

Análisis comparativo de la fecundidad del Sábalo *Prochilodus lineatus* en ambientes Lóticos y Lénticos de la Argentina

Elena Escobar¹, Héctor A. Regidor¹, Juan Iwaszkiw², Sergio G. Mosa¹

¹ Instituto de Recursos Naturales y Ecodesarrollo – Área de Piscicultura y Pesquerías. Universidad Nacional de Salta.

Av. Bolivia 5150 (4400) Salta (Argentina)
e-mail: eescobar@natura.unsa.edu.ar

² Museo Argentino de Ciencias Naturales “Dr. B. Rivadavia - CONICET
Av. Ángel Gallardo 470 (C1405DJR) Buenos Aires (Argentina)

Resumen

Prochilodus lineatus es una especie de gran importancia para la pesca comercial y de subsistencia. Los estudios de biología reproductiva para esta especie migratoria son relevantes a fin de determinar planes de manejos futuros en los distintos ambientes. El sábalo posee una alta fecundidad con periodo reproductivo extenso (octubre a enero). El objetivo del estudio fue analizar la variación de la fecundidad en ambientes limnológicamente diferentes, comparándose tres sitios: los ríos Bermejo (Salta) y Paraná medio (Entre Ríos) y el embalse El Tunal (Salta) en el noroeste argentino. Se comparó la fecundidad para establecer diferencias entre sitios mediante un ANCOVA, considerando como variable independiente la longitud estándar. Existe una relación lineal significativa entre la fecundidad y la longitud estándar, hallándose diferencias significativas entre sitios ($F=69,93, gl=2,100; p<0,0001$). La fecundidad media del embalse fue significativamente mayor que la de ambos ríos. Esta diferencia puede atribuirse a las diferencias en disponibilidad de nutrientes en los cuerpos de agua y al comportamiento diferencial de la especie en ríos y embalses.

Palabras clave: *Prochilodus lineatus*, biología reproductiva, fecundidad

Summary

Comparative analysis of the fecundity of the Sábalo *Prochilodus lineatus* in Lotic and Lentic environments of the Argentine

Prochilodus lineatus is an important species for commercial and subsistence fisheries. Studies of the reproductive biology of this migratory species are relevant in order to determine future managing plans in different environments. The species possesses a high fecundity with reproductive extensive period (October to January). The objective of the study was to compare the variation in the fecundity between three different environments, the Rivers Bermejo (Salta) and Paraná medio (Entre Ríos) and an El Tunal (Salta) dam in the Argentine northwest. To compare the fecundity to establish differences between places we realized an ANCOVA, considering like independent variable the standard length. There is a linear significant relation between the fecundity and the standard length, was found. Significant differences between sites ($F=69,93,df=2,100; p <0, 0001$) were also evident. The average fecundity in fish of the dam El Tunal was significantly higher than that of sábalos in both rivers. This difference can be explained by the differences in the availability of nutrients between the water bodies and by the differential behavior of the species in rivers and reservoirs.

Key words: *Prochilodus lineatus*, reproductive biology, fecundity

Introducción

La ictiofauna de agua dulce en la Argentina con mayor diversidad de grupos taxonómicos pertenece a la Provincia Parano-Platense de la Subregión Brasilica (López, 2001; López y cols., 2002). Entre las numerosas especies que habitan esta

región, en los ambientes lóticos predominan los órdenes Characiformes, Siluriformes destacándose los grandes migradores, entre los cuales podemos mencionar a *Prochilodus lineatus* (sábalo), la especie de mayor biomasa, y los surubiés del género *Pseudoplatystoma* (López, 2001; Yossa y Araujo-Lima, 1998).

Los peces del género *Prochilodus* son los teleósteos detritívoros de mayor importancia económica continental, encontrándose en los sistemas hidrológicos más importantes de América del Sur (Yossa y Araujo-Lima, 1998). En el ambiente natural, *P. lineatus* es una especie que presenta un alto potencial para el manejo de sus poblaciones naturales, fundamentalmente por su rápido crecimiento, dado que alcanza la madurez sexual a los 2 años en ejemplares de hasta 30 cm de longitud, y por su corto ciclo reproductivo y alta fecundidad (Cordiviola de Yuan y Pignalberi, 1981; Pignalberi, 1965). Es por ello que el sábalo constituye entre el 75 y el 85% de las capturas totales anuales en las pesquerías artesanales del río Bermejo y otros ríos de la cuenca Paraná-Del Plata (Bonetto y cols., 1971; Sverlij y cols., 1993; Iwaszkiw, 2001, 2007; Regidor y Mosa, 2003). Estudios sobre la especie han sido publicados en temas tan diversos como su pesca comercial (Payne, 1986; Quirós y Cuch, 1989; Payne y Harvey, 1989), taxonomía (Ringuelet y cols., 1967; Géry y cols., 1987), ecología trófica (Bowen, 1983; Bowen y cols., 1984; Nachi y cols., 1998; Yossa y Araujo-Lima, 1998) y patrones reproductivos (Bonetto, 1963; Pignalberi, 1965; Tablado y Oldani, 1984).

El período de actividad reproductiva propuesto para *P. lineatus* señala que existirían dos periodos muy marcados de actividad sexual; uno en primavera entre los meses de Noviembre - Diciembre, y otro a fines del verano, iniciándose el otoño, durante los meses de Marzo - Junio. Esta especie se define como un desovador total; sus ovocitos maduran en forma sincrónica y el desove se produce en un corto período de tiempo, en varias y sucesivas evacuaciones (Pignalberi, 1965; Sverlij y cols., 1993).

La fecundidad estimada para la especie es alta (Sverlij y cols., 1993).

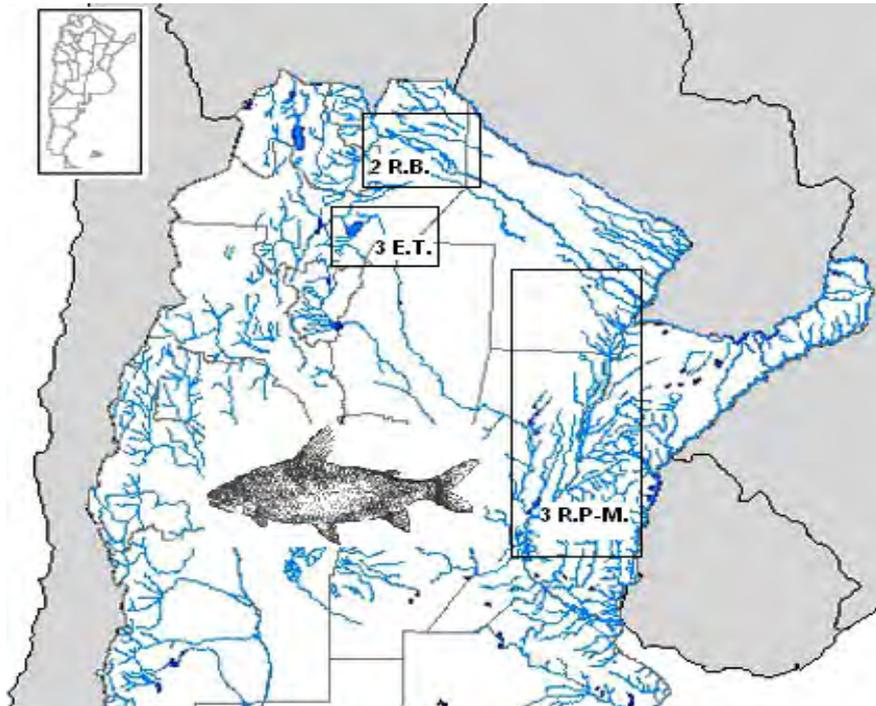
La creciente regulación de los sistemas fluviales como la construcción de represas provocó la fragmentación de las poblaciones de peces, las que resultan ser muy diferentes desde el punto de vista limnológico a los ríos. Se suma a ello las constantes alteraciones provenientes de las actividades antrópicas que modifican el ambiente acuático, y que en respuesta a estas la especie modificaría sus estrategias reproductivas (Quirós y Cuch, 1989; Araya y Sverlij, 1999; Terraes y cols., 1999, Izyumov y Kas'yanov, 2000; Luna y cols., 2002). El objetivo de este trabajo es ampliar la información existente sobre la biología reproductiva de *P. lineatus*, mediante la comparación de la fecundidad en dos ambientes lóticos diferentes como son los ríos Bermejo (Salta) y Paraná Medio (Entre Ríos) y un ambiente léntico: el Embalse El Tunal (Salta) como un aporte para generar estrategias de manejo para un aprovechamiento sustentable de la actividad pesquera e inferir el comportamiento de sus poblaciones ante variaciones ambientales.

Este trabajo proporciona información adicional a lo aportado sobre aspectos de la biología reproductiva del sábalo, en diversos ambientes de la región Provincia Parano-Platense.

Características de los ambientes de estudio

En relación a las características reproductivas de la especie y para una mejor interpretación de las variaciones de las mismas a los ambientes, se debería tomar en cuenta para el análisis la estructura temporal de cada uno de los sistemas, los cuales están particularmente relacionados a los regímenes de lluvias e inundación, por lo que fueron consideradas las características limnológicas de estudios previos de los sitios estudiados.

Figura 1. Área de estudio comprende tres sitios: 1. R.P-M. (Río Paraná Medio), 2. R.B. (Río Bermejo Medio) y 3. E.T. (Embalse El Tunal).



Cuenca Media del Paraná: El río Paraná es el segundo en importancia de América del Sur. Se denomina Paraná medio a partir de la confluencia con el río Paraguay presentando cambios en sus características geomorfológicas, hidrológicas y limnológicas, predominante de llanura de inundación, que crece en importancia aguas abajo hasta aproximadamente la ciudad de Paraná (Quirós y Cuch, 1989; Drago y Amsler, 1988). El Paraná medio recibe un aporte de aproximadamente 108 tm/año de sólidos suspendidos del río Bermejo (Drago y Amsler, 1988). La producción de fitoplancton alcanza valores máximos en la estación seca y disminuye con las crecidas, tanto la temperatura y la corriente juegan un rol importante en la abundancia planctónica (Quirós y Cuch, 1989; Drago y Amsler, 1988).

Cuenca Media del Bermejo: El río Bermejo, integra la Gran Cuenca del Plata, es un afluente del río Paraguay, el que a su vez desemboca en el río Paraná, que fluye al Atlántico a través del río de la Plata (López y cols., 2002).

El régimen hidrológico de la cuenca del río Bermejo medio-inferior presenta variaciones estacionales en su caudal. El período de inundación tiene lugar durante la época lluviosa (Noviembre-Abril), en la cual se producen las grandes crecientes. El estiaje se produce durante la estación seca (Mayo-Octubre), que se caracteriza por el desecamiento progresivo y a veces total de los cuerpos de agua. Estas variaciones provocan en el sistema un conjunto de cambios que son de vital importancia para la dinámica de las comunidades acuáticas (Regidor y Mosa, 2003). El área de la Cuenca es de 25 800 km² con un caudal medio anual de 101 m³/s y el caudal de sólidos en suspensión de 90·10⁶ tm/año compuesto de un 80% de limo y arcilla (Pérez Ayala, y cols., 2000).

Embalse El Tunal: Ubicado en el noroeste argentino (entre los paralelos 25° 14' 39,7" y 25° 15' 53,6" S y los meridianos 64° 32' 43,8" y 64° 31' 22,5" O). Este reservorio regula la Alta Cuenca del Juramento tiene a una altura de 460 msnm, siendo su capacidad actual de 472 msnm y alcanza un volumen de 147 hm³. El régimen pluvial presenta dos periodos bien marcados: el estiaje que se extiende desde Abril a

Octubre y el período de crecidas con máximos caudales en el mes de febrero (Luna y cols., 2002). Los niveles de clorofila a en el embalse El Tunal mostró una concentración estable en el año 2005 de fitoplancton, luego de varios blooms algales ocurrido a lo largo del período de monitoreo. En cuanto al zooplancton se caracteriza por tener amplias fluctuaciones en la riqueza de especies a lo largo de las estaciones del año (Mosa, 2005).

Material y métodos

El material analizado proviene de la pesca comercial artesanal de dos ambientes lóticos: el río Paraná medio durante el periodo Noviembre de 1986 a Marzo de 1987 (Gosso, 1989) y el río Bermejo medio entre los meses de Julio de 2001 a Julio 2003 (Escobar, 2004) ubicados en las Provincias de Entre Ríos y Salta respectivamente. En el Embalse El Tunal ubicado en la Cuenca del río Juramento en la Provincia de Salta (ambiente léntico) las capturas provienen de la pesca exploratoria durante los meses de Noviembre a Diciembre de los años 2003, 2004 y 2005 (Escobar y cols., 2006).

Los períodos de muestreo en los tres sitios muestreados, corresponden al momento del pico de desove de la especie. La reproducción se inicia con las primeras lluvias a inicios de Noviembre, cuando todas las hembras se encuentran maduras (estadio IV) o en maduración (estadio III). Para Enero, aproximadamente el 70% de los ejemplares está desovando (estadio V). Hacia fines de Enero y durante los primeros días de Febrero, la mayor parte de los sábalo ha desovado (estadios VI o II) y desde marzo, la mayoría de las hembras de la población se encuentra en estadio II, en reposo (Gosso, 1989; Regidor, 2009). La época de desove en el sábalo se produce entre mediados de Noviembre y mediados o fines de Enero, con un pico de individuos desovantes a fin de año, aunque siempre es posible encontrar una pequeña proporción de hembras maduras en otras épocas del año (Gosso, 1989; Escobar, 2004; Regidor, 2009).

Para cada ejemplar (en fresco) se registró la longitud total (L_t) y estándar (L_{std}), medidas en centímetros con una precisión de 0,5 cm y el peso total (W_t), con una balanza tipo romana de precisión de 50 g. Posteriormente cada pescado fue limpiado, obteniéndose también el peso eviscerado. Además se registró fecha de captura, sitio, sexo y estado de desarrollo gonadal macroscópico de cada individuo (Gosso, 1989; Escobar, 2004; Escobar y cols., 2006).

Adicionalmente, se registró el peso de las gónadas (W_g) en las hembras que se encontraban en estado de maduración, maduración total y postfreza. Posteriormente las gónadas fueron fijadas en formol al 10%, para su posterior traslado al laboratorio.

Para determinar el estado de madurez sexual, se asignó una escala de madurez establecida de acuerdo a una combinación de características morfológicas macroscópicas y microscópicas, que consideran color, transparencia, irrigación, turgencia, tamaño y posición en la cavidad abdominal. A partir de la información obtenida por diversos autores (Pignalbieri, 1965, FUEM.NUPELIA/ITAUPÚ Binacional 1987; Hirt de Kunkel y Flores, 1994; Regidor y Mosa, 2002) se establecieron los siguientes estados de maduración gonadal que caracterizan el ciclo reproductivo de la especie para cada ambiente (Gosso, 1989; Escobar, 2004; Escobar y cols., 2006):

Estado I - Inmaduro: Los ovarios son incoloros y transparentes y ocupan aproximadamente la tercera parte de la cavidad abdominal, alcanzan una longitud 25% de la talla total del pez. La irrigación no es evidente. Los ovocitos alcanzan un diámetro de hasta 100 μm , presentan núcleos grandes de forma redondeada u ovalada, provisto de numerosos nucléolos. Los ovocitos no se visualizan a simple vista.

Estado II - Reposo: Las gónadas tienen su tamaño aumentado, mantienen la forma y adquieren una coloración rosada. Los ovocitos alcanzan un diámetro de 200 µm, no son tan evidentes. Presentan nucléolos numerosos y dispuestos en la periferia.

Estado III - En maduración: Los ovarios presentan una coloración rosada con alguna tonalidad grisácea; con vasos muy marcados. Los ovocitos son visibles alcanzando diámetros desde 300 hasta 810 µm, también se encuentran ovocitos del estado anterior. Presentan numerosas vesículas vitelinas dispuestas en la periferia del citoplasma. Comienzo de la vitelogénesis.

Estado IV - Maduro: El ovario aumenta su volumen debido al crecimiento de los ovocitos maduros. El color de la gónada presenta una tonalidad grisácea más pronunciada y en algunos casos un aspecto parduzco. Su peso representa el 15% del peso total del ejemplar. Los ovocitos miden hasta 1 150 µm, transparentes, observándose también ovocitos en otros estadios anteriores. Los ovocitos se hallan en etapa de vitelogénesis avanzada, presentando el citoplasma totalmente cubierto de glóbulos de vitelo.

Estado V - Freza: Las gónadas alcanzan su máximo tamaño, ocupando casi la totalidad de la cavidad abdominal. El color de la gónada es grisáceo amarillento. La pared de los ovarios es muy delgada, los vasos sanguíneos se hallan bien marcados. El peso del ovario representa hasta 25% del peso del total del ejemplar. Los óvulos maduros llegan a medir hasta 1 200 µm de diámetro, son abundantes que llevan a los órganos a replegarse sobre sí mismos, observándose el abdomen de las hembras muy dilatado. En los ovocitos, se observa un crecimiento celular; núcleo y nucléolos poco evidentes; gránulos de vitelos aumentan en número y diámetro.

Estado VI - Postfreza: Debido a la liberación de los ovocitos, los ovarios se tornan flácidos. Su color se torna anaranjado rojizo. Se observan algunos óvulos que no fueron eliminados y que serán probablemente reabsorbidos.

Cálculo de la Fecundidad

La Fecundidad absoluta se define como el número de ovocitos maduros presentes en el ovario de la hembra en momentos previos al desove. Su estimación es de suma importancia en los estudios de biología reproductiva y dinámica poblacional (Iwazskiw, 2000).

La fecundidad absoluta se estimó a partir de los recuentos de 104 ejemplares hembras en estado IV y V de madurez reproductiva pertenecientes a los muestreos realizados en los mencionados ambientes. Se separaron los ovocitos del tejido ovárico, tomándose tres submuestras que fueron extraídas de los ovarios anteriormente pesados. Cada submuestra tuvo un peso de 0,5 g, registrados con una balanza analítica, con una precisión de 0,001 mg.

Para el recuento de los ovocitos se utilizó una lupa binocular con ocular micrométrico, contando solo aquellos cuyos diámetros oscilaron entre 900 a 1 350 µm, aplicando luego el método gravimétrico según Bagenal (1968). Para estimar el número total de ovas en cada ovario (Iwazskiw, 2000), de acuerdo a la siguiente expresión:

$$F = N \cdot W_g / W_{\text{Subm}}$$

donde: N es el número promedio de huevos recontados en las tres submuestras, W_g es el peso gonadal y W_{Subm} es el peso de la submuestra, es decir 0,5 g.

Las estimaciones de fecundidad absoluta se relacionaron con la longitud estándar, el peso total y el peso gonadal del pez mediante la siguiente regresión lineal (Iwaszkiw, 2000):

$$F = a \cdot x + b$$

siendo a y b, constantes de proporcionalidad, y x la longitud estándar, peso total o el peso gonadal de los ejemplares (Hirt de Kunkel, 1985; Vera de Mintzer y Monasterio de Gonzo, 1991; Iwaszkiw, 2000; Massutí y Morales-Nin, 1997), calculándose el valor de t Student con un nivel de significación del 95% (Sokal y Rohlf, 1981).

Para establecer diferencias entre sitios se realizó un ANCOVA, seguido de la prueba de Tukey ($p < 0,05$), usado para comparar la fecundidad de los tres sitios utilizando el software estadístico InfoSTAD versión 2004.

Resultados y Discusión

Variaciones de la fecundidad

Se analizaron los datos obtenidos de la fecundidad absoluta de ejemplares hembras maduras que se encontraron en estados IV o V de madurez reproductiva provenientes de los ríos Paraná Medio, río Bermejo Medio y Embalse El Tunal. Sobre variaciones de de fecundidad, confirma lo reportando por Sverlij y cols., (1993) los cuales mencionan que la especie puede presentar variaciones en las diferentes áreas de distribución.

En la Tabla 1 se detallan los valores máximos y mínimos de fecundidad absoluta, longitud estándar y peso totales para cada sitio estudiado.

Tabla 1. Estadística descriptiva en las hembras de *P. lineatus* para ambientes lénticos y lóticos detallados (Fecundidad absoluta en número de ovocitos/ovario; longitud estándar L_{std} en cm; y pesos total (W_t) y gonadal (W_g) en g).

Estadístico	Fecundidad Absoluta	L_{std} (cm)	W_t (g)	W_g (g)
Río Paraná Medio n = 39				
Media	545,923	46	2,721	496
Error típico	52,094	0,4	96	47
Desv. estándar	325,327	3	599	292
Mínimo	109,690	44	1,950	93
Máximo	1,604,200	49	3,800	1,300
Río Bermejo n = 33				
Media	632,332	44	1,856	410
Error típico	46,698	2	134	37
Desv. estándar	268,258	6	768	210
Mínimo	230,128	40	1,400	152
Máximo	1,440,157	59	3,900	1,085
Embalse El Tunal n = 32				
Media	1,282,682	51	3,961	820
Error típico	73,600	0,6	146	41
Desv. estándar	416,344	3,2	828	234
Mínimo	522,087	54	4,170	355
Máximo	2,224,880	54	5,050	1,370

Comparación de la correlación entre la Fecundidad y caracteres merísticos en los tres ambientes

El análisis de los índices de correlación entre las estimaciones de fecundidad absoluta (Ft) y los caracteres merísticos para cada sitio se detallan en la Tabla 2.

Tabla 2. Valores del coeficiente de correlación (r) de la Fecundidad absoluta (Ft) y los datos biométricos.

	Río Paraná medio n=39	Río Bermejo medio n=33	Embalse El Tunal n=32
Ft vs Longitud estándar (L_{std})	Ft=64424·L _{std} -2000000 r = 0,5428	Ft=34847·L _{std} -903594 r = 0,785	Ft=75391·L _{std} -3000000 r = 0,5812
Ft vs Peso Total (W_t)	Ft=353,55·W _t -416127 r = 0,6511	Ft=275,25 · W _t +121,453 r = 0,788	Ft=296,13·W _t +109778 r = 0,5891
Ft vs Peso gonadal (Wg)	Ft=1077,7·Wg+11692 r = 0,966	Ft=1,224,1·Wg+129,904 r = 0,958	Ft=1731,8·Wg-13779 r = 0,9743

Para los estudios de fecundidad absoluta diversas variables merísticas como la longitud estándar, el peso total y el peso gonadal se correlacionaron significativamente para cada uno de los sitios de estudio (Fecundidad relativa) (Figura 2).

Figura 2. Diagrama de dispersión del número de ovocitos para ambos ovarios en función de la longitud estándar (en cm) y recta de regresión lineal ajustada por cuadrados mínimos para los sitios.

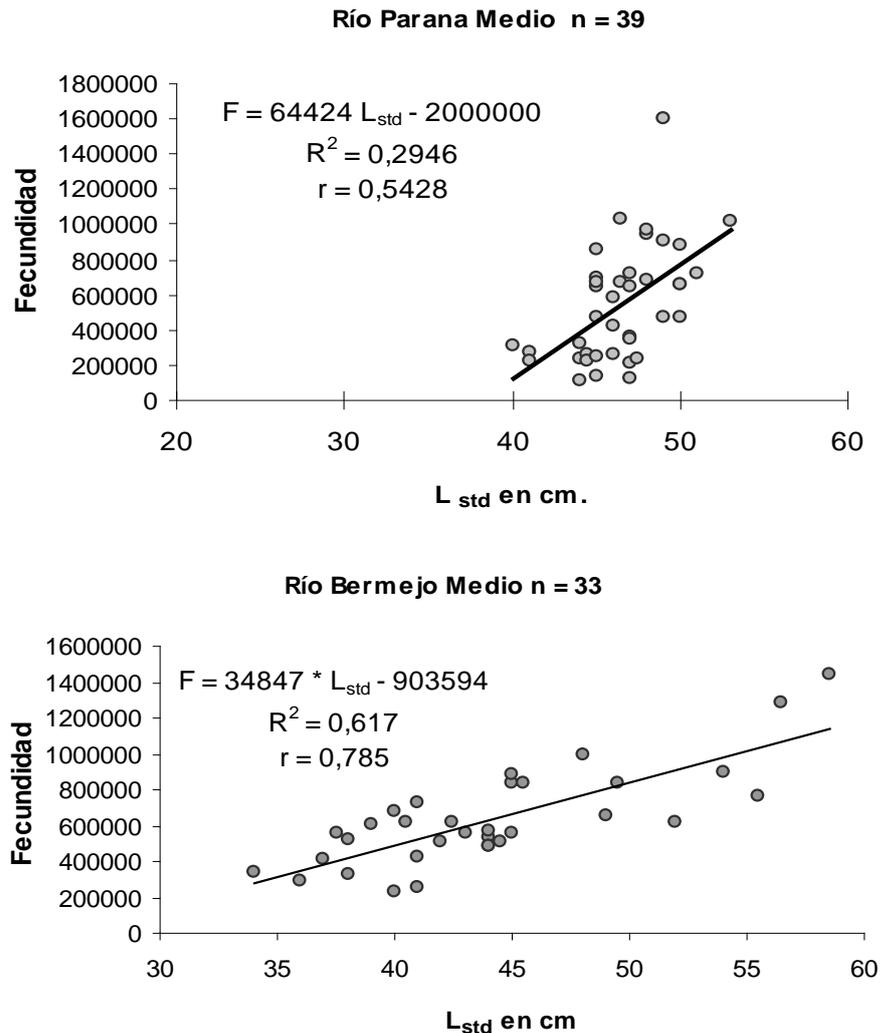
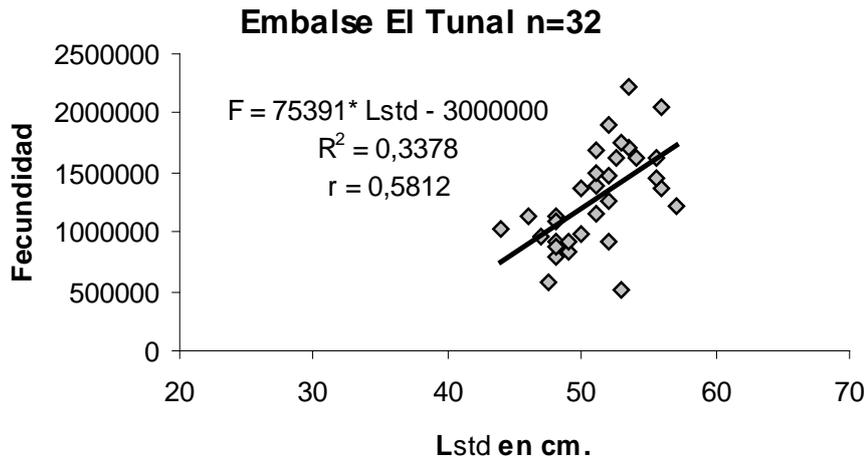


Figura 2 (cont). Diagrama de dispersión del número de ovocitos para ambos ovarios en función de la longitud estándar (en cm) y recta de regresión lineal ajustada por cuadrados mínimos para los sitios.



Comparando la fecundidad absoluta y relativa hallada en el río Paraná Medio y en el Bermejo se encontró que para individuos de una misma talla o peso, los ejemplares del Bermejo presentaron un mayor número de ovas. En cuanto a la fecundidad observada en el Embalse no se observan diferencias de la misma para los intervalos de tallas menores, en cambio a medida que la talla aumenta se eleva superando a la hallada en otros ambientes reófilos descritos por Picotti y cols., (1989) (en Sverlij y cols., 1993).

Al efectuar la comparación de la fecundidad en estos tres ambientes evidencia una notable respuesta a condiciones ambientales diferentes que se reflejan en sus estrategias reproductivas como resultado de las adaptaciones a estos hábitats. La fecundidad en el Bermejo es mayor a la obtenida en los cuerpos lénticos del valle de inundación del Paraná Medio y menor comparada con la del Embalse El Tunal.

El análisis estadístico ANCOVA fue significativo, detectando diferencias entre sitios. Se aplicó la prueba de Tukey revelando diferencias significativas entre los sitios (Tabla 3).

Tabla 3. A) El análisis estadístico mediante ANCOVA seguido de B) un test de comparación de medias ajustadas de Tukey ($p < 0,05$) entre los sitios, resultó significativo.

A - Variable dependiente: Fecundidad Absoluta				$r^2 = 0,66$	
Coefficiente de Variación	SC	gl	CM	F	p
L _{std}	3904204425797,33	1	3904204425797,33	50,09	<0,0001
Error	77940419664643,84	100	779404196646,44		

B - Sitio	Medias Ajustadas Ovocitos maduros	Paraná medio	Bermejo medio	Embalse El Tunal
Paraná medio	575687,20	*		
Bermejo medio	775792,71		*	
Embalse El Tunal	1098463,35			*

Análisis y Discusión

La interacción compleja entre geomorfología e hidrología de los ambientes acuáticos naturales determina cambios en las características biológicas de algunas especies

presentes en sistemas de llanura inundable de grandes ríos, que se reflejan en los cambios en la abundancia de especies como el sábalo *P. lineatus*, y causa modificaciones en sus tácticas reproductivas. Se suma a esto la regulación de los regímenes hidrológicos del río a lo largo del sistema que afectan de manera negativa y en particular la reproducción de las especies migratorias (Quirós y Cuch, 1989; Terraes y cols., 1999; Mosa, 2005)

La fecundidad para las hembras en el Embalse El Tunal, fue comparativamente mayor respecto a hembras de la misma talla y peso capturadas en los ríos Bermejo medio y Paraná medio. La fecundidad media en el embalse duplica la de las hembras de ambos ríos.

Estos resultados demuestran que las poblaciones de sábalo (*P. lineatus*) se adaptan a las distintas condiciones de los cuerpos de agua en los que habita. Por otra parte, en el caso del embalse, la casi inexistencia de fluctuaciones del nivel de agua, se limita el inicio de migraciones reproductivas aguas arriba del mismo. La reproducción estaría así condicionada a años excepcionalmente óptimos en los que se producirían fluctuaciones extremas por lluvias, por lo que los individuos incrementan la fecundidad para compensar los años con baja reproducción.

Si comparamos la respuesta adaptiva de otras poblaciones de sábalos en otros ambientes como los estudios realizados por Izyumov y Kas'yanov (2000) en el Dique que regula el río Pilcomayo, estos autores registraron diferencias en el comportamiento reproductivo en grupos de *P. lineatus* capturados en sitios diferentes (aguas arriba, embalse y aguas abajo). Según estos autores, cuando las poblaciones se hallan aisladas geográficamente, la reproducción se produce en tiempos desfasados debido a las condiciones específicas de cada lugar (salinidad, temperatura). Considerando las conclusiones de Picotti y cols. (1989 en Sverlij y cols., 1993), no pudieron explicar las diferencias de fecundidad a través de la relación longitud y el peso ni con el factor condición que explicara el aumento de la fecundidad en ejemplares del Paraná medio.

Concluimos que esta marcada diferencia de la fecundidad del Embalse El Tunal es una consecuencia de la adaptación a este ambiente.

Agradecimientos

A la Lic. Cecilia Gosso por facilitarnos los registros originales de los muestreos de 1989 en el Paraná Medio.

Bibliografía

1. Araya, P.R., S.B. Sverlij. (1999). Edad y crecimiento de *Prochilodus scrofa* (Characiformes, Prochilontidae) en el Alto Río Paraná, Argentina. *Iherengia, Serie Zoología*, Porto Alegre, (86): 45-54
2. Bagenal, T.B. (1968). Aspects of fish fecundity. *Ecology of freshwater fish production*, 4: 75-101
3. Bonetto, A. (1963). Investigaciones sobre migraciones de peces en los ríos de la Cuenca del Plata. *Ciencia e Invest.* 19 (1-2): 12-26
4. Bonetto, A., C. Pignalberi, E. Cordiviola de Yuan, O. Oliveros. (1971). Informaciones complementarias sobre migraciones de peces en la Cuenca del Plata. *Physis.* 30(81): 505-520
5. Bowen, S.H. (1983). Detritivore in Neotropical Fish Communities. *Environmental Biol. Fishes*, 9:137-144
6. Bowen, S.H., A.A. Bonetto, M.O. Ahlgren. (1984). Microorganism and detritus in the diet of a typical neotropical riverine detritivore, *Prochilodus platensis* (Pisces: Prochilontidae). *Limnol. Oceanog.* 29 (5): 1120-1122
7. Cordiviola de Yuan, E., C. Pignalberi. (1981). Fish populations in the Paraná river. 2. Santa Fe and Corrientes areas. *Hidrobiología* 77: 261-272
8. Drago, E.C., M.L. Amsler. (1988). Suspended sediment at a cross section of the Middle Paraná River: concentration, granulometry and influence of the main tributaries. *Int. Assoc. Sci. Hydrology* 174: 381-396

9. Escobar, E. (2004). *Tesis de Licenciatura: Biología reproductiva del sábalo Prochilodus lineatus (Valenciennes, 1847) en el Río Bermejo. Su implicancia en el manejo pesquero.* Facultad de Ciencias Naturales, Universidad Nacional de Salta. 46 pp.
10. Escobar, E., H.A. Regidor, S.G. Mosa, J.M. Iwaszkiw. (2006). Fecundidad del sábalo *Prochilodus lineatus* en un Embalse Neotropical. *Libro de Resúmenes XXII Reunión Argentina de Ecología "Fronteras en Ecología: hechos y perspectivas"*. Ciudad de Córdoba, Argentina. 14 pp.
11. FUEM. NUPELIA/ITAIPÚ Binacional. (1987). *Ictiofauna e biología pesqueira. Relatório do Projeto.* Fundação Universidade Estadual de Maringá. Maringá, 640 pp.
12. Géry, J., V. Mahnert, C. Dlouhy. (1987). Poissons Characoides non Characidae du Paraguay (Pisces, Ostariophysi). *Rev.Suisse Zool.* 94(2): 357-464
13. Gosso, M.C. (1989). *Aportes a la reproducción de peces del Río Paraná Medio (Paraná, Entre Ríos). Sábalo (Prochilodus lineatus) y armado (Pterodoras granulosus).* Seminario de Licenciatura. Universidad CAECE.
14. Hirt de Hunkel, L.M. (1985). Ciclo reproductivo y fecundidad del dorado *Salminus maxillosus Valenciennes, 1840* (Pisces: Characiformes: Characidae). *Historia Natural* 5(14): 105-118
15. Hirt de Kunkel, L., S.A. Flores. (1994). Reproducción de *Prochilodus scrofa* (Steindachner, 1881). Osteichthyes, Prochilodontidae : Histología y escala de maduración de ovarios. *Boletín del Instituto de Pesca.* 21 (único):83-94
16. InfoStat (2004). *InfoStat, versión 2004. Manual del Usuario.* Grupo InfoStat, FCA, Universidad Nacional de Córdoba. Primera Edición, Editorial Brujas Argentina.
17. Iwaszkiw, J.M. (2000). Biología Reproductiva. En: Iwaszkiw, J.M., H.L. Lopez (Eds.) *Ictiología Continental Argentina.* Universidad CAECE. Buenos Aires, Argentina. 19-23
18. Iwaszkiw, J.M. (2001). *Pesquerías Continentales del tramo argentino de la Cuenca del Plata.* Consejo Federal de Inversiones. <http://documentos.cfired-negocios.org.ar/multi.php?folderid=225364>.
19. Iwaszkiw, J.M. (2007). Estadísticas de las exportaciones pesqueras de la Cuenca del Plata, Argentina (1994-2006). *Congreso Internacional sobre el Desarrollo, Medio Ambiente y Recursos Naturales: Sustentabilidad a múltiples niveles y escala. Sistemas e Inversiones en pesquerías continentales y ecología acuática.* Cochabamba, Bolivia: 1138-1142
20. Izyumov Y.G., A.N. Kas'yanov. (2000). Intraspecific structure and morphological Variation of *Prochilodus lineatus*, (Characoidei, Curimatidae) in the Río Pilcomayo Basin (South America). *Journal of Ichthyology* 40(6):457-466
21. López, H.L. (2001). Estudio y el uso sustentable de la biota austral: Ictiofauna Continental Argentina. *Rev. Cubana Invest. Pesq.* (Suplemento especial, versión electrónica) ISSN CUB 0138-8452
22. López, H.L., C.C. Morgan, M.J. Montenegro. (2002). Ichthyological Ecoregions of Argentina. Documents Serie, *ProBiota*, Electronic version, 2002. ISSN 1666-731X. División Zoología Vertebrados, Museo de La Plata
23. Luna, D.S., M.M. Salusso, L.B. Moraña. (2002). Procesos de Autodepuración en Ríos y Embalses del Noroeste Argentino (Salta y Tucumán). *Congreso Regional de Ciencia y Tecnología NOA 2002.* Secretaria de Ciencia y Tecnología, Universidad Nacional de Catamarca. Sección: Ciencias Naturales: 1-12
24. Massutí, E., B. Morales-Nin. (1997). Reproductive biology of dolphin- fish (*Coryphaena hippurus* L.) off the island of Majorca (western Mediterranean). *Fisheries Research* 30: 57-65
25. Mosa, S.G. (2005). *Informe Final. Programa de Monitoreo Ambiental Embalses Cabra Corral, Peñas Blancas y El Tunal.* AES JURAMENTO S.A. 67 pp.
26. Nachi, A.M., F.J. Hernandez-Blazquez, R.L. Barbieri, R.G. Leite, S. Ferri, M. Tokumaru Phan. (1998). Intestinal histology of a detritivorous (iliophagous) fish *Prochilodus scrofa* (Characiformes, Prochilontidae). *Annales des Sciences Naturelles.* 2:81-88
27. Payne, A.I. (1986). *A survey of the rio Pilcomayo sábalo fishery in july 1986.* Dept. Biol. Sci., Conventry Lanchester Polytechnica, UK, Overseas Development Administration, 56 pp.
28. Payne, A.I., M.J. Harvey. (1989). An Assesstement of the *Prochilodus platensis* Holmeberg population in the Pilcomayo River fishery, Bolivia, using scale-based and computer- assisted methods. *Aquac. and Fish Management*, 20: 233-248
29. Pérez Ayala, F., S. Rafaelli, J.M. Bazan. (2000) *Problemática de los sedimentos de la Cuenca del Río Bermejo.* Comisión Regional Río Bermejo. COREBE. 17 pp.
30. Picotti, G.C., Telichevsky de Folguera, S. (1989). Estudio comparativo de la fecundidad del sábalo *Prochilodus platensis* Holmberg del río Paraná en las áreas de Bella Vista y Rosario. *Resúmenes de Comunicaciones XIV Reunión Argentina de Ecología*, Abril de 1989. Jujuy – Argentina.

31. Pignalbieri, C.T. (1965). Evolución de las gónadas en *Prochilodus platensis* y ensayo de clasificación de los estados sexuales- (pisces, Characidae). *Anales II Congreso Lationamericano. Zoología*. Vol 2: 203 -208
32. Quirós, R., S. Cuch (1989). The fisheries and limnology of the lower Plata Basin. In: D.P.(Ed.) Proceedings of the International Large River Symposium. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci*, 106: 429-443
33. Regidor H. 2009. *Sustentabilidad de la Pesquería Artesanal del Río Bermejo*. Probiota, FCN y M, Universidad Nacional de La Plata, Serie Documentos N° 4 90 pp. ISSN 1666-731X.
34. Regidor H., Mosa. S. (2003). Monitoreo de la pesca artesanal en el Río Bermejo, Salta, Argentina. En: Cappato J., J. Peteán, N. Oldani (Eds). *Pesquerías Continentales en América Latina. Hacia la Sustentabilidad del Manejo Pesquero*. Fundación Proteger y Universidad Nacional de Litoral. 141-148
35. Regidor, H., Mosa, S. (2002). Evaluación de las medidas de regulación en la pesquería artesanal del Río Bermejo, Argentina. *Revista Aquatic* 17. Disponible en <http://www.revistaaquatic.com/aquatic/art.asp?t=hyc=149>
36. Ringuélet, R.A., R.H. Aramburu, A. Aramburu. (1967). *Los peces argentinos de agua dulce*. Comisión de Investigación Científica, Prov. De Bs. As., La Plata: 204 pp.
37. Sokal, R., H. Rohlf. (1981). *Introducción a la Bioestadística*. Reverté. Ediciones S.A. Barcelona.
38. Sverlij, S., A. Espinach Ros, G. Orti. (1993). Sinopsis de los datos biológicos y pesqueros del sábalo *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847). *FAO Sinopsis sobre la Pesca*, N° 154, Roma. 64 pp.
39. Tablado, A., N.O. Oldani. (1984). Consideraciones generales sobre las migraciones de peces en el río Paraná. *Bol. Asoc. Ciencias Nat. Litoral*, IV (3):31-34
40. Terraes, J.C., J.A. Bechara, J.P. Roux, C. Flores-Quintana, H.A. Domitrovic, S. Sánchez. (1999). Ciclos reproductivos del sábalo (*Prochilodus lineatus*) y de la sardina de río (*Hemiodus orthonops*) (Pisces, Characiformes) en el río Paraná aguas abajo de la represa de la Yacyretá, Argentina. *Revista de Ictiología* 7(Número Especial):91-104
41. Vera de Mintzer, R., G. Monasterio de Gonzo. (1991). Ciclo sexual y fecundidad de *Pimelodus albicans* (Val. 1840) (Pisces: Siluriformes:Pimelodidae), de la provincia de Salta. *Rev. As. Cs. Naturales del Litoral* 22 (2): 19-34
42. Yossa, M.L., C.A.R. Araujo-Lima. (1998). Detritivory in two Amazonian fish species. *Journal of Fish Biology*. 52: 1141-1153