

UCH-FC
Biotecnología
S218
C. 1



UNIVERSIDAD DE CHILE - FACULTAD DE CIENCIAS - ESCUELA DE PREGRADO

**“CARACTERIZACIÓN DEL NICHU TRÓFICO DE *Orestias gloriæ* Vila et al.
(Teleostei: Cyprinodontidae) EN EL SALAR DE CARCOTE, REGIÓN DE
ANTOFAGASTA”.**

Seminario de Título entregado a la Universidad de Chile en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente.

LITZY ANTONELLA SANDOVAL MARTÍNEZ

Directora del Seminario de Título:

IRMA VILA PINTO

Marzo, 2017
Santiago - Chile





INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TÍTULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile, que el Seminario de Título presentado por la Srta. Lizzy Antonella Sandoval Martínez:

“CARACTERIZACIÓN DEL NICHOTRÓFICO DE *Orestias gloriæ* Vila et al. (Teleostei: Cyprinodontidae) EN EL SALAR DE CARCOTE, REGIÓN DE ANTOFAGASTA”

Ha sido aprobado por la Comisión de Evaluación, en cumplimiento parcial de los requisitos para optar al Título de Bióloga con mención en Medio Ambiente.

MSc. Irma Vila Pinto
Directora Seminario de Título

Irma Vila Pinto

Luis Felipe Hinojosa

David Véliz

Comisión de Evaluación

Dr. Luis Felipe Hinojosa
Presidente Comisión

Dr. David Véliz
Evaluador

Santiago de Chile, _____.

BIOGRAFÍA



Litzy Sandoval Martínez nació el 26 de Agosto de 1992 en Rengo, Región de O'Higgins. Cursó sus estudios básicos y medios en la misma ciudad. El año 2011 ingresó a la Universidad de Chile a estudiar Biología con mención en Medio Ambiente. El año 2014 se integra al Laboratorio de Ecología de Ecosistemas (LECS) de la Facultad de Ciencias Agronómicas de la misma universidad, participando en actividades ligadas a la ecología terrestre, como el censo de aves y la estimación de cobertura vegetal. Sin embargo, algo hacía falta en la vida de esta estudiante, hasta que un día entró al curso de Limnología, que dictaba la profesora Irma Vila en la Facultad de Ciencias. Posteriormente, en el año 2015, luego de terminar las asignaturas de la carrera, se integra al Laboratorio de Limnología y comienza con el desarrollo de éste, su Seminario de Título.

A mis Padres,
quienes me enseñaron que los objetivos se logran
con esfuerzo y perseverancia.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a mi tutora, la profesora Irma Vila, por su gran entrega de sabiduría, apoyo, dedicación, por confiar en mí y aceptarme como tesista en su laboratorio.

A mis padres y hermano, que me han apoyado incondicionalmente a lo largo de mi vida, entregándome cariño, cobijo y la mejor educación. Han estado a mi lado siempre, en las buenas y en las malas, aguantando incluso mis enojos. ¡Gracias por todo! Los amo.

A Rodrigo, por enseñarme valores como la humildad y la tolerancia, por mostrarme lo hermoso de la vida y por hacer de mí una persona más comprensible y sensible. Gracias por ser tú mismo y aceptarme tal cual soy.

A mis amigos, compañeros de carrera e integrantes del laboratorio de Limnología, por entregarme compañía, alegría y buenos momentos. Y a todos aquellos que conocí en la Facultad de Ciencias y en la de Agronomía de la Universidad de Chile, que me ayudaron y alentaron durante estos últimos 6 años, tiempo en el que he aprendido que la perseverancia y el esfuerzo son claves en el desarrollo profesional y personal. Me siento muy afortunada de contar con todos ustedes.

¡Muchísimas Gracias!

ÍNDICE DE CONTENIDOS

ÍNDICE DE TABLAS.....	vii
ÍNDICE DE FIGURAS.....	viii
RESUMEN.....	x
ABSTRACT.....	xii
I. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Antecedentes generales.....	1
1.2 El género <i>Orestias</i>	3
1.3 Nicho trófico y alimentación.....	5
1.4 Hipótesis de trabajo.....	7
1.5 Objetivo general.....	8
1.6 Objetivos específicos.....	8
II. MATERIALES Y MÉTODOS.....	9
2.1 Área de estudio.....	9
2.2 Obtención de muestras.....	10
2.3 Análisis de datos.....	11
III. RESULTADOS	16
3.1 Variables ambientales.....	16
3.2 Oferta ambiental.....	16
3.3 Individuos analizados.....	22

3.4 Dieta de <i>O. gloriae</i>	23
3.4.1 Contenido estomacal.....	23
3.4.1.1 Análisis de contenido estomacal por sexo.....	25
3.4.1.2 Índice de Importancia numérica.....	28
3.5 Nicho trófico.....	30
3.5.1 Amplitud de nicho trófico.....	30
3.5.2 Selectividad trófica.....	31
3.5.2.1 Selectividad ϵ de Chesson.....	32
IV. DISCUSIÓN.....	35
4.1 Variables ambientales.....	35
4.2 Oferta ambiental.....	36
4.3 Dieta de <i>O. gloriae</i>	38
4.4 Amplitud de Nicho trófico.....	40
4.5 Preferencias dietarias de <i>O. gloriae</i>	42
V. CONCLUSIONES.....	45
VI. BIBLIOGRAFÍA.....	47
VII. ANEXO.....	52

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Promedio \pm SD de las variables ambientales medidas en la vertiente 1 del Salar de Carcote.....	16
Tabla 2. Abundancia promedio, Riqueza y Diversidad de taxa presentes en la oferta ambiental.....	18
Tabla 3. Longitud estándar de los ejemplares capturados en la Vertiente 1 del Salar de Carcote	22
Tabla 4. Abundancia y Riqueza del contenido estomacal del total de individuos de <i>Orestias glorioae</i>	24
Tabla 5. Índice de Importancia Numérica (IIN) por sexo y para el total de individuos durante ambas campañas.....	29
Tabla 6. Amplitud de nicho trófico de Hurlbert estandarizado (B_a') para ambas temporadas y en ambos sustratos.....	31
Tabla 7. Clasificación taxonómica de los taxa presentes en la oferta ambiental y en el contenido estomacal de <i>O. glorioae</i>	53

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. A: Individuo de <i>Orestias gloriae</i> . B: Cabeza de <i>O. gloriae</i> , detalle del hocico protráctil.....	4
Figura 2. A: Ubicación geográfica del Salar de Carcote, la estrella muestra la ubicación del salar en territorio chileno y el círculo muestra la ubicación de la vertiente 1 en el salar. B: Segmento de la vertiente 1.....	10
Figura 3. Abundancia porcentual de fauna acuática asociada al sustrato Bentos. A. Primavera 2015, B. Otoño 2016.....	20
Figura 4. Abundancia porcentual de fauna acuática asociada al sustrato Macrófitas. A. Primavera 2015, B. Otoño 2016	20
Figura 5. Algunos de los taxa encontrados en la oferta ambiental. A: <i>Heleobia carcotensis</i> , B: <i>Austrelmis sp.</i> (larva), C: Chironomidae (larva), D: <i>Biomphalaria costata</i> , E: Ephydriidae (larva), F: <i>Pisidium sp.</i> , G: <i>Protallagma sp.</i> , H: <i>Nais cf. communis</i> , I: Ostracoda.....	21
Figura 6. Composición porcentual del contenido estomacal de <i>O. gloriae</i> durante Primavera de 2015.....	26
Figura 7. Composición porcentual del contenido estomacal de <i>O. gloriae</i> durante Otoño de 2016.....	27

Figura 8. Fauna acuática de mayor importancia en la dieta de *O. gloriae*. A. *Ectemnostega sp.* B: *Hyaella cf. kochi*, C: *Oxyethira sp.*, D: *Hydrozetes sp.*, E: Harpacticoida, F: *Diacyclops sp.*.....30

Figura 9. Selectividad ϵ de Chesson para sustrato Bentos: A. Primavera 2015, B. Otoño 2016.....33

Figura 10. Selectividad ϵ de Chesson para sustrato Macrófitas. A. Primavera 2015, B. Otoño 2016.....34



RESUMEN

Los peces se caracterizan por presentar una amplia diversidad de comportamiento alimentario asociado a morfologías específicas del aparato bucal y branquial, como también a las características de su hábitat. Los estudios de nicho trófico permiten conocer la selectividad y preferencias dietarias de un organismo en relación a lo ofertado por el ambiente, determinando si el depredador es especialista o generalista. En este trabajo se estudió el nicho trófico del pez *Orestias gloriae* Vila et al. en una vertiente del Salar de Carcote (21°16'58.6''S; 68°19'28.4''O), con el objetivo de generar información acerca de su alimentación e historia de vida. La abundancia total de taxa (potenciales presas de *O. gloriae*) en la oferta ambiental fue mayor en primavera. La especie más abundante en la zona bentónica, tanto en primavera como en otoño, fue el caracol *Heleobia carcotensis* Collado 2016, mientras que en macrófitas los más abundantes fueron *Heleobia carcotensis* durante la primavera y el ácaro *Hydrozetes sp.* en otoño. La riqueza de taxa disminuyó hacia la temporada de otoño para el sustrato bentos y se mantuvo constante en macrófitas. La diversidad ecológica de taxa aumentó hacia otoño para ambos sustratos, sin embargo, los valores fueron ampliamente superiores para macrófitas. Se analizó la dieta de 41 individuos en dos períodos climáticos importantes del altiplano. En el caso de las hembras, los ítems presa más importantes en la dieta de *O. gloriae*, fueron el hemíptero *Ectemnostega sp.* y el anfípodo *Hyaella cf. kochi*. Para los machos, los ítems más importantes resultaron ser los copépodos Harpacticoida y *Diacyclops sp.*, además del ácaro *Hydrozetes sp.* La amplitud de nicho trófico de *O. gloriae* es baja para ambos sexos, presentando valores

característicos de conducta especialista. Las hembras presentaron un nicho más estrecho que los machos. La amplitud de nicho fue menor durante la primavera, y principalmente en el sustrato macrófitas. Finalmente, *O. glorie* exhibiría una conducta estenofágica, obteniendo su alimento en ambos sustratos.

ABSTRACT

Fish are characterized by a wide diversity of feeding behaviors associated with specific mouthparts and gill morphologies, as with habit features. Trophic niche research allows to learn the selectivity and trophic preferences of organisms about the environmental supply, determining if the predator is specialist or generalist. In this work, the trophic niche of fish *Orestias glorioe* Vila et al. in a spring of Carcote Saltpan (21°16'58.6''S; 68°19'28.4''O) was studied, with the objective to generate information concerning its diet and life history. The total abundance of taxa in the environmental supply (potential prey of *O. glorioe*) was higher in spring season. The snail *Heleobia carcotensis* was the most abundant species in benthonic zone in spring and autumn, while *Heleobia carcotensis* was abundant in spring and the mite *Hydrozetes sp.* in autumn in macrophytes. Richness of taxa decreases in autumn in benthic substrate and remained constant in macrophytes substrate. The ecologic diversity of taxa increases to autumn in both of substrates, however, the values were significantly higher for macrophytes. Stomach content of 41 specimens of *O. glorioe* were analyzed during two important climatic periods of Altiplano. The most important items found in female diet was the Hemiptera *Ectemnostega sp.* and the Amphipoda *Hyaella cf. kochi*. For males, the most important items were Copepoda Harpacticoida and *Diacyclops sp.*, also the mite *Hydrozetes sp.* Niche breadth of *O. glorioe* is small for both sexes, showing characteristics values for a specialist. Females exhibit a trophic niche narrower than males. Niche breadth was less during spring, mainly in macrophytes substrate. Finally, *O. glorioe* would exhibit a stenophagic behavior, feeding in both substrates.

I. INTRODUCCIÓN

1.1. Antecedentes generales

El Altiplano chileno se extiende aproximadamente desde los 17° a los 22° S, cuyo límite norte se encuentra representado por el lago Chungará (18°S), mientras que el límite sur, por el Salar de Ascotán (22°S) (Vila et al. 2011). La geografía, así como el clima, han sido modelados por cambios climáticos y tectónicos a nivel geológico. La existencia de salares es parte de la evidencia de los cambios que han ocurrido hace miles de años atrás y que continúan ocurriendo. El Salar de Carcote (21°16'59,1''S; 68°19'28,21''O, Región de Antofagasta) se ubica en el sector sur-occidental del Altiplano sudamericano y corresponde a un remanente del lago Tauca, lago pleistocénico que habría existido entre 18.100 y 14.100 años atrás y que habría sido el más extenso de los paleolagos de los últimos 120.000 años (Placzek et al. 2006).

El clima actual en el Altiplano es tropical semiárido a árido, con estación lluviosa corta (diciembre-marzo) y extensa estación seca (abril-noviembre), vientos de gran intensidad y temperaturas que oscilan entre los 20°C en los días de verano y -20°C en las noches de invierno (Fornari et al. 2001). Dicha condición de hiper-aridez se encuentra presente desde el Mioceno (Alpers & Brimhall, 1988). Las precipitaciones en el Altiplano sur son escasas, menos de 100 mm anuales de agua caída, la cual proviene principalmente de la cuenca del Amazonas en período estival, en lo que se denomina "Invierno Altiplánico". Este último es el responsable de más del 80% de las precipitaciones anuales en todo el Altiplano sudamericano (Vuille, 1999). Sin embargo, estas precipitaciones pueden no

ocurrir en el sector sur-occidental del Altiplano, por lo que es posible que lleguen de forma subterránea o por escorrentías (Keller & Soto, 1998). Actualmente, el flujo de agua que alimenta las vertientes y riachuelos del Salar de Carcote, proviene subterráneamente desde la cuenca del Salar de Ascotán (Keller & Soto, 1998), ubicado al sur de Carcote, así como también por precipitaciones en período estival.

Los sistemas acuáticos altiplánicos están representados por lagos, lagunas, bofedales, ríos y salares, mayoritariamente de carácter endorreico (Scott, 2010), los cuales presentan una amplia diversidad de flora y fauna acuáticas, muchas veces endémicas, lo que les otorga una gran importancia a nivel ecológico y geográfico. El alto endemismo existente en la zona, se debe tanto al aislamiento geográfico, como también a las condiciones ambientales extremas, características de los sistemas de altura, que incluyen alta irradiación solar, amplias variaciones diarias y anuales de temperatura, cambios en el nivel de agua y alta composición salina, entre otras, que habrían ejercido una presión selectiva sobre la flora y fauna. No obstante, la biodiversidad de estos sistemas ha sido poco estudiada, lo que dificulta el conocimiento de las interacciones y procesos que ocurren en ellos, limitando así información que permita mejorar la gestión y protección de estas importantes áreas naturales.

1.2. El género *Orestias*

La ictiofauna del Altiplano Sur-oeste en territorio chileno, está representada por dos géneros endémicos: *Trichomycterus* y *Orestias* (Vila et al. 2013), los cuales tienen un origen Neotropical y habrían permanecido en dichos sistemas desde o antes del levantamiento de Los Andes (Vila et al. 1999).

En cuanto al género *Orestias*, éste se extiende desde la provincia de Ancash en Perú (10°S) hasta la provincia de Antofagasta en Chile (22°S) (Tobar, 2015), con aproximadamente 45 especies ya descritas y con una gran diversidad ecológica y fenotípica a lo largo de su rango de distribución (Maldonado et al. 2009), la cual se extiende a través de ríos y esteros de flujo variable, lagos, lagunas y afluentes de agua salobre (Martínez et al. 1999). El origen del género *Orestias* se piensa hipotéticamente que fue hace 5 millones de años, con una importante diversificación en el último millón de años mediante eventos de especiación (Parenti, 1981), ya sea simpátrica como es el caso del Lago Titicaca; o bien alopátrica, como es el caso del altiplano chileno (Parenti, 1984), permitiendo una distribución geográfica restringida a una especie por sistema acuático (Vila et al. 2013; Guerrero et al. 2015).

En Chile se han descrito 7 especies del género *Orestias*, siendo *O. gloriae* Vila et al. 2011 la última en ser descrita (Figura 1.A). Esta especie es endémica del Salar de Carcote (21°S) y es la única especie de pez encontrada en dicho ecosistema. Presenta dimorfismo sexual, con hembras de mayor talla que los machos, condición que se observa en las otras especies de *Orestias*. Ambos sexos presentan una coloración

grisácea en el cuerpo que va tornándose amarilla pálida en la zona ventral y con mayor intensidad en la región de la aleta anal de los machos en época reproductiva (Vila et al. 2011). Esta especie posee ciertas diferencias en comparación a sus congéneres de ecosistemas cercanos, destacando el mayor grado de protrusión maxilar, que permite una extensión de alrededor de un tercio del tamaño de su cabeza (Figura 1.B), siendo la mayor dentro de las especies con hocico protractil en Chile, como *O. cf. agassi* Cuvier & Valenciennes, *O. ascotanensis* Parenti y *O. laucaensis* Arratia (Tobar, 2015). En el lago Titicaca, su congénere *Orestias ispi* Lauzanne, se caracteriza por ser la especie con el mayor grado de protrusión maxilar (Lauzanne, 1981), similar al de *O. gloriae* (Maldonado et al. 2009).

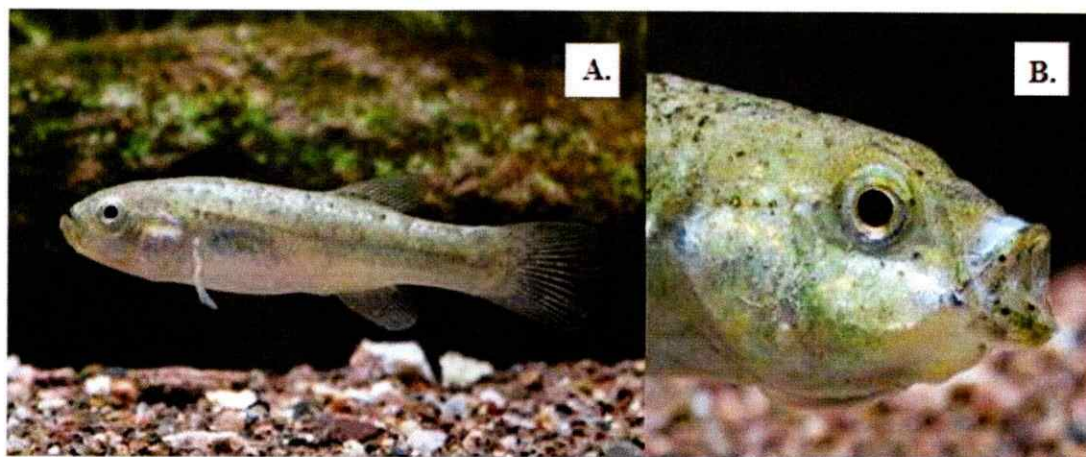


Figura 1. A: Individuo de *Orestias gloriae*. B: Cabeza de *O. gloriae*, detalle del hocico protractil. *Fuente:* Centro de Ecología Aplicada (CEA).

1.3. Nicho trófico y alimentación

Para determinar el tipo de dieta de una especie, muchas veces es necesario realizar un estudio de nicho trófico que permita conocer preferencias por un determinado grupo de presas. La Teoría de Nicho Ecológico de Hutchinson (1957) define al nicho como un hipervolumen de n dimensiones en las que una especie persiste a lo largo del tiempo. En el caso del nicho trófico, éste correspondería a uno de dichos ejes, donde los organismos ocuparían un lugar en relación a sus requerimientos alimentarios (Silvertown, 2004). Por lo cual, estimar el nicho trófico de *Orestias glorioae*, permitiría conocer de mejor forma su comportamiento dietario, contribuyendo así al conocimiento de la especie, como también al de su hábitat, aspectos importantes en la conservación de las especies nativas.

La diversificación de la función alimentaria en peces Teleósteos se relaciona con modificaciones estructurales que generan diferentes mecanismos de captura o ingestión (Liem, 1973). Un ejemplo de ello es la capacidad de protrusión maxilar que tienen algunos peces, donde la variación en la distancia y la velocidad de protrusión entre las especies de teleósteos es un eje determinante en su diversificación ecológica y morfológica (Westneat, 2004), siendo reconocida como una de las mayores innovaciones en la evolución de los peces modernos (Motta, 1984).

El modo de captura de presas que realiza *Orestias* involucra la succión de las presas hacia el interior de la boca debido a un flujo de agua generado por los opérculos (Higham et al. 2006; Tobar, 2015). Debido a esto, es de esperar que una región oral grande permita maximizar el volumen de agua que ingresa y con ello permita atrapar

presas más grandes y evasivas (Maldonado et al. 2009). Datos sobre la alimentación de *O. gloriae* son escasos debido a la reciente descripción de la especie. Sin embargo, Vila y colaboradores (2011) mencionan que *O. gloriae* es un depredador activo, que consume larvas de insectos acuáticos, anfípodos y moluscos, según análisis estomacal de algunos individuos aislados.

En cuanto a las preferencias alimentarias, existen teorías como la del forrajeo óptimo, la cual indica que los consumidores son más selectivos cuando el alimento abunda, escogiendo presas de mayor aporte energético y son generalistas cuando el alimento escasea, incluyendo en su dieta presas menos productivas (Werner & Mittelbach, 1981). Es entonces, que existiría una conducta especialista cuando el alimento abunda o la densidad de presas fluctúa poco y generalista cuando el alimento es escaso o la densidad de presas varía ampliamente. Existen otros autores que establecen lo contrario, donde existiría mayor especialización en períodos de escasez de presas por sobre aquellos de abundancia (Angermeier, 1982; Zaret & Rand, 1971).

Se ha descrito ambas conductas en las especies de *Orestias*: especialista o tendiente a la estenofagia (Vila & Pinto, 1986; Riveros et al. 2012), como también generalista o tendiente a la eurifagia (Guzmán & Sielfield, 2009). Del mismo modo, autores han establecido que la amplitud dietaria del género en Chile fluctuaría entre valores límites entre la esteno y la eurifagia (Guerrero et al. 2015).

1.4. Hipótesis de trabajo

Debido a los antecedentes recopilados que describen a *O. gloriae* con el mayor grado de protrusión maxilar dentro del género *Orestias* en Chile, se esperaría que:

- (i) *O. gloriae* fuese un depredador selectivo de conducta especialista, con la protrusión maxilar como una ventaja en la adquisición del alimento.

- (ii) *O. gloriae* seleccione presas de mayor aporte energético (más grandes) como aquellas presentes en el sustrato bentónico, por lo tanto se esperaría que *O. gloriae* fuese un depredador bentónico.

1.5. Objetivo general

Caracterizar el nicho trófico de *Orestias glorioae* Vila et al. en la vertiente 1 del Salar de Carcote.

1.6. Objetivos Especificos

- 1.- Determinar la composición sistemática del contenido estomacal de *O. glorioae* y su aporte en la dieta.
- 2.- Determinar la composición sistemática de la biodiversidad acuática obtenida de la oferta ambiental en dos sustratos: macrófitas y bentos.
- 3.- Relacionar la composición dietaria de *O. glorioae* con la composición de la oferta ambiental para estimar el nicho trófico y preferencias dietarias.
- 4.- Analizar la selectividad de *O. glorioae* en ambos sustratos.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1. Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el Salar de Carcote (21°16'58.6''S; 68°19'28.4''O), en la Región de Antofagasta, específicamente en la Vertiente 1 (21°16'59,1''S; 68°19'28,21''O) (Figura 2). La cuenca donde se emplaza dicho salar se ubica a unos 3.690 msnm., con una superficie de 561 km², de los cuales 108 km² corresponden a la superficie total del salar. La química de sus aguas indica que es un salar de tipo clorurado sódico, con algunas variaciones en la cantidad de sulfatos y de calcio (Risarcher et al. 2003).

Las lagunas existentes en el salar (3 – 4 km²) están ubicadas en su borde y son alimentadas por vertientes que afloran desde el subsuelo. Existen tres vertientes, las cuales poseen aguas termales con temperaturas cercanas a los 20°C. La vegetación está compuesta principalmente por plantas de los géneros *Festuca*, *Scirpus* y *Oxychloe*, además de la hidrófita *Ruppia sp.* En cuanto a la fauna, ésta se compone principalmente por la especie en estudio *Orestias gloriae*, el único pez que habita dichas aguas, así como también insectos acuáticos y zooplancton.

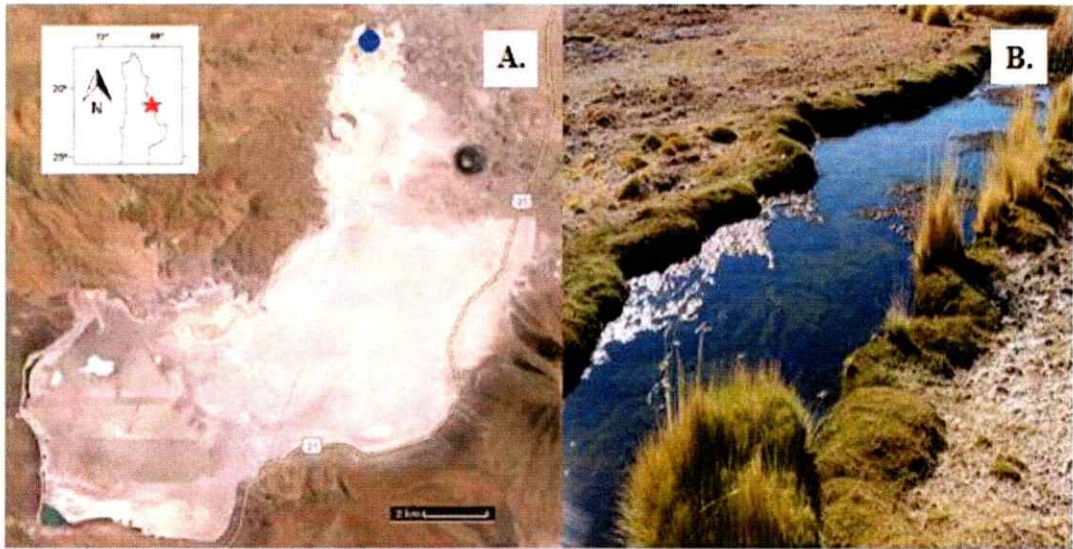


Figura 2. A: Ubicación geográfica del Salar de Carcote, la estrella muestra la ubicación del salar en territorio chileno y el círculo muestra la ubicación de la vertiente 1 en el salar. B: Segmento de la vertiente 1.

2.2. Obtención de muestras

La obtención de muestras se realizó bajo el proyecto de investigación “Evolutionary history of *Orestias agassizzi* in the Altiplano: An holistic approach using multiple taxonomic evidence. Hydrological history and limnological information”, FONDECYT 1140543. Se realizaron dos campañas de muestreo: primavera (noviembre de 2015) y otoño (mayo de 2016), pre y post-Invierno altiplánico respectivamente. Se ubicaron 6 estaciones de muestreo a lo largo de la vertiente, desde los cuales se tomaron las muestras biológicas y se midió *in situ* conductividad, oxígeno disuelto, pH y temperatura del agua con una sonda multiparamétrica WTW setG 3430.

La captura de los ejemplares de *O. gloriae* se llevó a cabo por medio de redes manuales y se realizó eutanasia con sobredosis de esencia de clavo de olor (Permiso Subsecretaría de Pesca, Resolución Exenta N°1103, Abril 2015). Los individuos capturados se almacenaron en etanol al 70% para su transporte y posterior análisis en laboratorio (Elosegi y Sabater, 2009). Este último contempló la medición de la longitud estándar de los especímenes con pie de metro digital Mitutoyo (0,1 mm de precisión), la disección para extraer el tubo digestivo completo y la determinación del sexo.

Se extrajeron muestras de la oferta ambiental en dos sustratos: bentos y macrófitas, con una réplica por punto de muestreo. Para bentos se utilizó el muestreador Surber, que permite muestrear un área de 0.09 m² y para macrófitas se extrajo un volumen de 0,008m³, equivalente a 8 litros. Ambos tipos de muestras se fijaron en etanol al 70%.

Tanto el contenido digestivo como las muestras ambientales, se analizaron bajo lupa estereoscópica LEICA EZ4HD. Los taxa encontrados se identificaron hasta el nivel taxonómico más bajo posible, utilizando claves especializadas: Dejoux & Iltis (1991); Domínguez & Fernández (2009); Merrit & Cummins (1996); Prat & Rieradevall (2011); Pennak (1953).

2.3. Análisis de datos

El contenido de los tubos digestivos se analizó mediante el Índice de Importancia Numérica IIN (1) que permite medir el aporte relativo de cada presa en la dieta (Windell, 1968). Para ello, se debe calcular la frecuencia de ocurrencia %F (2) y la

composición numérica %N (3), que corresponden al número de estómagos con presencia de una determinada presa y a la abundancia relativa de cada presa en los estómagos respectivamente (Hyslop, 1980).

$$IIN = \sqrt{\%F \times \%N} \quad (1)$$

Donde %F es la frecuencia de ocurrencia y %N la composición numérica, presentadas a continuación:

$$\% F = \frac{N_o}{N_s} \quad (2)$$

Donde N_o es el número de ocurrencia de la categoría i (presa), es decir, el número de estómagos en los que se encuentra y N_s es el número total de estómagos analizados.

$$\% N = \frac{N_i}{N_t} \quad (3)$$

Donde N_i es el número de organismos de la categoría i y N_t es el número total de organismos encontrados en todas las categorías (abundancia total de individuos).

En cuanto a la oferta ambiental, se determinó la abundancia relativa de cada presa de acuerdo al método de muestreo, así como también la riqueza y la diversidad H' de individuos mediante el Índice de Shannon-Wiener, para cada tipo de muestra.

$$H' = -\sum_{i=1}^s (p_i) (\ln p_i) \quad (4)$$

Donde H' es el índice de diversidad de Shannon-Wiener, i es la especie o taxa, p_i es la proporción de i en la muestra y s es la riqueza o número de taxa.

Para determinar el tipo de dieta de *Orestias glorioae* se calculó el Índice de Hurlbert (1978) que mide la amplitud de nicho trófico de la siguiente forma:

$$B' = \frac{1}{[\sum_j^m (p_j^2/a_j)]} \quad (5)$$

Donde B' es el Índice de Hurlbert, p_j es la proporción del ítem j en la dieta; a_j es la proporción del ítem j en el ambiente y m es el número máximo de ítems posible en el ambiente.

Posteriormente, el Índice de Hurlbert fue estandarizado en una escala de 0 a 1, donde valores iguales o cercanos a 0 determinarían un comportamiento estenofágico (especialista); mientras que valores iguales o cercanos a 1 indicarían una conducta eurifágica (generalista) (Krebs, 1999).

$$B_a' = \frac{B' - a_{min}}{1 - a_{min}}$$

Donde B_a' es la amplitud de nicho de Hurlbert estandarizada, B' es la amplitud de nicho o Índice de Hurlbert y a_{min} es la proporción mínima observada entre los ítems presa en el ambiente.



Por otra parte, con el fin de establecer las preferencias dietarias de *O. glorioae* se calculó el Índice de Selectividad trófica α de Manly (6), que permite establecer preferencia dietaria entre diferentes ítems presa presentes en la oferta ambiental.

$$\alpha_i = \frac{r_i}{n_i} \frac{1}{\sum_{j=1}^m \left(\frac{r_j}{n_j} \right)} \quad (6)$$

Donde α_i es el índice de selectividad trófica de Manly para la presa i , r_i y r_j es la proporción del ítem presa i o j en la dieta (i y $j = 1, 2, 3 \dots, m$), n_i , n_j es la proporción del ítem presa i o j en el ambiente y m es el número de ítems presa posibles. Este índice se estandarizó de acuerdo a la ecuación de Chesson (7) (Krebs, 1999), la cual permite un rango de interpretación más claro de los resultados de selectividad dietaria:

$$\varepsilon_i = \frac{m\alpha_i - 1}{(m-2)\alpha_i + 1} \quad (7)$$

Donde ε_i es el índice de selectividad de Chesson para el ítem presa i , α_i es el índice de selectividad de Manly y m es el número de ítems presa posibles. El rango de valores va entre -1 y 1 , donde valores negativos representan un rechazo frente a una determinada presa (ítem), valores cercanos a 0 indican que el ítem se consume en función de la disponibilidad del medio y valores positivos indicarían una selección sobre esos ítems en particular.

Se aplicaron análisis estadísticos utilizando el software R-Project v.3.3.1. Se utilizó el test de Student (t-Test) para establecer si existen diferencias en las variables ambientales medidas (pH, temperatura, conductividad y oxígeno disuelto) entre las temporadas de estudio (primavera y otoño). También se analizó el tamaño de los peces (longitud estándar LE) entre temporadas de estudio y entre sexos dentro y entre temporadas, para lo cual también se utilizó t-Test. Se utilizó el 95% como intervalo de confianza en todos los análisis realizados.

III. RESULTADOS

3.1. Variables ambientales

El resumen de las variables ambientales medidas *in situ* se presenta en la Tabla 1 y corresponde a un promedio de los puntos de muestreo. La variable temperatura (T) presentó valores promedio iguales para ambas campañas, mientras que el oxígeno disuelto (OD) presentó un promedio mayor durante primavera.

Sólo el pH y conductividad exhibieron diferencias significativas entre campañas (t-Test; pH: $p < 0,001$ y conductividad: $p < 0,01$), ambas con un promedio mayor durante primavera.

Tabla 1: Promedio \pm SD de las variables ambientales de la vertiente 1 del Salar de Carcote.

Temporada	pH	T (°C)	Conductividad (μ S/cm)	O. D (mg/l)
Primavera 2015	7,92 \pm 0,38	21 \pm 0,36	1236 \pm 5,78	6,44 \pm 0,87
Otoño 2016	7,17 \pm 0,18	21 \pm 0,27	1208 \pm 3,95	5,87 \pm 0,15

*SD: Desviación estándar (Standard deviation).

3.2. Oferta ambiental

Se registró un total de 44 taxa como oferta alimentaria en ambos sustratos y campañas de muestreo. De éstos, 26 (59,1%) se distribuyeron en el sustrato bentos y 30 (68,2%) en

macrófitas. La abundancia fue mayor durante primavera, principalmente en el sustrato bentónico. Tanto la riqueza como diversidad de taxa, son mayores durante otoño y principalmente en el sustrato Macrófitas (Tabla 2).

En cuanto a los sustratos, para Bentos la especie más abundante para ambas campañas fue el caracol *Heleobia carcotensis* Collado (primavera: 72%, otoño: 65%), siendo ésta la especie dominante (Figura 3). El ítem "Otros" de la Figura 3 contiene los taxa menos abundantes, que tan sólo representan el 3% para cada una de las campañas de muestreo. En el caso del sustrato Macrófitas, durante la temporada de primavera, el grupo dominante correspondió a *Heleobia carcotensis* (55%), mientras que en la temporada de otoño éste cambia a *Hydrozetes sp.* (35%), seguido de *Heleobia carcotensis* (23%), observándose un cambio en la dominancia de especies. Los taxa menos abundantes corresponden al 5% de la abundancia total (20 taxa) para la temporada de primavera y al 10% (21 taxa) para de la otoño (Figura 4). Algunos de los taxa encontrados en la oferta ambiental se muestran en la Figura 5, mientras que la Tabla 7 de la sección "VII. ANEXO" muestra la clasificación taxonómica de los taxa encontrados tanto en la oferta ambiental, como en el contenido estomacal.

Tabla 2: Abundancia promedio, Riqueza y Diversidad de taxa presentes en la oferta ambiental.

Sustrato Taxón	Bentos (ind/m ²)		Macrófitas (ind/L)	
	Primavera	Otoño	Primavera	Otoño
ROTIFERA				
Rotifera indet.	-	-	5,6	2,3
<i>Cephalodella sp.</i>	-	-	-	0,3
<i>Euchlanis sp.</i>	-	-	-	0,7
CRUSTACEA				
Maxillopoda				
<i>Diacyclops sp.</i>	127,8	337	12,6	2,7
Harpacticoida indet.	5,5	-	<0,1	<0,1
Anomopoda				
<i>Alonella sp.1</i>	20,4	100	1,2	1,6
<i>Alonella sp. 2</i>	7,4	18,5	0,3	0,4
<i>Chydorus sp.</i>	-	1,9	-	-
Ostracoda				
Ostracoda indet.	316,7	55,6	1	4,7
Amphipoda				
<i>Hyatella cf. kochi</i>	713	242,6	8,2	2,6
INSECTA				
Diptera				
Diptera indet.	-	-	-	<0,1
Culicidae	-	-	<0,1	-
Ephydriidae	3,7	3,7	<0,1	<0,1
<i>Cricotopus sp.1</i>	7,4	-	0,7	-
<i>Cricotopus sp.2</i>	-	-	0,6	<0,1
<i>Cricotopus sp.3</i>	-	-	0,2	-
<i>Limnophyes sp.</i>	-	-	<0,1	0,3
<i>Paratanytarsus sp.</i>	53,7	-	1,5	<0,1
<i>Corynoneura sp.</i>	-	-	-	<0,1
<i>Polypedilum sp.</i>	1,8	1,8	-	-
Orthoclaadiinae	5,5	-	0,1	-
Coleoptera				
<i>Austrelmis sp.</i>	122,2	22,2	3,1	1,9
<i>Liodessus sp.</i>	1,8	-	-	<0,1
Trichoptera				
<i>Oxyethira sp.</i>	72,2	114,8	4	1,4

Odonata				
<i>Protallagma sp.</i>	7,4	-	0,2	-
<i>Rhionaeschna sp.</i>	-	1,8	-	<0,1
Hemiptera				
Aphididae	-	-	<0,1	0,2
<i>Ectemnostega sp.</i>	13	-	<0,1	-
Hymenoptera				
Hymenoptera indet. 2	-	-	-	<0,1
ARACHNIDA				
Acari				
<i>Hydrozetes sp.</i>	477,8	440,7	11,1	25,2
<i>Arrenurus sp.</i>	3,7	-	<0,1	-
Trombidiforme	1,8	1,8	<0,1	<0,1
Oribatidae 1	-	27,8	-	-
Oribatidae 2	-	3,7	-	0,7
ENTOGNATHA				
Collembola				
Sminthuridae	-	-	-	<0,1
Entomobryidae	-	-	-	0,2
MOLLUSCA				
Gastropoda				
<i>Biomphalaria costata</i>	48,1	140,8	2,3	3,6
<i>Heleobia carcotensis</i>	6283,3	3983,4	72,3	16,6
Bivalvia				
<i>Pisidium sp.</i>	14,8	7,4	0,4	-
HIRUDINEA				
<i>Haementeria sp.</i>	1,8	-	<0,1	-
<i>Helobdella sp.</i>	1,8	-	<0,1	-
TURBELLARIA				
Dugesidae	148,1	50	4,2	1,3
OLIGOCHAETA				
<i>Nais cf. communis</i>	329,6	568,6	2,7	5,4
Abundancia Total	8790,3	6124,1	132,8	73,1
Riqueza	26	20	30	30
Diversidad (bits/ind)	1,21	1,38	1,80	2,18

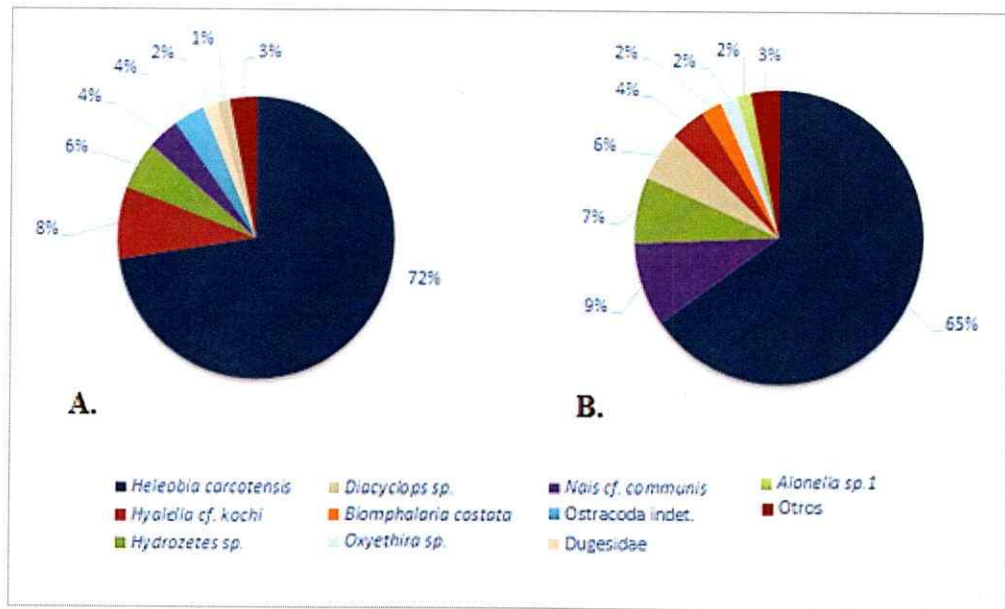


Figura 3. Abundancia porcentual de fauna acuática asociada al sustrato Bentos. A. Primavera 2015, B. Otoño 2016.

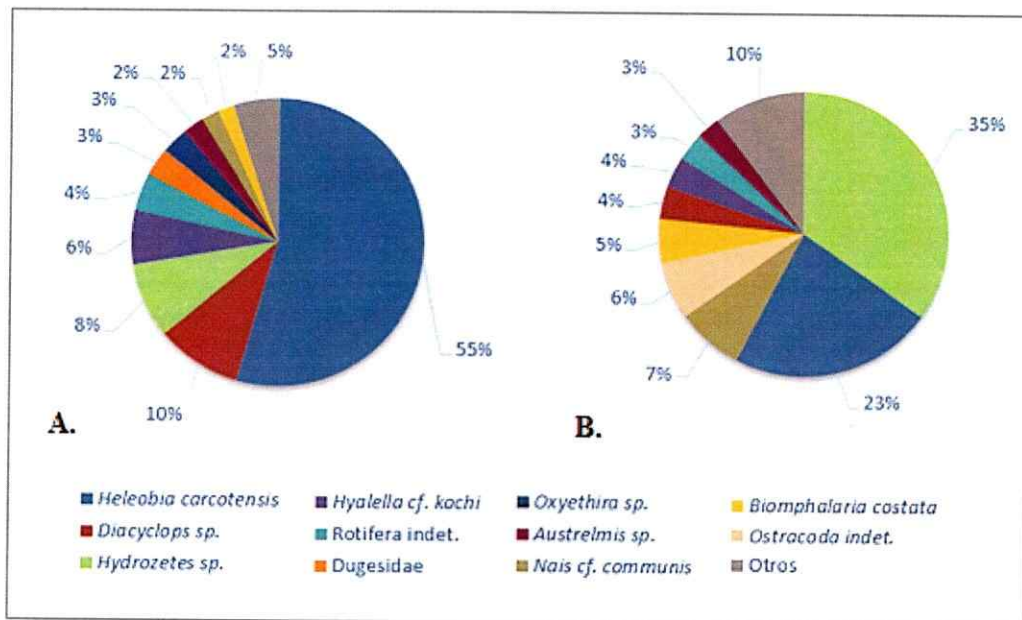


Figura 4. Abundancia porcentual de fauna acuática asociada al sustrato Macrófitas. A. Primavera 2015, B. Otoño 2016.

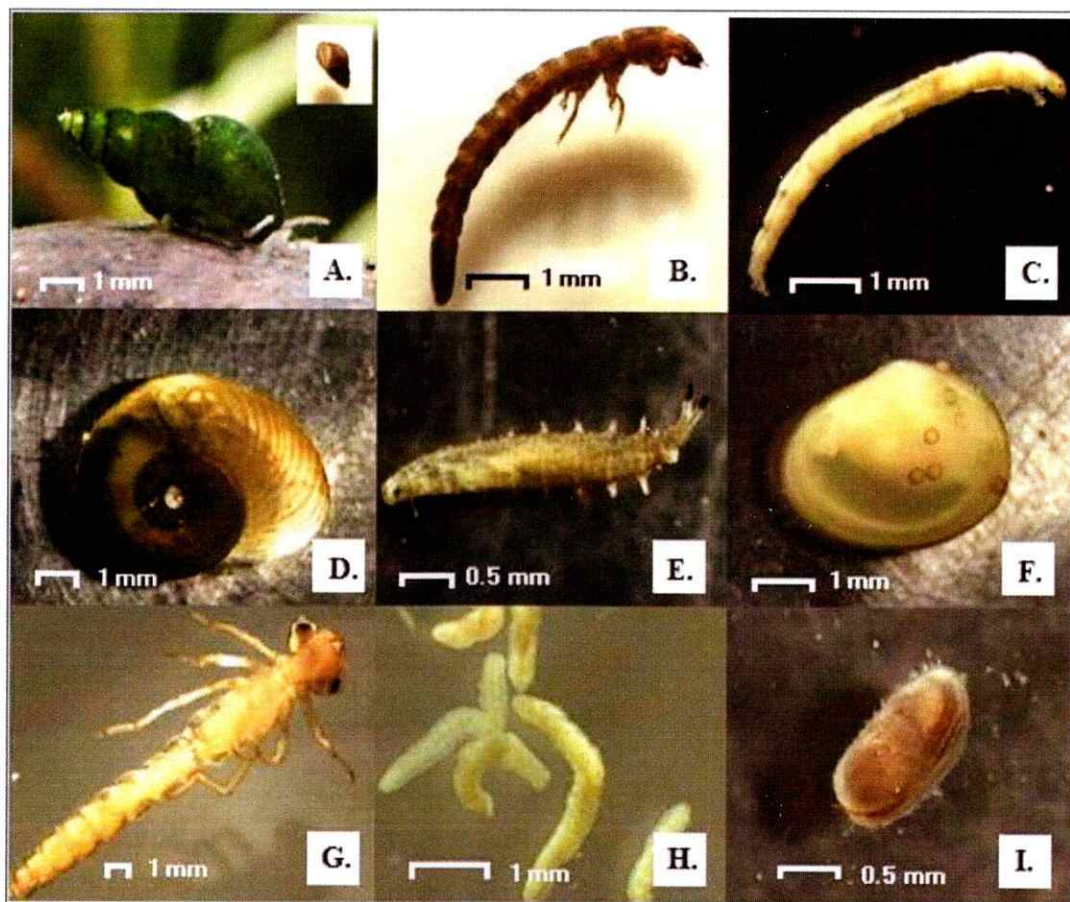


Figura 5. Algunos de los taxa encontrados en la oferta ambiental. A: *Heleobia carcotensis*, B: *Austrelmis sp.* (larva), C: Chironomidae (larva), D: *Biomphalaria costata*, E: Ephydriidae (larva), F: *Pisidium sp.*, G: *Protallagma sp.*, H: *Nais cf. communis*, I: Ostracoda.

3.3. Individuos analizados

Se analizó un total de 41 ejemplares de *Orestias glorioae* durante ambas campañas, 22 en primavera del 2015 y 19 en otoño de 2016. Los individuos colectados en primavera correspondieron a 14 hembras (63,6%) y 8 machos (36,4%), mientras que en otoño se capturaron 11 hembras (57,9%) y 8 machos (42,1%). La Tabla 3 muestra los valores (mínimo-máximo) de longitud estándar (LE) de los ejemplares. No se observó diferencias significativas en el tamaño de los peces entre las temporadas de estudio (t-Test: $F = 1,324$, $p = 0,518$).

Tabla 3: Longitud estándar (LE) de los ejemplares capturados en la Vertiente 1 del Salar de Carcote.

	LE Primavera (mm)	LE Otoño (mm)
Hembras	29,1 – 60,7	25,5 – 56,6
Machos	23,5 – 39,0	26,1 – 51,1

Al analizar la variable longitud estándar (LE) entre sexos, se encontró que las hembras de primavera fueron de mayor tamaño que los machos (t-Test: $F = 2,628$, $p = 0,0013$), sin embargo, los ejemplares de otoño no presentaron dichas diferencias (t-Test: $F = 1,241$, $p = 0,315$). Tampoco se encontraron diferencias significativas en el tamaño de los peces dentro de cada sexo entre las dos campañas analizadas (t-Test Hembras: $F = 1,070$, $p = 0,205$ y Machos: $F = 0,505$, $p = 0,946$).

3.4. Dieta de *O. gloriae*

De un total de 41 ejemplares capturados, 37 de ellos (90,2%) presentó presas sin digerir al interior del tubo digestivo (21 en primavera de 2015 y 16 en otoño de 2016). Por lo tanto, quedó fuera del análisis un 9,8% de los individuos (primavera, n=1 (4,5%); otoño, n=3 (15,8%)). Cabe mencionar que algunos de los individuos que no presentaron presas en su interior contenían restos de algas filamentosas.

3.4.1. Contenido estomacal

Se encontró un total de 29 taxa en los contenidos estomacales de *Orestias gloriae* en ambas campañas. De éstos el 93,1% fue hallado en la campaña de primavera (n = 27) y 62,1% en otoño (n = 18).

Los grupos más abundantes en el contenido estomacal de los ejemplares de primavera corresponden al copépodo Harpacticoida (25,1%), seguido por el hemíptero *Ectemnostega sp.* (14,1%), el cual se encontró sólo en estómagos de hembras, mientras que los menos representados en abundancia corresponden al caracol *Heleobia carcotensis*, los dípteros *Limnophyes sp.* y *Pseudosmittia sp.*, los ácaros del orden Trombidiformes y Oribatida (Sarcoptiformes) y la avispa Hymenoptera 1 (Tabla 4), los cuales conforman sólo el 1,9%.

En la temporada de Otoño, los taxa más representativos en abundancia corresponden al copépodo *Diacyclops sp.* (21%), seguido por el anfípodo *Hyaella cf. kochi* (19,5%) y el tricóptero *Oxyethira sp.* (17,4%), mientras que los menos abundantes correspondieron a

los dípteros *Polypedilum sp.* y Chironomidae indet., junto con *Ectemnostega sp.*, Homoptera indet. y las avispas Hymenoptera 1 y 2 (Tabla 4), que juntos suman sólo el 1,7%.

Tabla 4: Abundancia y Riqueza del contenido estomacal del total de individuos de

Orestias gloriæ.

Taxón	Primavera	%	Otoño	%
CRUSTACEA				
Maxillopoda				
<i>Diacyclops sp.</i>	18	3,5	149	21,0
Harpacticoida	130	25,1	-	-
Anomopoda				
<i>Alonella sp.1</i>	17	3,3	34	4,8
Ostracoda				
Ostracoda	21	4,0	8	1,1
Amphipoda				
<i>Hyaella cf. kochi</i>	40	7,7	138	19,5
INSECTA				
Diptera				
Diptera indet.	2	0,4	-	-
Culicidae	5	0,9	-	-
Chironomidae indet.	9	1,7	4	0,6
Ephydriidae	6	1,1	8	1,1
Tanypodinae	13	2,6	-	-
<i>Pseudosmittia sp.</i>	2	0,4	-	-
<i>Cricotopus sp. 2</i>	4	0,8	-	-
<i>Limnophyes sp.</i>	1	0,2	-	-
<i>Polypedilum sp.</i>	-	-	1	0,1
Coleoptera				
<i>Liodessus sp.</i>	24	4,7	-	-
<i>Austrelmis sp.</i>	13	2,5	6	0,8
Trichoptera				
<i>Oxyethira sp</i>	31	6,0	123	17,4
Odonata				
<i>Protallagma sp.</i>	3	0,6	-	-
Hemiptera				

Aphididae	13	2,5	-	-
Homoptera	5	0,9	3	0,4
<i>Ectemnostega sp.</i>	73	14,1	1	0,1
Hymenoptera				
Hymenoptera indet. 1	1	0,2	2	0,3
Hymenoptera indet. 2	-	-	1	0,1
Trichogrammatidae	-	-	6	0,8
ARACHNIDA				
Acari				
<i>Hydrozetes sp.</i>	41	8,0	100	14,1
Trombidiforme	2	0,4	-	-
Oribatidae 2	2	0,4	-	-
ENTOGNATHA				
Collembola				
Sminthuridae	20	3,9	69	9,7
MOLLUSCA				
Gastropoda				
<i>Heleobia carcotensis</i>	2	0,4	11	1,5
<i>Biomphalaria costata</i>	19	3,7	46	6,6
Abundancia total	517	100	710	100
Riqueza		27		18

3.4.1.1 Análisis de contenido estomacal por sexo

Al analizar el contenido estomacal de *Orestias glorioae* por sexo, la abundancia porcentual de las presas varía ampliamente. Durante la primavera, las hembras consumieron en mayor cantidad el hemíptero *Ectemnostega sp.* (26,2%), seguido del copépodo del orden Harpacticoida (17,2%) y el anfípodo *Hyaella cf. kochi* (12,2%). En el caso de los machos, éstos consumieron mayormente los grupos Harpacticoida (33,9%) y el ácaro *Hydrozetes sp* (13,2%) (Figura 6).

Durante la campaña de otoño, las hembras consumieron mayoritariamente el anfípodo *Hyaella cf. kochi* (43,3%) y el tricóptero *Oxyethira sp.* (34,7%), mientras que los machos consumieron mayoritariamente el copépodo *Diacyclops sp.* (34,1%), seguido del tricóptero *Oxyethira sp.* (20,6%) y el ácaro *Hydrozetes sp.* (17%) (Figura 7).

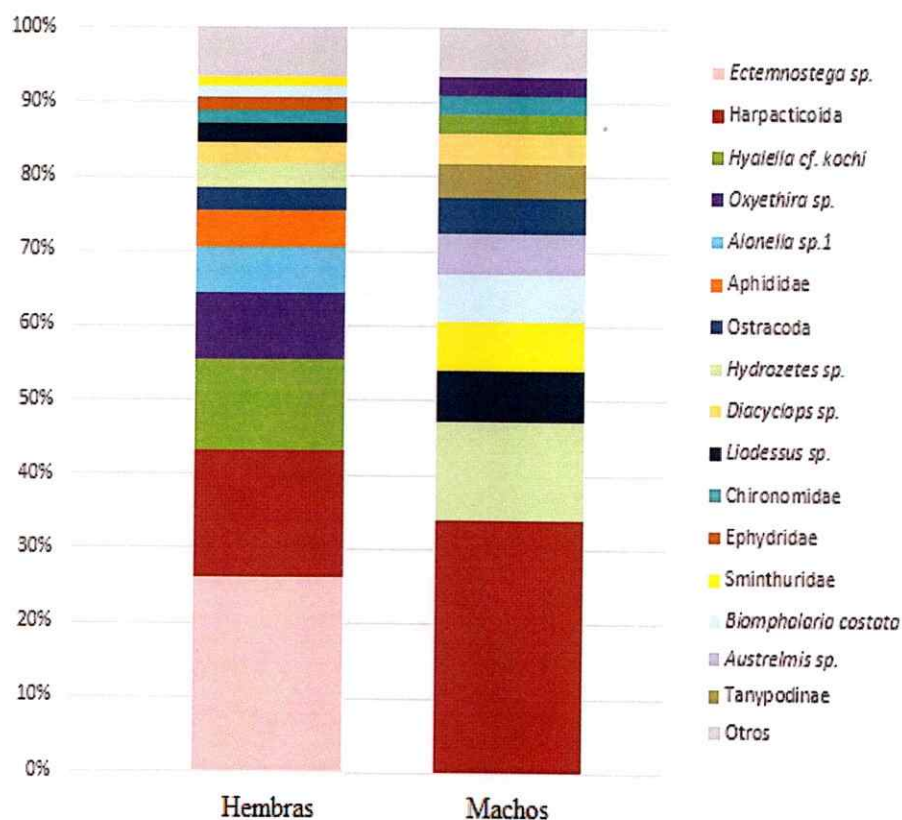


Figura 6. Composición porcentual del contenido estomacal de *O. glorioe* durante Primavera de 2015.

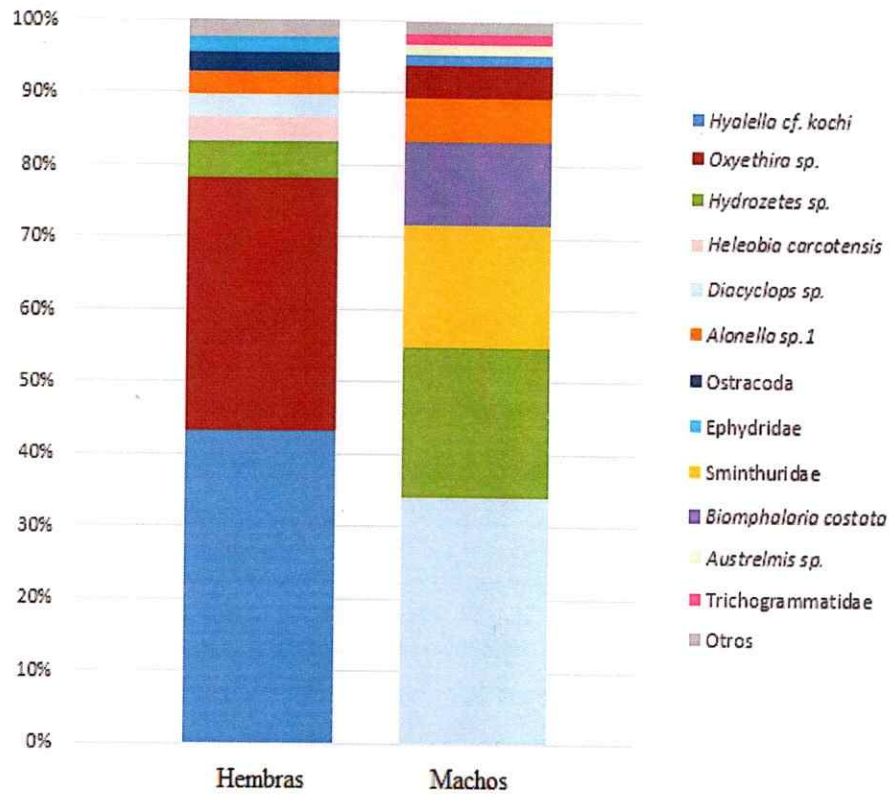


Figura 7. Composición porcentual del contenido estomacal de *O. gloriatae* durante Otoño de 2016.

Cabe señalar, que algunas de las presas halladas en los estómagos correspondían sólo a individuos en estado de larvario, como es el caso de los coleópteros de los géneros *Austrelmis* y *Liodessus*. Además, se encontraron individuos adultos de dípteros de las familias Ephyridae y Chironomidae, así como también larvas de las mismas (Ephyridae, Chironomidae: Tanypodinae (sf), *Cricotopus sp. 2*, *Limnophyes sp.*, *Polypedilum sp.* y *Pseudosmittia sp.*). Del mismo modo, hay ítems que se encontraron en

los estómagos del pez, pero que no se hallaron en la oferta ambiental y corresponden a las larvas de los dípteros quironómidos Tanypodinae y *Pseudosmittia sp.*

3.4.1.2 Índice de Importancia Numérica

En base a los resultados obtenidos para el Índice de Importancia Numérica (IIN) (Tabla 5), el ítem más importante en la dieta de *Orestias glorioae* durante primavera fue el copépodo Harpacticoida, seguido por el también copépodo *Diacyclops sp.* Posteriormente, durante otoño el ítem más importante fue el tricóptero *Oxyethira sp.*, seguido por *Diacyclops sp.* y el anfípodo *Hyaella cf. kochi* (Figura 8).

Al considerar el sexo de los individuos, se obtuvo que para las hembras de primavera, el ítem más importante en la dieta fue el hemíptero *Ectemnostega sp.*, mientras que para los machos fue el copépodo Harpacticoida. Posteriormente, durante la campaña de otoño, el ítem presa más importante en la dieta de las hembras cambió a *Hyaella cf. kochi*. En el caso de los machos, el ítem más importante también cambió, en este caso a *Diacyclops sp.*, seguido de cerca por *Hydrozetes sp.*

Tabla 5: Índice de Importancia Numérica (IIN) por sexo y para el total de individuos durante ambas campañas.

Taxón	Primavera			Otoño		
	Hembras	Machos	Total	Hembras	Machos	Total
<i>Diacyclops sp.</i>	7,8	10,3	8,9	12,2	41,3	31,5
Harpacticoida	15,7	36,1	23,9	-	-	-
<i>Alonella sp.1</i>	13,2	-	7,8	10,4	12,4	12,3
Ostracoda	6,8	8,0	7,5	9,8	-	4,9
<i>Hyaella cf. kochi</i>	26,4	9,8	19,7	48,6	7,4	30,3
Tanypodinae	3,2	13,2	7,6	-	-	-
<i>Cricotopus sp. 2</i>	4,8	2,3	3,8	-	-	-
<i>Lymnophyes sp.</i>	-	2,3	0,9	-	-	-
<i>Polypedilum sp.</i>	-	-	-	1,7	-	0,9
Chironomidae	6,2	8	6,9	3,0	1,7	2,4
Ephydriidae	7,1	2,30	5,1	6,5	1,7	4,2
Culicidae	3,2	6,9	4,7	-	-	-
<i>Liodesus sp.</i>	8,5	19,0	13,0	-	-	-
<i>Austrelmis sp.</i>	-	8,3	3,4	-	4,3	2,1
<i>Oxyethira sp</i>	11,3	8	10,5	43,5	18,7	33,1
<i>Protallagma sp</i>	2,8	-	1,6	-	-	-
Aphididae	5,8	-	3,4	-	-	-
Homoptera	1,6	4,6	3,0	1,7	3,5	2,6
<i>Ectemnostega sp.</i>	30,6	-	17,9	1,7	-	0,9
Hymenoptera 1	1,6	-	0,9	-	2,5	1,2
Hymenoptera 2	-	-	-	1,7	-	0,9
Trichogrammatidae	-	-	-	-	4,3	2,1
<i>Hydrozetes sp.</i>	9,6	26,0	17,0	13,8	39,9	28,5
Trombidiforme	3,2	-	1,9	-	-	-
Oribatida 2	2,3	-	1,3	-	-	-
Sminthuridae	5,5	13,0	9,4	-	14,5	7,1
<i>Heleobia carcotensis</i>	2,3	-	1,3	12,2	1,7	7,0
<i>Biomphalaria costata</i>	5,5	15,4	10,0	-	16,8	8,3

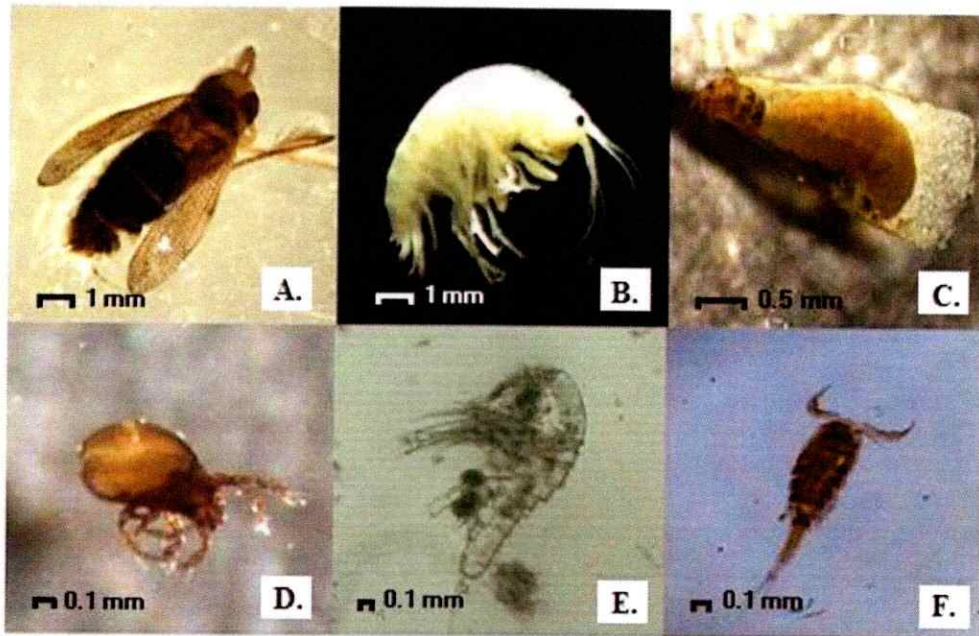


Figura 8. Fauna acuática de mayor importancia en la dieta de *O. gloriae*. A: *Ectemnostega* sp., B: *Hyalella* cf. *kochi*, C: *Oxyethira* sp, D: *Hydrozetes* sp., E: Harpacticoida, F: *Diacyclops* sp.

3.5. Nicho Trófico

3.5.1 Amplitud de nicho trófico

La amplitud trófica de *Orestias gloriae* es baja, presentando valores muy cercanos a cero, especialmente durante Primavera (Muestra total, Tabla 6). El análisis por sexo muestra que las hembras poseen una amplitud trófica más baja que los machos, por lo cual las primeras poseerían un nicho trófico más estrecho que los segundos, siendo más selectivas.

Tabla 6: Amplitud de nicho trófico de Hurlbert estandarizado (B_a') para ambas temporadas y en ambos sustratos.

	Primavera		Otoño	
	Bentos	Macrófitas	Bentos	Macrófitas
Hembras	0,005	0,005	0,200	0,092
Machos	0,094	0,165	0,276	0,030
Muestra total	0,008	0,006	0,164	0,063

En cuanto a los sustratos, las hembras no presentaron diferencias en la amplitud trófica entre Bentos y Macrófitas en primavera, si bien son altamente selectivas, no discriminarían entre ambos sustratos. Sin embargo, lo anterior cambia para otoño, donde los valores aumentan, principalmente para Bentos, por lo cual serían menos selectivas en ese sustrato y más selectivas en Macrófitas. En el caso de los machos, en primavera presentan una amplitud menor para el sustrato bentos, siendo más selectivos en éste, lo cual se invierte para otoño, siendo más selectivos en el sustrato macrófitas (Tabla 6).

3.5.2 Selectividad trófica

Dada las diferencias en el valor de la amplitud trófica para hembras y machos, la cual varía ampliamente entre campañas y sustratos, se determinó la selectividad de presas por sexo, sustrato y campaña. Debido a que el Índice de Manly entrega la misma información que el Índice de Chesson, sólo se informarán los valores obtenidos de este último.

3.5.2.1 Selectividad ϵ de Chesson

Las preferencias dietarias de *O. glorieae* para el sustrato Bentos se presentan en la Figura 9. Se observa en las hembras de primavera una marcada preferencia por el hemíptero *Ectemnostega sp.*, consumiendo en proporción a la oferta el anomópodo *Alonella sp.1* y rechazando o seleccionando negativamente al resto de taxa, en particular a *Heleobia carcotensis* e *Hydrozetes sp.* (Figura 9.A). Para otoño, la selectividad positiva de las hembras cambió al anfípodo *Hyaella cf. kochi*, consumiendo en proporción a la oferta nuevamente a *Alonella sp.1* y también a Ostracoda, seleccionando negativamente a *Hydrozetes sp.*, *Diacyclops sp.* y *Heleobia carcotensis* (Figura 9.B).

En cuanto a los machos de primavera, éstos no realizaron selección positiva ni tampoco consumieron presas según la disponibilidad del ambiente. Sólo hay selectividad negativa o rechazo (Figura 9.A). Sin embargo, la selectividad de los machos cambió hacia la temporada de otoño, en la cual seleccionaron positivamente *Austrelmis sp.*, y *Diacyclops sp.* consumiendo según disponibilidad del ambiente a *Hydrozetes sp* y *Alonella sp 1*, así como rechazando los taxa *Biomphalaria costata*, *Heleobia carcotensis* y *Hyaella cf. kochi* (Figura 9.B).

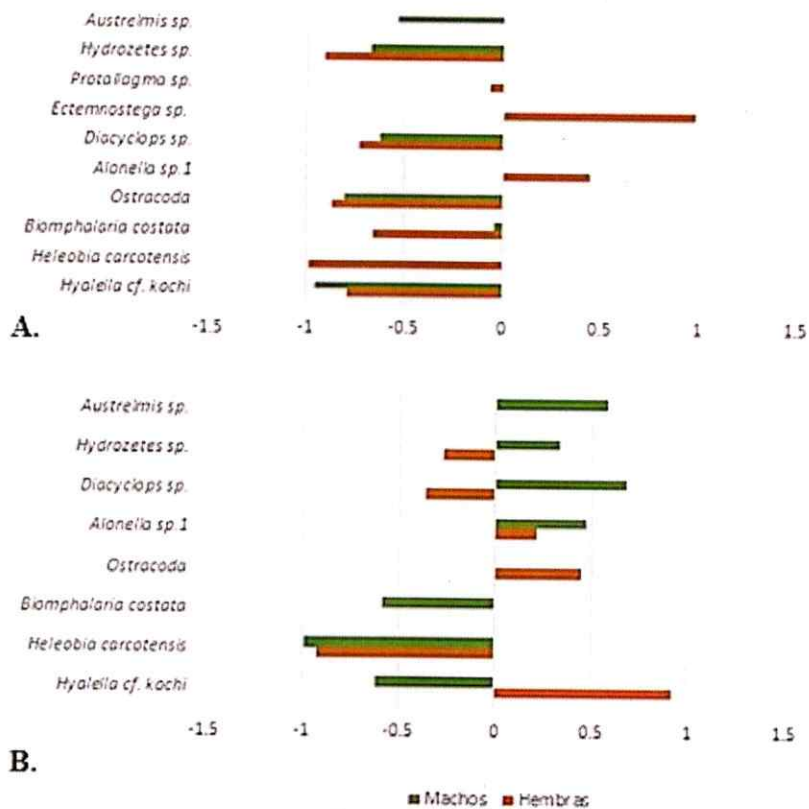


Figura 9. Selectividad ϵ de Chesson para sustrato Bentos. A. Primavera 2015, B. Otoño 2016.

En cuanto al sustrato Macrófitas, las hembras de primavera seleccionaron nuevamente a *Ectemnostega sp.* Sin embargo, no hay ítems seleccionados en proporción a la oferta ambiental y el resto de taxa fueron más bien rechazados (Figura 10.A). Durante otoño, las preferencias cambiaron, seleccionando positivamente a *Oxyethira sp* y *Hyalella cf. kochi*, mientras que Hymenoptera 2 fue consumido en proporción al ambiente. El resto de los taxa fue seleccionado negativamente (Figura 10.B). Los machos de primavera seleccionaron positivamente a los taxa Ostracoda y *Biomphalaria costata*, consumiendo

a *Austrelmis sp* e *Hydrozetes sp.* en proporción a la oferta. Seleccionaron negativamente al resto de taxa (Figura 10.A). Hacia otoño, la selectividad de los machos cambió, siendo Sminthuridae el único taxa seleccionado positivamente. No hay ítems seleccionados en proporción al ambiente, mientras que la mayoría de los taxa presentes fueron seleccionados negativamente (Figura 10.B).

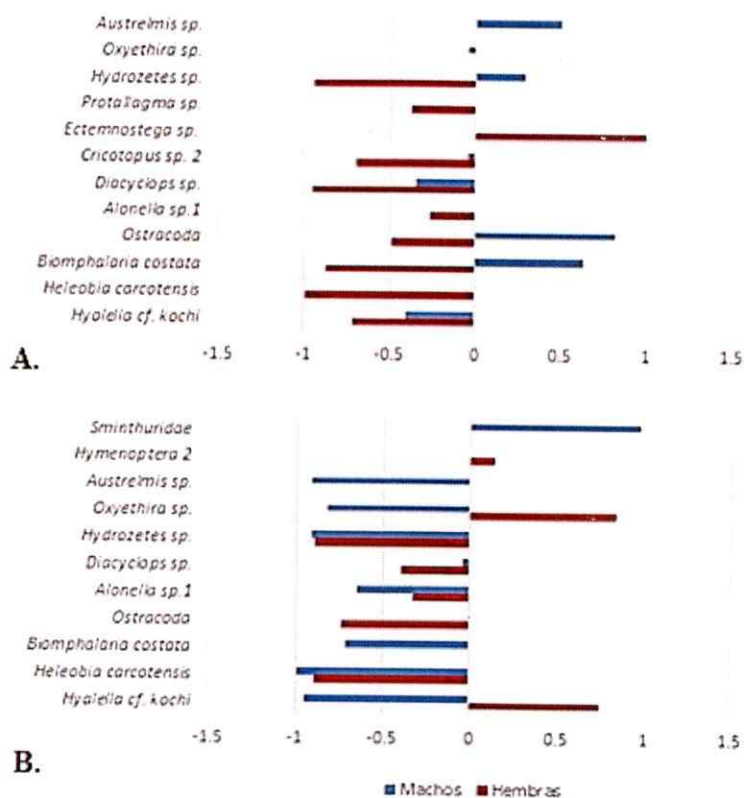


Figura 10. Selectividad ϵ de Chesson para sustrato Macrófitas: A. Primavera 2015, B. Otoño 2016.

IV. DISCUSIÓN

4.1. Variables ambientales

El Salar de Carcote junto al Salar de Ascotán, son los únicos sistemas clorurados sódicos permanentes del Altiplano chileno. Además, la temperatura del agua de ambos salares se mantiene a 21° C durante todo el año, lo que concuerda con los datos obtenidos en este trabajo; mientras que otros sistemas cercanos oscilarían su temperatura entre 7 y 14°C en temporada otoño-invierno y entre 14 y 17°C en primavera-verano (Marquez-García et al., 2009).

Los resultados de las variables ambientales medidas concuerdan con lo descrito para otros sistemas de características eutróficas en el altiplano sur (Márquez-García et al. 2009). Además se presentaron diferencias de carácter significativo en cuanto al pH y conductividad entre primavera y otoño, pre y post-Invierno altiplánico (o periodo pre y post-lluvias) respectivamente, presentándose valores menores para ambas variables en otoño. Esto sugeriría que dicho evento climático ocasionaría cambios en las características físicas y químicas del agua, creando un efecto de “dilución”, que podría darse al aumentar el volumen de agua producto de las lluvias del Invierno altiplánico. Sin embargo, la temperatura y el oxígeno disuelto, estrechamente ligados, no se verían afectados por esta dilución.

Lo anterior, se debería a las características geológicas y geográficas de las cuencas donde se emplazan dichos salares, donde la existencia de volcanismo activo y el afloramiento de agua subterránea que alimenta a las vertientes, entre otras características

(Keller & Soto, 1998), permitirían explicar la estabilidad térmica observada. Del mismo modo, sería necesario la medición de más variables ambientales que permitan caracterizar de mejor forma el sitio de estudio, así como también determinar la existencia de relaciones entre dichas variables y la biota presente.

4.2. Oferta ambiental

Los ecosistemas acuáticos presentan diversos grupos de fauna acuática, siendo los macroinvertebrados bentónicos uno de los más representativos y que consisten principalmente en ácaros acuáticos, estados inmaduros de insectos, moluscos, crustáceos, anélidos, entre otros (Ferrú & Fierro, 2015). Otro grupo es el zooplancton, que lo integran principalmente microcrustáceos y rotíferos, de gran importancia en la red trófica, debido a que constituyen el paso obligado de energía entre los productores fitoplanctónicos y el resto de los eslabones en cualquier ecosistema acuático (Araya & Zúñiga, 1985).

La oferta ambiental de fauna acuática (macroinvertebrados y zooplancton) encontrada en el Salar de Carcote, con 44 taxa, resultó ser mayor al de otros sistemas cercanos como los salares de Ascotán y Huasco, donde se han encontrado un máximo de 19 taxa por vertiente (Sobarzo, 2014; Riveros, 2010). Esto se debe, en parte, al análisis realizado en Carcote, con dos sustratos: macrófitas y bentos, mientras que en los otros dos sistemas sólo se muestreó en macrófitas. Además, la mayor resolución taxonómica lograda en el presente trabajo, con la identificación de familias, géneros e incluso algunas especies, permite obtener un número más alto de taxa.

En cuanto a la abundancia de taxa encontrada en la oferta ambiental, ésta fue mayor durante la primavera. La presencia de algunos taxa sólo en la estación de primavera como *Ectemnostega sp*, *Protallagma sp*, *Arrenurus sp*, entre otros. Por otro lado, *Chydorus sp*, *Rhionaeschna sp*, Sminthuridae, etc, sólo durante otoño, podría ser causa de los diferentes grados de tolerancia de dichos taxa a las condiciones del agua en términos fisicoquímicos durante los períodos de estudio. Otro factor incidente podría ser la existencia de un ciclo de vida anual en muchos taxa, los cuales generalmente se reproducen durante primavera, estación en el cual se presentaría la mayor cantidad de huevos y adultos, como fue el caso de *Ectemnostega sp*. por ejemplo.

Los sustratos por su parte, presentaron grandes diferencias en la abundancia, siendo mayor para bentos. Lo anterior se ve principalmente explicado por los métodos de muestreo utilizados y su estandarización, con unidades de medida diferentes para cada uno (área para bentos y volumen para macrófitas), lo que beneficia al sustrato bentos ampliando su abundancia en miles de individuos. La especie dominante resultó ser el caracol *Heleobia carcotensis*, endémico del Salar de Carcote y descrito recientemente en 2016 (Collado et al. 2016). Sin embargo, a pesar de la gran abundancia en bentos, la riqueza y diversidad resultaron ser mayores para el sustrato macrófitas, pudiendo ser éste un mejor hábitat para la fauna acuática del sitio de estudio, pudiendo entregar refugio y alimento en mayores cantidades, además de una mejor oxigenación, ya que la hidrófita *Ruppia sp*. presente en las muestras, es de tipo flotante y por ende se encuentra más cerca de la superficie del agua. El caracol *H. carcotensis* también fue la especie

dominante en macrófitas, pero sólo durante primavera, ya que en otoño la dominancia cambió hacia el ácaro *Hydrozetes sp.*

Por otra parte, en términos de la dieta de *O. gloriae*, bentos sería el sustrato con mayor oferta de presas en términos de abundancia, mientras que macrófitas sería el sustrato con mayor oferta de presas en términos de variedad.

4.3. Dieta de *Orestias gloriae*

El análisis de contenidos estomacales es un método eficaz que permite conocer de manera directa cuál es el tipo de alimentación que presenta una especie a la cual no se le puede hacer seguimiento o cuyos hábitats se encuentran en sitios muy lejanos o de climas extremos, como es el caso del Altiplano. No obstante, el impacto de dicho método es alto, obligando a dar muerte a los ejemplares en estudio. La especie *Orestias gloriae* ha sido poco estudiada debido a su reciente descripción, tras lo cual no se ha adjudicado un estado de conservación que permita mermar su caza. Es por ello que el número de individuos capturados con el objetivo de la presente investigación fue reducido a un promedio de 20 ejemplares por campaña.

El análisis realizado, muestra que para primavera el número de ítems del contenido estomacal fue superior a otoño (27 y 18 taxa respectivamente), lo cual se condice con lo encontrado en la oferta. Los ítems de mayor importancia durante primavera fueron el copépodo bentónico Harpacticoida y el anfípodo *Hyaella cf. kochi*, los cuales fueron reemplazados en otoño por el tricóptero *Oxyethira sp.* y el copépodo zooplanctónico

Diacyclops sp. La razón de este cambio se debe a la disminución de los primeros en la oferta durante la temporada de otoño, tras lo cual *O. glorieae* habría consumido recursos de similar aporte energético y abundancia.

Al realizar el análisis según el sexo de los peces, la importancia de las presas cambia. Para el caso de las hembras de primavera los taxa más importantes en la dieta fueron el hemíptero *Ectemnostega sp.*, seguido de *Hyaella cf. kochi*, mientras que en otoño fueron *Hyaella cf. kochi*, seguido de *Oxyethira sp.* Por tanto, los taxa más importantes para las hembras son aquellos de mayor tamaño o bien de mayor aporte energético, necesario para satisfacer las necesidades energéticas de un cuerpo de mayor tamaño. En el caso de los machos, para primavera los taxa más importantes corresponden a Harpacticoida y el ácaro *Hydrozetes sp.*, mientras que en otoño fueron *Diacyclops sp.* y nuevamente *Hydrozetes sp.* En ambas temporadas se presentan copépodos y ácaros como las presas más importantes, las cuales son de pequeño tamaño, lo que facilitaría el consumo por parte de los machos, que a su vez presentan un tamaño corporal menor al de las hembras.

Debido a la importancia del zooplancton en la dieta de *O. glorieae*, cabe destacar que la alimentación de *Orestias ispi*, también con alto grado de protrusión maxilar y habitante del lago Titicaca, es de tipo zooplanctófaga (Lauzanne, 1981). Por tanto, existiría una relación estrecha entre la presencia de hocico protractil en un pez depredador y la presencia de grandes cantidades de zooplancton en la dieta. Esto podría ser explicado por la cavidad opercular de gran tamaño de esta especie, lo que sumado a la alta

velocidad de captura, permitiría en poco tiempo atrapar una gran cantidad de presas pequeñas y numerosas como el zooplancton.

Por otra parte, el análisis de contenido estomacal de *O. gloriæ* permitió, entre otras cosas, constatar la presencia de taxa no encontrados en la oferta ambiental, lo que da cuenta de la alta selectividad de la especie.

Asimismo, cabe destacar que los taxa encontrados en los estómagos de *O. gloriæ* son similares a aquellos encontrados en los estómagos de otras especies de *Orestias*. Sin embargo, el número de taxa encontrado en *O. gloriæ* es superior al de otras especies (*O. gloriæ*: 28, *O. agassi*: 8, *O. ascotanensis*: 11, *O. piacotensis*: 7, *O. parinacotensis*: 7, *O. chungarensis*: 13, *O. laucaensis*: 7) (Riveros et al. 2012; Guerrero et al. 2015; Sobarzo, 2014; Pinto, 1989), lo cual se debe nuevamente a la mayor resolución taxonómica lograda en el presente trabajo.

4.4. Amplitud de nicho trófico

En simpatría, las condiciones de competencia promueven el uso diferencial de los recursos, que a su vez permite especialización dietaria, que es lo que ocurrió en el lago Titicaca, para el cual hay 24 especies descritas del género *Orestias* (Dejoux & Iltis, 1991). Por el contrario, la ausencia de competencia interespecífica durante la especiación alopátrica, permite que las especies incipientes puedan mantener una dieta de tipo generalista (Elmer et al. 2010).

De acuerdo a lo anterior y a lo observado en *Orestias glorioae*, con una especiación alopátrica y siendo la única especie habitante de las vertientes del Salar de Carcote, se esperaría que su dieta fuera de tipo generalista. Además, podría esperarse la existencia de competencia intraespecífica al no existir otra especie con la que se genere esta interacción. No obstante, el dimorfismo sexual por tallas existente en el género *Orestias* con hembras más grandes, se encarga de que esta interacción no sea determinante en la población.

Los resultados indican que el nicho trófico es estrecho, presentando valores de amplitud de nicho para una dieta de tipo especialista, al contrario de lo que se esperaría para una especie originada por alopatría. Esto se debería al consumo en mayor cantidad de presas que son menos abundantes en el ambiente, optimizando el aporte energético de éstas, como se observa en la marcada selectividad del Índice de Chesson. También se indica que el nicho trófico sería más estrecho durante la primavera, siendo además la época con más oferta de presas. Por el contrario, durante el otoño con menor abundancia de presas, su nicho se hace más amplio, aunque no torna a valores de dieta generalista, por lo que sigue siendo un depredador especialista. Este cambio en la amplitud de nicho, si bien no es determinante, sería causado por la menor densidad de presas existente en otoño, que lleva a *O. glorioae* a elegir más ítems presa que entreguen la misma energía que aquellas que abundaban durante primavera.

Al considerar el sexo de los individuos analizados, las hembras serían más selectivas que los machos, presentando un nicho trófico más estrecho, no haciendo distinción entre sustratos durante la primavera, lo que puede deberse a la alta densidad de presas para

ambos sustratos. Sin embargo, durante otoño se alimentarían preferentemente en el sustrato macrófitas, el cual presentó mayor variedad de presas. Los machos en cambio, serían más selectivos en el sustrato bentos durante la primavera y en el sustrato macrófitas durante otoño, pudiendo este cambio estar condicionado por la fluctuación de las presas en la oferta ambiental.

Debido a lo anterior, se comprobaría la hipótesis de *O. gloriæ* como un depredador de conducta especialista.

4.5. Preferencias dietarias de *O. gloriæ*.

Para analizar la preferencia o el rechazo de *O. gloriæ* por determinados ítems presas, consideraremos la teoría del forrajeo óptimo, la cual predice que el depredador maximiza su forrajeo mediante la optimización de su tasa de energía ingerida. Es decir, cuando las presas abundan, elige presas más grandes que contengan más energía por unidad, dentro del tiempo de captura y manipulación. En cambio, cuando las presas grandes escasean, es preferible la captura de presas más pequeñas y más numerosas que las grandes y poco abundantes, ya que se gasta menos energía en buscarlas volviéndolas más óptimas. Otro factor que incide en la selección de una presa es la presencia de estructuras de protección, como conchas, capullos, espinas, entre otras, volviéndolas menos óptimas al aumentar el tiempo de manipulación (Krebs y Davies, 1991).

En el caso de nuestra especie en estudio, *O. gloriæ*, ésta responde a la teoría del forrajeo óptimo. En el caso de las hembras, éstas seleccionarían las presas de mayor tamaño y por ende mayor aporte energético cuando las presas abundan (*Ectemnostega sp.* en

primavera) y cambiarían dicho ítem cuando éste disminuye en el ambiente, seleccionando otro con similar aporte energético y tiempo de manipulación (*Hyaella cf. kochi* en otoño). En el caso de los machos, el beneficio energético se encontraría en las presas de menor tamaño pero de fácil captura y manipulación debido a la carencia de estructuras de protección como es el caso del copépodo Harpacticoida y de movilidad limitada y gran abundancia como es el caso del ácaro *Hydrozetes sp.*, que permiten la optimización del tiempo de manipulación.

Por otra parte, aquellos ítems seleccionados en proporción al ambiente podrían reflejar a aquellas presas que reemplazarían a las seleccionadas positivamente si éstas disminuyen en la oferta. Aquellos ítems que presentan selectividad negativa reflejaría a aquellas presas que han sido consumidas como último recurso, como *Heleobia carcotensis* y *Biomphalaria cf. costata*, que probablemente no sean escogidas positivamente debido a la presencia de concha, haciéndolas menos óptimas. Del mismo modo, *Hydrozetes sp.* y *Diacyclops sp.* en el caso de las hembras sería rechazado por su pequeño tamaño, como *Hyaella cf. kochi* en el caso de los machos por su gran tamaño.

En cuanto a los sustratos, una de las hipótesis de trabajo esperaba que debido a las características del aparato bucal de *O. gloriae*, ésta escogiera presas de un tamaño más grande, como aquellas que habitan el sustrato bentónico. Los resultados indican que esta hipótesis se cumpliría parcialmente. Por una parte, las presas de mayor tamaño no habitan exclusivamente el sustrato bentos, como *Hyaella cf. kochi* y *Ectemnostega sp.*, que si bien han sido descritas como bentónicas (Domínguez & Fernández, 2009), también se encontraron en las macrófitas flotantes, según lo observado en las muestras y

en terreno. Por otra parte, el sustrato macrófitas tendría más variedad de presas que el sustrato bentos, lo que podría determinar esta selectividad. Por tanto, se refutaría parcialmente la hipótesis.

Al comparar los valores de IIN con aquellos valores del Índice de Chesson, se observan diferencias entre los ítems de mayor importancia en la dieta y los ítems preferidos por *O. gloriæ* desde la oferta ambiental. Esto se explica básicamente porque el IIN considera la frecuencia del ítem en el total de estómagos analizados y la cantidad de estómagos que lo contienen. En cambio, la selectividad de Chesson se basa tanto en la abundancia del ítem dentro de los estómagos así como también en el ambiente, obteniendo valores diferentes que no siempre coinciden, presentándose ítems presa muy importantes en la dieta pero que pueden o no, ser seleccionados con éxito desde el ambiente.

V. CONCLUSIONES

La vertiente 1 del Salar de Carcote corresponde a un sistema de altura de características eutróficas que varía su conductividad y pH de manera significativa entre temporadas pre y post- Invierno altiplánico, con un efecto de dilución de las aguas hacia otoño (post-Invierno altiplánico). Además, alberga una gran diversidad de fauna acuática, que también varía entre períodos y que sustentan la población de *Orestias gloriae*, el único pez que habita dicha vertiente.

Orestias gloriae es un depredador activo que se alimenta de zooplancton y macroinvertebrados presentes tanto en el sustrato bentos, como en macrófitas, forrajeando en toda la columna de agua, por lo cual se refutaría parcialmente la hipótesis de *O. gloriae* como un depredador bentónico.

El dimorfismo sexual presente en adultos de *O. gloriae*, permitiría una diferenciación en el consumo de presas entre hembras y machos. Los taxa más importantes en la dieta de las hembras son *Ectemnostega sp*, *Hyaella cf. kochi* y *Oxyethira sp*, mientras que para los machos lo son Harpacticoida, *Diacyclops sp.* e *Hydrozetes sp.*

Las características morfológicas de la estructura bucal de *O. gloriae* con la presencia de maxilares protractiles y un gran opérculo le permitiría capturar presas de mayor tamaño y en movimiento, o bien pequeñas pero en grandes cantidades, debido al mayor volumen en su cavidad opercular.

La baja amplitud trófica observada en *O. gloriæ* para ambos sexos y en ambas estaciones permitirían definirlo como un depredador de conducta especialista o tendiente a la estenofagia.

La selectividad de *O. gloriæ* por sólo algunos ítems de oferta ambiental y no necesariamente los más abundantes, reafirma su conducta estenofágica, consumiendo una fracción muy pequeña del total de los recursos que ofrece el ambiente, por tanto, se comprueba la hipótesis de *O. gloriæ* como un depredador de conducta especialista.

VI. BIBLIOGRAFÍA

- ALPERS, C. N. & BRIMHALL, G. H. 1988. Middle Miocene climatic change in the Atacama Desert, northern Chile: evidence from supergene mineralization at La Escondida. *Geologic Society American Bulletin*. 100: 1640 – 1656.
- ANGERMEIER, P. L. 1982. Resource seasonality and fish diets in an Illinois stream. *Environmental Biology of Fishes*. Vol. 7, No. 3, pp. 251-264.
- ARAYA, J. M. & ZÚÑIGA, L. R. 1985. Manual Taxonómico del Zooplancton lacustre de Chile. *Boletín Informativo Limnológico de Chile* 8:1-110.
- COLLADO, G. A.; VALLADARES, M. A. & MÉNDEZ, M. A. 2016. A new species of *Heleobia* (Caenogastropoda: Cochliopidae) from the Chilean Altiplano. *Zootaxa* 4137: 277-280.
- DEJOUX, C. & ILTIS, A. 1991. El lago Titicaca. Síntesis del conocimiento limnológico actual. 584 p. Editorial Orstom. La Paz, Bolivia.
- DOMÍNGUEZ, E. & FERNÁNDEZ, H.R. 2009. Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología. Primera edición, 656 pp. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.
- ELMER, K. R.; LEHTONEN, T. K.; KAUTT, A. F.; HARROD, C. & MEYER, A. 2010. Rapid sympatric ecological differentiation of crater lake cichlid fishes within historic times. *BioMed Central Biology* 8: 60.
- ELOSEGI, A. & SABATER, S. 2009. Conceptos y técnicas en ecología fluvial. 444 p. Fundación BBVA, Bilbao, España.
- FERRÚ, M. & FIERRO, P. 2015. Estructura de macroinvertebrados acuáticos y grupos funcionales tróficos en la cuenca del río Lluta, desierto de Atacama, Arica y Parinacota, Chile. *IDESIA (Chile)* 33: 47-54.
- FORNARI, M.; RISACHER, F. & FÉRAUD, G. 2001. Dating of paleolakes in the central Altiplano of Bolivia. *Palaeo* 172: 269-282.
- GUERRERO, C.; POULIN, E.; MÉNDEZ, M. & VILA I. 2015. Caracterización trófica de *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) en el Parque Nacional Lauca. *Gayana* 79: 18-25.

- GUZMÁN J. & SIELFELD, W. 2009. Dieta de *Orestias agassii* Cuvier y Valenciennes 1986 (Teleostei: Cyprinodontidae) del Salar de Huasco, norte de Chile. *Gayana* 71: 28-32.
- HIGHAM, T. E.; DAY, S. W. & WAINWRIGHT, P. C. 2006. Multidimensional analysis of suction feeding performance in fishes: fluid speed, acceleration, strike accuracy and the ingested volume of water. *Journal of Experimental Biology* 209: 2713-2725.
- HURLBERT, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59: 66-77.
- HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology* 22: 415-427.
- HYSLOP, J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17:411-429.
- KELLER, B. & SOTO, D. 1998. Hydrogeologic influences on the preservation of *Orestias ascotanensis* (Teleostei: Cyprinodontidae), in Salar de Ascotán, northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 71: 147-156.
- KREBS, C. J. & DAVIES, N. 1991. Behavioral ecology: an evolutionary approach. 3rd Ed. Oxford, UK. Blackwell Scientific Publications. 482 p.
- KREBS, C.J. 1999. Ecological methodology, 2nd ed. 620 pp. NY, USA.
- LAUZANNE, L. 1981. Description de trois *Orestias* nouveaux du lac Titicaca, *O. ispi* n. sp., *O. forgeti* n. sp. et *O. tchernavini* n. sp. (Pisces, Cyprinodontidae). *Cybium* Ser.3, 5: 71-91.
- LIEM, K.F. 1973. Evolutionary strategies and morphological innovations: Cichlid Pharyngeal jaws. *Systematic Biology* 22: 425-441.
- MALDONADO, E.; HUBERT, N.; SAGNES, P. & DE MERONA, B. 2009. Morphology-diet relationships in four killifishes (Teleostei, Cyprinodontidae, *Orestias*) from Lake Titicaca. *Journal of Fish Biology* 74: 502-520.
- MÁRQUEZ-GARCÍA, M.; VILA, I.; HINOJOSA, L. F.; MÉNDEZ, M. A.; J. L. CARVAJAL & SABANDO, M. C. 2009. Distribution and seasonal fluctuations in the biodiversity of the Southern Altiplano. *Limnologica* 39: 314-318.

- MARTÍNEZ, G.; BUGUEÑO, N. & VILA, I. 1999. *Orestias ascotanensis* Parenti 1984 en el Salar de Ascotán. Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural, Chile 339: 7-12.
- MERRIT, R.W. & CUMMINS, K.W. 1996. An Introduction to Aquatic Insects of North America. 3rd Edition. Kendall Hunt, New York, EE.UU.
- MOTTA, P.J. 1984. Mechanics and functions of jaw protrusion in teleost fishes, a review. Copeia: 1-18.
- PARENTI, L. 1981. A phylogenetic study and biogeographic analysis of cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). Bulletin of the American Museum Natural History 168: 335-557.
- PARENTI, L. 1984. A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). Bulletin of the American Museum of Natural History 178: 107-214.
- PENNAK, R.W. 1953. Fresh-water invertebrates of the United States. The Ronald press Company, NY, EE.UU. 769 pp.
- PINTO M., 1989. Relaciones tróficas de *Orestias Valenciennes* en el sistema hidrográfico del Lauca (Pisces, Cyprinodontiforme, Cyprinodontidae). Tesis de Magíster. Universidad de Chile, Santiago, Chile. 48 pp.
- PLACZEK, C.; QUADE, J. & PATCHETT, P. J. 2006. Geochronology and stratigraphy of late Pleistocene lake cycles on the southern Bolivian Altiplano: Implications for causes of tropical climate change. Bulletin of the Geological Society of America 118: 515-532.
- PRAT, N. & RIERADEVALL, M. 2011. Guía para el reconocimiento de las larvas de Chironomidae (Diptera) de los Ríos Altoandinos de Ecuador y Perú. Clave para la determinación de géneros. Grupo de Investigación F.E.M. Departamento de Ecología, Universidad de Barcelona, España.
- RISACHER, F.; ALONSO, H. & SALAZAR, C. 2003. The origin of brines and salts in Chilean salars: a hydrochemical view. Earth-Science Reviews 63: 249-293.
- RIVEROS, J.M. 2010. Nicho Trófico de *Orestias agassizii* en una de las vertientes del sistema de arroyos del Salar de Huasco (20°05'S; 68°15'W). Seminario de título para optar al título de Biólogo con mención en Medio Ambiente. Universidad de Chile, Santiago, Chile. 61 pp.

- RIVEROS, J.; VILA, I.; MENDEZ, M. 2012. Nicho trófico de *Orestias agassii* (Valenciennes, 1846) del sistema de arroyos del salar de Huasco (20°05'S; 68°15'W). *Gayana* 76: 79-91.
- SCOTT, S. 2010. Sistemática y filogenia de *Orestias* del complejo *agassizii* (Teleostei: Cyprinodontidae) de la Puna. Tesis Doctoral, Universidad de Chile, Santiago, 82 pp.
- SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology and Evolution* 19: 605-611.
- SOBARZO, G. 2014. Dieta de *Orestias ascotanensis* Parenti en tres vertientes del Salar de Ascotán. Seminario de título para optar al título Profesional de Médico Veterinario, Departamento de Ciencias Biológicas Animales, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 43 pp.
- TOBAR, I.A. 2015. Descripción y comparación de la morfología bucal de las especies del género *Orestias* en Chile. Seminario de Título para optar al título profesional de Biólogo con Mención en Medio Ambiente. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago.
- VILA, I. & PINTO, M. 1986. A new species of killifish (Pisces: Cyprinodontidae) from the Chilean altiplano. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 19: 233-239.
- VILA, I.; FUENTES, L. & CONTRERAS, M. 1999. "Peces Límnicos de Chile". *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Chile* 48: 61-75.
- VILA, I.; SCOTT, S.; MÉNDEZ, M.; VALENZUELA, F.; ITURRA, P. & POULIN, E. 2011. A new species of *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) from southern high Andes saltpan springs. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 22:345-353.
- VILA, I.; MORALES, P.; SCOTT, S.; POULIN, E.; VÉLIZ, D.; HARROD, C. & MÉNDEZ, M.A. 2013. Phylogenetic and phylogeographic analysis of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) in the southern Chilean Altiplano: the relevance of ancient and recent divergence processes in speciation. *Journal of Fish Biology* 82: 927-943.
- VUILLE, M. 1999. Atmospheric circulation over the Bolivian Altiplano during dry and wet periods and extreme phases of the Southern Oscillation. *International Journal of Climatology* 19: 1579-1600.
- WERNER, E. E. & MITTELBAACH, G. G. 1981. Optimal foraging: Field tests of diet choice and habitat switching. *American Zoologist* 21: 813-829.

WESTNEAT, M.W. 2004. Evolution of levers and linkages in the feeding mechanisms of fishes. Symposium Patterns and Processes in the Evolution of Fishes presented at the Annual Meeting of the Society for Integrative and Comparative Biology, 4–8 January 2003, at Toronto, Canada. 44: 378–389.

WINDELL, J.T. 1968. Food analysis and rate of digestion. En: Methods for assessment of fish production in freshwaters (Eds. W.E. Ricker), pp. 197-203. Ed. IBP Handbook N° 3, Blackwell Scientific Publ. Oxford, England.

ZARET, T.M. & RAND, A.S. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. Ecology 52: 336-342.

VII. ANEXO

Tabla 7: Clasificación taxonómica de los taxa presentes en la oferta ambiental y en el contenido estomacal de *O. gloriae*.

Clase	Orden	Familia	Género/esp.	
Bivalvia	Veneroidea	Sphaeriidae	<i>Pisidium sp.</i>	
Gastropoda	Basommatophora	Planorbidae	<i>Biomphalaria costata</i>	
	Littorinimorpha	Cochliopidae	<i>Heleobia carcotensis</i>	
Arachnida	Sarcoptiformes (Oribatida)	Hidrozetidae	<i>Hydrozetes sp.</i>	
		-	Oribatida 1	
		-	Oribatida 2	
	Trombidiformes	-	-	
	Prostigmata	Arrenuridae	<i>Arrenurus sp.</i>	
Crustacea	Amphipoda	Hyalellidae	<i>Hyalella cf. kochi</i>	
Branchiopoda	Anomopoda	Chydoridae	<i>Alonella sp.1</i>	
			<i>Alonella sp.2</i>	
			<i>Chydorus sp.</i>	
Maxillopoda	Cyclopoida	Cyclopidae	<i>Diacyclops sp.</i>	
	Harpacticoida	-	-	
Ostracoda	-	-	-	
Hirudinea	Rhynchobdellida	Glossiphoniidae	<i>Helobdella sp.</i>	
			<i>Haemanteria sp.</i>	
Entognatha	Collembola	Sminthuridae	-	
		Entomobryidae	-	
Turbelaria	Tricladida	Dugesidae	-	
Clitellata (Oligochaeta)	Haplotaxida	Naididae	<i>Nais cf. communis</i>	
Rotifera	Monogononta	Brachionidae	<i>Euchlanis sp</i>	
		Notommatidae	<i>Cephalodella sp</i>	
Insecta	Coleoptera	Elmidae	<i>Austrelmis sp</i>	
		Dytiscidae	<i>Liodessus sp</i>	
		-	-	
	Diptera	Chironomidae	-	<i>Cricotopus sp.1</i>
			-	<i>Cricotopus sp. 2</i>
			-	<i>Cricotopus sp. 3</i>
			-	<i>Orthoclaudiinae (sf)</i>
			-	<i>Corynoneura sp.</i>
			-	<i>Limnophyes sp.</i>
			-	<i>Polypedilum sp.</i>
			-	<i>Paratanytarsus sp.</i>
			-	<i>Pseudosmittia sp.</i>
			-	<i>Tanypodinae</i>
	Ephydridae	-	-	
		Culicidae	-	
	Hemiptera	-	-	
Corixidae		<i>Ectemnostega sp</i>		
	Aphididae	-		
Odonata	Coenagrionidae	<i>Protallagma sp.</i>		
	Aeschnidae	<i>Rhionaeschna sp.</i>		
Tricoptera	Hidroptilidae	<i>Oxyethira sp.</i>		

	Hymenoptera	Trichogrammatidae	-
		-	Hymenoptera 1
		-	Hymenoptera 2