

BIOLOGÍA E IMPACTO DE UNA NUEVA ESPECIE INVASORA EN PATAGONIA ARGENTINA: LA CARPA COMÚN (*CYPRINUS CARPIO*) EN EL RÍO NEGRO

Lic. Mariano Soricetti

Directores: Dr. Patricio José Solimano

y

Dra. Adriana Edith Almirón

Facultad de Ciencias Naturales y
Museo. Universidad Nacional de La
Plata

2022

ÍNDICE GENERAL

DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS.....	5
RESUMEN.	7
SUMMARY.....	10
CAPÍTULO I: ORIGEN Y DISTRIBUCIÓN DE <i>CYPRINUS CARPIO</i> , ÁREA DE ESTUDIO Y ARTES DE PESCA.....	12
I.1. LA CARPA COMÚN: ORIGEN Y DISTRIBUCIÓN.....	14
I.2. ÁREA DE ESTUDIO.	21
I.2.1. Valle Inferior del río Negro	21
I.3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS DEL ESTUDIO.	26
I.3.1. Objetivo general	26
I.3.2. Objetivos específicos	26
I.3.3. Hipótesis	26
I.5. PROCESAMIENTO DE LOS EJEMPLARES CAPTURADOS.....	31
I.6. DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIA DE TALLAS (L_{st}).....	33
CAPÍTULO II: COMUNIDAD DE PECES DEL VALLE INFERIOR DEL RÍO NEGRO.....	35
II.1. INTRODUCCIÓN.	37
II.2. METODOLOGÍA.....	40
II.2.1. Artes de pesca.....	40
II.2.2. Composición de la ictiofauna del Valle Inferior del río Negro.....	42
II.3. RESULTADOS.....	42
II.4. DISCUSIÓN.	46
CAPÍTULO III: RELACIÓN LONGITUD-PESO E ÍNDICES DE CONDICIÓN.	52
III.1. INTRODUCCIÓN.	54
III.2. METODOLOGÍA.....	55
III.2.1. Relación longitud-peso (WLR)	55
III.2.2. Factor de Condición Relativo (K_N).....	56
III.3. RESULTADOS.....	57
III.4. DISCUSIÓN.	64
CAPÍTULO IV: ANÁLISIS TRÓFICO DE LA CARPA COMÚN.....	68
IV.1. INTRODUCCIÓN.....	70
IV.2. MATERIALES Y MÉTODOS.	72

IV.2.1. Análisis de la dinámica alimentaria	72
IV.2.2. Tratamiento de los contenidos estomacales	73
IV.2.3. Análisis de índices y hábitos dietarios	74
<input type="checkbox"/> Frecuencia de ocurrencia relativa (FO%):.....	75
<input type="checkbox"/> Frecuencia Numérica (N%):.....	75
<input type="checkbox"/> Frecuencia Volumétrica (V%):.....	75
IV.3. RESULTADOS.	79
IV.4. DISCUSIÓN.	90
CAPÍTULO V: ESTIMACIÓN DE EDAD Y CRECIMIENTO EN LA CARPA COMÚN.	97
V.1. INTRODUCCIÓN.	99
V.2. MATERIALES Y MÉTODOS.	100
V.2.1. Tratamiento para la lectura de escamas.....	100
V.2.2. Análisis del incremento marginal.....	103
V.2.3. Modelos lineales generalizados	103
V.2.4. Retrocálculos de tallas.....	104
V.2.5. Modelos de crecimiento	105
V.2.6. Comparación con otras poblaciones de Argentina y el mundo	105
V.3. RESULTADOS.	106
V.4. DISCUSIÓN.	121
CAPÍTULO VI: BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LA CARPA COMÚN.	126
VI.1. INTRODUCCIÓN.	128
VI.2. MATERIALES Y MÉTODOS.	130
VI.2.1. Índice gonadosomático (IGS)	130
VI.2.2. Histología	130
VI.2.3. Escala macroscópica de estadios gonadales	131
VI.2.4. Talla y edad de primera madurez	134
VI.2.5. Fecundidad.....	134
VI.2.6. Proporción de sexos	136
VI.3. RESULTADOS.	136
VI.3.1. Índice gonadosomático.....	136
VI.3.2. Histología	141
VI.3.3. Escala macroscópica de estadios gonadales	143

VI.3.4. Talla y edad de primera madurez	145
VI.3.5. Fecundidad.....	146
VI.3.6. Proporción de sexos	152
VI.4. DISCUSIÓN.....	152
CAPÍTULO VII: CONCLUSIONES FINALES.	160
BIBLIOGRAFÍA.	167
ANEXO. DISTRIBUCIÓN DE TALLAS.....	205

DEDICATORIA Y AGRADECIMIENTOS.

Desde muy chico tuve la oportunidad de recorrer con mi familia todo el país a bordo de un Ford Falcon, y en cada viaje me iba deslumbrando cada vez más con los paisajes, su flora y fauna. Es así que me llevaba de cada sitio que visitábamos una roca de recuerdo.

Desde el primer momento supe que iba a dedicarme a alguna profesión relacionada a la naturaleza, y debo agradecer en primer término, a mis viejos por haberme estimulado e incentivado a seguir adelante siempre con lo que me apasionaba. Les agradezco además haberme dado la posibilidad de irme a estudiar en un momento tan difícil como fue el 2002. También quiero agradecer a mi abuelo Augusto, quien me acompaña desde el cielo, que me insistió siempre para que me forme, ya que él nunca tuvo esa oportunidad por tener que trabajar desde muy chico para mantener a su familia.

Les agradezco a mis directores Patricio y Adriana por haberme guiado en este largo camino de aprendizaje, que a veces se torna frustrante, pero tratando de nunca perder el foco en la meta, sabiendo que espera una gran satisfacción y orgullo.

A mis amigos y colegas de laboratorio, Fredy, Santi, Facu y Cata por estar siempre, ya sea dándome una mano con los muestreos, sacándome alguna duda estadística, o compartiendo un asado o una cerveza.

A mis amigos/ hermanos de la vida Rata, Santi, Leo, Chano, Rodri, Meme, Nico, Emi, Luis, Gorra y Toti, que me acompañan desde la escuela primaria, y que a pesar de que no entienden bien a que me dedico, siempre me consultan cuando una duda de índole biológica los aqueja.

A Diego, Cacho, Juan y Harry por haberme acompañado durante toda la carrera de licenciatura.

A Tomás Maiztegui, Pablo Macchi y Mora Ibáñez por haberme instruido con pasantías muy enriquecedoras y a Pablo Chafrat, por la ayuda brindada.

A Bruno Rodríguez, por su don en la pesca y por su incondicional ayuda para muestrear. A Sergio Díaz por su hospitalidad y por haberme permitido muestrear en

su campo. A Fabian del club de remo de Guardia Mitre por haberme prestado canoas para cruzarme a la isla a muestrear e indicarme siempre los sitios más aptos.

A las siguientes instituciones: Universidad Nacional de La Plata, Universidad Nacional de Río Negro, Museo Patagónico de Ciencias Naturales “Juan Carlos Salgado”, Municipalidad de Guardia Mitre, Secretaría de Ambiente, Desarrollo Sustentable y Cambio Climático de Río Negro, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Pesca de Río Negro y al Departamento Provincial de Aguas.

También quiero agradecer profundamente a los evaluadores de mi tesis, Luis Espínola, Andrea López Cazorla y Víctor Cussac.

Y finalmente, a mi compañera Rocío por su incondicional compañía, cariño y soporte, que, junto con Otto fueron y son la razón para seguir creciendo como persona y profesional.

RESUMEN.

Argentina cuenta actualmente con una biodiversidad de peces continentales de 570 especies y un total de al menos 40 especies no nativas introducidas, de las cuales 18 son invasoras, 5 son potencialmente invasoras y las 17 restantes no se encuentran establecidas en la naturaleza. La ecorregión Patagónica es una de las que expone más altos endemismos en Sudamérica, y es el área donde encontramos uno de los ríos más importante de Argentina y el más relevante de Patagonia, el río Negro. La Patagonia incluye 29 especies, de las cuales solo 15 son nativas y el resto son introducidas.

La especie no nativa *Cyprinus carpio* fue introducida en este río aparentemente en 2002, sin embargo, no son claras las causas ni los fines de dicha introducción. Este trabajo de tesis representa el primer estudio completo sobre la biología y la ecología de la carpa común (*C. carpio*) en Patagonia, incluyendo fauna acompañante, análisis trófico, estimación de edad y crecimiento, reproducción e índices biológicos.

A lo largo de dos años, desde enero de 2016 hasta diciembre de 2017, se realizaron muestreos mensuales de carpas y fauna acompañante en el Valle Inferior del río Negro. Se utilizaron diversas artes de pesca, obteniéndose mejores resultados con las cañas de pescar, el trasmallo y la red de arrastre. La efectividad de las mismas dependió de la época del año y el sector del río.

El estudio de la fauna acompañante exhibió que la comunidad de peces del Valle Inferior está conformada por 13 especies, de las cuales 7 son no nativas (6 translocadas), 3 son de ingesión marina y 3 son nativas de la ecorregión Patagónica. La especie más numerosa de la comunidad es *Jenynsia lineata*, quien, a pesar de ser considerada translocada, habría ingresado al curso por medios naturales.

El análisis trófico indicó que la carpa común posee una estrategia de alimentación generalista, utilizando alrededor de 21 ítems tróficos a lo largo del año. En este ambiente, la especie se alimenta más activamente durante primavera y verano.

Además, mostró variaciones estacionales en relación a la composición y contribución de ciertos ítems tróficos a la dieta, siendo los restos vegetales, los chironómidos y *Corbicula fluminea* los ítems más relevantes.

Los análisis de edad y crecimiento indicaron que la carpa común en el Valle Inferior del río Negro evidencia un crecimiento estacional, generando la marca de crecimiento una vez al año, durante el mes de agosto. El modelo de crecimiento que mejor ajustó fue el de Von Bertalanffy, revelando una talla asintótica de 744,36 mm de L_{St} .

Con respecto a la dinámica reproductiva, los machos maduran sexualmente a los 2+ años de edad con una talla promedio de 304,58 mm de L_{St} y las hembras, con una talla promedio de 337,55 mm de L_{St} , a una edad de 3+ años. En este ambiente la especie se comporta como un desovador total de tipo asincrónico. El desove comienza a principios de primavera y se extiende hasta comienzos del verano. Tanto la temperatura del aire como el índice de condición relativo (K_N) son las variables que más influyen sobre el Índice Gonadosomático (IGS). La fecundidad absoluta promedio fue de 304897 ovas y la fecundidad relativa fue de 123 ovas.

La condición de la población de carpas en este ambiente es buena, donde los valores del índice de condición relativa (K_N) y del índice de condición relativa sin gónadas ($K_{N(SG)}$) son cercanos a uno. A pesar de que ambos índices se comportan de forma semejante a lo largo del ciclo anual, las fluctuaciones en el K_N de los peces parecen estar influenciadas fuertemente por el desarrollo gonadal y el ciclo reproductivo, mientras que los valores del $K_{N(SG)}$ estarían influenciados por la tasa metabólica.

La carpa común se ha establecido en este ambiente, y es un integrante común y abundante del ensamble íctico. Exhibe una gama muy amplia de características ecológicas que le brindan ventajas sobre la mayoría de las especies nativas, entre ellas, y una de las más importantes, tiempos anticipados de desove. Además, el grado de perturbación del río puede que sea otro factor que ayude al éxito de esta especie en el ambiente, como así también la falta de presión de depredación. En consecuencia, se recomiendan algunas estrategias de mitigación como: consumo

de la especie por parte de la población, captura de individuos maduros sexualmente antes de la época reproductiva y la posibilidad de instaurar la pesca comercial de la especie.

En conclusión, es importante actuar de forma veloz y concreta en el control de la especie, ya que el cambio climático está provocando que los sistemas fluviales de altas latitudes, sean cada vez más adecuados ambientalmente para el asentamiento de la carpa común. Por lo tanto, la comunidad científica en conjunto con las autoridades gubernamentales, debemos elaborar una solución lo más efectiva posible para hacer frente a esta situación, con políticas serias, que disminuyan el riesgo de nuevas invasiones y ayuden a monitorear y regular las especies ya establecidas, como ser la carpa común en el río Negro.

SUMMARY.

In Argentina currently inhabits 570 species of inland fish and a total of at least 40 introduced non-native species, of which 18 are invasive, 5 are potentially invasive and remaining 17 are not established in nature. The Patagonian ecoregion is one of those that exhibits the highest endemism in South America and also presents one of the most important rivers in Argentina and the most relevant in Patagonia, the Negro River. The Patagonia zone includes 29 species, where only 15 are native and the rest are introduced.

The non-native species *Cyprinus carpio* was introduced into this river in 2002, however, the causes and purposes of the introduction are not clear. This thesis is the first biological and ecological study of the common carp (*C. carpio*) in Patagonia. Describing the accompanying fauna, trophic analysis, estimation of age and growth, reproduction cycle and biological indices.

Over two years, from January 2016 to December 2017, monthly samplings of carp and accompanying fauna were carried out in the Lower Valley of the Negro River. Various fishing gears were used, obtaining better results with fishing rods, trammel nets and trawl nets. Their effectiveness depended on the time of the year and the river sector.

The study of the accompanying fauna showed that the fish community of the Lower Valley is made up of 13 species, of which 7 are non-native (6 translocated), 3 are marine ingression and 3 are endemics to the Patagonian ecoregion. The most numerous species of the community is *Jenynsia lineata*, who despite being considered translocated, have naturally entered in the river.

The trophic analysis indicated that the carp has a general feeding strategy, using around 21 trophic items throughout the year. In this environment, the species feeds more actively during spring and summer. In addition, presents seasonal variations concerning the composition and contribution of certain trophic items to the diet, where the plants, chironomids and *Corbicula fluminea* are the most relevant items.

The age and growth study indicated that the common carp in the Lower Valley of the Negro River show a seasonal growth, generating the growth mark once a year,

during August. The growth model that best fit was Von Bertalanffy, revealing an asymptotic size of 744.36 mm L_{St} .

Regarding reproductive dynamics, males are sexually mature at 2+ years of age with an average size of 304.58 mm L_{St} and females, with an average size of 337.55 mm L_{St} , at 3+ years of age. In this environment, the species behaves like a total spawner of the asynchronous type. Spawning begins in early spring and lasts until early summer. Both the air temperature and the relative condition index (K_N) are the variables that most influence the Gonadosomatic Index (IGS). The average absolute fecundity was 304897 eggs and the relative fecundity was 123 eggs.

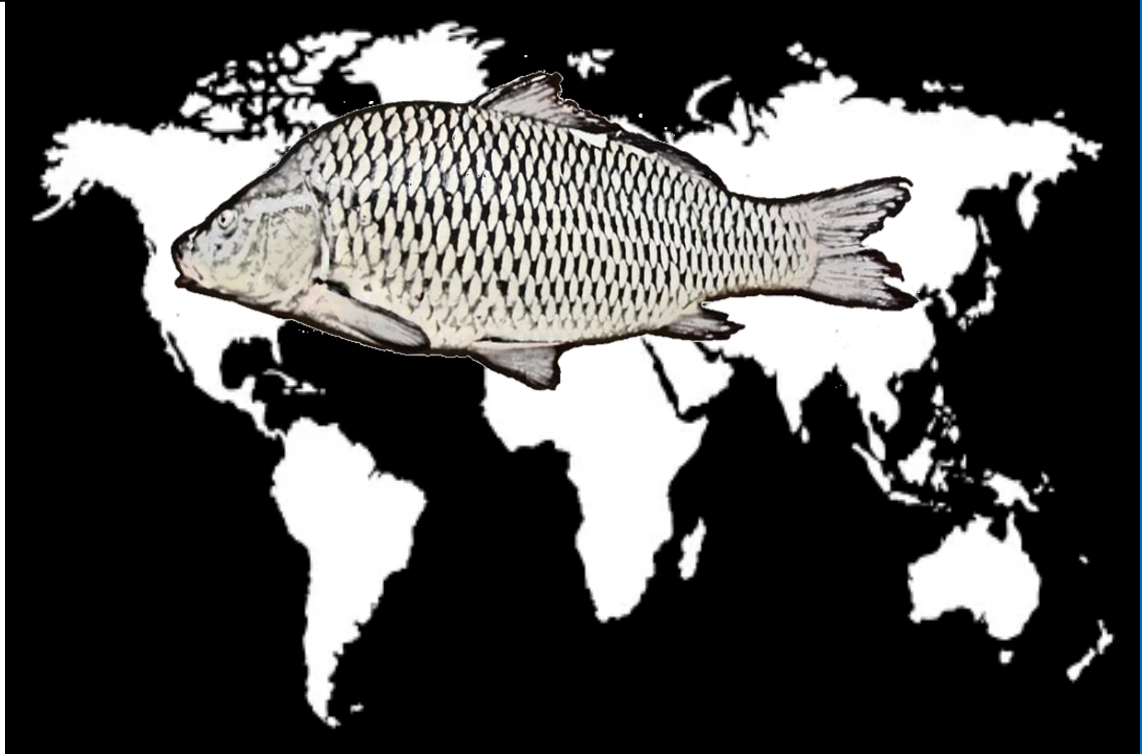
The condition of the carp in this environment is good, where the values of the relative condition index (K_N) and the relative condition index without gonads ($K_{N(SG)}$) are close to one. Although both indices behave similarly throughout the annual cycle, the fluctuations in the K_N of the fish seem to be strongly influenced by gonadal development and the reproductive cycle, while the values of $K_{N(SG)}$ would be influenced by metabolic rate.

Carp have been established in this environment, and are a common and abundant member of the fish assemblage. Exhibits a wide range of ecological characteristics that give advantages over native species. In addition, the degree of disturbance of the river may be another factor that helps the success of this species in the environment, as well as the lack of predation pressure. Consequently, some mitigation strategies are recommended, such as human consumption, encouraging the capture before the reproductive season, and the possibility of establishing commercial fishing for the specie.

In conclusion, is important to act quickly and concretely to control the species, since climate change is creating a more suitable environment for carp settlement. Therefore, the scientific community, together with government authorities, must develop the most effective solution possible to deal with this situation, with serious policies that reduce the risk of new invasions and help monitor and regulate already established species, such as the common carp in the Negro River.

CAPÍTULO I

Origen y distribución de *Cyprinus carpio*, área de estudio y artes de pesca



ÍNDICE

I.1. LA CARPA COMÚN: ORIGEN Y DISTRIBUCIÓN.....	14
I.2. ÁREA DE ESTUDIO.	21
I.2.1. Valle Inferior del río Negro	21
I.3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS DEL ESTUDIO.	26
I.3.1. Objetivo general	26
I.3.2. Objetivos específicos	26
I.3.3. Hipótesis	26
I.4. MUESTREOS Y ARTES DE PESCA.....	27
I.5. PROCESAMIENTO DE LOS EJEMPLARES CAPTURADOS.....	31
I.6. DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIA DE TALLAS (L_{st}).....	33

CAPÍTULO I: ORIGEN Y DISTRIBUCIÓN DE *CYPRINUS CARPIO*, ÁREA DE ESTUDIO Y ARTES DE PESCA.

I.1. LA CARPA COMÚN: ORIGEN Y DISTRIBUCIÓN.

La carpa común *Cyprinus carpio* Linné, 1758 forma parte de la familia Cyprinidae que incluye más de 3000 especies de peces de 367 géneros (Nelson *et al.*, 2016), constituyendo la familia con mayor cantidad de especies de agua dulce del mundo. El rango de distribución natural de la especie es sumamente amplio, abarca en el Occidente la región de Europa del Este, Turquía, el Mar de Aral, los ríos Syr-Darya y Amu-Darya y sus afluentes, los lagos Zaisan e Issik Kul, algunas cuencas fluviales Transcaucásicas y algunos lagos de Asia Central y Kazajstán. En el Oriente, su distribución alcanza el río Amur, diversos ríos y lagos de China, Vietnam y algunos países del sudeste asiático (Berg, 1949; Kirpitchenkov, 1967). La carpa común tiene una larga historia de domesticación (cerca de 4 mil años en China; (Wohlfarth, 1984)) y se han desarrollado numerosas cepas y razas mediante métodos clásicos de selección y cruzamiento tanto en Europa como en Asia, a partir de su antepasado, la carpa común silvestre (Hulata, 1995; Kirpitchenkov, 1999).

Este antepasado vivió probablemente en las cuencas del Mar Caspio y Aral, desde donde se extendió hacia Europa Occidental y Asia Oriental (Balon, 1995). Sin embargo, los orígenes permanecen bajo debate dado que las estimaciones de los tiempos de divergencia de un ancestro común no apoyan la dispersión de las poblaciones de carpa común desde Asia Central hacia el este en el último período postglacial como sugiere Balon (1995) (Kohlmann *et al.*, 2003). Tanto la carpa europea como la del río Amur, corresponden a dos subespecies que se diferencian por rasgos morfológicos y ecofisiológicos (Balon, 1995; Kirpitchenkov, 1999), *C. carpio carpio* en toda Europa, el Cáucaso y Asia central y *C. carpio haematopterus*, en la cuenca del río Amur y los lagos y ríos del sudeste chino (Svetovidov, 1933; Nikolsky, 1944; Berg, 1949) (Figura I.1). Esta clasificación fue sustentada recientemente por estudios bioquímicos y genéticos moleculares (Chistiakov & Voronova, 2009; Gui & Zhu, 2012). Una tercera subespecie, *C. carpio*

viridiviolaceus, fue postulada por Kirpitchenkov (1967) en el Sudeste de Asia, sin embargo, el mismo cuestionó su validez posteriormente (Kirpitchenkov, 1999). Luego, Zhou et al. (2004) sugieren otra subespecie que podría haber divergido en China a partir de *C. carpio haematopterus*, llamada *C. carpio rubrofuscus*.

Según Balon (1995), la forma ancestral de la carpa europea habría evolucionado en la zona del Mar Caspio a fines del Plioceno. Sin embargo, sobre la base de datos fósiles y de secuencias de ADN mitocondrial, el origen de la especie habría sido Asia Oriental (Nakajima, 2003). Si bien existen varias teorías del origen de la carpa común, los datos aún se consideran escasos para determinar su origen concluyentemente (K. Mabuchi et al., 2005; K Mabuchi et al., 2006).

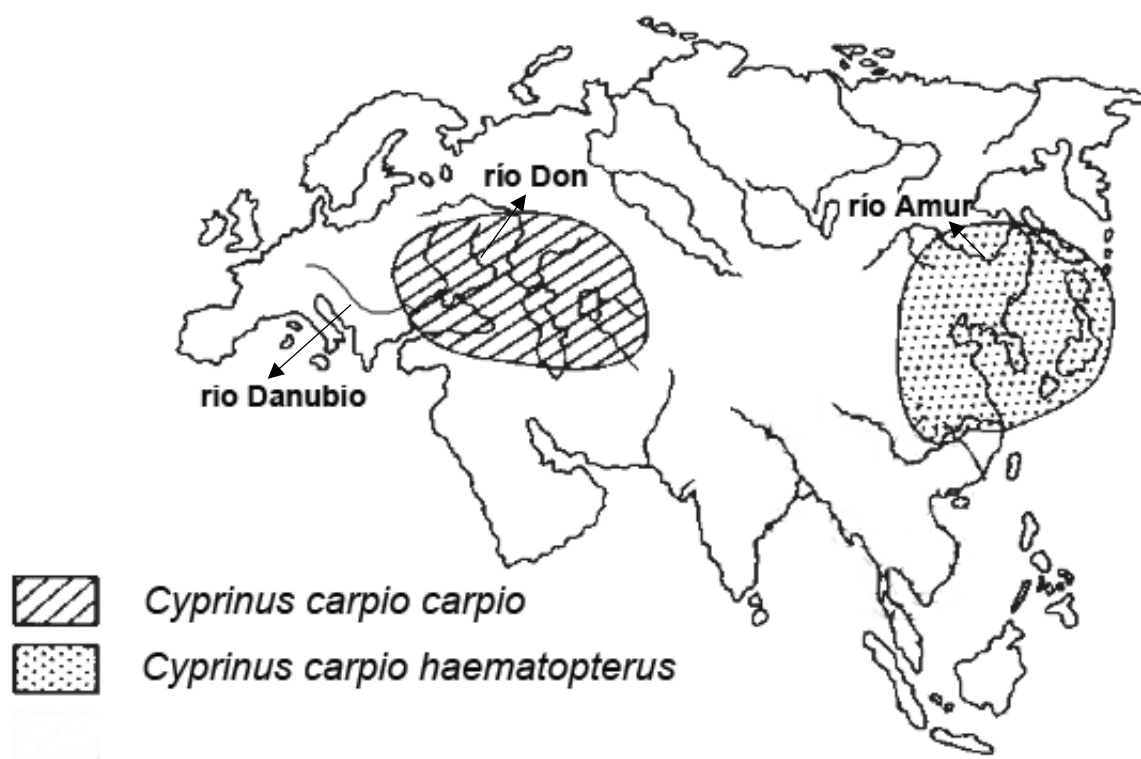


Figura I.1. Distribución de las dos subespecies de carpa común, *Cyprinus carpio carpio* en Europa del Este y *Cyprinus carpio haematopterus* en Asia Oriental (modificado de Kirpitchenkov 1999).

Un estudio llevado a cabo por Kohlmann y Kersten (2013) dio como resultado que la forma ancestral de la carpa, se expandió en una primera oleada a través de Eurasia desde los ríos Don y Danubio en el Oeste hasta la cuenca del río Amur en el lejano Oriente. Posteriormente se dividió en dos grandes poblaciones, la oriental y la occidental, por efecto de las múltiples glaciaciones que acontecieron durante el Pleistoceno (Berg 1964). Sin embargo, según Kohlmann *et al.* (2003) la divergencia ocurrió antes del período de glaciación Weichseliano (115 mil-11.7 mil años). Luego, la carpa se extendió desde el río Danubio al resto de Europa hace entre 8000 y 10000 años aproximadamente (Balon 1995). Ese aislamiento geográfico y reproductivo implicó el origen de las dos subespecies, *C. carpio carpio* en el oeste y *C. carpio haematopterus* en el este, sustentado por estudios genéticos poblacionales (Kohlmann *et al.*, 2005). Thai *et al.* (2005) mediante estudios de ADN mitocondrial respalda la existencia de caracteres distintivos entre la carpa europea y la carpa oriental, en concordancia con Kohlmann *et al.* (2003), sin embargo, el hallazgo de muestras de carpa de origen chino resultó muy divergente, y podría no respaldar un origen independiente para los linajes de carpa europea y oriental, ni su reconocimiento como subespecies distintas.

La actual carpa común silvestre europea derivó de las poblaciones de la subespecie *C. carpio carpio* y según Balon (1995) los romanos fueron quienes la llevaron desde el Danubio a toda Europa para su cultivo e incluso luego del colapso de su Imperio, durante la edad media, se siguió cultivando en estanques en monasterios. Las poblaciones de *C. carpio haematopterus* no contribuyeron a la distribución natural ni a la domesticación de la carpa común en Europa (Kohlmann *et al.*, 2003). De todos modos, el linaje más antiguo descubierto hasta el momento es la carpa silvestre del lago Biwa en Japón (K. Mabuchi *et al.*, 2005; K Mabuchi *et al.*, 2006), lo que respalda el origen oriental de la especie, previamente propuesto sobre datos fósiles por Nakajima (2003).

Actualmente, la carpa común se encuentra en todos los continentes, a excepción de la Antártida, y está catalogada como el pez de agua dulce más ampliamente introducido (Sivakumaran *et al.*, 2003; Kloskowski, 2011; Maiztegui *et al.*, 2016).

A lo largo de su historia, la carpa común se expuso a diferentes presiones de selección que demandaron adaptaciones y alteraciones fenotípicas y genotípicas (Mondol *et al.*, 2006; Vilizzi, 2012). Así, se generaron nuevas variedades locales, razas, cepas, poblaciones e híbridos, con una consecuente pérdida de variabilidad genética respecto a la forma silvestre (Vilizzi, 2012). La carpa común es considerada la especie de cultivo de agua dulce más antigua y más domesticada del mundo (Balon, 2004). Además de ser también, la especie íctica pionera en transferencias e introducciones a gran escala (Welcomme, 1988; Pietsch & Hirsch, 2015) debido a su capacidad para establecerse fácilmente en ecosistemas de regiones subtropicales y templadas (Zambrano *et al.*, 2006). A mediados del siglo XIX, la carpa común ya se había extendido casi globalmente tanto para fines ornamentales como de acuicultura (Balon, 2004). Actualmente se la puede encontrar en cualquier sitio con condiciones climáticas que permitan su supervivencia y reproducción (Pietsch & Hirsch, 2015). En las formas domesticadas se encuentran cuatro fenotipos asociados con la cobertura de escamas: la carpa común escamada, similar al ancestro salvaje; la carpa espejo, con grandes escamas dispersas en bajo número; la carpa listada, con escamas grandes distribuidas sobre la línea lateral y la carpa cuero o desnuda, sin escamas (Balon, 1995; Kirpitchnikov, 1999) (Figura I.2). También existen variedades coloreadas seleccionadas artificialmente de formas silvestres o domesticadas, conocidas como carpas Koi o nishikigoi (Balon, 1995).

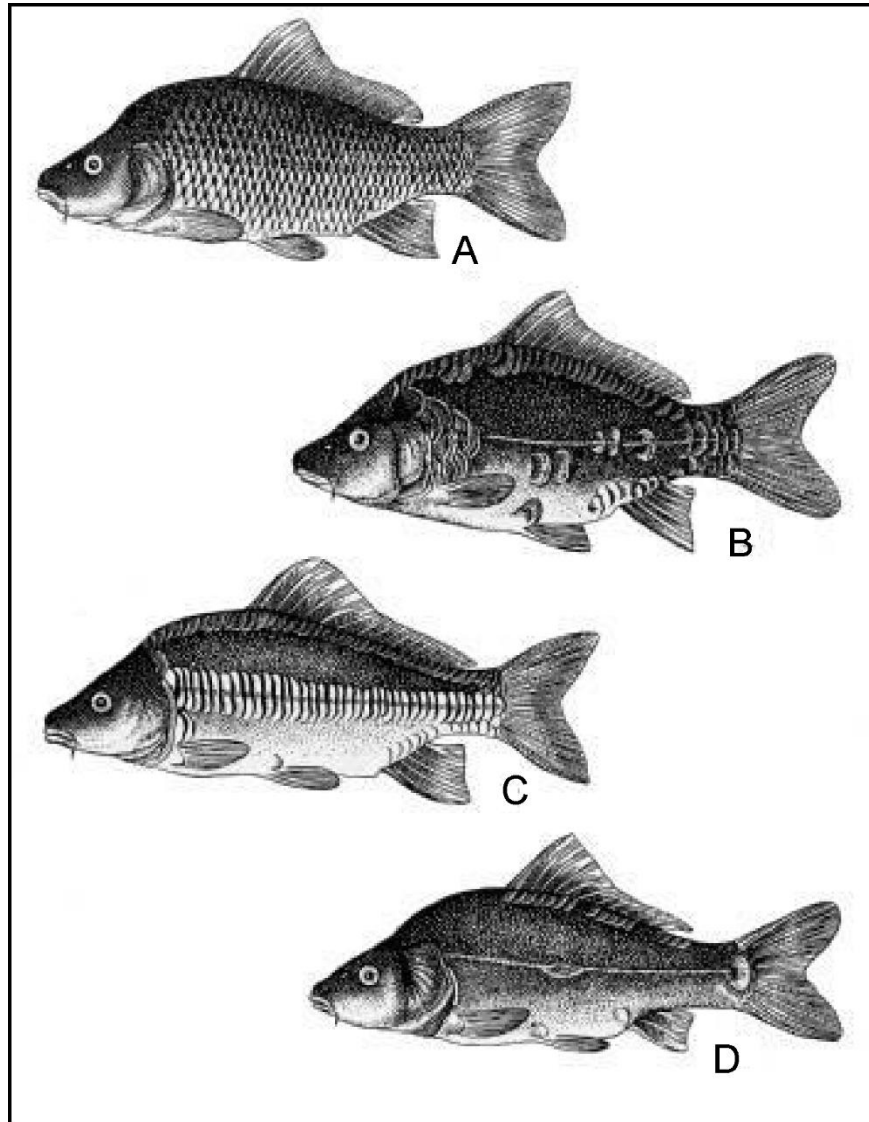


Figura I.2. Fenotipos de carpa común domesticada: A. carpa escamada, B. carpa espejo, C. carpa listada y D. carpa cuero (modificado de Kirpichnikov 1999).

La carpa común está incluida dentro de las 100 especies no nativas invasoras más dañinas del mundo según la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN) y entre las 8 especies de peces no nativos invasores más dañinos (Lowe *et al.*, 2000; Cambray, 2003). Se ha introducido en más de 120 países fuera de su área de distribución nativa y en 91 de ellos ha constituido poblaciones establecidas (Casal, 2006).

Es un pez rústico, con escasas exigencias ambientales que le dan la capacidad de habitar una variada gama de hábitats como ríos, lagos, lagunas, arroyos, embalses, estuarios, etc. (Colautti, 1997). Prospera como invasor en países de clima templado como Australia, Sudáfrica, Nueva Zelanda y Argentina, ya que son eurihalinas (toleran una amplia gama de salinidades, incluso hasta 14‰), euritermos (toleran una amplia variedad de temperaturas), son resistentes a la hipoxia (0,3-0,5 mg. l⁻¹) y a la sobresaturación de oxígeno, y el pH óptimo se encuentra entre 6,5 -9 (McCrimmon & Swee, 1967; Crivelli, 1981; Panek, 1987; Koehn, 2004; Peteri, 2006; Zambrano *et al.*, 2006). *Cyprinus carpio* posee un conjunto de adaptaciones morfológicas que le permiten alimentarse de una amplia gama de recursos de tamaños diversos, tanto pelágicos como bentónicos, convirtiéndolo en un organismo omnívoro (Colautti, 1997). Uno de sus métodos de alimentación es la succión del bentos, con la que llega a remover incluso hasta 12 cm de profundidad, lo que trae aparejado múltiples impactos sobre los ambientes que habita (McCrimmon & Swee, 1967; Jester, 1974; Panek, 1987). La carpa común es considerada un ingeniero ecosistémico ya que modifica el ciclo de los nutrientes, la biota, el plancton y la estructura de la comunidad acuática a través de la influencia en la transparencia del agua por resuspensión de sedimentos y materia orgánica al alimentarse (Jones *et al.*, 1994; Crooks, 2002; Parkos III *et al.*, 2003; Matsuzaki *et al.*, 2009; Weber & Brown, 2009; Huser & Bartels, 2015). El vínculo que existe entre turbidez y crecimiento en las macrófitas es sumamente importante ya que éstas contribuyen a la estabilidad del sedimento, disminuyendo la resuspensión del mismo por efecto del viento, además proporcionan zonas de cría y refugio para la biota acuática y compiten con el fitoplancton por los nutrientes (Scheffer *et al.*, 1993; Huser & Bartels, 2015; Maiztegui *et al.*, 2016). Muchos de estos cambios producidos en el hábitat pueden influenciar, directa o indirectamente, a las comunidades de especies nativas (DeVaney *et al.*, 2009), disminuyendo su diversidad (Koehn *et al.*, 2000; Tapia & Zambrano, 2003; Haynes *et al.*, 2012). Todo esto se ve agravado por la elevada longevidad de la carpa, su elevada fecundidad, su madurez sexual temprana, su rápida tasa de crecimiento y su tolerancia a vivir en elevadas

densidades poblacionales (Colautti, 1997; Harris & Gehrke, 1997; Sivakumaran *et al.*, 2003; Winker *et al.*, 2011).

Sin embargo, es su valoración como fuente de alimento, uso ornamental y pesca deportiva, lo que probablemente llevó a que sea una de las especies de vertebrados más diseminada del mundo (Sivakumaran *et al.*, 2003; Gilligan & Rayner, 2007). En el 2018, la producción mundial de Carpa común fue de casi 4,2 millones de toneladas, convirtiéndola en la cuarta especie dulceacuícola más producida del mundo y constituyendo el 7,7 % del total (FAO, 2020). Además, muchas de sus variedades ornamentales se encuentran entre los peces más caros y buscados en acuarismo (Axelrod *et al.*, 1995).

En Argentina, su introducción ocurrió a mediados del siglo XIX, en la provincia de Entre Ríos, y se realizó con fines ornamentales y de acuicultura, a partir de ejemplares traídos de Brasil. Esta constituye la primera introducción registrada de una especie no nativa en el país (Baigún & Quirós, 1985). Según Welcome (1988) parte de la población fue introducida para acuicultura desde Brasil y parte difundió desde ese país por el río Uruguay. De todos modos, su introducción oficial fue en 1925 en estanques públicos de la ciudad de Buenos Aires (Baigún & Quirós 1985). En 1945 fue el primer registro de esta especie en estado salvaje en el Río de la Plata (Mac Donagh, 1945). Hasta 1985 el límite sur de su distribución era el río Colorado (Baigún & Quirós 1985), pero su alta capacidad de dispersión y las actividades humanas facilitaron su expansión aún más al sur (Jones & Stuart, 2009; Maiztegui *et al.*, 2016). Una de las hipótesis que tratan de explicar su presencia en el sur, particularmente en el río Colorado, es que habrían ingresado debido a un desborde extraordinario del río Salado en la provincia de La Pampa a principios de los '80 (Sidorkewicz *et al.*, 1998). Actualmente, su distribución es más meridional, encontrándose en casi toda la cuenca del río Negro, siendo éste el límite más austral de su distribución (Alvear *et al.*, 2007; Crichigno *et al.*, 2016). Según Zambrano *et al.* (2006), el rango invasivo potencial predicho por sus modelos de nicho ecológico basados en algoritmos, Argentina en toda su extensión representa condiciones climáticas adecuadas para su establecimiento. De hecho, la carpa es

considerada una especie no nativa invasora en 7 de las 10 ecorregiones presentes en Argentina (Espínola *et al.*, 2022). Por lo que sería cuestión de tiempo para que su rango de distribución se amplié hacia el resto de Patagonia. Su introducción en el río Negro, según Pascual *et al.* (2002) y Alvear *et al.* (2007), dataría de 2002, y las causas podrían ser varias: 1) intencional: cuyo fin era control biológico, ya que la presencia de *Potamogeton sp.* (vulgarmente conocida como lama), genera problemas debido a que reduce el caudal de agua en las épocas en que se requiere mayor volumen para los cultivos, situación planteada por Cazzaniga (1981) para el río Colorado y por Alvear *et al.* (2007) para el río Negro. 2) Ambiental: como resultado de una crecida extraordinaria del río Colorado, tomando en cuenta que en sectores como el comprendido entre Chelforó y Gobernador Duval, los ríos están espaciados entre sí por escasos kilómetros. 3) Incidental: como resultado del cultivo de carpas en piletones a la vera del río por inmigrantes europeos, quienes consumen este animal como un plato étnico tradicional.

I.2. ÁREA DE ESTUDIO.

I.2.1. Valle Inferior del río Negro

La Patagonia Argentina comprende el 28% del territorio nacional, abarcando un área de 800000 km² (Pascual *et al.*, 2002). Su red hidrográfica posee 32 cuencas, de las cuales 15 drenan desde los Andes hasta el Océano Atlántico (Pascual *et al.*, 2002). El río Negro se sitúa en la parte norte de la región patagónica y es el curso alóctono más importante del país y la segunda cuenca después de la del Plata en volumen de agua transportada (AIC, 2006). El río Negro nace de la confluencia de los ríos Limay y Neuquén recorriendo aproximadamente unos 700 km en dirección oeste sureste (Aparicio & Difrieri, 1958; Alvear *et al.*, 2007), abarcando una superficie de 125000 km² (IGN, 2016). Esta cuenca se ubica en el límite de la región del monte y cardonales de la prepuna y la Estepa Arbustiva Patagónica, su porción superior se halla en el faldeo oriental de la cordillera de los Andes y se caracteriza por poseer densos bosques producto de las abundantes precipitaciones pluviales y nivales que rondan valores cercanos a los 3000 mm anuales (IGN, 2016). El tramo medio e inferior de la cuenca se extiende por la estepa patagónica, con vegetación arbustiva y pastizales de escaso desarrollo con un régimen de precipitación que varía entre

200-400 mm anuales. Los vientos son más frecuentes e intensos en primavera, y predominantes del sector oeste sudoeste (IGN, 2016). El río Negro presenta una reducida pendiente y atraviesa mesetas áridas con valles de ancho variable (AIC 2016). Presenta un caudal medio de 930 m³/s el cual es regulado por varias represas, algunas sobre el río Limay, como por ejemplo Alicurá, Piedra del Águila, Pichi Picún Leufú, El Chocón y Arroyito, mientras que sobre el río Neuquén se encuentra el complejo Cerros Colorados (Aparicio & Difrieri, 1958; AIC, 2006). El río Negro exhibe un cauce con gran cantidad de meandros y brazos secundarios que se activan en ciertas estaciones del año (Aparicio & Difrieri 1958). Durante su recorrido, la vegetación ribereña dominante es el sauce criollo (*Salix humboldtiana*) (IGN, 2016)

La cuenca del río Negro se divide a nivel productivo en 3 sectores: el Alto Valle, el Valle Medio y el Valle Inferior. Seguidamente desarrollaremos las características de este último tramo, que es el área donde se realizó este estudio. El Valle Inferior se extiende a lo largo de una franja de 100 km de longitud y 8 km de ancho, desde la “Primera Angostura” hasta la desembocadura del río en el Mar Argentino (Figura I.3). El río en este sector es meandroso, con algunos brazos secundarios temporalmente secos y con presencia de islas, además se ve influenciado por las mareas hasta 35 km río arriba de la desembocadura (Fabregat, 2010). Topográficamente es una llanura con pendiente suave y con una altura media de 4 msnm, el clima es semiárido, mesotermal según Thornthwaite (1948) y de acuerdo a la clasificación agroclimática de Papadakis (1966) pertenece al grupo pampeano, subdivisión peri-pampeano semiárido casi marítimo, con una precipitación media anual de 400 mm con distribución homogénea durante el año (Tabla I.1). El clima en el Valle Inferior es templado ya que se encuentra ubicado en una zona de transición generada por dos grandes sistemas de presión, el centro de alta presión del Atlántico Sur y el anticiclón del Pacífico Sur, lo que genera una convergencia de corrientes en los sistemas de circulación general de los vientos. Además, la temperatura media anual es de 14,1 °C, la cual se ve moderada por el efecto del mar. En verano, la temperatura media es de 22 °C y en invierno de 7 °C. (Tabla I.1). Tanto el otoño como la primavera son estaciones de transición, con temperaturas

variables. El período libre de heladas abarca 191 días (De Berasategui, 2002). La velocidad media del viento a 50 cm de altura es de 6,2 km/h. Los vientos más intensos se registran de octubre a febrero, siendo los del sudoeste los de mayor fuerza en este período (Tabla I.1). Los vientos del noroeste son de baja velocidad, pero los más frecuentes durante todo el año. En el período otoño-invierno, poseen un carácter fresco y seco, mientras que en el período primavera-verano poseen un carácter caliente y seco. Los vientos del este y sudeste, son los menos frecuentes pero los más moderados en velocidad, además son los que aportan mayores cargas de humedad durante todo el año debido a su condición de viento de origen marino (De Berasategui, 2002).

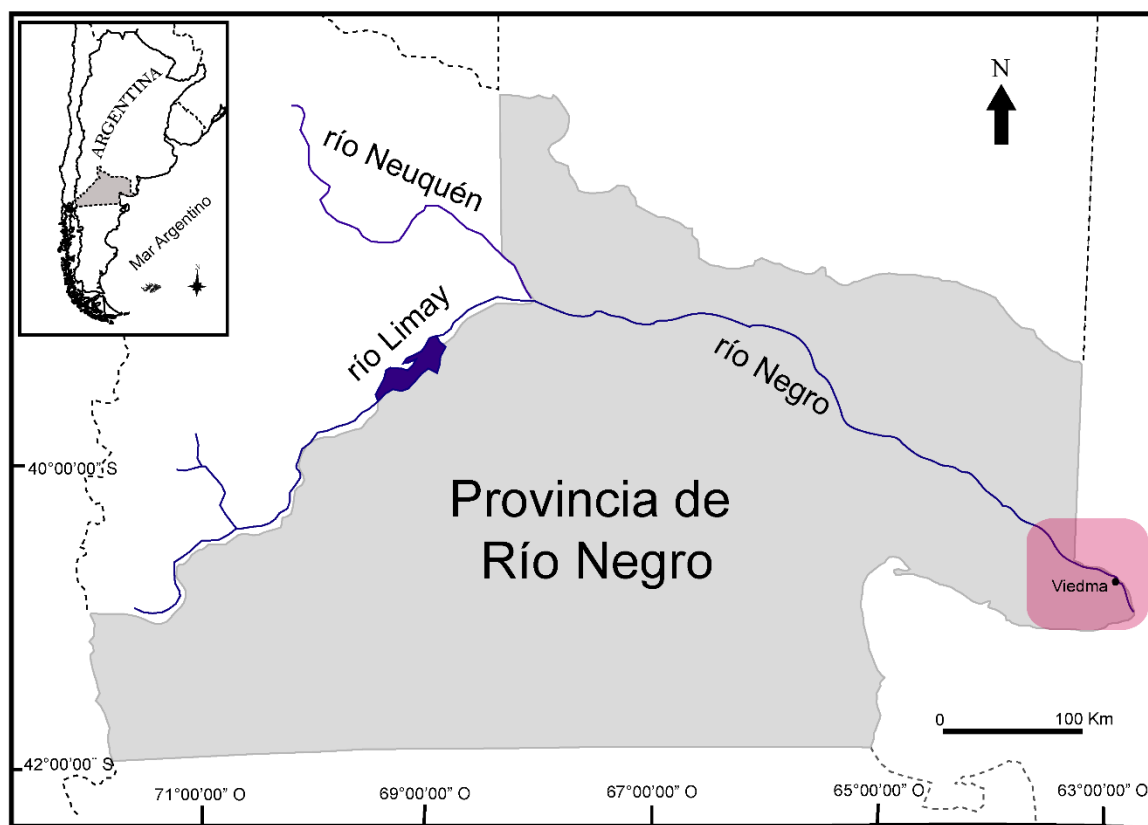


Figura I.3. Localización del área de estudio (Valle Inferior del río Negro) en recuadro rojo.

El Valle Inferior es una zona agropecuaria ubicada sobre el margen sur del río Negro, que consta de un sector bajo riego de más de 80000 ha. Esta infraestructura de riego consta de canales “telescopicos”, que permiten regular el caudal, además

posee un sistema de desagües colectores de drenaje para evitar la salinización del suelo. La infraestructura de riego cuenta con: canales de tierra (83 km), canales revestidos (214 km), acequias y regueras (2000 km) y una red de drenaje pública (278 km) (FAO, 2015). Este sistema de riego conduce agua desde agosto a abril, luego se interrumpe el flujo de agua desde el río para la limpieza del sistema. De todos modos, los canales de drenaje retienen agua durante todo el año.

Las características fisicoquímicas del agua como la temperatura, el pH, la conductividad y la salinidad se detallan en la tabla I.2. Los datos fueron obtenidos del Departamento Provincial de Aguas (DPA) y de la Autoridad Interjurisdiccional de Cuencas (AIC).

Tabla I.1. Datos de caudal medio, precipitación, promedio de velocidad media del viento y promedio de temperatura media del aire durante los meses de muestreo en el Valle Inferior del río Negro.

Año	Mes	Caudal medio (m³/s)	Precipitación (mm)	Prom.Veloc. Media viento (km/h)	Prom.Temp. media aire(°C)
2016	Enero	566	97,8	5,62	20,95
	Febrero	548	43,6	5,38	21,80
	Marzo	540	11,2	5,46	19,35
	Abril	627	21,4	3,95	12,92
	Mayo	889	88,8	2,68	9,00
	Junio	1194	74,4	2,68	6,87
	Julio	408	41,2	3,21	6,82
	Agosto	379	11,6	3,92	9,66
	Septiembre	339	24,4	5,62	10,16
	Octubre	399	17,2	6,87	14,25
	Noviembre	323	62,6	5,84	18,31
	Diciembre	334	56,6	5,87	21,62
2017	Enero	395	11	6,28	22,72
	Febrero	405	65,8	5,5	22,72
	Marzo	454	33,2	3,3	19,61
	Abril	549	58,8	3,3	13,43
	Mayo	435	20,4	3,67	11,29
	Junio	405	40,6	4,96	8,38
	Julio	394	20,2	3,53	8,22
	Agosto	379	86,8	4,94	9,57
	Septiembre	354	6,4	5,8	12,43
	Octubre	351	19,8	6,29	14,85
	Noviembre	437	102,9	5,05	16,08
	Diciembre	401	4,7	5,95	20,74

Tabla I.2. Características físico químicas del agua en el Valle Inferior del río Negro.

Mes	T media agua (°C)	pH	Conductividad (µS)	Salinidad (mg/l)
Enero	22,66	8,1	181,15	70,62
Febrero	21,59	7,7	161,93	64,38
Marzo	21,26	7,8	220,99	90,29
Abril	15,61	7,8	313,71	132,18
Mayo	11,04	8	313,22	131,95
Junio	7,21	7,7	308,57	129,83
Julio	6,24	7,9	82,76	31,02
Agosto	7,98	8	82,53	30,92
Septiembre	10,33	7,9	90	33,98
Octubre	14,88	8	133,08	52
Noviembre	18,77	8	168,63	67,28
Diciembre	20,95	8	182,46	73,3

I.3. OBJETIVOS E HIPÓTESIS DEL ESTUDIO.

I.3.1. Objetivo general



Estudiar y analizar la biología de la carpa común en el Valle Inferior del río Negro (Patagonia Argentina) para generar información de base que pueda ser de utilidad a las instituciones pertinentes en la gestión de manejo y control de plagas y especies invasoras.

I.3.2. Objetivos específicos



1-Conocer la fauna íctica acompañante de la carpa común.



2-Analizar la ecología trófica de la carpa común.



3-Analizar estructura de edades y tallas de la carpa común.



4-Evaluar reproducción y fecundidad de la carpa común.



5-Analizar la condición de las carpas y comprender que filtros bióticos y abióticos la regulan.

I.3.3. Hipótesis



La carpa común se ha establecido el Valle Inferior del río Negro en virtud de su plasticidad ecológica.



La carpa común es parte del ensamble íctico del Valle Inferior del río Negro.

I.4. MUESTREOS Y ARTES DE PESCA.

Para llevar a cabo los objetivos propuestos se realizaron 40 muestreos (al menos uno por mes), en distintos puntos del Valle Inferior del río Negro desde enero del 2016 hasta diciembre del 2017, obteniéndose un total de 746 individuos (Tabla I.3). Es importante mencionar que, durante los meses de abril, mayo, junio y julio de ambos años, la capturabilidad de la especie se dificultó, debido a que la carpa común prefiere el fondo del lecho del río ya que a bajas temperaturas y si el sustrato lo permite, llega a enterrarse (Swee & McCrimmon, 1966; Johnsen & Hasler, 1977; Otis & Weber, 1982; Horváth, 1985; García-Berthou, 2001), por lo tanto, se optó por relevarlas en sitios más accesibles, como los canales de IDEVI (Instituto de Desarrollo del Valle Inferior) y brazos secundarios del río.

Tabla I.3. Fechas en las que se muestreo durante los años 2016 y 2017 y la cantidad de individuos obtenidos.

Año	Mes	Fecha de muestreo	Individuos totales
2016	Enero	21 y 22	51
	Febrero	25 y 26	43
	Marzo	18	42
	Abril	9, 17 y 23	14
	Mayo	6 y 28	36
	Junio	23	26
	Julio	29	34
	Agosto	23,28 y 30	16
	Septiembre	21 y 27	27
	Octubre	14 y 21	25
	Noviembre	11, 17, 21, 22 y 24	48
	Diciembre	13 y 23	31
2017	Enero	24 y 26	32
	Febrero	20	30
	Marzo	18	34
	Abril	24	35
	Mayo	23 y 30	30
	Junio	28 y 3/7	29
	Julio	03/8	22
	Agosto	30	26
	Septiembre	04/10	30
	Octubre	4, 7 y 11/11	25
	Noviembre	30/11 y 1/12	30
	Diciembre	15	30
Total	24	40	746

Para capturar los ejemplares se emplearon distintas artes de pesca, como: red de arrastre, atarraya, trasmallo, cañas de pescar, tren de redes agalleras, copos y espineles (Figura I.4). En la tabla I.4 se muestra la cantidad de individuos muestreados con cada arte y las tallas máximas y mínimas obtenidas con cada una de las mismas. El empleo de esta amplia variedad de artes se debe a que es importante compensar los sesgos producidos por la selectividad de cada una de ellas (Ricker, 1975; Colautti, 1997). En un comienzo se optó por el uso de espineles

para obtener las carpas. Este arte fue utilizado por Colautti (1997) con muy buenos resultados, pero en este trabajo, solo se obtuvo un individuo. La maniobra de tendido del arte es bastante compleja ya que se enreda con facilidad sobre sí misma, por otra parte, el río Negro es correntoso y si los lastres no son lo suficientemente pesados el espinel se mueve constantemente. En las 2 primeras campañas se utilizaron 4 espineles de 25 m cada uno y como carnada se utilizó maíz enlatado, lombriz y caracol de tierra. Tanto las brazoladas como los anzuelos fueron cortados por las carpas, tal vez por haber estado contruidos con monofilamento de nylon de 0,5 mm de diámetro. Por lo tanto, para los posteriores muestreos se optó por excluirlos y utilizar una red de arrastre de 20 m de largo y 1 m de alto con 5 mm de tamaño de malla, un trasmallo de 20 m de largo y un metro de alto con un tamaño de malla externa de 330 mm e interna de 110 mm y cañas de pescar. Las carnadas utilizadas para la pesca con caña fueron básicamente 4: lombriz, caracol terrestre, una masa hecha a base de varios ingredientes (polenta, cacao, esencia de vainilla, harina y gelatina como aglutinante) y la almeja asiática no nativa *Corbicula fluminea*, esta última, de elevada apetencia para la carpa común. Para los últimos muestreos, se obtuvo una atarraya de 5 m de diámetro y 7 mm de tamaño de malla y 2 redes agalleras de monofilamento de 25 m de largo por 1,5 m de alto cada una, con 30 y 60 mm de tamaño de malla. Es importante remarcar que el esfuerzo de pesca no fue el mismo para todas las artes de pesca utilizadas.

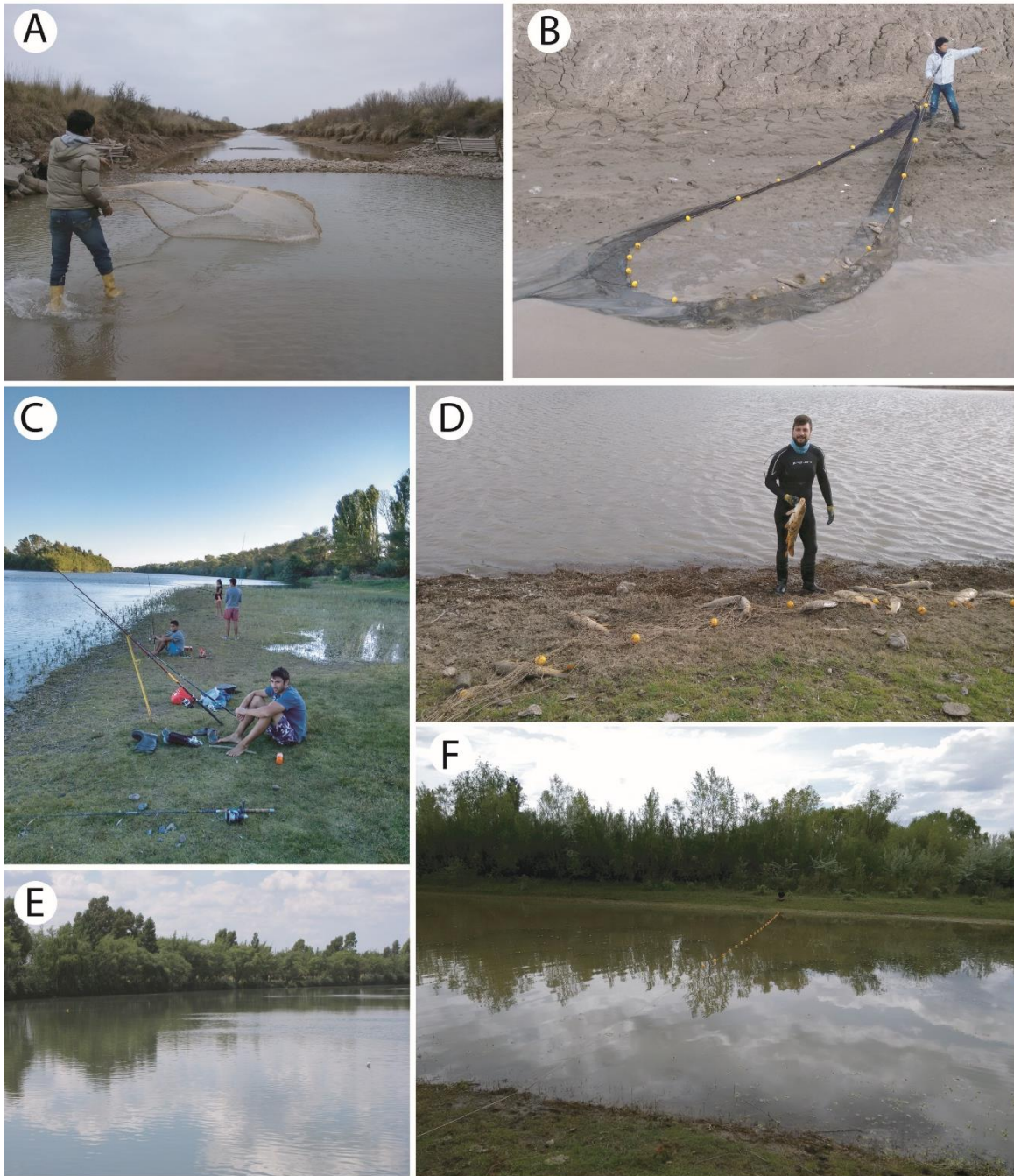


Figura I.4. Artes de pesca empleados durante los muestreos: **A.** Atarraya, **B.** Red de arrastre, **C.** Cañas de pescar, **D.** Trasmallo, **E.** Espinel y **F.** Red agallera.

En cada evento de muestreo se recolectaron en promedio 31 ejemplares por mes, de entre 45-823 mm de longitud total (L_T) intentando capturar ejemplares juveniles y adultos. Los juveniles muestreados fueron muy escasos (82 individuos de entre 45 y 300 mm), a pesar de que se utilizaron artes de pesca adecuados para su captura y en una gran variedad de ambientes. Por lo tanto, en concordancia con lo que plantea Colautti (1997), esto podría deberse a varios fenómenos, entre los que se pueden mencionar: que los juveniles no comparten nicho con los adultos, que las carpas jóvenes sean gregarias o que no se haya muestreado en el sitio ni el momento adecuado. De acuerdo a esto, se puede afirmar que las carpas juveniles poseen un comportamiento totalmente distinto al de los adultos (Colautti, 1997).

Tabla I.4. Número, rango de talla y talla media de carpas capturadas por arte de pesca.

Artes de pesca	Individuos capturados	Talla máx. L_{St} (mm)	Talla mín. L_{St} (mm)	Talla promedio (mm)
Agallera	5	282	163	205,80
Atarraya	75	462	101	361,96
Caña	306	658	184	380,54
Copo	1	341	341	341,00
Espinel	1	440	440	440,00
Red de arrastre	144	595	35	278,35
Trasmallo	214	700	119	463,81

I.5. PROCESAMIENTO DE LOS EJEMPLARES CAPTURADOS.

En cada evento de captura se recolectó, cuantificó y clasificó la fauna íctica acompañante (ver Capítulo II), identificando cada ejemplar hasta el nivel de especie y almacenándolo para su colección. Una vez capturadas las carpas, se procedió a procesarlas ya sea en el campo cuando fue posible o en el laboratorio cuando los sitios de muestreo se encontraban cercanos al mismo (Figura I.6). A cada carpa se le adjudicó un número de orden, se le tomó la longitud en mm, total (L_T) y estándar (L_{St}), el peso en g, total (W_T) y eviscerado (W_e) con una precisión de ± 5 gr. A cada individuo se le extrajeron 15 escamas del flanco anterior izquierdo para el estudio de edad y crecimiento. Para el análisis reproductivo se extirparon las gónadas, se las pesaron (W_G) en gr con una precisión de $\pm 0,01$ gr y se les asignó un estadio de

madurez según una escala macroscópica utilizada por Colautti (1997). Finalmente, para el análisis trófico, se extrajo la totalidad del tubo digestivo y se le asignó un estadio de repleción según una escala utilizada por Maiztegui (2016). Las escamas fueron reservadas en un sobre y los otolitos en un eppendorf con alcohol al 70%. Las gónadas y los tubos digestivos se preservaron en envases con formaldehído al 10% y al 4% respectivamente.



Figura I.5. Procesamiento de las carpas en el campo.

I.6. DISTRIBUCIÓN DE FRECUENCIA DE TALLAS (L_{st}).

La distribución de frecuencias de la longitud estándar (L_{st}) en milímetros de la totalidad de Carpas comunes muestreados en el Valle Inferior del río Negro a lo largo de los años 2016 y 2017, se representa en la figura I.6.

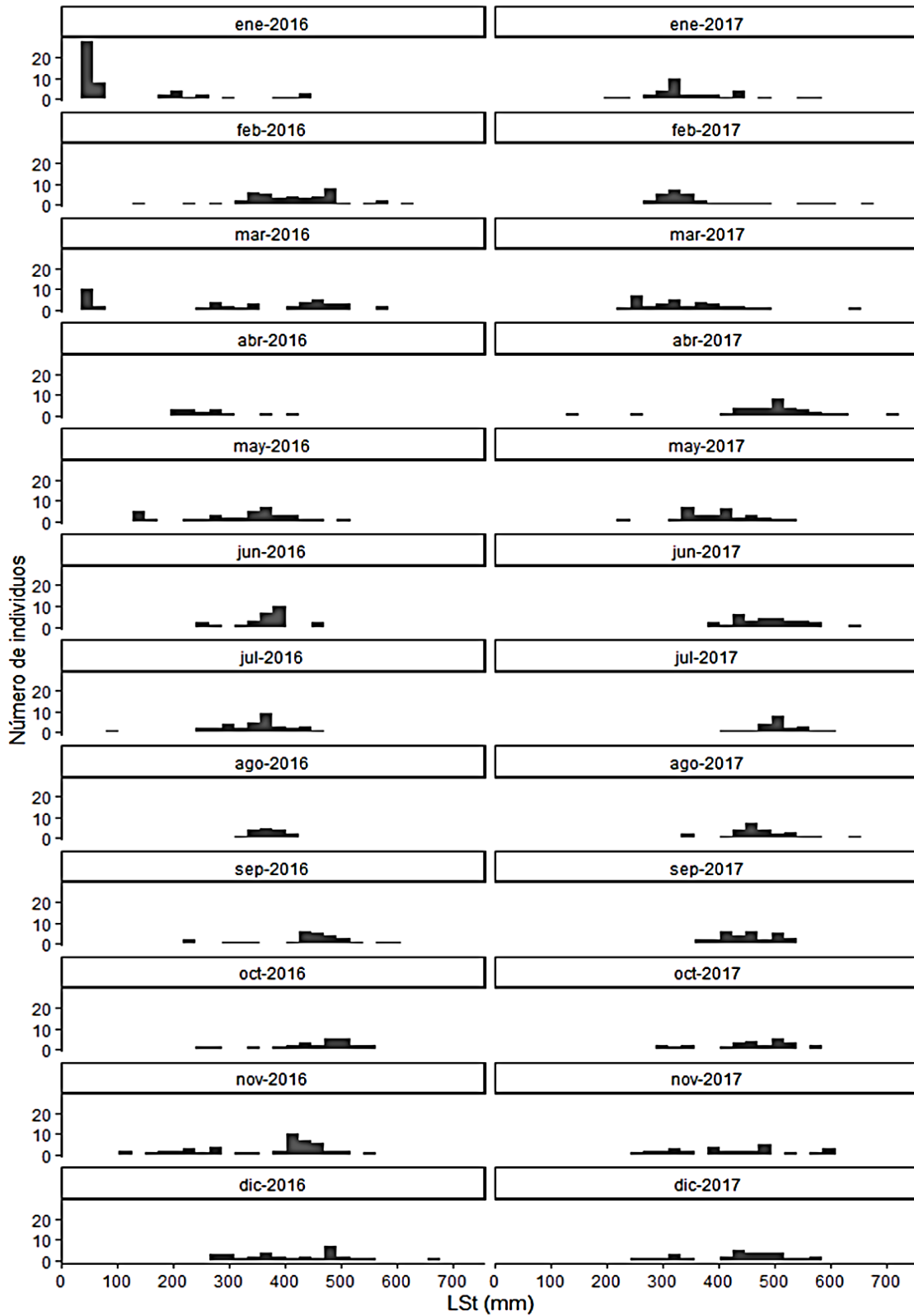


Figura I.6. Distribución de frecuencia mensual de tallas de los individuos muestreados a lo largo de los años 2016 y 2017.

Capítulo II

Comunidad de peces del Valle Inferior del río Negro



ÍNDICE

II.1. INTRODUCCIÓN.	37
II.2. METODOLOGÍA.	40
II.2.1. Artes de pesca.....	40
II.2.2. Composición de la ictiofauna del Valle Inferior del río Negro.....	42
II.3. RESULTADOS.....	42
II.4. DISCUSIÓN.	46

CAPÍTULO II: COMUNIDAD DE PECES DEL VALLE INFERIOR DEL RÍO NEGRO.

II.1. INTRODUCCIÓN.

América del Sur, con más de 5.000 especies de peces, tiene la fauna íctica más rica del mundo (Reis, 2003). Existen dos marcos biogeográficos que organizan las principales cuencas de la Región Neotropical. La más utilizada en la Argentina es la que delimita esta región en dos grandes áreas ictiogeográficas, la subregión Brasílica y la Austral (Figura II.1), con sus principales provincias ictiogeográficas reconocidas históricamente (Ringuélet, 1975; Arratia *et al.*, 1983; Almirón *et al.*, 1997; López *et al.*, 2008). La subregión Brasílica se caracteriza por una mayor diversidad de fauna íctica, distribuida en una amplia variedad de ambientes acuáticos, mientras que la subregión Austral presenta una menor diversidad tanto de peces como de ambientes. Abell *et al.* (2008) instauró una regionalización global de los ambientes de aguas continentales en ecorregiones, las cuales están definidas en base a uno o varios sistemas de aguas continentales que comprenden grandes áreas y que incluyen un conjunto de comunidades y especies naturales. Según esta regionalización, Sudamérica presenta 51 ecorregiones agrupadas a su vez en 13 complejos de cuencas, definidas por unidades hidrológicas y biogeográficas (Abell *et al.*, 2008; Albert & Reis, 2011; Reis *et al.*, 2017). Se caracteriza por exhibir un gradiente norte-sur de riqueza de especies, que disminuye a medida que aumenta la latitud (Reis *et al.*, 2017). Actualmente, Argentina presenta una biodiversidad de peces continentales de 570 especies (Mirande & Koerber, 2020), y un total de al menos 40 especies no nativas introducidas, de las cuales 18 son invasoras, 5 son potencialmente invasoras y las 17 restantes no se encuentran establecidas en la naturaleza (Espínola *et al.*, 2022).

La subregión Austral (Ringuélet, 1975) o la ecorregión Patagónica, es una de las que expone más altos endemismos en Sudamérica debido a la singularidad de su fauna (Abell *et al.*, 2008), y es el área donde se encuentra el río Negro, uno de los ríos más importante de la Argentina (Figura II.2).



Figura II.1. Localización del río Negro en la subregión Austral.

Tanto la cuenca de este río como la del río Colorado definen una zona de transición zoogeográfica, reconocida como ecotono, donde coexisten varias especies ícticas (Arratia *et al.*, 1983; Almirón *et al.*, 1997). Esta zona de contacto implicaría que el verdadero límite sur para la fauna ictícola de abolengo Brasílico (originaria de la subregión Brasílica), sería, por lo tanto, el río Negro, ya que en el río Chubut no se han registrado especies de dicho origen (Arratia *et al.*, 1983; Almirón *et al.*, 1997). La diversidad específica de las cuencas de los ríos Negro y Colorado se ve incrementada por la presencia de especies no nativas trasladadas y surgen interrogantes sobre el número de estas especies presentes en estas cuencas, la extensión de sus áreas de distribución y la causa de su presencia en el área (Baigún *et al.*, 2002).

La fauna y los paisajes patagónicos han sido modelados mediante varios procesos, entre los que podemos mencionar la herencia gondwánica, la elevación de los Andes, el hielo del Pleistoceno, la actividad volcánica, la introducción de fauna no nativa y el cambio climático (Pascual *et al.*, 2007). La ecorregión Patagónica incluye 15 especies nativas (Baigún & Ferriz, 2003) y 13 especies no nativas invasoras, provenientes de América del Norte, Europa y Asia (Espínola *et al.*, 2022). La introducción de especies ícticas puede suceder debido a varios vectores como la acuicultura extensiva, la pesca recreativa, acuarismo, uso como modelos biológicos en experimentos, control biológico, o entre otras cosas, a la fuga de individuos de las piscifactorías o el agua de lastre de los barcos (Zambrano *et al.*, 2006; Espínola *et al.*, 2022). Estas introducciones pueden ocasionar una reducción de la diversidad del ensamble (Rahel, 2000; Jackson, 2002) como consecuencia de la alteración, modificación o interrupción de la cadena trófica (Vander Zanden *et al.*, 1999; Zambrano *et al.*, 2006).

El objetivo de este capítulo es proporcionar información de referencia sobre la comunidad de peces del Valle Inferior del río Negro que cohabita con la carpa común.

II.2. METODOLOGÍA.

II.2.1. Artes de pesca.

Para la obtención de las muestras se utilizaron todas las artes de pesca descritas en el capítulo I. Los peces fueron recolectados mensualmente durante el 2016 y 2017 a lo largo de todo el Valle Inferior del río Negro (Figura II.2). En cada evento de muestreo los especímenes fueron intervenidos con una sobredosis de benzocaína y se conservaron en formaldehído al 10% para su posterior determinación. La identificación taxonómica de los especímenes se basó en Brian & Dyer (2006), Casciotta *et al.* (2005), Díaz de Astarloa *et al.* (2006), Rosso (2006), Miquelarena *et al.* (2008) y Almirón *et al.* (2015). Finalmente, los especímenes conservados fueron depositados en la colección ictícola del Museo Patagónico de Ciencias Naturales Juan Carlos Salgado de la ciudad de General Roca.

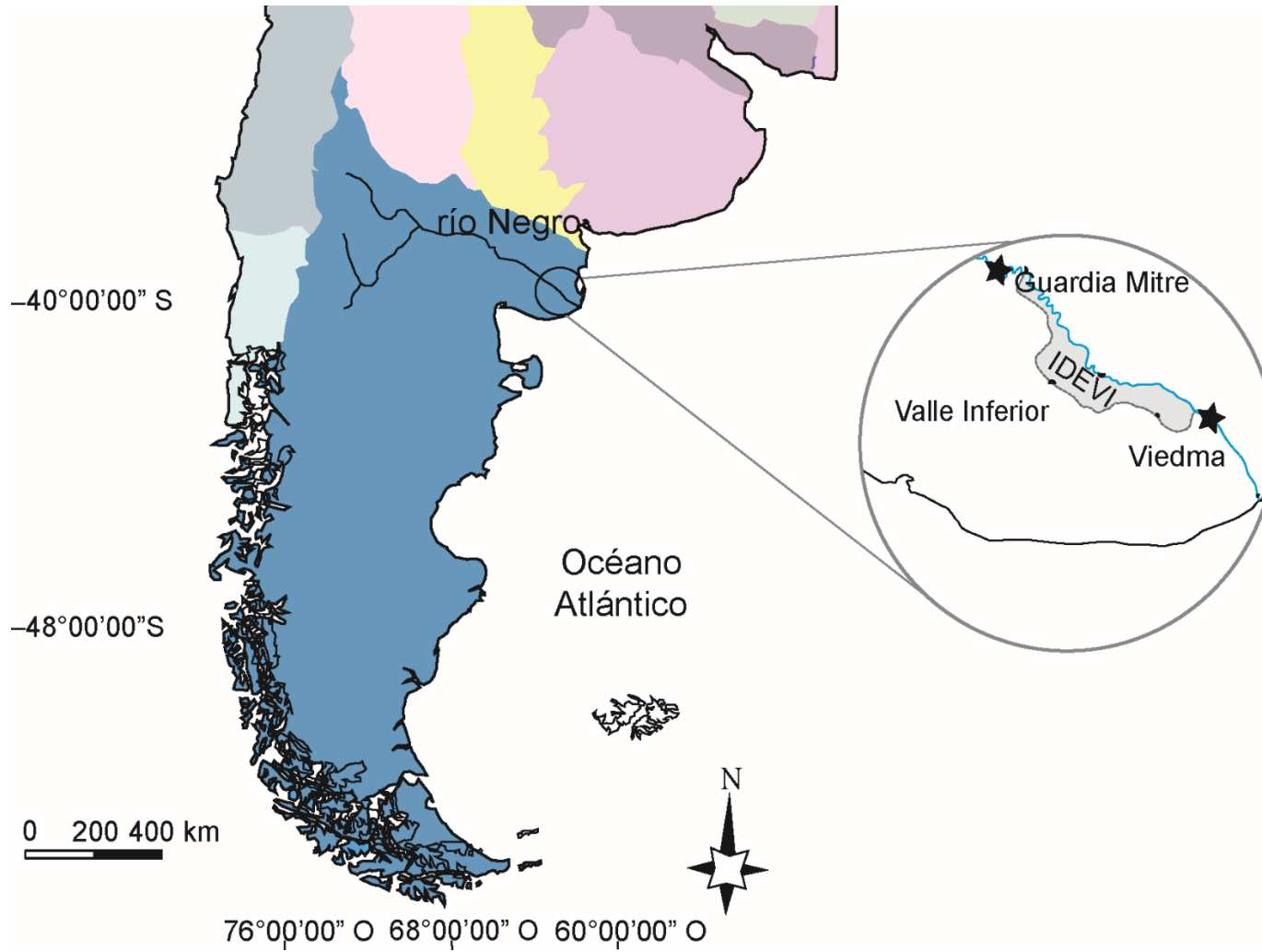


Figura II.2. Valle Inferior del río Negro. IDEVI (Instituto de Desarrollo del Valle Inferior). En color azul la ecorregión Patagónica según Abell *et al.* (2018).

II.2.2. Composición de la ictiofauna del Valle Inferior del río Negro.

Se definirán distintos términos con el fin de esclarecer la terminología utilizada en este capítulo respecto a las especies introducidas. Especie nativa: se refiere a una especie que se encuentra distribuida naturalmente en un área geográfica. Especie no nativa: especie transportada por acción antrópica (accidental o intencional) fuera de su área de distribución natural. Especie no nativa translocada: especie transportada por acción antrópica (accidental o Intencional) fuera de su área de distribución natural, dentro del mismo país. Especie establecida: hace referencia a una especie no nativa que luego de la introducción, se reproduce exitosamente creando una población autosuficiente en la naturaleza. Especie invasora: es una especie establecida capaz de propagarse (Williamson & Fitter, 1996b; Colautti & MacIsaac, 2004; Copp *et al.*, 2005; Guo & Ricklefs, 2010; Convention on Biological Diversity, 2014; Espínola *et al.*, 2022).

Se confeccionó una matriz con los datos de abundancia (número de individuos) de las especies muestreadas en las distintas estaciones del año durante los años 2016 y 2017. A partir de dicha matriz se realizó un Análisis de Agrupamiento (CLUSTER) mediante el Software estadístico PAST versión 4.11 (Hammer *et al.*, 2001). Para este análisis se utilizaron los valores del índice de similitud de Bray-Curtis, que se considera como una medida de la diferencia entre las abundancias de cada especie presente (Brower & Zar, 1984).

II.3. RESULTADOS.

De los 40 muestreos realizados a lo largo del 2016 y 2017 se obtuvo que la comunidad de peces del Valle Inferior está conformada por un total de 13 especies correspondientes a 9 órdenes y 11 familias (Tabla II.1). Los órdenes Atheriniformes, Siluriformes, Cyprinodontiformes y Characiformes estuvieron representados por dos especies cada uno, mientras que los órdenes Cypriniformes, Galaxiiformes, Mugiliformes, Perciformes y Pleuronectiformes solo por una. Las familias Atherinopsidae y Characidae fueron las más numerosas, con dos especies cada una, y las restantes familias estuvieron representadas por una sola especie. Del total de especies capturadas 3 son nativas de la ecorregión Patagónica (23%), 7

son especies no nativas (de las cuales 6 son translocadas) (54%) y 3 son especies marinas con intrusión fluvial (23%) (Figura II.3).

Tabla II. 1. Lista de especies que conforman la comunidad de peces del Valle Inferior del río Negro.

Orden	Familia	Especies	Origen
Atheriniformes	Atherinopsidae	<i>Odontesthes bonariensis</i>	Translocada
		<i>Odontesthes hatcheri</i>	Nativa
		<i>Cheirodon interruptus</i>	Translocada
Characiformes	Characidae	<i>Psalidodon pampa</i>	Translocada
		<i>Cyprinus carpio</i>	No nativa
Cypriniformes	Cyprinidae	<i>Jenynsia lineata</i>	Translocada
	Anablepidae	<i>Cnesterodon decemmaculatus</i>	Translocada
Cyprinodontiformes	Poeciliidae	<i>Mugil liza</i>	Marina
		<i>Galaxias maculatus</i>	Nativa
Mugiliformes	Mugilidae	<i>Percichthys trucha</i>	Nativa
Galaxiiformes	Galaxiidae	<i>Paralichthys orbignyanus</i>	Marina
Perciformes	Percichthyidae	<i>Corydoras paleatus</i>	Translocada
Pleuronectiformes	Paralichthyidae	<i>Genidens barbatus</i>	Marina
Siluriformes	Callichthyidae		
	Ariidae		

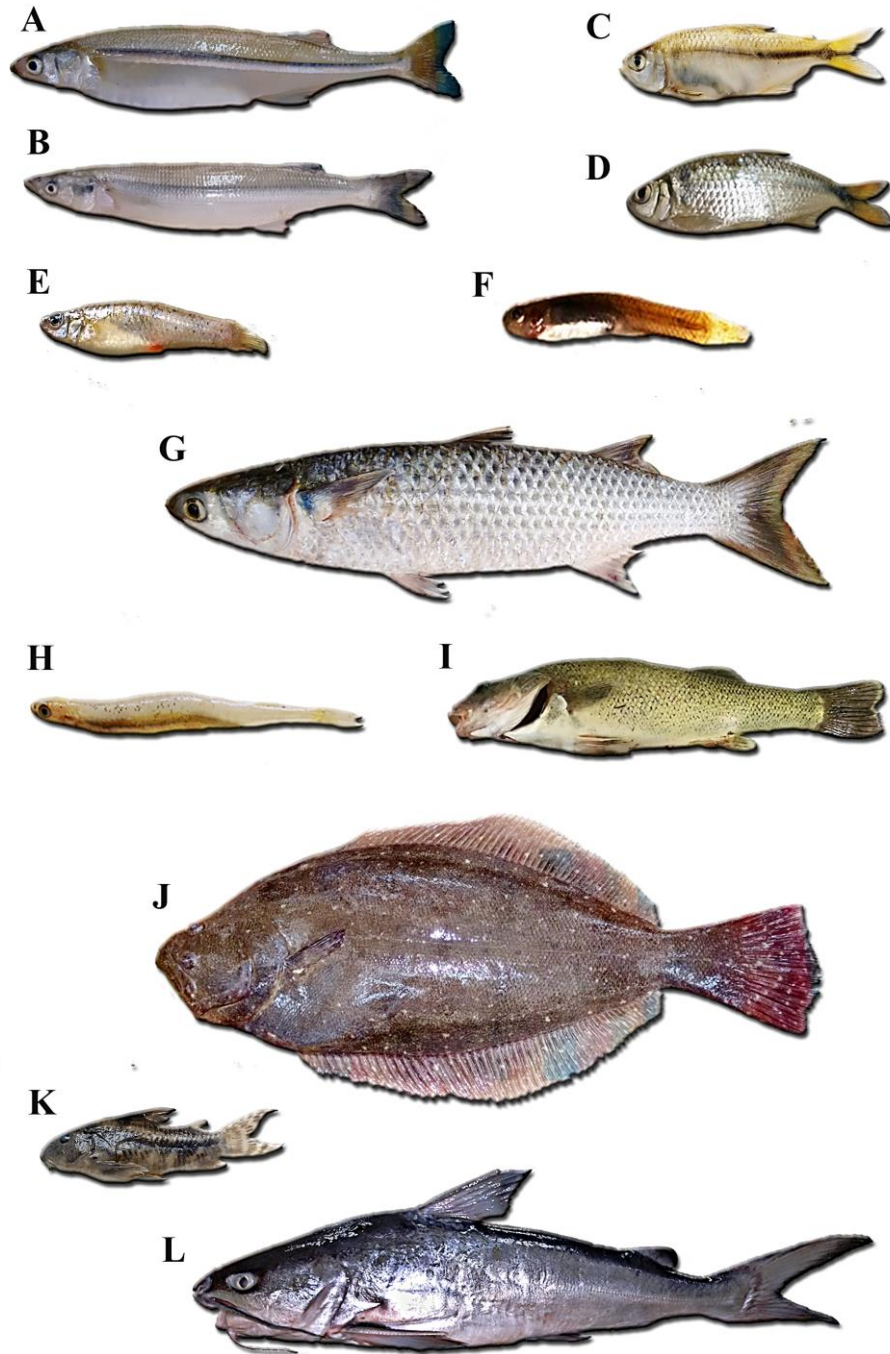


Figura II. 3. Peces de la comunidad del Valle Inferior del río Negro. **A.** *Odontesthes bonariensis*. **B.** *Odontesthes hatcheri*. **C.** *Cheirodon interruptus*. **D.** *Psalidodon pampa*. **E.** *Jenynsia lineata*. **F.** *Cnesterodon decemmaculatus*. **G.** *Mugil liza*. **H.** *Galaxias maculatus*. **I.** *Percichthys trucha*. **J.** *Paralichthys orbignyanus*. **K.** *Corydoras paleatus*. **L.** *Genidens barbatus*.

Las especies con mayor cantidad de individuos muestreados en el Valle Inferior del río Negro fueron *J. lineata* (1256 individuos), *C. carpio* (746 individuos), *O. hatcheri* (408 individuos) y *C. interruptus* (366 individuos), y las que menos individuos presentaron fueron *M. liza* (1 individuo), *G. maculatus* y *P. orbignyanus* (5 individuos cada una), *O. bonariensis* (11 individuos) y *P. trucha* (22 individuos).

El análisis de clúster por índice de similaridad de Bray-Curtis (Figura II.4), exhibió 2 clústeres principales, uno formado por los inviernos, y el otro constituido por los veranos, los otoños y las primaveras de ambos años. El grupo invierno presenta 5 especies (*C. carpio*, *O. hatcheri*, *P. pampa*, *C. interruptus* y *J. lineata*) que comparten entre los inviernos de ambos años. Dentro del segundo clúster principal se encuentra el grupo verano, donde el verano del 2016 presenta una especie más (*P. trucha*) que el verano del 2017, sin embargo, comparten 7 especies (*C. carpio*, *O. hatcheri*, *P. pampa*, *C. interruptus*, *C. paleatus*, *G. barbuis* y *J. lineata*). En el grupo primavera, la primavera del 2017 presenta una especie más (*M. liza*) que la primavera de 2016, sin embargo, comparten 11 especies (*C. carpio*, *O. hatcheri*, *O. bonariensis*, *P. pampa*, *C. interruptus*, *C. paleatus*, *G. barbuis*, *J. lineata*, *C. decemmaculatus*, *G. maculatus* y *P. orbignyanus*). El otoño de 2017 se encuentra más cercano del grupo primavera, debido a que comparten 9 especies entre ellos (*C. carpio*, *O. hatcheri*, *O. bonariensis*, *P. pampa*, *C. interruptus*, *C. paleatus*, *J. lineata*, *C. decemmaculatus* y *P. orbignyanus*). Finalmente, otoño del 2016 comparte 8 especies con otoño de 2017 y el grupo primavera (*C. carpio*, *O. hatcheri*, *O. bonariensis*, *P. pampa*, *C. interruptus*, *C. paleatus*, *J. lineata* y *C. decemmaculatus*), pero difiere de todos ellos en que presenta *P. trucha* y carece de *P. orbignyanus*.

Existen 3 especies (*O. bonariensis*, *C. decemmaculatus* y *P. orbignyanus*) que solo fueron muestreadas en otoño y primavera.

G. barbuis solo fue muestreado durante el verano y la primavera, mientras que *G. maculatus* y *M. liza* solo fueron muestreadas durante la primavera.

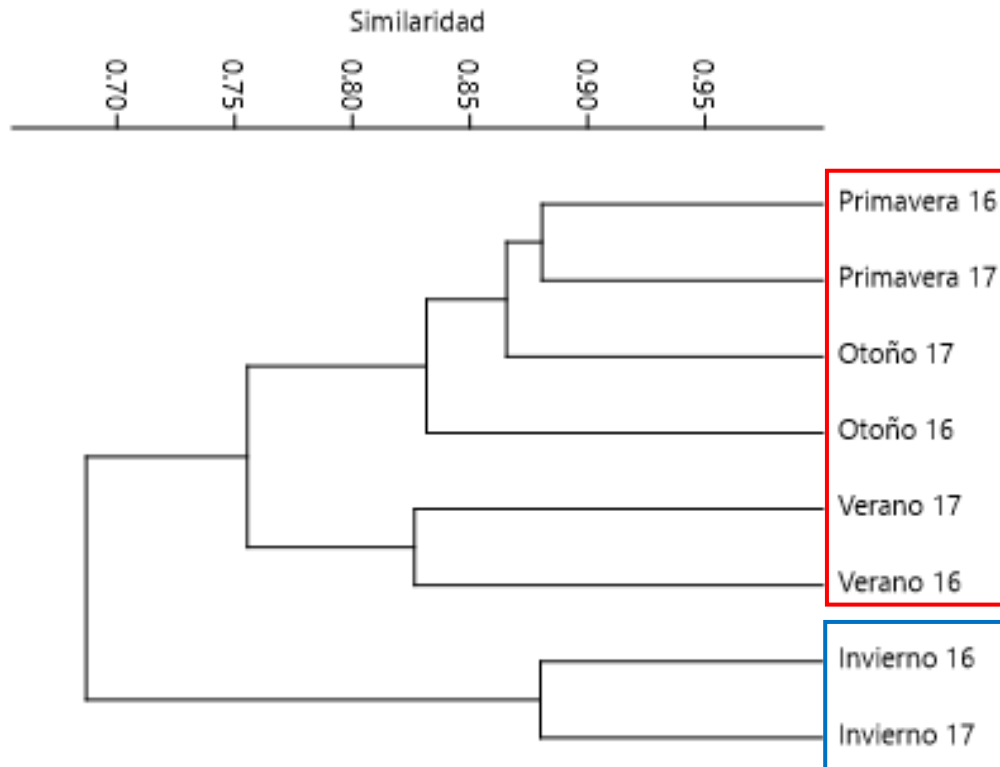


Figura II.4. Árbol de conglomerados (CLÚSTERS) donde se expone el índice de similitud de Bray- Curtis entre estaciones del año (Coeficiente de correlación cofenética 0,85). Se distinguen dos clústeres, uno recuadrado en rojo y otro en azul.

II.4. DISCUSIÓN.

La destrucción del hábitat, la contaminación, la sobreexplotación, el cambio climático y las especies invasoras han llevado a reducciones significativas en la diversidad biológica (Dornelas *et al.*, 2014). Las especies invasoras son una característica destacada de muchos ensamblajes y han contribuido a una mayor homogeneización biótica. Las comunidades están cada vez más dominadas por especies cosmopolitas (Magurran, 2016).

Un claro ejemplo de esto son las comunidades de agua dulce de la Patagonia, que en la actualidad están dominadas en gran medida por peces introducidos (Dyer, 2000; Pascual *et al.*, 2002). La riqueza íctica en Patagonia es pobre en comparación con otras regiones templadas frías del hemisferio sur, incluso considerando a las especies translocadas como parte de la fauna (Baigún & Ferriz, 2003). Quince

especies han sido introducidas en Patagonia desde América del Norte y Europa, de las cuales al menos once se han establecido (Pascual *et al.*, 2007). Otras especies han sido traslocadas desde otras ecorregiones argentinas, y según Baigún y Ferriz (2003) estas especies constituyen el 30% de la riqueza específica en la zona norte de la Patagonia; sin embargo, al menos en el Valle Inferior del río Negro este porcentaje actualmente es mayor (Soricetti *et al.*, 2020).

Alvear *et al.* (2007) reportaron un total de 13 especies para todo el río Negro, considerando a *Percichthys trucha* y *Percichthys colhuapiensis* como dos especies válidas, como postularon Arratia y Quezada-Romegialli (2019). Sin embargo, Ruzzante *et al.*, (2006, 2011), según datos moleculares, sostienen que la única especie válida en el oriente de los Andes es *P. trucha*. En este contexto, Crichigno *et al.* (2014) concluyen que las variaciones morfológicas inducidas por la dieta y la plasticidad fenotípica observadas en *P. trucha* son posibles causas de la variación observada en la naturaleza, y, por lo tanto, *P. trucha* y *P. colhuapiensis* son en realidad la misma especie, pero con diferencias morfológicas atribuibles a estas variaciones.

A esta lista de especies encontradas por Alvear *et al.* (2007) en el río Negro, se le agregan *G. barbatus*, *P. orbignyanus*, *P. pampa* y *C. decemmaculatus*. Asimismo, en verano, pescadores locales han obtenido juveniles de *Micropogonias furnieri* en inmediaciones de Viedma (Bruno Rodríguez com. Pers.). Cabe mencionar que esta especie tiene el potencial de utilizar las aguas estuarinas como área de desove (Acha *et al.*, 1999), por lo tanto, su presencia frente a las costas de Viedma podría deberse a que la desembocadura y sus inmediaciones estarían funcionando como área de cría.

La ausencia en nuestros muestreos de las especies nativas *Geotria macrostoma* y *Diplomystes viedmensis* podría deberse al sesgo producido por las artes de pesca o la complejidad de los ambientes muestreados, factores que están directamente relacionados con el éxito de las capturas (Harvey & Cowx, 1996). Así lo confirma Riva Rossi *et al.* (2020) quienes obtuvieron tres individuos de *G. macrostoma* utilizando la pesca eléctrica. La disminución en la abundancia de *D. viedmensis* fue

atribuida en las últimas décadas a causas hipotéticas como la destrucción del hábitat, crecimiento lento, pesca excesiva y a la competencia y/o depredación por parte de los salmónidos (Arratia *et al.*, 1983; Macchi *et al.*, 1999).

El Valle Inferior del río Negro se encuentra habitado por una comunidad de peces cuyos integrantes más numerosos son las translocadas *J. lineata* y *C. interruptus*, la nativa *O. hatcheri* y la no nativa *C. carpio*. Complementariamente, existe una fuerte componente marina que conforme se distancia del estuario, disminuye su abundancia. Las especies nativas como la perca y el puyen exhiben escasos individuos, y en el caso del puyen podría deberse a que es una especie muy consumida por otros peces, particularmente por salmónidos y percas (Macchi *et al.*, 1999), incluso los adultos de *G. maculatus* se alimentan de huevos y juveniles de su misma especie (Campos, 1970; Macchi *et al.*, 1999). Una gran proporción de las especies no nativas presentes en Patagonia fueron traslocadas ya que son utilizadas como carnada viva para la pesca deportiva y comercializadas para la acuicultura (Pérez & López Cazorla, 2008). Entre estas especies encontramos las mojarras *P. pampa*, *C. interruptus* y el vivíparo *C. decemmaculatus*. Cabe mencionar que Casciotta *et al.* (2005) consideran que *P. pampa* sería la única especie del género *Psalidodon* que habita ríos y arroyos al sur de la provincia de Buenos Aires, por lo tanto, todas las referencias que citan *A. eigenmanniorum* (Baigún & Ferriz, 2003; Pascual *et al.*, 2007; Cussac *et al.*, 2016) corresponderían probablemente a *P. pampa* (Soricetti *et al.*, 2020).

Otra de las especies traslocadas es el pejerrey argentino *O. bonariensis*, quien fue introducido en Patagonia a mediados del siglo pasado con fines pesqueros deportivos (Baigún & Ferriz, 2003; Rosso, 2006; Tombari & Volpedo, 2008). Esta especie se ha hibridado con *O. hatcheri* en el Lago Pelegrini (Crichigno *et al.*, 2014; Rueda *et al.*, 2017) y podrían estar reemplazando o disminuyendo las poblaciones del pejerrey nativo en el río Negro, como sucedió en algunos embalses de la cuenca del río Colorado (Rueda *et al.*, 2017), sin embargo, en nuestros muestreos la cantidad de individuos de pejerrey patagónico fue cuantiosa.

El análisis de conglomerados reveló 2 clústeres claros, “inviernos” por un lado y “veranos”, “primaveras” y “otoños” por otro, lo que indica que existe un patrón estacional relacionado a la cantidad de especies y a la abundancia de individuos. Las comunidades ecológicas están altamente influenciadas por los cambios temporales en las condiciones ambientales (Houlahan *et al.*, 2007). Los muestreos exhibieron que los inviernos son muy similares entre sí y presentan una escasa cantidad de especies (5 especies), lo que se explica por las bajas temperaturas que reducen las tasas metabólicas y la capacidad de natación de los peces (Brett & Groves 1979). Las primaveras también son muy similares entre sí y mostraron una gran cantidad de especies (12 especies), lo que podría explicarse por un incremento en la actividad de los peces debido al comienzo de la época reproductiva y de desove como respuesta al aumento de la temperatura y el fotoperíodo (Pankhurst *et al.*, 2003). Cabe mencionar que en primavera es cuando se muestrearon las 3 especies de ingresión marina. *M. liza* es una especie estuarina que desova en el océano entre otoño e invierno (Lemos *et al.*, 2016). *G. barbuis*, es una especie anádroma que habita en los estuarios y la plataforma continental marina desde Brasil hasta Argentina (Avigliano *et al.*, 2015). Se sabe poco sobre los movimientos que realizan y los ambientes que frecuentan los bagres marinos a lo largo de su ontogenia (Avigliano *et al.*, 2015), pero su presencia en el río Negro probablemente se debe al hecho de que las hembras desovan en agua dulce. De hecho, en este estudio los especímenes solo fueron obtenidos en primavera y verano. El comportamiento migratorio del bagre es complejo (Avigliano *et al.*, 2015), y según Albuquerque *et al.* (2012) la plasticidad de estos desplazamientos puede verse influenciada por las condiciones ambientales y la disponibilidad de alimento en las diferentes áreas frecuentadas.

Los veranos exhibieron 8 especies, y esta baja cantidad podría estar relacionada con las elevadas temperaturas, ya que las especies se alejan de las aguas costeras y se distribuyen en regiones más profundas de la columna de agua cuando esto sucede (Gebhart & Summerfelt, 1975), por lo tanto, las especies muestreadas fueron las que se encontraban presentes en la costa. El otoño fue la estación más variable, la mayoría de las especies se compartían con las muestreadas durante la

primavera, tal vez porque ambas son estaciones de transición entre climas extremos.

Ciertas especies mostraron un patrón estacional más claro que otras. Los puyen y la liza fueron muestreados solamente en primavera, mientras que el bagre marino solo fue muestreado en primavera y verano. Otras especies como el pejerrey bonaerense, el lenguado y la madrecita de río fueron muestreadas en otoño y primavera.

Solo la especie nativa *O. hatcheri* y las no nativas *C. carpio*, *P. pampa*, *C. interruptus* y *J. lineata* fueron las únicas especies que se muestrearon a lo largo de todo el año, exponiendo la capacidad de adaptación que presentan las especies no nativas a las condiciones ambientales de este río.

Arratia *et al.* (1983) mencionan que el río Negro representa el verdadero límite para la ictiofauna patagónica, ya que nunca se reportaron especies translocadas de origen brasílico al sur de éste. Por ello, es de suma importancia gestionar a corto plazo estrategias de manejo y control de especies introducidas ya que siete de las trece especies muestreadas en el Valle inferior (>50%) no son nativas, y la mayoría de ellas han ampliado su distribución en este último tiempo (Soricetti *et al.*, 2020). Baigún *et al.*, (2002) señalan que especies como *J. lineata* y *C. paleatus*, gracias a su amplia tolerancia a la variación de salinidad y bajas temperaturas, lograron establecerse en el norte de Patagonia. Es así, que *J. lineata* se encuentra en aguas dulces y ambientes marinos cubriendo un amplio rango de distribución (Calviño & Alonso, 2016; Amorim & Costa, 2019). Sin embargo, esta especie fue muestreada por Mac Donagh en 1936, en cercanías a Viedma. Por lo tanto, no habría sido traslocada, ya que en esa época no se encontraba en auge el acuarismo ni la utilización de carnada viva para la pesca deportiva del pejerrey. Tal vez la explicación de su presencia en este río esté más relacionada con la hipótesis planteada por Cione y Barla (1997) y Casciotta *et al.* (1999). Ellos mencionan que algunas especies podrían haber ingresado a ciertas áreas durante períodos donde acontecieron regresiones marinas, a través de conexiones que actualmente se encuentran sumergidas en la plataforma marina. Por lo tanto, todos los ríos de pendiente atlántica del sur de la región Pampeana, donde esta especie es muy

abundante, habrían estado conectados con los ríos Colorado y Negro formando tal vez un gran estuario por donde *Jenynsia lineata* habría ingresado a este cauce y permanecido desde entonces.

Con respecto a *Corydoras paleatus*, esta especie fue capturada por Baigún y Ferriz. (2002) en el río Limay, entre los años 2000 y 2002. Esta especie también es ampliamente utilizada para acuarismo, siendo una de las principales vías de introducción en los ecosistemas alrededor del mundo (Baigún & Ferriz, 2002; Gertzen *et al.*, 2008; Maceda-Veiga *et al.*, 2013).

Otra especie introducida en la Patagonia es el salmón Chinook, *Oncorhynchus tshawytscha*, como resultado de escapes de la acuicultura chilena (Wegrzyn & Ortubay, 2006; Di Prinzio & Pascual, 2008; Cussac *et al.*, 2016). La primera población establecida de esta especie en Patagonia se identificó en la cuenca del río Santa Cruz, en el año 2003 (Ciancio *et al.*, 2005). En 2015 se registra la primera captura de un salmón Chinook en el río Limay (Com. Pers).

Actualmente en la Patagonia, los sistemas longitudinales están casi ausentes (Baigún & Ferriz 2003), por lo tanto, esta falta de conexión entre cuerpos de agua disminuye la capacidad de dispersión de las especies no nativas. Sin embargo, los cambios artificiales en el paisaje, el transporte de peces como carnada viva para la pesca deportiva o la comercialización con fines de acuarismo (Pérez & López Cazorla 2008), sumado al constante avance del cambio climático, pueden facilitar la expansión hacia el sur de especies no nativas.

La fauna íctica de la Patagonia seguirá siendo moldeada por el cambio climático y las perturbaciones humanas, no solo a través de sus efectos directos sobre la especie, sino también a medida que faciliten la competencia y la depredación entre especies nativas e introducidas (Cussac *et al.*, 2004; Pascual *et al.*, 2007), generando cambios potenciales en la composición y abundancia relativa de la comunidad de peces (Pascual *et al.*, 2007).

Capítulo III

Relación longitud-peso e índices de condición



ÍNDICE

III.1. INTRODUCCIÓN.	54
III.2. METODOLOGÍA.	55
III.2.1. Relación longitud-peso (WLR)	55
III.2.2. Factor de Condición Relativo (K_N)	56
III.3. RESULTADOS	57
III.4. DISCUSIÓN.	64

CAPÍTULO III: RELACIÓN LONGITUD-PESO E ÍNDICES DE CONDICIÓN.

III.1. INTRODUCCIÓN.

En la investigación biológica pesquera, el análisis de la relación longitud-peso (WLR por las siglas en inglés Weight–Length Relationships), es utilizada para (I) estimar el tipo de crecimiento (isométrico o alométrico) a partir de la longitud y el peso de los peces (Ricker, 1975), (II) determinar la condición de los peces (Anderson & Gutreuter, 1983; Richter *et al.*, 2000) y (III) para comparar la historia de vida de una especie en diferentes ambientes o épocas del año (Wootton, 1990; Pauly, 1993; Petrakis & Stergiou, 1995; Gonçalves *et al.*, 1997; Bayhan *et al.*, 2008; Hossain *et al.*, 2015). La WLR da una idea de la relación matemática entre longitud y peso, donde generalmente, el peso de los peces varía al cubo de su longitud (Murphy & Willis, 1996). Sin embargo, la relación real puede diferir significativamente de ella (Le Cren, 1951), ya que los peces no conservan la misma forma a lo largo de toda su vida. La WLR permite la conversión de ecuaciones de crecimiento en talla a crecimiento en peso para su uso en modelos de evaluación de stock y estimación de biomazas a partir de la observación de tallas (Moutopoulos & Stergiou, 2002). Varios factores biológicos como el sexo, el tamaño del pez, la condición fisiológica y la madurez gonadal, la alimentación y la gordura tienen una influencia significativa sobre la WLR de los peces (Le Cren, 1951; Devraj, 1973; Bashirullah, 1975; Anibeze, 2000; Mazumder *et al.*, 2015). Al mismo tiempo, las WLR también puede ser utilizada para comparar morfológicamente especies y poblaciones (Petrakis & Stergiou, 1995; King, 1996).

A partir de la WLR se pueden calcular varios índices, utilizados comúnmente por los biólogos pesqueros, para comparar la condición o el bienestar de los peces (Sani *et al.*, 2010; Hossain *et al.*, 2013). El más común, se llama factor de Condición de Fulton (K) y se calcula a partir de la relación entre el peso de un pez (W_T) y su longitud (L): $K = W / L^3$ (Ricker, 1975). Este índice se basa en la hipótesis de que los peces más pesados de una determinada longitud se encuentran en mejores condiciones fisiológicas (Bagenal & Tesch, 1978a; Froese, 2006). Otro índice muy utilizado es el Factor de Condición Relativa (K_N), que es la relación entre el peso observado y el peso esperado por la WLR del pez e indica la idoneidad de una masa

de agua específica para el crecimiento de los peces (Le Cren 1951). La condición de los peces, es un componente esencial de la biología pesquera que se utiliza para evaluar la salud general de las poblaciones (Gulland, 1983). Además, es indicativa de circunstancias ambientales y biológicas recientes (Le Cren, 1951). Se ha informado que el factor de condición de los peces está influenciado por una serie de factores como el inicio de la madurez (Hoda, 1987), el desove (De Silva & Silva, 1979; Al-Daham & Wahab, 1991), sexo y madurez (Gowda *et al.*, 1987; Doddamani *et al.*, 2001), y la contaminación (Bakhoum, 1994; Devi *et al.*, 2008). Por lo tanto, este índice proporciona información relevante sobre el éxito actual y a futuro de la población a través de su vinculación con el crecimiento, la reproducción y la supervivencia. Aunque estos indicadores son indirectos, son sumamente útiles para analizar las variaciones en la tasa de crecimiento (Wootton, 1990; R. Anderson & Neumann, 1996).

Por lo tanto, el objetivo del presente capítulo es analizar la condición de las carpas en el Valle Inferior del río Negro y comprender qué variables, tanto físicas como biológicas, la regulan.

III.2. METODOLOGÍA.

Con los datos obtenidos de la medición de talla y peso de los individuos muestreados a lo largo de los años 2016 y 2017 (ver Capítulo I), se calculó la relación longitud-peso (WLR) y el Fator de Condición Relativo (K_N).

III.2.1. Relación longitud-peso (WLR)

Inicialmente se utilizó la fórmula de transformación logarítmica de Le Cren para establecer la WLR (Le Cren, 1951). Posteriormente, se empleó la ecuación talla-peso $W' = a * L_{St}^b$ para estimar la relación entre el peso (g) de las carpas y su longitud estándar (mm). Donde, W' es el peso estimado, L_{St} es la longitud estándar y “a” y “b” son los coeficientes de la regresión funcional. El parámetro “a” está relacionado a la forma del cuerpo, mientras que “b” está relacionado con el tipo de incremento del peso corporal en relación a la variación de longitud, representando un crecimiento isométrico cuando el valor es = 3, alométrico positivo cuando el valor es > 3 y alométrico negativo cuando el valor es < 3 (Ricker, 1979). El peso utilizado

para las regresiones correspondió al peso corporal total observado (W_T) y al peso corporal observado sin gónadas (W_{SG}). En el primer caso (W_T) se utilizaron todos los ejemplares muestreados (745), mientras que en el segundo caso (W_{SG}), solo se utilizaron individuos a los que se le podía diferenciar el sexo (665). Posteriormente, se aplicó el test de Student (Sokal & Rohlf, 1995) al conjunto de coeficientes de crecimiento (b) de todos los individuos, tanto para la WRL de los pesos corporales totales, como para la WRL de los pesos corporales sin gónada, y así establecer en cada caso, si el crecimiento era isométrico o no.

III.2.2. Factor de Condición Relativo (K_N)

Se decidió utilizar el K_N y no el factor de condición de Fulton (K), ya que el primero mide cuán desviada está la condición de un individuo con respecto a una condición poblacional estándar, y el segundo mide la desviación de un pez ideal hipotético. Con el K_N , es posible distinguir y medir por separado las influencias sobre la condición de longitud y otros factores, mientras que estos no se separan fácilmente cuando se utiliza el K (Le Cren, 1951).

Por lo tanto, se calculó el Factor de condición relativo K_N (Le Cren, 1951), como el cociente entre el peso total observado (W_T) y el peso total estimado (W'_T) obtenido a partir del modelo de regresión WLR. La fórmula es la siguiente:

$$K_N = W_T / W'_T$$

También se calculó el Factor de Condición Relativo $K_{N(SG)}$, pero utilizando el peso sin gónadas de los individuos (W_{SG}).

$$K_{N(SG)} = W_{SG} / W'_{SG}$$

El $K_{N(SG)}$ se calculó para poder discriminar si la condición de los peces, en mayor o menor medida, está influenciada por las gónadas. Por lo tanto, se graficaron los valores del K_N y el $K_{N(SG)}$ de cada individuo y el promedio mensual de cada uno de los índices con sus respectivos desvíos.

Luego, se graficaron los valores de la media mensual para hembras de K_N , $K_{N(SG)}$ e IGS, con el fin de hallar la relación que existe entre estas variables. Complementariamente, se analizó la relación que existe entre estos dos índices de

condición y algunas variables ambientales como el nivel hidrométrico y la temperatura del aire, a través de un análisis de Correlación de Spearman.

El índice gonadosomático (IGS) es la relación que existe entre el peso de las gónadas (W_G) y el peso total observado (W_T), y es un indicador de uso común en los períodos reproductivos y fue calculado de la siguiente manera:

$$IGS = (W_G * 100) / W_T$$

Con los valores medios mensuales del K_N (SG) y de K_N a lo largo de ambos ciclos anuales (2016 y 2017), se realizaron dos ANOVA de dos factores (año y estación), con el objetivo de examinar diferencias en la condición de los peces entre estaciones del año. Cabe destacarse, que cada mes fue asignado a una estación del año. Posteriormente, cuando fue necesario, se realizó un Test post Hoc de Tukey (Zar, 1999) para hallar entre que medias existían diferencias significativas.

En todos los casos, se utilizó el software estadístico InfoStat versión estudiantil (Di Rienzo *et al.*, 2020) para realizar los análisis. La normalidad se testeó mediante Shapiro-Wilk y la homocedasticidad mediante Bartlett.

III.3. RESULTADOS.

Los coeficientes de determinación (R^2) de las WLR fueron elevados, indicando una buena calidad de predicción de las regresiones para las carpas del Valle Inferior del río Negro. En las figuras III.1 y III.2, se presentan las ecuaciones de las funciones con los valores de a y b, y el número de individuos utilizados en cada caso.

Al analizar el peso total de los ejemplares en función de su longitud estándar (Figura III.1), se encontró una relación potencial con un buen ajuste de la curva ($R^2 = 0,95$).

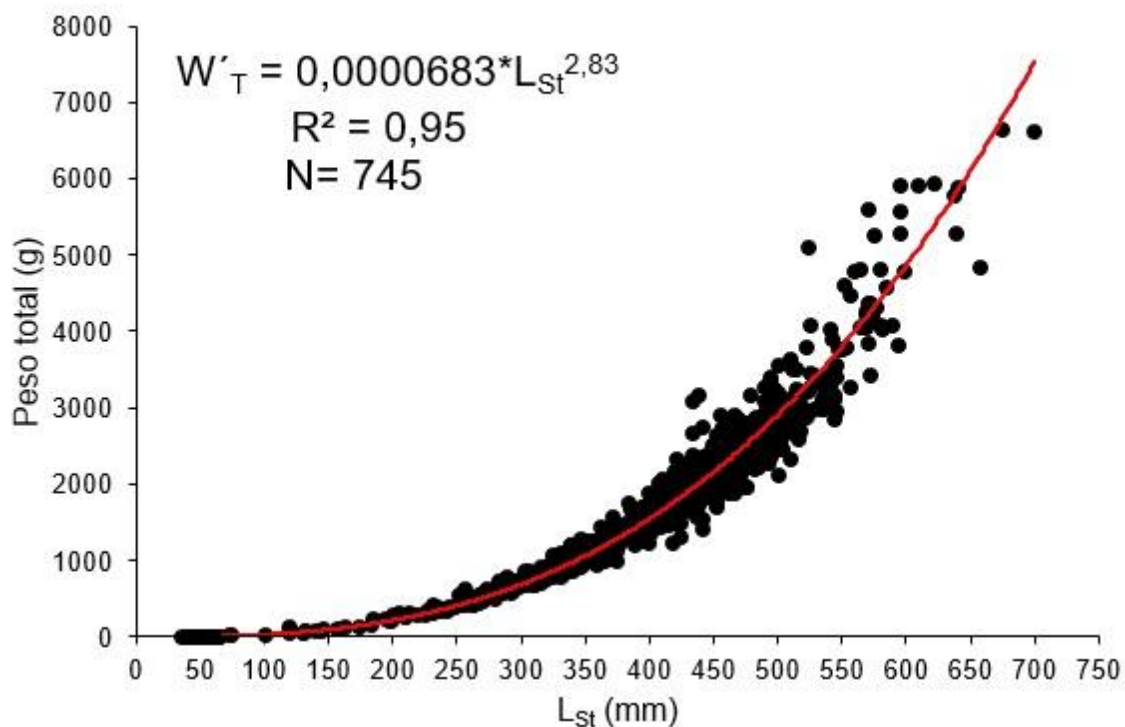


Figura III.1. Relación longitud-peso (WLR) de la totalidad de individuos muestreados en el Valle Inferior del río Negro. Se observa además la ecuación de la función junto con su R^2 y el N. L_{St} (mm) longitud estándar en milímetros. W'_T peso total estimado.

La relación del peso sin gónadas con respecto a la talla de los individuos (Figura III.2), también fue potencial y expuso un buen ajuste ($R^2 = 0,94$).

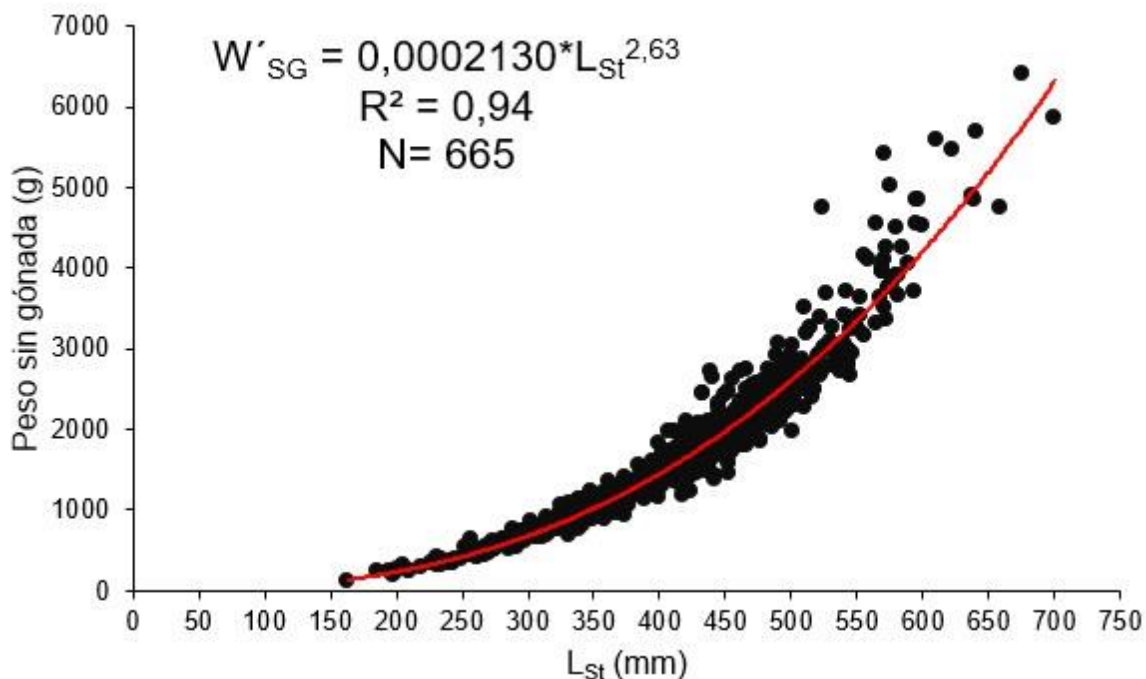


Figura III.2. Relación longitud-peso (WLR) sin gónadas de la totalidad de individuos muestreados en el Valle Inferior del río Negro. Se observa además la ecuación de la función junto con su R^2 y el N. L_{St} (mm) longitud estándar en milímetros. W'_{SG} peso sin gónadas estimado.

El valor que adquirió el parámetro b en ambas funciones fue cercano a 3 (2,83 y 2,63), lo que indica que el crecimiento de la población de *C. carpio* en el río Negro es alométrico negativo, es decir, los peces tienden a presentar un cuerpo más fusiforme que si el crecimiento fuese isométrico. El test de Student confirmó que los valores del coeficiente de crecimiento (b) para cada grupo de datos son alométrico negativo (Tabla III.1). Para la relación longitud estándar-peso total de todos los individuos, el coeficiente de crecimiento b fluctuó entre 2,69 y 2,90 ($\pm 0,02$) y para la relación longitud estándar-peso total sin gónadas, el coeficiente de crecimiento b fluctuó entre 2,57 y 2,70 ($\pm 0,02$).

Tabla III.1. Resultados de la prueba T. Coeficiente de crecimiento (b). Estadístico t (T).

Variable	n	Media	T	p
b peso total	745	2,83	-230,9	<0,0001
b peso sin gónadas	665	2,63	-528,39	<0,0001

Con las ecuaciones de las funciones ajustadas, se procedió a calcular el W'_T y W'_{SG} de los individuos. Luego, con dichos valores más los valores de W_T y W_{SG} se calcularon los Factores de Condición Relativa (K_N) y $K_{N(SG)}$.

Se observó una disimilitud en la fluctuación en las medias mensuales de K_N entre los ciclos anuales (Figura III.3), mientras que las medias mensuales de $K_{N(SG)}$ fueron más similares a lo largo de ambos ciclos anuales (Figura III.4). Además, los valores individuales de $K_{N(SG)}$ se mostraron menos dispersos que los de K_N . Las diferencias se observan principalmente entre los meses de septiembre de cada año muestreado.

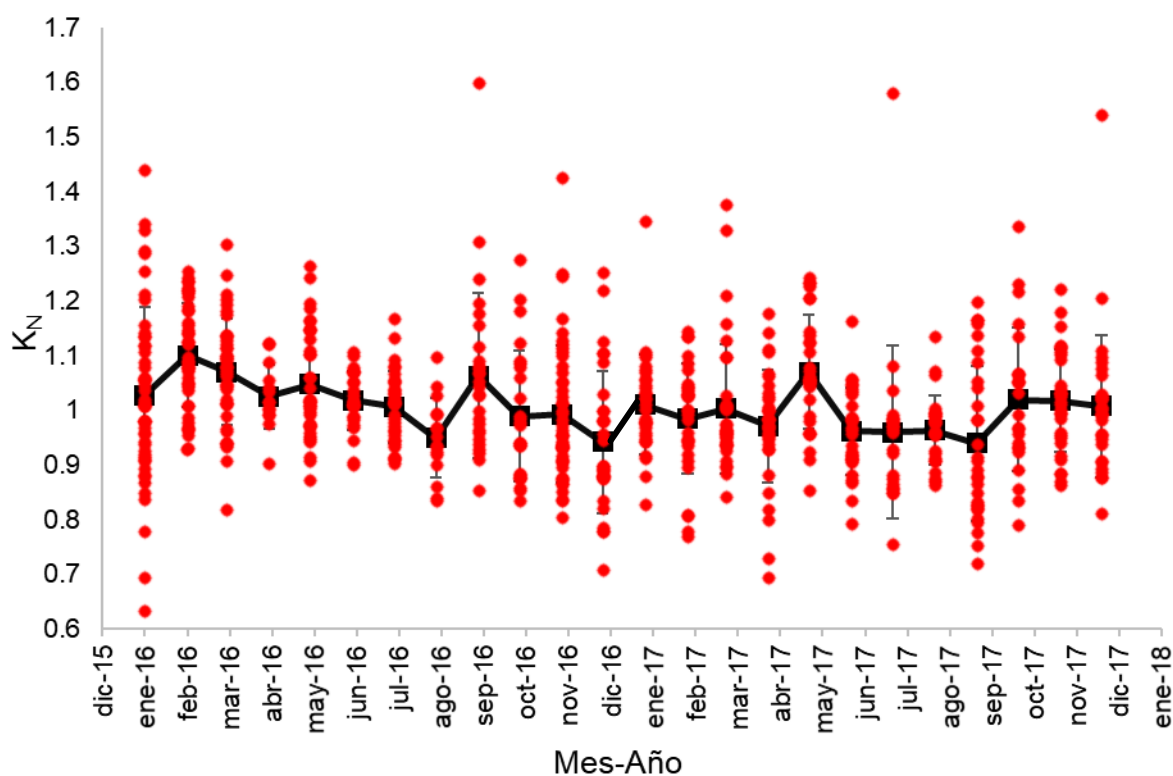


Figura III.3. Valores mensuales del factor de condición relativo (K_N) para la totalidad de individuos, representados con puntos rojos. En cuadrados negros se representa la media mensual del K_N y las líneas verticales representan los desvíos estándar.

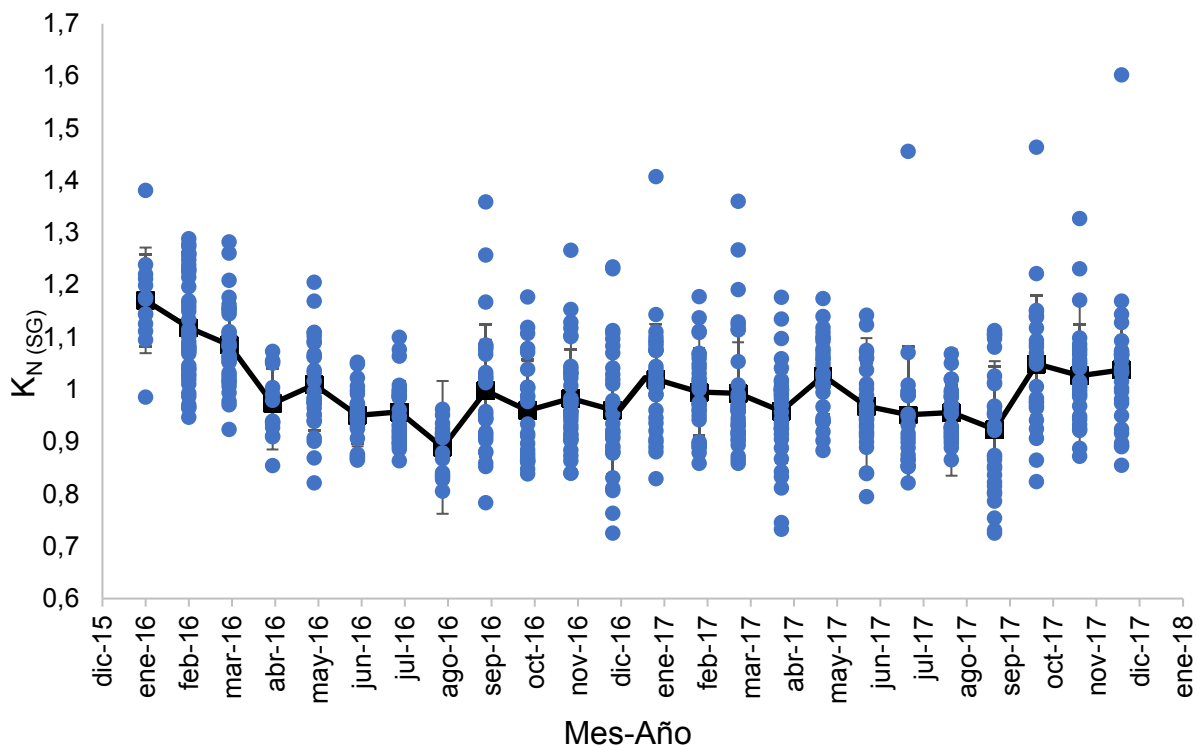


Figura III.4. Valores mensuales del factor de condición relativo sin gónadas ($K_{N(SG)}$) para la totalidad de individuos, representados con puntos azules. En cuadrados negros se representa la media mensual del $K_{N(SG)}$ y las líneas verticales representan los desvíos estándar.

En la figura III.5. se graficaron los valores medios mensuales de K_N , $K_{N(SG)}$ e IGS de hembras. Se observó que existe una fuerte relación entre el K_N y el IGS durante el período reproductivo. Sin embargo, durante el período reproductivo del 2017, el pico de IGS no se observó. Con respecto al $K_{N(SG)}$, se observó una fluctuación más leve entre los ciclos anuales en comparación con el K_N .

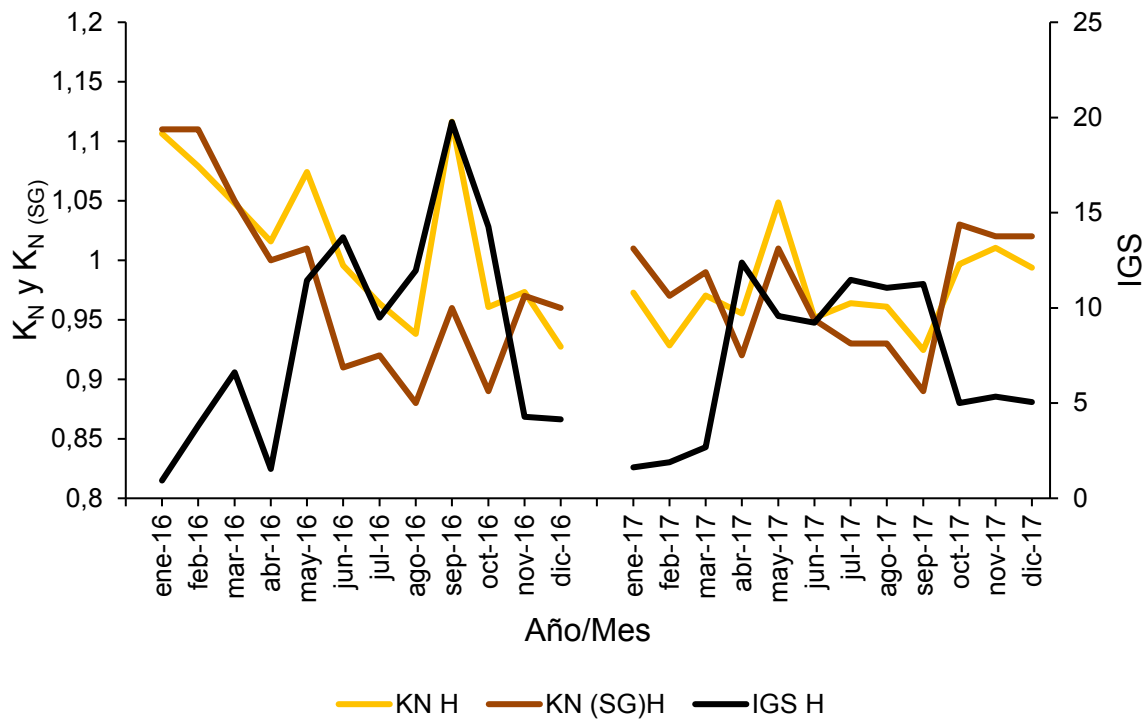


Figura III.5. Variación de la media mensual del factor de condición relativo (K_N), factor de condición relativo sin gónadas ($K_N (SG)$) e índice gonadosomático (IGS) de hembras a lo largo del 2016 y 2017 en el Valle Inferior del río Negro.

Los supuestos de normalidad no fueron cumplidos para las variables nivel hidrométrico y temperatura del aire ($p < 0,05$). Con respecto al nivel hidrométrico, el análisis de Spearman indicó una buena correlación con el K_N ($P < 0,05$) (Tabla III.2), exponiendo que cuando los niveles del agua son mayores, la condición de los peces mejora. La temperatura del aire presentó una fuerte correlación con el $K_N (SG)$ ($P < 0,05$) (Tabla III.3), indicando que las condiciones de los peces mejoran cuando la temperatura es más elevada.

Tabla III.2. Valores del Coeficiente de Correlación de Spearman (r) entre los Factores de Condición y el nivel hidrométrico. Factor de condición relativo (K_N) y factor de condición relativo sin tomar en cuenta el peso de las gónadas ($K_{N(SG)}$). El * representa un valor del coeficiente de correlación significativo.

Índices	Correlación (r)
K_N	0,42*
$K_{N(SG)}$	0,29

Tabla III.3. Valores del Coeficiente de Correlación de Spearman (r) entre los Factores de Condición y la temperatura del aire. Factor de condición relativo (K_N) y factor de condición relativo sin tomar en cuenta el peso de las gónadas ($K_{N(SG)}$). El * representa un valor del coeficiente de correlación significativo.

Índices	Correlación (r)
K_N	0,08
$K_{N(SG)}$	0,59*

Con respecto a los análisis para evaluar la existencia de diferencias entre los índices y las estaciones del año, el primer análisis reveló que el K_N presenta diferencias significativas entre los años (ANOVA, $F=5,46$; $P<0,05$) y entre la interacción año-estación (ANOVA, $F=3,42$; $P<0,05$) (Tabla III.4). El segundo análisis demuestra que el $K_{N(SG)}$ presenta diferencias significativas respecto a las estaciones del año (ANOVA, $F=11,17$; $P<0,05$), y también a la interacción año-estación (ANOVA, $F=6,24$; $P<0,05$) (Tabla III.5). Los resultados del Test Post Hoc de Tukey para $K_{N(SG)}$ exhiben que el verano ($\bar{x}=1,04$) es significativamente diferente respecto al invierno ($\bar{x}=0,92$), mientras que las estaciones de primavera ($\bar{x}=0,98$) y otoño ($\bar{x}=0,97$) no presentaron diferencias entre sí. Por lo tanto, la época estival es el momento donde los peces se encuentran en mejores condiciones, en correspondencia con el resultado evidenciado por la correlación de Spearman.

Tabla III.4. Resultados del ANOVA de dos factores donde se compara el factor de condición relativo (K_N) de las hembras entre estaciones y años (2016 y 2017). GL (grados de libertad), CM (cuadrado de las medias), F (valor de Fisher), P (valor de la probabilidad) y * (valor de P significativo).

Fuente de variación	GL	CM	F	P
Año	1	0,01	5,46	0,03*
Estación	3	0,00	1,21	0,33
Año*Estación	3	0,01	3,42	0,04*
Error	16	0,002		

Tabla III.5. Resultados del ANOVA de dos factores donde se compara el K_N (SG) de hembras entre estaciones y años (2016 y 2017). GL (grados de libertad), CM (cuadrado de las medias), F (valor de Fisher), P (valor de la probabilidad) y * (valor de P significativo).

Fuente de variación	GL	CM	F	P
Año	1	0,00	0,31	0,58
Estación	3	0,02	11,17	0,000*
Año*Estación	3	0,01	6,24	0,005*
Error	16	0,00		

III.4. DISCUSIÓN.

Muchos factores afectan las condiciones de crecimiento de los peces, incluidos los ciclos reproductivos, la disponibilidad de alimento, el hábitat y los factores ambientales (Morato *et al.*, 2001).

Las WLR mostraron un crecimiento alométrico negativo ($p < 0,05$), resultados que concuerdan con los obtenidos por Vilizzi *et al.* (2013) para diversas poblaciones de carpas de Anatolia (Turkía). Como se planea en dicho trabajo, esto podría atribuirse a las condiciones ambientales o estar vinculado con características morfológicas

específicas de la especie. Los valores medios anuales de K_N y $K_{N(SG)}$ rondaron en 1, lo que sugiere que la población de carpas en el río Negro presenta una condición relativamente buena. Cuando este valor es mayor que 1, existe una condición de bienestar general del pez, mientras que cuando el valor es menor que 1, la condición del pez no es óptima (Le Cren 1951). La variación en el valor de estos índices revela información sobre la disponibilidad de alimento y las consecuencias de las características fisicoquímicas del ambiente en el ciclo de vida de los peces (Le Cren, 1951). En determinados momentos, a lo largo de todo el período de muestreo, ambos índices se comportaron y fluctuaron de un modo similar entre sí. Sin embargo, durante enero del 2016, se aprecian valores elevados de $K_{N(SG)}$, y esto podría deberse a que, durante este mes se muestrearon 36 individuos juveniles de entre 35-75 mm, los cuales no poseían un desarrollo gonadal distinguible, en consecuencia, no fueron incluidos en el cálculo de W'_{SG} , y, por ende, de $K_{N(SG)}$. Esto puede observarse en la figura III.4, donde los valores de $K_{N(SG)}$ de enero de 2016 se encuentran menos dispersos en comparación con los datos de K_N para el mismo mes (Figura III.3). En relación a las diferencias que se observan con los picos de IGS y K_N durante septiembre de 2016 y 2017, la explicación está dada por el retraso en el muestreo de septiembre de 2017, ya que este se realizó a principios de octubre, cuando gran proporción de las carpas ya desovaron.

Las fluctuaciones en la condición de las hembras son estacionales y presentan distinta intensidad. Durante fines de invierno y comienzos de primavera se observa una disminución marcada de los índices, momento en que alcanzan valores mínimos. Al igual que Colautti (1997), en un principio se consideró que dicha disminución en el K_N se debía a la evacuación de las gónadas, sin embargo, al contrastarlo con el $K_{N(SG)}$, los patrones de variación fueron semejantes. Se sabe que, durante el desove, los peces suelen disminuir la actividad trófica y utilizar sus reservas de lípidos, lo que se traduce en una disminución de su condición (Lizama & Ambrosio, 2002).

La diferencia que existe para el K_N de las hembras entre años, se debe a que este índice está subordinado a los valores de IGS y, en consecuencia, a la reproducción

(Crivelli, 1981; Fernández Delgado, 1990; Maiztegui, 2015). Por lo tanto, y como se mencionó con anterioridad, el retraso en el muestreo de septiembre de 2017 tal vez podría explicar esta discrepancia en el K_N entre las hembras del 2016 y las del 2017, ya que no se pudieron obtener individuos en el momento exacto del desove. Sin embargo, la explicación que sustenta aún más este resultado es que existen diferencias significativas entre las tallas de las hembras muestreadas en 2016 y 2017 (ver Anexo Tabla 3 y 4). Sumado a esto, los caudales registrados durante el 2016 fueron elevados, sobre todo durante el primer semestre del año, lo que podría estar explicando la correlación que posee K_N respecto al nivel hidrométrico y las diferencias entre los años.

En relación al $K_{N(SG)}$, y teniendo en cuenta que es un índice que se calcula a partir del peso total del individuo desprovisto de gónadas, se desprende una interesante observación. El $K_{N(SG)}$ posee una fuerte correlación con la temperatura del aire, y si se observa la figura III.5, durante los meses de verano y primavera se percibe que los valores de $K_{N(SG)}$ se encuentran por encima de los valores de K_N , el cual, como ya mencionamos, es un índice que tiene incorporado la componente reproductiva. Los factores ambientales como la temperatura, pueden influir fisiológica o conductualmente en el consumo de alimentos y el metabolismo, y, en consecuencia, en el crecimiento de un animal (Warren & Davis 1967). Las temperaturas más elevadas conducen a un aumento de las tasas metabólicas y, por ende, los procesos de digestión se aceleran y conducen a un crecimiento más veloz (De Giosa *et al.*, 2014). Por lo general, en regiones templadas, el crecimiento de los peces muestra fuertes oscilaciones estacionales, principalmente debido a las fluctuaciones de la temperatura y/o el suministro de alimentos (Shul'man, 1974). Por lo tanto, los elevados valores de $K_{N(SG)}$ durante la primavera y el verano están relacionados con una actividad de alimentación mayor, y, por ende, con una mayor disponibilidad de alimento (De Giosa *et al.*, 2014), como se observa en el río Negro (ver capítulo IV). Asimismo, durante esta época las carpas comienzan a acumular reservas sustanciales para la reproducción y para las demandas metabólicas basales de otoño e invierno (Zhao *et al.*, 2021). Estas reservas de energía aumentan con la tasa de alimentación y el almacenamiento de grasa (Bureau *et al.*, 2003) y pueden

disminuir tanto antes del desove, cuando la energía se utiliza para el crecimiento de las gónadas, como durante el desove, cuando la energía se utiliza para liberar los huevos (Bulow *et al.*, 1981). Los individuos en mejores condiciones tienen mayores probabilidades de supervivencia y éxito reproductivo (Kaufman *et al.*, 2007).

Finalmente, si observamos lo que ocurre durante los meses de otoño e invierno, podemos apreciar que aquí el orden se invierte, ahora los valores del K_N son mayores a los de $K_{N(SG)}$, precisamente cuando las temperaturas son mínimas y el componente gonadal es preponderante y la actividad trófica disminuyen drásticamente. Las carpas que se encuentran en regiones templadas, durante el invierno restringen su actividad, reducen su metabolismo y la alimentación, lo que genera una disminución del peso (Bauer & Schlott, 2004; Hurst, 2007). Asimismo, el músculo es el principal almacén de energía en los peces, y se utiliza durante el ayuno o durante los procesos de maduración de las gónadas (Weatherley & Gill, 1987). Sin embargo, existen datos que sugieren que hay temporadas y temperaturas en las que los costos de mantenimiento pueden ser bajos, pero en las que los peces aún pueden utilizar el alimento de manera efectiva para crecer (Warren & Davis, 1967). En estas circunstancias, la eficiencia bruta de crecimiento será elevada y podría explicar el aumento esporádico y fluctuante de $K_{N(SG)}$ que acontece durante el otoño y el invierno.

Por lo tanto, a pesar de que ambos índices se comportan de forma semejante a lo largo del ciclo anual, las fluctuaciones en el K_N de los peces parecen estar influenciadas fuertemente por el desarrollo gonadal y el ciclo reproductivo, mientras que los valores del $K_{N(SG)}$ estarían influenciados por la tasa metabólica y la alimentación. Esto sugiere que, los peces alternan períodos de alimentación y ayuno durante su ciclo anual como consecuencia de procesos reproductivos o variaciones temporales en el suministro de alimento.

Capítulo IV

Análisis trófico de la Carpa común



Foto @Pixabay

ÍNDICE

IV.1. INTRODUCCIÓN.....	70
IV.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	72
IV.2.1. Análisis de la dinámica alimentaria	72
IV.2.2. Tratamiento de los contenidos estomacales	73
IV.2.3. Análisis de índices y hábitos dietarios	74
• Frecuencia de ocurrencia relativa (FO%):	75
• Frecuencia Numérica (N%):	75
• Frecuencia Volumétrica (V%):.....	75
IV.3. RESULTADOS.....	79
IV.4. DISCUSIÓN.....	90

CAPÍTULO IV: ANÁLISIS TRÓFICO DE LA CARPA COMÚN.

IV.1. INTRODUCCIÓN.

El análisis de la dieta de los peces exhibe la integración de varios componentes que incluyen comportamiento, condición, uso del hábitat, consumo de energía, interacciones inter e intraespecíficas (Chipps & Garvey, 2007). En consecuencia, la identificación de los componentes de la dieta permite esclarecer el origen de los recursos que sustentan a la población (Windell & Bowen, 1978). Además, la posición trófica de los animales resume su papel funcional en la red trófica de la comunidad ecológica y su contribución específica a las vías de flujo de energía del ecosistema (Post, 2002; Hussey *et al.*, 2014).

La dieta de *Cyprinus carpio* ha sido ampliamente estudiada (ej., Uribe-Zamora, 1975; Guziur, 1976; Matlak & Matlak, 1976; Crivelli, 1981; Colautti & Remes Lenicov, 2001; García-Berthou, 2001; Khan, 2003; Sampson *et al.*, 2009; Kloskowski, 2011; Anton-Pardo *et al.*, 2014; Ramírez-Herrejón *et al.*, 2014; Maiztegui *et al.*, 2019) ya que la carpa común es un componente frecuente y destacado de muchos ecosistemas acuáticos en todo el mundo y además se ha asociado con numerosos efectos perjudiciales en el ecosistema donde habita (Lowe *et al.*, 2000; Koehn, 2004; Weber & Brown, 2009; Vilizzi *et al.*, 2015b; Kaemingk *et al.*, 2016). En Argentina existen pocos trabajos sobre ecología trófica de esta especie (Colautti & Remes Lenicov, 2001; Grosman *et al.*, 2002; Alvear *et al.*, 2007; Maiztegui *et al.*, 2019).

La carpa común presenta una serie de características morfológicas que facilitan la omnivoría. Algunas de estas características permiten la retención e ingestión de ítems tróficos pequeños, mientras que las otras están adaptadas para alimentarse de presas más grandes y duras. El zooplancton y otras partículas pequeñas, son aspiradas y retenidas por un tamiz branquial, que es una estructura similar a un filtro que se encuentra en los arcos branquiales (Huser & Bartels, 2015). Los alevines consumen presas de tamaño menor a 100 μm (Gisbert *et al.*, 1996), pero al aumentar sus dimensiones, la carpa común tiene la capacidad de retener presas mayores a 250 μm (Sibbing *et al.*, 1986; Sibbing, 1988). Por otro lado, la ingesta de presas grandes se lleva a cabo gracias a características especiales como una boca

protruible que produce un flujo de succión rápido y fuerte, mandíbulas y palatinos sin dientes, y órganos palatales y postlinguales (Sibbing, 1988, 1991). Una vez que el alimento llega a la cavidad masticatoria, tras haber sido transportado entre los órganos palatales y postlinguales por contracciones musculares, es aplastado por las placas faríngeas (Sibbing, 1988; Tucker *et al.*, 1996). A medida que la carpa común aumenta el tamaño, el macrobentos constituye una mayor proporción de la dieta en detrimento de la planctivoría (Chapman & Fernando, 1994; García-Berthou, 2001; Khan, 2003; Britton *et al.*, 2007; Rahman *et al.*, 2009).

Las carpas penetran profundamente en el sustrato cuando buscan alimento (Panek, 1987) y lo hacen más intensamente en verano cuando toman presas principalmente bentónicas (Costa-Pierce & Pullin, 1989; Ozbay, 2008; Rahman *et al.*, 2008). Esta especie está bien adaptada para la alimentación de fondo y, dependiendo de la disponibilidad, puede consumir una amplia gama de ítems pequeños como gusanos, moluscos, zooplancton, vegetación acuática, restos de plantas, detritos e insectos (Summerfelt *et al.*, 1970; Eder & Carlson, 1977; Crivelli, 1981; Powles *et al.*, 1983; Chapman & Fernando, 1994; Fernández & Salgado, 1998; Colautti & Remes Lenicov, 2001). Este comportamiento de alimentación puede provocar la resuspensión de sedimentos y afectar directamente el hábitat de los peces y destruir la cubierta de vegetación acuática, y aumentar la turbidez del agua (Zambrano *et al.*, 2001; Leung *et al.*, 2002; Ozbay, 2008). Este tipo de cambios en las características del hábitat pueden causar indirectamente una cascada de alteraciones en las redes tróficas (Khan 2003).

Sumado a esto, las diferentes especies de peces comparten dietas similares durante las primeras etapas de vida, como por ejemplo zooplancton seguido de invertebrados bentónicos, por lo tanto, pueden competir por estas presas si el recurso se vuelve limitado (Persson & Greenberg, 1990; Welker *et al.*, 1994; Garvey & Stein, 1998). Es así que, comprender el comportamiento trófico y la composición de la dieta de este pez invasor es valioso para evaluar la probabilidad de interacciones y superposiciones dietarias con las otras especies de peces presentes (Koehn *et al.*, 2000). Es sabido, además, que la carpa común es resistente a los

cambios en la red alimentaria y es capaz de habitar una amplia variedad de hábitats (Koehn, 2004; Wolfe *et al.*, 2009; Weber & Brown, 2011).

En este capítulo se realizará un análisis cualitativo y cuantitativo de la dieta de la carpa común en el Valle Inferior del río Negro, además se describirán las variaciones temporales en la composición de los organismos ingeridos. Finalmente, se realizará una comparación con estudios previos de interrelaciones tróficas, con el fin de proporcionar información fundamental para el manejo de la especie y de las interacciones con otros componentes del ecosistema.

IV.2. MATERIALES Y MÉTODOS.

Se extrajeron los tractos digestivos completos de 534 individuos y se ligaron los extremos con un hilo con el fin de evitar la pérdida de contenido. A cada tubo digestivos se le asignó un estado de repleción según el volumen observado debido a la presencia de alimento en su interior (Hyslop, 1980), en una escala de 0-3, donde el estado de repleción 0 es el de menor repleción y el estado 3 el de mayor repleción (Maiztegui, 2016). Posteriormente, para su conservación, cada tubo digestivo fue colocado en recipientes con formaldehído al 10% hasta el momento de su análisis en el laboratorio. Se utilizó el paquete BiodiversityR (Kindt & Kindt, 2019) del Software estadístico R versión 4.4.1 (R Core Team, 2020) para calcular la curva de acumulación de ítems tróficos y determinar así, si la cantidad de tubos digestivos analizados eran suficientes para describir la dieta. Luego, a través de un estimador de riqueza (Bootstrap) se estimó el número de ítems tróficos esperados. Se seleccionó dicho estimador ya que se dispone de datos de presencia-ausencia. Para el análisis cuali-cuantitativo de la dieta de *C. carpio* se utilizaron 80 de los 534 tubos digestivos, 20 por estación, correspondientes a ambos ciclos anuales.

IV.2.1. Análisis de la dinámica alimentaria

Los cambios en el volumen estomacal a través del tiempo, revelan diferencias en la intensidad de alimentación (Man & Hodgkiss, 1977), por lo tanto, se calculó el índice de repleción o de llenado (I_R) (Hyslop, 1980; Vicent, 2001; Jaramillo Londoño, 2010) para cada uno de los 80 individuos examinados y luego se realizó una media de

dichos valores para cada estación del año. Este índice se obtiene mediante el siguiente cálculo:

$$I_R = W_{CE} / W_E * 100$$

donde W_{CE} es peso en gramos del contenido del tubo digestivo y W_E es el peso en gramos del pez eviscerado. Luego, a partir del estado de repleción de los 534 individuos, se calculó la composición porcentual de cada uno de los estados de repleción por estación ($P_R\%$). Finalmente, se graficaron los valores de I_R y $P_R\%$ para cada estación, con el fin de interpretar en que época las carpas se alimentan más activamente en este ambiente.

Se evaluaron los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas para los valores del I_R , utilizando el test de Shapiro-Wilks y el test de Levene. Los supuestos fueron alcanzados, pudiendo realizar un ANOVA de dos vías, con el objetivo de analizar la existencia de diferencias en la intensidad de alimentación entre sexos, estación del año y la interacción entre sexos y estación del año ($P=0,05$). Se realizó el test a posteriori LSD de Fisher (Zar, 1999). Los análisis se realizaron con el programa estadístico InfoStat edición estudiantil (Di Rienzo *et al.*, 2020). Cabe mencionar que la cantidad de individuos por sexo y por estación fue la siguiente: verano (11 machos y 9 hembras), otoño (10 machos y 10 hembras), invierno (10 machos y 10 hembras) y primavera (9 machos y 11 hembras).

IV.2.2. Tratamiento de los contenidos estomacales

Se analizaron 80 tractos digestivos, pertenecientes a individuos de entre 238-675 mm de L_{St} y un W_E que oscilaba entre 210-3755 gramos (Tabla IV.1). Los tubos digestivos se pesaron antes de ser diseccionados y después de ser diseccionados y vaciados con el fin de conocer el peso del contenido dietario. Vale aclarar que como en otros ciprínidos, la carpa común no posee estómago bien diferenciado (Junger *et al.*, 1989), por lo que se utilizó el contenido digestivo del tercio anterior del tracto, que va desde el esófago hasta el tramo final del bulbo intestinal (Maiztegui 2016). El contenido de cada tubo digestivo fue extraído y transferido a un vaso de precipitado, donde se lo diluyó en un volumen de agua conocido y se lo homogenizó con un agitador magnético. Posteriormente, con una pipeta graduada se tomó una

submuestra de 1 ml y se la observó con una lupa trinocular estereoscópica Schonfeld Optik® modelo XTD 217 con zoom 50x sobre una cámara de conteo. Los ítems animales, fueron clasificadas hasta el nivel taxonómico más bajo posible. Aquellos ítems de origen animal que se encontraban fragmentados o digeridos y que por lo tanto se dificultaba su correcta determinación o identificación, se los clasificó por separado como “resto de artrópodos”, “restos crustáceos” y “restos peces” Todos los vegetales fueron clasificados dentro de “restos vegetales” y “semillas”. Los individuos de cada taxón identificado fueron contabilizados numéricamente y posteriormente se los cuantificó volumétricamente a través de una cápsula de medición graduada (Hellowell & Abel, 1971; Hyslop, 1980; Maiztegui *et al.*, 2019). Algunos ítems de origen vegetal, no pudieron ser contabilizados como unidad, por lo tanto, solo se realizó el análisis volumétrico. Las corbículas no pudieron ser medidas volumétricamente con la cápsula graduada, por lo tanto, fueron medidas con una probeta graduada de 0,1 ml de precisión, donde el agua desplazada de la probeta era el volumen que ocupaba dicho ítem. Finalmente, los componentes dietarios que formaban parte de la submuestra de 1 ml, fueron extrapolados al resto del volumen conocido del digestivo en cuestión. Es importante mencionar que, para evitar grandes errores, el agua que quedaba atrapada entre los alimentos fue eliminada a través de la utilización de papel absorbente antes de cada determinación de volumen.

La identificación de los macroinvertebrados se realizó bajo lupa estereoscópica utilizando claves regionales y publicaciones (Wygodzinsky & Coscarón, 1973; Bachmann, 1981; Wiederholm, 1989; Lopretto & Tell, 1995; Muzon & von Ellenrieder, 1997; Cranston, 2000; Heckman, 2006; Michat *et al.*, 2008; Domínguez & Fernández, 2009; Libonatti *et al.*, 2011; Muzon *et al.*, 2014).

IV.2.3. Análisis de índices y hábitos dietarios

Existe una gran variedad de medidas para cuantificar la composición de la dieta de los peces, y optar por la correcta depende del objetivo de la investigación (Bowen, 1996). Los índices utilizados para el análisis del contenido estomacal, comúnmente hacen énfasis en diferentes aspectos de la dieta de los peces (Hyslop, 1980; Cortés, 1998; Chipps & Garvey, 2007). Los índices más comunes para este análisis son el

porcentaje de composición por número (N%), el porcentaje de composición por peso (W%) y la frecuencia de ocurrencia de presas (FO%) (Bowen, 1996). Sin embargo, para evaluar la importancia relativa de los alimentos en la dieta de la carpa común, en este trabajo se optó por emplear el método volumétrico (V%) en vez del método por peso (W%), ya que V% proporcionó estimaciones más confiables. Otros índices más complejos para el análisis de la dieta son el Índice de Importancia Relativa (IRI) y abundancia presa-específica (APE). Estos índices proporcionan una visión más abarcativa y clara de la dieta porque poseen todas las propiedades que afectan las medidas individuales (Cortes, 1997; Chipps & Garvey, 2007). Luego de caracterizar el espectro trófico de la carpa común mediante el análisis numérico, se procedió a calcular para cada componente de la dieta, los siguientes índices (Hyslop, 1980):



Frecuencia de ocurrencia relativa (FO%): es el número de tubos digestivos de la muestra en el que se encuentra un ítem trófico (ND_i) expresado como el porcentaje del total de tubos digestivos analizados (ND_T) con o sin contenido. Su expresión matemática es:

$$FO\% = (ND_i / ND_T) * 100$$



Frecuencia Numérica (N%): es el número total de individuos de un ítem presa (N_i) encontrado en todos los contenidos examinados, expresado como el porcentaje de la suma total de individuos de todos los ítems tróficos (N_T) encontrados en la totalidad de los tubos digestivos examinados. Su expresión matemática es:

$$N\% = (\sum N_i / \sum N_T) * 100$$



Frecuencia Volumétrica (V%): es el volumen total de un ítem presa (V_i) encontrado en todos los contenidos examinados, expresado como el porcentaje de la suma total del volumen de todos los ítems tróficos (V_T) encontrados en la totalidad de los tubos digestivos examinados. Su expresión matemática es:

$$V\% = (\sum V_i / \sum V_T) * 100$$

La FO% representa el grado de periodicidad y/o preferencia con que los peces seleccionan sus presas, pero sin proporcionar información sobre la importancia relativa de cada ítem trófico (Cortés, 1998). De todos modos, ayuda a la interpretación del patrón alimentario de la especie (Yáñez-Arancibia, 1975). La N% representa la intensidad de alimentación ya que estima cuantitativamente a cada ítem presa, pero sobreestima la importancia relativa de ítems pequeños (Ortiz *et al.*, 2006). La V% puede sobreestimar la importancia relativa de ciertos ítems presa de gran tamaño o con estructuras no digeribles (Hyslop, 1980).

Pinkas *et al.* (1971) sugieren un método muy útil para interpretar de una mejor manera la importancia de cada ítem trófico. La combinación de diferentes métodos sirve para interpretar el Índice de Importancia Relativa (IRI), que se calcula de la siguiente forma:

$$IRI_{(P)} = FO\% * (N\% + V\%)$$

Esta relación es poco práctica para peces que se alimentan de ítems tróficos de tamaños muy diferentes como la carpa común, ya que el método numérico por tratarse de un método que cuantifica unidades, le da la misma ponderación a un cladóceros que a una corbícula. Por lo tanto, para cuantificar la importancia relativa de los diversos ítems presa se utilizó un índice que relaciona la frecuencia de ocurrencia y el volumen del alimento. La fórmula utilizada en este trabajo y que propone Yáñez-Arancibia *et al.* (1975) es la siguiente:

$$IRI = (FO\% * V\%) / 100$$

Luego, para obtener el Índice de Importancia Relativo porcentual (IRI%), al valor del Índice de Importancia Relativo de cada ítem trófico (IRI_i) se lo dividió por la sumatoria de todos los IRI (IRI_T):

$$IRI\% = (IRI_i / \sum IRI_T) * 100$$

El análisis de la estrategia de alimentación de la carpa común, se realizó mediante el método gráfico de Amundsen *et al.* (1996) modificado de Castello (Figura IV.1) Esto permitió evaluar la estrategia alimentaria (generalista o especialista), la

importancia relativa de la presa en la dieta (raro o dominante) y la amplitud o variación del nicho. Una especie generalista posee un amplio nicho dietario en contraposición con un taxón especialista, cuyo nicho es restringido (Amundsen *et al.*, 1996). Existen dos componentes que contribuyen a la amplitud del nicho de una población, el componente inter-fenotípico “Between Phenotype Component” (BPC), donde hay variación en el uso de recursos entre individuos, y el componente intra-fenotípico “Within Phenotype Component” (WPC), donde cada individuo muestra variación en el uso de recursos (Roughgarden, 1972, 1974; Giller, 1984; Wootton, 1990; Amundsen *et al.*, 1996).

El gráfico se construye a partir de la abundancia presa-específica (APE) y la FO%. La APE se calcula a partir de la siguiente fórmula:

$$APE = (\sum V_i / \sum V_{TDi}) * 100$$

donde V_i es el volumen del ítem presa i y V_{TDi} es el volumen total de presas sólo en los tubos digestivos que contenían el ítem preso i .

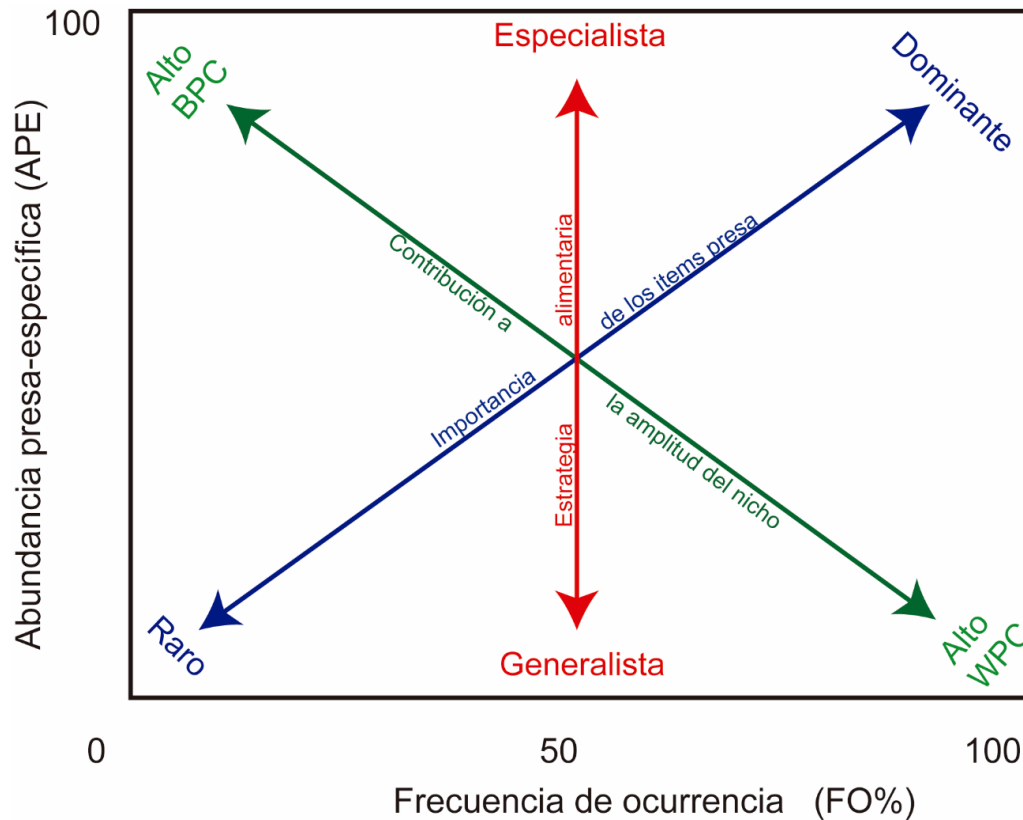


Figura IV.1. Diagrama que representa la estrategia de alimentación (especializada o generalizada), la importancia relativa de la presa (dominante o rara) y la variación del nicho (patrones individuales versus poblacionales) en función de la distribución de los tipos de presas individuales. Los puntos de presa ubicados en la parte superior izquierda de la gráfica indican presas que son consumidas por pocos individuos que muestran especialización; los puntos ubicados en la parte inferior derecha revelan presas que la mayoría de los individuos han consumido ocasionalmente (Amundsen *et al.*, 1996). Figura adaptada de Amundsen *et al.* (1996) como lo describió por primera vez Costello (1990).

Se realizó un análisis de similitud unidireccional (ANOSIM) con el fin de comprobar la existencia de diferencias significativas en la composición de la dieta entre estaciones del año (Clarke, 1993). Para esto se efectuó una matriz binomial de presencia y ausencia de ítems tróficos consumidos por estación del año y se utilizó el Software estadístico PAST versión 4.11 (Hammer *et al.*, 2001), que emplea métodos no paramétricos para el análisis de datos multivariados de ecología de

comunidades. A continuación, se ejecutó el análisis de similitud porcentual (SIMPER) para distinguir cuales son los ítems tróficos que generan mayores diferencias o disimilitudes entre las estaciones del año (Clarke, 1993). Posteriormente se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) para exponer gráficamente los resultados evidenciados por el ANOSIM.

IV.3. RESULTADOS.

En la Tabla IV.1 se presenta la media de la talla estándar por estación, junto con los desvíos correspondientes y las tallas máximas y mínimas de los individuos utilizados para el análisis cuali-cuantitativo de la dieta de la carpa común en el Valle Inferior del río Negro.

Tabla IV.1. Talla media estacional de las carpas utilizadas para el análisis trófico. Número de individuos (N); Longitud estándar en milímetros (L_{St} mm); Desvío estándar (DS).

Estación	N	Talla media (mm)	DS L _{St} (mm)	Rango de talla (mm)
Invierno	20	525,05	85,51	389-675
Otoño	20	469,48	82,29	300-643
Primavera	20	544,43	79,38	351-668
Verano	20	389,55	104,21	238-584

Se analizó el I_R y el P_R% para cada una de las estaciones del año a lo largo de los dos períodos anuales (Figura IV.2). Se observa que los porcentajes de tubos digestivos (P_R%) con mayor repleción se dan en primavera y verano, por lo tanto, las carpas comunes se alimentan más intensamente durante estas dos estaciones. En relación al I_R, también se observa que los valores son mayores en estas dos estaciones, presentando el verano un valor levemente superior.

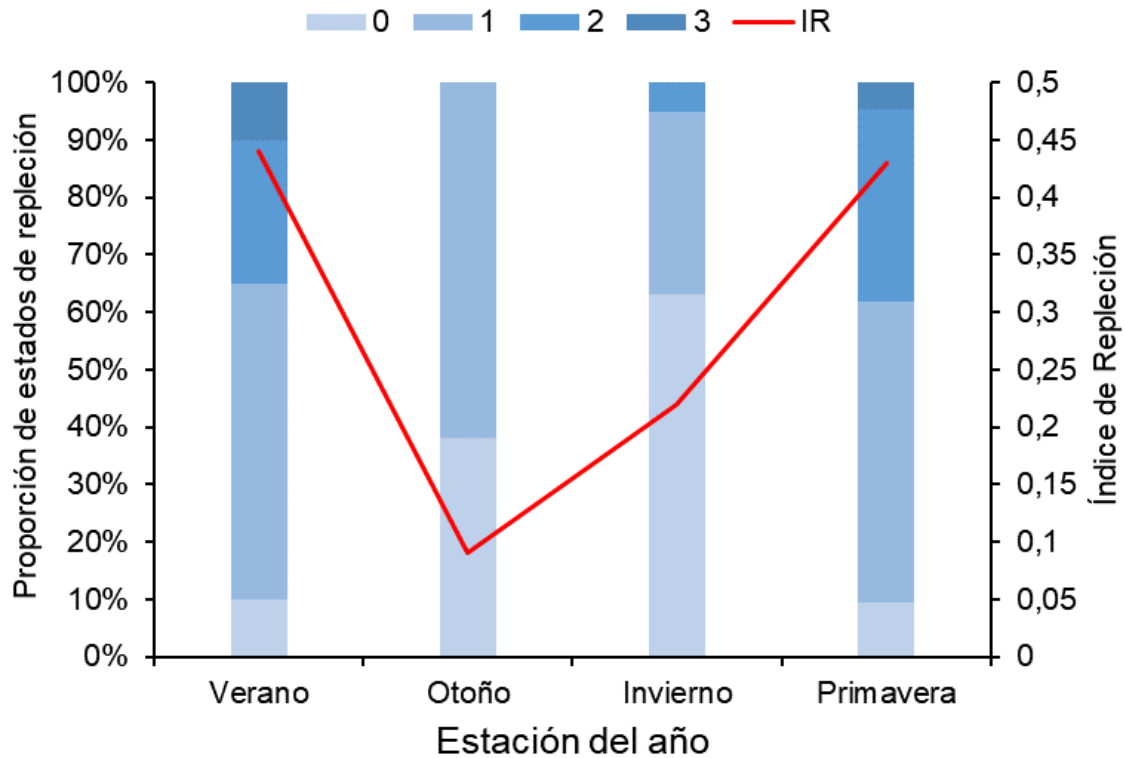


Figura IV.2. Proporción de estados de repleción ($P_R\%$) de 534 tubos digestivos de carpa común y valores medios estacionales del Índice de Repleción (I_R), de 20 individuos por estación del año (10 individuos por estación por ciclo anual).

Al analizar los valores de I_R considerando el efecto del sexo y las estaciones del año, los resultados muestran que no existen diferencias significativas en relación al sexo (ANOVA; $F = 0,84$; $P > 0,05$), pero si existen diferencias significativas respecto a las estaciones del año (ANOVA; $F = 9,11$; $P < 0,05$) (Tabla IV.2). El test *a posteriori* LSD de Fisher mostró que los valores de I_R de otoño-invierno son diferentes a los valores de primavera-verano (Tabla IV.3).

Tabla IV.2. Resultados del ANOVA de dos vías comparando los Índices de Repleción (I_R) de los 80 ejemplares capturados y las estaciones del año.

Fuente de variación	GL	CM	F	P
Estación del año	3	0,64	9,11	<0,05
Sexo	1	0,06	0,84	0,36
Estación * Sexo	3	0,07	1,04	0,38
Error	72	0,07		

Tabla IV.3. Resultados del test a posteriori LSD de Fisher.

Estación del año	Medias	n	E.E.	
Verano	0,47	20	0,06	A
Primavera	0,43	20	0,06	A
Invierno	0,22	20	0,06	B
Otoño	0,09	20	0,06	B

La curva de acumulación de ítems tróficos muestra que a medida que aumenta el número de tubos digestivos analizados van surgiendo nuevos ítems hasta que se torna asintótica (Figura IV.3). La estimación del número de ítems tróficos esperados fue de 23,7.

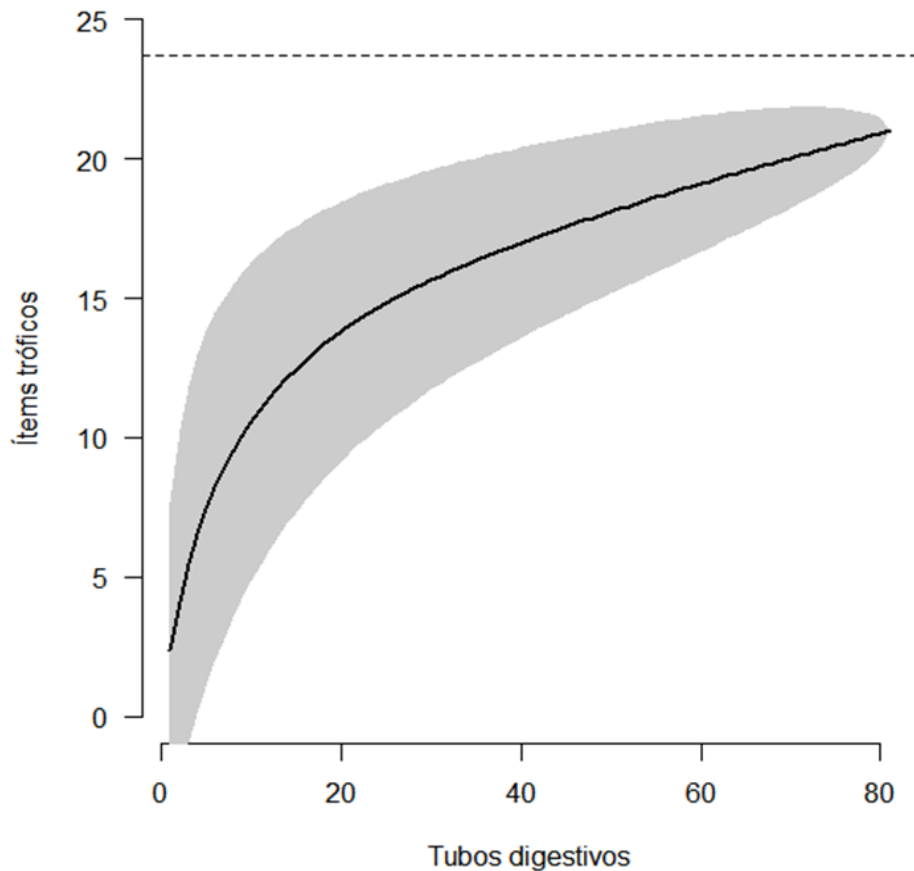


Figura IV.3. Curva de acumulación de ítems tróficos. Línea punteada indica el número de ítems esperados.

Luego de analizar el contenido de los tubos digestivos, se encontró que el espectro trófico de la especie es amplio, exhibiendo 21 ítems tróficos (Restos vegetales, Chironomidae, Restos crustáceos, *Corbicula fluminea*, Semillas, Restos artrópodos, Copépodos, *Heleobia sp.*, Ostrácodos, Cladóceros, Algas, Pupa díptero, Ceratopogonidae, Adulto díptero, Restos peces, Efiptos, Larva díptero, Sphaeriidae, Cocum, Collembola e Hymenóptera) (Figura IV.4). Ciertos taxones se encontraron en distintos estadios de desarrollo (huevo, larva, pupa, adulto), lo que manifiesta que la carpa común utiliza toda la columna de agua para alimentarse, ya que estos taxones ocupan distintos sitios en la columna de agua a medida que cambian de estadio.

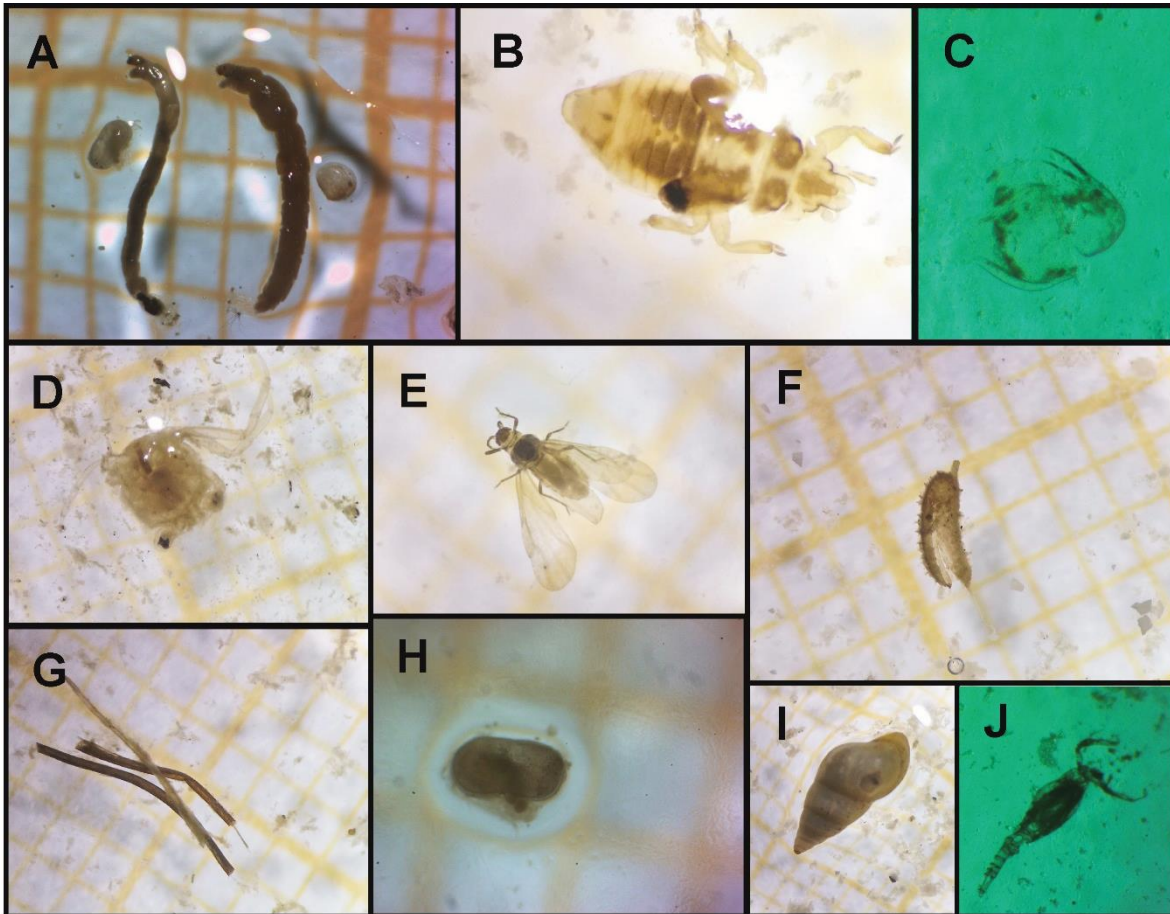


Figura IV.4. Algunos ítems tróficos encontrados en los tubos digestivos de las carpas del Valle Inferior del río Negro. **A.** en orden de aparición de izquierda a derecha, ostrácodo, Chironomidae y *Corbicula fluminea*; **B.** Pupa díptero; **C.** Cladóceros; **D.** Restos crustáceo; **E.** Díptero adulto; **F.** Semilla; **G.** Restos vegetales; **H.** Ostrácodo; **I.** *Heleobia sp.*; **J.** Copépodo.

La Frecuencia de Ocurrencia Relativa expone que, de la totalidad de tubos digestivos analizados, los ítems encontrados más comúnmente fueron los restos vegetales, los chironomidae, los restos de crustáceos y la *Corbicula fluminea* (Tabla IV.4).

Dentro de los ítems tróficos, encontramos que algunos taxones exhiben mayor importancia que otros y esto está representado a través del Índice de Importancia Relativa Porcentual (IRI%) (Tabla IV.4).

La Tabla IV.4 muestra que los porcentajes más elevados del IRI%, corresponden a los ítems Restos vegetales, *Corbicula fluminea* y Chironomidae, que en conjunto suman el 92,2% del total de presas.

Tabla IV.4. Frecuencia de Ocurrencia Relativa porcentual (FO), Índice de Importancia Relativa (IRI), Índice de Importancia Relativa porcentual (IRI%) y Volumen porcentual (V%) de los 21 ítems tróficos encontrados en los 80 tubos digestivos analizados.

Ítem alimenticio	FO	IRI	%IRI	V%
Restos vegetales	51,85	23,106106	62,35842	44,56
Chironomidae	41,98	3,767535	10,16777	8,98
Restos crustáceos	24,69	1,385643	3,73955	5,61
<i>Corbicula fluminea</i>	23,46	7,277669	19,64087	31,02
Semillas	19,75	0,774592	2,09046	3,92
Restos artrópodos	19,75	0,450677	1,21628	2,28
Copépodos	9,88	0,029206	0,07882	0,3
<i>Heleobia sp.</i>	8,64	0,237905	0,64206	2,75
Ostrácodos	8,64	0,005505	0,01486	0,06
Cladóceros	8,64	0,004349	0,01174	0,05
Algas	8,64	-	-	-
Pupa díptero	4,94	0,009306	0,02512	0,19
Ceratopogonidae	3,70	0,002147	0,00579	0,06
Adulto díptero	2,47	0,000861	0,00232	0,035
Restos peces	2,47	-	-	-
Efipios	1,23	0,000012	0,00003	0,001
Larva díptero	1,23	0,000492	0,00133	0,040
Sphaeriidae	1,23	-	-	-
Cocum	1,23	0,001640	0,00443	0,130
Collembola	1,23	0,000049	0,00013	0,004
Hymenóptera	1,23	0,000007	0,00002	0,0005

El análisis del diagrama de Amundsen realizado para la carpa común en este ambiente (Figura IV.5), sugiere que la especie tiene una estrategia alimentaria generalista. La mayoría de los ítems tróficos presentaron una frecuencia de ocurrencia de entre el 1% y el 25%, con valores de APE entre 0,005% y 12,4%, catalogándose como presas poco comunes en la dieta. Las presas más relevantes corresponden a los ítems Restos vegetales con un APE de 46,5% y la *Corbicula fluminea* con un APE de 71%. A pesar de que este molusco no estaba presente en un porcentaje elevado de tubos digestivos (23,5%), cuando se la halló, su importancia era considerable (71%). Los Chironomidae fueron consumidos por un gran porcentaje de ejemplares (41,9%) pero con un APE de 9,9%.

Los ítems Resto de peces, Algas y Sphariidae fueron excluidos de este análisis ya que no se pudo calcular su APE. Cabe mencionar que se encontraron restos parcialmente digeridos de peces, entre los que se pudo diferenciar premaxilares, dientes, vértebras, huesos operculares, huesos de la región caudal y restos de musculatura digerida. Este hallazgo es relevante, ya que existen muy pocos trabajos a nivel mundial que describan contenidos digestivos en *Cyprinus carpio* con restos de peces.

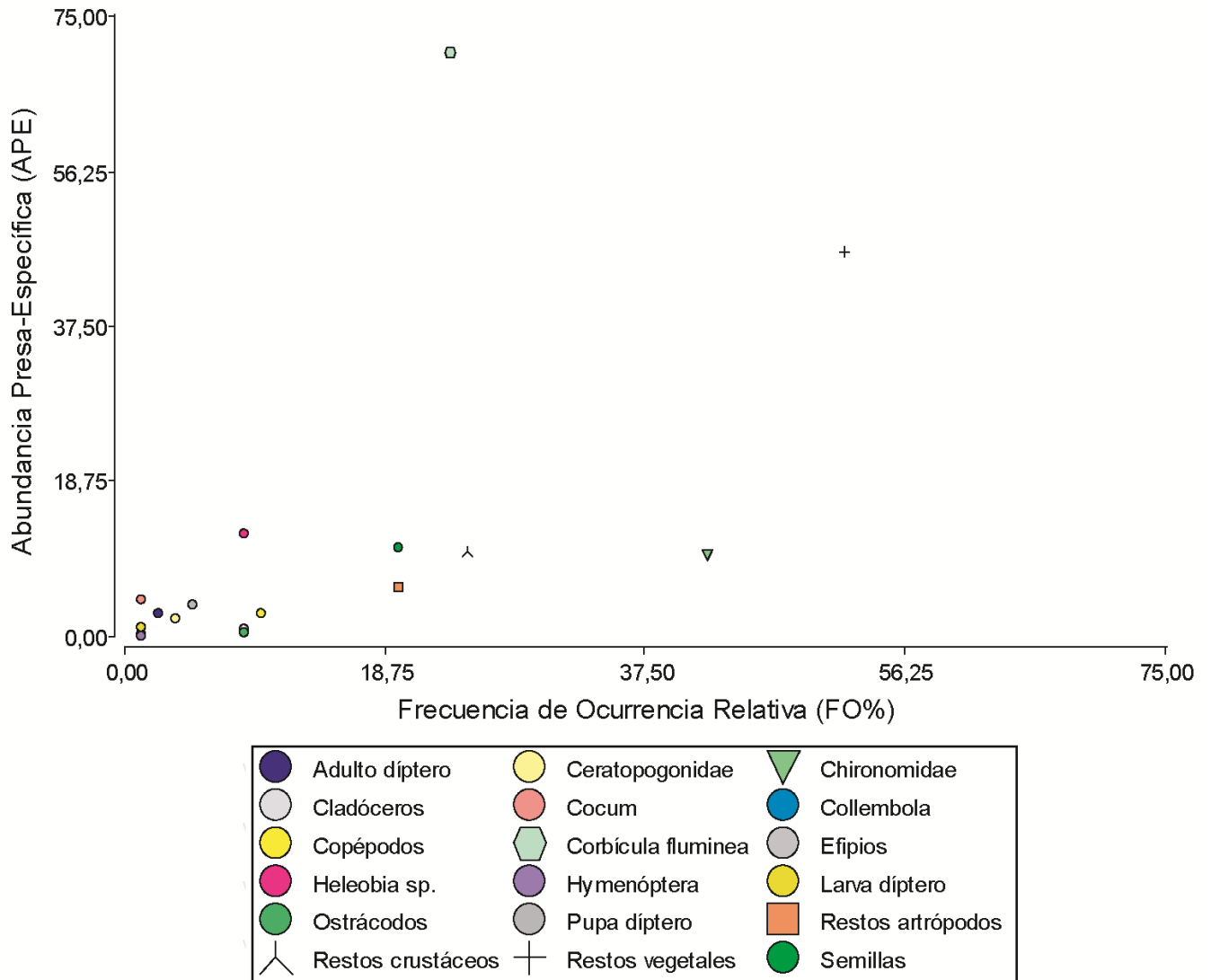


Figura IV.5. Diagrama de Amundsen, que representa la estrategia trófica de la carpa común en el Valle Inferior del río Negro.

El ANOSIM evidenció que existen diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las estaciones del año, en relación a la composición de la dieta de las carpas. Tanto el invierno como el otoño presentan diferencias significativas respecto a la primavera y el verano, sin embargo, no existen diferencias significativas entre el otoño y el invierno ni entre la primavera y el verano (Tabla IV.5).

El análisis de similitud (SIMPER) refleja que los ítems tróficos que más contribuyen a la disimilitud entre las estaciones del año son los chironomidae (15,2%), los restos vegetales (14,49%), la corbícula (10,96%), las semillas (9,18%), los restos de artrópodos (9,13%) y los restos de crustáceos (7,38%) (Tabla IV.6). Esto se debió principalmente a que el consumo de los ítems antes mencionados fue más considerable durante la primavera y el verano, acumulando el 66,25% de la disimilitud.

Tabla IV.5. Resultado del análisis ANOSIM con los niveles de significancia para las comparaciones entre estaciones del año ($R_{\text{global}}=0,13$). Se utilizaron un total de 80 digestivos para el análisis, 20 por estación.

Estación del año	Invierno	Otoño	Primavera	Verano
Invierno		0,2284	0,0006	0,0041
Otoño	0,2284		0,0001	0,0003
Primavera	0,0006	0,0001		0,8056
Verano	0,0041	0,0003	0,8056	

El gráfico NMDS apoyó los resultados obtenidos con el ANOSIM, demostrando que los ítems tróficos consumidos durante la primavera y el verano difieren respecto a los consumidos durante el otoño y el invierno (Figura IV.6).

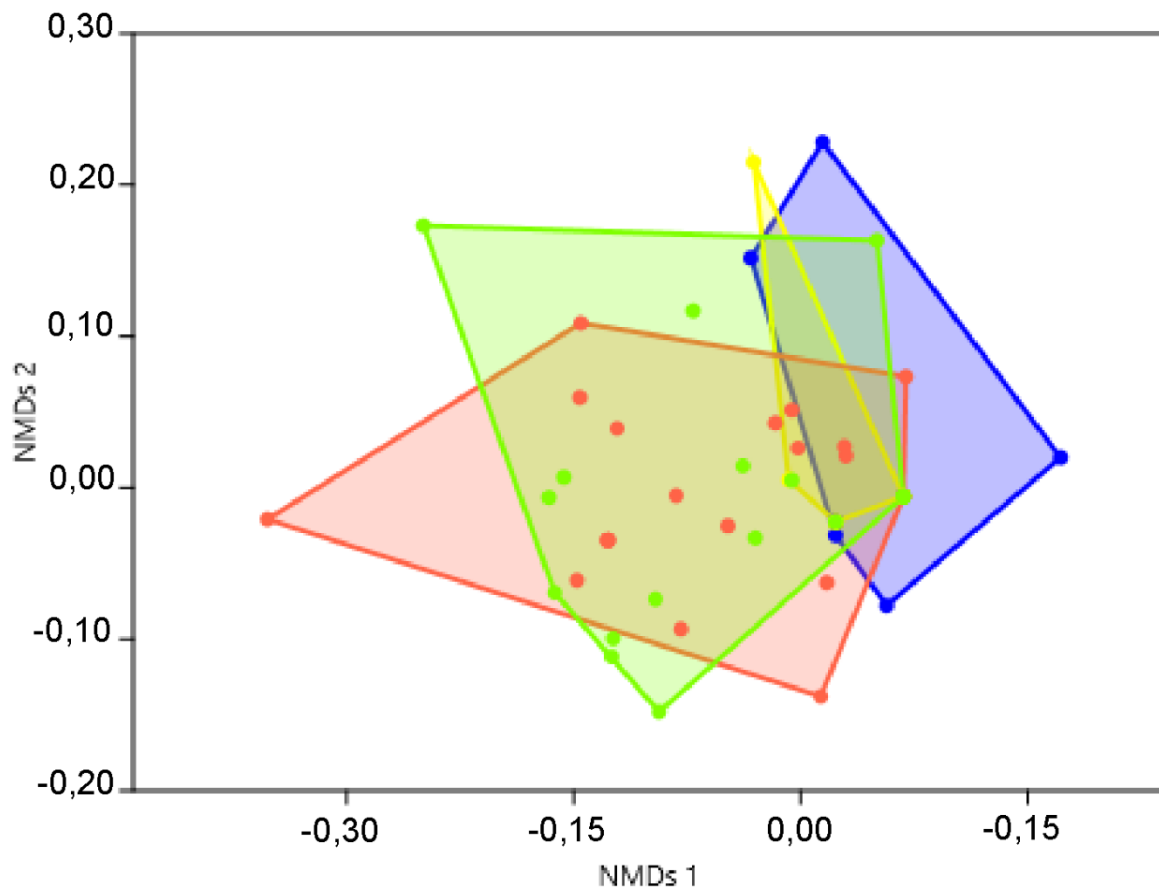


Figura IV.6. Gráfico de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) de ítems tróficos por estación basado en datos de presencia- ausencia. El polígono amarillo representa el otoño, el azul el invierno, el rojo la primavera y el verde el verano. Los puntos representan los ítems tróficos. 2D stress: 0,17

Tabla IV.6. Resultados del análisis SIMPER considerando todos los ítems tróficos que contribuyeron a la disimilitud entre las estaciones del año.

Ítem trófico	Contrib. %	Acumulado %	Invierno	Otoño	Primavera	Verano
Chironomidae	15,12	15,12	0,158	0,0952	0,762	0,65
Restos vegetales	14,49	29,6	0,421	0,286	0,762	0,65
Corbícula	10,96	40,56	0	0	0,524	0,4
Semillas	9,176	49,74	0,0526	0,0476	0,381	0,3
Restos artrópodos	9,131	58,87	0,158	0	0,333	0,3
Restos crustáceos	7,384	66,25	0	0	0,333	0,25
Copépodos	4,96	71,21	0,105	0,0476	0,143	0,1
<i>Heleobia sp.</i>	4,565	75,77	0	0	0,0952	0,25
Algas	4,532	80,31	0,158	0	0,19	0
Ostrácodos	4,464	84,77	0	0,0476	0,0952	0,2
Cladóceros	4,43	89,2	0,105	0,0476	0,0476	0,15
Pupa díptero	2,638	91,84	0	0	0,0952	0,1
Ceratopogonidae	2,007	93,85	0,0526	0	0,0952	0
Díptero	1,341	95,19	0	0	0,0476	0,05
Restos peces	0,6989	95,89	0,0526	0	0	0
Hymenoptera	0,6989	96,58	0,0526	0	0	0
Collembola	0,6989	97,28	0,0526	0	0	0
Huevo oligoqueto	0,6876	97,97	0	0	0	0,05
Larva díptero	0,6764	98,65	0	0	0,0476	0
Bivalvos	0,6764	99,32	0	0	0,0476	0
Efípios	0,6764	100	0	0,0476	0	0

IV.4. DISCUSIÓN.

La dieta de los peces representa una integración de muchos componentes biológicos y ambientales, que incluyen el comportamiento, la condición, la edad y el peso, el uso del hábitat, la ingesta de energía, la disponibilidad de recursos alimentarios naturales, las interacciones inter e intraespecíficas y la estación del año, entre otras (Chipps & Garvey 2007; Rahman et al. 2009, Kloskowski 2011).

Los impactos de la temperatura en la alimentación de los peces varían según la especie, pero generalmente, la tasa de alimentación se incrementa con aumentos moderados de la temperatura y disminuye cuando las temperaturas no se encuentran en el rango óptimo (Kovacevic *et al.*, 2019). Como la mayoría de los peces son ectotermos, su fisiología se ve sumamente influenciada por la temperatura, la cual afecta la tasa metabólica y, por consiguiente, el equilibrio energético y el comportamiento, tanto locomotor como de alimentación (Liu *et al.*, 2019; Volkoff & Rønnestad 2020). En el Valle Inferior del río Negro, la carpa común se alimenta durante todo el año, pero más intensamente durante los meses de primavera y verano, hecho que se confirma debido a la gran proporción de individuos con elevados valores del índice de repleción. Durante estos meses, las temperaturas son más elevadas, lo que genera un aumento en el metabolismo de los individuos y, en consecuencia, un aumento en la ingesta de alimento (Wieser, 1991). Además, si tomamos en cuenta que se reproducen durante la primavera, es de esperar que los individuos se alimenten activamente para recuperar el alto gasto energético que ello les demandó. Contrariamente, durante los meses fríos, el metabolismo disminuye y por ende encontramos una baja intensidad de alimentación. La carpa común deja de alimentarse por completo cuando las temperaturas del agua alcanzan valores que circundan los 6-8 °C (Mac Crimmon, 1968), como ocurre en este ambiente durante los meses invernales.

El análisis de los contenidos estomacales expone que existe una gran variedad de ítems tróficos que la carpa común consume, de los cuales los restos vegetales y los chironomidae son los que se encuentran en más del 40% de los tubos digestivos. Si se toma en cuenta la importancia relativa porcentual (IRI%), además de los restos

vegetales y los chironomidae, se añade el ítem trófico *Corbicula fluminea*. Estos ítems, además de estar presentes en un porcentaje elevado de tubos digestivos, están presentes en volúmenes considerables. Los restos de crustáceos, semillas y restos de artrópodos son los ítems que siguen en importancia. Los ostrácodos, cladóceros y copépodos, entre otros, son consumidos esporádicamente.

Cabe destacarse, que los restos vegetales son un ítem trófico relevante en la dieta de la carpa común en el Valle Inferior del río Negro, lo cual coincide con los resultados obtenidos por Colautti (1997), Colautti y Remes Lenicov (2001), Alvear *et al.* (2007) y Maiztegui (2016), en estudios de dieta realizados en otros ambientes de Argentina.

La carpa común está especializada para alimentarse de organismos asociados al bento, entre los que se encuentran las larvas de dípteros (Laskar, 1948; Brabrand, 1984; Granado-Lorencio & Garcia-Novo, 1986; Lammens & Hoogenboezem, 1991). Los chironomidae, son considerados el alimento preferido de las carpas (Adámek *et al.*, 2003; Anton-Pardo *et al.*, 2014; Huser & Bartels, 2015), como se corrobora en este estudio, y dependiendo de la especie de quironómido y la naturaleza del sedimento, estas larvas pueden vivir enterradas desde unos pocos milímetros hasta varios centímetros de profundidad (Ten Winkel & Davids, 1987). Además, pueden vivir en el sedimento desde varias semanas hasta varios meses (Beattie, 1982; Ten Winkel & Davids, 1987), por consiguiente, los peces que se alimentan de estas larvas requieren un mecanismo especializado de excavación y tamizado para separarlas de los sedimentos (Matthes, 1963; Hyslop, 1980; Robotham, 1982; Lammens & Hoogenboezem, 1991). Sibbing *et al.* (1986) sugieren que el órgano palatino de la carpa común desempeña un papel importante en la separación de las partículas alimentarias de las no alimentarias. Según Michel (1995), además de los quironómidos, las presas animales más importantes de la carpa común son los moluscos. Cabe mencionar que *Corbicula fluminea* es una especie introducida, que se ha transformado en un ítem predilecto para la carpa común, y se la halla en grandes densidades en el Valle Inferior del río Negro (Molina *et al.*, 2015). Los moluscos restantes fueron *Heleobia sp.* y Sphaeriidae, los cuales fueron

consumidos en raras ocasiones. La abundante presencia de semillas es característica de la dieta de la carpa común (Sarig, 1966; Crivelli, 1981; Chapman & Fernando, 1994; Michel, 1995), sin embargo, suelen ser un alimento secundario para esta especie (Kennedy & Fitzmaurice, 1970; Crivelli, 1981; Fitzmaurice, 1983), como ocurre en este ambiente. La gran cantidad y variedad de larvas, pupas y adultos de insectos encontrados en los tubos digestivos indica que esta especie se alimenta en distintos ambientes y a lo largo de toda la columna de agua. La presencia de cladóceros, copépodos y ostrácodos fue escasa, probablemente debido a que el tamiz branquial en carpas grandes (>300 mm) retiene organismos de más de 0,25 mm (Sibbing *et al.*, 1986; Dulic *et al.*, 2011; Z. Adamek *et al.*, 2016). Asimismo, su reducida abundancia en las muestras analizadas podría explicarse por una pronta degradación en el intestino de las carpas (Sutela & Huusko, 1997), lo que generaría una subestimación de su importancia en la dieta. Por otro lado, podría ser que su abundancia escasee en el medio ambiente ya que las carpas más pequeñas (edad 0+) son consumidoras eficientes de zooplancton (Uribe-Zamora, 1975; Sibbing, 1988). También se encontraron cantidades insignificantes de algas, las cuales abandonan el tracto digestivo más o menos intactas (Bitterlich, 1985), por lo que su relevancia como alimento está en duda.

El análisis de Amundsen evidenció que la estrategia de alimentación de la carpa común es generalista, ya que la gran mayoría de los ítems consumidos presentan una baja abundancia presa-específica (<13%) y una baja frecuencia de ocurrencia (<20%). Su nicho trófico es amplio y algunos estudios relacionan este hecho con su éxito como especie invasora en todo el mundo (Britton *et al.*, 2007; Weber & Brown 2009). Además, está bien adaptada para alimentarse en el fondo, y dependiendo de la disponibilidad, puede consumir una amplia gama de ítems alimentarios como gusanos, moluscos, zooplancton, vegetación acuática, restos de plantas, detritos e insectos (Summerfelt, 1971; Eder & Carlson, 1977; Crivelli, 1981; Powles *et al.*, 1983; Chapman & Fernando, 1994; Fernández & Salgado, 1998; Colautti & Remes Lenicov, 2001; Khan, 2003; Rahman *et al.*, 2008).

El ANOSIM expuso diferencias significativas en relación a la composición de la dieta a lo largo del año. El verano y la primavera no fueron diferentes entre sí, al igual que el otoño y el invierno, sin embargo, tanto el otoño como el invierno fueron diferentes a la primavera y el verano. Este patrón de cambio estacional en su dieta, demuestra la capacidad que posee esta especie para aprovechar los distintos recursos alimentarios disponibles, incluso los restos vegetales, cuyo aporte nutricional a la dieta es incierto.

El análisis SIMPER exhibe que durante los meses de primavera-verano, la contribución de los chironomidae a la dieta fue la más importante, seguido por los restos vegetales y *Corbicula fluminea*, sumando entre ellos, alrededor del 40,56% de la contribución total a la disimilitud de la dieta entre estaciones. Las larvas de quironómidos se convierten en uno de los alimentos preferidos a principios de verano (Colautti & Remes Lenicov 2001, Adámek *et al.*, 2003), ya que posteriormente su abundancia en el sedimento se reduce debido a la metamorfosis (Iwakuma, 1992; Kajak & Prus, 2003). La alimentación de las larvas de quironómidos es máxima durante la noche (Lammens & Hoogenboezem, 1991), lo que podría explicar la elevada actividad de las carpas durante los muestreos nocturnos.

La contribución de los restos vegetales a la dieta fue importante durante los meses de otoño-invierno. Los restos vegetales componen una parte muy importante de la dieta de la carpa común en el Valle Inferior del río Negro, y no solo durante los meses fríos en donde la carpa se encuentra metabólicamente menos activa y la disponibilidad de alimento animal es reducido, sino que en primavera-verano también consume en grandes proporciones. Por lo tanto, el planteo de Sibbing (1991) de que la herbivoría sería consecuencia de la escasez de presas animales no se cumple para este ambiente, al menos en primavera-verano. Por otro lado, Eder y Carlson (1977) sostienen que la ingesta de restos vegetales está relacionada con la búsqueda de macro y microinvertebrados, pero si ese fuera el caso, este accionar no explicaría su abundante presencia en las ingestas de individuos durante otoño-invierno. Una de las características más notables de los ciprínidos es la falta

de un estómago verdadero, en consecuencia, han prescindido de la secreción de ácido clorhídrico y pepsinógeno, una enzima proteolítica que requiere un medio ácido para su activación y actividad, y por lo tanto no pueden provocar la desnaturalización ni la posterior lisis de células bacterianas ni vegetales (Moriarty, 1973; Bowen, 1976; Hofer, 1991). El valor alimenticio de los restos vegetales es incierto ya que la carpa común es incapaz de romper mecánicamente las paredes celulares (Sibbing 1988), sin embargo, se ha detectado una hidrólisis limitada de celulosa en varios ciprínidos (Prejs & Blaszczyk, 1977; Niederholzer & Hofer, 1979), a excepción de la carpa común que no posee celulasas en su sistema digestivo (Summerfelt *et al.* 1970).

Los peces pueden cambiar su dieta y modos de alimentación de un momento a otro cuando cambia la disponibilidad de alimentos. Los recursos alimentarios en la mayoría de las aguas naturales varían continuamente y los peces tienen que hacer frente a un entorno variable cambiando de alimentación (Lammens & Hoogenboezem, 1991). Hume *et al.* (1983) hallaron que las carpas varían su alimentación con la edad, mientras que los juveniles se alimentan principalmente de microcrustáceos, las carpas medianas lo hacen de insectos bentónicos y detritos, y las carpas más grandes comen todos los ítems antes mencionados y además materia vegetal. La mayoría de las carpas, independientemente del tamaño, suelen alimentarse de zooplancton, al punto de disminuir considerablemente su abundancia y generar que las larvas de los peces nativos deban enfrentarse a recursos alimentarios limitados (Hume *et al.*, 1983). Varios autores (Spataru *et al.*, 1980; Zur & Sarig, 1980; Hume *et al.*, 1983; Sibbing, 1988; Lammens & Hoogenboezem, 1991; Chapman & Fernando, 1994; García-Berthou, 2001; Rahman *et al.*, 2009), han observado que los macroinvertebrados bentónicos se vuelven más importantes en la dieta a medida que la carpa común crece, mientras que la ingesta de zooplancton se reduce.

En el río Negro, el solapamiento trófico se da principalmente entre las especies nativas y no nativas, particularmente entre la carpa común y la perca y entre la carpa común y el pejerrey patagónico (Alvear *et al.*, 2007; Crichigno *et al.*, 2013; Conte-

Grand *et al.*, 2015). El solapamiento en las dietas podría resultar en competencia por recursos, dependiendo de la abundancia de presas en el ambiente (Matthews, 2012). Alvear *et al.* (2007) observaron que la perca y el pejerrey tienen un amplio espectro trófico. La perca es depredadora de micro y macrozoobentos, y el adulto de pejerrey se vuelve estacionalmente zooplanctófago. *G. maculatus* es depredador de micro y macrozoobentos, mostrando una gran preferencia por los microcrustáceos (Khan *et al.*, 2002; Khan, 2003; Alvear *et al.*, 2007), lo que implica una eventual superposición trófica con la carpa común. Quezada *et al.* (2019) realizaron un análisis trófico de juveniles de *O. hatcheri* y *C. carpio* durante la estación estival, y observaron que el espectro trófico de la carpa era más amplio que el del pejerrey. Además, el pejerrey se alimentaba mayoritariamente de insectos vinculados a la interfaz agua-aire mientras que la carpa común lo hacía de organismos vinculados tanto al bentos como al plancton. Por lo tanto, al menos durante la época estival, los hábitats que utilizaban los juveniles de ambas especies para alimentarse eran diferentes.

Es factible que exista una competencia trófica entre estos peces nativos y la carpa común si el recurso alimentario es limitado. Si ese fuese el escenario, se podría generar un cuello de botella competitivo y ontogenético tan severo (Werner & Gilliam, 1984) que podría afectar profundamente el reclutamiento de estas especies nativas con larvas zooplanctívoras. Adicionalmente, se ha sugerido que la carpa común puede tener una ventaja sobre otras especies al desovar más temprano, dando así a las larvas y juveniles acceso al alimento antes que las especies nativas que desovan más tarde (Roberts & Ebner, 1997). En este ambiente, *C. carpio* se comporta como un desovador total y asincrónico, y empieza a liberar los huevos a principio de primavera (ver Capítulo VI), mientras que *P. trucha* desova a fines de primavera (López Cazorla & Sidorkewicz, 2011).

Es importante tener en cuenta que las observaciones de la superposición en las dietas no indican que se esté produciendo una competencia (Khan 2003), ya que ciertos recursos pueden no ser tan escasos como para ser limitantes (Hurlbert, 1978).

La diversidad en la dieta de la carpa común hace que esta especie sea resistente a los cambios en la red alimentaria y sea capaz de habitar en una amplia variedad de hábitats (Koehn 2004, Wolfe et al. 2009, Weber & Brown 2011).

Investigaciones futuras deberían centrarse en cuantificar la abundancia de los distintos recursos alimentarios presentes en el río Negro, algunos de ellos limitantes como el zooplancton. Además, será de suma importancia analizar el consumo de estos recursos a lo largo de todo el ciclo de vida de la Carpa Común y de las especies nativas. Por último, toda esta información contribuirá a disminuir el vacío de conocimiento que existe, y de este modo, ayudará a proyectar estrategias de control y manejo de especies no nativas y de conservación de especies nativas.

Capítulo V

Estimación de edad y crecimiento en la Carpa común



ÍNDICE

V.1. INTRODUCCIÓN.....	99
V.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	100
V.2.1. Tratamiento para la lectura de escamas.....	100
V.2.2. Análisis del incremento marginal.....	103
V.2.3. Modelos lineales generalizados.....	103
V.2.4. Retrocálculos de tallas.....	104
V.2.5. Modelos de crecimiento.....	105
V.2.6. Comparación con otras poblaciones de Argentina y el mundo.....	105
V.3. RESULTADOS.....	106
V.4. DISCUSIÓN.....	121

CAPÍTULO V: ESTIMACIÓN DE EDAD Y CRECIMIENTO EN LA CARPA COMÚN.

V.1. INTRODUCCIÓN.

El crecimiento es un aspecto clave de la biología y la historia de vida de los peces, y la cuantificación del crecimiento es una parte crucial de la ecología, la investigación pesquera y la gestión de las pesquerías (Summerfelt & Hall, 1987; Weatherley & Gill, 1987; Fatemi *et al.*, 2009). Los estudios comparativos del crecimiento de peces de agua dulce a escala regional y global han proporcionado información útil tanto para la conservación de especies nativas amenazadas como para el manejo y control de especies invasoras (Copp *et al.*, 2004; J.R. Britton *et al.*, 2011; Fox & Copp, 2014). La aptitud de una especie a un entorno dado está directamente relacionada al crecimiento, la mortalidad y la edad a la cual los individuos maduran sexualmente (Roff, 1984; Campana & Thorrold, 2001). Por lo tanto, para comprender la historia de vida de los peces y la dinámica de las poblaciones es necesario determinar su edad (Beddington & Kirkwood, 2005; Vilizzi, 2018). *Cyprinus carpio* es una especie de crecimiento rápido, madurez temprana, tasa reproductiva alta y que posee la capacidad de duplicar la población en un corto período de tiempo (Brown & Walker, 2004; Koehn, 2004; Zambrano *et al.*, 2006; J. R. Britton *et al.*, 2007; Winker *et al.*, 2010). La carpa común es una de las especies de aguas continentales más estudiadas en todo el mundo, por lo que existe mucha información sobre edad y crecimiento (Vilizzi & Copp, 2017). Fue, además una de las especies pioneras en las que se utilizaron técnicas de estimación de edad (Carlander, 1987). Según Kamilov (1984), las escamas han sido una de las estructuras más utilizadas para estimar la edad de la mayoría de los ciprínidos, ya que poseen anillos fácilmente reconocibles (Helawell, 1974; Mann, 1976; Mann & Steinmetz, 1985; Horká *et al.*, 2010). Sin embargo, se han utilizado otras estructuras corporales y varias técnicas para estimar la edad en esta especie invasora (Phelps *et al.*, 2007). Los otolitos son estructuras corporales de carbonato de calcio sólido acelular, que se encuentran dentro del oído interno y crecen a lo largo de la vida del pez, caracterizándose por presentar porcentajes elevados de material inorgánico (Secor *et al.*, 1995). Asimismo, son varios los estudios que documentan que los otolitos proporcionan estimaciones de edad más precisas y certeras (Phelps *et al.*,

2007). Otras estructuras calcificadas utilizadas para la estimación de edad son opérculos, espinas, vértebras y rayos de aletas (English, 1952; McConnell, 1952; Wichers, 1976; Casselman, 1983; Kamilov, 1985; Phelps *et al.*, 2007), las cuales muchas veces son evaluadas en conjunto para realizar estudios comparativos (Villizzi, 2018). Incluso Crivelli (1980) utilizó el peso seco de los lentes oculares como estructura para estimar la edad.

La hipótesis que se plantea en el presente capítulo es que la carpa común genera la marca de crecimiento en la escama una vez al año y que dicha marcación está influenciada por variables bióticas (Índice hepatosomático, índice gonadosomático y factor de condición relativo) y abióticas.

Los objetivos propuestos son estimar la edad de los individuos mediante la lectura de escamas, y evaluar y comparar los patrones locales y globales de crecimiento mediante el cálculo de modelos de crecimiento.

V.2. MATERIALES Y MÉTODOS.

V.2.1. Tratamiento para la lectura de escamas

Para determinar la edad de los individuos, se midieron 1595 escamas. Las mismas fueron extraídas del lado izquierdo del cuerpo, del sector ubicado por detrás del opérculo y por encima de la línea lateral (Figura V.1). De cada uno de los 311 ejemplares muestreados durante el 2016 se obtuvieron en promedio 5 escamas, que fueron seleccionadas según los siguientes criterios: simetría, regularidad de forma y similitud en tamaño. Aquellas escamas con una forma irregular, con zonas regeneradas o que presentaban el canal de la línea lateral, fueron descartadas. El rango de talla de los individuos utilizados para este estudio estuvo entre los 53 y 610 mm de L_{st}. (Tabla V.1).

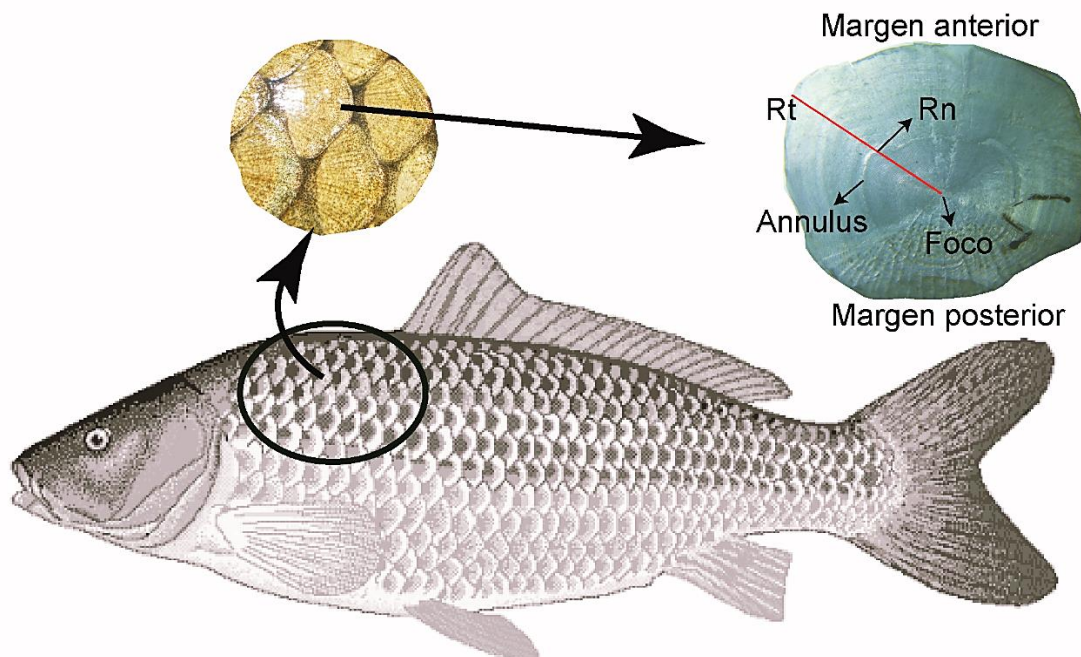


Figura V.1. Sector del cuerpo de *Cyprinus carpio* donde fueron extraídas las escamas para el análisis (elipse negra) y escama donde se muestra, sobre una línea roja, las medidas tomadas para el análisis (R_t y R_n), los márgenes, el foco y el anulus. Radio total (R_t) y radio del anillo n (R_n).

Para el proceso de limpieza, las escamas fueron sumergidas en agua tibia con jabón enzimático durante 2 horas, cepilladas para eliminar el tejido que las recubría y enjuagadas. Posteriormente, fueron secadas con papel absorbente y se enmarcaron entre dos vidrios de 15 cm x 7 cm cada uno y con un espesor de 1,5 mm. A cada montaje se lo selló con cinta adhesiva y se les colocó una etiqueta con el código del individuo correspondiente. Las escamas fueron fotografiadas con una cámara digital Leica MC170 HD montada sobre una lupa estereoscópica trinocular (Schonfeld Optik® modelo XTD 217) con aumentos de 10X y 20X. Las mediciones se efectuaron con el Software de Leica (Leica Application Suite EZ Versión 3.4), y fueron registrados el radio total (R_t) y los radios sucesivos de crecimiento (R_n) (Figura V.2).

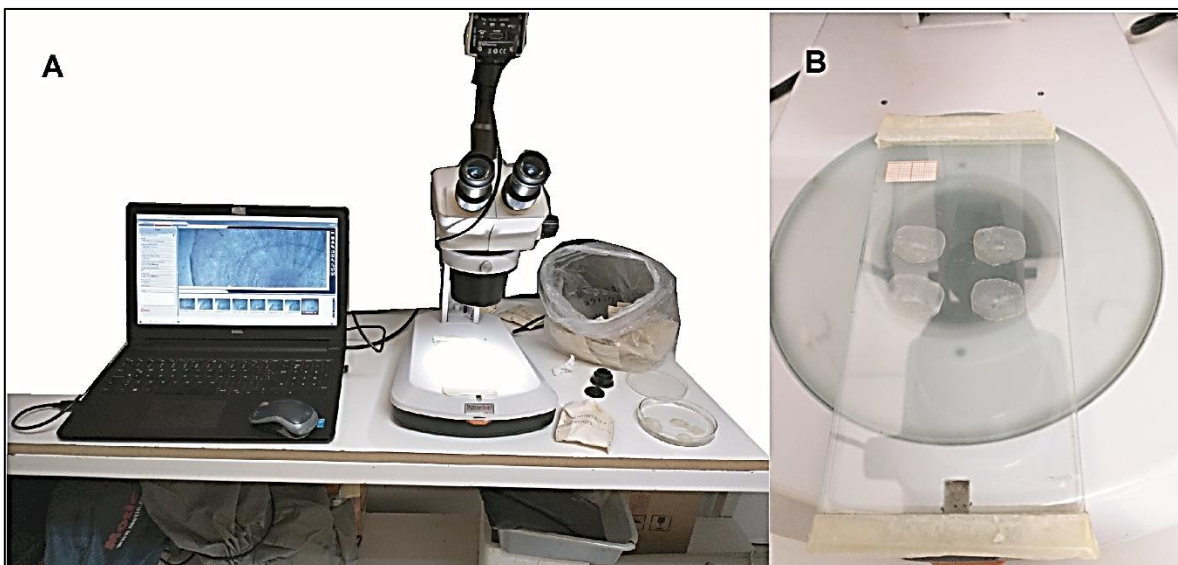


Figura V.2. A. Mesa de trabajo donde se tomaron las fotografías de las escamas, mediante la utilización de una cámara montada en un microscopio, para su posterior análisis. **B.** Escamas enmarcadas.

El R_t se midió desde el foco hasta el punto más distante del margen anteroventral de la escama y los R_n se midieron sobre el eje del R_t , donde la distancia a cada annuli es la que se extiende desde el foco hasta la marca de detención o disminución del crecimiento (annuli) considerado (Figura V.1). La zona comprendida entre el foco y el primer annuli o entre dos annuli sucesivos representa la zona de crecimiento activo. La identificación de los annuli se determinó siguiendo los criterios de Bagenal y Tesch (1978). Con el objetivo de determinar la clase de edad a la que correspondía cada uno de los individuos, se utilizaron los siguientes criterios: se asumió como fecha de nacimiento el 1 de enero; Se tomó en cuenta el mes de captura de cada uno de los ejemplares y la época de marcación del annuli o detención del crecimiento; Se contabilizó el número de annulus por escama.

Para determinar si en los análisis las submuestras de machos (159 individuos) y hembras (115 individuos) de nuestra población debían ser consideradas de forma conjunta o por separado, se realizaron diferentes test o pruebas estadísticas. Se efectuó el Test de Kolmogorov- Smirnov para determinar la bondad de ajuste de las distribuciones de machos y hembras y el Test de Levene para evaluar la

homocedasticidad. Finalmente se verificó, mediante el Test de Student, si existían diferencias entre las medias de las tallas de machos y hembras. El nivel de significancia utilizado fue de 0,05 ($\alpha=0,05$).

V.2.2. Análisis del incremento marginal

El análisis del incremento marginal (MIA) en la escama, determina el momento de marcado del annuli, pudiéndose observar la variación mensual y así establecer la periodicidad de marcado. Los valores se obtuvieron mediante el cálculo de la relación de incremento marginal (MIR) (Vilizzi & Walker, 1999) que estandariza este valor mediante la siguiente fórmula:

$$\text{MIR} = [(R_t - R_n) / (R_n - R_{n-1})] * 100$$

Donde radio total (R_t), último anillo (R_n) y penúltimo anillo (R_{n-1}). Cuando sólo existe una marca, el denominador es la distancia del foco a dicha marca (Vilizzi & Walker, 1999). Aquellos individuos en los que no se identificaron annuli no fueron utilizados en el análisis. Se considera que el mes que exhibe el menor valor de la MIR, corresponde a la época del año en la cual la escama marca el annuli.

V.2.3. Modelos lineales generalizados

Para evaluar la influencia que ejercen las variables ambientales y fisiológicas sobre la MIR de la escama, se aplicaron modelos lineales generalizados (GLM). Aquellas variables que no cumplieron con los supuestos de homocedasticidad y normalidad fueron transformadas logarítmicamente [$\ln(x+1)$]. Las variables ambientales utilizadas fueron promedio mensual horas luz (HL) en minutos, promedio mensual del nivel hidrométrico (NH) en metros, promedio mensual del caudal (CA) en m^3/s , promedio mensual de temperatura del aire (T_{aire}) en $^{\circ}\text{C}$, temperatura media mensual del agua (T_{agua}) en $^{\circ}\text{C}$, precipitación mensual total (PP) en mm. Las variables fisiológicas consideradas fueron: índice gonadosomático (IGS), factor de condición relativo (K_N) e índice hepatosomático (IHS). Las variables explicativas de colinealidad se eliminaron del modelo general inicial (Zuur *et al.*, 2009). La MIR se consideró como variable respuesta, mientras que las restantes (ambientales y fisiológicas), fueron consideradas como variables predictoras. Se utilizó el criterio de información de Akaike (AIC) para determinar el mejor modelo para el conjunto

de datos analizados (Akaike, 1973). Los datos informados son: el coeficiente de determinación R^2 , la significancia de cada variable predictora y su importancia relativa y los intervalos de confianza del 95% para cada variable predictora del modelo que mejor ajustó.

La variable fisiológica IHS se calculó como el cociente entre el peso total del hígado en gramos (W_H) y el peso total del individuo en gramos (W_T). La fórmula es la siguiente:

$$IHS = W_H / W_T * 100$$

Los datos ambientales fueron obtenidos del Servicio de Hidrografía Naval, Sistema Meteorológico Nacional, Departamento Provincial de Aguas y de la Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los ríos Limay, Neuquén y Negro.

V.2.4. Retrocálculos de tallas

Los pares de datos $L_{St}-R_t$ (Longitud estándar- radio total) fueron ajustados a diferentes modelos, tanto lineales como no lineales utilizando el programa estadístico InfoStat edición estudiantil (Di Rienzo *et al.*, 2020). Se seleccionó el modelo que mejor representó la relación entre talla y radio de la escama, a través del Criterio de Información de Akaike (AIC). Luego, la ecuación del modelo fue utilizada para realizar los retrocálculos de las tallas de cada individuo al momento de marcar cada annuli de la escama, mediante el reemplazo del valor de R_t en la ecuación por el valor de la distancia del foco a cada marca anual. Finalmente, a partir de estos valores, se calcularon para cada clase de edad, las tallas medias y las distancias media de cada annuli al foco.

V.2.5. Modelos de crecimiento

Posteriormente, utilizando las tallas por clase de edad obtenidas mediante la lectura de escamas, se empleó el paquete FSA (Fisheries Stock Assessment) (Ogle, 2016) del programa estadístico R versión 4.4.1 (R Core Team, 2020), y se calcularon los parámetros de los modelos de crecimiento de Von Bertalanffy VBF (Von Bertalanffy, 1938, 1957), Gompertz GPZ (Silliman, 1967) y el logístico LOG (Kaufmann, 1981). Las ecuaciones son las siguientes:

$$\text{VBF} \quad L_{st} = L_{st\infty} [1 - e^{-k*(t-t_0)}]$$

$$\text{GPZ} \quad L_{st} = L_{st\infty} [1 - e^{-e^{-k*(t-t_0)}}]$$

$$\text{LOG} \quad L_{st} = \frac{L_{st\infty}}{1 + e^{-K*(t-t_0)}}$$

Donde L_{st} es la longitud estándar en mm del individuo en el momento t , t es tiempo en años, $L_{st\infty}$ es la talla estándar asintótica en mm, K es la tasa instantánea de crecimiento (año^{-1}) y t_0 es el momento hipotético en el que el individuo posee talla 0. La selección de modelos basada en la teoría de la información es un paradigma relativamente nuevo en las ciencias biológicas y se ha recomendado como una alternativa más sólida que los enfoques tradicionales de prueba de hipótesis (Akaike, 1973; D. R. Anderson & Burnham, 2002). Por lo tanto, el modelo con el valor más pequeño de AIC (Criterio de Información de Akaike), fue seleccionado como el mejor modelo entre los probados.

V.2.6. Comparación con otras poblaciones de Argentina y el mundo

Finalmente, los parámetros y curva de Von Bertalanffy obtenidos para la población de carpas del Valle Inferior del río Negro fueron comparados con los de otras poblaciones de Argentina (río Colorado y Cuenca del río Salado) y de otras áreas/regiones del mundo a partir del trabajo de Vilizzi y Copp (2017). En dicha revisión se proporciona una evaluación global del crecimiento de las distintas poblaciones de *Cyprinus carpio* en relación al tipo de cuerpo de agua y al clima donde se encuentre, según la clasificación climática de Köppen- Geiger.

Vilizzi y Copp (2017) estimaron la longitud de las tallas hasta la horquilla (L_f), por lo tanto, para poder realizar las comparaciones, las tallas fueron transformadas a longitud estándar (L_{St}) a través del factor de conversión propuesto por Vilizzi *et al.*, 2015a:

$$L_f = 1,093 * L_{St}$$

V.3. RESULTADOS.

Los ejemplares utilizados para los cálculos de edad y crecimiento se distribuyeron en un rango de tallas de entre 53 y 610 mm de L_{St} , con una talla media de 370,15 mm y un desvío estándar de 110,68 mm (Tabla V.1).

Tabla V.1. Talla media mensual y rango de tallas de los individuos utilizados para los cálculos de edad y crecimiento. Longitud estándar en milímetros (L_{St} mm); Desvío estándar (DS); Número de ejemplares (N).

Mes	N	Talla media L_{St} (mm)	DS L_{St}	Rango de tallas
Enero	25	198,60	140,09	53-445
Febrero	30	445,70	73,96	325-610
Marzo	23	405,22	92,59	249-580
Abril	6	227,17	27,79	199-275
Mayo	35	312,97	95,03	131-457
Junio	26	367,19	49,53	244-456
Julio	29	365,45	47,35	264-456
Agosto	16	369,25	27,90	316-415
Septiembre	23	462,04	58,33	331-596
Octubre	27	432,26	94,68	232-552
Noviembre	44	363,89	114,41	119-544
Diciembre	27	399,37	79,79	281-526
Promedio general	-	370,15	110,68	-

El patrón de marcación observado durante la lectura de las 1595 escamas fue el denominado “cutting over” (Bagenal & Tesch, 1978). El primer anillo, cuando era apreciable, estaba formado por una condensación progresiva de circuli que no se cortaban ni en los campos laterales ni en el campo anterior. Los anillos restantes,

por lo contrario, poseían una disposición de circuli apretada o discontinua en el campo anterior y entrecortados en los campos laterales.

Mediante el test de Kolmogorov- Smirnov se comprobó la distribución normal de tallas, tanto de machos ($p= 0,1358$) como de hembras ($p= 0,3111$). Luego, mediante el Test de Levene se evaluó la homocedasticidad ($p= 0,3697$). El Test de Student demostró que no existen diferencias significativas entre las tallas de machos y hembras ($p= 0,6091$), por lo tanto, se utilizaron los sexos combinados para realizar los análisis.

En la Figura V.3 y en la Tabla V.2 se muestran la cantidad y porcentaje de individuos pertenecientes a cada clase de edad obtenidas a través de la lectura de anillos de detención del crecimiento, como así también el rango de talla y la talla media observada en cada una de ellas.

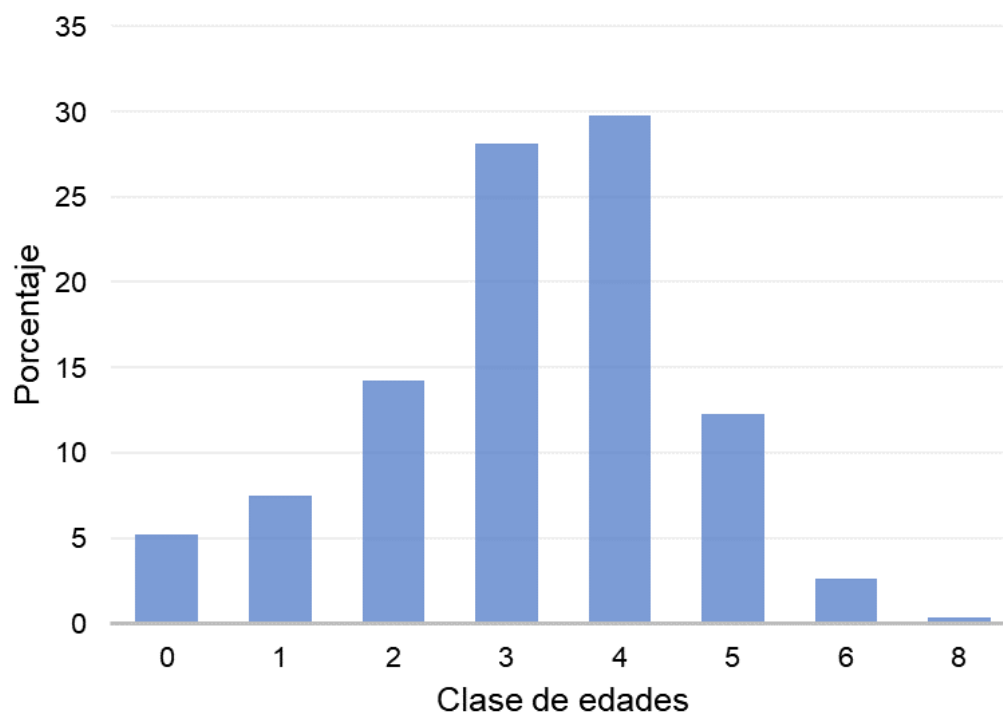


Figura V.3. Proporción de ejemplares de Carpa común de cada una de las clases de edades muestreados en el Valle Inferior del río Negro durante el año 2016. N total= 309.

Tabla V.2. Número de carpas, talla media y rango de tallas pertenecientes a cada clase de edad obtenidas mediante la lectura de anillos de detención del crecimiento. Longitud estándar en milímetros (L_{St} mm) y número de individuos por clase de edad (N).

Clase de edad	N	Talla media (L_{St} mm)	Rango de tallas
0	16	90	53-174
1	23	212,17	119-309
2	44	289,43	199-388
3	87	367,70	209-476
4	92	436,54	325-556
5	38	477,39	336-571
6	8	532,88	461-596
8	1	610	610

Los resultados del análisis de la relación del incremento marginal mostraron un patrón de crecimiento estacional y permitieron determinar el momento en que se forma el anillo. El valor más elevado de la MIR se registró en el mes de enero (119,12%), mientras que el valor más pequeño de la MIR se observó en el mes de agosto (33,65%) (Figura V.4).

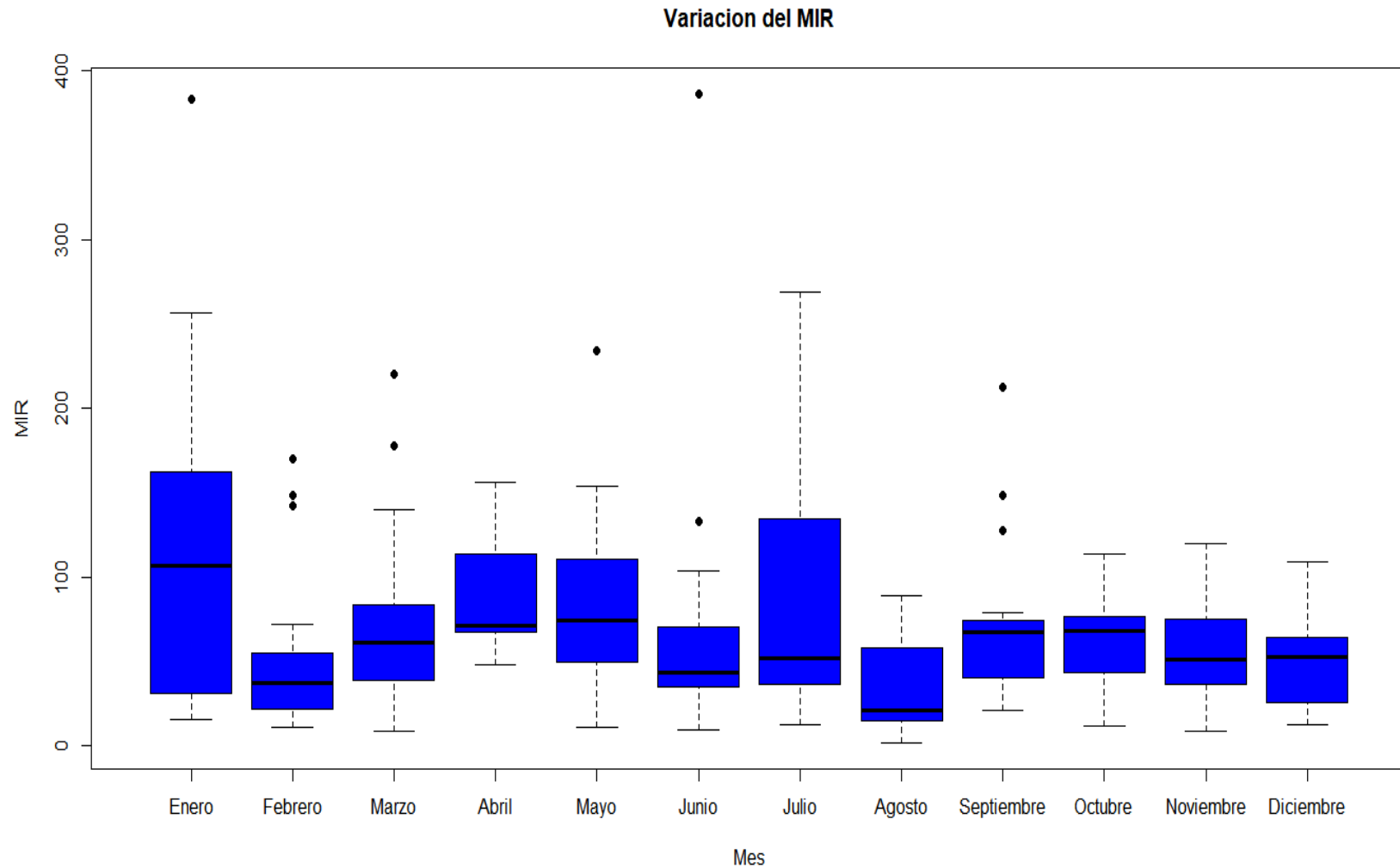


Figura V.4. Boxplot de los valores de la Relación del Incremento Marginal (MIR) por mes. La línea negra representa la mediana y los bigotes representan 1.5 veces el rango intercuartílico (RIC).

Las variables MIR, IHS y K_N fueron transformadas logarítmicamente ya que no cumplieron con los supuestos de homocedasticidad y normalidad para realizar los análisis de los GLM. Del modelo general inicial se eliminaron las variables respuesta nivel hidrométrico (NH), horas luz (HL) y temperatura del aire (T_aire) a causa de la colinealidad existente. A través del Criterio de Información de Akaike (AIC) se seleccionó el modelo lineal generalizado que mejor ajustó: (MIR ~ IGS + K_N + IHS + T_agua). Concomitantemente, se analizaron los gráficos de diagnóstico de residuos demostrando de esta manera que el modelo seleccionado representa satisfactoriamente los datos (Figura V.5). Por otra parte, el modelo expuso que el 12,1% ($p < 0,001$) de la variación observada se puede explicar a través del modelo ajustado, identificándose el índice gonadosomático (IGS), el factor de condición relativo (K_N), la temperatura del agua (T_agua) y el índice hepatosomático (IHS), como los predictores más importantes de la Relación del Incremento Marginal (MIR) (Tabla V.3).

Las variaciones mensuales de la MIR y sus variables explicativas se representan en la figura V.6.

Tabla V.3. Resumen de los resultados del Modelo Lineal Generalizado (GLM) a partir del análisis de los efectos de cada variable explicativa sobre la Relación del Incremento Marginal (MIR). Índice gonadosomático (IGS), temperatura del agua (T_agua), índice hepatosomático (IHS) y Factor de Condición Relativo (K_N). Intervalos de confianza (IC)

Parámetro	Estimado	Error estándar	IC		Valor t	P	Importancia relativa
			Inf.	Sup.			
(Intercepto)	3,86278	0,29331	3,285	4,440	13,17	<0,001	—
IGS	-0,04770	0,00975	-0,067	-0,028	-4,89	<0,001	0,494
T_agua	-0,03433	0,01129	-0,057	-0,012	-3,04	<0,01	0,140
IHS	-0,16904	0,08251	-0,332	-0,007	-2,05	<0,05	0,158
K_N	1,16815	0,39764	0,385	1,951	2,94	<0,01	0,208

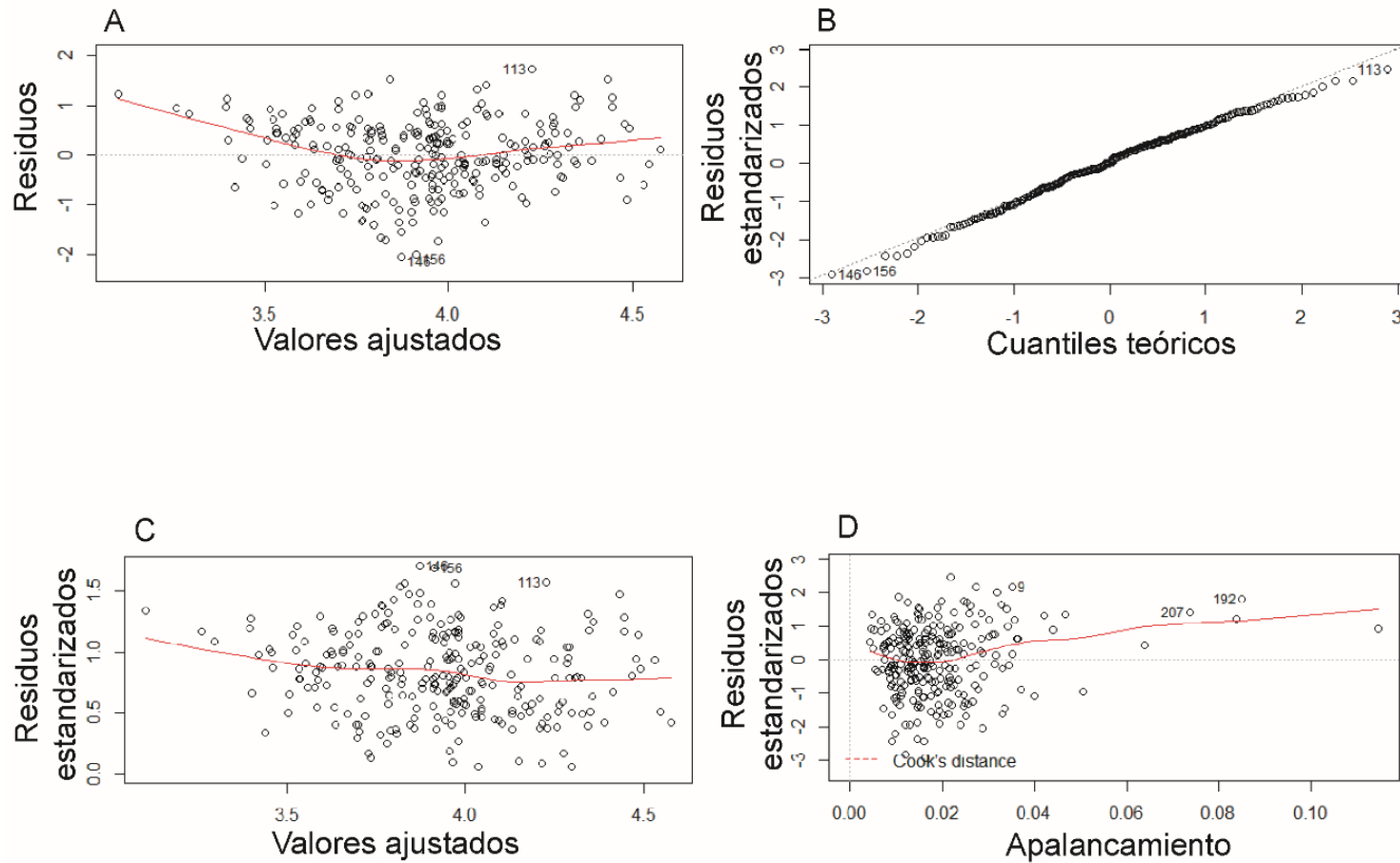


Figura V.5. Gráficos de diagnóstico de residuos del modelo seleccionado. A. Gráfico de residuos vs predichos (Residuals vs Fitted). B. Gráfico de normalidad de residuos (Q-Q Plot). C. Gráfico de ubicación extendida (Scale-Location). C. Gráfico de puntos influyentes (Residuals vs. Leverage)

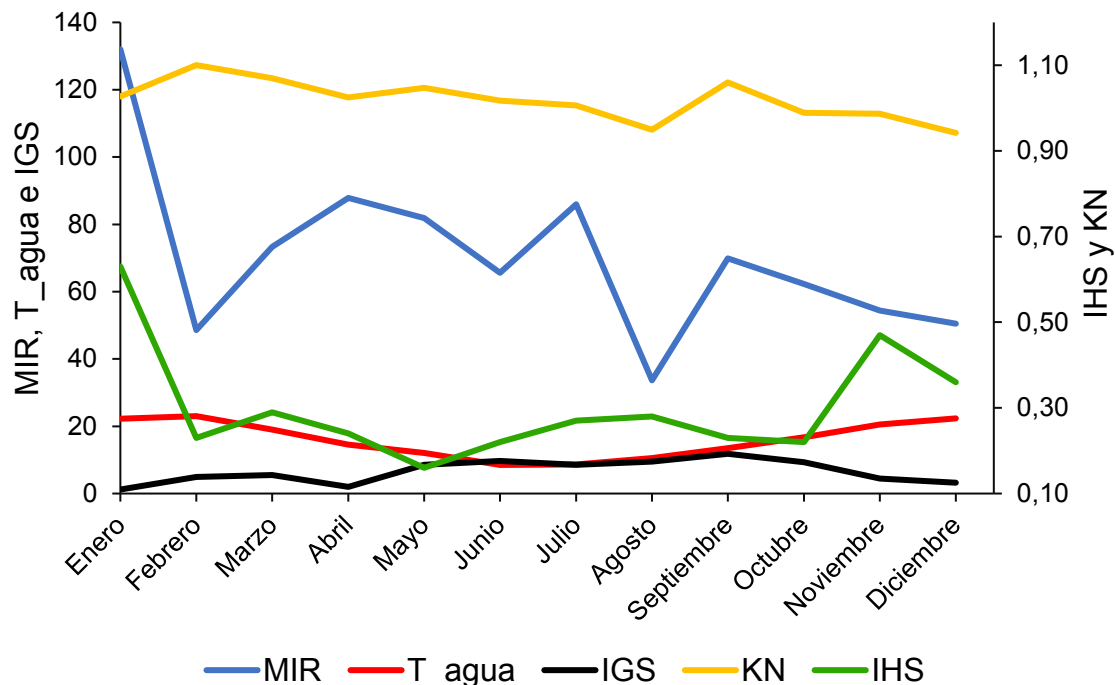


Figura V.6. Valores medios mensuales de la Relación de Incremento Marginal (MIR), índice gonadosomático (IGS), temperatura del agua (T_agua), índice hepatosomático (IHS) y factor de condición relativo (K_N) de las carpas del Valle Inferior del río Negro obtenidas durante el 2016.

En relación a los modelos ajustados a partir de los datos de longitud estándar y radio total, tanto el modelo lineal como el no lineal mostraron buenos ajustes. El modelo exponencial obtuvo un valor de AIC menor (3090) que el modelo lineal (3092). De todos modos, se decidió seleccionar el modelo exponencial ya que predice los valores extremos con más precisión (Colautti, 1997) (Figura V.7). Para obtener el modelo potencial con mejor ajuste, se probaron distintos valores de partida de a, b y c, correspondientes a la fórmula:

$$L_{St} = a + b \cdot R_t^c$$

Donde a es la intersección con el eje de las ordenadas y b y c son parámetros de ajuste. El programa InfoStat, estima otros valores que facilitan la convergencia del algoritmo de estimación a partir de valores de partida para los parámetros. El modelo muestra que los parámetros b y c realizan una contribución significativa, no

así el término a (Tabla V.4). La comparación de modelos alternativos se basa en el menor valor del cuadrado medio de error (CMError), en que el número de parámetros del modelo sea lo menor posible (principio de simplicidad), que el error estándar (E.E) de las estimaciones de los parámetros sea lo más pequeño posible y que los coeficientes estimados no se encuentren altamente correlacionados (Balzarini *et al.*, 2008).

En función de la fórmula obtenida por el modelo, se realizaron los retrocálculos de la talla de los individuos al momento de formar cada annulus. Los valores medios de los radios (Rn) y sus desvíos estándar (SD) junto con las respectivas L_{St} retrocalculadas y sus SD se expresan en la tabla V.5.

Tabla V.4. Resultados del análisis de regresión no lineal de Longitud estándar vs Radio total de la escama. Parámetros de la regresión (a, b y c). Valor de la distribución t de Student (T).

Parámetros	Valor inicial	Estimación	Error estándar	T	P
a	20	4,66	17,71	0,26	0,79
b	20	29,41	6,11	4,81	<0,0001
c	1	1,03	0,07	15,80	<0,0001

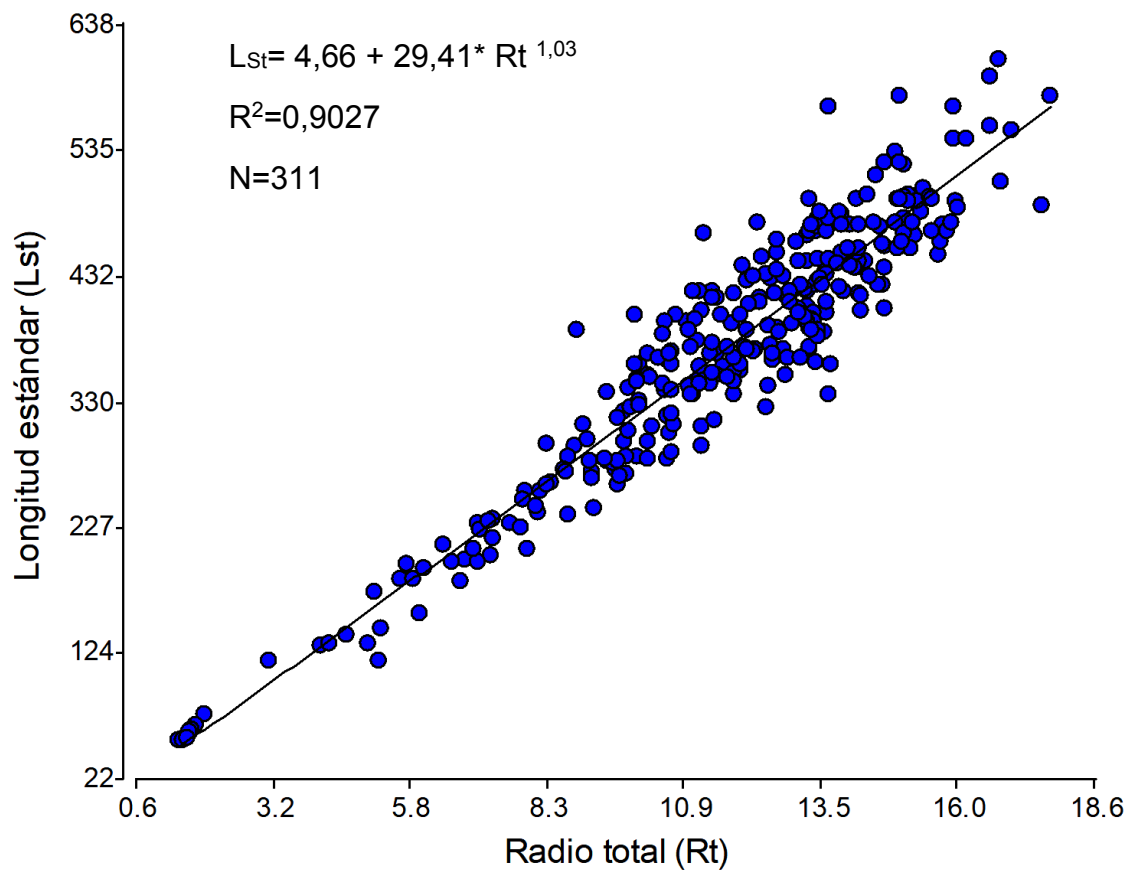


Figura V.7. Relación entre el radio total de la escama (Rt) y la longitud estándar (L_{st}) de la Carpa común, expresados en milímetros. La línea levemente curva representa el modelo exponencial ajustado a los datos.

Tabla V.5. Valores medios y desvíos estándar (SD) de la distancia entre el foco y cada annulus de la escama (R_n) medido en milímetros, y valores medios y desvíos estándar de las longitudes estándar (L_{St}) retrocalculadas al momento de marcar cada annulus.

ESCAMAS			INDIVIDUOS		
Radio	R_n medio (mm)	SD	L_{St} media (mm)	SD	Frecuencia (N)
1	2,64	0,74	84,85	23,18	279
2	5,88	1,51	187,24	43,15	274
3	9,19	1,59	293,76	51,63	248
4	11,6	1,36	371,91	44,41	168
5	13,42	1,08	431,50	35,53	105
6	14,47	1,09	465,75	35,91	23
7	15,92	0,35	513,34	11,39	4
8	16,41	0	529,64	0	1

Para la estimación de los parámetros de crecimiento de los modelos de Von Bertalanffy, Gompertz y Logística se utilizaron 309 individuos, el conjunto de datos de machos y hembras combinados.

El gráfico con los 3 modelos se presenta en la Figura V.8. En la tabla V.6 se exhibe un resumen de los parámetros estimados L_{St^∞} , K y t_0 para cada modelo y sus respectivos AIC, exhibiendo que el mejor modelo es el de Von Bertalanffy. Al igual que Katsanevakis y Maravelias, (2008), la L^∞ estimada por VBF fue mayor que la estimada por el modelo de GPZ, que a su vez fue mayor que la estimada por el modelo LOG. Por lo tanto, para estos autores, la estimación de la L^∞ depende en gran medida del modelo.

Tabla V.6. Parámetros de crecimiento de los modelos de Von Bertalanffy (VBF), Gompertz (GPZ) y Logístico (LOG). (L_{St^∞}) longitud estándar asintótica en mm, (K) constante de crecimiento, (t_0) momento hipotético en el que el individuo posee talla 0, AIC criterio de información de Akaike y ΔAIC que es la diferencia entre el AIC para cada modelo y el AIC del modelo más parsimonioso.

Modelo	L_{St^∞} (mm)	K	t_0	AIC	ΔAIC
VBF	744,36	0,18	-0,74	3205,14	0
GPZ	589,60	0,43	1,22	3210,98	5,84
LOG	543,35	0,67	1,87	3220,13	14,99

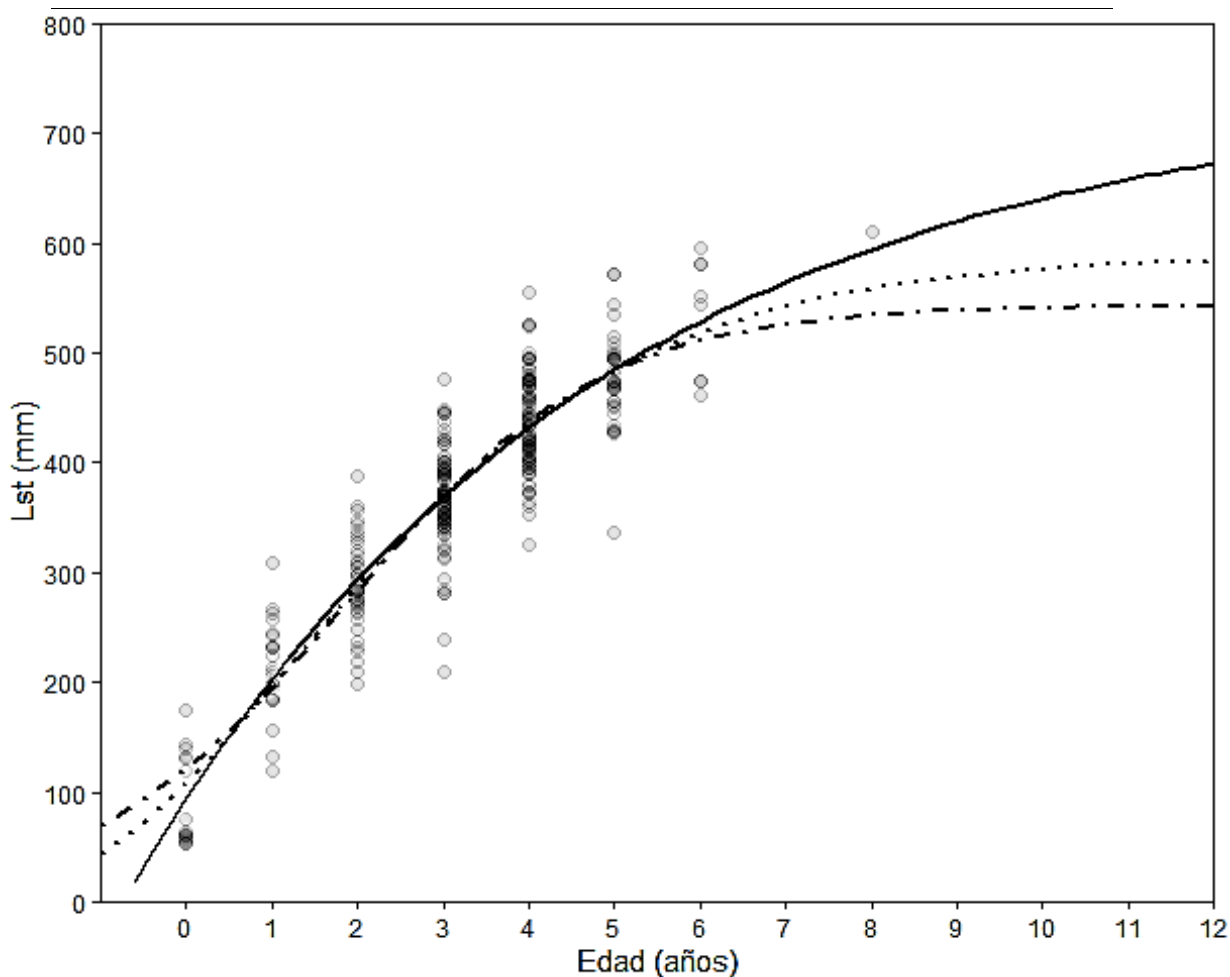


Figura V.8. Modelos de Crecimiento de Von Bertalanffy (—), Gompertz (••••) y Logístico (•—•) de la carpa común en el Valle Inferior del río Negro.

Los parámetros de crecimiento de Von Bertalanffy de las poblaciones de *Cyprinus carpio* de Argentina y de las medias globales en relación al clima donde éstas se distribuyen, se muestran en la tabla V.6. Se seleccionaron 9 poblaciones de *Cyprinus carpio* utilizando como criterio de elección, tallas y constantes de crecimiento equivalentes a las del río Negro, que se ubiquen entre los 36° N y 49° N de latitud, situadas a lo largo de los 3 tipos de clima, en distintas regiones del planeta. Estas poblaciones habitan tanto en lagos naturales como en cuerpos de agua artificial, no habiéndose encontrado poblaciones con esta talla en cursos naturales de agua. Los valores medios anuales de temperatura de los cuerpos de agua variaron entre 9,5 °C y 20,6 °C. De las 9 poblaciones 5 eran introducidas o trasladadas y el resto nativas. Los parámetros globales se obtuvieron de 379 poblaciones distribuidas a lo largo de 50 países. Para realizar este análisis, Vilizzi y Copp (2017) agruparon las poblaciones según varios conjuntos de datos, como tipos de cuerpos de agua: lagos naturales, lagunas y humedales (NL); embalses artificiales y estanques (MMR); cursos naturales incluidos estuarios y deltas (WC); hábitat lótico (Lo) o léntico (Le) y tipos de climas: clima árido (B); clima templado (C) y clima frío (D), entre otras.

En Argentina, las poblaciones de *Cyprinus carpio* analizadas provienen de cursos naturales. Las del Valle Inferior del río Negro, presentan un $L_{St\infty}$ mayor con respecto a las carpas del Valle Inferior del río Colorado y de la Laguna de Lobos. La constante de crecimiento (k), fue mayor en las carpas del río Colorado, mientras que la menor se registró en las carpas del Valle Inferior del río Negro. Las carpas de edad 1+ del río Colorado y de la Laguna de Lobos alcanzan mayores tallas que las del río Negro.

La $L_{St\infty}$ de las carpas del río Negro es considerablemente mayor a la del promedio global, mientras que la constante de crecimiento es de la misma magnitud.

La talla asintótica de las poblaciones que están distribuidas en climas áridos (B), considerando solamente cursos de agua natural y excluyendo cuerpos de agua artificiales y lagos naturales, es la que más se aproxima a la $L_{St\infty}$ de las carpas del río Negro.

Según la clasificación climática de Köppen-Geiger (Beck *et al.*, 2018), el Valle Inferior del río Negro ingresa en la zona de clima árido (B), estepario (S) y frío (k), al igual que el Valle Inferior del río Colorado. En cambio, la Laguna de Lobos se ubica en una región de clima templado (C), sin estación seca (f) y con veranos calurosos (a).

En referencia a la constante de crecimiento, las poblaciones de regiones con clima árido (B), son las que poseen valores que se aproximan más a la de las carpas del río Negro.

Las tallas alcanzadas por las carpas del río Negro durante las edades comprendidas entre 1+ y 5+, son similares a las alcanzadas por poblaciones de carpas distribuidas en regiones con climas áridos (B) alrededor del planeta.

Autor	Cuerpo de agua	Hábitat	Latitud	T°	Distribución	Clima	Parámetros				Edad y talla				
							LSt [∞]	K	t0	1+	2+	3+	4+	5+	
Soricetti, 2021	WC	Lo	40° 42'S	15,95 °C	IT	BSk	744,36	0,18	-0,74	202,99	293,76	369,31	432,19	484,54	
Colautti y Freyre 2002	WC	Le	35° 16'S	21.43 °C	IT	Cfa	603,18	0,34	-0,72	267,07	363,95	432,90	481,98	516,91	
López Cazorla y Pizarro, 2000	WC	Lo	39° 27'S	16.94 °C	IT	BSk	443,56	0,53	-0,67	260,51	335,82	380,14	406,23	421,59	
Vilizzi y Copp, 2017	WC, MMR y NL	Lo y Le	-	-	-	Global	622,4	0,18	-0,40	138,64	218,33	284,89	340,49	386,93	
Vilizzi y Copp, 2017	WC	Lo y Le	-	-	-	B	689,69	0,16	-0,94	183,23	257,67	321,11	375,16	421,22	
Vilizzi y Copp, 2017	WC	Lo y Le	-	-	-	C	643,14	0,14	-0,65	132,65	199,35	257,32	307,73	351,55	
Vilizzi y Copp, 2017	WC	Lo y Le	-	-	-	D	568,17	0,27	0,12	126,17	225,14	307,09	368,87	416,03	
Fetodova, 1971	MMR (Uzbekistán)	Le	39° 87'N	17,1 °C	N	Bsk	926	0,10	0,00	110,70	178,40	236,96	268,98	355,90	
Schoffman, 1957	NL (USA)	Le	36° 23'N	17,1 °C	IT	Cfa	922	0,10	0,00		187,55	303,75	333,94	363,22	
Bircan y Erdem, 1994	MMR (Turquía)	Le	41° 21'N	15 °C	N	Cfb	982	0,10	-0,94	182,06	245,19	324,79	368,71	431,88	
Demirkalp, 1992	NL (Turquía)	Le	41° 34'N	16,3 °C	N	Cfb	941	0,10	-0,75	151,8	245,19	292,77	334,85	404,39	
Yerli, 1991	NL (Turquía)	Le	36° 91'N	20,6 °C	IT	Csa	959	0,10	-1,41	204,94	282,70	325,71	378,77	434,58	
Vilizzi et al., 2015	NL (USA)	Le	43° 10'N	9,5 °C	IT	Dfa	977	0,09	-1,00	100,64	229,64	309,24	359,56	402,56	

Fetodova, 1971	MMR (Kazajistán)	Le	49° 39'N	16,3 °C	IT	Dfb	975	0,10	-0,24	118,02	191,21	266,23	336,68	398,90
Askri <i>et al.</i> 2013	NL (Mar de Aral)	Le	43° 35'N	13,6 °C	N	Bwk	722	0,25	0,11	143	270	366	431	510
Yılmaz <i>et al.</i> 1992	NL (USA)	Le	41°00' N	9,9 °C	IT	Dfa	782	0,16	-0,11	95	227	295	356	389

Tabla V. 6. Parámetros de crecimiento de Von Bertalanffy para sexos combinados de las carpas del Valle Inferior del río Negro, Laguna de Lobos, Valle Inferior del río Colorado, a escala global, global para clima árido (B), global para clima templado (C), global para clima frío (D) y de poblaciones de diversas regiones con similitudes en tamaño y constante de crecimiento a las del río Negro. Hábitat: lótico (Lo) y léntico (Le). Tipo de cuerpo de agua: Lagos naturales, lagunas y humedales (NL); cuerpos de agua artificial (MMR); cursos naturales (WC). BSk (Clima árido, estepario y frío). Bwk (Clima árido, desértico y frío). Cfa (Clima templado, sin estación seca y con veranos calurosos). Cfb (Clima templado, sin estación seca y con veranos cálidos). Csa (Clima templado, con veranos secos y calurosos). Csb (Clima templado, con veranos secos y cálidos). Dfa (Clima frío, sin estación seca con veranos calurosos). Dfb (Clima frío, sin estación seca con veranos cálidos). T° (Temperatura media anual del cuerpo de agua). Rango de distribución de la especie (IT, introducido/translocado; N, nativo). L_{St^∞} (longitud estándar en el momento t); K (Coeficiente de crecimiento); t0 (momento hipotético en que la talla es 0).

V.4. DISCUSIÓN.

El estudio de edad y crecimiento realizado a las carpas del Valle Inferior del río Negro permitió identificar 8 clases de edades. Las edades 3+ y 4+ fueron las más abundantes.

Según Colautti y Freyre (2002), en regiones de clima templado, donde la carpa común se reproduce una vez al año, se forma sólo un annuli anual. La carpa común del Valle Inferior del río Negro evidencia un crecimiento estacional en el área de estudio, produciéndose la marca de detención del crecimiento una vez al año, durante el mes de agosto, a fines de invierno cuando la temperatura del agua es más fría. Estos resultados coinciden con los obtenidos por López Cazorla y Pizarro (2000) para las carpas del sistema de irrigación del río Colorado, ambiente con grandes similitudes al Valle Inferior del río Negro. Tempero *et al.* (2006) en Nueva Zelanda (38° S aprox.) y Prochelle y Campos (1985) en Valdivia (Chile), también observaron que el crecimiento era mínimo durante el mes de agosto. En contraposición, en el sur de Australia, el período de formación del annulus se estimó entre los meses de octubre y noviembre (Vilizzi & Walker, 1999). El valor máximo de la relación del incremento marginal se obtuvo durante enero del 2016, y se correspondería con la presencia de varios peces de edad 1+, ya que estos individuos y los de edad 0+ representan las clases con crecimiento más acelerado.

La energía obtenida por los organismos a través de la alimentación es distribuida a los procesos metabólicos. Una fracción de esa energía es destinada al crecimiento. Existen factores internos (sistema endocrino, reproducción, sistema inmune, talla, edad, sexo, nutrición, etc.) y externos (temperatura, salinidad, oxígeno disuelto, densidad poblacional, precipitaciones, caudal, etc.) que tienen un efecto sobre este proceso (Webb, 1978; Weatherley & Gill, 1987). A través del análisis de modelos lineales generalizados (GLM) se buscó explicar que factores inciden más sobre la MIR. El modelo obtenido explicó el 12,1% de la variabilidad de la MIR, donde el IGS, el K_N , el IHS y la T_{agua} , fueron las variables que más incidieron sobre el crecimiento de los individuos del Valle Inferior del río Negro. El IGS presentó una correlación negativa con respecto a la MIR. Antes y durante la reproducción, los

individuos canalizan gran parte de su energía en el desarrollo ovárico y al acto reproductivo, por lo tanto, el crecimiento somático va a ser reducido (Horváth, 1985). El accionar de ciertas hormonas como la hormona del crecimiento (GH) y la somatostatina (SST), son reguladas principalmente por factores ambientales y el estado nutricional (Canosa *et al.*, 2007). Esto podría explicar la correlación positiva del K_N con respecto a la MIR. Por otro lado, el IHS mostró una correlación negativa con respecto al crecimiento. Para la mayoría de las especies de peces, existe poca acumulación de reservas de energía durante el verano, independientemente de la tasa de crecimiento (Hurst & Conover, 2003; Biro *et al.*, 2005), debido a que gran parte de la energía se asigna al crecimiento somático (Grant & Tonn, 2002; Biro *et al.*, 2005). El abundante suministro de alimentos disponible en verano permite que la ingesta de energía supere la tasa de utilización, de modo que el excedente de energía se almacena como reservas. Esta reserva de energía acumulada durante su período de crecimiento se agota durante la maduración de las gónadas, el desarrollo de las características sexuales secundarias y las actividades reproductivas (Chellappa *et al.*, 1995). La temperatura del agua tiene una influencia muy marcada sobre las tasas de digestión y asimilación, y por ende en el crecimiento (Backiel, 1971; Webb, 1978; Backiel, 1979). La temperatura media mensual del agua del río Negro aumenta por encima de los 16 °C recién en noviembre, y perdura así hasta el mes de marzo (AIC). Esta temperatura podría ser el límite inferior a partir del cual la carpa común comienza a aumentar su tasa de crecimiento. En las zonas templadas, la estacionalidad del crecimiento es una función de la temperatura del agua, la duración del día y la disponibilidad de alimentos (Mann, 1991).

La variabilidad restante de la MIR que el modelo no ha podido explicar, puede deberse a alguna de las variables que no fueron incluidas en el análisis por falta de datos. Se sabe que otra variable que puede influenciar sobre el crecimiento, es el aumento de la salinidad (Soller *et al.*, 1965; Privolnev, 1977; Crivelli, 1981; Wang *et al.*, 1997), fenómeno que podría acontecer en el área de estudio. Durante las pleamares y sudestadas, las aguas del río Negro se tornan salobres e incluso se percibe varios kilómetros río arriba de la desembocadura. En numerosas ocasiones,

se han observado carpas en la desembocadura del río Negro con comportamientos erráticos debido, probablemente, a las concentraciones elevadas de salinidad (Obs.pers). Los procesos osmorreguladores requieren mucha energía, por lo tanto, aquellos ambientes con concentraciones de sal elevada producirán una disminución de energía que podría ser utilizada para maximizar el crecimiento. Con menos del 0,5‰ de salinidad, la carpa común crece rápidamente, aunque el óptimo se encuentra entre 0,5-2,5 ‰ (Wang *et al.*, 1997). Con concentraciones de salinidad superior, la tasa de crecimiento de las carpas decrece en proporción al aumento de la salinidad (Soller *et al.*, 1965; Privolnev, 1977).

En coincidencia con Colautti (1997) y Maiztegui (2016), los retrocálculos de las tallas de las carpas del Valle Inferior del río Negro se realizaron mediante un modelo exponencial modificado, ya que el ajuste fue levemente mejor que el obtenido para el modelo lineal. El modelo exponencial exhibió una mejor estimación para las tallas de los extremos, y para el rango intermedio de tallas la estimación fue real para ambos modelos. Por lo tanto, la función exponencial nos indica que la relación existente entre el crecimiento en longitud de las carpas y el radio total de la escama es alométrica. Por otra parte, otros autores como Fernández Delgado (1990) y López Cazorla y Pizarro (2000), asumieron que el crecimiento en longitud de la carpa común es isométrico con respecto al radio de las escamas, y, por lo tanto, realizaron los retrocálculos a partir de un modelo lineal. Según Colautti (1997), este tipo de análisis trae aparejados problemas de sobreestimación de tallas menores y de subestimación de tallas mayores.

Los datos ajustados a los 3 modelos de crecimiento mostraron que el de Von Bertalanffy es el modelo más adecuado para describir el crecimiento de las carpas del Valle Inferior del río Negro. Este modelo indica que la población posee un coeficiente de crecimiento bajo, pero una alta talla asintótica (Vilizzi & Copp, 2017). Entre las poblaciones aquí comparadas, las carpas del río Negro junto con las carpas de poblaciones de clima árido (B) y templado (C) presentan el K más bajo. Las tasas de crecimiento más bajas en climas áridos son un probable reflejo del régimen de precipitaciones y de las condiciones extremas de temperatura (Bajer &

Sorensen, 2010). Los climas con diferencias más pronunciadas en el rango de temperatura media anual se caracterizan por poblaciones de carpa común que son de crecimiento relativamente lento, pero con potencial para lograr una talla mayor (Vilizzi *et al.*, 2015a). Esto es, justamente, lo que ocurre con las poblaciones de clima árido, dentro de las cuales se encuentra la población en estudio, con una talla asintótica de 744,36 mm L_{St^∞} y un K de 0,18.

Otro factor que impacta sobre el crecimiento es la latitud. Fernández-Delgado (1990) identificó poblaciones de crecimiento lento y rápido en todo el mundo, en donde una disminución significativa en la tasa de crecimiento se relacionaba con latitudes crecientes. La misma relación se observó en poblaciones de carpas de América del Norte, donde a mayor latitud se alcanzaron mayores tallas en comparación con poblaciones de latitudes más bajas (Weber *et al.*, 2015). En contraposición, Rypel (2014) señala que las poblaciones de *C. carpio* en latitudes superiores crecerían más rápidamente en la mayoría de las edades, ya que habría una compensación debido a que la ventana de crecimiento estacional es más corta (variación en contra gradiente; Conover & Present, 1990). Según “la regla de la temperatura y el tamaño” (Atkinson, 1996; Angilletta & Dunham, 2003), la longevidad se correlaciona significativa y negativamente con la tasa de crecimiento (Jennings *et al.*, 1999; Haag & Rypel, 2011). En resumen, aunque las poblaciones de latitudes mayores suelen crecer más lentamente que las de latitudes menores, a menudo tienen tasas de mortalidad natural más bajas y viven más tiempo, (Rypel, 2011, 2012), lo que crea el potencial para alcanzar tamaños corporales más grandes, aunque a una tasa de crecimiento más lenta.

Con respecto a las tallas retrocalculadas para los primeros 5 años, las carpas del río Negro presentan tallas similares respecto a algunas poblaciones aquí consideradas (las de Turquía estudiadas por Bircan y Erden (1994) y Yerli (1991), la del Mar de Aral estudiada por Askri *et al.* (2013) a nivel mundial y las poblaciones de la laguna de Lobos y del río Colorado en Argentina). Por lo tanto, la población del río Negro, crecería de forma análoga respecto a las poblaciones del globo. Sin embargo, podría decirse que las carpas de este cuerpo de agua crecen hasta

grandes dimensiones, mayores a la media mundial, debido a que existe una gran disponibilidad de alimento, no coexisten con depredadores naturales (a menos que la perca se alimente de sus alevines), y que además habrían encontrado una gran diversidad de nichos vacantes, ya que la diversidad de especies es baja (ver capítulo II). Del mismo modo, la baja tasa de crecimiento podría deberse a que, como se menciona anteriormente, la tasa de alimentación aumenta significativamente a medida que la temperatura del agua supera los 16°C. (Oyugi *et al.*, 2012), y esto ocurre en octubre, cuando todavía la especie se encuentra en época reproductiva. Por lo tanto, existiría un período de crecimiento estacional acotado, pero que se equipararía con tallas asintóticas extraordinarias, que se obtienen luego de numerosas temporadas de lento crecimiento.

De todos modos, es sumamente complejo generalizar las estrategias del ciclo de vida de la especie (Casal, 2006; Zambrano *et al.*, 2006; Winker *et al.*, 2011) ya que exhibe una plasticidad fenotípica extraordinaria (Balon, 1995; Matsuzaki *et al.*, 2009; Weber & Brown, 2009). Esta plasticidad fenotípica, es una característica adaptativa fundamental ya que opera sobre el crecimiento, como respuesta a la disponibilidad de recursos (Bøhn *et al.*, 2004; Fox *et al.*, 2007; Weber *et al.*, 2010; Winker *et al.*, 2011). Incluso, dentro del mismo cuerpo de agua o región, las tasas de crecimiento han mostrado importantes variaciones intraespecíficas (Vilizzi & Walker, 1999; Brown & Walker, 2004; Brown *et al.*, 2005; Weber *et al.*, 2010).

Como conclusión final, podemos corroborar que la hipótesis planteada es correcta y que la carpa común en este ambiente genera una marca de crecimiento por temporada y que además el crecimiento está fuertemente influenciado por variables bióticas (índice gonadosomático, factor de condición relativo e índice hepatosomático) y por características específicas del ambiente, como la temperatura del agua.

Capítulo VI

Biología reproductiva de la Carpa común



ÍNDICE

VI.1. INTRODUCCIÓN.....	128
VI.2. MATERIALES Y MÉTODOS.....	130
VI.2.1. Índice gonadosomático (IGS)	130
VI.2.2. Histología	130
VI.2.3. Escala macroscópica de estadios gonadales	131
VI.2.4. Talla y edad de primera madurez	134
VI.2.5. Fecundidad.....	134
VI.2.6. Proporción de sexos	136
VI.3. RESULTADOS.....	136
VI.3.1. Índice gonadosomático.....	136
VI.3.2. Histología	141
VI.3.3. Escala macroscópica de estadios gonadales	143
VI.3.4. Talla y edad de primera madurez	145
VI.3.5. Fecundidad.....	146
VI.3.6. Proporción de sexos	152
VI.4. DISCUSIÓN.....	152

CAPÍTULO VI: BIOLOGÍA REPRODUCTIVA DE LA CARPA COMÚN.

VI.1. INTRODUCCIÓN.

La comprensión de los aspectos reproductivos de los peces constituye un hecho muy importante al momento de brindar un asesoramiento científico sólido en la gestión pesquera (Hossain *et al.*, 2017; Khatun *et al.*, 2019), y también es muy útil como herramienta para estimar el potencial de las especies invasoras, tanto en la propagación como en los impactos que pueda generar en el ecosistema (Arthington & Mitchell, 1986; Hutchison & Armstrong, 1993).

La estrategia de desove de una especie incluye numerosos rasgos reproductivos (Mills, 1991), entre los que se incluyen: el tamaño o la edad al momento de la madurez, la fecundidad, las señales para la maduración de las gónadas, los patrones de migración, los factores desencadenantes y el sustrato, el momento, la frecuencia y la duración del desove (Alikunhi, 1966). Algunos rasgos son inalterables y su expresión es independiente respecto a las condiciones locales, pero existen otros rasgos que son flexibles y permiten la adaptación a nuevos hábitats (Wootton, 2012). En consecuencia, las estrategias de desove pueden ser diversas, pero siempre el objetivo final es asegurar y acrecentar la producción de descendencia.

La temperatura del agua y la madurez sexual están correlacionadas (Fernández-Delgado, 1990) y, por lo tanto, la latitud posee un rol muy importante en la tasa de crecimiento de *C. carpio*. En climas tropicales, la madurez sexual en esta especie ocurre entre los 3 y 6 meses de edad (Alikunhi, 1966; J. Adamek *et al.*, 1991). En cambio, en climas templados, la madurez sexual varía entre 1 y 5 años (Sigler, 1958; Rehder, 1959; Bishai *et al.*, 1974). Por lo general, como en la gran mayoría de los teleósteos, los machos maduran un año antes que las hembras (Billard *et al.*, 1995). En la carpa común, la madurez sexual depende también de la densidad poblacional, los ejemplares maduran antes en bajas densidades que en altas densidades poblacionales (Sehgal & Toor, 1995).

Las carpas poseen sexos separados, no ostentan cuidados parentales y el desove se realiza sobre la vegetación acuática sumergida en la zona litoral (Alikunhi, 1966;

Balon, 1985), donde las aguas son más calmas y tibias, y existe abundante alimento y mayor protección para las larvas (Mills, 1991; Garner, 1996). Las carpas desarrollan características sexuales secundarias que solo aparecen durante la temporada de reproducción. Las hembras presentan un abdomen más blando y voluminoso y la cloaca se enrojece y se torna protuberante (Tay, 1973; Szabo *et al.*, 2000). En los machos, el abdomen puede volverse más oscuro y tanto en la cabeza como en los radios de las aletas pectorales pueden manifestarse tubérculos nupciales (Swee & McCrimmon, 1966). La cloaca masculina también puede volverse profunda (Alikunhi, 1966). En otras épocas del año, las carpas son difíciles de distinguir por sexo a menos que el examen de las gónadas se realice in vivo a través de la cloaca (Szabo *et al.*, 2000).

El desove involucra a grupos polígamos de una hembra y varios machos, un acto a menudo violento, que se desencadena a partir de un cambio en los niveles hidrométricos que anegan la vegetación litoral y por un aumento de la temperatura y del fotoperíodo (Shields, 1958; Swee & McCrimmon, 1966; Vilizzi, 1998; Maiztegui *et al.*, 2019). Generalmente, la fecundidad relativa varía entre 100000 y 300000 ovocitos kg^{-1} de peso corporal total (Hanchet, 1990). Una vez finalizado el desove, las carpas migran de los hábitats de escasa profundidad hacia sitios de mayor profundidad, en el cauce principal del río, donde se alimentan y permanecen durante los períodos desfavorables (Stuart & Jones, 2002).

La enorme tolerancia fisiológica, la longevidad (en ocasiones mayores a 20 años) y su estrategia reproductiva, son sin duda, la razón de su éxito como invasor y, por lo tanto, un claro objetivo para el control efectivo (Koehn *et al.*, 2000; Brown & Walker, 2004; Smith & Walker, 2004; Driver *et al.*, 2005a).

Los objetivos del presente capítulo son determinar el momento y la frecuencia de desove en el área, analizar los cambios en el índice gonadosomático (IGS) de machos y hembras durante el ciclo de desarrollo gonadal y establecer la influencia que ejercen sobre él las variables ambientales y fisiológicas, determinar la edad y talla de la primera madurez en ambos sexos, calcular la fecundidad y analizar las características histológicas de los ovarios a lo largo del año.

VI.2. MATERIALES Y MÉTODOS.

El estudio del ciclo reproductivo de la carpa común en el Valle Inferior del río Negro se llevó a cabo mediante el cálculo del índice gonadosomático (IGS) y mediante el análisis macroscópico de las gónadas a través de escalas de madurez gonadal definidas por Colautti (1997). Además, se realizó un estudio microscópico detallado de los ovarios a través de la descripción y análisis de cortes histológicos coloreados con la técnica de tinción H y E. Se estableció también la talla y edad de primera madurez para ambos sexos, la proporción de sexos y la fecundidad relativa (F_R) y absoluta (F_A).

VI.2.1. Índice gonadosomático (IGS)

El IGS es confiable para determinar el estado reproductivo de las especies de peces que desovan una vez al año (McAdam *et al.*, 1999), pero tiene un valor limitado cuando los peces son reproductores prolongados (Hails & Abdullah, 1982; Rinchard & Kestemont, 1996).

Se calculó el IGS para 652 individuos muestreados a lo largo de dos años. Luego, se calculó la media mensual para cada sexo y se graficó para exhibir la variación del índice a lo largo del año. Posteriormente, para evaluar la influencia que ejercen las variables ambientales y fisiológicas sobre el IGS de las hembras, se aplicaron modelos lineales generalizados (GLM). Las variables ambientales utilizadas fueron promedio mensual horas luz (HL) en minutos, promedio mensual del caudal (CA) en m^3/s , promedio mensual de temperatura del aire (T_{aire}) en $^{\circ}C$, temperatura media mensual del agua (T_{agua}) en $^{\circ}C$, precipitación mensual total (PP) en mm y la variable fisiológica fue el Factor de Condición Relativo (K_N). La metodología aquí empleada fue la misma que se utilizó en el capítulo V.

VI.2.2. Histología

La histología es una técnica eficaz que se utiliza frecuentemente para identificar el momento preciso de reproducción de los peces, incluso cuando las especies se reproducen varias veces o tienen una baja inversión reproductiva (McAdam *et al.*, 1999).

El desarrollo ovárico se examinó mediante análisis histológico (De Vlaming, 1983). Se seleccionó, para cada uno de los meses del 2016, una gónada de hembra de *C.*

carpio con un IGS igual o próximo a la media mensual. De cada ovario fijado en formaldehído se extrajo la sección media transversal, la cual fue deshidratada con soluciones de alcohol etílico en concentraciones crecientes (50%, 80%, 96% y 100%) durante 1 hora en cada caso. Luego, se realizó el aclarado con xileno durante 2 horas y se incluyeron en parafina también durante 2 horas en estufa a 35°C. A continuación, se seccionaron en cortes de 3 µm de espesor con un micrótopo de deslizamiento y se colocaron en portaobjetos y se dejaron reposar en estufa durante 1 hora a 35°C. Posteriormente se tiñeron con Hematoxilina/ Eosina y finalmente se montaron los cubreobjetos con un medio resinoso (Lillie, 1954). El siguiente paso fue identificar y describir los estadios ovocitarios siguiendo el criterio de Colautti (1997). Finalmente, se analizó la proporción y variedad de estadios ovocitarios a lo largo del año en cada gónada, y se lo contrastó con los datos de IGS para poder precisar la época reproductiva.

A pesar de que la histología es una técnica más confiable que el IGS, la cantidad de tiempo requerido para su aplicación disminuye la ventaja práctica de la técnica.

VI.2.3. Escala macroscópica de estadios gonadales

Para determinar el estadio de madurez gonadal se analizaron 652 individuos. Se utilizó una escala macroscópica implementada por Colautti (1997) y replicada posteriormente por Maiztegui (2016). La escala consta de 5 estadios para las hembras y de 4 estadios de madurez para los machos. La descripción de las características gonadales para cada uno de los distintos estadios, tanto para hembras como para machos, se detallan en las tablas VI.1 y VI.2.

Tabla VI.1. Estadio y descripción macroscópica de las gónadas de hembras de *C. carpio* según Colautti (1997).

Estadio	Descripción
Reposo o activación del ovario (H--)	Gónadas reducidas y sin signos de actividad, ubicadas en la parte dorsal del celoma. Pocos ovocitos diferenciados.
Reclutamiento de ovocitos (H+-)	Gónadas que comienzan a aumentar de tamaño rápidamente y ocupan la región dorsal y dorsolateral del celoma. Poseen aspecto heterogéneo y se diferencian ovocitos de tamaño variable.
Maduración predesove (H++)	Gónadas voluminosas que ocupan la mayor parte de la cavidad celómica y rodean las vísceras. Ovarios de aspecto homogéneo, con ovocitos de similar tamaño.
Desove (H-+)	Gónadas de aspecto similar al H++ pero con presencia de islotes intraováricos llenos de líquido.
Postdesove (H--(PD))	Gónadas de aspecto heterogéneo, sanguinolentas. Ovocitos aislados.

Tabla VI.2. Estadio y descripción macroscópica de las gónadas de machos de *C. carpio* según Colautti (1997).

Estadio	Descripción
Reposo (m0)	Gónadas de aspecto filiforme y pequeñas, ubicadas en la parte dorsal del celoma y de coloración pálida a rojiza.
Maduración o en desarrollo (m-)	Gónadas de aspecto flácida, ubicadas en posición dorsal y ocupando menos del 10% de la cavidad celómica. De coloración rosa debido a la presencia de vasos sanguíneos.
Desarrollado (m+-)	Gónada de aspecto homogénea, de posición dorsolateral y ocupando entre el 10 % y 40% de la cavidad celómica. De coloración blanco marfil. Transversalmente presentan forma subtriangular y lóbulos poco distinguibles.
Desove (m+)	Gónadas de aspecto turgente y de posición dorsolateroventral. Ocupan más del 40% de la cavidad celómica, rodeando las vísceras. Presentan un color blanco marfil con bordes rosados. Presenta lóbulos bien diferenciados y con bordes festoneados.

Complementariamente se realizaron gráficos de la distribución porcentual mensual para hembras y machos de cada estadio macroscópico a lo largo de los años 2016 y 2017.

VI.2.4. Talla y edad de primera madurez

La talla de primera madurez (L50), es la talla a la cual el 50% de los peces de una población están maduros sexualmente. En este estudio se analizaron 652 individuos en total, machos y hembras por separado y cada individuo fue clasificado como maduro (1) o inmaduro (0) a partir de su estado gonadal macroscópico. Luego, a través de la utilización del paquete FSA (Simple Fisheries Stock Assessment Methods) (Ogle, 2016), del programa de análisis estadístico R versión 4.4.1 (R Core Team, 2020), se calculó el L50 para cada sexo. Se aplicó el test de Student para establecer si existían diferencias entre L50 de machos y hembras.

VI.2.5. Fecundidad

La fecundidad se estimó mediante la elección de 50 ovarios maduros de dos temporadas (2016 y 2017), con valores de IGS ≥ 14 y con un estado macroscópico maduración predesove (H++). Debido a los grandes volúmenes de ovocitos producidos por la especie, se decidió utilizar el método volumétrico a través del cual se mide el volumen total de ovocitos por gónada y se estima el número de ovocitos totales a partir del conteo de los mismos en una submuestra de 1 ml por duplicado. Para obtener la submuestra, se sometió a cada ovario a un proceso de homogeneización mediante la utilización de una procesadora de alimentos de cuchillas plásticas romas, la cual separa los ovocitos del estroma ovárico. A continuación, se filtró el homogenato mediante la utilización de un tamiz de 2 mm de luz, dando como resultado una mezcla de ovocitos maduros, inmaduros, células y en menor medida restos del estroma. Los restos de estroma ovárico de mayor dimensión quedan retenidos en el tamiz. Los ovocitos maduros se ubican en el fondo de la probeta graduada por decantación, obteniéndose de esa manera, el volumen total de ovocitos maduros por gónada (VTO). Luego, con una pipeta graduada, se extrajo de ese volumen total una submuestra de 1 ml (por duplicado) y se calculó la cantidad de ovocitos promedio por submuestra (NOS) (Figura VI.1).

Los valores del VTO y del NOS se utilizaron para calcular la fecundidad absoluta (F_A) mediante la siguiente fórmula:

$$F_A = VTO * NOS$$

Posteriormente, se ajustaron tanto los modelos lineales como los potenciales para encontrar que variable (L_{ST} , W_T o W_G) explica mejor o es más predictiva a la hora de estimar la F_A de forma indirecta.

La fecundidad relativa (F_R) se calculó como el cociente entre la F_A y el W_T .

$$F_R = F_A / W_T$$

Luego, a partir de un modelo lineal generalizado (GLM) y mediante la misma metodología utilizada para el IGS de hembras, se evaluó si las variables IGS, K_N , L_{st} , W_T y W_G influyen sobre la producción total de ovocitos.



Figura VI.1. Proceso de homogeneización de los ovarios a partir del cual se obtiene la fecundidad absoluta.

VI.2.6. Proporción de sexos

Se representó gráficamente la proporción de sexos de los dos períodos de muestreo a partir del cociente entre el número de hembras y machos por mes.

VI.3. RESULTADOS.

VI.3.1. Índice gonadosomático

Para evaluar la evolución temporal del IGS se realizaron dos gráficos, uno para hembras (337 individuos) y otro para machos (315 individuos) con los valores obtenidos durante los años 2016 y 2017 (Figuras VI.2 y VI.3).

En líneas generales, se observa una fluctuación mensual de los valores medios, que siguen un patrón cíclico a lo largo del año, relacionado con los cambios que se producen en las gónadas a nivel celular.

Tanto para hembras como para machos, los valores más bajos de IGS observados se dan en los meses de verano, luego durante el otoño ocurre un incremento pronunciado hasta comienzos del invierno. Durante esta estación, los valores se mantienen relativamente estables y a comienzos de la primavera se registran los valores máximos. Finalmente, a mediados y fines de primavera los valores de IGS decrecen abruptamente, lo que sugiere que se produjo el desove.

Durante el 2016 el desove comenzó durante el mes de septiembre, hecho que se observa en los valores individuales de IGS, donde hay individuos que ya desovaron (IGS bajos), individuos que están por desovar (IGS elevados) e individuos desovando. Si observamos los valores del 2017, no se distingue un pico en los valores de IGS durante la primavera, pero podemos inferir por la disminución abrupta de los valores de IGS a partir de octubre, que el desove también comenzó en el mes de septiembre.

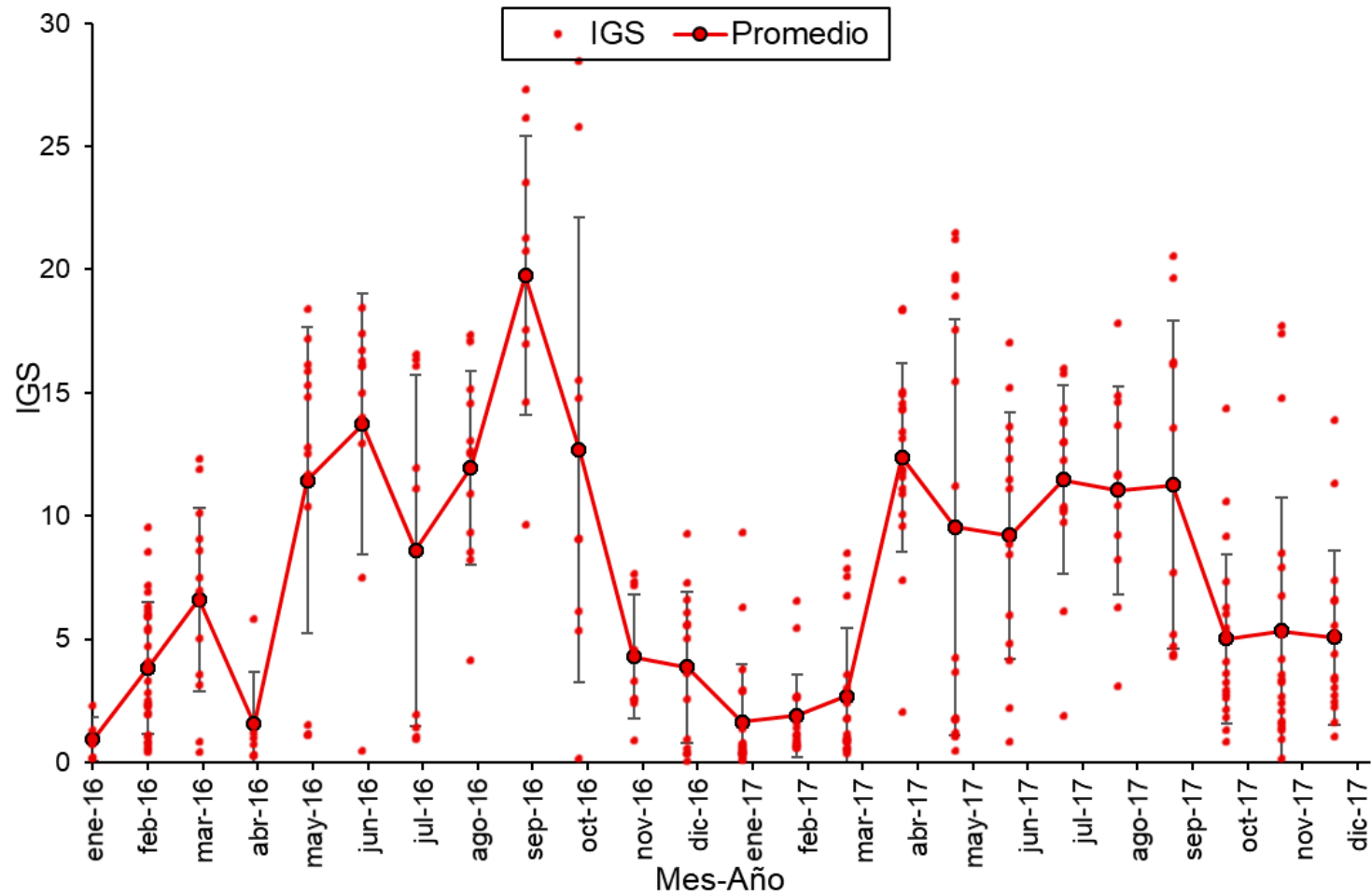


Figura VI.2. Valores individuales de IGS de hembras de carpa común y valores medios mensuales de IGS con sus respectivos desvíos estándar.

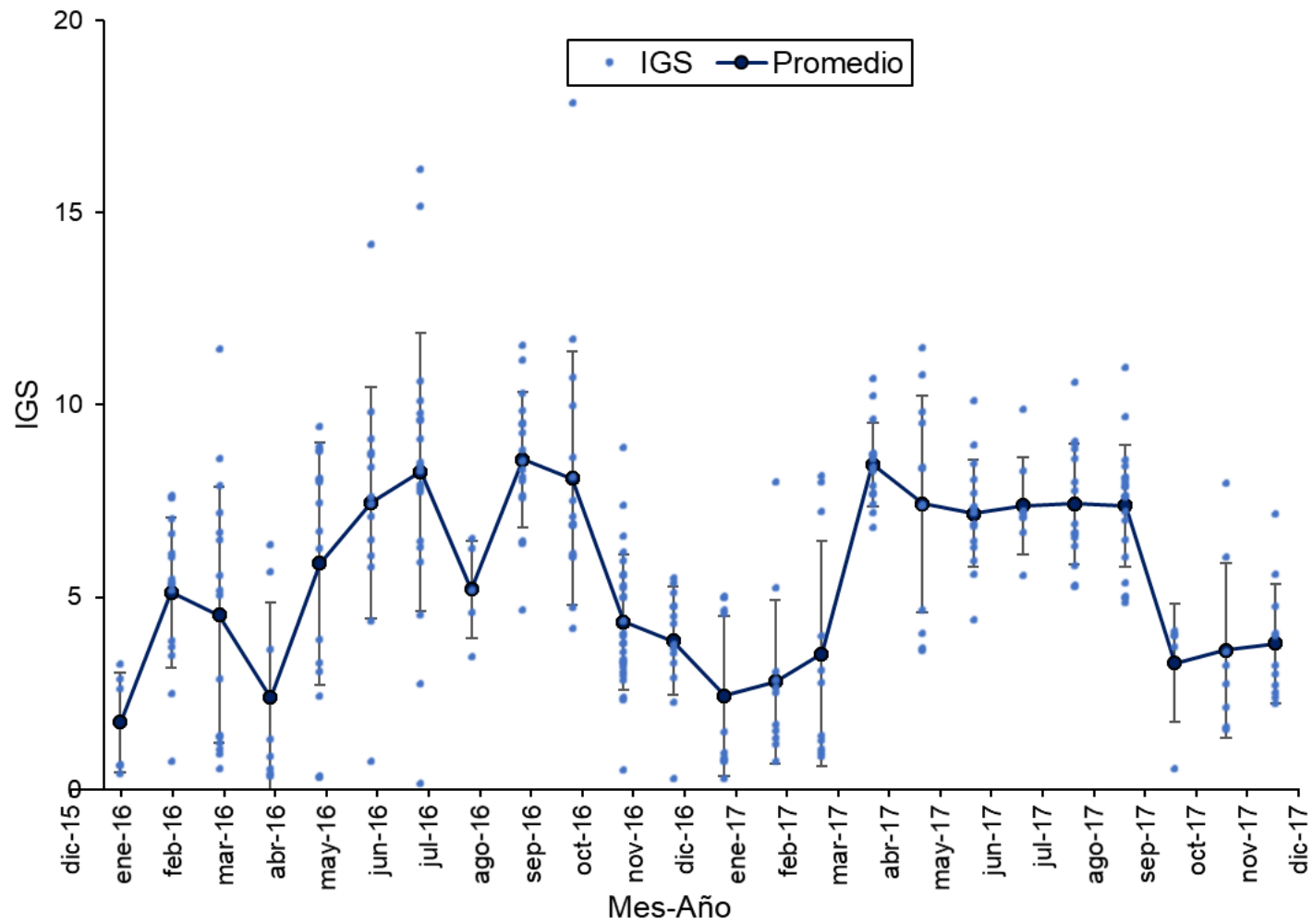


Figura VI.3. Valores individuales de IGS de machos de carpa común y valores medios mensuales de IGS con sus respectivos desvíos estándar.

Para ajustar los modelos, la variable K_N fue transformada logarítmicamente ya que no cumplía con los supuestos de homocedasticidad y normalidad para realizar el análisis del GLM. Del modelo general inicial se eliminaron las variables respuesta horas luz (HL), caudal (CA), precipitaciones (PP) y temperatura del agua (T_agua) a causa de la colinealidad existente. A través del Criterio de Información de Akaike (AIC) se seleccionó el modelo lineal generalizado que mejor ajustó: $(IGS \sim \log.K_N + T_{aire})$. Además, se analizaron los residuos a través de los gráficos de diagnóstico, demostrando que es un modelo que representa satisfactoriamente los datos (Figura V.4). El modelo expuso que el 37% ($p < 0,001$) de la variación observada se puede explicar a través del modelo ajustado, identificándose el factor de condición relativo (K_N) y la temperatura del aire (T_{aire}), como las predictoras más importantes relacionadas a la variación del IGS en hembras a lo largo del año (Tabla VI.3).

Tabla VI.3. Resumen de los resultados del Modelo Lineal Generalizado (GLM) a partir del análisis de los efectos de cada variable explicativa sobre el Índice gonadosomático (IGS). Índice de condición relativo logaritmizado ($\log.K_N$), temperatura del aire (T_{aire}) e intervalos de confianza (IC).

Parámetro	Estimado	Error estándar	IC		Valor t	P	Importancia relativa
			Inf.	Sup.			
(Intercepto)	12,0791	1,4113	9,303	14,855	8,56	<0,001	—
log. K_N	9,9178	2,1741	5,641	14,195	4,56	<0,001	0,0892
T_{aire}	-0,6736	0,0502	-0,772	-0,575	-13,42	<0,001	0,9108

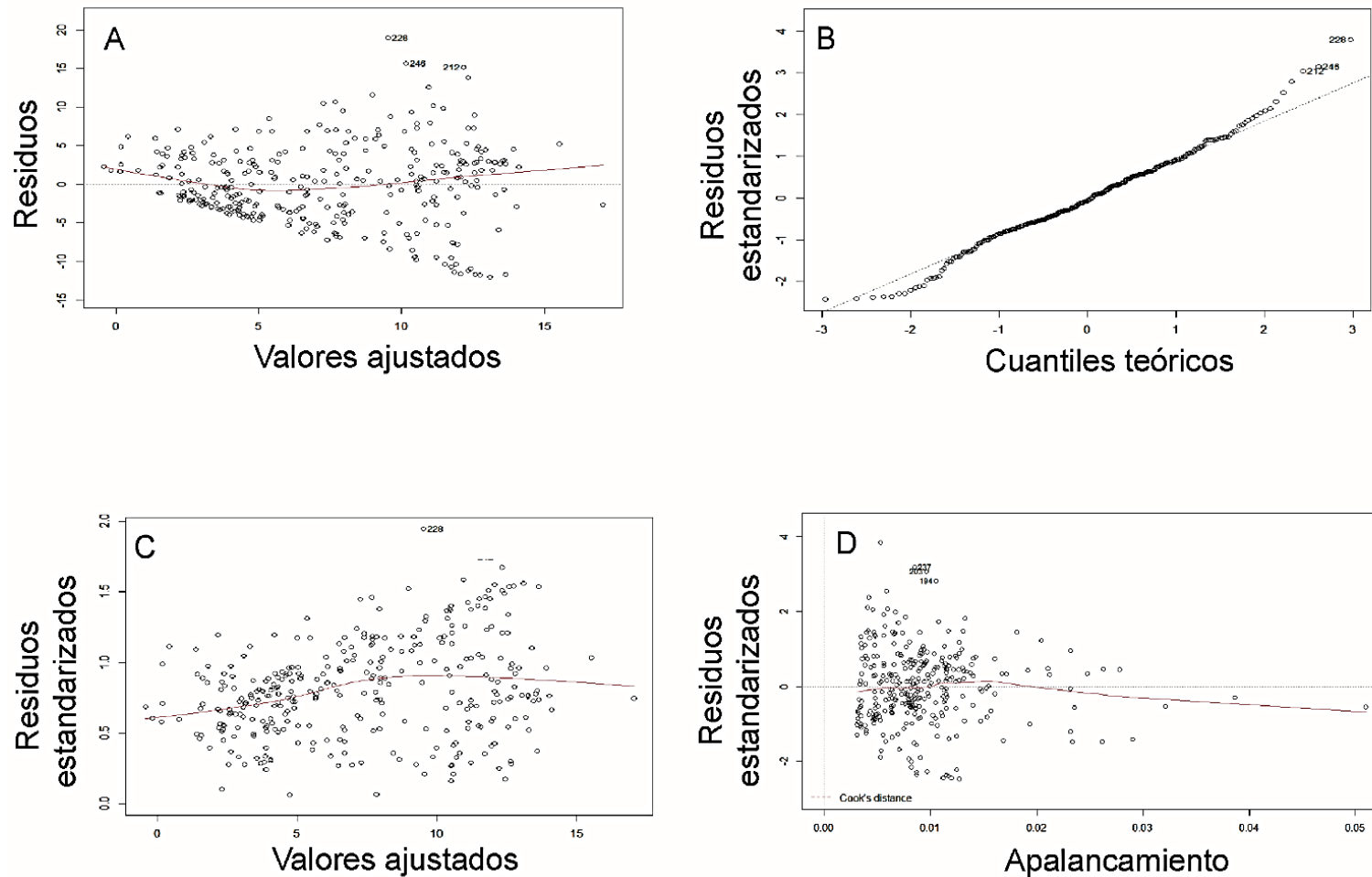


Figura VI.4. Gráficos de diagnóstico de residuos del modelo seleccionado. A. Gráfico de residuos vs predichos (Residuals vs Fitted). B. Gráfico de normalidad de residuos (Q-Q Plot). C. Gráfico de ubicación extendida (Scale-Location). C. Gráfico de puntos influyentes (Residuals vs. Leverage).

VI.3.2. Histología

Luego de realizar los estudios y análisis de los cortes histológicos de los ovarios de las hembras de carpa común, se distinguieron 4 estadios ovocitarios (Figura VI.5).

- Ovocito previtelogénico: ovocitos de forma esférica con núcleo grande y central y nucléolos dispuestos periféricamente. No se observan sustancias de reserva (Figura VI.5.A).
- Ovocito vitelogénico: ovocitos de forma esférica, con el doble de tamaño que los ovocitos previtelogénicos aproximadamente. Poseen un núcleo de gran tamaño y vacuolas dispuestas en la periferia o en la totalidad del citoplasma. La membrana nuclear comienza a tornarse cada vez más irregular y la zona granular crece desde el centro hacia la periferia, desplazando hacia ese sector la porción vacuolar (Figura VI.5.A y B).
- Ovocito maduro: ovocito con zona radiada gruesa y zona granular ocupando la mayor parte del citoplasma, el resto ocupado por un cinturón periférico de vacuolas (Figura VI.5.C).
- Ovocito de reabsorción o postovulación: ovocito sin núcleo y con el citoplasma ocupado en su totalidad por la zona granular (Figura VI.5.D).

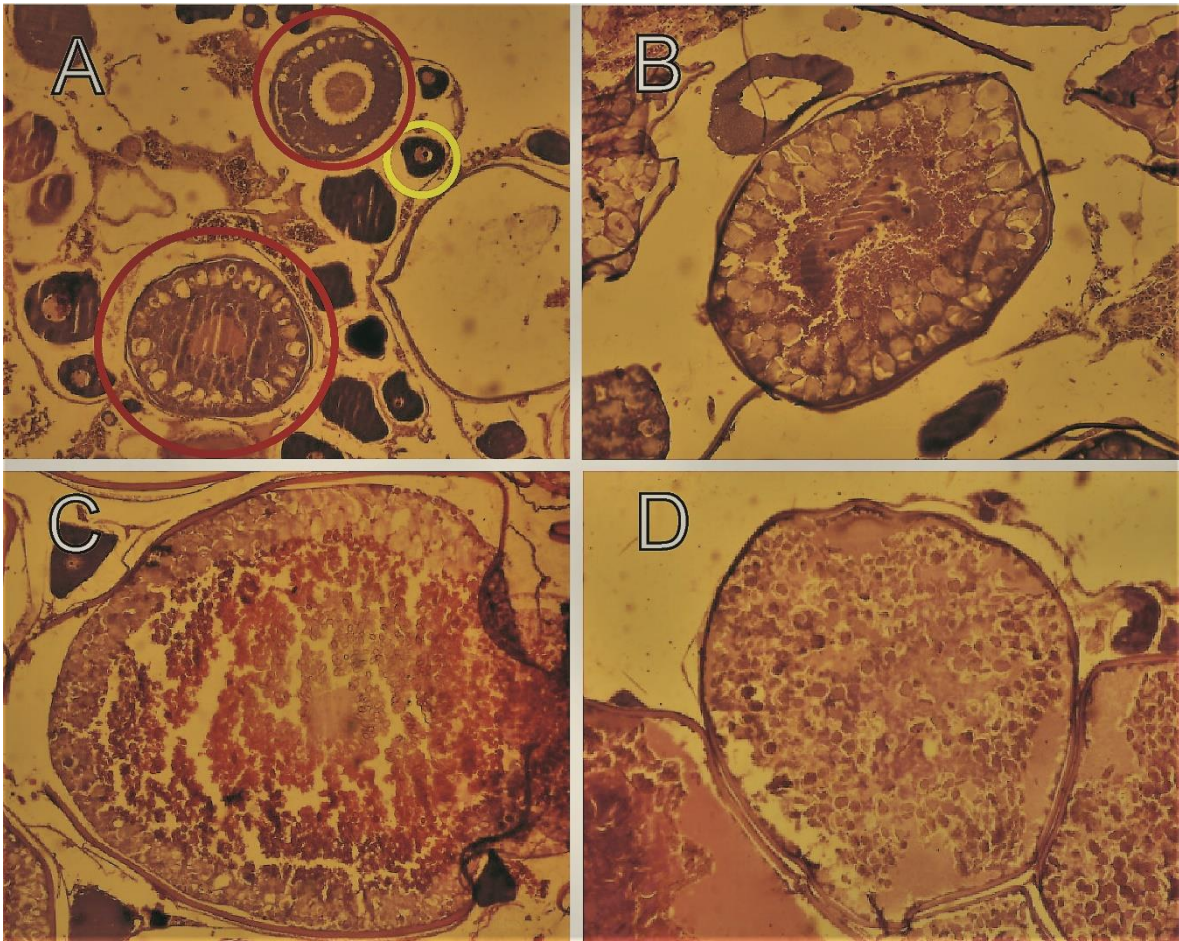


Figura VI.5. Fotografías x40 de los cortes histológicos realizados a los ovarios de carpa común, donde se reconocen 4 estadios ovocitarios. A. Ovocito en estadio previtelogénico dentro del círculo amarillo y en círculo rojo ovocitos en estadio vitelogénico temprano. B. Ovocito en estadio vitelogénico tardío. C. Ovocito en estadio de madurez. D. Ovocito postovulación o en estadio de reabsorción.

La cantidad y proporción de ovocitos en los distintos estadios ovocitarios determinan el momento del ciclo reproductivo en el que se encuentra el individuo y si el ovario es sincrónico o asincrónico. En las carpas del Valle Inferior del río Negro, luego del análisis de los ovarios durante el ciclo gonadal del año 2016, se observa que los ovocitos no experimentan cambios simultáneos dentro de un mismo ovario, sino que siempre hay ovocitos en distintos estadios de maduración y en distintas proporciones. Esto nos indica que la población presentaría un ciclo gonadal asincrónico con más de una puesta a lo largo del año.

VI.3.3. Escala macroscópica de estadios gonadales

El análisis de la escala macroscópica de los estadios gonadales de las hembras (Figura V.6), evidenció que durante gran parte del ciclo reproductivo hay gónadas maduras (H++), sobre todo durante el 2017. También se observa que el porcentaje más alto de gónadas en reposo (H--) se da durante el verano. La temporada de desove, coincidentemente a lo indicado por el IGS, se produce a comienzos de primavera, extendiéndose hasta comienzos del verano. El desove de 2017 ocurrió más temprano con respecto al del 2016. El reclutamiento de ovocitos (H+-) ocurre principalmente durante el otoño y el invierno.

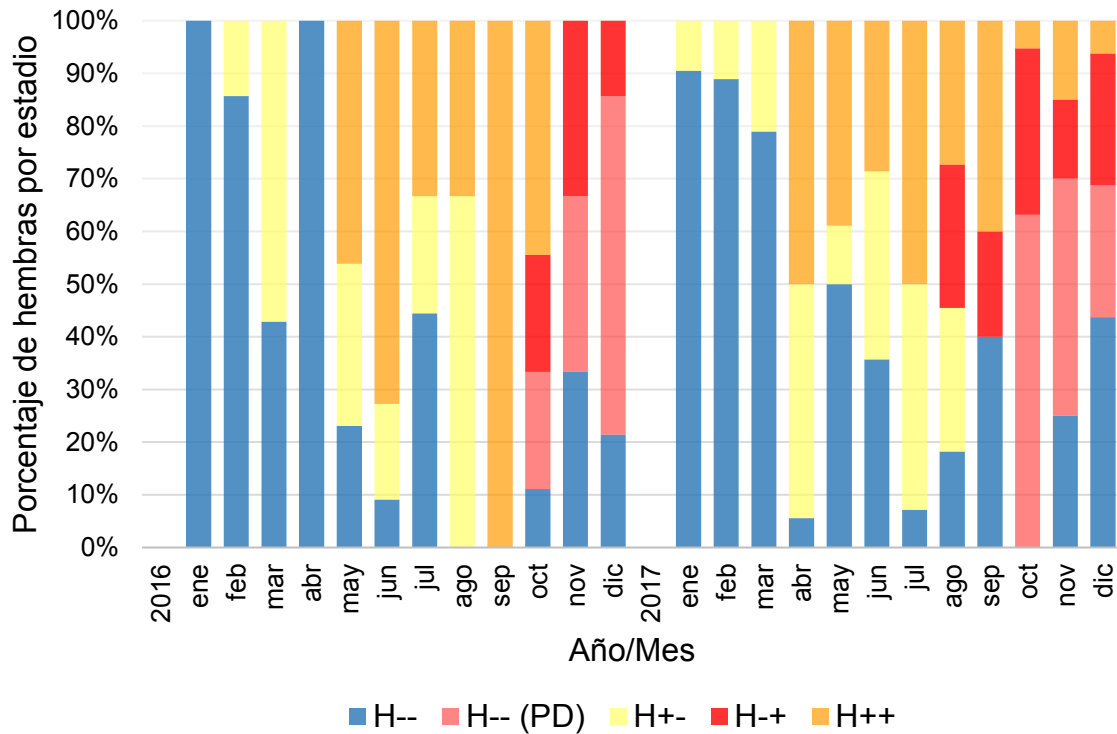


Figura VI.6. Distribución porcentual de los estadios macroscópicos de hembras a lo largo del año. Reposo o activación del ovario (H--); Reclutamiento de ovocitos (H+-); Maduración predesove (H++); Desove (H+) y postdesove (H--(PD)).

Con respecto al análisis de la escala macroscópica de machos (Figura VI.7), este exhibió que, durante todo el ciclo reproductivo existe una proporción variable de machos con testículos desarrollados/maduros (m+), por lo tanto, durante todo el ciclo los machos estarían en condiciones de fertilizar a las hembras. En general, existen bajas proporciones de testículos en reposo (m0), salvo a principios de verano donde se advierten proporciones que varían entre el 30 y el 60%. Mientras que en el 2016 se observaron testículos en reposo durante la mayor parte del ciclo reproductivo, no fue así en el 2017. A lo largo de ambos ciclos reproductivos se observaron siempre proporciones variables de machos en espermiación.

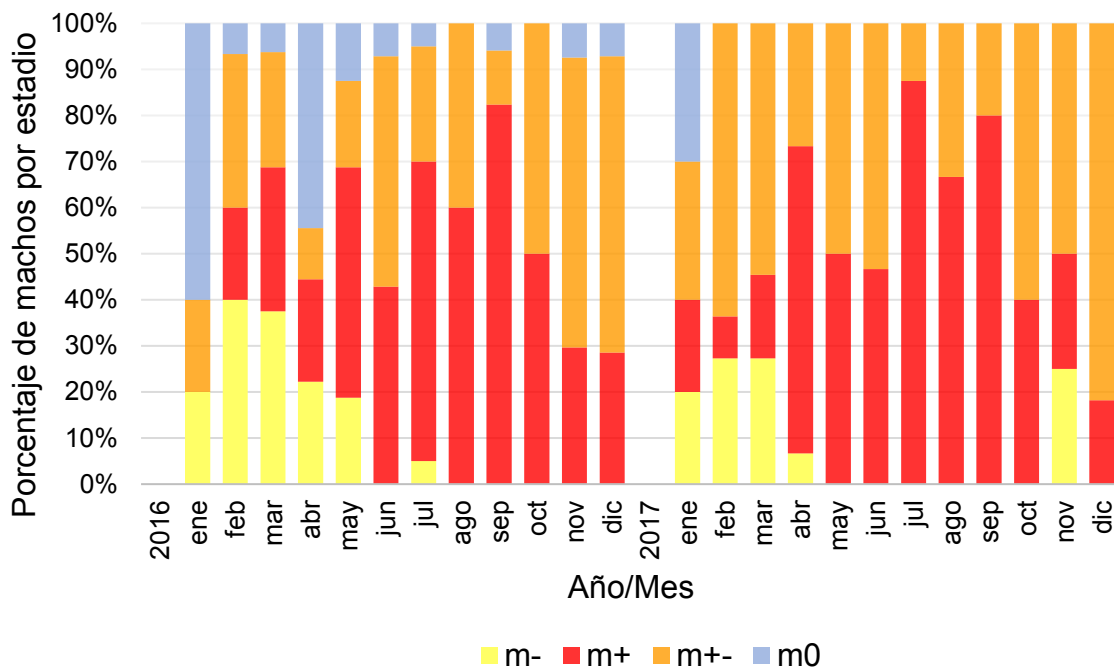


Figura VI.7. Distribución porcentual de los estadios macroscópicos de machos a lo largo del año. Reposo (m0); Maduración o desarrollo (m-); Desarrollado (m+-) y desove (m+).

VI.3.4. Talla y edad de primera madurez

A través de la utilización del paquete FSA (Simple Fisheries Stock Assessment Methods) (Ogle, 2016) del programa de análisis estadístico R versión 4.4.1 (R Core Team, 2020), se calcularon las tallas de primera madurez para hembras y machos de la población de carpas del Valle Inferior del río Negro.

La figura VI.5.8 muestra la curva de maduración para hembras, donde se exhibe una talla de primera madurez de 337,5 mm de L_{st} , entre los rangos 329,7-344 mm. Esta talla correspondería a una edad de 3+ años.

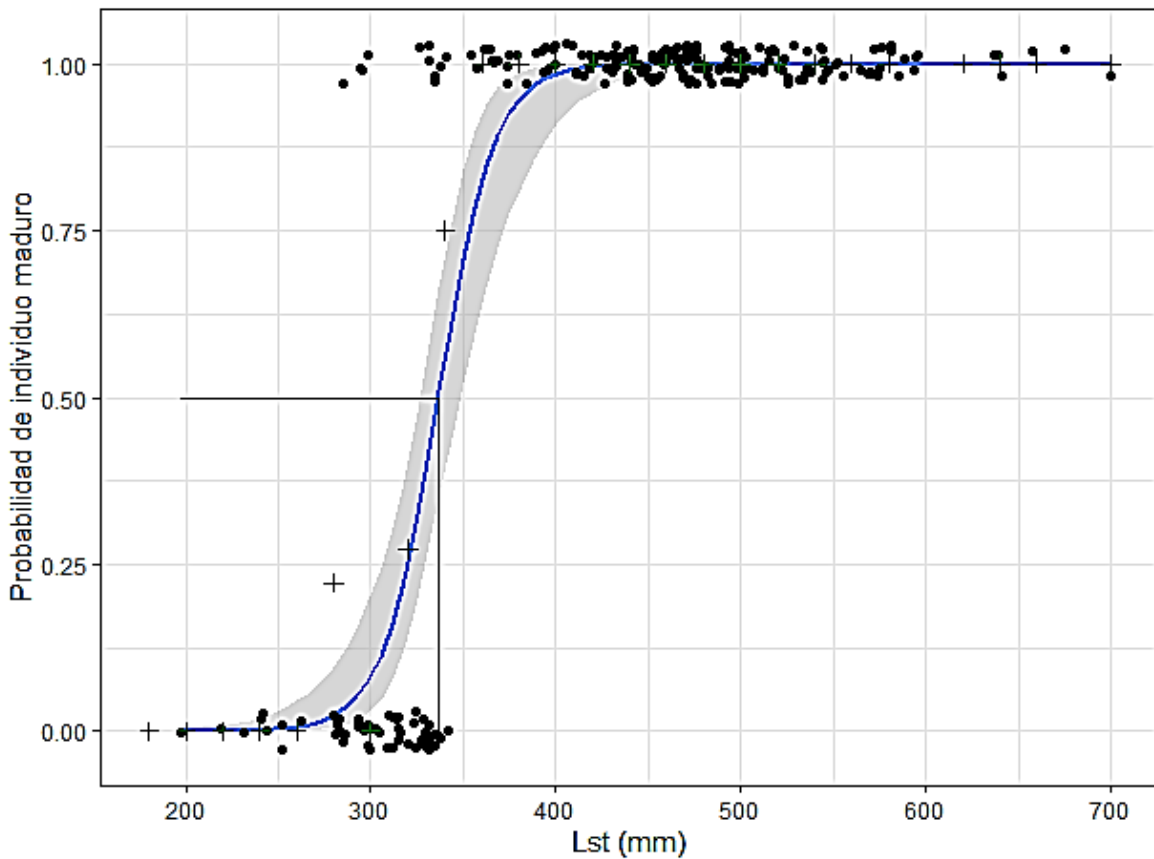


Figura VI.8. Curva de maduración probabilística de hembras del Valle Inferior del río Negro, donde se exhibe la talla de la primera madurez.

Con respecto a los machos, la maduración gonadal ocurriría por primera vez a la edad de 2+ años. La talla de primera madurez es de 304,6 mm, entre los rangos 286,5-321 mm (Figura VI.9).

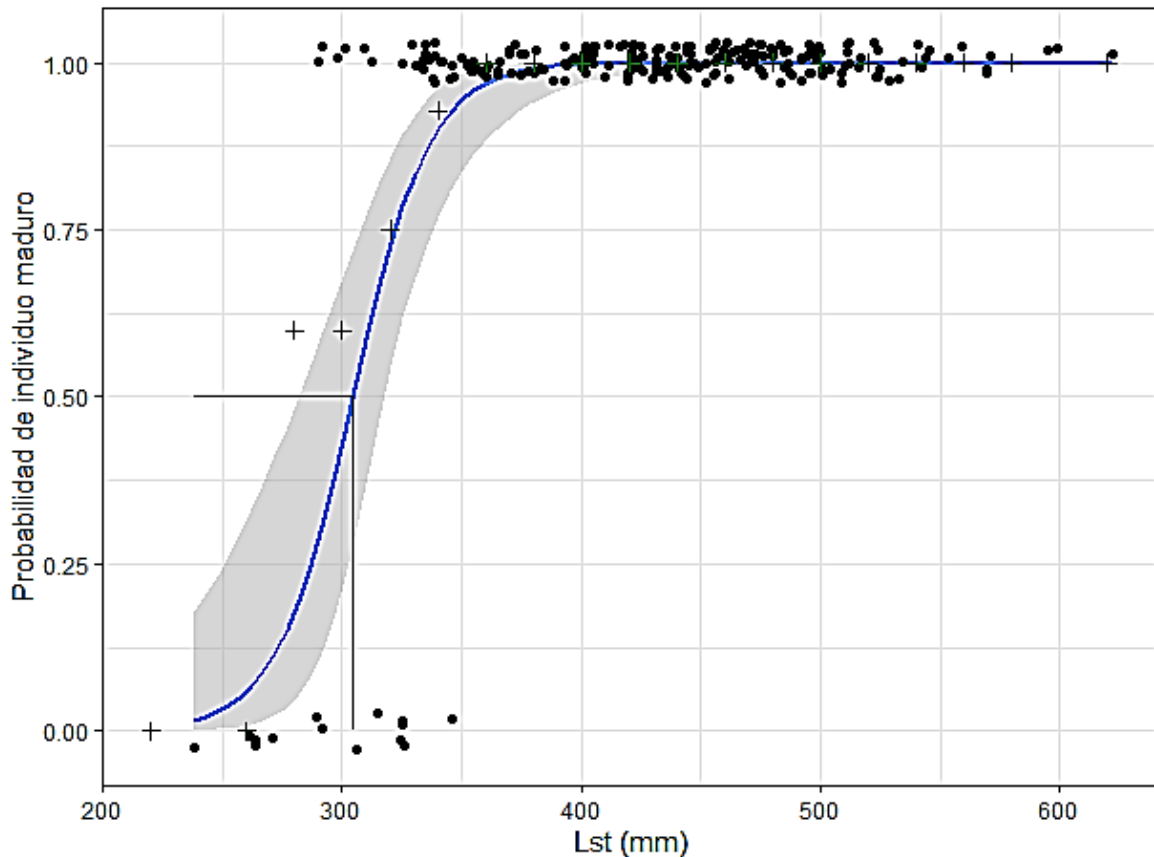


Figura VI.9. Curva de maduración probabilística de machos del Valle Inferior del río Negro, donde se exhibe la talla de la primera madurez.

El test de Student evidenció que existen diferencias significativas entre L50 de machos y hembras ($p < 0,05$; $t = -4,08$).

VI.3.5. Fecundidad

En la tabla VI.4. se exponen los datos de fecundidad absoluta y relativa para cada temporada de muestreo. Para la temporada 2017, el promedio total de ovocitos maduros por hembra fue considerablemente mayor que para la temporada 2016. Con respecto a la fecundidad relativa, los individuos del 2017 contenían en promedio 136 ovocitos por gramo de peso corporal total, mientras que los individuos del 2016 contenían 108 ovocitos.

El promedio total de ovocitos maduros por individuo para ambas temporadas fue de 304897, mientras que el promedio de ovocitos por gramo de peso corporal total fue de 123.

Tabla VI.4. Promedio, valor mínimo, valor máximo y desvío estándar (DS) de los valores correspondientes a fecundidad absoluta y relativa de las temporadas 2016 y 2017.

Fecundidad absoluta	2016	2017
Promedio	203370	391383
Mínimo	95100	122880
Máximo	509860	825000
DS	92780	168093
Fecundidad relativa	2016	2017
Promedio	108	136
Mínimo	64	46
Máximo	162	305
DS	27	58

Los modelos que mejor ajustaron para los datos de fecundidad fueron: los modelos potenciales para W_T y W_G y el modelo lineal para L_{ST} (Figuras V.10, 11 y 12). La variable que mejor predijo la F_A fue la L_{ST} . La regresión lineal fue significativa ($p < 0,05$).

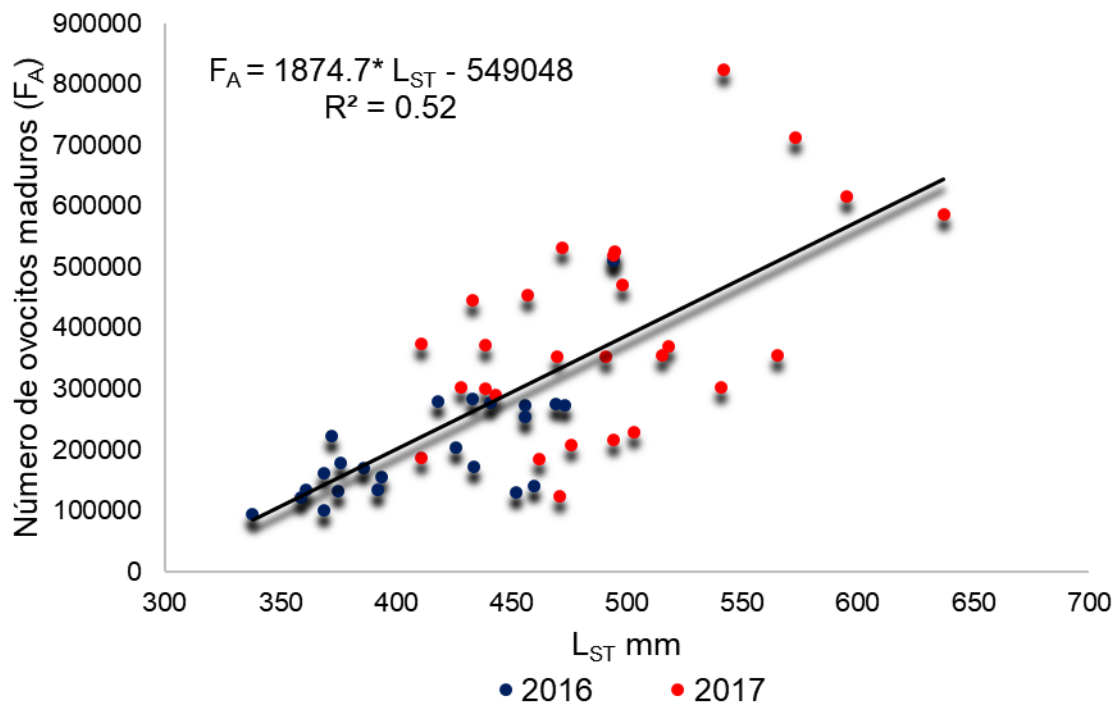


Figura VI.10. Relación entre la Fecundidad absoluta (F_A) y la talla estándar (L_{ST}) a lo largo de los años 2016 (puntos azules) y 2017 (puntos rojos), con la ecuación del modelo lineal y el valor de R ajustado.

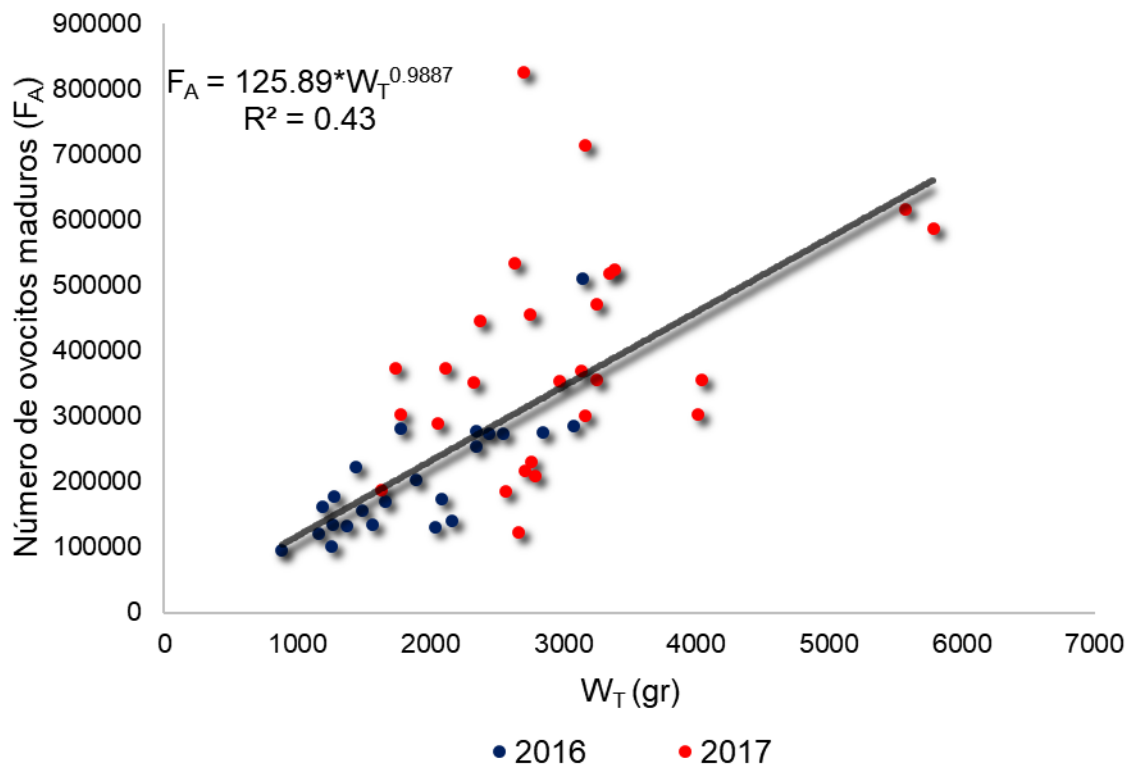


Figura VI.11. Relación entre la Fecundidad absoluta (F_A) y el peso total del cuerpo (W_T) a lo largo de los años 2016 (puntos azules) y 2017 (puntos rojos), con la ecuación del modelo potencial y el valor de R ajustado.

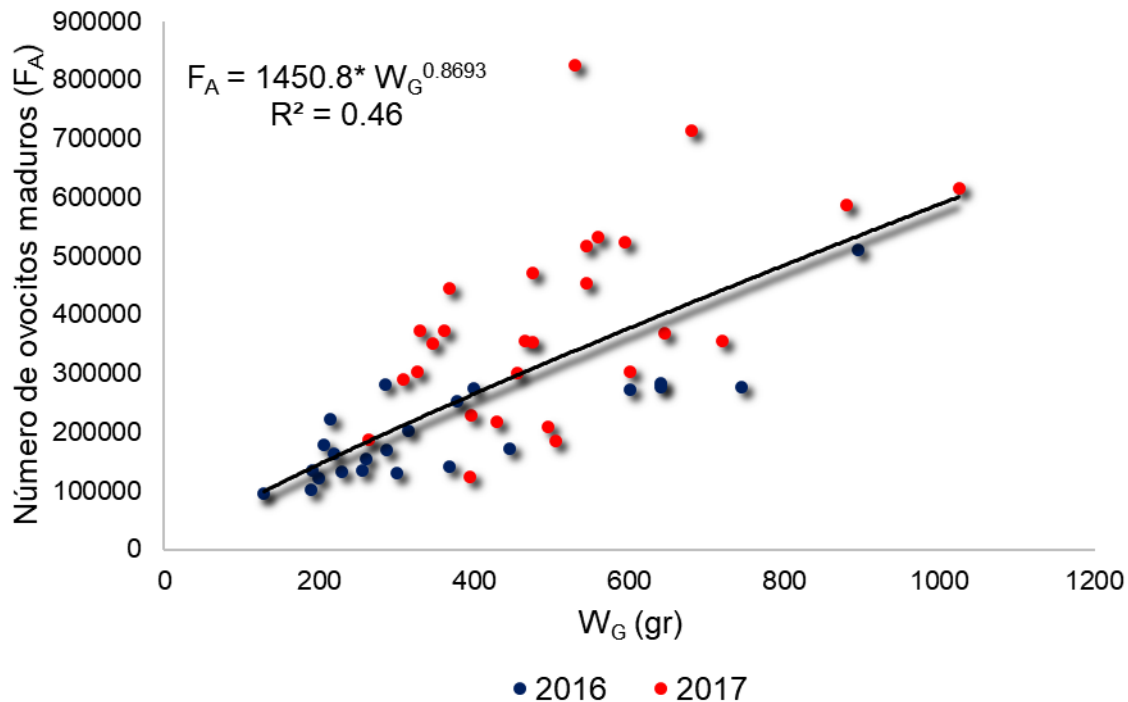


Figura VI.12. Relación entre la Fecundidad absoluta (F_A) y el peso de las gónadas (W_G) a lo largo de los años 2016 (puntos azules) y 2017 (puntos rojos), con la ecuación del modelo potencial y el valor de R ajustado.

Las variables W_T , W_G y F_A fueron transformadas logarítmicamente ya que no cumplían con los supuestos de homocedasticidad y normalidad para realizar el análisis del GLM. Del modelo general inicial se eliminaron las variables respuesta peso de la gónada (W_G) y longitud estándar (L_{St}) a causa de la colinealidad existente. A través del Criterio de Información de Akaike (AIC) se seleccionó el modelo lineal generalizado que mejor ajustó: $(\log. F_A \sim IGS + \log. W_T)$. Además, se analizaron los residuos a través de los gráficos de diagnóstico, demostrando que es un modelo que representa satisfactoriamente los datos (Figura VI.13). El modelo expuso que el 56% ($p < 0,001$) de la variación observada se puede explicar a través del modelo ajustado, identificándose el índice gonadosomático (IGS) y el peso total del cuerpo (W_T), como las predictoras más importantes relacionadas a la fecundidad absoluta (F_A) en hembras a lo largo del año (Tabla VI.5).

Tabla VI.5. Resumen de los resultados del Modelo Lineal Generalizado (GLM) a partir del análisis de los efectos de cada variable explicativa sobre la fecundidad absoluta (F_A). Peso total del cuerpo logaritmizado ($\log. W_T$), índice gonadosomático (IGS) e intervalos de confianza (IC).

Parámetro	Estimado	Error estándar	IC		Valor t	P	Importancia relativa
			Inf.	Sup.			
(Intercepto)	4,6880	1,0057	2,665	6,711	4,66	<0,001	—
log. W_T	0,9491	0,1315	0,684	1,214	7,22	<0,001	0,904
IGS	0,0257	0,0158	-0,006	0,058	1,62	0,11	0,096

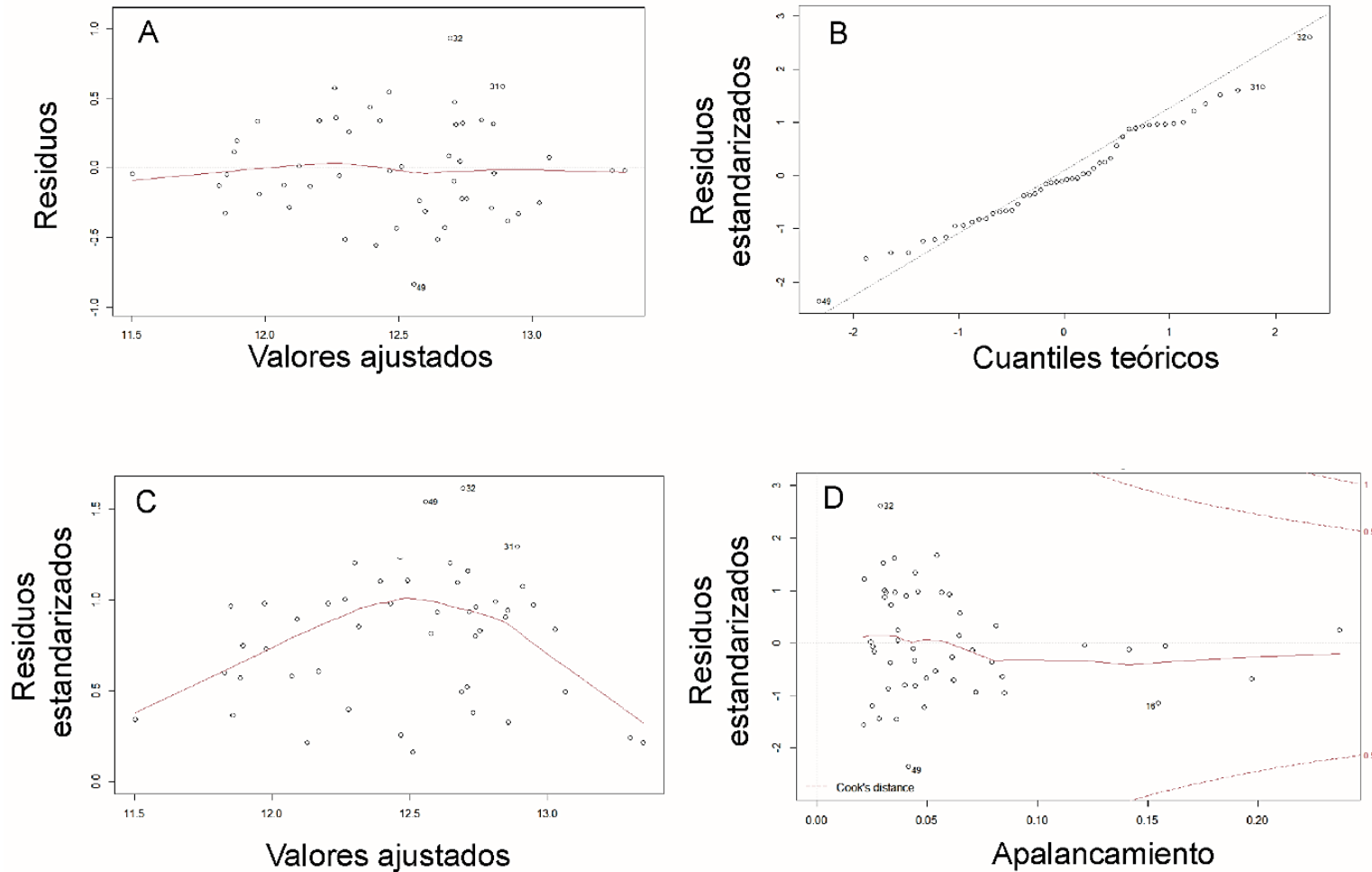


Figura VI.13. Gráficos de diagnóstico de residuos del modelo seleccionado. A. Gráfico de residuos vs predichos (Residuals vs Fitted). B. Gráfico de normalidad de residuos (Q-Q Plot). C. Gráfico de ubicación extendida (Scale-Location). C. Gráfico de puntos influyentes (Residuals vs. Leverage).

VI.3.6. Proporción de sexos

La cantidad total de individuos fue de 337 hembras y 315 machos, por lo tanto la proporción de sexos (hembra: macho) fue 1,07:1 (Figura VI.14). Durante el 2016 la proporción de sexos se inclinó hacia los machos, situación que se revirtió durante el 2017.

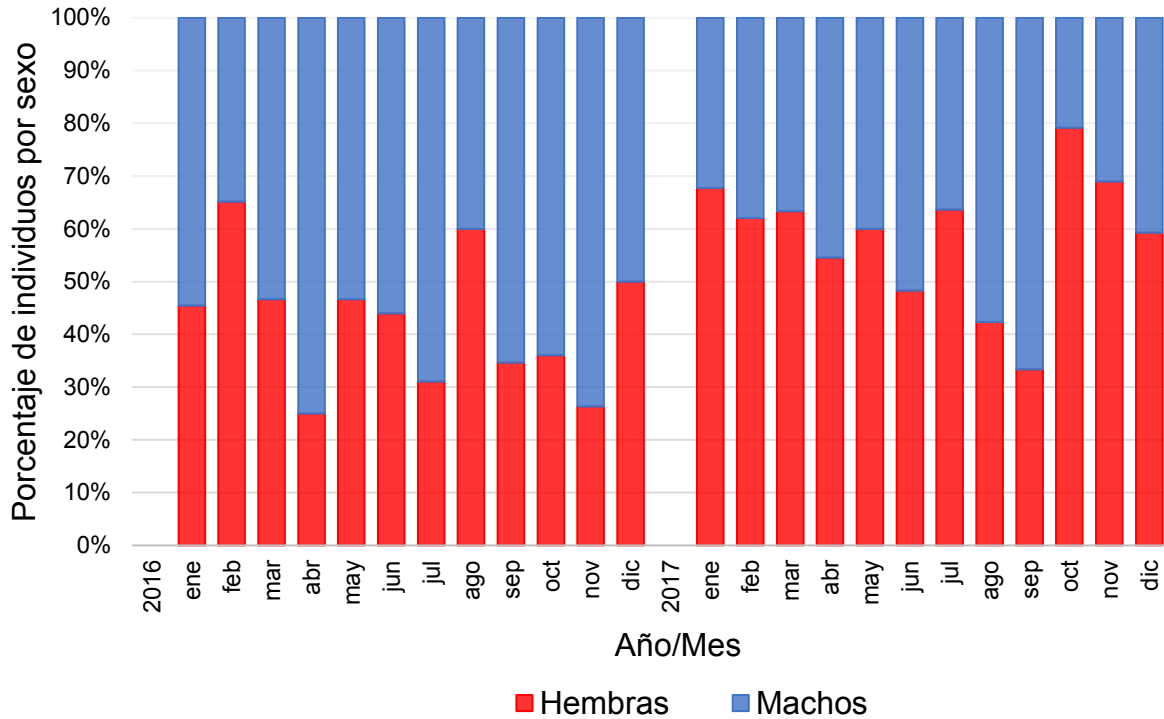


Figura VI.14. Gráfico con los porcentajes mensuales de hembras y machos muestreados a lo largo del estudio. Número de hembras por año: 139 en 2016 y 198 en 2017; número de machos por año: 173 en 2016 y 142 en 2017.

VI.4. DISCUSIÓN.

Este capítulo proporciona un análisis de la dinámica reproductiva de la carpa común en el Valle Inferior del río Negro. En este ambiente, la especie se comporta como un desovador total de tipo asincrónico, y el desove comienza a fines de invierno-principios de primavera, a posteriori que las gónadas maduren durante parte del otoño y todo el invierno. Estos resultados están respaldados por otros estudios que sugieren que el desarrollo de los ovarios es continuo cuando el fotoperiodo se extiende por encima de las 10-12 h, con una maduración y ovulación constante de los ovocitos cuando las temperaturas están por encima de los 16 °C (Crivelli, 1981;

Mukherjee *et al.*, 1991; Smith & Walker, 2004). El desove se extiende a lo largo de 3 o 4 meses, más allá de que el pico más intenso ocurre en septiembre. Esto, puede constatarse ya que en los muestreos realizados durante los meses de enero y marzo del 2016, se encontraron YOY (juveniles del año) con tallas comprendidas entre los 47-89 mm de L_{st}. Por lo tanto, es probable que sucedan múltiples desoves dentro de la población a pesar de que los individuos solo desovan una vez (Weber & Brown, 2009).

Los valores más elevados de IGS en hembras se observaron desde fines de otoño hasta comienzos de la primavera. El pico de desove en ambos ciclos reproductivos fue en septiembre, hecho que se observa claramente durante el 2016, pero no así durante el 2017. Esta situación podría deberse al hecho de que las muestras de septiembre de 2017 se obtuvieron a principios de octubre. Esto pudo traer aparejado que la ventana de tiempo donde la mayor cantidad de individuos se encontraba desovando, se haya perdido y por lo tanto el pico de IGS no se registrara. Los picos más suaves de IGS observados durante junio de 2016 y abril de 2017, quizás podrían estar relacionados con el aumento del caudal. El aumento del caudal y concomitantemente del nivel hidrométrico, podrían haber generado áreas de escasa profundidad con vegetación, sitios predilectos para el desove de la carpa común (Horváth, 1985; Sivakumaran *et al.*, 2003; Smith & Walker, 2004; Winker *et al.*, 2011; Maiztegui *et al.*, 2019). El río Negro está regulado por varias represas en sus dos principales tributarios, y según la época del año, las precipitaciones, la intensidad del deshielo y las necesidades eléctricas, los embalses aumentan o disminuyen el caudal. En los meses inmediatamente posteriores a julio del 2016 y a mayo del 2017, se observaron valores extremos de IGS (o muy leves o muy elevados), y un descenso del promedio mensual de IGS. Estos eventos podrían estar indicando un probable desove. Sin embargo, si tomamos en cuenta que, en esos meses, tanto el fotoperíodo como la temperatura del agua no son favorables para que se produzca dicho suceso, la interpretación resulta compleja. Además, si hubiese un desove, la supervivencia de las larvas estaría sumamente limitada por las frías condiciones, ya que la adquisición de alimentos, el metabolismo y el crecimiento están fuertemente

influenciados por la temperatura del agua (Houde & Hoyt, 1987; Downing & Plante, 1993; Hurst & Conover, 1998; Hall & Rudstam, 1999).

El análisis del modelo lineal generalizado expuso que el K_N es el factor que más influye sobre las variaciones en el IGS en hembras junto con la temperatura del aire. El K_N mostró una relación positiva con respecto al IGS. El K_N es un indicador que representa el bienestar general de los peces (Bulow *et al.*, 1981) influenciado por varios factores como: la edad, el sexo, la estación, la etapa de maduración, el alimento consumido, la cantidad de grasa de reserva y el grado de desarrollo muscular (Zugarramurdi *et al.*, 2003). Con respecto a la temperatura del aire, el IGS se relaciona negativamente, y esto se observa durante el verano, época en la que se evidencian las temperaturas más elevadas y valores de IGS más bajos. Esto, probablemente se relacione con el hecho de que cuando las temperaturas ascienden por encima de los 26 °C, las carpas poseen una actividad de desove casi nula (McCrimmon 1968).

El promedio mensual de IGS de los machos denota un patrón muy similar y acoplado en relación al de las hembras, sobre todo durante el 2017.

Las carpas desovan en aguas de escasa profundidad, de flujo lento y con abundante vegetación (Swee & McCrimmon, 1966; Crivelli, 1981; Davies *et al.*, 1986; Brzuska, 1989; Guha & Mukherjee, 1991; Smith & Walker, 2004). El río Negro presenta brazos y lagunas que se comunican esporádicamente con el cause principal, además también se encuentran los ya mencionados canales de riego y drenaje, ambientes que cumplen con los requisitos adecuados para el desove. El comienzo del período de desove se relaciona con variables ambientales como la temperatura del agua y el fotoperíodo (Bye, 1984). El fotoperíodo es el principal factor que sincroniza el inicio del desove (Worthington *et al.*, 1982), mientras que la temperatura del agua regula la intensidad y la duración del desove (Vøllestad & L'Abée-Lund, 1987). Además, la temperatura es un factor que influye en el éxito del desove, la supervivencia de las larvas y el crecimiento de los peces juveniles (Hontela & Stacey, 1995). Por lo tanto, esto podría explicar el hecho de que las hembras de esta población desovan de forma asincrónica, ya que la temperatura del agua (16 °C) se da en esta región desde noviembre hasta marzo y la cantidad

de horas de luz (10-12 h) se da desde agosto hasta abril (Smith & Walker 2004). En consecuencia, las hembras comienzan a desovar cuando todavía la temperatura no llega a los 16 °C, como ocurre con la población de carpas de los Humedales de Ajó (Maiztegui *et al.*, 2019), pero el fotoperíodo se encuentra dentro del óptimo. Esto puede observarse sobre todo durante el ciclo reproductivo del 2017, donde en el mes de agosto ya pueden encontrarse cerca del 30% de las hembras con gónadas en estadio de desove (H-+). Por otro lado, al igual que lo discutido por Crichigno *et al.* (2016), en el Valle Inferior del río Negro, la temperatura media anual del agua ronda los 15 °C, variando entre 6,24 °C de media mensual en julio, a 22,66 °C en enero, rango de temperatura que se superpone parcialmente con el rango de temperatura óptimo de desove para la especie (15 a 28 °C). En Canadá, la carpa común comienza a desovar entre los 16,5 °C y 28 °C, con una actividad máxima de desove entre los 17 °C y 23 °C, mínima por encima de 26 °C y cesa por completo por encima de 28 °C (McCrimmon 1968).

Una vez que ocurre el desove, se necesitan de 3 a 4 meses para que las gónadas vuelvan a madurar (Horváth, 1985; Davies & Hanyu, 1986; Davies *et al.*, 1986; Mills, 1991). Los valores ascendentes de IGS que se observan en las hembras a principios del otoño, luego de un período de reposo ovocitario, podrían corresponder a la reactivación del ovario y a la remaduración de los ovocitos, ya que todavía, las condiciones ambientales reinantes son favorables. Antes de que la temperatura descienda a un umbral crítico, las gónadas que hasta ese momento estaban en la etapa de madurez H++, permanecerán así durante el resto del otoño e invierno, hasta la maduración final (Hontela & Stacey 1995). Durante este período de reposo, algunos ovocitos pueden sufrir una reabsorción atrésica (Bieniarz *et al.*, 1978). En Chile, en el río Cayumapu, el crecimiento gonadal de la carpa común comienza a fines de la primavera hasta el otoño, luego se estabiliza durante el invierno antes de que comience el desove a principios de la primavera (Prochelle & Campos, 1985).

El análisis microscópico de las gónadas revela que, durante los meses de enero y febrero, la gónada está mayoritariamente dominada por ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos, lo que indica un estado de reposo (H--), coincidiendo con lo que

muestra la escala de madurez macroscópica. Luego, en marzo ya se observa un gran porcentaje de ovocitos maduros, y en menor proporción ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos. En abril la gónada muestra un gran porcentaje (~50%) de ovocitos previtelogénicos y en menor proporción maduros y vitelogénicos. Desde mayo hasta agosto, la proporción de ovocitos maduros es muy grande (~70%), siempre acompañadas por proporciones menores de ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos. Tanto en mayo como en julio se pudo apreciar un número ínfimo de ovocitos en reabsorción. Malison *et al.* (1994) indican que una estrategia de vitelogénesis en otoño puede ser ventajosa para las especies que desovan a principios de la primavera, debido, por ejemplo, a la falta de disponibilidad de alimentos en invierno. En septiembre, la gónada presentó una proporción elevada de ovocitos maduros, previtelogénicos y vitelogénicos. Luego, a partir de octubre la proporción de ovocitos maduros disminuyó hasta diciembre, en acrecencia de ovocitos previtelogénicos y vitelogénicos. En diciembre se observaron escasos ovocitos postdesove H--(PD).

A nivel poblacional, el desarrollo de las gónadas fue asincrónico. Cada mes, hubo individuos con ovocitos en distintas etapas de desarrollo en sus gónadas, lo que deja en claro que no todas las hembras desovan al mismo tiempo. Las condiciones ambientales ideales no están siempre relacionadas con una época determinada del año, por lo tanto, es importante que las ovas se mantengan en un estado de madurez latente, sin entrar realmente en ovulación y permaneciendo en una etapa de inactividad forzada, esperando las señales ambientales apropiadas de que las condiciones son las adecuadas para la descendencia, y, por lo tanto, que debe ocurrir el desove (Horváth, 1985).

Cuando se dispersa la producción de huevos en el tiempo, las especies aseguran que al menos un porcentaje del total de huevos sobreviva hasta el reclutamiento. Los cambios azarosos en la temperatura o en el nivel hidrométrico podrían dar como resultado la pérdida total de la progenie anual para un reproductor, sin embargo, esta situación parece menos probable para un reproductor múltiple (Weddle & Burr, 1991), o como en este caso, asincrónico. Lo mismo sucede, si el número de sitios

para desovar es limitado, el desove múltiple reduce la competencia por estos sitios ya que su uso se divide en el tiempo (Gale & Gale, 1977). Además, cuando varias hembras desovan juntas y se depositan grandes volúmenes de huevos en áreas reducidas, estos corren el riesgo de ser depredados o atacados por infecciones u hongos (Horvath, 1985).

El análisis macroscópico de los testículos expuso que la gran mayoría de los machos presentan gónadas con capacidad de liberar espermatozoides tanto durante el período de desove como durante el resto del año. Esto se pudo ratificar, ya que en casi la totalidad de los muestreos se podía percibir como fluía esperma de la cloaca de los machos. Saad y Billard (1987) estimaron que la carpa común genera 1900 millones de espermatozoides por kg de peso corporal, lo que indica que pueden espermear en cualquier momento del año, observándose un pico de IGS a fines del invierno. Con respecto al análisis macroscópico de las hembras, se pudo observar la estrecha semejanza que existe en relación al análisis de los cortes histológicos. En consecuencia, ambos son buenos estimadores a la hora de describir el estado de desarrollo de la gónada. Sin embargo, el análisis histológico es más costoso, demanda más tiempo y se deben poseer las herramientas necesarias y dominar la técnica.

De manera semejante que los machos, las hembras presentan ovarios con ovocitos maduros durante una gran parte del año, y es probable que, en condiciones favorables transitorias, sean capaces de desovar.

La talla de primera madurez es muy variable ya que es inversamente proporcional a la tasa de crecimiento (Rodríguez-Ruiz & Granado-Lorencio, 1992), la cual a su vez está influenciada por la temperatura (Fernández-Delgado 1990; Downing & Plate, 1993). La edad a la que la especie alcanza la madurez también es variable, oscilando entre 1 y 5 años tanto para machos como para hembras (Crivelli 1981; Prochelle & Campos 1985; Fernández-Delgado 1990; Vilizzi & Walker 1999a). En climas templados, la carpa común madura entre los 3 y 5 años, con una talla de 355-430 mm de longitud total (L_T) (English, 1951; Sigler, 1958; Rehder, 1959; Fernández-Delgado, 1990; Gooley *et al.*, 1995). Los machos generalmente

maduran antes que las hembras (Alikunhi 1966), como se observa en el Valle Inferior del río Negro. La talla de primera madurez de los machos es 304,58 mm de L_{St} y se da a los 2+ años. En hembras, la madurez sexual se da a la talla de 337,55 mm de L_{St} , correspondiendo con una edad de 3+ años.

La F_A para las carpas del Valle Inferior del río Negro fue de 304897 ovas en promedio, mientras que la F_R fue de 123 ovas. Se observó que existe una relación lineal y directamente proporcional entre el aumento de la F_A con respecto a la talla de la hembra, lo que sugiere que las carpas más grandes son las que más contribuyen a la producción de huevos. Una hembra de 5 kg puede producir 1000000 de ovocitos maduros (Prochelle & Campos 1985; Sivakumaran *et al.*, 2003). Sin embargo, en las hembras de mayor talla se observa que existe una cierta tendencia a que la F_A disminuya, aunque para la mayor parte del rango de talla observado (338-637 mm), la relación sea lineal (Sivakumaran *et al.*, 2003). Tal vez, al contrario de lo que plantea Zonova (1973), en las carpas del Valle Inferior del río Negro si esté correlacionado positivamente el diámetro de los ovocitos con la talla, el peso y el K_N . Algunos autores han afirmado que cuando el tamaño y la edad de los peces reproductores aumentan, el tamaño de los huevos también lo hace (Bromage & Cumaranatunga, 1988; Bromage *et al.*, 1992). Por lo tanto, a mayor talla y edad, las hembras producirían menor cantidad de huevos, pero más grandes. Los huevos más grandes, y por lo tanto de mayor calidad, aportarían una ventaja de supervivencia temprana para la progenie, al aumentar, en condiciones de inanición, el tamaño, la tasa de crecimiento y la supervivencia de las larvas al eclosionar (Ojanguren *et al.*, 1996; L. Vøllestad & Lillehammer, 2000). En consecuencia, una biomasa de hembras más grandes tendrá el potencial de contribuir más a las futuras generaciones que una biomasa similar de hembras más pequeñas. (Sivakumaran *et al.*, 2003).

Al comparar la F_A y la F_R entre ambos ciclos reproductivos, se observó que ambas variables fueron mayores en el 2017. Estas diferencias se deban tal vez a las variables ambientales, sobre todo si tomamos en cuenta que durante el 2016 los caudales del río fueron más fluctuantes y la temperatura del agua llegó a 16 °C

recién en noviembre. Sin embargo, no debe dejarse de lado que las tallas de las hembras muestreadas durante el 2017 fueron mayores a las del 2016 (ver Anexo Tabla 3 y 4).

La variabilidad en la F_A y la F_R de los individuos con la misma talla, peso y edad, posiblemente se deba a diferencias en el suministro de alimentos, la temperatura y otras variables ambientales (De Vlaming, 1972; Bagenal & Tesch, 1978b).

El GLM concluyó que tanto el IGS como el W_T son las variables que más influyen en la variación del número de ovas por individuo. La fertilidad absoluta se correlaciona fuerte y positivamente con el peso, más que con la talla y la edad de los peces (Mirzayev & Atamuratova, 2014).

En cuanto a la proporción de sexos, la misma fue de 1,07 hembras por cada macho, más allá de que si se toman en cuenta las proporciones mensuales, las mismas variaron ampliamente. Es interesante puntualizar que, durante el mes de septiembre de ambos ciclos, sólo se obtuvo un 30% de hembras, y esto tal vez esté relacionado con el comportamiento sexual de la especie durante el desove, donde hay grupos polígamos de una hembra y varios machos.

Capítulo VII

Conclusiones finales



CAPÍTULO VII: CONCLUSIONES FINALES.

La carpa común se ha establecido el Valle Inferior del río Negro en virtud de su plasticidad ecológica, transformándose en parte importante del ensamble íctico, por lo tanto las hipótesis planteadas al comienzo de este estudio son aceptadas.

C. carpio se estableció en el río Negro en las últimas dos décadas y la información sobre el estado del río antes de su introducción es escasa. Por lo tanto, las comparaciones entre el estado de la comunidad íctica previa al ingreso de la carpa común y el estado actual se ven limitadas.

La introducción de la carpa común en este río fue asistida casi con seguridad por influencia antrópica, sin embargo, los procesos de invasión son complejos y dependen tanto de las características de las especies no nativas (componente de invasividad) como de las características intrínsecas del ambiente invadido (componente de invasibilidad). Es por ello, que cuando estos dos componentes confluyen, es probable que la especie introducida se establezca y se vuelva invasora (Colautti *et al.*, 2006).

Dado que la riqueza de especies de las comunidades de peces patagónicas son en general pobres (Habit *et al.*, 2010), pueden ser particularmente susceptibles a la invasión (Khoen, 2004). Los vectores de transporte (Cohen & Carlton, 1998), una biota empobrecida y la perturbación ambiental (Ross, 1991; Cohen & Carlton, 1998) son razones por la cual se acelera la tasa de introducción de nuevas especies.

La carpa común exhibe una amplia gama de características ecológicas que podrían permitir una ventaja competitiva sobre la mayoría de las especies de peces nativos. Entre ellas encontramos varios rasgos reproductivos, incluidas temperaturas de desove más bajas (15–28,2 °C) (Adamek, 1998; Koehn *et al.*, 2000), por lo tanto, tiempos de desove más tempranos (Koehn & O'Connor, 1990a) y acceso a los recursos más temprano que muchas especies nativas. La eclosión de los huevos de carpa común es rápida (2 días a 25 °C) y el crecimiento de las larvas es muy veloz, lo que les permite escapar de la presión de la depredación (Adamek, 1998). Además, la fecundidad es ampliamente mayor a las de las especies autóctonas y son desovadores totales del tipo asincrónico, por lo tanto la liberación de huevos

por parte de las hembras se extiende en el tiempo y permite que haya mayor posibilidad de supervivencia (ver Capítulo VI).

No parece probable que la depredación sea un factor limitante para la carpa común en este ambiente, donde hay muy pocos depredadores de peces. Una de las especies nativas depredadoras es la perca, y puede que hayan sufrido disminuciones de abundancia, sobre todo si tomamos en cuenta que esta especie se solapa tróficamente con la carpa común y empieza a desovar varios meses después (ver Capítulo IV). La rápida expansión de la carpa común dentro de esta región puede haber sido, entre otras causas, favorecida por esta falta de presión por depredación. Sin embargo, incluso en presencia de depredadores, una especie tan fecunda como la carpa común puede dominar a los ensambles con un gran número de juveniles y, dado que la tasa de crecimiento es rápida, pueden alcanzar velozmente una talla que impida su consumo (Bomford, 2001).

Por otro lado, es posible que el grado de perturbación del río Negro sea otro factor que influya positivamente sobre el éxito de la carpa común en este ambiente. Gehrke (1997) expresó que una mayor abundancia de carpas se correlaciona positivamente con el nivel de perturbación ambiental, en particular con el grado de regulación del río. En los últimos años, la contaminación del río Negro (Miglioranza *et al.*, 2013; Ondarza *et al.*, 2014; Migueles *et al.*, 2019), sumado a un probable déficit en la regulación de las represas que se encuentran en los ríos Limay y Neuquén podrían estar allanando el camino para que esta especie incremente su avance y abundancia. El 48 % de los ríos a nivel mundial se ven afectados por la regulación del caudal, la fragmentación o ambas (Schmutz & Moog, 2018). El modo de operación de una represa determina la variación estacional del agua almacenada, las fluctuaciones del nivel del agua, la captura y liberación de sedimentos, así como los patrones diarios y estacionales del flujo de aguas río abajo (Schmutz & Moog, 2018). Es sabido, que los peces nativos tienen más probabilidades que las carpas de ser afectados negativamente por condiciones ambientales alteradas, brindándole a estas últimas una ventaja competitiva (Koehn, 2004).

El éxito de la carpa común trae aparejado efectos negativos sobre la comunidad íctica autóctona y el ambiente. La capacidad de modificar hábitats y ecosistemas es un rasgo de muchas especies invasoras exitosas (Bomford, 2001). Se ha demostrado que las carpas aumentan la turbidez (King *et al.*, 1997), a causa de la resuspensión de sedimentos debido al bentivorismo, lo que puede tener efectos negativos profundos en los ecosistemas acuáticos (Breukelaar *et al.*, 1994; Badiou *et al.*, 2011; Weber & Brown, 2011; Kloskowski, 2011). Las carpas arrancan la vegetación acuática durante el desove o pueden consumirla accidentalmente mientras buscan invertebrados bentónicos (Roberts *et al.*, 1995; Loughheed *et al.*, 1998; Zambrano & Hinojosa, 1999). Las concentraciones de nutrientes en la columna de agua pueden aumentar debido a la resuspensión y a la excreción de sedimentos por parte de la carpa, lo que lleva a la proliferación de fitoplancton (Breukelaar *et al.*, 1994; Khan *et al.*, 2003; Driver *et al.*, 2005b; Matsuzaki *et al.*, 2009). A su vez, la turbidez, los nutrientes y el fitoplancton afectan negativamente el crecimiento de las macrófitas acuáticas a través del sombreado y la asfixia, a los invertebrados bentónicos debido a la obstrucción de los sitios de fijación y al zooplancton debido a la alteración de la estructura de la comunidad (Vilizzi & Tarkan, 2015c). Esto da como resultado el deterioro del hábitat a gran escala descrito en muchos ecosistemas acuáticos donde la carpa se encuentra en abundancia (Matsuzaki *et al.*, 2007; Bajer *et al.*, 2009). Por lo tanto, probablemente el mecanismo especializado de alimentación por filtración de las carpas les permita aprovechar los recursos potencialmente infrautilizados, que se encuentran en un nivel básico de la cadena alimentaria (Koehn, 2004). Adicionalmente, es probable que las carpas estén consumiendo recursos que de otro modo estarían disponibles para las especies nativas.

Es por ello, que en esta tesis se estudió la ecología de *Cyprinus carpio* en el Valle Inferior del río Negro, con el objetivo de brindar conocimiento de base de esta especie en este ambiente, y que a partir de ello, se puedan gestar estrategias de control y regulación de la carpa común por parte de las autoridades pertinentes.

La carpa común se ha establecido en el río Negro, donde se encuentra en buenas condiciones y se manifiesta como un integrante común y de los más numerosos del esamble íctico. Las condiciones ambientales reinantes en esta región parecen haber favorecido su adaptación, y se pone de manifiesto la necesidad de tomar medidas rápidas y certeras para evitar que la especie avance hacia otros cursos de agua de la Patagonia.

Por lo tanto, a continuación se recomiendan estrategias de mitigación para esta especie en el río Negro, que deberían ser abordadas por varios frentes. Como primer paso, se debería fomentar su consumo por parte de la población, para que su abundancia disminuya. Esta propuesta presenta una elevada factibilidad, basada en la calidad de su carne, en el tamaño del filete, y en la necesidad de incrementar el consumo de pescado por parte de la población. Ondarza *et al.* (2010) analizan la presencia de compuestos organoclorados (OCCs) en distintos órganos de la carpa, compuestos provenientes de las actividades agropecuarias que se llevan adelante a lo largo de todo el curso del río Negro. Es relevante mencionar que los resultados de su estudio sugieren que no existen riesgos para los habitantes del río Negro si se la consume. Los peces son alimentos nutricionalmente excelentes, con altos contenidos de ácidos grasos insaturados (Khalili Tilami & Sampels, 2017). En Argentina, a pesar de ser un país con bastos recursos pesqueros, el consumo de estos productos es muy bajo según la FAO (4,8 kg per cápita al año), por lo que implica un doble desafío. Lo más dificultoso es cambiar la connotación negativa que posee la gente sobre esta especie en general. Por lo tanto, instaurar una demanda sobre esta especie sería un gran primer paso. En el Alto Valle del río Negro, en la ciudad de Allen, existe un emprendimiento llamado “Carpa Patagónica”, donde participa tanto el municipio como la Universidad Nacional del Comahue (UNC), donde se utiliza la carpa casi en su totalidad, desde su carne hasta su piel. La carne se utiliza con distintos fines culinarios y la piel se está utilizando para diseñar artesanías. Además, las vísceras se utilizan tanto como abono como para manufacturar alimento balanceado. Actualmente, se está gestando otra iniciativa en Cinco Saltos, llevado adelante por un grupo de mujeres denominado “Pu Zomo Co”, cuyo fin es generar un emprendimiento gastronómico a base de carpa.

Otro punto importante a tener en consideración, es que la carpa común es una especie muy preciada por la pesca recreativa. En este caso habría que difundir e incitar a los pescadores a no devolver la pieza, sobre todo si tomamos en cuenta que las tasas de captura de 0,6 o superiores son efectivas para reducir las poblaciones de peces (Garvey *et al.*, 2012). En los últimos años, el acumulo de carpas muertas en la ribera del río por parte de algunos pescadores recreacionales se ha transformado en un problema para el municipio de Viedma, sin embargo, muchos de ellos comenzaron a vender los filets de carpa, ya que es muy requerida como carnada para pesca variada. Ésta se llega a vender a \$700 el Kg en algunas casas de pesca, y es muy utilizada para la captura de varias especies marinas, entre ellas la pescadilla (*Cynoscion guatucupa*) principalmente y pez elefante (*Callorhynchus callorhynchus*), tanto en San Blas como en distintos sitios a lo largo de la costa marítima rionegrina. Por lo tanto, su pesca y comercialización como carnada puede llegar a ser una fuente importante de ingresos para los pescadores recreativos, guías de pesca y casas especializadas.

Luego de haber analizado los aspectos reproductivos de la especie en este ambiente y obtener la talla a la cual las carpas maduran sexualmente (L50), es de suma importancia utilizar este dato para tratar de erradicar la mayor cantidad de ejemplares de dicha longitud antes del comienzo de la época de desove (ver Capítulo VI). Por lo tanto, para cumplir este objetivo es necesario utilizar artes de pesca pasivas como son las redes agalleras, con un tamaño de malla selectivo acorde para dicha talla. Estas redes no causarán daño a las especies nativas ya que la mayoría de ellas generalmente presentan tallas menores a la cual la carpa común madura sexualmente. De esta forma se reduce la posibilidad de capturar accidentalmente individuos de especies autóctonas. Por otro lado, la subsecretaría de Pesca de Río Negro autorizó la pesca comercial de *C. carpio* en el lago Pellegrini, y se comenzó a comercializar con destino a frigoríficos de la provincia de Entre Ríos, por lo tanto, propagar y fomentar esta actividad para que se realice en el resto del río Negro es una prioridad urgente.

Por último, es fundamental que la educación sea una parte clave en este estilo de campañas, para evitar así que una especie no nativa invasora se incorpore a la cultura local, como sucedió precisamente con el Jabalí, el Ciervo Colorado y la Trucha Arcoiris en Patagonia (Nuñez *et al.*, 2012).

La cuenca del río Negro están dominada por diferentes estresores, entre los que podemos mencionar la contaminación por plaguicidas y descargas urbanas, las invasiones biológicas, la segmentación del hábitat por represas y el cambio climático (Migueles *et al.*, 2019). Estas perturbaciones moldean los ecosistemas y ocasionan una drástica reducción, incluso a veces hasta la extinción, de especies ícticas nativas, conduciendo a una paulatina homogeinización de la fauna. En consecuencia, tanto la comunidad científica como las autoridades gubernamentales, deben elaborar estrategias de control efectivas para hacer frente a esta situación, con políticas serias, que disminuyan el riesgo de nuevas introducciones y ayuden a monitorear y regular las especies introducidas ya establecidas, como la carpa común en el río Negro. Sin embargo, se precisa una investigación aún más profunda para cuantificar los impactos biofísicos que la especie genera, como la disminución de la calidad del agua, incidencia en la proliferación de algas, impactos negativos sobre invertebrados y plantas acuáticas y reducción de la biodiversidad. Asimismo, debería incluir la medición de la biomasa de invertebrados que permita determinar si además de existir un solapamiento trófico de la carpa común con ciertas especies nativas, habría una competencia por el alimento.

Para concluir, la información que aporta este trabajo, pone de manifiesto la imperiosa necesidad de actuar de forma veloz y concreta en el control de esta especie no nativa en la “última línea de defensa”. Los efectos causados por el cambio climático están provocando que los sistemas fluviales de latitudes más altas sean ambientes cada vez más adecuados para el asentamiento de *Cyprinus carpio*, una especie plástica y resistente a los desafíos ambientales.

BIBLIOGRAFÍA.

Abell, R., Thieme, M. L., Revenga, C., Bryer, M., Kottelat, M., Bogutskaya, N., Coad, B., Mandrak, N., Balderas, S. C. & Bussing, W. (2008). Freshwater ecoregions of the world: a new map of biogeographic units for freshwater biodiversity conservation. *BioScience*, 58(5), 403-414.

Acha, E. M., Mianzan, H., Lasta, C. A. & Guerrero, R. A. (1999). Estuarine spawning of the whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* (Pisces: Sciaenidae), in the Río de la Plata, Argentina. *Marine and Freshwater Research*, 50(1), 57-65.

Adamek, J., Bialowas, H., Pilarczyk, A. & Pistelok, F. (1991). Acceleration of sexual maturity of carp (*Cyprinus carpio* L.) through alternate rearing in ponds and under controlled conditions. *Acta Hydrobiologica*, 33(1-2).

Adamek, Z., Mrkvová, M., Zukal, J., Roche, K., Mikl, L., Šlapanský, L., Janáč, M. & Jurajda, P. (2016). Environmental quality and natural food performance at feeding sites in a carp (*Cyprinus carpio*) pond. *Aquaculture international*, 24(6), 1591-1606.

Adamek, Z., Sukop, I., Rendón, P. M. & Kouřil, J. (2003). Food competition between 2+ tench (*Tinca tinca* L.), common carp (*Cyprinus carpio* L.) and bigmouth buffalo (*Ictiobus cyprinellus* Val.) in pond polyculture. *Journal of Applied Ichthyology*, 19(3), 165-169.

Adamek, Z. (1998). Breeding biology of carp (*Cyprinus carpio* L.) in the Murrumbidgee Irrigation Area. Visiting Scientists Report: CSIRO Division of Land and Water, Griffith.

AIC. (2006). Calidad del agua del Río Negro: años 2001 a 2006: Autoridad Interjurisdiccional de las Cuencas de los Ríos Limay, Neuquén y Negro.

Aigo, J., Cussac, V., Peris, S., Ortubay, S., Gómez, S., López, H., Gross, M., Barriga, J. & Battini, M. (2008). Distribution of introduced and native fish in Patagonia (Argentina): patterns and changes in fish assemblages. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 18(4), 387-408.

Akaike, H. (1973). Maximum likelihood identification of Gaussian autoregressive moving average models. *Biometrika*, 60(2), 255-265.

Al-Daham, N. & Wahab, N. (1991). Age, growth and reproduction of the greenback mullet, *Liza subviridis* (Valenciennes), in an estuary in Southern Iraq. *Journal of fish biology*, 38(1), 81-88.

Albert, J. S. & Reis, R. (2011). Historical biogeography of Neotropical freshwater fishes: Univ of California Press.

- Albuquerque, C. Q., Miekeley, N., Muelbert, J. H., Walther, B. D. & Jaureguizar, A. J. (2012). Estuarine dependency in a marine fish evaluated with otolith chemistry. *Marine Biology*, 159(10), 2229-2239.
- Alikunhi, K. (1966). Synopsis of biological data on common carp (Linnaeus), 1758 (Asia and the Far East). *FAO Fish. Synopsis*, 31(1).
- Almirón, A., Casciotta, J., Ciotek, L. & Giorgis, P. (2015). Guía de los peces del Parque Nacional Pre-Delta.
- Almirón, A., Azpelicueta, M., Casciotta, J. & López Cazorla, A. (1997). Ichthyogeographic boundary between the Brazilian and Austral subregions in South America, Argentina. *Biogeographica*, 73(1), 23-30.
- Alvear, P. A., Rechencq, M., Macchi, P. J., Alonso, M. F., Lippolt, G. E., Denegri, M. A., Navone, G., Zattara, E. E., García Asorey, M. I. & Vigliano, P. H. (2007). Composición, distribución y relaciones tróficas de la ictiofauna del río Negro, Patagonia Argentina. *Ecología Austral*, 17(2), 231-246.
- Amorim, P. F. & Costa, W. J. (2019). Reconstructing biogeographic temporal events in the evolution of the livebearer fish genus *Jenynsia* based on total evidence analysis (Cyprinodontiformes: Anablepidae). *Systematics and Biodiversity*, 17(2), 124-133.
- Amundsen, P. A., Gabler, H. M. & Staldvik, F. J. (1996). A new approach to graphical analysis of feeding strategy from stomach contents data—modification of the Costello (1990) method. *Journal of fish biology*, 48(4), 607-614.
- Anderson, D. R. & Burnham, K. P. (2002). Avoiding pitfalls when using information-theoretic methods. *The Journal of wildlife management*, 912-918.
- Anderson, R. & Neumann, R. M. (1996). Length, weight, and associated structural indices. En B. R. Murphy & D. W. Willis (Eds.), *Fisheries techniques* (pp. 447-481). Bethesda, Maryland: American Fisheries Society.
- Anderson, R. & Gutreuter, S. (1983). Length, weight, and associated structural indices. En L. Nielsen & D. Johnson (Eds.), *Fisheries techniques* (pp. 283-300). Bethesda, Maryland: American Fisheries Society.
- Angilletta, J., M. J. & Dunham, A. E. (2003). The temperature-size rule in ectotherms: simple evolutionary explanations may not be general. *The American Naturalist*, 162(3), 332-342.
- Anibeze, C. (2000). Length-weight relationship and relative condition of *Heterobranchus longifilis* (Valenciennes) from Idodo River, Nigeria. *The ICLARM Quarterly*, 23,2.

- Anton-Pardo, M., Hlaváč, D., Másílko, J., Hartman, P. & Adámek, Z. (2014). Natural diet of mirror and scaly carp (*Cyprinus carpio*) phenotypes in earth ponds. *Journal of Vertebrate Biology*, 63(4), 229-237.
- Aparicio, F. d. & Difrieri, H. A. (1958). La Argentina: suma de geografía. Universidad Nacional de Córdoba, Biblioteca de la Facultad de Ciencias Agropecuarias, 9.
- Arratia, G. & Quezada-Romegialli, C. (2019). The South American and Australian percichthyids and perciliids. What is new about them? *Neotropical Ichthyology*, 17.
- Arratia, G., Peñafort, M. B. & Menu Marque, S. (1983). Peces de la región sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. [Fishes of the southeastern region of los Andes and their probable present biogeographic relationship]. *Deserta, Mendoza*. 7. 48-107.
- Arthington, A. & Mitchell, D. (1986). Aquatic invading species. *Aquatic invading species*. 34-53.
- Askri, B., Daho, O., Bensahla Talet, L. & Bensalah Talet, A. (2013). Relations biométriques chez la carpe commune *Cyprinus caprio* (Linnaeus, 1758) pêchée dans le barrage Dahmouni (W. Tiaret). 3eme Colloque International sur la Biodiversité et Ecosystèmes Littoraux, Oran, Algérie, 573–577.
- Atkinson, D. (1996). Ectotherm life-history responses to developmental temperature. En: I. Johnston & A. Bennett (Eds.), *Animals and Temperature: Phenotypic and Evolutionary Adaptation* (pp. 183-204): Cambridge: Cambridge University Press.
- Avigliano, E., Velasco, G. & Volpedo, A. V. (2015). Use of lapillus otolith microchemistry as an indicator of the habitat of *Genidens barbatus* from different estuarine environments in the southwestern Atlantic Ocean. *Environmental Biology of Fishes*, 98(6), 1623-1632.
- Axelrod, H. R., Burgess, W. E., Emmens, C. W., Pronek, N., Walls, J. G. & Hunziker, R. (1995). Dr. Axelrod's mini-atlas of freshwater, aquarium fishes mini-edition.
- Backiel, T. (1979). Feeding of fish and their feeding grounds. En L. Horoszewicz & T. Backiel (Eds.), *Biology of Fish as a Test for Heated Effluents* (Vol. 5, pp. 72-79): Polish Ecological Studies.
- Backiel, T. (1971). Production and food consumption of predatory fish in the Vistula River. *Journal of fish biology*, 3(4), 369-405.
- Bachmann, A. (1981). Insecta hemiptera corixidae Fauna de Agua Dulce de la República Argentina. *FECIC Buenos Aires*, 35(2), 1-270.
- Badiou, P., Goldsborough, L. G. & Wrubleski, D. (2011). Impacts of the common Carp (*Cyprinus carpio*) on freshwater ecosystems: a review (chapter 4). In Sanders, J. D. & Peterson S. B. (eds), *Carp: Habitat Management and Diseases*. Nova Science Publishers, New York: 121–146.

- Bagenal, T. B. & Tesch, F. W. (1978b). Aspects of fish fecundity in ecology of freshwater fish production. En T. B. Bagenal (Ed.), *Methods for assessment of fish production in freshwater* (pp. 75-101). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Bagenal, T. B. & Tesch, F. W. (1978a). Age and growth. En T. B. Bagenal (Ed.), *Methods for assessment of fish production in fresh waters* (pp. 101-136). Oxford: Blackwell Scientific Publications.
- Baigún, C. & Ferriz, R. (2003). Distribution patterns of native freshwater fishes in Patagonia (Argentina). *Organisms Diversity & Evolution*, 3(2), 151-159.
- Baigún, C., López, G., Dománico, A., Ferriz, R., Sverlij, S. & Schenke, R. D. (2002). Presencia de *Corydoras paleatus* (Jenyns, 1842), una nueva especie brasílica en el norte de la Patagonia (río Limay) y consideraciones ecológicas relacionadas con su distribución. *Ecología Austral*, 12(1), 041-048.
- Baigún, C. & Quirós, R. (1985). Introducción de peces exóticos en la República Argentina. INIDEP Informes Técnicos del Departamento de Aguas Continentales, 2.
- Bajer, P. G. & Sorensen, P. W. (2010). Recruitment and abundance of an invasive fish, the common carp, is driven by its propensity to invade and reproduce in basins that experience winter-time hypoxia in interconnected lakes. *Biological Invasions*, 12(5), 1101-1112.
- Bajer, P. G., Sullivan, G. & Sorensen, P. W. (2009). Effects of a rapidly increasing population of common carp on vegetative cover and waterfowl in a recently restored Midwestern shallow lake. *Hydrobiologia*, 632(1), 235-245.
- Bakhoun, S. (1994). Comparative study on length-weight relationship and condition factor of the genus *Oreochromis* in polluted and non-polluted parts of Lake Mariut Egypt. *Bulletin of National Research Institute Oceanography Fishery*, 20(1), 201-210.
- Balon, E. (2004). About the oldest domesticates among fishes. *Journal of fish biology*, 65, 1-27.
- Balon, E. (1995). Origin and domestication of the wild carp, *Cyprinus carpio*: from Roman gourmets to the swimming flowers. *Aquaculture*, 129(1-4), 3-48.
- Balon, E. (1985). *Early life histories of fishes: new developmental, ecological and evolutionary perspectives* (Vol. 5, pp. 274), Dr W. Junk. Publishers.
- Balzarini, M. G., Gonzalez, L. A., Tablada, E. M., Casanoves, F., Di Rienzo, J. A. & Robledo, C. W. (2008). *InfoStat, versión 2008: manual del usuario*: Grupo InfoStat, Córdoba (Argentina).
- Barriga, J. P., Battini, M. A., Macchi, P. J., Milano, D. & Cussac, V. E. (2002). Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei*

- (Pisces: Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, 36(2), 345-359.
- Bashirullah, A. (1975). Biology of *Lutjanus griseus* (L) of the Cubagua Island, Venezuela, Length-weight, body length, gut length relationships and condition factor. *Boletín del instituto oceanográfico Universitario de Oriente*, 14(1), 101-107.
- Bauer, C. & Schlott, G. (2004). Overwintering of farmed common carp (*Cyprinus carpio* L.) in the ponds of a central European aquaculture facility—measurement of activity by radio telemetry. *Aquaculture*, 241(1-4), 301-317.
- Bayhan, B., Sever, T. M. & Taşkavak, E. (2008). Length-weight relationships of seven flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes) from Aegean Sea. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 8(2).
- Beattie, D. (1982). Distribution and production of the larval chironomid populations in Tjeukemeer. *Hydrobiologia*, 95(1), 287-306.
- Beck, H. E., Zimmermann, N. E., McVicar, T. R., Vergopolan, N., Berg, A. & Wood, E. F. (2018). Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Scientific data*, 5(1), 1-12.
- Beddington, J. & Kirkwood, G. (2005). The estimation of potential yield and stock status using life–history parameters. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360(1453), 163-170.
- Bello, M. T., García, A. A. & Alonso, M. F. (1996). Aspectos de la biología reproductiva del pejerrey patagónico *Odontesthes hatcheri* (Eig.). III. Jornadas Patagónicas de Medio Ambiente, Esquel.
- Berg, L. S. (1949). *Freshwater fishes of the USSR and adjacent countries*. Israel program for scientific translations, Jerusalem, 2, 496.
- Bertora, A., Grosman, F., Sanzano, P. & Rosso, J. J. (2018). Fish fauna from the Langueyú basin, Argentina: a prairie stream in a heavily modified landscape. *Check List*, 14, 461.
- Bieniarz, K., Epler, P., Breton, B. & Thuy, L. N. (1978). The annual reproduction cycle in adult carp in Poland: ovarian state and serum gonadotropin level. *Annales de Biologie Animale Biochimie Biophysique*. 917-921.
- Billard, R., Cosson, J., Perchec, G. & Linhart, O. (1995). Biology of sperm and artificial reproduction in carp. *Aquaculture*, 129(1-4), 95-112.
- Bircan, R. & Erdem, M. (1994). An investigation on the growth performance of the common carp (*Cyprinus carpio* L., 1758) in the Altinkaya Dam Lake XII Ulusal Biyoloji Kongresi (pp. 12-20). Edime.

- Biro, P. A., Post, J. R. & Abrahams, M. V. (2005). Ontogeny of energy allocation reveals selective pressure promoting risk-taking behaviour in young fish cohorts. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 272(1571), 1443-1448.
- Bishai, H., Ishak, M. & Labib, W. (1974). Fecundity of the mirror carp *Cyprinus carpio* L. at the Serow Fish Farm (Egypt). *Aquaculture*, 4, 257-265.
- Bitterlich, G. (1985). Digestive enzyme pattern of two stomachless filter feeders, silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix* Val., and bighead carp, *Aristichthys nobilis* Rich. *Journal of fish biology*, 27(2), 103-112.
- Bøhn, T., Terje Sandlund, O., Amundsen, P. A. & Primicerio, R. (2004). Rapidly changing life history during invasion. *Oikos*, 106(1), 136-150.
- Bomford, M. (2001). Can we quantify the risk that imported vertebrates could establish wild pest population in Australia. Paper presented at the 12th Australian Vertebrate Pest Conference, Proceedings, Vol.18.
- Bowen, S. H. (1996). Quantitative description of the diet. *Fisheries techniques*, 2nd edition. American Fisheries Society, Bethesda, Maryland, 513-532.
- Bowen, S. H. (1976). Mechanism for digestion of detrital bacteria by the cichlid fish *Sarotherodon mossambicus* (Peters). *Nature*, 260(5547), 137-138.
- Brabrand, A. (1984). Microhabitat segregation between bream (*Abramis brama* (L.)) and white bream (*Blicca bjoerkna* (L.)) in a mesotrophic lake, SE Norway. *Polskie Archiwum Hydrobiologii/Polish Archives of Hydrobiology*, 31(2), 99-108.
- Brett, J.R., & Groves, T.D. D. (1979). Physiological energetics. *Fish physiology*, 8(6), 1-786.
- Breukelaar, A. W., Lammens, E. H., Klein, R. R., Breteler J. G. P. & Ta'rai, I. (1994). Effects of benthivorous bream (*Abramis brama*) and Carp (*Cyprinus carpio*) on sediment resuspension and concentrations of nutrients and chlorophyll a. *Freshwater Biology* 32: 113–121.
- Brian, S. & Dyer, H. (2006). Systematic revision of the south American silversides (Teleostei, Atheriniformes). *Biocell*, 30(1), 69-88.
- Britton, J. R., Gozlan, R. E. & Copp, G. H. (2011). Managing non-native fish in the environment. *Fish and fisheries*, 12(3), 256-274.
- Britton, J. R., Boar, R., Grey, J., Foster, J., Lugonzo, J. & Harper, D. (2007). From introduction to fishery dominance: the initial impacts of the invasive carp *Cyprinus carpio* in Lake Naivasha, Kenya, 1999 to 2006. *Journal of fish biology*, 71, 239-257.
- Bromage, N., Jones, J., Randall, C., Thrush, M., Davies, B., Springate, J., Duston, J. & Barker, G. (1992). Broodstock management, fecundity, egg quality and the

- timing of egg production in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). *Aquaculture*, 100(1-3), 141-166.
- Bromage, N. & Cumaranatunga, R. (1988). Egg production in the rainbow trout. *Recent advances in aquaculture* (pp. 63-138): Springer.
- Brower, J. & Zar, J. (1984). *Field and laboratory methods for general ecology*, 226 pp. William. C. Brown, Dubuque, Iowa.
- Brown, P., Sivakumaran, K. P., Stoessel, D. & Giles, A. (2005). Population biology of carp (*Cyprinus carpio* L.) in the mid-Murray River and Barmah Forest Wetlands, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 56(8), 1151-1164.
- Brown, P. & Walker, T. I. (2004). CARPSIM: stochastic simulation modelling of wild carp (*Cyprinus carpio* L.) population dynamics, with applications to pest control. *Ecological Modelling*, 176(1-2), 83-97.
- Brzuska, E. (1989). Investigations on controlled reproduction of carp (*Cyprinus carpio* L.) in early spring. *Acta Hydrobiologica*, 31(1-2).
- Bulow, F., Zeman, M., Winningham, J. & Hudson, W. (1981). Seasonal variations in RNA–DNA ratios and in indicators of feeding, reproduction, energy storage, and condition in a population of bluegill, *Lepomis macrochirus* Rafinesque. *Journal of fish biology*, 18(3), 237-244.
- Bureau, D. P., Kaushik, S. J. & Cho, C. Y. (2003). Bioenergetics. *Fish nutrition*, 1-59.
- Bye, V. (1984). The role of environmental factors in the timing of reproductive cycles. En G. Potts & R. Wootton (Eds.), *Fish reproduction: strategies and tactics* (pp. 410): Academic Press. Harcourt Brace Jamanovich.
- Calviño, P. & Alonso, F. (2016). First record of the genus *Jenynsia* from marine water on the coast of Punta del Este, Maldonado, Uruguay (Cyprinodontiformes: Anablepidae). *Journal of fish biology*, 88(3), 1236-1240.
- Cambray, J. A. (2003). Impact on indigenous species biodiversity caused by the globalisation of alien recreational freshwater fisheries. *Hydrobiologia*, 500(1), 217-230.
- Campana, S. E. & Thorrold, S. R. (2001). Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(1), 30-38.
- Campos, H. (1970b). *Galaxias maculatus* (Jenyns) en Chile, con especial referencia a su reproducción. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural de Chile*, 31, 5-20.

- Canosa, L. F., Chang, J. P. & Peter, R. E. (2007). Neuroendocrine control of growth hormone in fish. *General and Comparative Endocrinology*, 151(1), 1-26.
- Carlander, K. (1987). A history of scale age and growth studies of North American freshwater fish. *Age and growth of fish*, 3-14.
- Casal, C. M. V. (2006). Global documentation of fish introductions: the growing crisis and recommendations for action. *Biological invasions*, 8(1), 3-11.
- Casciotta, J. R., Almirón, A. E. & Azpelicueta, M. (2005). *Astyanax pampa* (Characiformes, Characidae), a new species from the southernmost boundary of the Brazilian subregion, Argentina. *Revue suisse de Zoologie*, 112.
- Casciotta, J. R., Almirón, A. E., Cione, A. & Azpelicueta, M. (1999). Brazilian freshwater fish assemblages from southern Pampean area, Argentina. *Biogeographica (Paris)*, 75(2), 67-78.
- Casselmann, J. M. (1983). Age and growth assessment of fish from their calcified structures—techniques and tools. NOAA Technical Report NMFS, 8, 1-17.
- Cazorla, A. & Pizarro, G. (2000). Age and growth of the common carp *Cyprinus carpio* (L.) in the irrigation system of the Colorado River Valley, Buenos Aires Province, Argentina. *Natura Neotropicalis*, 31(1), 61-71.
- Cazzaniga, N. J. (1981). Caracterización química y faunística de canales de drenaje del valle inferior del Río Colorado (partido de Villarino y Patagones, Provincia de Buenos Aires). *Ecosur*, 8(15), 25-46.
- Chapman, G. & Fernando, C. (1994). The diets and related aspects of feeding of Nile tilapia (*Oreochromis niloticus* L.) and common carp (*Cyprinus carpio* L.) in lowland rice fields in northeast Thailand. *Aquaculture*, 123(3-4), 281-307.
- Chellappa, S., Huntingford, F., Strang, R. & Thomson, R. (1995). Condition factor and hepatosomatic index as estimates of energy status in male three-spined stickleback. *Journal of fish biology*, 47(5), 775-787.
- Chipps, S. R. & Garvey, J. E. (2007). Assessment of food habits and feeding patterns. Analysis and interpretation of freshwater fisheries data. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society, 473-514.
- Chistiakov, D. & Voronova, N. (2009). Genetic evolution and diversity of common carp *Cyprinus carpio* L. *Open Life Sciences*, 4(3), 304-312.
- Ciancio, J. E., Pascual, M. A., Lancelotti, J., Rossi, C. M. R., & Botto, F. (2005). Natural colonization and establishment of a chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, population in the Santa Cruz River, an Atlantic basin of Patagonia. *Environmental Biology of Fishes*, 74(2), 219-227.

- Cione, A. & Barla, M. (1997). A new locality for the synbranchid eel *Synbranchus marmoratus* (Teleostei: Percomorpha) in southern Buenos Aires Province, Argentina. *Neotropica*, 43, 113-115.
- Clarke, K.R. (1993). Non parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology*, 18, 117-143.
- Cohen, A. N. & Carlton, J. T. (1998). Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science*, 279(5350), 555-558.
- Colautti, D. C. & Freyre, L. R. (2002). Crecimiento de la carpa (*Cyprinus carpio*) en la laguna de Lobos, Buenos Aires, Argentina. *Revista ictiológica*, 1(2), 5-11.
- Colautti, D. C. & Remes Lenicov, M. (2001). Alimentación de la carpa (*Cyprinus carpio* Linnaeus 1758) en la laguna de Lobos, Provincia de Buenos Aires, Argentina. *Ecología Austral*, 11(2), 69-78.
- Colautti, D. C. (1997). Ecología de la carpa *Cyprinus carpio*, en la cuenca del Río Salado, Provincia de Buenos Aires. Tesis de Doctorado: Universidad Nacional de La Plata.
- Colautti, R. I., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2007). Erratum: Propagule pressure: A null model for biological invasions. *Biological Invasions*, 9(7), 885.
- Colautti, R. I., & MacIsaac, H. J. (2004). A neutral terminology to define 'invasive' species. *Diversity and distributions*, 10(2), 135-141.
- Conover, D. O. & Present, T. M. (1990). Countergradient variation in growth rate: compensation for length of the growing season among Atlantic silversides from different latitudes. *Oecologia*, 83(3), 316-324.
- Conte-Grand, C., Sommer, J., Ortí, G. & Cussac, V. E. (2015). Populations of *Odontesthes* (Teleostei: Atheriniformes) in the Andean region of Southern South America: body shape and hybrid individuals. *Neotropical Ichthyology* 13, 137-150
- Convention on Biological Diversity (2014). Glossary of Terms. www.cbd.int/invasive/terms.shtml Accessed 6 Jun 2022.
- Copp, G. H., Garthwaite, R., & Gozlan, R. E. (2005). Risk identification and assessment of non-native freshwater fishes: a summary of concepts and perspectives on protocols for the UK. *Journal of Applied Ichthyology*, 21(4), 371.
- Copp, G. H., Fox, M. G., Przybylski, M., Godinho, F. N. & Vila Gispert, A. (2004). Life-time growth patterns of pumpkinseed *Lepomis gibbosus* introduced to Europe, relative to North American populations. *International Journal of Vertebrate Zoology*, 53(3), 237-254.
- Cortés, E. (1998). Methods of studying fish feeding: reply. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(12), 2708.

- Cortés, E. (1997). A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 54(3), 726-738.
- Costa-Pierce, B. & Pullin, R. (1989). Stirring ponds as a possible means of increasing aquaculture production. *ICLARM*, 551.
- Costello, M. (1990). Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of fish biology*, 36(2), 261-263.
- Cranston, P. S. (2000). *Austrobrillia Freeman*: immature stages, and new species from the Neotropics (Insecta, Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae). *Spixiana*, 23(2), 101-111.
- Crichigno, S. A., Cordero, P., Blasetti, G. & Cussac, V. E. (2016). Dispersion of the invasive common carp *Cyprinus carpio* in southern South America: changes and expectations, westward and southward. *Journal of fish biology*, 89(1), 403-416.
- Crichigno, S. A., Battini, M. A. & Cussac, V. E. (2014). Diet induces phenotypic plasticity of *Percichthys trucha* (Valenciennes, 1833) (Perciformes, Percichthyidae) in Patagonia. *Zoologischer Anzeiger-A Journal of Comparative Zoology*, 253(3), 192-202.
- Crichigno, S.A., Conte-Grand, C., Battini, M., & Cussac, V. E. (2013). Cephalic morphological variation in freshwater silversides, *Odontesthes hatcheri* and *Odontesthes bonariensis* in Patagonia: introgression and ecological relationships. *Journal of Fish Biology* 83(3), 542-559.
- Crivelli, A. J. (1981). The biology of the common carp, *Cyprinus carpio* L. in the Camargue, southern France. *Journal of fish biology*, 18(3), 271-290.
- Crivelli, A. J. (1980). The eye lens weight and age in the common carp, *Cyprinus carpio* L. *Journal of fish biology*, 16(5), 469-473.
- Crooks, J. A. (2002). Characterizing ecosystem-level consequences of biological invasions: the role of ecosystem engineers. *Oikos*, 97(2), 153-166.
- Cussac, V., Habit, E., Ciancio, J., Battini, M. A., Riva Rossi, C., Barriga, J. P., Baigún, C. & Crichigno, S. (2016). Freshwater fishes of Patagonia: conservation and fisheries. *Journal of fish biology*, 89(1), 1068-1097.
- Cussac, V., Ortubay, S., Iglesias, G., Milano, D., Lattuca, M., Barriga, J. P., Battini, M. A. & Gross, M. (2004). The distribution of South American galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *Journal of Biogeography*, 31(1), 103-121.
- Davies, P. R. & Hanyu, I. (1986). Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp: I. Under conditions of high temperature. *Aquaculture*, 51(3-4), 277-288.

- Davies, P. R., Hanyu, I., Furukawa, K. & Nomura, M. (1986). Effect of temperature and photoperiod on sexual maturation and spawning of the common carp: III. Induction of spawning by manipulating photoperiod and temperature. *Aquaculture*, 52(2), 137-144.
- De Berasategui, L. (2002). Estadísticas climáticas del valle de Viedma-30 años. *Información técnica* (20), 1.
- De Giosa, M., Czerniejewski, P. & Rybczyk, A. (2014). Seasonal changes in condition factor and weight-length relationship of invasive *Carassius gibelio* (Bloch, 1782) from Leszczyńskie Lakeland, Poland. *Advances in Zoology*, 2014.
- De Silva, S. & Silva, E. d. (1979). Biology of young grey mullet, *Mugil cephalus* L., populations in a coastal lagoon in Sri Lanka. *Journal of fish biology*, 15(1), 9-20.
- De Vlaming, V. (1983). 10 oocyte development patterns and hormonal involvements among teleosts. *Control processes in fish physiology*, 176.
- De Vlaming, V. (1972). Environmental control of teleost reproductive cycles: a brief review. *Journal of fish biology*, 4(1), 131-140.
- Del Valle, A. E. & Nuñez, P. (1990). Los peces de la provincia del Neuquen. [Informe Técnico 1] Buenos Aires: Hemisferio Sur SA.
- Demirkalp, F. Y. (1992). Growth characteristics of carp (*Cyprinus carpio* L., 1758) in Bafra Balık Lakes (Balıkgölü-Uzungöl. *Doğa Türk Zooloji Dergisi*, 16, 161-175.
- DeVaney, S. C., McNyset, K. M., Williams, J. B., Peterson, A. T. & Wiley, E. O. (2009). A tale of four "carp": invasion potential and ecological niche modeling. *PLoS One*, 4(5), 5451.
- Devi, J., Nagesh, T., Das, S. & Mandal, B. (2008). Length-weight relationship and relative condition factor of *Pampus argenteus* (Euphrasen) from Kakdwip estuarine region of West Bengal. *J. Inland Fish. Soc. India*, 40(2), 70-73.
- Devraj, M. (1973). Biology of the large snakehead, *Ophiocephalus marulius* (Ham.) in Bhavanisagar water. *Indian J Fish*, 20(10), 139-147.
- Díaz de Astarloa, J. M., Munroe, T. A. & Desoutter, M. (2006). Redescription and Holotype Clarification Of *Paralichthys orbignyanus* (pleuronectiformes: Paralichthyidae). *Copeia*, 2006(2), 235-243.
- Di Prinzio, C. & Pascual, M. (2008). The establishment of exotic Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Pacific rivers of Chubut, Patagonia, Argentina. Paper presented at the Annales de Limnologie-International Journal of Limnology, 44(1), 25-32.

- Di Rienzo, J. A., Casanoves, F., Balzarini, M. G., González, L., Tablada, M., & Robledo, Y. C. (2020). InfoStat versión 2020e. Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Doddamani, M., Ramesh, T. & Shanbhogue, S. (2001). Length-weight relationship and condition factor of *Stolephorus bataviensis* from Mangalore area. *Indian Journal of Fisheries*, 48(3), 329-332.
- Dománico, A. A. & Lauce Freyre, R. (2008). Reproductive aspects of the patagonian silverside (*Odontesthes hatcheri* Eigenmann, 1909) from the Ezequiel Ramos Mexia reservoir (Argentina). *Revista Mvz Córdoba*, 13(3), 1446-1455.
- Domínguez, E. & Fernández, H. R. (2009). Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. *Sistemática y biología*. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina, 656.
- Dornelas, M., Gotelli, N. J., McGill, B., Shimadzu, H., Moyes, F., Sievers, C. & Magurran, A. E. (2014). Assemblage time series reveal biodiversity change but not systematic loss. *Science*, 344(6181), 296-299.
- Downing, J. A. & Plante, C. (1993). Production of fish populations in lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(1), 110-120.
- DPA. (2016). Calidad del agua del Río Negro 2011-2016 (pp. 49): Departamento Provincial de Aguas.
- Driver, P., Harris, J., Closs, G. & Koen, T. (2005a). Effects of flow regulation on carp (*Cyprinus carpio* L.) recruitment in the Murray–Darling Basin, Australia. *River Research and Applications*, 21(2-3), 327-335.
- Driver, P. D., Closs G. P. & T. Koen, T. (2005b). The effects of size and density of carp (*Cyprinus carpio* L.) on water quality in an experimental pond. *Archiv für Hydrobiologie* 163: 117–131.
- Dulic, Z., Raskovic, B., Spasic, M., Ciric, M., Grubisic, M. & Markovic, Z. (2011). Role and significance of zooplankton in semi-intensive carp production. In Z. Markovic (Ed.), V International Conference "aquaculture & fishery" (pp. 66-71). Belgrado, Serbia: University of Belgrade, Faculty of Agriculture
- Dyer, B. S. (2000). Revisión sistemática de los Pejerreyes de Chile (Teleostei, Atheriniforme) Systematic review of the Silverside fishes of Chile (Teleostei, Atheriniformes). *Estudios Oceanológicos* 19, 99-127.
- Eder, S. & Carlson, C. A. (1977). Food habits of carp and white suckers in the South Platte and St. Vrain rivers and Goosequill Pond, Weld County, Colorado. *Transactions of the American Fisheries Society*, 106(4), 339-346.
- English, T. S. (1952). Method of sectioning carp spines for growth studies. *The Progressive Fish-Culturist*, 14, 36.

- English, T. S. (1951). Growth studies of the carp, *Cyprinus carpio* Linnaeus, in Clear Lake, Iowa. Iowa State College, 95(4), 372-380.
- Espínola, L.A., Rabuffetti, A.P., Carrara, N. Abrial, E., Charlotte Ferlay E. M., Yoya, F., Cesar, M., Blettler, M., Baigún, C., Wantzen, K.M. & dos Santos, L.N. (2022). Increased geographical distribution and richness of non-native freshwater fish species in Argentina: evidence from a literature review. *Biological Invasions* 24, 1611–1634.
- Fabregat, E. H. (2010). La construcción de las representaciones mentales en los alumnos de nivel medio que habitan el Valle Inferior del Río Negro. Tesis doctoral: Universidad Nacional del Sur.
- FAO. (2020). The State of World Fisheries and Aquaculture (SOFIA). Roma. Italia: FAO.
- FAO. (2015). Aspectos ambientales de la Provincia de Río Negro. In FAO (Ed.), (pp. 93).
- Fatemi, S., Kaymaram, F., Jamili, S., Taghavi Motlagh, S. & Ghasemi, S. (2009). Estimation of growth parameters and mortality rate of common carp (*Cyprinus carpio*, Linnaeus 1758) population in the southern Caspian Sea. *Iranian Journal of Fisheries Sciences*, 8(2), 127-140.
- Fedotova, L. A. (1971). The carp, *Cyprinus carpio*, of Bukhtarma Reservoir. *Journal of Ichthyology*, 11, 363-370.
- Fernández-Delgado, C. (1990). Life history patterns of the common carp, *Cyprinus carpio*, in the estuary of the Guadalquivir River in south-west Spain. *Hydrobiologia*, 206(1), 19-28.
- Fernández, G. & Salgado, N. A. N. (1998). Crecimiento y producción de carpa común (*Cyprinus carpio* Linnaeus, 1758) durante la época de sequía y lluvias en un bordo del Estado de México, México. *Hidrobiológica*, 8(2), 117-123.
- Fernández, H. & Domínguez, E. (2001). Guía para la determinación de los artrópodos bentónicos Sudamericanos. *Entomotropica*, 16(3), 219.
- Ferriz, R. A. (1987). Biología del puyen "*Galaxias maculatus*" (Jenyns) (Teleostomi, Galaxiidae) en un embalse norpatagonico: Ciclo de vida, ciclo gonadal y fecundidad: Museo Argentino de Ciencias Naturales" Ed: Bernardino Rivadavia" (Vol 1, pp. 9).
- Fitzmaurice, P. (1983). Carp (*Cyprinus carpio* L.) in Ireland. *Irish Fisheries Investigations, Series A*, 23, 5-10.
- Fox, M. G. & Copp, G. H. (2014). Old world versus new world: life-history alterations in a successful invader introduced across Europe. *Oecologia*, 174(2), 435-446.

- Fox, M. G., Vila-Gispert, A. & Copp, G. H. (2007). Life-history traits of introduced Iberian pumpkinseed *Lepomis gibbosus* relative to native populations. Can differences explain colonization success? *Journal of Fish Biology*, 71, 56-69.
- Froese, R. (2006). Cube law, condition factor and weight-length relationships: history, meta-analysis and recommendations. *Journal of Applied Ichthyology*, 22(4), 241-253.
- Gale, W. F. & Gale, C. A. (1977). Spawning habits of spotfin shiner (*Notropis spilopterus*)—a fractional, crevice spawner. *Transactions of the American Fisheries Society*, 106(2), 170-177.
- García-Berthou, E. (2001). Size-and depth-dependent variation in habitat and diet of the common carp (*Cyprinus carpio*). *Aquatic Sciences*, 63(4), 466-476.
- Garner, P. (1996). Microhabitat use and diet of 0+ cyprinid fishes in a lentic, regulated reach of the River Great Ouse, England. *Journal of fish biology*, 48(3), 367-382.
- Garvey, J. E., Sass, G. G., Trushenski, J., Glover, D., Charlebois, P. M., Levensgood, J., Roth, B., Whitley, G., Small, B. C., Tripp, S. J. & Secchi, S. S. (2012). Fishing down the bighead and silver carps: reducing the risk of invasion to the Great Lakes Research Summary, (Vol. 1, pp.184).
- Garvey, J. E. & Stein, R. A. (1998). Competition between larval fishes in reservoirs: the role of relative timing of appearance. *Transactions of the American Fisheries Society*, 127(6), 1021-1039.
- Gebhart, G. E., & Summerfelt, R. C. (1975). Factors affecting the vertical distribution of white crappie (*Pomoxis annularis*) in two Oklahoma reservoirs. In *Proc. Ann. Conf. Southeast. Assoc. Game Fish Comm* (Vol. 28, pp. 355-366).
- Gertzen, E., Familiar, O. & Leung, B. (2008). Quantifying invasion pathways: fish introductions from the aquarium trade. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 65(7), 1265-1273.
- Giller, P. S. (1984). *Niche theory Community Structure and the Niche* (pp. 8-21): Springer.
- Gilligan, D. M. & Rayner, T. (2007). The distribution, spread, ecological impacts and potential control of carp in the upper Murray River: NSW Department of Primary Industries.
- Gisbert, E., Cardona, L. & Castelló, F. (1996). Resource partitioning among planktivorous fish larvae and fry in a Mediterranean coastal lagoon. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 43(6), 723-735.
- Gonçalves, J., Bentes, L., Lino, P., Ribeiro, J., Canario, A. V. & Erzini, K. (1997). Weight-length relationships for selected fish species of the small-scale demersal

fisheries of the south and south-west coast of Portugal. *Fisheries research*, 30(3), 253-256.

Gooley, G., Anderson, T. & Appleford, P. (1995). Aspects of the reproductive cycle and gonadal development of Murray cod, *Maccullochella peelii peelii* (Mitchell) (Percichthidae), in Lake Charlegrark and adjacent farm ponds, Victoria, Australia. *Marine and Freshwater Research*, 46(4), 723-728.

Gowda, G., Shanbhogue, S. & Udupa, K. (1987). Length-weight relationship and relative condition of grey mullet, *Valamugil seheli* (Forsk.) from Mangalore waters. *Indian Journal of Fisheries*, 34(3), 340-342.

Granado-Lorencio, C. & Garcia-Novo, F. (1986). Feeding habits of the fish community in a eutrophic reservoir in Spain [*Cyprinus carpio*; *Cyprinus kollari*; *Atherina presbyter*; *Anguilla anguilla*; *Barbus bocagei*; *Chondrostoma polylepis*; *Micropterus salmoides*; *Tinca tinca*]. *Polish Journal of Ecology*, 34(1), 95-110.

Grant, S. C. & Tonn, W. M. (2002). Effects of nutrient enrichment on recruitment of age-0 fathead minnows (*Pimephales promelas*): potential impacts of environmental change on the Boreal Plains. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(5), 759-767.

Grosman, G., Rincon, P., Farr, M. & Ratajczak Jr, R. (2002). A new optimal foraging model predicts habitat use by drift-feeding stream minnows. *Ecology of Freshwater Fish*, 11(1), 2-10.

Grosman, F. & Rudzik, G. (1990). Análisis de la dieta del “pejerrey patagónico” *Patagonina hatcheri* Eigenmann, 1909, Atherinidae, de la laguna Terraplén, Chubut, Argentina. *Biota*, 6(1-2), 71-88.

Guha, D. & Mukherjee, D. (1991). Seasonal cyclical changes in the gonadal activity of common carp, *Cyprinus carpio* L. *Indian Journal of Fisheries (India)*.

Gui, J. & Zhu, Z. (2012). Molecular basis and genetic improvement of economically important traits in aquaculture animals. *Chinese Science Bulletin*, 57(15), 1751-1760.

Gulland, J. A. (1983). *Fish stock assessment: a manual of basic methods*: Wiley.

Guo, O. & Ricklefs, R.E. (2010). Domestic exotics and the perception of invasibility. *Diversity Distrib* 16,1034–1039.

Guziur, J. (1976). The feeding of two year old carp (*Cyprinus carpio* L.) in a vendance Lake Klawoj. *Ekol Poland*, 24, 211-235.

Haag, W. R. & Rypel, A. L. (2011). Growth and longevity in freshwater mussels: evolutionary and conservation implications. *Biological Reviews*, 86(1), 225-247.

- Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Belk, M. C., Cussac, V. E., Gonzalez, J. & Colin, N. (2010). Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5), 697-710.
- Hails, A. & Abdullah, Z. (1982). Reproductive biology of the tropical fish *Trichogaster pectoralis* (Regan). *Journal of fish biology*, 21(2), 157-170.
- Hall, S. R. & Rudstam, L. G. (1999). Habitat use and recruitment: a comparison of long-term recruitment patterns among fish species in a shallow eutrophic lake, Oneida Lake, NY, USA *Shallow Lakes' 98* (pp. 101-113): Springer.
- Hammer, O., Harper, D.A., Ryan, P.D. (2001). Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9.
- Hanchet, S. (1990). Effect of land use on the distribution and abundance of native fish in tributaries of the Waikato River in the Hakarimata Range, North Island, New Zealand. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, 24(2), 159-171.
- Harris, J. & Gehrke, P. (1997). Fish and Rivers in Stress: The NSW Rivers Survey. *Canberra, Australia*, 21(2-3), 327-335.
- Harvey, J. & Cowx, I. (1996). Electric fishing for the assessment of fish stocks in large rivers. *Stock Assessment in Inland Fisheries*. Fishing News Books, Blackwell Science, Oxford, 11-26.
- Haynes, G., Gongora, J., Gilligan, D., Grewe, P., Moran, C. & Nicholas, F. (2012). Cryptic hybridization and introgression between invasive Cyprinid species *Cyprinus carpio* and *Carassius auratus* in Australia: implications for invasive species management. *Animal Conservation*, 15(1), 83-94.
- Heckman, C. W. (2006). *Encyclopedia of South American aquatic insects: Odonata–Anisoptera: Illustrated keys to known families, genera, and species in South America*: Springer.
- Helawell, J. (1974). The ecology of populations of dace, *Leudscus leuciscus* (L.), from two tributaries of the River Wye, Herefordshire, England. *Freshwater biology*, 4(6), 577-604.
- Hellawell, J. & Abel, R. (1971). A rapid volumetric method for the analysis of the food of fishes. *Journal of fish biology*, 3(1), 29-37.
- Hoda, S. S. (1987). Relative growths of body parts and length-weight relationships in *Boleophthalmus dussumieri* and *B. dentaws* of karachi coast. *Indian Journal of Fisheries*, 34(1), 120-127.
- Hofer, R. (1991). *Digestion Cyprinid Fishes* (pp. 413-425): Springer.

- Hontela, A. & Stacey, N. (1995). Cyprinidae Reproductive seasonality in teleosts (pp. 53-78): CRC press.
- Horká, P., Ibbotson, A., Jones, J., Cove, R. & Scott, L. (2010). Validation of scale-age determination in European grayling *Thymallus thymallus* using tag-recapture analysis. *Journal of fish biology*, 77(1), 153-161.
- Horváth, L. (1985). Egg development (oogenesis) in the common carp (*Cyprinus carpio* L.) Recent advances in aquaculture (pp. 31-77): Springer.
- Hossain, M., Hossen, M., Pramanik, M., Uddin, N., Nawar, F., Rahman, M., Sharmin, S., Khatun, D., Bahkali, A. & Elgorban, A. (2017). Life-History Traits of the Endangered Carp *Botia dario* (Cyprinidae) from the Ganges River in Northwestern Bangladesh. *Pakistan Journal of Zoology*, 49(3).
- Hossain, M., Sayed, S. R. M., Mosaddequr Rahman, M., Ali, M. M., Hossen, M. A., Elgorban, A. M., Ahmed, Z. F. & Ohtomi, J. (2015). Length-weight relationships of nine fish species from the Tetulia River, southern Bangladesh. *Journal of Applied Ichthyology*, 31(5), 967-969.
- Hossain, M., Arefin, M., Mohmud, M., Hossain, M., Jewel, M., Rahman, M., Ahamed, F., Ahmed, Z. & Ohtomi, J. (2013). Length-weight relationships, condition factor, gonadosomatic index-based size at first sexual maturity, spawning season and fecundity of *Aspidoparia morar* (Cyprinidae) in the Jamuna River (Brahmaputra River distributary), northern Bangladesh. *Journal of Applied Ichthyology*, 29(5), 1166-1169.
- Houde, E. & Hoyt, R. (1987). Fish early life dynamics and recruitment variability. *Trans. American Fisheries Society*, 2, 17-29.
- Hulata, G. (1995). A review of genetic improvement of the common carp (*Cyprinus carpio* L.) and other cyprinids by crossbreeding, hybridization and selection. *Aquaculture*, 129(1-4), 143-155.
- Hume, D., Fletcher, A. & Morison, A. (1983). Carp program—final report. Arthur Rylah Institute for Environmental Research, Fisheries & Wildlife Division, Ministry for Conservation. Victoria.
- Hurlbert, S. H. (1978). The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*, 59(1), 67-77.
- Hurst, T. P. (2007). Causes and consequences of winter mortality in fishes. *Journal of fish biology*, 71(2), 315-345.
- Hurst, T. P. & Conover, D. O. (2003). Seasonal and interannual variation in the allometry of energy allocation in juvenile striped bass. *Ecology*, 84(12), 3360-3369.

- Hurst, T. P. & Conover, D. O. (1998). Winter mortality of young-of-the-year Hudson River striped bass (*Morone saxatilis*): size-dependent patterns and effects on recruitment. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(5), 1122-1130.
- Huser, B. & Bartels, P. (2015). Feeding ecology of carp. *Biology and ecology of carp*. CRC Press, Taylor and Francis Group, Boca Raton, pp. 217-243.
- Hussey, N. E., MacNeil, M. A., McMeans, B. C., Olin, J. A., Dudley, S. F., Cliff, G., Wintner, S. P., Fennessy, S. T. & Fisk, A. T. (2014). Rescaling the trophic structure of marine food webs. *Ecology letters*, 17(2), 239-250.
- Hutchison, M. & Armstrong, P. (1993). The invasion of a south-western Australian river system by *Perca fluviatilis*: history and probable causes. *Global Ecology and Biogeography Letters*, 77-89.
- Hyslop, E. (1980). Stomach contents analysis—a review of methods and their application. *Journal of fish biology*, 17(4), 411-429.
- IGN. (2016). El valle del río Negro El ojo del Cóndor (pp. 68): Instituto Geográfico Nacional.
- Iwakuma, T. (1992). Emergence of Chironomidae from the shallow eutrophic Lake Kasumigaura, Japan. *Hydrobiologia*, 245(1), 27-40.
- Jackson, D. A. (2002). Ecological effects of Micropterus introductions: the dark side of black bass. Paper presented at the American Fisheries Society Symposium.
- Jaramillo Londoño, Á. M. (2010). Estudio de la biología trófica de cinco especies de peces bentónicos de la costa de Cullera. Relaciones con la acumulación de metales pesados. Tesis doctoral: Universidad Politécnica de València.
- Jennings, M. J., Bozek, M. A., Hatzenbeler, G. R., Emmons, E. E. & Staggs, M. D. (1999). Cumulative effects of incremental shoreline habitat modification on fish assemblages in north temperate lakes. *North American Journal of Fisheries Management*, 19(1), 18-27.
- Jester, D. B. (1974). Life history, ecology and management of the carp, *Cyprinus carpio* Linnaeus, in Elephant Butte Lake, 206(1), 19-28.
- Johnsen, P. B. & Hasler, A. D. (1977). Winter aggregations of carp (*Cyprinus carpio*) as revealed by ultrasonic tracking. *Transactions of the American Fisheries Society*, 106(6), 556-559.
- Jones, C. G., Lawton, J. H., & Shachak, M. (1994). Organisms as ecosystem engineers. In *Ecosystem management* (pp: 130-147). Springer, New York.
- Jones, M. & Stuart, I. (2009). Lateral movement of common carp (*Cyprinus carpio* L.) in a large lowland river and floodplain. *Ecology of Freshwater Fish*, 18(1), 72-82.

- Junger, H., Kotrschal, K. & Goldschmid, A. (1989). Comparative morphology and ecomorphology of the gut in European cyprinids (Telostei). *Journal of fish biology*, 34(2), 315-326.
- Kaemingk, M. A., Jolley, J. C., Paukert, C. P., Willis, D. W., Henderson, K., Holland, R. S., Wanner, G. A. & Lindvall, M. L. (2016). Common carp disrupt ecosystem structure and function through middle-out effects. *Marine and Freshwater Research*, 68(4), 718-731.
- Kajak, Z. & Prus, P. (2003). Seasonal and year-to-year variation of numbers of *Chironomus plumosus* L. and Tubificidae in a lowland reservoir: regularities, causes, mechanisms. *Polish Journal of Ecology*, 51(3), 339-351.
- Kamilov, B. (1985). Morphology of growth structures in silver carp, *Hypophthalmichthys molitrix*, in relation to estimation of age and growth rate. *Journal of Ichthyology*, 25(1), 49-59.
- Katsanevakis, S. & Maravelias, C. D. (2008). Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using Von Bertalanffy equation. *Fish and fisheries*, 9(2), 178-187.
- Kaufman, S. D., Johnston, T. A., Leggett, W. C., Moles, M. D., Casselman, J. M. & Schulte-Hostedde, A. I. (2007). Relationships between body condition indices and proximate composition in adult walleyes. *Transactions of the American Fisheries Society*, 136(6), 1566-1576.
- Kaufmann, K. W. (1981). Fitting and using growth curves. *Oecologia*, 49(3), 293-299.
- Kennedy, M. & Fitzmaurice, P. (1970). The biology of the tench *Tinca tinca* (L.) in Irish waters. Paper presented at the Proceedings of the Royal Irish Academy. Section B: Biological, Geological, and Chemical Science.
- Khalili Tilami, S. & Sampels, S. (2018). Nutritional value of fish: lipids, proteins, vitamins, and minerals. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 26(2), 243-253.
- Khan, T. A. (2003). Dietary studies on exotic carp (*Cyprinus carpio* L.) from two lakes of western Victoria, Australia. *Aquatic Sciences*, 65(3), 272-286.
- Khan, T. A., Wilson, M. E. & Bhise, M. P. (2002). Dietary studies on carp and other fish species in western Victorian lakes. *Internationale Vereinigung für theoretische und angewandte Limnologie: Verhandlungen*, 28(3), 1191-1198.
- Khatun, D., Hossain, M., Rahman, M., Islam, M., Rahman, O., Kalam Azad, M., Ul Haque, A. T. & Mawa, Z. (2019). Life-History Traits of the Climbing perch *Anabas testudineus* (Bloch, 1792) in a Wetland Ecosystem. *Jordan Journal of Biological Sciences*, 12(2).

- Kindt, R. & Kindt, M. R. (2019). Package 'BiodiversityR'. Package for community ecology and suitability analysis, 2, 11-12.
- King, A. J., Robertson, A. I. & Healey, M. R. (1997). Experimental manipulations of the biomass of introduced carp (*Cyprinus carpio*) in billabongs. I. Impacts on water-column properties. *Marine and Freshwater Research*, 48(5), 435-443.
- King, R. (1996). Length-weight relationships of Nigerian coastal water fishes. *Naga, the ICLARM Quarterly*, 19(4), 53-58.
- Kirpitchenkov, V. (1999). Genetics and breeding of common carp. *Quae* (Ed.), 1-106.
- Kirpitchenkov, V. (1967). Homologous hereditary variation and evolution of wild common carp *Cyprinus carpio* L. *Genetika*, 8, 65-72.
- Kloskowski, J. (2011). Impact of common carp *Cyprinus carpio* on aquatic communities: direct trophic effects versus habitat deterioration. *Fundamental and Applied Limnology-Archiv für Hydrobiologie*, 178(3), 245.
- Koehn, J. (2004). Carp (*Cyprinus carpio*) as a powerful invader in Australian waterways. *Freshwater biology*, 49(7), 882-894.
- Koehn, J., Brumley, A. & Gehrke, P. (2000). Managing the impacts of carp. Bureau of Rural Sciences, Department of Agriculture. Fisheries and Forestry, Canberra, Australia, 38(3), 457-472.
- Koehn, J. & O'Connor, W. G. (1990). Biological information for management of native freshwater fish in Victoria: Department of Conservation and Environment, Freshwater Fish Management, 61(3), 379-387.
- Kohlmann, K. & Kersten, P. (2013). Deeper insight into the origin and spread of European common carp (*Cyprinus carpio carpio*) based on mitochondrial D-loop sequence polymorphisms. *Aquaculture*, 376, 97-104.
- Kohlmann, K., Kersten, P. & Flajšhans, M. (2005). Microsatellite-based genetic variability and differentiation of domesticated, wild and feral common carp (*Cyprinus carpio* L.) populations. *Aquaculture*, 247(1-4), 253-266.
- Kohlmann, K., Gross, R., Murakaeva, A. & Kersten, P. (2003). Genetic variability and structure of common carp (*Cyprinus carpio*) populations throughout the distribution range inferred from allozyme, microsatellite and mitochondrial DNA markers. *Aquatic Living Resources*, 16(5), 421-431.
- Kovacevic, A., Latombe, G. & Chown, S. L. (2019). Rate dynamics of ectotherm responses to thermal stress. *Proceedings of the royal society B*, 286(1902), 20190174.
- Lammens, E. H. R. R. & Hoogenboezem, W. (1991). Diets and feeding behaviour Cyprinid fishes (pp. 353-376): Springer.

- Laskar, K. (1948). Die Ernährung des Brassens *Abramis brama* L. im eutrophen See.
- Le Cren, E. D. (1951). The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *The Journal of Animal Ecology*, 201-219.
- Lemos, V. M., Troca, D. F. Á., Castello, J. P., & Vieira, J. P. (2016). Tracking the southern Brazilian schools of *Mugil liza* during reproductive migration using VMS of purse seiners. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 44(2), 238-246.
- Leung, B., Lodge, D. M., Finnoff, D., Shogren, J. F., Lewis, M. A. & Lamberti, G. (2002). An ounce of prevention or a pound of cure: bioeconomic risk analysis of invasive species. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 269(1508), 2407-2413.
- Libonatti, M. L., Michat, M. C. & Torres, P. L. (2011). Clave para los adultos de las subfamilias, tribus y géneros de Dytiscidae de la Argentina (Coleoptera: Adephaga). *Revista de la Sociedad Entomológica Argentina*, 70(3-4), 317-336.
- Lillie, R. D. (1954). *Histopathologic technic and practical histochemistry: The Blakiston*. New York, Toronto (Vol. 53, pp. 457).
- Liu, Y., Liu, J., Ye, S., Bureau, D. P., Liu, H., Yin, J., Mou, Z., Lin, H. & Hao, F. (2019). Global metabolic responses of the lenok (*Brachymystax lenok*) to thermal stress. *Comparative Biochemistry and Physiology Part d: Genomics and Proteomics*, 29, 308-319.
- Lizama, M. & Ambrosio, A. (2002). Condition factor in nine species of fish of the Characidae family in the upper Paraná river floodplain, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 62(1), 113-124.
- Lodge, D. M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in ecology & evolution*, 8(4), 133-137.
- López, H. L., Menni, R. C., Donato, M., & Miquelarena, A. M. (2008). Biogeographical revision of Argentina (Andean and Neotropical Regions): an analysis using freshwater fishes. *Journal of Biogeography* 35(9), 1564-1579.
- Lopez Cazorla, A. & Sidorkewicj, N. (2011). Age, growth and reproduction in creole perch (*Percichthys trucha*) in the Negro River, Argentinean Patagonia. *Journal of Applied Ichthyology*, 27(1), 30-38.
- Lopez Cazorla, A. & Pizarro, G. (2000). Age and growth of the common carp *Cyprinus carpio* (L.) in the irrigation system of the Colorado River Valley, Buenos Aires Province, Argentina. *Natura Neotropicalis*, 31(1), 61-71.
- Lopretto, E. C. & Tell, G. (1995). *Ecosistemas de aguas continentales Metodologías para su estudio: Ediciones Sur* (Vol. 3, pp 1401).

- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S. & De Poorter, M. (2000). 100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database (Vol. 12): Invasive Species Specialist Group Auckland.
- Lougheed, V. L., Crosbie, B. & Chow-Fraser, P. (1998). Predictions on the effect of Common Carp (*Cyprinus carpio*) exclusion on water quality, zooplankton, and submergent macrophytes in a Great Lakes wetland. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 55: 1189–1197
- Mabuchi, K., Miya, M., Senou, H., Suzuki, T. & Nishida, M. (2006). Complete mitochondrial DNA sequence of the Lake Biwa wild strain of common carp (*Cyprinus carpio* L.): further evidence for an ancient origin. *Aquaculture*, 257(1-4), 68-77.
- Mabuchi, K., Senou, H., Suzuki, T. & Nishida, M. (2005). Discovery of an ancient lineage of *Cyprinus carpio* from Lake Biwa, central Japan, based on mtDNA sequence data, with reference to possible multiple origins of koi. *Journal of fish biology*, 66(6), 1516-1528.
- Mac Donagh, E. J. (1945). Pesca de una "Carpa de espejuelos" en el Río de la Plata. *Notas del Museo de La Plata*, 10.
- Mac Donagh, E. J. (1936). Sobre peces del territorio de Río Negro. *Notas del Museo de La Plata*, 1.
- Macchi, P., Cussac, V., Alonso, M. & Denegri, M. (1999). Predation relationships between introduced salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in northern Patagonia. *Ecology of Freshwater Fish*, 8(4), 227-236.
- Maceda-Veiga, A., Escribano-Alacid, J., de Sostoa, A. & García-Berthou, E. (2013). The aquarium trade as a potential source of fish introductions in southwestern Europe. *Biological invasions*, 15(12), 2707-2716.
- Magurran, A. E. (2016). How ecosystems change. *Science*, 351(6272), 448-449.
- Magurran, A. E. (1988). *Ecological diversity and its measurement*: Princeton university press.
- Maiztegui, T., Baigún, C., García de Souza, J. R., Weyl, O. L. & Colautti, D. C. (2019). Population responses of common carp *Cyprinus carpio* to floods and droughts in the Pampean wetlands of South America. *NeoBiota*, 25-44.
- Maiztegui, T. (2016). *Ecología poblacional de Cyprinus carpio (TELEOSTEI) en los humedales de Ajó, Buenos Aires*. Tesis de doctorado: Universidad Nacional de La Plata.
- Maiztegui, T., Baigún, C. R. M., Garcia de Souza, J., Minotti, P. & Colautti, D. C. (2016). Invasion status of the common carp *Cyprinus carpio* in inland waters of Argentina. *Journal of fish biology*, 89(1), 417-430.

- Malison, J. A., Procarione, L. S., Barry, T. P., Kapuscinski, A. R. & Kayes, T. B. (1994). Endocrine and gonadal changes during the annual reproductive cycle of the freshwater teleost, *Stizostedion vitreum*. *Fish Physiology and Biochemistry*, 13(6), 473-484.
- Man, H. S. & Hodgkiss, I. (1977). Studies on the ichthyo-fauna in Plover Cove Reservoir, Hong Kong: feeding and food relations. *Journal of fish biology*, 11(1), 1-13.
- Mann, R. H. K. (1991). Growth and production. En I. J. Winfield & J. S. Nelson (Eds.), *Cyprinid Fishes. Systematics, Biology and Exploitation* (pp. 456-482): Chapman and Hall: London.
- Mann, R. H. K. & Steinmetz, B. (1985). On the accuracy of age-determination using scales from rudd, *Scardinius erythrophthalmus* (L.), of known age. *Journal of fish biology*, 26(5), 621-628.
- Mann, R. H. K. (1976). Observations on the age, growth, reproduction and food of the chub *Squalius cephalus* (L.) in the River Stour, Dorset. *Journal of fish biology*, 8(3), 265-288.
- Matlak, J. & Matlak, O. (1976). The natural food of carp fry. *Acta hydrobiol*, 16(3), 203-218.
- Matsuzaki, S., Mabuchi, K., Takamura, N., Nishida, M. & Washitani, I. (2009). Behavioural and morphological differences between feral and domesticated strains of common carp *Cyprinus carpio*. *Journal of fish biology*, 75(6), 1206-1220.
- Matsuzaki, S., Usio, N., Takamura, N. & Washitani I. (2007). Effects of common carp on nutrient dynamics and littoral community composition: roles of excretion and bioturbation. *Fundamental and Applied Limnology* 168: 27–38
- Matthes, H. (1963). A Comparative Study of the Feeding Mechanisms of Some African Cyprinidae (Pisces, Cypriniformes): with 12 plates. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 33(1), 3-24.
- Matthews, W. J. (2012). *Patterns in freshwater fish ecology*: Springer Science & Business Media.
- Mazumder, S., De, M., Mazlan, A., Zaidi, C., Rahim, S. & Simon, K. (2015). Impact of global climate change on fish growth, digestion and physiological status: developing a hypothesis for cause and effect relationships. *Journal of Water and Climate Change*, 6(2), 200-226.
- McAdam, D. S. O., Liley, N. R. & Tan, E. S. (1999). Comparison of reproductive indicators and analysis of the reproductive seasonality of the tinfoil barb, *Puntius schwanenfeldii*, in the Perak River, Malaysia. *Environmental Biology of Fishes*, 55(4), 369-380.

- McConnell, W. J. (1952). The opercular bone as an indicator of age and growth of the carp, *Cyprinus carpio* Linnaeus. Transactions of the American Fisheries Society, 81(1), 138-149.
- McCrimmon, H. R. & Swee, U. B. (1967). Scale formation as related to growth and development of young carp, *Cyprinus carpio* L. Journal of the Fisheries Board of Canada, 24(1), 47-51.
- McDowall, R. M. (1996). A brief history of carp in New Zealand. Controlling Carp: Exploring the Options for Australia, 1-9.
- Michat, M. C., Archangelsky, M. & Bachmann, A. O. (2008). Claves genéricas para la identificación de las larvas de Dytiscidae de la Argentina (Coleoptera: Adephaga). Revista de la Sociedad Entomológica Argentina, 67(3-4), 17-36.
- Michel, P. (1995). Feeding habits of fourteen European freshwater fish species. Cybium, 19, 5-46.
- Miglioranza, K. S. B., Gonzalez, M., Ondarza, P. M., Shimabukuro, V. M., Isla, F. I., Fillmann, G., Aizpún, J. E. & Moreno, V. J. (2013). Assessment of Argentinean Patagonia pollution: PBDEs, OCPs and PCBs in different matrices from the Río Negro basin. Science of the Total Environment, 452, 275-285.
- Miguelés, N., Abrameto, M. A., Macchi, P. A., Solimano, P. J., Arias, A., Guardiola Rivas, F. J., Soricetti, M. & Morawicki, S. N. (2019). Informe del estado ambiental del Río Negro. Informe del estado ambiental del Río Negro.
- Mills, C. (1991). Reproduction and life history Cyprinid fishes (pp. 483-508): Springer.
- Miquelarena, A. M., Mantinian, J. E. & López, H. L. (2008). Peces de la Mesopotamia Argentina (Characiformes: Characidae: Cheirodontinae). INSUGEO, Miscelánea, 17.
- Mirande, J. M. & Koerber, S. (2020). Checklist of the Freshwater Fishes of Argentina. CLOFFAR-2, 72, 1-81.
- Mirande, J. M. & Koerber, S. (2015). On some species of *Astyanax* reported erroneously from Argentina, 35, 1-8.
- Mirzayev, U. & Atamuratova, M. S. (2014). Reproductive capacity of carp (*Cyprinus carpio*) of Tuyabuguz reservoir in Uzbekistan. The Way of Science, 23.
- Molina, L. M., Pereyra, P. J., Molina Carrizo, N. G. & Abrameto, M. A. (2015). Here come the clam: southernmost record worldwide of the Asian clam *Corbicula fluminea* (Patagonia, Argentina). Russian journal of biological invasions, 6(2), 129-134.

- Mondol, R. K., Islam, S. & Alam, S. (2006). Characterization of different strains of common carp (*Cyprinus carpio* L.) (Cyprinidae, Cypriniformes) in Bangladesh using microsatellite DNA markers. *Genetics and Molecular Biology*, 29(4), 626-633.
- Morato, T., Afonso, P., Lourinho, P., Barreiros, J. P., Santos, R. S. & Nash, R. (2001). Length–weight relationships for 21 coastal fish species of the Azores, north-eastern Atlantic. *Fisheries research*, 50(3), 297-302.
- Moriarty, D. (1973). The physiology of digestion of blue-green algae in the cichlid fish, *Tilapia nilotica*. *Journal of Zoology*, 171(1), 25-39.
- Moutopoulos, D. & Stergiou, K. (2002). Length–weight and length–length relationships of fish species from the Aegean Sea (Greece). *Journal of Applied Ichthyology*, 18(3), 200-203.
- Mukherjee, D., Guha, D., Kumar, V. & Chakrabarty, S. (1991). Impairment of steroidogenesis and reproduction in sexually mature *Cyprinus carpio* by phenol sulfide under laboratory conditions. *Aquatic toxicology*, 21(1-2), 29-39.
- Murphy, B. R. & Willis, D. W. (1996). *Fisheries techniques*. Bethesda, Maryland: American Fisheries Society (Vol. 2, pp 1-302).
- Muzon, J., Pessacq, P. & Lozano, F. (2014). The Odonata (Insecta) of Patagonia: A synopsis of their current status with illustrated keys for their identification. *Zootaxa*, 3784.
- Muzon, J. & von Ellenrieder, N. (1997). Estadios larvales de Odonata de La Patagonia. I. Descripción de *Aeshna variegata* (Odonata: Aeshnidae): Sociedad Entomológica Argentina, La Plata (Argentina), 56 (1-4): 143-146.
- Nakajima, T. (2003). Common carp as an introduced fish Alien Species: Their Biology, Impact and Control (pp. 86-87): Lake Biwa Museum Kusatsu.
- Nelson, J. S., Grande, T. C. & Wilson, M. V. (2016). *Fishes of the World*: John Wiley & Sons.
- Niederholzer, R. & Hofer, R. (1979). The adaptation of digestive enzymes to temperature, season and diet in roach *Rutilus rutilus* L. and rudd *Scardinius erythrophthalmus* L. Cellulase. *Journal of fish biology*, 15(4), 411-416.
- Nikolsky, G. (1944). Ryby basseyna Amura. Itogi Amurskoy Ikhthyologicheskoy Ekspedicii, 1949, 551.
- Nuñez, M. A., Kuebbing, S., Dimarco, R. D. & Simberloff, D. (2012). Invasive species: to eat or not to eat, that is the question. *Conservation Letters*, 5(5), 334-341.

- Ogle, D. (2016). FSA: Fisheries Stock Analysis. R package version 0.8. 7. R Core Team 2016. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Ojanguren, A., Reyes-Gavilan, F. & Brana, F. (1996). Effects of egg size on offspring development and fitness in brown trout, *Salmo trutta* L. *Aquaculture*, 147(1-2), 9-20.
- Ondarza, P. M., Gonzalez, M., Fillmann, G. & Miglioranza, K. S. B. (2014). PBDEs, PCBs and organochlorine pesticides distribution in edible fish from Negro River basin, Argentinean Patagonia. *Chemosphere*, 94, 135-142.
- Ondarza, P. M., Miglioranza, K. S. B., Gonzalez, M., Shimabukuro, V.M., Aizpún, J.E. & Moreno, V. J. (2010). Organochlorine Compounds in Common Carp (*Cyprinus carpio*) from Patagonia Argentina. *Journal of the Brazilian Society of Ecotoxicology*, 5(1), 41-47.
- Ortiz, M., Borjas von Bach, P. & Candia, R. (2006). Alimentación del pez insectívoro neotropical *Creagrutus bolivari* (Pisces: Characidae) según los métodos gráfico y de importancia relativa. *Revista de biología tropical*, 54(4), 1227-1239.
- Otis, K. J. & Weber, J. J. (1982). Movement of carp in the Lake Winnebago system determined by radio telemetry: Department of Natural Resources, (Vol. 5, pp. 121-135).
- Ottaway, E. & Clarke, A. (1981). A preliminary investigation into the vulnerability of young trout (*Salmo trutta* L.) and Atlantic salmon (*S. salar* L.) to downstream displacement by high water velocities. *Journal of fish biology*, 19(2), 135-145.
- Oyugi, D. O., Cucherousset, J., Baker, D. J. & Britton, J. R. (2012). Effects of temperature on the foraging and growth rate of juvenile common carp, *Cyprinus carpio*. *Journal of Thermal Biology*, 37(1), 89-94.
- Ozbay, H. (2008). An enclosure experiment to test the effects of common carp on the water quality in a shallow Turkish soda lake. *Fresenius Environmental Bulletin*, 17(12a), 2078-2082.
- Panek, F. M. (1987). Biology and ecology of carp. *Carp in North America*.
- Papadakis, J. (1966). Climates of the world and their agricultural potentialities. *Climates of the world and their agricultural potentialities* (Vol.14, pp. 179).
- Pankhurst, N. W., & Porter, M. J. R. (2003). Cold and dark or warm and light: variations on the theme of environmental control of reproduction. *Fish Physiology and Biochemistry*, 28(1), 385-389.
- Pardo, S. A., Cooper, A. B. & Dulvy, N. K. (2013). Avoiding fishy growth curves. *Methods in Ecology and Evolution*, 4(4), 353-360.

- Parkos III, J. J., Santucci, J., Victor J & Wahl, D. H. (2003). Effects of adult common carp (*Cyprinus carpio*) on multiple trophic levels in shallow mesocosms. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 60(2), 182-192.
- Pascual, M., Cussac, V., Dyer, B., Soto, D., Vigliano, P., Ortubay, S. & Macchi, P. (2007). Freshwater fishes of Patagonia in the 21st Century after a hundred years of human settlement, species introductions, and environmental change. *Aquatic Ecosystem Health & Management*, 10(2), 212-227.
- Pascual, M., Macchi, P., Urbanski, J., Marcos, F., Rossi, C., Novara, M. & Dell'Arciprete, P. (2002). Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence-absence data. *Biological invasions*, 4(1), 101-113.
- Pauly, D. (1993). Fishbyte section. Editorial. *Naga. ICLARM Quart*, 16(26), 26.
- Peredo, S. & Sobarzo, C. (1994). Actividad gonádica estacional de *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) en el río Cautín, IX Región, Chile. *Boletín de la Sociedad de Biología de Concepción, Chile*, 65, 65-70.
- Pérez, C. H. F. & López Cazorla, A. C. (2008). Nuevos aportes al conocimiento de la ictiofauna del río Negro, provincia de Río Negro, Argentina. *Natura Neotropicalis*, 39, 1-9.
- Persson, L. & Greenberg, L. A. (1990). Juvenile competitive bottlenecks: the perch (*Perca fluviatilis*) roach (*Rutilus rutilus*) interaction. *Ecology*, 71(1), 44-56.
- Peteri, A. (2006). Inland Water Resources and Aquaculture Service (FIRI). Cultured Aquatic Species Information Programme-Cyprinus carpio. Cultured Aquatic Species Fact Sheets. FAO-Rome.
- Petrakis, G. & Stergiou, K. (1995). Weight-length relationships for 33 fish species in Greek waters. *Fisheries research*, 21(3-4), 465-469.
- Phelps, Q. E., Edwards, K. R. & Willis, D. W. (2007). Precision of five structures for estimating age of common carp. *North American Journal of Fisheries Management*, 27(1), 103-105.
- Pietsch, C. & Hirsch, P. (2015). *Biology and ecology of carp*: CRC Press, (Vol. 3, pp.1-987).
- Pinkas, L. (1971). Food habits study. *Fish Bulletin* 152 Food habits of albacore, bluefin tuna, and bonito in California water, 5-10.
- Post, D. M. (2002). Using stable isotopes to estimate trophic position: models, methods, and assumptions. *Ecology*, 83(3), 703-718.
- Powles, P., MacCrimmon, H. & Macrae, D. (1983). Seasonal feeding of Carp, *Cyprinus carpio*, in the Bay of Quinte watershed, Ontario. *Canadian field-naturalist*.

- Prejs, A. & Blaszczyk, M. (1977). Relationships between food and cellulase activity in freshwater fishes. *Journal of fish biology*, 11(5), 447-452.
- Privolnev, T. I. (1977). Effects of environmental salinity on water metabolism in freshwater fish. En G. S. Karzinkin (Ed.), *Metabolism and Biochemistry of Fishes* (pp. 371-378): Indian National Scientific Documentation Centre.
- Prochelle, O. & Campos, H. (1985). The biology of the introduced carp *Cyprinus carpio* L., in the river Cayumapu, Valdivia, Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 20(2), 65-82.
- Quezada, F., Solimano, P. J., Macchi, P., Guardiola Rivas, F. J., Tombari, A. & Soricetti, M. (2019). Análisis trófico de peces juveniles de *Odontesthes hatcheri* y *Cyprinus carpio* en el río Negro, Patagonia Argentina. *Naturalia*, (12). Trelew.
- Rahel, F. J. (2000). Homogenization of fish faunas across the United States. *Science*, 288(5467), 854-856.
- Rahman, M. M., Hossain, M. Y., Jo, Q., Kim, S.-K., Ohtomi, J. & Meyer, C. (2009). Ontogenetic shift in dietary preference and low dietary overlap in rohu (*Labeo rohita*) and common carp (*Cyprinus carpio*) in semi-intensive polyculture ponds. *Ichthyological research*, 56(1), 28-36.
- Rahman, M. M., Jo, Q., Gong, Y., Miller, S. & Hossain, M. (2008). A comparative study of common carp (*Cyprinus carpio* L.) and calbasu (*Labeo calbasu* Hamilton) on bottom soil resuspension, water quality, nutrient accumulations, food intake and growth of fish in simulated rohu (*Labeo rohita* Hamilton) ponds. *Aquaculture*, 285(1-4), 78-83.
- Ramírez-Herrejón, J. P., Moncayo-Estrada, R., Balart, E. F., Camacho, L. A. G., Rodríguez, B. V., Villanueva, R. A., Murillo, R. O. & Caraveo-Patiño, J. (2014). Trophic interrelations between introduced common carp, *Cyprinus carpio* (actinopterygii: Cypriniformes: Cyprinidae), and fish community in a eutrophic shallow lake. *Acta ichthyologica et piscatoria*, 44(1).
- R Core Team (2020). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rehder, D. D. (1959). Some aspects of the life history of the carp, *Cyprinus carpio*, in the Des Moines River, Boone County, Iowa. Iowa State College.
- Reis, R. E., Albert, J. S., Di Dario, F., Mincarone, M. M., Petry, P. & Rocha, L. A. (2017). Reply to Vitule Et Al. (2017): Comment on 'Fish Biodiversity and Conservation in South America by Reis Et Al. (2016)'. *Journal of fish biology*, 90(4), 1191-1195.

- Reis, R. E. (2003). Check list of the freshwater fishes of South and Central America: Edipucrs, (Vol. 1, pp. 729).
- Ricker, W. E. (1979). Growth rates and models. En W. S. Hoar, D. J. Randall & B. J. R (Eds.), Fish Physiology (Vol. III, pp. 667-743). London: Academic Press.
- Ricker, W. E. (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada, 191, 1-382.
- Richter, H., Luckstadt, C., Focken, U. & Becker, K. (2000). An improved procedure to assess fish condition on the basis of length-weight relationships. Archive of Fishery and Marine Research, 48(3), 255-264.
- Rinchard, J. & Kestemont, P. (1996). Comparative study of reproductive biology in single-and multiple-spawner cyprinid fish. I. Morphological and histological features. Journal of fish biology, 49(5), 883-894.
- Ringuelet, R. A. (1975). Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. Ecosur, 2.
- Riva-Rossi, C., Barrasso, D. A., Baker, C., Quiroga, A. P., Baigún, C. & Basso, N. G. (2020). Revalidation of the Argentinian pouched lamprey *Geotria macrostoma* (Burmeister, 1868) with molecular and morphological evidence. PLoS One, 15(5).
- Roberts, J. M. & Ebner, B. (1997). An overview of carp *Cyprinus carpio* L. in Australia: CSIRO Land and Water, 36(3), 311-327.
- Roberts, J. M., Chick, A., Oswald, L. & Thompson, P. (1995). Effect of carp, *Cyprinus carpio* L., an exotic benthivorous fish, on aquatic plants and water quality in experimental ponds. Marine and Freshwater Research, 46(8), 1171-1180.
- Robotham, P. (1982). An analysis of a specialized feeding mechanism of the spined loach, *Cobitis taenia* (L.), and a description of the related structures. Journal of fish biology, 20(2), 173-181.
- Rodriguez-Ruiz, A. & Granado-Lorencio, C. (1992). Spawning period and migration of three species of cyprinids in a stream with Mediterranean regimen (SW Spain). Journal of fish biology, 41(4), 545-556.
- Roff, D. A. (1984). The evolution of life history parameters in teleosts. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 41(6), 989-1000.
- Ross, S. T. (1991). Mechanisms structuring stream fish assemblages: are there lessons from introduced species? Environmental Biology of Fishes, 30(4), 359-368.
- Rosso, J. (2006). Peces pampeanos: guía y ecología. Literature of Latin America, Buenos Aires, (Vol. 1, pp. 224).

- Roughgarden, J. (1974). Niche width: biogeographic patterns among *Anolis* lizard populations. *The American Naturalist*, 108(962), 429-442.
- Roughgarden, J. (1972). Evolution of niche width. *The American Naturalist*, 106(952), 683-718.
- Rueda, E. C., Mullaney, K. A., Conte-Grand, C., Habit, E. M., Cussac, V. & Ortí, G. (2017). Displacement of native Patagonian freshwater silverside populations (*Odontesthes hatcheri*, Atherinopsidae) by introgressive hybridization with introduced *O. bonariensis*. *Biological Invasions*, 19(3), 971-988.
- Ruiz, A. E. (2005). Biología del pejerrey patagónico, *Odontesthes hatcheri* (Eigenman, 1909) Dyer, 1993, en el embalse Florentino Ameghino, Chubut, Argentina. *Naturalia patagónica*, 2, 118-121.
- Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Macchi, P. J., Alonso, M. & Barriga, J. P. (2011). Phylogeography and phenotypic diversification in the Patagonian fish *Percichthys trucha*: the roles of Quaternary glacial cycles and natural selection. *Biological Journal of the Linnean Society*, 103(2), 514-529.
- Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Cussac, V. E., Dalebout, M. L., Seibert, J., Ortubay, S. & Habit, E. (2006). Phylogeography of the Percichthyidae (Pisces) in Patagonia: roles of orogeny, glaciation, and volcanism. *Molecular Ecology*, 15(10), 2949-2968.
- Rypel, A. L. (2014). The cold-water connection: Bergmann's rule in North American freshwater fishes. *Oikos The American Naturalist*, 183(1), 147-156.
- Rypel, A. L. (2012). Meta-analysis of growth rates for a circumpolar fish, the northern pike (*Esox lucius*), with emphasis on effects of continent, climate and latitude. *Ecology of Freshwater Fish*, 21(4), 521-532.
- Rypel, A. L. (2011). Meta-analysis of growth for five North American catfishes: effects of climate, hydrologic habitat, and latitudinal countergradients. Paper presented at the Conservation, ecology, and management of catfish: the second international symposium. *American Fisheries Society, Symposium*, 77, 661-677.
- Saad, A. & Billard, R. (1987). Spermatozoa production and volume of semen collected after hormonal stimulation in the carp, *Cyprinus carpio*. *Aquaculture*, 65(1), 67-77.
- Sampson, S. J., Chick, J. H. & Pegg, M. A. (2009). Diet overlap among two Asian carp and three native fishes in backwater lakes on the Illinois and Mississippi rivers. *Biological Invasions*, 11(3), 483-496.
- Sani, R., Gupta, B., Sarkar, U., Pandey, A., Dubey, V. & Singh Lakra, W. (2010). Length-weight relationships of 14 Indian freshwater fish species from the Betwa (Yamuna River tributary) and Gomti (Ganga River tributary) rivers. *Journal of Applied Ichthyology*, 26(3), 456-459.

- Sarig, S. (1966). Synopsis of Biological Data on Common Carp *Cyprinus Carpio* (Linnaeus) 1758 (Near East and Europe): FAO Fisheries Division (Vol. 31, pp. 878).
- Scheffer, M., Hosper, S. H., Meijer, M. L., Moss, B. & Jeppesen, E. (1993). Alternative equilibria in shallow lakes. *Trends in ecology & evolution*, 8(8), 275-279.
- Schmutz, S. & Moog, O. (2018). Dams: ecological impacts and management Riverine ecosystem management (pp. 111-127): Springer, Cham.
- Schoffman, R. S. (1957). Age and rate of growth of the carp in Reelfoot lake Texas for 1941 and 1956. *Journal of the Tennessee Academy of Science*, 32, 3-8.
- Secor, D. H., Henderson-Arzapalo, A. & Piccoli, P. (1995). Can otolith microchemistry chart patterns of migration and habitat utilization in anadromous fishes? *Journal of experimental marine Biology and Ecology*, 192(1), 15-33.
- Sehgal, H. & Toor, H. (1995). Effect of stocking density on ovarian maturation, offspring fitness and growth of common carp. *Aquaculture*, 129(1-4), 113-117.
- Sekharan, K. (1968). Length-weight relationship in *Sardinella albella* (Val.) and *Sardinella gibbosa* (Bleek.). *Indian Journal of Fisheries*, 15(1-2), 166-174.
- Shields, J. T. (1958). Experimental control of carp reproduction through water drawdowns in Fort Randall Reservoir, South Dakota. *Transactions of the American Fisheries Society*, 87(1), 23-33.
- Shul'man, G. E. (1974). Life Cycles of Fish, Physiology and Biochemistry, Israel Prog. Sci. Trans. Cat (22107), 257.
- Sibbing, F. A. (1991). Food capture and oral processing Cyprinid Fishes (pp. 377-412): Springer.
- Sibbing, F. A. (1988). Specializations and limitations in the utilization of food resources by the carp, *Cyprinus carpio*: a study of oral food processing. *Environmental Biology of Fishes*, 22(3), 161-178.
- Sibbing, F. A., Osse, J. W. & Terlouw, A. (1986). Food handling in the carp (*Cyprinus carpio*): its movement patterns, mechanisms and limitations. *Journal of Zoology*, 210(2), 161-203.
- Sidorkewicj, N., Cazorla, A. L., Murphy, K., Sabbatini, M., Fernandez, O. & Domaniewski, J. (1998). Interaction of common carp with aquatic weeds in Argentine drainage channels. *Journal of Aquatic Plant Management*, 36, 5-10.
- Sigler, W. F. (1958). The ecology and use of carp in Utah. The ecology and use of carp in Utah (Vol. 1, pp. 63).
- Silliman, R. P. (1967). Analog computer models of fish population. *Fishery Bulletin of the Fish and Wildlife Service*, 66(1), 31-46.

- Sivakumaran, K. P., Brown, P., Stoessel, D. & Giles, A. (2003). Maturation and reproductive biology of female wild carp, *Cyprinus carpio*, in Victoria, Australia. *Environmental Biology of Fishes*, 68(3), 321-332.
- Smith, B. B. & Walker, K. (2004). Spawning dynamics of common carp in the River Murray, South Australia, shown by macroscopic and histological staging of gonads. *Journal of fish biology*, 64(2), 336-354.
- Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. (1981). *Biometry*. San Francisco: W. H. Freeman and Company, 1(968), 776.
- Soller, M., Shchori, Y., Moav, R., Wohlfarth, G. & Lahman, M. (1965). Carp growth in brackish water. *Bamidgeh*, 17(1), 16-23.
- Soricetti, M., Morawicki, S. N., Guardiola Rivas, F. J., Guidi, C., Quezada, F., Almirón, A. E. & Solimano, P. J. (2020). Ichthyofauna of the lower course of the Negro river drainage, Patagonia Argentina. *Check List*, 16(4), 895–905.
- Spataru, P., Hefher, B. & Halevy, A. (1980). The effect of the method of supplementary feed application on the feeding habits of carp (*Cyprinus carpio* L.) with regard to natural food in ponds. *Hydrobiologia*, 72(1), 171-178.
- Stuart, I. G. & Jones, M. J. (2002). Ecology and management of common carp in the Barmah-Millewa forest: Agriculture fisheries & forestry Australia, (Vol. 1, pp. 214).
- Summerfelt, R. C. & Hall, G. (1987). *Age and growth of fish—: Iowa State University Press*.
- Summerfelt, R. C. (1971). Factors influencing the horizontal distribution of several fishes in an Oklahoma Reservoir. *Reservoir fisheries and limnology*. American Fisheries Society Special Publication, 8(511), 425-439.
- Summerfelt, R. C., Mauck, P. & Mensinger, G. (1970). Food habits of the carp *Cyprinus carpio* L. in five Oklahoma reservoirs. Paper presented at the Proceedings of the Annual Conference, Southeast Association of the Fish and Game Commission.
- Sutela, T. & Huusko, A. (1997). Food consumption of vendace *Coregonus albula* larvae in Lake Lentua, Finland. *Journal of fish biology*, 51(5), 939-951.
- Svetovidov, A. (1933). Über den europäischen und ostasiatischen Karpfen (*Cyprinus carpio*). *Zoology Anzeiger*, 104, 269-292.
- Swee, U. B. & McCrimmon, H. R. (1966). Reproductive biology of the carp, *Cyprinus carpio* L., in Lake St. Lawrence, Ontario. *Transactions of the American Fisheries Society*, 95(4), 372-380.

- Szabo, T., Szabó, R., Urbanyi, B. & Horvath, L. (2000). Review of the results of common carp (*Cyprinus carpio*) breeding at a large-scale hatchery. *Reproduction in Domestic Animals*, 35(2), 89-94.
- Tapia, M. & Zambrano, L. (2003). From aquaculture goals to real social and ecological impacts: carp introduction in rural central Mexico. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 32(4), 252-257.
- Tay, S. (1973). Induced breeding of kop (Japanese fancy carp). *Singapore Journal of Primary Industries*.
- Tempero, G. W., Ling, N., Hicks, B. J. & Osborne, M. W. (2006). Age composition, growth, and reproduction of koi carp (*Cyprinus carpio*) in the lower Waikato region, New Zealand. *New Zealand journal of marine and freshwater research*, 40(4), 571-583.
- Ten Winkel, E. & Davids, C. (1987). Population dynamic aspects of chironomid larvae of the littoral zone of Lake Maarsseveen I. *Hydrobiological Bulletin*, 21(1), 81-94.
- Thai, B. T., Burridge, C. P., Pham, T. A. & Austin, C. M. (2005). Using mitochondrial nucleotide sequences to investigate diversity and genealogical relationships within common carp (*Cyprinus carpio* L.). *Animal genetics*, 36(1), 23-28.
- Thorntwaite, C. W. (1948). An approach toward a rational classification of climate. *Geographical review*, 38(1), 55-94.
- Tombari, A. & Volpedo, V. (2008). Modificaciones en la distribución original de especies por impacto antrópico: el caso de *Odontesthes bonariensis* (Pisces: Atherinopsidae). *Efecto de los Cambios Globales sobre la Biodiversidad*. Buenos Aires, Argentina, 155-165.
- Tucker, J. K., Cronin, F. A., Soergel, D. W. & Theiling, C. H. (1996). Predation on zebra mussels (*Dreissena polymorpha*) by common carp (*Cyprinus carpio*). *Journal of Freshwater Ecology*, 11(3), 363-372.
- Tytler, P. & Calow, P. (2012). *Fish energetics: new perspectives*: Springer Science & Business Media (Vol. 1, pp. 236).
- Uribe-Zamora, M. (1975). Selection des proies par le filtre branchial de la carpe miroir (*Cyprinus carpio* L.). Tesis doctoral: Université clude Bernard.
- Vander Zanden, M. J., Casselman, J. M. & Rasmussen, J. B. (1999). Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature*, 401(6752), 464-467.
- Vicent, R. J. (2001). Ecología trófica de *Aidablennius sphyinx* (Valenciennes, 1836), *Parablennius incognitus* (Bath, 1968) y *Lipophrys dalmatinus* (Steindachner y

Kolombatovic, 1883) en las escolleras de las playas de Nules y Borriana (Golfo de Valencia, Mediterraneo Occidental), 722-732.

Vilizzi, L. (2018). Age determination in common carp *Cyprinus carpio*: history, relative utility of ageing structures, precision and accuracy. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 28(3), 461-484.

Vilizzi, L. & Copp, G. (2017). Global patterns and clines in the growth of common carp *Cyprinus carpio*. *Journal of fish biology*, 91(1), 3-40.

Vilizzi, L. & Tarkan, A. S. (2015c). Experimental evidence for the effects of common carp (*Cyprinus carpio* L., 1758) on freshwater ecosystems: a narrative review with management directions for Turkish inland waters. *Journal of Limnology and Freshwater Fisheries Research*, 1(3), 123-149.

Vilizzi, L., Tarkan, A. S. & Copp, G. (2015b). Experimental evidence from causal criteria analysis for the effects of common carp *Cyprinus carpio* on freshwater ecosystems: a global perspective. *Reviews in Fisheries Science & Aquaculture*, 23(3), 253-290.

Vilizzi, L., Ekmekçi, F. G., Tarkan, A. S. & Jackson, Z. J. (2015a). Growth of common carp *Cyprinus carpio* in Anatolia (Turkey), with a comparison to native and invasive areas worldwide. *Ecology of Freshwater Fish*, 24(2), 165-180.

Vilizzi, L., Tarkan, A. S. & Ekmekçi, F. G. (2013). Stock characteristics and management insights for common carp (*Cyprinus carpio*) in Anatolia: A review of weight-length relationships and condition factors. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 13(4).

Vilizzi, L. (2012). The common carp, *Cyprinus carpio*, in the Mediterranean region: origin, distribution, economic benefits, impacts and management. *Fisheries Management and Ecology*, 19(2), 93-110.

Vilizzi, L. & Walker, K. F. (1999). Age and growth of the common carp, *Cyprinus carpio*, in the River Murray, Australia: validation, consistency of age interpretation, and growth models. *Environmental Biology of Fishes*, 54(1), 77-106.

Vilizzi, L. (1998). Age, growth and cohort composition of 0+ carp in the River Murray, Australia. *Journal of fish biology*, 52(5), 997-1013.

Viozzi, G. P. (1993). Infestación parasitaria de *Patagonina hatcheri* (Pisces Atherinidae) en el lago Pellegrini, Río Negro. Tesis Licenciatura. CRUB, Universidad Nacional del Comahue.

Volkoff, H. & Rønnestad, I. (2020). Effects of temperature on feeding and digestive processes in fish. *Temperature*, 7(4), 307-320.

Vøllestad, L. & Lillehammer, T. (2000). Individual variation in early life-history traits in brown trout. *Ecology of Freshwater Fish*, 9(4), 242-247.

- Vøllestad, L. & L'Abée-Lund, J. H. (1987). Reproductive biology of stream-spawning roach, *Rutilus rutilus*. *Environmental Biology of Fishes*, 18(3), 219-227.
- Von Bertalanffy, L. (1957). Quantitative laws in metabolism and growth. *The quarterly review of biology*, 32(3), 217-231.
- Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth (inquiries on growth laws. II). *Human biology*, 10(2), 181-213.
- Wang, J. Q., Lui, H., Po, H. & Fan, L. (1997). Influence of salinity on food consumption, growth and energy conversion efficiency of common carp (*Cyprinus carpio*) fingerlings. *Aquaculture*, 148(2-3), 115-124.
- Warren, C. E. & Davis, G. E. (1967). Laboratory studies on the feeding, bioenergetics, and growth of fish (Vol 1, pp. 175-214).
- Weatherley, A. H. & Gill, H. (1987). The biology of fish growth. *Journal of Fish Biology*, 33(6), 851-859.
- Webb, P. W. (1978). Partitioning of energy into metabolism and growth. En S. D. Gerking (Ed.), *Ecology of freshwater fish production* (pp. 184-214). New York: John Wiley and Sons.
- Weber, M. J., Brown, M. L., Wahl, D. H. & Shoup, D. E. (2015). Metabolic theory explains latitudinal variation in common carp populations and predicts responses to climate change. *Ecosphere*, 6(4), 1-16.
- Weber, M. J. & Brown, M. L. (2011). Relationships among invasive common carp, native fishes and physicochemical characteristics in upper Midwest (USA) lakes. *Ecology of Freshwater Fish*, 20(2), 270-278.
- Weber, M. J., Brown, M. L. & Willis, D. W. (2010). Spatial variability of common carp populations in relation to lake morphology and physicochemical parameters in the upper Midwest United States. *Ecology of Freshwater Fish*, 19(4), 555-565.
- Weber, M. J. & Brown, M. L. (2009). Effects of common carp on aquatic ecosystems 80 years after "carp as a dominant": ecological insights for fisheries management. *Reviews in Fisheries Science*, 17(4), 524-537.
- Weddle, G. K. & Burr, B. M. (1991). Fecundity and the dynamics of multiple spawning in darters: an in-stream study of *Etheostoma rafinesquei*. *Copeia*, 419-433.
- Wegrzyn, D. & Ortubay, S. (2006). *Salmónidos en Patagonia*. Bariloche.
- Welcomme, R. L. (1988). International introductions of inland aquatic species (Vol. 294, pp. 141-311): Food & Agriculture Org.
- Welker, M. T., PIERCE, C. L. & Wahl, D. H. (1994). Growth and survival of larval fishes: roles of competition and zooplankton abundance. *Transactions of the American Fisheries Society*, 123(5), 703-717.

- Werner, E. E. & Gilliam, J. F. (1984). The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual review of ecology and systematics*, 15(1), 393-425.
- Wichers, W. F. (1976). Age and growth of carp (*Cyprinus carpio*) from Pathfinder Reservoir, Wyoming, 1974 and 1975: Tesis de licenciatura: University of Wyoming.
- Wiederholm, T. E. (1989). Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 3-Adult males. *Entomologica Scandinavica. Supplementum*, 34, 1-532.
- Wieser, W. (1991). Limitations of energy acquisition and energy use in small poikilotherms: evolutionary implications. *Functional Ecology*, 234-240.
- Wilcove, D. S., Rothstein, D., Dubow, J., Phillips, A. & Losos, E. (1998). Quantifying threats to imperiled species in the United States. *BioScience*, 48(8), 607-615.
- Williamson, M.H., Fitter, A. (1996b). The characters of successful invaders. *Biol Conserv*, 7,163–170.
- Windell, J. & Bowen, S. (1978). Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. *IBP Handbook (IBP)*. 3.
- Winker, H., Weyl, O., Booth, A. & Ellender, B. (2011). Life history and population dynamics of invasive common carp, *Cyprinus carpio*, within a large turbid African impoundment. *Marine and Freshwater Research*, 62(11), 1270-1280.
- Winker, H., Weyl, O. L. F., Booth, A. J. & Ellender, B. R. (2010). Validating and corroborating the deposition of two annual growth zones in asteriscus otoliths of common carp *Cyprinus carpio* from South Africa's largest impoundment. *Journal of fish biology*, 77(10), 2210-2228.
- Wohlfarth, G. (1984). Common carp, in evolution of domesticated animals: Longman, London.
- Wolfe, M. D., Santucci Jr, V. J., Einfalt, L. M. & Wahl, D. H. (2009). Effects of common carp on reproduction, growth, and survival of largemouth bass and bluegills. *Transactions of the American Fisheries Society*, 138(5), 975-983.
- Wootton, R. (2012). *Ecology of teleost fishes (Vol. 1)*: Springer Science & Business Media.
- Wootton, R. (1990). *Ecology of teleost fishes*. Chapman & HaHall. London. 404p.
- Worthington, A., Macfarlane, N. & Easton, K. (1982). Controlled reproduction in the roach (*Rutilus rutilus* L). Paper presented at the Reproductive Physiology of Fish. *Proceedings of an International Symposium, Wageningen* pp. 2-6.

Wygodzinsky, P. W. & Coscarón, S. (1973). A review of the Mesoamerican and South American black flies of the tribe Prosimuliini (Simuliinae, Simuliidae). Bulletin of the AMNH; v. 151, article 2.

Yáñez-Arancibia, A. (1975). Relaciones tróficas de la fauna ictiológica del sistema lagunar costero de Guerrero y aspectos parciales de dinámica de poblaciones de los peces de importancia comercial. *Annales Centro de Ciencias del Mar y Limnología*, 2, 25-35.

Yerli, S. V. (1991). Investigations on the stock of *Cyprinus carpio* L., 1758 in the Köycegiz Lagoon System. *Doğa Türk Veteriner Hayvancılık Dergisi*, 16, 133-152.

Yılmaz, M., Akyürek, M. & Balık, İ. (1992). Çivril (Işıklı) Gölü Limnolojik Araştırma Projesi Sonuç Raporu [Limnological Investigation Project of Çivril (Işıklı) Lake. Project Final Report]. Tarım ve Köy İşleri Bakanlığı, Su Ürünleri Araştırma Enstitüsü Müdürlüğü.

Zambrano, L., Martínez-Meyer, E., Menezes, N. & Peterson, A. T. (2006). Invasive potential of common carp (*Cyprinus carpio*) and Nile tilapia (*Oreochromis niloticus*) in American freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 63(9), 1903-1910.

Zambrano, L., Scheffer, M. & Martínez-Ramos, M. (2001). Catastrophic response of lakes to benthivorous fish introduction. *Oikos*, 94(2), 344-350.

Zambrano, L. & Hinojosa, D. (1999). Direct and indirect effects of Carp (*Cyprinus carpio* L.) on macrophyte and benthic communities in experimental shallow ponds in Central Mexico. *Hydrobiologia* 409: 131–138.

Zar, J. (1999). *Biostatistical analysis*. 4th ed Prentice Hall. Upper Saddle River, NJ.

Zhao, J., Prchal, M., Kause, A., Vandeputte, M., Gela, D., Kroupová, H. K., Piačková, V., Šauer, P., Steinbach, C. & Allamellou, J.-M. (2021). The role of energy reserves in common carp performance inferred from phenotypic and genetic parameters. *Aquaculture*, 541, 736799.

Zhou, J., Wu, Q., Wang, Z. & Ye, Y. (2004). Genetic variation analysis within and among six varieties of common carp (*Cyprinus carpio* L.) in China using microsatellite markers. *Russian Journal of Genetics*, 40(10), 1144-1148.

Zonova, A. (1973). The connection between egg size and some of the characters of female carp (*Cyprinus carpio* L.). *Journal of Ichthyology*, 13(5), 679-689.

Zugarramurdi, A., Parin, M. A., Gadaleta, L., Carrizo, G. A., Montecchia, C., Boeri, R. L. & Giannini, D. H. (2003). Seasonal variation in condition factor, gonadosomatic index and processing yield of carp (*Cyprinus carpio*). *Journal of Aquatic Food Product Technology*, 12(2), 33-45.

Zur, O. & Sarig, S. (1980). Observations on the feeding of common carp (*Cyprinus carpio*) on chironomid larvae. Israeli Journal of aquaculture, 32, 25-26.

Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. & Smith, G. M. (2009). Mixed effects models and extensions in ecology with R (Vol. 574): Springer.

ANEXO. DISTRIBUCIÓN DE TALLAS.

Tabla 1. Talla media mensual y anual de la totalidad de individuos de *C. carpio* muestreados en el Valle Inferior del río Negro a lo largo de los años 2016-2017. También se muestran las tallas mínimas y máximas obtenidas en cada mes y cada año. Promedio (Prom.); Longitud estándar en milímetros (L_{St} mm); Desvío estándar (DS); Mínima (min.) y máxima (máx.).

Mes	2016				2017			
	Prom. mensual L _{St} (mm)	L _{St} mín.	L _{St} máx.	DS	Prom. mensual L _{St} (mm)	L _{St} mín.	L _{St} máx.	DS
Enero	122,00	35	445	123,3	355,88	197	581	83,8
Febrero	413,63	146	610	91,4	376,53	271	658	100,7
Marzo	306,74	38	580	182,1	342,59	231	641	87,4
Abril	264,50	199	406	59,3	488,94	131	700	95,0
Mayo	318,19	131	501	98,8	395,43	238	534	63,3
Junio	367,19	244	456	49,5	489,28	399	637	57,5
Julio	347,38	101	456	68,3	506,32	416	599	40,9
Agosto	369,25	316	415	27,9	476,46	341	639	61,6
Septiembre	440,59	232	596	86,1	452,07	359	535	48,1
Octubre	455,72	262	552	73,1	454,16	302	572	78,4
Noviembre	360,54	119	544	115,2	415,60	253	595	97,7
Diciembre	415,26	281	675	94,2	438,43	254	569	85,4
Prom, anual	337,87	35	675	142,2	429,35	131	700	94,1

Se comprobaron los supuestos de normalidad de los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilk ($p < 0,05$). Posteriormente se realizó un test no paramétrico de Kruskal Wallis y se constató la existencia de diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las tallas de los individuos de los años 2016 y 2017 (Tabla 2).

Tabla 2. Resultado de la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis, comparando las tallas de los ejemplares capturados entre años.

Variable	Año	N	Medias	D.E.	H	P
LSt	2016	393	337,87	142,25	77,82	<0,05
LSt	2017	353	429,35	94,07		

Tabla 3. Talla media mensual y anual de la totalidad de hembras de *C. carpio* muestreadas en el Valle Inferior del río Negro a lo largo de los años 2016-2017. También se muestra las tallas mínimas y máximas obtenidas en cada mes y cada año. Promedio (Prom.); Longitud estándar en milímetros (L_{st} mm); Desvío estándar (DS); Mínima (min.) y máxima (máx.).

Mes	2016				2017			
	Prom. mensual L _{st} (mm)	L _{st} mín.	L _{st} máx.	DS	Prom. mensual L _{st} (mm)	L _{st} mín.	L _{st} máx.	DS
Enero	263,60	185	440	108,0	358,86	197	581	84,0
Febrero	422,32	234	610	89,5	401,33	282	658	120,6
Marzo	446,36	249	565	84,0	360,26	241	641	100,8
Abril	235,17	209	265	22,9	520,33	428	700	65,8
Mayo	375,46	271	501	52,8	407,72	310	534	64,9
Junio	377,18	262	456	45,1	500,07	399	637	70,1
Julio	359,22	272	456	64,1	510,57	439	567	36,4
Agosto	367,82	316	415	28,5	493,18	341	639	73,9
Septiembre	438,11	306	596	84,1	478,70	411	535	41,5
Octubre	449,11	262	552	104,6	471,00	302	572	70,2
Noviembre	365,40	219	494	95,9	425,35	282	589	99,2
Diciembre	441,64	283	675	111,3	439,69	286	559	74,7
Prom. anual	395,21	185	675	95,1	440,21	197	700	96,6

Se comprobaron los supuestos de normalidad de los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilk ($p < 0,05$). Posteriormente se realizó un test no paramétrico de Kolmogorov- Smirnov para dos muestras y se constató la existencia de diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las tallas de las hembras de los años 2016 y 2017 (Tabla 4).

Tabla 4. Resultado de la prueba no paramétrica de Kruskal Wallis, comparando las tallas de las hembras capturadas entre años.

Variable	Año	N	Medias	D.E.	H	P
LSt	2016	139	395,21	95,08	16,63	<0,05
LSt	2017	198	440,21	96,56		

Tabla 5. Talla media mensual y anual de la totalidad de machos de *C. carpio* muestreados en el Valle Inferior del río Negro a lo largo de los años 2016-2017. También se muestra las tallas mínimas y máximas obtenidas en cada mes y cada año. Promedio (Prom.); Longitud estándar en milímetros (L_{St} mm); Desvío estándar (DS); Mínima (min.) y máxima (máx.).

Mes	2016				2017			
	Prom. mensual L_{St} (mm)	L_{St} mín.	L_{St} máx.	DS	Prom. mensual L_{St} (mm)	L_{St} mín.	L_{St} máx.	DS
Enero	316,83	194	445	110,9	361,90	264	542	82,2
Febrero	397,40	146	571	95,8	340,64	271	423	43,9
Marzo	376,88	273	580	91,7	345,64	261	431	52,9
Abril	286,50	199	406	69,8	490,93	421	622	47,5
Mayo	344,63	242	457	59,3	377,00	238	462	58,6
Junio	368,14	269	451	43,6	479,20	419	553	42,6
Julio	361,70	264	441	39,6	498,88	416	599	49,7
Agosto	372,40	345	415	29,5	464,20	355	545	50,0
Septiembre	454,18	234	571	74,9	438,75	359	523	46,5
Octubre	459,44	341	534	51,7	414,60	303	499	87,8
Noviembre	415,71	119	544	81,7	412,00	331	595	87,4
Diciembre	416,29	289	495	59,4	477,64	339	569	63,8
Prom. anual	391,36	119	580	82,0	429,63	238	622	77,8

Se comprobaron los supuestos de normalidad de los datos mediante la prueba de Shapiro-Wilk ($p > 0,05$). Posteriormente se realizó un ANOVA y se constató la existencia de diferencias significativas ($p < 0,05$) entre las tallas de los machos de los años 2016 y 2017 (Tabla 6).

Tabla 6. Resultado de la prueba de ANOVA comparando las tallas de los machos capturados entre años.

Fuente de variación	GL	CM	F	P
Año	1	114833,97	17,88	<0,05
Error	315	6423,98		