

UCH-FC
MAS-D
C 768
C.L. /

Desplazamientos diarios de Odontesthes bonariensis
(Valenciennes) en el embalse Rapel (Pisces: Atherinidae)

Tesis
entregada a la

Facultad de Ciencias, Universidad de Chile en cumplimiento
parcial de los requisitos para optar al grado de Magister
en Ciencias Biológicas

por

MANUEL ANTONIO CONTRERAS LEIVA

Director de Tesis: Profesora Irma Vila Pinto

1992



FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magister presentada por el candidato:

MANUEL ANTONIO CONTRERAS LEIVA

ha sido aprobada por la Comisión Informante de Tesis como parte de los requisitos para optar al grado de Magister en Ciencias Biológicas con mención en Ecología.

Tutor

Prof. Irma Vila P.

.....
.....
.....

Comisión Informante de Tesis

Prof. Nibaldo Bahamonde

Dr. Jose Valencia

Dr. Patricio Ojeda

Dr. Hugo Campos

.....
.....
.....
.....
.....



A Diego y Doris
mi familia

A Eliana y Manuel
mis padres



AGRADECIMIENTOS

Debo expresar mi reconocimiento más sincero a todas aquellas personas que directa e indirectamente hicieron posible el desarrollo de este estudio.

Mis profundos agradecimientos a la Profesora Irma Vila P., maestra, guía y amiga, a quién debo agradecer no sólo numerosas horas de discusión, valiosos comentarios y críticas, y a la revisión final del manuscrito sino que también el haberme iniciado por la senda de la Limnología.

A la Profesora Vivian Montecino y Herman Muhlhauser por haber contribuído a mí formación en el campo de la Limnología.

Al Profesor Francisco Bozinovic, por sus valiosos comentarios en el desarrollo de esta Tesis y por el permanente estímulo brindado.

A los Profesores Nibaldo Bahamonde, Hugo Campos, José Valencia y Patricio Ojeda por su tiempo y comentarios de la lectura del manuscrito.

A Hernán Thielemann, por su apoyo en el trabajo de terreno. A Vilma Barrera, por su colaboración técnica en el análisis químico de las muestras colectadas y a Marta Cariceo por mecanografiar esta Tesis.

INDICE DE MATERIAS

	Página
Lista de tablas.....	V
Lista de figuras.....	VI
Lista de abreviaturas.....	VIII
Resumen.....	IX
Abstract.....	X
INTRODUCCION.....	1
Objetivos generales.....	8
Objetivos específicos.....	8
Hipótesis.....	9
MATERIALES Y METODOS.....	10
RESULTADOS.....	26
1. Peces en la zona litoral.....	26
1.1 Abundancia y distribución.....	26
1.2 Composición por tamaños y sexos.....	27
1.3 Alimentación, periodos de alimentación y selectividad.....	30
2. Peces en la zona pelágica.....	37
2.1 Abundancia y distribución vertical.....	37
2.2 Distribución horizontal.....	37
3. Desplazamientos diarios: una respuesta a condiciones abióticas y/o las presas....	41
3.1 Ambiente físico.....	41

3.1.1	Temperatura.....	41
3.1.2	Oxígeno.....	44
3.1.3	Conductividad y pH.....	44
3.1.4	Sólidos en suspensión.....	48
3.1.5	Régimen del viento.....	48
3.2	Distribución y abundancia del zooplancton.	52
4.	Implicaciones ecofisiológicas.....	55
4.1.1	Presupuesto energético.....	55
4.1.2	Ingestión.....	55
4.1.3	Excreción.....	56
4.1.4	Metabolismo.....	56
4.1.5	Crecimiento.....	57
4.2	Presupuesto de actividad.....	58
DISCUSION.....		62
	Abundancia y distribución espacial de <u>O. bonariensis</u>	62
	Desplazamientos diarios.....	64
	Desplazamientos diarios: una respuesta a las condiciones abióticas y/o las presas....	67
	¿ Existe optimización en el uso de la energía, asociada a desplazamientos.....	72
CONCLUSIONES.....		75
REFERENCIAS.....		76

LISTA DE TABLAS

	Página
Tabla 1. Area y volumen de la zona de estudio según cotas (Las Balsas).....	23
Tabla 2. Características morfométricas del embalse Rapel (sector Las Balsas).....	23
Tabla 3. Captura de peces por unidad de esfuerzo en la zona litoral de Las Balsas (n = 9632 ind.).....	29
Tabla 4. Abundancia de zooplancton en la columna de agua, considerando solo períodos crepusculares.....	45
Tabla 5. Presupuesto energético de peces del grupo etario I+ y II+.....	61

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Situación geográfica del embalse Rapel.....	11
Figura 2. Antecedentes morfométricos y morfológicos de la zona de estudio (ENDESA, 1:5000).....	14
Figura 3. Régimen térmico anual en la zona de estudios (1988-1989), considerando la zona litoral y pelágica.....	16
Figura 4. Ecosonda FURUNO FE-4200 con haz de ultrasonido.....	18
Figura 5. Ecograma con registro de peces.....	19
Figura 6. Ciclo diario de captura de peces en la zona litoral.....	29
Figura 7. Distribuciones de frecuencia de tamaños de <u>O. bonariensis</u>	31
Figura 8. Composición de la dieta de <u>O. bonariensis</u> y oferta ambiental en la zona de estudio.....	32
Figura 9. Volumen de contenidos gástricos en un ciclo diario.....	34
Figura 10. Selectividad de la presa. Índice de Pearre "C" (1982).....	36
Figura 11. Abundancia de ecomarcas en los registros acústicos, desde la zona litoral a la pelágica.....	38
Figura 12. Índice "E" de agregación.....	40
Figura 13. Temperaturas promedios estacionales en la zona de estudio.....	42
Figura 14. Temperaturas promedios diarias en la zona de estudio.....	43

Figura 15.	Concentración promedio de oxígeno disuelto en la columna de agua medidas estacionalmente.....	45
Figura 16.	Concentración promedio de oxígeno en la columna de agua medidas diariamente	46
Figura 17.	Conductividad promedio en la columna de agua medidas estacionalmente.....	47
Figura 18.	Ph promedio en la columna de agua medidas estacionalmente.....	49
Figura 19.	Concentración promedio de sólidos totales en suspensión en la columna de agua medidos estacionalmente.....	50
Figura 20.	Regimen de vientos en el embalse Rapel (1988). Indicando los vectores predominantes y la frecuencia relativa de días sin viento.....	51
Figura 21.	Distribución de las especies de zooplankton en la columna de la zona pelágica durante un ciclo diario. Expresado como % de la abundancia total	
	A: <u>Ceriodaphnia dubia</u>	
	B: <u>Eubosmina hagmanni</u>	
	C: <u>Mesocyclops longisetus</u>	
	D: <u>Diaptomus diabolicus</u>	54
Figura 22.	Distribución espacio-temporal diaria de <u>Q. bonariensis</u> , en la zona de estudio.....	59
Figura 23.	Modelo cualitativo del patrón de distribución espacio-temporal diario y los desplazamientos de <u>Q. bonariensis</u>	71

LISTA DE ABREVIATURAS

L.T	Longitud Total
C.P.U.E	Captura por Unidad de Esfuerzo
Z	Profundidad
Dl	Desarrollo de ribera
m.s.n.m	Altura sobre el nivel del mar
Pt	Peso total
T	Toneladas
P	Presupuesto energético

RESUMEN

Los movimientos diarios de Odontesthes bonariensis desde la zona litoral a la pelágica, fueron observados en el embalse Rapel. Durante la noche aumenta la abundancia de peces en la zona litoral, concentrados en los estratos más superficiales de la columna de agua. Por el contrario, durante el día los peces están agregados en los estratos de mayor profundidad de la zona pelágica. Los cambios en la distribución espacial diaria de O. bonariensis, son el resultado de desplazamientos horizontales nictimerales realizados entre ambas zonas, siendo más frecuentes durante el crepúsculo.

Los movimientos diarios en el embalse Rapel son realizados principalmente por individuos de los grupos de edad de I+ y II+ años, con hábitos alimentarios zooplanctofagos, la alimentación se realiza durante el crepúsculo en la zona litoral.

La distribución espacio-temporal del alimento y las condiciones hidrodinámicas del cuerpo de agua son los factores determinantes de este patrón en el Embalse Rapel. Su distribución heterogénea estimularía la realización de desplazamientos diarios de O. bonariensis, como una forma de optimizar el uso de la energía.

ABSTRACT

Daily movements of Odontesthes bonariensis between littoral and pelagic areas of Rapel Reservoir were studied. Fish abundance increases in the littoral shallow waters, at night. During the day fish congregate in deeper waters of the pelagic zone. The spatial distribution changes of O. bonariensis are the result of diurnal horizontal movements between both areas and are more frequently during twilight.

Individuals belonging to years I+ and II+ of the population are zooplankton feeders. These fishes feed during twilight hours in the littoral zone. Furthermore, these individuals are the only components performing the diurnal movements.

The spatio-temporal distribution of food and the hydrodynamic conditions of the reservoir are determinant factors of this pattern at Rapel.

The abiotic and biotic factors would stimulate the daily movements of O. bonariensis as a form to optimize energy use.

INTRODUCCION

En la ontogenia de los sistemas biológicos, la búsqueda de las condiciones más favorables para el mantenimiento de la vida y la perpetuación de las especies es fundamental. De este modo los animales se desplazan en búsqueda de las condiciones ambientales adecuadas y de alimentación, necesarias para asegurar el éxito reproductivo de la especie (Nikolsky, 1963).

Los animales se desplazan principalmente movidos por tres necesidades básicas: alimentación, un ambiente térmico adecuado y lugares donde reproducirse. Este comportamiento debería asociarse con la variabilidad espacio temporal de las condiciones óptimas del habitat para el desarrollo de las diferentes funciones vitales, de acuerdo con las diferentes necesidades biológicas durante la ontogenia de las especies (Northcote, 1984).

Estos desplazamientos presentan distintas magnitudes, para optimizar estas necesidades biológicas. Es así como los salmones del Pacífico del género Oncorhynchus protagonizan, una larga migración, tan complicada como en el caso de las aves; no sólo vuelven a su río de origen después de una larga estadía en el océano, sino que lo remontan contra la corriente para desovar y más tarde morir (Machidori, 1985). Los peces reófilos estrictos en los

ríos Paraná y el Amazonas, tales como el sábalo (Prochilodus platensis) o el curimbatá (Prochilodus scrofa) efectúan importantes migraciones río arriba durante el período reproductivo (Bonetto et al., 1985; Oldani y Tablado, 1984). En los sistemas lénticos las grandes migraciones son menos frecuente y parecen ser una característica de pocas especies (Emery 1973, Keast et al., 1978, Helfman 1981).

Los numerosos casos de desplazamientos de diferentes especies animales, difieren enormemente en la escala espacio temporal involucrada en este proceso. Jones (1968) distingue los siguientes tipos de movimientos:

- 1) Movimientos locales y estacionales, los cuales involucran solamente cambios de posición en el territorio ocupado en una particular época del año, confinados en un área geográfica.
- 2) Dispersión, la cual comprende movimientos más extensos, sólo el área reproductiva está bien definida y consiste en una emigración permanente de la población.
- 3) Migración, es un movimiento periódico el cual produce un cambio de ambiente, que implica un retorno al habitat original involucrando, generalmente, a toda la población. Las migraciones, tal como otras propiedades de las especies, tienen una connotación adaptativa, asegurando

condiciones favorables para la supervivencia y reproducción de éstas.

Los desplazamientos pueden ser motivados por:

- 1) Condiciones abióticas diferenciales (Caulton 1978);
- 2) Utilización de recursos como el alimento (Baumann y Kitchell 1974; Hall and Werner 1977), o bien,
- 3) Interacciones biológicas, tales como depredación (Hanych et al. 1983).

En este contexto, movimientos diarios desde la zona litoral a la zona pelágica son observados en numerosos peces marinos en los sistemas de arrecifes de coral, pero han sido descritos con menor frecuencia en los sistemas lénticos naturales y artificiales (Keast et al. 1978). Helfman (1981), sugiere que en los peces límnicos, dada la gran variabilidad espacio-temporal de las características bióticas y abióticas de los ecosistemas lacustres, este tipo de comportamiento debería ser recurrente, como respuesta a la heterogeneidad ambiental.

Wurtsbaugh y Li (1985) se refieren a la existencia de movimientos diarios de Menidia beryllina en un lago eutrófico. Estos peces se desplazan diariamente al amanecer desde las áreas de reposo en la zona litoral, a la zona pelágica en busca de alimento, regresando ocasionalmente durante el día a la zona litoral, como un mecanismo conductual de evasión a la depredación por peces ictiófagos en la zona pelágica. Bohl (1980) relaciona los

movimientos de Rutilus rutilus, Scardinius erythroptalamus, Abramis brama y Alburnus alburnus, todos peces zooplanctófagos, hacia la zona litoral durante el día, con la presencia de depredadores en la zona pelágica. Durante el ocaso los peces zooplanctófagos se mueven a la zona pelágica alimentándose activamente por un período de una hora, lo cual coincidiría con la migración vertical del zooplancton hacia la superficie.

Este comportamiento de los peces zooplanctófagos tiene importantes implicaciones en la composición y densidad de las especies zooplanctónicas (Brooks and Dodson, 1965; Stenson, 1976; Seitz, 1977), particularmente si los peces se alimentan selectivamente de las especies del zooplancton. Las migraciones verticales diarias del zooplancton confrontan a los peces planctófagos con el problema de encontrar presas durante el crepusculo (Hall et al., 1979). Tanto el sistema visual como el comportamiento alimentario de los peces exhibirían adaptaciones a esas condiciones (Blaxter, 1970; Hobson, 1965, 1972).

Tal como los movimientos verticales diarios del zooplancton, son un mecanismo importante de regulación de la depredación (Begg, 1976; Zaret and Suffern, 1976), los cambios diarios en la distribución espacio-temporal resultantes de movimientos locales de los peces planctófagos pueden también ser un factor regulador de la

interacción depredador-presa (Hobson, 1972).

En Chile, están descritos los movimientos periódicos estacionales del Cauque mauleanum entre ambientes lóticos y lénticos del sistema hidrográfico del río Valdivia (Eckmann y Klink, 1985). Campos (1973) reconoce desplazamientos estacionales en Aplochiton zebra entre la zona litoral y pelágica del lago Llanquihue, especies del género Salmo realizan desplazamientos desde los ríos o lagos hacia el mar y los pejerreyes del género Cauque desde los ríos a los estuarios anualmente. Las características limnológicas descritas para el embalse Rapel y los estudios de la distribución y abundancia de Odontesthes bonariensis, sugieren que éste realiza movimientos diarios entre la zona litoral y la pelágica (Oldani, et al. 1987; Contreras et al., 1988). O. bonariensis permanecería en la zona litoral durante la noche, para desplazarse hacia la zona pelágica durante las horas del día, donde coexisten con peces ictiófagos; principalmente adultos de O. bonariensis (L.T > 30 cm) y Percichthys trucha.

O. bonariensis, es un Atherinidae originario de la cuenca del río de la Plata (Ringuelet, 1942). Actualmente su distribución geográfica comprende todo el cono sur de América, introducido en Chile en 1940 con fines deportivos, se ha adaptado exitosamente a las condiciones naturales de embalses, tranques y lagunas templadas. Los antecedentes bibliográficos coinciden en señalar a O. bonariensis como

una especie exitosa en ambientes lénticos con temperaturas entre 7°C y 28°C y condiciones de mesotrofia, lo cual favorece su alimentación (Burbidge et al 1974; Luchini et al 1983; Vila y Soto, 1986).

O. bonariensis es un oportunista en alimentación. Consume un amplio rango de ítemes alimentarios siendo filtrador de plancton en las etapas juveniles hasta ictiófago y canibal como adulto (Ringuelet 1942, Ringuelet et al 1980; Burbidge et al, 1974; Bahamondes et al, 1979). Los análisis de la dieta en condiciones naturales muestran que los principales ítemes consumidos son: zooplancton, insectos acuáticos y peces. En estado juvenil es zooplanctófago, que captura su alimento por filtración activa. Alrededor de los 100 mm de L.T. su dieta cambia a insectos acuáticos, principalmente larvas de Chironomidae, Hymenoptera, Coleoptera y otros insectos terrestres que caen al agua.

Su crecimiento es rápido, alcanza longitudes totales máximas de 75 cm (Ringuelet, 1942). Los antecedentes de Argentina y Chile coinciden con los De Buen (1953) en Uruguay quien calculó que los promedios de longitudes totales correspondían a 138 mm, 243 mm, 349 mm, 430 mm y 498 mm para para 1+ a 5+ años, respectivamente (Freyre, 1976; Vila y Soto, 1986).

Las estimaciones preliminares de la distribución y abundancia de O. bonariensis, mediante registros acústicos,

son evidencia de que existe una distribución espacial diferencial de los diferentes grupos de edad. Los individuos juveniles (L.T. < 5 cm) ocupan áreas protegidas del embalse (ej. ensenadas, afluentes), y los adultos las áreas predominantemente pelágicas (Oldani et al., 1987; Contreras et al., 1988).

Objetivo general

El objetivo de esta Tesis es definir la naturaleza de los desplazamientos diarios de O. bonariensis, e investigar los mecanismos que puedan explicar este comportamiento en el embalse Rapel.

Objetivos específicos

1. Verificar la existencia de desplazamientos diarios en individuos de distintas clases de edad.
2. Estudiar la variabilidad estacional de los movimientos diarios de O. bonariensis y verificar si existen relaciones con la distribución espacio-temporal de sus presas y el ambiente físico (T° , O^2 , hidrodinámica).
3. Evaluar, si la estrategia utilizada por O. bonariensis optimiza el presupuesto energético diario, considerando el principio de asignación de energía.

HIPOTESIS

Ho: Los desplazamientos diarios de Odontesthes bonariensis entre la zona litoral y pelágica del embalse Rapel no están relacionados con su alimentación y/o el ambiente físico.

H1: O. bonariensis se desplaza diariamente entre la zona litoral y pelágica como respuesta a la distribución espacio temporal de sus presas y/o las condiciones abióticas diferenciales.

MATERIALES Y METODOS

Area de Estudio: El embalse Rapel entró en funciones en 1968, para generar energía eléctrica. El embalse está ubicado a 140 Km al suroeste de Santiago, con una superficie de 6940 há (figura 1). La región en que se encuentra presenta clima templado cálido con lluvias invernales y estación seca prolongada. Sus características corresponden a las de un lago monomíctico templado (Cabrera et al. 1977; Vila et al. 1986). La distribución espacio-temporal de las comunidades fitoplanctónicas y zooplanctónicas, es muy heterogénea y con marcadas diferencias estacionales (Soto et al. 1984; Vila et al. 1987;).

Este embalse fué colonizado por los siguientes peces: Caugue mauleanum (Steindachner, 1986), Basilichthys australis (Eigenmann, 1927), Percichthys trucha (Valenciennes, 1833), Cyprinus carpio (Linnaeus, 1758), y Carassius carassius (Linnaeus, 1758), los cuales habrían ingresado al embalse por sus tributarios (Rios Cachapoal, Tinguiririca y Alhué), en cambio, Odontesthes bonariensis (Valenciennes, 1835) fue introducido por pescadores deportivos poco tiempo después del llenado del embalse. La abundancia de peces en el embalse, provenientes de 12 años de capturas, muestra una variabilidad temporal alta en la abundancia relativa de las diferentes especies y predominio

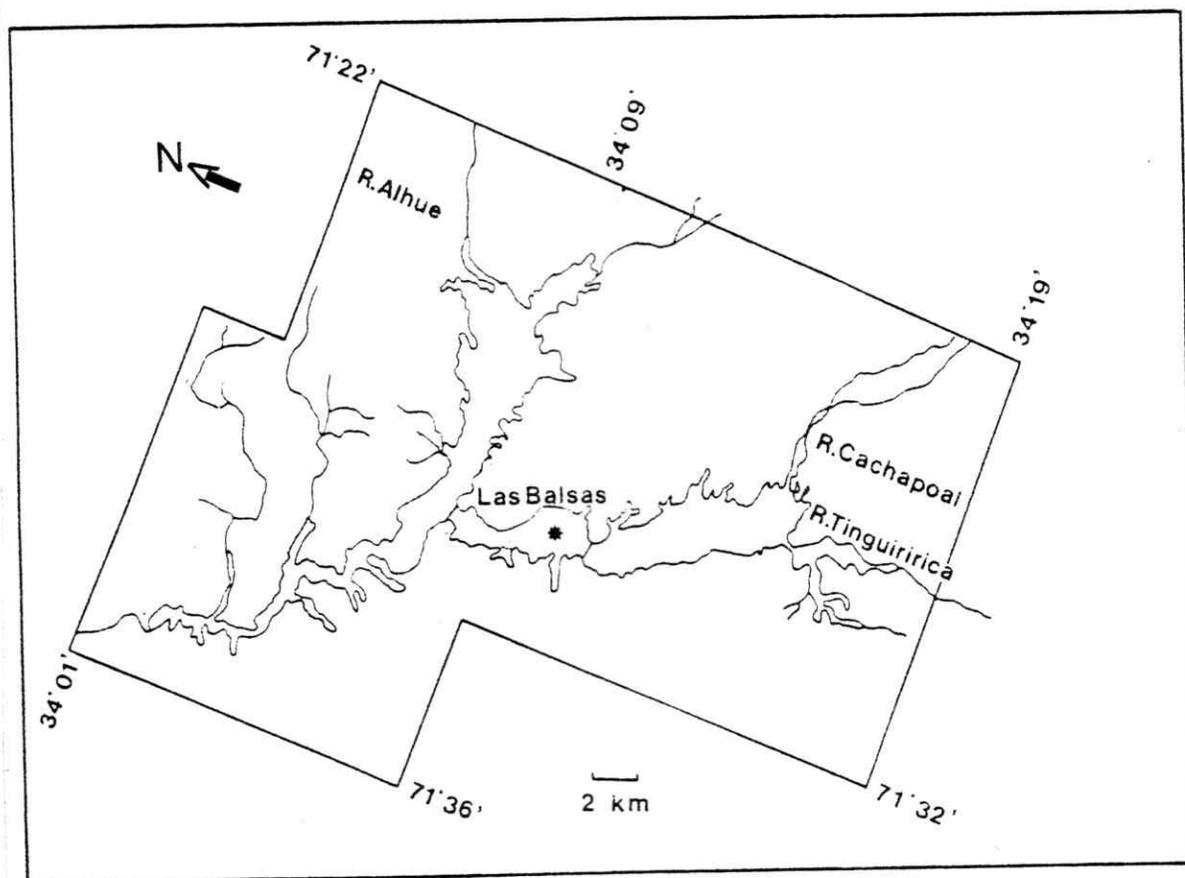


Fig. 1. Situación geográfica del embalse Rapel.
(*) zona de estudio

Tabla 1.
Area y volumen según cotas (Las Balsas)

Cota (m)	Area $m^2 \times 10^6$	Volumen $m^3 \times 10^6$
0	18,4	83,73
5	15,16	53,1
10	6,67	22,47
15	2,635	7,58
20	0,63	1,45
25	0,05	-

Tabla 2.
Características morfométricas Lago Rapel, (Las Balsas).

Area	(A ₀)	$m^2 \times 10^6$	18,4
Volumen	(V)	$m^3 \times 10^6$	168,44
Prof. máxima	(Z _m)	m	25,0
Prof. media	(Z)	m	9,15
Longitud	(l _{max})	$m \times 10^3$	8,94
Ancho máximo	(b _x)	$m \times 10^3$	3,05
Perímetro	(L)	$m \times 10^3$	36,28
Desarrollo volumen (Z:Z _m)			0,366
Ancho medio	$b = A_0 / L_{max}$	$m \times 10^3$	2,058
Desarrollo línea de costa	$D_L = \frac{L}{2 \cdot A_0}$		2,38

absoluto de O. bonariensis en la comunidad íctica del embalse (Vila, 1989).

El área de estudio corresponde al sector denominado Las Balsas, situado en la cubeta sur-oeste del embalse Rapel (tablas 1 y 2). Sus tributarios principales son los ríos Cachapoal y Tinguiririca, los cuales aportan volúmenes importantes de agua a medida que avanza el período estival. La morfometría de la zona de estudio (figura 2) señala dos zonas con características muy diferentes: una zona de mayor extensión, con superficie y volumen fluctuante dependiendo de los cambios de nivel hidrométrico del embalse, comprendida entre los 0 y 7 m, con profundidades medias de 3,5 m, fondos con pendientes suaves y ribera sinuosa. Y otra zona de menor extensión, pero de profundidades mayores, delimitada por los 7 m y la profundidad máxima de aproximadamente 17 m, situado en el cauce del antiguo río Rapel, cubierto por las aguas una vez que se embalsó el sector, los orígenes lóticos de esta zona explican las fuertes pendientes que la caracterizan; la profundidad media es de 14,5 m.

Por lo general, el embalse está permanentemente expuesto a la acción del viento, y es térmicamente homogéneo con oscilaciones diarias menores a $\pm 2,0$ °C; no se observaron termoclinas durante el período de estudio. La temperatura promedio anual fluctuó entre los 23 °C en verano y 10,5 °C en invierno (figura 5).

El límite inferior de la zona fótica, definido como la

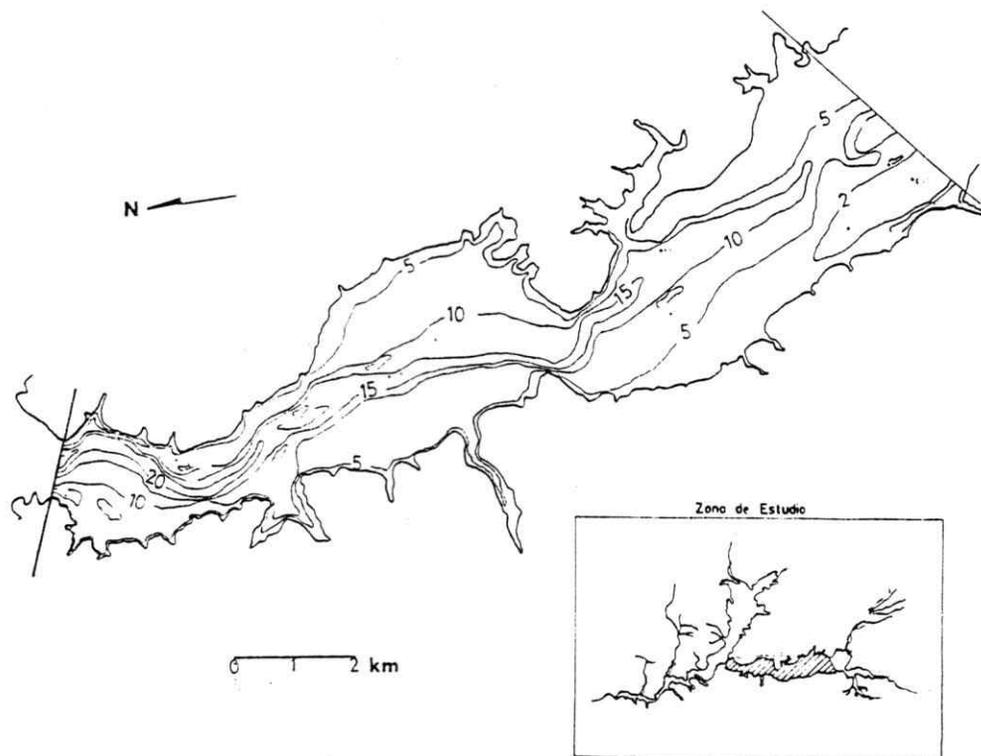


Fig. 2. Antecedentes morfológicos y batimétricos

profundidad donde llega el 1 % de la radiación incidente, extrapolado de la curva de visibilidad del disco de Secchi no superó los 4,0 m de profundidad durante el período de estudio (figura 3), y visibilidades mínimas de aproximadamente 20 cm en verano y primavera, provocados por florecimientos de algas y sólidos en suspensión, respectivamente.

Los antecedentes expuestos permitieron definir dos zonas:

- a. Zona litoral comprendida entre el límite del nivel hidrométrico máximo (cota 105,0 m.s.n.m.) y una profundidad de 4,0 m, el fondo presenta pendientes suaves, y la acción mecánica permanente del viento, y la radiación incidente, afectan toda la columna de agua.
- b. Zona pelágica comprendida entre los 4,0 m y 15 m (profundidad máxima). El efecto del viento y la radiación incidente comprometen solo los 4 m superiores de la columna de agua, quedando aproximadamente el 75 % del volumen afótico y carente de corrientes subsuperficiales.

Distribución de los peces

Como sitio de estudio se seleccionó el área de Las Balsas (figura 1) y para la detección de los peces se fijó un transecto perpendicular al eje principal del lago, desde la zona litoral a la zona pelágica, de manera que

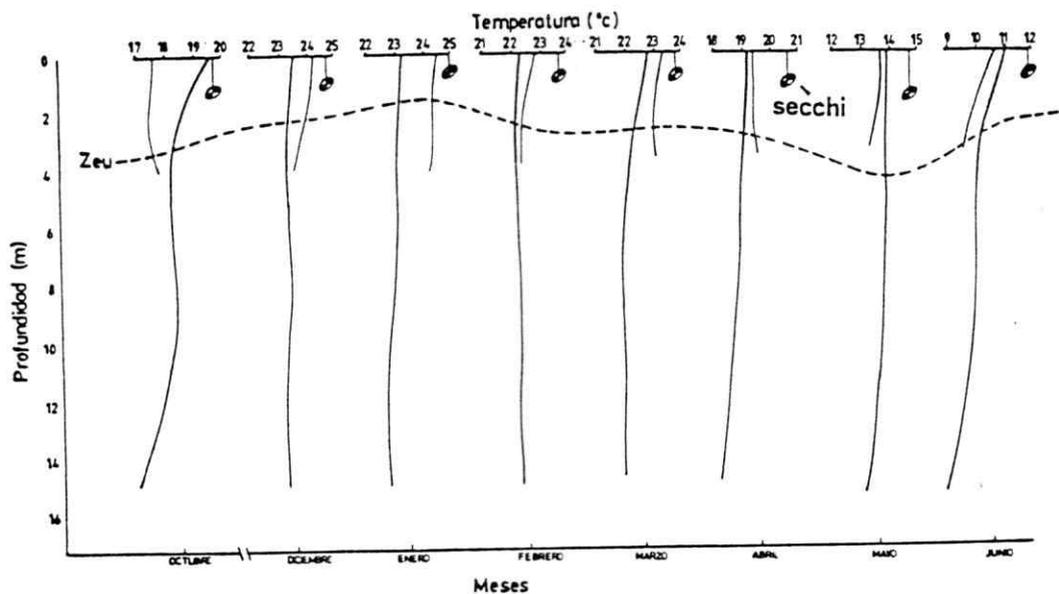


Figura 3.

Régimen térmico anual en la zona de estudio (1988-1989), considerando la zona litoral (/) y pelágica (/). Zeu corresponde al límite de la zona eufótica a partir de la información obtenida del disco de Secchi.

representara equitativamente ambas zonas. Para determinar la posición espacial y abundancia de los peces encontrados en el transecto, se hicieron registros acústicos con intervalos de una hora durante 24 h, con un ecosonda FURUNO modelo 411 de 200 KHz de frecuencia y 8° de haz de ultrasonido del transductor (figura 4). El ecosonda fue calibrado para detectar peces mayores de 10 cm L.T. Los peces dejan marcas oscuras en los ecogramas, que son fácilmente discernibles de las señales emitidas desde el fondo y las burbujas producidas por los sedimentos (figura 5). Los ecogramas fueron subdivididos en secciones horizontales de 100 m de longitud y verticales de 2 m, computando visualmente los ecos de los peces con el método descrito por Oldani (1984), el número de ecomarcas se dividió por el volumen calculado según la ecuación 1, obteniendo así la densidad en las diferentes zonas.

Ecuación 1

$$V_i = \frac{D}{3} \times \frac{\text{tg } a}{2} \times (H_1^2 + H_2^2 + H_1 \times H_2)$$

donde a : ángulo del haz de ultrasonido
 H1: profundidad 1
 H2: profundidad 2
 D : distancia
 Vi: volumen parcial

Este método sólo permite localizar cuantitativamente los peces en el lago. Para el diagnóstico cualitativo se usaron redes de enmalle de 1 a 4 pulgadas de distancia

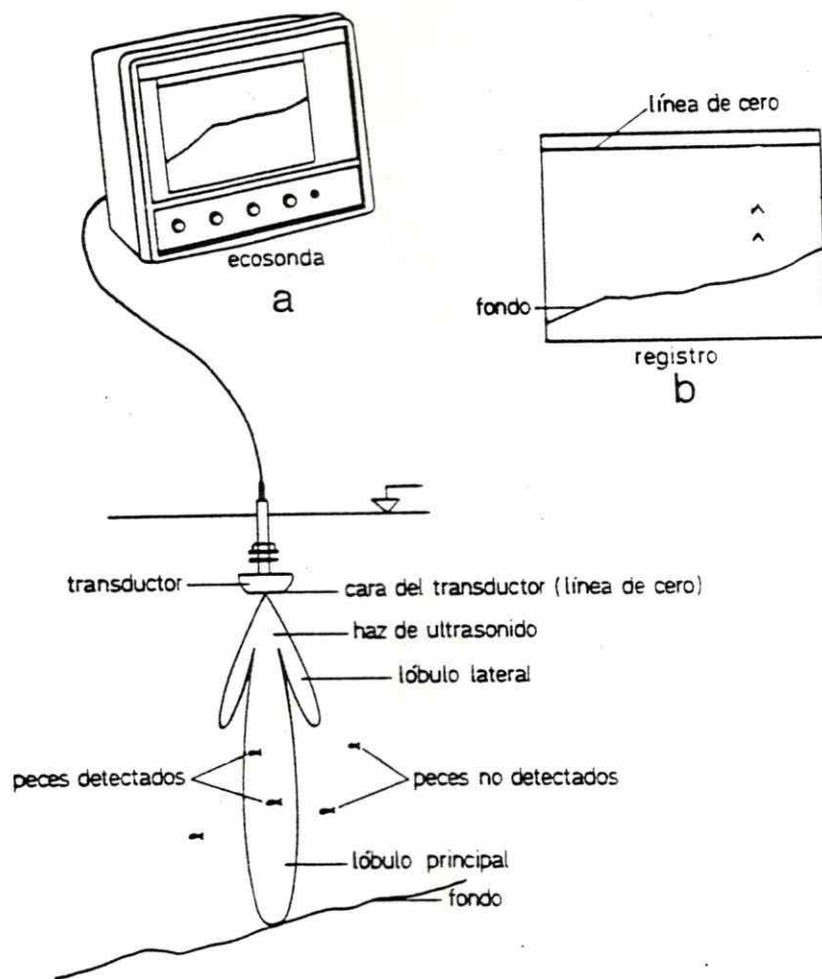


Fig. 4. Ecosonda Furuno FE-4200, con haz de ultrasonido de 8° y 200 Khz de frecuencia.

a. Microprocesador con transductor

b. Registro en papel termosensible
(^) ecomarcas de peces

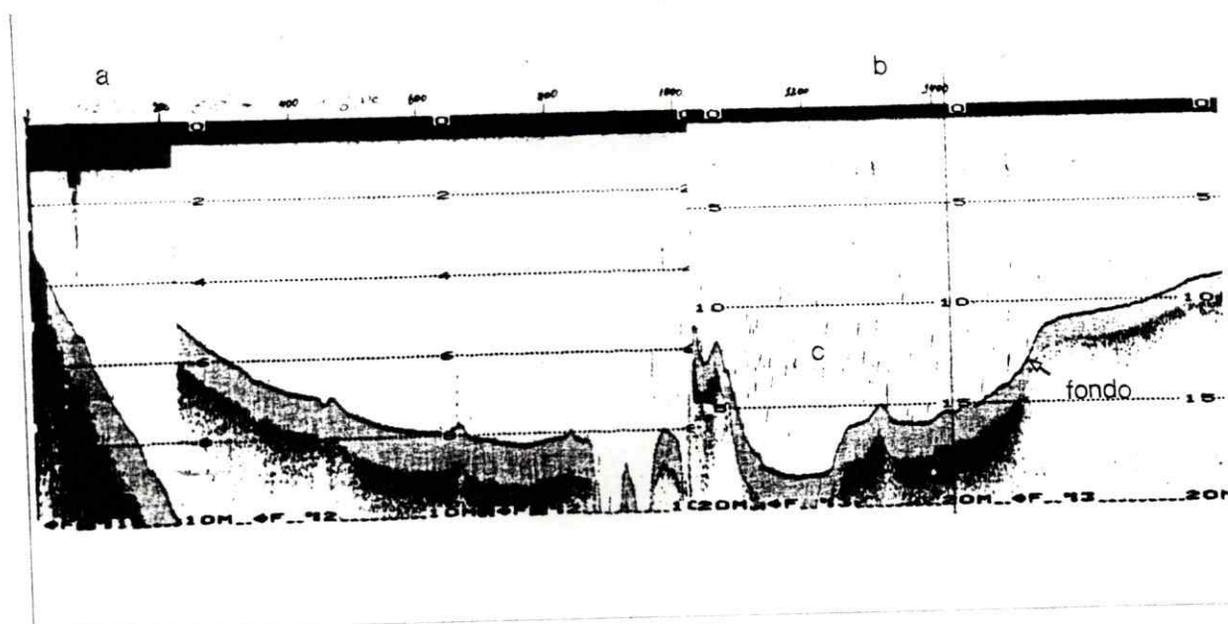


Fig. 5. Ecograma con registro de peces. los números representan la profundidad.

- a. zona litoral
- b. zona pelágica
- c. ecomarcas

entre nudos, caladas durante 12 h en la zona litoral desde la orilla en la misma orientación del transecto y en orden de abertura de malla creciente, revisándolas cada 8 horas. Todos los peces recolectados se identificaron, midieron y contaron. La captura de peces con redes de enmalle fue evaluada considerando como unidad de esfuerzo de pesca (CPUE), una batería de redes de 200 m de longitud calada por 24 horas. Simultáneamente se colocaron redes agalleras a la deriva en la zona pelágica y mediante el uso de un equipo de pesca eléctrica en la zona litoral se confirmó el grado de selectividad que presentan estas redes.

Para medir el grado de agregación horizontal de los peces en el transecto durante el día se aplicó la siguiente formula:

$$E = - \frac{\sum p_i \cdot \ln p_i}{\ln Z} \quad (\text{Bohl, 1980})$$

donde, p_i es el número relativo de peces en la sección i y Z es el número de secciones. Este índice "E" presenta valores que van desde 1 (evasión máxima) a 0 (agregación), los que fueron contrastados estadísticamente, comparando con la distribución de "E" en los diferentes períodos del día, con la distribución de Poisson, la cual denota distribución al azar.

Análisis de contenidos gástricos: Se obtuvieron muestras representativas ($n= 20$) de diferentes tamaños de 0.

bonariensis provenientes de las redes de enmalle, cuatro veces al día, durante los periodos crepusculares, nocturno y diurno, para reconstruir los periodos de actividad alimentaria y alimento. A cada ejemplar se le determinó la talla, peso, sexo y alimento. A los especímenes se les midió longitud total con un ictiómetro con precisión de 0.5 cm; los pesos totales se determinaron con una balanza digital ANB modelo EK-1200 A con precisión de 0.1 gr. El sexo y el estado de madurez sexual de cada ejemplar se determinó según la escala de Calvo y Dadone (1972). Los contenidos gástricos fueron conservados en formalina al 10 % y estudiados en el laboratorio según el método de Hyslop (1980), utilizando una lupa estereoscópica Wild M-8. Aplicando el índice de selección "C" propuesto por Pearre (1982), se estimó el grado de selectividad de presas en las diferentes tallas de O. bonariensis, comparando la proporción del alimento encontrado en el tracto digestivo con la existente en el ambiente. Este índice junto con definir el grado de selección de la presa por los depredadores, indica la probabilidad de selección mediante la prueba de Chi-cuadrado con un grado de libertad.

Distribución del Zooplancton: Como medida de los cambios verticales diarios, se obtuvieron mensualmente muestras con una réplica en dos estaciones representativas de ambas zonas. Estas se recolectaron con botellas Van Dorn de 3 lt, a diferentes profundidades (0 m, z/2, z max.) y a

intervalos de 4 horas durante el día y luego se filtraron en un tamiz de 80 μm . La distribución horizontal de las especies dominantes en la comunidad zooplanctónica, se determinó recolectando mensualmente 10 muestras integrales (muestras de toda la columna de agua) con una red Nansen de 80 μm en ambas zonas. Las muestras se fijaron con alcohol-formol al 5 %, y luego se hizo un recuento total en una cámara Bogorow, utilizando una lupa estereoscópica Wild M-8.

La estimación del peso corporal de los individuos componentes del zooplancton se realizó utilizando el modelo propuesto por Peters y Dowing (1984), donde relacionan el largo total con el peso total según la siguiente ecuación:

$$W = 9,86 L^{2.1}$$

Medición de factores abióticos: Se utilizaron técnicas estandar para análisis de sólidos en suspensión. Equipos de medición telemétricos de terreno, para el control de factores como temperatura, conductividad, oxígeno y pH. El régimen anual lumínico y eólico se estimó a partir de la información obtenida en la estación meteorológica de Puente Arqueado (ENDESA), ubicada a 16 Km al sur de Las Balsas.

Presupuesto energético: Considerado como el balance entre la energía ingerida en los alimentos, y la suma de las pérdidas energéticas, más la destinada al crecimiento y reproducción. La forma básica del presupuesto es una ecuación balanceada en términos de energía:

$$I - E = C_m + C_a + C_c \pm P$$

donde I = ingestión
 E = excreción
 C_m = costo mantención
 C_a = costo actividad
 C_c = costo crecimiento
 P = costo de reproducción, comportamiento, reserva.

Los componentes del presupuesto fueron estimados utilizando tanto análisis de laboratorio como datos de terreno. La respiración de rutina (mantención) se obtuvo de los trabajos realizados por Freyre et al (1980, 1981), en los cuales se determinó los gastos metabólicos de Q. bonariensis en relación al peso corporal y la temperatura del agua. El metabolismo activo fue estimado como el doble

del metabolismo de rutina, tanto por los antecedentes descritos para otros peces límnicos pelágicos (Mann, 1965; Gerking, 1972), como por las observaciones de las velocidades superficiales del agua en las zonas más expuestas a la acción del viento, las cuales tendrían que ser contrarrestadas por los peces para permanecer en tales áreas. Para el cálculo del presupuesto energético se usó el índice oxicalórico de Thompsom y Bayne (1974) de: 1 ml O₂ = 4,75 cal.

La tasa de excreción fue considerada como el contenido calórico de las fecas libres de cenizas producidas diariamente en peces alimentados en condiciones de laboratorio con zooplancton recolectado en el área de estudio.

Para determinar edad y tasa de crecimiento se utilizó lectura de escamas. Las escamas fueron removidas de la parte inferior de primera aleta dorsal sobre la línea lateral. Las marcas anuales fueron medidas y contadas empleando un proyector de diapositivas.

El material de reserva fué pesado mensualmente para estimar la tasa de crecimiento diaria, como energía asimilada. Las gónadas fueron pesadas al final del periodo de madurez sexual, para estimar la energía asignada anualmente a reproducción. La ración de alimento diaria fue determinada evaluando el contenido gástrico de cada pez en el momento de recolección (Gilbert, 1963).

Los equivalentes calóricos de la materia orgánica involucrada en cada uno de los componentes energéticos del presupuesto se determinaron usando la bomba calorimétrica Gallen Kamp Balistic, realizando corrección por cenizas en cada medición por incineración a 550 °C.

R E S U L T A D O S

1. Peces en la zona Litoral

1.1. Abundancia y distribución: Se capturaron 6 especies pertenecientes a tres familias:

	<u>Odontesthes bonariensis</u>
Atherinidae	<u>Caugue mauleanum</u>
	<u>Basilichthys australis</u>
	<u>Cyprinus carpio</u>
Cyprinidae	<u>Carassius sp.</u>
	<u>Percichthys trucha</u>
Percichthyidae	

La captura total proveniente de 13 muestras mensuales fué de 9632 individuos. O. bonariensis representaba el 96,0 % del número total de peces capturados (tabla 3). La captura de peces por unidad de esfuerzo fue variable, los mínimos se obtuvieron en invierno, con ocasionales desapariciones de los peces en el área de estudio a comienzos de septiembre. Por el contrario, en verano se observaron las mayores abundancias alcanzando a 1960 individuos/esfuerzo de pesca en diciembre. La composición relativa y abundancias son similares a las estimadas por Vila y Soto (1981).

La cantidad de peces recolectados a diferentes intervalos del día en la zona litoral, es significativamente diferente de una distribución uniforme para esta especie ($P < 0,01$, X^2). Las capturas en la zona litoral son significativamente más numerosas durante la noche que en el día ($P < 0,05$, Mann-Whitney), existiendo un máximo al amanecer (figura 6).

Mediante pesca eléctrica efectuada en el día se confirmó que las bajas capturas se debían a la ausencia de peces y no a la menor actividad de éstos, descartandose que el patron observado se debiera a un artefacto del método a causa de la selectividad del arte de pesca.

1.2. Composición por tamaños y sexos: Los tamaños de los ejemplares capturados en la zona litoral se distribuyeron entre 4,5 y 57,0 cm de L.T., en 6 clases modales.

Tabla 3. Captura de peces por unidad de esfuerzo (12 horas de enmalle) en la zona litoral de Las Balsas.
Datos de 9632 peces capturados.

Meses	E s p e c i e s					
	O.b	C.m	B.a	C.c	C.sp.	P.t
Octubre 1988	78	3	0	205	110	10
Noviembre	980	9	1	180	95	9
Diciembre	1471	14	7	320	143	5
Enero 1989	1374	12	15	240	238	13
Febrero	746	9	11	90	72	8
Marzo	154	11	10	75	41	3
Abril	449	4	6	12	56	1
Mayo	610	3	2	25	14	2
Junio	320	0	1	7	8	0
Julio	140	1	2	2	7	5
Agosto	82	4	3	11	13	7
Septiembre	79	7	5	14	65	18
Octubre	597	12	3	152	98	23
Total	7080	89	66	1333	960	104
Abundancia comunidad íctica	0.735	0.009	0.007	0.138	0.099	0.012
Abundancia relativa peces pelágicos	0.96	0.017	0.0089			0.014

O.b	<i>Odontesthes bonariensis</i>
C.m	<i>Cauque mauleanum</i>
B.a	<i>Basilichthys australis</i>
C.c	<i>Cyprinus carpio</i>
C.sp.	<i>Carassius sp.</i>
P.t	<i>Percichthys trucha</i>

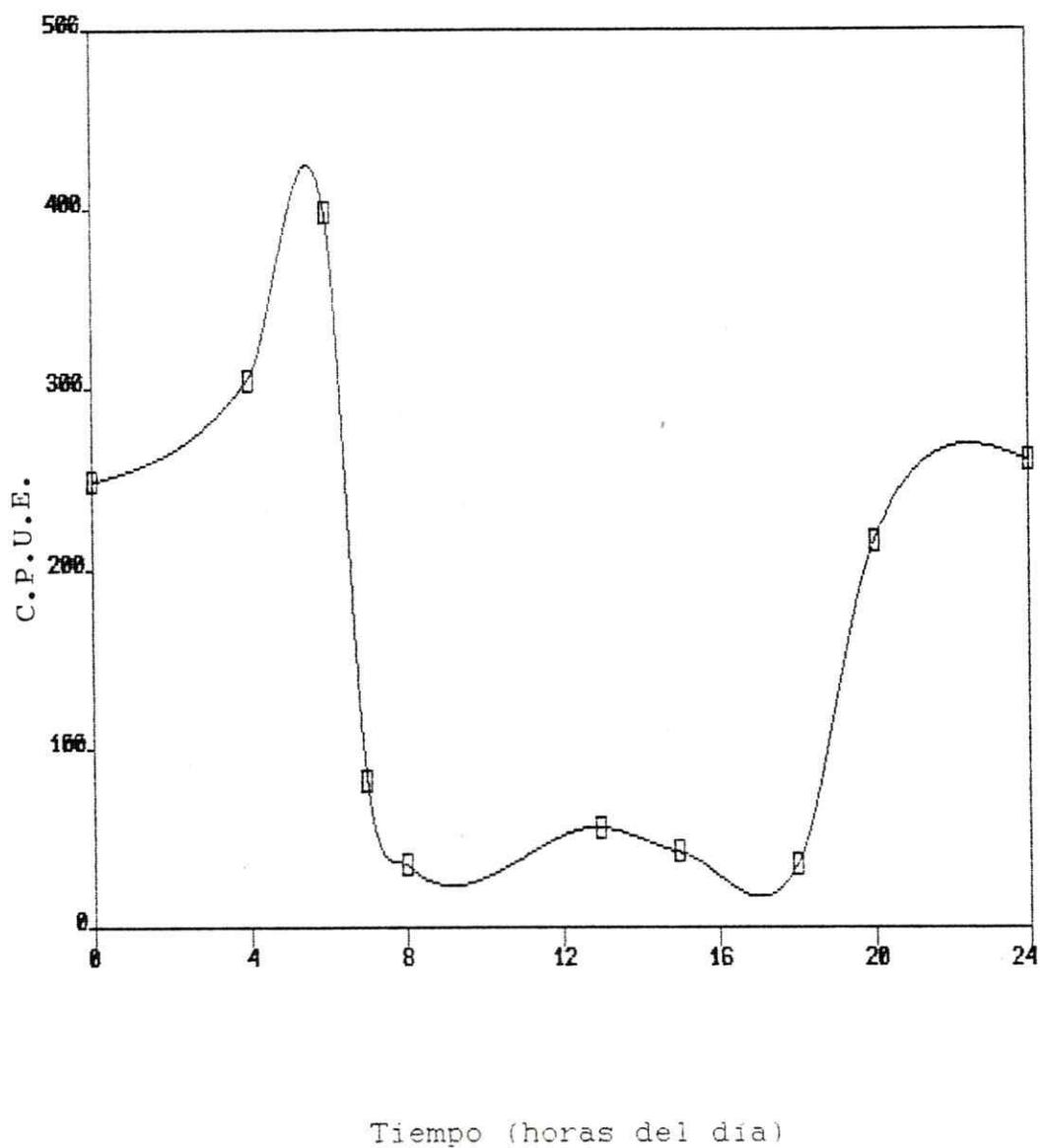


Fig. 6. Ciclo diario de capturas de peces en la zona litoral con la batería de redes de enmalle, cada punto corresponde al promedio de las capturas obtenidas durante primavera y verano.

correspondiendo a 0+, I+, II+, III+, IV+ y V+ años de edad (figura 7).

Se encontraron dos modas predominantes: entre 14,0-21,0 cm y 22,0 - 28,0 cm de L.T. (I+ y II+ años), representando el 80 % del total de individuos en las capturas de primavera y verano. Individuos con longitudes totales superiores a 30 cm fueron recolectados durante este período. En abril, se incorporaron a la población los tamaños menores (0+ años), distribuidos entre 5,0 y 11,0 cm de L.T. Asociado con la aparición y predominancia del grupo 0+, se observó un aumento de los individuos adultos mayores de 30 cm de L.T. en la zona litoral.

Al considerar las capturas de peces por composición sexual, no se encontraron diferencias significativas en la proporción de sexos en los grupos etarios predominantes ("t", $P < 0,05$).

1.3. Alimentación, periodos de alimentación y selectividad: El análisis del contenido gástrico de 285 estómagos durante el año de muestreo, reveló que aunque los diferentes estados de historia de vida de O. bonariensis presentan hábitos carnívoros, existen diferencias en las proporciones en que los mismos ítemes son consumidos (figura 8).

Juveniles pertenecientes al grupo 0+ tienen una alimentación compuesta, principalmente, por microcrustáceos planctónicos, siendo los cladóceros los más importantes:

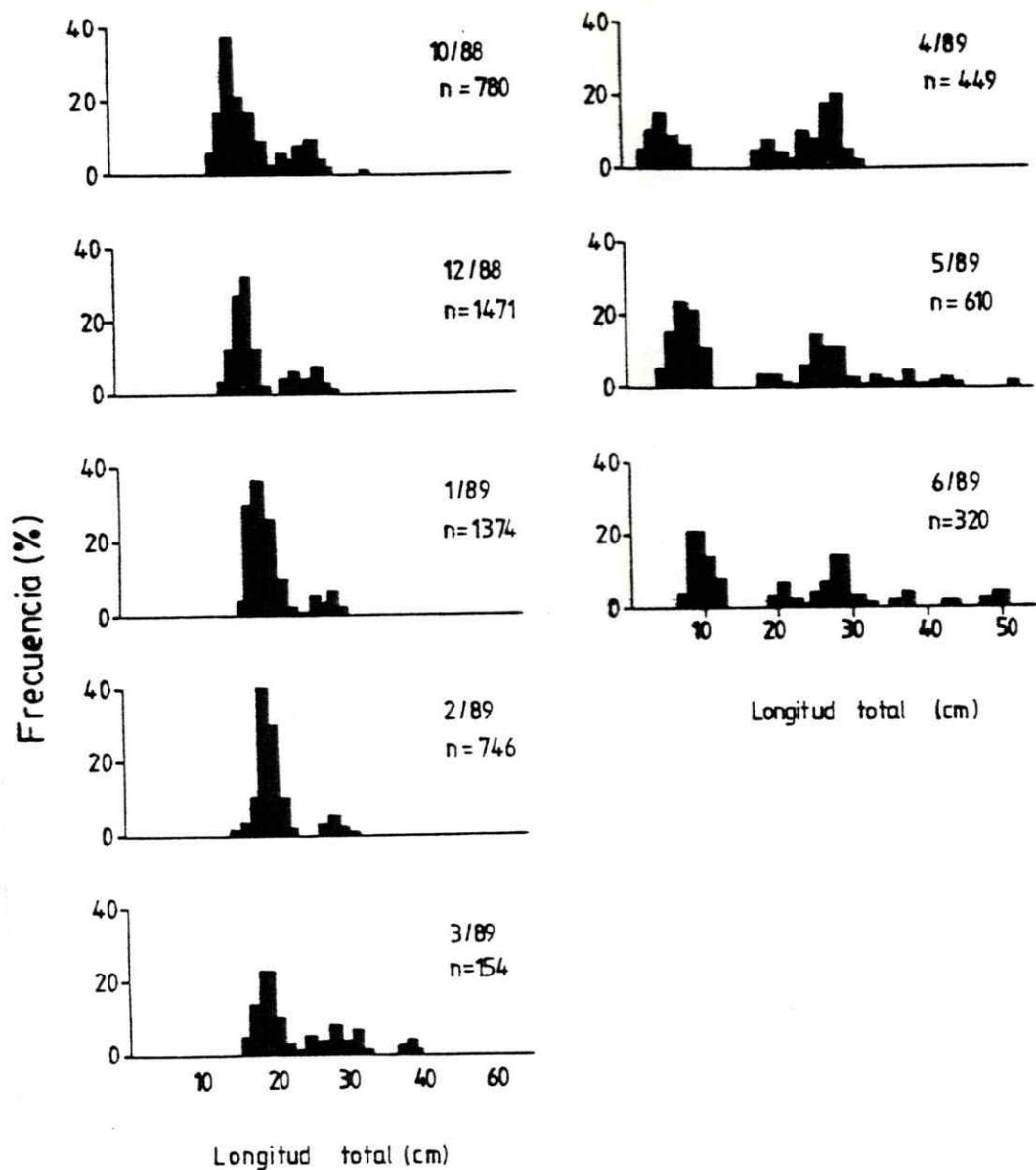


Fig. 7. Distribuciones de frecuencia de tallas de *Odontesthes bonariensis*, agrupadas por longitud total (L.T.).

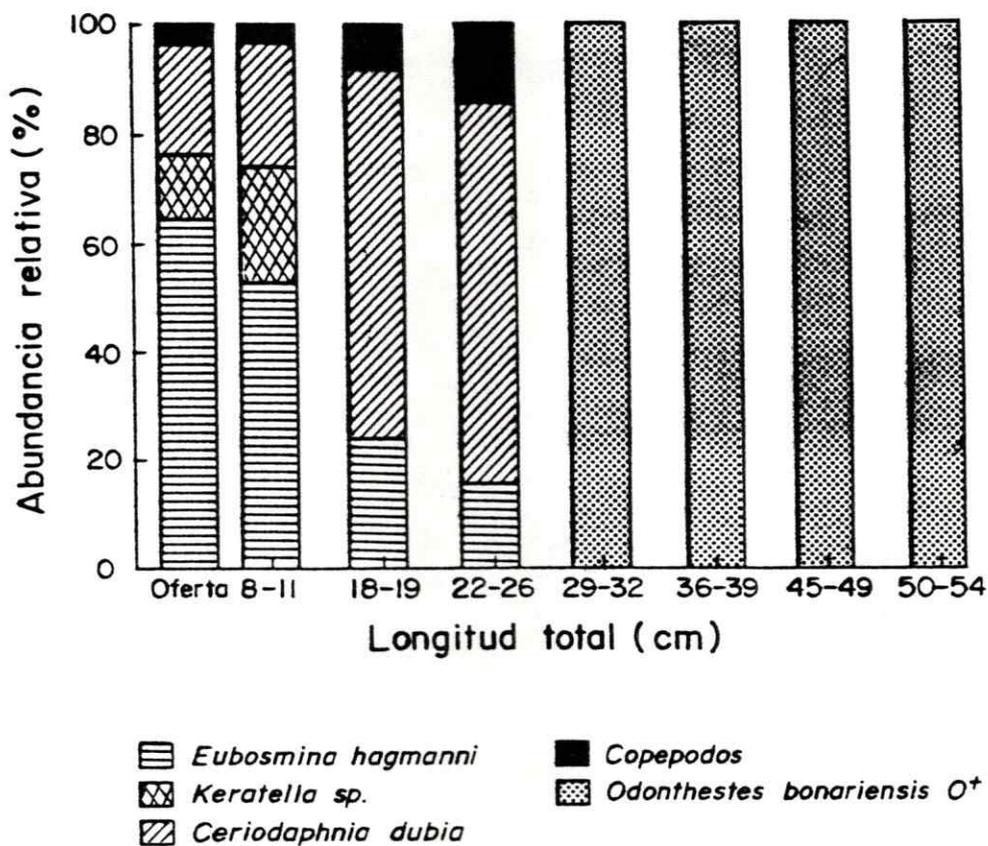


Fig. 8. Composición de la dieta de *O. bonariensis* y oferta ambiental en la zona de estudio, cada barra corresponde a los valores promedio obtenidos del análisis de 285 contenidos gástricos, durante 1988-1989.

Eubosmina hagmanni (55%) y Ceriodaphnia dubia (20%).

Adultos del grupo etario I+ y II+ también se alimentan de Cladóceros, pero en proporciones diferentes, Ceriodaphnia dubia (75%), es el grupo más abundante. Eubosmina hagmanni (15-22%) está presente en los contenidos estomacales, pero su representatividad es, progresivamente menor. Los Copépodos aumentan significativamente su representación en la alimentación de este grupo.

En contraste con los grupos de menor edad, los adultos (> III+) se alimentan, exclusivamente, de peces. Individuos juveniles (0+), de su misma especie, constituyen el 100% de su dieta.

Al reconstruir las etapas de actividad alimentaria diaria por medio de la cuantificación y grado de digestión del contenido gástrico, en peces de diferentes tamaños, se encontraron valores promedios del contenido gástrico más altos en períodos crepusculares disminuyendo en horas de la noche, en cambio, promedios, significativamente, menores se observaron durante el día (X^2 , $P < 0,01$). Los peces capturados en el día presentan los estómagos, en su mayoría, vacíos (figura 9).

El análisis cuantitativo de la selectividad alimentaria en relación con la oferta ambiental, evidencia valores positivos, significativos (X^2 , $P < 0,05$), para M longisetus, así como para C. dubia, lo que, indica una selectividad positiva o consumo preferencial, por el

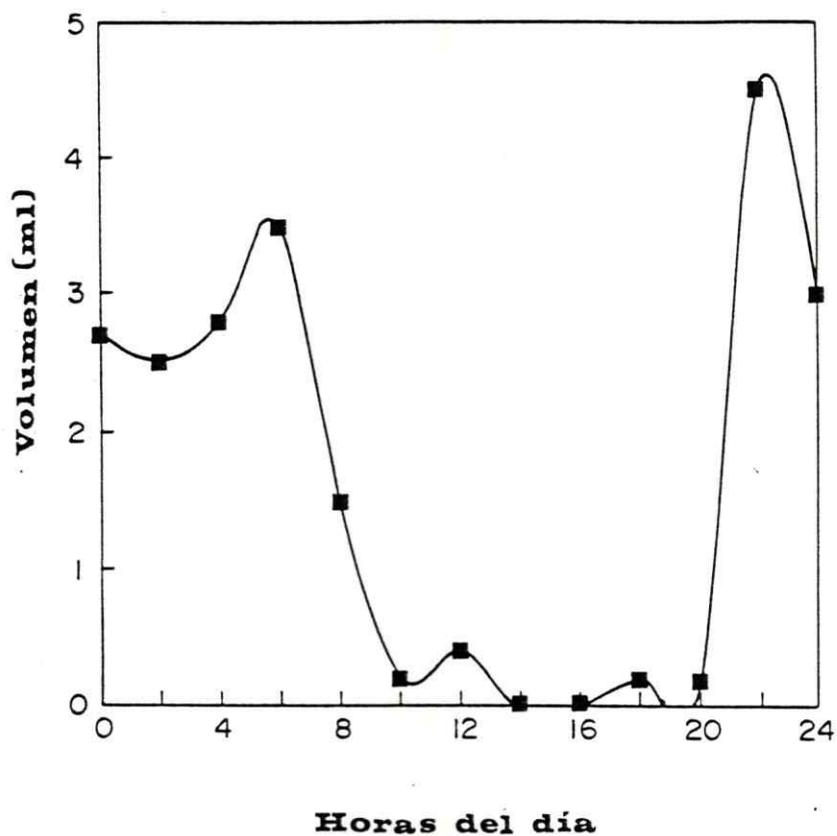


Fig. 9. Volumen de los contenidos gástricos en un ciclo diario. Cada punto corresponde a los valores promedio obtenidos de la medición de 285 estómagos.

contrario, asigna una selectividad negativa (χ^2 , $P < 0.05$), para E. hagmanni, lo cual sugiere que el consumo de este recurso se debería a su mayor abundancia (figura 10).

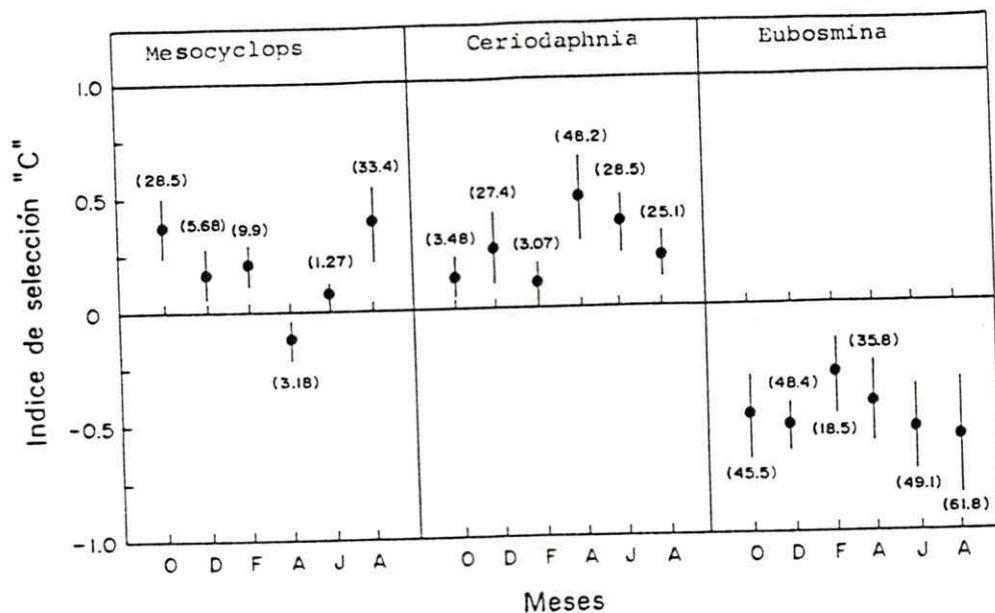


Fig. 10. Selectividad de la presa. Índice de Pearre "C" (1982).

(**) valor Chi-cuadrado. $P < 0.05$

2. Peces en la zona pelágica

2.1. Abundancia y distribución vertical: Se obtuvieron 92 ecogramas a diferentes intervalos de tiempo durante el día, en todo el período de estudio. El análisis de los registros acústicos mostró que en cada ciclo nictimeral las abundancias relativas de los peces encontrados en la zona pelágica, fueron significativamente mayores ("t", $p < 0,05$) en el día, que en la noche. Los peces en el día se ubican principalmente en el estrato medio de la columna de agua, por debajo del límite inferior de la zona fótica, y ocasionalmente se observan ecomarcas a profundidades mayores de 10 m.

2.2 Distribución horizontal: El área del transecto donde ubican los peces, considerando la zona pelágica y litoral, fue muy diferente entre el día y la noche. Durante el día los peces fueron significativamente más abundantes ("t", $p < 0,05$) en la zona pelágica, ubicada entre los 600 y 1400 m de distancia de la línea de costa del lago, que en la zona litoral (0 - 400 m). Por el contrario, no se observaron diferencias significativas en las abundancias de los peces ubicados a lo largo del transecto, en horas de la noche (figura 11).

Para estimar si los cambios observados

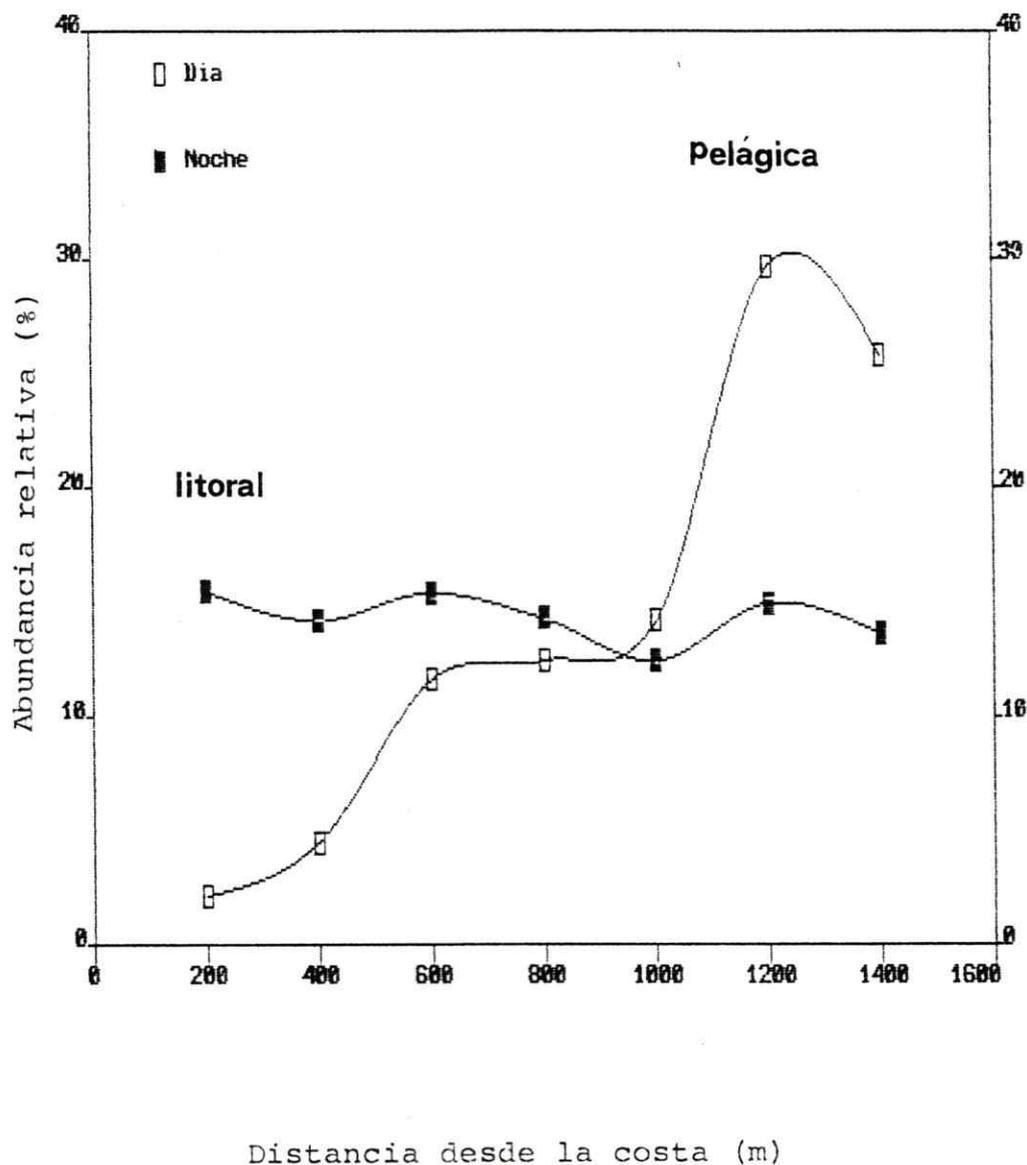


Fig. 11. Abundancia de ecomarcas en los registros acústicos, desde la zona litotal a la pelágica. Cada punto corresponde al promedio de los recuentos mensuales.

diariamente en la distribución horizontal de los peces a lo largo del transecto, se debían a cambios en el grado de agregación de éstos, más que a un aporte adicional de peces al área, se aplicó el índice de agregación "E" (figura 12). Se encontró que los peces durante el día presentan una distribución significativamente diferente de la distribución de Poisson (X^2 , $p < 0,005$), lo que sugiere que los peces están agregados en algunas zonas del transecto. Por el contrario, durante la noche la distribución de los peces no es discernible de la distribución de Poisson (X^2 , $p < 0,005$), por lo que el aumento de la abundancia en la zona de menor profundidad está acompañada con la dispersión de los peces a lo largo del transecto.

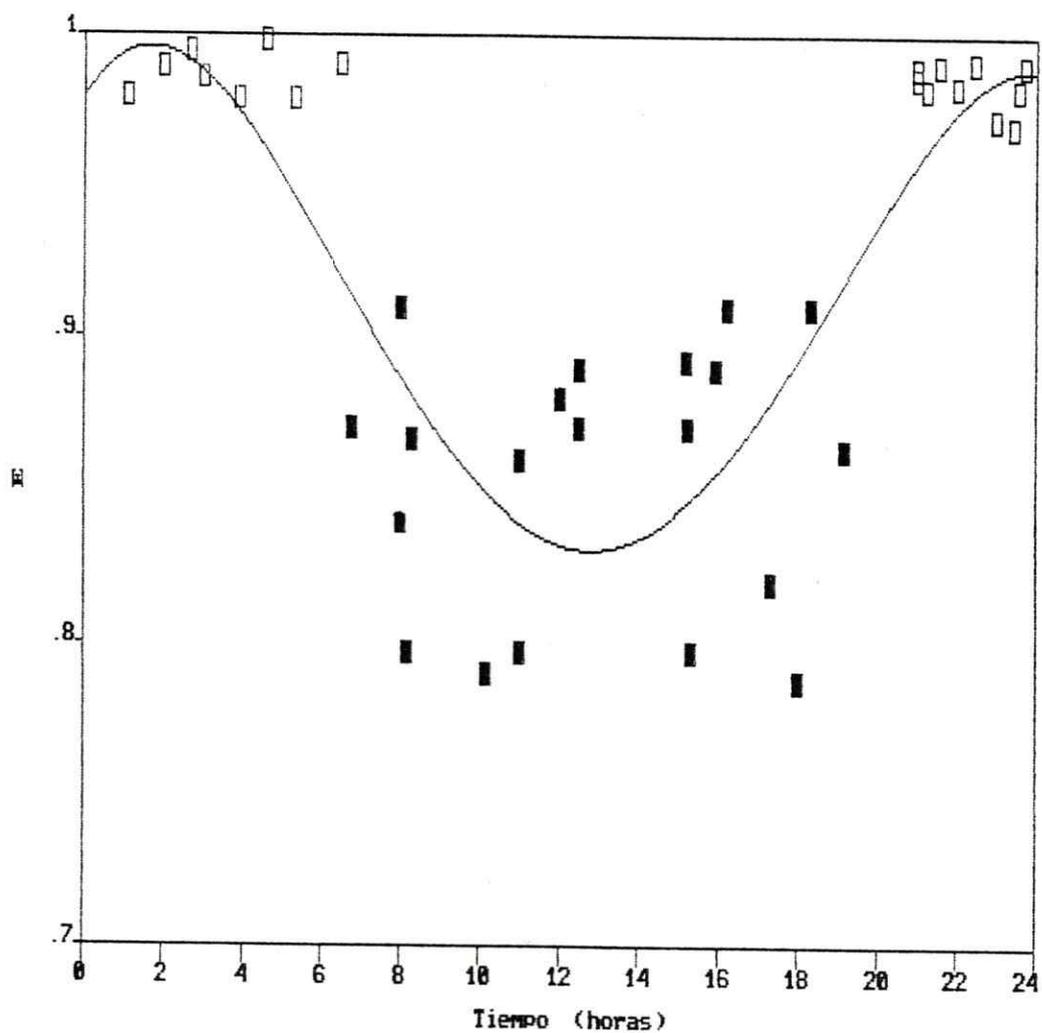


Fig. 12. Índice "E" de agregación.
 ■ significativo ($p < 0.005$), cada punto
 corresponde al promedio de todos los valo-
 res obtenidos a diferentes horas.

3. Desplazamientos diarios: una respuesta a las condiciones abióticas y/o las presas

3.1 Ambiente físico: Los controles estacionales de los factores físico - químicos de la zona litoral y pelágica arrojan los siguientes resultados:

3.1.1 Temperatura

El cuerpo de agua se mantiene permanentemente en mezcla, siendo térmicamente homogéneo. La temperatura de la columna de agua fluctua entre mínimos de 10 °C en invierno y 23 °C durante el verano, no se encontraron diferencias térmicas significativas (X^2 , $P < 0,05$) entre las aguas de ambas zonas en las diferentes estaciones del año, así como tampoco entre las aguas superficiales y las del fondo (figura 13).

Las oscilaciones diarias de temperatura en las aguas litorales y pelágicas, revelan que el agua se calienta durante el día, y se enfría durante la noche. En ambos casos la zona litoral presentó las condiciones térmicas extremas (figura, 14). Las diferencias significativas ocurren durante el día (X^2 , $P < 0,05$) entre la zona pelágica y litoral, y no sobrepasaron los ± 2 °C de fluctuación térmica.

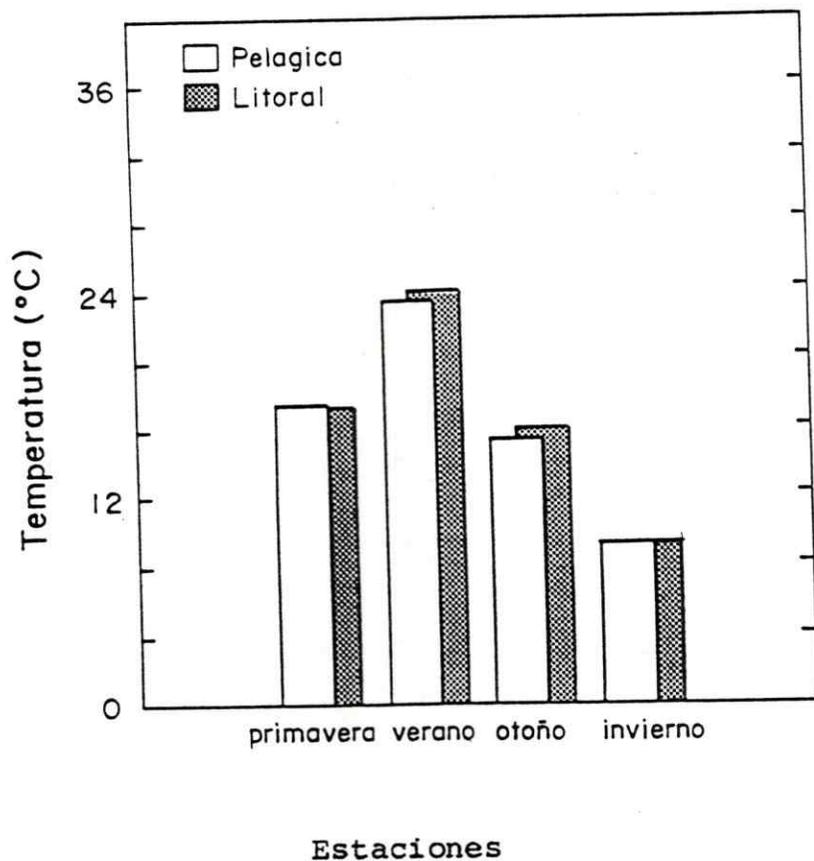


Fig. 13. Temperaturas promedio de la columna de agua, medidas estacionalmente, cada barra corresponde al promedio de todos los valores obtenidos a diferentes profundidades.

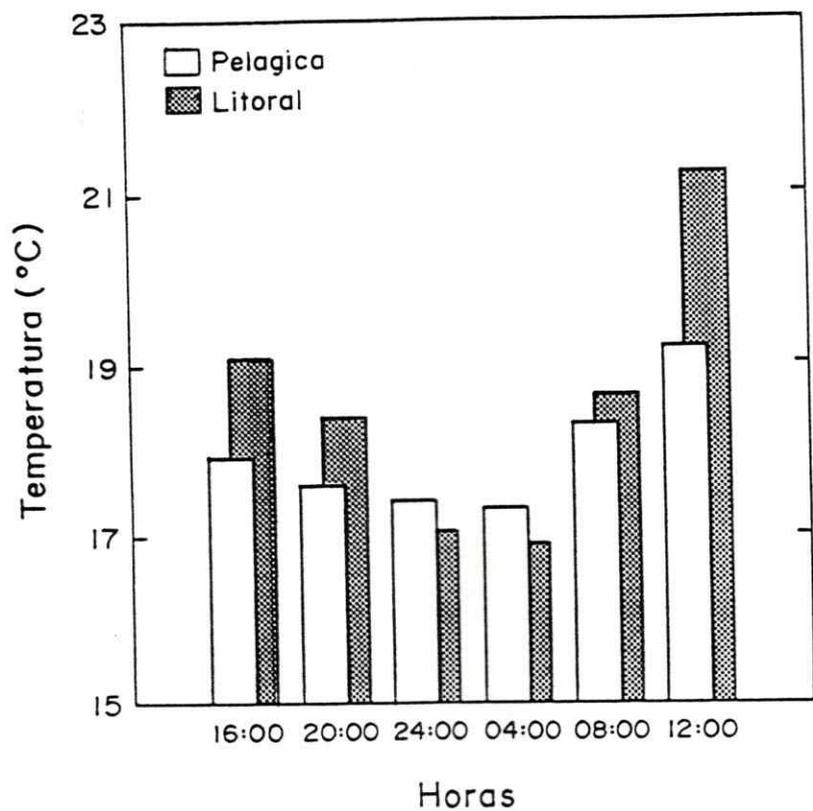


Fig. 14. Temperaturas promedio de la columna de agua medidas diariamente, cada barra corresponde al promedio de todos los valores obtenidos a diferentes profundidades.

3.1.2 Oxígeno

Las concentraciones de oxígeno disuelto en el agua fueron similares en ambas zonas durante el año de observación, fluctuando entre 8.33 y 11.45 mg/l, en verano e invierno, respectivamente (figura, 15). No se encontraron diferencias estadísticamente significativas (X^2 , $P < 0.05$) en las diferentes estaciones.

Las fluctuaciones diarias de la concentración de oxígeno son menores que el 10 % entre ambas zonas, con tendencia a disminuir durante la noche en la zona litoral, sin embargo, los mínimos encontrados estaban cercanos a los niveles de saturación del oxígeno en el agua en todos los casos (figura 16). El área de estudio es muy homogénea en la distribución del oxígeno disuelto, y coincide con la homogeneidad térmica.

3.1.3 Conductividad y pH

Los registros estacionales de la conductividad del agua fluctuaron alrededor de los 440 uS / cm en la mayor parte de las observaciones, con excepción del mes de octubre donde se produce un aporte importante de iones (1000 uS / cm), producto del régimen nival de los afluentes (figura 17). Cuando la acción del viento disminuye se observaron variaciones diarias significativas

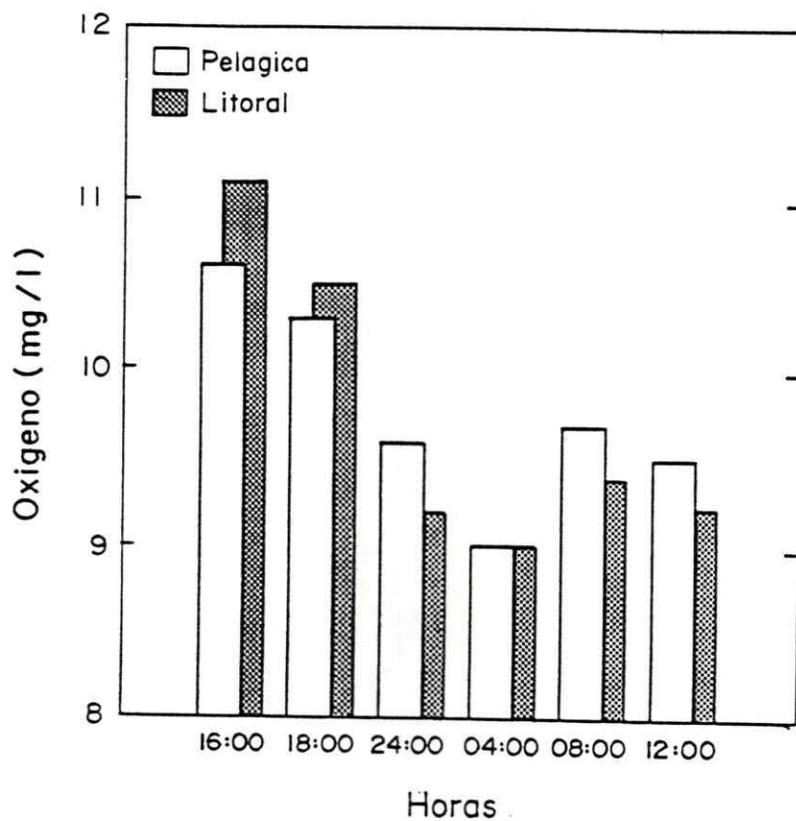


Fig. 15. Concentración promedio de oxígeno disuelto en la columna de agua medidas diariamente cada barra corresponde al promedio de todos los valores obtenidos a diferentes profundidades.

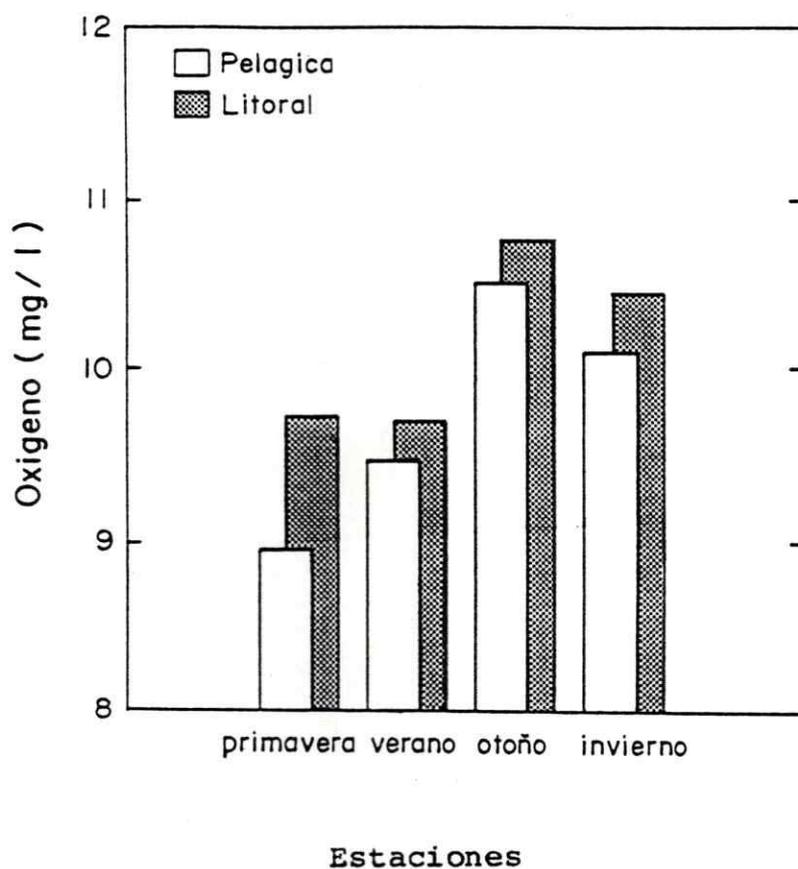


Fig. 16 . Concentración promedio de oxígeno disuelto en la columna de agua medidas estacionalmente, cada barra corresponde al promedio de todos los valores obtenidos a diferentes profundidades.

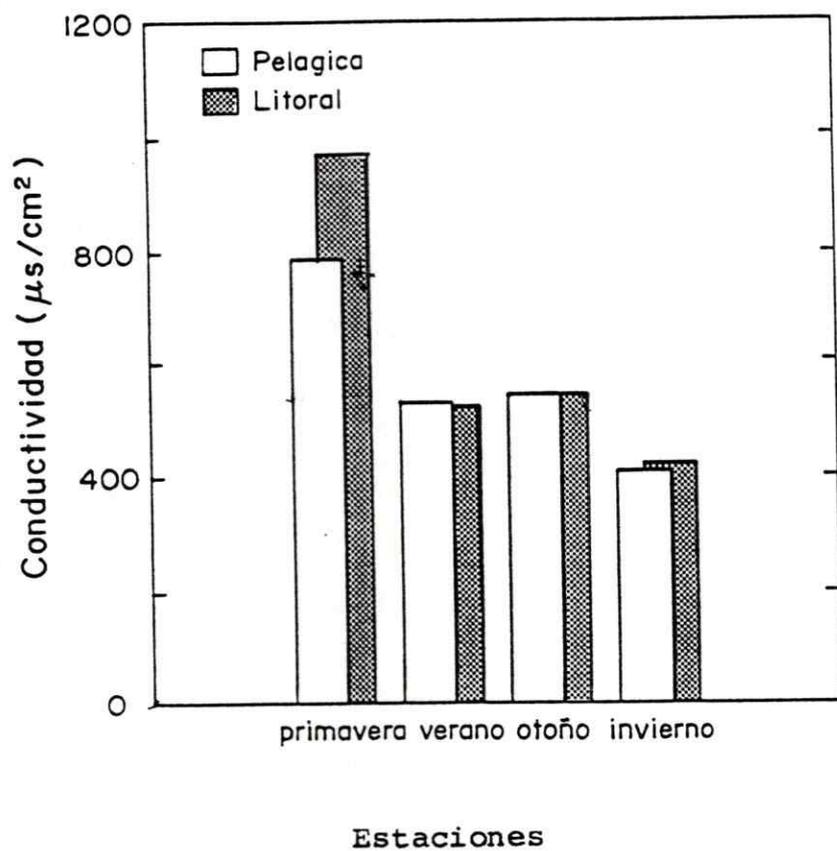


Fig. 17. Conductividad promedio en la columna de agua medidas estacionalmente, cada barra corresponde al promedio de todos los valores obtenidos a diferentes profundidades.

entre ambas zonas.

Las mediciones de pH muestran que las aguas de la zona pelágica y litoral son alcalinas (figura 18), sin diferencias significativas tanto en el ciclo diario como en el estacional entre ambas zonas (X^2 , $P < 0,05$). Oscilaciones diarias mínimas fueron observadas durante el día asociadas a los períodos de productividad biológica.

3.1.4 Sólidos en suspensión

La figura 19 muestra los resultados de mediciones estacionales de sólidos totales en suspensión. Existe alta variabilidad, con diferencias significativas (X^2 , $P < 0,01$) entre la zona litoral y pelágica durante el año. Tales diferencias se mantienen en el transcurso del día por la acción mecánica del viento.

3.1.5 Regimen del viento

El área de estudio está permanentemente expuesta a la acción del viento, solo un 6,6 % del año tiene días de calma. Los vientos predominantes son el SW y NW, con velocidades promedios de 2,35 m/seg durante el día; los que disminuyen considerablemente durante la noche (figura 20). Considerando los estudios de distribución vertical de la temperatura realizados en el embalse Rapel, en días con y sin viento (Reynolds et al., 1986), es

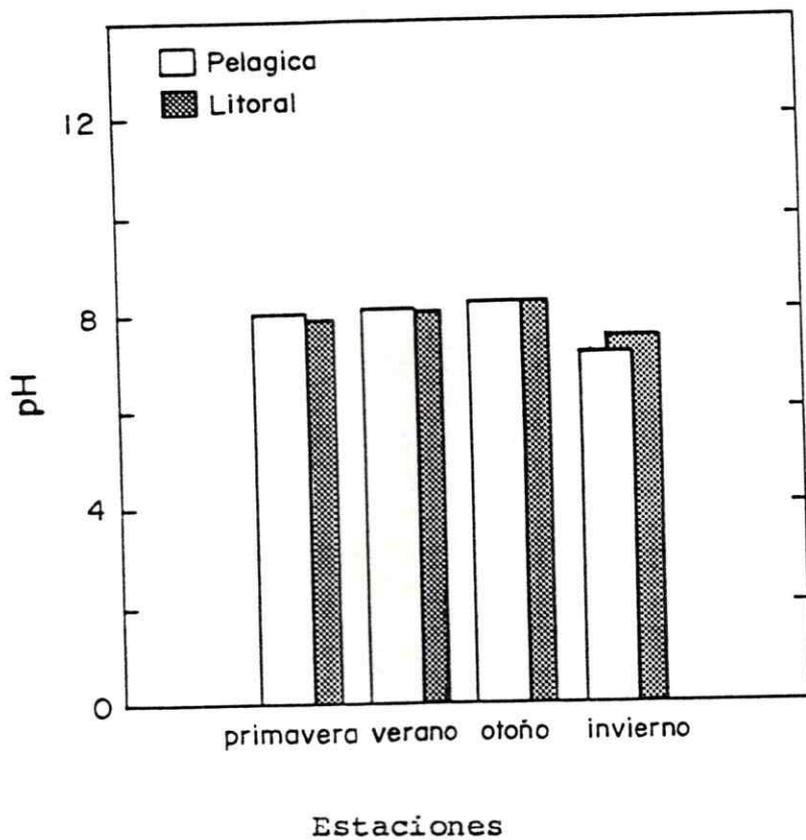


Fig. 18. pH promedio en la columna de agua medidas estacionalmente, cada barra corresponde al promedio de todos los valores obtenidos a diferentes profundidades.

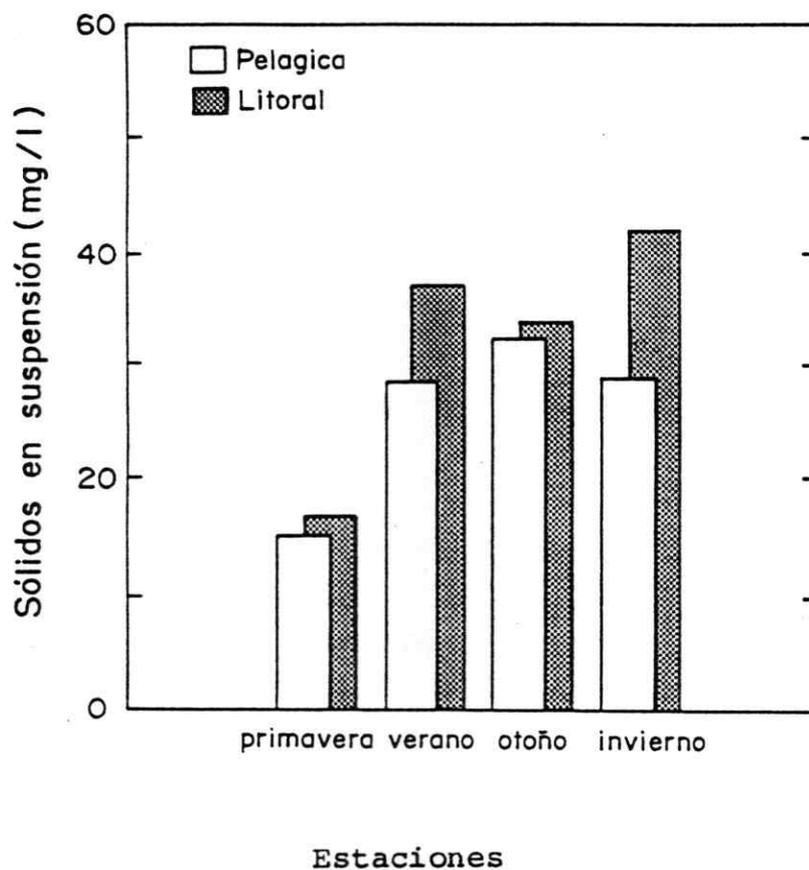


Fig. 19. Concentración promedio de sólidos totales en suspensión en la columna de agua medidos estacionalmente, cada barra corresponde al promedio de todos los valores obtenidos a diferentes profundidades.

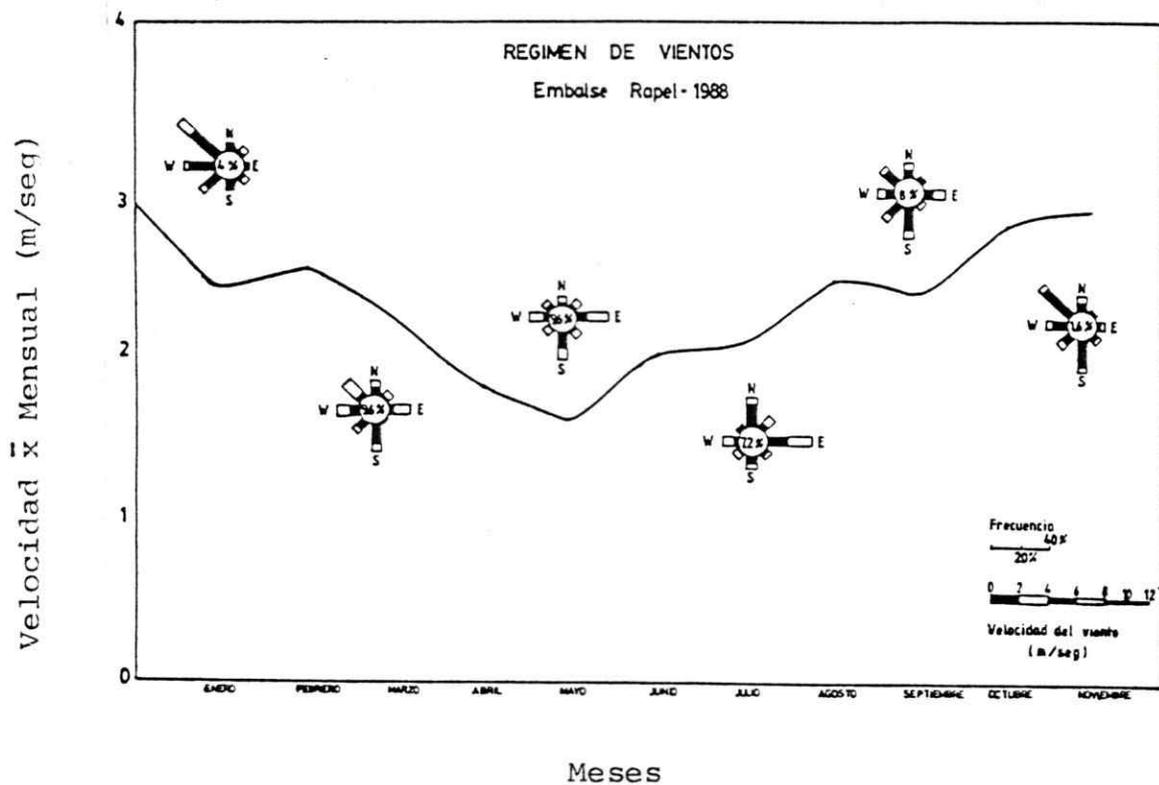


Fig. 20. Régimen de vientos en el Embalse Rapel (1988). Indicando los vectores predominantes y frecuencia relativa de días sin viento en el embalse (datos provenientes de la estación D.G.A. Rapel).

posible inferir que la acción mecánica del viento sobre la masa de agua se manifiesta hasta 4.5 m de profundidad, originando corrientes superficiales y subsuperficiales en dirección a la zona litoral.

3.2. Distribución y abundancia del zooplancton

El resultado del análisis de la abundancia de los principales componentes del zooplancton en las diferentes zonas, se detalla en la tabla 4. Los zooplanctontes, presas de O. bonariensis, eran más abundantes en la zona pelágica que en la zona litoral al considerar toda la columna de agua, pero si tomamos en cuenta que O. bonariensis es un depredador visual, (Ringuelet, 1942), son accesibles como presas solo las que se encuentran en la zona fótica, las abundancias, en el estrato superficial, son significativamente mayores en la zona litoral (X^2 , $P < 0,05$), particularmente en el caso de Mesocyclops longisetus.

La figura 21 muestra la distribución vertical, diaria de los principales integrantes del zooplancton en la zona pelágica. Ceriodaphnia dubia, Eubosmina hagmanni y Diaptomus diabolicus, tienen similares patrones de distribución vertical con tendencias a aumentar las densidades en la superficie durante la noche, para luego

Tabla 4 : Abundancia de zooplancton en la columna de agua, considerando solo períodos crepusculares

Especie	Zona	Pelágica	Zona Litoral
	N° / m ² 0-14 m ^o	N° / m ² 3m	N° / m ² 3m
<i>Ceriodaphnia dubia</i>	347362 ± 80763	6916 ± 3412	30900 ± 11264
<i>Eubosminia hagmanni</i>	605360 ± 160324	34665 ± 23636	74641 ± 15807
<i>Mesocyclops longisetus</i>	94572 ± 14281	8706 ± 5454	34600 ± 13480
<i>Diaptomus diabolicus</i>	47430 ± 11677	2127 ± 893	5670 ± 1280
Total	1094731	52414	145581

o Altura columna de agua.

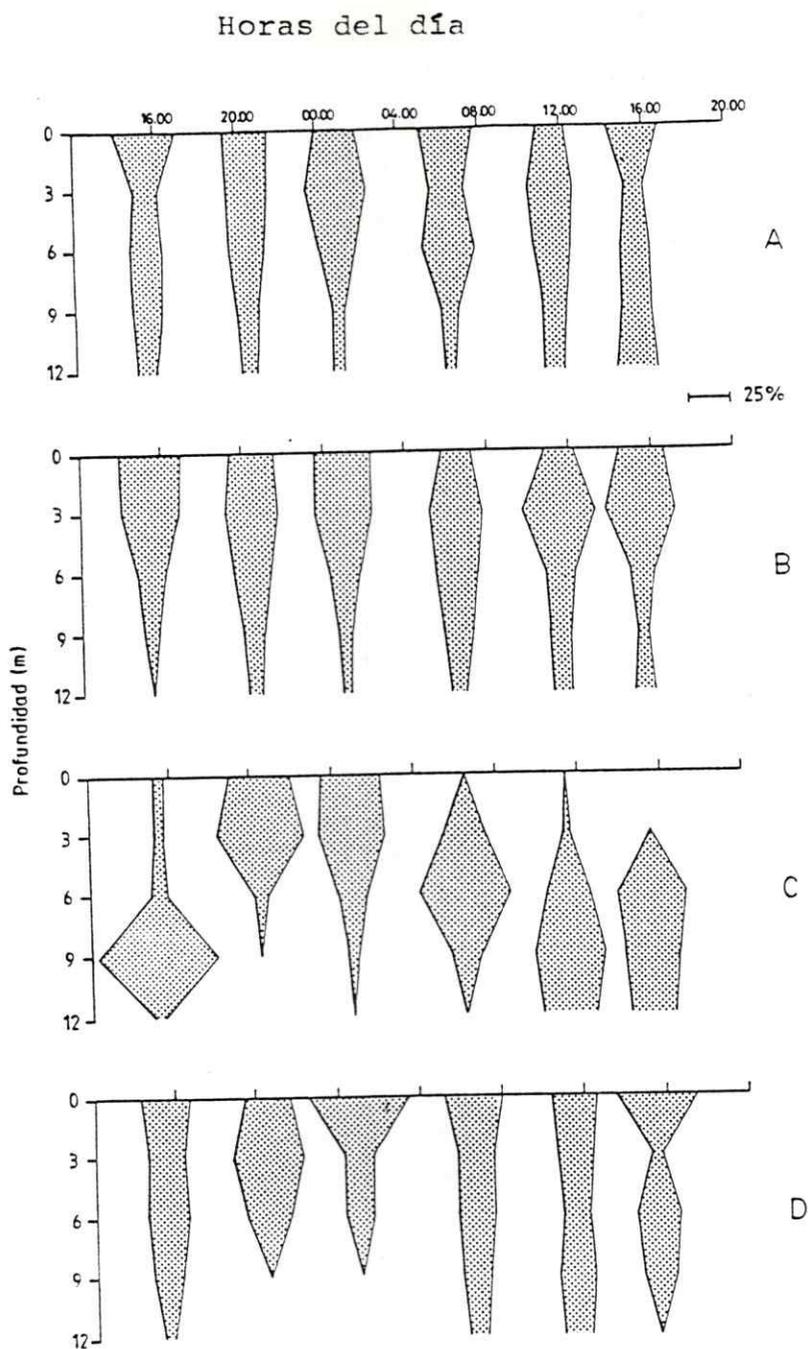


Fig. 21. Distribución de microcrustáceos en la columna de la zona pelágica, durante un ciclo diario. Expresado como el % de la abundancia total.

- A: Ceriodaphnia dubia
 B: Eubosmina haqmani
 C: Mesocyclops longisetus
 D: Diaptomus diabolicus

concentrarse en aguas más profundas a medida que aumenta la intensidad de radiación solar del día. Los procesos migratorios diarios del zooplancton entre las aguas superficiales y profundas se realizan durante períodos crepusculares (Zaret y Suffern, 1976).

4. Implicaciones ecofisiológicas

4.1 Presupuesto energético

Se calcularon los costos energéticos diarios de las principales actividades realizadas por los peces en la zona de estudio. Los resultados de la estimación del presupuesto energético para individuos pertenecientes al grupo etario I+ y II+ se detallan a continuación:

4.1.2. Ingestión

Se observó amplia variación estacional en la tasa de ingestión calculada para O. bonariensis. Las condiciones de visibilidad en la zona fótica afectan notablemente la tasa de ingestión diaria, cuando la visibilidad es mínima debido al mayor aporte de sólidos en suspensión durante la primavera, los ejemplares no comen. Sin embargo, bajo condiciones de óptima visibilidad el 75 % de los individuos tiene el estomago lleno de zooplancton. La tasa de ingestión diaria promedio corresponde al 0,579 %

del peso total de los individuos. Y su valor calórico promedio es 5,369 Kcal / g. De este modo el consumo diario estimado de alimento en individuos del grupo I+ y II + es de 1,375 Kcal / libre de cenizas.

4.1.3 Excreción

Considerada como la energía eliminada en las fecas, compuesta principalmente por la fracción no digerible de la dieta. La producción diaria de fecas calculada es el 8 % del peso seco del alimento ingerido, con un coeficiente calórico de 2,76 Kcal / g (libre cenizas). Diariamente son eliminadas $0,0503 \pm 0,009$ Kcal por cada individuo perteneciente al grupo etario I+ y II+.

4.1.4 Metabolismo

La tasa metabólica de rutina (Brett, 1964) fue estimada a partir de los experimentos realizados por Freire et al (1981) en la misma especie, determinando el consumo de oxígeno en un respirómetro estático en relación al peso corporal y a la temperatura del agua, los resultados arrojan la siguiente ecuación obtenida del mejor ajuste al plano de regresión:

$$O_2 = \frac{0,0033929069 * t + 1,5484935}{P \ 0,24128875}$$

donde

O₂ : mg O₂ / h g

t : temperatura °C

P : peso del pez en g

Considerando la temperatura promedio del agua de 18 °C , el consumo de oxígeno para individuos pertenecientes al grupo etario I + y II+ es de 0,172611 ± 0,0148 ml O₂ / h g, lo que en términos calóricos utilizando el coeficiente oxicalórico del oxígeno (1 ml O₂ = 4,75 Kcal) es de 0,8199 cal / h g.

El gasto metabólico del pez en actividad suponemos que corresponde al doble del metabolismo de rutina (Mann, 1965; Gerking, 1972). Según las predicciones realizadas por Winberg (1956) y las observaciones tanto de la velocidad de desplazamiento horizontal de los peces estimada en 2 Longitud total / seg (Brett, 1964), como de las corrientes superficiales con intensidades superiores a 6 cm / seg, a las que están sometidos los peces cuando mantienen su posición espacial durante algunos períodos del día. Con una demanda de 1,6398 cal / h g.

4.1.5 Crecimiento

Las longitudes promedios calculadas para cada clase de talla son 165 mm, 235 mm, 284 mm, 365 mm, 430 mm y 480 mm, para individuos de 1 a 6 años de edad,

respectivamente; usando estos datos se ajustó al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy con la siguiente ecuación exponencial:

$$L_t = 2596 \left(1 - e^{-0,02822 (t + 1,304)} \right)$$

La tasa diaria de crecimiento estimada a partir del modelo para individuos de la clase de edad I + y II+ es de $0,0585 \pm 0,004$ gr peso seco / día. Si se usa el equivalente calórico determinado para el tejido muscular de los O. bonariensis (5,14 Kcal / g), la asignación de energía diaria al crecimiento corporal es 0,301 Kcal.

4.2. Presupuesto de tiempo

El análisis de los resultados obtenidos durante los ciclos diarios de capturas en la zona litoral, demostró un marcado aumento de la abundancia durante la noche, alcanzando un máximo al amanecer, disminuyendo considerablemente durante el día (figura 22). La situación contraria se observó en la zona pelágica, donde los registros acústicos muestran que la presencia de peces en esta zona es mayor en las horas de luz, entre las 07:30 y las 20:00 hr, alcanzando un máximo a las 15:00 hr. Este conjunto de información permite dilucidar que existen desplazamientos en periodos crepusculares entre ambas

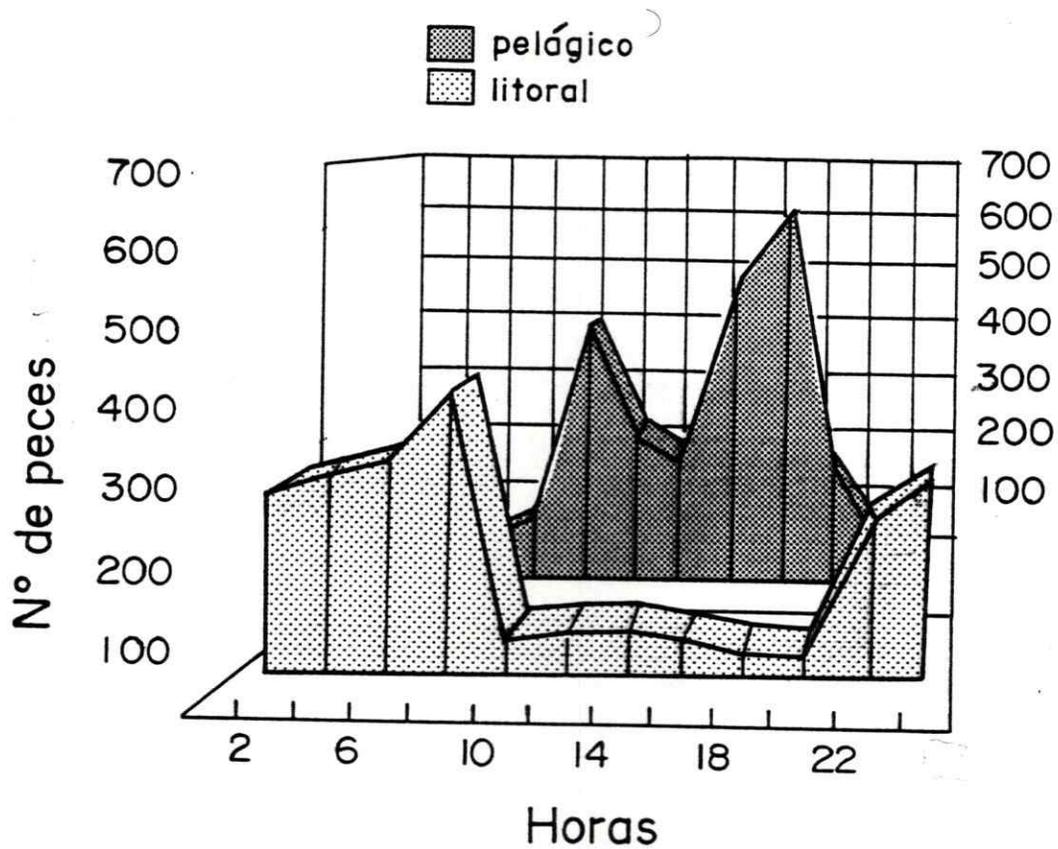


Fig. 22. Distribución espacio - temporal diaria de Q. bonariensis en la zona de estudio.

zonas, hacia el litoral durante el ocaso y hacia la zona pelágica al amanecer.

Los peces permanecen el 42 % del tiempo en la zona litoral y un porcentaje similar en la zona pelágica durante el día, principalmente en condiciones de metabolismo de rutina. El 16 % del tiempo se gasta en moverse entre ambas zonas y alimentación.

La asignación de energía a cada una de las actividades vitales realizadas diariamente por los peces, en consideración a su frecuencia temporal (presupuesto de tiempo), se traducen en un presupuesto energético diario de $P = + 0,1117$ Kcal, disponibles para ser utilizados en costos como reproducción, reserva o comportamiento (Tabla 5).

Tabla 5. Presupuesto energético de peces del grupo etario I+ y II+. Valores en Kcal / día * libre de cenizas, metabolismo promedio estimado a 20° C.

$$P = I - (C_{\text{mantención}} - C_{\text{actividad}} - C_{\text{crecimiento}})$$

	Caso I	Caso II
I	1,375	1,375
E	0,0503	0,0503
Cm	0,812	0,495
Ca	0,329	0,9892
Cc	0,072	0,070
P	+ 0,1117	- 0,2313

DISCUSION

1.- Abundancia y distribución espacial de *O. bonariensis*

O. bonariensis es un Atherinidae originario de la cuenca del Río de la Plata (Ringuelet, 1967), desde donde fue introducido en la mayoría de los sistemas lénticos de régimen templado de América del Sur. Los resultados de la introducción de esta especie en el embalse Rapel, medidos en función de la abundancia poblacional durante este estudio, señalan al pejerrey argentino como una especie exitosa, siendo la más abundante en la zona pelágica de este ecosistema lacustre (Vila y Soto, 1986; Oldani et al., 1987) .

O. bonariensis es la especie predominante en el embalse Rapel, representa el 96 % del número de peces pelágicos capturados, sobrepasando ampliamente las abundancias relativas de todas las especies endémicas integrantes de la comunidad ictica del embalse. Esta característica ha sido descrita en diferentes ecosistemas lacustres templados de Sudamérica (Burbidge et al., 1974; Bonetto y Castello, 1985). La introducción exitosa y la predominancia temporal alcanzada por *O. bonariensis* en los

diferentes ecosistemas lacustres de régimen templado, está en estrecha relación con las condiciones de mesotrofia de estos lagos y embalses (Vila y Soto, 1986; Luchini et al., 1983).

Durante el período de estudio se observaron variaciones significativas en las capturas mensuales de Q. bonariensis, atribuidos fundamentalmente a cambios en la calidad de agua, como consecuencia del incremento en el aporte de sólidos en suspensión al embalse. Estas condiciones afectan los procesos de respiración y alimentación, por saturación física de las lamelas branquiales y branquiespinas (Lazzaro, 1984). La incorporación de nuevos reclutas (I+) a la población pelágica de Q. bonariensis en los meses de verano explica la capturas máximas encontradas durante este período, hecho que evidencia la existencia de una segregación intraespecífica de habitat entre los diferentes grupos de edad (Rudsman y Magnuson, 1985; Hamrin, 1986), individuos menores de I+ se encuentran fundamentalmente en áreas protegidas del embalse, como los afluentes secundarios y ensenadas durante el resto del año, mientras que los adultos permanecen la mayor parte del tiempo en la zona pelágica. Entendiendo por áreas protegidas a aquellas que ofrecen un resguardo a la acción mecánica del viento, menor riesgo de depredación y condiciones de calidad de agua favorables para el crecimiento de los peces. Cambios ontogenéticos en el patrón de distribución espacial de

larvas, juveniles y adultos ha sido citado ampliamente (Post y McQueen, 1988), como respuesta a factores como depredación y competencia (Vondracek et al., 1989; Cooper, 1983; Wurtsbaugh et al., 1985). Sin embargo, tomando en consideración las características ecológicas y fisiológicas de los juveniles de O. bonariensis (Freyre et al., 1981; Vila y Soto, 1981), factores ambientales tales como la disponibilidad del recurso alimentario o la concentración de sólidos en suspensión, determinarían la distribución espacial estacional de los diferentes grupos de edad de O. bonariensis en el embalse Rapel.

2.- Desplazamientos diarios

La distribución espacial diaria de los peces no es uniforme a lo largo del transecto transversal ("t", $P < 0,05$). Durante la noche aumenta la presencia de peces en la zona litoral, concentrados en los estratos más superficiales de la columna de agua. Por el contrario, durante el día los peces se encuentran agregados en estratos de mayor profundidad de la zona pelágica, que corresponde al antiguo cauce del río Rapel, presentando una distribución vertical estratificada entre los 4 y 10 m de profundidad. Las capturas en este período son prácticamente nulas y los desplazamientos de las ecomarcas son mínimos, lo que sugiere una actividad natatoria relativamente baja de los peces durante el día. En la noche más que

desaparecer de la zona pelágica, como ocurre durante el día en la zona litoral, se produce la dispersión de los peces a lo largo del transecto, con un incremento de la abundancia en los estratos superficiales, como resultado de un aumento en la distancia mínima que separa dos peces contiguos. Sólo el 60 % de la población de O. bonariensis se ubica en la zona litoral durante la noche.

El patrón de distribución espacial diaria de O. bonariensis observado en el embalse Rapel, sería el resultado de los desplazamientos horizontales nictimerales realizados entre ambas zonas, centrados más frecuentemente en períodos crepusculares. Sin embargo, este comportamiento no ha sido descrito anteriormente para esta especie en otros lagos, lo que probablemente sea consecuencia de la restricción temporal y espacial de las muestras obtenidas por otros investigadores (Burbidge et al., 1974; Vila y Soto, 1981; Ringuelet, 1942). Los desplazamientos diarios son comunes en los peces, presentan un elevado grado de variabilidad interespecífica, la gran mayoría realizan desplazamientos verticales de carácter nictimeral desde el hipolimnion hasta los estratos más superficiales en los lagos (Northcote, 1984; Brett, 1971; Begg, 1976; Rudstam et al., 1989; Narver, 1969). Menos frecuentes son los desplazamientos horizontales (Hall et al., 1979; Bohl, 1980; Hasler y Bardach, 1949; Scott, 1955; Black, 1945; Moyle, 1973; Helfman, 1981), debido fundamentalmente a distribución diferencial de los recursos alimentarios

(Baumann and Kitchell, 1974; Bohl, 1980), conductas reproductivas (Middaugh et. al., 1981), termoregulación (Caulton, 1978) y riesgo de depredación (Mc Farland et al., 1979).

Los movimientos hacia la zona pelágica durante la noche, y el regreso al litoral en el día, es la estrategia más frecuente de forrajeo utilizada por los peces planctívoros, como respuesta a la presión de depredación (Mc Farland et al., 1979). Sin embargo, los peces en el embalse Rapel se desplazan a la zona litoral durante el ocaso para regresar a la zona pelágica al amanecer, alimentándose activamente durante el crepúsculo. Si la periodicidad de los desplazamientos de O. bonariensis, respondiera a la presión de depredación ejercida por los peces carnívoros en la zona pelágica, representada por adultos de su misma especie y P. trucha, los cuales utilizan principalmente estrategias de persecución de sus presas (Scott, 1955; Burbidge et. al., 1974), los peces debieran desplazarse a la zona pelágica durante la noche. Helfman (1981) propuso que estos desplazamientos nictimerales estarían en estrecha relación con la variabilidad biológica y ambiental presente en un determinado ecosistema. Los parámetros que estimulan estos desplazamientos diarios en el embalse Rapel, necesariamente tienen que ser distintos a la presión de depredación, la que frecuentemente se considera como principal fuerza

responsable de la estructuración de los patrones de distribución espacio-temporal de las presas (Stein, 1979).

3.- Desplazamientos diarios: una respuesta a las condiciones abióticas y/o las presas

3.1 Condiciones abióticas

Caulton (1978) sugirió que las fluctuaciones térmicas diarias, asociados con la presencia de estratificaciones verticales en los lagos, estimularían comportamientos de termorregulación en los peces pelágicos, tales como O. bonariensis. Sin embargo, los resultados de las determinaciones de la estructura térmica del agua entre ambas zonas no muestran diferencias diarias significativas. Las temperaturas máximas de verano, no se tradujeron en la disminución de la cantidad de oxígeno disuelto en el agua, a concentraciones que pudieran alterar los requerimientos fisiológicos de los peces (Boeuf et al., 1988). Ambos factores estuvieron fuertemente afectados por la acción del viento, con pérdida de la estratificación vertical por la mezcla turbulenta del agua como consecuencia de la presencia de corrientes advectivas, resultando así una columna de agua homogénea.

De igual forma, los resultados de las mediciones del pH y la conductividad durante el período de estudio no presentaron fluctuaciones diarias significativas entre

ambas zonas, que dieran cuenta de este comportamiento. Aunque se observó un incremento de la cantidad de iones disueltos en el agua en la primavera, como consecuencia del mayor aporte de sólidos suspendidos desde los afluentes. Cambios en el pH se produjeron como respuesta al ciclo de actividad fitoplanctónica en el embalse.

3.2 Recurso alimentario

El análisis de los contenidos estomacales en los diferentes estados ontogenéticos de O. bonariensis en el embalse Rapel, revelaron una dieta compuesta principalmente por zooplancton, a excepción de los adultos, los que presentaron hábitos canibalísticos a partir del grupo etario III+ a semejanza de lo encontrado por Ringuelet, et al. (1980). La alimentación de los peces zooplanctofagos se realiza principalmente en la zona litoral, durante la noche. En relación a la alimentación de cada uno de los estadios de desarrollo y los desplazamientos diarios, solo parte de la población estaba involucrada en ambos procesos, y esta estaba compuesta por los grupos de edad I+ y II+, con hábitos alimentarios principalmente zooplanctófagos. Aunque los individuos pertenecientes a los grupos etarios de menor edad comparten estos mismos hábitos, existen diferencias fundamentales, ya que los juveniles se alimentan principalmente de los cladóceros de menor tamaño y que a su vez son los más abundantes en la comunidad zooplanctónica, en cambio, los adultos (I+ y II+)

seleccionarían activamente copépodos y cladóceros de mayor tamaño. Esto es coincidente con las observaciones de Ringuelet (1942), Cabrera (1959), en Argentina, De Buen (1953) en Uruguay, Burbidge et. al (1974), Bahamondes et. al (1979), Vila y Soto (1981 y 1986). En general, es bastante conocido que los peces zooplanctófagos seleccionan las especies-presas de mayor tamaño (Brooks y Dodson, 1965; Wright y O'Brien, 1984), y que existen cambios en la dieta, tanto en composición de especies como de tamaños, en relación con el tamaño de los peces (Zaret y Suffern, 1971; Vaux et al. 1988). En el embalse Rapel este cambio en la calidad de la dieta a través de la ontogenia, está en estrecha relación con la oferta ambiental y la accesibilidad como recurso alimentario, determinada principalmente por la distribución de las branquiespinas en los arcos branquiales y la configuración de los maxilares protráctiles.

Si consideramos que los peces que realizan estos desplazamientos diarios seleccionan activamente su alimento, son más accesibles como recursos tanto espacial como temporalmente aquellos que se encuentren durante más tiempo y en mayor abundancia en la zona fótica, cuando el proceso de alimentación se lleve a cabo.

Estas condiciones exponen a los peces a una serie de restricciones que limitan la eficiencia del proceso de alimentación. O. bonariensis realiza su

alimentación principalmente en períodos crepusculares, en los cuales se producen drásticos cambios en la intensidad de la luz incidente, llegando a limitar y/o inhibir este proceso (Wurtsbaugh y Li, 1985; Ali, 1959). Y a los cambios en el patrón de distribución vertical diaria de la comunidad zooplanctónica en la zona de estudio, durante la noche aumenta la abundancia de zooplancton cerca de la superficie, para posteriormente migrar a profundidades mayores durante el día, proceso que se realiza básicamente en períodos crepusculares (Wurtsbaugh y Li, 1985).

Según los antecedentes anteriormente expuestos sería más ventajoso para los peces alimentarse en la zona litoral, ya que por un lado, las migraciones del zooplancton y en particular de las especies que son seleccionadas positivamente estarían restringidas a la zona fótica, debido a la profundidad máxima de la zona litoral, incrementando de esta manera la sobreposición espacio-temporal con los peces (figura 23). Y por otro, las abundancias relativas de estas especies son mayores que en el estrato superficial de la zona pelágica. De esta forma es posible establecer que existen evidencias para señalar que los desplazamientos diarios realizados por los peces hacia la zona litoral, estarían relacionados con la distribución espacio-temporal del recurso alimentario. Descartando la posibilidad de que estos movimientos sean motivados por actividades reproductivas, debido a que sobre el 95 % de los adultos no había iniciado aún el

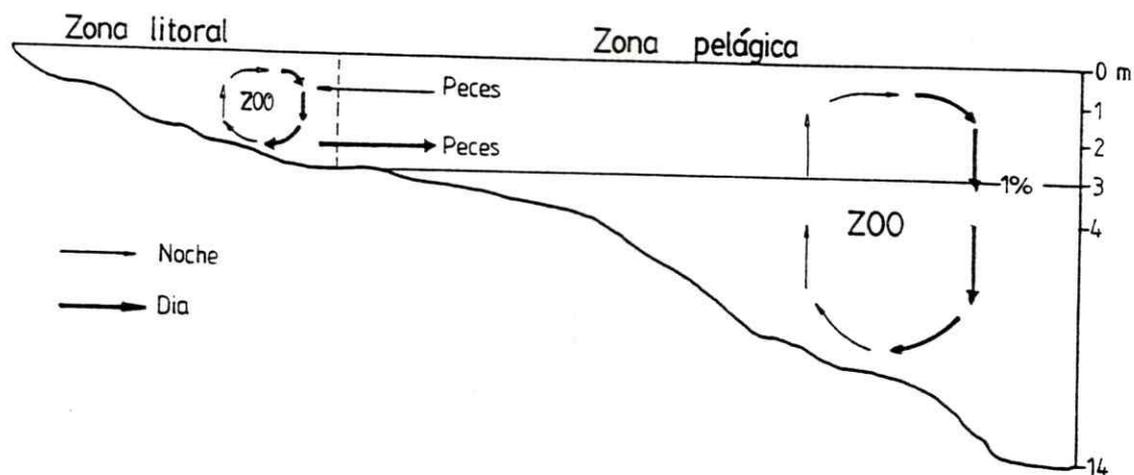


Fig. 23. Modelo cualitativo del patrón de distribución espacio - temporal diario y los desplazamientos diarios de *Q. bonariensis*.

ZOO: migración diaria del zooplancton
 1 %: límite de la zona fótica y circulación vertical (corrientes).

desarrollo gonadal anual, durante el período de estudio.

4.0 ¿ Existe optimización en el uso de la energía, asociada a los desplazamientos ?

La evidencias anteriormente señaladas en relación a los desplazamientos diarios de O. bonariensis en el embalse Rapel desde y hacia la zona litoral, permitirían postular que estos desplazamientos estarían claramente relacionados con el proceso de alimentación y la distribución espacio-temporal del recurso alimentario. Sin embargo, no está clara la ventaja adaptativa que implicaría el retornar diariamente a la zona pelágica durante el día. Probablemente el ambiente físico afectaría en forma importante el nivel del gasto de energía, involucrada en la asignación de ésta durante las estaciones de crecimiento de estos peces, alterando de esta manera el patrón de distribución espacial diaria observado en la zona de estudio.

En el embalse Rapel las características hidrodinámicas del cuerpo de agua están determinadas principalmente por el viento, el que al incidir sobre el espejo de agua genera un amplio espectro de perturbaciones que comprometen la circulación de toda la masa de agua, por medio de corrientes. En la zona de estudio se presentan vientos

predominantes del SW y NW con velocidades promedios de 2.35 m/seg. concentrando esta actividad durante el día, disminuyendo considerablemente en horas de la noche. El vector de intensidad originado por esta actividad está orientado principalmente hacia la zona litoral, alcanzando su máxima magnitud en esta zona. De esta manera, bajo la acción del viento los peces que estuvieran en la zona litoral durante el día deberían compensar la magnitud de las corrientes y mezclas turbulentas generadas por éste, por medio de la natación activa.

Diana (1983), en una revisión de los gastos energéticos que involucra el metabolismo activo en relación al presupuesto energético de los peces, señala que aunque la relación entre metabolismo activo y de rutina de peces no es constante y depende de la velocidad y duración de la natación, los costos de esta actividad pueden incrementar sustancialmente los requerimientos energéticos totales. En peces pelágicos adultos, el metabolismo de rutina implica un consumo de la energía asimilada de aproximadamente el 75 % (Brett y Groves, 1978; Lasker, 1970; Gerking, 1972; Beamish et. al., 1989).

De esta manera, si consideramos los resultados del presupuesto energético diario calculado para adultos del grupo etario I+ y II+, y proponemos que, para que los peces permanezcan durante todo el día en la zona litoral, se requiere de un mayor aporte de energía neta, por la mayor

oferta ambiental. La prolongación del período con mantención de metabolismo activo, como consecuencia de la exposición a corrientes superficiales y advectivas contrarias, genera un presupuesto energético diario de $P : - 0.2313 \text{ Kcal}$, el cual no permitiría disponer de energía para ser utilizados en reproducción, reserva o comportamiento (Tabla 5).

La zona pelágica por su mayor profundidad presenta un estrato profundo con ausencia de corrientes importantes que generen una mezcla turbulenta del agua (Reynolds et. al., 1986), permitiendo la permanencia del los peces en esa zona sin costos energéticos adicionales.

CONCLUSIONES

Finalmente, de acuerdo a los resultados obtenidos es posible señalar que existe evidencia suficiente para confirmar un patrón de distribución espacio-temporal diferencial de O. bonariensis, involucrando desplazamientos espaciales diarios entre la zona litoral y pelágica.

La distribución espacio-temporal del recurso alimentario y las condiciones hidrodinámicas serían los factores determinantes de este patrón en el embalse Rapel. Su distribución heterogénea estimularía la realización de desplazamientos diarios de O. bonariensis, como una forma de optimizar el uso de la energía.

BIBLIOGRAFIA

- Ali, N.A. 1959. The ocular structure, retinomotor and photobehavioural responses of the juvenile Pacific salmon. *Can. J. Zool.* 37: 965-996.
- Arratia, G. 1981. Géneros de peces de aguas continentales de Chile. *Mus. Nac. Hist. Nat., Chile, Pub. Ocasional* 34: 3-108
- Asbjorn, L., and R. Andersen. 1985. Resource partitioning of various age groups of brown trout *Salmo trutta* in the littoral zone of Lake Selura, Norway. *Arch. Hydrobiol.* 105(2): 177-185.
- Bahamonde, N., y R. Ruiz. 1981. Selectividad en muestreos de zooplancton en el embalse Rapel. *M.N.H.N. Not. Mensual*, 25(294): 8-12.
- Bahamondes, I., Soto, D., e I. Vila. 1979. Hábitos alimentarios de los pejerreyes (Pisces: Atherinidae) del Embalse Rapel, Chile. *Medio Ambiente*, 4(1): 3-18.
- Baltz, D.M. and Moyle, P. B. 1984. Segregation by species and size classes of rainbow trout, Salmo gairdneri, and Sacramento sucker, Catostomus occidentalis, in three California streams. *Env. Biol Fish.* 10:101-110.
- Baumann, P.C., and J.F. Kitchell. 1974. Diel patterns of distribution and feeding of bluegill (Lepomis macrochirus) in lake Wingra. *Wisconsin. Trans. Am. Fish. Soc.*, 103: 255-260.
- Beamish, F.W.H., Howlett, J.C., and T.E. Medland. 1989. Impact of diet on metabolism and swimming performance in juvenile lake trout, Salvelinus namaycush. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 46: 384-388.
- Begg, G.W. 1976. The relationship between the diurnal movements of some of the zooplankton and the sardine Limnothrissa miodon in lake Kariba. Rhodesia. *Limnol. Oceanogr.* 21: 529-539.
- Black, J.D. 1945. Natural history of the northern mimic shiner, Notropis volucellus volucellus. *Cope. Invest. Indiana Lakes Streams* 2: 449-469.

- Boeuf, G., Maxime, V., Pennec, J.P. y C. Peyraud. 1988. Comparative study of the energetic metabolism of atlantic salmon (Salmo salar) parr and smolts. *Aquaculture* 82: 1-8
- Blaxter, J.H.S. 1970. Light animals fishes. In *Marine Ecology* vol. 1, ed. O. Kinne London. pp. 213-320.
- Bohl, E. 1980. Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish. *Oecologia* 44:368-375.
- Bonetto, A.A. y H.P. Castello. 1985. Pesca y piscicultura en aguas continentales de america latina. OEA. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Serie Biología, monografía N° 21. 118 p.
- Brett, J.R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish Res. Board Can.* 21:1183-1226.
- Brett, J.R. 1971. Energetic response of salmon to temperature. A study of some thermal relations in the physiology and freshwater ecology of sockeye salmon (Oncorhynchus nerka). *Am. Zool.* 11: 99-113.
- Brett, J.R., and T.D.D. Groves. 1978. Physiological energetics. In *Fish physiology*. Vol. VIII. Edited by W.S.Hoar. Academic Press Inc., New York. 279-352 pp.
- Brooks, J.L. and S.I. Dodson. 1965. Predation, body size and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- De Buen, F. 1953. Las familias de peces de importancia económica. 1. Santiago, Chile. oficina Regional para América Latina, 331 pp.
- Burbidge, R., M. Carrasco y P. Brown. 1974. Age, growth, length-weight relationship, sex ratio and food habits of the Argentina pejerrey, Basilichthys bonariensis (Cuv. and Val.) from Lake Peñuelas, Valparaíso, Chile. *J. Fish Biol.*, 6:299-305.
- Cabrera, S.E. 1959. Estudio sobre el crecimiento del pejerrey del río de la Plata. Atherinidae: Basilichthys bonariensis (C. y V.). En actas y trabajos del Primer Congreso Sudamericano de Zoología. 4: 9-15.
- Cabrera, S., Montecino, V., Vila, I., Bahamonde, N., Bahamondes, I., Barends, I., Rodriguez, R., Ruiz, R., y D. Soto. 1977. Características limnológicas del

- embalse Rapel, Chile central. En Seminario sobre Medio Ambiente y Represas. O.E.A. Folleto Departamento de Asuntos Científicos y Tecnológicos, 1:40-61.
- Calvo, J. y L.A. Dadone. 1972. Fenómenos reproductivos en el pejerrey Basilichthys bonariensis. I. Escala y tabla de madurez. Rev. Mus. La Plata (Nueva Ser.) (Secc. Zool.). 11(102): 153-163.
- Campos, H. 1973. Lista de peces de aguas continentales de Chile. Not. Mens. Mus. Nac. Hist. Nat., Chile, 14 (162): 3-9.
- Campos, H. 1984. Los géneros de Atherinidos (Peces:Atherinidae) del sur de Sudamérica. Actas de la 3 reunión iberoamericana de Conservación y Zoología de Vertebrados. Bs. As. Argentina, Tomo XIII (6): 71-84.
- Caulton, M. S., 1978. The importance of habitat temperatures for growth in the tropical cichlid: Tilapia rendalli (Boulenger)., J. Fish. Biol., 13: 99-112.
- Contreras, M.A. y I. Vila. 1988. Migraciones diarias de Odonthestes bonariensis en el embalse Rapel. Archivos de Biología y Medicina Experimentales. 21(2): R277.
- Cooper, J.J. 1983. Distributional ecology of native and introduced fishes of the Pit river system, northeastern California, with notes on the Modoc sucker. Calif. Fish. Game, 69: 39-53.
- Diana, J.S. 1983. An energy budget for northern pike (Esox lucius). Canadian Journal of Zoology. 61 (9): 1968-1975.
- Eckmann, R. y A. Klink. 1985. Age and growth, feeding habits, and reproduction of Cauque mauleanum (Stindachner 1986) (Pisces: Atherinidae) in Southern Chile. Studies on Neotropical Fauna and Environment. 20(4): 239-249.
- Eigenmann, C.H. 1981. The fresh-water fishes of Chile. Men. Nat. Acad. Sci., 22(2): 1-63
- Emery, A.R. 1973. Preliminary comparisons of day and night habits of freshwater fish in Ontario. J. Fish Res. Bd. Can. 30: 761-774.

- Freyre, L. R., M. C. Romero y O.H. Padin. 1980. Metabolismo energético de peces dulceacuícolas. I. Metodología. Metabolismo de Bryconamericus ihering Boul (Pisces: Characiformes). Limnobiós, 1(10): 411-421.
- Freyre, L.R., Padin, O. H. y M.A. Denegri. 1981. Metabolismo energético de peces dulceacuícolas. II El pejerrey Basilichthys bonariensis bonariensis Cuvier y Valenciennes (Pisces: Atherinidae). Limnobiós 2(4): 227-232.
- Fowler, H.W. 1945. Fishes of Chile, Systematics Catalog. Rev. Chilena Hist. Nat., 4(1):1-36.
- Gerking, S. D. 1972. revised food consumption estimate of a bluegill sunfish population in Wiland Lake, Indiana. J. Fish Biol. 4: 301-308.
- Hall, D.J. and E.E. Werner. 1977. Seasonal distribution and abundance of fishes in the littoral zone of a Michigan lake. Trans. Am. Fish. Soc. 106: 545-555.
- Hall, D.J., Werner, E.E., Gilliam, J.F., Mittlebach, G.G., Howard, D., Doner, C.G., Dickerman, J.A. and A.J. Stewart. 1979. Diel foraging behavior and prey selection in the golden shiner (Notemigonus crysoleucas). J. Fish. Res. Board. Can. 36: 1029-1039.
- Hamrin, S.F. 1986. Vertical distribution and habitat partitioning between different size classes of vendace, Coregonus albula, in thermally stratified lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1617-1625.
- Hanych, D.A., Ross, M.R., Magnien, R.E., and A.L. Suggars. 1983. Nocturnal inshore movement of mimid shiner (Notropis volucellus). A possible predator avoidance behavior. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 40: 888-894.
- Hasler, A.D. and J.E. Bardach. 1949. Daily migrations of perch in lake Mendota, Wisconsin. J. Wildl. Manage. 13: 40-51.
- Helfman, G. S. 1981. Twilight activities and temporal structure in a freshwater fish community. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 38: 1405-1420.
- Hindar, K. and B. Jonsson. 1982. Habitat and food segregation of dwarf and normal Arctic char (Salvelinus alpinus) from Vangsvatnet Lake, western Norway. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 39:1030-1045.

- Hobson, E.S. 1965. Diurnal - nocturnal activity of some inshore fishes in the Gulf of California. *Copeia* 1965: 291-302
- Hobson, E.S. 1972. Activity of Hawaiian reef fishes during the evening and morning transitions between day-light and darkness. *Fish. Bull.* 70: 715-740.
- Hyslop, E.J. 1980. Stomach content analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology.* 17: 141-429.
- Jones, F.R. 1968. Fish migration. Edward Arnold (Publishers) Ltd. London. 325 p.
- Keast, A., Harker, J. and D. Turnbull. 1978. Nearshore fish habitat utilization and species associations in lake Opinicon (Ontario, Canada). *Environ. Biol. Fishes* 3:173-184.
- Lasker, R. 1970. Utilization of zooplankton energy by a Pacific sardine population in the California current. In *Marine food chain*. Edited by J. H. Steele. University of California Press, Berkeley, CA. 265 - 284 pp.
- Lazzaro, X. 1984. Los peces planctófagos y sus interrelaciones con las comunidades planctónicas. *Cybium*, ser 35(3): 71-123.
- Luchini, L., Quirós, R. y T. Avendaño. 1983. Cultivo del pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) en estanques. *Contrib. Inst. Nac. Invest. Desarr. Pesq. Mar del Plata.* 434: 3 p.
- Machidori, S. and F. Kato. 1984. spawning populations and marine life of masu salmon (*Oncorhynchus masou*). *Int. North Pac. Fish. Comm. Bull.* 43: 1-138.
- Mc Farland, W.N., Ogden, J.C. and J.N. Lythgoe. 1979. The influence of light on the twilight migrations of grunts. *Environ. Biol. Fishes.* 4: 9-22.
- Mann, K.H. 1965. Energy transformations by a population of fish in the River Thames. *J. Anim. Ecol.* 34: 253-275.
- Margalef, R. 1984. *Limnología*. Editorial Omega, Barcelona 1010 pp.

- Middaugh, D.P., Scott, G.I. and J.M. Dean. 1981. Reproductive behavior of the atlantic silverside *Menidia menidia* (Pisces, Atherinidae). *Environ. Biol. Fishes* 6: 269 - 276.
- Moyle, P.B. 1973. Ecological segregation among three species of minnows (Cyprinidae) in a Minnesota lake. *Trans. Am. Fish. Soc.* 102: 794-805.
- Narver, D.W. 1969. Diel vertical movements and feeding of underyearling sockeye salmon and the limnetic zooplankton in Babine lake. British Columbia. *J. Fish. Res. Board. Can.* 27: 281-316.
- Nikolsky, G.V., 1963. The ecology of fishes. Academic Press Inc., London. 352 pp.
- Northcote, P. 1984. Piscivorous feeding behavior of largemouth bass: an experimental analysis. *Trans. Am. Fish. Soc.* 100: 603-610
- Oldani, N. 1984. Evaluación acústica de peces por recuento de ecos. Actas del Taller Internacional sobre Ecología y Manejo de peces en lagos y embalses. Santiago de Chile, 5 al 10 de nov. 1984: 95-98.
- Oldani, N. y A. Tablado. 1984. Consideraciones generales sobre las migraciones de peces en el rio Parana. Actas del Taller Internacional sobre Ecología y Manejo de peces en lagos y embalses. Santiago de Chile, 5 al 10 de nov. 1984: 107-112.
- Oldani, N., Vila, I., y M. Contreras. 1987. Evaluación acústica de la biomasa del embalse Rapel. Taller Latinoamericano sobre: "Enfoques integrados para el estudio de lagos y reservorios, como base para su gestión" (en prensa).
- Pearre, S. Jr. 1982. Estimating prey preference by predators: uses of various indices, and a proposal of another based on X^2 . *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 914-923.
- Peters, R.H. and J.A. Downing. 1984. Empirical analysis of zooplankton filtering and feeding rates. *Limnol. Oceanogr.* 29(4): 763-784.
- Poddubny, A.G. 1971. Ecological topography of fish populations in reservoirs. Amerind Publishing Co. Pvt. Lda., New Delhi., 353 pp.

- Post, J.R. and D.J. McQueen. 1988. Ontogenetic changes in the distribution of larval and juvenile yellow perch (Perca flavescens): a response to prey or predators?. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 45: 1820-1826.
- Reynolds, C.S. Montecino, V., Graf, M.E. y S. Cabrera. 1986. Short-term dynamics of a Melosira population in the plankton of an impoundment in central Chile. Journal of Plankton Research. 8(4): 715-740.
- Ricker, W.E. 1971. Methods for assessment of Fish production in fresh waters. Blackwell Scientific Publications. IBP Handbook N° 3. 348 p.
- Ringuelet, A.R. 1942. Ecología alimenticia del pejerrey. Rev. Mus. La Plata (Nueva Ser.), 2(17):427-461.
- Ringuelet, R.A. Aramburu, H. y A. Aramburu. 1967. Los peces argentinos de agua dulce. Comisión de Investigación Científica (Gobernación), Provincia de Buenos Aires, La Plata, 600 pp.
- Ringuelet, R.A., Iriart, R. y A.H. Escalante. 1980. Alimentación del pejerrey (Baillichthys bonariensis bonariensis) en la laguna Chascomus (Buenos Aires, Argentina). Relaciones ecológicas de complementación y eficiencia trófica del plancton. Limnobiología, 1(10): 447-460.
- Rudstam, L.G. and J.J. Magnuson. 1985. Predicting the vertical distribution of fish population: an analysis of cisco, Coregonus artedii, and yellow perch Perca flavescens. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1178-1188.
- Rudstam, L.G., Danielsson, K. and S. Johansson. 1989. Diel vertical migration and feeding patterns of Mysis mixta (Crustacea, Mysidacea) in the Baltic sea. Marine Biology 101: 43-52.
- Scott, D.C. 1965. Activity patterns of perch, perca flavescens, in Rondeau Bay of lake Erie. Ecology 36: 320-327.
- Seitz, A. 1977. Die bedeutung von Umweltfaktoren, konkurrenz und rauber-beute-beziehungen für die koexistenz daphnienarten. Doctoral thesis in biology. University Munich. Munchen.

- Soto, D., Vila, I., y B. Villalobos. 1984. Temporal and spatial distribution of rotifera in a Chilean reservoir: A possible effect of impoundment hydrodynamics. *Hydrobiologia*, 114: 67-74.
- Stein, R.A. 1979. Behavioral response of prey to fish predators. p. 343-353. In R.H. Stroud and H. Clepper. *Predator-prey systems in fisheries management*. Sport Fish Inst., Washington, D.C.
- Stenson, J. 1976. Significance of predator influence on composition of Bosmina spp populations. *Limnology and Oceanography* 21: 814-822.
- Thompson, R.J and B.L. Bayne. 1974. Some relationships between growth metabolism associated with feeding in the mussel, Mytilus edulis (L). *J. Exp. Mar. Biol.* 27: 317-236.
- Vaux, P., Wurtsbaugh, W., Treviño, H., Mariño, L., Bustamante, E., Torres, J., Richerson, P. and R. Alfaro. 1988. Ecology of the pelagic fishes of lake Titicaca, Peru-Bolivia. *Biotropica*. 20(3): 220-229.
- Vila, I., y D. Soto. 1981. Atherinidae (Pisces) of Rapel Reservoir, Chile. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 21: 1334-1338.
- Vila, I., Montecino, V., Muhlhauser, H., y S. Cabrera. 1986. Diagnóstico y evaluación del potencial biológico de lagos naturales y artificiales de Chile central. *Amb. y Des.*, 2(1): 127-137.
- Vila, I. y D. Soto. 1986. Odontesthes bonariensis ("pejerrey argentino"), una especie para cultivo extensivo. Vila, I. y E. Fagetti (eds.), *Trabajos presentados al Taller Internacional sobre ecología y manejo de peces en lagos y embalses*. Santiago, Chile, 5-10 de noviembre de 1984. *Copescal Doc. Téc.* (4): 237 p.
- Vila, I., Barends, I., y Montecino V. 1987. Abundancia y distribución temporal del fitoplancton en el Embalse Rapel, Chile Central. *Revista Chilena de Historia Natural*, Vol. 60:37-55.
- Vondracek, B., Baltz, D.M., Brown, L.R. and P. B. Moyle. 1989. Spatial, Seasonal and Diel distribution of fishes in a California reservoir dominated by native fishes. *Fisheries Research*, 7: 31-53.

- Winberg, G.G. 1956. Rate metabolism and food requirements of fishes. Fish. Res. Board Can. Transl. Ser. N°194.
- Wright, D. W., O'Brien, J. and G. Vinyard. 1980. Adaptive value of vertical migration: A simulation model argument for the predation hypothesis. Am. Soc. Limnol. Oceanogr. Spec. Symp. 3: 138-148.
- Wright, D. W. and W.J. O'Brien. 1984. The development and field test of a tactical model of the planktivorous feeding of white crappie (Pomoxis annularis). Ecol. Monogr. 54: 65-98.
- Wurtsbaugh, W., and H. Li. 1985. Diel migrations of a zooplanktivorous fish (Menidia beryllina) in relation to the distribution of its prey in a large eutrophic lake. Limnol. Oceanogr., 30(3): 565-576.
- Zaret, T.M. 1971. The distribution, diet and feeding habits of the atherinid fish Melaniris chagresi in Gatun lake, Panama Canal Zone. Copeia. 1971: 341-343.
- Zaret, T. M., and J.S. Suffern. 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism. Limnol. Oceanogr. 21: 804-813.
- Zuñiga, L., y J. Araya. 1982. Estructura y distribución, durante un periodo otoñal, del zooplancton en el embalse Rapel. An. Mus. Hist. Nat., 15: 45-57.