

HÁBITOS ALIMENTARIOS DE *Hyalella curvispina* SHOEMAKER, 1942 (AMPHIPODA: GAMMARIDEA) EN AMBIENTES LENÍTICOS DE LA LLANURA ALUVIAL DEL RÍO PARANÁ MEDIO

MIGUEL SAIGO, MERCEDES MARCHESE y LUCIANA MONTALTO

Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad Nacional del Litoral.
Instituto Nacional de Limnología (INALI- UNL-CONICET). Ciudad Universitaria, Paraje El Pozo s/n,
3000, Santa Fe, Argentina. E-mail: saigo@miguel.net.ar

RESUMEN

La asignación de los organismos a los grupos funcionales tróficos queda aún por resolver en la Región Neotropical ya que, generalmente se utilizan clasificaciones realizadas para especies de la Región Holártica. Así, *Hyalella curvispina* es citada como triturador, depredador, raspador y colector-recolector. El objetivo del trabajo fue determinar el grupo funcional trófico que integra *H. curvispina*. La hipótesis fue que *H. curvispina* consume preferentemente tejido vegetal, clasificándose en la categoría de triturador. Se recolectaron 30 individuos adultos para analizar su ingesta en tres ambientes leníticos durante el período abril-agosto del 2009. Los valores medios de las proporciones de cada ítem alimentario para los ambientes estudiados fueron: detritos 66,3%; tejido vegetal 28,2%; tejido animal 4,4% y algas 1,4%. Se encontraron diferencias significativas ($p < 0,01$) en los ítems consumidos por los organismos entre las lagunas. No se observaron diferencias significativas en el consumo entre machos y hembras. Se concluye que *H. curvispina* integra el grupo funcional de los colectores recolectores, siendo además un triturador facultativo.

Palabras clave:

grupos funcionales alimentarios, trituradores, ecología trófica.

**FEEDING HABITS OF
Hyalella curvispina SHOEMAKER,
1942 (AMPHIPODA: GAMMARIDEA)
IN FLOODPLAIN LAKES OF MIDDLE
PARANÁ RIVER**

MIGUEL SAIGO, MERCEDES MARCHESE y LUCIANA MONTALTO

Facultad de Humanidades y Ciencias, Universidad Nacional del Litoral.
Instituto Nacional de Limnología (INALI- UNL- CONICET). Ciudad Universitaria, Paraje El Pozo s/n,
3000, Santa Fe, Argentina. E-mail: saigo@miguel.net.ar

ABSTRACT

In the Neotropical region, the allocation of macroinvertebrates in functional feeding groups is usually based on classifications carried out for species of Holartic region. Thus, *Hyalella curvispina* is defined by many authors as a shredder, predator, scraper and collector-gatherer. The objective of this study was to allocate *H. curvispina* in a functional feeding group by the analysis of its diet among different sites. Our hypothesis was that *H. curvispina* is a shredder. The study was carried out in three lentic environments of Paraná River floodplain from April to August 2009 and 30 individuals were collected on each site. Gut contents were analyzed quantitatively. The mean values of the proportions of the food item were: detritus 66.3%, vegetal tissues 28.2%, animal tissues 4.4% and algae 1.4%. Significant differences ($p < 0.01$) were found in *H. curvispina* feeding habits between the floodplain lakes, but not between males and females. Therefore, we concluded that *H. curvispina* is defined as collector gatherer and facultative shredder.

Key words:

functional feeding groups, shredders, trophic ecology.

INTRODUCCIÓN

Los anfípodos son abundantes en los ambientes acuáticos y pueden representar una importante fracción de la biomasa total de los invertebrados (Peralta, 2001). Por sus hábitos alimentarios juegan un papel fundamental como productores secundarios y como fuente alimenticia para otros invertebrados, peces, anfibios y aves (Giorgi & Tiraboschi, 1999). Gran parte de los anfípodos bentónicos de Sudamérica pertenecen a Hyalellidae, no obstante Serejo (2004) ha realizado una propuesta de clasificación en base a cladística, donde considera que Hyalellidae y Najnidae son sinónimos de Dogielinotidae, lo cual aun se discute (Peralta & Grosso, 2009). Dentro de esta familia, el género *Hyalella* es el único que comprende especies de agua dulce y cuenta con más de 60 especies, de las cuales al menos 50 son sudamericanas. Actualmente, se cree que *Hyalella curvispina*, abarca un complejo de especies, debido a la gran homogeneidad morfológica que presentan (Peralta & Grosso, *op. cit.*).

H. curvispina es una especie que se encuentra principalmente asociada a macrófitas sumergidas y flotantes y en el bentos (Poi de Neiff, 1992; Giorgi *et al.*, 1996; Casset *et al.*, 2001). Se cuenta con estudios taxonómicos sobre *Hyalella curvispina* (Cavalieri, 1959; Grosso & Peralta, 1999, Peralta & Grosso, 2009), sobre su biología (Lopretto, 1982; García González & Souto, 1987), su dinámica poblacional (Casset *et al.*, 2001) y su papel como bioindicador de contaminación (Di Marzio & Saenz, 2006; Di Marzio *et al.*, 1999), pero aún es escasa la información sobre sus hábitos alimentarios.

El análisis de grupos funcionales alimenticios (GFA) se ha desarrollado y aplicado desde hace más de tres décadas y se basa en la agrupación de los organismos por la presencia de estructuras morfológicas y comportamentales que determinan modos similares de adquisición del alimento clasificándolos en: colectores recolectores, colectores filtradores, trituradores, raspadores y depredadores (Cummins, 1973; Cummins & Klug, 1979; Cummins & Wilzbach, 1985; Merrit & Cummins, 1996 a y b; Cummins *et al.*, 2005).

Aún se discute la escasez de trituradores en las regiones Tropical y Subtropical y sus posibles causas (Rosemond *et al.*, 2002; Capello *et al.*, 2004; Rueda Delgado *et al.*, 2006; Wantzen & Wagner, 2006). Los hábitos alimentarios de trituradores de diferentes regiones se encuentran descritos por numerosos autores (Rosi-Marshall & Wallace, 2002; Henriques Olivera *et al.*, 2003; Motta & Uieda, 2004; Cheshire *et al.*, 2005) y en Argentina se describen para larvas de insectos en ríos de primeros órdenes (Albariño, 2000; Albariño & Díaz Villanueva, 2006; Gill *et al.*, 2006; Reynaga, 2009), mientras que la dieta de los invertebrados dominantes del bentos de ambientes de la llanura aluvial del río Paraná aún se desconoce.

H. curvispina ha sido asignada por distintos autores a diferentes grupos funcionales. Cummins *et al.* (2005) consideran a la especie dentro del grupo funcional de los trituradores, mientras que Wantzen & Wagner (2006) sostienen que actuaría como raspador y depredador. Giorgi & Tiraboschi (1999) evaluaron el efecto del pastoreo de esta especie so-

bre algas epífitas y Poi de Neiff & Neiff (2006) además de incluir a *H. curvispina* en el grupo funcional de los raspadores consideran que actúa asimismo como colector recolector.

En el presente estudio se plantea la hipótesis que *H. curvispina* integra el grupo funcional de los trituradores y el objetivo fue determinar el grupo funcional que integra *H. curvispina* a través del análisis de su contenido intestinal en diferentes ambientes.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

Los ejemplares adultos de *H. curvispina* fueron recolectados en tres lagunas de la llanura aluvial del río Paraná con conexión directa al cauce y distinta cobertura vegetal: laguna Setúbal, laguna La Cuarentena y laguna Miní.

La laguna Setúbal (31° 42' S - 60° 38' O) se caracteriza por presentar un área costera con sedimento arenoso con escaso contenido de materia orgánica particulada gruesa en descomposición. La vegetación, principalmente flotante, se restringe al área litoral y las especies dominantes son *Eichhornia crassipes* (Mart.) Solms, *Pistia stratiotes* L., *Panicum* spp., *Salvinia* sp. y *Nymphoides* sp.

La laguna La Cuarentena (31° 40' S - 60° 32' O) presenta un sedimento limo-arcilloso, con vegetación arraigada cubriendo gran parte del área limnética, con dominancia de *E. azurea* (SW.) Kunth, *Myriophyllum* sp., *Ludwigia peploides* (H.B.K) Raven, *Victoria cruziana* Orb., *Salvinia* sp., *Azolla* sp. y *E. crassipes*.

La laguna Miní (31° 37' S - 60° 39' O) presenta sedimento de fondo limo-arcilloso, abundante materia orgánica particulada gruesa en descomposición y dominancia de *E. crassipes* cubriendo el área litoral y parte de la limnética, encontrándose en bajas proporciones *Salvinia* sp., *Nymphoides* sp., *Utricularia* sp. y *Myriophyllum* sp.

RECOLECCIÓN Y ANÁLISIS DE DATOS

Para el análisis de la dieta de *H. curvispina*, se recolectaron 90 ejemplares adultos asociados a macrófitas en las tres lagunas estudiadas desde abril a agosto del 2009 y los ejemplares fueron fijados en formol al 10%. Se registraron las siguientes variables ambientales: temperatura del agua, pH, conductividad, oxígeno disuelto (con multiparámetro Horiba U-10), profundidad y transparencia (con disco de Secchi).

A los efectos de determinar si la dieta de *H. curvispina* presenta variaciones en relación con la composición de especies de macrófitas se realizó un muestreo complementario en la laguna Miní en noviembre recolectando ejemplares (n=30) en una asociación vegetal integrada por proporciones similares de *E. crassipes*, *Salvinia* sp. y *Pistia* sp.

El análisis del contenido intestinal de los ejemplares se realizó a través de la disección ventral bajo microscopio estereoscópico (4x). El material extraído fue colocado sobre un portaobjeto con una solución de glicerina (50%) y luego analizado cuali y cuantitativamente. El análisis cuantitativo se realizó bajo microscopio óptico utilizando una cuadrícula ocular de 10 x 10 según Cheshire *et al.* (2005). La estimación de la abundancia y proporción de cada ítem alimentario se realizó mediante el análisis del contenido total de los ejemplares de cada ambiente estudiado. Los ítems alimentarios considerados fueron: detritos (materia orgánica particulada fina y microbiota asociada y partículas minerales), algas, tejido vegetal y tejido animal. Los ítems alimentarios no fueron expresados en términos relativos o porcentuales sino en valores absolutos, es decir en unidades de área, lo cual permite la aplicación de test paramétricos.

Se recolectaron ejemplares de las especies vegetales dominantes y se determinaron sus características histofoliarias como referencia para la identificación de los restos hallados en los contenidos intestinales de *H. curvispina*, siguiendo las metodologías detalladas en Arriaga (1986). La abundancia de los ítems alimentarios obtenidos en campo se analizó aplicando ANOVA factorial (utilizando como factores fijos a ambientes y sexo) y el post test de Diferencias Mínimas Perceptibles (DMS) para determinar diferencias significativas entre los distintos ambientes estudiados, sexos de los organismos y la interacción entre ambos utilizando el Software SPSS 11.5. Para realizar la comparación entre ítems, se calculó la importancia relativa utilizando el porcentaje de superficie ocupada por cada ítem y su frecuencia (Cortés, 1997):

$$\text{Importancia relativa} = S\% \cdot Fr\%$$

donde S% es la superficie ocupada por determinado ítem expresada en términos porcentuales y Fr% es la frecuencia de determinado ítem expresada en términos porcentuales.

RESULTADOS

Las variables ambientales medidas en los sitios de muestreo indican condiciones limnológicas similares. No obstante, el punto de muestreo de la laguna Miní se diferencia de los otros por una mayor profundidad (Tabla 1) y una dominancia de *E. crassipes*.

La proporción de hembras y machos respectivamente fue del 66% y 33% (laguna Setúbal), 46% y 54% (laguna La Cuarentena), 30% y 70% (laguna Miní en Agosto) y 47% y 53% (laguna Miní en Noviembre).

El detrito fue el ítem alimentario que se halló en mayor proporción y frecuencia en los contenidos intestinales de *H. curvispina* seguido por tejido vegetal. Los restos animales

y las algas filamentosas fueron ítems mucho menos frecuentes y con menor proporción de superficie ocupada (Fig.1-3). A diferencia de ello, en el muestreo complementario en la laguna Miní, el tejido vegetal fue el ítem dominante (Fig. 4)

En cuanto al contenido vegetal, se observó que el tejido de raíz es un ítem muy importante dentro de la dieta de *H. curvispina* y un alto porcentaje de restos vegetales no pudieron ser identificados, debido al avanzado proceso de digestión. En la mayoría de los contenidos intestinales no fue posible realizar la determinación taxonómica de los restos animales (Fig. 5).

Se encontraron diferencias significativas entre ambientes en relación con los ítems alimentarios detrítico y tejido vegetal. Para los ítems restantes (algas y tejido animal) no se registraron diferencias significativas entre los ambientes. La prueba DMS determinó que las diferencias significativas encontradas corresponden a la laguna Miní. No se hallaron diferencias significativas en los contenidos intestinales entre machos y hembras ($p>0,01$) (Fig. 6-9).

En el análisis de varianza factorial utilizando como factores fijos a los ambientes y el sexo se obtuvieron diferencias significativas ($p>0,05$) entre los ambientes pero no entre sexos. El efecto de interacción entre factores tampoco resultó significativo ($p>0,05$).

	Laguna Setúbal	Laguna La cuarentena	Laguna Miní (agosto)	Laguna Miní (noviembre)
Profundidad (m)	0,13	0,17	2,05	3,06
Transparencia (m)	0,13	0,17	0,59	0,73
pH	7,6	7,2	7,3	7,3
Temperatura (C°)	23	17	20	29
Oxígeno disuelto (ppm)	7,7	7,3	7,1	7,3
Conductividad ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$)	92	110	84,5	85,1

Tabla 1. Variables ambientales medidas en las estaciones de muestreo.

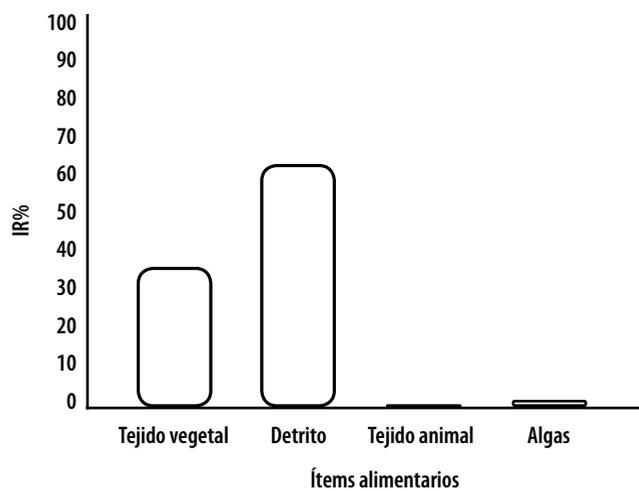


Figura 1. Importancia relativa porcentual de cada ítem alimentario en la laguna Setúbal.

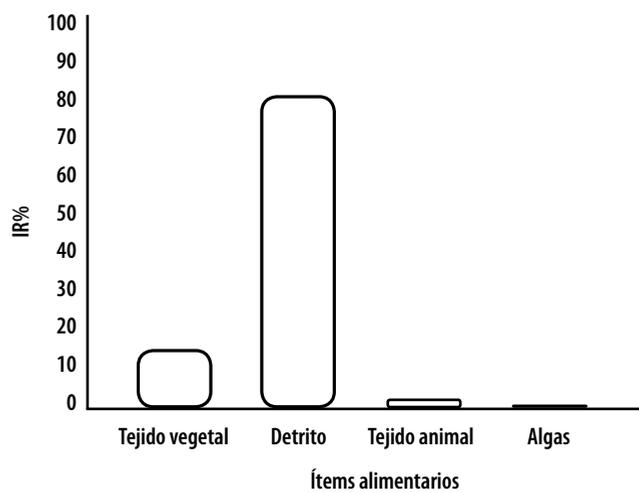


Figura 2. Importancia relativa porcentual de cada ítem alimentario en la laguna La Cuarentena.

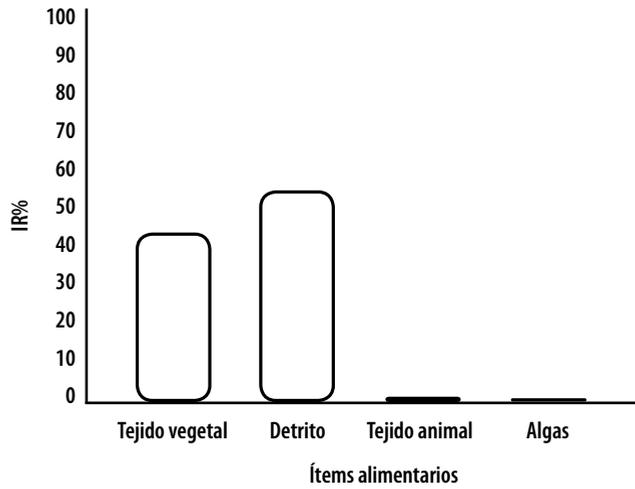


Figura 3. Importancia relativa porcentual de cada ítem alimentario en la laguna Miní en el mes de agosto.

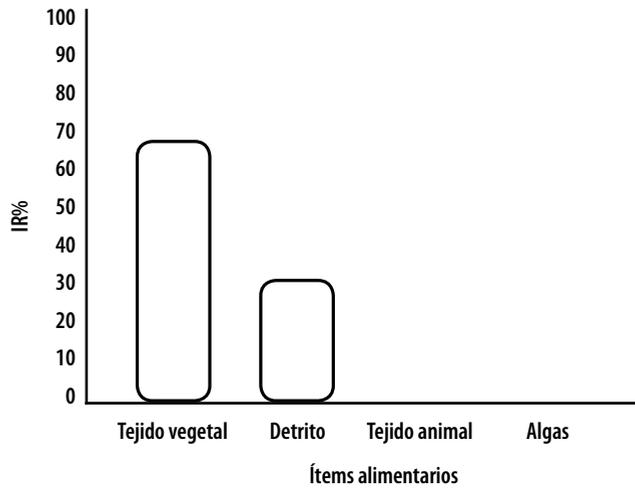


Figura 4. Importancia relativa porcentual de cada ítem alimentario en la laguna Miní en el mes de noviembre.

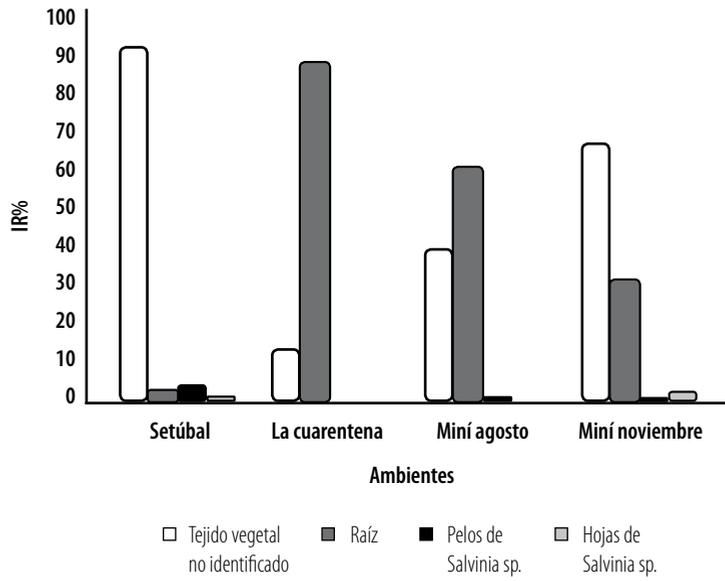


Figura 5. Importancia relativa porcentual de cada ítem alimentario de origen vegetal en los cuatro muestreos.

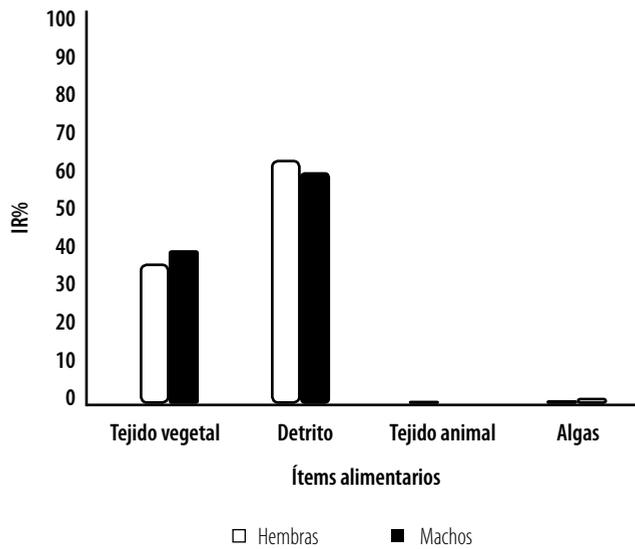


Figura 6. Importancia relativa porcentual de cada ítem alimentario en machos y hembras *H. curvispina* de la laguna Setúbal.

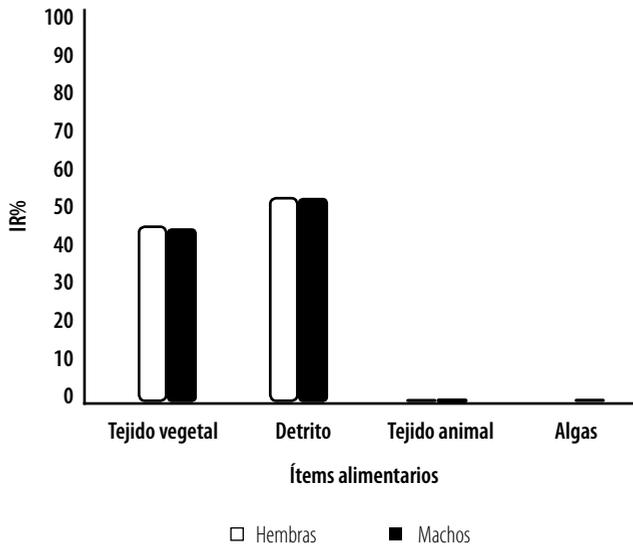


Figura 7. Importancia relativa porcentual de cada ítem alimentario en machos y hembras de *H. curvispina* en la laguna La Cuarentena.

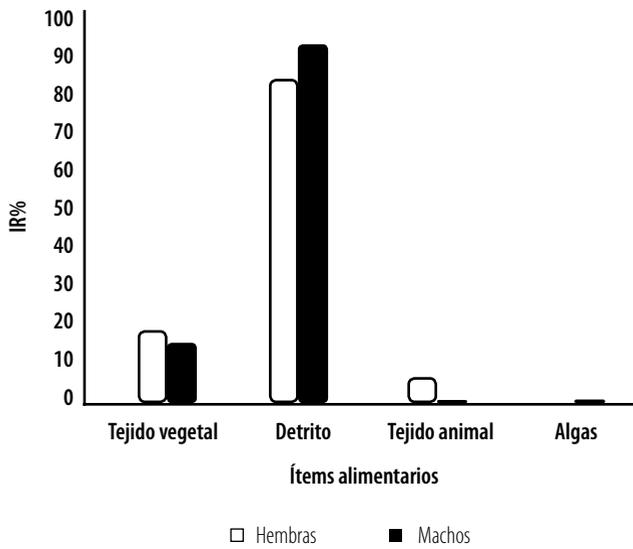


Figura 8. Importancia relativa porcentual de cada ítem alimentario en machos y hembras *H. curvispina* en la laguna Miní durante el mes de agosto.

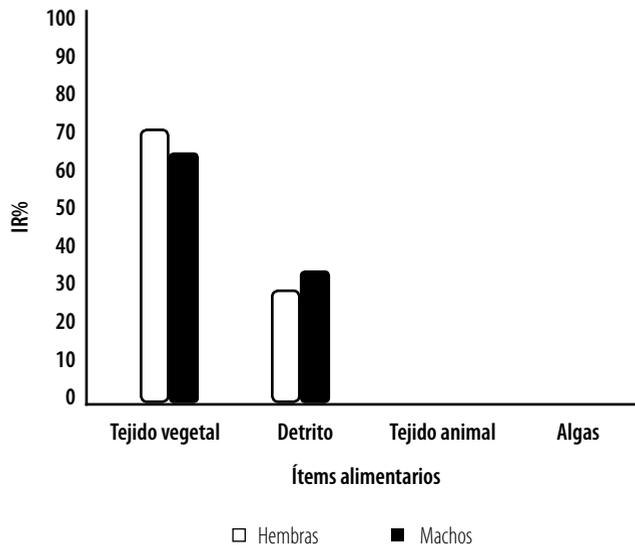


Figura 9. Importancia relativa porcentual de cada ítem alimentario en machos y hembras *H. curvispina* en la laguna Miní durante el mes de noviembre.

DISCUSIÓN

Si bien el ítem alimentario con mayor importancia relativa en los tres ambientes fue el detrito, en la laguna Miní se encontró una mayor proporción de tejido vegetal que incluso llegó a ser el ítem dominante en el muestreo complementario de noviembre.

Dichas diferencias no se pueden explicar por la diferencia de proporción de sexos en los muestreos realizados, ya que no se encontraron diferencias significativas entre el consumo de ambos sexos y el efecto de la interacción entre el sexo y los ambientes tampoco fue significativo. Las variables ambientales como pH, temperatura y oxígeno disuelto fueron similares en los tres ambientes, por lo que tampoco pueden explicar las diferencias encontradas. Es posible, sin embargo, que la diferencia se deba a que en esta laguna el punto de muestreo fue de mayor profundidad (2,5 m) en relación con los puntos de muestreo en las lagunas Setúbal y La Cuarentena (0,13 m y 0,17 m respectivamente).

Al respecto, los tallos y raíces de las macrófitas en ambientes acuáticos de escasa profundidad actúan como corredores de invertebrados entre la superficie y el fondo (Neiff, 1990). De esta manera es posible inferir que los organismos en los sitios de muestreo de la laguna Setúbal y La Cuarentena, hayan tenido disponibilidad del detrito asociado

tanto a raíces de macrófitas como al del sedimento. Por otra parte, en el sitio de muestreo de la laguna Miní, la mayor profundidad permite suponer que los organismos obtuvieron sólo el detrito asociado a macrófitas. Así, el hecho que, en la laguna Miní se haya encontrado una proporción relativamente alta de tejido vegetal y baja de detrito podría ser explicado por la mayor asociación de *H. curvispina* con las macrófitas en este sitio.

Las diferencias en la composición de la ingesta encontradas entre los dos muestreos temporales en la laguna Miní, pueden ser explicadas debido a que en el primer muestreo se recolectaron ejemplares de parches con amplia dominancia de *E. crassipes* mientras que en el segundo fueron recolectados parches con proporciones similares de *E. crassipes*, *Salvinia* sp. y *Pistia* sp. Es posible entonces, que cuando *H. curvispina* se encuentra asociada a macrófitas consuma mayor proporción de tejido vegetal cuando existe una oferta más variada de plantas.

Por otro lado, la alta proporción de detrito consumida por *H. curvispina* puede ser explicada por el hecho de que la concentración de microflora está directamente relacionada con la superficie expuesta del sustrato (Odum & De la Cruz, 1967) y por la mayor digestibilidad que presentan para *Hyalella* las bacterias y hongos presentes en el detrito (Hargrave, 1970). Los restos vegetales presentan una relación superficie/volumen menor que el detrito y además *Hyalella* no puede asimilar la lignina ni la celulosa (Hargrave, *op. cit.*). Por lo tanto, estas condiciones hacen que el tejido vegetal sea un ítem alimentario que requiera adaptaciones particulares para ser explotado eficientemente. Al respecto, en los ríos tropicales la mayoría de los invertebrados carecen del complejo enzimático necesario para tal fin, por lo que la hojarasca es una fuente de alimento nutricionalmente pobre (Bärlocher, 1985; Suberkropp, 1992; Graça, 1993).

En los ríos templados de primeros órdenes, los trituradores tienen el papel principal en la descomposición de hojas (Hieber & Gessner, 2002). A diferencia de ello, en ríos tropicales Irons *et al.* (1994) han propuesto que la descomposición de las hojas es llevada a cabo principalmente por acción microbiana dado que la actividad de las bacterias y hongos es más intensa a altas temperaturas. Rosemond *et al.* (1998) llegaron a conclusiones similares estableciendo que no hay correlación entre la abundancia de invertebrados bentónicos y la tasa de descomposición de las hojas en un río tropical de Costa Rica.

Otra hipótesis para explicar la escasez de trituradores en las zonas tropicales es la propuesta por Stout (1989), Ostrofsky (1997), Quinn *et al.* (2000) y Wantzen *et al.* (2002), quienes sostienen que diversas sustancias presentes en las hojas de árboles tropicales reducen su palatabilidad. Esta hipótesis se focaliza en la materia orgánica de origen alóctono, es decir de la materia orgánica particulada gruesa (MOPG) proveniente de árboles. En el caso de la llanura aluvial del río Paraná, la mayor parte de la MOPG proviene principalmente de las macrófitas. Las familias Pontederiaceae, Hydrocharitaceae, y Nymphaeaceae, que son algunas de las más abundantes en esta zona, presentan las tasas

de descomposición más altas (Webster & Benfield, 1986). Por esta razón, la hipótesis mencionada no puede ser aplicada a estos ambientes.

Wantzen *et al.* (2007) a su vez, proponen que los macroconsumidores omnívoros desplazan a los trituradores de menor tamaño consumiendo gran cantidad de MOPG. Sin embargo, en ríos tropicales en los que escasean los trituradores, se presentan altos niveles de MOPG (Dobson *et al.*, 2002). En muchos ambientes leníticos de la llanura aluvial del río Paraná Medio se encuentra un gran depósito de necromasa disponible como abundante recurso trófico (Marchese *et al.*, 2002; Ezcurra de Drago *et al.*, 2007). Por lo tanto, no puede afirmarse que la escasez de trituradores en estos ambientes se deba a la exclusión competitiva por un recurso limitado.

Ha sido propuesto que los *taxa* clasificados como trituradores han desarrollado adaptaciones que les permiten explotar ese nicho en climas templados y que por razones fisiológicas relacionadas a las condiciones climáticas, éstos no han podido colonizar zonas tropicales (Irons *et al.*, 1994). Esta hipótesis, si bien puede dar respuesta en parte, no responde a por qué las adaptaciones para la explotación de MOPG surgieron en las regiones templadas y no en las tropicales. Además hay que considerar que ciertas especies de zonas subtropicales como *H. curvispina* pueden actuar como trituradores, lo que indica que las adaptaciones morfológicas existen en los invertebrados de estas regiones, pero el de la MOPG es un nicho subexplotado como lo indica la baja proporción de biomasa de trituradores y el abundante depósito de necromasa proveniente de macrófitas.

Al ser más elevada la actividad microbiana en zonas cálidas, también es más abundante la materia orgánica particulada fina (MOPF) y al ser ésta más rica nutricionalmente (Bärlocher, 1985; Suberkropp, 1992; Graça, 1993) y de fácil manipulación y consumo, los invertebrados la preferirían como ítem alimentario.

En los ambientes de la llanura aluvial del río Paraná, las especies varían su tamaño poblacional en función de las variaciones periódicas de las condiciones ambientales que genera el pulso de inundación (Neiff, 1999). Estas variaciones son muy marcadas en las zonas de mayor depósito de MOPG, es decir, en las márgenes de las lagunas. De esta manera, al no llegar a ser limitante la disponibilidad de MOPF, no existirían presiones selectivas para la explotación de nuevos nichos tróficos. Incluso sería predecible que ante la colonización de un taxón triturador, éste no experimente una explosión demográfica como la que se observa en las especies que colonizan un nicho vacío, ya que sus adaptaciones para la alimentación no le conferirían ninguna ventaja sobre otras especies. Si asimismo, el organismo triturador pudiese optar por la MOPF como ítem alimentario, que es abundante y más rica nutricionalmente, podría adoptar una dieta mixta y ser un triturador facultativo. Teniendo en cuenta los resultados del presente trabajo este podría ser el caso de *H. curvispina*.

CONCLUSIONES

Los resultados de este estudio indican que *H. curvispina* no puede ser clasificada como triturador *sensu stricto* debido a que el ítem alimentario dominante fue el detrito. Por lo tanto, debido a la importancia que representó el consumo de tejido vegetal en el ambiente de mayor profundidad, *H. curvispina* se clasifica como colector recolector y triturador facultativo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue financiado por el Proyecto CAI+D-2009-2012 de la Universidad Nacional del Litoral.

Recibido | Received: 14 de Abril de 2010

Aceptado | Accepted: 14 de Junio de 2010

REFERENCIAS

- Albariño, R.** 2000. The food habits and mouthpart morphology of a South Andes population of *Klapopteryx kuscheli* (Plecoptera: Austro-perlidae). *Aq. Insects* 808: 1-11.
- Albariño, R. & V. Díaz Villanueva.** 2006. Feeding Ecology of two Plecopterans in low order Andean-Patagonian streams. *Internat. Rev. Hydrobiol.* 91 (2): 122-135.
- Arriaga, M. O.** 1986. Metodología adaptada al estudio de hábitos alimentarios en insectos herbívoros. *Comun. Mus. Arg. Cienc. Nat. Ser. Bot.* 2 (15): 103-111.
- Bärlocher, F.** 1985. The Ecology of Aquatic Hyphomycetes. *Springer*. Berlín, Alemania. 225 p.
- Capello, S., M. Marchese & I. Ezcurra de Drago.** 2004. Descomposición y colonización por invertebrados de hojas de *Salix humboldtiana* en la llanura aluvial del río Paraná Medio. *Amazoniana* 18: 25-143.
- Casset, M. A., F. R. Momo & A. D. N. Giorgi.** 2001. Dinámica poblacional de dos especies de anfípodos y su relación con la vegetación acuática de un microambiente de la cuenca del río Luján (Argentina). *Ecol. Austral* 11: 79-85.
- Cavalieri, F.** 1959. Una nueva especie de anfípodo de agua dulce. *Physis* 21 (61): 278-287.
- Cheshire, K., L. Boyero & R. Pearson.** 2005. Food webs in tropical Australian streams: shredders are not scarce. *Fresh. Biol.* 50: 748-769.
- Cortés, E.** 1997. A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 726-738.
- Cummins, K. W.** 1973. Trophic relations of aquatic insects. *Annu. Rev. Entomol.* 18: 183-206.
- Cummins, K. W. & M. J. Klug.** 1979. Feeding ecology of stream invertebrates. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 10: 147-172.
- Cummins, K. W. & M. A. Wilzbach.** 1985. Field procedures for analysis of functional feeding group of streams macroinvertebrates. Contribution 1611, Appalachian Environmental Laboratory, University of Maryland, Frostburg. 18 p.
- Cummins, K. W., R. W. Merrit & P. C. N. Andrade.** 2005. The use of invertebrate functional groups to characterize ecosystem attributes in selected streams and rivers in south Brazil. *Stud. Neotrop. Fauna Environ.* 40 (1): 69-89.
- Di Marzio, W. D., M. E Sáenz, J. L Alberdi & M. C Tortorelli.** 1999. Assessment of toxicity of stabilized sludges using *Hyalella curvispina* (Amphipoda) Bioassay. *Environ. Contam. Toxicol.* 63 (5): 654-659.
- Di Marzio, W. & M. E. Saenz.** 2006. QSARs for aromatic hydrocarbons at several trophic levels. *Environ. Toxicol.* 21: 118-124.
- Dobson, M., A. Magana, J. M. Mathooko & F. K. Ndegwa.** 2002. Detritivore in highland stream: more evidence for the paucity of shredders in tropics? *Fresh. Biol.* 47: 909-919.
- Ezcurra de Drago, E. C.** 2007. The physical dynamics of the river-lake floodplain system (83-122). En: M. Iriondo, J. J. Paggi y M. J. Parma (eds.). The Middle Paraná River: Limnology of a Subtropical Wetland. *Springer*, Berlín Heidelberg New York.
- García Gonzáles, P. & M. E. Souto.** 1987. Estudio experimental sobre apareamiento y especificidad sexual en *Hyalella curvispina* (Amphipoda). *Hidrobiología* 6: 1-10.
- Gill, M. A., P. A. Garelis & Vallania E. A.** 2006. Hábitos alimentarios de larvas de *Polycentropus joergenseni* Ulmer, 1909 (Trichoptera: Polycentropodidae) en el río Grande (San Luis, Argentina). *Gayana* 70 (2): 206-209.
- Giorgi, A. D. N. & B. Tiraboschi.** 1999. Evaluación experimental del efecto de dos grupos de macroin-

vertebrados (Anfípodos y gasterópodos) sobre algas epifitas. *Ecol. Austral* 9: 35-44.

Giorgi, A. D. N., G. Poncio, F. Dutweiler, F. Martinelli & C. Feijóo. 1996. Variación estacional de la abundancia de moluscos y anfípodos en un arroyo de llanura (36-37). En: *VI Jornadas Pampeanas de Ciencias Naturales*, Santa Rosa, Argentina.

Graça, M. A. S. 1993. Patterns and processes in detritus-based stream systems. *Limnologica* 23 (2): 107-114.

Grosso, L. E. & M. Peralta. 1999. Anfípodos de agua dulce sudamericanos. Revisión del género *Hyaella* Smith I. *Act. Zool. Lill.* 45 (1): 79-98.

Hargrave, B. T. 1970. The Utilization of Benthic Microflora by *Hyaella azteca* (Amphipoda). *J. Anim. Ecol.* 39 (2): 427-437.

Henriques-Oliveira, A. L., J. L. Nessimian & L. F. M. Dorvillé. 2003. Feeding habits of Chironomid Larvae (Insecta: Diptera) from a stream in the floresta da Tijuca, Rio de Janeiro, Brazil. *Braz. J. Biol.* 63 (2): 269-281.

Hieber, M. & M. O. Gessner. 2002. Contribution of stream detritores, fungi, and bacteria to leaf breakdown based on biomass estimates. *Ecology* 83: 1026-1038.

Irons, J. G III, M. W. Oswood, Stout R. J. & C. M. Pringle. 1994. Lattitudinal patterns in leaf breakdown. Is temperature really important? *Fresh. Biol.* 32: 401-411

Lopretto, E. C. 1982. Contribución a la bioecología del anfípodo dulceacuícola *Hyaella pampeana* Cavalieri. II. Nota preliminar sobre el desarrollo embrionario (Amphipoda Hyalellidae). *Neotropica* 28 (80): 97-112.

Marchese, M., I. Ezcurra de Drago & E. Drago. 2002. Benthos invertebrates and physical habitat relationships in the Paraná River flood-plain system (111-132). En: M. Mc Clain (ed.). *The ecohydrology of South American rivers and wetlands. IAHS Spec. Publ.* 6.

Merrit, R. W. & K. W. Cummins. 1996 a. Trophic relations of macroinvertebrates (453-473). En: F. R Hauer y G. A. Lamberti (eds.). *Methods in stream ecology. Academic Press.* Orlando.

Merrit, R. W. & K. W. Cummins. 1996 b. An introduction to the aquatic insects of North America. *Kendall Hunt Publishing Company.* Iowa. 862 p.

Motta, R. L. & V. S. Uieda. 2004. Diet and trophic groups of an aquatic insect community in a tropical stream. *Braz. J. Biol.* 64 (4): 809-817.

Neiff, J. J. 1990. Ideas para la interpretación ecológica del Paraná. *Interciencia* 15 (6): 424-441.

Neiff, J. J. 1999. El régimen de pulso en ríos y grandes humedales de Sudamérica (97-146). En: Malvares I (ed.). *Tópicos sobre humedales subtropicales y templados de Sudamérica. UNESCO.* Montevideo. Uruguay. 224 p.

Odum, E. P. & A. A. De la Cruz. 1967. Particulate organic detritus in a Georgia SALT-marsh stuarine ecosistema (383-388). En: G. H. Lauff (eds). *Estuaries. American Association for the Advancement of Science.* Washington D.C. Publ. 53.

Ostrofsky, M. L. 1997. Relationship between chemical characteristics of autumn-shed leaves and aquatic processing rates. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 16: 750-759.

Peralta, M. 2001. Crustacea Eumalacostraca (257-282). En: H. R Fernández y E. Domínguez (eds.). *Guía para la determinación de Artrópodos Bentónicos sudamericanos. Editorial Universitaria de Tucumán,* Tucumán. 282 p.

Peralta, M. & L. E. Grosso. 2009. Crustacea, Syn-caridan Amphipoda y Decapoda (469-495). En: H. R. Fernández y E. Domínguez. *Macroinvertebrados Bentónicos Sudamericanos. Fundación Miguel Lillo,* Tucumán. 654 p.

Poi de Neiff, A. & J. J. Neiff. 2006. Riqueza de especies y similaridad de los invertebrados que viven en plantas flotantes de la planicie de inundación del río Paraná (Argentina). *Interciencia* 31 (3): 220-225.

- Poi de Neiff, A.** 1992. Invertebrados asociados a los macrófitos sumergidos de los esteros del Iberá (Corrientes, Argentina). *Amb. Subtrop.* 2: 45-63.
- Quinn, J. M., B. Smith, G. P. J. Burell, & S. M. Parkyn.** 2000. Leaf litter characteristics affect colonization by stream invertebrates and growth of *Olinga feredayi* (Trichoptera: Conoescidae). *New Zeal. J. Mar. Fresh. Res.* 34: 273-287.
- Reynaga, M. C.** 2009. Hábitos alimentarios de larvas de Trichoptera (Insecta) de una cuenca subtropical. *Ecol. Austral* 19: 207-214.
- Rosemond, A. D., C. M. Pringle & A. Ramírez.** 1998. Macroconsumer effects on detritus and detritivores in a tropical stream. *Fresh. Biol.* 39: 515-524.
- Rosemond, A. D., C. M. Pringle & A. Ramirez.** 2002. Landscape variation in phosphorus concentration and effects on detritus-based tropical streams. *Limnol. Ocean.* 47: 278-289.
- Rosi-Marshall, E. J. & B. Wallace.** 2002. Invertebrate food webs along a stream resource gradient. *Fresh. Biol.* 47: 129-141.
- Rueda Delgado, G., K. M. Wantzen & M. Beltran Tolosa.** 2006. Leaf-litter decomposition in an Amazonian floodplain stream: effects of seasonal hydrological changes. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25: 233-249.
- Serejo, C. S.** 2004. Talitridae (Amphipoda, Gammari-dea) from the Brazilian coastline. *Zootaxa* 646: 1-29.
- Stout, R. J.** 1989. Effects of condensed tannins on leaf processing in mid-latitude and tropical streams: a theoretical approach. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46:1097-110.
- Suberkropp, K.** 1992. Interactions with invertebrates (118-194). En: F. Bärlocher (ed.). *The Ecology of Aquatic Hyphomycetes.* Springer. Berlín, Alemania.
- Wantzen, K. M., J. M. Mathooko, C. Yule & C. M. Pringle.** 2007. Organic matter dynamics and processing in tropical streams (37-45). En: D. Dudgeon y C. Cressa (Eds.) *Tropical Stream Ecology.* Elsevier. London.
- Wantzen, K. M. & R. Wagner.** 2006. Detritus processing by invertebrate shredders: a neotropical-temperate comparison. *J. N. Am. Benthol. Soc.* 25 (1): 216-232.
- Wantzen, K. M., R. Wagner, R. Suetfeld & W. Junk.** 2002. How do plant-herbivore interactions of trees influence coarse detritus processing by shredders in aquatic ecosystems of different latitudes? *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 28: 1-7.
- Webster, J. F & E. F. Benfield.** 1986. Vascular plant breakdown in freshwater ecosystems. 1986. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 17: 567-594.