la frecuencia de capturas de la carpa fue 22%. De esta especie sólo se capturaron adultos, de *Corydoras* y *Astyanax* sólo juveniles, y de los bagres tanto juveniles como adultos. El bagarito sólo fue capturado a salinidades menores de 10‰ y la carpa por debajo de 13‰ (Lasta, 1995).

Otro ambiente mixohalino importante en la costa de la provincia de Buenos Aires, es la albufera Mar Chiquita. Una albufera es "un cuerpo de agua de salinidad variable, poikilohalino, con influencia marina actual, separado del mar por una espiga o barra, y cuyo contenido vivo es total o parcialmente marino" (Ringuelet, 1962a). Mar Chiquita es una laguna de 58 km^2 que se extiende

25 km recostada contra el cordón de médanos litorales a 37°30´S. Sus características faunísticas y ecológicas pueden verse en el volumen editado por Iribarne (2001).

Hasta hace unos años sólo se habían citado de Mar Chiquita unos pocos peces de agua dulce, incluyendo el pejerrey de laguna *Odontesthes bonariensis*, la mojarra *Astyanax eigenmanniorum*, el bagre sapo *Rhamdia* cf. *quelen*, y *Jenynsia* cf. *multidentata*, que viven en la parte de la laguna más alejada del mar y con aporte de agua dulce (Ringuelet, 1962a, 1975; Olivier *et al.*, 1972).

Otras especies de agua dulce, algunas de reconocida eurihalinindad, han sido citadas por Azpelicueta et al (1998), con algunos datos ecológicos (Tabla 33.1). En este trabajo se distinguieron tres zonas de muestreo de Norte a Sur. Una en agua dulce, una en aguas de mezcla y una tercera en agua marina. Las 3 primeras especies de la lista más la 5ta y la 6ta, se encontraron en las tres zonas, *Cichlasoma facetum* sólo en la 3ra (una sola vez), y las demás solamente en el área de agua dulce. Debe tenerse en cuenta que cerca del extremo marino de la laguna desemboca un afluente de agua dulce importante, el arroyo Vivoratá. *Platanichthys platana* y *J. multidentata* son ampliamente dominantes en número.

La presencia en Mar Chiquita de *Hyphessobrycon anisitsi* y *Platanichthys platana* son las referencias más meridionales de estas especies. También son consistentes con sus presencias, respectivamente, en la laguna Salada Grande (salinidad 3,5 a 6,7 g l^{-1})y en la Bahía de Samborombón. *Cichlasoma facetum* aparece muy asociada a la comunidad del cangrejal, en la que la especie dominante es el cangrejo *Chasmagnathus granulata* (Martinetto, 2001).

Tabla 33.1. Peces de agua dulce de la laguna Mar Chiquita con algunas características del ambiente. Según datos de Azpelicueta *et. al.* (1998).

Especies	Salinidad (‰)	Temperatura (°C)
Platanichthys platana	4 - 35	10 - 25
Jenynsia multidentata	0 - 34	3 - 25
Cheirodon interruptus	3 - 30	11 - 18
Cnesterodon decemmaculatus	- 30	- 18
Hyphessobrycon anisitsi	4 - 20	10 - 17
Bryconamericus iheringi	0 - 15	10 - 22
Cichlasoma facetum	- 13	- 13
Oligosarcus jenynsi	2 - 5	22 - 24
Rhamdia quelen	- 4	- 7
Pimelodella laticeps	- 2	22 - 24

Pimelodella laticeps ha sido citada del arroyo San Clemente, con valores de salinidad de 21 a 30‰ (García & Almirón, 1991).

En Mar Chiquita se capturan habitualmente 18 especies de peces marinos (Cousseau *et al.*, 2001), y hay referencias ocasionales del tiburón gatuso (*Mustelus schmitti*) y de una especie de *Myliobatis* (Ringuelet, 1962a). Un juvenil del tiburón *Lamna nasus* capturado en la entrada de la laguna, es el primer caso en que esta especie aparece relacionada con un ambiente de salinidad variable (Lucifora & Menni, 1998).

PARTE V

Los peces del Noroeste

> No matter what type of data you have, there is always some information to be extracted from it, and that advise based on an analysis of a limited data set is usually better than complete guesswork.
>
> Per Sparre *et. al. Introduction to tropical fish stock assessment.*

En el Noroeste de la Argentina (Fig. 34.1), en distancias relativamente cortas, hay marcadas diferencias en clima, vegetación, relieve y ambientes. En este territorio se evidencian dos patrones principales en la distribución de los peces: la extensión hacia el NO de la fauna Paranense, y la presencia de varias especies endémicas, en general relacionadas con cuencas endorreicas (Ringuelet, 1975; Arratia *et. al.*, 1983).

Hacia el Este, en la actualidad, la riqueza relativa parece estar relacionada con factores climáticos. Esto resulta si se compara la abundancia de especies y individuos en la llanura formoseña húmeda (oriental), relacionada con el río Paraguay, con la sección occidental seca, relacionada con el marcadamente estacional río Pilcomayo (Menni *et. al.*, 1992; III 16). La riqueza aumenta nuevamente en la zona de Yungas relacionada con el río San Francisco, en el Este y centro de Salta y disminuye otra vez en altura en la Prepuna y la Puna. Aunque la composición específica es muy similar, algunas diferencias faunísticas probablemente hayan dependido de factores históricos.

En las provincias de Salta y Jujuy, en el noroeste de la Argentina, hay unas 125 especies de peces (Ringuelet *et. al.*, 1967a; Ringuelet 1975; Arratia *et. al.*, 1983; Miquelarena & Menni, obs,. pers.). Esta cantidad (algo más de 30% del número de peces de la Argentina) es aproximada, porque muchos ambientes no han sido estudiados y hay dificultades y novedades taxonómicas.

Arratia *et. al.* (1983) modificaron el esquema de Ringuelet (1975) enfatizando el carácter paranense del área (I 1), pero indicaron que sería conveniente saber más de los ambientes andinos de Jujuy, Salta y Catamarca, "antes de incluir esta porción de Argentina en uno u otro territorio ictiogeográfico". Arratia & Menu Marque. (1984) también propusieron que los altos Andes del Norte de la Argentina fueran considerados parte del Dominio Andino y de la Provincia Titicacense o del Altiplano (terminología de Ringuelet, 1975). Estas autoras señalaron que, de acuerdo a las características hidrológicas de la inexplorada zona andina de Jujuy, y a la composición de la ictiofauna del altiplano de Perú, Bolivia y Chile, debería esperarse la presencia allí de especies de los géneros *Trichomycterus*, *Orestias* y/o *Astroblepus*. En parte de acuerdo con sus previsiones, se encontraron dos especies de *Trichomycterus* (*T. roigi* y *T. boylei*). Sin embargo, en la medida en que la fauna del Titicaca es totalmente endémica, y que no hay especies compartidas entre el Norte de la Argentina y el área atribuida a la provincia Titicacense desde Eigenmann (1909), parecería conveniente, en este punto, mantener el esquema de Ringuelet.

34. PECES DE JUJUY

Aparte de la zona andina, la mayoría de las citas de peces de Jujuy corresponde a la parte central, de clima subtropical serrano. Los principales ríos que recorren la provincia son de la cuenca del Bermejo, al que llegan a través del río San Francisco, pero hay cursos dependientes de cuencas de Bolivia y cuencas endorreicas (Fig. 34.1).

En Jujuy, el río Grande es el modelador de la Quebrada de Humahuaca y uno de los ambientes más importantes del NNO. Se dirige de Norte a Sur por la quebrada, cruzando prácticamente toda la provincia de Jujuy, y dobla finalmente al Este para confluir con el río San Francisco.

El curso superior atraviesa una región seca, pero de 1400 a 1000 m de altura, recibe en ocasiones abundantes lluvias, y muestra una ictiofauna más diversificada, con elementos paranenses (Arratia & Menu Marque, 1984). Está habitado por *Trichomycterus boylei* y *T. roigi* en la sección Norte, y por *Trichomycterus alterum, Corydoras micracanthus, Astyanax eigenmanniorum, A. fasciatus, Moenkhausia intermedia* y *Psellogramus kennedyi*, por debajo de los 2100 m s.n.m. (Arratia *et. al.*, 1983; Arratia & Menu Marque, 1984).

En un arroyo sin nombre de la cuenca del San Francisco hay *Serrapinnus piaba*.

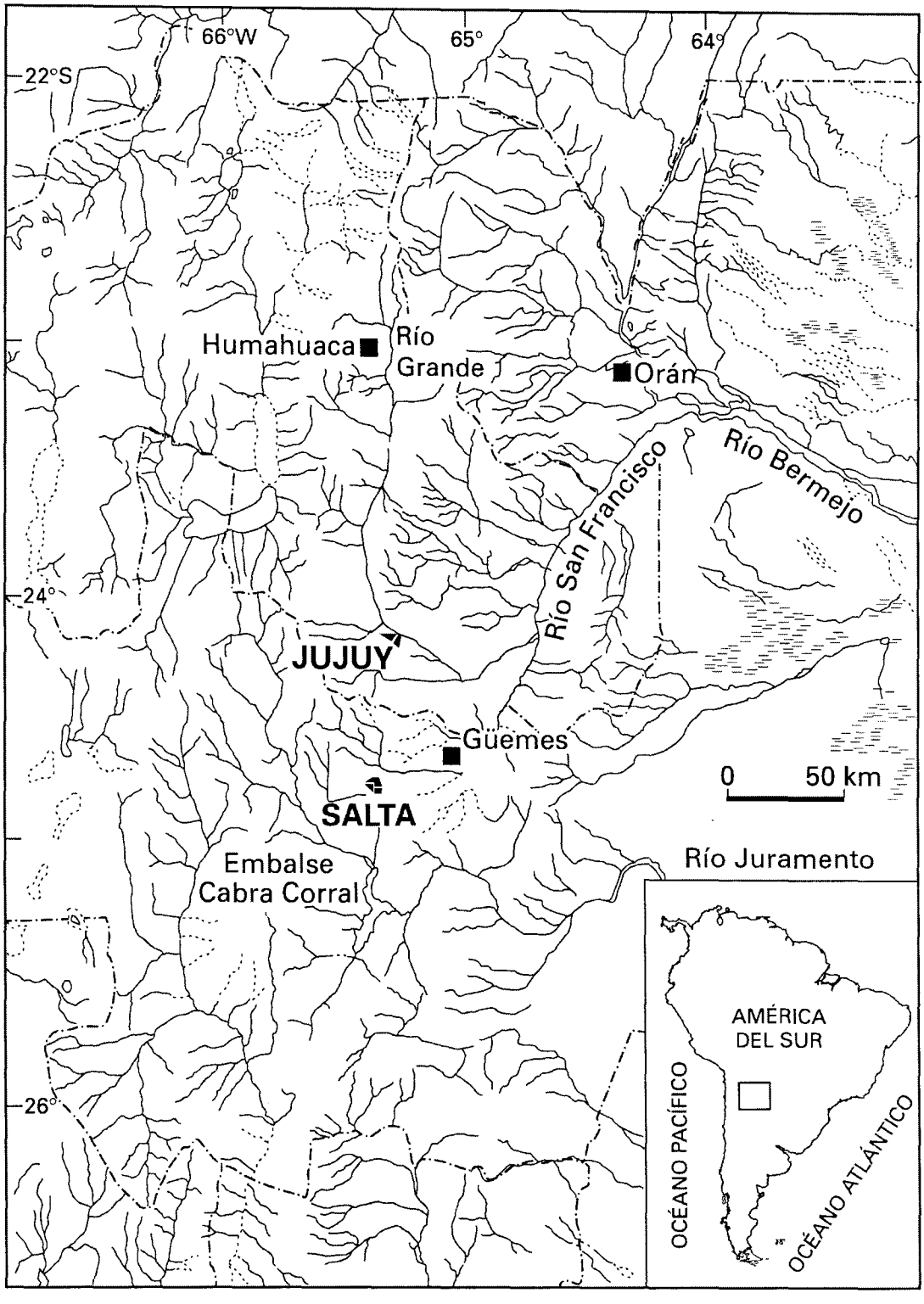


Fig. 34.1. Principales ríos del Noroeste Argentino en Jujuy y Salta.

El Río de las Piedras, límite entre Jujuy y Salta, está habitado por *Odontostilbe microcephala, O. hastata, Astyanax bimaculatus paraguayensis* y *Parodon tortuosus*.

Ixinandria steinbachi ha sido citada del río Aguas Negras, en las alturas de Calilegua (departamento Ledesma, Jujuy) y del río Rosario, a 210 m s.n.m. a 48 km de la ciudad de Salta (Fernández, com. pers.).

De las especies que habitan Jujuy, no se ha hallado ninguna al sur de la Rioja (Arratia *et. al.*, 1983). La Tabla 34.1 incluye las especies conocidas de Jujuy, Salta, las del río Lipeo, que es parte del límite entre las dos y las de Aguas Calientes, que es la localidad de Jujuy tratada en V 37.

35. PECES DE SALTA

En el SE de Salta, el río Salado, Salado del Norte o Juramento (Fig. 34.1), resulta de la confluencia de numerosos tributarios del Suroeste de la provincia. En la actualidad su curso está interrumpido por los embalses de Cabra Corral y de Las Tunas. Por el Sur recibe, a través de un único emisario, dos afluentes importantes, el río de Metán y el de Las Cavas o de Las Cañas.

Se trata de un sistema fluvial complejo con una cuenca de 200.000 km^2. El río Juramento atraviesa 1500 km de llanura chaqueña árida hasta desembocar en el Paraná. El desplazamiento histórico del Juramento, desde las cercanías de Resistencia hasta su desembocadura actual, es un ejemplo notable de la actividad fluvial, de la que son remanentes los ríos Salado del Chaco, el Saladillo y varios arroyos. Estas migraciones del Salado o Juramento, y su desaparición de la superficie en ciertos períodos, da origen a un tipo particular de llanura de inundación sostenida por flujos que ocasionalmente llegan a 1000 m^3 s^{-1}, pero que generalmente están entre 10 y 30 m^3 s^{-1} (Bonetto, 1994).

Se dispone de alguna información sobre los peces del río Juramento en la provincia de Salta [Los de su parte meridional se tratan en VI 39]. Ringuelet (1975) presenta una tabla con los peces del Río de las Piedras, un afluente que entra al Juramento unos 5 km aguas abajo de la estación Río Piedras, 20 km al Norte de Metán [Hay un río del mismo nombre en la frontera entre Jujuy y Salta, citado más arriba]. La lista de Ringuelet se reproduce en la Tabla 35.1 indicando también los peces del Juramento o Salado que se encuentran en Santiago del Estero y los citados en general para el Juramento.

Del río Calchaquí, que a través del río de Las Conchas es afluente del Juramento, Arratia *et. al.* (1983) citan *Heptapterus mustelinus, Astyanax rubropictus, Trichomycterus spegazzinii* y *Synbranchus marmoratus*.

A la cuenca del Juramento pertenece también el río Arias, que nace de la confluencia de los arroyos Astilleros y La Toma. Es un río permanente, con el mayor caudal en verano, situado a 12 km al Oeste de la ciudad de Salta, a 24°45´S y 65°30´O a 1300 m de altura. Según Nieva *et. al.* (2001) habitan en él *Astyanax eigenmanniorum, A. abramis, A. bimaculatus, Bryconamericus thomasi, Odontostilbe microcephala, Heptapterus mustelinus, Rhamdia* cf. *quelen, Corydoras paleatus, Ixinandria steinbachi, Rineloricaria lima* y una especie de *Jenynsia*. En áreas cercanas, estas especies han sido citadas de los ríos Bermejo, Piedras y Dorado y del arroyo Calchaquí (Ringuelet *et. al.* 1967a; Ringuelet, 1975).

Astyanax eigenmanniorum, Bryconamericus thomasi, O. bolivianus, Acrobrycon tarijae, Hoplias malabaricus, Characidium cf. *fasciatum, Heptapterus mustelinus Trichomycterus spegazzinii, Corydoras paleatus, Rhamdia* cf. *quelen, Ixinandria steinbachi, Hypostomus cordovae* y una especie de *Jenynsia* han sido citadas de los ríos La Caldera y Mojotoro y del arroyo Gallinato (Gonzo *et. al.*, 1998).

López *et al.* (1984b) citan *Astyanax abramis* del arroyo El Pescado, y *Pseudocetopsis gobioides* del río Bermejo en Orán.

Gonzo *et al.* (1994) tratan sumariamente la distribución de los siluriformes de Salta, citando por primera vez para la provincia *Ageneiosus valenciennesi, Oxydoras kneri, Pimelodus albicans, Zungaro zungaro* y *Corydoras paleatus*.

Mencionan que se han hallado nuevas localidades para 10 especies, y que en total hay 48 especies de este orden en Salta. Varios de los ríos estudiados por Gonzo *et al.* (1994), a saber los ríos Rosario y Arenales (de la cuenca del Juramento), Vaqueros, La Caldera, y los arroyos Gallinato y Lesser (de la cuenca del Bermejo), presentan una considerable similitud entre sus faunas de siluriformes. Son ríos del valle de Lerma, en un ambiente de Chaco serrano. En todos los casos tienen un caudal de agua moderado (7 a 24 m^{3}s^{-1}), de régimen estival, con agua de bajo contenido salino.

Esta fauna con muchos elementos paranenses, apoya el criterio de Arratia *et. al.* (1983) de considerar paranoplatense esta parte del Noroeste (I 1). Debe observarse, sin embargo, que varias de estas especies no son las mismas que componen la ictiofauna típica de la Pampasia, en particular *Astyanax bimaculatus, Bryconamericus thomasi* y *Acrobrycon tarijae*. Estas especies, junto con *Heptapterus mustelinus, Ixinandria steinbachi*, y seguramente algunas otras, como varios

Tabla 34.1. Peces de Salta y Jujuy según Ringuelet *et al.* (1967a), Arratia *et al.* (1983), Menni *et al.* (1998, peces de Aguas Calientes, Jujuy), Miquelarena & Menni (1999) y Nieva *et al.* (2001). Continúa.

Especies	Salta	Jujuy	Aguas Calientes	Río Lipeo
Astyanax bimaculatus	X	X	X	-
Characidium sp.	X	X	X	X
Bujurquina vittata	-	X	X	-
Astyanax lineatus	-	X	X	-
Bryconamericus thomasi	X	X	X	-
Odontostilbe microcephala	X	X	-	-
Acrobrycon tarijae	X	-	-	X
Trichomycterus roigi	X	X	-	-
Heptapterus mustelinus	X	-	-	-
Parodon carrikeri	X	X	X	X
Loricaria tucumanensis	-	X	X	-
Rhamdella aymarae	X	-	-	-
Bryconamericus iheringi	X	-	-	X
Hypostomus sp.	-	X	X	-
Trichomycterus barbouri	-	-	-	-
Rhamdia quelen	X	-	-	-
Oligosarcus bolivianus	X	-	-	X
Bryconamericus stramineus	-	X	X	-
Ixinandria steinbachi	X	X	-	-
Astyanax eigenmanniorum	X	X	X	-
Hoplias malabaricus	X	X	X	-
Acrobrycon sp.	-	X	X	-
Cichlasoma dimerus	X	X	X	-
Trichomycterus alterum	-	X	-	-
Trichomycterus spegazzinii	X	-	-	-
Astyanx rubropictus	X	-	-	-
Lepthoplosternum pectorale	X	-	-	-
Cnesterodon decemmaculatus	X	X	-	-
Leporellus cartledgei	X	-	-	-
Serrapinus piaba	-	X	X	-
Trichomycterus boylei	-	X	-	-
Trichomycterus borelli	X	-	-	-
Corydoras micracanthus	X	X	-	-
Astyanax fasciatus	-	X	-	-
Moenkhausia intermedia	-	X	-	-
Psellogramus kennedyi	-	X	-	X
Saccoderma hastata	X	X	-	-
Parodon tortuosus	X	X	-	-
Parodon suborbitale	X	-	-	-
Oligosarcus jenynsii	X	-	-	-
Bryconamericus exodon	X	-	-	-
Salminus maxillosus	X	-	-	-
Serrasalmus marginatus	X	-	-	-
Hypopomus brevirostris	X	-	-	-
Hoplosternum littorale	X	-	-	-
Loricaria simillima	X	-	-	-
Loricariichthys melanocheilus	X	X	X	-
Hypostomus cordovae	X	-	-	-
Rhinodoras dorbygnyi	X	-	-	X?
Austrolebias bellotti	X	-	-	-
Rivulus strigatus	X	-	-	-
Crenicichla lepidota	X	-	-	-

Tabla 34.1. Fin.

Especies	Salta	Jujuy	Aguas Calientes	Río Lipeo
Gymnogeophagus balzani	X	-	-	-
Lepidosiren paradoxa	X	-	-	-
Cyphocharax platanus	X	-	-	-
Leporinus maculatus	X	-	-	-
Prochilodus lineatus	X	-	-	-
Synbranchus marmoratus	X	-	-	-
Cheirodon interruptus	X	-	-	-
Apareiodon affinis	X	-	-	X
Spatuloricaria evansi	X	X	-	X
Rineloricaria phoxocephala	X	-	-	X
Callicthys callichthys	X	-	-	X
Jenynsia alternimaculata	X	-	-	X
Odontostilbe pequira	X	-	-	X
Pimelodella laticeps	X	-	-	X
Liposarcus anisitsi	X	-	-	X
Hypostomus borelli	X	X	X	X
Odontostilbe paraguayensis	X	-	-	-
Creagrutus beni.	X	X	-	-
Galeocharax humeralis	X	-	-	-
Cynopotamus argenteus	X	-	-	-
Roeboides bonariensis	X	-	-	-
Triportheus paranensis	X	-	-	-
Thoracocharax stellatus	X	-	-	-
Tetragonopterus argenteus	X	-	-	-
Cyphocharax platanus	X	-	-	-
Pygocentrus nattereri	X	-	-	-
Pimelodella cochabambae	X	-	-	-
Pimelodella griffini	X	-	-	-
Pimelodus maculatus	X	-	-	-
Luciopimelodus pati	X	-	-	-
Megalonema platanum	X	-	-	-
Cetopsis coecutiens	X	-	-	-
Sorubim lima	X	-	-	-
Corydoras micracanthus	X	X	-	-
Rineloricaria catamarcensis	X	-	-	-
Rivulus sp.	X	-	-	-

Trichomycterus, forman un conjunto que es paranense, pero que difiere de la composición de las comunidades más meridionales. El grupo del Noroeste incluye especies de distribución más restringida.

36. ASPECTOS ECOLÓGICOS DE LA ICTIOFAUNA DE JUJUY Y SALTA

Se dispone de alguna información ecológica sobre los tricomictéridos de Jujuy. *Trichomycterus roigi* es una especie de unos 110 mm de largo (Fig. 4.19), conocida de varias localidades del Oeste de Jujuy y Noroeste de Salta (Arratia & Menu Marque, 1984; Fernández, 1996). Originalmente fue capturada en Pastos Chicos, al Oeste de Jujuy, a unos 4300 m s.n.m, en la Puna. Aquí los peces habitan en la zona ritronal del río Pastos Chicos, un curso de agua clara, de baja temperatura, sin vegetación, perteneciente a una cuenca endorreica, con crecidas asociadas a intensas lluvias de verano (Arratia & Menu Marque, 1984). Como ocurre en arroyos de zonas serranas de Córdoba, los peces se ubican bajo pequeñas piedras irregulares.

Trichomycterus roigi es una especie muy parecida a *T. chungaraensis* del altiplano chi-

Tabla 35.1. Peces de localidades del río Salado o Juramento, según Ringuelet (1975), Arratia *et al.* (1983, Río Piedras), Casciotta *et al.* (1989, Río Salado en Santiago del Estero), Arratia *et al.* (1983, Río Juramento, general) y Miquelarena & Menni (com. pers., varias localidades), con algunas modificaciones.

Especies	Peces del río Salado o Juramento en Río Piedras Salta	en Santiago del Estero	General
Odontostilbe microcephala	X		X
Saccoderma hastata			X
Odontostilbe paraguayensis			X
Cheirodon interruptus		X	
Astyanax fasciatus		X	
Astyanax bimaculatus	X	X	X
Astyanax eigenmanniorum		X	X
Astyanax rubropictus			X
Bryconamericus iheringi	X		X
Pseudocorynopoma doriai			X
Charax stenopterus		X	
Oligosarcus jenynsi		X	
Galeocharax humeralis	X		X
Parodon tortuosus			X
Parodon carrikeri			X
Prochilodus lineatus		X	
Characidium sp.	X		X
Cyphocharax platanus	X		X
Leporellus cartledgei			X
Leporinus obtusidens	X	X	X
Leporinus maculatus	X		X
Pimelodella sp.	X		
Pimelodus maculatus	X		X
Hoplias malabaricus		X	
Serrasalmus spilopleura		X	
Heptapterus mustelinus	X		X
Rhinodoras dorbignyi			X
Rineloricaria phoxocephala	X		X
Hoplosternum littorale		X	
Callichthys callichthys			X
Loricaria carinata	X		X
Hypostomus cordovae	X		
Trichomycterus spegazzinii			X
Trichomycterus borelli			X
Cnesterodon decemmaculatus		X	
Jenynsia alternimaculata			X
Jenynsia cf. *multidentata*		X	
Cichlasoma dimerus		X	
Synbranchus marmoratus		X	
*Odontesthes bonariensis**		X	

* Introducido

leno a 4500 m de altura. Se distribuye a mayor altura que las especies de *Trichomycterus* de los lagos Titicaca o Poopó en Bolivia, pero no que *T. chungaraensis* (Arratia &Menu Marque, 1984).

Trichomycterus boylei, conocida originalmente del Río Grande en Tilcara, Jujuy, ha sido hallada después en numerosas localidades de la misma provincia, pero no en otros lugares. En el curso superior del Río Grande se la halla junto con crustáceos del género *Aegla*, muy comunes en diversas partes de este río, y ocasionalmente con *Jenynsia*. Por debajo de los 2200 m cohabita con *Ixinandria steinbachi*, una especie de *Hypostomus*, *Heptapterus*

mustelinus y algunos carácidos y loricáridos. Se la captura principalmente en sectores de corriente rápida, donde la profundidad varía entre 15 y 65 cm y abundan algas filamentosas. Los peces se encuentran bajo piedras ovales relativamente grandes. Los ríos habitados por *Trichomycterus boylei* corresponden a la Provincia Paranoplatense en el sentido de Arratia *et. al.* (1983), pero la especie no habita los niveles más bajos de la cuenca porque está adaptada a cursos andinos de corriente rápida.

La ictiofauna del río Arias en Salta (Nieva *et. al.*, 2001), no varió estacionalmente durante el período de muestreo. Las especies más abundantes fueron *Corydoras paleatus* (57,6%), la especie de *Jenynsia* (27%) y *Astyanax eigenmanniorum* (8,9%). Las menos abundantes fueron *Odontostilbe microcephala*, el bagre sapo y *Rineloricaria lima*.

Según las autoras, esta comunidad de peces es estructurada, con especies abundantes y muy abundantes. La diversidad (Shannon) varió entre 0.98 y 1,27, fue muy homogénea entre estaciones, y es relativamente baja.

Aspectos de la estructura de las comunidades y de las características tróficas de los peces, han sido estudiados en un área al NE y E de la ciudad de Salta (Fig. 34.1) por Gonzo *et. al.* (1998), a quienes se sigue en esta sección. Los ambientes estudiados fueron el arroyo Gallinato y los ríos La Caldera y Mojotoro. El Mojotoro, a través del Lavallén, es de la cuenca del San Francisco. Son cursos de bajo orden, que corren en una zona de Yungas y de transición entre Yungas y el Chaco. Tienen un régimen torrencial, con considerable aumento de la velocidad del agua y del caudal en verano.

En el arroyo Gallinato la macrofitia está muy desarrollada, y hay alternancia de sectores de cierta velocidad del agua con zonas tranquilas, en las que hay pozas que pueden llegar a 2 m de profundidad (nótese la diferencia con el arroyo El Pescado, IV 28). En el río La Caldera sólo hay macrófitas en pequeños recodos de corriente lenta y en los canales secundarios de poca profundidad. El Mojotoro tiene una corriente más rápida, mayor profundidad y caudal que los otros dos, y la vegetación es pobre.

La información faunística provista en V 35 muestra que la fauna de estos ambientes es bastante pobre, con 13 especies, y prácticamente igual cantidad de caraciformes y siluriformes.

La densidad de peces en el arroyo Gallinato (12 individuos m^{-2}), es muy superior a la de los otros dos ambientes (2 individuos m^{-2}). La especie más abundante en el arroyo es la mojarra euritópica *Astyanax eigenmanniorum* (>51%), seguida por la tachuela *Corydoras paleatus* (10,94%) [que es común en ambientes mucho más meridionales] y el particular *Heptapterus mustelinus* (10,38%). *Corydoras paleatus* es la especie más abundante en el río La Caldera (18%), seguida por *Jenynsia* sp. (14,47%), *Ixinandria steinbachi* (14,21%), *Acrobrycon tarijae* (12,92%), *Bryconamericus thomasi* (12,40%) y *Trichomycterus spegazzinii* (11,89%).

En el río Mojotoro los siluriformes componen 55% de la comunidad, y son comunes el dientudo *Oligosarcus bolivianus* (17%) y *Astyanax eigenmanniorum* (11,43%).

Aplicando técnicas de agrupamiento a los datos de uso de hábitat y alimentación, pudieron delimitarse diferentes gremios en los tres ambientes (Gonzo *et. al.*, 1998), entendiendo por gremios grupos de especies que utilizan los mismos recursos de la misma manera.

En el arroyo Gallinato los peces forman tres grupos. El de los **detritívoros** está compuesto por las viejas *Ixinandria steinbachi* y *Hypostomus cordovae*, que son bentónicas, con marcadas preferencias de hábitat y que utilizan un estrecho conjunto de recursos tróficos. El de los **omnívoros** está compuesto por la especie de *Jenynsia*, *Bryconamericus thomasi, Trichomycterus spegazzinii, Heptapterus mustelinus y Corydoras paleatus*. La inclusión de *Jenynsia* resulta algo arbitraria, porque en este ambiente consume sólo algas, comportándose como una herbívora estricta. El grupo de los **carnívoros** incluye *Oligosarcus bolivianus, Hoplias malabaricus, Rhamdia* cf. *quelen* y *Astyanax eigenmanniorum*, considerados como macrocarnívoros. Se los describe como peces oportunistas y sin preferencia marcada de hábitat, que tanto se mueven entre la vegetación, como entran a los canales más profundos, frecuentan el fondo y cazan activamente en la superficie. Estos macrocarnívoros predan sobre otros peces, larvas de anuros, insectos acuáticos y aéreos, y arácnidos.

Los mismos **detritívoros** aparecen asociados en el río La Caldera, en tanto las especies de *Jenynsia, Characidium* y *Trichomycterus* son consideradas **omnívoras**, precisando que la especie de *Characidium* es microcarnívora. *Oligosarcus bolivianus, Acrobrycon tarijae, Astyanax eigenmanniorum*, y *Bryconamericus thomasi* serían **ictiófagos** y **macrocarnívoros**, con los que se relaciona en menor medida la tachuela (*Corydoras paleatus*).

Los peces del río Mojotoro parecen organizarse de la misma manera, con los **macrocarnívoros** *Oligosarcus bolivianus, Astyanax eigenmanniorum* y *Acrobrycon tarijae*, y los mismos **detritívoros** que en el arroyo Gallinato (las especies de *Ixinandria* e *Hypostomus*). El tercer grupo incluye *Heptapterus mustelinus* y *Trichomycterus spegazzinii*.

Gonzo *et. al.* (1998), concluyen que "... la competencia por alimentos no parecería jugar un rol muy importante en la estructuración de las comunidades de estos ambientes de alta energía,

produciéndose particiones de nichos y de recursos donde cada especie aprovecha los recursos del ambiente de manera óptima". Si bien esta es una buena descripción de la situación en el momento del trabajo, no es posible descartar que haya habido un duro proceso de competencia antes de llegarse a estas condiciones.

El río Itiyuro es parte de una cuenca endorreica en el Noreste de Salta (Fig. 34.1), en los alrededores de Pocitos y Aguaray. Las fuentes del Itiyuro están en Bolivia, a 21°43'S y 63°44'O. El río entra a la Argentina a los 22°S, y recibe aportes de cursos originados en las sierras de Macueta y Tartagal. Con unos 65 km de longitud, el Itiyuro sigue un curso de orientación general NO-SE; confluye con el arroyo Icuá cerca de Tonono, y 15 kms después se extingue en bañados entre Tonono y Bobadal. La cuenca, de unos 1500 km^2, está entre 400 y 500 m s.n.m. y tiene un clima tropical moderado por la altura.

El río Itiyuro es regulado por una represa situada a 4 km de la Ruta 34, entre Aguaray y Estación Pocitos, en un área de selvas de transición en la frontera occidental de la planicie chaqueña, hacia el límite entre las provincias fitogeográficas de las Yungas y del Chaco (Cabrera, 1971, 1976). Un sitio 500 m aguas abajo del dique, en una zona de aguas relativamente calmas con grandes bloques de piedra, es la localidad tipo del pimelódido *Rhamdella aymarae* (Miquelarena & Menni, 1999). En este lugar, la conductividad del agua fue de 759 µS cm^{-1} con 0,75 g l^{-1} de sólidos totales disueltos. La composición iónica (mg l^{-1}) fue $CO_3^=$ 9,8; CO_3H^- 233,9; Cl^- 35,5; $SO4^=$ 263,3; Na^+ 77,0, K^+ 3,6, Ca^{++} 92,1 y Mg^{++} 23,0. El pH fue 8,33. La demanda química de oxígeno fue relativamente baja, lo mismo que en el arroyo de Aguas Calientes (V 37).

Numerosos individuos de una especie de *Characidium* fueron observados en la pared del vertedero del dique, fuera del agua y expuestos al sol, pero la superficie que ocupaban era salpicada por el agua, a veces con intensidad. Zamprogno *et. al.* (1989) describen como sigue el comportamiento ascendente de una especie de *Characidium* en una cascada de 15 m de altura con una pendiente de 90° en el río Crubixá-Mirim en Brasil: "... fueron observados 10 ejemplares de *Characidium* cf. *fasciatum* (entre 25 y 45 mm) subiendo por la cascada, utilizando una ruta lateral al flujo principal de la caída de agua, donde la superficie de la roca es más rugosa y escurría una delgada lámina de agua. La mayor parte del tiempo los peces permanecían detenidos, con las aletas pectorales y pélvicas abiertas y apoyadas en el paredón rocoso. Esporádicamente ascendían pequeños trechos (15-30 cm), por medio de fuertes movimientos laterales de la porción posterior del cuerpo y de la aleta caudal bifurcada. Se verificó que los 5 primeros radios de las pectorales y los 4 primeros de las pélvicas tienen los extremos separados, flexibles y ligeramente curvados hacia atrás ...". La situación es casi idéntica a la observada en el dique de Itiyuro, pero en éste la cantidad de individuos era mucho mayor, ya que se ubicaban en varias filas de más de 2 m de extensión.

Según Buckup *et. al.* (2000), las adaptaciones mecánicas y de conducta relacionadas con la capacidad de trepar pendientes, harían posible la recolonización de las cabeceras de arroyos de montaña, de las que los peces son desplazados por crecidas asociadas a lluvias muy intensas

Los trabajos de campo sugieren que en Salta y Jujuy hay gradientes de riqueza y diversidad específica que siguen una dirección predominante S-N, y que están relacionados con la disminución de la lluvia y el descenso de la temperatura a medida que aumenta la elevación del terreno.

Distribución de los peces en altura

Se mencionó más arriba, que las faunas de peces muestran considerables diferencias con los cambios de altitud, diferencias que en gran medida resultan de los cambios de temperatura correspondientes. Arratia *et. al.* (1983) proveen un amplio análisis de la distribución altitudinal de los peces en la Argentina, del que aquí trataremos sólo la información correspondiente al Noroeste.

Según Arratia *et. al.* (1983), las especies de *Jenynsia* ocupan un intervalo altitudinal entre el nivel el mar y 2000 m, pero sostienen que entre esos límites, la presencia de los peces se debe a la disponibilidad de ambientes templados, de corriente lenta y con vegetación acuática, de manera que en algunos ríos "... su presencia está limitada a pequeñas pozas o brazos marginales". En la Argentina *Jenynsia* cf. *multidentata* vive principalmente en la planicie chaco – pampásica, en tanto en altura hacia el Noroeste se encuentran *Jenynsia maculata, J. alternimaculata* y *J. pygogramma*, de distribución más restringida.

Varias especies de *Trichomycterus* viven a 3000 m y más, en Jujuy y Salta, en particular *Trichomycterus boylei* y *T. alterum* en el río Grande de Jujuy. La localidad tipo de *Trichomycterus roigi* está a 4300 m. Otros datos de Arratia *et. al.* (1983), muestran que varias de las especies conocidas de Jujuy y/o Salta, como *Astyanax rubropictus* (>2000 m), *Bryconamericus iheringi, Parodon carrikeri*, una especie de *Characidium*, alguna de *Jenynsia, Oligosarcus bolivianus, Heptapterus mustelinus, Trichomycterus spegazzinii* (> 2000

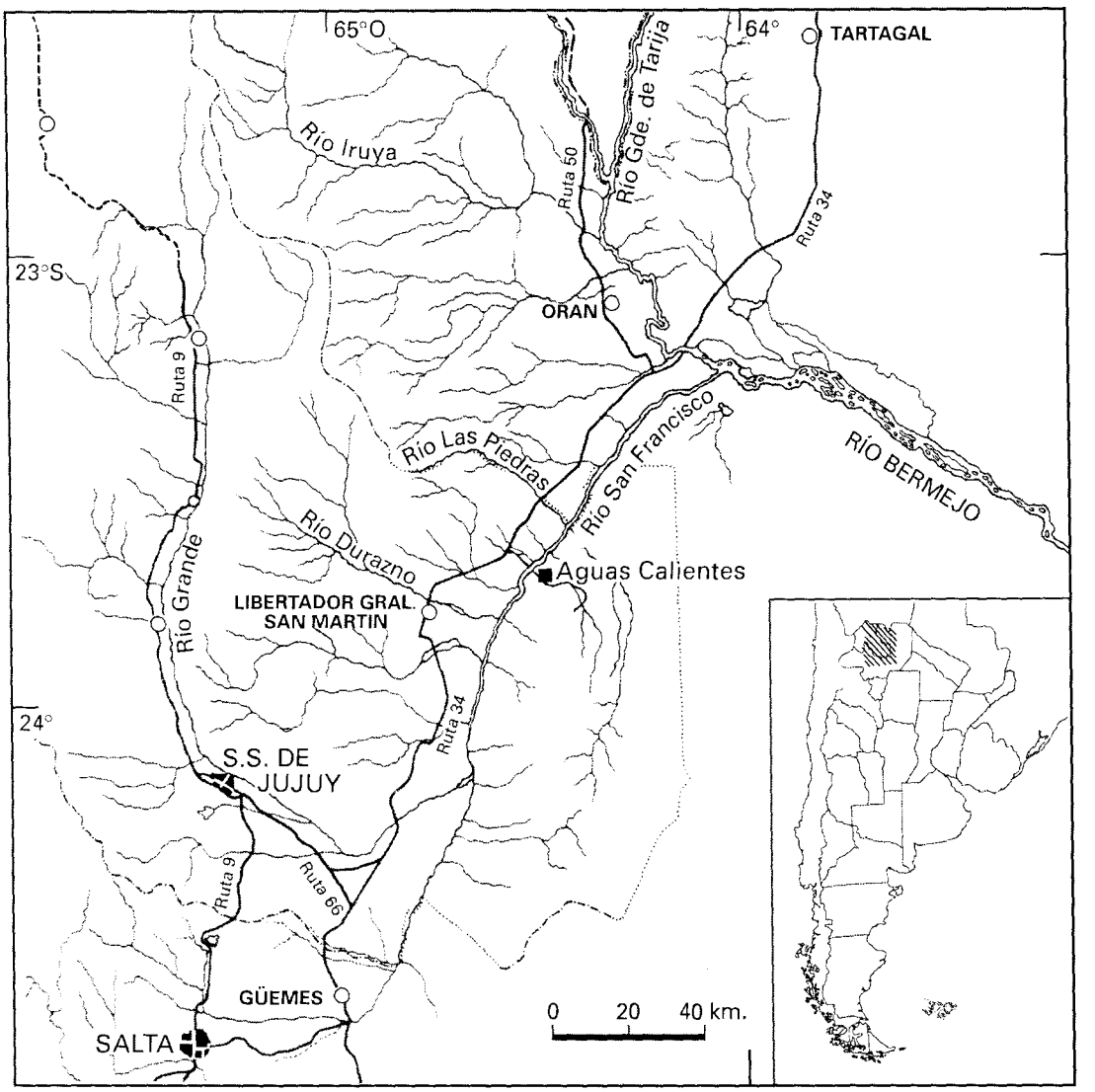


Fig. 37.1. Ubicación del arroyo de Aguas Calientes en el Noroeste de Argentina. Modificado de Menni *et al.* (1998). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

m), *T. borelli, Spatuloricaria evansi* y *Hypostomus borelli*, viven por encima de los 1500 m.

37. ECOLOGÍA DE UN ARROYO INFLUIDO POR FUENTES TERMALES

> Initial approaches to a new system usually involves descriptive work or basic natural history.
>
> Larry B. Crowder, *Community ecology.*

> Craik suggests that had they been oceanic in extent, hot springs, hypersaline lakes and extreme acid or alkaline waters might resemble the oceans in their diversity.
>
> Rory J. Putman, *Community Ecology.*

El arroyo de Aguas Calientes es un ambiente lótico de la Argentina subtropical en Jujuy, influido por fuentes termales, situado a 23°44'S, 64°38'O, 18° al Sur del trópico de Capricornio (Menni *et. al.*, 1998) (Fig. 37.1). Debido a la proximidad de los Andes, las aguas termales son comunes en esta área, y se utilizan en medicina humana y por placer (Palanca, 1991).

El arroyo es un tributario oriental del río San Francisco. Este río y el Río Grande de Tarija, son los tributarios principales del Bermejo, que a su vez drena una cuenca tributaria del río Paraguay. No hay referencias sobre los peces del río San Francisco. Algunas especies han sido citadas del Río

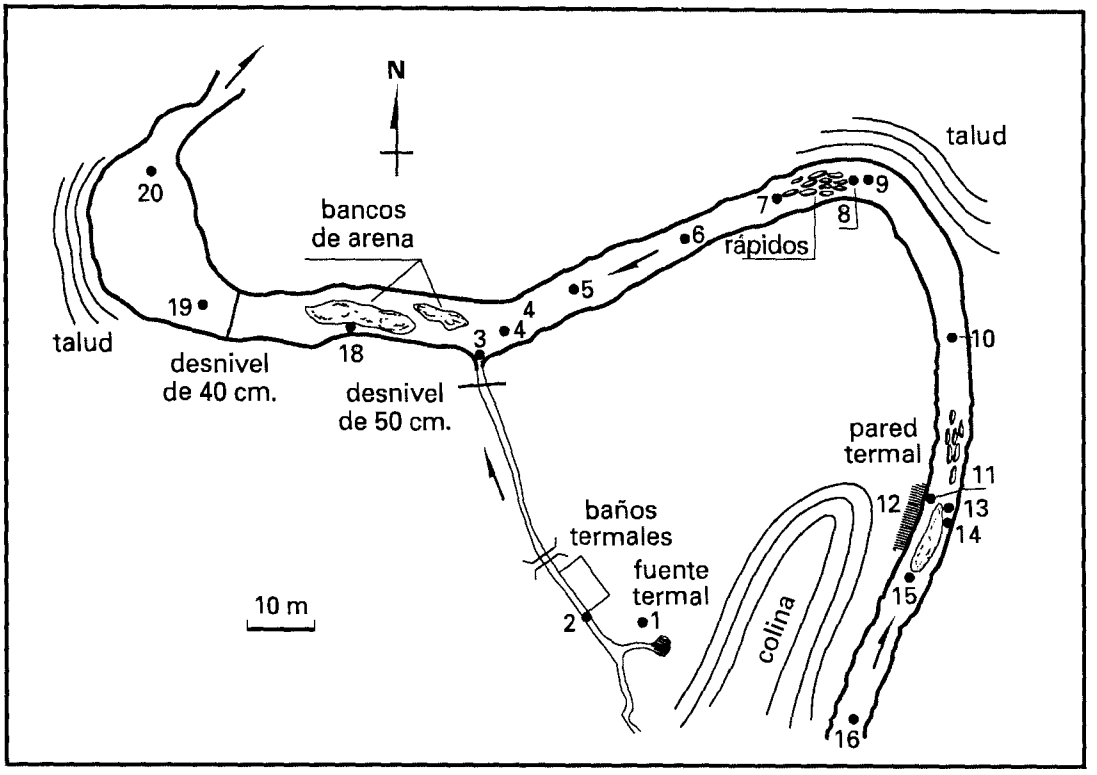


Fig. 37.2. Diagrama del arroyo de Aguas Calientes indicando las fuentes termales, algunas características topográficas y las estaciones de muestreo. Modificado de Menni *et al.* (1998). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

de Las Piedras (Arratia *et. al.*, 1983), que entra al San Francisco desde el Oeste unos 13 km al noroeste de Aguas Calientes. Estas especies son *Odontostilbe hastata*, *O. microcephala*, *Astyanax bimaculatus paraguayensis*, *Parodon tortuosus*, una especie de *Bryconamericus* y una de *Creagrutus* (dudosa, Miquelarena, com. pers.). *Serrapinnus piaba* aparentemente se conoce de un arroyo cercano, pero la localidad no es precisa.

El arroyo de Aguas Calientes (Fig. 37.2), con orillas de unos 0,5 - 2 a más de 10 m de alto, forma una curva en cuyo centro, a un par de metros sobre el nivel del arroyo, se encuentra un pequeño limnocreno de alrededor de 1 m de diámetro [Un limnocreno es un manantial en el que el agua que surge forma una cubeta antes de escurrirse (Ringuelet, 1962a). También es un limnocreno por lo menos una de las fuentes del arroyo Valcheta, VIII 64].

En esta fuente el agua burbujea a una temperatura de 51 a 59°C. Entre la fuente y el arroyo, siguiendo probablemente un curso natural previo, había hasta 1994 un rudimentario canal de cemento, que llevaba el agua a través de un grupo de baños precarios usados por pobladores de los alrededores. En 1998, a continuación de los baños se había construido una pileta de considerable tamaño y otra estaba en construcción. En 1994, en el lugar donde el canal entraba al arroyo, la temperatura descendía a 41-45°C.

A unos doscientos metros aguas arriba sobre la orilla izquierda del arroyo, la costa está formada por una pared de más de 3 m de alto, con orificios por los que fluye agua también a alta temperatura (51,5-53°C) (Fig. 37.2).

En Aguas Calientes el agua es más caliente sobre la orilla izquierda, donde están ubicados la pared termal y la entrada del canal de la fuente. Pozas, rápidos, y bancos de arena de 4 a 6 m de longitud, son características comunes del arroyo. La variabilidad del caudal y la marcada estacionalidad resultan en cambios importantes de la vegetación litoral.

Características limnológicas

De 98 observaciones en 21 lugares del arroyo, se obtuvo una temperatura mínima del agua de 23,8°C y una máxima de 59°C (Tabla 37.1). La temperatura media en lugares habitados por los

Tabla 37.1. Aguas Calientes. Temperatura del agua (°C) en cada estación. X= media aritmética, SD= desviación estándar, N= número de datos. El * indica ausencia de peces. Según Menni *et al.* (1998). Con autorización de Kluwer Academic Publishers.

Estaciones	X	SD	N	Rango
1 *	56,0	4,36	3	51,0 - 59,0
2 *	50,7	10,25	2	43,5 - 58,0
3 *	44,8	0,78	8	43,5 - 46,0
4	25,9	1,18	3	24,5 - 26,6
5	27,4	3,60	7	24,0 - 34,7
6	27,6	2,64	6	24,0 - 31,5
7	27,7	1,95	6	24,3 - 29,7
8	27,5	1,77	5	24,7 - 29,6
9	27,9	1,90	5	24,6 - 29,2
10	31,7	5,43	3	28,5 - 38,0
11 *	36,4	13,58	2	26,8 - 46,0
12 *	50,1	2,71	6	46,0 - 53,0
13	24,5	0,99	2	23,8 - 25,2
14	28,8	0,35	2	28,5 - 29,0
15	24,5	-	1	-
16	24,5	-	1	-
17	24,5	0,00	2	-
18	32,9	2,15	13	28,3 - 35,5
19	32,0	1,64	10	29,2 - 34,2
20	30,7	2,02	10	29,0 - 34,0
21	38,0	-	1	-

peces es 29,5°C (rango 23,8–38°C, DE= 3,54, N= 77), y la de las estaciones en las que los peces no soportan la temperatura 47,7°C (rango 26,8–59°C, DE= 6,90, N= 21). La temperatura del agua es más elevada que en cualquier otra localidad de la Argentina en que se hayan estudiado los peces (Menni *et. al.*, 1996).

La comparación de la temperatura del agua de Aguas Calientes con la de ambientes cercanos (rango 17,6 - 21,7°C, media= 20,29°C, N= 14), confirma la influencia de fuentes geotermales (Fig. 37.3). Tres estaciones aguas arriba de la pared termal, que tienen una temperatura media de 24,5°C, indican que debe haber otras fuentes de calor a lo largo del arroyo.

El oxígeno disuelto varía de acuerdo a la cercanía a las fuentes, la velocidad de la corriente y la topografía del fondo. Se registraron valores elevados en los rápidos opuestos a la pared termal.

Los valores de pH (media= 8,40) (Tabla 37.2) son elevados comparados con los de otras áreas de la Argentina, incluyendo cuencas en Formosa, Tucumán, Córdoba, y los ríos Paraguay y Paraná. Aguas naturales ácidas son relativamente raras en la Argentina (Menni *et. al.*, 1996), pero las hay en lagos fríos de Patagonia occidental y lagunas tropicales en el Iberá.

Los sólidos totales disueltos corresponden al intervalo oligohalino [0,5 a 5 g l^{-1}, según la escala de Ringuelet (1962a, 1967b)]. La conductividad varía entre 1335 y 1795 μS cm^{-1}. Aguas con 500 a 1000 μS cm^{-1} son consideradas muy mineralizadas (Margalef, 1983). El agua es más salina que en muchos otros ambientes del país, aunque se han registrado valores más altos en el Oeste de Córdoba (Menni *et. al.*, 1984), el río Salado de Santiago del Estero (1244 - 2077 μS cm^{-1}, Casciotta *et. al.*, 1989), y algunas lagunas pampásicas en las que la salinidad varía mucho (Ringuelet *et. al.*, 1967b). El agua en ambientes del centro y noreste de la Argentina normalmente es hipohalina.

El agua se caracteriza por gran cantidad de $SO_4^=$, Na^+, y Cl^- en orden decreciente de abundancia, y por niveles altos de CO_3H^-. Estos valores, más altos que en muchos otros sitios de Salta y Jujuy, son bastante diferentes de las medias mundiales y sudamericanas, y también de los valores de 54 localidades de la Argentina citadas en Menni *et. al.* (1996). El índice Na/Na+Ca (Gibbs, 1970) da un valor medio (0,93) que ubica a Aguas Calientes más cerca del mar Báltico y el río Jordán que de muchos otros ríos y lagos del mundo.

El agua de Aguas Calientes puede ser considerada "idiotrófica" [del Griego "idios" = lo

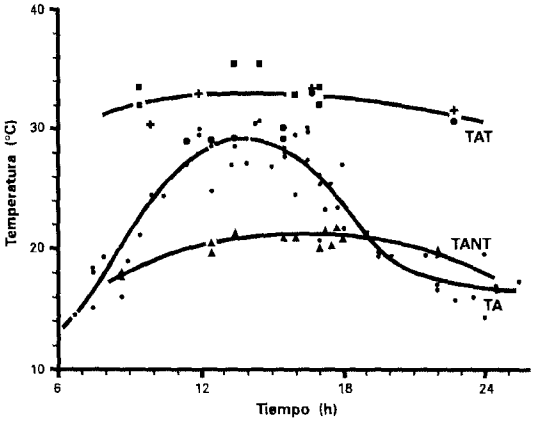


Fig. 37.3. Características termales de Aguas Calientes y alrededores en Agosto de 1991. Variaciones horarias de la temperatura (TA: temperatura del aire, círculos pequeños. TANT: temperaturas de aguas no termales de varias localidades cerca de Aguas Calientes, triángulos. TAT: temperatura del agua termal de Aguas Calientes en diferentes sitios, cuadrados, cruces y círculos). Modificado de Menni *et al.* (1998). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

propio, agua de características extraordinarias], en el sentido de Ringuelet (1962a). Sin embargo, es mucho menos salina que la de muchos lugares termales de Estados Unidos, México, Australia y Africa, notables por sus peces endémicos (Deacon & Minckley, 1974). Los ciprinodontoideos del Death Valley (USA) toleran salinidades que quintuplican la del agua de mar (Soltz & Naiman, 1978).

Aunque el arroyo de Aguas Calientes corre a través de un área con mucha cobertura vegetal y tiene una vegetación litoral bien desarrollada, los valores de demanda química de oxígeno son muy bajos (media= 4,61 mg O_2 l^{-1}) comparados con los de ambientes corriente abajo en las cuencas del Pilcomayo - Paraguay (24,5 a 39,5 mg O_2 l^{-1}) (Menni *et. al.*, 1992). Son también algo más bajos que los de zonas serranas de Sierra de la Ventana (38°08'S, 61°47'W, 260 m s.n.m.) (Menni *et. al.*, 1988; IV 30), cercanas al borde Norte de Patagonia. Considerando que los ambientes de Sierra de la Ventana son arroyos montanos en un área de poca vegetación, mientras el arroyo de Aguas Calientes está en una selva lluviosa, esto es un poco llamativo; pero el arroyo está a unos 500 m s.n.m., y probablemente el tiempo de residencia del agua es corto. Si bien el número de especies es mayor que en Sierra de la Ventana (16 contra 8), está bien por debajo del de ambientes relacionados con el Paraná. La demanda química de oxígeno aparece correlacionada con el número de especies en varios ambientes de la Argentina (Menni *et. al.*, 1992), y estos datos apoyan esa tendencia.

Los valores de fósforo total son también bajos (media= 0,06 mg l^{-1}, DE= 0.024, N=9).

Ictiofauna

La fauna de peces de Aguas Calientes comprende 3 órdenes, 6 familias y 16 especies. Comparada con la de ambientes paranenses o formoseños, la composición ordinal muestra una relativa pobreza de siluriformes.

Los Characiformes incluyen la familia Characidae con 8 especies y los Parodontidae, Erythrinidae y Crenuchidae con 1 especie cada una. Los Siluriformes incluyen la familia Loricariidae con 4 especies, y los Perciformes la familia Cichlidae con 2 especies (Tablas 34.1 y 37.3).

Si se consideran las distribuciones, las especies de Aguas Calientes pertenecen a varios grupos diferentes. *Astyanax eigenmanniorum* y *A. bimaculatus* son especies de amplia distribución en gran parte de la Argentina templada al este del arco de las sierras peripampásicas. *Astyanax lineatus* tiene una distribución algo más restringida que las anteriores, a lo largo del Paraná al Norte de Santa Fe y en el Bermejo. *Hoplias malabaricus* tiene también una distribución amplia, aunque no se encuentra tan al Oeste como las especies de *Astyanax*.

Se identificaron también una especie de *Acrobrycon*, quizá diferente de *A. tarijae,* y una especie de *Characidium*. *Parodon tortuosus* era conocida sólo de la localidad tipo, el río Lipeo en el Norte de Salta. *Bryconamericus stramineus*, originariamente citada de los ríos Piracicaba y Uruguay, es conocida de varias localidades sobre el río Uruguay y el San Francisco en Paraguay, así como del Rio de la Plata en Punta Lara y Ensenada, El Palmar sobre el río Uruguay y el delta del Paraná en San Nicolás.

Bryconamericus thomasi, que era considerada un sinónimo de *B. iheringi*, habita el Bermejo superior en Salta y Jujuy y la cuenca del Pasaje - Juramento (Miquelarena & Aquino, 1995). *Serrapinnus piaba* es relativamente común en el Norte de la Argentina.

Los cíclidos *Bujurquina vittata* y *Cichlasoma dimerus* [antes identificado como *Aequidens portalegrense*], son relativamente comunes. Los cíclidos no son tan famosos como los ciprinodontoideos en cuanto a su habilidad para enfrentar condiciones ambientales duras, pero su presencia en condiciones "austeras" es conocida (Beadle, 1974; Deacon & Minckley, 1974; Rantin & Petersen, 1985).

Tabla 37.2. Química del agua de Aguas Calientes. Iones y fósforo total en mg l^{-1}. STD= sólidos totales disueltos, en g l^{-1}. CE= conductividad específica, en μS cm^{-1}. Temperatura en °C. DQO= demanda química de oxígeno, in mg O_2 l^{-1}, *= ausencia de peces en esa estación. DE= desviación estándar. Según Menni et al. (1998). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

Estaciones	1987 6/87.	1987 6/87b	1988 6	1988 1*	1991 2*	1991 2*	1991 3*	1991 12*
CO_3^-	0,0	0,0	19,6	7,3	0,0	4,8	4,8	4,8
CO_3H^-	227,3	230,1	114,5	117,0	104,9	119,6	117,1	117,1
Cl^-	248,5	248,5	209,4	267,0	240,0	240,0	233,1	274,8
$SO_4^=$	362,4	372,9	464,1	557,0	482,8	476,0	469,4	469,4
Na^+	365,5	369,3	369,9	469,7	373,8	373,8	397,8	419,3
K^+	4,2	3,8	2,3	2,2	1,6	1,4	1,3	1,4
Ca^{++}	38,0	40,4	25,8	17,0	26,5	21,8	18,7	17,9
Mg^{++}	3,9	5,8	7,5	1,5	0,1	0,1	2,0	2,0
STD	1,25	1,27	1,22	1,46	1,25	1,25	1,27	1,37
pH	7,14	6,98	8,86	8,46	8,30	8,38	8,35	8,52
CE	1,689	1,795	1,492	1,763	1,428	1,428	1,335	1,695
DQO	4,9	5,5	7,6	4,4	2,2	0,2	2,8	2,2
P	sin datos				0,03	0,03	0,06	0,06
Temp.	35,0	35,0	sin datos		43,5	43,5	44,5	51,0

Estaciones	1991 12*	1991 6	1991 17	1991 19	1991 20	Media	DE	Rango
CO_3^-	4,8	38,4	28,8	24,0	28,8	12,78	13.281	0,0-38,40
CO_3H^-	117,1	122,0	187,9	126,9	122,0	140,27	44.019	104,9-227,30
Cl^-	281,8	250,5	226,1	247,0	243,5	246,94	19.482	209,4-281,88
$SO_4^=$	462,8	419,9	503,7	503,7	437,8	460,15	52.771	362,4-557,00
Na^+	425,3	396,6	425,3	425,3	394,2	400,45	31.104	365,5-469,70
K^+	1,3	2,2	2,6	1,9	2,2	2,18	0,916	1,3-4,20
Ca^{++}	17,2	31,2	40,6	32,0	32,8	27,68	8.813	17,0-40,60
Mg^{++}	1,0	3,0	0,2	0,6	0,2	2,15	2.334	0,1-7,50
STD	1,33	1,30	1,43	1,37	1,27	1,31	0,075	1,22-1,46
pH	8,39	9,04	8,90	8,94	9,01	8,40	0,656	6,98-9,04
CE	1,746	1,592	1,592	1,592	1,541	1,591	1,433	1.335-1.795
DQO	2,6	6,6	7,8	6,6	6,6	4,61	2.240	0,2-7,80
P	0,05	0,07	0,08	0,10	0,09	0,06	0,025	0,03-0,010
Temp.	51,0	29,7	24,5	34,2	34,0			

En Aguas Calientes se observó conducta de cortejo en *Bujurquina vittata* entre 29 y 35,5°C, lo que indica que pasa allí una parte importante de su ciclo vital.

Loricaria tucumanensis era sólo conocida de su localidad tipo en la cuenca del Salí. Se hallaron también una especie de *Loricariichthys*, y *Hypostomus borellii*, citada de la Argentina occidental entre 1500 y 2000 m s.n.m. (Arratia *et. al.*, 1983). Esta especie se encuentra más al Sur a lo largo del Pilcomayo y el Bermejo, y en la Mesopotamia.

Siete de las 16 especies (2399 individuos, 97.5%) aparecieron en los tres años en que se hicieron muestreos (Tabla 37.4). Tres especies (*Astyanax bimaculatus, A. lineatus* y *Bujurquina vittata*), comprendieron más de 80% de la captura total. *Cichlasoma dimerus, Serrapinnus piaba*, y *Astyanax eigenmanniorum* aparecieron una sola vez en pequeña cantidad cantidad.

La comunidad de peces aparece dominada por *Astyanax bimaculatus* con 55.49% de abundancia en número de individuos (Tabla 37.4), seguida por *Bujurquina vittata* con 19.84%. En 1987 la dominancia de *A. bimaculatus* fue evidente (1241 individuos contra 205); en 1991 *B. vittata* fue más abundante, pero la diferencia fue menor (186 contra 37).

Tabla 37.3. Abundancia de especies de peces en Aguas Calientes. Según Menni *et al.* (1998). Con autorización de Kluwer Academic Publishers.

Especies	Familias	Número de ejemplares	Porcentaje
Astyanax bimaculatus	Characidae	1.356	61,33
Bujurquina vittata	Cichlidae	277	12,53
Astyanax lineatus	Characidae	161	7,28
Bryconamericus tommasi	Characidae	138	6,24
Hypostomus borelli	Loricariidae	131	5,92
Loricaria tucumanensis	Loricariidae	63	2,85
Hypostomus sp.	Loricariidae	27	1,22
Bryconamericus stramineus	Characidae	18	0,81
Hoplias malabaricus	Erythrinidae	13	0,58
Characidium cf. *fasciatum*	Crenuchidae	9	0,41
Acrobrycon sp.	Characidae	3	0,29
Cichlasoma dimerus	Cichlidae	3	0,13
Loricarichthys sp.	Loricariidae	3	0,13
Parodon carrikeri	Parodontidae	3	0,13
Astyanax eigenmanniorum	Characidae	3	0,13
Serrapinnus piaba	Characidae	1	0,04
Número total de ejemplares		2211	

Tabla 37.4. Aguas Calientes. Variación anual de la abundancia de las especies de peces. Según Menni *et al.* (1998). Con autorización de Kluwer Academic Publishers.

Especies	Número de peces				
	1987	1988	1991	Total	%
Astyanax b. asuncionensis	1241	87	37	1365	55.49
Bujurquina vittata	205	97	186	488	19.84
Astyanax lineatus	129	11	26	166	6.75
Bryconamericus thomasi	129	9	10	148	6.02
Hypostomus borelli	47	15	79	141	5.73
Loricaria tucumanensis	37	11	16	64	2.60
Hypostomus sp.	18	8	1	27	1.10
Bryconamericus stramineus	18	0	0	18	0.73
Hoplias malabaricus	11	2	0	13	0.53
Characidium sp.	9	0	0	9	0.37
Astyanax eigenmanniorum	0	0	5	5	0.20
Acrobrycon sp.	4	0	1	5	0.20
Parodon carrikeri	3	0	1	4	0.16
Cichlasoma dimerus	0	3	0	3	0.12
Loricariichthys maculatus	2	1	0	3	0.12
Serrapinnus piaba	0	0	1	1	0.04
Número de especies	13	10	11	16	
Número de ejemplares	1853	244	363	2460	
Indice de diversidad	1.23	1.53	1.46	1.45	

Valores bajos del índice de similitud de Jaccard entre años, mostraron cambios temporales en la composición faunística (1987/88: 0,64, 1987/91: 0,47, 1988/91: 0,36). Esto debe indicar una elevada tasa de emigración - inmigración, relacionada a las particularidades del ambiente. También la distribución de tallas de carácidos y loricáridos sugiere una periodicidad reproductiva anual, o una migración periódica fuera del área termal del arroyo. Como la temperatura del agua es constante durante todo el año, es posible que haya una colonización reciente o reiterada, por especies que

Tabla 37.5. Aguas Calientes. Máximo termal crítico (°C) de 8 especies de peces. LET= temperatura media de pérdida de equilibrio, DT= temperatura media de muerte, Rango= rango de temperaturas de muerte, N= número de ejemplares, LST= longitud estándar media, mm. Según Menni *et al.* (1998). Con autorización de Kluwer Academic Publishers.

Especies	LET	DT	Rango	N	LST
Temperatura media de aclimatación 25.0ºC (Estación 5)					
B. thomasi	36.95	37.90	37.65 - 38.25	4	30.4
A. eigenmanniorum	38.60	39.40	39.00 - 39.80	2	39.6
A. bimaculatus	38.60	39.80	- - -	1	43.0
B. vittata	38.60	40.30	- - -	1	35.4
Temperatura media de aclimatación 29.25ºC (Estación 20)					
P. carrikeri	40.30	41.40	- - -	1	68.0
L. tucumanensis	40.30	41.40	- - -	1	109.0
H. borelli	>39.30	41.42	40.80 - 41.70	10	82.4
A. lineatus	40.90	41.58	41.50 - 41.65	4	60.9
B. vittata	40.55	41.59	41.20 - 41.80	4	36.5
Temperatura media de aclimatación 34.15ºC (Estación 18)					
B. thomasi	39.05	39.41	38.20 - 39.90	6	36.6
A. lineatus	40.95	41.95	- - -	1	48.0
A. bimaculatus	41.38	42.20	42.10 - 42.40	8	54.1
B. vittata	42.52	42.93	42.50 - 43.20	6	39.6

mantienen ciclos reproductivos estacionales establecidos en ambientes que no son termales.

Adaptación de los peces a la temperatura elevada

La resistencia de los peces de Aguas Calientes a las elevadas temperaturas del agua, fue estudiada en 8 especies utilizando pruebas de máximo crítico térmico. Se pudo establecer un orden de susceptibilidad, en el que el cíclido *Bujurquina vittata* es la especie más resistente y el carácido *Bryconamericus thomasi* la menos resistente (Tabla 37.5). En segundo lugar está *Astyanax bimaculatus*, que junto con *B. vittata* son las especies numéricamente más abundantes.

Ecología general de Aguas Calientes

La primera referencia a peces relacionados con aguas termales en la Argentina, es la de ambientes artificiales en Barreto, Córdoba (33°30'S, 63°20'W) (Mac Donagh, 1938a). En Barreto había dos fuentes termales, con agua a 28°C en una y 32°C en la otra. El agua era sulfatada - alcalina, con valores de sólidos totales disueltos de 1,2360 y 0,5852 g l^{-1}.

Cerca de la primera se halló el ciprinodontoideo *Jenynsia* cf. *multidentata*. En la segunda fuente, en agua a unos 31°C, vivían *Cichlasoma facetum*, *Astyanax fasciatus* y una especie de *Oligosarcus*, junto con *Jenynsia* cf. *multidentata*, juveniles de *Hoplias malabaricus* y una especie de *Corydoras*.

Como estos hábitats termales eran artificiales, Mac Donagh (1938a) sostuvo que eran colonizados por peces que cruzaban pantanos y lagunas a partir del cercano Río Cuarto. Los peces más abundantes eran *Astyanax fasciatus* y *Cichlasoma facetum*, los dos muy comunes en la Argentina templada.

Una segunda localidad termal es el arroyo Valcheta en el Norte de Patagonia, habitado solamente por la mojarra bronceada *Gymnocharacinus bergi*. Aquí, el carácter termal del agua permite a la especie sobrevivir en un clima inapropiado para un pez paranense (Menni & Gómez, 1995; VIII 64).

A pesar de las elevadas temperatura y salinidad del agua, la ictiofauna de Aguas Calientes está compuesta por un número de especies relativamente alto. En cambio, la parte caliente del arroyo Valcheta y la mayoría de los arroyos termales del Sudoeste de los Estados Unidos, están cada uno habitado por una única especie endémica.

A diferencia de muchos hábitats de la cuenca del Paraná, hay pocos siluriformes. Géneros como

Trichomycterus y *Heptapterus*, que sobre argumentos zoogeográficos se esperaría hallar en Aguas Calientes, faltan probablemente debido a la temperatura. Además, es posible que el tamaño del arroyo no sea suficiente para mantener una población de bagres relativamente grandes, como *Pimelodus albicans*, por ejemplo, una especie común en muchos ambientes duros. Una explicación similar han dado Watanabe & Uyeno (1999), indicando que "... los patrones alopátricos de distribución de los bagres vivientes de Japón, sugieren cierta falta de condiciones para coexistir durante largos períodos de tiempo, quizá debido a competencia interespecífica en hábitats limitados".

Tampoco hay formas más pequeñas como *Pimelodella* y *Corydoras*. Hay loricáridos relativamente grandes, pero no son abundantes.

Los siluriformes también son pocos en Barreto. En contraste, al Sur de Aguas Calientes, en las sierras de Córdoba, el orden es el más abundante, representando 44% de 25 especies. Aquí los ambientes son en general muy estacionales, ubicados en el borde occidental de la provincia ictiogeográfica Parano - platense, bajo un severo clima serrano (Menni *et. al.*, 1984, 1996).

Los ciprinodontoideos, que son típicos en ambientes extremos, faltan en Aguas Calientes. No es fácil evaluar si las pocas especies de este grupo que viven en los alrededores no aparecen en el arroyo debido a las condiciones ambientales, o si hay razones históricas o geográficas para la falta de colonización.

Se ha propuesto que la cuenca central del Paraná es, en el presente, el hábitat "normal" de las especies paranenses (Menni *et. al.*, 1996). Esto implica que para las especies paranenses muy tolerantes a condiciones extremas, las temperaturas bajas son más limitantes que las altas. De hecho, raramente las encontrarán más altas que en su hábitat normal. Por eso, cuando especies de este grupo aparecen colonizando ambientes al borde, o lejanos, de su distribución habitual, es en sitios con temperaturas más bajas que las del área paranense. De acuerdo con esto, *Jenynsia multidentata*, *Cnesterodon decemmaculatus*, y en menor medida *Bryconamericus iheringi*, son especies pioneras (Menni *et. al.*, 1996) en Sierra de la Ventana (Menni *et. al.*, 1988), algunos hábitats patagónicos, y en zonas serranas de la Argentina central, todos lugares donde el frío es un factor importante (Menni *et. al.*, 1984).

Con la posible excepción de un loricárido, los peces de Aguas Calientes incluyen especies "raras" pero no endémicas. Probablemente esto se deba a la falta de aislamiento del arroyo, ya que hay una especiación más rápida en poblaciones aisladas de arroyos termales que en las de pozas con temperaturas normales más bajas (Hubbs, 1941).

La dominancia pronunciada en número de una única especie, es una tendencia común en poblaciones de peces de arroyos pequeños (Winger, 1981). *Astyanax bimaculatus* es la especie dominante en Aguas Calientes, aunque *Bujurquina vittata* puede superarla algunos años. El índice de diversidad varía entre 1,23 y 1,53. Al Este, en ambientes de Formosa en la planicie del río Paraguay, la diversidad varía entre 0,71 y 3,92 (Menni *et. al.*, 1992). Debido a su continuidad con otros cursos de agua, Aguas Calientes tiene la más alta diversidad de peces entre los ambientes termales del mundo.

Los ensayos fisiológicos muestran que individuos capturados en lugares del arroyo con diferentes temperaturas, tienen diferentes temperaturas letales. Las temperaturas de aclimatación y las temperaturas letales, tienen una correlación positiva, lo que demuestra que los peces permanecen en localidades precisas el tiempo suficiente para aclimatarse a la temperatura del lugar. En Aguas Calientes, los peces de algunas estaciones están aclimatados a temperaturas más cercanas a la letal que en ningún otro hábitat de la Argentina templada (Gómez, 1996).

Se ha observado que después de 2 horas, peces ubicados en un gradiente de temperatura pasan la mayor parte del tiempo en un rango relativamente estrecho de la variable (Wootton, 1991). Los peces de Aguas Calientes tienen amplia oportunidad de evadir las áreas más calientes, tanto aguas arriba como aguas abajo. En la medida en que no lo hacen, se presume que están aclimatados o adaptados a la temperatura de un sector. Temperaturas altas constantes en ambientes termales, producen condiciones de estrés a las que sólo algunas especies se han adaptado con éxito (Deacon & Minckley, 1974).

Las temperaturas a las que viven los peces en Aguas Calientes, son bastante diferentes de las observadas en hábitats lóticos tropicales y subtropicales en los que no hay fuentes termales. En el noreste de Argentina, a la latitud de Aguas Calientes, en arroyos con cubierta vegetal importante, las medias de temperatura de febrero (verano) y agosto (invierno), son 28,2°C y 15,3°C respectivamente (Gómez *et. al.*, 1990). Se ha registrado un máximo de 28°C entre 30 localidades en Formosa, y un máximo de 31°C entre 54 localidades en varias áreas de la Argentina (ambientes leníticos y lóticos, durante el día) (Menni *et. al.*, 1992; Menni *et. al.*, 1996). A veces la situación puede ser diferente. Por ejemplo,

Ringuelet (1975) cita temperaturas de hasta 40°C cerca de la superficie en el madrejón Don Felipe, un ambiente bien estudiado relacionado con el Paraná (Bonetto *et. al.*, 1970b), pero estos valores se deben a la presencia de vegetación muy densa o a condiciones particulares de estratificación [Los 40° fueron medidos por Bonetto y Ezcurra en una capa muy densa de *Salvinia*, y la temperatura descendía a 27°C a 30 cm de profundidad].

Aunque Aguas Calientes está en una zona vegetada subtropical, tiene algunas características ecológicas similares a las de hábitats de desierto del sudoeste de los Estados Unidos, especialmente en cuanto a la temperatura. Ejemplos (entre muchos), son la presencia en Seruggs Springs (Nevada) de *Cyprinodon nevadensis pectoralis*, a profundidades entre 4,5 y menos de 30 cm, con una temperatura del agua de 32,8 a 33,3°C (Miller & Deacon, 1973), y la de *C. macularius eremus* en un arroyo en el que el agua está entre 39,6 y 41,0°C (Miller & Fuiman, 1987).

Sí bien la comparación con estos ambientes desérticos es atractiva, ya que en ambos casos se trata de "peces termales", está claro que Aguas Calientes está lejos de ser un ambiente de desierto. Los peces de desierto de América del Norte son especies endémicas que viven en ambientes pequeños, a veces muy restringidos, como el Devil's Hole. Los de Aguas Calientes viven en una sección termal de un hábitat relacionado con ríos y arroyos "normales". Algunos peces de desierto toleran hasta 43°C, una temperatura cercana a la de desnaturalización de las proteínas, pero la mayoría vive a unos 30–35°C. No sabemos si los peces de Aguas Calientes, además de aclimatarse fisiológicamente, han sido seleccionados involucrando cambios genéticos, como las algas de Yellowstone y otros organismos en condiciones similares (Wiegert & Fraleigh, 1972; Margalef, 1983).

Los tres ambientes termales conocidos de la Argentina habitados por peces tienen las siguientes características: son ambientes lóticos [Barreto no tanto], son ambientes relativamente restringidos en áreas ecotonales, el agua es de oligohalina a mesohalina, están habitados por pocas especies en combinaciones particulares, y el número de especies decrece hacia el Sur.

Como ambiente para peces, Aguas Calientes, como Barreto, difiere mucho de otros hábitats termales conocidos, en que no está aislado. El arroyo es parte de una rica red hidrográfica en un área lluviosa, con selva subtropical densa. Los peces residentes han invadido, de manera oportunística, un hábitat que tiene los más elevados valores de temperatura y salinidad en un área considerable. Aunque algunas diferencias en las tasas de inmigración debidas a distancia y tiempo son esperables, parece probable que la temperatura sea un factor mucho más importante.

Como el arroyo era utilizado por los habitantes de la zona, Menni *et. al.* (1998) señalaron que el riesgo de alteración ecológica era bastante alto. A fines de ese año, el canal que unía los baños con el arroyo había sido agrandado, se había construido una pileta de gran tamaño y otra estaba en construcción.

38. PECES DE LA CUENCA DEL RÍO SALÍ EN TUCUMÁN

La cuenca del río Salí se extiende en Tucumán y partes de Salta y Catamarca (Fig. 38.1). Sus principales tributarios nacen en las cumbres Calchaquíes y del Aconquija, y el río se denomina Tala hasta su confluencia con el Candelaria. Con el nombre Salí cruza unos 250 km en Tucumán, y en Santiago del Estero se denomina Dulce (VI 39). El Salí y el Dulce están divididos por el embalse de Río Hondo, de 330 km^2.

Se dispone de datos faunísticos y ambientales de varios ambientes de la cuenca del Salí. Miquelarena *et. al.* (1990) registraron algunas variables físico – químicas en 10 localidades, incluyendo arroyos de montaña, ríos de fondo rocoso y arroyos y ríos de llanura (Tabla 38.1).

La temperatura del agua durante el otoño varió entre 18,6 y 25,5°C (N= 14). El pH, de 7,05 a 8,78, es bastante constante, con la media (7,98) más alta que las del Paraná o el Paraguay (Golterman, 1975).

La conductividad varió entre 30 y 1200 μS cm^{-1}. Los sólidos totales disueltos variaron entre 45,83 y 1059 mg l^{-1} (media= 437,4 mg l^{-1}). Estos valores son en general menores que los de las lagunas pampásicas (Ringuelet *et. al.*, 1967b), y la media bastante menor que la de ambientes de Córdoba (744 mg l^{-1}, N= 31).

El anión más abundante en el agua fue el CO_3H^- (20 a 291,8 mg l^{-1}), y los cationes más abundantes el Ca^{++} y el Na^+. La relación Mg/Ca varió entre 0,29 y 1,43. La relación Ca+Mg/Na+K es más alta que en las lagunas pampásicas o en ambientes de Córdoba, y el total de aniones y cationes mucho más alto que en el Paraguay o el Paraná.

Aunque en el presente no hay relación entre el río Salí y el Paraná, la mayoría de sus peces pertenecen a la fauna paranense. La excepción, en sentido ecológico, serían los bagres andinos del género *Trichomycterus*, pero aun estos pertenecen a una familia en la que hay especies de aguas templado - cálidas (*Homodiaetus, Scleronema*). Los peces paranenses son más abundantes en las

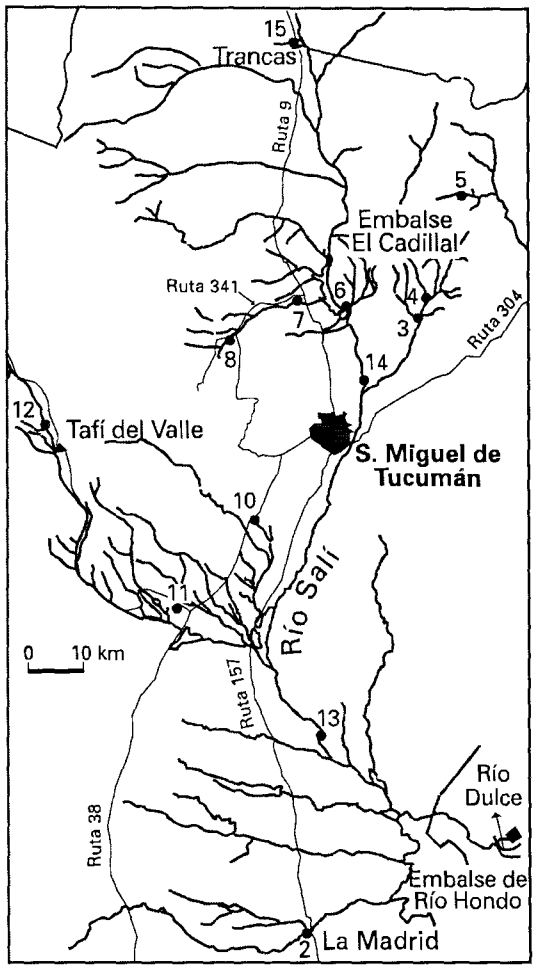


Fig. 38.1. Lugares de muestreo de la cuenca del río Salí en Tucumán. Modificado de Miquelarena *et. al.* (1990).

partes llanas, y los tricomictéridos en las zonas de altura (Fig. 2.12). Nótese que los *Trichomycterus* de Tucumán son especies distintas de las que se encuentran en la cuenca del río Grande, pero *T. corduvense* es común en el Oeste de Córdoba (VI 41).

Se conocen 53 especies de peces de Tucumán, de las cuales 4 son introducidas (Miquelarena *et. al.*, 1990; Fernández & Aquino, 1993; Fernández, 1994) (Tabla 38.2).

La Tabla 38.2 muestra una definida preferencia de algunas especies por algunos hábitats. Sólo tres especies, un pimelódido muy modificado (*Heptapterus*), y dos loricarinos, se encuentran solamente en ambientes de corriente rápida. Otras ocho, que también habitan allí además de otros ambientes, son loricáridos, tricomictéridos o ciprinodontoideos. Un grupo particular, muy variado, habita tanto en ambientes de corriente lenta como en lagunas y esteros, pero no en corrientes rápidas. Incluye un par de cíclidos, un ciprinodontoideo, la tararira, una tachuela, un gimnótido, la anguila y el sábalo. El resto se limita a ambientes lóticos de corriente lenta, o a lénticos que no sean esteros.

Varios aspectos ecológicos de los peces de Tucumán se conocen del área de 2930 km^2 de la cuenca del Salí que se extiende al Norte de la estudiada por Miquelarena *et. al.* (1990). Se trata de una serie de subcuencas compuestas por tributarios que corren de Oeste a Este por los faldeos de las sierras del Aconquija, y que alimentan el Salí, cuyo curso principal sigue una dirección general Norte - Sur. La cuenca del Salí es asimétrica, dado que siguiendo la pendiente general de la llanura, prácticamente sólo recibe afluentes por su margen derecha (Butí, 1988; Butí & Miquelarena, 1995) (Fig. 2.7). El agrupamiento de estaciones usando el coeficiente de Jaccard distingue áreas de ritron (35,4% de las estaciones) y áreas de llanura (64,6%). En las primeras, por encima de los 1000 m s.n.m., se encuentra el tricomictérido de amplia distribución [para el género] *Trichomycterus corduvense* (VI 41), y en las otras, por debajo de los 1000 m s.n.m, las formas típicamente paranenses.

Las estaciones de altura se agrupan juntas, aun cuando se consideren separadamente los muestreos de verano e invierno. Esto indica una variación menor de las variables ambientales que en las zonas más bajas, y explica por qué no hay en ellas la variación estacional de ictiofauna que hay en las demás.

La matriz de datos ambientales provista por Butí & Miquelarena (1995) permite concluir lo siguiente:

En invierno (julio), la temperatura de superficie oscila entre 11 y 23,5°C (media= 15,18°C). La de fondo tiene el mismo mínimo, pero la máxima es bastante inferior (19°C) (media= 15,44°C). En 63% de las observaciones hubo inversión de temperatura, y en 15% isotermia. En verano (diciembre), la temperatura de superficie varió entre 19 y 31,5°C (media= 24,12°C), la de fondo entre 18,5 y 31,5°C (media= 23,67°C).

Butí & Miquelarena (1995) proveen numerosas observaciones sobre ambientes de la cuenca del Salí, incluyendo caracteres físicos de los cauces y variación estacional de la ictiofauna. Por ejemplo, en un arroyo afluente del río Salí hicieron un muestreo de invierno a 630 m s.n.m y otro de verano a 710 m s.n.m., con temperaturas del aire de 18°C y 29°C respectivamente. Comprobaron que *Astyanax* cf. *eigenmanniorum, Pimelodella laticeps* y *Cichlasoma dimerus* habitan el arroyo todo el

Tabla 38.1. Composición iónica del agua de ambientes de la cuenca del río Salí en Tucumán. Según Miquelarena *et al.* (1990).

	Río Marapa	Río Calera	Arroyo Artaza	Dique El Cadillal	Río Las Tipas
pH	8.35	7.86	8.65	8.78	8.60
Sólidos disueltos (mg l^{-1})	494	909	508	420	1059
Conductividad a 20°C μS cm^{-1}	324	830	549	497	1200
$CO_3^=$ (mg/l)	4.80	0.0	26.5	21.7	14.5
HCO_3^- (mg/l)	117.7	291.8	274.6	122.6	122.6
Cl^- (mg/l)	11.5	15.3	5.2	55.3	153.6
$SO_4^=$ (mg/l)	30.0	121.0	33.0	28.0	138.0
Na^+ (mg/l)	110.0	56.7	26.0	50.0	160.0
K^+ (mg/l)	4.2	4.7	3.5	3.8	6.8
Ca^{++} (mg/l)	34.8	157.7	84.8	40.7	125.5
Mg^{++} (mg/l)	9.7	38.3	31.5	7.2	36.5
Ca+Mg/Na+N (meq l^{-1})	0.46	0.40	0.61	0.29	0.48
Ca + Mg /Na + K (meq l^{-1})	0.52	4.27	5.59	1.15	1.30
Temperatura del agua (°C)	19.0	20.5	21.5	22.0	25.5

	Río Tapia	Puente en río Vipo	Arroyo Calimayo	Arroyo La Ramadita	Ruta Tafí-Amaicha
pH	8.55	7.48	7.05	6.98	7.55
Sólidos disueltos (mg l^{-1})	263	243	312	46	121
Conductividad a 20°C μS cm^{-1}	256	208	350	30	114
$CO_3^=$ (mg/l)	14.5	0.0	0.0	0.0	0.0
HCO_3^- (mg/l)	139.8	107.9	230.5	20.0	69.9
Cl^- (mg/l)	8.7	19.1	8.7	7.3	10.9
$SO_4^=$ (mg/l)	3.0	7.0	11.0	6.4	3.7
Na^+ (mg/l)	15.3	20.0	37.3	2.6	14.8
K^+ (mg/l)	2.2	3.2	5.3	1.8	2.9
Ca^{++} (mg/l)	39.0	30.5	50.9	4.2	15.2
Mg^{++} (mg/l)	11.4	8.1	15.9	3.6	3.2
Ca+Mg/Na+N (meq l^{-1})	0.48	0.43	0.51	1.43	0.34
Ca + Mg /Na + K (meq l^{-1})	4.00	2.30	2.18	3.40	1.44
Temperatura del agua (°C)	19.5	21.5	-	19.2	18.6

año. En invierno se agregan *Rineloricaria phoxocephala* y *Synbranchus marmoratus*. En verano *Astyanax bimaculatus, Bryconamericus iheringi, Cheirodon interruptus, Cnesterodon decemmaculatus, Eigenmannia virescens, Hoplias malabaricus malabaricus* y *Oligosarcus jenynsi*.

Según las autoras, "el río presenta una serie de canales y zonas de escurrimiento interconectadas, que en algunos sectores se ensanchan y contienen el camalotal. En estos la corriente disminuye bruscamente la velocidad y el tenor de oxígeno es muy bajo. Aquí el ambiente ofrece un abrigo muy particular a especies como *Eigenmannia virescens* y *Cnesterodon decemmaculatus*. Rodeando el camalotal, existen lugares profundos con agua libre, donde observamos cardúmenes de distintos caracoideos: *Astyanax, Bryconamericus, Cheirodon, Oligosarcus* y *Hoplias*. En invierno hallamos a *Synbranchus marmoratus* y *Cichlasoma dimerus* en las paredes barrosas de los canales".

El arroyo India Muerta es de la cuenca del Salí, pero debido a afloramientos de manantiales salinos de la formación del mismo nombre, la concentración salina del agua es muy elevada (Villagra *et. al.*, 1993; I 3). Butí (1998) cita de este arroyo sólo tres especies, *Trichomycterus corduvense, Astyanax eigenmanniorum* y *Jenynsia lineata*. De los dos primeros sólo se capturó un ejemplar de cada uno, por lo que los considera ocasionales, en tanto la madrecita era abundante (> 1000 ejem-

Tabla 38.2. Peces de Tucumán. Se indican los ambientes en que las especies son más comunes: A= ríos y arroyos de fuerte corriente; B= ríos y arroyos de poca corriente; C= lagunas y embalses; D= esteros. * Especies introducidas. Según Miquelarena *et al.* (1990) y Fernández (1994), con modificaciones.

Especies	A	B	C	D
Heptapterus mustelinus	+			
Rineloricaria catamarcensis	+			
Rineloricaria phoxocephala	+			
Loricaria simillima	+	+		
Loricaria tucumanensis	+	+		
Trichomycterus alterum	+	+		
Trichomycterus corduvense	+	+		
Trichomycterus spegazzinii	+	+		
*Gambusia affinis**	+	+	+	
Jenynsia alternimaculata	+	+	+	
Jenynsia cf. *multidentata*	+	+	+	
Acrobrycon tarijae		+		
Cyphocharax spilotus		+		
Odontostilbe microcephala		+		
Pimelodus albicans		+		
Pimelodella gracilis		+		
Pimelodella laticeps		+		
Otocinclus vittatus		+		
Paraloricaria vetula		+		
Parauchenipterus striatulus		+		
Hemisorubim platyrhynchus		+		
Astyanax abramis		+	+	
Astyanax b. paraguayensis		+	+	
Astyanax eigenmanniorum		+	+	
Astyanax f. fasciatus		+	+	
Bryconamericus iheringi		+	+	
Cheirodon interruptus		+	+	
Schizodon f. fasciatum		+	+	
Serrasalmus spilopleura		+	+	
Jobertina rachowi		+	+	
Characidium cf. fasciatum		+	+	
Leporinus obtusidens		+	+	
Leporinus pellegrini		+	+	
Oligosarcus hepsetus		+	+	
Oligosarcus jenynsi		+	+	
Salminus maxillosus		+	+	
Rhamdia quelen		+	+	
Rhamdia cf. *quelen*		+	+	
Hypostomus commersoni		+	+	
Hypostomus cordovae		+	+	
Hypostomus cf. robini		+	+	
*Odonthestes bonariensis**		+	+	
Bujurquina vittata		+	+	+
Prochilodus lineatus		+	+	+
Cnesterodon decemmaculatus		+	+	+
Hoplias m. malabaricus		+	+	+
Corydoras paleatus		+	+	+
Eigenmannia virescens		+	+	+
Synbranchus marmoratus		+	+	+
Cichlasoma dimerus		+	+	+
Hoplosternum littorale		+		+
*Salmo gairdneri**	+		+	
Percichthys sp.*	+		+	

plares). Butí (1998) considera que la elevada salinidad del arroyo, mucho mayor que la del resto de los cuerpos de agua de la cuenca, explica la pobreza de peces, confirma la eurihalinidad de *Jenynsia lineata,* y sugiere que las otras dos están muy al borde de su tolerancia al contenido de sales disueltas en general y a los iones Na^+ y K^+ en particular.

También es de la cuenca del Salí el arroyo La Ramadita, cerca de Tafí del Valle, de donde López *et al.* (1984b) citaron la mojarra *Astyanax fasciatus*, que tiene una amplia distribución en la cuenca Paranoplatense. El arroyo tenía un tenor de oxígeno disuelto de 7,6 mg l^{-1}, pH 7,8, conductividad muy baja (5 mho cm^{-1}) y turbidez de 1 ppm.

En un arroyo que cruza el camino entre Tafí del Valle y Amaicha del Valle, a 2000 m s.n.m., los mismos autores hallaron *Trichomycterus corduvense*, una especie común en corrientes serranas de Córdoba, San Luis y Catamarca (Ringuelet *et al.*, 1967a; Menni *et al,* 1984). El arroyo tenía un tenor de oxígeno disuelto de 7,9 mg l^{-1}, pH 8,2, conductividad de 70 mho cm^{-1} y turbidez de 5 ppm.

La opinión de Ringuelet (1975), de que "... todo el elenco íctico de los ríos de Tucumán está compuesto por las mismas especies que se podrían hallar en cualquier parte de la Pampasia subtropical" ha cambiado un poco con el aumento de información. Varios loricáridos, cíclidos y *Acrobrycon tarija*, que viven en Tucumán, no se encuentran en la Pampasia. En muchas áreas del Noroeste, varias especies tienen distribuciones relativamente restringidas, y algunas no llegan realmente a la Pampasia. *Rineloricaria catamarcensis* abarca de Bolivia al Río Tercero, y *R. phoxocephala*, en la Argentina, la cuenca del Salí y el distrito Misionero. Hay *Loricaria tucumanensis* en Tucumán y en Jujuy. La distribución de especies de la cuenca del Salí puede verse en I 2.

PARTE VI

Los peces de la Argentina central

- Alveo abandonado es la depresión del terreno que anteriormente servía de lecho de un río.
- Salete rió: ¿Los ríos cambian de lugar?

Ruben Fonseca, *Agosto*

En el área del centro de la Argentina correspondiente a la provincia de Santiago del Estero, se encuentran los ríos Dulce y Salado. El río Dulce es parte del sistema Salí - Dulce, una cuenca endorreica que termina en la laguna Mar Chiquita en el Norte de Córdoba (Figuras 39.1, 42.1). La cuenca del Salado drena al Paraná frente a la ciudad de Santa Fe. A diferencia de la zona mesopotámica, la relación entre la magnitud de las cuencas y el área a su alrededor, está sesgada a favor de la parte terrestre, que tiene un clima muy cálido y seco. El paisaje resulta dividido en dos. Por una parte están las áreas húmedas, adyacentes a los ríos y bañados y sus tributarios locales de pequeño caudal. Los ríos pueden tener un volumen considerable, pero sujeto a fuertes cambios estacionales. Por otra, las áreas alejadas de cursos y cuerpos de agua son cálidas y secas, con vegetación xerófila.

Como ocurre también con el Pilcomayo y el Bermejo, gran parte del agua del Dulce y el Salado procede de lluvias que caen en sus tramos superiores. El caudal es variable y resulta en inundaciones y estiajes que influyen en el modelado del paisaje. Al entrar a la llanura chaqueña, los ríos pierden velocidad y forman numerosos meandros, ramificaciones y conexiones. Los valles se aplanan y se forman amplias superficies de evaporación, como los bañados de Añatuya y de Figueroa en el río Salado, y los que forma el Dulce con sus frecuentes cambios de cauce (Neiff, 1981a).

39. CUENCAS DE LOS RÍOS SALADO Y DULCE EN SANTIAGO DEL ESTERO

El sistema Salí - Dulce (Fig. 39.1) presenta dos secciones diferentes. La primera incluye la parte de la cuenca que se encuentra en la provincia de Tucumán (V 38), con tributarios provenientes de las Sierras Calchaquíes y del Aconquija. La segunda es la que corresponde a Santiago del Estero, donde el río Dulce no recibe tributarios importantes. Actualmente esta sección comienza en el lago de embalse de Río Hondo (342 x 10^6 m^2), uno de los mayores de la Argentina. Desde aquí el río corre entre barrancas de 30 a 40 m de alto, definiendo un pequeño valle de 100 a 1500 metros de ancho que sigue una dirección SE (Mazza, 1961).

Química del agua

Se dispone de unos pocos datos sobre la química del agua asociada a la presencia de peces en ambientes relacionados con los ríos Salado y Dulce, que muestran alguna diferencia en la composición iónica entre los dos (Tabla 39.1).

Los valores de pH, sólidos totales disueltos y conductividad, son considerablemente mayores que los de los ríos Paraná y Paraguay (Golterman, 1975; Bonetto & Lancelle, 1981). Los contenidos globales de aniones y cationes son también mayores que las medias sudamericanas. Hay más Mg^{++} que en las lagunas pampásicas (IV 22), el contenido de bicarbonatos es bajo y los de Na^{+} y $SO_4^{=}$ altos.

El residuo sólido es elevado. La salinidad en el Dulce está hacia el límite superior del intervalo hipohalino de la clasificación de Ringuelet *et. al.* (1967b). Las tres localidades relacionadas con el Salado corresponden al intervalo oligohalino, y son los ambientes más salados de la Argentina en que se han hallado peces.

Aunque el sector del Salado correspondiente a Santiago del Estero carece de carbonatos, en lo que difiere del curso inferior (Maglianesi & Depetris, 1970), los datos muestran que estas dos secciones son bastante similares, indicando que la influencia de las características de la cuenca es mayor que la de los tributarios del curso inferior.

Ictiofauna

El área correspondiente a los ríos Dulce y Salado, que se superpone en gran parte con la provincia de Santiago del Estero, pertenece a la provincia zoogeográfica Paranoplatense del dominio Paranense (Ringuelet, 1961, 1975).

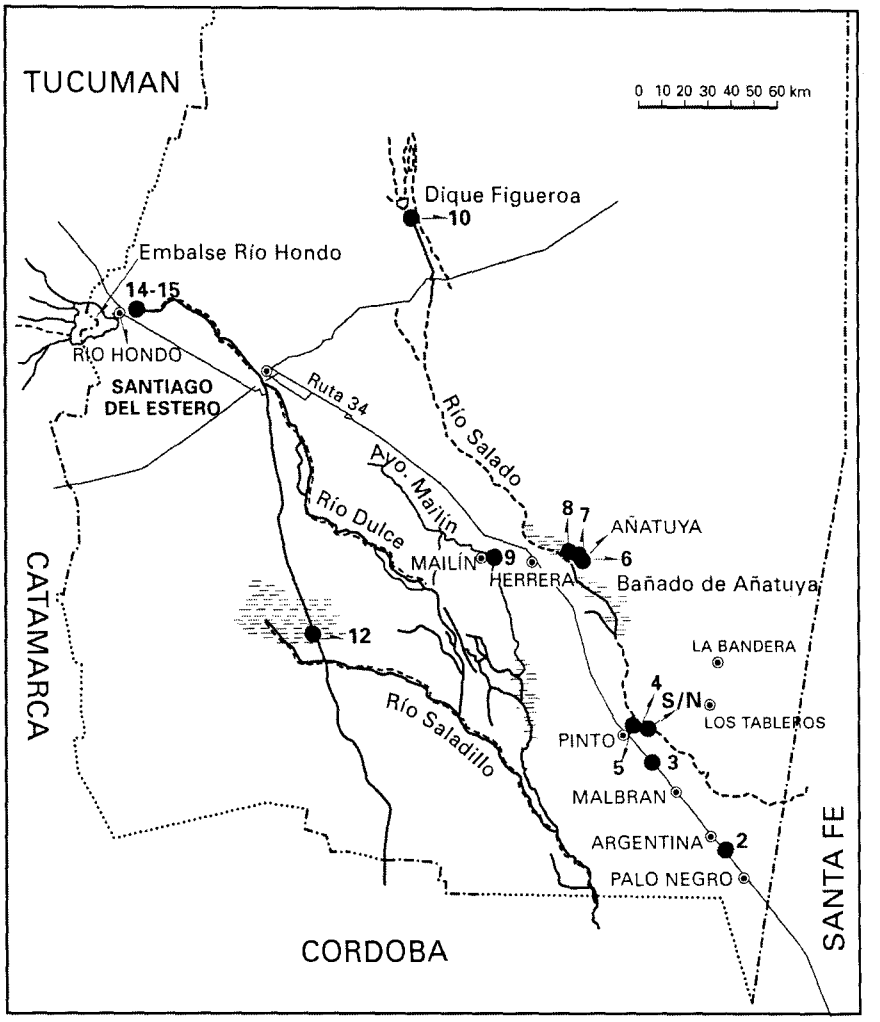


Fig. 39.1. Lugares de muestreo en los ríos Salado y Dulce en Santiago del Estero. Modificado de Casciotta *et al.* (1989).

Álvarez (1919), en un libro dedicado a la flora y fauna de la provincia, listó ocho especies de peces, sin indicar localidades definidas. Incluía *Prochilodus platensis (=P. lineatus), Leporinus obtusidens, Luciopimelodus pati, «Loricaria plecostomus»* (probablemente *Hypostomus commersoni), Salminus brevidens* (que corresponde *a S. brasiliensis), Roeboides bonariensis, Heptapterus mustelinus* y *«Anguilla vulgaris»* (probablemente *Synbranchus marmoratus*).

Peces del río Dulce

Doce especies, incluyendo algunas de las mencionadas por Alvarez, son citadas por Mastrarrigo (1947b) para el río Dulce entre Río Hondo y Santiago del Estero:

Prochilodus lineatus
Leporinus obtusidens
Astyanax rubropinnis
Hoplias malabaricus
Salminus brasiliensis
Pimelodus albicans
Synbranchus marmoratus
Trachelyopterus albicrux
Callichthys callichthys
Loricariichthys anus
Paraloricaria vetula
Cichlasoma facetum

y especies indeterminadas de *Astyanax* y *Tetragonopterus*. Para algunas provee tallas, peso y número de oocitos.

Tabla 39.1. Química del agua de los ríos Salado (1-3) y Dulce (4). Iones y STD (sólidos totales disueltos) en mg l^{-1}. Razones entre los iones en meq l^{-1}. Según Casciotta *et al.* (1989).

Localidad	1	2	3	4
PH	7,59	7,83	8,31	7,95
STD	2077,30	2019,60	1244,30	486,00
$CO3^{=}$	-	-	12,30	-
$CO_3H_2^-$	214,90	499,70	204,90	184,90
Cl^-	846,20	432,20	261,50	54,50
$SO_4^{=}$	622,70	835,40	311,30	87,20
Ca^{++}	142,30	164,30	76,20	39,00
Mg^{++}	48,00	60,50	21,90	11,00
Na^+	800,00	693,00	333,30	100,00
K^+	19,00	27,50	23,00	9,50
Mg/Ca	0,55	0,60	0,47	0,46
Ca+Mg/Na+K	0,31	0,43	0,41	0,62
Conductividad $\mu S\ cm^{-1}$	3419	2944	1709	532

Ringuelet *et. al.* (1967a) citan para el río Dulce tres de las especies ya conocidas (sábalo, boga y tararira), y para el dique Los Quiroga, sobre el mismo río, *Astyanax bimaculatus, Pimelodus maculatus, Hoplosternum littorale* y *Pygocentrus nattereri*, a las que se agrega *Hypostomus robini* (que debe ser otra especie) (Ringuelet, 1975).

Casciotta *et. al.* (1989) agregan *Astyanax eigenmanniorum, A. fasciatus, Trachelyopterus striatulus, Cnesterodon decemmaculatus, Jenynsia* cf. *lineata* y *Cichlasoma dimerus.* Con *Otocinclus vittatus*, citada por Haro & Bistoni (1994), se conocen 28 especies del río Dulce.

El río Dulce es más pobre que el Salí en número de especies. El valor de similitud aplicando el índice de Long [III 15] es 44,8% y parece muy bajo para secciones del mismo río. Según Casciotta *et. al.* (1990), muchas de las especies del Salí han sido colectadas en arroyos tributarios, presuntamente estables y no muy alterados por acción humana, que constituyen ambientes relacionados con el río pero con características diferentes. En la cuenca del Dulce, los muestreos se han hecho en ambientes artificiales o alterados, debido a la falta de tributarios (Mazza, 1961) o en ambientes marginales del río. La hipótesis de Casciotta *et. al.* (1989), implica que la diferencia de riqueza refleja la cantidad y estado de los hábitats disponibles para los organismos en cada sección.

Peces del embalse de Río Hondo

En 1999, Butí y Cancino trataron este ambiente, en un trabajo que se resume en esta sección. El embalse de Río Hondo está situado a 27°27´S, 64°52´O, entre las provincias de Tucumán y Santiago del Estero. Está a una altura de 270 m s.n.m, tiene una profundidad máxima de 25 m, un espejo de agua de 42.000 ha y una capacidad de entre 360 y 1570 Hm^3, que depende de las lluvias de la cuenca de aporte. Las lluvias no son estacionales ni muy abundantes (360 a 740 mm anuales). La temperatura mínima del aire en invierno es de –5°C y la máxima de verano 44ºC. Como es normal, la del agua tiene un rango menor, entre 12 y 29°C.

Los tributarios más importantes del embalse son los ríos Salí, Gastina, Medina, Matazambi y Marapa, que proveen un caudal de 99 $m^3\ s^{-1}$. El dique vuelca en la sección del curso denominada río Dulce.

La ictiofauna del embalse está compuesta en total por 20 especies, incluyendo *Astyanax abramis, A. bimaculatus, A. fasciatus, Odontostilbe microcephalus, Cyphocharax spilotus, Eigenmannia virescens, Hoplias malabaricus, Hoplosternum littorale, Hypostomus cordovae, H. commersoni, Leporinus obtusidens, Oligosarcus jenynsii, Parauchenipterus striatulus, Pimelodus albicans, Prochilodus lineatus, Salminus brasiliensis* y *Serrasalmus spilopleura*, más el pejerrey, el surubí *Pseudoplatystoma coruscans* y el pacú *Piaractus brachypomum,* introducidos. Compárese con la Tabla 22.1 hasta que punto esta fauna difiere de la de las lagunas pampásicas.

Butí & Cancino (1999) proveen algunos datos sobre la distribución espacial de los peces. Así, se encuentran en la mayor parte del lago las tres especies de mojarras (*Astyanax*), el dientudo *Oligosarcus jenynsi*, la boga *Leporinus obtusidens*,

Tabla 39.2. Peces del río Salado de Santiago del Estero. Con * las especies que no se han hallado en el río Dulce. Según Casciotta *et al.* (1989).

Cheirodon interruptus *
Astyanax eigenmanniorum *
Astyanax fasciatus
Astyanax bimaculatus
Charax stenopterus *
Oligosarcus jenynsi *
Prochilodus lineatus
Leporinus obtusidens
Hoplias malabaricus
Serrasalmus spilopleura *
Hoplosternum littorale
Cnesterodon decemmaculatus
Jenynsia cf. *multidentata*
Synbranchus marmoratus
Cichlasoma dimerus

y el sábalo. La convivencia entre el dientudo y las mojarras parece confirmar su conocida relación predador – presa. Dorados, pejerreyes y cardúmenes muy numerosos de *Astyanax fasciatus*, sólo se capturaron en la llamada zona de integración del embalse, es decir a lo largo de la represa.

En la desembocadura del río Salí se encontraron doce especies en total, pero nunca más de seis por muestreo. Adultos de dorado, así como la vieja *Hypostomus cordovae* y el cascarudo *Hoplosternum littorale*, sólo se encontraron en este sitio.

Las siete especies que aparecen en la desembocadura del río Gastona son las mismas del resto del embalse. La del río Medina es la zona de mayor riqueza específica, con once especies. Sólo en esa parte del embalse viven *Trachelyopterus striatulus* y *Serrasalmus spilopleura*. La boga *Leporinus obtusidens* y el sábalo sólo se encontraron en la boca del río Marapa.

Los datos precedentes coinciden con lo señalado por Granado Lorencio (2000), que en los embalses "... la distribución espacial se realiza fundamentalmente en las orillas y zona litoral, situándose la mayor riqueza de especies en la intersección embalse – río (tributarios)".

Butí & Cancino (1999) sugieren varias medidas de conservación, incluyendo la protección de las especies de interés deportivo durante la época de reproducción, que va de octubre a diciembre; veda de la pesca del sábalo y la boga en la boca del río Marapa en primavera, y veda todo el año en la zona de integración. Sostienen también, que debería proveerse un canal de fuga para el sábalo, el dorado y el bagre blanco, que son migradores.

Peces del río Salado

A diferencia del río Dulce, para el que había algunos datos previos, la ictiofauna del Salado recién fue conocida cuando Casciotta *et. al.* (1989) proveyeron una lista de especies capturadas en ambientes lóticos y lénticos relacionados con este río, incluyendo los bañados de Añatuya y Figueroa (Tabla 39.2). A estas especies puede agregarse el pejerrey bonaerense, introducido por el hombre, también capturado en el río Dulce.

40. EL RÍO DULCE EN CÓRDOBA

La sección final del Río Dulce recorre unos 100 km por la provincia de Córdoba hasta desembocar en la laguna Mar Chiquita (Fig. 42.1). La información aquí reseñada es de Bistoni *et. al.* (1992). La región atravesada por el río es de baja pendiente, con alternancia de pastizales y vegetación halófila, y abunda en bañados y lagunas temporarias y permanentes, originadas y alimentadas por inundaciones periódicas. La ictiofauna comprende 31 especies (Tabla 40.1) con lo que tiene mayor riqueza faunística que los ríos Primero (Suquía) y Segundo (Xanaes), que también desembocan en la laguna. Es el río con mayor riqueza de especies de la provincia, y la presencia de algunas parece estar relacionada con el caudal, que depende del manejo del dique de Río Hondo (Bistoni *et al*, 1992).

La mayor parte de los peces es de aguas quietas y vegetadas, en las que los pequeños animalívoros son dominantes. Sin embargo no se observaron diferencias marcadas en la composición específica entre ambientes lóticos y lénticos. Los valores de diversidad (Shannon y Weaver) son muy bajos, 0,92 para aguas rápidas y 0,84 para lentas. En las aguas lentas, esto se debe en parte a la dominancia de especies de *Astyanax*.

Los peces son menos abundantes en los ambientes lóticos, excepto juveniles menores de 30 mm de longitud standard de la vieja *Hypostomus commersoni*, que prefieren las riberas vegetadas del cauce principal y canales de corriente rápida. Los adultos, en menor número, habitan bañados.

El número de especies se mantiene casi constante durante todo el año. En cambio, basándose sobre 15.194 ejemplares, se observaron diferencias estadísticamente significativas en la abundancia en número de individuos, con picos máximos en primavera e invierno, y menores en otoño y especialmente en verano. Estas fluctuaciones dependen de las variaciones en la abundancia de 5 especies que representan 82% de los ejemplares capturados. *Astyanax bimaculatus* [que es la primera especie en abundancia en Aguas Calien-

Tabla 40.1. Peces del río Dulce en Córdoba. Según Bistoni *et al.* (1992) y Haro & Bistoni (1994).

Oligosarcus jenynsi
Salminus maxillosus
Aphyocharax erythrurus
Astyanax eigenmanniorum
Astyanax fasciatus
Astyanax bimaculatus
Bryconamericus iheringi
Cheirodon interruptus
Odontostilbe microcephala
Serrassalmus spilopleura
Hoplias malabaricus
Leporinus obtusidens
Prochilodus lineatus
Characidium cf. *fasciatus*
Eigenmannia virescens
Cyprinus carpio
Trachelyopterus striatulus
Pimelodella gracilis
Pimelodella laticeps
Pimelodus albicans
Rhamdia cf. *quelen*
Corydoras paleatus
Hoplosternum littorale
Loricarichthys maculatus
Hypostomus commersoni
Otocinclus vittatus
Jenynsia cf. *multidentata*
Cnesterodon decemmaculatus
Odontesthes bonariensis
Synbranchus marmoratus
Cichlasoma facetum

tes, Jujuy, y la segunda en el Oeste de Formosa] y *Odontostilbe microcephala*, presentan picos poblacionales en invierno. *Astyanax fasciatus* es más numerosa en primavera y otoño. *Pimelodus albicans* y *Prochilodus lineatus* son más numerosos en primavera. El aumento del número de sábalos comienza en invierno.

La ictiofauna del Río Dulce incluye dos especies introducidas, *Cyprinus carpio* y *Odontesthes bonariensis*, aparentemente procedentes de siembras realizadas aguas arriba, aunque el pejerrey podría provenir de Mar Chiquita (Haro, com. pers.).

La laguna de Mar Chiquita

La laguna Mar Chiquita es uno de los mayores lagos salinos del mundo, con una variación en superficie entre 2000 y 6000 km^2. Tanto las fluctuaciones del nivel de agua, como las variaciones de salinidad (25 a 360 g l^{-1}), parecen influir sobre la biota. Sus efectos son más notables en la variación de los organismos dominantes en cada momento de la fluctuación, más que en la diversidad general o la complejidad de las redes tróficas (Reati *et. al.*, 1997).

Reati *et. al.* (1997) reúnen información propia y de varias fuentes sobre la presencia en la laguna del pejerrey bonaerense *Odontesthes bonariensis* y de la madrecita *Jenynsia* cf. *multidentata*. Algunos de los valores que mencionan parecen excesivos. Se cita la madrecita para un rango de salinidad de 24,8 a <186,0 g l^{-1} y para el pejerrey uno de 24,8 a <87,9 g l^{-1}, pero con 40,19 g l^{-1} el pejerrey tiene un 100% de mortalidad (Gómez & Ferriz, 2001). Según Reati *et. al.* (1997), "The invasion of the lake by the Argentine silverside (local name: pejerrey) occurred just after the decrease in salinity. The species was introduced in the reservoirs of San Roque, Los Molinos and Río Hondo. Subsequently, young individuals probably colonized the Primero, Segundo and Dulce rivers ... Until recently, those which reached the Laguna Mar Chiquita died when entering in contact with the saline water of the lake. However, under more recent mesohaline conditions, salt concentrations has not been an obstacle to the colonization of the lake by the silverside. It is estimated that the species will disappear from Mar Chiquita in a few years, if the increase trend of water salinity continues, probably before a value of 60 g l^{-1} is reached". Hacia 1978, el pejerrey se pescaba comercialmente.

41. CUENCAS INTERIORES DEL OESTE DE CÓRDOBA

> ... any kind of map of the species range is not only an abstraction, it is a scale dependent abstraction.
>
> James H. Brown y Mark V. Lomolino, *Biogeography.*

> The map is not the territory.
>
> Robert de Niro en *Ronin.*

En el centro de la Argentina, en el Oeste de la provincia de Córdoba, hay una serie de cuencas endorreicas en las que los ríos se extinguen, en general, en áreas desérticas o de bañados. Una región árida y sin cursos o cuerpos de agua, separa estas cuencas de los ríos que, en las provincias situadas más al Oeste (VII), corren en dirección Sur o ligeramente SE (Fig. 41.1).

Esta zona es parte de la línea de ambientes peripampásicos que constituyen el límite occidental de la provincia Paranoplatense, y contacta al Oeste con la provincia Sub Andino - cuyana. Si se toma en cuenta el progresivo empobrecimiento

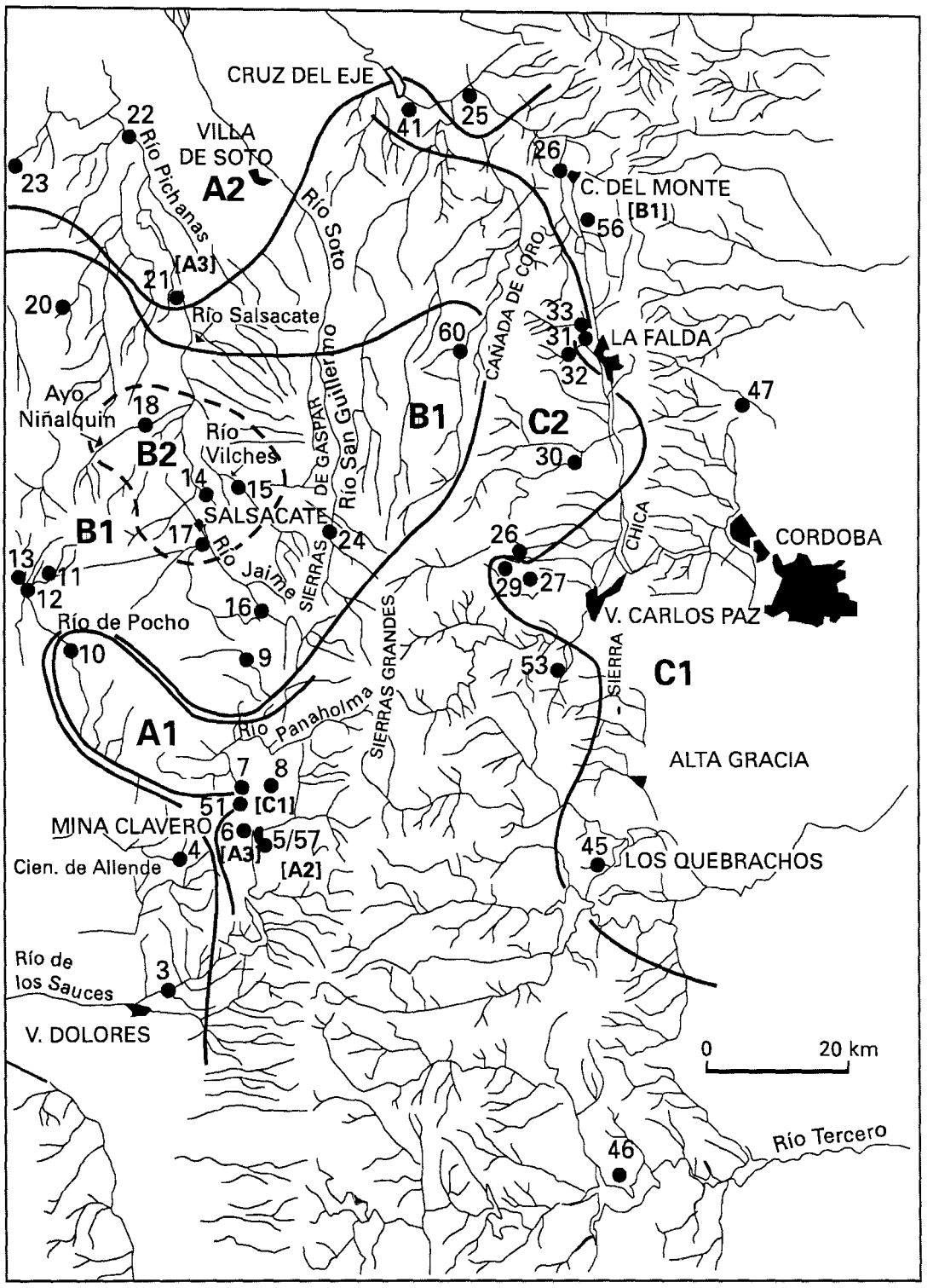


Fig. 41.1. Localidades muestreadas en la zona de sierras del Oeste de Córdoba. Se indican los grupos de localidades (A1, B2, C1 etc.) resultantes de un análisis de clusters (Jaccard) de especies por localidades (Fig. 41.2). Según Menni & López Armengol (MS). Detalle de las localidades en Menni *et al.* (1984) y en la Tabla 41.3.

de la fauna paranense, que en un sentido Este-Oeste se observa en esta latitud, se concordará con Ringuelet (1975) en que en esta área aparecen los últimos representantes de la fauna templada (paranense), que en algunos casos conviven con especies de tipo andino. Aquí los ríos y arroyos tienen características limnológicas "serranas", es decir, son normalmente, aunque no siempre, de lecho pedregoso, corriente rápida, temperatura baja, muy transparentes, y en general con enormes fluctuaciones estacionales de caudal.

Consideraremos a continuación características limnológicas y faunísticas de ambientes de 20 cuencas de la zona serrana del Oeste de Córdoba (Menni *et. al.*, 1984). Los sitios investigados fueron cursos lóticos del tipo arroyo, con suelos rocosos o arenosos, de cauce relativamente poco profundo (0,5 m o menos), algunas veces con pozas de hasta 1,5 m (Ringuelet, 1962). En ríos mayores, como el Panaholma, Los Sauces y Salsacate, se muestreó en la orilla, en lugares de menor corriente y con vegetación.

Química del agua en ambientes serranos de Córdoba occidental

Usando los criterios aplicados por Ringuelet *et. al.* (1967b) a las lagunas pampásicas (véase también Bonetto & Lancelle, 1981), y tomando en cuenta los tres iones más abundantes, los tipos de agua y ambientes del Oeste de Córdoba pueden agruparse como en la Tabla 41.1 (Menni *et. al.*, 1984).

Las características químicas globales del agua en la zona serrana del Oeste de Córdoba (sin tomar en cuenta la laguna de Pocho para los rangos generales) son:

- Gran parte de los cursos considerados tiene un elevado tenor de HCO_3^- y Na^+ o Ca^{++}. Dos de los ambientes tienen elevado tenor de $SO_4^=$ En los dos casos de aguas sulfatadas hay una relación hidrológica directa entre los ambientes. Se trata de la laguna de Pocho (residuo sólido 11,822 g l^{-1}) y el río Salsacate (residuo sólido 0,459 g l^{-1}). La laguna es sulfatada, clorurada, sódica, hemiabicarbonatada, carbonatada, hipomagnésica, hipopotásica e hipocálcica. En el río el tenor de sulfato es menor, pero aún elevado.
- La relación Mg/Ca oscila entre 0,00 y 2,1228. En la laguna es mucho más alta.
- La relación Mg+Ca/Na+K es elevada y fluctúa entre 0,2585 y 2,790; es decir que en términos generales las cantidades de Ca^{++} y Mg^{++} son muy altas, comparadas por ejemplo con las lagunas pampásicas (de 0,01 a 0,18) (Ringuelet *et. al.*, 1967b) y con el Paraná superior (Golterman, 1975).
- El valor de Mg^{++} es elevadísimo en relación con las medias mundiales.
- El total de aniones en meq l^{-1} es en promedio (N= 30 localidades) prácticamente el doble que el del río Paraná, y semejante al del Paraguay. Es algo menor que el doble del promedio para los ríos de América del Sur. El total de cationes es casi el triple que el del Paraná, algo mayor que el del Paraguay, y algo más del doble del promedio sudamericano (Golterman, 1975).
- El promedio de aniones es de 1,22 meq l^{-1} y el de cationes 1,51 meq l^{-1}.
- Los valores de residuo sólido indican que el agua de la mayor parte de los ambientes estudiados corresponde a la categoría hipohalina de Ringuelet *et. al.* (1967b), con unos pocos oligohalinos y uno mesohalino.

En la laguna de Pocho, donde el agua era diferente de la del resto (mesohalina; sulfatada, clorurada - sódica), no se hallaron peces. Algunas relaciones entre el tipo de composición química dominante en el agua de una cuenca y diversos aspectos de la ictiofauna pueden verse más abajo y en I 3.

Peces de Córdoba occidental

Esta sección de la provincia de Córdoba, con elevaciones y de clima serrano, está dominada fisiográficamente por las Sierras Grandes, que se extienden en una curva de dirección predominante Norte - Sur. Era considerada por Ringuelet, que promovió su investigación, una parte de lo que él consideraba un ecotono subtropical – subandino.

Según los peces que las habitan, pueden distinguirse dos secciones diferentes; una franja que se extiende al Oeste de las Sierras Grandes, con 9 especies, y otra al Este con 23 especies (Tabla 41.2).

La especie más común en el área es *Trichomycterus corduvense*. De 54 localidades en las que se hicieron muestreos en esta área, se la halló en 29, y por lo menos en el arroyo La Higuera, su ausencia parece deberse a alteraciones del ambiente por influencia del pueblo cercano. Ya comentamos al tratar los tipos biológicos el gregarismo de esta y otras especies de tricomictéridos. En primavera se encontraron hembras maduras de 102,3 a 112 mm, y machos maduros de 65,1 a 97,6 mm.

Al Oeste de las Sierras Grandes *Trichomycterus corduvense* fue hallada en 75% de las localidades muestreadas, *Astyanax eigenmanniorum* en 25%, *Bryconamericus iheringi* en 18%, *Jenynsia* cf. *multidentata* en 49%, y *Cheirodon interruptus*, *Cichlasoma facetum* y *Cnesterodon decemmaculatus* en 3,8% cada una. La presencia de *A. eigenmanniorum* fue confirmada en el Río de Pocho, que es una de sus localidades más occidentales,

Tabla 41.1. Tipos de agua y ambientes en el Oeste de Córdoba, al Oeste y al Este de las Sierras Grandes. Según Menni *et al.* (1984).

I. Bicarbonatadas - cálcicas, sódicas,
magnésica
Ayo. Puente metálico: oligocarbonatada, hiposulfatada, hipoclorurada, hipopotásica.
Ayo. Piedras Rosadas: oligocarbonatada, hipoclorurada, hiposulfatada, hipopotásica.
Río Characato: oligosulfatada, hipopotásica.

hemiamagnésica
Río Jaime: oligocarbonatada, hipoclorurada, hiposulfatada, hipopotásica.
Ayo. Las Aguilas: hipocarbonatada, hipoclorurada, hipopotásica, hiposulfatada.

hemimagnésica
Ayo. Villa Madre Rosaura: hiposulfatada, hipoclorurada, hipopotásica.

hemisulfatada
Pampa de Achala: oligomagnésica, hipopotásica

II. Bicarbonatada-cálcica, clorurada- sódica
Sistema Rio Negro-Yuspe: hemiamagnésica, oligosulfatada, hipopotásica.
Ayo. San Marcos: hemiasulfatada, hemiamagnésica, hipopotásica.

III. Bicarbonatadas-cálcica, hemiasódica
hemimagnésica
Ayo. Ambul: hipoclorurada, hiposulfatada, hipopotásica

hemiamagnésica
Ayo. Chavez: hiposulfatada, hipoclorurada, hipopotásica
Ayo. Las Vacas: hipoclorurada, hipopotásica, hiposulfatada

IV. Bicarbonatada-sódica,cálcica,
magnésica
Río Vilches: hipoclorurada, hipopotásica, hiposulfatada

hemiamagnésica
Río de Pocho: oligosulfatada, hipoclorurada, hipopotásica

hemimagnésica
Ayo. camping Villa Giardino: oligocarbonatada, oligosulfatada, oligoclorurada,
hipopotásica
Ayo. Ciénagas de Allende: oligosulfatada, hipoclorurada, hipopotásica
Piedra Pintada: oligoclorurada, hiposulfatada, hipopotásica

oligosulfatada
El Durazno: oligoclorurada, hipopotásica
Toro Muerto: oligomagnésica, oligopotásica, hipoclorurada

V. Bicarbonatada-sódica, hemiacálcica
Río Pichanas: hemiclorurada, hemicarbonatada, hemisulfatada, hemimagnésica, hipopotásica
2do. Ayo. Mallín-Tanti: oligosulfatada, hipoclorurada, hipomagnésica, hipopotásica
Río Dolores: hemimagnésica, oligoclorurada, oligosulfatada, hipopotásica
Ayo. Piedras Grandes: hemimagnésica, oligoclorurada, oligosulfatada, hipopotásica

VI. Bicarbonatada-sódica, hemiamagnésica
El Morro: hemiacálcica, oligosulfatada, hipoclorurada, hipopotásica

VII. Bicarbonatada-sódica, hemiaclorurada
Aguas de Ramón: hemisulfatada, oligocarbonatada, oligomagnésica, oligocálcica, hipopotásica
Panaholma camino a Las Maravillas: hemiacálcica, hemimagnésica, oligosulfatada, hipopotásica

VIII. Bicarbonatada-sódica, hemiasulfatada
Ayo. Niñanquil: hemiclorurada, hemicálcica, oligocarbonatada, oligomagnésica, hipopotásica
Ayo. Cachimayo: hemiaclorurada, oligocálcica, oligomagnésica, hipopotásica

IX. Bicarbonatada-magnésica, sódica
Ciénagas de Coro: hemiacálcica, oligoclorurada, hiposulfatada, hipopotásica

X. Sulfatada, clorurada-sódica
Laguna de Pocho: hemiabicarbonatada, hipocarbonatada, hipomagnésica, hipopotásica, hipocálcica

XI. Sulfatada, bicarbonatada-sódica
Río Salsacate: hemiacarbonatada, hemiclorurada, hemicálcica, hemimagnésica, hipopotásica.

Tabla 41.2. Peces del Oeste de Córdoba al Oeste y al Este de las Sierras Grandes. Según Menni *et al.* (1984).

Especies	Oeste de las Sierras	Este Grandes
Jenynsia pygogramma	+	
Astyanax eigenmanniorum	+	+
Bryconamericus iheringi	+	+
Cheirodon interruptus	+	+
Trichomycterus corduvense	+	+
Trichomycterus tenue	+	+
Cnesterodon decemmaculatus	+	+
Jenynsia cf. *multidentata*	+	+
Cichlasoma facetum	+	+
Bryconamericus eigenmanni		+
Astyanax cordovae		+
Astyanax fasciatus		+
Oligosarcus jenynsi		+
Parodon tortuosus		+
Cyphocarax voga		+
Hoplias malabaricus		+
Rhamdia cf. *quelen*		+
Pimelodella laticeps		+
Rineloricaria catamarcensis		+
Hypostomus cordovae		+
Hypostomus robini		+
Corydoras paleatus		+
Homodiaetus maculatus		+
Synbranchus marmoratus		+

de donde había sido citada informalmente por Birkhead en 1969, según Ringuelet (1975).

Sobre 18 localidades al Este de las Sierras Grandes, *A. eigenmanniorum* fue hallada en 55%, seguida por *B. iheringi* con 38,9% y *J.* cf. *multidentata* con 33.3%. Menos frecuentes fueron *C. decemmaculatus* y *C. facetum* con 16.7%, y *A. fasciatus* y *Cyphocharax voga* con 11% y 5,6% respectivamente.

La aplicación del índice de similitud faunística de Long (III 15) a estas dos áreas del Oeste de Córdoba, a áreas serranas de San Luis y al río Quinto en su sección de planicie (VI 44), muestra que el porcentaje de semejanza faunística se eleva progresivamente para los siguientes pares: áreas serranas de San Luis - Oeste de las Sierras Grandes 39,3%, áreas serranas de San Luis - Este de las Sierras Grandes 46,9%, Río Quinto en la Pampasia - Oeste de las Sierras Grandes 47,6%, Río Quinto en la Pampasia - Este de las Sierras Grandes 59,4% y Oeste de las Sierras Grandes - Este de las Sierras Grandes 71,9%. Esta semejanza de la fauna paranense a ambos lados de las Sierras muestra que su límite occidental a esta latitud está al Oeste de estas alturas, aproximadamente en la longitud de Villa Dolores.

Distribución y ecología de peces de áreas serranas de Córdoba occidental

Hay un acuerdo general (Eigenmann, 1910; Géry, 1969; Ringuelet, 1975; Ringuelet *et. al.*, 1967a; I 1), en que la fauna de peces de la Argentina está compuesta por dos grupos, separados a lo largo de un eje de dirección NO -SE. El grupo SO es un pequeño conjunto de especies de aguas frías, incluido en la provincia zoogeográfica Patagónica. Comprende los Galaxiidae y Aplochitonidae, que definen la zona de salmoniformes austral en América del Sur (Rosen, 1974), los Percichthyidae, los peculiares Diplomystidae y los Trichomycteridae, más unos pocos caraciformes (incluyendo una especie relictual) y ciprinodontoideos marginales. El grupo NE, que es la fauna paranense, está compuesto por un considerable conjunto de caraciformes y siluriformes de varias familias, más ciprinodontoideos, ateriniformes, sinbranquiformes, perciformes y una familia de condríctios (Ringuelet *et. al.*, 1967a; López *et. al.*, 1987; II 5).

En la Argentina central, al Oeste de Córdoba y Norte de San Luis, hay un área de 17.676 km^2 (mencionada en la sección anterior), en la que la fisiografía es definida por las Sierras Grandes, un sistema montañoso que corre de Norte a Sur desde 29° hasta 33°30'S (González Bonorino, 1958), prolongado al Norte por las Cumbres de Gaspar y al Sur por la Sierra de los Comechingones (Fig. 41.1). Las Sierras Grandes se originaron al comienzo del Terciario, pero la mayor actividad tectónica fue al fin del Cenozoico (Gordillo & Lencinas, 1979). Su punto más alto es el Champaquí, un volcán inactivo de 3000 m de altura. Al Este de las Sierra Grandes, el sistema de Sierra Chica, de menor altura, se desarrolla con la misma dirección desde 30°30' hasta 32°30'S, con elevaciones entre 1800 y 1900 m. En ambas sierras las vertientes occidentales tienen mayor pendiente que las orientales. En el Norte de San Luis los puntos más altos están a 1650 y 2150 m.

En esta zona viven unas pocas especies de peces, que muestran el empobrecimiento hacia el Oeste de la ictiofauna paranense (Ringuelet, 1975). Su distribución parece mostrar el efecto del relieve, el aislamiento de las cuencas, y las particularidades de la química del agua. Sin embargo, a pesar de la evidente fragmentación ambiental, hay patrones de distribución que sugieren algunas regularidades, indicando reacciones o tolerancias similares de algunas especies a los factores físicos.

Se dispone de datos de muestreos realizados durante 1978, que junto con algún material de colección, comprenden 54 localidades. Las capturas se hicieron con el agua en un nivel medio, evitándose tanto épocas de seca como torrenciales. Muestras de agua para análisis químico se obtuvieron en 31 localidades, inmediatamente antes de la pesca. Las localidades corresponden a 17 cuencas.

El fenograma de localidades basado en presencia y ausencia de especies (Figuras 41.1 y 41.2, Tabla 41.3) muestra 4 grupos principales (A, B, C y D) y grupos menores (A1, A2, B3...). El grupo A incluye 10 localidades ubicadas al Oeste de la línea definida por las Sierras Grandes y las sierras de Achala, con una, el arroyo San Marcos, al Noreste. El grupo está definido por la presencia en todas las localidades de *Jenynsia* cf. *multidentata*, que es la única especie presente en el subgrupo A3. El grupo A2 comprende localidades habitadas por *J.* cf. *multidentata* y *Trichomycterus corduvense,* más *Cichlasoma facetum* que aparece en una única localidad. El subgrupo A1 también incluye *Astyanax eigenmanniorum* (en todas sus localidades), *Cheirodon interruptus* y *Bryconamericus iheringi.*

El grupo B comprende 21 localidades ubicadas al Oeste de las Sierras Grandes y en el Norte de San Luis. La mayor parte de las localidades de Córdoba está ubicada al Oeste de las del grupo A. El grupo B incluye también dos localidades al este de las Sierras Grandes (San Esteban y río Characato) y una, el río San Guillermo o Chávez, a mayor altura en la sierra. Se distinguen dos subgrupos. El B1 comprende 17 localidades donde la única especie es *T. corduvense*. El subgrupo B2 incluye 4 localidades muy cercanas habitadas por *T. corduvense* y *B. iheringi* (en las cuatro) y *J.* cf. *multidentata* y *A. eigenmanniorum* (una localidad cada una).

El grupo C comprende 18 localidades ubicadas en general al Este de las Sierras Grandes y el arroyo El Morro en San Luis. Este grupo incluye arroyos y otros cuerpos de agua que hay entre el río Dolores y los alrededores del dique San Roque, ubicados al Oeste de la Sierra Chica. Este grupo está definido por la presencia de *A. eigenmanniorum* y la ausencia de *T. corduvense*, e involucra otras especies en diferentes combinaciones.

El grupo D comprende dos localidades relacionadas con los ríos Segundo (arroyo San Agustín) y Tercero (Río Tercero) en Córdoba, y tres localidades en San Luis. Cuatro de ellas están definidas por la presencia de *Trichomycterus tenue*. A esta especie se agrega *A. fasciatus* en el arroyo San Agustín y *Homodiaetus maculatus* en Río Tercero. Las últimas dos especies sólo se encontraron en estas localidades. *Trichomycterus tenue* vive también en una localidad cercana, Potrero de Funes, del grupo B1.

El fenograma de la Figura 41.3 muestra las especies agrupadas según las localidades que habitan. El grupo indicado con I comprende especies que se encuentran tanto al Oeste como al Este de las Sierras Grandes. Las demás, indicadas con II, sólo se encuentran al Este de las Sierras Grandes o en San Luis.

Los subgrupos muestran diversas características de distribución. El primero, *Cheirodon interruptus* + *Cichlasoma facetum*, habita unas pocas localidades en el área, que son las de los grupos A1 y A2 respectivamente. Se trata de especies comunes en las lagunas pampásicas (Ringuelet, 1975; Ringuelet *et. al.*, 1967a; Almirón *et. al.*, 1992).

El segundo subgrupo, *Bryconamericus iheringi* (un colonizador pampásico euritópico) + *Trichomycterus corduvense* (una especie de amplia distribución local), es una combinación típica de las localidades del subgrupo B2. El tercer subgrupo, *Astyanax eigenmanniorum* + *Jenynsia* cf. *multidentata* + *Cnesterodon decemmaculatus*, habita las localidades del subgrupo C1.

Hypostomus cordovae, Loricaria sp. y *Oligosarcus jenynsi*, sólo se encuentran en las localidades del grupo C2, en tanto *Trichomycterus tenue* (con *Astyanax fasciatus* en el arroyo San Agustín) y *Homodiaetus maculatus* se encuentran en el grupo D.

Las características químicas del agua de numerosas localidades en Córdoba y San Luis parecen relacionadas con tres grupos de especies (Fig. 41.4). El grupo Q1 comprende *Cheirodon interruptus* + *Oligosarcus jenynsi* + *Astyanax eigenmanniorum* + *Cnesterodon decemmaculatus*. El grupo Q2 corresponde a la combinación *Bryconamericus iheringi* + *Jenynsia* cf. *multidentata* + *Trichomycterus corduvense*. El grupo Q3 comprende *Hypostomus cordovae* + *Cichlasoma facetum* y *Loricaria* sp. Los valores de bicarbonatos, sulfatos, sodio, potasio, calcio y magnesio del grupo Q3 son considerablemente menores que en los otros dos, que a su vez difieren en su tolerancia a sólidos totales disueltos y sulfatos (más elevados en Q2).

Un análisis de componentes principales mostró grupos congruentes con los obtenidos en el fenograma de correlación. Los 5 caracteres que más contribuyen a cada componente principal fueron: al componente principal I los sólidos totales disueltos, el Mg^{++}, la conductividad, el pH y el Na^{+}, al II la relación Mg+Ca/Na+K, el Ca^{++}, los $CO_3^{=}$, el K^{+} y la temperatura, al III la temperatura, la relación Mg/Ca, el pH, el K^{+} y el Na^{+}. El grupo compuesto por *T. corduvense* + *B. iheringi*

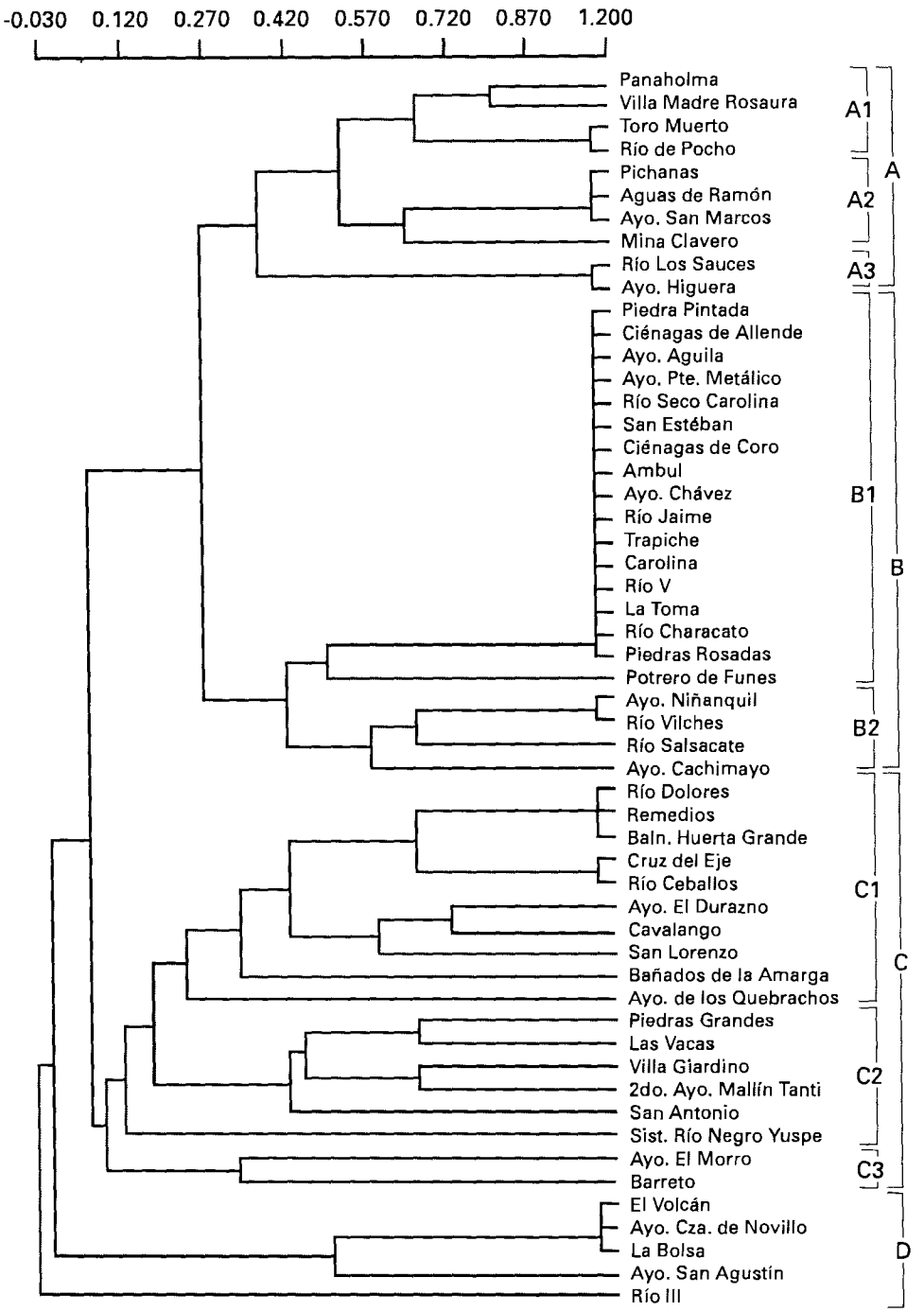


Fig. 41.2. Fenograma (UPGMA) de localidades de Córdoba occidental, basado en un análisis de clusters de una matriz (Jaccard) de especies por localidades. Según Menni & López Armengol (MS).

+ *J.* cf. *multidentata* (Q2) habita aguas con valores elevados de las variables que contribuyen al componente principal I, comparado con el grupo formado por *C. facetum* + *Hypostomus cordovae* + *Loricaria* sp. (Q3)

Los dos grupos habitan aguas con valores similares de las variables que contribuyen al componente II. *O. jenynsi*, *C. interruptus* y *A. eigenmanniorum* (Q1) están dispersos sobre este componente pero hacia valores más altos.

Tabla 41.3. Presencia y ausencia de especies en 54 localidades de Córdoba y San Luis (SL), según un análisis de clusters de especies por localidades (Jaccard, UPGMA). *C.i.: Cheirodon interruptus, B.i.: Bryconamericus iheringi, A.e.: Astyanax eigenmanniorum, H.c.: Hypostomus cordovae, L. sp.: Loricaria sp., J.m.: Jenynsia multidentata, C.f.: Cichlasoma facetum, T.c.: Trichomycterus corduvense, O.j.: Oligosaracus jenynsii, C.p.: Corydoras paleatus, C.d.: Cnesterodon decemmaculatus, T.t.: Trichomycterus tenue, A.f.: Astyanax fasciatus, H.m. Homodiaetus maculatus.* Designaciones de los clusters (A1, B2...) y números de las localidades como en la Fig. 41.1.

Localidades/Especies	*C.i.*	*C.f.*	*B.i..*	*T.c.*	*A.e.*	*J.m.*	*C.d.*	*C.p.*	*H.c.*	*L.sp.*	*O.j.*	*T.t.*	*A.f.*	*H.m.*
7. Panaholma	x		x	x	x	x			A1					
5. Villa Madre Rosaura	x			x	x	x								
8. Toro Muerto				x	x	x								
10. Río de Pochos				x	x	x								
22. Rio Pichanas				x		x			A2					
23. Aguas de Ramón				x		x								
25. Ayo. San Marcos				x		x								
57. Mina Clavero		x		x		x								
6. Río Los Sauces						x			A3					
21. Ayo. La Higuera						x								
3. Piedra Pintada				x					B1					
4. Ciénagas de Allende				x										
11. Ayo. Las Águilas				x										
12. Ayo. Puente Metálico				x										
55. Río Seco (SL)				x										
56. San esteban				x										
20. Ciénagas de Coro				x										
9. Ambul				x										
24. Ayo. Chaves				x										
16. Río Jaime				x										
39. El Trapiche (SL)				x										
40. Carolina (SL)				x										
35. Río Quinto (SL)				x										
34. La Toma (SL)				x										
60. Characato				x										
13. Piedras Rosadas				x										
37. Potrero de Funes (SL)				x								x		
18. Ayo. Niñanquil			x	x					B2					
15. Río Vilches			x	x										
14. Río Salsacate			x	x		x								
17. Ayo. Cachimayo			x	x	x									
26. Río Dolores					x	x	x		C1					
44. Remedios					x	x	x							
31. Huerta Grande					x	x	x							
41. Cruz del Eje					x		x							
47. Río Ceballos					x		x							
29. El Durazno		x	x		x	x								
27. Cavalango		x			x	x								
51. San Lorenzo					x	x								
1. Bañados de la Amarga						x	x	x						
45. Los Quebrachos					x								x	
32. Piedras Grandes			x		x				C2					
46. Las Vacas			x		x						x			
33. Villa Giardino			x						x					
28, Ayo. Mallín Tanti			x		x				x					
53. San Antonio			x											
30. Río Negro Yuspe						x			x	x				
02. El Morro	x								C3					
42. Barreto	x	x			x									
36. El Volcán (SL)									D			x		
52. Cabeza de Novillo (SL)												x		
38. La Bolsa (SL)												x		
43. Ayo. San Agustín												x	x	
46. Río Tercero														x

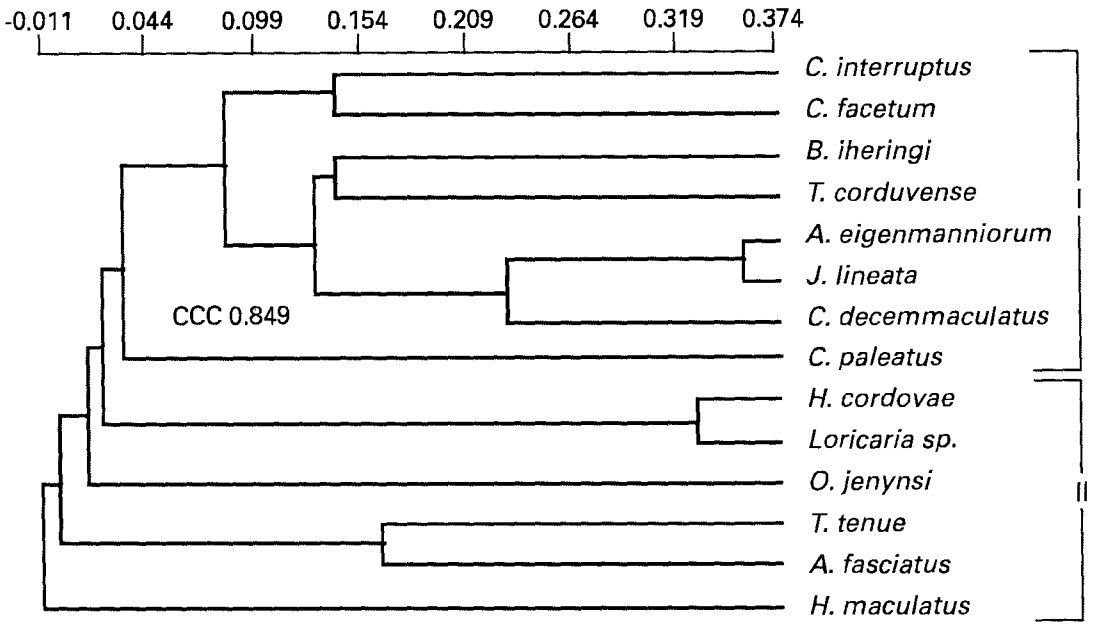


Fig. 41.3. Fenograma (UPGMA) de especies de Córdoba occidental, basado en un análisis de clusters de una matriz (Jaccard) de especies por localidades. Según Menni & López Armengol (MS).

La Fig. 41.1 muestra grupos definidos de localidades basados sobre su composición faunística, en particular las diferencias entre las faunas de peces de las vertientes Oeste y Este de las Sierras Grandes (Menni *et. al.*, 1984). Además, se distinguen dos secciones latitudinales al Oeste de las Sierras Grandes. La sección más occidental (Grupo B1), es la más pobre, e incluye localidades habitadas sólo por una especie (*T. corduvense*), o por dos (*T. corduvense* y *B. iheringi*). Al Norte y al Sur de esta sección, están las localidades del grupo A (A1 y A2), y en forma de enclave el subgrupo B2, en las que hay al menos cuatro especies.

Ringuelet (en Ringuelet *et. al.* 1967a; 1975) señaló que en ambientes ricos de la Pampasia los peces no están separados de acuerdo a las cuencas (I 1), atribuyendo esto a cambios históricos a partir de una distribución más amplia de los peces paranenses en el pasado, y a la dinámica del agua en las grandes crecientes. Casciotta *et. al.* (1989) explican la pobreza relativa del río Dulce, con relación al Salí, por la falta de ambientes adecuados en cantidad y ecología, resultado de la pobreza hidrográfica. Esta diversidad de hábitats acuáticos disponibles para los peces influye en la distribución (Hugueny & Leveque, 1994). Las localidades del grupo A y del subgrupo B2 están cerca del origen de arroyos y ríos en zonas elevadas. Localidades del grupo B1, hacia el Oeste, están en áreas más secas, de tipo desértico con un clima riguroso, como en Pampa de Pocho (una meseta), o el Río de Soto, un río de unos 50 km sin tributarios importantes, que se pierde en grandes zonas arenosas (Fig. 41.1).

Más al Oeste aun, una franja desértica separa las cuencas aquí estudiadas de las correspondientes a la provincia zoogeográfica Andino-cuyana, habitada por una fauna diferente.

Diferentes conjuntos de peces ocupan áreas definidas, pero como indican los diferentes porcentajes de localidades ocupados por cada especie, la ocupación no es homogénea. *Trichomycterus corduvense* ocupa un alto porcentaje de las localidades al Oeste de las Sierras Grandes y en San Luis. Lo opuesto ocurre con *Astyanax eigenmanniorum*. Varias especies sólo se encuentran al Este de las Sierras Grandes, y *Trichomycterus tenue* en San Luis.

Aunque aquí se usa una escala menor, y los pequeños sistemas de arroyos serranos difícilmente pueden compararse con una cuenca en el sentido de las del Bermejo o del San Francisco, los grupos de especies basados en la similitud de requerimientos respecto a la química del agua (Fig. 41.4) muestran una buena correspondencia con los grupos de localidades basados sobre la composición faunística (Tabla 41.3). El grupo Q2 de especies corresponde a localidades de los subgrupos A1, A2 y B2 y el grupo Q3 a las del grupo C. Nótese que los datos químicos no corresponden a localidades particulares, sino a los valores promedio de todas las localidades donde habita cada especie.

A pesar de un complejo mosaico de hábitats y condiciones locales, hay patrones definidos en la

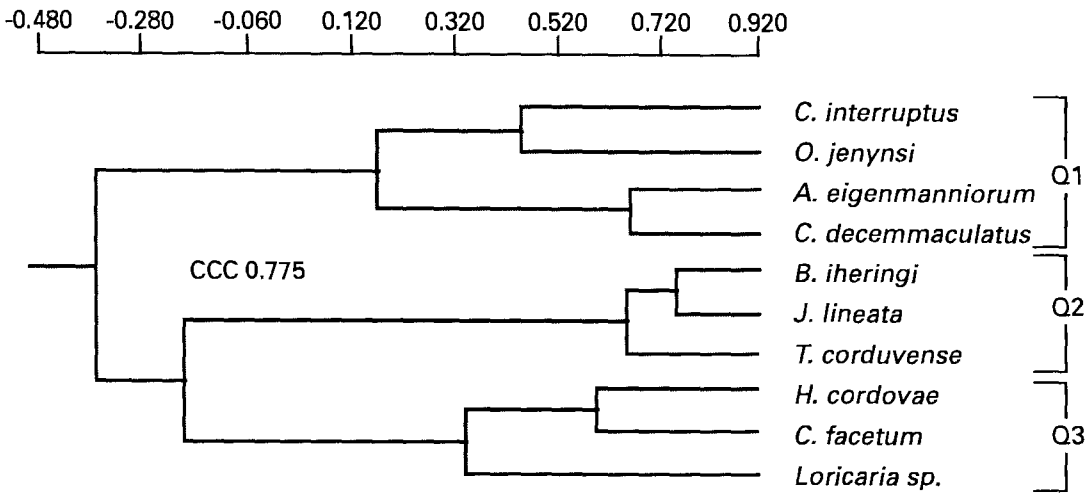


Fig. 41.4. Fenograma (UPGMA) de especies de Córdoba occidental, basado en un análisis de clusters de una matriz de especies por datos de la química del agua. Según Menni & López Armengol (MS).

distribución de las especies, que parecen resultar de diferencias ecológicas entre distintas secciones del área, a las que seguramente se agregan factores históricos que aún no se conocen. Parecería que el surgimiento de las Sierras Grandes no fue un acontecimiento vicariante, sea porque son demasiado recientes, o porque no formaron una barrera realmente eficiente. Áreas disyuntas con localidades cerca de Mina Clavero (A1 y A3) y otras en los alrededores de Villa de Soto (A2 y A3), más dispersas en este caso, tienen composiciones parecidas.

El grupo D (Tabla 41.3), con localidades relacionadas con los ríos Segundo y Tercero de Córdoba, y tres localidades de San Luis, sugiere que la composición de la ictiofauna de San Luis ha sido influída por la situación de las cabeceras del río Quinto, que fluye hacia el Este a través de una llanura al Sur de la Sierra de los Comechingones, a la latitud de La Toma, en San Luis (Fig. 42.1). Estas características del relieve, que permitieron y permiten la comunicación entre diferentes áreas, antes y durante la formación de las Sierras Grandes, parecen haber influido en la distribución de los peces.

Estos patrones ayudan a comprender la distribución y la ecología de especies en particular. Si se consideran la cantidad y posición de las localidades habitadas por *Trichomycterus corduvense*, resulta que este pez, aunque de distribución relativamente amplia, es muy estenoico. Se lo encuentra más al Oeste en Catamarca, también en un clima riguroso (Arratia *et. al.*, 1983) y en el río Salí (Ringuelet, 1975; Miquelarena *et. al.*, 1990), pero no vive ni en Santiago del Estero (Casciotta *et. al.*, 1989) ni en Salta y Jujuy (Arratia *et. al.*, 1983). Su presencia al Este de las Sierras Grandes indica la intrusión de un elemento andino en un *stock* paranense (Ringuelet, 1975). Haro *et. al.* (1986) proveen otros ejemplos de este tipo de penetración, que confirman el carácter ecotonal y dinámico del área estudiada.

Bryconamericus iheringi aparece en localidades con condiciones ecológicas extremas, y se la encuentra también en la región pre-andina de Salta y en Catamarca hasta los 1800 m s.n.m (Arratia *et. al.*, 1983). Resulta así una especie considerablemente euritópica, que ocupa en la periferia de su distribución ambientes particulares. Vive desde la cuenca del Bermejo hasta el Sur de la provincia de Buenos Aires. En su límite meridional (38°10'S), es abundante en Sierra de la Ventana, una localidad serrana con características de la química del agua diferentes de las de Córdoba.

Oligosarcus jenynsi, mencionado de Las Vacas en el grupo C2, ha sido hallado al Oeste de las Sierras Grandes en una localidad muy cercana a las del grupo A, junto con *Astyanax eigenmanniorum* y *Trichomycterus corduvense* (Miquelarena & Menni, 1992).

El número de especies, y de localidades habitadas por cada especie, confirma que el área de las sierras de Córdoba es, para muchas especies paranenses, una zona marginal con condiciones ecológicas restrictivas (Ringuelet, 1975).

El borde entre las provincias zoogeográficas Paranoplatense y Andino-Cuyana, en esta latitud, está situado en el Oeste de Córdoba. Aquí, a 65°30'O, terminan los arroyos y ríos originados en

las Sierras Grandes. El criterio coincidente de Arratia *et. al.* (1983) y Menni *et. al.* (1984), está apoyado por la presencia de elementos paranenses como *Astyanax eigenmanniorum, Bryconamericus iheringi, B. eigenmanni* (ver Miquelarena & Aquino, 1999), *Cheirodon interruptus* y *Cichlasoma facetum* al Oeste de las Sierras Grandes.

El límite entre La Rioja y Córdoba es una franja de terreno desértico que separa las cuencas. En la actualidad no hay comunicación entre los ríos originados en las Sierras Grandes y los que nacen en los Andes y fluyen hacia el Sur, y los sistemas endorreicos de Catamarca y La Rioja (Fig. 47.1, 48.1).

En la vertiente oriental de las sierras del Norte de San Luis conviven formas andinas y páranoplatenses. Al Oeste sólo parece habitar *Trichomycterus corduvense*. También esta área tiene el carácter ecotonal señalado por Ringuelet (Menni *et. al.*, 1984; Ferriz, 1996).

42. RÍOS DE CÓRDOBA

En el centro de la Argentina, en la provincia de Córdoba, pueden considerarse dos secciones hidrográficas. El conjunto de cuencas endorreicas del Oeste de la provincia, tratadas en VI 41, y cinco ríos que en forma poco divergente corren de Oeste a Este, cuatro al Este de las Sierras Grandes, y el río Quinto al Este de los 66°O (Fig. 42.1). Aunque tienen nombres vernáculos, estos cursos suelen numerarse. Los ríos Primero (Suquía) y Segundo (Xanaes) forman parte de una cuenca endorreica que converge en la laguna Mar Chiquita de Córdoba, que tiene períodos de elevada salinidad (VI 40). Los ríos Tercero (Calamuchita) y Cuarto (Chocancharagua), se juntan para formar el Carcarañá, que a su vez conecta con el Paraná. El río Quinto (Popopis) (VI 44), corresponde a una cuenca más o menos endorreica que termina en los bañados del río Quinto o de La Amarga. En épocas de grandes lluvias, es común que estos bañados desborden y se comuniquen con cursos de agua de la provincia de Buenos Aires.

Los arroyos que constituían las cabeceras del río Primero convergen en la actualidad en el embalse del dique San Roque. Desde aquí hasta su desembocadura, el río Primero recibe sólo dos afluentes de alguna importancia, el arroyo Saldán por su margen izquierda, y más hacia el Este, en la ciudad de Córdoba, el arroyo La Cañada. El río Primero tiene un curso de 203 km, con una cuenca activa o superior de 1350 km^2 y un derrame anual medio de 208 Hm^3. La precipitación media anual en la cuenca es de 700 mm. El agua es bicarbonatada, cálcica, sódica.

En los primeros 20 km, hasta La Calera, el río corre por una profunda garganta, con una pendiente de 5,7 m km^{-1}. Desde esta localidad su cauce se ensancha, hasta alcanzar 4 km frente a Córdoba, donde el declive es de 3 m km^{-1}, y luego disminuye gradualmente desde Capilla de los Remedios hasta su desembocadura en Mar Chiquita. En esta sección el curso muestra meandros, y tiene un declive de 1,7 m km^{-1}. Los primeros tramos, hasta aproximadamente la ciudad de Córdoba, son típicamente serranos, con lecho de cantos rodados y arena, con profundidades de 0,5 a 2 m, con pozas profundas. Los siguientes tienen fondo arenoso, y unos escasos 60 cm de profundidad (Vázquez *et. al.*, 1979; Haro *et. al.*, 1986).

Las primeras referencias sobre los peces de este río fueron de Weyenbergh (1877), Mac Donagh (1938a, 1938b, 1940) y Pozzi (1945). Ringuelet *et. al.* (1967a) mencionan ocho especies, y Ringuelet (1975) agrega cinco más. Menni *et. al.* (1984) confirman la presencia de varias y agregan dos. Haro *et. al.* (1986) citan por primera vez nueve especies, incluyendo dos introducidas (*Cyprinus carpio* y *Gambusia affinis*). Haro & Bistoni (1994) agregan *Astyanax bimaculatus* y *Odontostilbe microcephala*. En total se conocen 26 especies del río Primero, incluyendo las exóticas y el pejerrey sembrado en el embalse San Roque en 1907 (Tabla 42.1). La carpa parece haber sido introducida en forma privada en la zona de Ascochinga hacia 1930 (Haro *et. al.*, 1986).

La ictiofauna del río Primero es básicamente paranense, pero a diferencia del río Cuarto, incluye a *Trichomycterus corduvense*, que por su ecología es de tipo andino, y que no ha sido capturada al Este de la ciudad de Córdoba. El valor del índice de similitud de Simpson entre el Paraná y el río Primero es 70,8%.

La mayoría de las especies se distribuye a todo lo largo del curso. El pejerrey y la carpa aparecen en forma ocasional en localidades cercanas al dique San Roque, y provienen de desbordes del embalse. Gran parte (46%) de las especies conocidas del río Primero, corresponde a pequeños peces animalívoros, básicamente caraciformes, capturados en aguas quietas y vegetadas. El 33% corresponde a formas de fondo, y 21% a las de río abierto. A estos tipos principales se agregan los bagres de torrente de aguas frías y rápidas, las anguilas, y los calíctidos de respiración aérea.

Del río Segundo, sólo se conocían en 1975 (Ringuelet, 1975) tres especies de peces de la cuenca superior y Bucher & Abalos (1979) citaron cinco. Britski & Ortega (1983) señalaron una especie de *Hatcheria* (ahora en duda), Menni *et. al.* (1984) la de *Astyanax fasciatus* y Bistoni *et. al.* (1986) la del bagre anguila *Heptapterus mustelinus*, en el río y en el dique Los Molinos. Una lista más completa es provista por Haro *et. al.* (1987), con algunas observaciones ecológicas, y Haro & Bistoni

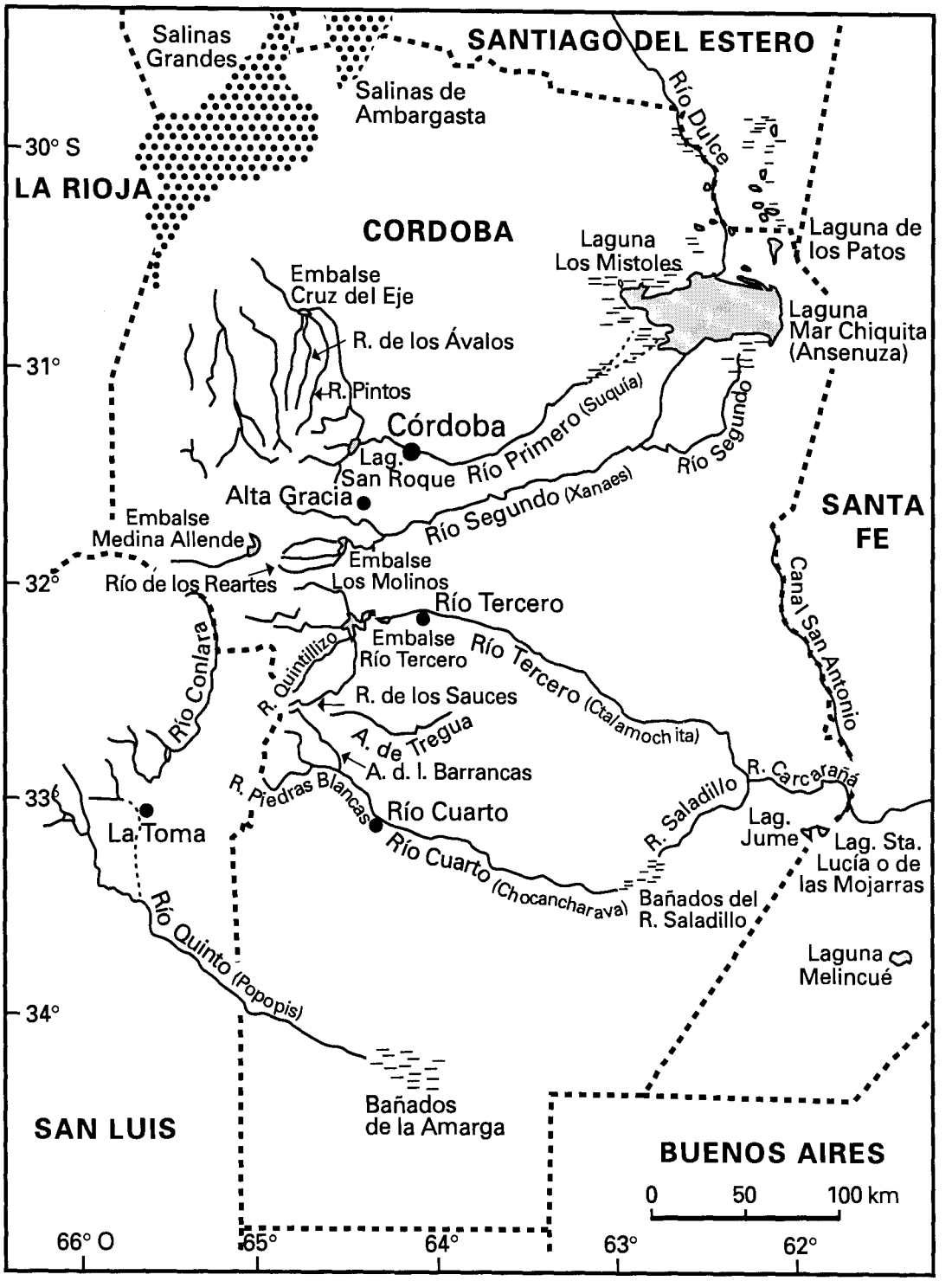


Fig. 42.1. Ríos, lagunas y embalses de la provincia de Córdoba en la Argentina central.

(1994) citaron *Astyanax bimaculatus, Odontostilbe microcephala* y *Cyprinus carpio* (Tabla 42.1).

El río Tercero recibe el nombre de Calamuchita en Córdoba y el de Carcarañá cuando desemboca en el Paraná, marcando, según algunos autores, el límite Norte del Paraná inferior. Es el curso más caudaloso de la provincia, con un módulo de 27 m^3 s^{-1}. Alimenta el lago de embalse Río Tercero, en el

Tabla 42.1. Peces de los ríos de Córdoba y de la cuenca del río Quinto. En Río III se incluyen especies del embalse. El * indica especies introducidas.

Especies	Río I	Río II	Río III	Río IV	Río V
*Carassius auratus**	-	-	-	-	X
*Cyprinus carpio**	X	X	X	X	X
Parodon tortuosus	X	X	-	-	-
Parodon suborbitale	X	X	-	-	-
Prochilodus lineatus	-	-	X	X	-
Cyphocharax voga	-	X	X	X	-
Hoplias malabaricus	X	X	X	X	-
Oligosarcus hepsetus (dudosa)	-	-	X	X	-
Oligosarcus jenynsi	X	X	X	X	-
Salminus brasiliensis	-	-	X	X	-
Acrobrycon tarijae	-	-	X	X	-
Astyanax eigenmanniorun	X	X	X	X	X
Astyanax bimaculatus	X	X	-	-	-
Astyanax cordovae	X	X	-	-	-
Astyanax fasciatus	-	X	-	X	-
Bryconamericus eigenmanni	X	-	-	-	-
Bryconamericus iheringi	X	X	X	X	X
Cheirodon interruptus	X	X	X	X	X
Rineloricaria catamarcensis	X	-	X	X	-
Hypostomus commersoni	X	-	-	X	-
Hypostomus cordovae	X	X	X	X	-
Corydoras paleatus	X	X	X	X	X
Trichomycterus corduvense	X	X	X	-	X
Trichomycterus tenue	-	-	-	-	X
Homodiaetus maculatus	-	-	X	-	-
Pimelodus albicans	X	X	X	X	-
Pimelodella laticeps	X	X	X	X	-
Heptapterus mustelinus	-	X	X	-	-
Rhamdia cf. *quelen*	X	X	X	X	X
*Oncorhynchus mykiss**	-	-	X	X	-
*Odontesthes bonariensis**	X	X	X	X	X
Jenynsia cf. *multidentata*	X	X	X	X	X
Jenynsia pygogramma	-	-	-	-	X
Cnesterodon decemmaculatus	X	X	X	X	X
*Gambusia affinis**	X	X	X	-	X
Synbranchus marmoratus	X	X	X	X	-
Cichlasoma facetum	X	X	X	X	-
Gymnogeophagus australis	-	-	X	X	-

que se hicieron las primeras evaluaciones locales de la influencia sobre la fauna de la salida de agua caliente de una central nuclear.

Se conocen en total 28 especies de este río (Haro & Bistoni, 1996; Haro *et. al.*, 1994) (Tabla 42.1). Las más abundantes, aunque presentan fluctuaciones estacionales, son *Bryconamericus iheringi, Astyanax eigenmanniorum* y *Cheirodon interruptus*, las tres de amplia distribución pampásica.

Aguas abajo del embalse la distribución de las especies no cambia mucho. Sin embargo, la presencia de peces de mayor talla, como el sábalo, el dorado y el moncholo *Pimelodus albicans*, parece condicionada por las crecientes.

Como en otras localidades de Córdoba, hay un predominio de la fauna paranense, pero una especie de *Trichomycterus* y *Rineloricaria catamarcensis* son elementos andinos.

El río Cuarto se forma por la confluencia del Piedras Blancas y el Río de las Cañitas. Sus tributarios más importantes son el Río de la Invernada y el Alpa Corral o Río de las Barrancas. Debido a la escasa pendiente, hacia los 63°O se forma una

amplia área de bañados, después de las cuales se encauza, recibiendo el nombre de Saladillo hasta su confluencia con el Río Tercero donde se forma el Carcarañá. El flujo del Río Cuarto es de 4,6 m^3 s^{-1} y el derrame anual medio 145 Hm^3 (Vázquez *et. al.*, 1979).

Ringuelet (1975) cita 10 especies conocidas de este río, incluyendo peces de ambientes influidos por fuentes termales en los alrededores de La Carlota (Mac Donagh, 1938a), a las que se agrega *Cheirodon interruptus* (Menni *et. al.*, 1984).

El carácter paranense de la ictiofauna del Río Cuarto (Tabla 42.1) es más que evidente, ya que, a diferencia de ambientes serranos ubicados hacia el Noroeste, ni siquiera incluye algún tricomictérido. El coeficiente de Simpson respecto del Paraná da un valor de similitud de 88% (Haro *et. al.* 1991). El límite meridional de *Acrobrycon tarijae* está en este río y el Carcarañá (Haro *et. al.*, 1998). Aquí, como en muchos otros ambientes de la Argentina central y noroccidental, la falta de registros previos detallados hace difícil evaluar si esta presencia es resultado de una colonización reciente, o si fue ignorada en el pasado.

El Río Cuarto presenta tres secciones. La primera es la zona de cabeceras con régimen rápido y torrencial, sobre fondo rocoso. La segunda corresponde a la parte media del trayecto, donde el río corre sobre fondo arenoso formando muchos meandros. La última, en un área de pendiente mínima, es una llanura anegadiza donde se forman bañados y grandes lagunas de fondo limoso. No es raro, que con una zonación tan definida desde el punto de vista físico, los peces reflejen, a lo largo del eje potámico, una organización similar a la clásica descripta de los ríos europeos. Haro *et. al.* (1991) señalan que sólo 30% de las especies se capturan en el tramo superior, 63% en el medio y 90% en el inferior. También la abundancia y el valor del índice de diversidad aumentan hacia el tramo final.

Una considerable serie de localidades de Córdoba ha sido reconocida por Haro & Bistoni (1996). Aparte de información incluida en esta sección, estos autores proveen una evaluación de las especies de presencia dudosa. Así *Parodon tortuosus* vive en los ríos Primero y Segundo (Buff, 1993), pero la presencia de *Parodon suborbitale* y *P. nasus* es dudosa. La cita de Perugia (1891) del orillero *Phalloptychus januarius* podría ser errónea, ya que está fuera del ámbito de distribución aceptado por Rosen & Bailey (1963), y no ha sido hallada otra vez. *Trichomycterus tenue*, citada por Weyenbergh (1877) de Cruz del Eje y por Pozzi (1945) del Carcarañá, tampoco ha sido citada nuevamente. La referencia de *Hatcheria* del río Segundo (Britski & Ortega, 1983) es considerada dudosa. Tampoco ha sido capturado el patí, del que hay una referencia de Río & Achaval (1904) del río Tercero.

Las citas de La Carlota (Río Cuarto) (Mac Donagh, 1938a) y del embalse de río Tercero (Boschi & Fuster de Plaza, 1959), de *Oligosarcus hepsetus*, un dientudo que habita cuencas del Brasil oriental (Menezes, 1988), deben corresponder a otra especie.

Ecología trófica en ríos de Córdoba

*Alimentación de **Hoplias malabaricus** y **Salminus brasiliensis** en el río Dulce*

En el Norte de la provincia de Córdoba, el tramo inferior del río Dulce (que viene de Santiago del Estero, VI 39), fluye sobre un suelo fluviolacustre de baja pendiente, donde capas impermeables dan origen a bañados y lagunas permanentes (Fig. 42.1). Los bañados son áreas palustres con una superficie menor de 8 ha, y profundidad menor de 2 m. La comunidad vegetal es dominada por *Spartina argentinensis* y *S. densiflora*, distribuidas homogéneamente o en mosaico, a las que se agregan juncales, totorales y ciperáceas (Menghi & Herrera, 1995, 1998).

En estos bañados habitan dos predadores ictiófagos de gran talla, *Hoplias malabaricus* y *Salminus brasiliensis*, con tipos biológicos y conductas muy diferentes. La tararira habita estos bañados durante todo el año, pero su abundancia disminuye cuando aumenta la del dorado en verano y otoño (Bistoni *et. al.*, 1996a).

La tararira es un pez bastante sedentario, que caza al acecho. Respira oxígeno atmosférico por medio de la vejiga natatoria, saliendo a la superficie para respirar, aproximadamente cada 10 minutos (Ringuelet *et. al.*, 1967a). Tiene una estructura bucal muy fuerte y bien desarrollada, con dientes poderosos (Fig. 42.2). La presencia durante toda su vida de dientes cónicos y la variación en su número (como en *Salminus*), son caracteres primitivos (Weitzman, 1964; Roberts, 1967). En el premaxilar todos los dientes son cónicos y caniniformes, curvos, y de extremo lanceolado. En el maxilar hay un grupo de 4 dientes, de los que el último es el más grande, seguidos por una hilera de 32 a 42 dientes cónicos pequeños. El ectopterigoides también es dentado. En el dentario hay una serie de caniniformes de diferentes tamaños, seguidos por unos 18 dientes cónicos. El mayor de los caninos mandibulares se aloja en una perforación central del premaxilar (Miquelarena, 1986).

El dorado es un pez migrador, que alcanza 71 cm de longitud standard a los 14 años. La larva come protozoos y algas unicelulares, y a los 5 ó 6

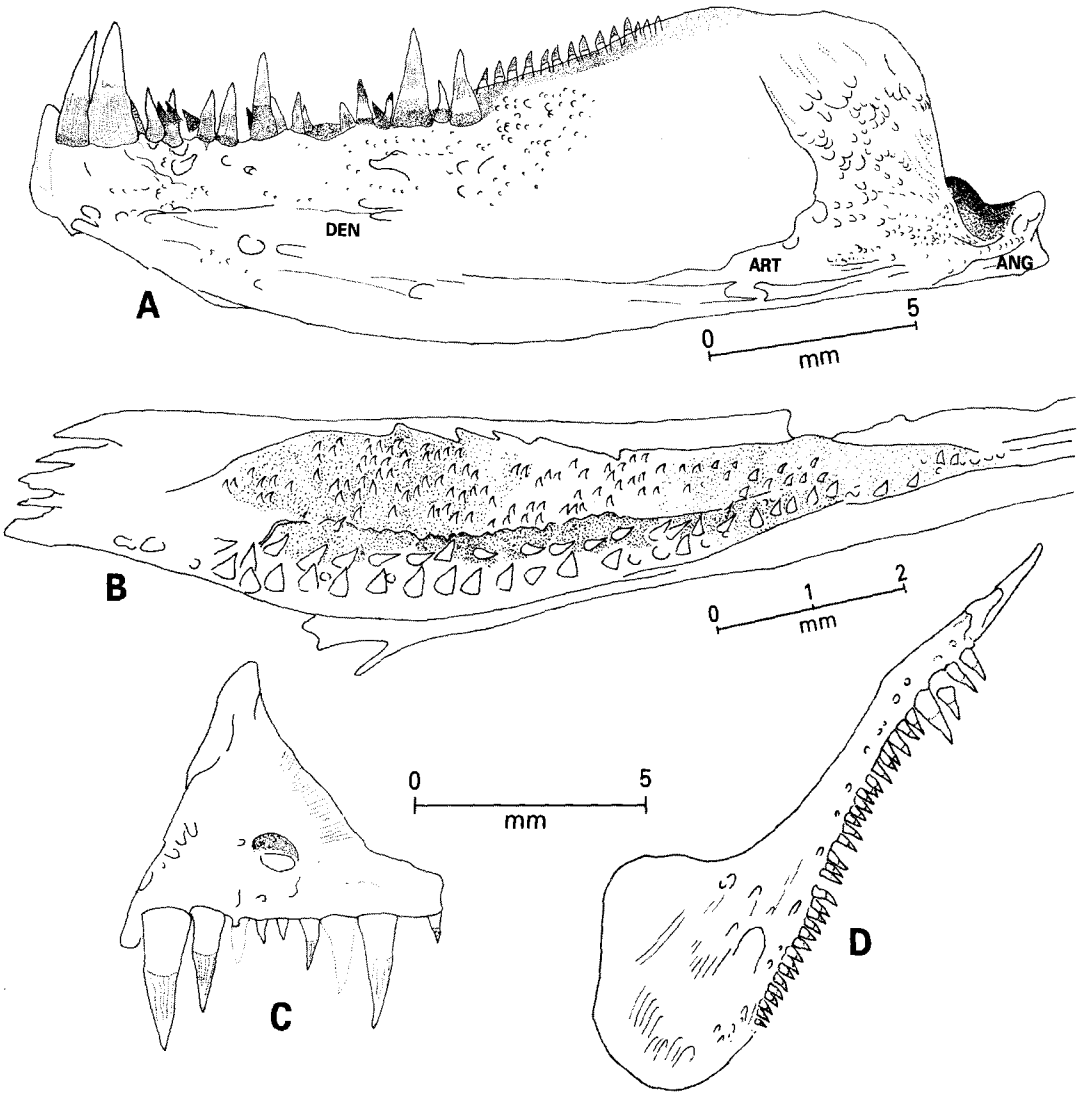


Fig. 42.2. Dentición de *Hoplias m. malabaricus*. A: vista externa de la hemimandíbula izquierda, B: ectopterigoides dentado, C: vista externa del premaxilar izquierdo, D: vista externa del maxilar derecho. DEN: dentario, ART: articular, ANG: angular. Original de A. Miquelarena.

días cladóceros y copépodos. Cuando mide 50 mm come copépodos y larvas de insectos, más tarde pequeños peces, y finalmente varios tipos de peces incluyendo mojarras, bogas, sábalos, bagres y dientudos. En el Paraná su presas favoritas son los sábalos chicos y medianos (Ringuelet *et. al.*, 1967a).

En el dorado, el premaxilar lleva dos hileras de dientes; la externa con 9 dientes, que son los de mayor tamaño, ligeramente tricúspides, y la interna con 13 más pequeños. De éstos los dos primeros son de un tipo tricúspide especializado, y los restantes cónicos. La mandíbula tiene 22 dientes externos ligeramente tricúspides, de los cuales el segundo a partir de la sínfisis es el mayor, y 35 dientes cónicos en una hilera interna (Fig. 42.3). Hay alguna variación en el número de los dientes entre ejemplares y entre distintos tamaños. Los dientes se reemplazan al azar (Miquelarena, 1986).

En las dos especies, a partir de los 20 cm de talla, los peces conforman casi la totalidad del alimento. Las presas y el porcentaje de su importancia relativa en la dieta se muestran en la Tabla 42.2. El bagre blanco *Pimelodus albicans* es la presa con índice de importancia relativa (Pinkas) más alto para la tararira, y el sábalo para el dorado. Respecto a las 31 especies conocidas

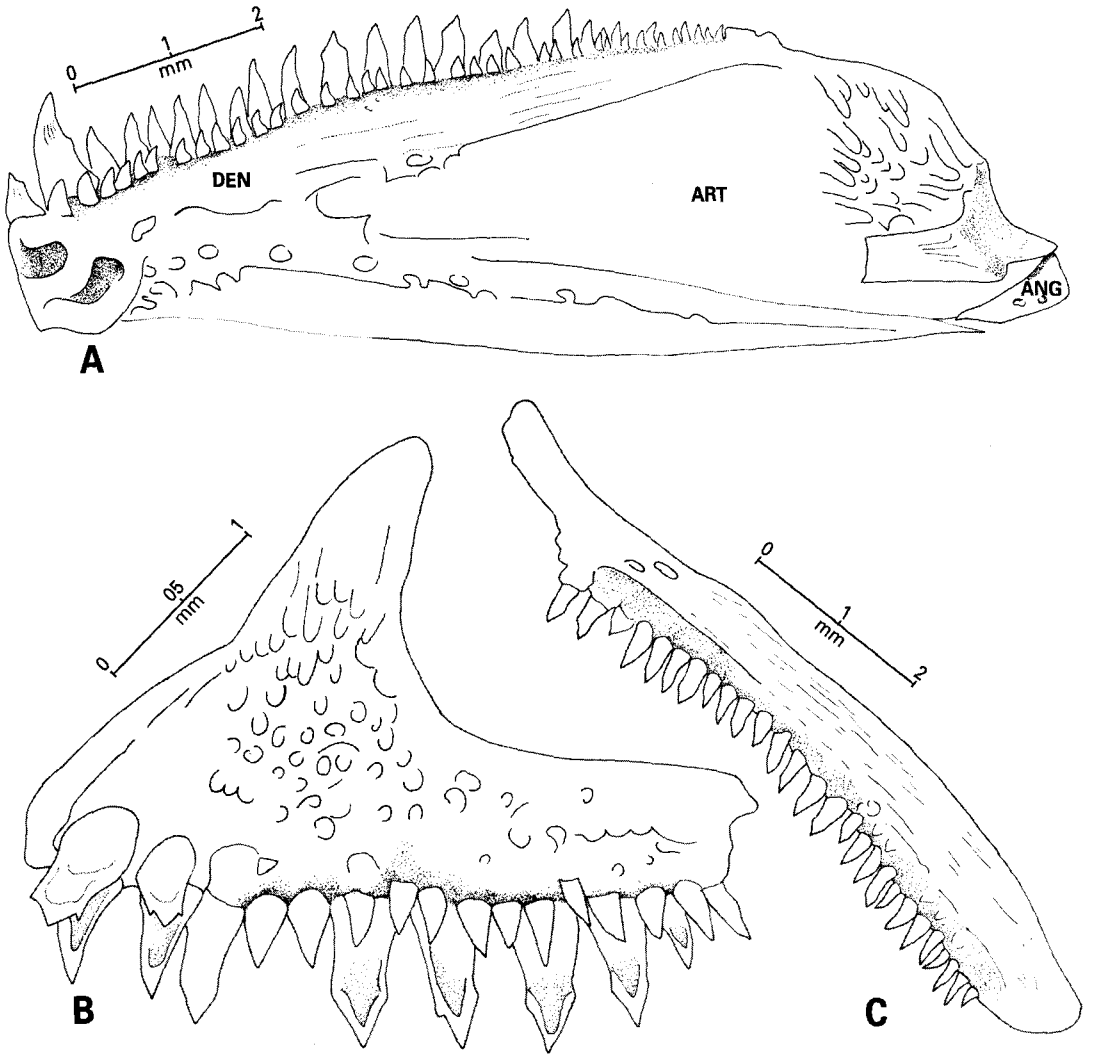


Fig. 42.3. Dentición de *Salminus maxillosus*. A: vista interna de la hemimandíbula derecha. B: vista interna del premaxilar derecho, C: vista interna del maxilar derecho. DEN: dentario, ART: articular, ANG: angular. Original de A. Miquelarena.

del área, la variedad de peces consumidos es mayor en la tararira (54%) que en el dorado (33%).

También, y como era de esperar por sus caracteres generales, la primera preda más sobre peces de fondo, de tipo siluriforme, en tanto el dorado preda sobre formas de aguas libres y vegetadas. *Hoplias malabaricus* es así más generalista que el dorado, para el que la única presa de fondo es el bagre blanco. La carpa introducida, ocupa un lugar relativamente alto en la dieta de la tararira.

Los bañados hacen posible un experimento natural para considerar la competencia entre la tararira y el dorado, ya que hay una alternancia de presencia y abundancia. La primera habita los bañados todo el año, en tanto el dorado entra sólo en verano y otoño. La superposición de dieta entre ellas en los bañados del río Dulce es muy baja, y el rango de tamaño de presas comunes es diferente, de modo que se presume que no hay una competencia intensa. Consistentemente, en la tararira no se observa desplazamiento en la dieta durante los momentos de simpatría (Bistoni *et. al.*, 1996a).

Selectividad de presas por ***Salminus brasiliensis***

También en los bañados del río Dulce, se estudió cómo el dorado selecciona sus presas (Bistoni *et. al.*, 1996a). En el ambiente habitan 17 especies, de las que 53% son caraciformes, 35,4% siluriformes, y el resto un ciprinodontiforme y un cíclido. El dora-

Tabla 42.2. Porcentaje de importancia relativa y tipos ecológicos de las presas consumidas por *Salminus brasiliensis* y *Hoplias malabaricus* en los bañados del río Dulce. T: tipos ecológicos, a: aguas abiertas y vegetadas; f: frecuentadores de fondo. Modificada de Bistoni *et al.* (1996a).

Especies	*S. brasiliensis*	*H. malabaricus*	T
Pimelodus albicans	0,35	61,00	f
Astyanax spp.	0,00	18,00	a
Odontostilbe microcephala	5,00	15,00	a
Cyprinus carpio	—	3,00	f
Prochilodus lineatus	86,00	1,00	a
Bryconamericus iheringi	0,49	0,51	a
Corydoras paleatus	—	0,49	f
Corydoras interruptus	0,40	0,41	a
Leporinus maculatus	—	0,40	f
Trachelyopterus striatulus	—	0,21	f
Otocinclus vittatus	—	0,17	f
Hypostomus commersoni	—	0,10	f
Hoplias malabaricus	—	0,09	a
Cnesterodon decemmaculatus	—	0,09	a
Jenynsia cf. *multidentata*	0,35	—	a

do consume 8 de estas especies (47%), incluyendo dos mojarras del género *Astyanax, Characidium* cf. *fasciatum, Bryconamericus iheringi, Odontostilbe microcephala, Cheirodon interruptus, Prochilodus lineatus* y *Pimelodus albicans*, pero selecciona marcadamente el sábalo (Tabla 42.3). Mientras los ejemplares de menor talla seleccionan el sábalo durante el verano, los mayores consumen preferentemente mojarras. En otoño los pequeños no seleccionan activamente, y los mayores predan sobre el sábalo.

El tamaño de las presas está relacionado con el del dorado, con diferencia entre estaciones:

Verano $y = 17{,}135 + 0{,}08\ X$
$r = 0{,}93\ \ N = 60,\ p < 0{,}02$

Otoño $y = 32{,}776 + 0{,}128\ X$
$r = 0{,}89\ \ N = 47,\ p < 0{,}0002$

El tamaño de las presas aumenta a medida que aumenta el del dorado, según la ecuación

$y = 31{,}571786 + 0{,}063514\ X + 0{,}000234\ X^2$
$r = 0.79$ y $p < 0.01$.

Alimentación de ***Pimelodus albicans*** *en la Argentina central*

El moncholo o bagre blanco es el pez de mayor tamaño de los ríos de Córdoba, con algún potencial pesquero, quizá más en escala deportiva que comercial.

Su alimentación ha sido estudiada en poblaciones de los ríos Primero, Segundo y Dulce (Haro, 1997). El bagre blanco es predominantemente bentófago, como se esperaría de su morfología, pero come en toda la columna de agua, incluyendo la superficie. Es predominantemente zoófago, y durante gran parte de su ciclo vital, se alimenta de insectos, que son reemplazados por peces en las tallas mayores. En el río Segundo los peces presa son pimelódidos indeterminados, *Jenynsia* cf. *multidentata*, restos de peces, *Odontostilbe microcephala*, una especie indeterminada de Characidae, la anguila criolla, el pejerrey, una especie de *Astyanax* y *Bryconamericus iheringi*.

Pimelodus albicans muestra diferencias en la amplitud del nicho trófico entre los tres ríos. Es una especie oportunista, que se adapta a ambientes con escasa oferta de alimento, y muestra conductas sofisticadas de captura. Haro (com. pers.) considera que si puede capturar peces lo hace, pero esto parece depender más del comportamiento o características de la presa que de su propia habilidad. Esto es más notable en ambientes de menor extensión y de ictiofauna más pobre. En el río Segundo se lo observó predando eficazmente sobre agregaciones de *Jenynsia* cf. *multidentata* en reproducción. En ríos de mayor caudal, como el Dulce, la numerosidad del sábalo da al moncholo otras oportunidades.

Caza comunitaria de ***Pimelodus albicans***

En un río de Córdoba, *P. albicans* muestra una conducta de caza muy particular, que involucra la

Tabla 42.3. Selectividad alimentaria de *Salminus maxillosus* en los bañados del río Dulce, de acuerdo al índice de Chesson. Según Bistoni *et al.* (1996a).

Especies	Verano	Otoño
Prochilodus lineatus	0,99	0,74
Bryconamericus iheringi	—	0,14
Cheirodon interruptus	—	0,11
Odontostilbe microcephala	0,001	0,004
Astyanax spp.	0,001	0,002
Pimelodus albicans	0,0004	—

participación de muchos individuos. Ha sido descubierta y descripta por Haro (1997) como sigue: "Avanzando a través de la corriente del río, cientos de moncholos grandes literalmente empujan delante suyo a un heterogéneo grupo de peces chicos de alrededor de 10 a 15 cm de longitud ... la mayoría son juveniles de sábalo ... mojarras del género *Astyanax* y ejemplares juveniles de tararira, dorado y *Leporinus obtusidens*. Aguas abajo, otro importante grupo de bagres permanece esperando, orientados contra la corriente y dispuestos en apretadas filas en la superficie del agua, apoyándose además en grandes ramas y troncos encajados entre los pilares"...[de un puente]. Al llegar a unos 12 o 15 m del grupo que aguarda, "los que venían a favor de la corriente emergen súbitamente a la superficie en medio de un ruidoso chapoteo. El área de disturbio es considerable, abarcando poco menos que el ancho del río, y logra el efecto de asustar a los peces chicos, muchos de los cuales, al encontrar imposibilitada la huida por la gran masa de bagres, saltan fuera del agua y son capturados al caer, o bien realizan una "corrida" dando saltos sobre la superficie o sobre el mismo lomo de los bagres hasta que resultan atrapados por uno de éstos. Los bagres que esperan son los más beneficiados con esta acción, ya que como el grupo que origina el disturbio avanza hacia ellos, los peces que tratan de escapar aguas abajo van a caer directamente delante o encima de la fila de bagres orientados en contra de la corriente".

Este método de alimentación es muy efectivo, encontrándose hasta 12 sábalos de 55 a 125 mm de longitud en el estómago de un bagre.

"Los moncholos que iniciaron la acción de espantar y conducir a los peces pequeños en esa suerte de 'arreo' van llegando finalmente hasta las primeras filas [del grupo orientado contra la corriente]. En los últimos metros antes de juntarse, se los ve acercarse nadando en posición oblicua, con la boca casi a ras del agua y el cuerpo y la cola hundidos formando un ángulo de 45° con respecto a la superficie. En esa posición arriban lentamente [al nivel del otro grupo] para girar finalmente orientándose en contra de la corriente y constituyendo así una nueva primera fila de bagres por delante de la que estaba anteriormente. Llegan a formarse de esta manera hasta unas cinco hileras de peces dispuestas en sentido transversal a la corriente y apoyadas, formando grupos, contra obstáculos o la propia estructura del puente".

En general los cazadores son peces grandes, de más de 25 - 30 cm de longitud total. A medida que se agregan nuevas filas, los ejemplares que estaban al comienzo quedan atrás; cuando quedan en una última fila se sumergen y "remontan el río aguas arriba para intervenir" en nuevas secuencias. Cuatro ejemplares con marcas accidentales permitieron confirmar estos movimientos.

43. EFECTOS DE LA CONTAMINACIÓN EN LOS PECES

> Los peces del Hudson no son grandes ni muy bonitos, pero los pescadores me dijeron una vez que pelean muchísimo. Es lógico, un pez capaz de sobrevivir en el Hudson, tiene que hacerse duro.
>
> Andrew H. Vachss, *Inundación.*

En IV 27 se trató la forma en que los peces de una laguna pampásica son afectados por la contaminación. Aquí se tratará el mismo problema en una sección del río Primero o Suquía en la provincia de Córdoba. Según Bistoni *et. al.* (1999), la contaminación elimina especies sensibles a los agentes contaminantes, lo que resulta en una disminución de la riqueza de la comunidad.

Muestreos realizados a lo largo del río en los alrededores de la ciudad de Córdoba, mostraron un gradiente en las características del agua debido a las diferentes durezas y concentraciones de amonio y cloruros. La contaminación es más intensa después de que el río pasa el centro de la ciudad, y especialmente por áreas industriales y pobres.

Cuando la contaminación es más seria disminuyen la riqueza y la diversidad de especies, y aumenta la dominancia de algunas de ellas, en particular de la especie introducida *Gambusia affinis*. Tomando en cuenta el porcentaje de especies que disminuyen en abundancia, los factores de contaminación son, en importancia decreciente, la concentración de amonio, la dureza, la conductividad, la concentración de cloruros, la alcalinidad, y la concentración de oxígeno. La Tabla 43.1 muestra la variación de la numerosidad de las especies y de varios parámetros ecológicos, antes de la ciudad (menos contaminado), a la al-

Tabla 43.1. Número de peces y valores de parámetros ecológicos a lo largo del río Primero de Córdoba. Según Bistoni *et al.*(1999)

Especies	Saldán	Ciudad	Chacra
Jenynsia cf. *multidentata*	318	482	52
Hypostomus cordovae	287	222	8
Bryconamericus iheringi	232	35	-
Corydoras paleatus	141	246	8
Trichomycterus corduvense	140	9	-
Parodon sp.	63	20	-
Rineloricaria catamarcensis	54	62	-
Gambusia affinis	26	17	101
Pimelodella laticeps	18	-	-
Cheirodon interruptus	10	2	-
Rhamdia sapo	8	2	-
Oligosarcus jenynsi	6	-	-
Astyanax cordovae	4	-	-
Astyanax eigenmanniorum	1	18	-
Cichlasoma facetum	1	-	-
Hoplias malabaricus	-	1	-
Cnesterodon decemmaculatus	-	72	30
Synbranchus marmoratus	-	1	2
Total	1309	1189	201
Número de especies	15	13	6
Diversidad (Shannon)	1,99	1,69	1,28
Dominancia (Berger-Parker)	0,24	0,40	0,50
Peces enfermos (%)	2,0	2,2	3,0

tura de la ciudad (fuente de contaminación) y después de ella.

44. EL RÍO QUINTO EN SAN LUIS Y CÓRDOBA Y OTROS RÍOS DE SAN LUIS

> [el] Río Quinto, ... que nace en las cumbres de la sierra de la Carolina, y que, corriendo en una curva de poniente a naciente, fecunda con sus aguas, ricas como las del Segundo de Córdoba, los grandes potreros de la villa de Mercedes, hasta perderse en las impasables cañadas de la Amarga.
>
> Lucio V. Mansilla, *Una excursión a los indios Ranqueles.*

El río Quinto se origina en las Sierras de San Luis en la confluencia de los ríos Grande y Trapiche. La primera parte del curso, de unos 80 km, fue denominada por Ringuelet (1975) "Cuenca serrana del río Quinto en las estribaciones meridionales de las sierras pampeanas de San Luis". Citó para esta zona dos especies de *Trichomycterus, T. corduvense* y *T. tenue, y Cnesterodon decemmaculatus*. Menni *et. al.* (1984) citan, además de las mismas especies de *Trichomycterus, Cheirodon interruptus*, y mencionan la presencia del pez rojo de acuario *Carassius auratus* en estado silvestre (Tabla 42.1).

Cheirodon interruptus y *Carassius auratus* se hallaron en el arroyo El Morro. Es un ambiente particular, ya que se trata de un curso presuntamente temporario y aislado, a 30 km de los cuerpos de agua más cercanos, que son el río Quinto hacia el Sur y el embalse San Felipe al Noroeste. El agua de El Morro tiene una conductividad de 517 $\mu S\ cm^{-1}$, pH 7.96 y carece de $CO_3^{=}$. En $mg\ l^{-1}$ tiene 315,1 de CO_3H^-, 10,9 de Cl^-, 27.0 de $SO_4^{=}$, 7.5 de Na^+, 11.2 de K^+, 35,9 de Ca^{++} y 22,4 de Mg^{++}. El valor de sólidos totales disueltos es de 497, la relación Mg/Ca de 1,030 y la de iones divalentes sobre monovalentes 1,020.

Jenynsia pygogramma está citada del río Conlara (Ringuelet *et. al.* 1967a), una pequeña cuenca endorreica al NE del Río Quinto.

Algunos kilómetros aguas arriba de la desembocadura del arroyo Saladillo, en zona serrana, hay ambientes de cierta profundidad (1-1,5 m), de fondo pedregoso y limoso, con abundante vegetación. Aparte de *Jenynsia* cf. *multidentata, Cnesterodon decemmaculatus* y *Gambusia affinis*, ya conocidas de la cuenca, Ferriz (1996) cita por primera vez *Cichlasoma facetum*. En el río Nogoli, algo menos de 40 km al Norte de San Luis, el mismo autor halló *Trichomycterus corduvense.*

A *Trichomycterus corduvense* y *T. tenue*, conocidas de Potrero de Funes (Menni *et. al.*, 1984), Ferriz (1996) agrega *Jenynsia* cf. *multidentata* y *Gambusia affinis*.

En el panorama general de la Argentina central, la fauna del Norte de San Luis se parece a la de Córdoba al Oeste de las Sierras Grandes, pero con un valor bastante bajo del índice de Long (39,28%) (Menni *et. al.*, 1984).

El río Quinto entra a Córdoba a 34°S y 65°O. Desde allí atraviesa unos 110 km en dirección sudeste a través de una planicie medanosa de pendiente inferior al 5 por mil. Normalmente el río se extingue en los bañados de La Amarga [es probable que el nombre provenga de la cantidad de cloruros del agua] en Córdoba meridional. En general las lluvias son pocas, pero cuando abundan, el río inunda un área considerable y llega a entrar en contacto con cursos o cuerpos de agua de la cuenca del Salado (Soldano, 1947), en un ejemplo repetido de la situación descripta por Mac Donagh (1934). Esta relación explica, seguramente, la presencia en los Bañados de la Amarga del calíctido *Corydoras paleatus*, una forma común de las lagunas pampásicas (Menni *et. al.*, 1984).

La fauna del río Quinto y otras cuencas de San Luis, es una de las más pobres del dominio Paranense. Incluye 10 especies autóctonas (Ringuelet, 1975; Bistoni *et. al.*, 1996b; Ferriz, 1996) y 4 introducidas, de las que el pejerrey procede de ambientes de la Argentina, en tanto la carpa, el pez rojo de acuario y *Gambusia affinis* son exóticas. En la sección de llanura faltan tricomictéridos andinos, como había señalado Ringuelet (1975), y también viejas (Bistoni *et. al.*, 1996b).

En ambientes lóticos es abundante *Jenynsia* cf. *multidentata*, con hasta 70% en abundancia, seguida por la también euritópica *Astyanax eigenmanniorum* (19%). El pejerrey alcanza 50% en los lénticos, seguido por la madrecita (29%) y la carpa (12%) (Bistoni *et. al.*, 1996b.). Nótese la dominancia que las formas introducidas alcanzan en un ambiente pobre.

Bistoni *et. al.* (1996b) observaron una marcada estacionalidad en las capturas, así como un predominio de las formas de aguas quietas y vegetadas (60%) sobre peces de fondo (30%) y peces de aguas abiertas (10%). Atribuyen el bajo número de especies, al menos en parte, a la dureza del agua, que alcanza 321 mg l^{-1}, con una alcalinidad de 255 mg l^{-1} y a la abundancia de cloruros (280 mg l^{-1}).

Hasta aquí la información actualizada sobre los peces de la Argentina central. Véase a continuación cómo la describió Ringuelet hace más de veinte años [algunos géneros modificados]: "El análisis de las listas [faunísticas] precedentes confirma lo afirmado por Mac Donagh: existen formas paranenses simpátricas con formas 'andinas' en las Sierras de Córdoba. El aislamiento de varias cuencas hidrográficas (aislamiento topográfico o mejor dicho fisiográfico), como las del río Cruz del Eje, y la oriental [pero es occidental] de Córdoba, formada por el Panaholma y el Mina Clavero, coincide con una falta casi absoluta de formas paranenses; solamente en Cruz del Eje aparece el ubicuo *Cnesterodon*, junto a peces típicamente 'andinos' o peripampásicos (*Jenynsia pygogramma*, especies de *Trichomycterus*). En las grandes cuencas, especialmente del río Primero, Tercero, Cuarto y Quinto, pertenezcan o no al sistema del Paraná, existen formas brasílicas o de abolengo brasílico cercano, diferenciadas a veces a nivel subespecífico o específico, simpátricas o sintópicas con *Trichomycterus corduvense*. En los arroyos de los faldeos occidentales de las sierras de Córdoba, actualmente aislados (Cabana, Ascochinga, Salsipuedes) viven los ubicuos Cyprinodontiformes junto a *Astyanax eigenmanniorum*, mojarra parecida a *A. fasciatus*. En el río Primero, en el mismo cauce, frente o antes de Capilla de los Remedios o en cursos más serranos de su sistema, se han encontrado hasta ahora 13 especies distintas. Casi todas son típicamente paranenses, con ciertas presencias restringidas que señalan condiciones marginales, en franca transición fisiográfica y ecológica congruentes con los ambientes propios de las sierras peripampásicas. Estas formas son *Astyanax eigenmanniorum, A. cordovae* y *Rineloricaria catamarcensis* de las sierras pampeanas y subandinas: ríos afluentes del Salí, río Tala de Catamarca. Es significativa la presencia de *T. corduvense*, que reafirma la situación de un área limítrofe y transicional. *Hypostomus cordovae*, a pesar de su nombre, no tiene distribución restringida o localizada según cuencas o fisiografía, pues habita además de en el río Primero, en el Mojotoro (Salta), en el Juramento o Salado, en la cuenca del Salí, y en el departamento Ituzaingó, de Corrientes. La ictiofauna del Tercero superior, de la cuenca paranense, tiene peces brasílicos típicos, en simpatría con un *Trichomycterus* y con *Rineloricaria catamarcensis*, de hábitat serrano. El río Cuarto repite con más intensidad el carácter párano-platense, casi absoluto; apenas si la mojarra *A. eigemanniorum* ofrece alguna mínima diferenciación".

45. EL RÍO CARCARAÑÁ EN CÓRDOBA Y AMBIENTES RELACIONADOS

Este río, que desemboca en el Paraná marcando el comienzo del Paraná inferior, está formado por la unión de los ríos Tercero y Saladillo, y es el único colector exorreico de Córdoba. En el Sudeste de la provincia corre entre barrancas que dis-

Tabla 45.1. Peces del río Carcarañá y ambientes cercanos. * especies introducidas, ** cita dudosa. Según Haro *et al.* (com. pers.) con algunas modificaciones.

Especies	Córdoba	Santa Fé	Ayo. Las Tortugas	Laguna Santa Lucía y Ayo. Las Mojarras
Oligosarcus jenynsi	X			X
Acrobrycon tarijae	X			
Astyanax eigenmanniorum	X		X	X
Bryconamericus iheringi	X			
Cheirodon interruptus	X			
Prochilodus lineatus	X		X	
Cyphocharax voga	X			
Rhamdia cf. *quelen*	X			
Corydoras paleatus	X			
Gymnogeophagus australis	X		X	
Pimelodella laticeps	X			
*Cyprinus carpio**	X			
*Gambusia affinis**	X		X	
*Odontesthes bonariensis**	X		X	X
Salminus maxillosus	X	X		
Hoplias malabaricus	X	X		
Heptapterus mustelinus	X	X		
Pimelodus albicans	X	X	X	X
Hypostomus cordovae	X	X		
Jenynsia cf. *multidentata*	X	X	X	X
Cnesterodon decemmaculatus	X	X	X	X
Astyanax rubropictus		X		
Thoracocharax stellatus		X		
Leporinus obtusidens		X		
Parodon suborbitale		X		
Auchenipterus nigripinnis		X		
Pimelodus maculatus		X		
Luciopimelodus pati		X		
Trichomycterus corduvense		X**		
Trichomycterus tenue		X**		
Corydoras hastatus		X		
Paraloricaria vetula		X		
Loricariichthys anus		X		
Hypostomus commersoni		X		
Synbranchus marmoratus		X		
Crenicichla cf. *lacustris*		X		

minuyen de altura hasta Cruz Alta, a unos 65 km de su origen. Tiene un tributario septentrional, el arroyo Las Tortugas, y uno meridional, Las Mojarras, que drena la laguna Santa Lucía (Vázquez *et. al.*, 1979).

Información sobre algunas características ambientales y la ictiofauna de este río ha sido provista por Haro *et. al.* (1998). El agua del Carcarañá en esta área es oligohalina (2 g l^{-1}), con un pH de 7,5 y con (en mg l^{-1}) una alcalinidad de 126, contenido en cloruros de 210, dureza 183, fosfatos <1 y amonio 0,5.

Se conocían del Carcarañá en Santa Fe 22 especies de peces, que habían sido citadas por Pozzi (1945), Mac Donagh (1938b), Ringuelet *et. al.* (1967a) y Bonetto *et. al.* (1971). Haro *et. al.* (1998) agregan 14 especies obtenidas en la sección cordobesa del río, totalizando 36 especies en el Carcarañá en toda su extensión (Tabla 45.1).

Las especies más abundantes fueron carácidos, en particular *Bryconamericus iheringi* (47%), seguida por *Astyanax eigenmanniorum* y *Cheirodon interruptus*.

Haro *et. al.* (1998) observan algunas diferencias entre las partes cordobesa y santafecina del Carcarañá, y entienden que es difícil establecer para ellas otras causas que las generales que influyen en la distribución de los peces. En la Tabla 45.1, los datos de Córdoba son probablemente más completos que los de Santa Fe, que son en general referencias antiguas. Los primeros muestran una gran semejanza con la ictiofauna de las lagunas pampásicas, en tanto entre las especies de Santa Fe aparecen especies más septentrionales, como *Thoracocharax stellatus, Astyanax rubropictus* y *Parodon suborbitale*. Esta situación se parece a la comentada para Formosa (Sección III 15), y sugiere, a pesar de la continuidad del ambiente, alguna influencia climática. Las especies comunes a ambas secciones, aparte de los ciprinodontoideos, son especies de tamaño relativamente grande. Bonetto *et. al.* (1971), han mostrado que el dorado y *Pimelodus albicans* tienen dificultades para sobrepasar las represas de Andino, Lucio V. López y Carcarañá (III 17).

Haro *et. al.* (1998) proveen datos sobre los peces del arroyo Las Tortugas y de la laguna Santa Lucía y su efluente el arroyo Las Mojarras. La laguna tiene agua oligohalina (4 g l^{-1}), pH 7, y (en mg l^{-1}), alcalinidad 93, cloruros 1120, dureza 477, fosfatos <1, amonio 0,5.

El arroyo Las Tortugas tiene 8 especies de peces, y la laguna con el arroyo Las Mojarras 6. Es probable que en esta baja riqueza influyan la dureza del agua y el elevado tenor de cloruros. Los mismos autores agregan a esto la probable influencia del pejerrey bonaerense, que, como *Jenynsia* cf. *multidentata*, es eurihalino. También *Astyanax eigenmanniorum, Oligosarcus jenynsi* y *Cnesterodon decemmaculatus* son bastante eurihalinas (Ringuelet, 1975; Menni *et. al.*, 1996).

A diferencia del Carcarañá, en la laguna Santa Lucía *Jenynsia* cf. *multidentata* fue la especie más abundante (59%), seguida por el pejerrey (30%), en tanto los carácidos sólo representaron 2%.

46. PECES DE LA PAMPA

De la información y mapas disponibles (Ringuelet, 1975; Arratia *et. al.*, 1983), es difícil establecer a que división zoogeográfica pertenecerían el curso final del Atuel y las lagunas La Dulce, La Amarga, Urre Lauquen (seca en 1996) y La Leona ubicadas a 38°S y 66°O en La Pampa. En principio podría pensarse que dada la extensión del Atuel hacia el Oeste, en Mendoza, la ictiofauna de La Pampa sería andino - cuyana, especialmente considerando el extinto o casi extinto río Salado o Curacó, que conectaba la laguna La Amarga con el río Colorado (Fig. 54.1). En los esquemas fitogeográficos, la parte oriental de La Pampa corresponde a la provincia Pampeana y la occidental a la provincia del Monte.

Tabla 46.1. Peces de la provincia de La Pampa. Según datos de Orrego Aravena (1970), Gilbert & Gómez (1985), Gilbert *et al.* (1995, 1996) y Sieghenthaler *et al.* (1995).

Salmonidae
Oncorhynchus mykiss
Salmo trutta
Characidae
Astyanax eugenmanniorum
Cheirodon interruptus
Cyprinidae
Cyprinus carpio
Dimplomystidae
Diplomystes viedmensis
Trichomycteridae
Hatcheria maccraei
Anablepidae
Jenynsia cf. *multidentata*
Atherinidae
Odontesthes bonariensis
Odontesthes hatcheri
Percichthyidae
Percichthys altispinnis
Percichthys colhuapiensis
Percichthys trucha
Percichthys vinciguerrai

Los peces de La Pampa (Tabla 46.1), aunque pocos, constituyen una mezcla ecotonal casi exagerada. Incluyen, sin mencionar los introducidos, dos caraciformes y un ciprinodontiforme euritópicos, paranenses; la especie de *Hatcheria* que es un indicador andino cuyano, y las especies de *Percichthys*, el pejerrey patagónico y el otuno, que son patagónicas. Todos los procesos de comunicación intercuencas y separación histórica, tratados por Ringuelet a propósito de la Pampasia y del ecotono paranense - andino cuyano en la Argentina central, se repiten aquí con un patrón similar. Todas las especies incluidas en la Tabla 46.1 han sido citadas del río Colorado, lo que da una idea algo exagerada de la riqueza de peces de la parte interior de la provincia. De 16 lagunas situadas en el Este de la provincia, casi en la frontera con la provincia de Buenos Aires, sólo se encontraron peces en 7. De éstas, en una sólo se encontró *Jenynsia* cf. *multidentata*, y en las restantes esta especie y *Odontesthes bonariensis* (Gilbert *et. al.*, 1996). Estas lagunas son en su mayor parte cuerpos de agua temporarios (no más de 5 años con agua), de modo que la pobreza de peces no es llamativa.

PARTE VII

El oeste de la Argentina central

La mayor diversidad específica de peces de la provincia biogeográfica Andino Cuyana se concentra fundamentalmente entre 800 y 1500 m s.n.m. Escasas especies (tricomictéridos) habitan altitudes sobre 1500 m. Grupos aislados de especies y algunas de ellas, se distribuyen entre 600 y 850 m s.n.m. Ejemplos de estos últimos son *Hatcheria macraei* en Palmira, Costa de Araujo y Cañada Lagunitas en Guaymallén (Mendoza) y *Trichomycterus heterodontum* (en Mendoza).

Gloria Arratia, María B. Peñafort & Silvina Menu Marque. *Peces de la región Sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales.*

En el esquema de Arratia *et al.* (1983), la provincia Andino-cuyana se extiende desde 28° hasta 37°S, aunque según las localidades y cuencas incluidas, el límite Norte está algo más arriba, incluyendo los ríos Santa María y Belén de Catamarca. Los peces de esta provincia zoogeográfica habitan mayormente cuencas endorreicas, y hay varias especies endémicas de *Trichomycterus, T. riojanum, T. heterodontum, T ramosus, T. catamarcensis* y *Silvinichthys mendozensis* [*Silvinichthys* podría ser un sinónimo de *Trichomycterus*]. *Diplomystes cuyanus* se extiende hasta el límite con Patagonia, en los tramos superior y medio del río Colorado.

La hidrografía del área incluye varias cuencas endorreicas que corren en su mayor parte en dirección general NO - SE, acentuando la dirección N - S en sus tramos finales. Entre estas cuencas y las cabeceras de los ríos de la cuenca del Paraná, se extiende una zona en general muy árida, en la que se pierden algunos cursos de agua del centro de la Argentina que corren hacia el Oeste (VI 41).

La información principal sobre la ictiofauna de esta región es aún la provista por Ringuelet (1975), Ringuelet *et al.* (1967a) y Arratia *et al.* (1983), y se sigue aquí con unas pocas modificaciones. Las cuencas se consideran dentro de cada provincia política y de Norte a Sur.

47. PECES DE CATAMARCA

La severidad de las condiciones geológicas y climáticas, explica la pobreza de ambientes de aguas continentales en esta área y la presencia de salares y salinas (Fig. 47.1). Se conocen las siguientes especies de peces de la provincia.

Río Santa María

Este río sería uno de los afluentes más occidentales del Salado o Juramento (Ringuelet, 1975), y según material obtenido por él en 1939, está habitado por *Bryconamericus iheringi, Trichomycterus spegazzinii* y *Jenynsia* cf. *multidentata*. Según Ringuelet "se repite aquí, en reducida escala, la superposición [de fauna andina y paranense] y el carácter paranense -parcial- de la ictiofauna" que había señalado para la fauna del Salí.

Río Belén

De este río se han citado *Trichomycterus borellii, T. barbouri, T. corduvense* y *Jenynsia pygogramma*. Se ha hallado *T. alterum* en localidades del departamento Belén y en el río Paclín (Fernández, com. pers.).

Río El Tala

El Tala es un afluente del Río del Valle, que es a su vez el colector general del valle de Catamarca entre las sierras del Alto y de Ancasti, y pertenece a una cuenca endorreica en zona de bolsones. Se han hallado en el río El Tala (Ringuelet, 1975) *Jenynsia* cf. *multidentata, Rhamdia quelen, Heptapterus mustelinus, Hypostomus cordovae, Pterygoplichthys multiradiatus, Trichomycterus corduvense, Rineloricaria catamarcensis* y *Bujurquina vittata* [El bagre sapo de El Tala es referido a *Rhamdia sapo* por Ringuelet en 1975, probablemente por las dudas que había sobre las especies de este género, pero figura como *R. quelen* en Ringuelet *et al.* (1967a). Silfvergrip (1996) refiere a esta especie las poblaciones de *Rhamdia* de la Argentina, aunque no considera su distribución más meridional].

Hay, además, una cita de Pozzi (1945) de *Hoplosternum littorale*, considerada dudosa por Ringuelet *et al.* (1967a) y una de Berg (1895) de

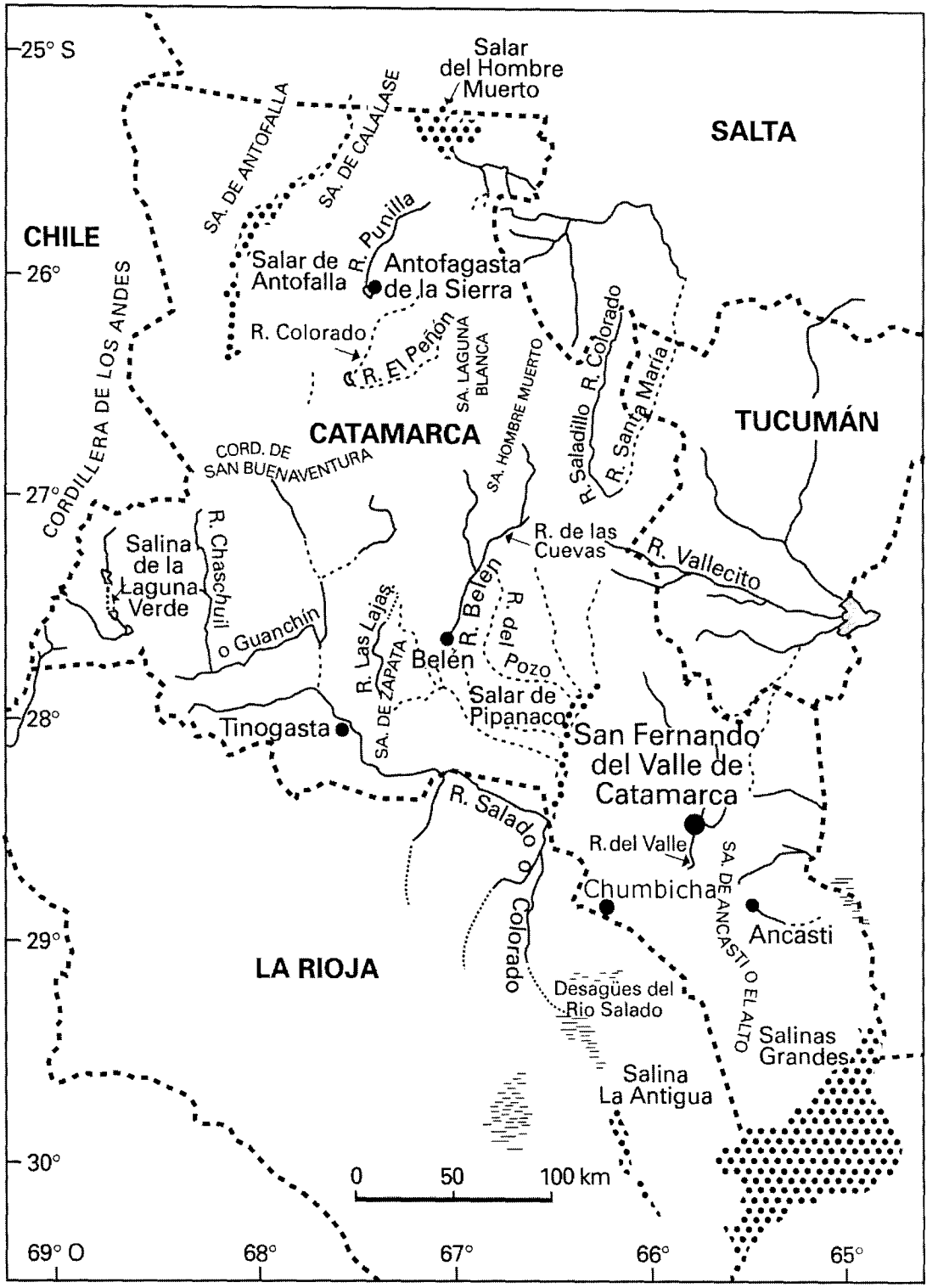


Fig. 47.1. Ríos de la provincia de Catamarca en el Oeste de Argentina. Nótese la abundancia de salinas y salares.

Hypostomus commersoni de "Arroyo El Tala". Algunas de estas especies no habitan más este arroyo, probablemente por acción antrópica (Ringuelet, 1975). López (1992) agrega *Liposarcus anisitsi* [antes en *Pterygoplichthys*], y Fernández (com. pers.) cita *Trichomycterus barbouri*.

En los ríos Andalgalá, Potreros y Choya, en los alrededores de Andalgalá, habita solamente *Trichomycterus corduvense*, al que se da el nombre local de "yusca". En el río Andalgalá la especie se capturó en primavera y verano, en el Choya todo el año, con algún aumento en verano, y en el río Potreros, que es el que tiene mejores condiciones para la supervivencia de los peces, durante todo el año (Butí, 1999). La misma autora cita de otros ambientes en la misma zona de Catamarca, *Trichomycterus alterum, T. corduvense, T. barbouri* y *Jenynsia pygogramma*.

De Laguna Blanca, departamento Belén, se ha descripto *Trichomycterus ramosus* (con barbillas ramificadas), y es probable que haya nuevas especies de este género en el arroyo Aguas Calientes, departamento Tinogasta (Fernández, 2000 y com. pers.) [este no es el arroyo de V 37]. También de Laguna Blanca es *Trichomycterus catamarcensis* (que carece de aletas pélvicas), colectada en pozas de agua de poca profundidad, con fondo arenoso y márgenes vegetados (Fernández & Vari, 2000). Esta especie fue hallada también en un afluente del Río Grande en la Quebrada de Humahuaca (Miquelarena & Menni, obs. pers.).

48. PECES DE LA RIOJA

Debido a que es el punto de menor riqueza faunística en un gradiente bimodal a lo largo del Oeste de la Argentina, Arratia *et al.* (1983) consideran especialmente importante la caracterización faunística de La Rioja, que corresponde a un área muy pobre en cursos de agua y con varias salinas. En esta provincia, entre 28° y 30°S (Fig. 48.1) habría una frontera ictiológica. Al Norte, entre 22 y 28°S, se conocían en esa fecha unas 58 especies. Al Sur unas 24, con una disminución marcada entre 32 y 46°S (Arratia *et al.*, 1983). Estas autoras consideran que los peces al Norte de La Rioja son "fundamentalmente remanentes de una región de clima subtropical, muchos de los cuales son indicadores brasílicos como *Astyanax* y *Bryconamericus*".

Se conocen 3 especies de peces de La Rioja: *Trichomycterus riojanum* (endémico), *T. alterum* (que llega hasta Jujuy), y *Hatcheria macraei*. *H. macraei* estaría aquí en el límite Norte de su distribución según estas autoras, y Ringuelet (1975) cita material de lo que describe como una pequeña área de aislamiento en Chilecito. Se trata de especies que pueden resistir condiciones drásticas de reducción de caudal. En Salta hemos observado tricomictéridos viviendo en el agua prácticamente intersticial del fondo de piedra de un arroyo aparentemente seco, y Eigenmann ya señaló que los tricomictéridos que no son parásitos evitan las corrientes haciéndose criptobénticos (Weitzman & Vari, 1988). En una poza aislada del mismo arroyo, se observaron loricáridos de más de 20 cm, refugiados u ocultos entre ramas entrelazadas, situación descripta por Powers (1984).

Algunos ríos de La Rioja, como el río Blanco, que nace en Catamarca, y el río Vinchina – Bermejo [no tiene relación con el Bermejo afluente del Paraguay], continúan en San Juan y son parte del sistema Andino o del Desaguadero que corre en el límite oriental de Mendoza. Aunque actualmente constituyen una cuenca endorreica (Grondona, 1975), en el pasado constituyeron parte de un sistema hidrográfico que se extendió por lo menos hasta La Rioja, lo que explicaría en parte la permanencia de *Hatcheria* en esta área (Arratia *et al.*, 1983).

Hay una especie de *Trichomycterus* en el río Amarillo, departamento Chilecito.

49. PECES DE SAN JUAN

Según Arratia *et al.* (1983) había 5 especies de peces en esta provincia (Fig. 49.1), y se han agregado dos.

Jenynsia cf. *multidentata*, una especie indeterminada de *Trichomycterus* y *Cnesterodon decemmaculatus*, aparentemente habitan en localidades relacionadas con la parte final del Vinchina – Bermejo (Fig. 48.1).

Hay *Hatcheria macraei* en los ríos Jachal y San Juan.

Diplomystes cuyanus habita el río San Juan y el río Colorado, un afluente del río Los Patos, a su vez afluente del San Juan (Azpelicueta, 1994a).

La perca *Percichthys trucha* ha sido introducida en la zona, y serían también introducidos los dos ciprinodontoideos (Arratía *et al.*, 1983).

Synbranchus marmoratus ha sido citada del arroyo Agua Negra, que nace cerca de Medanito (31°37´S, 68°26´O) y desemboca en el río San Juan. Agua Negra es un curso de 32 km, de 2 a 200 m de ancho, semipermanente, relacionado con la descarga de agua subterránea (Murúa & Acosta, 1997).

Hacia el Sur de La Rioja se observa un aumento paulatino en el número de especies. El río Jachal en San Juan constituye el límite sep-

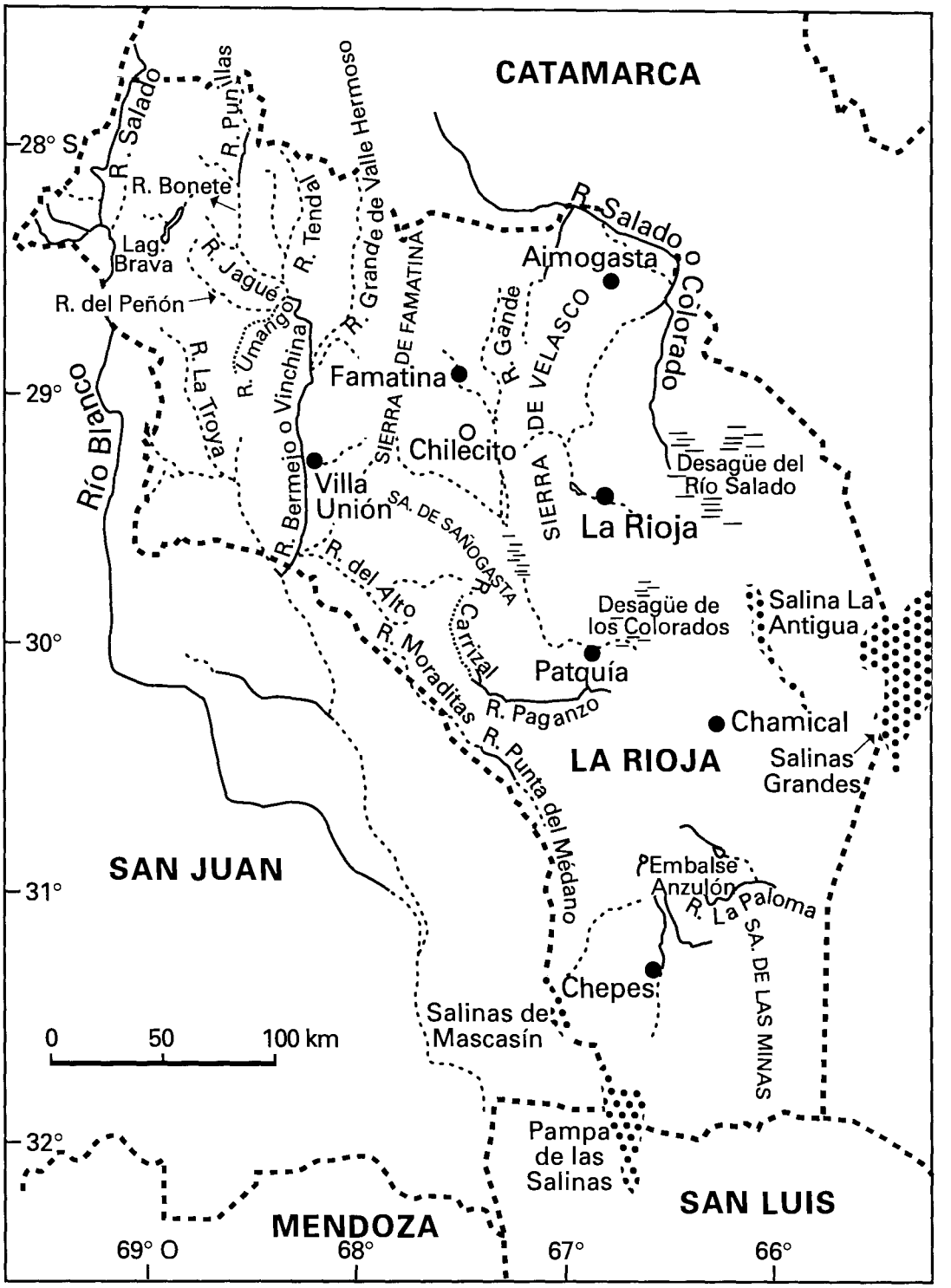


Fig. 48.1. Ríos de la provincia de La Rioja en el Oeste de Argentina. Nótese la presencia de salinas, pequeñas cuencas endorreicas y cursos estacionales.

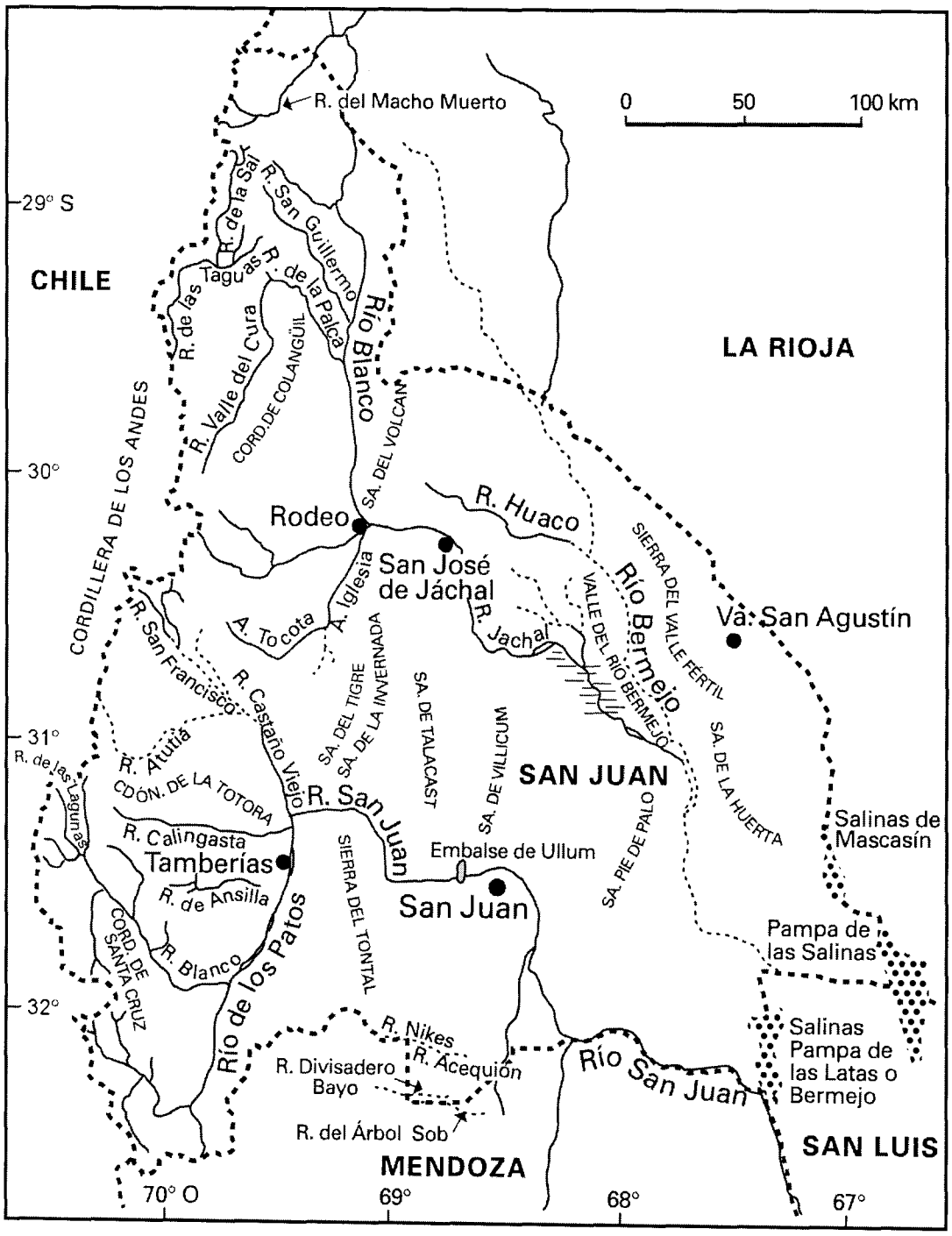


Fig. 49.1. Ríos de la provincia de San Juan en el Oeste de Argentina.

tentrional de la distribución de *Diplomystes*. Arratia *et al.* (1983) consideraron que de acuerdo a las preferencias de hábitat de la especie y las relaciones hidrográficas del río Jachal, podría esperarse un desplazamiento de *Diplomystes cuyanus* hasta La Rioja, pero esto no parece haber ocurrido.

La ictiofauna de San Juan tiene mayor similitud con los territorios al sur de la provincia que con los del Norte (Arratia *et al.*, 1983).

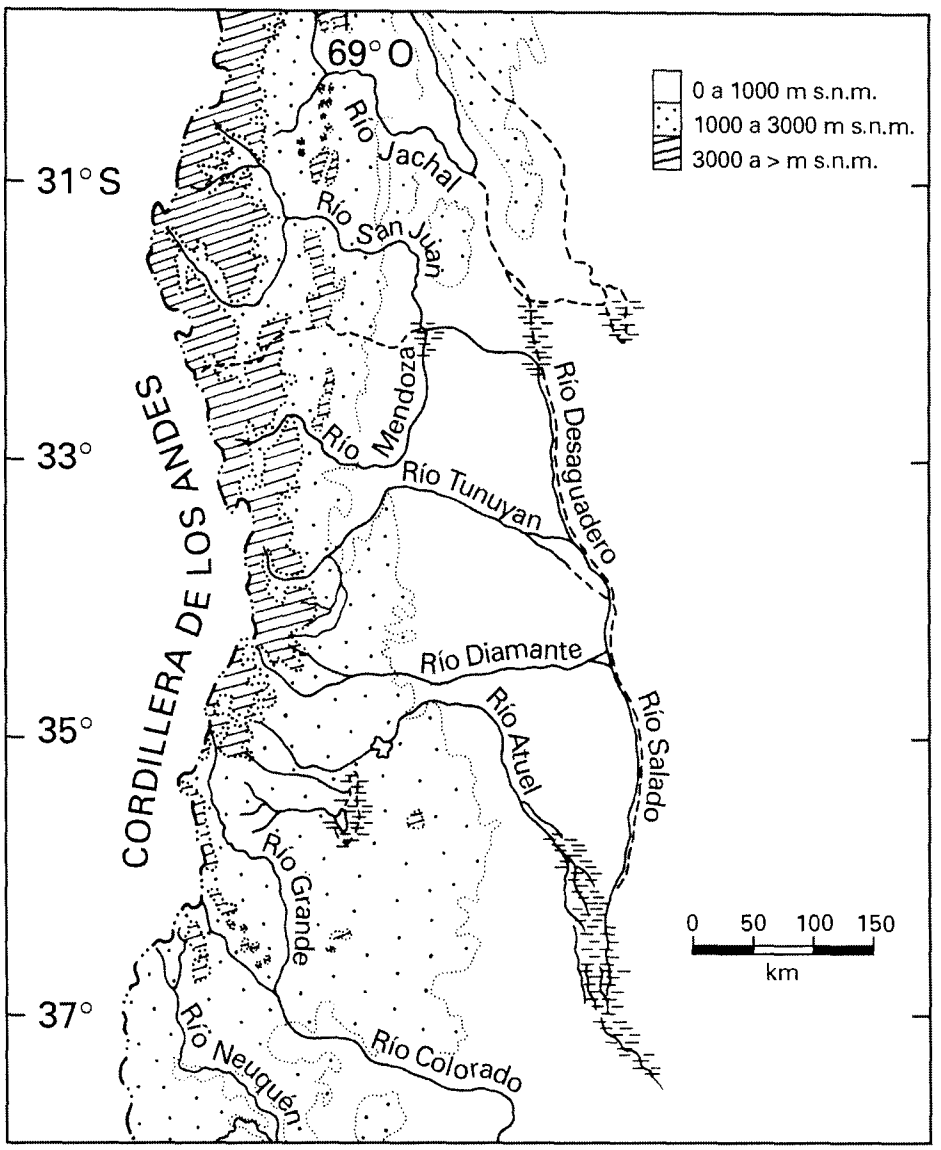


Fig. 50.1. Ríos de la provincia de Mendoza y parte de las provincias limítrofes en el Oeste de la Argentina.

50. PECES DE MENDOZA

... las lagunas de Guanacache, que son un cristalino laberinto, famoso por su grandeza como por la abundancia y calidad de sus peces.

M. de Olivares, *Historia militar, civil y sagrada del reyno de Chile, 1760.*

Desde 32°S hacia el Sur, las condiciones climáticas con predominio de áreas desérticas, salinas y cursos de agua de poco caudal, cambian considerablemente a favor de una mayor variedad de tipos climáticos, temperaturas más bajas y mayores precipitaciones. Desde esta latitud hasta el límite Norte de Patagonia hacia 37°S, y con el mismo patrón NO - SE mencionado más arriba, atraviesan la provincia de Mendoza los ríos Mendoza, Tunuyán, Diamante, Atuel y Grande, y como colector, y de N a S, el Desaguadero - Salado. Entre el Atuel y el Grande está la cuenca endorreica del Malargüe, que culmina en la laguna de Llancanelo, una importante área de refugio de aves migradoras (Fig. 50.1).

Tabla 50.1. Peces de ríos de Mendoza. A: Parte Norte del Desaguadero en la frontera con San Juan, B: Río Mendoza, C: Afluentes del Tunuyán, D: curso principal del Tunuyán, E: Río Diamante, F: Curso superior del Atuel, G: ambientes de la cuenca del Malargüe, H: Río Grande, *: dudosa. Según Arratia *et al.* (1983) con algunas modificaciones.

Especies	A	B	C	D	E	F	G	H
Hatcheria macraei	+	+	+	+	+	+	+	+
Odontesthes hatcheri	+				+			
Jenynsia cf. *multidentata*		+	+	+				
Cnesterodon decemmaculatum		+	+					
Diplomystes cuyanus		+	+				+	+
Silvinichthys mendozensis		+						
Trichomycterus. heterodontum		+						
Trichomycterus borelli		+					+	
*Trichomycterus areolatus**							+	
Percichthys trucha			+	+				
Cheirodon sp.				+				
Cheirodon leuciscus				+				

La distribución de los peces de estas cuencas se conoce con bastante detalle (Arratia *et al.*, 1983) (Tabla 50.1).

A principios de la década de 1980, la mayor parte de las especies del río Mendoza se distribuía en la zona entre Uspallata y Luján. En el curso inferior, entre Palmira y Costa de Araujo, en condiciones ambientales diferentes, se hallaban cardúmenes de *Hatcheria macraei* de cuerpo más alargado y cabeza más estilizada, semejantes a las que Berg (1895) consideró otra especie, *H. Burmeisteri* [ahora un sinónimo]. Estas poblaciones aisladas del río Mendoza, debido a barreras producidas por acción humana, habitan ambientes donde la profundidad media del agua y su velocidad son menores que las que enfrentan las poblaciones de *H. macraei* de otras localidades del mismo río, o del Tunuyán, o del río Jachal de San Juan (Arratia *et al.*, 1983).

En el río Mendoza se dan discontinuidades de distribución debidas a la fluctuación de factores bióticos y abióticos (Arratia *et al.*, 1983). *Silvinichthys mendozensis* fue encontrada en localidades puntuales en los arroyos El Salto y Las Mulas, próximos a Potrerillos, y es el único pez conocido del río Blanco. Habita aguas muy lentas ("*dead zone*") del fondo de la parte ritronal entre 1500 y 1700 m s.n.m. En superficie la velocidad del agua es de 1,8 a 2,5 m s^{-1}, con una temperatura de 8°C (± 5°C). Algunos ejemplares han sido capturados en el río Mendoza, pero se interpreta que han caído accidentalmente por los acantilados por los que el río Blanco se vuelca al Mendoza (Arratia, 1998).

En las cercanías de Potrerillos, en ambientes marginales del río, *Hatcheria macraei, Jenynsia* cf. *multidentata y Cnesterodon decemmaculatus* eran abundantes, y se encontraba también *Diplomystes cuyanus*. Aparentemente, la única especie que habita a todo lo largo del curso, desde 1924 a 600 m s.n.m., es *Hatcheria macraei*.

El pejerrey patagónico, que en el Norte de Mendoza se encontraba en las lagunas de Guanacache (Ringuelet *et al.*, 1967a) y El Plateado (Szidat & Nani, 1951), no fue hallado por Arratia *et al.* (1983). La segunda laguna era en esta fecha un totoral. En cambio observaron pejerreyes bonaerenses introducidos en varias localidades. Según Videla *et al.* (1998), el pejerrey patagónico estaría restringido a la Laguna Blanca de Malargüe y el embalse El Nihuil, y habría anguila criolla en el tramo inferior del río Mendoza y en las lagunas temporarias del Rosario (departamento Lavalle). Datos históricos y propuestas de conservación de los peces de Mendoza pueden verse en Villanueva & Roig (1995).

La cuenca del río Tunuyán tiene la misma riqueza en especies, que no es muy alta, que el río Mendoza. Dos especies de *Cheirodon* viven en el río Tunuyán en zonas con vegetación acuática abundante, donde se encuentran también juveniles de *Hatcheria*. Este río constituye el límite Norte de la distribución de *Percichthys trucha*.

El elemento característico de los ríos Diamante, Atuel, Malargüe y Grande es *Hatcheria macraei*, pero los tricomictéridos son también abundantes. No se han colectado en estos ríos *Percichthys*, *Cheirodon* ni *Jenynsia*.

La presencia de las mojarras *Astyanax fasciatus* y *A. abramis* en el dique El Nihuil, seguramente introducidas por el hombre (Protogino, 1987), su-

giere razones más históricas que ecológicas en la distribución de estos peces en el área.

En los ríos de llanura del Este hay carpa introducida, y en la parte cordillerana sólo se encuentran la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss*, la trucha marrón *Salmo trutta* y la trucha de arroyo *Salvelinus fontinalis*, también exóticas (Videla *et al.*, 1998).

51. FAUNA ACOMPAÑANTE DE *HATCHERIA MACRAEI*

En el área entre el río Jachal en San Juan y el río Colorado, la fauna íctica que coexiste con *Hatcheria macraei* es relativamente pobre. Hay diez especies de peces autóctonos y unas pocas de peces introducidos; pero, con la excepción de las especies de *Trichomycterus*, como ocurre en los ríos Salado (de Mendoza) y Malargüe con *Trichomycterus areolatus* [dudosa, véase VIII 60], ninguna habita el mismo espacio que los adultos de *H. macraei*. Los juveniles, en cambio, han sido colectados junto con *Cheirodon, Silvinichthys mendozensis, Trichomycterus heterodontum, Jenynsia* cf. *multidentata* y salmónidos juveniles. En el río Mendoza se la ha capturado junto con *Diplomystes viedmensis*. En secciones de corriente lenta del mismo río, se los ha colectado con *S. mendozensis* y *J.* cf. *multidentata*. Ni los juveniles ni los adultos de *H. macraei* parecen formar cardúmenes, aunque numerosos individuos pueden convivir en la misma sección de un río. Es una especie carnívora, que se alimenta de insectos acuáticos y de crustáceos del género *Aegla* (Arratia, 1983).

52. DISTRIBUCIÓN DE LOS PECES DEL OESTE DE LA ARGENTINA ENTRE LOS 22 Y 37°S

El área del Oeste de la Argentina entre aproximadamente 28 y 32°S corresponde a la provincia de La Rioja. Debido probablemente a las condiciones climáticas y la escasez de aguas continentales, constituye un límite, o zona de menor riqueza, entre la fauna paranense del Noroeste (con elementos andinos), y la fauna atribuida a la provincia Andino - cuyana al Sur (Arratia *et al.*, 1983).

Los peces que se encuentran al Norte de La Rioja son, en general, parte de la fauna de clima cálido subtropical. Ejemplos de sus indicadores brasílicos son las especies de *Astyanax, Bryconamericus, Rhamdia, Pimelodella, Callichthys* y *Hoplosternum*. Los elementos andinos están representados por *Jenynsia pygogramma* y los *Trichomycterus* [por su distribución, pero son de abolengo brasílico]. Sólo hay dos familias de siluriformes (Trichomycteridae y Diplomystidae) al Sur de La Rioja.

El área que va desde algo al Sur de 28°S hasta 37°S (provincias de San Juan y Mendoza), tiene como elementos característicos a *Diplomystes cuyanus, Silvinichthys mendozensis, Trichomycterus riojanum, T. heterodontum,* una especie innominada de este género y otra de *Cheirodon*. Según Arratia *et al.* (1983), la presencia de cuencas endorreicas, el aislamiento del sistema del Desaguadero, que no drena al Atlántico, y las condiciones geo - ecológicas, serían los factores que han contribuido a una mayor diversidad de siluriformes en áreas puntuales. Salvo *Cheirodon*, los demás son peces bentónicos, potámicos (*Diplomystes*) o ritronales (*Trichomycterus*).

PARTE VIII

La ictiofauna patagónica

> They also found petrified forests, fizzling lakes, and glaciers of blue ice sliding through forest of southern beech.
>
> Bruce Chatwin, *in* Bruce Chatwin y Paul Theroux, *Patagonia revisited.*

El nombre Patagonia ha sido ampliamente usado, con diversa extensión, para designar la parte más meridional de América del Sur. En términos generales, se da este nombre al conjunto de los Andes patagónicos (desde poco más al Sur de los 36°S) y las mesetas y terrazas que desde ellos bajan hacia el Océano Atlántico (Daus, 1971; Rey Balmaceda, 1976, en parte). Según Ringuelet (1955c), la "Patagonia" no tiene una costa Oeste o Pacífica. En la versión didáctica, el límite Norte de la Patagonia es el río Colorado, pero los geógrafos consideran que en la parte occidental se extiende algo al Norte de este río. Se acepta, desde un punto de vista geográfico, que este límite septentrional de la Patagonia es el determinado por la línea definida por los cursos de los ríos Diamante medio, Atuel, Salado-Curacó y Colorado inferior (Grondona, 1953; Daus, 1971; Rey Balmaceda, 1976) (Figuras 1.2, 1.7, 1.8, 54.1, 54.2).

En sentido zoogeográfico, la Patagonia es considerada de manera diferente por diversos autores. Para Arratia *et al.* (1983) la provincia ictiológica Patagónica se extiende al sur de 38°S en la Argentina, y al sur del río Toltén (39°S) en la vertiente occidental de los Andes, es decir, en Chile. Géry (1969) extiende su región faunística "Patagonian" mucho más al Norte que Arratia *et al.* (1983) o que Ringuelet (1975), haciéndola llegar por el centro de la Argentina hasta el borde occidental de Tucumán, con lo que incluiría casi todo lo que los demás llaman Provincia Subandino - cuyana o Andino - cuyana.

Según Géry (1969), la región Patagónica "está caracterizada por la presencia, principalmente en el Norte de Chile y Patagonia, de unos pocos ostariofisos andinos, endémicos, mayormente primitivos, que podrían haber sido empujados a esta área fría por la radiación de grupos más recientes: *Cheirodon, Gymnocharacinus, Nematogenys, Diplomystes, Hatcheria* (¿algunos desnudos en correlación con el clima?). Además hay unas veinte especies relacionadas con especies de Australia, Nueva Zelandia y Africa del Sur, con afinidades marinas. Las condiciones climáticas, así como el origen reciente, junto con la altitud y el caudal irregular de los escasos ríos, alcanzan a explicar la pobreza de la fauna y su gran diferencia con la de otras partes de Sur América". La explicación de Géry concuerda en parte con la hipótesis de Ruiz y Berra (1994) sobre la ictiofauna chilena (VIII 53).

Debe tomarse en cuenta que la pobreza hidrográfica sólo vale para la Patagonia extra andina, y que la sección occidental, que corresponde al Dominio Austral Cordillerano de la clasificación general, es lluviosa, y rica en cursos y cuerpos de agua. Esta es realmente la zona que se considera cuando se habla de los peces de Patagonia, si bien hay peces en varios de los ríos que desembocan en el Atlántico.

Hace entre 20.000 y 18.000 años, los lagos patagónicos al Sur de 38°S no existían, porque el área estaba cubierta de hielo. Los galáxidos que habitan esta parte de Patagonia y los lagos y ríos de Chile meridional, son poblaciones alóctonas que han entrado al área en tiempos relativamente recientes. Durante la glaciación, probablemente encontraron refugio en los ríos de Patagonia oriental, que eran más largos debido al descenso del nivel del mar (Cione y Barla, 2000).

Para Banarescu (1993) "Most lineages of primary freshwater animals confined to southern South America have notogeic, above all Australian ties", entre ellos la familia de peces Percichthyidae (VIII 62). "Endemic to cold temperate South America are however also lineages having not trans-antarctic, but tropical South American ties. These are numerous especially among primary freshwater fishes: the family Diplomystidae ... which is considered the most plesiomorphic of the pan-tropical, prevailing tropical order Siluriformes, the genera *Hatcheria* and *Bullockia* (Trichomycteridae, Siluriformes), the genus *Gymnocharacinus* (assigned to a distinct tribe) and a monophyletic group of three species of *Cheirodon* (Characidae), besides some eight species of *Trichomycterus*; this makes a total amount of about 20 species (12 being members of endemic supraspecific lineages), as against only eight species of the trans-Antarctic Percichthyidae".

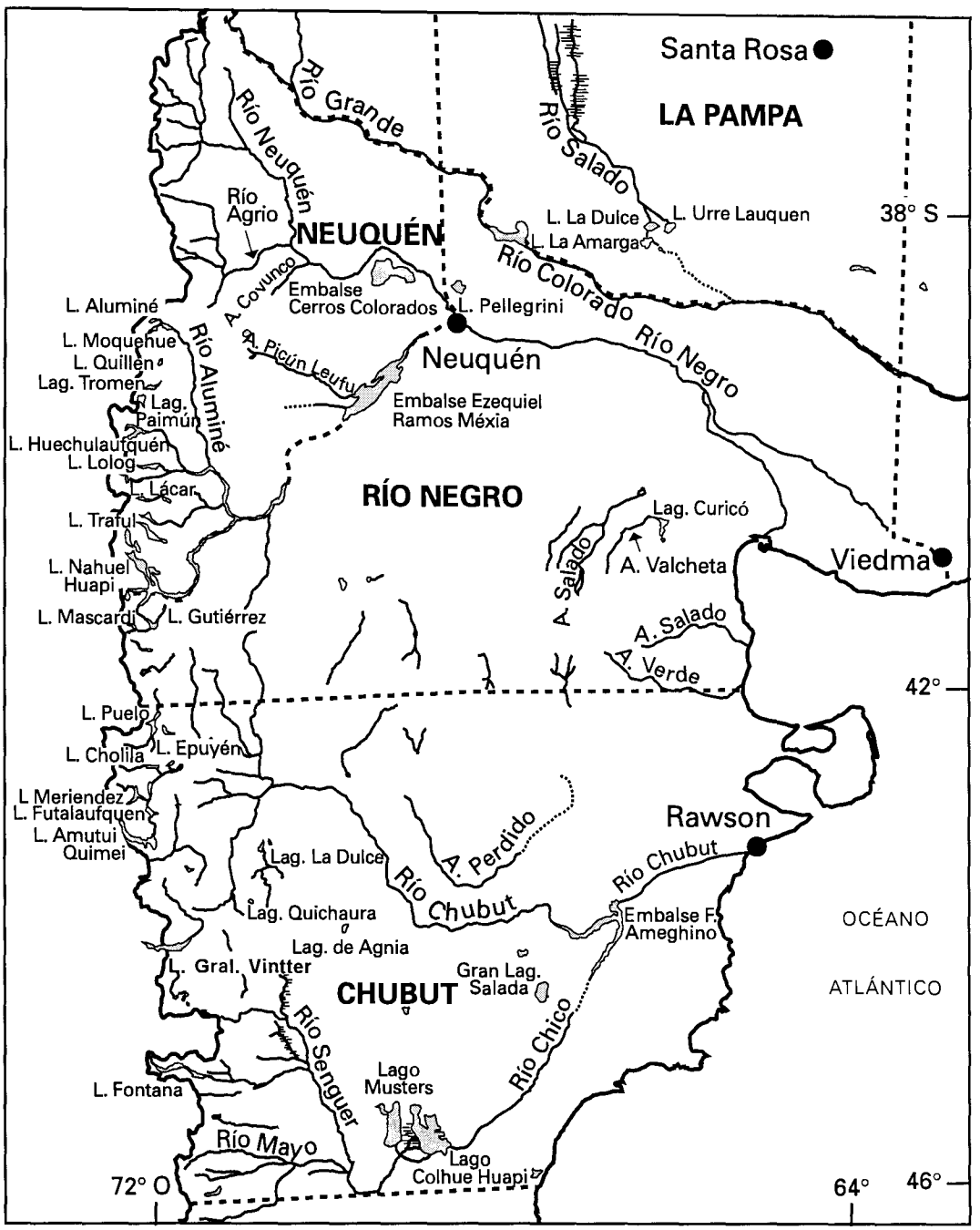


Fig. 54.1. Principales lagos y ríos de la parte Norte de Patagonia. La parte superior muestra ambientes de la provincia de La Pampa mencionados en el texto.

Los lagos de Patagonia pueden dividirse en tres tipos, andinos, de ecotono y de "plateau", que se ordenan a lo largo de un gradiente definido principalmente por las características tróficas y edáficas, y menos por su morfología y las características climáticas. La temperatura y la profundidad de la termoclina están relacionadas con la latitud, pero la termoclina está a mayor profundidad de lo que se esperaría de los modelos de lagos del Hemisferio Norte. La profundidad media y la profundidad

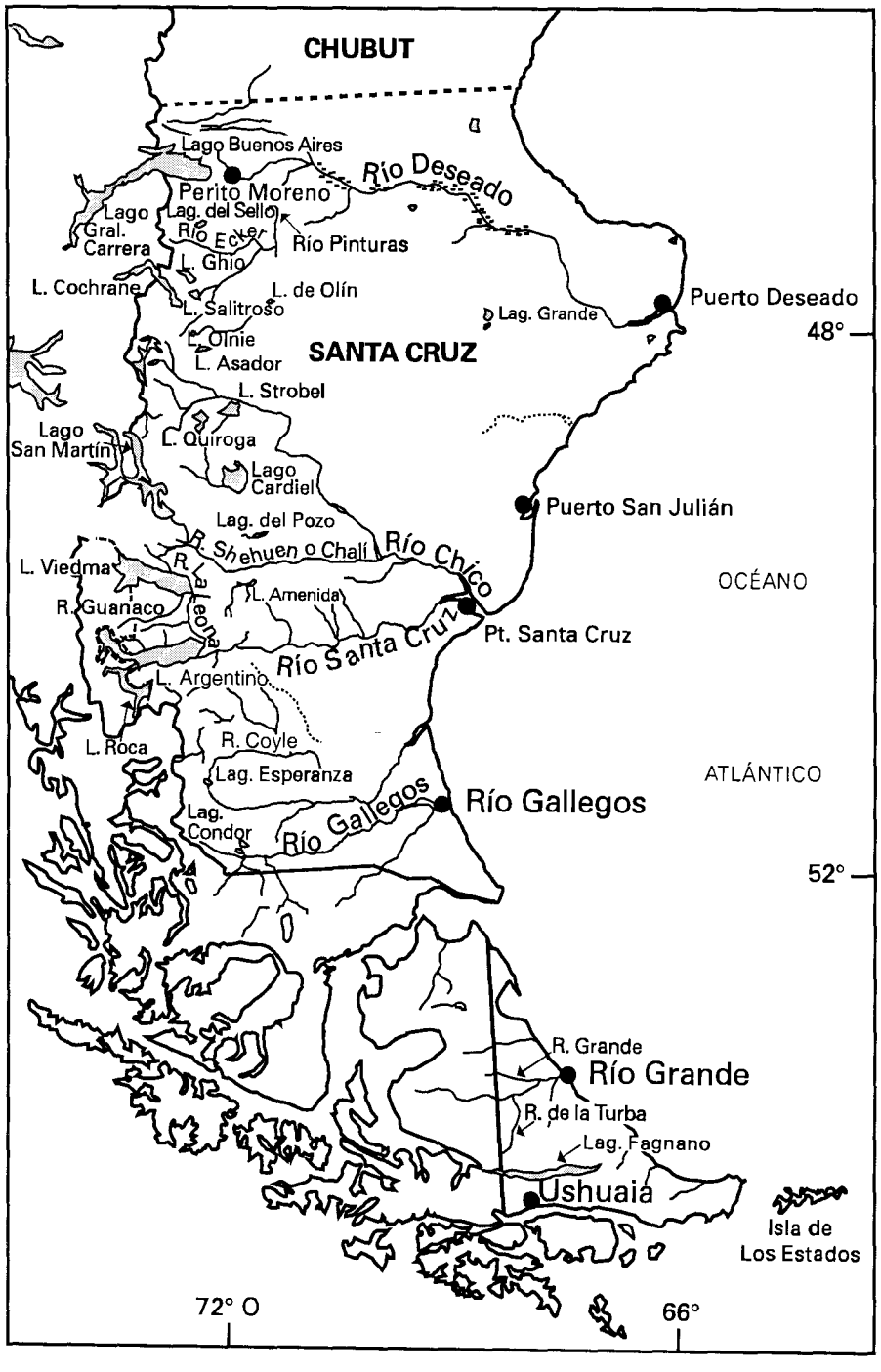


Fig. 54.2. Principales lagos y ríos de la parte Sur de Patagonia.

del disco de Secchi son buenos predictores de la cantidad de clorofila alfa, que en general ha sido sobrestimada (Baigún & Marinone, 1995). Si esto es así, podría sumarse a los factores históricos que subyacen a la pobreza íctica de Patagonia.

Dicen Ringuelet *et al.* (1967a) que "existe una ictiofauna patagónica o patagónico-chilena, pobrísima en número de especies, de notable endemismo y diferenciación respecto a la ictiofauna brasílica, cuyos límites en general co-

inciden en la Argentina con el límite Norte de la Patagonia extra-andina". Los mismos autores indican que el límite Norte de la ictiofauna patagónica coincide con la cuenca del río Colorado y la cuenca del río Desaguadero, comprendiendo (además de las provincias patagónicas al sur del río Colorado), las provincias de Mendoza y San Juan. Este límite estaría indicado por los Diplomystidae, los Trichomycteridae del género *Hatcheria,* y especies de *Percichthys* (VII 52).

La provincia Patagónica se caracteriza por la presencia de las familias Galaxiidae, Aplochitonidae, Diplomystidae y Trichomycteridae (Ringuelet *et al.*, 1967a; Ringuelet, 1975), aunque las dos últimas no son exclusivas. Gosztonyi (1988) propuso formalmente al pejerrey patagónico *Odontesthes hatcheri* (Atherinidae), como especie indicadora de la provincia. Esta especie es la más plesiomórfica del género (Dyer, 1998). El hallazgo de algunos peces de estirpe brasílica en el río Colorado (Almirón *et al.*, 1997), o la complejidad de la biología de de las especies de *Galaxias*, no modifican el hecho de que la Patagonia es realmente pobre en número de especies de peces. Se ha observado que "La escasa disponibilidad de peces que ofrecen los ríos y cursos de agua patagónicos ha obligado [al huillín *Lutra provocax*], en algunas áreas, a adaptarse también a ambientes marinos" (Lichter, 1992).

53. LA ICTIOFAUNA CHILENA

> Montañas así deberían dar nacimiento a ríos caudalosos. Y los habría si las lluvias fueran más constantes, los glaciares más extensos, y sobre todo si no tuvieran que atravesar un desierto...
>
> Benjamín Subercaseaux, *Chile o una loca geografía*

Comentaremos brevemente la composición de la ictiofauna chilena, que tiene algunas relaciones con la de la Argentina, en particular porque el Sur de Chile corresponde zoogeográficamente a la Provincia Patagónica. Así es en los esquemas tradicionales y para los peces. Según Morrone (2001), la parte meridional de América del Sur incluye las provincias del Maule, Bosque Valdiviano, Bosque Magallánico, Páramo Magallánico y de las Islas Malvinas (Subregión Subantártica) y la Patagonia Central y la Patagonia Subandina (Subregión Patagónica).

El conjunto de los peces de agua dulce de Chile es notable por sus disyunciones y por el número de endemitas de genocentro Austral y Brasílico. Comprende 40 especies (Arratia, 1981; Parenti, 1984a,b; Dyer, 2000), de las que 7 se conocen también de la Argentina. Las especies comunes son *Hatcheria macraei, Galaxias maculatus, G. platei, Aplochiton zebra, A. taeniatus, Odontesthes hatcheri* y *Percichthys trucha*. La presencia en la Argentina de *Cheirodon galusdae* y de *Trichomycterus areolatus* es dudosa.

En Chile hay 22 especies introducidas, de las que *Cheirodon interruptus, Cnesterodon decemmaculatus, Odontesthes bonariensis* y "*Cichlasoma*" *facetum* proceden de la Argentina. Esto podría indicar alguna similitud en las condiciones ecológicas, pero estas especies son bastante euritópicas.

Geográficamente, los peces de Chile se distribuyen en tres provincias, la Provincia Titicacense (o del Titicaca) del Dominio Andino de la Subregión Brasílica, y las Provincias Chilena y Patagónica de la subregión Austral.

En el extremo Norte de Chile, la presencia del ciprinodóntido *Orestias agassizi* en la laguna Ascotán, y de los trichomictéridos *Trichomycterus rivulatus, T. laucaensis y T. chungaraensis* en lagos y ríos de la alta puna de Tarapacá, en los altos Andes, implicaría que esta zona debe ser ubicada en la provincia íctica Titicacense del Dominio Andino (Ringuelet, 1974a; Dyer, 2000). A estas especies, y a favor de este criterio, deben agregarse *Orestias parinacotensis*, de Parinacota, en el altiplano de Chile, *O. ascotaensis* del lago Ascotán y *O. laucaensis* del río Lauca [si son especies distintas; véase Villwock & Sienknecht, 1996].

Arratia *et al.* (1983) entienden que la provincia zoogeográfica Chilena se extendería desde el rio Copiapó (27°30'S), algo al Norte de Vallenar, hasta el río Toltén (39°S). En esta parte de Chile Central habitan *Brachygalaxias bullocki, Cheirodon pisciculus, Cheirodon australe, C. galusdae, Diplomystes chilensis, Nematogenys inermis, Trichomycterus chiltoni, Percilia gillisi* y *P. irwini* [todas endémicas de Chile, con la posible excepción de *C. galusdae* si resultara correcta una cita de la Argentina]. *Aplochiton marinus* está citado del río Calle - Calle. Comunes a esta zona y a la Argentina son *Galaxias maculatus, Hatcheria macraei* y *Percichthys trucha,* y eventualmente *Trichomycterus areolatus*. En esta zona central, el río Biobio, de 380 km, compone una de las cuencas más grandes de Chile, que va de 36°43' a 38°55'S, con su origen a 1250 m s.n.m. Por encima de 300 m sólo se encuentran 8 especies nativas de 6 familias: *Cheirodon galusdae, Diplomystes nahuelbutaensis, Bullockia maldonadoi, Trichomycterus areolatus, Aplochiton zebra, Basilichthys australis, Percichthys trucha* y *Percilia irwini*.

De distribución más amplia son los salmones introducidos *Oncorhynchus mykiss* y *Salmo trutta*, pero los peces más abundantes numéricamente son *Trichomycterus areolatus* y *Percichthys trucha*.

En la sección Sur, desde Puerto Montt a Tierra del Fuego, habitan *Galaxias globiceps* que es

endémica [si no está extinta (Berra & Barbour, 1998)], y *Aplochiton taeniatus*, *A. zebra*, *Galaxias platei* y *G. maculatus* que se distribuyen también en la Argentina. De los aterínidos, una familia de abolengo marino, Arratia (1981) cita para aguas dulces de Chile *Odontesthes mauleanum*, *O. debueni* (un sinónimo de *O. brevianalis*), *O. hatcherii* y *Basilichthys australis*.

Los datos precedentes, con ligeras modificaciones basadas principalmente en Arratia (1981), apoyaban la conclusión de Ringuelet (1974a, 1975) de que la ictiofauna chilena corresponde a tres divisiones. Los peces que habitan desde Tarapacá hasta el lago Ascotán corresponden a la Provincia Titicacense del Dominio Andino; los que viven en Chile central, desde cerca de Vallenar hasta Valdivia, a la Provincia Chilena de la Subregión Austral. El Sur de Chile al Sur de Valdivia forma parte de la Provincia Patagónica.

Dyer (2000), propone un esquema algo diferente, en el que la característica más evidente es una mayor extensión de la Provincia Chilena. La parte chilena de la Provincia Titicacense no se ha modificado, pero una sección septentrional de la Provincia Chilena ocupa una franja entre ella y el mar, aproximadamente desde 12°S hacia el Sur.

El límite meridional de la Provincia Chilena se extiende hasta la Isla Grande de Chiloé. De allí hacia el Sur es la Provincia Patagónica. Con nuevos hallazgos, la parte Norte de Chile, entre el Lago Ascotán y Vallenar, de la que en época de Ringuelet no se conocían peces, se ha reducido a la zona entre el río Loa y el río Huasco, al Sur de Copiapó. Están todavía indefinidas la cuenca del río Mataquito y el área entre el río Imperial y Valdivia.

En la Provincia Chilena se han definido las siguientes áreas de endemismo (Dyer, 2000):

El área de Atacama, entre el río Rimac (en Perú) y el río Loa, definida por las especies endémicas *Trichomycterus punctulatus* y especies de pejerreyes del grupo de *Basilichthys semotilus*.

El área Central, entre los ríos Huasco (al Sur de Copiapó) y Rapel (al Sur de Santiago), con las especies endémicas *Diplomystes chilensis*, *Cheirodon pisciculus* y *Basilichthys microlepidotus*.

El área Central Sur, entre los ríos Maule e Imperial (al Sur de Temuco), con las especies endémicas *Diplomystes nahuelbutaensis*, *Bullockia maldonadoi*, *Cheirodon galusdae*, *Trichomycterus chiltoni* y *Percilia irwini*.

El área Sur, entre el río Valdivia y la isla de Chiloé, caracterizada por *Diplomystes camposensis*, *Cheirodon australe* y *Galaxias globiceps*.

La fauna nativa de Chile es un mosaico en parte de origen gondwánico, en parte surcircumpolar y autóctono. Su "naturaleza empobrecida" se debería probablemente a 3 factores: 1- aislamiento por el desierto de Atacama, los Andes, Antártica y el Pacífico; 2- el hecho que los ríos andinos cortos y rápidos proveen pocos nichos [en el sentido de poca variedad de hábitats]; y 3- extinción de la fauna preandina por actividad tectónica y cambios en el nivel del mar (Ruiz & Berra, 1994), a los que pueden agregarse las glaciaciones (Cione & Barla, 2000).

Tabla 54.1. Peces de la Patagonia Argentina.

Galaxias maculatus
Galaxias platei
Aplochiton taeniatus
Aplochiton zebra
Astyanax eigenmanniorum (limítrofe, río Colorado)
Gymnocharacinus bergi (enclave)
Cheirodon interruptus (limítrofe, río Colorado)
Oligosarcus jenynsi (limítrofe, río Colorado)
Diplomystes viedmensis
Diplomystes mesembrinus
Diplomystes cuyanus
Hatcheria macraei
Trichomycterus areolatus (presencia en Argentina dudosa)
Jenynsia cf. *multidentata* (limítrofe, ríos Negro y Colorado)
Cnesterodon decemmaculatus (limítrofe, ríos Negro y Colorado)
Odonthestes hatcheri
Odonthestes bonariensis (limítrofe, ríos Negro y Colorado)
Percichthys altispinis
Percichthys colhuapiensis
Percichthys trucha
Percichthys vinciguerrai

54. LOS PECES DE PATAGONIA

En 1971b McDowall escribió que "much remains to be learned of the composition and distribution of the entire freshwater fish fauna of Southern Chile and Patagonian Argentina". Esta situación ha cambiado bastante en los últimos años (Ferriz *et al.*, 1998).

La Tabla 54.1 comprende los peces que habitan la Patagonia Argentina (las especies introducidas se tratan en VIII 65).

Muchas de estas especies se encuentran en el parque nacional Nahuel Huapi, un área de 754.000 ha, predominantemente montañosa, en la que los lagos cubren 12,3% de la superficie. Hay un gradiente pluvial de 400 mm año^{-1} en el Este a 4000 mm año^{-1} en el Oeste. A 760 m la temperatura media es de 4°C en julio y de 14° a 16°C en enero.

Los ambientes acuáticos son fríos y oligotróficos. Hace 16 años las especies introducidas, *Salvelinus fontinalis* (trucha de arroyo), *Salmo salar* var. *sebago* (salmón encerrado), y *Oncorhynchus mykiss* (trucha arco iris), y las autóctonas *Galaxias maculatus* y *Hatcheria macraei*, eran abundantes. El otuno *Diplomystes viedmensis* y el pejerrey patagónico *Odontesthes hatcheri* eran escasos, y *Galaxias platei* y la trucha espinuda *Percichthys altispinis* (autóctonos) raros (Christie, 1984).

55. PECES DE LOS RÍOS DE PATAGONIA

Peces del río Colorado

Almirón *et al.* (1997) señalan para este río las siguientes especies: *Astyanax eigenmanniorum, Oligosarcus jenynsi, Cheirodon interruptus, Jenynsia multidentata* y *Odontesthes bonariensis*, que son de abolengo brasílico, y *Diplomystes cuyanus, Hatcheria macraei, Percichthys trucha, P. altispinnis* y *Odontesthes hatcheri*, que son de abolengo austral. *Percichthys trucha* es pescada comercialmente en las lagunas La Petrona y La Salada, unos kilómetros al Oeste de Pedro Luro.

Desde el mar entran al curso inferior del río un lenguado del género *Paralichthys*, el pejerrey marino *Odontesthes argentinensis* y la lisa *Mugil liza*. La lisa, que es anfibiótica, es común en los canales que drenan cultivos del valle inferior del río, y más rara en los de irrigación.

Cyprinus carpio ha sido introducida y prospera en los canales de riego, donde se encuentran incluso juveniles.

Peces del río Negro

El río Negro drena un área considerable del Norte de la Patagonia, y es el único río de alguna magnitud al Sur de 40°S. En conjunto con el Colorado descargan más de 1000 $m^3 s^{-1}$ y arrojan al Atlántico 20 x 10^6 T $año^{-1}$ de sedimentos. Por su composición media se parece más a los ríos de Africa que a los sudamericanos (Depetris, 1980). En todos los casos la cantidad de iones es bastante más elevada que en el Paraná.

La fauna de peces del río Negro también incluye componentes brasílicos y australes. Los primeros son *Jenynsia multidentata, Cnesterodon decemmaculatus* y *Odontesthes bonariensis*. *Astyanax abramis* fue citada por Günther (1880) pero no ha sido hallada otra vez. La cita de *Crenicichla scotti* de Berg (1899) es probablemente un error de localidad. Los segundos son *Galaxias maculatus, G. platei, Odontesthes hatcheri, Diplomystes viedmensis. Hatcheria macraei, Trichomycterus areolatus* (dudoso), *Percichthys trucha, P. vinciguerrai* y *P. colhuapiensis* (Almirón *et al.*, 1997).

Peces del río Limay

El río Limay se origina en el lago Nahuel Huapi, a 56°75'S y 71°52'O, a 764 m s.n.m., y desemboca en el río Negro. Sus tributarios más importantes son el Traful sobre su margen izquierda y el Pichileufú sobre la derecha. A unos 110 km aguas abajo de las nacientes el embalse Alicurá forma un lago de 3250 Hm^3.

Datos de la sección entre Confluencia y su entrada al río Negro (Luchini, 1981), indican que el Limay es un río oligotrófico, de agua poco mineralizada y prácticamente sin vegetación sumergida o arraigada. La producción primaria es pobre y resulta de especies epilíticas bentónicas.

Según Luchini (1981), datos inéditos de Marini indicaban la presencia en la zona de El Chocón - Cerros Colorados, en 1964, del pejerrey patagónico *Odontesthes hatcheri*, de truchas criollas del género *Percichthys*, del puyen *Galaxias maculatus*, del bagre *Diplomystes viedmensis* y de la lamprea *Geotria australis*. Esta autora menciona que los peces autóctonos eran poco abundantes en el momento de sus investigaciones. En el caso del pejerrey y el puyen, sugiere que esto se debe principalmente a la presión de predación ejercida por los salmónidos introducidos entre 1903 y 1910, y que son nuevamente sembrados periódicamente. Marini halló en el Limay trucha de arroyo, trucha arco iris, trucha marrón, y salmón encerrado que entraría desde el lago Traful. La talla más frecuente de trucha arco iris fue 31 cm.

Se conocen de este río *Diplomystes viedmensis, Trichomycterus areolatus, Hatcheria macraei, Percichthys colhuapiensis, P. trucha, Odontesthes hatcheri, Galaxias maculatus, G. platei* y hay referencias de *Aplochiton taeniatus* y *A. zebra*.

El pejerrey patagónico *Odontesthes hatcheri*, que es autóctono, y la trucha marrón *Salmo trutta*, introducida, son relativamente comunes en el embalse Piedra del Aguila. Aguas arriba, en Alicurá, es más abundante la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* (Cussac *et al.*, 1998).

El embalse Ramos Mexía, situado a 39°30´S y 69°O a 381 m s.n.m. (Fig. 54.1), es un cuerpo de agua oligo-mesotrófico, resultante del endicamiento del río Limay. Tiene un área de 816 km^2 y una profundidad media de 24,7 m. El agua es blanda, ligeramente alcalina, bicarbonatada cálcica. Poblaciones de *Galaxias maculatus* de los alrededores de este embalse, muestran, a pesar del breve tiempo pasado desde su construcción (29 años), diferencias morfológicas relacionadas con características físicas propias de cada ambien-

te (Ferriz *et al.*, 2001). Cambios similares observaron Arratia *et al.* (1983) en *Hatcheria macraei* del río Mendoza (VII 50).

Peces del río Chubut

Varias localidades del valle inferior de este río, desde aguas abajo del dique Ameghino (Fig. 54.1) hasta prácticamente la desembocadura, fueron muestreadas por Gosztonyi (1988). Halló una especie de *Diplomystes*, después determinada como *D. mesembrinus*, que fue la primera cita para el sistema, *Hatcheria macraei, Odontesthes hatcheri* y *Percichthys vinciguerrai*. También cita los salmónidos introducidos *Oncorhynchus mykiss* y *Salmo trutta*. Se conocen también de este río las dos especies de *Galaxias* y *Percichthys trucha*.

Peces del río Senguer

El río Senguer es uno de los cursos más importantes de la hidrología del suroeste de Chubut (Fig. 54.1). Es el único emisario del lago Fontana (930 m s.n.m.), y después de recorrer unos 340 km desemboca en los lagos Musters y Colhué-Huapi (275 m s.n.m.). El caudal medio del río Senguer es de 51,34 $m^3 s^{-1}$, con crecidas en otoño e invierno por las lluvias, y en primavera, más importantes, por deshielo. El agua es oligohalina, bicarbonatada - cálcica entre las cabeceras y la localidad de Facundo, y bicarbonatada - sódica de allí hasta la desembocadura (Di Persia *et al.*, 1991).

De este río, Ringuelet (1982) describió *Diplomystes mesembrinus* [como subespecie de *D. viedmensis*]. Di Persia *et al.* (1991) citan además *Percichthys trucha, P. colhuapiensis* y *Odontesthes hatcheri*, y las introducidas *Oncorhynchus mykiss* y *Salmo salar sebago*, como las más abundantes. Más raras serían *Salvelinus fontinalis* (también introducida), *Galaxias platei, Hatcheria macraei* y el diplomístido.

Peces del río Chico, Santa Cruz

Se conocen de este río (Fig. 54.2) *Diplomystes mesembrinus, Hatcheria macraei, Percichthys colhuapiensis, Galaxias maculatus, G. platei* y *Aplochiton taeniatus* (Arratia *et al.*, 1983).

De localidades indeterminadas del Sur de Santa Cruz, aparentemente de la cuenca del Coyle (Fig. 54.2), Arratia *et al.* (1983) citan *Percichthys trucha, Galaxias maculatus* y *Aplochiton taeniatus*.

El río Santa Cruz (50°S) es el único ambiente de la Argentina del que se conoce la presencia de una variedad anadroma de la trucha arco iris. Los peces que migran al mar para alimentarse en aguas más ricas, tienen un crecimiento mayor que los residentes, con individuos mayores de 55 cm y hasta de 85 cm (Argumbau & Ciancio, 2000).

56. LOS GALAXIIDAE

> Los *Galaxias* son los peces australes equivalentes a los salmónidos nórdicos, tienen un comportamiento migratorio inverso y sobre áreas de menor extensión y es, por tanto, menos espectacular, pero no sabemos a que nivel hubieran llegado si la historia hubiera sido más exigente con ellos.
>
> Ramón Margalef, *Limnología*.

Los galáxidos tienen una morfología muy típica, definida por la ausencia de escamas y de aleta adiposa, y con la única aleta dorsal ubicada muy posteriormente, a la misma altura que la anal (Fig. 56.1).

En América del Sur, las especies de esta familia se extienden desde algo al Norte de Valparaíso en Chile, y el lago Lacar [más al Sur], en la Argentina, hasta el extremo meridional del continente, incluyendo las Islas de los Estados y las Malvinas (Figuras 54.1 y 54.2). También hay galáxidos en África del Sur, Australia, Nueva Zelandia, Tasmania y Nueva Caledonia.

Se conocen dos géneros sudamericanos de galáxidos, *Galaxias* y *Brachygalaxias*. El primero habita en la Argentina y Chile y el segundo es endémico de Chile. Se considera que de las varias especies nominales de *Galaxias* que se han descripto de América del Sur, sólo *Galaxias platei* y *G. maculatus* son válidas.

Galaxias maculatus

Galaxias maculatus es una especie de unos 125 mm de talla, que forma cardúmenes y se alimenta de invertebrados, en el fondo y en la columna de agua (Fig. 56.1). Es conocida de Australia, Nueva Zelandia y América del Sur [*Galaxias zebratus* es la especie sudafricana]. En América del Sur, *Galaxias maculatus* habita en el lado occidental de los Andes (Chile), desde Punta Maintencillo al Norte del río Aconcagua, hasta el extremo Sur de la cadena de islas al Sudeste de Tierra del Fuego. En la Argentina habita en lagos y ríos cercanos a la vertiente oriental de los Andes a la altura de los 40°S, en el lago artificial Pellegrini en la provincia de Río Negro, en Patagonia central (a la que llega por el Limay), en Chimpay y la laguna Estancia sobre el río Negro, a 30 km de la desembocadura de este río, y en Tierra del Fuego, Isla de los Estados y Malvinas (McDowall, 1971a; Azpelicueta *et al.*, 1996).

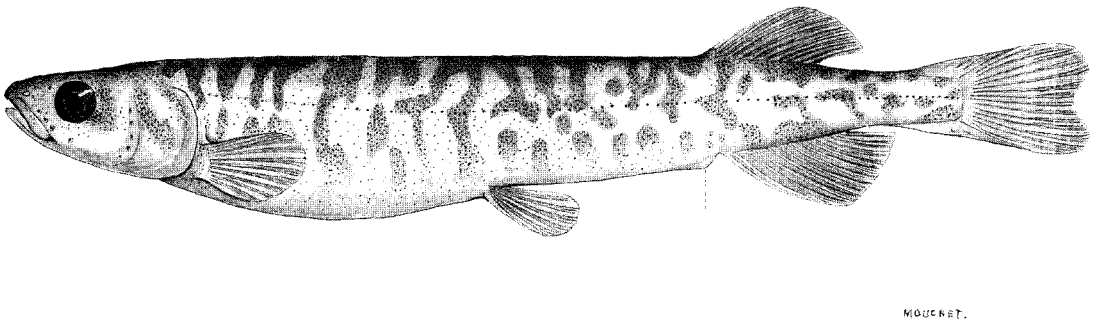


Fig. 56.1. *Galaxias maculatus*, 8,7 cm. Isla de los Estados. Original de E. Mouchet.

Se han encontrado juveniles de *G. maculatus* en pozas de marea en Puerto Deseado (47°45'S), cerca de la desembocadura del río Deseado, sobre la costa atlántica (Gosztonyi & McDowall, 1974) (Fig. 54.2). Esta localidad está a 850 km al Norte de la Isla de los Estados, la localidad costera más cercana conocida hasta ese momento para la especie.

Galaxias maculatus es el único pez de agua dulce de Isla de los Estados, donde fue colectado en un torrente que nace de una laguna cercana al monte Cook y desemboca en el seno Vancouver. En noviembre y diciembre de 1967 los individuos estaban maduros. Se ha sugerido que en esta localidad la especie debe desovar en agua dulce, ya que en el área no hay los "céspedes de gramíneas" que las especies de *Galaxias* de Nueva Zelandia usan para desovar en los estuarios. En esta isla *G. maculatus* se alimenta de larvas de quironómidos, larvas y adultos de tricópteros y coleópteros, isópodos terrestres y una araña (Gosztonyi, 1970).

Parece que tanto en América del Sur como en Nueva Zelandia, *G. maculatus* prospera en una considerable variedad de hábitats. Se la encuentra en pequeños arroyos de fondos arenosos o rocosos, de aguas claras o no, en lagunas de marea aisladas del mar por barras de arena, y en bajíos marginales de grandes ríos o lagos. Es común en sitios de corriente lenta. En aguas rápidas los cardúmenes se dispersan y los peces se ubican en grupos pequeños en las zonas protegidas de las orillas. Los hábitats van de lagunas semi-estancadas de temperatura moderada, a arroyos de montaña de agua fría.

Oliveros & Cordiviola de Yuan (1974) estudiaron (bajo el nombre *Galaxias variegatus*), 101 ejemplares obtenidos con una red de 10 m x 1 m, con malla de 1 cm, en una laguna de inundación del lago Argentino en Santa Cruz, en marzo de 1973. Los ejemplares medían de 3,75 a 9,75 cm, con la mayor frecuencia en 7,25 cm. La relación longitud- peso fue $P= 0{,}227\ L^{3{,}554}$ ($r= 0{,}98$) y el valor del exponente indica una buena condición de la población. Se observaron pesos de 0,22 a 5,03 g.

Se analizó la dieta de 21 individuos entre 6,2 y 7,9 cm de longitud total, encontrando contenido en todos los estómagos. Hubo un neto predominio de elementos animales: copépodos ciclópidos muy abundantes, pupas de quironómidos abundantes, cladóceros raros, y larvas no identificadas, larvas de tricópteros, y coleópteros adultos, raros. Los restos vegetales se consideraron accidentales. Es interesante que la abundancia relativa de las presas fue prácticamente igual a la hallada para 17 ejemplares de la perca *Percichthys vinciguerrai*, lo que según las autoras indicaría competencia por el alimento en esta etapa del desarrollo (juvenil) y época del año.

Ninguna de las seis especies de rotíferos del plancton se halló en los estómagos de los peces, que, al contrario, capturan ciclópidos que no se hallaron, lo que indicaría que los peces tienden a alimentarse en el fondo.

Resultados muy semejantes fueron obtenidos por Ferriz & Salas Aramburu (1996) en el embalse Ramos Mexía. Según sus datos, la especie se alimenta primariamente de invertebrados bentónicos, de los que las larvas de quironómidos son el ítem más abundante, al que se agregan ninfas de efemerópteros, copépodos y ostrácodos como alimento principal. Secundariamente consume larvas de tricópteros, hirudíneos (*Helobdella*), hydracáridos y restos de macrófitas. Observaron cambios en la dieta, tanto estacionales como relacionados con el tamaño de los peces. En este embalse la especie se comporta como un carnívoro bentónico litoral.

La laguna Ezquerra (41°03'S, 71°30'W, 758 m s.n.m.), del sistema del Nahuel Huapi en Río Negro, tiene una superficie de 6 ha, una profundidad máxima de 3 m, y carece de estratificación térmica en primavera y verano. La temperatura

del agua es de 13,5°C en primavera y de 17°C en verano. Las macrófitas son escasas, con la vegetación de la orilla compuesta por *Schoenoplectus californicus* y especies de *Potamogeton* (Cussac *et al.*, 1992). En este ambiente Cussac *et al.* (1991) estudiaron las diferencias de hábitat de diversos grupos de edad de *Galaxias maculatus*. En primavera y verano hallaron las larvas casi exclusivamente en la zona limnética. Los juveniles fueron capturados en la costa durante casi todo el año. En la época en que el puyen es más abundante (octubre en 1989), la talla media estimada fue de 68 mm. La laguna es un área de desove y cría, donde después de la eclosión, que ocurre presumiblemente en la zona litoral, las larvas migran a la zona limnética. Los juveniles son capturados en la costa, y retornan a la zona limnética por lo menos una vez. Los parámetros de la ecuación de Bertalanffy para *G. maculatus* en la laguna Ezquerra fueron $L\infty = 97,2 \pm 0,8$ y $K = 0,0035 \pm 0,719$.

Cervellini *et al.* (1993) reconocieron cuatro grupos de tallas - fecha en larvas y juveniles. Encontraron que la talla media de las presas, *Bosmina longirostris*, harpacticoideos y ciclópidos, está relacionada positivamente con la talla de los peces. En los de menor tamaño el ítem dominante fue *Bosmina longirostris*, y en los más grandes otras especies (véase la comparación con *Odontesthes hatcheri* en VIII 61).

Galaxias platei

Galaxias platei es la especie del género de mayor tamaño en América del Sur (hasta unos 340 mm). Tiene una amplia distribución en Patagonia, y una morfología variable, en la que las proporciones corporales y la posición de las aletas presentan una variación clinal. Parece ser una especie lacustre aunque McDowall (1971a) escribió "... I am not satisfied that I have found the characteristic habitat of this species".

Galaxias platei se distribuye en Chile central y Sur, en los Andes Patagónicos, Tierra del Fuego, Malvinas, en Neuquén y en el Oeste de Río Negro; en los ríos Chico y Chubut en la provincia de Chubut, y en el río Chico de Santa Cruz. En 1996 se la halló en el río Negro a la altura de Viedma y de Chimpay (Azpelicueta *et al.*, 1996) y en 1995 en el lago Belgrano en Santa Cruz (Cione & Barla, 2000).

Se la encuentra en gran cantidad en pequeñas lagunas cordilleranas aisladas que no reciben tributarios importantes. En estos lugares es común a lo largo de costas rocosas o en cavidades, y ocasionalmente en acumulaciones de restos de madera en la orilla. También habita ríos y arroyos de fondo rocoso, entre rocas en las pozas o en rápidos. Se ha sugerido que la época de reproducción es el final del verano y comienzos del otoño.

En el lago Gutiérrez se han utilizado trasmallos modificados para pesca diferencial por hábitats, que mostraron la presencia de esta especie en la zona epibéntica por debajo de 30 m de profundidad (Milano & Vigliano, 1997). Estos autores sostienen que *Galaxias platei* no tiene dificultades en adaptarse a ambientes someros, como la laguna Coyte, de modo que no se sabe si el hábitat epibentónico en lagos profundos es un comportamiento normal, o resulta de la competencia con los salmónidos.

Se conocen algunos aspectos de la biología de *G. platei* en el lago chileno Don Poli (46°15'S, 71°57' W) (Zama, 1986). Este lago, de 1.5 km de largo y 0,5 km de ancho, no tiene tributarios importantes, y en períodos de lluvia intensa fluye al lago conocido en Chile como General Carreras y en la Argentina como lago Buenos Aires (Fig. 54.2). Zama estudió una muestra de 15 ejemplares de 240 a 330 mm de longitud total con pesos de 176 a 378 g, capturados a una temperatura del agua de 14,5°C. De 12 machos examinados 8 presentaron testículos maduros y un índice gonadal entre 5 y 15,4; uno estaba maduro con un índice de 1,1 y los tres restantes inmaduros, con índices entre 0,3 y 0,7. Las tres hembras, de 228 a 286 mm de longitud estándar, estaban maduras; la mayor con el índice gonadal más bajo (5,3) que las otras dos (13 y 13,3), probablemente debido a una puesta parcial (Tabla 56.1).

Los huevos son demersales, pero no pudo comprobarse si son adhesivos. La puesta es en verano, y está precedida por una migración hacia la costa, donde se forman cardúmenes. En unos pocos ejemplares estudiados, el alimento estaba compuesto por semillas, restos vegetales, gasterópodos, bivalvos, crustáceos cladóceros y gammáridos, larvas de insectos acuáticos, insectos terrestres adultos, y huevos de peces [aparentemente de la misma especie, como también observó Campos (1970a) en *G. maculatus*]. Los cladóceros fueron dominantes tanto en número como en frecuencia de aparición, seguidos por los huevos de peces y los gasterópodos.

En el lago Rosario en Chubut, *Galaxias platei* madura en otoño y primavera. En laboratorio los huevos eclosionan en 20 días a 11,5°C. (Ortubay & Wegrzyn, 1991). También viven en este lago la trucha arco iris, el pejerrey patagónico y *Hatcheria* macraei (Ortubay *et al.*, 1987).

En el lago Buenos Aires en la provincia de Santa Cruz, la población de una especie de *Galaxias* referida a *G. platei* fue evaluada durante 1984 y 1985 con una ecosonda de 200 kHz de frecuencia

Tabla 56.1. Algunas características reproductivas de *Galaxias platei* de Chile. Según Zama (1986).

SL (mm)	Peso del cuerpo (g)	Peso gonadal (g)	Diámetro huevos (mm)	Número de huevos
228	210	28,0	1,8 - 1,9	16.500
256	265	34,5	1,7 - 1,8	21.700
286	378	20,0	1,8 - 1,9	10.900

calibrada para detectar masas de ictioplancton (Oldani & Padín, 1986). Se realizaron pescas de control con redes de arrastre de media agua, copo de ictioplancton y red de cerco. La densidad de larvas en distintas partes del lago fluctuó entre 0 y 2635 larvas cada 10.000 m^3, con un peso promedio de las capturas de 0,1092 g.

Las especies de *Galaxias* presentan considerables variaciones en las proporciones corporales y posición de las aletas, aparentemente relacionadas con la distribución geográfica, y quizá con diferencias entre poblaciones lacustrinas y diadromas, aunque la realidad de estas diferencias es difícil de estimar. Quizá por la pobreza de la ictiofauna patagónica se haya insistido mucho sobre este tema en particular. Diferencias entre poblaciones de *Galaxias* de diferentes sectores y embalses del río Limay pueden detectarse con análisis multivariado, y parecen corresponder a diferencias de flujo y tipo de fondo (Ferriz *et al.*, 2001). No hay descripciones equivalentes de la variación intraespecífica en especies de las zonas subtropicales y templadas de la Argentina. La variación en *G. maculatus* parece mayor que la que se encuentra entre ejemplares de *Astyanax eigenmanniorum* o *Bryconamericus iheringi* de diferentes lagunas bonaerenses (Arámburu & Menni, 1966). Es posible que las variaciones en *Galaxias* sean una respuesta a las condiciones ambientales más drásticas a las que se enfrentan los galáxidos. Ejemplos semejantes de variación amplia se dan en el extremo cálido del rango ambiental, en especies de ciprinodóntidos de fuentes aisladas del Death Valley System de Estados Unidos (Soltz & Naiman, 1978). Las poblaciones diadromas y lacustres de *G. maculatus* (o de poblaciones semejantes a *G. maculatus*) de Chile, muestran considerables diferencias en el patrón electroforético de sus albúminas, que sugieren que podrían corresponder a unidades genéticas separadas (Busse & Campos, 1987). Estas poblaciones difieren también en su resistencia al estrés fisiológico. También es posible (Cussac, com. pers.), que la juventud de los ambientes posibilite la existencia de nichos laxamente ocupados, que favorecerían la diversidad morfológica intraespecífica (Taylor, 1999; Ruzzante *et al.*, 1998; Logan *et al.*, 2000).

Alimentación selectiva de *Galaxias maculatus* en un lago andino

En la vertiente oriental de los Andes al Sur de 39°S, el plancton de lagos templados es simple y está compuesto por especies de pequeño tamaño. El efecto de la predación de *Galaxias maculatus* sobre esta comunidad, ha sido estudiado en la laguna Ezquerra (Modenutti *et al.*, 1993). La densidad del pez, estimada por ecosonda, es menor de 1 individuo m^{-3} (Cussac *et al.*, 1992). El cladócero *Bosmina longirostris* y los rotíferos, tienen una mayor densidad a partir de diciembre y de fines de enero respectivamente. *Ceriodaphnia dubia*, mucho menos abundante, tiene un pico entre noviembre y diciembre. Los *nauplii* de ciclopoideos (Copepoda), también son más abundantes de diciembre a marzo, en tanto los copepoditos y adultos de *Boeckella gracilipes* abundan de octubre a enero.

Como se vio antes, los adultos de *G. maculatus* mayores de 50 mm son carnívoros eurifágicos, y su principal alimento son las larvas de quironómidos del bentos. Los primeros estadíos del pez se encuentran en la zona limnética de noviembre a enero (larvas) y de enero a marzo (juveniles). Al contrario de los adultos, la dieta de las larvas y juveniles incluye 13 presas, de las que 11 son planctónicas, indicando que se alimentan básicamente en aguas libres. El pez captura 3 especies que no aparecen en las muestras de plancton. La captura de *Ceriodaphnia dubia* se atribuye a elevada selección visual.

Las larvas seleccionan *nauplii* de calanoideos y ciclopoideos. Los juveniles predan preferentemente sobre *Bosmina* (Fig. 56.2), pero como este cladócero es muy abundante, la selectividad es débil. Al contrario, los juveniles son muy selectivos sobre copépodos ciclopoideos, en particular *Microcyclops anceps* y *Tropocyclops prasinus*.

Cuando las larvas aparecen en el plancton, al final de la primavera, la predación afecta los

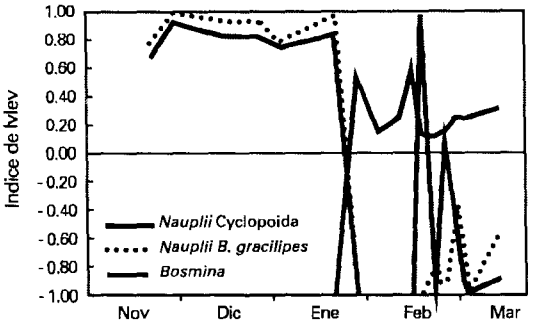


Fig. 56.2. Variación mensual de los valores del índice de Ivlev de las principales presas de juveniles de *Galaxias maculatus*. Modificado de Modenutti *et al.* (1993).

nauplii de *Boeckella gracilipes*, impidiendo el desarrollo de la cohorte de verano.

Durante el verano, los juveniles afectan las poblaciones de *Ceriodaphnia dubia*, que aparecen en la dieta aunque no en el plancton, sugiriendo que la acción del pez impide el desarrollo de la población, aunque este fenómeno tiene alguna variación temporal. La acción de *Galaxias maculatus* sobre *Bosmina longirostris* es débil. Modenutti *et. al.* (1993) concluyen que, a diferencia de lo observado en comunidades planctónicas en las que hay componentes de mayor talla, la predación del puyen sobre la comunidad de plancton de pequeña talla de la laguna Ezquerra no produciría cambios en la estructura de la comunidad. Sin embargo, la acción del pez es suficiente para inhibir la cohorte de verano de *Boeckella gracilipes* e impedir el establecimiento de poblaciones densas de *Ceriodaphnia*. Al contrario, no pudo establecerse relación entre la predación y la mortalidad de *Bosmina*.

Relaciones tróficas entre los peces de un embalse de Patagonia

El embalse Ramos Mexía, mencionado más arriba, está habitado por *Galaxias maculatus, Odontesthes hatcheri, Percichthys trucha* y *P. colhuapiensis,* que se reproducen naturalmente, y dos salmónidos introducidos, *Oncorhynchus mykiss* y *Salmo trutta*.

La alimentación de estas especies fue estudiada en ejemplares capturados con redes agalleras entre 1 y 20 m de profundidad en cuatros puntos de muestreo (Ferriz & Salas Aramburu, 1994). Para cada especie se consideraron los cambios de dieta con el crecimiento, y las tallas de maduración. Un análisis de componentes principales mostró que los tres primeros componentes explican respectivamente 19,9, 17,16 y 12,6% de la varianza. Los factores más importantes del primer componente son las larvas de quironómidos, los restos de peces y los hirudíneos; del segundo las algas, ninfas de plecópteros y copépodos; y del tercero larvas de tipúlidos, ninfas de efemerópteros y ostrácodos.

Se distinguieron 6 grupos tróficos, que agrupan clases de talla de especies diferentes que se alimentan de la misma manera, y que se consideran como unidades ontogenéticas "tróficas".

El primero está formado solamente por *Galaxias maculatus*, que es la especie más eurifágica. Se alimenta de estadios preimaginales de insectos acuáticos, hirudíneos y microcrustáceos, es decir, es un carnívoro generalista, que se alimenta en toda la columna de agua (Ferriz, 1984).

Los adultos de *Percichthys trucha* forman un grupo con una dieta bentónica de larvas de quironómidos, ostrácodos, hirudíneos y larvas de otros insectos.

Los juveniles de *Percichthys trucha, P. colhuapiensis* y pejerrey se alimentan de cladóceros, ostrácodos y ninfas de odonatos. Los juveniles de pejerrey se relacionan con la capa superficial, en la que capturan insectos terrestres. Es notable que estas especies tengan una dieta similar, aunque el pejerrey prefiere aguas abiertas y las percas se relacionan con el sustrato y las plantas acuáticas.

Los pejerreyes adultos consumen los moluscos *Chilina gibbosa, Biomphalaria peregrina* y otros, que en las tallas mayores conforman 75% de la dieta.

Un quinto grupo está compuesto por ejemplares de tallas intermedias de *Percichthys colhuapiensis*, que muestran un régimen mixto que incluye peces e insectos bentónicos, y que se diferencia del siguiente por consumir más moluscos e insectos.

Finalmente, la trucha arco iris, la trucha marrón, y los individuos mayores de *Percichthys colhuapiensis*, son los predadores superiores del ambiente, predando sobre el puyen, las percas y los pejerreyes. Ferriz & Salas Aramburu (1994) consideran que los salmónidos utilizan este tipo de presa por la escasez de insectos terrestres relacionada con la pobreza de vegetación perilacustre, y que a pesar de la superposición trófica, los salmones pelágico litorales se separan espacialmente de las percas boconas que son más bentónicas.

Los individuos de tallas intermedias son más generalistas y oportunistas. En cambio, los ejemplares de mayor tamaño de trucha marrón y perca bocona derivan a una marcada ictiofagia, y los pejerreyes grandes a la malacofagia. En ambos casos la diversidad de la dieta disminuye.

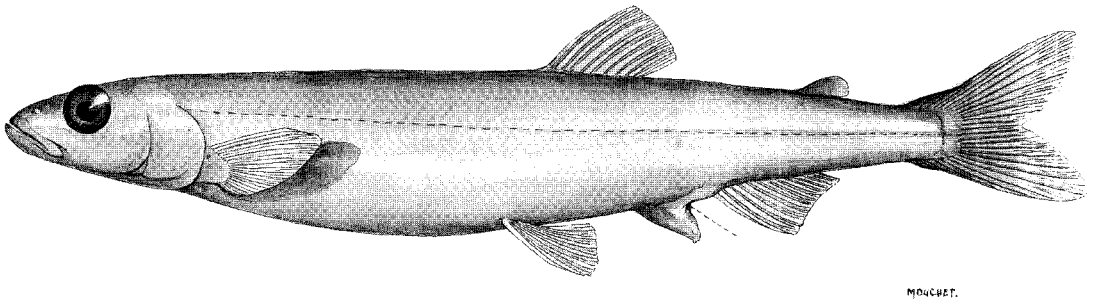


Fig. 57.1. *Aplochiton taeniatus*, 13 cm. Puerto Blest, Lago Nahuel Huapi. Original de E. Mouchet.

Nótese que en 29 años de existencia del lago, y con introducción de especies exóticas, se ha establecido una red trófica que incluye varios tipos de alimentación.

57. LOS APLOCHITONIDAE

La familia Aplochitonidae en el sentido de McDowall (1969) comprende dos géneros: *Lovettia*, monotípico, de Tasmania, y *Aplochiton* Jenyns, 1842, compuesto por dos especies, *Aplochiton taeniatus* y *A. zebra*, que se encuentran en la Argentina (incluyendo Malvinas) y Chile (Fig. 57.1). Las variaciones morfológicas en este grupo son grandes, lo que produce algunas dificultades taxonómicas. McDowall & Nakaya (1987) consideran que éstas pueden apreciarse de dos maneras. Una es considerar que en los ríos y lagos de América del Sur hay un complejo de especies o subespecies de *Aplochiton,* que el material disponible no permite resolver. La otra es que existen las dos especies citadas (quizá también una tercera (*Aplochiton marinus*), que presentan, cada una, historias de vida alternativas, con estrategias diadromas y no diadromas, que llevan asociadas características morfológicas diferentes.

Aplochiton zebra se ha registrado en Tierra del Fuego y Malvinas (Ringuelet *et al.*, 1967a), y en el lago Rivadavia en Chubut (Lattuca *et al.*, 2001). En 1945 Pozzi la citó de varios ríos del sistema del río Negro. *Aplochiton taeniatus* se encuentra en la Argentina desde el lago Lacar hasta el extremo sur de Tierra del Fuego.

En Chile *Aplochiton zebra* habita pequeños arroyos que desembocan en lagos, y pequeñas pozas al costado de ríos, debajo de las rocas. Numerosos cardúmenes grandes fueron observados en pozas y ríos, los mayores debajo de presas o cobertura marginal. Los peces de mayor tamaño se hallaron entre grandes rocas en la base de una cascada (McDowall, 1971b).

Eigenmann (1928) escribe que *Aplochiton taeniatus* se captura en lagos o arroyos cerca de las bocas, o en las partes claras, abiertas, de los ríos; e indica que la presunta especie marina (*A. marinus*) se encuentra a lo largo de la costa y a poca distancia tierra adentro. El mismo Eigenmann ha señalado que *A. taeniatus* se reproduce en el mar (en Chile), y McDowall sostiene que también lo hace en lagos o en tributarios de lagos. La puesta es en marzo. El mayor tamaño observado para esta especie es 384 mm (McDowall & Nakaya, 1987).

En Chile los machos adultos de *Aplochiton taeniatus* forman grandes cardúmenes que se acercan a la costa en invierno (agosto). Las hembras depositan lentamente sobre rocas, troncos y ramas, unos 3000 huevos que son cubiertos con fluido espermático por medio de rápidos movimientos de los machos. Los embriones eclosionan a una temperatura de 10°C. Los juveniles viven en arroyos, donde evitan la corriente refugiándose entre las piedras, alimentándose principalmente de insectos acuáticos.

En los fiordos del Sur de Chile, los adultos se dirigen a aguas estuariales leníticas de baja salinidad, donde se alimentan (Campos, 1984).

Aunque a primera vista se trata de especies de morfología muy similar, se ha mostrado que difieren en detalles que caracterizan a *Aplochiton zebra* como un predador de invertebrados, y a *Aplochiton taeniatus* como un ictiófago (McDowall & Nakaya, 1988). Así *A. zebra* tiene una cabeza más pequeña, con la boca también menor (no sobrepasa la mitad del ojo), y con dientes ligeramente curvados, de tamaño pequeño y uniforme. El canal alimentario incluye un estómago corto, sacular, y el intestino muestra un asa intermedia. *Aplochiton taeniatus* tiene la cabeza más larga, con un hocico más agudo, y la boca mayor, con dientes largos y curvados, incluyendo varios caniniformes. El estómago es alargado, llega a la altura de las pélvicas o las sobrepasa, y el intesti-

no no forma asas medianas. De acuerdo a estos datos, las especies de *Aplochiton*, que son simpátricas en muchos lugares de Patagonia y Chile, muestran diferentes estrategias y diferencias anatómicas concomitantes. En el contenido estomacal de *A. zebra* (3 ejemplares), se han hallado sólo larvas de odonatos (Anisoptera), quironómidos y tricópteros. El alimento de un ejemplar de *A. taeniatus* consistió en dos ejemplares de 105 mm del nototénido (marino costero) *Eleginops maclovinus*.

58. LA DISCUSIÓN ZOOGEOGRÁFICA

> El que hace afirmaciones acerca del Océano, como ha remontado la noticia a lo desconocido, no puede ser refutado.
>
> Herodoto, *II Libro de la Historia.*

La distribución geográfica de los galáxidos ha llevado a considerable polémica. Trataremos las dos posiciones más definidas.

Escribe McDowall (1971b:47) que "Como los Galaxiidae y las lampreas meridionales de agua dulce (subfamilia Geotrinae), la familia Aplochitonidae tiene una distribución transpacífica, con especies en Tasmania y en América del Sur meridional. *Galaxias maculatus* (Jenyns) y *Geotria australis* Gray se encuentran en Australia, Nueva Zelanda y América del Sur, y ambas tienen estadíos marinos en su ciclo vital. El hecho de que haya especies comunes a estas áreas implica que cualquier fragmentación de un continente meridional debe haber ocurrido demasiado temprano como para permitirnos usar la deriva continental para explicar la distribución de estas especies. La dispersión transoceánica parece bastante cierta. Aunque no se conocen géneros o especies de aploquitónidos de ambos lados del Pacífico, me inclino a creer que la deriva continental no debería ser invocada para explicar la distribución de los Aplochitonidae. Hay dos razones para esta posición. Primero, se conocen estadíos marinos de *Lovettia* y se sospechan en *Aplochiton*; de modo que la dispersión a través del mar, como debe haber ocurrido en *Galaxias maculatus*, es comprensible". La segunda razón es de naturaleza taxonómica, y consiste en que la cercanía filogenética de *Aplochiton* y *Lovettia* no está bien establecida, de modo que si correspondieran a diferentes familias, el rango transpacífico de los "Aplochitonidae" sería un artefacto taxonómico y la cuestión no tendría mayor significado zoogeográfico.

Agrega McDowall (1971b:49) que la distribución de *Aplochiton* es similar a la de *Galaxias*, aunque de alcance más septentrional, que el frío puede ser un factor limitante para el género en Chile, y que la presencia de *Aplochiton* en el sistema del río Negro en la Argentina se debe a dispersión desde Chile a través de los Andes, explicación que también ha dado para la presencia en la Patagonia argentina de *Galaxias maculatus* y *G. platei*.

Una visión diferente de los procesos que llevaron a la distribución actual de los galáxidos, se inicia aparentemente [según Rosen, 1974], con Whitley (1956), que invocó un continente antártico preterciario. Esta visión, ahora muy generalizada, fue comentada en detalle por Ringuelet (1961) en su "tipo de distribución" gondwánico.

Rosen (1974) sostuvo que una hipótesis gondwánica de distribución, basada sobre un creciente cuerpo de evidencia geográfica, explica de manera sencilla los centros de población actualmente separados de los galáxidos. Insiste, incluso, en que "es posible descubrir en qué partes de la masa de tierra del Gondwana deben haberse originado los galáxidos, identificando el grupo hermano primitivo en una filogenia bien establecida del grupo". Así, señala que en los Aplochitonidae (de nivel subfamiliar para él), las formas sudamericanas como *Aplochiton* pueden representar un grupo hermano primitivo del género *Lovettia*, una forma tasmaniana muy especializada. A su criterio, esto "quizá indicaría que los Aplochitoninae se originaron en el fragmento sudamericano de Gondwana", y como este grupo es el grupo hermano primitivo de los Galaxiinae, toda la familia (Galaxiinae + Aplochitoninae *sensu* Rosen), podría haberse originado en América del Sur, extendiéndose hacia el Este a través de aguas continentales (en lugar de a través del mar), para colonizar Africa, y vía el continente Antártico a Australia y Nueva Zelanda.

Sobre esta cuestión, Croizat *et al.* (1974) escribieron que "Si se asume que los galáxidos son gondwánicos, es decir, que su distribución actual representa el aislamiento geográfico de fragmentos de una o dos especies ampliamente distribuidas, por fractura de la masa de tierra de Gondwana, uno podría tener la tentación de preguntar dónde se originaron las especies ancestrales de los galáxidos. ¿Se originaron en algún centro, correspondiente a un punto en el mapa, y desde allí se dispersaron a través de Gondwana?. Esta pregunta puede ser considerada con relación a (1) el hecho de que los galáxidos tienen un grupo hermano, los salmónidos de Laurasia, y (2) la posibilidad de que los galáxidos de Gondwana y los salmónidos de Laurasia sean vicariantes, que se formaron en respuesta a la fractura inicial de Pangea en Laurasia y Gondwana. Si fue así, entonces la especie ancestral común a ambos grupos

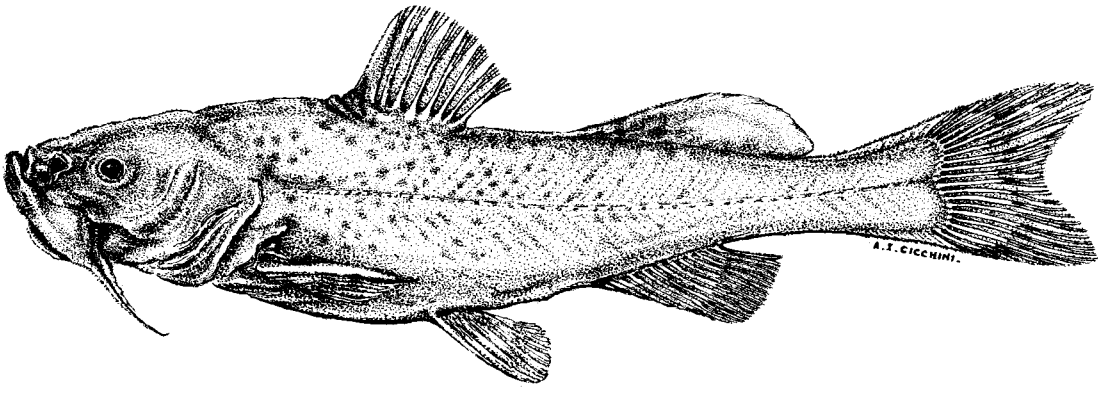


Fig. 59.1. *Diplomystes cuyanus*, otuno. Arroyo Villucó, Mendoza. Original de A.I. Cicchini.

puede haber estado ya ampliamente dispersada a través de Pangea, y la cuestión de la dispersión de la especie ancestral de los galáxidos se hace innecesaria y quizá irrelevante. No negamos que, en uno u otro momento, la dispersión haya tenido un papel importante en la formación de las distribuciones antiguas en Pangea, de las cuales nosotros sólo conocemos los remanentes vicariantes; o que desde entonces haya habido alguna dispersión, indicada por simpatría entre las especies modernas de galáxidos. Pero no vemos ninguna necesidad de asumir que ha habido más dispersión que la indicada por la evidencia".

Berra *et al.* (1996) han usado datos genéticos para apoyar la dispersión continua de *G. maculatus*. En cambio Campos (1973), sostiene que la ecología de los galáxidos "revela una fuerte relación con las aguas dulces que no les permite una larga residencia en el océano. Si fueran dispersados a través del océano por la corriente de la deriva del Oeste, el ciclo completo de desarrollo postembrionario debería haberse adaptado al mar, o los peces morirían". En 1984 Campos insistió en que "la mejor explicación de la distribución disyunta de estos peces es una explicación histórica basada en la fragmentación del continente de Gondwana". Campos (1972), sostuvo que había una gran similitud en el cariotipo de *Galaxias maculatus* de Chile y Australia. En realidad, el argumento más fuerte a favor de una tesis como la de Rosen, sigue siendo que a pesar de la intensidad de la pesca en muchas áreas de los mares meridionales, nunca se han hallado larvas o juveniles marinos de los galáxidos alejadas de la costa.

59. LOS DIPLOMYSTIDAE

La familia Diplomystidae (como otras 29), es endémica de América del Sur (Fig. 59.1). Tradicionalmente ha sido considerada la más primitiva de los Siluriformes debido a la presencia del maxilar funcional y dentífero, [que se encuentra también en los Hysidoridae del Eoceno medio de USA], de manera que sería el grupo hermano plesiomorfo de los demás siluriformes.

Las referencias más antiguas indican que sus especies se distribuían ampliamente en el centro y Sur de Chile, y en la Argentina, desde San Juan hasta Patagonia. Hacia 1930, según datos de Eigenmann y Mac Donagh, se vendían diplomístidos en los mercados de Santiago y de Buenos Aires. Al contrario, ahora es relativamente difícil hallar estos peces en lagos o ríos de estos países. *Diplomystes chilensis* ha desaparecido de localidades de las que había sido citado. Esta retracción de los componentes de la familia se debe a su intolerancia a los cambios ambientales (Arratia, 1983, 1987), de manera que se los considera especies en peligro (Azpelicueta, 1994b).

Como puede verse en la Tabla 54.1, tres especies de esta familia son conocidas de la Argentina. *Diplomystes viedmensis* está limitada al Río Negro, desde las cabeceras en la laguna Varvarco Campos y el lago Nahuel Huapi hasta la desembocadura (Azpelicueta, 1994b). *Diplomystes cuyanus* es la de distribución más amplia; se la encuentra en el río Colorado y sus tributarios, y en el sistema del Desaguadero - Salado, incluyendo los ríos San Juan, Mendoza, Tunuyán, y ambientes temporarios relacionados. *Diplomystes mesembrinus* habita el sistema Chubut - Senguer y ríos de Santa Cruz (Ringuelet, 1981b, 1982). Las tres especies habitan en la actualidad diferentes cuencas, cuyas cabeceras están aisladas por elevaciones cercanas a los 1500 m (Azpelicueta, 1994a).

En Chile, los ejemplares jóvenes de *Diplomystes camposensis* prefieren la zona bentónica de la sección ritronal de ríos montanos, mientras los adultos se ubican en el fondo de la sección potámica.

Esta especie se encuentra también en lagos. La mayoría, pero no todos los ejemplares, fueron capturados en lugares sin vegetación (Arratia, 1987). Al contrario, en el río Chubut se han observado ejemplares pequeños de *Diplomystes mesembrinus* en un área encajonada, con vegetación arraigada (Gosztonyi, 1988). De las tres especies argentinas, sólo *D. viedmensis* habita en lagos. Se desplaza libremente por el fondo, capturando sus presas sobre el sustrato, o alterándolo por remoción de las piedras (Ferriz, 1994).

Los diplomístidos ocupan alturas desde unos pocos metros hasta 2000 m s.n.m. Su dieta parece ser exclusivamente carnívora, e incluye crustáceos del género *Aegla*, insectos larvales y adultos, y anélidos. No se han observado ejemplares con el estómago vacío.

En *Diplomystes viedmensis* y *D. cuyanus* el ovario es impar. En ejemplares maduros ocupa la mayor parte de la cavidad abdominal y muestra una constricción ventral. Los óvulos maduros miden unos 4 mm de diámetro. Se han hallado hembras maduras de *Diplomystes viedmensis* en marzo en el río Limay, y de *D. cuyanus* en febrero en el río Mendoza (Azpelicueta, 1994a).

Diplomystes viedmensis habita ambientes lóticos y lénticos, pero no se conoce su lugar de reproducción. Los huevos son relativamente grandes (± 5 mm), de modo que es posible que carezcan de período larval o que sea muy breve. Es probable que esta especie, que no es comida por peces nativos, sea afectada por la predación de los salmones introducidos, que ejercerían una presión de selección nueva en su evolución (Macchi *et al.*, 1997).

Los cariotipos de dos especies chilenas han sido descriptos por Campos *et al.* (1997), y el de *Diplomystes mesembrinus* por Oliveira & Gosztonyi (2000).

60. LOS TRICHOMYCTERIDAE DE PATAGONIA

Los bagres de torrente, bagres anguila o bagres serranos (Subfamilia Trichomycterinae de la familia Trichomycteridae), son formas libres, en general de aguas corrientes, límpidas y frías. Una especie, *Trichomycterus davisi*, se encuentra en el Paraná subtropical, lo mismo que especies de las subfamilias, Stegophilinae y Vandellinae. La subfamilia Trichomycterinae comprende tres géneros: *Hatcheria*, bien representado en la provincia Andino Cuyana (VII 51, 52) y en Patagonia, *Trichomycterus*, que es el de distribución más amplia (Centro y Noroeste de la Argentina), y *Bullochia*, endémico de Chile central (Ringuelet, 1975; Arratia *et al.*, 1983).

Hatcheria macraei

En 1981 Arratia y Menu-Marque revisaron el género *Hatcheria*, concluyendo que las cinco especies nominales que incluía eran indistinguibles, y que la única válida es *Hatcheria macraei* (Girard, 1855), cuya localidad tipo es Uspallata, Mendoza. Se trata de un pez que alcanza algo menos de 300 mm de longitud total, y que tiene una coloración extremadamente variable, probablemente correlacionada con el tipo de sustrato.

Hatcheria macraei se distribuye en la provincia Patagónica y en la Subandino - cuyana. Hacia el Norte llega hasta el río Jachal y el río San Guillermo en San Juan (Arratia & Menu-Marque, 1981; Haene *et al.*, 2001) (Fig. 49.1), y al río Grande de La Rioja (Arratia *et al.*, 1983) (Fig. 48.1). Por el río Colorado alcanza, hacia el Este, la altura de Pedro Luro. La cita de Gosztonyi (1988) para el valle inferior del río Chubut, extendió considerablemente hacia el Este su distribución en Chubut, donde era conocida de la zona de los lagos cordilleranos y del río Chico (Fig. 54.1). El límite meridional estaría en el río Blanco, afluente del lago Salitroso (47°30´S, 71° 38´O, Fig. 54.2), en la provincia de Santa Cruz (Arratia *et al.*, 1983).

Estos peces son estenotermos de aguas frías, que rehuyen la luz y se acomodan contra la corriente (lucífugos y reófilos), y habitan aguas transparentes y frías, de fuerte corriente, con lecho arenoso o fangoso (Ringuelet *et al.*, 1967a). Observaciones detalladas (Arratia & Menu-Marque, 1981) de *H. macraei*, muestran que los individuos juveniles, hasta unos 20 mm de longitud total, se encuentran en pozas de aguas quietas, a profundidades entre 1 y 5 cm, sobre fondo arenoso con algunas piedras pequeñas. El color del fondo puede ser gris, blancuzco o oscuro, según el río, y la corriente alcanzar una velocidad de hasta 0,45 m s^{-1}.

Una parte de los peces, con tallas entre 20 y 60 mm de longitud total, se ubica entre las plantas acuáticas cercanas a la orilla, a profundidades de 5 a 20 cm, con corrientes de 0,08 a 0,71 m s^{-1}. Otros individuos de estas tallas se encuentran sobre fondos rocosos y arenosos en la zona muerta de las secciones ritronales, donde el fondo es mayormente oscuro (pero puede ser también rojizo, gris o blancuzco), las profundidades son de 5 a 20 cm y la velocidad del agua es igual a la mencionada más arriba. Los individuos mayores de 70 mm se encuentran en la misma zona de rápidos que los anteriores, pero en fondo oscuro, predominantemente rocoso, a veces con un poco de arena, a profundidades entre 10 y 30 cm, y con velocidades de la corriente entre 0,10 y 3,20 m s^{-1}. Una velocidad de la corriente por encima de 3 m

s^{-1} parece ser limitante en el río Mendoza. Arratia & Menu-Marque (1981) concluyen que la distribución de *H. macraei* es discontinua en un río o corriente dada, y que la distribución corresponde a las áreas rápidas de los ríos de montaña. El uso diferencial del hábitat está condicionado por la edad de cada individuo. En el Parque Nacional San Guillermo, en San Juan, en ambientes de alta montaña, la población es reducida.

Gosztonyi (1988) describe ejemplares capturados en la desembocadura del río Chubut y en canales de riego dependientes del mismo río. Señala la máxima talla conocida de la especie en 227 mm, y que el tubo digestivo es rectilíneo. Los ambientes en que Gosztonyi halló *H. macraei* difieren considerablemente del hábitat considerado típico de la especie. Se trata de ambientes temporarios, en los que los cauces principales, regulados por el dique Ameghino (Fig. 54.1), están secos de mayo a octubre. Se mantienen, sin embargo, pozones de hasta varios cientos de metros de longitud, en los que el agua queda retenida con profundidades de hasta 1,50 m. La extensión de estos ambientes se va reduciendo por filtración y evaporación, con un empeoramiento progresivo de la calidad del agua por el estancamiento y la concentración de contaminantes. Esto produce la muerte sucesiva de diversas especies. Aparentemente, *H. macraei* es la que mejor se adapta a esta situación, ya que se hallaron ejemplares en buenas condiciones cuando salmónidos y pejerreyes se veían muy afectados.

Una situación similar, fue descripta para el curso del río Salado de la provincia de Buenos Aires por Ringuelet (1957), que la considera como un ejemplo de cambios de situación lótica a léntica y viceversa. Según Ringuelet, algunos años el curso superior y medio del Salado disminuye o interrumpe su flujo, y se forman sectores lagunares más o menos extensos. En estos sectores "La acumulación de la vegetación decayente y su putrefacción rápida, a favor de una temperatura elevada, con desprendimiento de gases nocivos y el agotamiento del oxígeno, van juntos con un tenor elevado de materia orgánica. Al mismo tiempo, la evaporación determina una concentración de sales y el ambiente adquiere peculiares caracteres distróficos o senescentes. El plancton ... muda por completo ... El necton desaparece casi enteramente. Los peces vernáculos ... pejerrey, sabalito, dientudo, tachuela etc. mueren con el incremento de la salinidad, por sofocación, y se producen mortandades alarmantes. El último pez en desaparecer es el ciprinodonte *Jenynsia lineata*, la madrecita del agua, gracias a su eurihalinidad".

Hatcheria macraei tiene una particularidad fisiológica. Gómez (1990) estudió ejemplares juveniles capturados en el lago Buenos Aires (46°32'S, 71°37'O) (Fig. 54.2), cerca del borde meridional de distribución de los ostariofisos, con una temperatura del agua de 9°C. Estudiando la temperatura de pérdida de equilibrio y la temperatura letal, a partir de ejemplares aclimatados a 9,2°C, halló que la temperatura de pérdida de equilibrio de cuatro ejemplares tenía un valor medio de 22,16°C, y la letal de 31,16°C, de modo que la diferencia entre ambas fue de 9°C. Esta diferencia fue sólo de 1,74°C en *Cnesterodon decemmaculatus* usados como control, coincidentemente con observaciones anteriores que dieron valores entre 0,63 y 0,79°C. Datos disponibles para otras especies de la cuenca del Plata, a saber *Phalloceros caudimaculatus, Pygocentrus nattereri, Serrasalmus rhombeus, Prochilodus lineatus, Pimelodus albicans, P. maculatus, Pimelodella laticeps* y *Cichlasoma facetum* dan valores entre 0,25 y 1,43°C. El elevado valor de la temperatura letal, sumado a la notable diferencia relativa entre ésta y la temperatura de pérdida de equilibrio, es una característica fisiológica relictual que indica una antigua adaptación de la especie a condiciones templadas, en las que no vive en la actualidad. La baja temperatura de pérdida de equilibrio es considerada una adaptación [o una reacción] más reciente, ligada a las condiciones térmicas de Patagonia.

Trichomycterus areolatus

Según diversas fuentes, *Trichomycterus areolatus* se encontraría desde el Sur de Neuquén hasta el río Malargüe en Mendoza, y sería posible que hubiera también en la provincia de Río Negro. Sería la única especie del género común a la Argentina y Chile (Arratia *et al.*, 1983). Según Miquelarena *et al.* (1997a), en Chile se la encuentra desde el lago Villarica hacia el Sur, y en la Argentina desde el lago Lacar hacia el Sur. También ha sido citada de ambientes salobres en el Canal de Beagle, en Tierra del Fuego. Sin embargo, L. Fernández (com. pers.) no ha hallado material que justifique las referencias argentinas.

61. EL PEJERREY PATAGÓNICO

El pejerrey patagónico *Odontesthes hatcheri*, puede encontrarse en muchos trabajos como *Odontesthes microlepidotus* (que no es un sinónimo) o *Patagonina hatcheri*. Habita ríos y lagos patagónicos desde la cuenca del río Colorado hasta la provincia de Santa Cruz (I 2). La localidad más septentrional es la laguna Guanacache, sobre el río Desaguadero, entre Mendoza y La Pampa. En la provincia de Buenos Aires se lo encuen-

tra en lagunas de desborde del río Colorado (Ringuelet *et al.*, 1967a).

En la laguna Ezquerra en Río Negro, durante el verano, *Odontesthes hatcheri* se encuentra casi exclusivamente en la zona limnética (Cussac *et al.*, 1991). Ejemplares juveniles se capturan en la zona litoral desde noviembre a abril. La talla estimada de este pejerrey en la época de mayor abundancia (octubre en 1989) fue de 35 mm. La especie realiza por lo menos tres cambios de hábitat durante su vida temprana. Después de la eclosión, que ocurre presumiblemente en la zona litoral, las larvas ingresan a la zona limnética; luego los juveniles aparecen cerca de la costa, y retornan a aguas libres por lo menos una vez.

En este ambiente, *Odontesthes hatcheri* es simpátrica con *Galaxias maculatus*. La abundancia media en conjunto para ambas especies fue de 1,10 ± 0,13 peces m^{-3}. En la misma laguna se estudió la composición y variación del alimento en las etapas larval y juvenil (Cervellini *et al.*, 1993). Se reconocieron cuatro grupos de individuos, en los que el último (23,8 mm) casi duplica la talla del primero (14 mm). Las principales presas fueron *Bosmina longirostris*, *nauplii* de ciclopoideos y especies de *Chydorus*. La talla de las presas apareció correlacionada positivamente con la talla de los pejerreyes. En el grupo de mayor talla, *Bosmina longirostris* reemplaza a la mayoría de las otras especies. El análisis comparado con *Galaxias maculatus* del mismo hábitat, indica que los juveniles de tallas de unos 23 y 25 mm tienen una dieta similar a la de los pejerreyes del mismo tamaño.

También ha sido estudiada la alimentación del pejerrey patagónico en la laguna Terraplén, a 43°S y 71°30'O y 500 m s.n.m en la provincia de Chubut cerca de Esquel (Grosman & Rudzik, 1990). Se trata de un cuerpo de agua de origen glaciar, con *Schoenoplectus californicus* en el perímetro, en el que el nivel del agua aumenta en la segunda mitad del año, y que en invierno se cubre casi totalmente con una capa de hielo de unos 5 cm de espesor. Ésta y la laguna Ezquerra (Cussac *et al.*, 1992), son las únicas localidades de la Argentina con hielo superficial de la que se han citado peces. [En la provincia de Buenos Aires, el ciprinodontiforme *Austrolebias bellotti* ha sido observado viviendo en una charca con agua entre 0ºC y 4,5ºC, con escarcha en la superficie (Ringuelet *et al.*, 1967a)].

La ictiofauna de la laguna Terraplén incluye también la perca de boca chica *Percichthys trucha*, el puyen *Galaxias platei*, la trucha arco iris *Oncorhynchus mykiss* y la trucha de arroyo, *Salvelinus fontinalis*, es decir, que casi la mitad son exóticas.

Los pejerreyes fueron capturados con agalleras. Utilizando una adaptación del coeficiente de Hureau (1970), se determinó un coeficiente alimentario igual al producto del porcentaje de composición volumétrica por el porcentaje de frecuencia de aparición, y se consideró que valores del coeficiente entre 0 y 20 correspondían a ítems alimentarios terciarios o accidentales, valores de 21 a 200 a ítems secundarios, y valores de 201 a 10.000 a ítems primarios o básicos. Los ítems obtenidos fueron copépodos (*Mesocyclops*), cladóceros (*Daphnia*), ostrácodos (*Darwinula* y *Potamocypris*), anfípodos, dípteros adultos, larvas de quironómidos, larvas de culícidos, ninfas de odonatos, moluscos bivalvos, caracoles, huevos de peces, algas y restos de plantas vasculares.

Los copépodos y los cladóceros fueron alimentos básicos hasta una talla del pejerrey de 150 mm LT. Los individuos de tallas mayores se alimentaron del pelecípodo *Musculium*, de gammáridos y de larvas de quironómidos durante todo el año, y. en invierno también de copépodos.

Las algas, los copépodos para pejerreyes mayores de 150 mm, y las plantas vasculares para mayores de 300 mm, fueron alimentos secundarios. El porcentaje de estómagos llenos sólo disminuye en invierno, y en general los valores son altos, indicando que la oferta alimentaria es elevada. La disminución invernal de la repleción se debe probablemente a una disminución de la actividad del pez, que también se refleja en la disminución de la CPUE.

En esta laguna, el pejerrey patagónico muestra cierta eurifagia, traducida en la presencia constante de más de un ítem alimentario básico, pero quizá esta conclusión esté influida por la amplitud taxonómica de los ítems.

Grosman & Rudzik (1990) notaron la presencia en el plancton de rotíferos y *nauplii*, sugiriendo que por su pequeño tamaño no eran retenidos en los rastrillos branquiales de los pejerreyes, lo que al menos para los *nauplii* ha sido confirmado por Cervellini *et al.* (1993). No se halló relación entre la época de desove (primavera) ni con la repleción, ni con el incremento de alimentación bentónica.

Más de 400 individuos se usaron para estudiar la alimentación del pejerrey patagónico en el ya mencionado embalse Ramos Mexía (Ferriz, 1987). Se observó una variación de la dieta con el tamaño. Los individuos menores de 10 cm de longitud se alimentan de ostrácodos, cladóceros, larvas de quironómidos e insectos terrestres. Los que miden de 10 a 25 cm predan sobre el molusco *Chilina* y algas filamentosas, y menos sobre microcrustáceos. En los ejemplares mayores de 25 cm las *Chilina* representan más de 80% del alimento y no hay microcrustáceos. No se observó

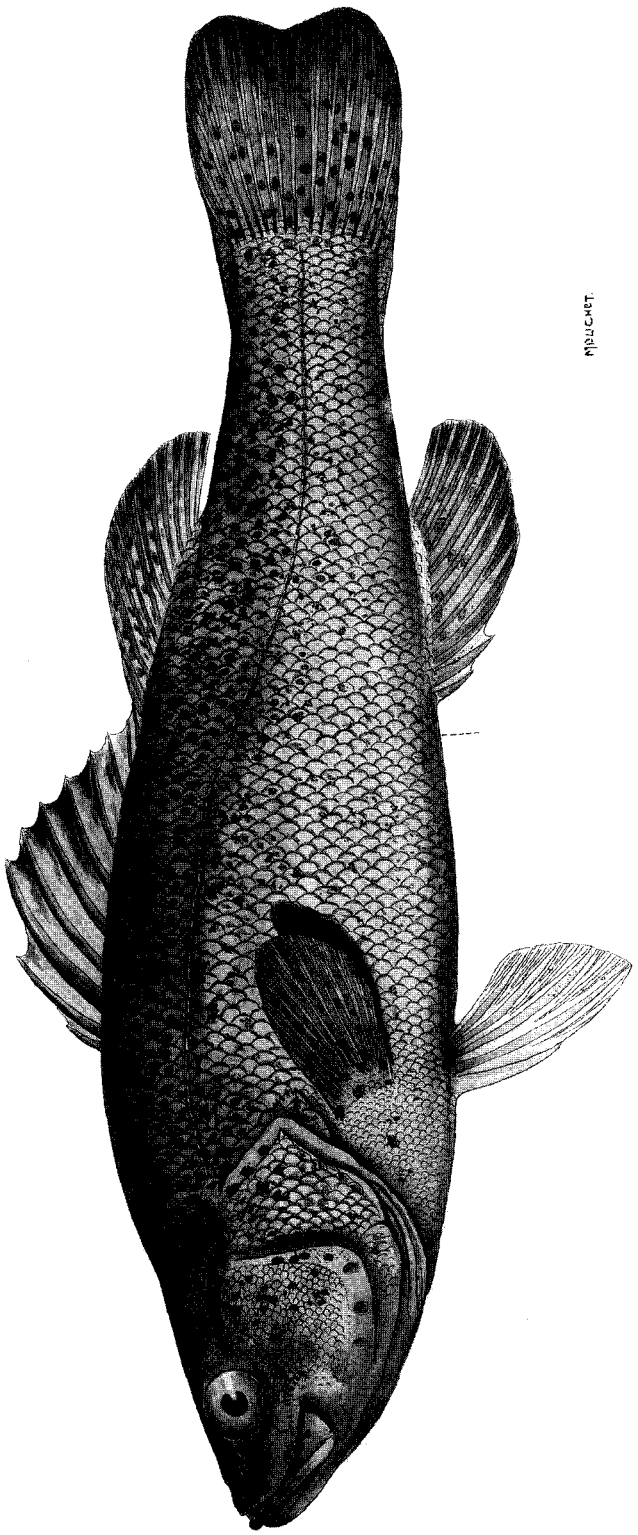


Fig. 62.1. *Percichthys trucha*, 28 cm. Río Atuel, Mendoza. Original de E. Mouchet.

canibalismo, como sí ocurre en el pejerrey bonaerense (Ringuelet *et al.*, 1980).

Los moluscos, ostrácodos y larvas de insectos provienen del bentos. Larvas de tricópteros y ninfas de odonatos de la vegetación sumergida, y hemípteros, hormigas y otros himenópteros del terreno circundante (Ferriz, 1987).

La predación de las chilinas por el pejerrey es más oportunística que selectiva Éstos gasterópodos se encuentran hasta los 18 m de profundidad con biomasas de 4,14 a 6,02 g m^{-2}, que en algunos casos representan hasta 70% de la biomasa total.

Otros datos muestran que en la laguna Ñeluan en Río Negro, donde el pejerrey patagónico fue introducido, come larvas de quironómidos, ninfas de efemerópteros, moluscos, anélidos y macrófitas (Baiz *et al.*, 1982). En el río Limay en Alicurá preda sobre moluscos e insectos alóctonos (Ferriz, 1987).

Mientras varias especies de pejerreyes, incluyendo normalmente el pejerrey bonaerense, son planctívoros, en el embalse Ramos Mexía y en un sector del río Limay a unos 10 km de la confluencia con el Collon – Cura, *Odontesthes hatcheri* se comporta como malacófago estenófago (Ferriz, 1987; Ferriz, 1993/94). Esto también lo hace el pejerrey bonaerense en la costa del Río de la Plata y en la laguna Vitel (Ringuelet *et al.*, 1980).

62. LAS PERCAS O TRUCHAS CRIOLLAS

Las truchas criollas pertenecen a la familia Percichthyidae, cercana a los Serranidae marinos, y exclusiva de la Argentina y Chile (Fig. 62.1). Están representadas por dos géneros, *Percichthys*, de la Argentina y Chile, y *Percilia*, endémico de Chile.

Ringuelet *et al.* (1967a) reconocen cinco especies de *Percichthys* en la Argentina, incluyendo una forma innominada del río Tunuyán. Sin embargo, Arratia *et al.* (1983) sólo citan de allí *P. trucha*.

Percichthys altispinis es una forma de pequeño tamaño, conocida del río Colorado inferior, que se pesca en los embalses Mari Menucó y Los Barriales en Neuquén, en los que es muy abundante. Como *P. trucha*, tiene un pico de actividad reproductiva en setiembre, dentro del período julio a noviembre (Del Valle & Nuñez, 1990).

Percichthys colhuapiensis, la perca de boca grande o bocona, llega a medir cerca de 400 mm, y parece resistir el agua salada. Se la encuentra en el río Negro superior, en el lago Pellegrini (un embalse) en Rio Negro, en el río Limay en Plottier, y en el lago Colhue-Huapi en Chubut (Ringuelet *et al.*, 1967a).

En el embalse Ramos Mexía, en primavera, *P. colhuapiensis* se alimenta de juveniles de percas, ostrácodos y larvas de tricópteros, y en menor medida de larvas de quironómidos, cladóceros y puyen (*Galaxias maculatus*). En verano el puyen es la presa más importante, seguida por ninfas de odonatos, pejerreyes (*Odontesthes hatcheri*) y el planórbido *Biomphalaria peregrina*. En otoño e invierno los peces predominan en la dieta, agregándose el crustáceo *Aegla* en los meses más fríos. A partir del sexto año de vida, la perca bocona cambia de una modalidad bentófaga, en la que se alimenta por succión, a una predadora con tendencia al canibalismo (Ferriz, 1989).

Ejemplares de unos 350 mm tienen entre 4 y 5 años, y pueden pesar 3 kg. Se la ha sembrado en arroyos y ríos de Sierra de la Ventana, donde no parece común, y en los ríos Quequén Grande y Quequén Salado. Su piscicultura se ha intentado en Plottier (Neuquén). Una hembra de 1 kg produce unos 80.000 huevos, más pesados que el agua, de 1 mm de diámetro, translúcidos, y de color amarillo ámbar hasta verde nilo o crema. A 13 o 14°C las larvas eclosionan cuando han acumulado 360°C. Se reproduce de julio a octubre con un pico en setiembre (Ringuelet *et al.*, 1967a).

Percichthys trucha, la perca de boca chica, es una especie que alcanza hasta 400 mm, con tallas de 350 mm a los 6-7 años. En un rango de tallas de 420 a 447 mm de longitud estándar la mayor fecundidad estimada fue de 417.615 huevos en un ejemplar de 436 mm de longitud total, y la menor de 102.260 huevos en uno de 373 mm. Los huevos miden de 1400 a 1600 μ (Iwaszkiw, 1992).

La perca de boca chica resiste salinidades de más de 20 g l^{-1}, y es considerada un pez comestible y de valor deportivo. Se la encuentra en el arroyo Yaucha y otras localidades de Mendoza, en las lagunas Curacó y La Dulce en La Pampa, en el río Colorado y sus aguas de desborde, en la cuenca del río Negro y en el lago Colhue-Huapi en Chubut (Ringuelet *et al.* 1967a). En años recientes ha colonizado canales de drenaje del río Colorado.

Arratia *et al.* (1983) consideran el rio Tunuyán en Mendoza como el límite septentrional de *Percichthys trucha*, y señalan que se la ha sembrado en San Juan, pero no la hallaron en ríos de Mendoza al sur del Tunuyán. La citan también del río Negro, del sur de Neuquén, del Oeste de Chubut, del río Santa Cruz al sur de la provincia del mismo nombre, y como posible en Tierra del Fuego. Se reproduce de julio a noviembre, con un pico en setiembre.

En el embalse Ramos Mexía, la perca de boca chica se comporta como un succionador de fauna bentónica. El alimento principal consiste en larvas de quironómidos y ostrácodos. El secundario está compuesto por hirudíneos, tricópteros, odonatos y puyen. Accidentalmente (o en menor medida), in-

giere moluscos, anfípodos, efemerópteros y coleópteros. Las larvas de quironómidos son parte importante del alimento durante todo el ciclo vital, pero el consumo de ostrácodos baja a partir del cuarto año de vida (Ferriz, 1989).

Percichthys vinciguerrai es una especie algo menor que las anteriores, conocida del río Negro superior e inferior y del lago Argentino en Santa Cruz (Ringuelet *et al.*, 1967a). Arratia *et al.* (1983) le reconocen una distribución más amplia, señalando además que la mayor cantidad de especies del género está en el río Negro, mientras que en las regiones marginales de distribución (Mendoza, Tierra del Fuego) sólo hay *Percichthys trucha*.

Arratia (1982) sostiene que los percíctidos han evolucionado en hábitats de agua dulce en la parte meridional de América del Sur, y que la gran diversificación de *Percichthys* puede ser atribuida a las grandes posibilidades de especiación provistas por el desarrollo de ríos y lagos durante el Cenozoico. Esta afirmación es llamativa, puesto que el número de especies del género es realmente bajo, aunque pueda ser notable para Patagonia, y están lejos de haber colonizado todos los ambientes disponibles. Según Arratia, estas especies han habitado el área desde antes de la última elevación de los Andes.

La misma autora escribió que aun los autores de especies recientes de *Percichthys* han estudiado pocos ejemplares, y que "They have omitted the strong external variation presented in South American fishes in connection with their habitats".

Algunas de estas conexiones han sido descriptas por Cussac *et al.* (1998), que trataron aspectos morfológicos y biológicos de tres especies de percas que habitan los embalses de Alicurá (aguas arriba) y Piedra del Aguila (aguas abajo) del río Limay. Estos lagos de embalse tienen 67,5 y 305 km^2 de superficie y profundidades máximas de 110 y 120 m respectivamente, y son oligotróficos. Las temperaturas del agua son muy parecidas (18°C y 17,5°C en verano y 4°C y 3,5° en invierno (en el mismo orden), pero Piedra del Aguila recibe menos de la mitad de lluvia.

Percichthys colhuapiensis, *P. trucha* y *P. vinciguerrai* se superponen parcialmente en su área de distribución, pero la perca de boca grande, *P. colhuapiensis* está prácticamente ausente en Alicurá. Esta especie difiere de las otras dos por su boca más grande, tanto en ancho como en la longitud de la quijada superior, y por una distancia interorbital menor.

Las percas de boca chica, *P. trucha* y *P. vinciguerrai* tienen marcadas diferencias morfológicas intraespecíficas, tanto entre hábitats como dentro de ellos. Estas diferencias se relacionan con el tamaño de las presas, y también con la influencia de la presencia de *P. colhuapiensis* sobre las otras dos. Las tres especies se alimentan de larvas y pupas de quironómidos. Cuando la perca de boca grande está presente, las de boca chica predan en mayor proporción sobre presas menores de 25 mm, en tanto la perca de boca grande lo hace sobre presas mayores de 25 mm, incluyendo peces juveniles y cangrejos.

En Alicurá, donde *P. colhuapiensis* es rarísima, las percas de boca chica extienden su dieta a presas mayores, incluyendo anfípodos, tricópteros, efemerópteros, tabánidos, anisópteros e insectos terrestres.

Los cambios morfológicos y de régimen alimentario que se producen en las percas de boca chica en presencia de la de boca grande, apoyan la hipótesis de que estos cambios se deben a competencia interespecífica (Cussac *et al.*, 1998).

Las percas parecen ser muy afectadas por la construcción de represas. Las fluctuaciones de nivel provocadas por los embalses inundan arroyos y destruyen ambientes litorales, reduciendo las áreas aptas para el desove. Una mortandad masiva de percas en el río Collon Cura en Neuquén, aguas arriba de la represa de Piedra del Aguila, fue atribuida a la disminución de oxígeno producida por la concentración de peces en los exiguos lugares disponibles para el desove (Cussac, citado por Bello y Ubeda, 1998).

63. ORGANIZACIÓN ESPACIAL DE LOS PECES

Tanto en los ambientes acuáticos continentales de la serie lótica como en los de la lenítica, los peces no constituyen una unidad, ni desde el punto de vista habitacional ni por sus relaciones tróficas. Ocupan hábitats diversos y se comportan de maneras diferentes; en suma ocupan nichos funcionales diferentes (Ringuelet, 1975).

La descripción de la ubicación habitacional de los peces lacustres de Chile (Campos, 1970b), puede tomarse como un ejemplo de la organización de la comunidad en ambientes patagónicos. Se distinguen:

1. Peces litorales y sublitorales

Son los que habitan la sección del lago cercana a la costa, donde la temperatura y la luminosidad son elevadas, el plancton es abundante, hay hidrófitas y la producción es alta [en realidad no es que el plancton sea abundante, sino que con él se colectan especies vinculadas a la vegetación litoral (perifíticas) (Escalante, com. pers.)].

El límite entre las zonas litoral y sublitoral está donde deja de haber plantas sumergidas. Los peces

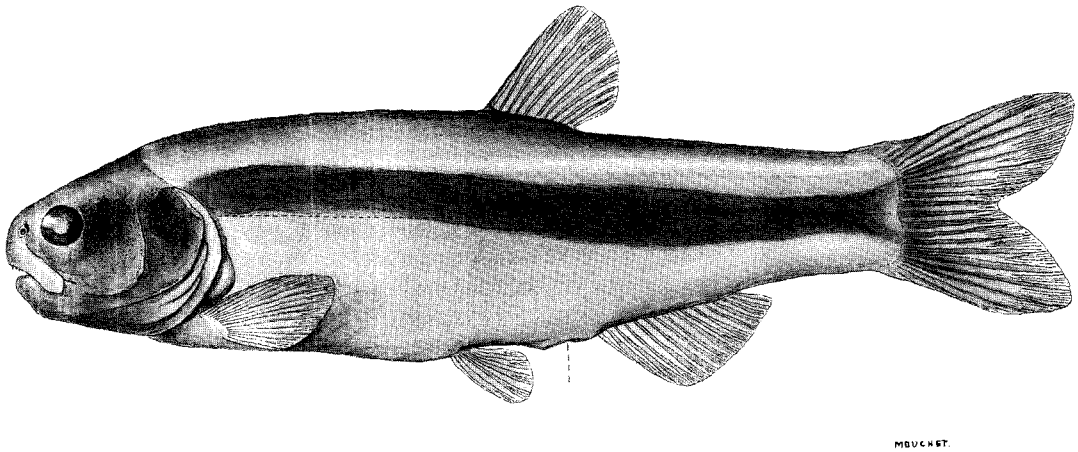


Fig. 64.1. La mojarra desnuda o bronceada, *Gymnocharacinus bergi*. 9 cm. Arroyo Valcheta. Original de E. Mouchet.

son en general de tamaño pequeño, como *Galaxias maculatus, Brachygalaxias bullocki, Cheirodon australis, C. galusdae, C. pisciculus, Percilia gillisi, Basilichthys australis* y *Trichomycterus areolatus*. Estas especies son animalívoras, con una dieta que incluye insectos acuáticos, gasterópodos y crustáceos.

2. **Peces pelágicos**

Se trata de especies que se encuentran tanto en el epilimnion como en el hipolimnion, a saber *Percichthys trucha*, especies de *Aplochiton* y el aterínido *Odontesthes mauleanum*. Estos peces predan sobre insectos superficiales y organismos de fondo del infralitoral.

3. **Peces de la zona profunda y bentónica profunda**

Estos peces se encuentran en el fondo, más allá del litoral, hasta 80 - 100 m de profundidad, y a profundidades mayores que la del epilimnion. Se incluyen acá *Galaxias platei, Diplomystes chilensis* y *Nematogenys inermis*, que son de mayor tamaño que las de las zonas anteriores.

En 1985, Campos usó otro esquema para describir la distribución de los peces en ríos andinos del Sur de Chile, es decir en ambientes lóticos. Siguió los conceptos de ritron y potamon de los limnólogos europeos, y agregó las *wetlands* (humedales), considerándolas una derivación geomorfológica del potamon. En los ríos estudiados, son especies del ritron los salmónidos, *Aplochiton zebra* y *Trichomycterus areolatus*. Menos frecuentes son *Percilia gillisi, Galaxias platei,* y muy ocasionales juveniles de *Diplomystes chilensis*.

Características del potamon son *Galaxias maculatus, Basilichthys australis, Cauque mauleanum* y *Percichthys trucha*. Algunas especies del ritron, en particular los salmones, bajan al potamon a alimentarse, y algunas de las *wetlands*, como la carpa y *Cheirodon australe*, entran a ellas en verano.

Viven en las *wetlands Cheirodon australe* y *Brachygalaxias bullocki* (autóctonas), y *Gambusia affinis* y la carpa (introducidas).

64. HÁBITAT Y AISLAMIENTO DE *GYMNOCHARACINUS BERGI*

> There were some surprises. I had given up all hope of seeing something growing in Patagonia when, at the town of Valcheta, I saw poplar fencing in a field of grapevines - a vineyard here in the desolate land; and an apple orchard. The small river at Valcheta explained it - it flowed from the south, from the volcanic tableland of the plateau.
>
> Paul Theroux, *The old patagonian express.*

> Biologists frequently categorize work as either descriptive or experimental, with the implication that only the latter can be analytical.
>
> R.R. Sokal y F.J. Rohlf, *Biometry*

Gymnocharacinus bergi Steindachner, 1903 (Fig. 64.1), la mojarra desnuda o mojarra bronceada, es un caraciforme que carece casi totalmente de escamas en estado adulto, y que habita solamente las cabeceras del arroyo Valcheta, en la meseta de Somuncurá. Es así la especie de Characidae de distribución más meridional de la Argentina. Su hábitat está en el Norte de Patagonia (40°59'S, 66°40'O) (Figs. 22.4, 54.1 y 64.2), a 130 km de la

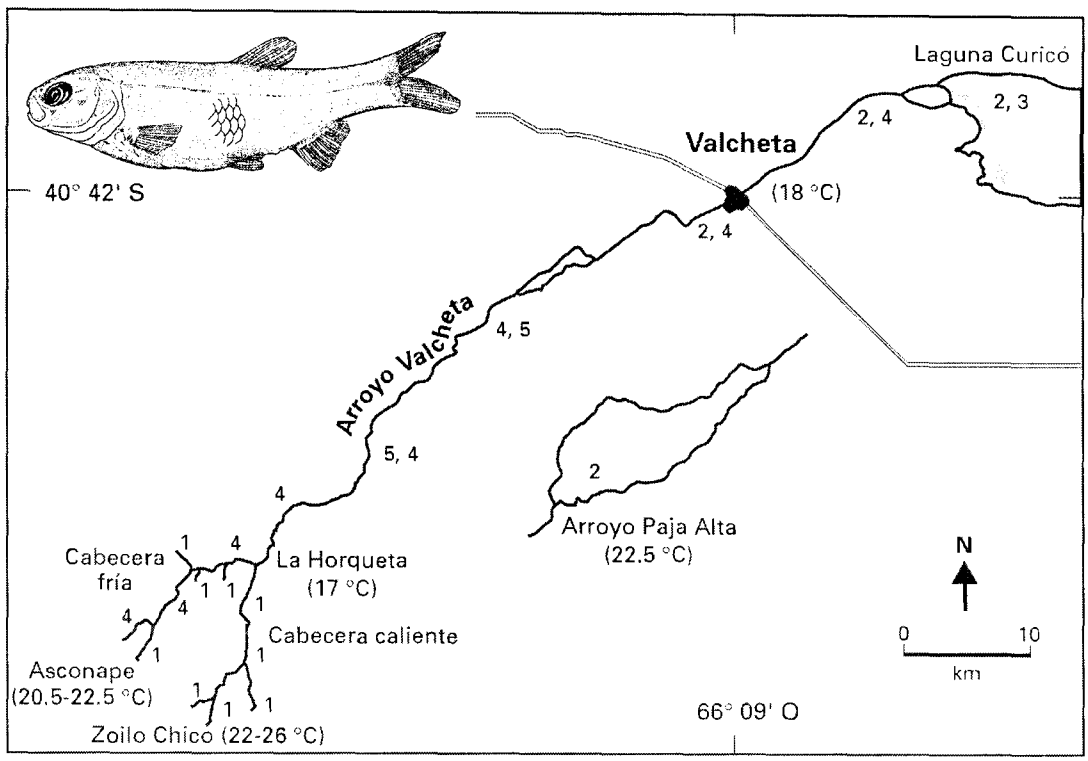


Fig. 64.2. El arroyo Valcheta y ambientes cercanos en la provincia de Río Negro (Fig. 54.1), con las temperaturas del agua. Corresponde a la localidad 9 de la Fig. 22.4. 1: *Gymnocharacinus bergi,* 2: *Jenynsia cf. multidentata,* 3: *Cnesterodon decemmaculatus,* 4: *Oncorhynchus mykiss,* 5: *Salvelinus fontinalis.* La figura es un ejemplar juvenil de *G. bergi* que todavía no ha perdido todas las escamas (dibujado por C. Tremouilles). En parte modificado de Ortubay *et al.* (1997).

localidad más cercana habitada por peces paranenses, que es el río Negro. Varios aspectos, como el pequeño tamaño de su población, su distribución disyunta, y sus relaciones filogenéticas todavía desconocidas, se agregan al interés que despierta su presencia en un área habitada por una fauna con relaciones completamente diferentes.

En 1936 Pozzi publicó una detallada descripción, medidas y una fotografía de esta especie. Géry (1978) y Miquelarena & Arámburu (1983) trataron la osteología, y Lüling (1978a,b,c y d) dedicó varios trabajos a su historia natural.

La meseta de Somuncurá, donde se encuentran los arroyos habitados por *G. bergi,* tiene una superficie elipsoide de 15.000 km², y se formó por actividad volcánica durante el Mio-Plioceno. En la meseta se reconocen tres niveles o pisos altitudinales, relacionados con las características morfo-hidrológicas: las alturas volcánicas, entre 1500 y 2000 m; los bajos con lagunas arcillosas, entre 900 y 1500 m; y las quebradas o arroyos de filtración, entre 500 y 900 m. Las cabeceras del arroyo Valcheta, donde vive la mojarra desnuda, están ubicadas en este nivel, donde también se encuentra el anfibio endémico *Somuncuria somuncurensis*. La fauna de la meseta de Somuncurá es relictual, y tiene un alto grado de especialización y endemismo, particularmente evidente en los anfibios Telmatobiinae. La vegetación de la meseta es ecotonal entre las formaciones Patagónica y del Monte (Cei, 1969).

La presencia de *G. bergi* constituye un enclave de una especie brasílica, en un área con características ecológicas generales diferentes de los comunes en los lugares habitados por caraciformes.

Ringuelet *et al.* (1967a), y Ringuelet (1975, 1978 y 1981a), consideraron que la presencia de *G. bergi* en el Norte de Patagonia indica una distribución más amplia de la fauna Paranense en el pasado. Ringuelet considera que el aumento de la aridez del clima fue la causa principal de la retracción de esta fauna durante el Terciario.

Hay peces típicamente paranenses en niveles del Pleistoceno inferior en las cercanías de Bahía Blanca (a 39°S), a saber una especie de *Pimelodella* indistinguible de *Pimelodella*

laticeps (Pimelodidae), una especie de *Corydoras* y una de *Callichthys* (Callichthyidae). Una buena indicación del carácter paranense de este conjunto es la presencia de la tortuga acuática *Hydromedusa tectifera*, con una distribución también más septentrional en el presente (Cione & López Arbarello, 1995). El género patagónico *Percichthys* también fue encontrado allí y se han hallado caraciformes fósiles del Eoceno inferior en el golfo de San Jorge (46°S) (Cione, com. pers.).

Si el calíctido mencionado fuera *Callichthys callichthys*, o una especie similar, la temperatura media anual en el ambiente al que los fósiles pertenecen, no debió haber sido menor de 16°C (Gómez, 1988). Los calíctidos vivientes sólo excepcionalmente alcanzan el río Salado de la provincia de Buenos Aires (la desembocadura está a 36°S). *Pimelodella laticeps*, en cambio, vive en el área (Menni *et al.*, 1988).

El límite actual de la ictiofauna Paranense al Sur de la provincia de Buenos Aires, está en el río Colorado y ambientes relacionados, y hasta el río Negro (Almirón *et al.*, 1997). El aislamiento de *G. bergi* puede ser ubicado en el contexto de la progresiva desertización del área que se extiende entre el Sur de la provincia de Buenos Aires y la meseta de Somuncurá. La consideración de este proceso como un acontecimiento vicariante o como un caso de insularidad, no tiene ninguna ventaja en este momento (Weitzman & Weitzman, 1982), y consideraremos solamente las causales ecológicas por las que la especie se mantiene en su hábitat actual (Menni & Gómez, 1995; Ortubay *et al.*, 1997).

La mojarra desnuda no habita el arroyo Valcheta en toda su extensión, sino cerca de un limnocreno y otras secciones de las cabeceras (Fig. 64.2).

El agua del arroyo habitado por *G. bergi* es, en cuanto concierne a la temperatura, aunque no a la composición, de carácter termal. Cei (1969) menciona la presencia de la mojarra desnuda en el arroyo que surge en el paraje El Rincón (700 m s.n.m.), indicando que a ese nivel, en abril, entre las 3 y las 5 de la tarde, la temperatura era de 15 a 16°C. Nuestros propios datos, obtenidos en primavera, indicaban que la temperatura era relativamente elevada, y así Miquelarena & Arámburu (1983) la describen como "suavemente termal".

En la figura 64.3 se reúne parte de la información disponible sobre la temperatura del aire y del agua en localidades de Somuncurá. La temperatura del agua en el arroyo Valcheta, en la sección habitada por *G. bergi*, es similar a la temperatura máxima media mensual del aire o más alta.

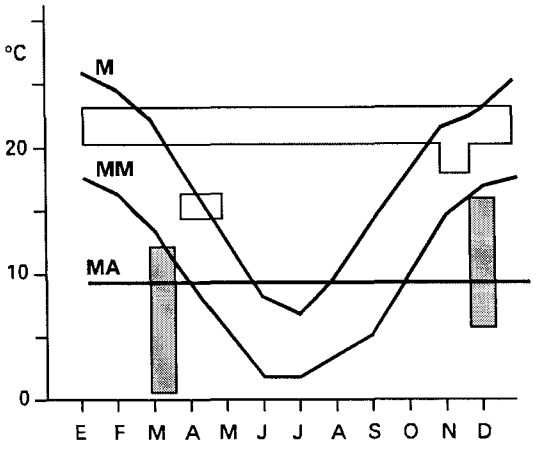


Fig. 64.3. Variación anual de la temperatura del aire y del agua (ºC) en ambientes de la meseta de Somuncurá. M, MM y MA son, respectivamente, las temperaturas máxima media mensual, media mensual y media anual del aire. Las barras abiertas muestran el rango de la temperatura del agua en localidades habitadas por *Gymnocharacinus bergi*, y las barras grises el rango en las que no lo son. Modificado de Menni & Gómez (1995). Con gentil autorización de Kluwer Academic Publishers.

Además, Lüling (1978a,b) indica que la temperatura del agua es de 22,5 a 22,6°C durante todo el año, y Cei (1969) señala que es de 20 a 22°C "también en los meses de invierno", rango que es más convincente.

Al contrario, la temperatura del agua en ambientes de Sierra de la Ventana, por ejemplo, es muy similar a la media mensual del aire durante todo el año (observaciones en abril, mayo y noviembre). Esta es, naturalmente, la situación esperada cuando sólo los factores climáticos locales determinan la temperatura del agua (V 37), y no es el caso de Valcheta.

Este análisis indica que el agua del arroyo Valcheta es de origen termal. Comparativamente, una laguna a 1400 m s.n.m. en la meseta, tiene temperaturas del agua bien por debajo de la media mensual. Aunque la temperatura del agua en las nacientes del arroyo Valcheta depende obviamente de factores geológicos, su composición química no difiere mucho de la del agua de lagunas típicamente bonaerenses, como Vitel o Chascomús. Por lo tanto, puede descartarse que esta composición tenga una influencia marcada sobre la especie, ya que cualquier especie paranense más o menos euritópica puede vivir en esas condiciones (Menni *et al.*, 1996). Esta "normalidad" del agua indica que, aunque su tempe-

ratura es suficientemente elevada para hacer posible allí la vida de *G. bergi*, no lo es para alterar el sustrato geológico hasta el punto de modificar su propia composición. Su contenido iónico está muy lejos de los valores de cloruro, sulfato y sodio alcanzados por aguas muy termales del Noroeste de la Argentina, donde los valores de los iones mencionados son respectivamente 266,9; 556,9 y 469,7 mg l^{-1} (V 37).

El carácter termal del agua de Valcheta explica por qué la mojarra puede vivir en esta localidad, que es una combinación particular de una fisiografía como la de Sierra de la Ventana y un tipo de agua como el de las lagunas pampásicas.

Menni & Gómez (1995) sugirieron que la información disponible sobre los rangos de tolerancia a algunos factores ecológicos de *Cheirodon interruptus* y *Jenynsia* cf. *multidentata,* planteaban la cuestión de por qué estas especies no se encontraban en Valcheta. Propusieron que si el área del arroyo habitada por la mojarra desnuda estaba cerca del mínimo requerido por una especie de agua dulce (Horn, 1972; Welcomme, 1979), quizá la situación era resultado de competencia previa. En 1995 Ortubay *et al.* comunicaron que *Jenynsia* cf. *multidentata y Cnesterodon decemmaculatus* habitan en el arroyo Valcheta, pero no alcanzan las cabeceras. A la hipótesis de competencia de Menni & Gómez (1995), Ortubay *et al.* (1997) agregan la posibilidad de una falta de adecuación fisiológica de estas especies a condiciones de temperatura elevada continua. *J.* cf. *multidentata* habita también el arroyo Paja Alta (Ortubay *et al.*, 1997).

Además de su limitada distribución, *G. bergi* quizá sea afectada por los salmónidos introducidos (Wegrzyn & Ortubay, 1991) con lo que resulta estar, como los diplomístidos, en peligro de extinción (Chebez, 1993). La garza bruja *Nycticorax nycticorax* y el benteveo *Pitangus sulphuratus* predan sobre *G. bergi* (Ortubay, com. pers.).

Alimentación y morfología de la mojarra desnuda

La alimentación de *G. bergi* ha sido comparada con la de carácidos que habitan distintos ambientes del medioeste de la Argentina, para mostrar que, como otros caracteres de la mojarra desnuda, está relacionada con el particular hábitat en que vive (Escalante y Menni, 1999). Además se consideró la hipótesis de que su dieta debería ser similar a la de *Bryconamericus iheringi*, y especialmente a la de la especie euritópica (Menni *et al.*, 1996) *Cheirodon interruptus*, debido a sus similitudes anatómicas (Miquelarena & Arámburu, 1983). Se analizaron también diferencias relacionadas con el carácter léntico o lótico de los hábitats y las posibles influencias ambientales en la evolución de la especie.

Treinta y tres ejemplares de *G. bergi* usados para análisis de la dieta se colectaron en primavera y verano en el arroyo Chipauquil, una cabecera del Valcheta. Los ejemplares tenían entre 30 y 50 mm de longitud standard (media= 40,6 mm) y pesaban entre 0,92 y 2,81 g (media= 1,6 g). La composición del alimento se analizó con una combinación de abundancia numérica, frecuencia de presencia y métodos volumétricos (Berg 1979; Hyslop 1980). La Tabla 64.1 muestra los ítems consumidos por *G. bergi*. La especie tiene una dieta relativamente amplia, que incluye tanto plantas vasculares y algas como organismos animales. Los restos de plantas vasculares fueron muy abundantes. Las algas fueron abundantes durante la primavera pero escasas en verano, de acuerdo con el ciclo común en aguas templadas. Las semillas fueron escasas y los detritos muy abundantes. Las presas animales fueron larvas y pupas de quironómidos, amebas testáceas, cladóceros y ostrácodos, ácaros y e insectos que se hallaron en fragmentos. Las larvas de quironómidos fueron el ítem animal más abundante, seguidas por las tecamebas, componiendo juntas 97,6% de los ítems animales (larvas de quironómidos 49,9%, tecamebas 47,7%, ácaros 1,1%, ostrácodos 0,9%, cladóceros bentónicos y/o litorales 0,4%). Los cladóceros fueron escasos y no se encontraron copépodos.

Dos especies de *Oscillatoria* (Cyanophyta) son comidas por el pez. Algas y larvas de quironómidos se encontraron en todos los peces examinados. El número de larvas de quironómidos y de tecamebas fue muy similar, pero las larvas, de unos 3,3 mm^3 cada una, implican un volumen mayor. Lo mismo pasa con los restos de plantas y las algas. En verano la mojarra bronceada se alimenta de dolicopódidos larvales (Diptera), hidrofílidos y estafilínidos (Coleoptera), pupas de estafilínidos, ostrácodos, anfípodos y hongos. Los volúmenes de alimento animal muestran la importancia de las larvas de insectos, con 1310 mm^3 (99,2%), comparados con los anfípodos (9 mm^3, 0,7%), ostrácodos (0,8 mm^3, 0,06%) y cladóceros (0,04 mm^3, 0,003%).

La dieta de la mojarra bronceada se comparó con la de especies de los géneros *Astyanax, Bryconamericus, Hyphessobrycon* (Tetragonopterinae) y *Cheirodon* (Cheirodontini), que pertenecen al conjunto meridional de la ictiofauna brasílica.

Los volúmenes de ítems animales expresados como porcentajes muestran la predominancia de larvas de quironómidos en *G. bergi* e *Hyphessobrycon meridionalis*, y la de cladóceros en otros carácidos (Tabla 64.2).

Tabla 64.1. Alimentación de *Gymnocharacinus bergi*. Items consumidos. Datos de 33 individuos. MA: muy abundante, A: abundante, C: común, E: escaso. Según Escalante & Menni (1999). Con autorización de Water South Africa.

	Abundancia absoluta o relativa		Presencias (Frecuencia absoluta)	
	Primavera 1979	Verano 1980	Primavera 1979	Verano 1980
Amebas testáceas	217	27	13 (86,7%)	4 (25,0%)
Algas	A	A	15 (100,0%)	2 (12,5%)
Hongos	sin datos	2	sin datos	1 (6,2%)
Restos de plantas vasculares	MA	E	13 (86,7%)	3 (18,7%)
Semillas	8	sin datos	3 (20,0%)	sin datos
Ácaros	5	8	5 (33,3%)	4 (25,0%)
Cladóceros	2	sin datos	1 (6,7%)	sin datos
Ostrácodos	4	4	3 (20,0%)	2 (12,5%)
Anfípodos	sin datos	3	sin datos	3 (18,7%)
Larvas de quironómidos	221	141	15 (100,0%)	16 (100,0%)
Pupas de quironómidos	6	1	3 (20,0%)	1 (6,2%)
Larvas de dolicopódidos	sin datos	1	sin datos	1 (6,2%)
Larvas de estafilínidos	sin datos	22	sin datos	4 (25,0%)
Pupas de estafilínidos	sin datos	4	sin datos	2 (12,5%)
Larvas de hidrofílidos	sin datos	1	sin datos	1 (6,2%)
Fragmentos de insectos	A	C	5 (33,3%)	11 (68,7%)
Detritos	MA	A	7 (46,7%)	3 (18,7%)

Los hábitos tróficos de varias especies de estos géneros son bien conocidos (Escalante 1982, 1983a,b, 1984, 1987a,b, 1993), y se han hecho estudios comparativos en diferentes tipos de hábitats, incluyendo lagunas en la llanura pampeana, ambientes artificiales relacionados con el Río de la Plata y arroyos de Sierra de la Ventana.

Las diferencias observadas entre las dietas de *Bryconamericus iheringi, Hyphessobrycon anisitsi, H. meridionalis,* y *Cheirodon interruptus* colectados en diferentes hábitats, son determinadas más por la dominancia de presas particulares que por un cambio completo en la composición del alimento (Escalante, 1983a).

Algunas veces se han atribuido a peces o grupos de peces sudamericanos, dietas basadas sobre trabajos realizados en áreas tropicales. Estas generalizaciones deben tomarse con cuidado, porque muchos ambientes templados son diferentes de los tropicales, particularmente en la extensión de los ciclos de inundación o la cobertura vegetal. Hemos comentado antes (Bistoni, com. pers., Menni y Almirón 1994), que en la Argentina templada, las pirañas son exclusivamente carnívoras, a pesar de alguna frugivoría o el uso de semillas que estos peces muestran en los trópicos. En el Amazonas superior en el Ecuador, siete especies de *Bryconamericus* se alimentan de hormigas, efemerópteros, quironómidos y otros insectos (Saul, 1975). Al contrario, en varios ambientes de la llanura de Buenos Aires, *Bryconamericus iheringi* exhibe una dieta compuesta principalmente por algas y microcrustáceos, y la variación estacional es baja.

En *Gymnocharacinus bergi* las crisófitas son las algas dominantes en la alimentación, con 10 especies contra 2 de cianofíceas y una clorofita filamentosa (Tabla 64.3). La escasez de clorofitas distingue la dieta de *G. bergi* de la de varias especies de carácidos más septentrionales. *Hyphessobrycon meridionalis* se alimenta de 26 especies de clorofitas, *Cheirodon interruptus* de áreas serranas utiliza 30 (Escalante 1987a), y otras mojarras no menos de 8 especies.

Gymnocharacinus bergi se alimenta más de crisófitas que de otras algas, pero aun así son menos que las que utilizan *Hyphessobrycon meridionalis* y *Bryconamericus iheringi* (16) o *Astyanax eigenmanniorum* (33). El número de cianofitas consumido por *G. bergi* es también menor.

Las algas consumidas por la mojarra desnuda son mayormente bentónicas (perifíticas); *Gomphonema* y *Cymbella* son pedunculadas, y *Cocconeis* se fija al sustrato por medio de una sustancia gelatinosa. Al contrario, *Oscillatoria*

Tabla 64.2. Alimentación de *Gymnocharacinus bergi* y otros carácidos. Volúmenes de ítems animales expresados como porcentajes. 1: cabeceras del arroyo Valcheta, 2: lagunas pampásicas, 3: charcas de Los Talas. Según Escalante & Menni (1999). Con autorización de Water South Africa.

	Larvas de quironómidos	Cladocera	Amphipoda	Ostracoda
Gymnocharacinus bergi 1	99,20	<0,01	0,70	0,06
Astyanax eigenmanniorum 2	16,70	71,30	5,30	2,50
Bryconamericus iheringi 2	14,90	79,40	2,10	0,20
Cheirodon interruptus 2	12,50	75,60	6,50	0,90
Hyphessobrycon anisitsi 2	9,50	58,40	29,30	sin datos
Hyphessobrycon meridionalis 3	88,70	5,30	sin datos	sin datos

princeps es muy nadadora. *Amphora ovalis* y *Cymbella affinis* crecen en aguas alcalinas.

Los ítems utilizados por la mojarra desnuda, incluyendo abundantes detritos, indican una alimentación relacionada con el bentos. Sin embargo, el pez es normalmente observado en la columna de agua, y puede nadar contra fuertes corrientes. Consistentemente con la pobreza de la comunidad planctónica de las aguas lóticas, especialmente en este pequeño arroyo oligotrófico en un área de clima frío, no hay copépodos en la dieta, y sólo unos pocos cladóceros.

Especies de *Astyanax, Bryconamericus, Hyphessobrycon* y *Cheirodon* de ambientes lénticos de la provincia de Buenos Aires, relacionados con aguas vegetadas, son consideradas micro y mesoanimalívoras (Ringuelet, 1975). Otros análisis (Escalante 1982, 1983a), indican que para *Astyanax eigenmanniorum* de la laguna de Chascomús y para *Bryconamericus iheringi, Cheirodon interruptus* y *Hyphessobrycon anisitsi*, las algas podrían ser tan importantes como los microcrustáceos. *Hyphessobrycon meridionalis* de ambientes artificiales de Los Talas es alguívoro. En los arroyos serranos de Sierra de la Ventana, sin embargo, *Bryconamericus iheringi* y *Cheirodon interruptus* se alimentan de larvas de quironómidos e insectos, y larvas de quironómidos y restos de plantas respectivamente. Estos datos indican cierta similitud entre los hábitos alimentarios de *G. bergi* y *Ch. interruptus* y *B. iheringi* de hábitats oligotróficos. Las dos últimas especies están ampliamente distribuidas en las lagunas pampásicas. En estos ambientes eutróficos, *Cheirodon interruptus* es la especie con mayor amplitud trófica entre cinco mojarras y un dientudo. Utiliza 14 categorías alimentarias diferentes durante la primavera. Su alimento está compuesto principalmente por algas y microcrustáceos, y las larvas de quironómidos no son abundantes (Escalante 1983a). Destefanis & Freyre (1972) la consideran planctófaga, pero observan que secundariamente se alimenta de perifiton.

En ambientes lóticos de Sierra de la Ventana, muy diferentes de las lagunas, *Cheirodon interruptus* cambia a una dieta compuesta primariamente, tanto en frecuencia como en abundancia, por restos de plantas vasculares y larvas de quironómidos (Escalante 1987a), bastante parecida a la de *G. bergi*.

La semejanza entre las dietas de estas dos especies, probablemente esté relacionada con algunas características morfológicas y fisiológicas. Por ejemplo, aunque tienen cúspides más desarrolladas, los dientes de la mojarra desnuda son muy parecidos a los de *Cheirodon interruptus* (Miquelarena & Arámburu, 1983; Miquelarena, 1986).

La influencia ambiental es demostrada por el hecho de que *Cheirodon interruptus* de arroyos se alimenta de una mayor proporción de larvas de quironómidos que en lagunas en las que el plancton es más abundante. También *Hyphessobrycon meridionalis* es menos zooplanctófago en las charcas de Los Talas, donde el zooplancton es pobre (Escalante 1983a).

En Sierra de la Ventana *Bryconamericus iheringi* preda especialmente sobre larvas de quironómidos, mientras en las lagunas pampásicas se alimenta de algas y microcrustáceos. En Sierra de la Ventana, y también en Valcheta, la escasez de plancton parece forzar a los peces a una alimentación bentófaga, más restringida.

Considerando el número de ítems animales, el índice de Morisita (1959) fue muy bajo (0,005) cuando se comparó *G. bergi* con mojarras de las lagunas pampásicas (*Cheirodon interruptus, Bryconamericus iheringi* y *Hyphessobrycon anisitsi)*, pero subió a 0,66 y 0,79 respectivamente con *C. interruptus* y *B. iheringi* de arroyos (Tabla 64.4). Es decir, que *G. bergi* tiene una dieta más similar a la de estas dos especies cuando habitan ambientes duros, que a la de las mismas

Tabla 64.3. Alimentación de *Gymnocharacinus bergi*. Abundancia y frecuencia de algas presentes en la dieta de la primavera de 1979 y el verano de 1980. MA: muy abundante, A: abundante, C: común. Según Escalante & Menni (1999). Con autorización de Water South Africa.

	Abundancia relativa	Frecuencia absoluta	Frecuencia relativa	Tamaño medio de célula (μ)
Chrysophyta				
Amphora ovalis var. *pediculus*	A	1 (6,7%)	1,3%	25 X 11
Biddulphia laevis	MA	14 (93,3%)	17,7%	100 X 80
Coccneis sp.	C	10 (66,7%)	12,7%	50 X 15
Cymbella affinis	A	10 (66,7%)	12,7%	50 X 8
Denticula sp.	A	6 (40,0%)	7,6%	22 X 7
Gomphonema sp.	C	3 (20,0%)	3,8%	40 X 9
Melosira sp.	A	1 (6,7%)	1,3%	15 X 10
Navicula pupula	A	14 (93,3%)	17,7%	30 X 8
Nitzschia sp.	A	6 (40,0%)	7,6%	50 X 6
Synedra ulna va. *Ulna*	A	14 (93,3%)	17,7%	200 X 6
Cyanophyta				
Oscillatoria sp.	C	4 (26,7%)	50,0%	sin datos
Oscillatoria princeps	C	4 (26,7%)	50,0%	5 X 25
Chlorophyta				
Filamentosa	A	6 (40,0%)	100,0%	sin datos

Tabla 64.4. Valores del índice de Morisita entre *Gymnocharacinus bergi* y otros carácidos para presas animales. Según Escalante & Menni (1999).

Especies	Ambiente	*G. bergi*
Astyanax eigenmanniorum	de lagunas	<0,001
Cheirodon interruptus	de lagunas	0,005
Hyphessobrycon anisitsi	de lagunas	0,005
Bryconamericus iheringi	de lagunas	0,005
Hyphessobrycon meridionalis	de lagunas	0,100
Cheirodon interruptus	de arroyos	0,660
Bryconamericus iheringi	de arroyos	0,790

especies en otros tipos de ambiente. Esto es confirmado por valores del índice de superposición de Horn, que da valores de 0,84 para el par *G. bergi* - *C. interruptus* y 0,68 para *C. interruptus* - *B. iheringi*, ambas de arroyos. Esta similitud de las dietas no es tan marcada si se considera el volumen de los ítems animales.

Las larvas de quironómidos componen 99,2% en volumen del alimento de *G. bergi*, pero sólo 12,5% en *C. interruptus*. En cambio los cladóceros alcanzan 75,6% en *C. interruptus* contra 0,003% en *G. bergi*.

La dieta de *G. bergi* muestra alguna semejanza con la de *Astyanax eigenmanniorum* de Los Talas, pero no con la de las lagunas, debido a que ambientes leníticos poco profundos y arroyos presentan una oferta de alimento casi idéntica, a pesar de las diferencias que se dan por la presencia de ítems exógenos en los arroyos y acumulación de organismos en ambientes leníticos.

En resumen, la dieta de la mojarra desnuda, endémica en su aislado hábitat en Patagonia, tiene las siguientes características:

- El número de individuos en cada ítem es mucho más bajo que en carácidos estudiados al Norte de la meseta de Somuncurá.

- El número de especies de Cyanophyta y Chlorophyta utilizado por la mojarra desnuda es mucho menor que en otros carácidos.

- Las Chrysophyta son un ítem dominante en la dieta, pero el número de géneros y especies (diversidad general) es menor que en otras especies de carácidos.

- Como en otras especies relacionadas, las larvas de quironómidos son un ítem importante.

- Los crustáceos planctónicos son muy escasos.

Las relaciones filogenéticas entre los carácidos que habitan la Argentina no se han estudiado. Mientras Géry (1978) relaciona a *G. bergi* con

Bryconamericus (Tetragonopterinae), Miquelarena & Arámburu (1983) consideran 22 caracteres que sustentan la subfamilia Gymnocharacinae, e indican que la dentición de *G. bergi* es similar a la de los Cheirodontinae, y diferente de la de otros carácidos de Argentina templada.

Se ha mostrado que la pérdida de escamas en *G. bergi* requiere un período largo, en el que las escamas detienen su desarrollo, seguido por un rápido proceso de reabsorción (Cussac & Ortubay, 1994). Estos autores consideran esta característica una regresión morfológica favorecida por la ausencia de predadores, en particular peces ictiófagos. La ausencia de presión de selección debe estar restringida a los ejemplares de talla grande, porque los pequeños, con escamas normales, son presa de grandes insectos acuáticos. Aparte de la pérdida de las escamas, la anatomía de *G. bergi* muestra varias características regresivas, incluyendo un número reducido de huesos orbitales, una extraescápula reducida, y reducción de algunos elementos del esqueleto caudal (Miquelarena & Arámburu, 1983). Modificaciones de la estructura del cuerpo, como la reducción de escamas, pérdida de la escultura en huesos de la cabeza y miniaturización, han sido relacionadas con la paedomorfosis. Estas características pueden resultar de presiones ecológicas, como la selección de tallas pequeñas en ambientes con poco alimento (Moore, 1994), como es el caso del arroyo Valcheta. Estos mecanismos, junto con el marco provisto por el particular tipo de hábitat (agua termal, oligotrofia, aislamiento), parecen relacionar el tipo de alimentación de *G. bergi* con algunas de características más típicas de la especie.

También la reacción de alarma de la mojarra bronceada se ha relacionado con sus peculiares condiciones de vida. En condiciones experimentales, la respuesta de alarma consiste en un rápido escape a las cercanías del fondo. En el agua clara del arroyo Valcheta, el sustrato rocoso del fondo y las plantas sumergidas proveen el refugio buscado por la reacción de alarma. Cuando la sustancia de alarma se diluye, el pez se mueve hacia la superficie (Lozada *et al.*, 2000).

65. ESPECIES INTRODUCIDAS

Hacia principios del siglo XX (Marini & Mastrarrigo, 1963), se introdujeron en ambientes patagónicos varias especies de truchas y salmones (Salmonidae) del hemisferio Norte. Los intentos con el pez blanco *Coregonus clupeaformis*, el salmón coho *Oncorhynchus kisutch*, el salmón sockeye *O. nerka* y el salmón del Atlántico *Salmo salar*, fracasaron. En cambio *Salvelinus fontinalis* (trucha de arroyo), *S. namaycush* (trucha de lago), *Salmo salar* var. *sebago* (salmón encerrado), *Salmo trutta* (trucha marrón) y *Oncorhynchus mykiss* (trucha arco iris, para la que se han usado también los nombres *Salmo irideus* y *S. gairdneri*) prosperaron en mayor o menor medida (Ortubay *et al.*, 1994). *Salvelinus namaycush* sólo se ha mantenido en la cuenca del lago Argentino. Wegrzyn & Ortubay (1991) han recogido mucha información sobre estas especies, que se resume a continuación.

En tiempos recientes, han entrado a la Argentina desde ambientes chilenos de la vertiente del Pacífico, donde se introdujeron hace poco tiempo, otros dos salmones, *Oncorhynchus kisutch*, el salmón plateado o coho, que parece ser el más resistente a presiones del medio y a la contaminación, y *O. tshawytscha*, el chinook o salmón rey. Un salmón rey de 17 kg fue pescado en el río Corcovado en Chubut. Han aparecido también en ríos y lagos de Santa Cruz, en el Río Grande de Chubut (Fig. 54.2), y hay referencias informales de su presencia en los ríos Puelo en Chubut y Manso en Río Negro.

Estas especies son algo plásticas. En el lago Nahuel Huapi las truchas arco iris que remontan los arroyos Ñirecó, Castilla y el río Ñirihuau son ligeramente diferentes.

Las truchas marrones que migran al mar en Santa Cruz o Tierra del Fuego, tienen, al regresar a los ríos, una coloración plateada semejante a la del salmón encerrado. Las de río son de menor tamaño, más sedentarias, y con una coloración diferente de las de los lagos. La forma migratoria lacustre es más plateada, y las formas marinas de mayor tamaño.

El salmón encerrado, *Salmo salar sebago*, que puede superar los 8 kg, habita en el presente la cuenca del lago Futaleufú y los lagos del Parque Nacional Los Alerces, y llega al lago Cholila (42°30'S). Hacia el Norte también ha prosperado en Neuquén en el río Traful y el lago Traful, en los lagos Huechulaufquen, Epulaufquen y Currhué Grande, y en Rio Negro en el río Limay y el lago del embalse Alicurá (Fig. 54.1).

La trucha de arroyo, que es endémica del Este de los Estados Unidos, se ha adaptado a otros ambientes en casi todo el mundo. En cada área de introducción, sin embargo, tiene una distribución más restringida que los demás salmónidos, porque necesita temperaturas más bajas. Habita en gran parte de los arroyos fríos de agua transparente de Patagonia. En el río Pico y el lago Winter en Chubut, se capturan ejemplares de más de 4 kg.

La trucha de lago, *Salvelinus namaycush*, ha superado 2,5 kg en el lago Argentino (50°20'S), que es la única cuenca en la que vive.

En Patagonia, la trucha marrón desova en junio y julio, la trucha arco iris en agosto - noviembre, y la trucha de arroyo y el salmón encerrado en abril - mayo. Truchas arco iris del lago Buenos Aires (46°30'S) capturadas en agosto, que es la época de maduración y puesta en ese lugar, tuvieron una fecundidad entre 3000 y 13.000 huevos (media= 7525). Esta cifra triplica la de ejemplares de un río de Oregon a una latitud equivalente (Iwaszkiw & Padín, 1990). Numerosos trabajos sobre las especies introducidas en Patagonia pueden encontrarse en la bibliografía de Ferriz *et al.* (1998).

Los huevos de salmónidos introducidos en Patagonia se desarrollan mejor entre 6 y 9°C. Los del pejerrey bonaerense entre 16 y 24°C, con el óptimo en 17°C. Estos datos coinciden con la segregación por temperatura que se adjudica tradicionalmente a las faunas paranense y patagónica.

Introducciones y protección de la naturaleza

Resulta llamativo, ante la fuerte oposición de muchos naturalistas a la introducción de fauna exótica, que tantas especies fácilmente adaptables, de considerable tamaño, hayan sido introducidas en los ambientes acuáticos más pobres de la Argentina.

El área de América del Sur donde los salmónidos fueron introducidos, es fisiográficamente muy parecida a la zona natal de estos peces. No deja de ser notable que aunque exteriormente no se parecen mucho, haya en el Sur de América del Sur una fauna de peces relacionada filogenéticamente con los salmones del hemisferio Norte, a tal punto que se definen una zona boreal y una austral de salmoniformes, separadas por una franja de ostariofisos (Rosen, 1974) [Una teoría sobre como esto ocurrió puede verse en Humphries & Parenti (1999: 150)].

Este conjunto de elementos geográficos y filogenéticos, probablemente explica la facilidad con que los salmones se adaptaron a las aguas frías de la Argentina. No se sabe en qué medida la pobreza faunística de estas áreas ha influido en la poca competencia opuesta a los salmones. Las truchas arco iris del lago Huechulaufquen, han establecido un patrón repetido de regreso a sus arroyos de puesta, tanto tributarios como efluentes (*homing*), relacionado con una estrategia de puestas sucesivas (iteropatía) (Sakai & Espinós, 1994).

Una manera un tanto indirecta y muy criticada de estudiar la competencia, es a través de la predación y la exclusión alimentaria. La competencia se extiende también a lugares de puesta y refugio. En Patagonia, los salmónidos encontraron ambientes apropiados por sus características físicas, especialmente la temperatura y limpidez del agua, la ausencia de predadores naturales y la calidad del alimento disponible (Wegrzyn & Ortubay, 1991).

Los salmónidos introducidos predan sobre todas las especies de peces autóctonos, particularmente los juveniles de galáxidos, pejerrey y aploquitónidos. Las truchas juveniles compiten con todas las especies carnívoras en el mismo rango de tallas. Los ejemplares mayores compiten con las percas (Percichthyidae). En el embalse Ramos Mexía, la trucha arco iris consume principalmente *Galaxias maculatus* (puyen), además de pejerrey patagónico y percas (Ferriz, 1993/94).

Ninguna de las especies autóctonas se ha extinguido por acción de los salmónidos, pero hay ejemplos de su acción negativa. En el pasado, la población de pejerrey patagónico, *Odontesthes hatcheri*, del lago Cholila era la mayor del lago, con ejemplares por encima de un kilo. También habitaban el lago la perca de boca chica, *Percichthys trucha*, el puyen grande *Galaxias platei*, el bagre *Hatcheria macraei*, y la peladilla *Aplochiton taeniatus*, que formaba grandes cardúmenes.

Con la introducción de *Salmo salar*, *Oncorhynchus mykiss* y *Salvelinus fontinalis*, el pejerrey patagónico desapareció, la población de peladilla se redujo, y otras especies han disminuido su número.

En 1991 se introdujeron para cultivo *Oncorhynchus masou* en la provincia de Neuquén y *O. kisutch* en el lago Epuyén en Chubut (Wegrzyn & Ortubay, 1991).

Medidas de tres ejemplares confirman la presencia de *Oncorhynchus mykiss* en el lago Cardiel, en la provincia de Santa Cruz (Cordiviola de Yuan, 1974b).

El marcado endemismo y singularidad taxonómica de varios peces de Patagonia, explica la necesidad de aplicarles medidas de conservación. Usando un índice basado en otros vertebrados, Bello & Ubeda (1998) obtuvieron una categorización del nivel de vulnerabilidad de estas especies. Las más expuestas serían *Gymnocharacinus bergi* (VIII 63) y el otuno *Diplomystes mesembrinus* (VIII 58), pero 60% de las especies de Patagonia merecerían algún tipo de protección.

RECONOCIMIENTOS

Es un placer para el autor agradecer a las siguientes personas. A Adriana Almirón, que revisó las tablas de especies del Iberá y de las lagunas pampásicas, y que con Jorge Casciotta, me mostró la capacidad de aprendizaje de *Synbranchus marmoratus*. A María de los Angeles Bistoni, que revisó la sección sobre Córdoba, mejorando sustancialmente las listas faunísticas. A Jorge Casciotta por información sobre los cíclidos. A Gustavo Chiaramonte, que me informó de la existencia de las ilustraciones de la Sra. Mouchet y me invitó a usarlas, y al director del Museo Argentino de Ciencias Naturales de Buenos Aires, Edgardo Romero, que autorizó a hacerlo. A Lilita Curone por su ayuda en cuestiones de idioma. A Gustavo Haro, que revisó la sección sobre Córdoba, y proveyó generosamente su descripción original de la conducta de caza de *Pimelodus albicans*. A Ticky Lizarralde, que con su sentido común y empuje ayudó en la finalización de este libro. A Hugo López, que proveyó muchas referencias difíciles y sugirió otras, y colaboró en la preparación de la lista de especies. A Fernanda López Armengol, que hizo posible la sección sobre ecología de los arroyos de Córdoba occidental. A Amalia Miquelarena, que compartió sus conocimientos de sistemática y anatomía, proveyó numerosas referencias para la lista de especies, publicaciones taxonómicas, los originales de dos figuras y ayudó en la selección de muchas ilustraciones. A Nuncia Tur, que en numerosas ocasiones determinó muestras de plantas. A Mirta García y Mariela Cuello, por su eficacia en algunas cuestiones bibliográficas. A Cecilia Deschamps y Dolores Cobas por su ayuda con tablas y figuras.

Muy en especial, agradezco a José Xavier Martini, que recibió con interés y amabilidad mi pedido, y a la Fundación Antorchas que hizo posible la publicación. A Alicia Escalante, que revisó los temas limnológicos y muchos aspectos de lenguaje. A Axel Bachmann, que hizo una detallada lectura de todo el texto, mejorando numerosos aspectos formales y del contenido. A Sergio Gómez, que cedió material original sobre tipos biológicos, revisó la sección sobre la ictiofauna de Misiones y contribuyó con bibliografía. Sus opiniones sobre numerosos temas de ictiología han sido de enorme utilidad e inspiración en muchos aspectos de mi trabajo. A Víctor Cussac, que revisó íntegramente las Consideraciones Generales y la Parte VIII, haciendo numerosas sugerencias y correcciones, en especial sobre clupeidos y galáxidos.

BIBLIOGRAFÍA

...porque bien hay que citar lo que no se comprende en absoluto en la lengua que menos se entiende.
Voltaire, *Micromegas.*

...servirá aquel largo catálogo de autores a dar autoridad al libro. Y más, que no habrá quien se ponga a averiguar si los seguistes o no los seguistes, no yéndole nada en ello.
Miguel de Cervantes, *Don Quijote de La Mancha.*

Aguesse, P. 1957. La classification des eaux poikilohalines, sa difficulté en Camargue, nouvelle tentative de classification. *Vie et Mileu* 8 (4): 341-346.

Alaimo, S. & L.R. Freyre. 1969. Resultados sobre estimación de numerosidad de peces en la laguna de Chascomús (Provincia de Buenos Aires). *Physis*, Buenos Aires 29 (78): 97-212.

Allan, J.D. 1995. *Stream ecology. Structure and function of running waters*. Chapman & Hall, Londres, 388 pp.

Almirón, A.E. 1984. Presencia de *Holoshestes pequira* y *Astyanax alleni* (Pisces, Characidae) en las canteras de Los Talas (Berisso, B ıenos Aires). *Historia Natural* 4 (16): 145-148.

- 1989. *Estudios ictiológicos en ambientes lenïticos de los alrededores de La Plata*. Tesis doctoral Nº 552. Facultad de Ciencias Naturales y Museo de La Plata.
- 1990. Presencia de *Cyphocharax saladensis* (Meinken, 1933) (Pisces, Curimatidae) en ambientes cercanos al Río de La Plata. *Neotropica* 36 (95): 44.
- 1994. *Odontostilbe yatai* (Teleostei, Characidae) en un afluente del Río de La Plata. *Neotropica* 40 (103-104): 86.

Almirón, A., M.M. Azpelicueta & J.R. Casciotta. 2002. *Astyanax ita* sp. n. – a new species from the Río Iguazú basin, in Argentina (Teleostei, Characiformes, Characidae). *Zoologische Abhandlungen* 52: 3-10.

Almirón, A., M. Azpelicueta, J.R. Casciotta & A. López Cazorla. 1997. Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America, Argentina. *Biogeographica* 73 (1): 23-30.

Almirón, A.E. & J.R. Casciotta. 1999. *Hyphessobrycon wajat* n. sp. from La Plata basin in Argentina (Characiformes: Characidae). *Revue Suisse de Zoologie* 106 (2): 339-346.

Almirón, A.E., J.R. Casciotta, M.M. Azpelicueta & A.L. Cione. 2001. A new species of *Hypobrycon* (Characiformes: Characidae) from Uruguay basin in Misiones, Argentina. *Neotropica* 47: 33-40.

Almirón, A.E. & M.L. Garcia. 1992. Ictiofauna del arroyo El Pescado. *Neotropica* 38 (100): 103-104.

Almirón, A.E., M.L. Garcia, R.C. Menni, L. Protogino & L.C. Solari. 2000. Fish ecology of a seasonal lowland stream in temperate South America. *Marine and Freshwater Research* 51 (3): 265-274.

Almirón, A.E., M.L. Garcia, L. Protogino & L. Solari. 1994. Observaciones ictiológicas y limnológicas del arroyo "El Pescado" (Buenos Aires, Argentina). *Tankay* 1: 207-208.

Almirón, A.E., S.E. Gómez & N.I. Toresani. 1992. Peces de agua dulce de la provincia de Buenos Aires- Argentina. En: *Situación ambiental de la provincia de Buenos Aires* 2 (12): 1-29

Alonso de Arámburu, A.S., R.H. Arámburu & R.A. Ringuelet. 1962. Peces paranenses nuevos para la fauna argentina. *Physis*, Buenos Aires 23 (65): 219-222.

Álvarez, 1919. *Flora y fauna de la provincia de Santiago del Estero*. Poder Ejecutivo de la provincia de Santiago del Estero, 176 pp.

Ameghino, F. 1884. *Las secas y las inundaciones en la provincia de Buenos Aires. Obras de retención y no de desagüe*. Ministerio de Asuntos Agrarios, Provincia de Buenos Aires (1985), 62 pp.

Amestoy, F., G. Fabiano, J. Mestre & J.C. Elgue. 1988. Contribución al estudio de *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1833) Bleeker, 1862, en el Río de La Plata medio e inferior y el río Uruguay inferior. *Resúmenes, V Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados*, Montevideo, p. 32.

Amezcua-Linares, F. & A. Yañez Arancibia. 1980. Ecología de los sistemas fluvio-lagunares asociados a la laguna de Términos. El hábitat y estructura de las comunidades de peces. *Anales del Centro de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 7 (1): 69-118.

Angelescu, V. & F. Gneri. 1949. Adaptaciones del aparato digestivo al régimen alimenticio de algunos peces del río Uruguay y del Río de La Plata. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Zoología* 1 (6): 161-272.

Aquino, A.E. 1993. Hábitos alimentarios de *Oligosarcus jenynsii* (Pisces, Characidae) en el embalse El Cadillal (Tucumán, Argentina). *Acta Zoológica Lilloana* 42 (2): 267-277.

- 1997. Las especies de Hypoptopomatinae (Pisces, Siluriformes, Loricariidae) en la Argentina. *Revista de Ictiología* 5 (1-2): 5-21.

Arámburu, R.H. 1969. Peces de agua dulce de la provincia de Buenos Aires (1ra. Parte). *Boletín de la Dirección de Recursos Pesqueros* 10: 31-47 (mimeografiado).

Arámburu, R.H. 1971. Introducción del pez "sogyo" en la Argentina. *Boletín de la Dirección de Recursos Pesqueros de la provincia de Buenos*

Aires, pp. 12-27.

Arámburu, R.H. & R.C. Menni. 1966. Composición a nivel específico e infraespecífico de la fauna íctica de lagunas piloto de la pampasia bonaerense. En R.A. Ringuelet (Ed.), Trabajos Técnicos 2da etapa (1966). Convenio Estudio Riqueza Ictícola. La Plata (mimeografiado).

Arámburu, R.H., R.C. Menni & N.A. San Román. 1969. Peces de las lagunas pampásicas. En Ringuelet, R.A. (Ed.), Trabajos Técnicos 4ta etapa (1969), III, 4. Convenio Estudio Riqueza Ictícola. La Plata (mimeografiado).

Araujo, M.L.G. 1998. Reproductive strategy of a fresh water stingray *Potamotrygon* sp. from the mid-Río Negro Basin, Amazonas, Brasil. *Abstracts, American Elasmobranch Society 1998 Meeting*, Guelph, Canadá, p. 1.

Araujo, M.L.G. 2002. Em busca das arraias da Amazônia. *Elasmovisor* (Boletim da Sociedade Brasileira para o estudo de Elasmobranquios), Junio, pp. 5-6.

Argumbau, M. & J. Ciancio. 2000. Subsidio marino en una población de trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) de Patagonia. *Resúmenes, IV Jornadas de Ciencias Marinas*, Madryn, p. 32.

Armour, C., D. Duff & W. Elmore. 1994. The effects of livestock grazing on western riparian and stream ecosystem. *Fisheries* 19 (9): 9-12.

Arratia, G. 1981. Géneros de peces de aguas continentales de Chile. *Publicaciones Ocasionales del Museo Nacional de Historia Natural* 34: 1-108.

- 1982. A review of freshwater percoids from South America (Pisces, Osteichthyes, Perciformes, Percichthyidae and Perciliidae). *Abhandlungen der Senckenbergischen naturforschenden Gesellschaft* 540: 1-52.
- 1983. Preferencias de hábitats de peces siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Dimplomystidae y Trichomycteridae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 18: 217-237.
- 1987. Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): morphology, taxonomy and phylogenetic implications. *Bonner Zoologischen Monographien* 24: 1-120.
- 1998. *Silvinichthys*, a new genus of trichomycterid catfishes from the Argentinian Andes, with redescription of *Trichomycterus nigricans*. *Ichthyological Explorations of Freshwaters* 9 (4): 347-370.

Arratia, G. & S. Menu Marque. 1981. Revision of the freshwater catfishes of the genus *Hatcheria* (Siluriformes, Trichomycteridae) with commentaries on ecology and biogeography. *Zoologischer Anzeiger* 207 (1/2): 88-111.

- 1984. New catfishes of the genus *Trichomycterus* from the high Andes of South America (Pisces, Siluriformes) with remarks on distribution and ecology. *Zoologische Jahrbuecher, Abteilung Systematik* 111: 493-520.

Arratia, G., M.B. Peñafort & S. Menu Marque. 1983. Peces de la región Sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. *Deserta* 7: 48-107.

Attrill, M.J. & S.D Rundle. 2002. Ecotonal or ecocline: ecological boundaries in estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 55: 929-936.

Azara, F. de. [1809]. *Viajes a la América Meridional*. Colección Austral Espasa Calpe, Nº 1402, Madrid, 1969, 326 pp.

Azpelicueta, M.M. 1990. *Tridentopsis cahuali* n.sp. (Siluriformes, Trichomycteridae), a new miniature tridentine from Paraguay system, in Argentina. *Revue Suisse de Zoologie* 4: 981-988.

- 1994a. Los diplomístidos en Argentina (Siluriformes, Diplomystidae). En Z.A. Castellanos (Dir.), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*. Profadu, CONICET, 40 Pisces, Fasc. 4 Diplomystidae, pp. 3-27.
- 1994b. Three east andean species of *Diplomystes* (Siluriformes, Diplomystidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters* 5 (3): 223-240.
- 1995. *Pimelodus absconditus*, a new species of pimelodid catfish from the La Plata basin (Siluriformes, Pimelodidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters* 6 (1): 71-76.
- 1998. A new species of *Pimelodus* (Siluriformes, Pimelodidae) from the Paraguay and lower Paraná River. *Neotropica* 44 (122-113): 87-84.

Azpelicueta, M.M. & A.E. Almirón. 1999. A sturgeon (Acipenseridae) in temperate waters of the South Hemisphere, Río de La Plata, Argentina. *Biogeographica* 75 (3): 129-130.

- 2001. A new species of *Bryconamericus* (Characiformes, Characidae) from Paraná basin in Misiones, Argentina. *Revue Suisse de Zoologie* 108 (2): 275-281.

Azpelicueta, M.M., A.E. Almirón & J.R. Casciotta. 2002. *Astyanax paris*: a new species from the Río Uruguay basin of Argentina (characiformes, Characidae). *Copeia* 4: 1052-1056.

Azpelicueta, M., A. Almirón, A. López Cazorla & J.R. Casciotta. 1996. Geographical distribution of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Pisces: Osmeriformes: Galaxiidae) in Patagonia. *Biogeographica* 72 (4): 157-160.

Azpelicueta, M.M. & L. Braga. 1980. Una nueva cita y ampliación de la distribución de dos especies para la ictiofauna argentina. *Neotropica* 26: 163-169.

- 1985. Adiciones a la ictiofauna argentina en la provincia de Misiones. *Historia Natural* 5 (20): 161-164.
- 1991. Los Curimátidos en Argentina. En Z.A. Castellanos (Dir.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina*. Profadu, CONICET, 40, Fasc. 1, pp. 1-55.

Azpelicueta, M.M., L. Braga, J.O. García, E. Permingeat & B.H. Roa. 1985. Adiciones a la ictiofauna argentina en la provincia de Misiones. *Historia Natural* 5 (20): 161-164.

Azpelicueta, M.M. & J.O. García. 1993/94. Dos nuevos registros de Siluriformes en el río Paraná (Osteichthyes, Siluriformes). *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 24-25: 27-33.

- 2000. A new species of *Astyanax* (Characiformes, Characidae) from Uruguay River basin in Argentina, with remarks on hook presence in Characidae.

Revue Suisse de Zoologie 107 (2): 245-257.

Azpelicueta, M.M., D.E. Figueroa, J.M. Díaz de Astarloa & M.B. Cousseau. 1998. Freshwater fishes in a world reserve of biosphere: Mar Chiquita coastal lagoon (Buenos Aires, Argentina). *Biogeographica* 74 (2): 85-90.

Azpelicueta, M.M. & A.A. Yanosky. 1992. A check-list of fishes from El Bagual ecological reserve, Argentina. *Ichthyological Explorations of Freshwaters* 3 (1): 73-76.

Baigún, C.R.M. & R.O. Anderson. 1993. Structural indices for stock assessment of and management recommendations for pejerrey *Odontesthes bonariensis* in Argentina. *North American Journal of Fisheries Management* 13: 600-608.

Baigún, C.R.M. & R. Delfino. 1994. Relación entre los factores ambientales y biomasa relativa de pejerrey en lagos y embalses templado-cálidos de la Argentina. *Acta Biológica Venezuélica* 15 (2): 47-57.

Baigún, C.R.M. & M.C. Marinone. 1995 Cold-temperate lakes of South America: do they fit northern hemisphere models?. *Archiv für Hydrobiologie* 135 (1): 23-51.

Baigún, C.R.M. & R. Quirós. 1985. Introducción de peces exóticos en la República Argentina. Serie Informes Técnicos del Departamento de Aguas Continentales del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero 3: 1-90.

Baiz, M.M., M.T. Bello & M.M. Bunge. 1982. Alimentación del pejerrey introducido en la laguna Ñe-luan, Maquinchao, Río Negro. *Resúmenes de la III Reunión Ibero-Americana de Conservación y Zoología de Vertebrados*, Buenos Aires, p.9.

Baldo, J.L., J.G. Haro, M.A. Bistoni & G. Marino. 1993/1994. Primer relevamiento de la ictiofauna de los esteros de Santa Lucía en el proyectado parque nacional Mburucuyá (Corrientes, Argentina). *Revista de Ictiología* 2/3 (1/2): 9-12.

Balon, E.K. 1995. The common carp, *Cyprinus carpio*: its wild origin, domestication in acuaculture, and selección as colored nishikigoi. *Guelph Ichthyological Reviews* 3: 1-56.

Banarescu, P.M. 1993. Continents, ocean basins and freshwater zoogeography. II. South America and Australia/New Guinea. *Revue Roumaine de Biologie, Série de Biologie Animale* 38 (1): 3-11.

Barbour, C.D. & J.H. Brown. 1974. Fish species diversity in lakes. *American Naturalist* 108 (962): 473-489.

Bardack, D. 1961. New Tertiary teleost from Argentina. *American Museum Novitates* 2041: 1-27.

Barla, M.J. 1991a. Species composition, richness and diversity of fish assemblages in different habitats of a pampean lake (Argentina). *Annals of Limnology* 27 (2): 163-173.

- 1991b. Inestabilidad ambiental y diversidad íctica en una laguna pampásica. *Biología Acuática* 15 (2): 194-195.

Barla, M.J. & R. Iriart. 1987. La presencia de la carpa *Cyprinus carpio* L. en la laguna Chascomús y su significado. *Limnobios* 2 (9): 685-686.

Barrio, A. 1943. Observaciones sobre *Lepidosiren paradoxa* y fijación de material argentino. *Revista Argentina de Zoogeografía* 3 (1-2): 9-20

Bayley, P.B. 1973. Studies on the migratory characin, *Prochilodus platensis* Berg, 1889 (Pisces, Characoidei), in the river Pilcomayo, South America. *Journal of Fish Biology* 5: 25-40.

Bayley, P.B. & H.W. Li. 1996. Riverine fishes. Pp. 92-122. En: G. Petts & P. Calow (Eds.), *River Biota. Diversity and dynamics*. Blackwell Science, Londres.

Beadle, L.C. 1974. *The inland waters of tropical Africa: an introduction to tropical limnology*. Longman Group Limited, London, 365 pp.

Bechara, J.A., S. Sanchez, J.P. Roux, J.C. Terraes & C. Flores Quintana. 1999. Variaciones del factor de condición relativo de la ictiofauna del río Paraná aguas debajo de la represa de Yaciretá, Argentina. *Revista de Ictiología* 7 (Número Especial): 75-89.

Bello, M.T. & C.A. Ubeda. 1998. Estado de conservación de los peces de agua dulce de la Patagonia Argentina. Aplicación de una metodología objetiva. *Gayana Zoología* 62 (1): 45-60.

Bentos, C., A. Giusto, C. Beltrami & S.E. Gómez. 2001. Primeros datos sobre la distribución de tallas y tallas máximas en taxocenosis de peces de ambientes lóticos de la Argentina. *Revista de la Sociedad de Biología de Concepción* 73: 37-44.

Berg, C. 1895. Sobre peces de agua dulce nuevos o poco conocidos de la República Argentina. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 4: 121-165.

- 1897. Contribución al conocimiento de los peces sudamericanos, especialmente de los de la República Argentina. *Anales del Museo Nacional de Buenos Aires* 5: 263-302.

- 1899. Comunicaciones ictiológicas III. *Comunicaciones del Museo nacional de Buenos Aires* 1 (5): 165-174.

Berg, J. 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes, with reference to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). *Marine Biology* 50 (3): 263-273.

Berner, E.K. & R.A. Berner. 1987. *The global water cycle*. Prentice-Hall, Englewood Cliffs, New Jersey.

Berra, T.M. 1981. *An atlas of distribution of the freshwater fish families of the world*. University of Nebraska Press, Lincoln and London, 197 pp.

Berra, T.M. & C.D. Barbour. 1998. Is the chilean *Galaxias globiceps* (Teleostei: Galaxiidae) extant or extinct?. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 9 (3): 273-278.

Berra, T.M., L.E.M. Crowley, W. Ivantsof & P.A. Flerst. 1996. *Galaxias maculatus* and explanation of its biogeography. *Marine and Freshwater Research* 47: 845-849.

Bertoletti, J., J. Pezzi da Silva & E. Pereira. 1995. A new species of the catfish genus *Trachelyopterus* (Siluriformes, Auchenipteridae) from southern Brazil. *Revue française d´Aquariologie* 22: 3-4.

Bistoni, M.A., J.G. Haro & M. Gutierrez. 1986. Una nueva localidad para el bagre anguila, *Heptapterus mustelinus* (Val.) (Osteichthyes, Pimelodidae) en la provincia de Córdoba. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 17 (2): 293-205.

- 1992. Ictiofauna del Río Dulce en la provincia de Córdoba (Argentina) (Pisces, Osteichthyes). *Iheringia, Série Zoología*, 72:105-111.

- 1996a. Análisis comparativo de la dieta de *Hoplias malabaricus* y *Salminus maxillosus* (Pisces, Characidae) en los bañados del río Dulce (Córdoba, Argentina). *Neotropica* 42 (107-108): 17-21.
- 1996b. Ictiofauna del río Quinto (Popopis) en la provincia de Córdoba (Argentina). *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 27 (1): 43-48.

Bistoni, M.A., A. Hued, M. Videla & L. Sagretti. 1999. Efectos de la calidad del agua sobre comunidades ícticas de la región central de Argentina. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 325-335.

Bonetto, A.A. 1963. Investigaciones sobre migraciones de peces en ríos de la cuenca del Plata. *Ciencia e Investigación* 19 (1-2): 12-26.
- 1975. Hydrologic regime of the Paraná River and its influence on ecosystems. *Ecological Studies* 10: 175-197.
- 1976. *Calidad de las aguas del río Paraná. Introducción a su estudio ecológico*. Dirección Nacional de Construcciones Portuarias y Vías Navegables, INCYTH, PNUD, ONU, 202 pp.
- 1980. Ecología del nordeste argentino. Seminario de planeamiento y manejo de áreas inundables. ICA, Corrientes, 34 pp.
- 1986a. The Paraná River system. Pp. 541-555, En: B.R. Davies y K.F. Walker (Eds.), *The ecology of river systems*. Dr. W. Junk Publishers, Holanda.
- 1986b. Fish of the Paraná system. Pp. 573-588, En: B.R. Davies y K.F. Walker (Eds.), *The ecology of river systems*. Dr. W. Junk Publishers, Holanda.
- 1994. Austral rivers of South America. Pp. 425-472. En: R. Margalef (Ed.), *Limnology now: a paradigm of planetary problems*. Elsevier Science, Amsterdam.
- 1998. Panorama sinóptico sobre la ictiofauna, la pesca y la piscicultura en los ríos de la cuenca del Plata, con especial referencia al Paraná. *Revista de Ictiología* 6 (1/2): 3-15.

Bonetto, A.A. & H.P. Castello. 1985. *Pesca y piscicultura en aguas continentales de América Latina*. Organización de los Estados Americanos, Serie de Biología, Monografía Nº31, 118 pp.

Bonetto, A.A., E. Cordiviola de Yuan & C. Pignalberi. 1970a. Nuevos datos sobre poblaciones de peces en ambientes leníticos permanentes del Paraná medio. *Physis*, Buenos Aires 30 (80): 141-154.
- 1970b. Nuevos aportes al conocimiento de las poblaciones ícticas en cuencas temporarias del valle de inundación del Paraná medio. *Acta Zoológica Lilloana* 27: 135-153.

Bonetto, A.A., E.Cordiviola de Yuan, C. Pignalberi & O. Oliveros, 1969a. Ciclos hidrológicos del Río Paraná y las poblaciones de peces contenidas en las cuencas temporarias de su valle de inundación. *Physis*, Buenos Aires 29 (78): 213-223.

Bonetto, A.A., W. Dioni & C. Pignalberi. 1969b. Limnological investigations on biotic communities in the middle Paraná river valley. Verhandlungen der Internationalen *Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 17: 1035-1050.

Bonetto, A.A. & D. Di Persia. [1984]. Main limnological features of the Paraná River. (MS).

Bonetto, A.A. & E.C. Drago. 1968. Consideraciones faunísticas en torno a la delimitación de los tramos superiores del río Paraná. *Physis*, Buenos Aires 27 (75): 437-444.

Bonetto, A.A. & H.G. Lancelle. 1981. Calidad de las aguas del río Paraná medio. Principales características físicas y químicas. *Comunicaciones Científicas del Centro de Ecología Aplicada del Litoral* 11: 1-22.

Bonetto, A.A., C. Pignalberi & E. Cordiviola. 1963. Ecología alimentaria del amarillo y moncholo *Pimelodus clarias* y *Pimelodus albicans*. *Physis*, Buenos Aires 24 (67): 87-94.
- 1965. Contribución al conocimiento de las poblaciones de peces de las lagunas isleñas del Paraná medio. Anais, II Congreso Latinoamericano de Zoologia, São Paulo, 2: 131-144.
- 1967. Las "palometas" o "pirañas" de las aguas del Paraná medio. *Acta Zoológica Lilloana* 23: 45-65.

Bonetto, A.A., C. Pignalberi, E. Cordiviola & O.B. Oliveros. 1971. Informaciones complementarias sobre migraciones de peces en la cuenca del Plata. *Physis*, Buenos Aires 30 (81): 505.520.

Bonetto, A.A., D. Roldan & M. Canon Veron. 1981. Algunos aspectos estructurales y ecológicos de la ictiofauna del sistema de Iberá (Corrientes, Argentina). *Ecosur* 8 (15): 79-89.

Bonetto, A.A., D. Roldan & M. Esteban Oliver. 1978. Estudios ictiológicos en la cuenca del Riachuelo (Corrientes, Argentina).I: Poblaciones de peces en ambientes leníticos y lóticos. *Ecosur* 5 (9): 1-15.

Bonetto, C., C. Villar; L. De Cabo & P. Vaithiyanathan. 1998. Hydrochemistry of a large floodplain river. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 26: 899-902.

Bonetto, A.A. & I.R. Wais. 1990. The Paraná basin, in the context of large american river-floodplain systems. *Ecosur* 16 (27): 1-31.
- 1992. Las grandes planicies aluviales del sistema potámico Paraná - Paraguay. Características estructurales, funcionalidad, preservación y manejo. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino. Rivadavia", Hidrología* 7 (1): 3-29.
- 1995. South American streams and rivers. Capítulo 9, pp. 257-293. En: C.E. Cushing, K.W. Cummins y G.W. Minshall (Eds.), *Ecosystems of the world 22. River and streams ecosystems*. Elsevier, Amsterdam.

Bonetto, A.A., Y. Zalocar, F. Pedrozo & C. Bonetto. 1984. Contribución al conocimiento limnológico del río Bermejo en su tramo inferior. *Ecosur* 11 (21-22): 61-74.

Boschi, E.E. 1988. El ecosistema estuarial del Río de la Plata (Argentina y Uruguay). *Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México* 15 (2): 159-182.

Boschi, E.E. & M.L Fuster de Plaza. 1959. Estudio biológico pesquero del pejerrey del embalse de río Tercero (*Basilichthys bonariensis*). Con una contribución al estudio limnológico del ambiente. *Publicación del Departamento de Investigaciones Pesqueras* 8: 1-61.

Bowen, S.H., A.A. Bonetto & M.O. Ahgren. 1984. Microorganisms and detritus in the diet of a typical neotropical riverine detritivore, *Prochilodus platensis* (Pisces: Prochilodontidae). *Limnology and Oceanography* 29 (5): 1120-1122.

Braga, L. 1988. Presencia de *Corydoras ellisae* Gosline (Pisces, Callichthyidae) en Argentina. *Neotropica* 34 (92): 138.

- 1993. Los Anostomidae (Pisces, Characiformes) de Argentina. En: Z.A. Castellanos (Dir.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina*, Profadu, CONICET, 40 (3): 5-61.
- 1993/94. Las especies del género *Metynnis* (Teleostei, Characiformes) en Argentina. *Revista de Ictiología* 2/3 (1/2): 27-34.
- 1994. Los Characidae de Argentina de las subfamilias Cynopotaminae y Acestrorhynchinae. En: Z.A. Castellanos, (Dir.), *Fauna de agua dulce de la República Argentina*, Profadu, CONICET, 40 (6): 5-45.
- 1998. Una nueva especie de *Bryconamericus* (Ostariophysi, Characidae) del río Urugua-í, Argentina. Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", *Hidrobiología* 8 (3): 21-29.
- 2001. Primer registro para Argentina de *Characidium tenue* y *C. pterostictum* (Characiformes, Crenuchidae). *Physis B*, Buenos Aires 58 (134-135): 49-50.

Braga, L. y M.M. Azpelicueta. 1986. Adiciones a la ictiofauna argentina en la provincia de Misiones. *Historia Natural* 6 (10): 85-89.

- 1987. *Curimata biornata*, a new curimatid fish (Characiformes: Curimatidae) from Argentina and southeastern Brazil. *Revue Suisse de Zoologie* 94 (2):465- 473.

Briggs, J.C. 1979. Ostariophysan zoogeography: an alternative hypothesis. *Copeia* 1: 111-118.

Britski, H.A. y H. Ortega. 1983. *Trichogenes longipinnis*, novo gênero e espécie de Trichomycterinae do sudeste do Brasil (Pisces, Siluriformes). *Revista Brasileira de Zoologia* 1: 211-216.

Brown, J.H. y M.V. Lomolino. 1998. *Biogeography*. Sinauer Associates Inc. Publishers, Massachusetts, 691 pp.

Brundin, L.Z. 1988. Phylogenetic biogeography. Capítulo 11, pp. 343-369. En: A.A. Myers & P.S. Giller (Eds.), *Analytical Biogeography*, Chapman & Hall, London.

Bucher, E.E. 1980. Ecología de la fauna chaqueña. Una revisión. *Ecosur* 7: 111-159.

Bucher, E.H. & J.W. Abalos. 1979. Fauna. Pp. 360-434. En: J.B. Vazquez, R.A. Miatello & M.E. Roqué (Eds.) *Geografía física de la provincia de Córdoba*. Editorial Bolt, Buenos Aires.

Buckup, P.A., C. Zamprogno, F. Vieira & R.L. Teixeira. 2000. Waterfall climbing in *Characidium* (Crenuchidae: Characidiinae) from eastern Brazil. *Ichthyological Explorations of Freshwaters* 11 (3): 273-278.

Buff, R.G. 1993. Contribución al conocimiento del género *Parodon* (Pisces, Parodontinae) en la provincia de Córdoba, Argentina. *Resúmenes de las IX Jornadas Científicas de la Sociedad de Biología de Córdoba*, p. 54.

Burgos, J.J. 1970. El clima de la región Noroeste de la República Argentina en relación con la vegetación natural y el suelo. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 11 (Suplemento): 37-101.

Busse, K. y H. Campos. 1987. Serological and other biological differences among diadromous and lacustrine *Galaxias maculatus*-like form from Chile (Pisces, Galaxiidae). *Bonner Zoologische Beitraege* 38 (4): 299-306.

Butí, C. 1988. *Distribución, sistemática y osteología de los peces de agua dulce de algunos tributarios del río Salí superior, Departamento Trancas, provincia de Tucumán, República Argentina*. Seminario de la Facultad de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Tucumán, 75 pp. (texto), 58 pp. (figuras).

- 1998. El arroyo India Muerta y su ictiofauna (Tucumán, Argentina). *Acta Zoológica Lilloana* 44 (2): 309-312.
- 1999. 6. Peces. Pp. 147-163. En: E. Lavilla & J.A. González (Eds.), *Biodiversidad de Agua Rica (Catamarca, Argentina)*. BHP Cooper - Fundación Miguel Lillo.

Butí, C. & F. Cancino. 1999. Ictiofauna del embalse Río Hondo (Tucumán - Santiago del Estero), cuenca del río Salí - Dulce, Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 45 (1): 67-77.

Butí, C. & A.M. Miquelarena. 1995. Ictiofauna del río Salí superior, departamento Trancas, Tucumán, República Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 43 (1): 21-44.

Cabrera, A.L. 1951. Territorios fitogeográficos de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 4 (1-2): 21-65.1992

- 1971. Fitogeografía de la República Argentina. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 14: 1-42.
- 1976. Regiones fitogeográficas argentinas. En: L.R. Parodi (Dir.), *Enciclopedia Argentina de Agricultura y Jardineria* 2: 1-85. Editorial Acme, Buenos Aires.

Cabrera, A.L. & A. Willink. 1973. *Biogeografía de América Latina*. Organización de los Estados Americanos, Serie de Biología, Monografía Nº 13, 117 pp.

Cabrera, S.E., M.L. Baiz, C. Candia & H. Christiansen. 1973. Algunos aspectos biológicos de las especies de ictiofauna de la zona de Punta Lara, 2da. parte. Alimentación natural del bagre porteño (*Parapimelodus valenciennesi*). *Servicio de Hidrografía Naval* H-1029, 47 pp.

Calcagno, A., M.J. Fioriti, F. Pedrozo, P. Vigliano, H.L. López, C. Rey, M.E. Razquin & R. Quirós (Comité Editorial). 1995. Catálogo de lagos y embalses de la Argentina. ARM & Asociados.

Campos, H. 1970a. *Galaxias maculatus* (Jenyns) en Chile, con especial referencia a su reproducción. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural* 31: 5-20.

- 1970b. Introducción de especies exóticas y su relación con los peces de agua dulce de Chile. *Museo Nacional de Historia Natural, Serie educativa* Nº 9: 1-22.

- 1972. Kariology of three Galaxiid fishes *Galaxias maculatus, G. platei* and *Brachygalaxias bullocki*. *Copeia* 2: 368-370.
- 1973. Migration of *Galaxias maculatus* (Jenyns) (Galaxiidae, Pisces) in Valdivia estuary, Chile. *Hydrobiologia* 43 (3-4): 301-312.
- 1984. Gondwana and neotropical galaxioid fish biogeography. Pp. 113-125. En: T.M. Zaret (Ed.) *Evolutionary Ecology of Neotropical Freshwater Fishes*. Dr. W. Junk Publishers, La Haya.
- 1985. Distribution of fishes in the andean rivers in the South of Chile. *Archiv für Hydrobiologie* 104 (2): 169-191.

Campos, H., G. Arratia & C. Cuevas. 1997. Karyotypes of the most primitive catfishes (Teleostei: Siluriformes: Diplomystidae). *Journal of Zoological Systematic and Evolutionary Research* 35: 113-119.

Candia, C. 1991. Sobre la distribución de la carpa (*Cyprinus carpio*) en el Río de La Plata y en cuerpos de agua de la provincia de Buenos Aires. *Biología Acuática* 15 (2): 166-167.

Candia, C., Baiz, M.L. & S.E. Cabrera. 1967. Sobre la presencia de dos ejemplares de carpa (*Cyprinus carpio*) en la zona de Punta Lara (Río de La Plata). *Servicio de Hidrografía Naval* 4 (3): 341-342.

Candia, C. & H. Nion. (Responsables). 1990. *Relevamiento de los recursos pesqueros del Río de la Plata superior*. Comisión Administradora del Río de la Plata, 124 pp.

Carter, G.S. & L.C. Beadle. 1931. The fauna of swamps of the Paraguayan Chaco in relation to its environment. II. Respiratory adaptations in the fishes. *Journal of the Linnean Society of London* 37 (252): 327-368.

Casciotta, J.R. 1993. New record of the dermal lip protuberance in characiforms from the Río de la Plata basin in Uruguay. *Ichthyological Explorations of Freshwater* 4 (1): 79-80.
- 1998a. *Chaetobranchopsis australis* (Perciformes, Cichlidae), un nuevo representante de la ictiofauna de agua dulce de la Argentina. *Neotropica* 44 (111-112): 40.
- 1998b.Cichlid fishes from La Plata basin in Argentina: *Laetacara dorsigera* (Heckel), *Bujurquina vittata* (Heckel), and *"Cichlasoma" facetum* (Jenyns) (Perciformes: Labroidei). *Neotropica* 44 (111-112): 23-39.

Casciotta, J.R. & A.E. Almirón. 1996. *Scleronema minutum* (Boulenger) y *Ochmacanthus batrachostoma* (M. Ribeiro) (Siluriformes: Trichomycteridae), dos citas nuevas para la cuenca del Plata en Argentina. *Neotropica* 42 (107-108): 51-54
- 2000. Los peces de la laguna Iberá, reserva provincial de Iberá, Corrientes, Argentina. Resúmenes, *IX Congreso Iberoamericano de Biodiversidad y Zoología de Vertebrados*. Buenos Aires, pp. 22-23.

Casciotta, J.R., A. Almirón & J. Bechara. 2003. *Los peces de la laguna Iberá*. Colección Universitaria, Ediciones al Margen, La Plata, 203 pp.

Casciotta, J.R., A. Almirón, J. Bechara & A. González. 2002. The southernmost record of *Engraulisoma taeniatum* (Characiformes: Characidae) in freshwater of Argentina. *Biogeographica* 78 (2): 77-80.

Casciotta, J., A. Almirón, A. Cione & M.M. Azpelicueta. 1999. Brazilian freshwater fish assemblages from southern pampean area, Argentina. *Biogeographica* 75 (2): 67-78.

Casciotta, J.R. & G. Arratia. 1993. Tertiary cichlid fishes from Argentina and reassessment of the phylogeny of New World cichlids (Perciformes: Labroidei). *Kaupia* 2: 195-240.

Casciotta, J.R., M.M. Azpelicueta & A.E. Almirón. 2002. *Bryconamericus uporas* sp. n. (Characiformes, Characidae), a new species from the río Uruguay basin, in Argentina. *Revue Suisse de Zoologie* 109 (1): 155-165.

Casciotta, J.R., S.E. Gómez & N.I. Toresani. 1995. *"Cichlasoma" tembe*, a new cichlid species from the río Paraná basin, Argentina (Osteichthyes, Labroidei). *Ichthyological Explorations of Freshwater* 6 (3): 193-200.
- 2000. *Gymnogeophagus che*, una nueva especie de la familia Cichlidae de la cuenca del río Paraná (Perciformes, Labroidei). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Nueva Serie* 2 (1): 53-59.

Casciotta, J.R., H.L. López, R.C. Menni & A.M. Miquelarena. 1989. The first fish fauna from the Salado River (Central Argentina, South America), with additions to the Dulce River and limnological comments. *Archiv für Hydrobiologie* 115: 603-612.

Casciotta, J.R., A.M. Miquelarena & L.C. Protogino. 1992. A new species of *Odontostilbe* (Teleostei, Characidae) from the Uruguay basin, with comments on the diagnostic characters of the genus. *Occasional Papers, University of Kansas Museum of Natural History* 149: 1-16.

Castello, H.P. 1969. *Pimelodella griffini* (Pimelodidae). Nueva cita para la fauna argentina. Consideraciones acerca de la alimentación, del sistema reproductor y de una papila urogenital en tres especies del género *Pimelodella*. *Physis*, Buenos Aires 28 (77): 407-415.
- 1971. *Pseudopimelodus raninus* (Pimelodidae). Una nueva cita para la fauna de peces de la República Argentina. *Physis*, Buenos Aires 30 (80): 543-545.

Castello, H.P., M.D. Ehrlich, I.R. Waiss & A. Puig. 1978. Adiciones a la fauna de peces de los ríos Paraná medio y Bermejo. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Zoología* 12: 119-135.

Castello, H.P. & D.R. Yagolkowski. 1969. *Potamotrygon castexi* n. sp., una nueva especie de raya de agua dulce del Río Paraná. *Acta Scientifica, ILAFIR, Universidad del Salvador* 6: 1-21.

Castex, M.N. 1963a. El género *Potamotrygon* en el Paraná medio. *Anales del Museo Provincial de Ciencias Naturales "Florentino Ameghino"* 2 (1), *Zoología*: 1-86.
- 1963b. Observaciones sobre la raya de río *Potamotrygon motoro* (Muller y Henle). *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Hydrobiología* 1 (2): 5-17.

Castex, M.N. & H.P. Castello. [1970]. *Potamotrygon leopoldi*, una nueva especie de raya de agua dulce para el río Xingú, Brasil (Chondrichthyes, Potamotrygonidae). *Acta Scientifica, ILAFIR, Universidad del Salvador* 10: 1-16.

Castex, M.N. & D.R. Yagolkowski. [1970]. Notas sobre dos especies de raya de agua dulce (Chondrichthyes, Potamotrygonidae). *Acta Scientifica, ILAFIR, Universidad del Salvador* 9: 1-26.

Cazzaniga, N.J. 1978. Presencia de *Cheirodon interruptus* en el valle bonaerense del río Colorado (Pisces, Tetragonopteridae). *Neotropica* 24 (72): 138-140.

Cazzaniga, N.J. & C.C. Sitjar. 1986. Camarones y peces del arroyo Napostá Grande (Provincia de Buenos Aires, Argentina). *Spheniscus* 2: 23-28.

CECOAL (Centro de Ecología Aplicada del Litoral). 1977. Estudios ecológicos en el área de Yaciretá. Informe de avance Nº2, Corrientes, 204 pp.

Cei, J.M. 1969. La meseta basáltica de Somuncurá, Río Negro. Herpetofauna endémica y sus peculiares equilibrios biocenóticos. *Physis*, Buenos Aires 28: 257-271.

Cervellini, P.M., M.A. Battini & V.E. Cussac. 1993. Ontogenetic shifts in the diet of *Galaxias maculatus* (Galaxiidae) and *Odontesthes microlepidotus* (Atherinidae). *Environmental Biology of Fishes* 36: 283-290.

Chapman, D.G. 1954. The estimation of biological populations. *Annals of Mathematics and Statistics* 25: 1-15 (no visto).

Chebez, J.C., 1993. Listado de vertebrados argentinos en peligro de extinción. *Nuestras aves*, Suplemento 1: 1-14.

Chebez, J.C. (Ed.). 1996. *Fauna Misionera*. L.O.L.A., Buenos Aires, 320 pp.

Chiozza, E.M. & Z. González van Domselaar. 1958. Clima. En: F. de Aparicio y H.A. Difrieri (Dir.), *La Argentina. Suma de geografía*, 2: 1-183, Peuser, Buenos Aires.

Christie, M.I. 1984. Inventario de la fauna de vertebrados del Parque Nacional Nahuel Huapi. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia"*, Zoología 13 (55): 523-534.

Cione, A.L. 1986. Los peces continentales del Cenozoico de Argentina. Su significación paleoambiental y paleobiogeográfica. *Actas del IV Congreso Argentino de Paleontología y Bioestratigrafía, Mendoza*, 2:101-106.

Cione, A.L.; M.M. Azpelicueta & J.R. Casciotta. 1998. Revision of the clupeid genera *Ramnogaster, Platanichthys* and *Austroclupea* (Teleostei: Clupeiformes). *Ichthyological Explorations of Freshwaters* 8 (4): 335-348.

Cione, A. & M.J. Barla. 1997. A new locality for the synbranchid eel *Synbranchus marmoratus* (Teleostei, Percomorpha) in southern Buenos Aires province, Argentina. *Neotropica* 43 (109-110): 113-115.

- 2000. First fish record in the lago Belgrano of Argentina and the origin of fish populations in patagonian lakes. *Biogeographica* 76 (1): 41-48.

Cione, A.L. & J.R. Casciotta. 1995. Freshwater teleostean fishes from the Miocene of the Quebrada de la Yesera, Salta, northwestern Argentina. *Neues Jahrbuch für Geologie und Palaöntologie Abhandlungen* 196 (3): 377-394.

Cione, A.L. & A. López Arbarello. 1995. Los peces de agua dulce del área Pampeana. Pp. 129-142. En: M.T. Alberdi *et al.* (Eds.), *Evolución biológica y climática de la región Pampeana durante los últimos cinco millones de años. Un ensayo de correlación con el Mediterráneo occidental*. Museo de Ciencias Naturales y Consejo Superior de Investigaciones Científicas de España.

Cione, A.L. & E.P. Tonni. 1981. First record of some fishes and mammals from Santiago del Estero Province, Argentina. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 16: 1-7.

Claps, M.C. 1996. Structure and dynamics of epipelic algae from a plain river (Samborombón river, Buenos Aires, Argentina). *Archiv für Hydrobiologie* 137 (2): 151-263.

Claps, M. C. & C.N. Skorupka. 1991. Ambientes lóticos (subcuenca Delta, Argentina): algunos aspectos ecológicos. *Revista Brasileira de Biologia* 51 (1): 65-70.

Cockerell, T.D.A. 1925. A fossil fish of the family Callichthyidae. *Science* 62: 397-398.

Colautti, D.C. 1997. *Ecología de la carpa Cyprinus carpio en la cuenca del río Salado, provincia de Buenos Aires*. Tesis Nº 685, Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de La Plata, 260 pp.

- 1998. Sobre la utilización de trampas para peces en las lagunas pampásicas. *Revista de Ictiología* 6 (1/2): 17-23.

Colinvaux, P.A. 1989. The past and future Amazon. *Scientific American*, Mayo, pp. 68-74.

Compagno, L.J.V. 1990. Alternative life-history styles of cartilaginous fishes in time and space. *Environmental Biology of Fishes* 28: 33-75.

Cordini, J.M. 1955. Río Paraná, sus peces más comunes, pesca comercial. Publicación miscelánea del Ministerio de Agricultura y Ganadería, 410, 86 pp.

- 1977. Temas relativos a la ictiofauna. Seminario de medio ambiente y represas. Universidad de la República, Facultad de Humanidades y Ciencias de Montevideo, 1:264-280.

Cordiviola, E. 1966. Nuevos aportes al conocimiento de la biología pesquera del surubí (*Pseudoplatystoma coruscans*) en el Paraná medio (Pisces, Siluriformes). *Physis*, Buenos Aires 26 (71): 273-244.

Cordiviola De Yuan, E. 1971. Crecimiento de peces del Paraná medio. I. Sábalo (*Prochilodus platensis* Holmberg) (Pisces, Tetragonopteridae). *Physis*, Buenos Aires 30 (81): 483-504.

- 1974a. Las poblaciones de sábalo *Prochilodus platensis* Holmberg, en ambientes lenïticos del valle de inundación del Paraná (Pisces, Tetragonopteridae). *Physis B*, Buenos Aires 33 (87): 217-226.

- 1974b. Sobre la ubicación taxinómica de la "Trucha arco iris" del lago Cardiel, provincia de Santa Cruz (Pisces, Salmonidae). *Physis B*, Buenos Aires 33

(87): 247-248.
- 1977. Poblaciones de peces del Rio Paraná IV. Fluctuaciones en la composición íctica de la laguna "Los Matadores" (Isla Clucellas), Santa Fé. *Neotropica* 23 (69): 17-25.
- 1980. Campaña limnológica "Keratella I" en el río Paraná medio: taxocenos de peces de ambientes leníticos. *Ecología* 4: 103-113.

Cordiviola de Yuan, E., N. Oldani, O. Oliveros & C. Pignalberi de Hassan. 1984. Aspectos limnológicos de ambientes próximos a la ciudad de Santa Fé (Paraná medio): poblaciones de peces ligados a la vegetación. *Neotropica* 30 (84): 127-139.

Cordiviola de Yuan, E. & C.Pignalberi 1981. Fish populations in the Paraná River. 2. Santa Fé and Corrientes areas. *Hydrobiologia* 77: 261-272.

Cordiviola de Yuan, E & C.Pignalberi de Hassan. 1985. Fish populations in the Paraná River: lentic environments of Diamante and San Pedro areas (Argentine Republic). *Hydrobiologia* 127: 213-218.
- 1989. Ichthyological studies in La Cuarentena lagoon (Carbajal Island), Paraná River: density of *Prochilodus platensis* Holmberg (Curimatidae). *Hydrobiologia* 183: 43-46.

Cousseau, M.B., J.M. Diaz de Astarloa & D.E. Figueroa. 2001. La ictiofauna de la laguna Mar Chiquita. En: O. Iribarne (Ed.). *Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, 320 pp.

Croizat, L., G. Nelson & D.E. Rosen. 1974. Centers of origin and related concepts. *Systematic Zoology* 23 (2): 265-287.

Crowder, L.B. 1990. Community Ecology. Capítulo 19, pp. 609-632. En: C.B. Schreck & P.B.Moyle (Eds.), *Methods for Fish Biology*. American Fisheries Society, Bethesda.

Cussac, V.E., P.M. Cervellini & M.A. Battini. 1991. Movimientos intralacustres de larvas y juveniles de *Galaxias maculatus* (Galaxiidae) y *Odontesthes microlepidotus* (Atherinidae). *Biología Acuática* 15 (2): 180-181.
- 1992. Intralacustrine movements of *Galaxias maculatus* (Galaxiidae) and *Odontesthes microlepidotus* (Atherinidae) during their early life history. *Environmental Biology of Fishes* 35: 141-148.

Cussac, V.E. & S.G. Ortubay, 1994. Significado de la reabsorción de las escamas de *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae): su relación con la talla. *Tankay* 1: 226-228.

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. *Environmental Biology of Fishes* 53: 143-153.

Dangavs, N.V. 1988. *Geología, sedimentología y limnología del complejo lagunar Salada Grande*. Ministerio de Asuntos Agrarios de la provincia de Buenos Aires y Instituto de Limnología de La Plata, 143 pp.
- 1991. Propuesta de solución para frenar el proceso de eutroficación en la laguna de Lobos. Buenos Aires. *Biología Acuática* 15 (1): 40-41.

Darwin, Ch. [1845]. *The voyage of the Beagle*. Wordsworth Classics of World Literature, Hertfordshire, 1997, 480 pp.
- [1859]. *The Origin of Species*. Wordsworth Classics of World Literature, Hertfordshire, 1998, 393 pp. (texto de la 1ra. edición).

Daus, F.A. 1971. *Fisonomía regional de la República Argentina*. Editorial Nova, Buenos Aires, 198 pp.

Deacon, J.E. & W.L. Minckley. 1974. Desert fishes. Pp. 385-488. En: G.W. Brown (Ed.) *Desert Biology*, Vol. 2, Academic Press, Nueva York.

De Buen, F. 1950. El Mar de Solís y su fauna de peces (2da. Parte). *Servicio Oceanográfico y de Pesca del Uruguay* 2: 45-144.

Delfino, R., F. Amestoy, S. Sverlij, M. Spinetti, A. Spinach Ros, R. Foti, G. Chediak & M. Bellagamba. 1997. 2. Estructura de las comunidades de peces. Pp. 4-14. En: A. Espinach Ros y C. Rios Parodi (Eds.), *Conservación de la fauna íctica en el embalse de Salto Grande*. Publicación de la Comisión Administradora del Río Uruguay y Comisión Técnica Mixta de Salto Grande.

Del Valle, A.E. & P. Nuñez. 1990. *Los peces de la provincia de Neuquén*. Publicación del Centro de Ecología Aplicada, Neuquén – Agencia de Cooperación con Japón, 1: 1-86.

Depetris, P.J. 1980. Hydrochemical aspects of the Negro River, Patagonia, Argentina. *Earth Surface Processes* 5: 181-186.

Destefanis, S. & L.R. Freyre, 1972. Relaciones tróficas de los peces de la laguna de Chascomús con un intento de diferenciación ecológica y de tratamiento bioestadístico del espectro trófico. *Acta Zoológica Lilloana* 29: 17-33.

Destefanis, S., L.R. Freyre & R. Iriart, 1969. Régimen alimenticio de peces de la laguna de Chascomús. En: R.A. Ringuelet (Ed.), Trabajos Técnicos 4ta etapa (1968-69). Convenio Estudio Riqueza Ictícola. La Plata (mimeografiado).

Devincenzi, G.J. 1924. Peces del Uruguay. II. Nuestra fauna ictiológica según nuestras colecciones (continuación). *Anales del Museo Nacional de Montevideo*, Serie 2, entrega 5: 139-290.

Devincenzi, G.J. & G.W. Teague. 1942. Ictiofauna del río Uruguay medio. *Anales del Museo de Historia Natural de Montevideo*, 2da. sec., 5 (4): 1-104.

Dioni, W. 1967. Investigación preliminar de la estructura básica de las asociaciones de la micro y mesofauna de las raíces de las plantas flotantes. *Acta Zoológica Lilloana* 23: 112-137.

Dioni, W. & J. Reartes. 1975. Susceptibilidad de algunos peces del Paraná medio expuestos a temperaturas extremas en condiciones de campo y laboratorio. *Physis B*, Buenos Aires 34 (89): 129-137.

Di Persia, D.H & J.J. Neiff. 1986. The Uruguay River systems. Pp. 599-621. En: B.R. Davies y K.F. Walker (Eds.), *The ecology of river systems*. Dr. W. Junk Publishers, Holanda.

Di Persia, D.H., J.C. Poledri, G. Martinez, A.M. Guidotti, A.M. Giacometti & L. Fontana. 1991. Estudios biológicos en ambientes acuáticos de la Patagonia Argentina 6. Biota del río Senguer, provincia del Chubut. *Biología Acuática* 15 (1): 60-61.

Drago, E. 1975. Mapa geomorfológico de la llanura del

río Paraguay inferior. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 30: 217-222.

- 1981. Grados de conexión y fases hidrológicas en ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná (Argentina). *Ecología* 6: 27-33.

Drago, E.C. & M. Vassallo. 1980. Campaña limnológica "Keratella I" en el río Paraná medio: características físicas y químicas del río y ambientes leníticos asociados. *Ecología* 4: 45-54.

Durand, J.P. 1968. Etude des poissons récoltés dans la grotte de Umayalanta (Bolivie). *Trichomycterus chaberti* sp. n. *Annales de Spéléologie* 23 (2): 343-353.

Dyer, B. 1997. Phylogenetic revision of Atherinopsinae (Teleostei, Atherinopsidae), with comments on the systematics of the South American freshwater fish genus *Basilichthys* Girard. *Miscelaneous Publications, Museum of Zoology, University of Michigan* 185: 1-64.

- 1998. Phylogenetic systematics and historical biogeography of the neotropical silverside family Atherinopsidae (Teleostei: Atheriniformes). Pp. 519-536. En: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M. Lucena and C.A.S. Lucena (Eds.), *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre.
- 2000. Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos* 19: 77-98.

Eigenmann, C.H. 1909. The fresh-water fishes of Patagonia and an examination of the Archiplata-Archhelenis theory. *Reports of the Princeton Expedition to Patagonia*, 1896-1899, III (I) Zoology 3: 225-374.

- 1910. Catalogue of the fresh-water fishes of tropical and south temperate America. *Reports of the Princeton University Expedition to Patagonia 1896-1899*, 3 (2), Zoology: 375-511.
- 1928. The freshwater fishes of Chile. *Memoirs of the National Academy of Sciences* 22 (2): 1-80.

Elgue, J. C., G. Fabiano & R. Delfino. 1991. Diversidad específica en inventarios de peces en el Embalse de Salto Grande 1984. COPESCAL, Documentos Técnicos 9: 31-46.

Elton, Ch. 1946. *Ecología Animal*. Acme Agency, Buenos Aires, 128 pp. (Traducido por R.A. Ringuelet de la 1ra edición inglesa).

Escalante, A.H., 1982. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. I. *Astyanax eigenmanniorum* (Osteichthyes, Tetragonopteridae). *Limnobios* 2 (5): 311-322.

- 1983a. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. II. Otros Tetragonopteridae. *Limnobios* 2 (6): 379-402.
- 1983b. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. III. Otras especies. *Limnobios* 2 (7): 453-463.
- 1984. Contribución al conocimiento de las relaciones tróficas de peces de agua dulce del área platense. IV. Dos especies de Cichlidae y miscelánea. *Limnobios* 2 (8): 562-578.
- 1987a. Dieta comparativa de *Cheirodon i. interruptus* (Osteichthyes, Characidae) en ambientes lénticos y lóticos de la provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Sección Zoología* 14 (152): 35-45.
- 1987b. Alimentación de *Bryconamericus iheringi* y *Jenynsia l. lineata* (Osteichthyes) en Sierra de La Ventana (Argentina). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 18: 101-108.
- 1993. Feeding habits of various freshwater Argentinean fishes: their differences in lotic and lentic environments. p. 134. *Abstracts, 1993 Meeting, American Society of Ichthyologists and Herpetologists*. University of Texas, Austin.

Escalante, A.H. & R.C. Menni. 1999. Feeding ecology of the relict fish *Gymnocharacinus bergi*. *Water South Africa* 25(4): 1-4.

Eschmeyer, W.N. 1990. *Catalog of the genera of recent fishes*. California Academy of Science, San Francisco, 697 pp.

Eschmeyer, W.N. (Ed.). 1998. *Catalogue of Fishes*. Introductory material. Species of Fishes (A-L), pp. 1-958 (Vol. 1). Species of Fishes (M-Z), pp. 959-1820 (Vol.2). Genera of Fishes. Species and Genera in a Classification. Literature Cited. Appendices, pp.1821-2905. California Academy of Sciences, Special Publication Nº 1, Center for Biodiversity Research and Information, San Francisco.

Espinach Ros, A., S. Sverlij, F. Amestoy & M. Spinetti. 1998. Migration pattern of the sábalo *Prochilodus lineatus* (Pisces, Prochilodontidae) tagged in the lower Uruguay River. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie* 26: 2234-2236.

Fabiano, G. & F. Amestoy. 1988. Importancia de *Corbicula* sp. (Mollusca, Pelecypoda) en la alimentación de *Pterodoras granulosus* (Valenciennes, 1833) Bleeker, 1862, en el Río de La Plata medio e inferior y el río Uruguay inferior. *Resúmenes, V Reunión Iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados*. Montevideo, p. 31.

Fernández, L. 1994. Clave para la identificación de los peces de la provincia de Tucumán (Argentina). *Fundación Miguel Lillo, Miscelánea* 97: 1-27.

- 1996. Nuevas localidades para *Trichomycterus roigi* (Pisces, Siluriformes, Trichomycteridae) en las provincias de Salta y Jujuy (Argentina). *Neotropica* 42 (107 y 108): 121-122.
- 2000. A new species of *Trichomycterus* from northwestern Argentina (Ostariophysi: Trichomycteridae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 11 (4): 349-354.
- 2001. Nuevos registros de *Trichomycterus* Valenciennes e *Ituglanis* Costa y Bockman (Teleostei: Siluriformes) en Argentina, Paraguay y Bolivia. *Neotropica* 47: 103-105.

Fernández, L.A. & A.E. Aquino. 1993. Nuevas localidades para peces de la cuenca del río Salí (Tucumán). *Acta Zoológica Lilloana* 42 (2): 306-308.

Fernández, L.A. & R.P. Vari. 2000. New species of *Trichomycterus* (Teleostei: Siluriformes: Trichomycteridae) lacking a pelvic fin and girdle from the Andes of Argentina. *Copeia* 4: 990-996.

Fernández, J., P. Bondesio & R. Pascual. 1973. Restos de *Lepidosiren paradoxa* (Osteichthyes, Dipnoi) de la formación Lumbrera (Eogeno, Eoceno) de Jujuy. Consideraciones estratigráficas, paleoecológicas y paleontográficas. *Ameghiniana* 10 (2): 152-172.

Fernandez Santos, J.O., I.R. Wais; A. Puig & R. Larrea. 1982. Observaciones sobre la ictiofauna del Parque Nacional El Palmar. *Anales de Parques Nacionales* 15: 77-105.

Ferraris, C.J. 1991. *Catfish in the aquarium*. Tetra Press, New Jersey, 199 pp.

Ferraris, C.J. & R.P. Vari. 1999. The South American catfish genus *Auchenipterus* Valenciennes, 1840 (Ostariophysi: Siluriformes: Auchenipteridae): monophyly and relationships, with a revisionary study. *Zoological Journal of the Linnean Society* 126: 387-450.

Ferriz, R.A. 1984. Alimentación del puyen, *Galaxias maculatus* (Jenyns), en el río Limay, Provincia del Neuquén. *Physis B*, Buenos Aires 42 (102): 29-32.

- 1987. Alimentación del pejerrey patagónico *Patagonina hatcheri* (Eigenmann, 1909) en el embalse Ramos Mexía, Neuquén, Argentina. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Hidrobiología* 6 (9): 61-66.
- 1989. Alimentación de *Percichthys colhuapiensis* (Mac Donagh, 1955) y *P. trucha* (Girard, 1854) (Osteichthys, Percichthyidae), en el embalse Ramos Mexía, provincia del Neuquén, Argentina. *Iheringia, Série Zoologia* 69: 109-116.
- 1993/94. Algunos aspectos de la dieta de cuatro especies ícticas del río Limay. *Revista de Ictiología* 2/3 (1/2): 1-7.
- 1994. Alimentación de *Olivaichthys viedmensis* (Mac Donagh, 1931) y *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) (Teleostei, Siluriformes) in the Limay river, Argentina. *Naturalia Patagonica, Ciencias Biológicas* 2: 83-88.
- 1996. Aporte al conocimiento de la ictiofauna de la provincia de San Luis (Argentina). *Bioikos* 9-10 (1-2): 32-34.

Ferriz, R.A., C.A. Bentos & S.E. Gómez. 1999. Fecundidad en *Jenynsia lineata* y *Cnesterodon decemmaculatus* (Pisces, Cyprinodontiformes) de la Pampasia Argentina. *Acta Biológica Venezuélica* 19 (4): 33-39.

Ferriz, R.A. & G.R. López. 1998. Dieta de *Lycengraulis olidus* (Günther, 1874) (Pisces: Engraulidae) en el río Uruguay inferior. *Bioikos* 12 (1): 69-71.

Ferriz, R.A., H.L. López & S.E. Gómez. 1998. Bibliografía de los peces continentales patagónicos. *Aquatec* 6: 1-12.

Ferriz, R.A. & W. Salas Aramburu. 1994. Relaciones tróficas de los peces de un embalse patagónico, provincia del Neuquén, Argentina. *Bioikos* 8 (1-2): 7-19.

- 1996. Dieta de *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) (Salmoniformes: Galaxiidae) en un embalse norpatagónico. *Bollettino del Museo Regionale di Scienze Naturali*, Torino 14 (1): 249-257.

Ferriz, R.A., W. Salas Aramburu, S.E. Gómez & R.C. Menni. 2001. Morphological differences in the *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) population, an osmeriform fish from southern South America. *Bioikos* 15 (2): 83-89.

Ferriz, R.A., C.A. Villar, D. Colautti & C. Bonetto. 2000. Alimentación de *Pterodoras granulosus* (Valenciennes) (Pisces, Doradidae) en la baja cuenca del Plata. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Nueva Serie* 2 (2): 151-156.

Fidalgo, F., J.H. Laza, N. Porro & E.P. Tonni. 1978. Algunas características de la Formación Arroyo Chasicó y sus relaciones geológicas. *Actas del VII Congreso Geológico Argentino,* Neuquén, 1: 213-225.

Frenguelli, J. 1941. Rasgos principales de fitogeografía argentina. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Botánica* 3:65-181.

- 1946. Las grandes unidades físicas del territorio Argentino. Vol. III, 360 pp. En: *Geografía de la República Argentina*. Sociedad Argentina de Estudios Geográficos (GAEA).
- 1950. Rasgos generales de la morfología y la geología de la provincia de Buenos Aires. Ministerio de Obras Públicas de la provincia de Buenos Aires, 72 pp.
- 1956. *Rasgos generales de la hidrografía de la provincia de Buenos Aires*. LEMIT, La Plata, Serie II, 62: 2-19.

Freyre, L.R. 1973. Pollution of the "El Carpincho" Pond (Pampasic Region, Argentina) and its effects on plankton and fish communities. *Environmental Pollution* 4: 37-40.

- 1976a. La población de pejerrey de la laguna de Lobos. *Limnobios* 1 (4): 105-128.
- 1976b. Normas para la inspección y determinación del estado actual de ambientes pesqueros pampásicos. Dirección de Recursos Naturales, Ministerio de Asuntos Agrarios, 29 pp. (mimeografiado).
- 1983. [Palabras pronunciadas en ocasión del homenaje al Dr. Raúl A. Ringuelet]. *Limnobios* 2 (6): 360-362.

Freyre, L.R., R. Iriart, R.A. Ringuelet & J. Zetti. 1967. Primeros resultados sobre estimación de las poblaciones de peces de "lagunas" pampásicas. *Physis* Buenos Aires 26 (73): 421-433.

Freyre, L.R., M.E. Maroñas & E.D. Sendra. 1997. Demografía del pejerrey *Odontesthes b. bonariensis* de la laguna de Lobos, provincia de Buenos Aires. *Naturalia Neotropicalis* 28 (1): 47-59.

Freyre, L.R. & L.C. Protogino. 1993. Dos modelos de metabolismo energético de peces de agua dulce de la Argentina. *Gayana Zoología* 57 (1): 47-55.

Funk, V.A. & D.R. Brooks. 1990. Phylogenetic systematics as the basis of comparative biology. *Smithsonian Contributions on Botany* 73: 1-45.

Fuster de Plaza, M.L. & E.E. Boschi. 1961. Areas de migración y ecología de la anchoa *Lycengraulis olidus* (Günther) en las aguas argentinas (Pisces, fam. Engraulidae). *Contribuciones del Instituto de Biología Marina* 1: 1-61.

Gabellone, N., A.E. Almirón & L.C. Solari. 1994. Desarrollo de estanques como ecosistema alternativo a partir de canteras de conchillas. *Tankay* 1: 308-310.

Galacatos, K., D.J. Stewart & M. Ibarra. 1996. Fish

community patterns of lagoons and associated tributaries in the Ecuatorian Amazon. *Copeia* 4: 875-894.

Gallardo, J.M. 1970. Estudio ecológico sobre anfibios y reptiles del Sudoeste de la provincia de Buenos Aires. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Zoología* 10: 27-63.

García, M.L. & A.E. Almirón. 1991. Presencia de *Pimelodella laticeps* en un ambiente de salinidad variable. *Neotropica* 37 (97): 66.

García, M. L., L.C. Solari & A.E. Almirón. 1997. Régimen alimentario de *Pimelodella laticeps* (Siluriformes, Pimelodidae) en el arroyo El Pescado, Buenos Aires. *Resúmenes, II Congreso Argentino de Limmología*, p. 72.

García Romero, N., M. Azpelicueta, A. Almirón & J. Casciotta. 1998. *Hypophthalmichthys molitrix* (Cypriniformes: Cyprinidae). Other exotic cyprinid in the Río de La Plata. *Biogeographica* 74 (4): 189-191.

Gatz, A.J. 1979a. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Studies in Zoology and Botany* 21: 91-124.

- 1979b. Community organization in fishes as indicated by morphological features. *Ecology* 60: 711-718.

Geisler, R., H.A. Knoppel & H. Sioli, 1975. The ecology of freshwater fishes in Amazonia. Present status and future tasks for research. *Animal Research and Development* 1: 102-119.

Geracitano, L.A. & S.B. Sverlij. 1995. The use of Gulland and Harding's method for selectivity of *Parapimelodus valenciennesi*, Pisces, Siluroidei, in Salto Grande Reservoir (31°58´S). *Abstracts, XXVI Congress of the International Association of Theoretical and Applied Limnology*, p. 256.

Géry, J. 1969. The fresh-water fishes of South America. Vol. 2, pp. 828-848. En: E. Fittkau, J. Illies, H. Klinge; G.H. Schwabe & H. Sioli (Eds.), *Biogeography and Ecology in South America*. W. Junk N.V. Publishers, The Netherlands.

- 1978. Results of Dr. K. H. Lüling research in Argentina in 1975. The relationships of the naked characin *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Cypriniformes, Characoidei) from northern Patagonia. *Zoologischer Anzeiger* 205: 403-409.

Ghedotti, M.J. 1998. Phylogeny and classification of the Anablepidae (Teleostei: Cyprinodontiformes). Pp.561-582. En: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena & C.A.S. Lucena. 1998. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre.

Ghedotti, M.J. & S.H. Weitzman. 1996. A new species of *Jenynsia* (Cyprinodontiformes: Anablepidae) from Brazil with comments on the composition and taxonomy of the genus. *Occasional Papers, Natural History Museum, University of Kansas* 179: 1-25.

Gibbs, R.J. 1970. Mechanisms controlling the world water chemistry. *Science* 170: 1088-1090.

Gil, G. & J.C. Chebez. 2001. Iguazú, el corazón del corredor verde. *National Geographic*, Marzo, 6 pp.

Gilbert, V., O. Del Ponti & S. Tirant. 1995. Nuevos registros de peces para el embalse Casa de Piedra, la Pampa, Argentina. *V Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales* 1: 64-66.

Gilbert, V., O. Del Ponti, M. Wrede, S. Tirant & I. Doma. 1996. Ictiofauna y ambientes acuáticos de La Pampa. *Actas, VI Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales*. COPROCNA:123-131.

Gilbert, V. & M. Gómez. 1985. Reconocimiento de los recursos ictícolas de las lagunas La Dulce, Urre Lauquen y La Amarga. *Agro Pampeano* 2: 40-44.

Gleason, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 53: 7-26.

Gluzman de Pascar, C. 1968. Variaciones de la concentración de sodio plasmático en el teleósteo eurihalino *Jenynsia lineata* luego del pasaje a soluciones hipertónicas. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), Zoología* 10: 261-270.

Gneri, F. & V. Angelescu. 1951. La nutrición de los peces iliófagos en relación con el metabolismo general del ambiente acuático. *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Zoología* 2 (1): 1-44.

Golterman, H.L. 1975. Chemistry. Pp. 39-80 En: B.A. Whitton (Ed.), *River Ecology*. Blackwell Science Publishers.

Gómez, S.E. 1986. Mortandad de peces por acción del calor en el río Iguazú (Misiones, Argentina). *Spheniscus* 4: 25-30.

- 1988. *Susceptibilidad a diversos factores ecológicos extremos, en peces de la Pampasia Bonaerense, en condiciones de laboratorio*. Tesis Nº502, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.
- 1990. Some thermal ecophysiological observations on the catfish *Hatcheria macraei* (Girard, 1855) (Pisces, Trichomycteridae). *Biota* 6: 89-95.
- 1993. Concentración letal de oxígeno disuelto para *Corydoras paleatus* y *Pimelodella laticeps* (Pisces, Siluriformes). *Revista del Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (Hydrobiología)* 7 (2): 31-45.
- 1996. Resistencia a la temperatura y a la salinidad en peces de la provincia de Buenos Aires (Argentina), con implicaciones zoogeográficas. Pp. 171-192. *Atti Congressuali, 4º Convegno Nazionale A.I.I.A.D.*, Trento.
- 1998. Niveles letales de pH en *Odontesthes bonariensis* (Atheriniformes, Atherinidae). *Iheringia, Serie Zoologia* 85: 101-108

Gómez, S.E. & J.C. Chebez. 1996. Peces de la provincia de Misiones. 4: 39-70. En: J.C. Chebez (Ed.), *Fauna Misionera*. L.O.L.A., Buenos Aires.

Gómez, S.E. & R.A. Ferriz. 1998. Una hipótesis de trabajo sobre la biología del pejerrey en la dinámica de las lagunas pampásicas. 1er. Taller integral sobre el recurso pejerrey en la provincia de Buenos Aires. Ministerio de Asuntos Agrarios: 29-30.

- 2001. Algunos aspectos de la ecofisiología del pejerrey. VI, pp. 46-52. En: F. Grossman (Ed.), *Fundamentos biológicos, económicos y sociales para una correcta gestión del recurso pejerrey*. Editorial Astyanax, Azul, 214 pp.

Gómez, S.E., H.L. López & N.I. Toresani. 1990. *Hypostomus derbyi* (Haseman) e *Hypostomus myersi* (Gosline), descripción complementaria y primeros registros para Argentina (Pisces, Loricariidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 25 (3): 139-152.

Gómez, S.E. & D.E. Somay. 1985a. La ictiofauna del Parque Nacional Iguazú y del arroyo Urugua-í (Misiones, Argentina). *Resúmenes, XII Reunión Argentina de Ecología*, Misiones: B-23.

- 1985b. La ictiofauna del Parque Nacional Iguazú (Argentina) I. Sobre *Steindachneridion inscripta* y *Glanidium riberoi* (Pisces, Siluriformes). *Historia Natural* 5 (23): 181-192.
- 1989. La ictiofauna del Parque Nacional Iguazú (Argentina) II. *Pariolius hollandi* e *Hypostomus albopunctatus*, primeras citas para la Argentina (Pisces, Siluriformes). *Limnobios* 2 (10): 725-728.

Gómez, S.E. & N.I. Toresani. 1998. Región 3 Pampas. Pp. 97-114. En: P. Canevari, D.E. Blanco, E.H. Bucher, G.Castro & I. Davidson (Eds.), *Los humedales de la Argentina*. Publicación N°46, Wetlands International.

Gómez, S.E., C. Villar & C. Bonetto. 1998. Zinc toxicity in the fish *Cnesterodon decemmaculatus* in the Paraná and Río de La Plata estuary. *Environmental Pollution* 99: 159-165.

González, N. & P. Laurencena. 1988. Cuenca hidrológica experimental arroyo El Pescado. Resultados preliminares. *Actas, Segundas Jornadas Geológicas Bonaerenses, Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires*, pp. 641-649.

Gonzo, G.M de, M. Costas de Acosta & M.E. Mosquera. 1994. Distribución de los peces Siluriformes en la provincia de Salta. *Tankay* 1: 250-251.

Gonzo, G.M. de, V. Martínez, R. Vera & D. Santos. 1998. Utilización de recursos y estructura en gremios de comunidades de peces en ríos de bajo órden. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 69: 131-140.

González Bonorino, F. 1958. Orografía. Vol. 3, pp. 1-100. En: F. de Aparicio y H.A. Difrieri (Dir.), *La Argentina. Suma de geografía*. Editorial Peuser, Buenos Aires.

Gordillo, E. & A.N. Lencinas. 1979. Sierras pampeanas de Córdoba y San Luis. *2do Simposio de Geología Regional Argentina* 1: 577-650.

Gorman, O.T. 1986. Assemblage organization of stream fishes: the effects of rivers on adventitious streams. *American Naturalist* 128: 611-616.

- 1989. The role of evolutionary systematics in ecological research. *Abstracts, 69th Meeting, American Society of Ichthyologists and Herpetologists*: 91.

Gosztonyi, A.E. 1970. Los peces de la expedición científica a la Isla de los Estados, Argentina (Noviembre-Diciembre de 1967). *Physis*, Buenos Aires 30: 173-180.

- 1988. Peces del río Chubut, Argentina. *Physis B*, Buenos Aires 46 (110): 41-50.

Gosztonyi, A.E. & R.M. McDowall. 1974. Zoogeography of *Galaxias maculatus* in South America. *Copeia* 4: 978-979.

Goulding, M., 1980. *The fishes and the forest. Explorations in Amazonian natural history*. University of California Press.

- 1993. Bosques de inundación amazónicos. *Investigación y Ciencia*, Mayo (200): 60-67.

Granado Lorencio, C. 2000. *Ecología de comunidades. El paradigma de los peces de agua dulce*. Universidad de Sevilla, Secretariado de Publicaciones, 282 pp.

Greenfield, D.W., T.A. Greenfield & R.L. Woods. 1982. A new subspecies of cave-dwelling pimelodid catfish, *Rhamdia laticauda typhla* from Belize, Central America. *Brenesia* 19/20: 563-576.

Groeber, P. 1961. Contribuciones al conocimiento geológico del Delta del Paraná y alrededores. *Anales de la Comisión de Investigación Científica de la Provincia de Buenos Aires* 2: 9-56.

Grondona, M.F. 1953. El límite septentrional de la Patagonia. *Revista Geográfica I.P.G.H. (Rio de Janeiro)* 37-39: 65-75.

- 1975. Pendiente del Océano Atlántico. Pp. 203-391. En: *Geografía de la República Argentina*. Sociedad Argentina de Estudios Geográficos (GAEA), 7 (Parte II), Hidrografía, Buenos Aires.

Grosman, F. 1995. *El pejerrey. Ecología, cultivo, pesca y explotación*. Editorial Astyanax, Azul, 132 pp.

Grosman, M.F., J.R. Gonzalez Castelain & E.J. Usunoff. 1996. Trophic niches in an Argentine pond as a way to assess functional relationships between fishes and other communities. *Water South Africa* 22 (4): 345-349

Grosman, F. & G. Rudzik. 1990. Análisis de la dieta del pejerrey patagónico *Patagonina hatcheri* Eigenmann, 1909, Atherinidae, de la laguna Terraplén, Chubut, Argentina. *Biota* 6: 71-88.

Gruber, S.H. 1990. Life style of the sharks. Pp. 7-14. En: S.H. Gruber (Ed.). *Discovering sharks*. American Littoral Society, Special Publication N°14, New Jersey.

Guerrero, R.A., E.M. Acha, M.B. Framiñan & C.A. Lasta. 1997. Physical oceanography of the Río de la Plata estuary, Argentina. *Continental Shelf Research* 17 (7): 727-742.

Günther, A. 1880. A contribution to the knowledge of the fish fauna of the Rio de la Plata. *Annals and Magazine of Natural History* (5) 6: 7-13.

Gutierrez, M., M.A. Bistoni & J.G. Haro. 1986. Hábitos alimentarios de *Cichlasoma facetum* (Jenyns) en el Río Primero (Córdoba, Argentina). *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 17 (1): 115-126

Haene, E., A. Montañez, A. Carrizo, G. Bodati, J. Bono, G. Krauss, E. Merida, C. Nardini, R. Rodríguez, J. Jones & A. Pérez. 2001. Primer inventario de los animales vertebrados del parque Nacional San Guillermo (Provincia de San Juan, República Argentina). *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 72: 59-67.

Haro, J.G. 1997. *Ecología alimentaria del bagre blanco Pimelodus albicans (Val.) en la cuenca de Mar Chiquita*. Tesis B 165. Facultad de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales, Universidad Nacional de Córdoba.

Haro, J.G. & M.A. Bistoni. 1994. Nuevas localidades

para peces de la provincia de Córdoba, Argentina. *Neotropica* 40 (103-104): 91-92.

- 1996. Ictiofauna de la provincia de Córdoba. Pp. 169-190. En: E.I. Di Tada, & E.H. Bucher (Eds.) *Biodiversidad de la Provincia de Córdoba*. Vol. 1, Fauna.

Haro, J.G., M.A. Bistoni & M. Gutierrez. 1987. Ictiofauna del río Segundo (Xanaes) (Córdoba, Argentina). *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Miscelánea* 77: 1-13.

- 1991. Ictiofauna del río Cuarto (Chocancharagua), Córdoba, Argentina. *Boletín de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 59 (3-4): 249-258.
- 1994. Ictiofauna del Río Tercero (Calamuchita) (Córdoba, Argentina). *Academia Nacional de Ciencias de Córdoba, Miscelánea* 96: 1-10.
- 1998. La fauna de peces del río Carcarañá en la provincia de Córdoba (Argentina). *Natura Neotropicalis* 29 (1): 17-23.

Haro, J.G. & M. Gutierrez, 1985. Alimentación de *Oligosarcus jenynsi* (Gunther) (Pisces, Characidae) en el lago San Roque (Córdoba, Argentina). *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 16 (2): 227-235.

Haro, J.G., M. Gutierrez, M.A. Bistoni, W.R. Bertolio & A.E. López. 1986. Ictiofauna del Río Primero (Suquía) (Córdoba, Argentina). *Historia Natural* 6 (7): 53-63.

Harrington, H.J. 1980. Sierras Australes de la provincia de Buenos Aires. , *Actas del II Simposio de Geología Regional Argentina*, II, 20:967-983. Academia Nacional de Ciencias de Córdoba.

Heatwole, H. & R. Levins. 1972. Trophic structure stability and faunal change during recolonization. *Ecology* 53: 531-534.

Helfman, G.S., B.B. Collette & D.E. Facey. 1997. *The diversity of fishes*. Blackwell Science, Malden, i-xii, 1-528.

Hirt de Kunkel, L.M. 1985. Ciclo reproductivo y fecundidad del dorado *Salminus maxillosus* Valenciennes, 1840 (Pisces: Characidae). *Historia Natural* 5 (14): 105-118.

Hoffmann, R.C. 1995. Environmental change and the culture of common carp in medieval Europe. *Guelph Ichthyological Reviews* 3: 57-85.

Horn, M.H. 1972. The amount of space available for marine and freshwater fishes. *United States Fishery Bulletin* 70: 1295-1297.

Hubbs, C.L. 1936. Fishes of the Yucatán Península. *Carnegie Institution, Washington* 457: 157-287.

- 1938. Fishes of the Yucatán Península. *Carnegie Institution, Washington* 491: 261-295.
- 1941. Fishes of the desert. *Biologist* 22: 61-69.

Hugueny, B. & Ch. Leveque. 1994. Freshwater fish zoogeography in west Africa: faunal similarities between river basins. *Environmental Biology of Fishes* 39 (4): 365-380.

Humphries, C.J. & L.R. Parenti. 1999. *Cladistic biogeography*. Oxford Biogeography Series Nº 12, Oxford University Press, 187 pp.

Hureau, J.C. 1970. Biologie comparée des quelques poissons antactiques (Notothenidae). *Bulletin de l'Institute Oceanographique de Monaco* 68 (1391): 1-250.

Hynes, H.B.N. 1970. *The ecology of running waters*. Liverpool University Press, 555 pp.

Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17 (4): 411- 430.

Ibarra, M. & D. Stewart. 1989. Longitudinal zonation of sandy beach fishes in the Napo River basin, eastern Ecuador. *Copeia* 2: 364-381.

Ihering, R. von. 1937. Oviductal fertilization in the South American catfish *Trachycoristes*. *Copeia* 4: 201-205.

Instituto Geográfico Militar. 1997. *Atlas geográfico de la República Argentina*. Séptima edición, Buenos aires, 95 pp.

Iriart, N.R. & H.L. López. 1989. Nuevas citas para la ictiofauna de la Pampasia deprimida. *Limnobios* 2 (10): 738-739.

Iribarne, O. (Ed.). 2001 *Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, 320 pp.

Iriondo, M & E. Drago. 1972. Descripción cuantitativa de dos unidades geomorfológicas de la llanura aluvial del río Paraná medio, Rep. Argentina. *Revista de la Asociación Geológica Argentina* 27 (2): 143-160.

Ituarte, C. 1981. Primera noticia acerca de la introducción de pelecípodos asiáticos en el área rioplatense (Mollusca, Corbiculidae). *Neotropica* 27 (77): 79-83.

Iwaszkiw, J.M. 1991. Fecundidad del sábalo *Prochilodus platensis* (Familia Curimatidae) del Río Paraná, Corrientes, Argentina. *Biología Acuática* 15 (2): 184-185.

- 1992. Fecundidad de la perca boca chica *Percichthys trucha* (Pisces, Percichthyidae) de la laguna Esquel, Provincia de Chubut, Argentina. *Ecognición* 3 (3): 53-61.

Iwaszkiw, J.M., L.R. Freyre & E. Sendra, 1983. Estudio de la maduración, época de desove y fecundidad del dientudo *Oligosarcus jenynsi* (Pisces, Characidae) del embalse Río Tercero, Córdoba, Argentina. *Limnobios* 2 (7): 518-525.

Iwaszkiw, J.M. & O.H. Padin. 1990. Fecundity of rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson, from Buenos Aires lake (Santa Cruz Province, Argentina). *Journal of Fish Biology* 36: 97-98.

Iwaszkiw, J.M. & E.D. Sendra. 1981. Nuevas citas para la ictiofauna de la laguna Chascomús y análisis de las relaciones merísticas en *Gymnogeophagus australis* (Gosse) (Cichlidae) y *Plecostomus commersoni* (Val.) (Loricariidae). *Limnobios* 2 (4): 247-252.

Izaguirre, I., A. Vinocur & I. O'Farrell. 1991. Nuevos aportes a la ficoflora argentina. I. Cuenca del río Salado (Provincia de Buenos Aires). *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica* 3-4: 183-199.

Jaureguizar, A.J., R.C. Menni, C. Bremec, H. Mianzan & C. Lasta. 2003. Fish assemblage and environmental patterns in the Río de la Plata estuary. *Estuarine Coastal and Shelf Science* 56: 921-933.

Junk, W.J. 1973. Investigations on the ecology and production-biology of "floating meadows" (*Paspalo-Echinochloetum*) on the Middle Amazon. *Amazoniana* 4 (1): 9-102. (no visto).

Junk, W. J., P.B. Bayley & R.E. Sparks. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. Pp. 110-127. En: D.P. Dodge (Ed.). *Proceedings of the International Large River Symposium*. Canadian Special Publication on Fisheries and Aquatic Sciences.

Koslowsky, J. 1895. La comunicación del Río Amazonas con el Río de La Plata. *Revista del Museo de La Plata* 6: 251.

Kramer, D., 1978. Reproductive seasonality in the fishes of a tropical stream. *Ecology* 59 (5): 967-985.

Lallana, V.H, & R.A. Sabattini. 1986. Consideraciones sobre la vegetación de las áreas inundables del Paraná medio. *Boletín de la Asociación Argentina de Limnología* 4: 9-12.

Land de Castello, H. 1981. Algunos aspectos limnológicos de las cuencas de los ríos Limay y Neuquén, con especial referencia al embalse Ramos Mexía. *Ecosur* 8 (16): 1-98.

Langecker, T.G., H. Wilkens & H. Schmale. 1995. Developmental constrains in regressive evolution: studies of the expression of the g_e crystallin gene in developing lens of cave dwelling *Astyanax fasciatus* (Cuvier, 1819) (Teleostei, Characidae) by *in situ* hybridation. *Journal of Zoological and Systematic Evolutionary Research* 33: 123-128.

Lasta, C.A. 1995. *La Bahía Samborombón, zona de desove y cría de peces*. Tesis Nº 636. Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata, 304 pp.

Lattuca, M., S. Ortubay, M. Battini & V. Cussac. 2001. About the presence of *Aplochiton zebra* (Pisces, Aplochitonidae) and the absence of *Galaxias maculatus* (Pisces, Galaxiidae) in the littoral zone of an Andean lake. *Abstracts, XXVIII Congress Societas Internationalis Limnologiae*, Melbourne, Australia.

Laurencena, P. & E. Kruse. 1993. Procesos hidrológicos y la actividad antrópica en una cuenca del noreste de la provincia de Buenos Aires (Argentina). *X Simposio Brasileiro de Recursos Hídricos, Anais* 2.

Legget, W.C. 1977. The ecology of fish migrations. *Annual Reviews on Ecology and Systematics* 8: 285-308.

Lichter, A.A. 1992. *Huellas en la arena, sombras en el mar. Los mamíferos marinos de la Argentina y la Antártida*. Ediciones Terra Nova, Buenos Aires, 288 pp.

Lichter, A.A. & A. Hooper. 1983. *Guía para el reconocimiento de cetáceos del Mar Argentino*. Fundación Vida Silvestre Argentina, Buenos Aires, 96 pp.

Liotta, J., B. Giacosa & M. Wagner. 1994. Primera lista comentada de la ictiofauna del delta del Paraná. p. 134. *Resúmenes, V Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral*, Posadas.

Logan, M.S., S.J. Iverson, D.E. Ruzzante, S.J. Walde, P.J. Macchi, M.F. Alonso & V.E. Cussac. 2000. Long term diet differences between morphs in trophically polymorphic *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) populations from the southern Andes. *Biological Journal of the Linnean Society* 69: 599-616.

Lo Nostro, F. & G. Guerrero. 1996. Presence of primary and secondary males in a population of the protogynous fish *Synbranchus marmoratus* Bloch (Teleostei, Synbranchidae). *Journal of Fish Biology* 49: 788-800.

López, H.L. 1987. Apuntes ictiológicos de la laguna de Lobos (Pcia. Bs.As.). *Boletín de la Asociación Argentina de Limnología* 5: 15-16.

- 1989. Ejemplares anómalos de *Hypostomus commersoni* Valenciennes, 1840 (Pisces, Loricariidae). *Limnobios* 2 (10): 715- 716.
- 1990a. Sobre la presencia de *Megalancistrus aculeatus* (Perugia, 1891) (Pisces: Loricariidae) en el río Uruguay. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 21 (1): 41-48.
- 1990b. Apuntes ictiológicos del río Reconquista. *Boletín de la Asociación Argentina de Limnología* 7: 25-26.
- 1992. Peces. En: *Caracterización faunística de la región "Bajo de la Alumbrera"*. Environment S.A.

López, H.L., R.H. Arámburu, A.M. Miquelarena & R.C. Menni. 1980. Nuevas localidades para peces de agua dulce de la República Argentina. I. *Limnobios* 1: 437-446.

López, H.L., C. Baigún, J. Iwaszkiw, R. Delfino & O. Padín. 2001. *La cuenca del Salado: uso y posibilidades de sus recursos pesqueros*. Colección Naturales, Serie Ambiente y Desarrollo 1: 1-75.

López, H.L., A.A. Bonetto, S.E. Gómez & L.C. Protogino. 1993. Bibliografía argentina del género *Prochilodus* (Pisces Curimatidae). *Biología Acuática* 17: 1-27.

López, H.L., J.R. Casciotta, A.M. Miquelarena & R.C. Menni, 1984a. Nuevas localidades para peces de agua dulce de la Argentina IV. Adiciones a la ictiofauna del Río Uruguay y algunos afluentes. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 19 (2): 73-87.

- 1986. Especies capturadas durante los muestreos. En: L.B. Prenski & C. Baigún: Resultados de la prospección pesquera en el embalse de Salto Grande. *Revista de Investigación y Desarrollo Pesquero* 6: 77-102.

López, H.L., M.L. García & C. Togo. 1991 Bibliografía de los pejerreyes argentinos de agua dulce. En: *Situación Ambiental de la Provincia de Buenos Aires. A. Recursos y rasgos naturales en la evaluación ambiental*, 1 (6): 1-72.

López, H.L., R.C. Menni & A.M. Miquelarena, 1987a. Lista de los peces de agua dulce de la Argentina. *Biología Acuática* 12: 1-50.

López, H.L., R.C. Menni & L.C. Protogino. 1994. Bibliografía de los peces de agua dulce de Argentina y Uruguay. Suplemento 1993. En: *Situación Ambiental de la Provincia de Buenos Aires. A. Recursos y rasgos naturales en la evaluación ambiental*, 4 (26):1-20.

López, H.L., R.C. Menni & R.A. Ringuelet. 1981. Bibliografía de los peces de agua dulce de Argentina y Uruguay 1967-1981. *Biología Acuática* 1: 1-100.

- 1982. Bibliografía de los peces de agua dulce de Argentina y Uruguay. Suplemento 1982. *Biología Acuática* 3: 1-26.
- 1987b. Bibliografía de los peces de agua dulce de

Argentina y Uruguay. Suplemento 1986. *Biología Acuática* 9: 1-61.

- 1989. *Bibliografía de los peces de agua dulce de Argentina y Uruguay*. Suplemento 1988. Ministerio de. Asuntos Agrarios y Pesca, Provincia de Buenos Aires, 42 pp.

López, H.L. & A.M. Miquelarena. 1991. Los Hypostominae (Pisces: Loricariidae) de Argentina. En: Z.A. Castellanos (Dir.), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, Profadu, CONICET, 40 (2): 1-64.

López, H.L., A.M. Miquelarena & R.C. Menni. 2003. Lista comentada de los peces continentales de la Argentina. *Probiota, Série Técnica y Didáctica* 5: 1-87.

López, H.L., A.M. Miquelarena, R.C. Menni & J.R. Casciotta. 1984b. Nuevas localidades para peces de agua dulce de la República Argentina. V. *Historia Natural* 4 (9): 81-90.

López, H.L., C.C. Morgan & M.J. Montenegro. 2002. Ichthyological ecoregions of Argentina. *ProBiota, Serie Documentos* Nº 1, 68 pp.

López, R.B. 1972. Migración de peces en el río Bermejo. *Gaea, Anales de la Sociedad Argentina de Estudios Geograficos* 15: 138-143.

López, R.B. & H.P. Castello. 1966. *Sternopygus macrurus* (Bloch & Schneider) (Teleostomi, Sternopyginae). Primera cita para la Argentina. *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Zoología* 4: 13-16.

Lopretto, E.C. & R.C. Menni. 2003. Raúl Ringuelet: la zoogeografía como síntesis. Pp. 75-85, En: J.J. Morrone & J. Llorente Bousquets (Eds.), *Una perspectiva latinoamericana de la biogeografía*. Las Prensas de Ciencias, Facultad de Ciencias, UNAM, Méjico.

Lowe McConnell, R.H. 1962. The fishes of the British Guiana continental shelf, Atlantic coast of South America, with notes on their natural history. *Journal of the Linnean Society (Zoology)* 44: 669-700.

- 1979. Ecological aspects of seasonality in fishes of tropical waters. *Symposium of the Zoological Society of London* 44: 219-241.
- 1987. *Ecological studies in tropical fish communities*. Cambridge University Press, England, 382 pp.

Lozada, M., S. Ortubay & V. Cussac. 2000. Fright reaction in *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae), a relic fish from Patagonia. *Environmental Biology of Fishes* 58: 227-232.

Lucena, C.A.S. de & S. Kullander. 1992. The *Crenicichla* (Teleostei: Cichlidae) species of the Uruguay River drainage in Brazil. *Ichthyological Explorations of Freshwater* 3 (2): 97-160.

Luchini, L. 1981. Estudios ecológicos en la cuenca del río Limay (Argentina). *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 12: 44-58.

Luchini, L. & C.C. Rangel. 1981. Reproducción inducida y desarrollo larval del bagre negro *Rhamdia sapo*. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 12: 1-7.

Lucifora, L.O. & R.C. Menni. 1998. First record of a porbeagle shark, *Lamna nasus*, in brackish water environment of Mar Chiquita lagoon, Argentina. *Cybium* 22 (1): 87-88.

Lüling, K.H. 1978a. Der Schuppenlose Messingsalmer (*Gymnocharacinus bergi*) aus Patagonien. *Tetra Informationen* 12: 28.

- 1978b. Die Wiederentdeckung und die erste Ausstellung des patagonischen Messingsalmer *Gymnocharacinus bergi*, in einem Schauaquarium. *Zoologischer Garten* 48: 167-176.
- 1978c. Nuevo hallazgo y nota sobre *Gymnocharacinus bergi* Steindachner, 1903 (Characidae, Tetragonopteridae). *Revista de Biología del Uruguay* 6: 19-29.
- 1978d. Wissenschaftliche Ergebnisse des Forschungsaufenthaltes Dr. K.H. Lüling in Argentinien 1975: Über den Biotop des patagonischen Messingsalmer *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characoidei). *Zoologischer Anzeiger* 201: 410.
- 1980. Biotop, Begleitfauna und amphibische Lebensweise von *Synbranchus marmoratus* (Pisces, Synbranchidae) in Seitengewässern des mittleren Paraná (Argentina). *Bonner Zoologische Beitraege* (1/2): 111-143.
- 1981. Wissenschafliche Ergebnisse des Forschungaufenthaltes Dr. K.H. Lüling in Argentinien 1975/76. I. Ichthyologische und gewäserkundliche Beobachthungen und Untersuchungen an der Seenplate von Guamini (Südl. Prov. Buenos Aires, Argentinien. *Zoologische Beitrage* 27 (1): 1-24.

Macchi, P.J., M.F. Alonso, V.E. Cussac & M.A. Denegri. 1997. Piscivoría en salmónidos y peces nativos, en lagos y embalses de la Patagonia norte. *Resúmenes del II Congreso Argentino de Limnología*, Buenos Aires, p. 96.

Mac Donagh, E.J. 1934. Nuevos conceptos sobre la distribución geográfica de los peces argentinos basados en expediciones del Museo de La Plata. *Revista del Museo de La Plata* 34: 21-170.

- 1938a. Los peces de las aguas termales de Barreto (Córdoba) y la etología de la zona. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie* 1, *Zoología* 3: 45-87.
- 1938b. Contribución a la sistemática y etología de los peces fluviales argentinos. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie* 1 *Zoología* 5: 119-208.
- 1940. Estudios zoológicos en las provincias de Buenos Aires y Córdoba. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie, Sección oficial* 1939, pp. 85-104.
- 1945a. Hallazgo de una *Lepidosiren paradoxa* en el Delta del Paraná. *Notas del Museo de La Plata* 10, *Zoología* 82: 11-16.
- 1945b. Pesca de una "carpa de espejuelos" en el Río de la Plata. *Notas del Museo de La Plata* 10, *Zoología* 69: 315-324.
- 1948. Sobre la cría de carpas y pejerreyes en la provincia de San Luis. *Notas del Museo de La Plata* 13, *Zoología* 114: 313-325.

Maglianesi, R.E. 1968. Fenómenos de salinización en algunos brazos de la margen derecha del Paraná medio. *Physis*, Buenos Aires 28 (76): 1-13.

- 1973. Principales características químicas y físicas de las aguas del Alto Paraná y Paraguay infe-

rior. *Physis B*, Buenos Aires 32 (85): 185-197.

Maglianesi, R.E. & P.J. Depetris. 1970. Características químicas de las aguas del río Salado inferior (provincia de Santa Fe. República Argentina). *Physis* Buenos Aires 30 (80): 19-32.

Mago Leccia, F. 1970. Estudios preliminares sobre la ecología de los peces de los llanos de Venezuela. *Acta Biológica Venezuélica* 7: 71-102-

Malabarba, L.R., R.E. Reis, R.P.Vari, Z.M.S. Lucena, & C.A.S. Lucena (Eds.). 1998. *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre, 603 pp.

Mann, R.H.K., C.A. Mills & D.T. Crisp. 1984. Geographical variations in the life history tactics of some species of freshwater fish. Pp. 171-186. En: G.W. Potts & R.J. Wootton (Eds.), *Fish reproduction: Strategies and Tactics*. Academic Press, London.

Margalef, R. 1972. El ecosistema. En: Hno. Ginés y R. Margalef (Eds), *Ecología Marina*. Fundación La Salle, Monografía Nº 14: 377-453.

- 1977. *Ecología*. Editorial Omega, España, 951 pp.
- 1980. *La biosfera entre la termodinámica y el juego*. Editorial Omega, España, 236 pp.
- 1983. *Limnología*. Editorial Omega, España, 1010 pp.
- 1991. *Teoría de los sistemas ecológicos*. Publicacions de la Universitat de Barcelona, España, 290 pp.

Marini, T.L. & V. Mastrarrigo. 1963. Recursos acuáticos vivos. II. Piscicultura. *Evaluación de los Recursos Naturales de la Argentina, Consejo Federal de Inversiones*, 7 (2):267-328.

Mariñelarena, A.J. & V.H. Conzonno. 1997. Chemical characteristics and trophic status of Lobos pond (Bs. As., Argentina). *Naturalia Neotropicalis* 28 (1): 7-13.

Martinetto, P. 2001. Efecto de los 'cangrejales' de *Chasmagnathus granulata* en el uso de hábitat de cangrejos, peces y zooplanacton. En: O. Iribarne (Ed.). *Reserva de biosfera Mar Chiquita: características físicas, biológicas y ecológicas*. Editorial Martín, Mar del Plata, 320 pp.

Martínez Achenbach, G. 1970. Aspectos salientes en el comportamiento de dos ejemplares cautivos de *Lepidosiren paradoxa* Fitzinger, 1837 (Osteichthyes, Dipnoi, Lepidosirenidae). *Comunicaciones del Museo Provincial "Florentino Ameghino", Zoología* 4: 1-14.

Mastrarrigo, V. 1947a. La sardina de la cuenca del Río de la Plata. *Lycengraulis olidus* (Günther)., Dirección de Información del Ministerio de Agricultura, *Publicación Miscelánea* N° 249, 12 pp.

- 1947b. Notas biológicas del río Dulce (Santiago del Estero). Dirección de Piscicultura, Pesca y Caza Marítima, *Publicación miscelánea* Nº250: 1-11.

Matthews, W.J. 1986. Fish faunal structure in a Ozark stream: stability, persistence and a catastrophic flood. *Copeia* 2: 388-397.

- 1998. *Patterns in freshwater fish ecology*. Chapman and Hall, New York, 756 pp.

Mazza, G. 1961. Recursos hidráulicos superficiales. *Evaluación de los Recursos Naturales de la Argentina* (Primera etapa), 4 (1):1-459.

McDowall, R.M. 1969. Relationships of Galaxioid fishes with a further discussion of Salmoniform classification. *Copeia*: 796-824.

- 1971a. The galaxiid fishes of South America. *Zoological Journal of the Linnean Society* 50: 33-73.
- 1971b. Fishes of the family Aplochitonidae. *Journal of the Royal Society of New Zealand* 1 (1): 31-52.

McDowall, R.M. & K. Nakaya. 1987. Identity of the galaxioid fishes of the genus *Aplochiton* Jenyns from Southern Chile. *Japanese Journal of Ichthyology* 34 (3): 377-383.

- 1988. Morphological divergence in the two species of *Aplochiton* Jenyns (Salmoniformes: Aplochitonidae): a generalist and a specialist. *Copeia* 1: 233-236.

McEachran, J.D., K.A. Dunn & T. Miyake. 1996. Interrelationships of the batoid fishes (Chondrichthyes: Batoidea), 4, pp. 63-84. En: M.L. Stiassny, L.R. Parenti & G.D. Johnson (Eds.), *Interrelationships of Fishes*. Academic Press, San Diego.

McKenna, M.C. & S.K. Bell. 1997. *Classification of mammals above the species level*. Columbia University Press, New York. 631 pp.

Meffe, G.K. 1990. Offspring size variation in eastern mosquito fish (*Gambusia holbrooki*: Poeciliidae) from contrasting thermal environment. *Copeia* 1: 10-18.

Menezes, N.A. 1976. On the Cynopotaminae, a new subfamily of Characidae (Osteichthyes, Ostariophysi, Characoidei). *Arquivos de Zoologia* 28 (2): 1-91.

- 1988. Implications of the distribution patterns of the species of *Oligosarcus* (Teleostei, Characidae) from Central and Southern South América. Pp. 295-304. En: W.R. Heyer & P.E. Vanzolini (Eds.), *Proceedings of a workshop on Neotropical distribution patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

Menghi, M. & M. Herrera. 1995. Major vegetational trends related to relief and hydrology in the Mar Chiquita wetlands. *Coenoses* 10 (1): 1-10.

- 1998. Modelo de estados y transiciones para pastizales del valle de inundación del río Dulce (Depresión de Mar Chiquita, Córdoba, Argentina). *Ecotrópicos* 11 (2): 131-140.

Menni, R.C. 1983a. Raúl A. Ringuelet: un retrato personal. *Limnobios* 2 (6): 356-359.

- 1983b. *Los peces en el medio marino*. Estudio Sigma, Buenos Aires, 169 pp.
- 1988. La piel de los bagres y las oscilaciones del finalismo. Nota bibliográfica sobre *De Aristóteles a Darwin y vuelta*, de Etienne Gilson. *Physis A*, Buenos Aires 46 (110): 41-42.

Menni, R.C. & A.E. Almirón. 1994. Reproductive seasonality in fishes of manmade ponds in temperate South America. *Neotropica* 40 (103-104): 75-85.

Menni, R.C. & S.E. Gómez. 1995. On the habitat and isolation of *Gymnocharacinus bergi* (Osteicthyes: Characidae). *Environmental Biology of Fishes* 42: 15-23.

Menni, R.C., S.E. Gómez & M.F. López Armengol. 1996. Subtle relationships: freshwater fishes and water chemistry in southern South America. *Hydrobiologia* 328: 173-197

Menni, R.C. & Gosztonyi, A.E. 1982. Benthic and semidemersal fish associations in the Argentine Sea. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 17: 1-29.

Menni, R.C. & H.L. López. 1978. Peces de agua dulce de la Argentina. Pp. 97–105. En: J.G. Needham & P.R. Needham, *Guia para el estudio de los seres vivos de las aguas dulces*. Editorial Reverté, España.

- 1984. Distributional patterns of Argentine marine fishes. *Physis A*, Buenos Aires 42 (103): 71-85.

Menni, R.C., H.L. López & R.H. Arámburu, 1988. Ictiofauna de Sierra de la Ventana y Chasicó (Provincia de Buenos Aires, Argentina). Zoogeografía y parámetros ambientales. *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 19: 75-84.

Menni, R.C., H.L. López, J.R. Casciotta & A.M. Miquelarena. 1984. Ictiología de áreas serranas de Córdoba y San Luis (Argentina). *Biología Acuática* 5: 1-63.

Menni, R.C., A.M. Miquelarena & S.E. Gómez. 1998. Fish and limnology of a thermal water environment in subtropical South America. *Environmental Biology of Fishes* 51: 265-283.

Menni, R.C., A.M. Miquelarena & H.L. López. 1995. Pisces. Pp. 1327-1367. En: E.C. Lopretto & G. Tell (Dir.), *Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodologías para su estudio*.I: xxx, 1-377; II: xvi, 379-895; III: xviii, 897-1401. Editorial Sur, La Plata.

Menni, R.C., A.M. Miquelarena, H.L. López, J.R. Casciotta, A.E. Almirón & L.C. Protogino. 1992. Fish fauna and environments of the Pilcomayo-Paraguay basins in Formosa, Argentina. *Hydrobiologia* 245: 129-146.

Mercado, L.M., A.M. Miquelarena & L.C. Protogino. 1998. Ictiofauna del río Paraná de las Palmas en la zona de influencia de la central nuclear de Atucha. *Aquatec* 5: 37-45.

Milano, D. & P.H. Vigliano. 1997. Nuevos registros de *Galaxias platei* Steindachner, 1898 en lagos andino-patagónicos (Teleostei: Osmeriformes: Galaxiidae). *Neotropica* 43 (109-110): 109-111.

Miller, R.R. & J.E. Deacon. 1973. New localities of the rare warm spring pupfish, *Cyprinodon nevadensis pectoralis*, from Ash Meadows, Nevada. *Copeia*: 137-140.

Miller, R.R. & L.A. Fuiman. 1987. Description and conservation status of *Cyprinodon macularius eremus*, a new subspecies of pupfish from Organ Pipe Cactus National Monument, Arizona. *Copeia*: 593-609.

Minotti, P.G. & A.I. Malvarez. 1992. Newspaper information retrieval to asses the movement of valuable sport-fishing stock in the Paraná river lower delta, Argentina. Pp. 177-183. En: I.G. Cowx (Ed.), *Catch effort sampling strategies. Their application in freshwater fisheries management.*

Miquelarena, A.M. 1986. Estudio de la dentición en peces caracoideos de la República Argentina. *Biología Acuática* 8: 1-60.

Miquelarena, A.M. & A.E. Aquino. 1995. Situación taxonómica y geográfica de *Bryconamericus thomasi* Fowler, 1940 (Teleostei, Characidae). *Revista Brasileira de Biologia* 55: 559-569.

- 1999. Taxonomic status and geographic distribution of *Bryconamericus eigenmanni* Evermann & Kendall, 1906 (Characiformes: Characidae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 112 (3): 523-530.

Miquelarena, A.M. & R.H. Arámburu. 1983. Osteología y lepidología de *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae). *Limnobios* 2: 491-512.

Miquelarena, A.M., R.H. Arámburu, R.C. Menni & H.L. López. 1981. Nuevas localidades para peces de agua dulce de la República Argentina. II. *Limnobios* 2 (2): 127-135.

Miquelarena, A.M. & J.R. Casciotta. 1982. Presencia en la Argentina de *Clupeacharax anchoveoides* Pearson, 1924. Limnobios 2 (5): 333-335.

Miquelarena, A.M. & L.A. Fernández. 2000. Presencia de *Trichomycterus davisi* (Haseman, 1911) en la cuenca del Alto Paraná misionero (Siluriformes: Trichomycteridae). *Revista de Ictiología* 8 (1/2): 41-45.

Miquelarena, A.M. & H.L. López. 1995. Fishes of the lagunas Encadenadas (Province of Buenos Aires, Argentina), a wetland of international importance. *Freshwater Forum* 5: 48-53.

Miquelarena, A.M., H.L. López & A.E. Aquino. 1994. Los Ancistrinae (Pisces, Loricariidae) de Argentina. En: Z.A. Castellanos (Dir.), *Fauna de Agua Dulce de la República Argentina*, Profadu, CONICET, 40 (4): 1-49.

Miquelarena, A.M., H.L. López & L.C. Protogino. 1997a. *Los peces del Neuquén*. Total Austral, 50 pp.

Miquelarena, A.M. & R.C. Menni. 1992. Presencia de *Oligosarcus jenynsi* en el Oeste de Córdoba. *Neotropica* 38 (100): 154.

- 1999. *Rhamdella aymarae*, a new species from the Itiyuro River, northern Argentina (Siluriformes: Pimelodidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters* 10 (3): 201-210.

Miquelarena, A.M., R.C. Menni, H.L. López & J.R. Casciotta, J.R. 1990. Ichthyological and limnological observations on the Salí river basin (Tucumán, Argentina). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 1 (3): 269-276.

- 1980. Descripción de *Hyphessobrycon igneus* sp. nov. (Characidae, Tetragonopteridae) y nuevas localidades para peces de agua dulce de la República Argentina. III. *Neotropica* 26 (76): 237-245.

Miquelarena, A.M. & L.C. Protogino. 1994. Characiformes del arroyo Urugua-í superior, Departamento Iguazú, Misiones (Argentina). *Resúmenes, V Jornadas de Ciencias Naturales del Litoral*, Posadas: 137.

- 1996. Una nueva especie de *Oligosarcus* (Teleostei, Characidae) de la cuenca del río Paraná, Misiones, Argentina. *Iheringia, Série Zoología* 80: 111-116.

Miquelarena, A.M., L.C. Protogino, R. Filiberto & H.L. López. 2002. A new species of *Bryconamericus* (Characiformes: Characidae) from the Cuñá-Pirú

creek in north-eastern Argentina, with comments on accompanying species. *Aqua, Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* 6 (2): 69-82.

Miquelarena, A.M.; L.C. Protogino & H.L. López. 1997b Fishes from the arroyo Urugua-í (upper Paraná basin, Misiones, Argentina) before impoundment of the dam. *Revue française d´Aquariologie* 24 (3-4): 65-72.

Modenutti, B.E., E.G. Balseiro & P. Cervellini. 1993. Effect of the selective feeding of *Galaxias maculatus* (Salmoniformes, Galaxiidae) on zooplancton of a South Andes lake. *Aquatic Sciences* 55 (1): 65-75.

Molero, A.M. & A. Pisanó. 1987. Estadíos de desarrollo de *Cnesterodon decemmaculatus* (Pisces, Poeciliidae). *Revista Brasileira de Biologia* 47 (1/2): 115-125.

Moore, J.A. 1994. What is the role of paedomorphosis in deep-sea fish evolution?. Pp. 448-461. *Proceedings, IV Indo Pacific Fish Conference*. Kasetart University, Bangkok.

Morgan, J.G. 1980. *Los suelos de la provincia de Formosa*. Publicación del Ministerio de Asuntos Agropecuarios y Recursos Naturales de Formosa, 47 pp.

Morisita, M. 1959. Measuring of interspecific association and similarity between communities. *Memoirs of the Faculty of Sciences, Kyushu University, Series E, Biology* 3: 65-80.

Morrone, J.J. 1996. The biogeographical Andean subregion: a proposal exemplified by arthropod taxa (Arachnida, Crustacea and Hexapoda). *Neotropica* 42 (107-108): 113-114.

- 2001. *Biogeografía de América Latina y el Caribe*. M & T- Manuales y Tesis, Sociedad Entomológica Aragonesa, 3, Zaragoza, 148 pp.

Moussy, V.M. de. 1860-64. *Description géographique et statistique de la Confédération Argentine*. Paris, 3 volúmenes, atlas [1873].

Moyle, J.B. 1956. Relationship between the chemistry of Minnesotta surface waters and wildlife management. *Journal of Wildlife Management* 20 (3): 303-320.

Moyle, P.B. & J.J. Cech. 1996. *Fishes. An introduction to ichthyology*. Prentice Hall, New Jersey, 590 pp.

Murúa, F. & J.C. Acosta. 1997. *Synbranchus marmoratus* Bloch (Piscis [*sic*]: Synbranchidae). Nuevo registro para la ictiofauna de San Juan (Argentina). *Multequina* 6: 103-104.

Nalbant, T.T. & O. Linares. 1987. A study of a subterranean population of *Trichomycterus guianense* (Eigenmann, 1909) from Venezuela (Pisces, Siluriformes, Trichomycteridae). En: V. Decu *et al.* (Eds.), *Fauna hipogea y hemiedáfica de Venezuela y de otros países de América del Sur*. Editura Academiei Republicii Socialiste Romania, 1 (22): 211-217.

Neiff, J.J. 1981a. Panorama ecológico de los cuerpos de agua del Nordeste argentino. Pp. 115-151. En: *Symposia,* VI Jornadas Argentinas de Zoología. Ramos Americana, La Plata.

- 1981b. Tipificación de los ambientes acuáticos y de interfase del macrosistema Iberá. Informe del Convenio ICA-CECOAL. Corrientes.
- 1986. Significación ecológica y estado actual del Chaco Oriental. *Ambiente Subtropical* 1: 5-35.
- 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15 (6): 424-441.
- 1996. Large rivers of South America: toward the new approach. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 26:167-180.

Neiff, J.J.. M.H. Iriondo & R. Carignan. 1994. Large tropical South American wetlands: an overview. UNESCO Workshop on Ecotones. University of Washington, Seattle, 15 pp. (MS).

Nelson, G. 1978. From Candolle to Croizat: comments on the history of biogeography. *Journal of Historical Biology* 11 (2): 269-305.

Nieva, L.B., R.V. Mesones & S.E. Ferreira. 2001. Variación estacional en la composición de especies de peces en el paraje La Ciénaga, río Arias, Salta, Argentina. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción* 72:83-89.

Nijssen, H. & I.H. Isbrücker. 1983. Sept espèces nouvelles de poissons-chat cuirassés du genre *Corydoras* Lacépède, 1803, de Guyana française, de Bolivie. d´Argentine, du Surinam et du Brésil (Pisces, Siluriformes, Callichthyidae). *Revue Française d´Aquariologie* 10 (3): 73-82.

Nion, H. 1998. Peces del Río de la Plata y algunos aspectos de su ecología. Capítulo 6, pp. 169-190. En: P.G. Wells & G.R. Daborn (Eds.), *El Río de la Plata. Una revisión ambiental*. University of Dalhousie, Canadá.

Nishida, K. 1990. Phylogeny of the suborder Myliobatoidei. *Memoirs of the Faculty of Fisheries, Hokkaido University* 37 (1/2): 1-108.

Northcott, T.G. 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes. Cap. 13, pp. 326-359. En: S.D. Gerking (Ed.), *Ecology of freshwater fish production*. Blackwell Scientific Publications, Londres.

Novacek, M.J. & L.G. Marshall. 1976. Early biogeographic history of ostariophysan fishes. *Copeia* 1: 1-12.

O'Farrell, I. 1994. Comparative analysis of the phytoplankton of fifteen lowland fluvial systems of the River Plate basin (Argentina). *Hydrobiologia* 289: 109-117.

Oldani, N.O. & O.B. Oliveros. 1984. Estudios limnológicos en una sección transversal del tramo medio del río Paraná. XII: Dinámica temporal de peces de importancia económica. *Revista de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 15 (2): 175-183.

Oldani, N.O. & O.H. Padin. 1986. Evaluación de la densidad de larvas de puyen (*Galaxias platei*) en el lago Buenos Aires (Santa Cruz, Argentina). *Resúmenes, X Congreso Latinoamericano de Zoología*, Viña del Mar, Chile, p. 485.

Oldani, N.O. & A. Tablado. 1985. Dinámica temporal de pequeños peces de agua libre en la laguna "La Cuarentena" (Isla Carabajal, río Paraná medio. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 1: 49-58

Oliva, A., C. Ubeda, I. Vignes & A. Uriondo. 1981. Contribución al conocimiento de la ecología

alimentaria del bagre amarillo (*Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803) del Río de La Plata (Pisces, Pimelodidae). *Comunicaciones del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Ecología* 1 (4): 31-50.

Oliveira, C. & A.E. Gosztonyi. 2000. A cytogenetic study of *Diplomystes mesembrinus* (Teleostei, Siluriformes, Diplomystidae) with a discussion of chromosome evolution in siluriforms. *Caryologia* 53 (1): 31-37.

Oliveros, O.B. 1980. Campaña limnológica "Keratella I" en el río Paraná medio: aspectos tróficos de los peces de ambientes leníticos. *Ecología* 4: 115-126.

Oliveros, O.B. & E. Cordiviola de Yuan.1974. Contribucion al conocimiento de la biologia del "puyen" *Galaxias variegatus* (Lesson) del lago Argentino, provincia de Santa Cruz (Pisces, Galaxiidae). *Physis B*, Buenos Aires 33 (87): 227-231.

Olivier, R.S., A. Escofet, P. Penchaszadeh & J.M. Orensanz. 1972. Estudios ecológicos de la región estuarial de Mar Chiquita (Buenos Aires, Argentina). I. Las comunidades bentónicas. *Anales de la Sociedad Científica Argentina* 193 (5/6): 237-262.

Orrego Aravena, R. 1970. Vertebrados de La Pampa. *Biblioteca Pampeana, Serie Folletos* 13: 3-31.

Ortubay, S.G., S.E. Gómez & V.E. Cussac. 1997. Lethal temperatures of a Neotropical fish relic in Patagonia, the scale-less characinid *Gymnocharacinus bergi*. *Environmental Biology of Fishes* 49: 341-350.

Ortubay, S.G., L.G. Semenas & C.A. Ubeda. 1987. *El lago Rosario y sus peces*. Dirección de Intereses Marítimos y Pesca Continental (Provincia de Chubut), 33 pp.

Ortubay, S.G., L.G. Semenas, C.A. Ubeda, A.E. Quaggiotto & G.P. Viozzi. 1994. *Catálogo de peces dulceacuícolas de la Patagonia Argentina y sus parásitos metazoos*. Dirección de Pesca de la Provincia de Rio Negro, 110 pp.

Ortubay, S.G. & D. Wegrzyn. 1991. Fecundación artificial y desarrollo embrionario de *Galaxias platei* Steindachner (Salmoniformes, Galaxiidae). *Medio Ambiente* 11 (2): 84-89.

Ortubay, S.G., D. Wegrzyn & V.E. Cussac. 1995. Distribución, comportamiento y hábitat de *Gymnocharacinus bergi* (Pisces, Characidae) en el arroyo Valcheta, Río Negro, Argentina. *Resúmenes XVII Reunión Argentina de Ecología,* Mar del Plata, p. 288.

Padian, K. 1995. Form versus function: the evolution of a dialectic. 16: 264-277. En: J.J. Thomason (Ed.), *Functional morphology in vertebrate paleontology.* Cambridge University Press, Cambridge.

Padin, O.H., N.R. Iriart & N.O. Oldani. 1991. Evaluación del número y biomasa de peces en la laguna Sauce Grande (Monte Hermoso, Bs.As.). *Biología Acuática* 15 (2): 196-197.

Palanca, M.I. 1991. *Antecedentes del termalismo en Jujuy*. Universidad Nacional de Jujuy, 32 pp.

Palese de Torre, A. 1958. Hidrografía. En: F.de Aparicio & H.A. Difrieri (Dir.), *La Argentina. Suma de geografía*, 2:187-396. Peuser, Buenos aires.

Parenti, L.R. 1981a. (Discussion of) Methods of paleobiogeography. Pp. 490-497. En: G. Nelson & D.E. Rosen (Eds.), *Vicariance biogeography: a critique.* Columbia University Press, New York.

- 1981b. A phylogenetic and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 168: 335-557.
- 1984a. A taxonomic revision of the andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 178 (2): 107-214.
- 1984b. Biogeography of the andean killifish genus *Orestias* with comments on the species flock concept. Pp. 85-92. En: A.A. Echelle y I. Kornfield (Eds.), *Evolution of fish species flocks*. University of Maine Press.

Parma de Croux, M.J. 1989. Low oxygen tolerance limits of *Pimelodus clarias maculatus* (Pisces, Pimelodidae). *Journal d'Aquariology Tropicale* 4: 189-194.

- 1995. Tolerancia respiratoria de *Prochilodus lineatus* (Pisces, Curimatidae) a condiciones críticas de oxígeno. *Iheringia, Série Zoologia* 79: 135-140.

Pastorino, G., G. Darrigran, G. Martin & L. Lunaschi. 1993. *Limnoperna fortunei* (Dunker, 1857) (Mytilidae), nuevo bivalvo invasor en aguas del Río de La Plata. *Neotropica* 39 (34): 101-102.

Pearson, N.E. 1937. The fishes of the Beni- Mamoré and Paraguay basins, and a discussion of the origin of the Paraguayan fauna. *Proceedings of the California Academy of Sciences* 23 (8): 99-114.

Penczak, T., A.A. Agostinho & E.K. Okada. 1994. Fish diversity and community structure in two small tributaries of the Paraná River, Paraná State, Brazil. *Hydrobiologia* 294: 243-251.

Penczak, T. & C. Lasso.1991. Problems of estimating population parameters and production of fish in a tropical rain forest stream, North Venezuela. *Hydrobiologia* 215: 121-133.

Pereyra de Godoy, M. 1954. Locais de desova de peixes num trecho do río Mogi-Guaçú, Estado de São Paulo, Brasil. *Revista Brasileira de Zoologia* 14 (4): 375-396.

- 1957. Marcação de peixes no río Mogi-Guaçú (Nota previa). *Revista Brasileira de Zoologia* 17 (4): 479-490.

Perugia, A. 1891. Appunti sopra alcuni pesci Sudamericani conservati nel Museo Civico di Storia Naturale di Genova. *Annali dei Museo Civico di Storia Naturale di Genova, Serie 2* 10: 605-657.

Petracchi, C.A. & G. Guerrero. 1999. The sagitta of *Synbranchus marmoratus* Bloch, 1795 (Synbranchiformes). *Neotropica* 45 (113-114): 37-43.

Pianka, E.R. 1982. *Ecología evolutiva*. Ediciones Omega, Barcelona, 365 pp.

Pignalberi de Hassan, C. & E. Cordiviola de Yuan. 1985. Fish populations in the Middle Paraná River.I. Temporary water bodies of Santa Fe and Corrientes areas, 1970-1971 (Argentine Republic). *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 20: 15-26.

- 1988. Fish populations in the Paraguay River of the Formosa area, Argentina. *Studies on*

Neotropical Fauna and Environment 23: 165-175.

Pinna, M.C.C. de. 1998. Phylogenetic relationships of Neotropical Siluriformes: historical overview and synthesis of hypotheses. Pp. 279-330. En: L.R. Malabarba, R.E. Reis, R.P. Vari, Z.M.S. Lucena & C.A.S. Lucena, *Phylogeny and classification of Neotropical fishes*. EDIPUCRS, Porto Alegre.

Poi de Neiff, A. & J.J. Neiff. 1980. Los camalotes de *Eichhornia crassipes* en aguas lóticas del Paraná y su fauna asociada. *Ecosur* 7 (14): 185-199.

Ponte Gómez, J., L.C. Protogino, J.M. Iwaskiw, H.L. López, N.A. Bo, C.A. Darrieu, M.M. Martínez & L.A. Spaletti. (Compiladores). 1984. Bibliografía limnológica argentina 1979-1983. *Biología Acuática* 6: 1-57.

Powers, M. 1984. Grazing responses of tropical freshwater fishes to different scales of variation in their food. Pp. 25-37. En: T.M. Zaret (Ed.) *Evolutionary Ecology of Neotropical Freshwater Fishes*. Dr. W. Junk Publishers, La Haya.

Pozzi. A.J. 1936. Nota sobre *Gymnocharacinus bergi* Steindachner. *Physis*, Buenos Aires 12: 161-165.

- 1945. Sistemática y distribución de los peces de agua dulce de la República Argentina, GAEA, 7: 239-292.

Pritchard, D.W. 1967.What is an estuary: physical viewpoint. En: G.H. Lauff (Ed.) *Estuaries*. American Association for the Advancement of Sciences, Publication 83:3-5.

Protogino, L.C. 1987. Presencia de *Astyanax fasciatus* (Cuvier, 1819) y *Astyanax abramis* (Pisces, Characidae) en el embalse El Nihuil, Mendoza, Argentina. *Limnobios* 2-9: 676.

- 1992. Presencia de *Pinirampus argentinus* (Pimelodidae, Pimelodinae) en un afluente del río Uruguay. *Revista de Ictiología* 1 (2): 99–102.

Putman, R.J. 1995. *Community ecology*. Chapman & Hall, Londres, 178 pp.

Quintana, R.D., R.F. Bo, J.A. Merler, P.G. Minotti & A.I. Malvarez. 1992. Situación y uso de la fauna silvestre en la región del bajo delta del río Paraná, Argentina. *Iheringia, Série Zoologia* 73: 3-12.

Quirós, R. 1987. Abundancia de peces en la cuenca del Plata (Sudamérica) en relación con la materia orgánica. *Ecología* 8: 91-109.

- 1990. The Paraná River basin development and the changes in the lower basin fisheries. *Interciencia* 15 (6): 442-451.
- 1997. Comportamiento cíclico de la abundancia de peces en el bajo Paraná medio. *Resúmenes, XVIII Reunión Argentina de Ecología*: 103.

Quirós, R. & C. Baigún. 1985. Fish abundance related to the organic matter in the La Plata River Basin, South america. *Transactions of the American Fisheries Society* 114: 377-387.

Quirós, R. & S. Cuch. 1982. Características limnológicas del embalse de Salto Grande.I. Cambios estacionales de ciertos parámetros físico-químicos. *Ecología* 7: 195-224.

- 1989. The fisheries and limnology of the lower Plata basin. *Canadian Special Publication on Fisheries and Aquatic Sciences* 106: 429-443.

Ramlow, J.M. 1989. Lista de peces y sitios de colección de la Sección Ictiología del Inventario Biológico Nacional/Museo Nacional de Historia Nacional del Paraguay. *Boletín del Inventario Biológico Nacional*. Paraguay 9: 1-40

Rantin, F.T. & J.A. Petersen. 1985. Thermal tolerance of South American Cichlidae, *Geophagus brasiliensis*. *Revue d´Hydrobiologie Tropicale* 18: 221-226.

Raunkiaer, C. 1934. *The life-forms of plants and statistical plant geography*. Collected Papers, Oxford. (no visto).

Reati, G.J., M. Florin, G.J. Fernández & C. Montes. 1997. The laguna Mar Chiquita (Córdoba, Argentina): a secular little known, secularly fluctuating, saline lake. *International Journal of Lake Research* 5: 187-219.

Reclus, E. 1895. *The Earth and its inhabitants. South America*. Vol. II, Amazonia and La Plata. D. Appleton, New York. (no visto).

Reig, O.A. 1981. Teoría del origen y desarrollo de la fauna de mamíferos de América del Sur. *Monographiae Naturae* 1: 7-162.

- 1986. Diversity patterns and differentiation of high Andean rodents. Pp. 404-442. En: F. Vuilleumier & M. Monasterio (Eds.) *High altitude tropical biogeography*, Oxford University Press, New York.

Reichert Lang, J.J. 2001. *Atlas ilustrado de los peces de agua dulce del Uruguay*. [Revisión taxonómica de H. Nion]. Programa de Conservación de la Biodiversidad y Desarrollo Sustentable de los Humedales del Este. (PROBIDES), Uruguay.

Reis, R.E. 1997. Revision of the Neotropical catfish genus *Hoplosternum* (Ostariophysi, Siluriformes, Callichthyidae), with the description of two new genera. *Explorations of Freshwater* 7 (4): 299-326.

Remes Lenicov, M & D. Colautti. 2000. Estudio ictiológico del puerto de Buenos Aires. *Biología Acuática* 19: 65-75.

Rey Balmaceda, R.C. 1976. *Geografía histórica de la Patagonia (1870-1960)*. Ediciones Cervantes, Buenos Aires, 332 pp.

Ringuelet, R.A. 1943. Piscicultura del pejerrey o Atherinicultura. *Agro* 6: 1-162.

- 1953. Geonemia de los escorpiones en la Argentina y las divisiones zoogeográficas basadas en su distribución. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie), 6 Zoología* 43: 277-284.
- 1955a. Panorama zoogeográfico de la provincia de Buenos Aires. *Notas del Museo de La Plata, 18, Zoología* 156: 1-15.
- 1955b. Vinculaciones faunísticas de la zona boscosa del Nahuel Huapi y el dominio zoogeográfico Austral Cordillerano. *Notas del Museo de La Plata, 18, Zoología* 160: 81-121.
- 1955c. Ubicación zoogeográfica de las islas Malvinas. *Revista del Museo de La Plata (Nueva Serie) 6, Zoología* 48: 419-464.
- 1957. Ambientes acuáticos continentales. Ensayo bioecológico con particular aplicación a la República Argentina. *Holmbergia* 5 (12-13): 155-207.
- 1961. Rasgos fundamentales de la zoogeografía de la Argentina. *Physis*, Buenos Aires 22 (63): 151-170.
- 1962a. *Ecología acuática continental*. Eudeba, i-xi, 1-138.

- 1962b. Rasgos faunísticos de las reservas naturales de la provincia de Buenos Aires. *Physis*, Buenos Aires 23 (64): 83-92.
- 1962c. Rasgos principales de las lagunas pampeanas con criterio bioecológico. *Anales de la Comisión de Investigaciones Científicas de la provincia de Buenos Aires*. 3: 315-337.
- 1963. Estudios ecológicos en el litoral patagónico. El piso supralitoral en la ría Deseado (Santa Cruz, Argentina). *Physis*, Buenos Aires 24 (67): 103-106.
- 1967. Contaminación o polución del ambiente acuático con referencia especial a la que afecta el área platense. *Agro* 9 (15): 5-34.
- 1968a. Tipología de las lagunas de la provincia de Buenos Aires. La limnología regional y los tipos lagunares. *Physis*, Buenos Aires 28 (76): 65-76.
- 1968b. Presencias insólitas de peces en lagunas del sistema de Chascomús. *Periódico Asuntos Agrarios* (abril a junio): 5.
- 1969. Presencias insólitas de peces en lagunas del sistema de Chascomús. Boletín informativo de la Dirección de Recursos Pesqueros de la provincia de Buenos Aires, 9: 1-10.
- 1971. Zoogeografía de los peces pampásicos. Boletín de la Dirección Recursos Pesqueros de la provincia de Buenos Aires, 12: 29-37.
- 1972. Ecología y biocenología del hábitat lagunar o lago de tercer orden de la región Neotrópica templada (Pampasia sudoriental de la Argentina). *Physis*, Buenos Aires 31 (82): 55-76.
- 1974a. Zoogeografía de los peces chilenos de agua dulce. *Neotropica* 20 (62): 64.
- 1974b. Breves comentarios sobre un pez cavernícola de Bolivia (*Pygidium chaberti* Durand, 1968). *Neotropica* 20 (62): 67-68.
- 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.
- 1978. Dinamismo histórico de la fauna Brasílica en la Argentina. *Ameghiniana* 15 (1-2): 255-262.
- 1981a. El ecotono faunístico Subtropical Pampásico y sus cambios históricos. *Symposia*, IV Jornadas Argentinas de Zoología:75-80. Ramos Americana Editora, La Plata.
- 1981b. El bagre patagónico del río Senguer (Chubut). *Neotropica* 26 (76): 246.
- 1982. Una nueva subespecie del bagre patagónico *Diplomystes viedmensis* Mac Donagh, 1931, en el río Senguer (Chubut, Argentina). *Limnobios* 2 (5): 349-351.

Ringuelet, R.A. & R.H. Arámburu. 1962. Peces argentinos de agua dulce. *Agro* 3 (7): 1-98.

Ringuelet, R.A., A.A. de Arámburu & R.H. Arámburu. 1964. Peces de agua dulce nuevos para la fauna argentina. *Physis* Buenos Aires 24 (68): 365-371.

Ringuelet, R.A., R.H. Arámburu & A.S. Alonso de Arámburu. 1967a. *Los peces argentinos de agua dulce*. Comisión de Investigaciones Científicas de la Provincia de Buenos Aires, La Plata, 602 pp.

Ringuelet, R.A., R. Iriart & A.H. Escalante. 1980. Alimentación del pejerrey (*Basilichthys b. bonariensis*, Atherinidae) en laguna Chascomús (Buenos Aires, Argentina). Relaciones ecológicas de complementación y eficiencia trófica del plancton. *Limnobios* 1 (10): 447-460.

Ringuelet, R.A. & J.M. Orensanz. 1969. Complejo bentónico y peces. Albufera Mar Chiquita, estudio preliminar. 1967-68. En R.A. Ringuelet (Ed.), Trabajos Técnicos 4ta etapa (1969), III, 4. Convenio Estudio Riqueza Ictícola. La Plata (mimeografiado).

Ringuelet, R.A., A. Salibian, E. Claverie & S. Ilhero. 1967b. Limnología química de las lagunas pampásicas (Provincia de Buenos Aires). *Physis*, Buenos Aires 27 (74): 201-221.

Rio, M.E. & L. Achaval. 1904. Peces, IV (Pisces), 1:343.370. En: *Geografía de la provincia de Córdoba*, Publicación del gobierno de Córdoba. (no visto).

Rioja, E. 1941. Consideraciones acerca de los tipos morfológicos marinos bentónicos y planctónicos. *Ciência* 2: 64-66.

Roa, B.H. & E.D. Permingeat. 1999. Composición y abundancia de la fauna íctica en dos estaciones de muestreo del embalse de Yaciretá, Argentina. *Revista de Ictiología* 7 (Número Especial): 49-57.

Roberts, T.R. 1967. Tooth formation and replacement in characoid fishes. *Stanford Ichthyological Bulletin* 8 (4): 231-247.

- 1972. Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology of Harvard* 143 (2): 117-147.

Rodríguez, M. 1999. El espectro trófico de juveniles de *Synbranchus marmoratus* (Synbranchiformes, Synbranchidae). *Iheringia, Série Zoologia* 86: 137-145.

Rodríguez, M. & A.M. Miquelarena. 2002. On the southern distribution of *Hemiloricaria lanceolata* (Günther, 1868) (Loricariidae: Loricariinae). *Biogeographica* 78 (4): 159-164.

Roig, V.G. & J.M. Cei. 1961. Relaciones biogeográficas entre Misiones y el sistema de la Serra Geral. *Boletín de Estudios Geográficos* 8 (31): 35-85.

Rosa, R.S. 1986. Biogeografia de raias de agua doce (Chondrichthyes, Myliobatiformes). Resumos, XIII Congresso Brasileiro de Zoologia, Cuiabá, Brasil, p. 305.

Rosen, D.E. 1974. Phylogeny and zoogeography of salmoniform fishes and relationships of *Lepidogalaxias salamandroides*. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 153 (2): 265-325.

Rosen, D.E. & R.M. Bailey. 1963. The Poeciliid fishes (Cyprinodontiformes). Their structure, zoogeography and systematics. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 126: 1-176.

Rosen, D.E. & P.H. Greenwood. 1976. A fourth Neotropical species of synbranchid eel and the phylogeny and systematics of synbranchiform fishes. *Bulletin of the Americn Museum of Natural History* 157 (1): 1-69.

Rosenzvaig, A.L. 1968. Factores que motivaron la mortandad de peces en el invierno de 1966 en la zona noroeste de la provincia de Corrientes. Publicación de la Dirección General de Pesca y Conservación de la Fauna, Secretaria de Estado de Agricultura y Ganadería de la Nación, 22 pp.

Rossi, L.M. & M.J. Parma de Croux. 1992. Influencia de la vegetación acuática en la distribución de peces del río Paraná, Argentina. *Ambiente*

Subtropical 2: 65-75.

Ruiz, V.H. & T.M. Berra. 1994. Fishes of the high Biobio river of South-central Chile with notes on diet and speculations on the origin of the ichthhyofauna. *Ichthyological Explorations of Freshwaters* 5 (1): 5-18.

Ruzzante, D.E., S.J. Walde, V.E. Cussac, P.J. Macchi & M.F. Alfonso. 1998. Trophic polymorphism, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) in the Andes. *Biological Journal of the Linnean Society* 65: 191-214.

Sakai, M. & A. Espinós. 1994. Repeat homing and migration of rainbow trout to the inlet and oulet spawning streams in a Patagonian lake, Argentina, *Fisheries Science* 60 (2): 137-142.

Saul, W.G. 1975. An ecological study of fishes at a site in upper Amazonian Ecuador. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia* 127 (12): 93-134.

Schaefer, S.A. 1997. The neotropical cascudinhos: systematics and biogeography of the *Otocinclus* catfishes (Siluriformes, Loricariidae). *Proceedings of the Academy of Natural Ssciences of Philadelphia* 148: 1-120.

Schnabel, Z.E. 1938. The estimation of the total fish population of a lake. *American Mathematical Monthly* 45 (6): 348-352 (no visto).

Schnack, J.A. 1972. El complejo pleuston de las lagunas bonaerenses. Ensayo de una problemática general de la mesofauna arthropoda. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie, 11, Zool.* (106): 253-263.

- 1982. Dr. Raúl Adolfo Ringuelet (1914-1982). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina* 41 (1-4): 1-21.

Schnack, J.A., F.O. De Francesco, U.R. Colado, M.L. Novoa & E.J. Schnack. 2000. Humedales antrópicos: su contribución para la conservación de la diversidad en los dominios subtropical y pampásico de la Argentina. *Ecología Austral* 10: 63-80.

Schumacher, F.X. & R.W. Eschemeyer. 1943. The estimate of fish population in lakes or ponds. *Journal of the Tennessee Academy of Sciences* 18: 228-249.

Sendra, E. & L.R. Freyre. 1978. Dinámica poblacional de *Bryconamericus iheringi* (Pisces, Tetragonopteridae) de la laguna de Chascomús. Limnobios 1 (8): 299-321.

Sieghenthaler, G.B., S.I. Tirant & C.R. Duco. 1995. Relevamiento de los vertebrados de la provincia de La Pampa. Tercer informe. *V Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales* 1:139-147.

Sierra, B., H. Osorio, A. Langguth, J. Soriano, E. Maciel, O. Mora, R. Ayup, A. Lombardo, E. Palerm, J. González & F. Achaval. 1977. Ecosistemas afectados por la construcción de la represa de Salto Grande. Seminario de medio ambiente y represas. Universidad de la República, Facultad de Humanidades y Ciencias de Montevideo 1: 89-130.

Silfvergrip, A.M.C. 1992. *Zungaro*, a senior synonym of *Paulicea* (Teleostei, Pimelodidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 3 (4): 305-310.

- 1996. *A systematic revision of the Neotropical catfish genus Rhamdia (Teleostei, Pimelodidae).* Department of Zoology, Stockholm University and Department of Vertebrate Zoology, Swedish Museum of Natural History, Stockholm, 156 pp.

Sioli, H., 1975. Tropical River: The Amazon. Pp. 461-468. En: B.A. Whitton (Ed.), *River ecology*. Blackwell, Oxford, England.

- 1991. *Amazônia. Fundamentos da ecologia da maior região de forestas tropicais*. Vozes, Petrópolis, 72 pp.

Siragusa, A. 1957. Lagos, lagunas y salinas. *GAEA, Revista de la Asociación Argentina de Estudios Geográficos* 7 (2): 571-625.

Solari, L.C. 1983. *Ecología de Cyanophyta en algunos ambientes lenítico rioplatenses*. Tesis doctoral N° 420, Facultad de Ciencias Naturales y Museo, Universidad Nacional de La Plata.

- 1987. Cyanophyta de ambientes lénticos del área platense. I. Variación estacional y floraciones. *Revista del Museo de La Plata, Nueva serie,* 14, *Botánica* 65: 149-162.

- 1995. Structure and dynamics of phytoplankton of the River Samborombón (Buenos Aires, Argentina). *Acta Hydrobiologica* 37: 231-241.

Soldano, F.A. 1947. *Régimen y aprovechamiento de la red fluvial argentina*. Editorial Albatros, partes I y II, Buenos Aires.

Soltz, D.L. & R.J. Naiman. 1978. The natural history of native fishes in the Death Valley system. *Bulletin of the Natural History Museum of Los Angeles County, Science series* 30: 1-76.

Soriano Señorans, J. & O. Orsi. 1960. Alteración experimental del grado de eurihalinidad en *Fitzroya lineata* (Jen.). *Actas y trabajos del Ier. Congreso Sudamericano de Zoología*, La Plata, 1: 159-162.

Stangenberg, M. & R.E. Maglianesi. 1968a. Composición química de las aguas de la cuenca del Paraná medio. I: Madrejón Don Felipe. *Physis*, Buenos Aires 27 (75): 391-405.

- 1968b. Composición química de las aguas de la cuenca del Paraná medio. II: Rio Colastiné. *Physis* Buenos Aires 28 (76): 111-121.

- 1968c. Composición química de las aguas de la cuenca del Paraná medio. III: Laguna Los Espejos. *Physis*, Buenos Aires 28 (77): 229-238.

Stevenson, M.M., G.D. Schnell & R. Black. 1974. Factor analysis of fish distribution patterns in western and central Oklahoma. *Systematic Zoology* 23: 202-218.

Suriano, J.M., L.H. Perpozzi & D.F. Martínez. 1992. El cambio global. Tendencias climáticas en la Argentina y el mundo. *Ciencia Hoy* 3 (18): 32-39.

Sverlij, S.B., R.L. Delfino Schenke, H.L. López & A. Espinach Ros. 1998. *Peces del río Uruguay. Guia ilustrada de las especies más comunes del río Uruguay y el embalse de Salto Grande*. Publicación de la Comisión Administradora del río Uruguay, 89 pp.

Sverlij, S.B., A. Espinach Ros & G. Orti. 1993. Sinopsis de los datos biológicos y pesqueros del sábalo *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847). *FAO, Sinopsis sobre la Pesca*, 154: i-vi, 1-64.

Szidat, L. & A. Nani. 1951- Diplostomiasis cerebral del pejerrey. *Revista del Instituto Nacional de Inves-*

tigación de las Ciencias Naturales 1 (8): 323-384.

Taberner, R. 1974. *Phalloceros caudimaculatus* (Hensel, 1868) Eigenmann, 1907. Un vivíparo bonaerense. *Vida Acuática*, II Epoca 17: 604-607.

- 1979. *Cynolebias* – Biotope: Ihre chemische Charakterisierung. *DKG – Journal* 11 (1): 1-13.

Taberner, R., J.O. Fernández Santos & J.O. Castelli. 1975. Some considerations about the morphology, habitat and aquarium behaviour of the new species *Cynolebias nonoiuliensis*. *Journal of the American Killifishes Association* 8 (4): 95-102.

Tablado, A. & N.O. Oldani. 1984. Consideraciones generales sobre las migraciones de peces en el río Paraná. *Boletín de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral* 4 (3): 31-34.

Tablado, A., N.O. Oldani, L. Ulibarrie & C.P. de Hassan. 1988. Cambios estacionales de la densidad de peces en una laguna del valle aluvial del río Paraná (Argentina). *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 21 (4): 335-348.

Taylor, E.B. 1999. Species pairs in north temperate freshwater fishes: evolution, taxonomy and conservation. *Reviews on Fish Biology and Fisheries* 9: 299-324.

Thormälen de Gil, A.L. 1949. Estudio biológico experimental de las adaptaciones (eurihalinidad) del pez vivíparo *Jenynsia lineata*. *Revista del Museo de La Plata, Nueva Serie, 5 Zoología*, 35bis: 441-450.

Thornthwaite, C.W. 1948. An approach toward a rational classification of climate. *The Geographical Review* 38 (1): 5-94.

Tonni, E.P. & A.C. Cione. 1997. Did the Argentine Pampean ecosystem exist in the Pleistocene?. *Current Research on the Pleistocene* 14: 131-133.

Topalian, M.L., C.R. López & A. Salibian. 1989. Metales pesados en el río Reconquista (Buenos Aires). *Resúmenes de la XIV Reunión Argentina de Ecología*, Jujuy, p. 186.

Toresani, N.I., H.L. López & S.E. Gómez. 1994. *Lagunas de la provincia de Buenos Aires*. Ministerio de la Producción, Provincia de Buenos Aires, 108 pp.

Trajano, E. & F.A. Bockman. 2000. Ecology and behaviour of a new catfish of the genus *Taunayia* from northeastern Brazil (Silurifomes: Pimelodidae). *Ichthyological Explorations of Freshwaters* 11 (3): 207-216.

Tur, N.M. 1972. Embalsados y camalotales de la región isleña del Paraná medio. *Darwiniana* 17: 397–407.

Vari, R.P. 1984. Systematics of the Neotropical characiform genus *Potamorhina* (Pisces: Characiformes). *Smithsonian Contributions to Zoology* 400: 1-36.

- 1988. The Curimatidae, a lowland neotropical fish family (Pisces: Characiformes), distribution, endemism, and phylogenetic biogeography. Pp. 343-377 En: W.R. Heyer & P.E. Vanzolini (Eds.) *Proceedings of the Workshop on Neotropical Distribution Patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.
- 1989. A phylogenetic study of the Neotropical characiform family Curimatidae (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contributions to Zoology* 471: 1-71.
- 1991. Systematics of the Neotropical characiform genus *Steindachnerina* Fowler (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contributions to Zoology* 507: 1-118.
- 1992. Systematics of the Neotropical characiform genus *Cyphocharax* Fowler (Pisces: Ostariophysi). *Smithsonian Contributions to Zoology* 529: 1-137.

Vari, R.P. & C.J. Ferraris. 1998. The neotropical catfish genus *Epapterus* Cope (Siluriformes: Auchenipteridae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 111 (4): 992-1007.

Vaz Ferreira, R. 1969. *Peces del Uruguay*. Colección Nuestra Tierra 23: 1-72, Montevideo.

Vaz Ferreira, R. & B. Sierrra. 1973. Caracteres etológicos genéricos y específicos en los peces del género *Cynolebias* Steindachner, 1876. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 2: 22-35.

Vaz Ferreira, R. & J. Soriano Señorans. 1971. Oviposición e incubación de *Plecostomus alatus* Castelnau en cuevas. *Boletín de la Sociedad Zoológica del Uruguay* 1: 12-17.

Vazquez, J.B., A. López Robles, D.F. Sosa & M.P Saez. 1979. Aguas. Pp. 139-211. En: J.B. Vazquez, R.A. Miatello & M.E. Roque (Eds.), *Geografía física de la Provincia de Córdoba*. Boldt, Buenos Aires.

Videla, F., M. Rossi, S. Puig & M. Cona. 1998. *Vertebrados de Mendoza y sus adaptaciones al ambiente árido*. IADIZA (CONICET), 89 pp.

Villagra de Gamundi, A., C. Seeligmann de Sosa Gómez, B. Tracanna & C. Locascio de Mitrovich. 1993. Sobre la limnología físico-química del Río Salí y sus tributarios en áreas próximas al embalse el Cadillal (Tucumán, Argentina). Fundación Miguel Lillo, *Miscelánea* 91: 5-18.

Villanueva, M. & V. Roig. 1995. La ictiofauna de Mendoza. Reseña histórica, introducción y efectos de especies exóticas. *Multequina* 4: 93-103.

Villanueva, M., V. Roig, J. Gorbano, D. Petracini & P. Rodríguez. 1992. Estudios preliminares sobre el control de la totora (*Typha* sp.) por medio de la carpa herbívora (*Ctenopharyngodon idella* Val.). *Multequina* 1: 197-200.

Villar, C.A., L. de Cabo, P. Vaithiyanathan & C. Bonetto. 1998. River-floodplain interactions: nutrient concentrations in the lower Paraná River. *Archives d'Hydrobiologie* 142 (4): 433-450.

Villwock, W. 1983. The genus *Orestias* (Pisces: Cyprinodontidae) and the phenomenon of its speciation in the Altiplano of Perú and Bolivia. Informe Final. *IX Congreso Latinoamericano de Zoología*, Perú, pp. 67-74.

Villwock, W. & U. Sienknecht. 1996. Contribución al conocimiento e historia de los peces chilenos. Los cyprinodóntidos del género *Orestias* Val. 1839 (Teleostei: Cyprinodontidae) del altiplano chileno. *Medio Ambiente (Ambientes acuáticos)* 13 (1): 119-126.

Watanabe, K. & T. Uyeno. 1999. Fossil bagrid catfishes from Japan and their zoogeography, with description of a new species, *Pseudobagrus ikiensis*. *Ichthyological Research* 46 (4): 397-412.

Watson, D.J. & E.K. Balon. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *Journal of Fish Biology* 25: 371-384.

Wegrzyn, D. & S. Ortubay. 1991. *Nuestros salmónidos*. Dirección de Pesca, Provincia de Río Negro, 120 pp.

Weitzman, S.H. 1964. Osteology and relationships of South American characid fishes of the subfamilies Lebiasininae and Erythrininae with special reference to subtribe Nannostominae. *Proceedings of the United States National Museum* 116 (3499): 127-170.

Weitzman, S.H., N.A. Menezes & M. J. Weitzman. 1988. Phylogenetic biogeography of the Glandulocaudinae (Teleostei: Characiformes) with comments on the distribution of other freshwater fishes in eastern and southeastern Brazil. Pp. 379-427. En: W.R. Heyer y P.E. Vanzolini (Eds.), *Proceedings of the workshop on Neotropical distribution patterns*. Academia Brasileira de Ciências, Rio de Janeiro.

Weitzman, S.H. & R.P. Vari. 1988. Miniaturization in South American freshwater fishes: an overview and discussion. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 10 (2): 444-465.

Weitzman, S.H. & M. Weitzman. 1982. Biogeography and evolutionary diversification in Neotropical freshwater fishes, with comments of the refuge theory. Pp. 403-422. En: G.T. Prance (Ed.), *Biological diversification in the tropics*. Columbia University Press, New York.

Welcomme, R.L., 1969. The biology and ecology of the fishes of a small tropical stream. *Journal of Zoology* 158: 485-529.

- 1979. *Fisheries ecology of floodplain rivers*. Longman Incorporated, New York, 317 pp.

Westlake, D.F. 1965. Theoretical aspects of the comparability of productivity data. Proceedings of the International Biological Program Symposium on Primary Productivity in Aquatic Environments, Pallanza, Italy. *Memoria del Istituto Italiano d'Idrobiologia*, 18 Suplemento, pp. 313-322.

Weyenbergh, H. 1877. Algunos nuevos pescados del Museo Nacional y algunas noticias ictiológicas. *Actas de la Academia Nacional de Ciencias de Córdoba* 3: 1-37.

Whitley, G.P. 1956. The story of *Galaxias*. *The Australian Museum Magazine*, March 15: 30-34. (no visto).

Whitton, R.B. (Ed.). 1975. *River ecology*. Blackwell, London, 725 pp.

Wiegert, R.G. & P.C. Fraleigh. 1972. Ecology of Yellowstone thermal effluents systems. *Limnology and Oceanography* 17: 215-228.

Wiley, E.O. 1981. *Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics*. A Wiley Interscience publication. John Wiley & Sons, New York, 439 pp.

Wilkens, H. 1988. Evolution and genetics of epigean and cave *Astyanax fasciatus* (Characidae, Pisces). Support for the neutral mutation theory. Pp. 271-367, En: M.K. Hecht & B. Wallace (Eds.), *Evolutionary biology, 23*. Plenum Publishing Corporation.

Wilson, E.O. 1975. *Sociobiology*. Harvard University Press, Cambridge, 697 pp.

Winemilller, K.O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia* 81: 225-241.

- 1990. Caudal eyespots as deterrents against fin predation in the neotropical cichlid *Astronotus ocellatus*. *Copeia* 4: 665-673.
- 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* 61 (4): 343-365.
- 1992. Ecomorphology of freshwater fishes. *National Geographic Research and Exploration* 8 (3): 308-327.
- 1996. Dynamic diversity in fish assemblages of tropical rivers. Capítulo 5, pp 99-134. En: M.L. Cody & J.A Smallwood (Eds.), *Long-Term studies of Vertebrates Communities*. Academic Press.

Winemiller, K.O. & K.A. Rose. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 49: 2196-2218.

Winemiller, K.O. & D.C. Taphorn, 1989. La evolución de las estrategias de vida en los peces de los llanos occidentales de Venezuela. *Biollania* 6: 77-122.

Winger, P.V. 1981. Physical and chemical characteristics of warmwater streams: a review. Pp. 32-44. En: L.A. Krumholz (Ed.) *The Warmwater Streams Symposium*, American Fisheries Society, Bethesda.

Wootton, R.J. 1991. *Ecology of teleost fishes*. Fishes and Fisheries Series 1, Chapman & Hall, Londres, 404 pp.

Zama, A. 1986. Some biological observations on the galaxiid fish, *Galaxias platei*, collected in southern Chile. *Japanese Journal of Ichthyology* 32 (4): 450-453.

Zamprogno, C., F. Vieira & E.C. Perrone. 1989. Adaptações das nadadeiras pares de *Characidium* cf. *fasciatum* (Pisces, Characiformes) e sua importancia durante a trasposição de quedas d'agua. *Resumos, XVI Congresso Brasileiro de Zoologia*, Paraíba, pp. 46-47.

Zaret, T.H. 1977. Inhibition of cannibalism in *Cichla ocellaris* and hypothesis of predator mimicry among South American fishes. *Evolution* 31: 421-437.

ÍNDICE

Abolengo 13
Abolengo marino 251
Acción antrópica 241
Acción humana 138
Aclimatación 208
Adaptación 6, 168, 208, 255, 262, 275
Adaptación cavernícola 53
Adecuación fisiológica 270
Afinidades marinas 247
Agua idiotrófica 203
Agua intersticial 7, 54, 109, 241
Agua subterránea 174, 241
Agua termal 269, 274
Aguas abiertas 28, 58
Aguas ácidas 36, 46
Aguas blancas 34
Aguas Calientes 8, 195, 200, 201, 202, 203, 204, 205, 207, 208, 209, 216
Aguas calmas 46, 54
Aguas claras 34
Aguas estuariales 258
Aguas negras 34
Aguas quietas y vegetadas 28, 49
Aguas termales 207
Aislamiento 15, 16, 20, 22, 56, 221, 235, 241, 274
Aislamiento geográfico 259
Aislamiento reproductivo 168
Albufera 190
Albufera Mar Chiquita 181
Alotópicos 160
Alteración ecológica 209
Alto Paraná 145
Ambiente termal 69
Ambientes andinos 193
Ambientes artificiales 215
Ambientes de corriente lenta 210
Ambientes de corriente rápida 210
Ambientes del noreste argentino 89
Ambientes desérticos 209
Ambientes extremos 208
Ambientes lénticos 21, 29, 58, 63
Ambientes marginales 245
Ambientes mixohalinos 188
Ambientes mixohalinos 190
Ambientes relacionados con el Paraná 99
Ambientes temporarios 137, 238, 260
Ambientes termales 209
Anadromo 129
Análisis de similitud 106
Anfibiótica 6, 252
Anguila criolla 61
Animales eurihalinos 187
Anoxia 188
Área de introducción 274
Áreas de cría 107
Argentina central 239
Armados 64
Arroyo Aguaray Guazú 145
Arroyo Aguas Calientes 241
Arroyo Aguas De Ramón 54
Arroyo Alegre 145
Arroyo Astilleros 195
Arroyo Brazo Chico 145
Arroyo Cajaravillas 174
Arroyo Calchaquí 195
Arroyo Calimayo 29
Arroyo Capilla 144
Arroyo Castilla 274
Arroyo Catriel 30
Arroyo Chafariz 145
Arroyo Chasicó 21, 181, 184
Arroyo Concepción 144
Arroyo Cuñá-pirú 148
Arroyo Cuñapirú 145
Arroyo De El Rincón 269
Arroyo De Las Flores 30
Arroyo Difuntos 174
Arroyo El Morro 222, 235
Arroyo El Palmar 144
Arroyo El Pescado 29, 50, 173, 195
Arroyo El Saltito 145
Arroyo El Salto 245
Arroyo Flores 106
Arroyo Gallinato 195, 199
Arroyo Garuhapé 145
Arroyo Icuá 200
Arroyo India Muerta 42, 211
Arroyo La Cañada 227
Arroyo La Higuera 219
Arroyo La Ramadita 212
Arroyo La Toma 195
Arroyo Las Mojarras 237, 238
Arroyo Las Mulas 245
Arroyo Las Tortugas 237, 238
Arroyo Las Tunas 30, 181
Arroyo Lesser 195
Arroyo Los Loros 144
Arroyo Malacara 30, 184
Arroyo Mbiguá 123
Arroyo Napostá 182

Arroyo Napostá Grande 181
Arroyo Ñirecó 274
Arroyo Nutria Mansa 184
Arroyo Pelicurá 181
Arroyo Pindapoy 145
Arroyo Piray Guazú 145
Arroyo Piray Miní 145
Arroyo Quiñihual 30
Arroyo Saladillo 235
Arroyo Saldán 227
Arroyo San Agustín 222
Arroyo San Clemente 191
Arroyo San Marcos 222
Arroyo Timbó Porá 122
Arroyo Urugua-í 28, 29, 92, 145, 146, 147
Arroyo Valcheta 6, 202, 207, 267
Arroyo Villoldo 29
Arroyo Yabebirí 145
Arroyo Yabotí - Guazú 28
Arroyo Yabotí-miní 146
Arroyo Yasá 28
Arroyo Yaucha 265
Arroyos de filtración 268
Arroyos de montaña 43, 200
Arroyos de Zapla 8
Arroyos montanos 204
Arroyos serranos 38, 225
Arroyos templados 34
Arroyos termales 208
Asociaciones 38, 44, 161, 188
Aves migradoras 244

Bafon 160, 167
Bagre anguila 63
Bagre generalizado 62
Bagres de torrente 62, 227, 261
Bahía de Montevideo 188
Bahía de Samborombón 184
Bahía Negra 22
Bahía samborombón 188
Balance forrajeros / ictiófagos 135
Bañado 99, 121
Bañado de Añatuya 213, 216
Bañado de Figueroa 213, 216
Bañados 99, 106, 108, 109, 112, 115, 118, 121, 123
Bañados de La Amarga 227, 236
Barrera 19, 28, 29, 30, 148, 226
Barreras 147
Biogeografía 12
Biomasa 103, 104, 105, 106, 122, 132, 133, 134, 135, 136, 137, 138, 141, 162, 170, 171, 173, 175, 178
Biomasas 104, 133
Biotopo limítrofe 178
Biotopos críticos 15
Bolsones 17, 239
Bosques antartándicos 17
Bosques australes 16

Calíctidos 65
Cambios climáticos 92
Cambios estacionales 136, 213
Cañada 121
Cañadas 108, 109, 118
Canales de drenaje 265
Canales de irrigación 122
Canales de riego 185, 252
Canchas 123
Canibalismo 265
Canteras 114, 122, 163, 164, 165
Características regresivas 274
Cardumen 122, 147, 152, 182
Cardúmenes 101, 126, 127, 147, 253, 254, 255, 258, 275
Cariotipo 260, 261
Cascada 200
Cataratas 89, 147
Cataratas del Iguazú 147, 148
Cataratas del Urugua-í 147, 148
Causales de las migraciones 130
Causales ecológicas 269
Caza comunitaria 233
Central nuclear 229
Centros de población 259
Céspedes de gramíneas 254
Chaco Occidental 9
Chaco Oriental 9
Chaqueña 14, 17
Charca 14, 57, 61
Charcas heliotópicas 164
Cíclidos orbiculares 52
Cíclidos predadores 52
Ciclo de inundación 169, 173
Ciclo hidrológico 138
Ciclos de inundación 271
Ciclos reproductivos 207
Clima 5, 9, 17, 26, 40, 152, 156, 157, 164, 165, 167, 174, 193, 200, 207, 213, 244, 246, 247
Clima serrano 208
Climas 9
Clorofila alfa 249
Cobertura vegetal 204, 271
Coeficiente de Hureau 263
Coeficiente de Jaccard 210
Coeficiente de Simpson 230
Colonización 187, 200
Colonizador 222
Colonizados 207
Coloración 7
Coma cálido 147
Competencia 19, 22, 52, 200, 266, 270, 275

Competencia interespecífica 208
Complejo pleustónico 160
Comportamiento 43, 44, 54
Composición faunística 225
Compuestos húmicos 109
Comunidad 14, 43, 44, 45, 160, 163, 164, 165, 166, 179, 199, 205
Comunidad del cangrejal 191
Comunidades 5, 6, 7, 11, 12, 16, 36, 38, 43, 44, 63, 156, 157, 160, 166, 173, 174, 178, 179, 197, 199
Comunidades planctónicas 257
Condicionamiento ecológico 15
Condiciones ecológicas 9, 14, 16
Condiciones ecológicas extremas 8
Condiciones extremas 208
Conservación 216, 245, 275
Contaminación 22, 149, 158, 173, 174, 180, 187, 188, 234, 262, 274
Convergencia 54
Crecidas 200
Crecidas torrenciales 8
Crecientes 173, 179, 229
Criptobénticas 176
Criptobénticos 241
Cuenca Amazónica 28
Cuenca Del Alto Paraná Misionero 146
Cuenca Del Bermejo 193
Cuenca Del Plata 89, 138, 140, 142
Cuenca Del Riachuelo 112
Cuenca Del Salado 152, 236
Cuenca Del Salí 209
Cuenca endorreica 197, 213, 239, 241, 244
Cuencas 213
Cuencas endorreicas 5, 26, 193, 217, 227, 235, 239, 246
Cuencas leníticas 97
Cursos andinos de corriente rápida 199

Dead zone 245
Delta 11, 29, 59, 89, 90, 114, 115, 116, 130, 139, 140
Delta del Paraná 187
Densidad específica 22
Deriva continental 259
Desertización 269
Devil's Hole 209
Diferencias de hábitat 255
Diferencias intraespecíficas 266
Dilución 178
Dinámica temporal 137, 141
Dinamismo ecológico 16
Dique Ameghino 253, 262
Dique de Itiyuro 200
Dique El Cadillal 33
Dique Los Molinos 184
Dique Los Quiroga 215
Dique San Roque 184, 222
Discontinuidades de distribución 245
Diseño dendrítico 114
Dispersión 10, 14, 16, 19, 22, 27, 30, 113, 142, 259, 260
Dispersión transoceánica 259
Distribución 5, 7, 8, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 23, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 36, 37, 39, 40, 42, 43, 63, 67, 69, 193, 195, 197, 200, 204, 208, 210, 212, 221, 225, 226, 241
Distribución altitudinal 200
Distribución Andina 15
Distribución Anfiatlántica 15
Distribución Austral o Notogeica 15
Distribución de tallas 206
Distribución disyunta 17, 157
Distribución en altura 261
Distribución espacial 215, 216
Distribución geográfica 259
Distribución Gondwánica 15
Distribución gondwánica 259
Distrito Bonaerense 11
Distrito Malvinense 19
Distrito Subtropical 10
Distrofia 109
Disyunción 15
Disyunta 15
Diversidad 5, 6, 7, 22, 26, 40, 67, 97, 100, 106, 139, 152, 157, 159, 162, 164, 166, 169, 173, 175, 176, 178, 179, 180, 188, 199, 200, 208, 216, 217, 225, 230, 234, 256, 257, 273
Divisiones del río Paraná 89
Dominancia 216
Dominio Andino 17, 19, 22, 24, 193
Dominio Austral Cordillerano 17, 19, 23
Dominio Austral cordillerano 16
Dominio Central 17, 19
Dominio Pampásico 17, 19, 157
Dominio Paranense 22, 26, 93, 112
Dominio Patagónico 17
Dominio Subandino 9, 17, 19, 22
Dominio Subtropical 14, 17, 18

Ecología 19, 22, 31, 43, 67, 69
Ecología de la pesca en el Paraná 138
Ecoregiones 9
Ecosistema 108, 112
Ecotonal 156, 180, 226, 227, 238, 268
Ecotono 92, 156, 157, 238
Embalsado 105, 106
Embalse Alicurá 252, 266, 274
Embalse Cabra Corral 195
Embalse de Río Hondo 209, 213, 215
Embalse de Salto Grande 67

Embalse El Nihuil 245
Embalse Las Tunas 195
Embalse Los Barriales 265
Embalse Mari Menucó 265
Embalse Piedra Del Aguila 252, 266
Embalse Ramos Mexía 252, 254, 257, 263, 265, 275
Embalse Río Tercero 228
Embalse San Felipe 235
Embalse Urugua-í 146
Empobrecimiento 217, 221
Encadenadas de Chascomús 152
Enclave 268
Endémica 193, 207, 260
Endémicas 9, 148, 193, 208, 209, 239, 251
Endémico 253, 261, 265, 268
Endémicos 148, 247
Endemismo 16, 19, 20, 22, 29, 249, 251, 268, 275
Endemismos 5, 17
Endemitas 9, 250
Época de inundación 7
Escalas para peces 128
Esfuerzo pesquero 139
Especiación 16, 208, 266
Especie ancestral 259, 260
Especies alotópicas 70
Especies autóctonas 190
Especies en peligro 260
Especies endémicas 92
Especies eurihalinas 187
Especies exóticas 258
Especies introducidas 184, 227, 234, 235, 236, 238, 241, 245, 246, 274
Especies marinas de penetración 187
Especies marinas eurihalinas 187
Especies migradoras 137, 138, 148
Especies migratorias 111, 143
Especies ocasionales 178
Especies pioneras 8
Especies riverinas 156, 170
Especies simpátricas 70
Especies termófilas 188
Espinal 16
Espiras de meandros 62, 98
Estacional 193, 210
Estacionales 186
Estacionalidad 173
Estacionalidad 165, 166, 167, 168, 169, 173, 174
Estacionalidad moderada 6
Estaciones de altura 210
Estaciones reproductivas 169
Estado trófico 40
Estenoico 226
Estenotermos 261
Estenotopía 43
Esteros 44, 59, 61, 62, 65, 103, 106, 107, 108, 109, 110, 112, 113, 114, 116, 118, 210
Esteros de Santa Lucía 106, 107
Estimaciones de la abundancia 131
Estimaciones de la abundancia 100, 131, 170
Estimaciones de numerosidad 133, 134
Estirpe 13, 16, 20, 21
Estrategas estacionales 170
Estrategia de equilibrio 169
Estrategia de vida 44
Estrategia diadroma 258
Estrategia estacional 169
Estrategia intermedia 169
Estrategia oportunística 169
Estrategias 259
Estrategias de vida 6, 169
Estrategias reproductivas 50
Estratificación térmica 110, 254
Estrés fisiológico 256
Estrés térmico 115
Estructura de la comunidad 173
Estructura de la pesquería 139
Estructura trófica 135
Estuario 186, 187
Eurihalinas 238
Eurihalinindad 42, 191
Euritopía 43
Euritópica 226, 269
Euritópicas 42, 67, 250
Euritópico 176
Euritópicos 238
Eutrofia 171, 185, 272
Eutroficación 152, 179, 185
Evaluación de stock 172
Experimento natural 232
Extinción 270, 275

Factor limitante 259
Factores climáticos 98, 193, 269
Factores ecológicos 7, 12, 15, 40, 52, 92
Factores físicos 156, 221
Factores históricos 6, 15, 27, 193, 249
Factores letales 41
Factores limitantes 41, 156
Factores químicos 34, 156
Fauna Brasílica 16
Fauna de altura 15
Fauna de penetración 14
Fauna Guayano-brasileña 156
Fauna paranense 209
Fauna patagónica 5
Fauna subtropical 156
Fidelidad de las especies 175
Fidelidad ecológica 157
Filogenia 19, 22, 31
Filogenias 5
Fiordos 258

Fisiología relictual 262
Fitoplancton 163, 164, 178, 185
Flocks 5
Fluctuaciones 156
Fluctuaciones de la abundancia 216
Forma y función 44
Fórmula de Chapman 132
Fórmula de Schnabel 132
Fórmula de Schumacher & Eschmeyer 133
Fragmentación ambiental 221
Frontera ictiológica 241
Fuentes geotermales 203
Fuentes termales 6, 201, 230

Genocentros 19, 22
Glaciación 247
Glaciaciones 251
Gondwana 259
Gondwánico 251
Gradiente 27, 41, 186, 234, 248
Gradientes 17, 22, 27, 123, 124, 186
Gran pantanal 89, 91, 93, 116
Gremios 199
Grupos de especies 28, 38, 39
Grupos tróficos 114, 257

Hábitat 262, 263
Hábitos alimentarios 100
Hábitos iliófagos 135
Hematófagos 62
Heterotrofos 141
Hidrófitas 266
Hidrofitia 149
Hielo superficial 263
Hipótesis de perturbación intermedia 92
Historia de vida 44, 258
Historia natural 69
Historias de vida 8, 169
Homing 275
Humedales 151, 165, 267

Iberá 30, 59
Ictiofauna chilena 250
Impredictibilidad ambiental 8, 57
Indicadores brasílicos 241, 246
Índice de afinidad 180
Indice de Bello & Ubeda 275
Indice de Destefanis & Freyre 160
Indice de Horn 273
Indice de Long 123, 215, 236
Indice de Shannon 188
Indice de similitud 206
Indice de Simpson 227
Inercia filogenética 169
Influencia climática 238
Influencias ambientales 270, 272
Inmigración 209
Intercambio faunístico 147
Introducción de fauna exótica 275
Inundación 174
Inundaciones 152, 157, 159, 174, 175, 179, 180, 181, 184
Inundaciones periódicas 216
Invasión 14
Invasiones 157
Iteropatía 275

Lago Argentino 266, 274
Lago Belgrano 255
Lago Buenos Aires 255, 275
Lago Cholila 274
Lago Colhue-huapi 253, 265
Lago Currhué Grande 274
Lago Don Poli 255
Lago Epulaufquen 274
Lago Fontana 253
Lago Gutiérrez 255
Lago Huechulaufquen 274, 275
Lago Lacar 253, 258, 262
Lago Musters 253
Lago Nahuel Huapi 260, 274
Lago Nahuel Huapí 23
Lago Pellegrini 253, 265
Lago Rosario 255
Lago Salitroso 261
Lago Titicaca 193
Lago Traful 274
Lago Villarica 262
Lago Winter 274
Lagos 116
Lagos de Patagonia 248
Lagos salinos 217
Lagos tectónicos 6
Laguna 20, 21, 22, 40, 45, 58, 63, 91, 99, 102, 103, 105, 106, 107, 112, 113, 122, 124, 133, 136, 254
Laguna Adela 152
Laguna Alsina 152, 156, 158, 188
Laguna Ascotán 250
Laguna Barrancas 152
Laguna Blanca 241, 245
Laguna Chascomús 152, 160
Laguna Chis Chis 58
Laguna Chis-chis 151, 152
Laguna Cochicó 151, 152, 158, 181
Laguna Coyte 255
Laguna Curacó 265
Laguna de Chascomús 152, 170, 188
Laguna de Chasicó 181, 182
Laguna de Llancanelo 244
Laguna de Lobos 171, 185
Laguna de Pocho 219

Laguna del Venado 158
Laguna Diamante 22
Laguna El Burro 185
Laguna El Carpincho 20, 173
Laguna El Carrizo 181
Laguna El Plateado 245
Laguna El Tembleque 126
Laguna Epecuén 158
Laguna Ezquerra 254, 263
Laguna La Amarga 238
Laguna La Brava 181
Laguna La Cuarentena 136
Laguna La Dulce 184, 238, 265
Laguna La Leona 238
Laguna La Mira 131, 133
Laguna La Salada 181
Laguna Los Indios 122
Laguna Los Jacintos 126
Laguna Los Matadores 136
Laguna Mar Chiquita 21, 190, 191, 213, 216, 217, 227
Laguna Ñe-luan 265
Laguna Oca 102, 122, 124
Laguna Salada Grande 152, 191
Laguna San Ramón 184
Laguna Santa Lucía 237, 238
Laguna Sauce Grande 171
Laguna Setúbal 91, 126, 127, 128
Laguna Tablillas 151, 152, 173, 174
Laguna Tacuaral 132, 133, 135, 136
Laguna Terraplén 263
Laguna Urre Lauquen 238
Laguna Urre-lauquen 184
Laguna Varvarco Campos 260
Laguna Vitel 265
Lagunas 15, 16, 19, 29, 34, 40, 43, 50, 57, 58, 62, 63, 90, 91, 97, 98, 101, 102, 103, 104, 106, 107, 108, 109, 110, 112, 113, 114, 115, 116, 118, 122, 127, 128, 131, 132, 134, 135, 136, 138, 139, 140, 142, 149, 151, 152, 153, 156, 157, 158, 159, 161, 163, 164, 165, 166, 167, 168, 170, 172, 173, 174, 178, 180, 181, 182, 184, 185, 210
Lagunas arcillosas 268
Lagunas bonaerenses 29, 63, 149, 151, 152, 160, 165, 178, 185
Lagunas cordilleranas 255
Lagunas de Guanacache 245
Lagunas del Chaco 124
Lagunas del Rosario 245
Lagunas Encadenadas del Oeste 159
Lagunas pampásicas 5, 7, 215, 219, 222, 236, 272
Lagunas temporarias 102
Lagunas tropicales 186
Límites faunísticos 9
Limnocreno 202, 269
Limnología general 149
Limnología regional 151
Llanura aluvial 101, 116, 137
Llanura de inundación 48, 91, 126, 127, 128, 139, 140, 141, 195
Loricáridos 65
Loricariforme 46, 64
Lucífugos 261
Lugares de puesta 129, 168, 275
Lugares de refugio 180

Macrófitas 98, 114, 148, 161, 162, 199, 255
Madrecitas de agua 50
Madrejón 58, 106, 124, 131, 133
Madrejón Don Felipe 8, 209
Madrejón El Negro 133
Madrejones 58, 98, 131, 138
Maduración 171
Manantiales salinos 211
Manduvíes 64
Manglares 186
Mar Báltico 203
Marcaciones 128
Marcado 170
Marcos geográficos 9
Marginal 226
Marginales 236
Materia orgánica particulada 146
Máximo crítico térmico 207
Meandros 116, 127
Método de Schnabel 170
Métodos de captura-recaptura 131
Microalopátricos 161
Migración 99, 126, 127, 129, 130, 131, 206, 274
Migraciones 101, 124, 125, 126, 128, 130, 141, 143, 161, 169
Migrador 230
Migradores 103, 114, 131, 140
Modalidades fisiológicas 7
Mojarra desnuda 267
Moldes etológicos 56
Moluscos asiáticos 6
Monitoreo 8
Morfotipos anómalos 149
Mortandad 147, 180, 266
Mortandades 97, 130, 166, 170, 180, 188, 262
Mosaico de hábitats 225
Movimientos migratorios 124

Neártico 13
Nicho 200
Nicho ecológico 44
Nicho funcional 160
Nichos 256, 266

Nichos tróficos 163
Nivel hidrológico 140
Niveles letales 147
Numerosidad de peces 136

Oligotrofia 274
Operaciones de marcado 127
Organización espacial 160, 168, 266

Pacúes 58
Paedomorfosis 274
Paleártico 13
Pampa 149
Pampa deprimida 9
Pampa húmeda 149
Pampasia 149, 173
Pampasia 16, 29, 50, 52, 149, 152, 156, 157, 159, 173, 181, 212
Pantano 149, 150
Paraná subtropical 261
Paranenses 9, 20, 21, 27, 28, 30, 40, 44, 52
Parano - platense 16
Pared termal 203
Patagonia 9, 14, 17, 21, 22, 239, 247
Patagonia extra-andina 17
Patrón 5, 238
Patrón fisionómico vegetal 18
Patrones 13, 22, 26, 27, 28, 32, 34, 40, 44, 50, 67, 193, 208, 221, 225
Pauperización de la fauna 156
Peces anadromos 124
Peces anfibióticos 59, 62, 186
Peces anuales 54
Peces autóctonos 246, 252
Peces catadromos 124
Peces cavernícolas 7, 62
Peces de aguas libres 44
Peces de aguas libres o río abierto 47
Peces de fondo 45
Peces de la llanura pampeana meridional 181
Peces de la zona profunda y bentónica profunda 267
Peces de respiración aérea 44, 58, 62
Peces estenotermos de agua fría 53, 62
Peces frecuentadores de aguas quietas y vegetadas 107
Peces frecuentadores de aguas vegetadas 44
Peces frecuentadores de fondo 46, 62
Peces frecuentadores del fondo 107
Peces hematófagos o parásitos 53
Peces lagunares 163
Peces litorales y sublitorales 266
Peces marinos 7
Peces micro y mesoanimalívoros 44
Peces pelágicos 267
Peces pequeños de régimen carnívoro 49
Peces pequeños y medianos 50
Peces predadores de río abierto 47
Peces relacionados con la vegetación 122
Peces termales 7
Peces voladores 54
Peces y vegetación acuática 104
Peloteras 130
Perifiton 160, 163
Períodos reproductivos 166
Persistencia 6
Pirañas 57, 58
Plancton 149, 160, 163, 164, 167, 171, 173, 266, 272
Planicie de inundación 6, 91, 92, 99, 138
Plantas acuáticas 261
Plantas flotantes 106
Plantas halófilas 186
Plantas sumergidas 178
Pleuronectiforme 46
Pleuston 160, 167
Pobreza faunística 275
Potamon 267
Potamotoca 128
Predación 98, 113, 135
Predadores de ambientes calmos 111
Predadores de río abierto 62
Predadores ictiófagos 230
Predadores superiores 257
Preferencias de hábitat 243
Presión de predación 252
Presión de selección 261, 274
Presiones ecológicas 274
Procesos históricos 152
Producción 111, 131, 172, 266
Producción planctónica 103
Producción primaria 103, 124, 127, 252
Producción secundaria 138
Productividad primaria 110
Provincia Alto Paraguay 22
Provincia Alto Paraná 148
Provincia Andino - Cuyana 24, 26
provincia Andino - cuyana 247
provincia Andino-cuyana 239
Provincia Chilena 10, 11, 22, 24, 26
Provincia del Alto Paraguay 93, 97
Provincia del Alto Paraná 93
Provincia del Titicaca 19
Provincia Guaraní 10
Provincia Pampásica 11
Provincia Parano - platense 24, 26
Provincia Parano-platense 22
Provincia Paranoplatense 22, 93, 199
Provincia Patagónica 9, 10, 11, 19, 21, 22, 24, 26, 31
Provincia Subandino - cuyana 26, 247
Provincia Subantártica 10

Provincia Subtropical 11
Provincia Titicacense 24, 193

Química del agua 34, 36, 37, 38, 39, 40, 43, 57, 109, 148, 151, 160

Rajiforme 45
Rápidos 261
Reacción de alarma 274
Red trófica 258
Reducciones morfológicas 7
Refugio 274, 275
Régimen torrencial 199
Región australiana 16
Región neotrópica 69
Región neotropical 16
Regiones 9, 21, 22, 26, 34, 54
Regiones fitogeográficas 9
Regiones limnológicas 5, 151
Regiones naturales 9
Regresión morfológica 274
Relaciones filogenéticas 273, 275
Relaciones tróficas 160
Relictual 268
Remanentes vicariantes 260
Reófilos 261
Represa de Itaipú 147
Represa de Salto Grande 142
Represa Piedra del Aguila 266
Represas 238, 266
Residencia ecológica 14
Retracción de la fauna 268
Ría de Ajó 185
Río Acaraguá 145
Río Acaray 29
Río Aconcagua 253
Río Aguas Negras 195
Río Alpa Corral 229
Río Alto Paraná 29, 89
Río Amarillo 241
Río Amazonas 22, 28, 34, 91, 92
Río Andalgalá 241
Río Apa 116
Río Arenales 195
Río Arias 195, 199
Río Arrecifes 20
Río Atuel 238, 244, 247
Río Belén 239
Río Bermejo 21, 27, 28, 30, 59, 91, 116, 118, 122, 123, 124, 126, 127, 128, 129, 130, 195, 213
Río Bermejo Superior 204
Río Biobio 250
Río Blanco 241, 245, 261
Río Calchaquí 195
Río Calle - Calle 250
Río Candelaria 32, 209
Río Canoas 142
Río Carcarañá 27, 91, 128, 227, 230, 236
Río Characato 222
Río Chico 253, 255
Río Chimiray 145
Río Choromoro 33
Río Choya 241
Río Chubut 247, 250, 251, 252, 253, 255, 261, 262, 274
Río Colastiné 45
Río Collon Cura 266
Río Colorado 17, 21, 24, 26, 27, 43, 157, 158, 180, 181, 184, 185, 239, 241, 247, 250, 252, 260, 261, 262, 265, 269
Río Conlara 235
Rio Copiapó 250
Río Coronda 126, 127, 128
Río Correntoso 106
Río Coyle 253
Río Cuareim 66
Río Cuarto 28, 229, 230
Río Cuarto (Chocancharagua) 227
Río de la Invernada 229
Río de la Plata 9, 10, 11, 14, 17, 20, 22, 26, 29, 30, 31, 41, 61, 63, 64, 65, 89, 90, 93, 114, 116, 124, 126, 128, 130, 139, 140, 141, 142, 152, 153, 156, 157, 165, 166, 168, 173, 178, 180, 184, 185, 186, 187, 188, 265
Río de las Barrancas 229
Río de Las Cañas 195
Río de las Cañitas 229
Río de Las Conchas 195
Río de las Piedras 195
Río de Metán 195
Río de Pocho 219
Río de Soto 225
Río del Valle 239
Río Desaguadero 17, 21, 250, 262
Río Desaguadero - Salado 244, 260
Río Deseado 254
Río Diamante 244, 247
Río Dolores 222
Río Dorado 195
Río Dulce 27, 37, 209, 213, 214, 216, 225
Río El Soberbio 145
Río El Tala 239
Río Gastina 215
Río Gastona 216
Río Grande 274
Río Grande 21, 24, 193, 235, 244, 261
Río Grande De Tarija 201
Río Gualeguaychú 144
Río Guaporé 91
Río Huasco 251
Río Iguazú 28, 54, 64, 92, 93, 108, 145, 146, 147

Río Iguazú Inferior 147
Río Iguazú Superior 146
Río Imperial 251
Río Itacuararé 145
Río Itaembé 145
Río Itiyuro 200
Río Jachal 241, 261
Río Jordán 203
Río Juramento 30, 195, 204, 239
Río La Caldera 195, 199
Río Las Cavas 195
Río Lauca 250
Río Lavallén 199
Río Limay 252, 256, 261, 265, 266, 274
Río Loa 251
Río Los Patos 241
Río Los Sauces 219
Río Madeira 28
Río Malargüe 262
Río Manso 274
Río Marapa 215, 216
Río Mataquito 251
Río Matazambi 215
Río Medina 215, 216
Río Mendoza 244, 245, 260, 261, 262
Río Mojotoro 195, 199
Río Ñancay 145
Río Negro 17, 19, 21, 27, 36, 128, 156, 252, 253, 255, 258, 259, 265, 266, 268, 269
Río Ñirihuau 274
Río Nogoli 235
Río Paclín 239
Río Panaholma 219
Río Paraguay 116
Río Paraguay 19, 22, 28, 29, 30, 59, 63, 89, 90, 91, 93, 97, 116, 118, 123, 130, 193, 201, 208, 219
Río Paraná 10, 14, 19, 21, 22, 27, 28, 29, 0, 34, 40, 41, 52, 54, 57, 58, 59, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 89, 90, 91, 92, 93, 97, 98, 100, 101, 104, 105, 106, 107, 108, 109, 112, 113, 114, 115, 116, 122, 123, 124, 126, 127, 128, 129, 130, 131, 132, 136, 137, 139, 140, 141, 142, 144, 145, 146, 147, 148, 156, 184, 186, 219, 227, 252
Río Paraná Inferior 28, 89
Río Paraná medio 29, 53, 89
Río Paraná superior 89
Río Pastos Chicos 197
Río Pelotas 142
Río Pepirí 142
Río Pepirí Guazú 145
Río Pepirí-guazú 145
Río Pichileufú 252
Río Pico 274
Río Piedras 195
Río Piedras Blancas 229
Río Pilcomayo 27, 28, 91, 116, 118, 121, 123, 124, 127, 140, 193, 213
Río Piracicaba 204
Río Potreros 241
Río Primero 21, 28
Río Primero (Suquía) 216, 227
Río Puelo 274
Río Quequén 30
Río Quequén Grande 181, 265
Río Quequén Salado 265
Río Quinto 21, 184, 221, 227, 235
Río Quinto (Popopis) 227
Río Rapel 251
Río Rearte 33
Río Rimac 22, 251
Río Rosario 195
Río Saladillo 195, 230, 236
Río Salado 9, 19, 20, 27, 29, 30, 37, 39, 40, 43, 126, 152, 153, 159, 173, 174, 181, 184, 188, 195, 203, 213, 216, 269
Río Salado del Norte 195
Río Salado o Curacó 238
Río Salado-Curacó 247
Río Salí 20, 21, 30, 32, 33, 34, 37, 39, 40, 42, 43, 130, 209, 210, 215, 225, 239
Río Salsacate 219
Río Samborombón 174, 184
Río San Antonio 145
Río San Francisco 21, 92, 193, 199, 201
Río San Guillermo 261
Río San Guillermo O Chávez 222
Río San Juan 241, 260
Río Santa Cruz 253, 265
Río Santa Lucía 127
Río Santa María 239
Río Segundo 28, 222, 227
Río Segundo (Xanaes) 216, 227
Río Senguer 253
Río Tala 32, 33, 209, 236
Río Tebicuary 116
Río Tercero 28
Río Tercero 21, 222, 228, 236
Río Tercero (Calamuchita) 227
Río Toltén 247, 250
Río Traful 252, 274
Río Trapiche 235
Rio Tunuyán 265
Río Tunuyán 244, 245, 260, 265
Río Uruguay 26, 28, 29, 30, 38, 39, 61, 67, 92, 93, 108, 112, 126, 128, 129, 139, 140, 142, 143, 144, 146, 184, 186, 187, 204
Río Uruguay inferior 9, 29
Río Vinchina Bermejo 241
Río Yabotí Guazú 145
Río Yabotí Miní 145
Río Zaiman 146

Ríos de Africa 252
Ríos de América del Sur 219
Ríos de Tucumán 212
Riqueza 5, 6, 193, 215, 216, 234, 238, 245, 246
Riqueza específica 124, 141, 146, 165, 178, 190
Riqueza faunística 156
Ritron 89, 267
Riverinas 168

Salinas 241
Salinidad 5, 34, 36, 40, 41, 43, 109, 110, 142, 151, 153, 156, 157, 159, 162, 165, 185, 186, 190, 191, 204, 211, 227, 258
Salinidad variable 190, 191
Salinización 41
Saltos del Guayrá 89
Segregación espacial 52
Selva lluviosa 204
Sequías 179
Siluriformes con placas 64
Siluriformes ictiófagos de río abierto 48, 62
Similitud 110, 122
Similitud específica 180
Simpatría 131, 232, 260, 266
Simpátrica 263
Simpátricas 236, 259
Sistema de venecia 151
Sistema del Iberá 108, 109, 110, 112
Sistema Salí - Dulce 213
Sistemas endorreicos 227
Sistemática filogenética 13, 14, 62
Standing crop 131
Subespeciación 181
Subregión Andino patagónica 16, 17, 19
Subregión Araucana 16, 17, 19
Subregión Austral 22, 24, 26
Subregión Brasílica 22, 24
Subregión Guayano brasileña 17
Subregión Guayano-brasileña 20, 22
Sucesión 8, 150
Superficies inundables 97

Temperatura letal 262
Temperaturas letales 22, 208
Termoclina 6, 248
Territorialidad 7
Tiempo de residencia del agua 204
Tipo biológico 43, 44, 50, 62
Tipo faunístico andino 17
Tipo faunístico higrófilo 17
Tipo faunístico mesófilo 17
Tipo faunístico subtropical 17
Tipo morfológico 43, 67
Tipos biológicos 43, 44, 45
Tipos de distribución 15
Tipos ecológicos 22, 62, 67, 160
Tipos faunísticos 17
Tipos tróficos 135
Tolerancia 7, 12, 40, 41, 43, 52, 6, 156, 157, 182, 207, 221, 260, 270
Tolerancias 42, 43
Track generalizado 15
Trama del paisaje 8
Trampas 164
Troya 130
Truchas criollas 265

Valle de inundación 89, 97, 99, 101, 137, 138
Variación intraespecífica 256
Vegetación acuática 245
Vegetación flotante 105
Vegetación litoral 202, 204
Vegetación xerófila 213
Vía de poblamiento 14, 152, 165, 173
Vías de poblamiento 12, 14, 19, 30, 181
Vicariancia 15
Vulnerabilidad 275

Wetland 159
Wetlands 267

Zanjón del baño 133
Zona subtropical 69
Zona templada 69
Zona templada fría 69
Zonación 6, 44, 89, 230
Zoogeografía 10, 12, 17, 18, 22, 69
Zoogeografía argentina 11
Zoogeografía de la Argentina 15, 17
Zoogeografía experimental 12

Índice de las ilustraciones de peces

Abramites hypselonotus (Fig. 5.2) 73
Acantophthalmus anguillaris (Fig. 4.20 G) 55
Acanthophthalmus javanicus (Fig. 4.20 H) 55
Acestrorhynchus pantaneiro (Fig. 5.4) 74
Aguja de río (Fig. 5.18) 86
Anchoa de río (Fig. 17.2) 129
Ancistrus cirrhosus (Fig. 5.13) 80
Anguila criolla (Fig. 4.29) 61
Apareidodon affinis (Fig. 4.12) 50
Aphyocharax sp. (Fig. 5.10) 77
Aplochiton taeniatus (Fig. 57.1) 258
Armado amarillo (Fig. 4.6) 47
Astyanax fasciatus (Fig. 4.11) 49
Austrolebias alexandrii (Fig. 4.23) 57
Austrolebias bellotti (Fig. 5.19) 86

Bagre cantor (Figs. 5.16, 5.17) 84
Bagre gris (Fig. 5.17) 84
Bagre sapo (Fig. 4.30) 63
Bagre trompudo (Fig. 5.15) 84
Brycon orbignyanus (Fig. 4.9) 48

Callichthys callichthys (Fig. 4.5) 46
Cascarudo (Fig. 4.5) 46
Chafalote (Fig. 4.10) 49
Chanchita (Fig. 4.18) 53
Characidium rachowi (Fig. 5.12) 79
Charax stenopterus (Fig. 5.5) 75
Cichlasoma facetum (Fig. 4.18) 53
Cnesterodon decemmaculatus (Fig. 4.15) 51
Corvina de río (Fig. 5.20) 87
Corydoras sp. (Fig. 4.31) 66
Crenicichla vittata (Fig. 4.17) 52
Cynopotamus argenteus (Fig. 5.8) 76
Cynopotamus caliurus (Fig. 5.9) 76

Dentudo transparente (Fig. 5.5) 75
Dientudo (Figs. 5.4, 5.7) 74, 75
Diplomystes cuyanus (Fig. 59.1) 260
Dorado (Fig. 4.8) 48

Galaxias maculatus (Fig. 56.1) 254
Golondrina (Fig. 4.22) 56
Gymnocharacinus bergi (Figs. 64.1, 64.2) 267, 268
Gymnogeophagus meridionalis (Fig. 5.21) 88

Homodiaetus anisitsi (Fig. 4.20 D) 55
Hoplias malabaricus (Fig. 5.3) 73
Hypopomus brevirostris (Fig. 4.28) 61

Iheringichthys labrosus (Fig. 5.15) 84
Ixinandria steinbachi (Fig. 5.14) 81

Jenynsia cf. *multidentata* (Fig. 4.14) 51
Jikii (Fig. 5.2) 73

Leporinus sp. (Fig. 5.1) 73
Limpiavidrios (Fig. 4.31) 66
Loricariichthys anus (Fig. 4.32) 66
Lycengraulis grossidens (Fig. 17.2) 129

Madrecita de agua (Fig. 4.14) 51
Madrecita de una mancha (Fig. 4.16) 51
Markiana nigripinnis (Fig. 5.11) 78
Misgurnus anguillicaudatus (Fig. 4.20 F) 55
Mojarra (Fig. 4.11) 49
Mojarra bronceada (Figs. 64.1, 64.2) 267, 268
Mojarra desnuda (Figs. 64.1, 64.2) 267, 268
Metynnis otuquensis (Fig. 4.27) 60
Myloplus cf. *asterias* (Fig. 4.26) 60
Mylossoma orbignyanus (Fig. 4.25) 59

Oligosarcus longirostris (Fig. 5.7) 75
Oreonectes echigonia (Fig. 4.20 E) 55
Otuno (Fig. 59.1) 260

Pachyurus bonariensis (Fig. 5.20) 87
Pacú (Fig. 4.25) 59
Panzudito (Fig. 4.15) 51
Pechito (Fig. 4.21) 56
Peladilla (Fig. 57.1) 258
Percichthys trucha (Fig. 62.1) 264
Phalloceros caudimaculatus (Fig. 4.16) 51
Pimelodella gracilis (Fig. 5.16) 84
Pimelodella laticeps (Fig. 5.17) 84
Pimelodus cf. *maculatus* (Fig. 4.7) 47
Pirá guirá (Fig. 4.22) 56
Piraña (Fig. 4.24) 58
Pirapitá (Fig. 4.9) 48
Potamotrygon castexi (Fig. 4.1) 45
Potamotrygon motoro (Fig. 4.2) 45
Potamotrygon pauckei (Fig. 4.3) 45
Pseudotylosurus sp. (Fig. 5.18) 86
Puyen (Fig. 56.1) 254
Pyrrhulina australis (Fig. 4.13) 50

Raya (Figs. 4.1, 4.2, 4.3) 45
Raya de río (Figs. 4.1, 4.2, 4.3) 45
Raphiodon vulpinus (Fig. 4.10) 49
Rhamdia quelen (Fig. 4.30) 63
Rhinodoras dorbignyi (Fig. 4.6) 47
Rineloricaria catamarcensis (Fig. 4.4) 46
Roeboides prognathus (Fig. 5.6) 75

Salminus brasiliensis (Fig. 4.8) 48
Sardina de río (Fig. 17.2) 129
Serrasalmus marginatus (Fig. 4.24) 58
Synbranchus marmoratus (Fig. 4.29) 61
Tachuela (Fig. 4.31) 66
Tararira (Fig. 5.3) 73
Thoracocharax stellatus (Fig. 4.21) 56
Trichomycterus hasemani (Fig. 4.20 B) 55
Trichomycterus reinhardti (Fig. 4.20 A) 55
Trichomycterus roigi (Fig. 4.19) 54
Triportheus paranensis (Fig. 4.22) 56
Trucha criolla (Fig. 62.1) 264

Vandellia palazai (Fig. 4.20 C) 55
Vieja (Figs. 4.4, 4.32, 5.13, 5.14) 46, 66, 80, 81
Virolito (Fig. 4.12) 50

Lista de nombres comunes y científicos correspondientes

Aguja de río: Familia Belonidae
Anchoa: *Lycengraulis grossidens*
Anchoa de río: *Lycengraulis grossidens*
Anguila: *Gymnotus carapo*
Anguila: *Synbranchus marmoratus*
Anguila criolla: *Synbranchus marmoratus*
Argentine pearl fish: *Cynolebias bellotti*
Armado: *Megadalodoras laevigatulus*
Armado chancho: *Oxydoras kneri*
Bagarito: *Pimelodella laticeps*
Bagre anguila: *Trichomycterus* spp.
Bagre amarillo: *Pimelodus maculatus*
Bagre aterciopelado: *Diplomystes* spp.
Bagre blanco: *Megalonema platanum*
Bagre blanco: *Pimelodus albicans*
Bagre cruz blanca: *Trachelyopterus albicrux*
Bagre de mar: *Netuma barba*
Bagre de torrente: *Trichomycterus* spp.
Bagre plateado: *Megalonema platanum*
Bagre plateado: *Pimelodus argenteus*
Bagre rojizo: *Trachelyopterus galeatus*
Bagre rosado: *Hypophthalmus edentatus*
Bagre serrano: *Trichomycterus* spp.
Bagre trompudo: *Iheringichthys westermanni*
Blanquillo: *Potamorhina squamoralevis*
Boga: *Leporinus acutidens*
Boga: *Leporinus obtusidens*
Boga: *Leporinus octofasciatus*
Boga: *Leporinus pellegrini*
Boga: *Schizodon borelli*
Boga: *Schizodon platae*
Boga: *Schizodon vittatus*
Bogón: *Leporinus obtusidens*
Boga lisa: *Schizodon borelli*
Buchona: *Pseudocorynopoma doriai*
Buzo: *Auchenipterus osteomystax*
Cabeza amarga: *Crenicichla* spp.
Carpa: *Cyprinus carpio*
Carpa de espejos: *Cyprinus carpio*
Carpa plateada: *Hypophthalmichthys molitrix*
Cascarudo: *Callichthys callichthys*
Cascarudo: *Hoplosternum littorale*
Cascarudo: *Lepthoplosternum pectorale*
Corvina: Familia Sciaenidae
Corvina de Piauí: *Plagioscion squamossisimus*
Corvina de río: Familia Sciaenidae
Cucharón: *Sorubim lima*
Cynolebia: *Austrolebias bellotti*
Chafalote: *Raphiodon vulpinus*
Chanchita: *Cichlasoma facetum*
Chanchita: *Gymnogeophagus* spp.
Chupa sangre: *Paravandellia bertonii*
Chupa sangre: *Parabranchioica teaguei*
Dentudo: *Raphiodon vulpinus*
Dentudito jorobado: *Charax gibbosus*
Dientudo: *Acestrorhynchus lacustris*
Dientudo: *Acestrorhynchus pantaneiro*
Dientudo: *Cynopotamus caliurus*
Dientudo: *Cynopotamus kincaidi*
Dientudo: *Galeocharax humeralis*
Dientudo: *Roeboides bonariensis*
Dientudo: *Roeboides prognathus*
Dientudo: *Oligosarcus bolivianus*
Dientudo: *Oligosarcus brevioris*
Dientudo: *Oligosarcus jenynsii*
Dientudo: *Oligosarcus menezesi*
Dientudo: *Oligosarcus oligolepis*
Dientudo: *Oligosarcus paranensis*
Dientudo jorobado: *Cynopotamus argenteus*
Dientudo transparente: *Charax stenopterus*
Dorado: *Salminus brasiliensis*
Dorado plateado: *Salminus hilarii*
Golondrina: *Triportheus paranensis*
Guitarrita: *Bunocephalus* spp.
Ipiaú: *Markiana nigripinnis*
Huevada: *Steindachnerina brevipinna*
Huevada: *Cyphocharax platanus*
Jikii: *Abramites hypselonotus*
Lacha: *Brevoortia aurea*
Lacha pelada: *Pellona flavipinnis*
Lenguado de río: *Catathyridium jenynsi*
Lepidosirena: *Lepidosiren paradoxa*
Limpiavidrios: *Corydoras* spp.
Lisa: *Mugil liza*
Lisa: *Mugil platanus*
Loloch: *Lepidosiren paradoxa*
Lucio del Plata: *Boulengerella lucius*
Machete: *Raphiodon vulpinus*
Machete: *Triportheus paranensis*
Madrecita de agua: *Cnesterodon decemmaculatus*
Madrecita de agua: *Jenynsia alternimaculata*
Madrecita de agua: *Jenynsia* cf. *multidentata*
Madrecita de agua: *Jenynsia pygograma*
Madrecita de una mancha: *Phalloceros caudimaculatus*
Mandufia: *Platanichthys platana*

Manduví: *Ageneiosus brevifilis*
Manduví: *Ageneiosus valenciennesi*
Manduví cabezón: *Ageneiosus brevifilis*
Manduví fino: *Ageneiosus valenciennesi*
Manduví rosado: *Hypophthalmus edentatus*
Manguruyú: *Zungaro zungaro*
Manguruyú de las piedras: *Paulicea luetkeni*
Mochuelo: *Netuma barba*
Mojarra: *Astyanax* spp.
Mojarra: *Bryconamericus* spp.
Mojarra: *Hyphessobrycon* spp.
Mojarra bronceada: *Gymnocharacinus bergi*
Mojarra dentuda: *Charax gibbosus*
Mojarra desnuda: *Gymnocharacinus bergi*
Mojarra de velo: *Pseudocorynopoma doriai*
Mojarrita: *Cheirodon* spp.
Morena negra: *Apteronotus albifrons*
Morena negra: *Apteronotus brasiliensis*
Otuno: *Diplomystes* spp.
Overito: *Cnesterodon decemmaculatus*
Pacú: *Piaractus* spp.
Pacú: *Mylossoma* spp.
Pacú: *Myleus tiete*
Pacú: *Myloplus asterias*
Palometa: *Metynnis* spp.
Palometa: *Cichlasoma facetum*
Palometa: *Pygocentrus nattereri*
Palometa: *Serrasalmus* spp.
Patí: *Luciopimelodus pati*
Patí bastardo: *Megalonema platanum*
Patí de aletas negras: *Pinirampus argentinus*
Pechito: *Thoracocharax stellatus*
Pejerrey: *Odontesthes bonariensis*
Pejerrey bonaerense: *Odontesthes bonariensis*
Pejerrey patagónico: *Odontesthes hatcheri*
Peladilla: *Aplochiton* spp.
Perca: Familia Percichthyidae
Pez aguja: Familia Belonidae
Pez rojo de acuario: *Carassius auratus*
Piki: *Moenkhausia dichroura*
Pique: *Hatcheria macraei*
Pique cuyano: *Hatcheria macraei*
Pirá guirá: *Triportheus paranensis*
Pirá mboi: *Synbranchus marmoratus*
Pirá pitá: *Brycon orbygnianus*
Pirá cururú: *Lepidosiren paradoxa*
Piratimbucú: *Pseudotylosurus angusticeps*
Piraña: *Pygocentrus nattereri*
Piraña: *Serrasalmus* spp.
Pirrulina: *Pyrrhulina* spp.
Porteño: *Parapimelodus valenciennesi*
Puyen: *Galaxias maculatus*
Puyen grande: *Galaxias platei*
Raya: *Potamotrygon* spp.
Raya de río: *Potamotrygon* spp.
Sabalito: *Cyphocharax voga*
Sabalito plateado: *Cyphocharax platanus*
Sábalo: *Prochilodus lineatus*
Sábalo: *Prochilodus scrofa*
Sábalo plateado: *Prochilodus argenteus*
Salmón del Paraná: *Brycon orbygnianus*
Salmón encerrado: *Salmo salar* var. *sebago*
Sardina de río: *Ramnogaster melanostoma*
Saraca: *Pellona flavipinnis*
Sogyo: *Ctenopharingodon idellus*
Surubí manchado: *Pseudoplatystoma coruscans*
Surubí pintado: *Pseudoplatystoma fasciatum*
Tabarana: *Salminus hilarii*
Tachuela: *Corydoras* spp.
Tararira: *Hoplias malabaricus*
Tarucha: *Hoplias malabaricus*
Tilapia: *Oreochromis niloticus*
Torito: *Trachelyopterus galeatus*
Trucha arco iris: *Oncorhynchus mykiss*
Trucha criolla: Familia Percichthyidae
Trucha criolla: *Percichthys trucha*
Trucha de arroyo: *Salvelinus fontinalis*
Trucha de lago: *Salvelinus namaycush*
Trucha marrón: *Salmo trutta*
Tritolo: *Characidium* spp.
Trompa roja: *Leporinus striatus*
Viejas: Familia Loricariidae
Vieja de cola: Familia Loricariidae
Virolito: *Apareiodon affinis*

INSTRUCCIONES PARA LOS AUTORES

La serie *Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales* está abierta a la comunidad científica nacional e internacional para la publicación de trabajos originales inéditos extensos en Ciencias Naturales en las áreas de Botánica, Zoología, Paleontología, Ecología y Geología. La serie publica trabajos en castellano e inglés.

Los manuscritos se enviarán a: Editor, Monografías del Museo Argentino de Ciencias Naturales, Av. Angel Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina.

El manuscrito tipografiado, incluidas las leyendas de figuras y tablas, se entregará por triplicado en papel tamaño A4 o carta, a doble espacio y con amplios márgenes. Las copias de las figuras serán de calidad adecuada para la evaluación del trabajo. Luego del proceso de arbitraje y revisión el autor deberá enviar la versión final en una copia en papel y en disquette, indicando el procesador de texto empleado, y las figuras originales.

Título. La primera página del manuscrito incluirá el título, nombre de los autores y su dirección postal completa. Se indicará también un breve cabezal.

Abstract. La segunda página contendrá el *Abstract* en inglés, de no más de 350 palabras, precedido de la traducción del título al inglés si el trabajo fuera en castellano. El *Abstract* debe ser conciso pero suficientemente informativo sobre los objetivos del estudio, metodología y significado de los resultados.

Key words. En otro párrafo se indicarán las palabras clave en inglés, no más de 6, separadas entre comas.

Texto. El texto seguirá el siguiente orden general: introducción, materiales y métodos, resultados, discusión, conclusiones, agradecimientos y bibliografía. Los nombres científicos y términos en idioma distinto al del texto irán en bastardilla. Los títulos principales irán centrados en mayúscula (ej. RESULTADOS). Los títulos secundarios irán sobre el margen izquierdo en negrita con sólo la letra inicial en mayúscula (ej. **Ambientes acuáticos**). Se podrán usar títulos de tercer y cuarto grado usando negrita y bastardilla respectivamente. Estos títulos irán al comienzo del párrafo con sólo la letra inicial en mayúscula, seguidos de un punto y del texto en la misma línea.

Figuras. Las figuras se numerarán de corrido en números arábigos y deberán estar todas citadas en el texto. Los dibujos en tinta deben ser de buena calidad. De ser necesario usar grisados, obtenerlos mediante punteado de distinta densidad. Las fotografías deben tener muy buen contraste y ser en papel brillante. No se publicarán fotos o láminas en colores, salvo a cargo del autor. Las figuras pueden prepararse para una o dos columnas, siendo su ancho máximo 70 mm o 144 mm respectivamente. El largo máximo es 210 mm, pero debe dejarse suficiente espacio para la leyenda. Se sugiere que los originales de las figuras no superen 1,5-2 veces el tamaño final; letras y números en las figuras no deben ser inferiores a 1,5 mm de altura luego de la reducción final. La magnificación de las ilustraciones se indicará mediante escalas de barra. La leyenda de las figuras se presentará en hoja separada al final del texto. La posición deseada de las figuras se indicará en el margen del texto.

Tablas. Las tablas se presentarán compuestas en hoja aparte, al final del texto, y numeradas consecutivamente en números arábigos.

Bibliografía. Las citas bibliográficas en el texto harán sólo referencia al autor y el año, (ej. Pérez & Smith, 1992) salvo que sea imprescindible mencionar página o figuras. Cuando haya más de dos autores se usará la abreviatura *et al.* Se ruega advertir el uso de la conjunción "&" en las citas. La bibliografía final debe corresponder exactamente a la citada en el texto. Debe prestarse especial atención al formato, orden y puntuación, de acuerdo a los ejemplos dados más abajo. Los nombres de libros y de publicaciones periódicas irán en bastardilla. Estos últimos se abreviarán de acuerdo al uso internacional, excepto aquellos constituidos por una sola palabra. Ejemplos:

Olson, S. 1992. *Neogaeornis wetzeli* Lambrecht, a Cretaceous loon from Chile (Aves: Gaviidae). *J. Vert. Paleontol.* 12(1): 122-124.

Moure, J. S. & P. D. Hurd. 1987. *An Annotated Catalog of the Halictid Bees of the Western Hemisphere (Hymenoptera: Halictidae)*. Smithsonian Institution Press, Washington, 405 pp.

Angelelli, V. & J. C. Fernández Lima. 1972. Ciclos metalogenéticos de la Argentina. En: A. F. Leanza (ed.), *Geología Regional Argentina*, pp. 797-813, Academia Nacional de Ciencias de Córdoba.

Pruebas. El autor recibirá una prueba del trabajo (prueba de página) para corrección. Como regla no se aceptarán sin cargo correcciones que no sean errores de tipeado o de composición.