

PRIMEROS DATOS SOBRE LA DISTRIBUCION DE TALLAS, Y TALLAS MAXIMAS, EN TAXOCENOSIS DE PECES DE AMBIENTES LOTICOS DE ARGENTINA

First data on size distribution, and maximum size, of Argentine lotic fish taxocenoses

CRISTINA A. BENTOS¹, ANABELLA GIUSTO^{1,2}, CAROLINA R. BELTRAMI¹ Y SERGIO E. GÓMEZ^{1,3}

RESUMEN

En este trabajo se estudia la distribución de las tallas máximas de las especies de peces presentes en cuatro cuencas argentinas de diferente magnitud, y se las compara con otras tres grandes cuencas, situadas todas en regiones cálidas o templadas. El patrón de distribución es congruente en los siete casos, caracterizándose por ser asimétrico, decreciente, discontinuo y con pocas especies gigantes. Las especies gigantes pueden ser reconocidas por estar precedidas por una discontinuidad significativa en la distribución de tallas que los separa claramente de las especies pequeñas. La moda siempre se encuentra en los intervalos menores y su valor promedio es de 92,8 mm (n=7). En seis de las siete cuencas los peces de talla menor o igual a 200 mm constituyen más del 50 % de la ictiofauna, (promedio=56,8 %, n=7). El tamaño de los gigantes depende de la superficie de la cuenca y está correlacionado con la amplitud de la discontinuidad. Se plantea una hipótesis general en el patrón de distribución de tallas en ríos de regiones cálidas y templadas, sobre la existencia de las especies gigantes y la discontinuidad correlacionada con la talla de estos.

ABSTRACT

In this work the maximum size distribution of freshwater fish species in four Argentine basins of different magnitude is analyzed, and compared with three big basins, all located in warm or temperate regions. The pattern of size species distribution agrees in the seven cases, it is asymmetric, decrecent, discontinue and in all cases giant species are scarce. The giant species may be recognized by one significative discontinuity in the pattern of size distribution that clearly separates them from the small species. The mode is always placed within the minor intervals, with an average value of 92.8 mm (n=7). In six of the seven basins the fish with total length lesser or equal than 200 mm comprise more than 50 % of the fish fauna (average= 56.8 %, n=7). The size of giant species depends on the surface of the basin, and is positively correlated with the amplitude of the discontinuity. A general hypothesis on the pattern of size distribution in warm and temperate rivers, concerning the giant species existence and the discontinuity correlated with the giant size is formulated.

KEYWORDS: Maximum size. Size distribution. Giant species. Fish taxocenoses. River basins.

INTRODUCCION

El conocimiento del listado faunístico o taxocenosis de una cuenca o región, es el primer paso obligado para el estudio de las comunidades,

ensambles y biocenosis que allí habitan. Esto no significa necesariamente que todas las especies de una taxocenosis se encuentren en una misma localidad al mismo tiempo, porque la composición específica de un determinado lugar muestra variaciones temporales a causa de distintos fenómenos: ciclos hidrológicos, cambios de temperatura, migraciones etc. (Bonetto *et al.*, 1971).

Un atributo básico estructural de las taxocenosis es la distribución de las tallas o longitudes totales

¹Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia", Av. Angel Gallardo 470, (1405) Buenos Aires, Argentina. ²Fundación Pablo Cassará. ³CONICET, Instituto de Limnología "Dr. R.A. Ringuelet", Casilla de Correo 712, (1900) La Plata, Argentina.

máximas de las especies que las componen, y es una de las variables de interés para caracterizar a las comunidades (Pianka, 1982; Watson y Balon, 1984; Winemiller, 1991).

En relación a los peces que habitan ríos con llanura de inundación, los principales datos comparativos para las grandes cuencas de los ríos Magdalena, Níger y Mekong se encuentran en Welcomme (1979), quien sostiene que el elevado número de especies de pequeño tamaño observado se debe a que estas pueden utilizar eficientemente tanto las zonas anegadas del potamon como algunos lugares del ritron.

Al examinar las distribuciones de las tallas máximas de peces de los ríos Magdalena, Níger y Mekong, se encuentran notables coincidencias que permiten formular una hipótesis (H1) general que incluye cuatro características:

H1: Existe un patrón común de distribución de tallas en las taxocenosis de ríos:

- con llanura de inundación.
- de regiones tropicales.
- con un potamon ampliamente desarrollado.
- pudiéndose distinguir dos grupos de peces, "pequeños" y "gigantes", separados por un intervalo de tallas no representadas.

Para contrastar y contribuir al desarrollo de esta hipótesis hemos estudiado la distribución de tallas de

las especies autóctonas en distintas cuencas de la Argentina, y para fines comparativos analizamos con mayor profundidad las distribuciones presentadas por Welcomme (1979) para los tres ríos mencionados.

MATERIALES Y METODOS

Se consideraron cuatro cuencas o áreas de distintos ríos de la Argentina con distintas características fisiográficas, de las cuales se encuentra bien documentado su composición íctica. Estas cuencas tienen distintas magnitudes y se encuentran en regiones ubicadas entre los 26° y 40° de Latitud Sur, (Figura 1) siendo:

A: Bajo Paraná, Delta y Río de la Plata y sus afluentes con un total de 169 especies según datos de Almirón *et al.* (1992), ocupa mayoritariamente la región pampásica.

B: Río Cuarto, en el sur de la provincia de Córdoba, con 24 especies (Haro *et al.*, 1991).

C: Río Colorado con 14 especies (Almirón *et al.*, 1997) constituye el límite norte de la región patagónica.

D: Río Salí superior, en el norte de la provincia de Tucumán, con 25 especies (Buti y Miquelarena, 1995).

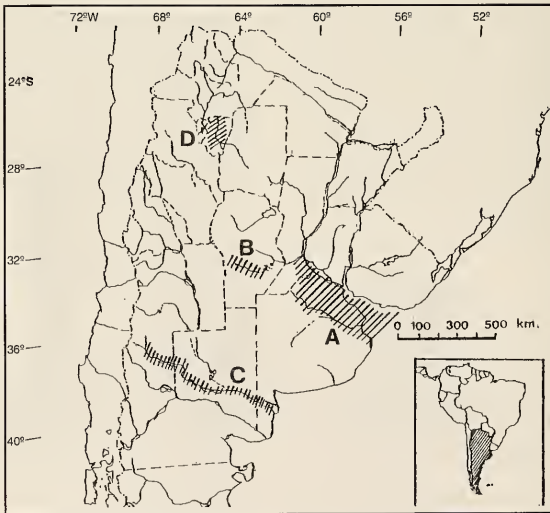


FIGURA 1. Ubicación geográfica de las cuatro cuencas argentinas estudiadas. A. Cuenca del río Bajo Paraná y río de La Plata, B. Cuenca del río Cuarto (Córdoba), C. Cuenca del río Colorado (Neuquén, La Pampa y Bs. As.), D. Cuenca del río Salí Superior (Tucumán).

Para la caracterización fisiográfica y climática de las cuencas argentinas se utilizaron datos del Instituto Geográfico Militar (1989), el conocimiento regional propio de los autores, y las descripciones incluidas en las listas faunísticas consultadas. Para cada cuenca se indica además los rangos de temperatura media anual (TMA) y precipitación total anual (PTA).

En el caso de los ríos Magdalena, Níger y Mekong las áreas de sus cuencas y características biológicas de las especies fueron tomadas de Bastos Neves (1995), Lowe-McConnell (1999), Nelson (1994) y Welcomme (1992).

Se construyeron histogramas de frecuencias relativas (F) por intervalos de clase (IC) de 50 milímetros, donde se agruparon las especies de acuerdo a su longitud total máxima (LTM) mencionada en la bibliografía de referencia. Estos histogramas son totalmente comparables a los empleados por Welcomme (1979).

Considerando las cuatro cuencas argentinas y las tres estudiadas por Welcomme ($n=7$), se elaboró una matriz de correlación simple utilizando 5 variables:

Longitud total máxima de las especies pequeñas (LTMp), longitud total máxima de las especies gigantes (LTMG), moda (M), amplitud de la discontinuidad (AD) originada por la diferencia entre LTMG y LTMp ($AD=LTMG-LTMp$), y superficie de la cuenca (SC). Para la variable AD se utilizó su valor absoluto en milímetros; las SC se expresaron en miles de km^2 . Para las tres primeras variables se tomó la marca de clase del intervalo, con las medidas expresadas en milímetros. El mismo criterio se utilizó para los análisis de regresión, cálculo de medias y modas.

A los fines metodológicos consideramos arbitrariamente una especie como "gigante" cuando en la distribución de frecuencias está precedida por una discontinuidad de 4 ó más intervalos contiguos con $F=0$. De existir más de una especie gigante se consideró la de mayor talla. Las restantes especies de la taxocenosis las denominamos como "pequeños peces" independientemente de su LTM.

RESULTADOS

Características de las cuencas

- La cuenca A, ubicada en la región pampeana, está caracterizada por ser un potamon ampliamente

desarrollado en toda su extensión, con varios cauces principales y una extensa llanura de inundación, situada en una región de clima templado pampeano (TMA: 14,8 a 17,5°C; PTA: 905 a 1100 mm). Su superficie es de aproximadamente 150.800 km^2 .

- La cuenca B comprende un sector de ritron en sus cabeceras ubicadas en una región serrana, un único cauce bien definido como potamon sin llanura de inundación y escasas zonas anegadizas al final de su cuenca. Situada en una región mediterránea con clima templado serrano (TMA: 16 a 18°C; PTA: 750 a 800 mm). Esta cuenca tiene una superficie de 2.200 km^2 aproximadamente.

- La cuenca C presenta un ritron en sus cabeceras situadas en la región cordillerana, un extenso y único cauce bien definido como potamon sin llanura de inundación y un pequeño delta con zonas anegadizas en su desembocadura al Océano Atlántico. El clima es semiárido o templado de transición en su desembocadura (TMA: 14,3 a 14,9°C; PTA: 139 a 700 mm). La superficie de su cuenca es de 12.500 km^2 .

- La cuenca D se trata básicamente de una densa red hidrográfica en una región serrana, con extensas zonas de ritron y sectores inferiores que poseen alguna característica de potamon. El clima es tropical serrano (TMA: 18,9 a 22°C; PTA: 1000 a 1036 mm). La superficie de su cuenca es de 2.800 km^2 aproximadamente.

- Las cuencas de los ríos Magdalena (Sud América), Níger (Africa) y Mekong (Asia) tienen superficies de: 238.000, 1.100.000 y 793.000 km^2 respectivamente, las tres se encuentran en zonas tropicales.

Distribución de frecuencias

Entre las cuatro cuencas argentinas estudiadas se observan ciertas concordancias en la distribución de frecuencias (Figura 2):

- Los histogramas son discontinuos, bimodales o raramente trimodales, y con frecuencias de tallas decrecientes en forma curvilínea. El análisis de correlación entre frecuencias e intervalos de tallas fue significativo ($p<0,05$) mostrando una correlación negativa en los cuatro casos con valores de r de: -0,739 (A); -0,527 (B); -0,554 (C) y -0,509 (D).

Como característica general se observan altas frecuencias en los intervalos menores (pequeños peces), y muy bajas frecuencias en los intervalos correspondientes a los grandes peces (gigantes).

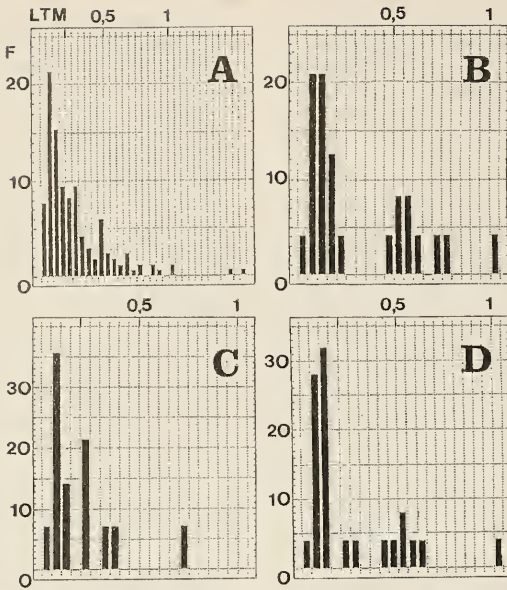


FIGURA 2. Distribución de frecuencias relativas (F: en porcentaje) de longitudes totales máximas (LTM: en metros) por intervalos de clase de 50 mm para las especies de peces en cuatro cuencas de Argentina: A. Cuenca del río Bajo Paraná y río de La Plata, B. Cuenca del río Cuarto (Córdoba), C. Cuenca del río Colorado (Neuquén), La Pampa y Bs. As.), D. Cuenca del río Salí Superior (Tucumán).

- La clase modal siempre se ubica en los intervalos menores, las marcas de clase de las modas fueron: 75 en A, 100 en B, 75 en C y 125 mm en D (promedio=93,7 mm; DE=23,9). Utilizando un Test de "T" de Student, el valor promedio de las modas calculadas para los ambientes de Argentina no muestra diferencias significativas ($p < 0,05$) con el valor promedio de las modas de los ríos Magdalena, Níger y Mekong (91,6 mm; DE=76,3; $n=3$).

Los pequeños peces, de LTM menor o igual a los 200 mm constituyen el 50 % o más de la taxocenosis en seis de los siete casos. En las cuatro cuencas argentinas analizadas se obtuvieron valores de: 53,85 % (A); 58,40 % (B); 57,14 % (C) y 64,0 % (D). (promedio=58,35 %; DE=4,23). Este valor promedio no presenta diferencias significativas (test de "T" de Student) con el promedio de las modas de las tres cuencas tropicales (promedio=54,83 %; DE=9,72; $n=3$).

- No todas las tallas se encuentran representadas. En las cuatro cuencas argentinas se observan

intervalos con $F=0$, el porcentaje de estos intervalos es de 34,4 % en A, 42,9 % en B, 53,0 % en C y 47,6 % en D (promedio=44,48 %; DE=7,88).

- En los siete casos existen especies gigantes, y en particular los gigantes están separados netamente de los pequeños peces por una notable discontinuidad de 4 a 8 intervalos consecutivos con $F=0$.

Características de los gigantes

Una descripción detallada de los atributos de los gigantes y sus historias de vida excede los límites de este trabajo. Las LTM de los grandes peces y la amplitud de la discontinuidad (AD) de la distribución en las distintas cuencas fueron:

Cuenca A: *Paulicea luetkeni* (Pimelodidae), LTM=1555 mm, AD=550 mm.

Cuenca B: *Synbranchus marmoratus* (Synbranchidae), LTM=1032 mm, AD=250 mm.

Cuenca C: *Odontesthes bonariensis*

(Atherinidae), LTM=720 mm, AD=350 mm.

Cuenca D: *Synbranchus marmoratus* (Synbranchidae), LTM=1032 mm, AD=400 mm.

Cuenca del río Magdalena: *Arapaima gigas* (Arapaimidae), LTM=2450 mm, AD=1600 mm.

Cuenca del río Níger: *Lates niloticus* (Centropomidae), LTM=1500 mm, AD=1000 mm.

Cuenca del río Mekong: *Pangasianodon gigas* (Pangasiidae), LTM=2500 mm, AD=1900 mm.

En líneas generales los gigantes de las siete cuencas estudiadas no presentan relaciones filogenéticas próximas. Poseen diferentes hábitos alimentarios, distintos modos reproductivos con o sin cuidados parentales, pueden ser migradores, no migradores o sedentarios y con distintas morfologías básicas: comprimidos, deprimidos o subcilíndricos. Las principales características compartidas son: la amplitud

de su distribución geográfica y que según sus historias de vida son todos estrategas K (*sensu* Pianka, 1970) o bien pueden ser considerados estrategas r2 o K (*sensu* Winemiller y Taphorn, 1989), siendo en general terminales de redes tróficas.

El análisis de la matriz de correlación simple indica que la única correlación significativa con $p < 0.05$ se presentó entre el par de variables: longitud total máxima de las especies gigantes (LTMG) vs amplitud de la discontinuidad (AD), ($r = 0.946$, $n = 7$).

Para establecer una relación entre ambas variables se ajustó un modelo exponencial asumiendo a LTMG como variable independiente (Figura 3), la regresión fue significativa ($p < 0.05$, $n = 7$, $R^2 = 92.7$) y responde a:

$$AD = \exp(4.791 + 0.00107 \cdot LTMG)$$

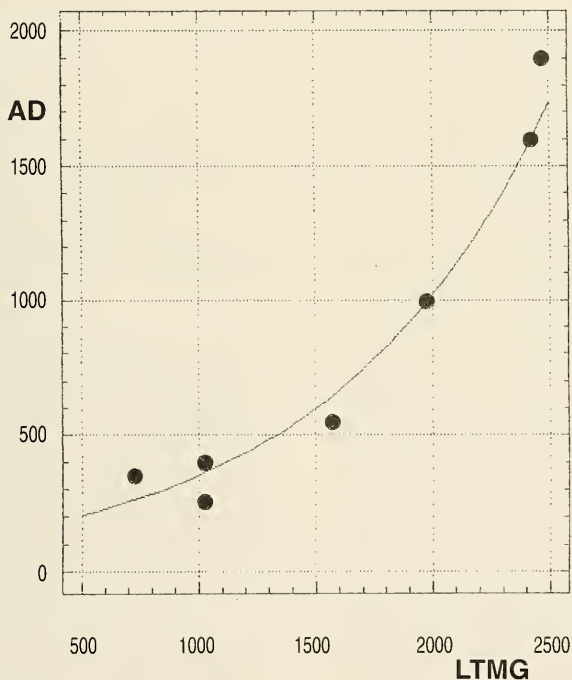


FIGURA 3. Diagrama de dispersión y curva de regresión exponencial entre la longitud total máxima de las especies gigantes (LTMG en mm) y la amplitud de la discontinuidad de la distribución de frecuencias (AD en mm). Ver ecuación en el texto.

No se registró una correlación significativa entre la Superficie de la cuenca (SC) y LTMG considerando las variables en su forma lineal. Sin embargo, los datos compilados indican que dentro de determinados límites la LTMG se incrementa con el aumento de SC. en forma multiplicativa. El análisis de correlación entre LTMG y log SC resulto

significativo ($p < 0,05$; $r = 0,8515$; $n = 7$). Asumiendo la variable SC como independiente, el ajuste de un modelo de regresión multiplicativa (Figura 4) resultó significativo con $p < 0,05$ ($n = 7$; $R^2 = 72,5$), siendo éste:

$$\text{LTMG} = 772,44 \cdot \text{SC}^{0,1565}$$

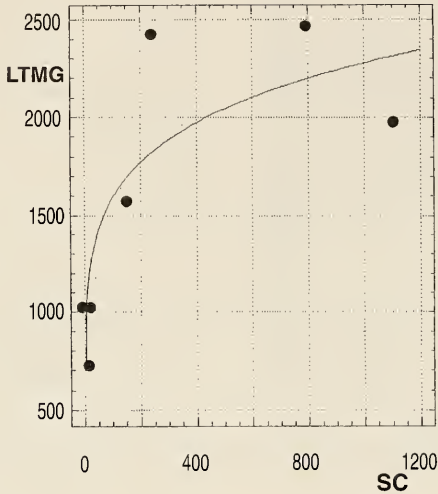


FIGURA 4. Diagrama de dispersión y curva de regresión multiplicativa entre la superficie de la cuenca (SC en miles de km²) y la longitud total máxima de las especies gigantes (LTMG en mm). Ver ecuación en el texto.

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Existen razones evidentes de índole biológica, termodinámica y biomecánica que justifican o explican el gran número de pequeños peces y la ausencia o escasez de discontinuidades en las tallas menores, así como el bajo número de especies gigantes.

Para las cuencas de los siete ríos cálidos o templados estudiados se puede considerar un único valor modal de 92,8 mm como la talla más frecuente, y que para esas tallas existe un mayor número de nichos disponibles, al menos en su componente espacial. Adicionalmente los peces de LTM menor o igual a 200 mm constituyen, en la mayoría de los casos, más del 50 % de la ictiofauna, con un valor promedio de 56,84 %.

No obstante las notables diferencias fisiográficas

que existen entre las cuatro cuencas argentinas estudiadas, éstas presentan un patrón común de distribución de tallas que es congruente con el presentado por Welcomme (1979). En particular los resultados obtenidos para la cuenca A indican que ésta cumple en su totalidad con la hipótesis enunciada (H1). En contraposición las tres cuencas restantes (B, C y D) rechazan parcialmente a H1 en los tres primeros puntos. De manera que solo queda aceptado el cuarto punto, lo que nos permite formular una segunda hipótesis (H2) válida para las 7 cuencas:

H2: Existe un patrón común de distribución de tallas máximas en las taxocenosis de ríos de regiones cálidas y templadas: pudiéndose distinguir dos grupos de peces, "pequeños" y "gigantes", separados por una discontinuidad de tallas no representadas.

La existencia de especies gigantes en todas las cuencas estudiadas, posiblemente se deba a eventos naturales alcatorios, o bien a fenómenos epigenéticos (Balon, 1990). Esto es poco probable en la medida que un gigante en la cuenca del río Colorado (*Odontesthes bonariensis*) es un pez pequeño en la cuenca del Bajo Paraná, algo análogo ocurre con *Synbranchus marmoratus*.

Contrariamente a lo que ocurre con los peces miniatura de América Neotropical definidos por Weitzman y Vari (1988) que pertenecen mayormente a una línea filogenética, los gigantes no muestran relaciones próximas de parentesco. Es obvio que las especies gigantes de un sistema deben ser pocas porque demandan altas cantidades de energía, cosa que se refleja en la amplitud de su distribución geográfica y en que la talla de los gigantes está correlacionada con el área de la cuenca.

Si se considera el concepto de nicho ecológico como un espacio multidimensional (Hutchinson, 1959) las tres principales características son las tróficas, espaciales y reproductivas. Es posible que a lo largo de su vida los gigantes tengan profundos cambios ontogenéticos, por lo que van adoptando secuencialmente diferentes modos de vida y ocupando distintos nichos tróficos (Winemiller, 1989; Gómez y Ferriz, 2000), de modo que una especie taxonómica pueda equivaler a dos o más "especies ecológicas". Cuando un gigante llega a la talla máxima de los pequeños peces, sigue creciendo con un muy bajo nivel de competencia intraespecífica. La significación ecológica de la diversidad de la dieta a lo largo del desarrollo es la de reducir la competencia intraespecífica, ampliando el espectro trófico disponible (King, 1989).

Una tercera hipótesis, complementaria de H2, puede ser considerada. La correlación entre LMTG y AD indica que la existencia de gigantes es una característica estructural y necesaria de los sistemas estudiados. Ellos producen una discontinuidad, inhabilitando por competencia trófica directa, o por destrucción de hábitats, determinados nichos.

La discontinuidad indica que no existen nichos disponibles para especies de esas tallas máximas, y que probablemente esos nichos son ocupados por individuos de especies gigantes que no han alcanzado la LTMG. Sin embargo lo más significativo es la amplitud de la discontinuidad de la distribución de frecuencias de tallas, que esta correlacionada sin una explicación evidente, con el tamaño de la especie gigante.

El patrón descrito parece ser bastante general para los ambientes lóticos aquí estudiados y los reportados por Welcomme (1979, 1992), y podría ser

una característica de las taxocenosis de peces de zonas cálidas y templadas.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el CONICET (PIP N°4738). Se agradece a R.A. Ferriz (MACN) la lectura crítica del primer manuscrito y la información suministrada, y a V. Cussac (CRUB), R.C. Menni (UNLP) y M. Quintana (MACN) por sus valiosos comentarios.

BIBLIOGRAFIA

- Almirón, A., S.E. Gómez y N.I. Toresani. 1992. Peces de agua dulce de la Peía. de Buenos Aires, Argentina. Situación ambiental de la Peía. de Buenos Aires (CIC) 2(12): 1-29.
- Almirón, A., M. Azpelicueta, J. Casciotta & A. Lopez Cazorla. 1997. Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral Subregions in South America, Argentina. *Biogeographica* 73(1): 23-30.
- Balon, E.K. 1990. Epigenesis of an epigeneticist: the development of same alternative concepts on the early ontogeny and evolution of fishes. *Guelph Ichthyology Reviews* 1: 1-42.
- Bastos Neves, A.M. 1995. Conhecimento atual sobre o pirarucu, *Arapaima gigas* (Cuvier 1817). *Bol. Mus. Para. Emílio Goeldi, sér Zool.* 11(1): 33-56.
- Bonetto, A.A., C. Pignatelli, E. Cordivola de Yuan y O. Oliveros. 1971. Informaciones complementarias sobre migraciones de peces en la Cuenca del Plata. *Physis, Bs. As.*, 30(81): 505-520.
- Buti, C. y A.M. Miquelarena. 1995. Ictiofauna del Río Salí superior, departamento Trancas, Tucumán, República Argentina. *Acta Zoológica Lilloana* 43(1): 21-44.
- Gómez, S.E. y R.A. Ferriz. 2000. Plasticidad trófica del pejerrey (*Odontesthes bonariensis*): 30-31. In: Libro de Resúmenes, IX Congreso Iberoamericano de Biodiversidad y Zoología de Vertebrados, Buenos Aires, Argentina. 230 págs.
- Haro, J.G., M.A. Bistoni y M. Gutiérrez. 1991. Ictiofauna del Río Cuarto (Chocancharagua), Córdoba, Argentina. *Bol. Acad. Nac. de Ciencias. Córdoba, Argentina.* 59(3-4): 250-258.
- Hutchinson, G.E. 1959. Il concetto moderno di nicchia ecologica. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.* 11: 9-22.
- Instituto Geográfico Militar. 1989. Atlas de la República Argentina. *Inst. Geogr. Militar, Argentina.* 82 págs.
- King, R.P. 1989. Distribution, abundance, size and feeding habits *Brienomyrus brachyistius* (Gill, 1862) (Teleostei, Mormiridae) in Nigerian rainforest stream. *Cybiurn* 13(1): 25-36.
- Lowe-McConnell, R.H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Ed. da Univ. de Sao Paulo. Brasil. 536 págs.
- Nelson, J.S. 1994. *Fishes of the world*. 3rd. ed. John Wiley, USA. 624 págs.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and K-selection. *Am. Nat.* 100: 592-597.
- Pianka, E.R. 1982. *Ecología evolutiva*. Omega, España. 365 págs.
- Watson, D.J. y E.K. Balon. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. *J. Fish. Biol.* 25: 371-384.
- Weitzman, S.H. y R.P. Vari. 1988. Miniaturization in South American freshwater fishes; an overview and discussion. *Proc. Biol. Soc. Wash.* 10(2): 444-465.
- Welcomme, R.L. 1979. Fisheries ecology of floodplain rivers.

- Longman Inc. USA. 317 págs.
- Welcomme, R.L. 1992. Pesca fluvial. FAO, Doc. Tec. Pesca N° 262 (Roma): 1- 303.
- Winemiller, K.O. 1989. Ontogenetic diet shifts and resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. *Env. Biol. of Fishes* 26: 177-199.
- Winemiller, K.O. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblages from five biotic regions. *Ecological Monographs* 61(4): 343-365.
- Winemiller, K.O. y D.C. Thaporn. 1989. La evolución de las estrategias de vida en los peces de los llanos occidentales de Venezuela. *Biollania* 6: 77-122.