

UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS -ESCUELA DE PREGRADO



**“NICHOS TRÓFICOS DE *Orestias ascotanensis* Parenti EN DOS VERTIENTES
DEL SALAR DE ASCOTÁN”**

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.

FAVIOLA ANDREA GONZÁLEZ SOTO

Directora del Seminario de Título: Irma Vila Pinto

Co-Director: José Luis Carvajal Salamanca

Octubre, 2018

Santiago - Chile

BIOGRAFÍA



Faviola González Soto nació el 25 de Febrero de 1991 en la ciudad de Antofagasta, a los 10 años se mudó a Iquique donde terminó su enseñanza básica y media. El año 2009 ingresa a la Universidad de Chile a estudiar Biología ambiental, el recurso hídrico de a poco fue llamando la atención de esta estudiante, por lo que a fines del año 2014 luego de terminar sus estudios se integra al laboratorio de Limnología para comenzar su seminario de título, durante este periodo llega al mundo Agustina Ignacia, a mostrar un terreno totalmente desconocido para ella, la maternidad. Luego de este periodo lleno de emociones y aprendizajes, decide finalmente terminar con aquello que había quedado inconcluso, su seminario de título.

A mi familia, padres y hermana,
Quienes me han alentado a terminar lo que se comienza.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a la profesora Irma Vila por su paciencia, apoyo y voluntad en todo el proceso del presente seminario, también por los conocimientos entregados tanto en el ámbito académico como personal, sin duda una gran persona, muchas gracias.

A mis amigas por estar siempre presente con alegría y amor, a pesar de la distancia. A mis compañeros de carrera, por todos los momentos compartidos que alimentaron de conocimiento a esta estudiante. También a mis compañeros del Laboratorio de Limnología, por el apoyo en las salidas a terreno, identificación y análisis, sus consejos y simpatía hicieron que mi paso por el laboratorio haya sido completamente ameno.

Deseo agradecer a mi familia, a mi padre por su apoyo incondicional, a mi hermana por su amor y preocupación. A mi madre, por alentarme en todo momento a seguir, a ser perseverante y principalmente por estar conmigo.

Quisiera agradecer a José por acompañarme en este camino de ser padres, apoyándonos y complementándonos, por amar a nuestra hija y por todas las vivencias hermosas de nuestra pequeña familia. Finalmente quisiera agradecer a mi hija, por enseñarme lo más maravilloso de la vida, el amor.

Finalmente, agradecer al proyecto FONDECYT INICIACIÓN EN INVESTIGACIÓN N° 11130654 y al FONDECYT N° 1140543.

INDICE DE CONTENIDOS

INDICE DE TABLAS.....	VII
INDICE DE FIGURAS.....	IX
LISTADO DE ABREVIATURAS	XI
RESUMEN.....	XII
ABSTRACT.....	XIV
I. INTRODUCCION	1
1.1. Antecedentes generales	1
1.2. Género <i>Orestias</i>	3
1.3. Nicho trófico	5
1.4. Hipótesis.....	7
1.5. Objetivo general.....	8
1.6. Objetivos específicos.	8
II. MATERIALES Y METODOS	9
2.1. Área de estudio.....	9
2.2. Obtención y análisis de muestras.....	11
2.3. Análisis de datos.	12
III. RESULTADOS.....	16
3.1. Variables ambientales	16
3.2. Oferta ambiental.....	20
3.3. Individuos capturados.	24
3.4. Dieta de <i>O. ascotanensis</i>	26
3.4.1. Contenido estomacal	27
3.4.1.1 Análisis de contenido estomacal por sexo.....	30
3.4.1.2 Índice de Importancia Numérica	32

3.5. Nicho Trófico	35
3.5.1 Amplitud de nicho trófico	35
3.5.2 Selectividad trófica.....	35
3.5.2.1 Selectividad ϵ de Chesson.....	36
IV. DISCUSIÓN.....	38
4.1. Variables ambientales	38
4.2. Oferta ambiental.....	39
4.3. Individuos Analizados.....	41
4.4. Dieta de <i>O. ascotanensis</i>	44
4.5. Nicho trófico	47
4.6. Selectividad trófica.....	50
V. CONCLUSIÓN.....	53
VI. BIBLIOGRAFIA	54

INDICE DE TABLAS

Tabla 1. Media y desviación estándar de los estadísticos descriptores de los nutrientes y variables físicas y químicas en dos vertientes (Vertiente 1 y Vertiente 6) del Salar de Ascotán.....	18
Tabla 2. Análisis múltiple de varianza de los nutrientes y variables fisicoquímicas obtenidas en las estaciones primavera y otoño de las Vertientes 1 y 6 del Salar de Ascotán.....	18
Tabla 3. Coeficiente de los tres discriminantes lineales estimados con los componentes químicos analizados previamente por MANOVA.	19
Tabla 4. Clasificación taxonómica de los taxa encontrados en las muestras de oferta ambiental.....	21
Tabla 5. Abundancia promedio, Riqueza y Diversidad presente en la oferta ambiental.	22
Tabla 6. Análisis de varianza de la Longitud estándar (LE) de los peces capturados en las estaciones primavera y otoño de la Vertiente 1 y 6 del Salar de Ascotán.	26
Tabla 7. Abundancia y Riqueza de especies en el contenido estomacal de <i>O. ascotanensis</i> en la Vertiente 1 y 6, en las estaciones de primavera y otoño.	28
Tabla 8. Índice de Importancia Numérica (IIN) para el total de individuos de la Vertiente 1 durante ambas estaciones, dependiendo del sexo.....	32
Tabla 9. Índice de Importancia Numérica (IIN) para el total de individuos de la Vertiente 6 durante ambas estaciones, dependiendo del sexo.....	33
Tabla 10. Amplitud de nicho trófico de Hurlbert estandarizado (Ba') para ambas vertientes y estaciones.....	35

Tabla 11. Índice de Levins (Bst) para el género <i>Orestias</i> del parque nacional Lauca (Guerrero 2015).....	48
Tabla 12. Índices de Hurlbert estandarizado (Ba') realizado por distintos trabajos para el género <i>Orestias</i> y los obtenidos en el presente trabajo.	49

INDICE DE FIGURAS

Figura 1. A: Salar de Ascotán con sus vertientes y lagunas salinas. B: Vertiente 1. C: Vertiente 6.....	10
Figura 2. Gráfico de los dos discriminantes lineales (LD1 y LD2) para los componentes químicos. Negro: primavera Vertiente 1. Rojo: otoño Vertiente 1. Verde: primavera Vertiente 6. Azul: otoño Vertiente 6.	19
Figura 3. Abundancia porcentual de la fauna acuática perteneciente a la Vertiente 1....	23
Figura 4. Abundancia porcentual de la fauna acuática perteneciente a la Vertiente 6....	23
Figura 5. Parte de los taxa encontrados en la oferta ambiental. A: Hydroptilidae, B: <i>Pisidium sp.</i> , C: <i>Hyallolella sp.</i> , D: <i>Austrelmis sp.</i> , E: Ephydriidae, F: <i>Parastenocaris sp.</i>	24
Figura 6. Cantidad y sexo de individuos colectados en las estaciones de primavera y otoño, para ambas vertientes (Vertiente 1 y Vertiente 6).....	25
Figura 7. Boxplot de la longitud estándar (LE) de los individuos por vertiente (Vertiente 1 y Vertiente 6) y estación (Primavera:14 y Otoño:15).	26
Figura 8. Taxa mas abundante encontrado en el contenido estomacal de los individuos de <i>O. ascotanensis</i> pertenecientes a la Vertiente 1 y Vertiente 6 por estación de muestreo.	29
Figura 9. Composición porcentual de presas en contenido estomacal de los individuos <i>O. ascotanensis</i> de la Vertiente 1 en las estaciones de primavera y otoño, dependiendo del sexo.....	30

Figura 10. Composición porcentual de presas en contenido estomacal de los individuos <i>O. ascotanensis</i> de la Vertiente 6 en las estaciones de primavera y otoño, dependiendo del sexo.....	31
Figura 11. Taxa más importante en la dieta de <i>O. ascotanensis</i> perteneciente a la Vertiente 1. A: <i>Diacyclops sp.</i> , B: Harpacticoida, C: Ostracoda.	32
Figura 12. Taxa más importante en la dieta de <i>O. ascotanensis</i> perteneciente a la Vertiente 6. A: <i>Biomphalaria crequii.</i> , B: Chironomidae pupa (1: <i>Polypedilum sp.</i> , 2: <i>Cricotopus sp.</i>), C: <i>Heleobia ascotanensis.</i>	34
Figura 13. Selectividad ϵ de Chesson para la Vertiente 1 de <i>O. ascotanensis</i> en las estaciones de primavera y otoño.	36
Figura 14. Selectividad ϵ de Chesson para la Vertiente 6 de <i>O. ascotanensis</i> en las estaciones de primavera y otoño.	37

LISTADO DE ABREVIATURAS

PT.	Fósforo total.
NT.	Nitrógeno total.
CE.	Conductividad eléctrica.
pH.	Medida de acidez o alcalinidad de una disolución.
Si.	Silicio.
DT.	Dureza total.
AT.	Alcalinidad total
Na.	Sodio
K.	Potasio
Mg.	Magnesio
Ca.	Calcio
SO ₄ ⁻²	Sulfato
Cl ⁻	Ión cloruro

RESUMEN

Los sistemas altioplánicos presentan un alto grado de endemismo como consecuencia de rápidos procesos de especiación ocasionados por el aislamiento geográfico y las características climáticas extremas. El objetivo del presente estudio fue analizar el nicho trófico del pez *Orestias ascotanensis* Parenti de las Vertientes 1 y 6 del Salar de Ascotán en las estaciones de primavera y otoño. Ambas vertientes son física y químicamente diferentes entre si y los componentes que determinan esta diferencia son la conductividad y el magnesio. Por otro lado, la abundancia, riqueza y diversidad de la oferta ambiental fue mayor en la Vertiente 6. La riqueza y diversidad en la Vertiente 1 fue mayor en otoño, mientras que en la Vertiente 6 ambos fueron mayores en primavera. En cada vertiente se colectó 26 especímenes para analizar su contenido estomacal. Los individuos de la Vertiente 1 fueron significativamente más pequeños que los individuos de la Vertiente 6. En la Vertiente 1 los ítems más importantes en la dieta fueron *Diacyclops sp.* y *Cricotopus sp.* en primavera, mientras que en otoño fue Ostracoda y *Diacyclops sp.* Para la Vertiente 6 los más importantes en primavera fueron *Cricotopus sp.* y *Biomphalaria crequii* Courty, en otoño fue *Cricotopus sp.* y *Heleobia ascotanensis* Courty. La amplitud de nicho obtenida presenta valores cercanos a cero para ambas vertientes, característico de una conducta especialista. presentando un nicho más estrecho los individuos de la Vertiente 1. Los individuos de la Vertiente 1 presentaron una selectividad positiva para *Diacyclops sp.* en primavera y Ostracoda en otoño, los individuos de la Vertiente 6 seleccionaron positivamente a Ephydriidae en ambas estaciones. La selectividad sólo por algunos ítems de la oferta ambiental,

corroborar conducta especialista de *O. ascotanensis*, consumiendo una fracción determinada dentro del total de los recursos que ofrece cada sistema.

ABSTRACT

Altiplano systems have a high degree of endemism because of rapid speciation processes caused by geographic isolation and extreme climatic characteristics. The objective of the present study was to analyze the trophic niche of the fish *Orestias ascotanensis* Parenti of Springs 1 and 6 of Salar de Ascotán during spring and autumn season. It was found that both Springs are physic and chemically different from each other and the components that determine these changes are conductivity and magnesium. Moreover, the abundance, richness and diversity of the environmental offer was greater in Spring 6. In each Spring, 26 individuals were collected to analyze their stomach content. The individuals of Spring 1 were significantly smaller than the those of Spring 6. On Spring 1 the most important items in the diet were *Diacyclops sp.* and *Cricotopus sp.* on spring season, while in autumn it was Ostracoda and *Diacyclops sp.* For Spring 6 the most important ones in spring season were *Cricotopus sp.* and *Biomphalaria crequii* Courty, in autumn it was *Cricotopus sp.* and *Heleobia ascotanensis* Courty. The amplitude of the niche obtained has values close to zero for both Springs, characteristic of a specialist behavior, with a narrower niche for the individuals of Spring 1. The individuals from Spring 1 showed positive selectivity for *Diacyclops sp.* in spring and Ostracoda in autumn, individuals from Spring 6 showed positive selectivity for Ephydriidae in both seasons. The selectivity for only a few items of the environmental offer corroborates *O. ascotanensis* specialist behavior, consuming a certain fraction of the total resources offered by each system.

I. INTRODUCCION

1.1. Antecedentes generales

A fines del terciario y cuaternario distintos procesos geológicos como actividad volcánica, tectónica entre otros, dieron origen a la meseta llamada Altiplano, que actualmente presenta un clima tropical semiárido a árido (Sandoval 2017). En Chile se extiende desde los 17° a 22° S y está representado por varios sistemas acuáticos importantes como el lago Chungará en el norte y el Salar de Ascotán en el sur (Vila et al. 2011).

El Salar de Ascotán (21°29'54,3'' S; 68°15'24,6'' O) se encuentra a 3720 msnm, en la cadena volcánica de los Andes, región de Antofagasta. Su existencia se debe a la conjunción de dos factores básicos: (1) la presencia de cuencas de drenaje internas y (2) una mayor evaporación potencial respecto de las precipitaciones (Risacher & Fritz 2009). Si bien, la contribución relativa al salar no está cuantificada (Keller & Soto 1998), el principal aporte superficial al salar proviene de vertientes de aguas salobres que surgen en la orilla mientras que el aporte subterráneo es mediante las aguas de napas que se encuentran en todo el alrededor del salar (Risacher et al. 2003). El origen de estas aguas es poco claro, sin embargo, existen estudios que sugieren una recarga hidrológica interna desde Pastos Grandes Caldera en Bolivia (Keller & Soto 1998). El Salar de Ascotán presenta una evaporación potencial de 1630 mm/año y una temperatura media anual de 5,8°C (Risacher et al. 2003). Las precipitaciones son escasas, aproximadamente 100 mm al año y ocurren principalmente durante el periodo

estival (Diciembre-Marzo), en lo que se conoce como “Invierno Altiplánico”, posterior a este evento existen cambios en las características físicas y químicas del agua, las cuales influyen en la diversidad fitoplanctónica y zooplanctónica (Yan et al. 2012, Lagomarsino 2016).

En los sistemas dulceacuícolas, uno de los grupos más representativos son los macroinvertebrados bentónicos (Valdovinos 2008), los que consisten principalmente en estados inmaduros de insectos, ácaros, moluscos, crustáceos y anélidos, entre otros. Su distribución espacial ha sido relacionada con diversas variables que estructuran la comunidad a lo largo de los ríos, ya sean factores físicos, químicos o biológicos, como velocidad de la corriente, tipo y tamaño del sustrato, tamaño del río, niveles de descarga hidráulica, conductividad del agua, oxígeno disuelto e interacción con otras especies (Molina et al. 2008, Fierro et al. 2012), factores que finalmente determinarán una gran diversidad de hábitats.

Los sistemas acuáticos altiplánicos presentan un alto grado de endemismo (Martinez et al. 1999), lo cual se piensa que es consecuencia de un rápido proceso de especiación ocasionado por el aislamiento geográfico y las características climáticas particulares de la zona tales como alta irradiación solar, bajas concentraciones de oxígeno disuelto, alta salinidad, variaciones de temperatura, entre otros. Por otro lado, la capacidad de recarga del salar ha sido afectada históricamente por la extracción de agua, acelerando la formación de los salares y disminuyendo las aguas dulces (Vila et al. 2011). Es por esto, que es imperante conocer las interacciones y procesos que acontecen en estos cuerpos de agua para conocer aquellos factores claves que sostienen la biodiversidad existente.

1.2. Género *Orestias*

El género *Orestias* presenta una gran diversidad ecológica y fenotípica dentro de la amplia gama de hábitats en los Andes (Dejoux & Iltis 1991). Se extiende desde el lago Lacsha en el norte del Perú hasta el Salar de Ascotán en el norte de Chile (Guerrero et al. 2015). Este género está compuesto por 47 especies, las cuales habitan áreas de humedales, ríos y esteros de flujo variable, lagunas con aguas salobres (como los salares de la parte sur altiplánica) y lagos profundos tales como los lagos Titicaca en Perú y Bolivia y Chungará en Chile (Martínez et al. 1999). De acuerdo con Parenti (1984) el género *Orestias* se originó hace 5 millones de años mediante eventos de especiación simpátrica (lago Titicaca) y alopátrica (Altiplano Chileno), la cual habría sido impulsada por la inestabilidad del hábitat y condiciones heterogéneas (Northcote 2000), dando origen a algunas especies del género *Orestias* que se caracterizan por presentar una distribución restringida a una especie endémica por sistema acuático (Guerrero et al. 2015).

Actualmente existen siete especies y un subgénero descritos en Chile, entre las cuales se encuentra *O. ascotanensis* especie endémica del Salar de Ascotán. Esta especie comparte algunas características anatómicas con otras especies del género tales como dimorfismo sexual y coloración; las hembras son más grandes que los machos y presentan dicromatismo, el cual es mayor durante la reproducción cuando los machos adoptan un color amarillo dorado en sus costados y aletas (Jara et al. 1995). Por otro lado, la cabeza es relativamente larga siendo la característica principal por la que *O. ascotanensis* es fácilmente distinguible de otras especies, ya que alcanza aproximadamente un 35% de la longitud estándar (Parenti 1984). Antecedentes acerca

de su ciclo de vida señalan que, viven tres a cuatro años y maduran al año de vida, las hembras realizan un desove fraccionado que se produce naturalmente durante un tiempo prolongado entre los meses de primavera y verano. Los huevos se caracterizan por presentar filamentos adhesivos largos que se adhieren a las macrófitas, las cuales también, proporcionan protección y alimento (Vila et al. 1999).

O. ascotanensis habita pequeños manantiales de agua dulce aislados que se separaron hace varios miles de años por un proceso histórico de fragmentación extrema del hábitat a pequeña escala geográfica (Morales et al. 2011). Las poblaciones de *O. ascotanensis* están caracterizadas en cuatro grupos de acuerdo a sus características genéticas (Morales et al. 2011). Las vertientes 1 y 11 constituyen cada una un grupo, ya que se encuentran aisladas del resto, además se caracterizó un tercer grupo constituido por las vertientes de la 2 a la 7 que tienen conexión entre ellas, y un cuarto grupo que contiene las vertientes 8, 12, 9 y 10 que también mantiene cierto grado de conexión sobre todo en el período post lluvias (Morales et al. 2011, Vila et al. 2013).

Debido a este rango geográfico restringido extremadamente fragmentado, y fluctuaciones en el tamaño de su hábitat, *O. ascotanensis* se considera en peligro de extinción (Vila et al. 2007). Además, los vacíos de conocimiento existentes respecto a la biología y ecología de la ictiofauna nacional influyen negativamente en su conservación (Habit et al. 2006).

1.3. Nicho trófico

Los estudios sobre los patrones tróficos en peces se han realizado tradicional y ampliamente mediante análisis de contenido estomacal (Bell & Harmelin-Vivien 1983). Cuando se desea estimar la composición del alimento que forma parte de la dieta se hace imperante diferenciar dos conceptos: base trófica y nicho trófico. La base trófica está constituida por todas las presas potenciales que la especie es capaz de consumir y está determinada por los hábitos alimentarios del pez, el tamaño de la boca y las características anatómicas de su aparato digestivo. El nicho trófico, por otro lado, es la variedad de organismos que realmente son consumidos por el depredador y éste depende de la selectividad del pez (Hernández 2009).

La teoría del forrajeo óptimo supone que aquellos individuos que son más eficientes en la alimentación se verán favorecidos por la selección natural (Werner & Mittelbach 1981). Un componente de esta teoría es la elección óptima de dieta y se construye en base a que las presas de un depredador son distintas entre sí, en términos de la energía que le reportan a este y del tiempo que el depredador debe ocupar en la manipulación de cada una de ellas (Stephens & Krebs 1986). Cuando se prueba la elección óptima de dieta se consideran las capacidades de búsqueda y manejo de un animal como dadas, y sólo se examina si presenta la flexibilidad de comportamiento para responder a un entorno cambiante. Werner & Mittelbach (1981) probaron esta teoría en bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*), como único depredador, encontrando que éstos seleccionan presas de mayor aporte energético cuando el alimento abunda y que incluyen en su dieta presas menos redituables cuando el alimento disminuye. Sería esta selectividad, según Liem (1984), la que favorecería la conducta especialista en ambientes donde el alimento

abunda o en ambientes donde la densidad de presas varía poco y favorecería la conducta generalista en ambientes donde el alimento escasea o la densidad de presas fluctúa ampliamente. Esto último se debe a que con bajas abundancias de presas el forrajeador óptimo se comportará de la misma forma que un generalista, conservando los costos de plasticidad (Valdovinos et al. 2010) y aumentando la probabilidad de persistir después de una perturbación que afecte la abundancia de sus presas más redituables, comparado a si forrajeara sobre un único conjunto de recursos de manera fija (Kondoh 2003).

Por otro lado, en simpatria, las especies de peces que coexisten en lagos han demostrado una especialización dietética asociada con la competencia interespecífica que conduce a un nicho trófico reducido y, por lo tanto, generando una amplitud alimentaria restringida (Elmer et al. 2010), como es el caso de las especies de *Orestias* que habitan el lago Titicaca. Por el contrario, para las especies en alopatría se ha observado que la estrategia dietética se extiende a generalista en ausencia de competencia interespecífica (Scharnweber et al. 2011).

Para el género *Orestias* del Altiplano chileno se ha descrito ambas conductas: especialista o tendiente a la estenofagia (Vila & Pinto 1986, Riveros et al. 2012, Sandoval 2017), como también generalista o tendiente a la eurifagia (Guzmán & Sielfeld 2009). Del mismo modo, autores han establecido una amplitud dietaria con valores límites entre un tipo de dieta especialista y generalista (Guerrero et al. 2015). Por lo tanto, estimar el nicho trófico de *O. ascotanensis*, la especie de *Orestias* que se encuentra más al sur, permitiría no sólo conocer su comportamiento dietario, sino que también su hábitat y algunas interacciones ecológicas que acontecen en estos sistemas acuáticos.

1.4. Hipótesis.

Debido a las características climáticas de los sistemas acuáticos altiplánicos que provocan cambios estacionales en la física y química del agua, en conjunto con la disminución acelerada de las aguas dulces por efecto natural y antrópico, se espera que con baja diversidad y alta fluctuación estacional de presas potenciales en las vertientes en estudio, además de la ausencia de competencia interespecífica, las poblaciones de *O. ascotanensis* tendrán un comportamiento dietario del tipo generalista, consumiendo presas al azar en base a su proporción en el medio, en las vertientes en estudio.

1.5. Objetivo general.

Comparar el nicho trófico de poblaciones de *O. ascotanensis* en dos vertientes (1 y 6) del salar de Ascotán, durante periodos de pre y post lluvia (primavera y otoño, respectivamente).

1.6. Objetivos específicos.

1. Cuantificar las variables físicas y químicas de las Vertientes 1 y 6 del salar de Ascotán. Durante periodos de pre y post lluvia (primavera y otoño respectivamente)
2. Determinar la oferta ambiental analizando la composición sistemática de la biodiversidad acuática durante periodos de pre y post lluvia (primavera y otoño respectivamente).
3. Determinar la composición sistemática del contenido estomacal y su aporte en la dieta de *O. ascotanensis* pertenecientes a la Vertiente 1 y 6 del salar de Ascotán.
4. Establecer si hay preferencias dietarias de *O. ascotanensis* en relación a la oferta ambiental en periodos de pre y post lluvia.
5. Analizar la selectividad de *O. ascotanensis* en ambas vertientes.

II. MATERIALES Y METODOS

2.1. Área de estudio.

El muestreo se llevó a cabo en la Vertiente 1 y 6 del Salar de Ascotán (21°29'54,3'' S; 68°15'24,6'' O), región de Antofagasta. El salar se encuentra a 3720 msnm, tiene una superficie de 243 km² y se ubica en una gran cuenca orientada de norte a sur. La cuenca presenta un complejo sistema de lagunas superficiales que están extendidas de este a oeste y ocupan un área de 18 km². Las vertientes de más flujo, que son también las más numerosas, se encuentran a lo largo de la orilla oriental.

El Salar de Ascotán se divide en dos partes; el sector oriental y el occidental. El sector oriental se caracteriza por aguas de aporte salobres de tipo Na-(Ca) / Cl y de vía evolutiva neutra cálcica en completa discrepancia con la litología de la cuenca. Su origen es desconocido y las numerosas vertientes de este sector tienen un caudal muy elevado de 730 l/s y alimentan un complejo sistema lagunar produciendo salmueras de tipo Na-(Ca) / Cl, es en este sector donde se encuentran las vertientes del presente estudio. Por otro lado, el sector occidental se caracteriza por aguas de aporte con salinidad y composición variada, y de contenido porcentual en SO₄ más elevado que el de las aguas del sector oriental. Todas siguen la vía sulfatada, en concordancia con la litología de la cuenca. El caudal entrante por este sector es inferior al del sector oriental y sólo alimenta unas pequeñas lagunas adyacentes a la orilla y también la napa subterránea del oeste del salar.

Las vertientes (Figura 1) están rodeadas por vegetación de macrófitas característica del altiplano y aunque sus aguas presentan un alto grado de salinidad, son aprovechadas por

poblaciones de camélidos, como las llamas y vicuñas; también estos sistemas albergan aves como colegiales, dormilonas, cuervos de la puna, gaviotas andinas, entre otros. En las vertientes mismas, habita *O. ascotanensis* como único pez junto con dípteros, odonatos, coleópteros y zooplancton que conforman una biodiversidad peculiar adaptada a condiciones ambientales extremas

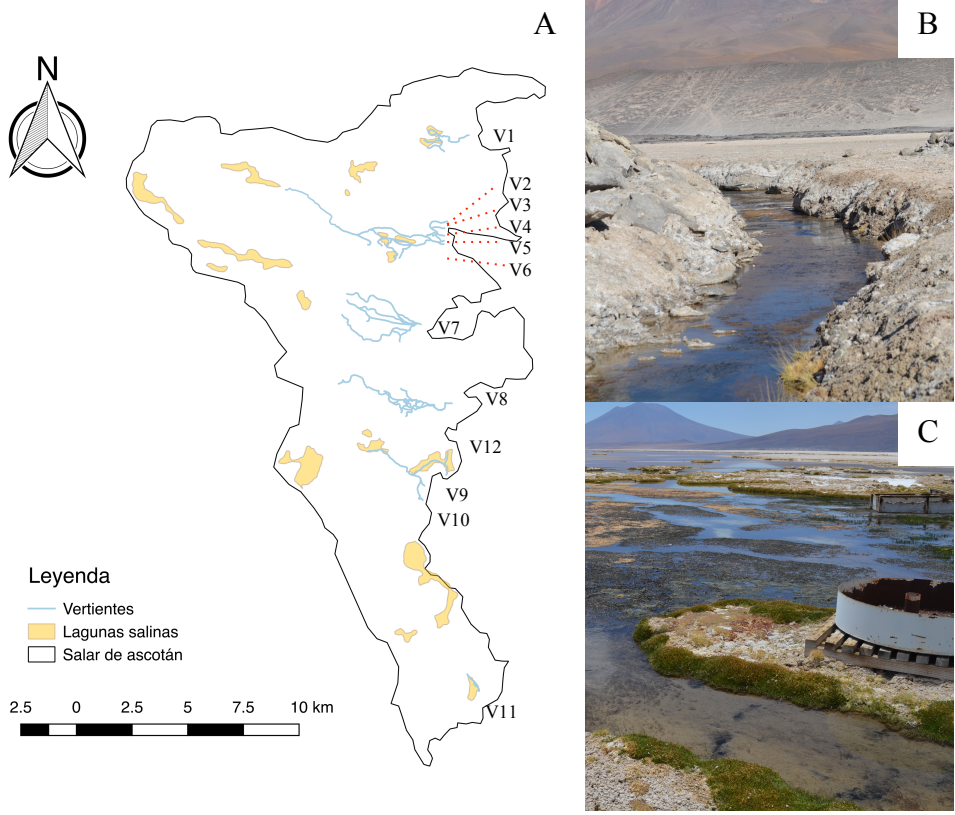


Figura 1. A: Salar de Ascotán con sus vertientes y lagunas salinas. B: Vertiente 1. C: Vertiente 6.

2.2. Obtención y análisis de muestras.

La obtención de muestras se realizó bajo el convenio de cooperación El Abra con Universidad de Chile. Se realizaron dos estaciones en el área de estudio; en primavera (Noviembre 2014) y otoño (Mayo 2015), periodos de pre y post-lluvia altiplánica respectivamente. Se cuantificó la calidad física y química del agua registrando algunas variables “*in situ*” como el oxígeno disuelto, conductividad y pH con un equipo multiparamétrico *Multi 3430 IDS* ©*WRW* y mediante el análisis de muestras de agua en el laboratorio de Limnología de la Universidad de Chile.

El muestreo de la oferta ambiental se llevó a cabo mediante la extracción de un volumen de 0,008 m³, equivalentes a 8 litros de macrófitas, en ambas estaciones, primavera y otoño. Se realizaron tres réplicas por vertiente y las muestras fueron fijadas en alcohol etílico al 70% para posteriormente ser analizadas en el laboratorio de Limnología de la Universidad de Chile.

En ambas estaciones, la captura de peces se llevó a cabo mediante redes manuales, la autorización de pesca de investigación para este proyecto permitió disponer un máximo de 10 ejemplares por sitio debido a que la especie se encuentra en peligro de extinción. A los ejemplares capturados se les practicó eutanasia vía inmersión con sobredosis de aceite esencial de clavo de olor *Katmandú*®, es decir, a una concentración mayor a 2,25 ul/mL, que es la recomendada para uso anestésico (Macaya 2015) basado en el protocolo realizado por Iversen et al. (2003), posteriormente fueron congelados y trasladados al laboratorio donde fueron medidos y disectados para extraerles el tubo digestivo completo y analizar su contenido.

El análisis del contenido digestivo, así como en las muestras de oferta, se llevaron a cabo mediante la Lupa *Leica* EZ4 HD Instruments Inc., microscopio invertido *Olympus* y distintas claves taxonómicas: Dejoux & Iltis (1991), Domínguez & Fernández (2009), Merrit & Cummins (1996), Tachet et al. (2010), que permitieron examinar y cuantificar hasta el nivel taxonómico más bajo posible.

Con estos datos se analizó la amplitud de nicho trófico de *O. ascotanensis* mediante el índice de Hurlbert (1978) y la existencia de preferencia dietaria mediante selectividad trófica de Manly (Krebs, 1999) ver el detalle de los índices más abajo.

2.3. Análisis de datos.

Para el estudio de los componentes ambientales medidos, así también como para el tamaño de los peces, se aplicaron análisis estadísticos mediante el software R Project v.3.5.1. Se utilizó un análisis multivariante de la varianza (MANOVA) de dos vías desbalanceado y análisis discriminante lineal para establecer si existen diferencias en los componentes ambientales entre vertientes y temporadas (primavera y otoño). Se utilizó un análisis de la varianza (ANOVA) de dos vías desbalanceado para analizar la longitud estándar de los peces entre vertientes y temporadas (primavera y otoño) posterior a este análisis se realizó una prueba de contraste múltiple basado en Tukey, no paramétrico e intervalos de confianza simultáneos para determinar qué grupos son los que difieren entre si. El ANOVA y MANOVA realizados corrigieron el valor de p por medio de permutaciones, sin requerir el cumplimiento de supuestos paramétricos.

Para el análisis de la oferta ambiental se determinó la abundancia relativa de cada presa, la riqueza y la diversidad H' presente mediante el índice de Shannon-Wiener para cada

vertiente. Para comparar los H' obtenidos entre ambas vertientes, se realizó un análisis de permutaciones en Past v.3.2, posteriormente los valores p obtenidos fueron corregidos por Fdr en R Project v.3.5.1.

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

Donde H' es el índice de diversidad de Shannon-Wiener, i es la especie o taxón, p_i es la proporción de i en la muestra y s es la riqueza o número de taxa. Cabe destacar que mientras mayor sea el índice de Shannon-Wiener mayor es la diversidad de especies (Krebs, 1999).

El contenido del tracto digestivo se analizó mediante el índice de importancia numérica (IIN) (Windell 1968) el cual permite estimar el aporte relativo de cada presa en la dieta. Para el cálculo de IIN es necesario conocer la frecuencia de ocurrencia %F y la composición numérica %N. La frecuencia de ocurrencia consiste en el conteo del número de estómagos con presencia de una determinada presa mientras que el método numérico corresponde a la abundancia relativa de cada presa en los tractos digestivos (Hyslop 1980).

$$IIN = \sqrt{\%F \times \%N} \quad (2)$$

Donde %F es la frecuencia de ocurrencia y %N la composición numérica, específicamente:

$$\%F = \frac{N_o}{N_s} \quad (3)$$

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

$$\%N = \frac{N_i}{N_t} \quad (4)$$

Donde N_i es el número de organismo de la categoría i y N_t es el número total de organismos encontrados en todas las categorías.

Para determinar el tipo de dieta de *O. ascotanensis* se calculó el Índice de Hurlbert (1978) que mide la amplitud de nicho trófico a través de la siguiente ecuación:

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

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.

El índice de Hurlbert fue estandarizado en una escala de 0 a 1, donde valores iguales o cercanos a 0 determinarían un comportamiento estenofágico o especialista. Mientras que valores iguales o cercanos a 1 indicarían una conducta eurifágica o 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. Posteriormente, se programó un análisis de permutaciones en el software R Project v.3.5.1 para comparar los valores de B'_a obtenidos.

Finalmente se calculó del índice de selectividad trófica alfa de Manly (Krebs 1999) para establecer la existencia de preferencias dietarias de *O. ascotanensis* entre los diversos ítems presas presentes en el medio.

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

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 y n_j es la proporción del ítem presa i o j en el ambiente y m es el número de ítems presa posibles.

Los valores del índice $> 1/m$ sugieren selectividad sobre un determinado ítem presa, valores iguales a $1/m$ indican la no ocurrencia de selectividad y valores para el índice

inferiores a $1/m$, sugieren no selectividad por un ítem presa (Krebs 1999). Una vez calculado, el índice de Manly se estandarizó por el índice de selectividad de Chesson (Chesson 1983):

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

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. Este índice estandariza los valores de α_i en un rango entre -1 y 1, donde los valores negativos indican un rechazo frente a un determinado ítem presa, valores cercanos a 0 representan ítems consumidos en función de la disponibilidad del medio y valores positivos indicarían una selección sobre esos ítems en particular.

III. RESULTADOS

3.1. Variables ambientales

Los nutrientes y las variables fisicoquímicas se detallan en la Tabla 1, donde cada valor corresponde a la media y desviación estándar de los puntos de muestreo. En cuanto a los nutrientes, los valores de fósforo total (PT) en ambas vertientes son superiores al valor límite establecido por la Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico (OECD 1982) para la clasificación de eutrofización (>100 ug/L), lo mismo ocurre con el nitrógeno total (NT), las concentraciones en ambas vertientes son elevadas,

superando los límites de eutrofización. Sin embargo, ambos nutrientes aumentaron en otoño en la Vertiente 1 y disminuyeron durante la misma estación en la Vertiente 6. Por otro lado, la conductividad de la Vertiente 1 es bastante alta en comparación con la Vertiente 6, en ambas vertientes los iones Na, Ca y Mg se comportan de manera similar (aumentando en otoño) y presentan un ambiente alcalino. Esta variabilidad se sustenta en el resultado del MANOVA (Tabla 2) que indica que existe diferencia significativa de los componentes ambientales entre las vertientes estudiadas ($P=0,001$), entre estaciones ($P=0,001$) y en la interacción vertiente x estación ($P=0,007$). Para determinar qué componentes contribuyen a esta diferencia, se realizó un análisis discriminante lineal (LDA) (Tabla 3). En la Figura 2 se observa que la conductividad, sodio (Na), magnesio (Mg) y la dureza total (DT) son importantes en la diferencia existente entre la Vertiente 1 y 6 (eje LD1). Por otro lado, la conductividad, magnesio (Mg), cloro (Cl^-) y calcio (Ca) son determinantes en la diferencia entre temporadas. Cabe destacar que tanto para vertiente como para temporada los componentes más determinantes son la conductividad y el magnesio (Mg) (Tabla 3).

Tabla 1: Media y desviación estándar de los estadísticos descriptores de los nutrientes y variables físicas y químicas en dos vertientes (Vertiente 1 y Vertiente 6) del Salar de Ascotán.

	Vertiente 1		Vertiente 6	
	Primavera	Otoño	Primavera	Otoño
PT (mg/L)	0,3±0,20	0,3±0,05	0,3±0,02	0,2±0,05
NT (mg/L)	0,3±0,22	0,4±0,08	0,5±0,21	0,5±0,29
CE (mS/cm)	13,2±0,55	13,6±0,88	4,1±0,02	4,1±0,17
pH	8,5±0,13	8,2±0,32	9,1±0,14	8,2±0,23
Si (mg/L)	279,6±3,10	303,3±27,25	215,5±1,94	282,6±21,88
DT (mg/L)	1725±5,77	1819,6±137	500	513,4±29,2
AT (mg/L)	32,0±1,76	4,22±0,47	53,8±1,63	9,5±3,97
Na (mg/L)	1844,5±28,7	2067,9±83,4	507,8±55,82	1015,9±56,6
K (mg/L)	129,3±0,61	20,9±10,99	59,8±6,36	3,2±0,20
Mg (mg/L)	58,5±2,71	99,3±5,71	42,2±0,69	84,3±3,61
Ca (mg/L)	433,1±11,8	870,9±105,4	95,9±6,12	211,7±7,10
SO ₄ ⁻² (mg/L)	77,1±6,27	135,6±44,93	52,2±6,53	66,9±6,64
Cl ⁻ (mg/L)	4299,9	3251,4±402,5	1299,9	983,9±73,03

Tabla 2: Análisis múltiple de varianza de los nutrientes y variables fisicoquímicas obtenidas en las estaciones primavera y otoño de la Vertiente 1 y 6 del Salar de Ascotán.

	Df	MeanSq	F-stat	Pr(>F)
Entre las vertientes	1	81,566	34,361	0,001
Entre estaciones	1	126,850	53,438	0,001
Interacción vertiente x estación	1	11,621	4,895	0,007

Tabla 3: Coeficiente de los tres discriminantes lineales estimados con los componentes físicos y químicos analizados previamente por MANOVA.

Componentes Ambientales	LD1	LD2	LD3
PT	0,8255146	-1,147154	-0,06569848
NT	1,9601247	1,990329	-1,21194953
Conductividad	-13,4849898	57,99047	-25,35446071
pH	3,5441117	-1,293811	1,94895767
Si	0,2265793	-1,380586	-1,18016309
DT	10,1512375	-3,589622	12,37616869
AT	7,7084669	5,393943	1,13858092
Na	-13,9322293	-7,281134	0,60619919
K	-4,867927	1,08539	5,86678443
Mg	-13,2655148	-19,53038	14,91397444
Ca	-8,9531687	-12,316193	-6,68817345
SO ₄ ⁻²	7,3435114	2,957701	-1,10136196
Cl ⁻	-7,524176	-14,360419	12,26448835

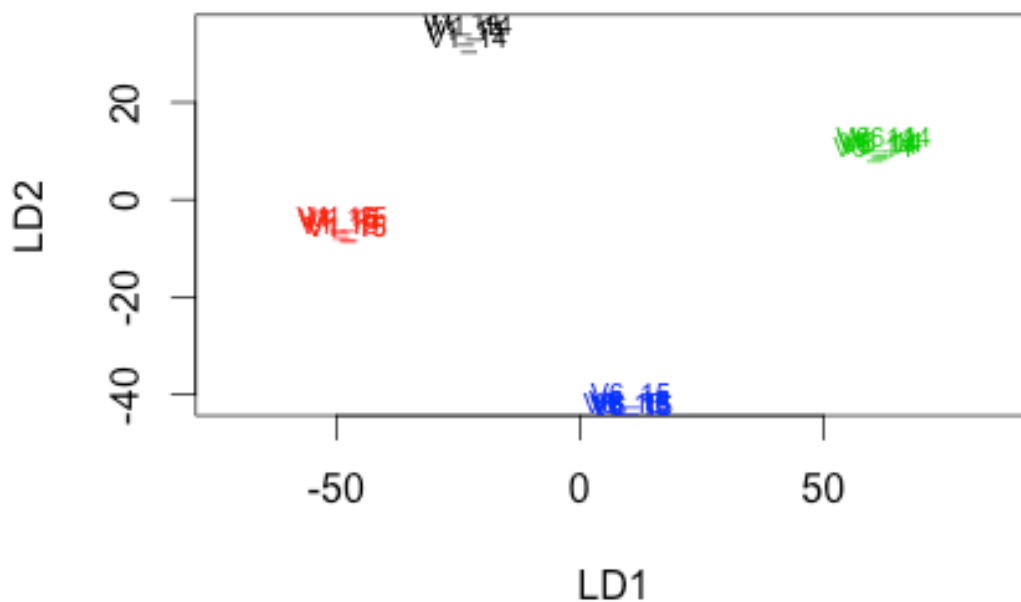


Figura 2. Gráfico de los dos discriminantes lineales (LD1 y LD2) para los componentes químicos. Negro: primavera Vertiente 1. Rojo: otoño Vertiente 1. Verde: primavera Vertiente 6. Azul: otoño Vertiente 6.

3.2. Oferta ambiental

Se encontró un total de 31 taxa como oferta alimentaria en las muestras de ambas vertientes y estaciones (Tabla 4). De estos, n=20 (64,52%) fueron encontrados en la Vertiente 1 y n=29 (93,55%) en la Vertiente 6. La abundancia fue mayor en primavera en la Vertiente 6, que también tuvo la mayor riqueza y diversidad registrada (Tabla 5). Al comparar la diversidad H' se encontró que ésta no varía entre primavera y otoño en la Vertiente 1 ($P=0,491$), pero sí entre primavera y otoño de la Vertiente 6 ($P=0,0001$), también se encontró una diferencia significativa ($P=0,0001$) entre vertientes.

En la Vertiente 1 la especie más abundante durante ambas estaciones fue el rotífero *aff. Philodina* (primavera: 46%, otoño: 63%), seguido por Harpacticoida indeterminado (primavera: 25%, otoño: 10%) (Figura 3). En la Vertiente 6 los grupos con más abundancia en el período de primavera fue Ostracoda indeterminado (17%) seguido por *Hydrozetes sp.* (13%) y *Cricotopus sp.* (9%). Por otra parte, en otoño la especie dominante fue *Hyalella sp.* (23%), seguido por el rotífero *aff. Philodina* (16%), luego por *Austrelmis sp.* (12%) y *Biomphalaria crequii* Courty (11%) (Figura 4). Para ambas vertientes, el ítem “Otros” contiene los taxa menos abundantes; el 2% (9 taxa) y el 3% (8 taxa) de la abundancia total, para primavera y otoño de la Vertiente 1, respectivamente (Figura 3); el 2% (13 taxa) y 3% (11 taxa) de la abundancia total correspondiente a primavera y otoño de la Vertiente 6, respectivamente (Figura 4). En la Figura 5 se muestran algunos de los taxa encontrados en la oferta ambiental.

Tabla 4: Clasificación taxonómica de los taxa encontrados en las muestras de oferta ambiental.

Clase	Orden	Familia	Género/esp.
Bivalvia	Veneroidea	Sphaeriidae	<i>Pisidium sp.</i>
Gastropoda	Basommatophora	Planorbidae	<i>Biomphalaria Crequii</i>
	Littorinimorpha	Cochliopidae	<i>Heleobia ascotanensis</i>
Arachnida	Sarcoptiformes	Hidrozetidae	<i>Hydrozetes sp.</i>
	Prostigmata	Arrenuridae	<i>Arrenurus sp.</i>
	Trombidiformes	Hydryphantidae	<i>Euwandesia sp.</i>
		-	-
-	-	-	-
Crustacea	Amphipoda	Hyaellidae	<i>Hyaella sp.</i>
Branchiopoda	Diplostraca	Chydoridae	<i>Alonella sp.</i>
			<i>Alona sp.</i>
Maxillopoda	Cyclopoida	Cyclopidae	<i>Diacyclops sp.</i>
	Harpacticoida	-	-
		Parastenocarididae	<i>Parastenocaris sp.</i>
Ostracoda	-	-	-
Turbelaria	Tricladida	Dugesidae	-
Clitellata	Rhynchobdellida	Glossiphoniidae	<i>Haementeria sp.</i>
			<i>Helobdella sp.</i>
	Haplotaxida	Naididae	<i>Nais sp.</i>
Rotifera	Bdelloidea	Philodinidae	<i>aff. Philodina</i>
Insecta	Coleoptera	Elmidae	<i>Austrelmis sp.</i>
		Diptera	Chironomidae
			<i>Polypedilum sp.</i>
			-
	Ceratopogonidae		-
	Ephydriidae		-
	Aphididae	-	
	Odonata	Coenagrionidae	<i>Protallagma sp.</i>
		Aeschnidae	<i>Aeschna sp.</i>
Tricoptera	Hydroptilidae	-	
Adenophorea	-	-	-

Tabla 5: Abundancia promedio, Riqueza y Diversidad presente en la oferta ambiental.

Taxón	Vertiente 1 (ind/L)		Vertiente 6 (ind/L)	
	Primavera	Otoño	Primavera	Otoño
<i>aff Philodina</i>	73,4	105,3	12,4	29,2
<i>Diacyclops sp.</i>	0,3	1,7	3,5	8,3
Harpacticoida	39,1	17,3	10,7	0,7
<i>Parastenocaris sp.</i>	-	2,8	-	-
<i>Alonella sp.</i>	-	-	<0,1	0,6
<i>Alona sp.</i>	-	-	0,1	3,0
Ostracoda	0,4	1,2	43,2	17,6
<i>Hyaella sp.</i>	0,4	5,0	21,5	42,6
Ephydriidae	0,3	-	<0,1	-
<i>Cricotopus sp.</i>	20,2	4,0	23,3	7,8
<i>Polypedilum sp.</i>	0,7	0,8	20,2	1,0
Chironomidae	-	-	<0,1	-
Ceratopogonidae	0,1	0,1	-	-
<i>Austrelmis sp.</i>	-	5,9	19,4	23,0
Hydroptilidae	-	<0,1	5,7	2,0
<i>Protallagma sp.</i>	-	0,1	0,6	0,8
<i>Aeschna sp.</i>	0,1	-	0,1	0,1
Aphididae	-	-	9,1	0,1
<i>Hydrozetes sp.</i>	20,8	12,5	33,2	14,2
<i>Arrenurus sp.</i>	-	-	0,6	0,2
<i>Euwandesia sp.</i>	-	-	0,1	-
Trombidiformes	-	-	0,2	0,8
Acari	-	-	0,8	0,2
<i>Biomphalaria crequii</i>	-	1,0	6,9	19,8
<i>Heleobia ascotanensis</i>	-	0,6	7,9	4,8
<i>Pisidium sp.</i>	-	-	1,5	-
<i>Haementeria sp.</i>	-	-	0,6	-
<i>Helobdella sp.</i>	-	-	0,1	-
Dugesidae	0,3	1,3	6,2	10,2
<i>Nais sp.</i>	0,1	2,5	9,5	0,2
Adenophorea	1,6	4,0	16,7	0,5
Abundancia Total	157,7	166,3	254,2	187,5
Riqueza	14,0	18,0	29,0	23,0
Diversidad (bits/ind)	1,4	1,5	2,6	2,3

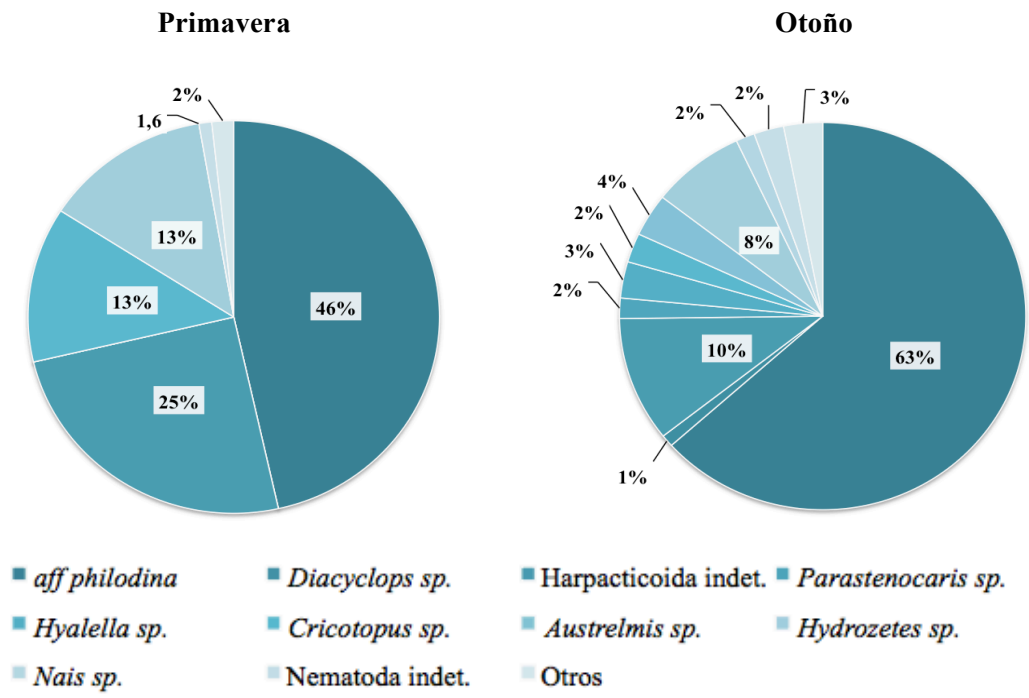


Figura 3. Abundancia porcentual de la fauna acuática perteneciente a la Vertiente 1.

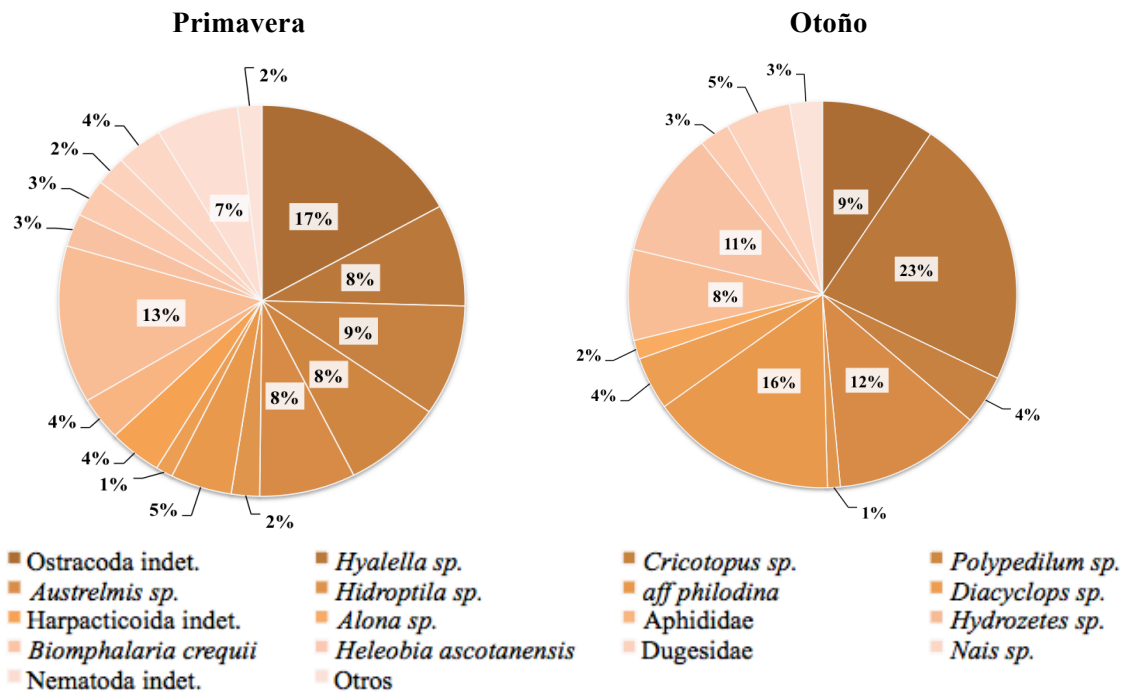


Figura 4. Abundancia porcentual de la fauna acuática perteneciente a la Vertiente 6.



Figura 5. Parte de los taxa encontrados en la oferta ambiental. A: Hydroptilidae, B: *Pisidium sp.*, C: *Hyallela sp.*, D: *Austrelmis sp.*, E: Ephyridiae, F: *Parastenocaris sp.*

3.3. Individuos capturados.

En total, se examinaron 52 individuos de *Orestias ascotanensis* en ambas vertientes y compañías, 26 fueron colectados tanto para la Vertiente 1 como para la Vertiente 6. Los individuos colectados por vertiente y estación se encuentran detallados en la Figura 6.

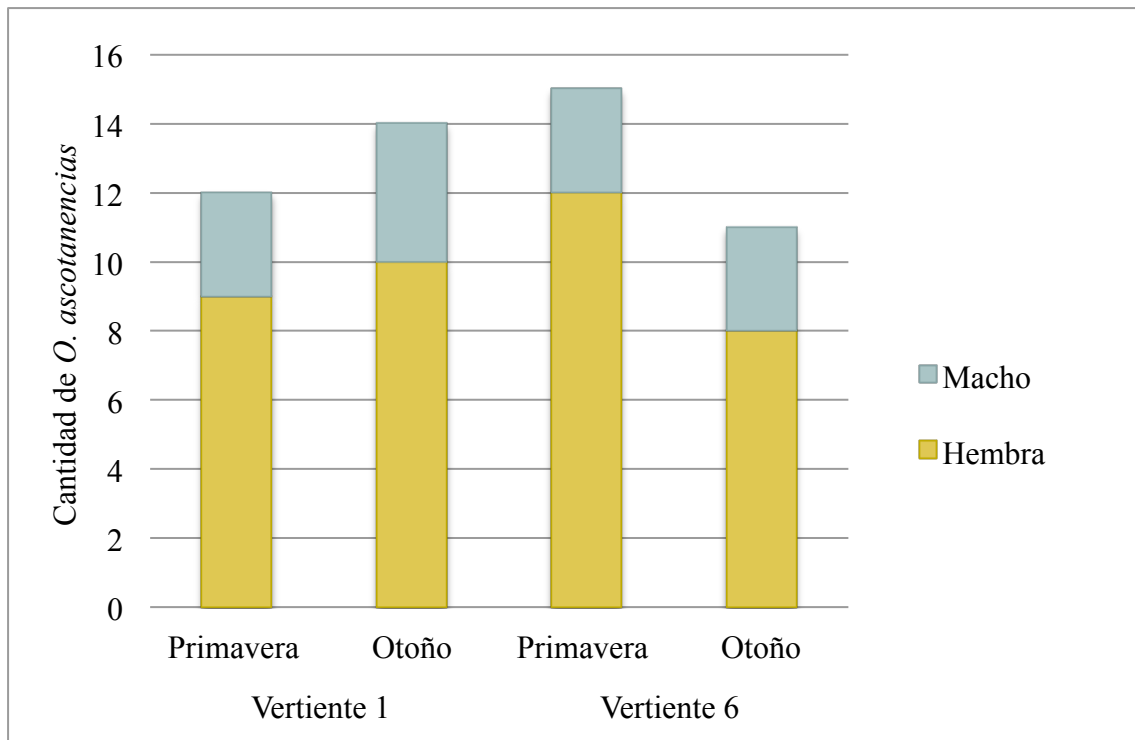


Figura 6. Cantidad y sexo de individuos colectados en las estaciones de primavera y otoño, para ambas vertientes (Vertiente 1 y Vertiente 6).

El análisis de la longitud mostró que existe diferencia significativa ($P=0,001$) en la longitud estándar (LE) de los peces entre vertientes, estaciones y la interacción vertiente y estación (Tabla 6). Los individuos de la Vertiente 1 primavera son significativamente de menor tamaño que los de otoño ($P<0,0001$) de la misma vertiente y que los de la Vertiente 6 de ambas estaciones ($P<0,0001$) (Figura 7). La longitud de los individuos de la Vertiente 6 de la estación primavera no varió significativamente respecto a los de otoño ($P=0,95$).

Tabla 6: Análisis de varianza de la Longitud estándar (LE) de los peces capturados en las estaciones primavera y otoño de la Vertiente 1 y 6 del Salar de Ascotán.

	Df	Varianza	F	Pr (>F)
Entre vertientes	1	6,0405	53,4377	0,0009
Entre estaciones	1	3,8841	34,3610	0,001
Interacción vertiente x estación	1	0,5534	4,8954	0,019

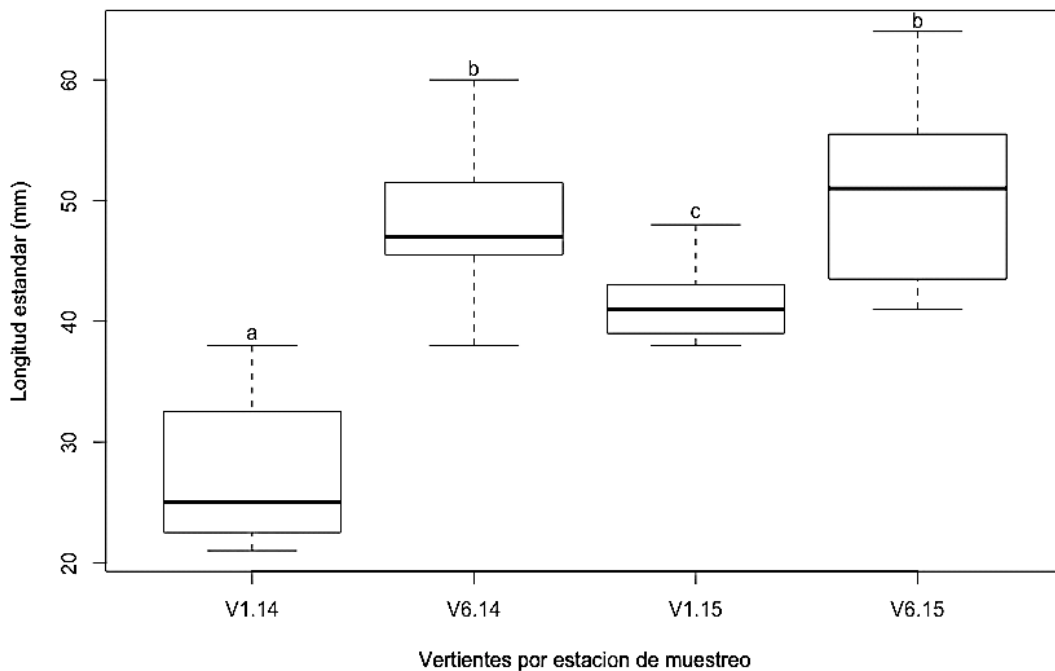


Figura 7. Boxplot de la longitud estándar (LE) de los individuos por vertiente (Vertiente 1 y Vertiente 6) y estación (Primavera:14 y Otoño:15).

3.4. Dieta de *O. ascotanensis*

Para el análisis de la dieta, fueron considerados sólo aquellos individuos cuyo contenido estomacal presentaban presas sin digerir. Quedando fuera del análisis un 13,5% (n=3 en

otoño de la vertiente 1; n=4 en primavera de la Vertiente 6) de los ejemplares capturados.

3.4.1. Contenido estomacal

Se encontró un total de 17 taxa en el análisis del contenido estomacal de *O. ascotanensis* en ambas estaciones y vertientes (Tabla 7). Los grupos más representados en el contenido estomacal se pueden observar en la Figura 8.

Tabla 7: Abundancia y Riqueza de especies en el contenido estomacal de *O. ascotanensis* en la Vertiente 1 y 6, en las estaciones de primavera y otoño.

	Vertiente 1				Vertiente 6			
	Primavera	%	Otoño	%	Primavera	%	Otoño	%
CRUSTACEA								
Maxillopoda								
<i>Diacyclops sp.</i>	253	53,04	68	39,5	-	-	-	-
Harpacticoida indet.	43	9,01	18	10,5	-	-	-	-
Ostracoda								
Ostracoda indet.	78	16,35	82	47,7	17	6,4	9	5,1
Amphipoda								
<i>Hyalella sp.</i>	-	-	-	-	35	13,1	16	9,1
INSECTA								
Diptera								
Ephydriidae	6	1,26	1	0,6	14	5,2	7	4
<i>Cricotopus sp</i>	86	18,03	3	1,7	84	31,5	67	38,3
<i>Polypedilum sp</i>	8	1,68	-	-	31	11,6	1	0,6
Ceratopogonidae indet.	2	0,42	5	2,9	-	-	-	-
Coleoptera								
<i>Austrelmis sp.</i>	1	0,21	-	-	5	1,9	1	0,6
Trichoptera								
Hydroptilidae	-	-	-	-	2	0,7	-	-
Odonata								
<i>Protallagma sp.</i>	-	-	1	0,6	1	0,4	2	1,1
Hemiptera								
<i>Ectemnostega sp.</i>	-	-	-	-	1	0,4	-	-
ARACHNIDA								
Acari								
<i>Hydrozetes sp.</i>	-	-	1	0,6	6	2,2	9	5,1
MOLLUSCA								
Gastropoda								
<i>Biomphalaria crequii</i>	-	-	-	-	54	20,2	6	3,4
<i>Heleobia ascotanensis</i>	-	-	-	-	16	6	56	32
Bivalvia								
<i>Pisidium sp.</i>	-	-	-	-	-	-	1	0,6
TURBELLARIA								
Dugesidae	-	-	-	-	1	0,4	-	-
Abundancia Total	477	100	179	100	267	100	175	100
Riqueza	8		8		13		11	

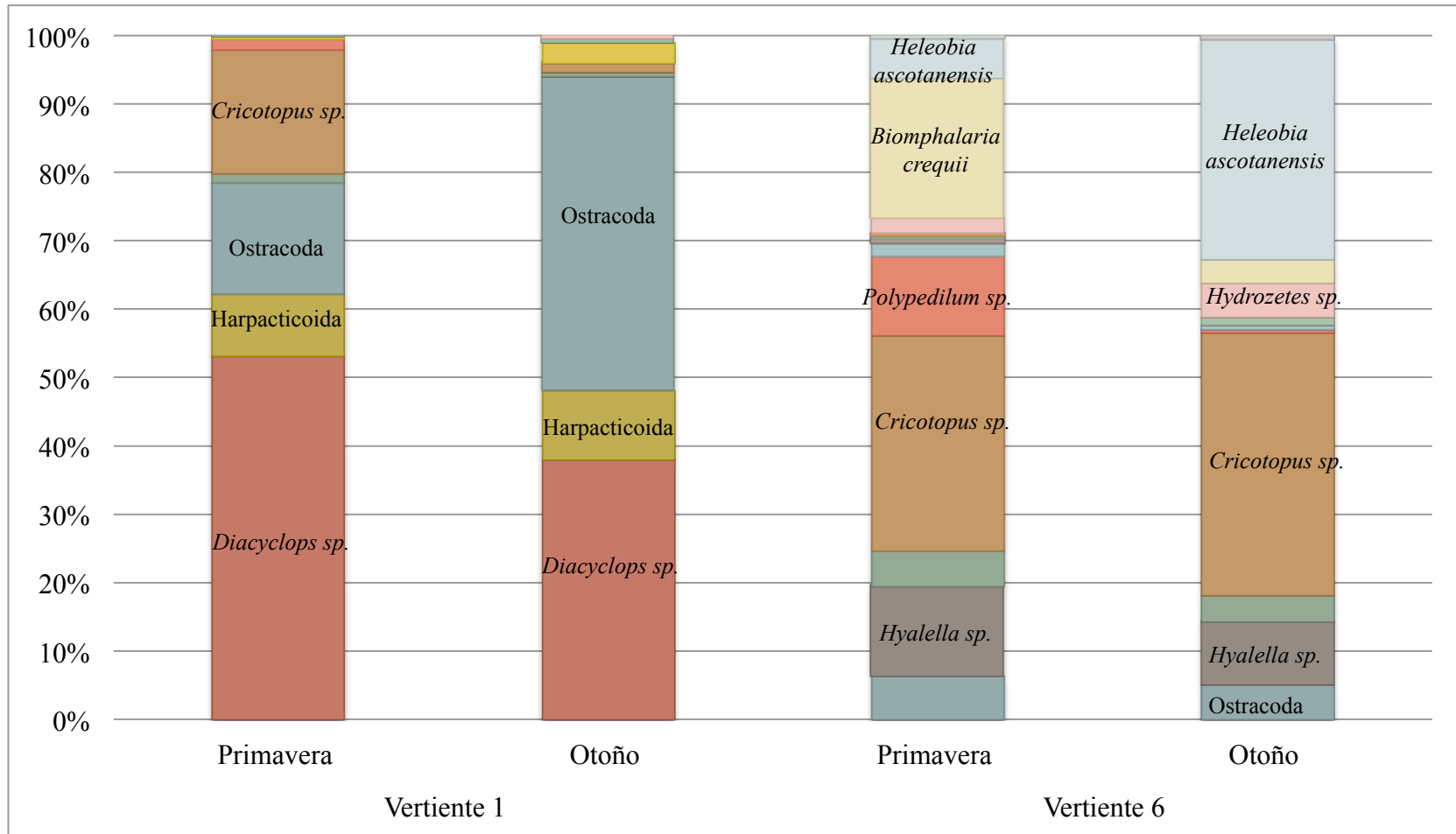


Figura 8. Taxa más abundante encontrado en el contenido estomacal de los individuos de *O. ascotanensis* pertenecientes a la Vertiente 1 y Vertiente 6 por estación de muestreo.

3.4.1.1 Análisis de contenido estomacal por sexo.

En la Figura 9 se observa la abundancia de los contenidos estomacales de hembras y machos para la Vertiente 1, en primavera el ítem más abundante en los estómagos de las hembras correspondió a *Diacyclops sp.* (56,67%) seguido por Ostracoda indeterminado (18,57%). Por otro lado, el ítem más abundante en machos correspondió a *Cricotopus sp.* (40,35%), seguido por Harpacticoida indeterminado (28,07%). Durante la estación de otoño, el ítem más consumido por las hembras fue Ostracoda indeterminado (52,0%) seguido por *Diacyclops sp.* (33,33%), los machos presentaron mayor abundancia de los taxa *Diacyclops sp.* (62%), seguido por Harpacticoida indeterminado (24,14%).

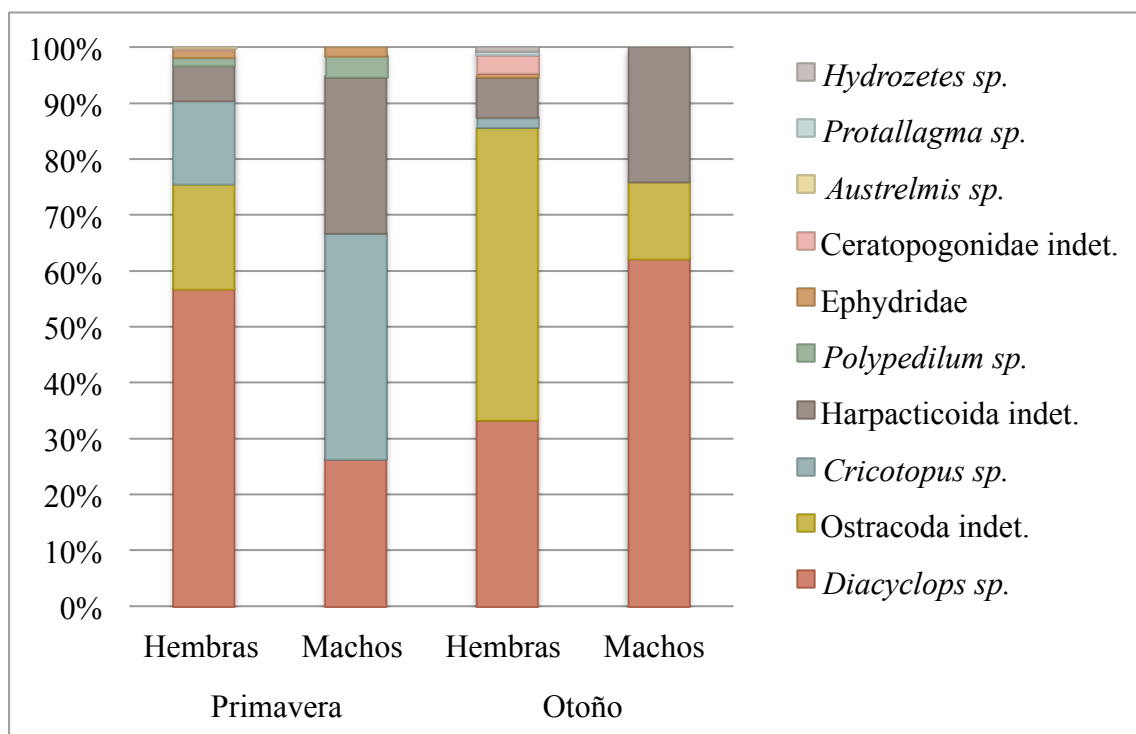


Figura 9. Composición porcentual de presas en contenido estomacal de los individuos *O. ascotanensis* de la Vertiente 1 en las estaciones de primavera y otoño, dependiendo del sexo.

Para el caso de la Vertiente 6, en primavera el ítem más abundante en los estómagos de las hembras correspondió a *Cricotopus sp.* (38,53%), seguido por *B. crequii* (20,64%). Los machos por su parte, consumieron más el ítem Ephidridae (22,45%) y también, *B. crequii* (18,37%). En otoño, las hembras consumieron *Cricotopus sp.* (39,09%) y *H. ascotanensis* (19,09%). Los machos, por otra parte, consumieron los mismos ítems, pero inversamente, es decir; consumieron mayoritariamente *H. ascotanensis* (53,85%) seguido por *Cricotopus sp.* (36,92%) (Figura 10). Es importante señalar que, hay ítems presa que se encontraron en el contenido estomacal de peces de la vertiente 6, pero que no se hallaron en la oferta ambiental, como el caso de larvas de *Ectemnostega sp.*

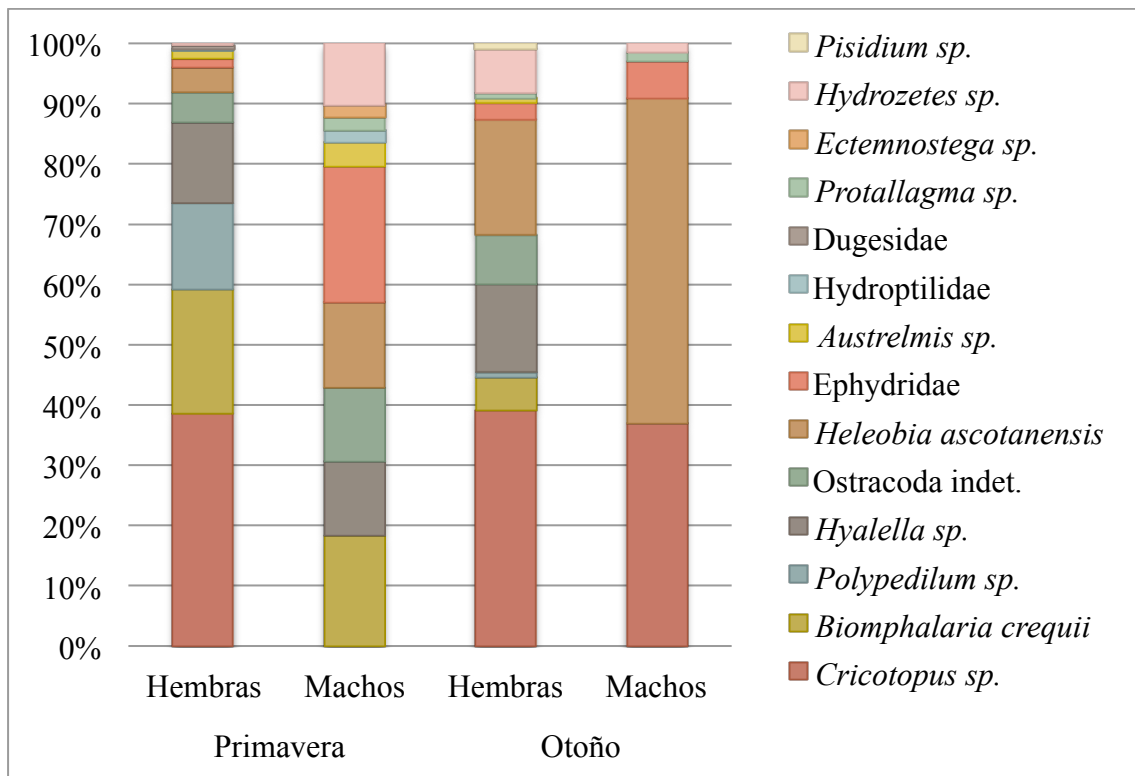


Figura 10. Composición porcentual de presas en contenido estomacal de los individuos de *O. ascotanensis* de la Vertiente 6 en las estaciones de primavera y otoño, dependiendo del sexo.

3.4.1.2 Índice de Importancia Numérica

Los resultados del Índice de Importancia Numérica (IIN) (Tabla 8), indican que el ítem más importante en la dieta para los individuos de la Vertiente 1, fue *Diacyclops sp.* (Figura 11), seguido por *Cricotopus sp.*, para el periodo de primavera. Mientras que en otoño, el ítem más importante fue Ostracoda indeterminado y *Diacyclops sp.*

Tabla 8: Índice de Importancia Numérica (IIN) para el total de individuos de *O. ascotanensis* en la Vertiente 1 durante ambas estaciones, dependiendo del sexo

Taxón V1	Primavera			Otoño		
	Hembras	Machos	Total	Hembras	Machos	Total
<i>Diacyclops sp.</i>	66,4	41,9	63,1	43,6	68,2	49,2
Harpacticoida	20,7	30,6	22,9	22,9	42,5	27,0
Ostracoda	38,0	-	30,9	60,9	26,3	54,0
Ephydriidae	6,3	7,6	6,48	3,1	-	2,3
<i>Cricotopus sp.</i>	36,5	36,7	36,8	7,6	-	5,5
<i>Polypedilum sp.</i>	6,9	15,3	8,4	-	-	-
Ceratopogonidae	2,3	-	1,9	9,8	-	7,1
<i>Austrelmis sp.</i>	1,6	-	1,3	-	-	-
<i>Protallagma sp.</i>	-	-	-	3,1	-	2,3
<i>Hydrozetes sp.</i>	-	-	-	3,1	-	2,3



Figura 11. Taxa más importante en la dieta de *O. ascotanensis* perteneciente a la Vertiente 1. A: *Diacyclops sp.*, B: Harpacticoida, C: Ostracoda.

Por otro lado, los resultados obtenidos del IIN para los individuos de la Vertiente 6 (Tabla 9), indican que el ítem más importante en primavera fue el Chironomido *Cricotopus sp.*, seguido por *B. crequii* (Figura 12). En otoño, el ítem más importante nuevamente fue *Cricotopus sp.*, seguido por *H. ascotanensis*.

Tabla 9: Índice de Importancia Numérica (IIN) para el total de individuos de la Vertiente 6 durante ambas estaciones, dependiendo del sexo.

Taxón V6	Primavera			Otoño		
	Hembras	Machos	Total	Hembras	Machos	Total
<i>Diacyclops sp.</i>	-	-	-	-	-	-
Harpacticoida indet.	-	-	-	-	-	-
Ostracoda indet.	13,8	35,0	18,6	17,5	-	11,8
<i>Hyalella sp.</i>	18,2	28,6	21,8	27,0	-	18,2
Ephydriidae	5,9	47,4	15,4	8,3	14,3	10,4
<i>Cricotopus sp.</i>	62,1	-	47,8	49,4	49,6	49,4
<i>Polypedilum sp.</i>	32,7	-	25,2	3,4	-	2,3
Ceratopogonidae indet.	-	-	-	-	-	-
<i>Austrelmis sp.</i>	5,9	16,5	8,3	3,4	-	2,3
Hydroptilidae	2,4	8,2	3,7	-	-	-
<i>Protallagma sp.</i>	-	8,2	1,8	3,4	7,2	4,6
<i>Ectemnostega sp.</i>	-	8,2	1,8	-	-	-
<i>Hydrozetes sp.</i>	2,4	26,1	7,8	16,5	7,2	13,7
<i>Biomphalaria crequii</i>	39,3	35,0	38,4	16,5	-	11,2
<i>Heleobia ascotanensis</i>	10,2	21,8	12,8	34,5	59,9	45,1
<i>Pisidium sp.</i>	-	-	-	3,4	-	2,3
Dugesidae	2,4	-	1,8	-	-	-



Figura 12. Taxa más importante en la dieta de *O. ascotanensis* perteneciente a la Vertiente 6. A: *Biomphalaria crequii*., B: Chironomidae pupa (1: *Polypedilum sp.*, 2: *Cricotopus sp.*), C: *Heleobia ascotanensis*.

Al evaluar el sexo de los individuos, en la Vertiente 1, se obtiene que; el ítem más importante para hembras y machos en primavera fue *Diacyclops sp.*. En otoño, el copépodo *Diacyclops sp.* nuevamente obtuvo el valor más alto de IIN en machos, sin embargo, en hembras el valor más alto fue para Ostracoda indeterminado.

Los valores obtenidos para la Vertiente 6, en la estación de primavera, indican que los ítems presa más importantes para hembras fue *Cricotopus sp.* seguido por *Biomphalaria crequii* y para machos Ephydriidae, seguido por *Biomphalaria crequii* y Ostracoda indeterminado. En otoño, los ítems más importantes en hembras fueron *Cricotopus sp.* seguido por *H. ascotanensis*. Para los machos fueron estos mismos ítems sólo que de forma inversa, es decir, el ítem más importante fue *H. ascotanensis* seguido por *Cricotopus sp.*

3.5. Nicho Trófico

3.5.1 Amplitud de nicho trófico

El índice de Hurlbert estandarizado muestra valores cercanos a cero (Tabla 10) para ambas vertientes y estaciones, lo cual indicaría que los individuos estudiados presentan un nicho trófico estrecho.

El análisis estadístico realizado para este índice no muestra diferencias significativas entre temporadas, vertientes ni dentro de cada vertiente ($P > 0,05$), aunque el valor más bajo obtenido ($P = 0,06$) corresponde a la comparación entre la Vertiente 1 y la Vertiente 6 y podría considerarse marginalmente significativo.

Tabla 10: Amplitud de nicho trófico de Hurlbert estandarizado (Ba') para ambas vertientes y estaciones.

	Vertiente 1		Vertiente 6	
	Primavera	Otoño	Primavera	Otoño
Hembras	0,001	0,020	0,205	0,077
Machos	0,030	0,024	0,003	0,020
Total	0,007	0,022	0,050	0,044

3.5.2 Selectividad trófica

Debido a que el nicho trófico depende de la selectividad del depredador, como se obtuvo una baja amplitud de nicho, se determinó la selectividad de presas por vertiente, estación y sexo de los individuos. Para lo cual se realizó el índice Manly estandarizado por el de Chesson.

3.5.2.1 Selectividad ϵ de Chesson

En las preferencias de dieta de los individuos de la Vertiente 1 (Figura 13), los individuos de primavera muestran una preferencia positiva para *Diacyclops sp.* y Ostracoda indeterminado, y una preferencia negativa para los demás taxa, principalmente a Harpacticoida indeterminado. Por otro lado, los individuos de otoño, muestran una preferencia positiva por Ostracoda indeterminado, *Diacyclops sp.* y Ceratopogonidae, consumiendo en proporción a la oferta a *Protallagma sp.* y Ephydridae, presentando una preferencia negativa para el resto de los taxa principalmente para *Hydrozetes sp.*

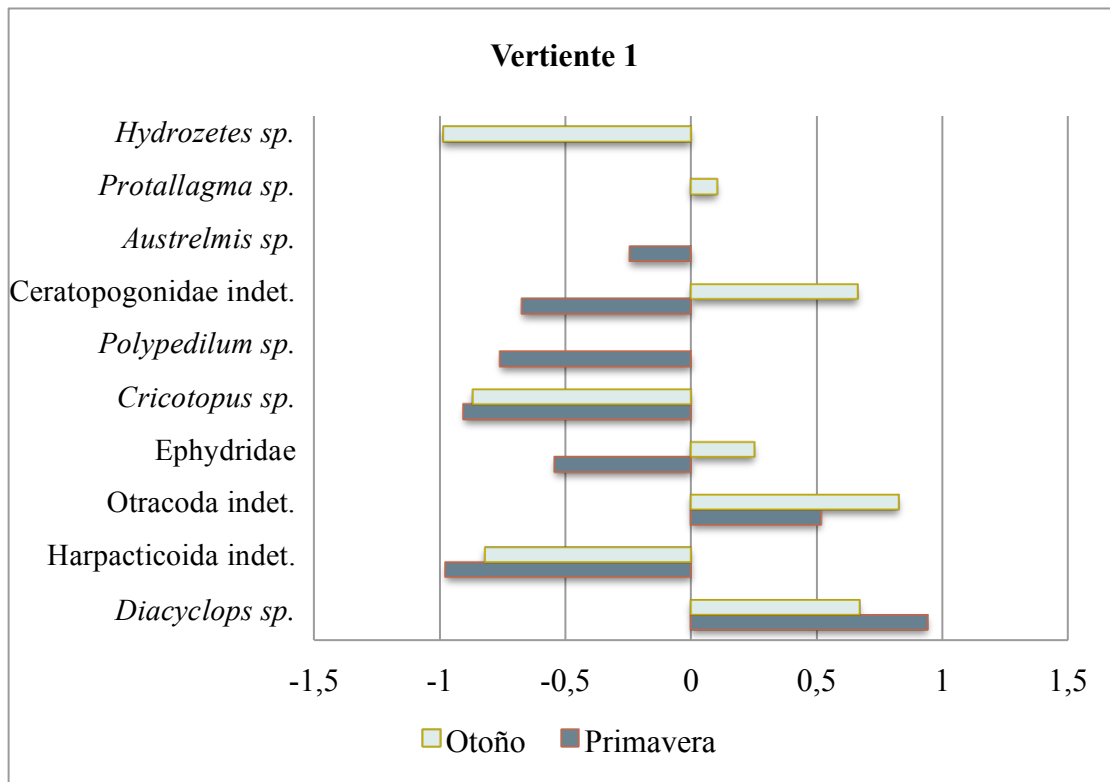


Figura 13. Selectividad ϵ de Chesson para la Vertiente 1 de *O. ascotanensis* en las estaciones de primavera y otoño.

En cuanto a la Vertiente 6 (Figura 14), los individuos de primavera seleccionaron positivamente a Ephydridae y consumieron en proporción a la oferta a *Ectemnostega sp.* *B. Crequii* y el resto de los taxa fue seleccionado negativamente, principalmente *Hydrozetes sp.* Los individuos de otoño, muestran preferencia únicamente por Ephydridae, consumiendo en proporción a la oferta a *pisidium sp* y *H. ascotanensis*, seleccionando negativamente a los demás taxa.

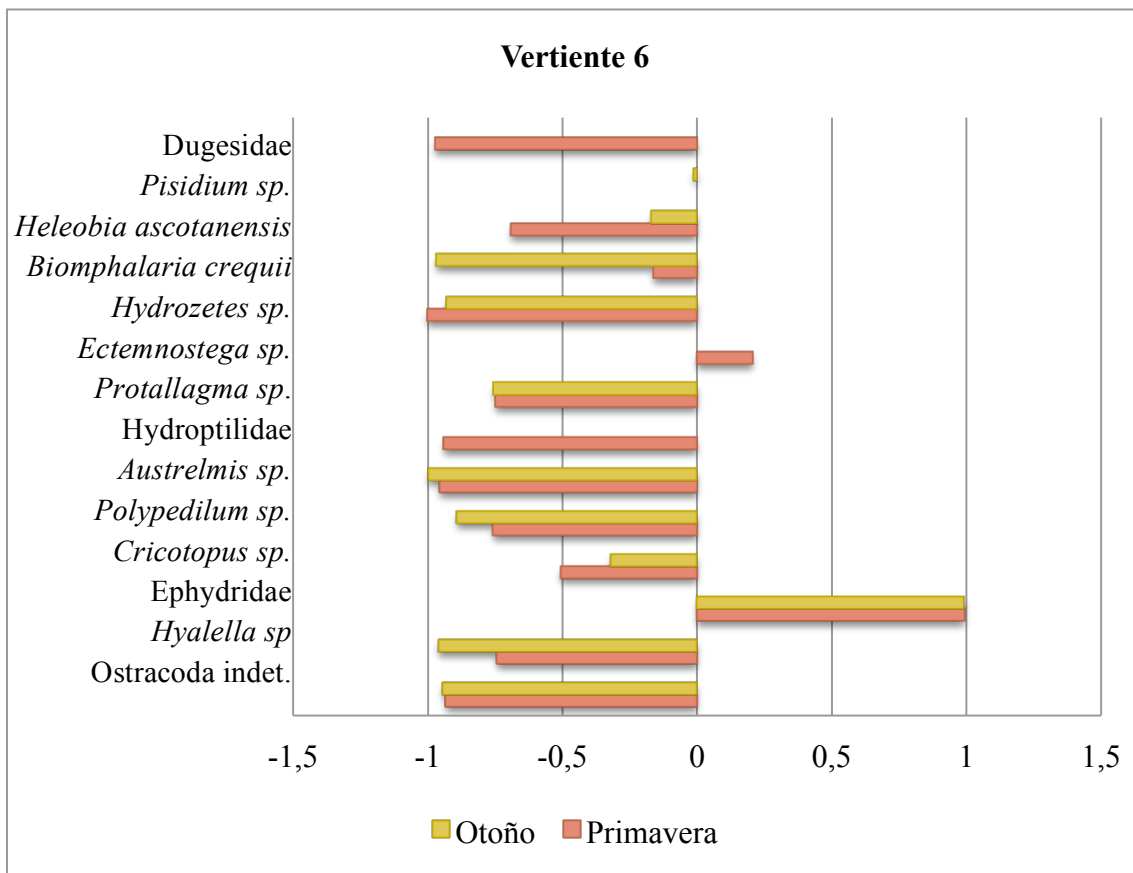


Figura 14. Selectividad ϵ de Chesson para la Vertiente 6 de *O. ascotanensis* en las estaciones de primavera y otoño.

IV. DISCUSIÓN

4.1. Variables ambientales

Los valores de los nutrientes obtenidos permiten caracterizar ambas vertientes como sistemas hipertróficos, en concordancia con los valores límites de la OECD para la clasificación trófica. El aumento de los nutrientes en la Vertiente 1 indicarían que esta continúa su tendencia hacia la hipereutrofización mientras que la Vertiente 6 en el periodo de post lluvia, disminuyó la carga nutritiva, mejorando de cierta forma la eutrofización.

Los resultados indican que ambas vertientes son física y químicamente distintas entre sí y entre temporadas, los componentes principales que determinan esta diferencia son la conductividad y el magnesio. Estos componentes están relacionados entre sí, notando que en situaciones de flujo constante y en ausencia de eventos de lluvia las variaciones en la conductividad son atribuidas principalmente a cambios en las concentraciones de bicarbonatos, Ca^{+2} y Mg^{+2} (Drysdale et al. 2003). La mayor concentración de Calcio (Ca^{+2}) en la Vertiente 1 podría estar influyendo en la alta conductividad registrada, ya que la concentración de Ca^{+2} en la Vertiente 1 es considerablemente mayor que en la Vertiente 6. De igual forma las concentraciones de Sodio (Na^{+}) o ión Cloruro (Cl^{-}) son comparativamente mayores que la vertiente 6. Drysdale et al. (2003) atribuyeron las variaciones de la conductividad a otros iones como Na^{+} y Cl^{-} , cuando la conductividad, bicarbonatos y Ca^{+2} dejaron de presentar tendencias similares. Por otra parte, las diferencias existentes entre temporadas, podría deberse a la acción de la lluvia cuyo rol sería la incorporación mediante escorrentía superficial de sales y carbonatos presentes

en la superficie u orillas de las vertientes, provocando la dilución de las mismas en el cuerpo de agua y aumentando por lo tanto la concentración de iones.

4.2. Oferta ambiental

Se postula, que la diversidad de macroinvertebrados presentes en los cuerpos de agua actuales, son consecuencia de factores regionales (históricos y biogeográficos) como el levantamiento de los Andes, el intercambio de fauna y las glaciaciones del Pleistoceno (Illies 1969, Jacobsen et al. 1997), que condicionaron la distribución de las especies a partir de distintos mecanismos de dispersión de cada grupo taxonómico (Sites et al. 2003). Estas distribuciones son modificadas a su vez, por los factores locales propios de cada sistema fluvial, como la física y química del agua (Rocabado & Wasson 1999), el uso de tierra (Monghan et al. 2000) o la heterogeneidad fluvial y la vegetación de ribera (Acosta et al. 2009). Esto mismo se plantea para el zooplancton, cuya diversidad se refleja en la composición de especies de crustáceos según el gradiente geográfico latitudinal y altitudinal característico de Chile (Villalobos 2006).

La oferta ambiental de la Vertiente 1 y 6 del Salar de Ascotán, estuvo compuesta por macroinvertebrados y zooplancton, con un total de 31 taxa, cuya diversidad es baja en comparación con otro tipo de cuerpo de agua en zonas más bajas y mediterráneas, sin embargo, en este estudio la riqueza resultó ser mayor a estudios realizados en otras vertientes del mismo salar donde se encontró un máximo de 19 taxa por vertiente (Sobarzo 2014). Esto puede ser resultado de una mayor resolución taxonómica lograda en el presente estudio, con la identificación de familias, géneros e incluso algunas especies, lo que permite obtener un número más alto de taxa.

La abundancia, riqueza y diversidad de taxa encontrada en la oferta ambiental fue mayor en la Vertiente 6. Lo cual se puede atribuir a las diferencias físicas y químicas existente entre las vertientes, ya que la composición química del agua está relacionada directamente con la capacidad que tiene esta de mantener elementos y sustancias sólidas y gaseosas en solución, fundamentales para el desarrollo de la biota (Mora & Soler 1993). En este contexto, si bien ambas vertientes presentaron condiciones extremas para el sostenimiento de la vida, la Vertiente 1 presentó una mayor conductividad y valores de nutrientes comparativamente mayores a la Vertiente 6 que podrían estar influyendo en la menor oferta de presas encontrada en dicha vertiente.

En relación a la oferta ambiental y las estaciones estudiadas, la Vertiente 1 presentó una abundancia levemente mayor en otoño respecto a primavera, debido principalmente a la composición de la fauna acuática y a la presencia de organismos del phylum Rotífera en otoño, los rotíferos en esta vertiente corresponden casi al 50% y más de la abundancia total en otoño. Este aumento en la abundancia de la comunidad zooplanctónica en otoño, fue reportada también en trabajos anteriores, específicamente en la Vertiente 6 del Salar de Ascotán (Lagomarsino 2016).

Por otra parte, la Vertiente 6 presentó una abundancia mayor en primavera que podría estar relacionada con un ciclo de vida anual de muchos taxa, que generalmente se reproducen en primavera, permitiendo observar mayor cantidad de huevos y adultos (Sandoval 2017).

Respecto de la diversidad, en la Vertiente 1 no varió de forma significativa entre las estaciones primavera y otoño ($P=0,491$). Sin embargo, en la Vertiente 6 si varió significativamente ($P=0,00001$), esto podría ser consecuencia de los cambios en la

estructura comunitaria como respuesta a las variaciones estacionales de las características físicas y químicas del agua ($P=0,001$). Estudios llevados a cabo por Márquez-García *et al.* (2009), indican que los cambios en la estructura comunitaria de los macroinvertebrados bentónicos y zooplancton del Salar de Huasco responderían a las variaciones estacionales de la composición química del sistema. En el mismo Salar de Huasco, Riveros *et al.* (2012) reportó ausencia y hallazgos de nuevos ítems en la temporada de otoño relacionado con la variación química del agua estacional en ese sistema. Esta variación podría explicar la ausencia de ciertos taxa en la estación de otoño en la Vertiente 6, presentando en consecuencia una menor diversidad de especies.

4.3. Individuos Analizados

Orestias ascotanensis está catalogada como una especie en peligro de extinción (MMA 2015) principalmente por la fragmentación de su hábitat y la disminución continua del área, extensión y calidad del mismo. Razón por la cual, en esta investigación, se estableció un máximo de 15 individuos por vertiente y estación para su estudio.

Respecto de los tamaños y diferencias encontradas entre las vertientes estudiadas, algunos modelos teóricos de crecimiento de peces sugieren que los costos de forrajeo aumentan cuando el tamaño de un depredador aumenta en relación con su presa, ya que debe encontrar y consumir más presas para satisfacer sus demandas de energía en relación con la eficiencia de crecimiento (Kerr 1971) y de manera general, se espera que los peces que se alimentan de presas más grandes tengan menores gastos de energía

asociados con la alimentación que los peces que se alimentan de presas más pequeñas (Sherwood et al., 2002). Algunos estudios sobre la relación entre el consumo de una dieta compuesta por presas pequeñas en comparación con una dieta compuesta por presas grandes han mostrado que la tasa de crecimiento, la eficiencia de crecimiento y las tasas de consumo estaban negativamente correlacionadas con la contribución porcentual de las presas pequeñas en la dieta de algunos peces como la perca amarilla (*Perca flavescens*) (Boisclair & Leggett 1989). Posteriormente, Sherwood et al. (2002) compararon el presupuesto de energía de la perca amarilla de sitios contaminados con metales y sitios de referencia y la perca amarilla de los sitios contaminados con metales consumió presas más pequeñas y tuvo menores tasas de crecimiento y eficiencias de crecimiento, pero mayores costos de forrajeo que los peces de los sitios de referencia que incluían presas de mayor tamaño. En un estudio con truchas, Pazzia (2002) comparó dos poblaciones en un lago (*Salvelinus namaycush*), una que se alimentaba de macroinvertebrados (NPLT) y otra de presas más grandes como peces (PLT) y obtuvo que NPLT alcanzó un tamaño mucho más pequeño y creció a un ritmo mucho más lento que las poblaciones de trucha de lago piscívora (PLT), con eficiencia de crecimiento dos veces menos en NPLT en comparación con PLT, mientras que sus costos metabólicos fueron mayores y su eficacia de asimilación fue menor. Estos resultados son consistentes con los modelos teóricos de crecimiento de peces que demuestran que la trucha de lago debe tener acceso a presas más grandes para alcanzar tamaños corporales más grandes. Esto podría estar de acuerdo con las diferencias de longitud estándar encontrada entre la Vertiente 1 y Vertiente 6, consecuencia de la diferencia en la composición del alimento encontrada en los individuos de cada vertiente. La dieta de

los individuos de la Vertiente 1 está compuesta principalmente de zooplancton y ostrácoda (presas de tamaño pequeño) en comparación con la composición del alimento de los individuos de la Vertiente 6, que comprende presas de mayor tamaño como chironomidos y gastrópodos. La ingesta de presas de bajo aporte energético podría estar afectando la eficiencia de crecimiento en los individuos de la Vertiente 1, ya que estos individuos tendrían un mayor costo de forrajeo al tener que consumir un mayor número de presas pequeñas para satisfacer sus necesidades energéticas en comparación con los individuos de la Vertiente 6 quienes obtendrían la misma energía consumiendo presas más grandes, dando a estos individuos la ventaja y posibilidad de encontrar presas más redituables o más rentables que a los de la Vertiente 1. Sin embargo, para afirmar esto se sugiere complementar esta información con detalle de trabajo en terreno y algunos experimentos complementarios para evaluar los efectos del tamaño de la presa en la adquisición de energía y la asignación de la misma en *O. ascotanensis*, datos inexistentes hasta ahora.

Respecto de algunos estudios acerca del género *Orestias*, se ha encontrado que la longitud estándar de estos varía entre sexo, hembras más grandes que los machos. Sin embargo, debido a la baja cantidad de machos colectados en este estudio, se consideraron los individuos capturados totales para este análisis, siendo los individuos de la Vertiente 1 de menor tamaño en primavera que en otoño, esto podría deberse al desove parcial que presentan algunas especies del género tales como *O. chungarensis*, *O. laucaensis* y *O. parinacotensis*. La mayor abundancia de ovocitos de estas especies ocurre entre Octubre y Noviembre, durante su máximo período reproductivo, el cual disminuye en marzo (Pinto 1989). Esto indicaría que en primavera existirían más peces

juveniles que en otoño y es en esta estación que existirían peces más maduros y por ende de mayor tamaño. Si bien no existe información acerca de la abundancia poblacional de *O. ascotanensis* para la Vertiente 1, como dato observado, esta vertiente es de mucho menor tamaño que la Vertiente 6 (aproximadamente 4 veces la Vertiente 1) y al momento de los muestreos nunca se observó cardúmenes tan grandes como los observados en la Vertiente 6. Probablemente la edad de los individuos esté influyendo en la diferencia de tamaño encontrada para esta vertiente. De todas maneras, se sugiere realizar nuevos muestreos para verificar la diferencia encontrada entre las estaciones en el presente trabajo.

4.4. Dieta de *O. ascotanensis*

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 (Sandoval 2017), lo cual es el caso de *O. ascotanensis* que habita distintas vertientes del Salar de Ascotán a una altura de 3720 msnm.

La Vertiente 1, muestra que el número de ítems del contenido estomacal se mantiene igual tanto en primavera como en otoño con 8 taxa. Los ítems más importantes durante primavera fueron el copépodo *Diacyclops sp.* y *Cricotopus sp.*, mientras que en otoño, Ostracoda indeterminado desplaza a *Diacyclops sp.* al segundo lugar en cuanto a importancia. Esto podría ser consecuencia de los cambios en la estructura comunitaria que ocurren en el sistema, como es el aumento del ítem presa Ostracoda y la considerable disminución del ítem *Cricotopus sp.* en otoño.

En la Vertiente 6, el número de ítems del contenido estomacal fue superior en primavera que otoño, con 13 y 11 taxa, respectivamente, esto coincide con lo encontrado en la oferta ambiental. Los ítems más importantes durante primavera fueron *Cricotopus sp.* y *B. crequii*, en otoño *Cricotopus sp.* se mantiene como ítem importante en la dieta, sin embargo *B. crequii* es reemplazada por *Heleobia ascotanensis*, ambos gastrópodos, aun cuando en la oferta ambiental en primavera *B. crequii* es menos abundante que *H. ascotanensis*, y en otoño *B. crequii* es más abundante que *H. Ascotanensis*, *O. ascotanensis* prefiere *H. ascotanensis*, sugiriendo la alta selectividad de esta especie.

Cabe destacar que, en ambas temporadas, la Vertiente 1 presenta tanto para los machos como las hembras, al copépodo *Diacyclops sp.* como el principal ítem consumido, sugiriendo a este copépodo como una presa de gran importancia en la dieta de *O. ascotanensis* habitante de esta vertiente. En cambio, en la Vertiente 6 los chironomidos son parte importante de la dieta, así como también Gastropoda, tales como *B. crequii* en primavera y *H. ascotanensis* en otoño, son consumidos preferentemente. La diferencia en la dieta entre las vertientes, podría estar relacionada con las características ambientales físicas y químicas tales como mayor conductividad y nutrientes en las aguas de la Vertiente 1, en relación con una menor abundancia, riqueza y diversidad en la oferta ambiental de la misma.

Por último, en este estudio, los taxa encontrados en los estómagos de *O. ascotanensis* son similares a aquellos encontrados en los estómagos de otras especies de *Orestias* y en otras vertientes del Salar de Ascotán. Los individuos de la Vertiente 1 presentaron una dieta con alto contenido de zooplancton como crustáceos y copépodos, esta dieta es

similar a lo encontrado en *O. chungarensis* y *O. piacotensis* donde Alonella y Chydorus fueron ítems importantes en la dieta de estas especies (Guerrero et al. 2015). Por otro lado, los individuos de la Vertiente 6 presentaron una dieta rica en macroinvertebrados bentónicos donde larvas de dípteros y gastrópodos fueron los ítems presa más importantes, algunas especies del género como *O. laucaensis* perteneciente a la laguna de Cotacotani también tienen una dieta compuesta principalmente por gastrópodos como *Biomphalaria* (Guerrero et al. 2015).

Es interesante, destacar el comportamiento dietario de *O. gloriae* que se encuentra en el salar aledaño al Salar de Ascotán, cuya dieta está compuesta tanto por zooplancton (*Harpacticoida* indeterminado) como por *Gastropoda* (*B. costata*), ambos ítems importantes en la dieta durante la estación de primavera (Sandoval 2017). Sobarzo (2014), analizó el contenido estomacal de *O. ascotanensis* para la Vertiente 3, 5 y 10 del Salar de Ascotán. Para las Vertientes 3 y 5, la dieta estaba compuesta en su mayoría por *Austrelmis* y *Hyaella*. En la Vertiente 10, los individuos presentaron a los ítems *Heleobia* y ácaros del género *Hydrozetes* en su dieta.

Lo anterior da cuenta de la diversidad de los componentes dietarios registrados para distintas especies de *Orestias*, a pesar de encontrarse a pocos kilómetros y de tratarse incluso de la misma especie. Esto podría deberse a las diferencias en las características hidrológicas, físicas y químicas entre los sistemas que habitan, junto con la variación en la abundancia de macrófitas y su ubicación en el hábitat que pueden determinar la variación de los recursos alimenticios y de la dieta asociada a la diversificación de este género (Guerrero 2013).

4.5. Nicho trófico

En simpatría, las condiciones de competencia promueven el uso diferencial de los recursos, permitiendo una especialización dietaria que conduce a un nicho trófico reducido, como lo que ocurrió en el lago Titicaca, para el cual hay especies descritas de *Orestias* con morfotipos especializados para recursos determinados. Por el contrario, la ausencia de competencia interespecífica durante la especiación alopátrica, como en el caso de *Orestias* del Altiplano sur, permitiría un amplio nicho trófico asociado con una estrategia dietética generalista, en relación con los recursos disponibles (Elmer et al. 2010). Sin embargo, un trabajo realizado con especies de *Orestias* del Altiplano sur, específicamente las habitantes del parque nacional Lauca, evidencian que *O. piacotensis*, *O. parinacotensis*, *O. chungarensis*, *O. laucaensis*, *Orestias sp.* Chuviri y *Orestias sp.* Copapujo, tienen una baja amplitud de nicho (Tabla 11) y un tipo de dieta diferente entre las distintas especies y dentro de una misma especie (*O. laucaensis*), asociado directamente a la variación de la disponibilidad de las presas, esto permite sugerir que la amplitud de nicho trófico no sería una característica de la especie sino mas bien de las poblaciones individuales de cada sistema (Guerrero 2013).

Los resultados obtenidos en el presente estudio muestran que los nichos tróficos de los individuos de las vertientes analizadas son más bien estrechos. Esto se debería al consumo en mayor cantidad de presas que son menos abundantes en el ambiente, optimizando la fácil captura y aporte energético, lo cual se ve reflejado en la marcada selectividad del índice de Chesson.

Tabla 11. Índice de Levins (Bst) para el género *Orestias* del parque nacional Lauca (Guerrero 2015).

	Amplitud de nicho (Bst)
<i>O. piacotensis</i>	0,10
<i>O. parinacotensis</i>	0,37
<i>O. chungarensis</i>	0,25
<i>O. laucaensis</i> En Cotacotani	0,27
<i>O. laucaensis</i> En Lauca	0,18
<i>O. laucaensis</i> En Misituni	0,60
<i>Orestias sp.</i> En Chuviri	0,45
<i>Orestias sp.</i> En Copapujo	0,33

La baja amplitud de nicho para el género *Orestias* se ha reportado también en otros trabajos (Tabla 12), observando en los datos una similitud en cuanto a los valores obtenidos y a la variación entre sexo y estación de muestreo. Que la amplitud entre macho y hembra sea distinta, para el caso de *O. agassizzi* y *O. gloriae* se debería a la diferencia en tamaño entre machos y hembras encontrado en los respectivos trabajos (Riveros 2010, Sandoval 2017) en este estudio con *O. ascotanensis* podría estar sucediendo lo mismo, sin embargo, dado a la baja cantidad de machos obtenidos en esta investigación, no es posible afirmarlo. En relación a la variación de la amplitud de nicho entre estaciones, en el presente estudio no es significativa ($p > 0,05$), permitiendo

establecer que, pese a las variaciones estacionales de presas potenciales, su amplitud de nicho reducida es suficiente para responder frente a estas.

Tabla 12. Índices de Hurlbert estandarizado (Ba') realizado por distintos trabajos para el género *Orestias* y los obtenidos en el presente trabajo.

	Primavera			Otoño		
	Hembra	Macho	Muestra total	Hembra	Macho	Muestra total
<i>O. agassizii</i> (Riveros 2010)	0,145	0,204	-	0,012	0,028	-
<i>O. glorieae</i> (Sandoval 2017)	0,005	0,165	0,006	0,092	0,030	0,063
<i>O. ascotanensis</i> Vertiente 1	0,001	0,030	0,007	0,020	0,024	0,022
<i>O. ascotanensis</i> Vertiente 6	0,205	0,003	0,050	0,077	0,020	0,044

Se podría considerar marginalmente significativo los valores obtenidos para la diferencia entre la amplitud trófica de los individuos de la Vertiente 1 y la Vertiente 6 ($p=0,06$) (el valor más bajo obtenido en el análisis). Los individuos de la Vertiente 1 presentaron un nicho trófico más estrecho en comparación con los individuos de la Vertiente 6 para ambas estaciones, es decir, serían más especialistas que los de la Vertiente 6 en un ambiente más hostil tanto en las características físicas y químicas del agua como en la riqueza y abundancia de presas disponibles. Es importante mencionar que los peces de la Vertiente 1 son genéticamente diferentes a los de la Vertiente 6 y los análisis filogenéticos que se han llevado a cabo en las distintas poblaciones de *O. ascotanensis* habitantes del Salar de Ascotán indicarían que aún se encuentran en una diferenciación mediada por vicarianza (Vila et al. 2013). Las diferencias en las características físicas y químicas entre las vertientes, así como las genéticas entre las

poblaciones, podrían tener un rol importante en el comportamiento dietario de los individuos, sin embargo, debido a los antecedentes sobre la amplitud de nicho revisada en otras especies del género, la conducta alimentaria observada en *O. ascotanensis* estaría mas bien asociada con una estrategia oportunista de la especie en cada sistema. Es decir, la amplitud trófica reducida encontrada en este estudio no sería un carácter nuevo propio de la especie, sino que una característica heredada de sus antepasados, ya que se observa en varias especies del género, y frente a distintos ambientes, algunos con alta diversidad, otros con poca abundancia de presas, otros con presencia de competencia interespecífica, depredación, etc.

4.6. Selectividad trófica

Los individuos de *O. ascotanensis* en la Vertiente 1, donde las presas de tamaños grandes escasean, seleccionan presas de menor tamaño, de fácil y rápida manipulación tales como *Diacyclops sp.*, que son organismos con carencia de estructuras de protección, y también seleccionan presas con movilidad reducida, como es el caso de Ostracoda indeterminado. Por otro lado, los individuos de *O. ascotanensis* de la Vertiente 6, ambiente con una gran abundancia de macroinvertebrados en comparación con la Vertiente 1, seleccionan presas de mayor tamaño con un mayor aporte energético, pero de fácil captura y manipulación como es el díptero Ephydridae y seleccionaría negativamente aquellos ítems cuya estructura dificulta su manipulación y posterior digestión como las conchas de Gastropoda y Ostracoda (Riveros 2010).

Además, aquellos ítems seleccionados en relación a la proporción en el ambiente podrían estar indicando aquellas presas que reemplazan a las seleccionadas

positivamente cuando estas disminuyen en la oferta ambiental. Aquellos ítems que presentan selectividad negativa indicarían aquellas presas que han sido consumidas como último recurso como es el caso *Cricotopus sp.* en la Vertiente 1, debido posiblemente a su tamaño variable. Y la selectividad negativa para *Hydrozetes sp.* y *Austrelmis sp.* en la Vertiente 6, probablemente debido al pequeño tamaño de éstas presas y por lo tanto a un menor aporte energético.

Al considerar los valores de IIN y compararlos con los del Índice ϵ de Chesson, se observan diferencias entre los ítems de mayor importancia en la dieta y los ítems preferidos por las poblaciones estudiadas desde la oferta ambiental. Esto se explica porque los valores de IIN determinan la importancia en la dieta de un determinado ítem en base al número de estómagos que lo contienen y la proporción del mismo en el total de estómagos analizados. En cambio, la selectividad de Chesson se basa tanto en la abundancia del ítem dentro de los estómagos, así como en el ambiente, de manera que existen ítems presa muy importantes en la dieta pero que pueden o no, ser seleccionados con éxito desde el ambiente.

Las diferencias en la selectividad de los diversos ítems consumidos por ambas poblaciones de *O. ascotanensis*, podrían responder a la elección óptima de dieta que es un componente de la teoría del forrajeo óptimo y se basa en que las presas de un depredador son distintas entre sí, en términos de la energía que le reportan a este y del tiempo que el depredador debe ocupar en la manipulación de cada una de ellas (Stephens & Krebs 1987). Particularmente en esta investigación, el beneficio energético y el menor tiempo que debería ocupar el depredador, se relaciona con aquellas presas de menor tamaño y fácil captura como lo es *Diacyclops sp.* y Ostracoda indeterminado en

la Vertiente 1; así como también aquellas presas de tamaños más grande pero de fácil captura y manipulación, tales como los dípteros de la familia Ephydriidae para la Vertiente 6. Ambas poblaciones de *Orestias* analizadas en este estudio eligen a las presas más redituables que le ofrece cada sistema y responden a las variaciones estacionales de abundancia y riqueza a través de la optimización de su dieta, eligiendo presas menos redituables pero de fácil captura, cuando las presas más redituables se ven comprometidas.

V. CONCLUSIÓN

Las vertientes estudiadas corresponden a sistemas de altura hipereutróficos cuyas características físicas y químicas varían entre sí siendo la conductividad y el magnesio los componentes estadísticamente determinantes en esta variación. La fauna acuática asociada a estos sistemas, aunque es distinta para cada uno en cuanto a composición, sustentan las poblaciones de *Orestias ascotanensis*, único pez habitante del salar.

La población de *O. ascotanensis* que habita en la Vertiente 1 es de menor tamaño que la que habita en la Vertiente 6. Lo cual podría estar relacionado con la diferencia encontrada respecto a las presas consumidas. Las taxa más importantes para la población de la Vertiente 1 son *Diacyclops sp.* y Ostracoda indeterminado, mientras que para la población de la Vertiente 6 lo son Ephydridae, *Cricotopus sp.* y gastrópodos como *Biomphalaria crequii* y *Heleobia ascotanensis*. Presas de menor tamaño y mayor tamaño respectivamente.

La baja amplitud trófica observada en ambas poblaciones de *Orestias ascotanensis* y para ambas estaciones permitirían definirlo como un depredador de conducta especialista o tendiente a la estenofagia, refutando completamente la hipótesis de que sea un depredador generalista. Debido a los antecedentes sobre la amplitud de nicho revisada en otras especies del género, *O. ascotanensis* tendría una conducta alimentaria asociada con una estrategia oportunista de la especie en cada sistema y no debido a las características propias de cada sistema.

La selectividad de las poblaciones de *Orestias ascotanensis* por algunos ítems de la oferta ambiental, corrobora su conducta especialista, consumiendo una fracción determinada dentro del total de los recursos que ofrece el ambiente, sea este poco

diverso como es el caso de la Vertiente 1 o muy diverso como es el caso de la Vertiente 6.

VI. BIBLIOGRAFIA

Acosta, R, Ríos B, Prat N & Rieradevall M (2009) Propuesta de un Protocolo de Evaluación de la Calidad Ecológica de Ríos Andinos (C.E.R.A) y su Aplicación a dos Cuencas en Ecuador y Perú. Limnetica (en prensa).

Boisclair D & Leggett WC (1989) Among-population variability of fish growth. I. Influence of the quantity of food consumed. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 46: 457–467.

Bell J & Harmelin-Vivien M (1983) Fish fauna of French Mediterranean Posidonia oceanica seagrass meadows. II: feeding habits. Tethys. 11:1-14

Chesson J (1983) The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. Ecology. 64: 1297-1304.

Dejoux C & Iltis A (1991) El lago Titicaca. Síntesis del conocimiento limnológico actual. 584 p. Editorial Orstom. Hysbol. La Paz, Bolivia.

Domínguez E & Fernández HR (2009) Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos. Sistemática y biología. Primera edición, 656 pp. Fundación Miguel Lillo, Tucumán, Argentina.

Drysdale R, Lucas S & Carthew K (2003) The influence of diurnal temperatures on the hydrochemistry of a tufa-depositing stream. Hydrological Process. 17: 3421-3441.

Elmer KR, Lehtonen TK, Kautt AF, Harrod C & Meyer A (2010) Rapid sympatric ecological differentiation of crater lake cichlid fishes within historic times. BMC Biology. 8: 60.

Fierro P, Bertran C, Martinez D, valdovinos C & Vargas-Chacoff L (2014) Ontogenetic and temporal changes in the diet of the Chilean silverside *Odontesthes regia* (Atherinidae) in southern Chile. Cahiers de Biologie Marine. 55: 323-332.

Guerrero CJ (2013) Diferenciación genética y ecológica en el complejo agassizzii del género Orestias en las cuencas de la Puna del noreste de Chile. Tesis doctoral. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Santiago. Chile. 171pp.

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.

Habit E, Dyer B & Vila I (2006) Estado de conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana* (Concepción). 70:100-113.

Hernández JS (2009) Biología de la alimentación de la trucha común (*Salmo trutta* Linné, 1758) en los ríos de Galicia. Tesis doctoral. Facultad de Biología, Universidad de Santiago de Compostela. Santiago de Compostela. España. 581pp.

Hurlbert SH (1978) The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology*. 59: 66-77.

Hyslop J (1980) Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*. 17:411-429.

Illies J (1969) Biogeography and Ecology of Neotropical Freshwater insects, especially those from running waters, pp: 685-708. Volumen II. En E. J. Fittkau; J. Illies; H. Kling; G. H. Schwabe; H. Sioli (eds.) *Biogeography and Ecology in South America*.

Iversen M, Finstad B, McKinley RS & Eliassen RA (2003) The efficacy of metomidate, clove oil, AQUI-S™ and Benzoak® as anaesthetics in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) smolts, and their potential stress-reducing capacity. *Aquaculture*. 221: 549-566.

Jacobsen D, Schultz R & Encalada A (1997) Structure and diversity of stream invertebrate assemblages: the influence of temperature with altitude and latitude. *Freshwater Biology*. 38: 247-261.

Jara F, Soto D & Palma R (1995) Reproduction in captivity of the endangered Killifish *Orestias ascotanensis* (Teleostei: Cyprinodontidae). *Copeia*. 1995: 226-228.

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 CJ (1999) *Ecological methodology*, 2nd ed. 620 pp. NY, USA.

ournal of the **Fisheries Research Board** of Canada,

Kerr SR (1971) Prediction of fish growth efficiency in nature. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. 28: 809–814.

Kondoh M (2003) Foraging adaptation and the relationship between food-web complexity and stability. *Science*. 299: 1388-1391.

Lagomarsino C (2016) Diversidad fitoplanctónica y zooplanctónica estacional en un gradiente de concentración de sales de un sistema vertiente-bofedal-salar. Salar de Ascotán, II Región, Chile. Seminario de título para optar al título Profesional de Química ambiental. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 126 pp.

Ledesma C, Bonansea M, Rodriguez CM & Sanchez A (2013) Determinación de indicadores de eutrofización en el embalse Río Tercero, Córdoba (Argentina). *Revista Ciência Agronômica*. 44: 419-425.

Liem KF (1984) Functional versatility, speciation, and niche overlap: are fishes different? En Deweys GM & Strickler JR (eds.). *Trophic interactions within aquatic ecosystems*. pp 269-305. New York, USA.

Macaya C (2015) Aportes al conocimiento de la reproducción y primeros estadios del ciclo de vida de *Orestias ascotanensis* Parenti (Teleostei: Cyprinodontidae). Seminario de título para optar al título Profesional de Biología ambiental. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 86 pp.

Ministerio Del Medio Ambiente (MMA) (2015) Inventario Nacional de especies. URL: <http://especies.mma.gob.cl>. (visitado el 10 de Enero de 2018).

Márquez-García M, Vila I, Hinojosa LF, Méndez MA, Carvajal JL & Sabando MC (2009) Distribution and seasonal fluctuations in the aquatic biodiversity of the southern Altiplano. *Limnologia*. 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.

Merritt RW & Cummins KW (1996) An Introduction to Aquatic Insects of North America. 3rd Edition. Kendall Hunt, New York, EE.UU. 861 pp.

Molina C, Gibon FM, Pinto, J & Rosales C (2008) Estructura de macroinvertebrados acuáticos en un río altoandino de la cordillera real, Bolivia: Variación anual y longitudinal en relación a factores ambientales. *Ecología Aplicada*. 7: 105-116.

Monaghan KA, Peck MR, Brewin PA, Masiero M, Zarate E, Turcotte P & Ormerod SJ (2000) Macroinvertebrates distribution in Ecuadorian hill streams: the effects of altitude and land use. *Archiv für Hydrobiologie*. 149: 421-440.

Mora A & Soler M (1993) Estudio limnológico con énfasis en los macroinvertebrados

bentónicos de la parte alta del río Bogotá. Tesis para optar al título Profesional de Biólogo. Facultad de Ciencias. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. Colombia. 72 pp.

Morales P, Vila I & Poulin E (2011) Genetic structure in remnant populations of an endangered cyprinodontid fish, *Orestias ascotanensis*, endemic to the Ascotán salt pan of the Altiplano. Conservation Genetics. 12: 1639-1643.

Northcote G (2000) Ecological interactions among an Orestiid (Pisces: Cyprinodontidae) species flock in the littoral zone of Lake Titicaca. Advances in Ecological Research. 31: 399-420.

OECD (Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico) (1982) Eutrophication of Waters. Monitoring, Assessment and Control. Cooperative Programmers on Monitoring of Inland Waters (Eutrophication Control), Environment Directorate, OECD Paris, Final Report. France. 154 pp.

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.

Pazzia I, Trudel, M, Ridgway M & Rasmussen JB (2002) Influence of food web structure on the growth and bioenergetics of lake trout (*Salvelinus namaycush*). Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 59: 1593-1605.

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.

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.

Risacher F & Fritz B (2009) Origin of salts and brine evolution of Bolivian and Chilean salars. Aquatic Geochemistry. 15: 123-157

Riveros JM (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.

Rocabado G & Wasson JG (1999) Regionalización de la Fauna Bentónica en la Cuenca Andina del río Beni (Bolivia). Revista Boliviana de Ecología. 6: 121-132

Sandoval L (2017) Caracterización del nicho trófico de *Orestias gloriae* Vila et al. (Teleostei: Cyprinodontidae) en el Salar de Carcote, Región de Antofagasta. Seminario de título para optar al título Profesional de Biólogo con mención en Medio Ambiente. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile. 66 pp.

Scharnweber K, Plath M, Winemiller KO & Tobler M (2011) Dietary niche overlap in sympatric asexual and sexual livebearing fishes *Poecilia spp.* Journal of Fish Biology. 79: 1760–1773.

Sherwood GD, Pazzia I, Moeser A, Hontela A & Rasmus-Sen JB (2002) Shifting gears: enzymatic evidence for the energetic advantage of switching diet in wild-living fish. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 59: 229–241.

Sites RW, Willig MR & Linit MJ (2003) Macroecology of Aquatic Insects: A Quantitative Analysis of Taxonomic Richness and Composition in the Andes Mountains of Northern Ecuador. Biotropica. 35: 226-239.

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.

Soler MX & Mora AY (1993) Estudio limnológico con énfasis en los macroinvertebrados bénticos de la parte alta del río Bogotá (Quebrada del valle, planta de tratamiento de Tibito). Tesis Doctoral, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia. 154 pp.

Stephens DW & Krebs JR (1986) Foraging theory. Princeton University Press, Princeton, NJ. 247 pp.

Tachet H, Richoux P, Bournaud M & Usseglio-Polatera P (2010) Invertébrés d'eau douce: systématique, biologie, écologie (Vol. 15). CNRS editions. 607 pp. Paris.

Valdovinos C (2008) Invertebrados dulceacuícolas. Biodiversidad de Chile. Patrimonios y desafíos, pp. 204-225. Ed. CONAMA No 3. Santiago de Chile, Chile.

Valdovinos Fernanda S, Urbani Pasquinell & Ramos-Jiliberto R (2010) Análisis de las consecuencias del comportamiento adaptativo individual sobre la estabilidad poblacional: El caso del forrajeo óptimo. Revista Chilena de Historia Natural. 83: 207-218.

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. 48: 61-75.

Vila I, Mendez M, Scott S, Morales P & Poulin E (2007) Threatened fishes of the world: *Orestias ascotanensis* Parenti, 1984 (Cyprinodontidae). Environmental Biology of Fishes. 80: 491-492.

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 MA (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.

Villalobos L (2006) Estado de conocimiento de los crustáceos zooplanctónicos dulceacuícolas de Chile. Gayana. 70: 31-39.

Werner EE & Mittelbach GG (1981) Optimal foraging: Field tests of diet choice and habitat switching. American Zoologist. 21: 813-829.

Windell JT (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 No 3, Blackwell Scientific Publ. Oxford, England

Yan F, Yuhong W, Yihao L, Hua X & Zhenbo L (2012) Feature of phytoplankton community and canonical correlation analysis with environmental factors in Xiaoqing River estuary in autumn. Procedia Engineering. 37: 19-24.