

UCH-FC
D. Ambiental
S.165e
C.1



UNIVERSIDAD DE CHILE
FACULTAD DE CIENCIAS

Estimación de habitabilidad a partir de
determinaciones energéticas: Velocidad crítica y
Costo de transporte asociado a velocidad de caudal en
peces endémicos e introducidos de Chile a lo largo de
un gradiente latitudinal

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

Por Jonathan Salinas Castillo



Noviembre, 2009

Santiago – Chile

Director del Seminario de Título: Pablo Sabat Kirkwood



“Estimación de habitabilidad a partir de determinaciones energéticas: Velocidad crítica y Costo de transporte asociado a velocidad de caudal en peces endémicos e introducidos de Chile a lo largo de un gradiente latitudinal”

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

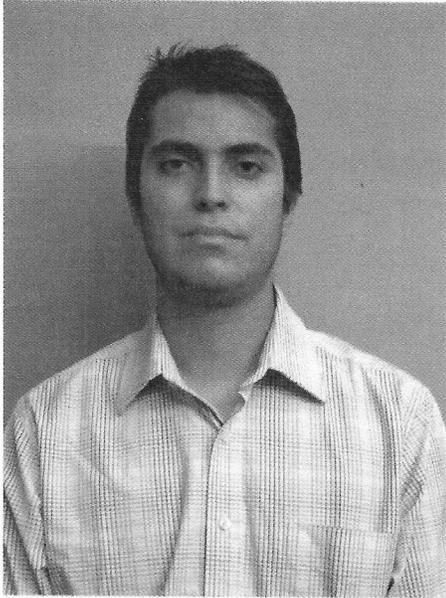
JONATHAN ALEXANDER SALINAS CASTILLO

Dr. Pablo Sabat Kirkwood
Director Seminario de Título

Comisión de Evaluación

Dr. Mauricio Canals
Presidente

MSc. Irma Vila
Evaluador



Jonathan Salinas Castillo cursó su educación básica y media en el Liceo Ruiz Tagle en la comuna de Estación Central, graduándose de secundaria el año 2003. A fines de ese año, junto a millares de jóvenes chilenos da la primera prueba PSU que le permite ingresar a la Educación Superior al año siguiente, específicamente a la Carrera de Biología con Mención en Medio Ambiente de la Facultad de Ciencias de la Universidad de Chile.

Desde su ingreso a la universidad, muestra gran integración y cercanía con sus compañeros de carrera que se ven reflejadas en incontables momentos de recreación en los pastos de Ciencias. En el ámbito académico, al tercer año de carrera, toma el curso de Adaptación Biológica al Medio Ambiente, que incrementa notablemente su interés en los procesos de interacción organismo-ambiente. Debido a esto, al año siguiente, se integra al laboratorio de Ecofisiología Animal de la Facultad formando parte del equipo técnico en el proyecto FONDECYT encabezado por el Dr. Pablo Sabat Kirkwood hasta nuestros días.

Su interés por alcanzar un alto nivel de competencia en el área profesional de investigación científica que le permitan profundizar, integrar y aplicar los conocimientos y habilidades que ha adquirido en estos años de preparación universitaria, lo llevan a postular al Magíster en Ciencias Biológicas de esta misma universidad, siendo aceptado por la Escuela de Postgrado a contar del primer semestre de 2010.



DEDICATORIA

Dedico mi seminario de título a mis padres, Julio y Mariluz, que se sacrifican tenazmente cada día para poder ver a sus hijos profesionales.

Además dedico este seminario de título a todas aquellas personas que me apoyaron durante todos estos años: mis compañeros de facultad y laboratorio, los amigos del barrio y del liceo además de los familiares cercanos, entre ellos mi polola Natalia, que siempre estuvo ahí para dar fuerza, templanza y cariño en los momentos difíciles.



AGRADECIMIENTOS

Mis agradecimientos a todos aquellos que colaboraron de manera directa o indirecta en la realización de este trabajo.

En primer lugar, al Dr. Pablo Sabat Kirkwood, director del seminario de título, por gestionar esta iniciativa en la empresa privada, por su constante apoyo y disposición a escuchar, por su incansable generosidad para compartir sus conocimientos además de sus constantes correcciones y consejos, y que sin duda, sin él no hubiera podido llevar a cabo este trabajo. También a los miembros de la comisión que revisó esta tesis, Dr. Mauricio Canals y MSc. Irma Vila, quienes contribuyeron a darle su forma final.

También agradezco a los miembros y amigos del Laboratorio de Ecofisiología Animal de la facultad, especialmente a Natalia Ramírez, Sandra González y Grisel Cavieres por su incondicional ayuda y disposición a colaborar en este trabajo.

Agradezco al Centro de Ecología Aplicada Ltda. y, en particular, al Dr. Fernando Novoa, director de tal consultora, por financiar este trabajo y confiar plenamente esta iniciativa a nosotros.

Agradezco también a Hernán Thielemann y Víctor Cárcamo por ser los compañeros de terreno en la ardua labor realizada y a mi amigo Gonzalo Barceló por su incondicional apoyo, ayuda y disposición a colaborar, ya sea en las salidas a terreno y/o en la elaboración de este seminario.

Finalmente, quiero agradecer enormemente a mis padres y a mi polola Natalia, por su infinito amor, inquebrantable cariño, constante apoyo e inagotable comprensión, cuyos esfuerzos fueron pilares determinantes para poder hacer realidad a este profesional.



ÍNDICE DE CONTENIDOS

DEDICATORIA	ii
AGRADECIMIENTOS	iii
ÍNDICE DE TABLAS	vi
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
RESUMEN	viii
ABSTRACT	x
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Presentación del problema	1
1.2 Objetivos	3
1.3 Hipótesis y Predicciones	4
2. MARCO CONCEPTUAL	5
2.1 Metabolismo	5
2.2 Curvas de habitabilidad	6
2.3 Velocidad crítica	7
2.4 Costo de transporte	8
2.5 Relevancia y consecuencias ecológicas	9
3. METODOLOGÍA	11
3.1 Modelo de estudio	11
3.2 Captura	13
3.3 Respirometría	13
3.4 Determinación consumo de oxígeno	14
3.5 Análisis de metabolismo aeróbico	14
3.6 Velocidades de flujo de agua	15
3.7 Velocidad crítica V_{crit}	15
3.8 Costo de transporte	15



3.9 Análisis estadístico	16
4. RESULTADOS	17
4.1 Consumo de oxígeno	17
4.1.1 Zona Norte: Choapa	18
4.1.2 Zona Centro: Bío-Bío	19
4.1.3 Zona Sur: San Pedro	21
4.2 Costo de transporte COT	23
4.3 Velocidad crítica V_{crit}	27
4.4 Parámetros fisicoquímicos	29
5. DISCUSIÓN	30
6. CONCLUSIONES	37
7. REFERENCIAS	39



ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1	Resumen de las zonas de estudio y de las especies seleccionadas en cada una de las cuencas.
Tabla 2	Costos de transporte asociados a dos velocidades a 10°C y a una velocidad experimental a 20°C de las especies de peces estudiados
Tabla 3	Velocidades críticas (promedio y desviación) de las distintas especies de peces a temperatura ambiental.
Tabla 4	Parámetros fisicoquímicos considerados en las 3 zonas hidrográficas del modelo de estudio en Febrero 2009.



RESUMEN

El recurso hídrico y la pérdida de diversidad son temas que deben ser abordados funcionalmente para avanzar en la protección ambiental en nuestro país. Tanto los aspectos de cantidad y calidad del agua de los ríos como la biodiversidad de los ecosistemas acuáticos debieran ser considerados a la hora de realizar una gestión ambiental integrada. Sin embargo, aun cuando los estudios en fauna íctica de agua dulce en Chile han proporcionado un elevado nivel de conocimiento de las características poblacionales, biogeográficas, taxonómicas, filogenéticas y reproductivas, entre otras, un área escasamente explorada es la ecofisiología de estos organismos.

En este trabajo se entrega una aproximación experimental que intenta relacionar gasto de energía y habitabilidad en peces chilenos. Específicamente, se obtuvo la velocidad crítica y el costo de transporte asociado al desplazamiento en función de la velocidad de caudal en peces endémicos e introducidos de agua dulce a lo largo de un gradiente latitudinal. Paralelamente se propone el uso de la tasa metabólica como estimador de habitabilidad de las especies y poblaciones, durante el período primavera-verano.

En términos generales, hemos encontrado diferencias a nivel intra e inter-específico en la respuesta fisiológica a la temperatura y velocidad de flujo de agua en terreno. Específicamente, se ha encontrado que la velocidad crítica y el costo de transporte varían de acuerdo a las condiciones del cauce que habita la especie, corroborando con esto que el consumo de oxígeno de los peces aumenta con la temperatura del agua y que el costo de transporte es menor a temperaturas bajas.

Estos resultados tienen el potencial uso como estimador de los requerimientos de velocidad de contracorriente, temperatura y de oxígeno mínimos adecuados de las distintas poblaciones. Esto permitiría mejorar la calidad de las aguas y los ecosistemas lóticos con el objetivo de optimizar el manejo y conservación de parte de la fauna íctica chilena. Desde esta perspectiva, esta primera aproximación podría ser el punto de partida en el estudio de los aspectos energéticos relacionados con las

variables físico-químicas del ambiente acuático, lo que pudiera ser utilizado como indicador de las condiciones ecológicas de dichos sistemas.



ABSTRACT

Water resources and Diversity lost are issues that must be tackled functionally to advance environmental protection in our country. Both quantity and quality aspects of river's water such as biodiversity of aquatic ecosystems should be considered when performing an integrated environmental management. However, although studies in freshwater fish fauna in Chile have provided a high level knowledge of the population, biogeographic, taxonomic, phylogenetic and breeding characteristics, among others, a poorly explored area is the ecophysiology of these organisms.

This work presents an experimental approach that tries to relate energy expenditure and habitability on Chilean fish. Specifically, it was obtained the critical speed and the cost of transport related to displacement as a function of flow velocity on endemic and introduced freshwater fishes along a latitudinal gradient. This study also proposes the use of metabolic rate as an estimator of the habitability in species and populations during the spring-summer period.

In general, we found differences at an intra and inter-specific level on the physiological response to temperature and water flow rate on the field. Specifically, we found that the critical speed and the cost of transport varies according to the conditions of the river bed where the species lives, corroborating that the oxygen consumption of fish increases with water temperature and also the cost of transport is lower in low temperatures.

These results have potential use as an estimator of speed counterflow, temperature and oxygen minimum adequate requirements of different populations. This would improve water quality and lotic ecosystems in order to optimize the management and conservation of the Chilean fish fauna. From this perspective, this first approach could be the starting point on the study of the energy aspects related to physical-chemical variables of the aquatic environment that could be used as an indicator of the ecological conditions of those systems.

1. INTRODUCCIÓN

1.1 Presentación del problema

El año 2005, la Organización para la Cooperación y el Desarrollo Económico (OCDE) y la Comisión Económica para América Latina (CEPAL) entregaron un informe sobre el desempeño ambiental de Chile. Este trabajo abarca el período 1990-2004, acerca de los principales avances en ámbitos como aire, energía, agua, naturaleza y biodiversidad, su integración con los aspectos económicos y de cooperación internacional, cuyo resultado final plantea un conjunto de 52 recomendaciones en los distintos temas para avanzar en la protección ambiental en nuestro país.

El recurso hídrico y la pérdida de biodiversidad presentaron uno de los mayores impactos debido a la diversidad de estos ecosistemas existente en nuestro país. El informe destaca la pobre calidad de las aguas en algunos ríos y lagos, debido principalmente a los vertidos urbanos e industriales de residuos líquidos no tratados (DS N° 90), lo que pone en peligro una proporción importante de las especies de agua dulce, no existiendo objetivos de calidad de agua orientados a la conservación de ecosistemas acuáticos. Por tanto, el informe recomienda el desarrollo integrado de control de cuencas para mejorar el manejo de los recursos hídricos y establecer objetivos de calidad de las aguas, orientados a la conservación y protección de tales ecosistemas. El énfasis en este último punto, radica en mejorar la práctica *in situ* del desarrollo sustentable en nuestro país, es decir, integrar producción y economía con protección y conservación del medio ambiente en el manejo del recurso hídrico estableciendo un régimen sólido para los caudales ecológicos mínimos y normas biológicas sobre la calidad del agua. Dentro de este contexto, la Ley General de Bases de Medio Ambiente (LGMA) del año 1994 incluye la mantención de los caudales mínimos de agua en los ríos para la perduración de su biodiversidad, de forma tal, que se tomen en consideración para el otorgamiento de derechos de aguas superficiales y subterráneas, para actividades como riego, vertidos de efluentes por empresas, usos hidroeléctricos, entre otros. Por lo tanto, uno de los tópicos que debe ser abordado para mejorar el manejo y control de cuencas corresponde a los aspectos biológicos de los ecosistemas acuáticos que cohabitan dentro o a orillas de ellos. Uno

de los componentes biológicos que resultan preponderantes por su estado de conocimiento y conservación corresponde a la ictiofauna nativa e introducida de los sistemas límnicos.

En Chile, la fauna íctica de agua dulce presenta una alta especificidad, caracterizada por una escasa diversidad, pequeños tamaños corporales, estar adaptada a ríos de condiciones extremas y un alto nivel de endemismo, no sólo a nivel de especies sino que también a nivel de género y familia (Campos et al. 1993a, Vila et al. 1999a, Dyer 2000). Además, hay que destacar la gran importancia evolutiva de esta fauna, ya que algunos taxos son considerados primitivos como el grupo de los Siluriformes con la Familia Diplomystidae, considerada la más primitiva del orden Siluroidei representados por *Diplomystes chilensis* y *Diplomystes nahuelbutaensis* (Arratia 1987) Por lo tanto, es de gran importancia su estado de conservación para evitar la extinción de una familia fundamental para entender la biología evolutiva de los peces chilenos (Campos et al. 1998).

En este sentido, es preocupante el aumento progresivo de la introducción de especies exóticas, debido a que afecta la estabilidad de los ecosistemas mediante un aumento en la presión depredatoria sobre las especies nativas (Campos 1970, Campos et al. 1998). Por otro lado, la progresiva alteración del hábitat, principalmente por fragmentación (e.g. construcción de embalses y canalización) y por la disminución de la calidad del agua (e.g. por contaminación, eutrofización y salinización), sumado a cambios en el caudal de los ríos que afectan las características hidrológicas de los mismos debido a la inestabilidad del clima (e.g. disminución de las precipitaciones y aumento de las sequías) y la disminución de la vegetación acuática y ripariana que son la fuente primaria de alimentación de las especies endémicas, también influyen en la disminución de sus poblaciones (Campos et al., 1998). Por lo anterior, resulta urgente implementar mejoras en el manejo y conservación de la fauna íctica nacional por medio de la integración y comprensión de los ciclos de vida de las especies (Habit 2005b).

En la actualidad, las metodologías implementadas en áreas de manejo y conservación de la fauna íctica radican en determinar criterios y parámetros que relacionen el conocimiento del entorno geográfico con los aspectos biológicos y

ecológicos de los ecosistemas correspondientes, tales como distribución, condiciones poblacionales y condiciones del hábitat (Campos et al. 1998). Sin embargo, tal procedimiento no integra las características propias del individuo, como su fisiología o comportamiento, que son factores relevantes para una mejor comprensión del hábitat natural. Aun cuando algunos aspectos de la morfología, evolución, ecología, reproducción y crecimiento han sido detallados en la literatura (Arratia 1983, Campos 1993 a,b, Habit 1994, Vila 1996, Vila 1999a, Dyer 2000, Habit 2005 a,b, 2006) son escasos los estudios nacionales que aborden la respuesta fisiológica de los peces continentales a variaciones en factores ambientales (e.g., Fuentes et al. 2005)

En este Seminario de Título se integró de manera explícita la respuesta energética de peces de sistemas límnicos con su hábitat mediante la obtención de la velocidad crítica de resistencia de flujo de agua (V_{crit}) y el costo de transporte (COT) el que relaciona el gasto energético del individuo con su desplazamiento (Schmidt-Nielsen 1972, 1997). Así este estudio constituye uno de los primeros intentos por incluir una aproximación experimental que integre los requerimientos energéticos y restricciones fisiológicas de los individuos en la conservación y protección de ecosistemas acuáticos.

1.2 Objetivos

General

Realizar una estimación de la habitabilidad en peces endémicos e introducidos a partir del estudio de parámetros energéticos y locomotores, que permita mejorar sus antecedentes biológicos y mejorar su estado actual de conservación.

Específicos

(1) Obtención de un perfil de gasto energético en función de la velocidad de flujo de caudal en peces endémicos e introducidos.

(2) Determinar la velocidad crítica de flujo de agua que representa el máximo de resistencia de tres especies de peces endémicos y dos especies de peces introducidos.

(3) Determinar el costo de transporte de una especie de pez endémica y dos especies de peces introducidos en función de la temperatura ambiental.

(4) Estimación de la habitabilidad utilizando como parámetros la velocidad crítica, el costo de transporte y la temperatura ambiental.

1.3 Hipótesis y Predicciones

Debido a su éxito invasivo en los sistemas dulceacuícolas chilenos se hipotetiza que las especies introducidas presentan mejores condiciones de habitabilidad respecto de las especies endémicas.

Específicamente, esperamos encontrar diferencias intra- e inter-específicas en la capacidad locomotora y en la eficiencia de transporte, presentando las especies introducidas mayores velocidades críticas de nado y menores costos de transporte respecto de las especies endémicas.

2. MARCO CONCEPTUAL

2.1 Metabolismo

El metabolismo de un organismo se puede definir como la totalidad de los procesos químicos que es capaz de realizar, integrando la suma de todas las reacciones bioquímicas en un período determinado. En este sentido, la tasa metabólica se refiere a la cantidad de energía utilizada en tales procesos por unidad de tiempo (Schmidt-Nielsen 1997). Se define como tasa metabólica estándar (TME) al metabolismo de un animal en reposo y ayunas, a una temperatura determinada. La TME de algunos ectotermos puede depender de su historia térmica previa, debido a la compensación metabólica o aclimatación térmica (Schmidt-Nielsen 1997). Aun cuando esta medida entrega información de los costos metabólicos de las actividades desarrolladas por los animales bajo condiciones controladas de laboratorio, puede sin embargo ser utilizada para estimar las capacidades de los organismos en condiciones naturales (Bozinovic 2003).

Uno de los factores ambientales que más afecta los procesos fisiológicos de los organismos es la temperatura. En particular, esta variable ha sido considerado el “factor ecológico maestro” para los peces (Brett 1971) debido a que funciones fisiológicas importantes como crecimiento, rendimiento natatorio y tasa metabólica activa están completamente expuestos a los cambios que pudiese presentar (Beamish 1978). Está ampliamente documentado que la tasa metabólica se incrementa a medida que la temperatura del agua aumenta. Además, existiría una temperatura óptima para el desempeño fisiológico de los peces de manera que estos son capaces de seleccionar el ambiente térmico más favorable para un rendimiento óptimo, ya sea modificando su comportamiento (preferencia / evitación) o su fisiología (aclimatación / adaptación) de acuerdo a la escala temporal seleccionada (Brett 1964, Beamish 1978, Randall & Brauner 1991, Videler 1993, Kita et al. 1996, Taylor et al. 1997, Farrell et al. 2003, Lee et al. 2003, Fuentes et al. 2005, Claireaux et al. 2006, Ohlberger et al. 2007). Así, la comprensión de los mecanismos fisiológicos que limitan y ajustan la tolerancia térmica ha adquirido un interés renovado frente a la disminución de volumen del agua de los sistemas, al calentamiento global y a los

cambios asociados en la distribución de animales ectotermos, en este caso en particular, a la ictiofauna nacional.

Por otro lado las estimaciones metabólicas han sido utilizadas con frecuencia para estimar los costos asociados a variaciones en variables ambientales y cómo éstas pueden afectar el presupuesto energético. Por ejemplo, el incremento del flujo de agua (flujo de caudal) aumenta la energía requerida para mantenerse en el ambiente. Esto no necesariamente corresponde a energía utilizada en el nado pero puede ser incremento de la energía requerida para mantener la posición en su ambiente natural (Brett 1964, Beamish 1978, Videler 1993, Rosen & Trites 2002; Farrell et al. 2003, Ohlberger et al. 2006, McKenzie et al. 2007). Además, diversos estudios han demostrado que existe un incremento en la tasa de consumo de oxígeno con el aumento en la velocidad del agua (velocidad de nado) que puede ser lineal, semilogarítmico o exponencial (Brett 1964, Beamish 1978, Videler 1993, Sepulveda & Dickson 2000, Plaut 2001, Korsmeyer et al. 2000; Lee et al. 2003, Claireaux et al. 2006).

Por lo tanto, es evidente que el conocimiento de todos los aspectos del metabolismo energético son de una importancia fundamental en fisiología ecológica constituyendo uno de las contribuciones más importantes en este campo (Bozinovic 2003).

2.2 Curvas de habitabilidad

En sistemas acuáticos, la habitabilidad se relaciona con la presencia o ausencia de una especie en particular con características hidráulicas de la corriente, entre las que se encuentran la velocidad de flujo del agua, profundidad y sustrato del fondo (EULA 2000). La metodología IFIM, sobre la base de mediciones en terreno y una modelación computacional, permite estimar la calidad y disponibilidad del hábitat para las especies de interés en función del caudal pasante por un cauce natural siendo comúnmente utilizadas dos curvas de habitabilidad: curvas de disponibilidad de hábitat y curvas de preferencia del hábitat (EULA 2008)

Las curvas de disponibilidad de hábitat se establecen efectuando aforos en cinco secciones transversales de un río que son seleccionados por representar tramos

de hábitat característicos. El procedimiento es realizar un mínimo de 10 verticales de medidas y en cada vertical se efectúan 3 medidas de velocidad, o un número mayor si la altura es grande y menor si la altura es pequeña. El caudal se obtiene por integración de la velocidad sobre el área de escurrimiento. También, se obtienen las distribuciones de velocidad en la sección para cada caudal aforado. Estos datos se utilizan para construir curvas de velocidad en función del ancho de la sección. Finalmente, con los datos y cálculos anteriores se determina la disponibilidad de hábitat para cada una de las especies y estados de desarrollo de peces en cuestión (EULA, 2000).

Por otro lado, las curvas de preferencia de hábitat se confeccionan obteniendo información de la abundancia de las especies en estudio separándolas de acuerdo a los estados de vida y a los biotipos donde se encuentran (ya sea en el área de estudio como en otras áreas del río por un período de tiempo determinado, e.g. 1995-2008). Con esta información, se construyen gráficos de abundancia en función de las variables del biotipo (e.g. velocidad de corriente, profundidad y tipo de sustrato) (EULA, 2000).

2.3 Velocidad crítica

Debido a que la mayoría de las especies de peces carece de sistemas de defensa contra depredadores, el potencial de nado y los distintos tipos de nado constituye la única estrategia para evitar o sobrevivir a un ataque. Así, el rendimiento natatorio es considerado una característica determinante en la sobrevivencia de muchas especies de peces (Beamish 1978, Videler 1993, Plaut 2001). Desde esta perspectiva, la velocidad crítica de nado V_{crit} es una de las variables más utilizadas y que se ha convertido en el principal parámetro comparativo a nivel intra e interespecífico (Brett 1964, Beamish 1978).

La V_{crit} es definida como la velocidad a la cual un pez es incapaz de alejarse de manera autónoma de la parte posterior de una cámara de nado. Esta definición surge operacionalmente debido al procedimiento experimental, que consta de un túnel con flujo de contracorriente a diferentes velocidades (Brett 1964). La velocidad

crítica de nado puede ser presentada como un valor absoluto de velocidad de nado (cm s^{-1}) o como un valor relativo de velocidad de nado en función del tamaño o largo corporal (LC s^{-1}) siendo LC el largo corporal de los individuos.

La velocidad crítica de nado es frecuentemente utilizada debido a que constituye una herramienta poderosa para evaluar los efectos de diferentes factores que afectan la capacidad de nado de los peces, tales como la temperatura, salinidad, tasa de alimentación, pH, masa corporal, efectos de ataques externos y efectos toxicológicos por contaminantes, entre otros (Nelson 1989, Plaut 2001)

2.4 Costo de transporte

Según el principio de asignación de energía (Weiner 1992) la utilización de energía a una función particular (e.g. locomoción) necesariamente disminuye la energía que será destinada al resto de las funciones vitales (e.g. crecimiento). Así, el costo de movimiento de un individuo es un componente crítico en el presupuesto energético de un animal, especialmente el desempeño locomotor en fauna acuática debido a lo vital que resulta para su adecuación biológica el rendimiento y eficiencia natatoria (Videler 1993, Plaut 2001, Rosen & Trites 2002, Ohlberger et al. 2006).

Diversas especies de peces y otros animales acuáticos ectotermos están sujetos a cambios estacionales o diarios en condiciones naturales, así como a modificaciones del ambiente por acción antrópica que pueden potencialmente afectar la capacidad y eficiencia de transporte. Por lo tanto, el estudio del efecto de las variables fisicoquímicas sobre la capacidad de transporte de peces endémicos e introducidos puede ser útil para estimar las consecuencias de dichas modificaciones ambientales sobre la biología de las distintas especies.

El costo de locomoción o costo de transporte es usado como una medida del gasto aeróbico de energía por unidad de distancia recorrida. Se calcula experimentalmente relacionando el consumo de oxígeno de un individuo en función de la velocidad de desplazamiento utilizando la relación entre la tasa metabólica (en

calorías o litros O₂) por gramo de animal (o Kg) por hora, a una determinada velocidad en kilómetros por hora (Schmidt-Nielsen 1972) como sigue:

$$\frac{\text{Tasa metabólica}}{\text{Velocidad}} \frac{\text{cal g}^{-1}\text{hr}^{-1}}{\text{km hr}^{-1}} = \text{cal g}^{-1} \text{km}^{-1}$$

2.5 Relevancia y consecuencias ecológicas

El uso de parámetros fisiológicos y energéticos como lo son la velocidad crítica de nado y el costo de transporte pueden ser un potencial indicador de las características del proceso de adecuación de los animales en la naturaleza. Los procesos biológicos (e.g. asimilación, crecimiento) y caracteres de historia de vida (e.g. tamaño de la camada) son algunos de los elementos más relevantes del nicho que afectan directamente el presupuesto energético de los individuos, y por lo tanto, la habilidad de los animales para hacer frente a las modificaciones en algunos factores o condiciones ambientales resulta crucial para su éxito ecológico y reproductivo (Bozinovic 2003)

En el caso particular de los peces, aumentos de la temperatura ambiental afectan directamente la tasa metabólica e indirectamente, mediante cambios en la disponibilidad de oxígeno, salinidad y el pH, la capacidad natatoria de los individuos (Nelson 1989; Randall & Brauner, 1991). Por eso, es importante establecer el efecto de las variables ambientales sobre la capacidad de nado y las consecuencias ecológicas asociadas a las modificaciones de tales variables (Plaut 2001).

En Chile, todas las especies nativas son depredadoras carnívoras y, al igual que la mayor parte de la fauna íctica introducida de salmónidos, se alimentan de presas bentónicas, principalmente crustáceos decápodos y larvas de insectos (Campos et al. 1993, Ruiz et al. 1993, Vila et al. 1999a). Los peces carnívoros son generalmente depredadores visuales, y la presencia de una presa en su dieta depende de la disponibilidad en que se encuentre, su detección y selección (Wootton 1998). Por lo tanto, la disponibilidad como la probabilidad de detección fluctúan considerablemente en las zonas rítrónicas de los ríos chilenos, debido a la alta variabilidad estacional en caudal, temperatura y sedimentos que presentan estos

sistemas, lo cual alteraría los patrones de interacciones ecológicas entre especies nativas e introducidas.

Por ejemplo, *Diplomystes nahuelbutaensis* presenta una baja fecundidad y huevos de gran tamaño (Vila et al. 1996). Además, debido a su alta especialización en el uso del espacio (habita ambientes típicamente ritrales, con sustratos de gravilla y bolones, de bajas temperaturas y alta oxigenación) la conservación de esta especie se prevé una tarea difícil. Además, la abundancia de depredadores y las distintas ofertas de alimento de una cuenca a otra, modifican el entorno de tal manera que podrían estar ocasionando una presión depredatoria sobre bagres medianos y grandes debido a la competencia de hábitat para reproducción y alimentación (Habit 2005b) siendo los individuos menos flexibles los que se vean en desventaja, estando latente el peligro de extinción (Campos et al. 1998). Para evitar tal efecto, se han aplicado ciertas medidas de manejo, tales como la translocación de ejemplares lo que ha permitido la recuperación de poblaciones en áreas que han sido intervenidas (Habit et al. 2002).

La fauna íctica Chilena es escasa, habiéndose descrito tan sólo 44 peces para el territorio nacional y de éstas, 81% son endémicas de la provincia biogeográfica chilena y 40% se encuentran clasificadas en peligro de extinción (Habit et al. 2006). Sumado a lo anterior, la pendiente que drenan los ríos del territorio nacional es alta, característica que se relaciona habitualmente con velocidades elevadas, dificultándole a los peces remontar, lo que limita la distribución de su hábitat a alturas menores a los 1.000 a 1.500 msnm (CONAMA, 2006) Así, considerando su origen, porcentaje de endemismo y retención de caracteres primitivos, este conjunto faunístico es de un alto valor biogeográfico y de conservación, lo que hace imprescindible disminuir su desconocimiento para fomentar su preservación (Vila 1999a, Dyer 2000, Habit et al. 2006)

3. METODOLOGÍA

Este estudio se desarrolló estimando el gasto energético de los peces en función de la temperatura ambiente y de la velocidad de flujo de agua en terreno en tres sectores geográficos distintos de Chile. Para tal efecto, se utilizó, como mínimo, dos temperaturas contrastantes (10°C y 20°C) y cuatro niveles de velocidad de corriente. Además, se estimó la velocidad crítica de flujo de agua que presenta la mayor resistencia del individuo contra el caudal, simulado en un sistema de contracorriente. Estas determinaciones se analizaron en función del consumo de oxígeno usando la tasa metabólica como estimador de la habitabilidad.

3.1 Modelo de estudio

El modelo de estudio de esta investigación fue planteado en 3 zonas hidrográficas de Chile central según Niemeyer & Cereceda (1984) como se enuncian a continuación:

- **Zona norte:** ríos en torrente de régimen mixto en la zona semiárida de la cuenca del río Choapa (31°39'S – 71°38'W)
- **Zona centro:** ríos en torrente de régimen mixto en la zona subhúmeda de la cuenca del río Bío-Bío (37°45'S – 71°45'W)
- **Zona sur:** ríos tranquilos con regulación lacustre de la zona húmeda de la cuenca del San Pedro (39°52'S – 73°18'W)

Las localidades seleccionadas del modelo del estudio corresponden a Cuncumén en la zona semiárida (IV Región de Coquimbo), Ralco en la zona subhúmeda (VIII Región de Bío Bío) y Los Lagos en la zona húmeda (XIV Región de los Ríos). En la Figura 1 se muestra el detalle de las zonas seleccionadas con su respectiva cuenca hidrográfica:

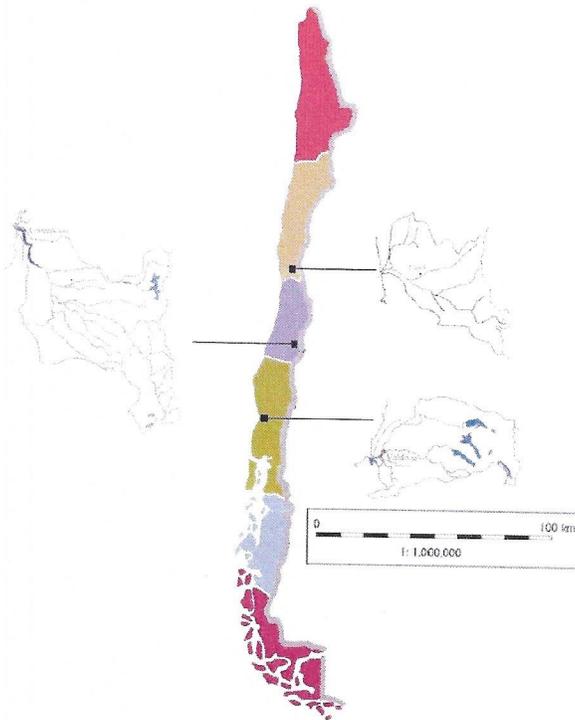


Fig.1 – Mapa hidrográfico de Chile. Río Choapa en la zona Norte, Río Bio-Bío en la zona Centro y Río San Pedro en la zona Sur (Niemeyer & Cereceda, 1984)

Las especies fueron seleccionadas de acuerdo a la mayor representatividad en abundancia que presentan en las zonas de estudio. Además, se utilizó a la trucha arcoiris como control en los tres sistemas. Las zonas y las especies utilizadas se muestran en la tabla 1.

Norte (Cuenca del Río Choapa)
Pejerrey (<i>Basilichthys microlepidotus</i> Jenyns, 1842)
Trucha arcoiris (<i>Oncorhynchus mykiss</i> Walbaum, 1792)
Centro (Cuenca del Río Bio-Bío)
Tollo (<i>Diplomystes nahuelbutaensis</i> Arratia, 1987)
Trucha arcoiris (<i>Oncorhynchus mykiss</i> Walbaum, 1792)
Sur (Cuenca del Río San Pedro)
Puye (<i>Galaxias maculatus</i> Jenyns, 1842)
Trucha arcoiris (<i>Oncorhynchus mykiss</i> Walbaum, 1792)
Trucha café (<i>Salmo trutta</i> Linnaeus, 1758)

Tabla 1- Resumen de las zonas de estudio y de las especies seleccionadas en cada una de las cuencas.

3.2 Captura

Para la captura de los individuos se utilizó un sistema de pesca eléctrica, el cual utiliza una serie de impulsos eléctricos que paralizan a los peces, los que son capturados vivos con una red de mano. Una vez obtenido los ejemplares vivos, estos se midieron en su longitud total (± 0.01 cm) y pesaron (± 0.01 g), para luego proceder a las determinaciones respirométricas. Finalmente, los especímenes fueron devueltos vivos al río.

3.3 Respirometría

Para las determinaciones de consumo de oxígeno y de la velocidad crítica se utilizó un sistema de respirometría para peces semi-cerrado (intermitente) Swim tunnel 10 (Loligo Systems, Dinamarca). El sistema consiste en una doble cámara de 95 x 40 x 24 cm, la que presenta conductos y flujos diferentes de agua y de oxígeno disuelto. La sección de testeo de 40 cm x 10 cm x 10 cm, corresponde a una cámara de 10 litros, lugar donde se introduce el animal determinando el consumo de oxígeno del pez de manera activa, por medio de su ejercicio fisiológico, biomecánico, cinético y de comportamiento. Este sistema permite visualizar el flujo y el nado del pez por ambos lados del equipo. El listado de componentes se muestra en la Figura 2.

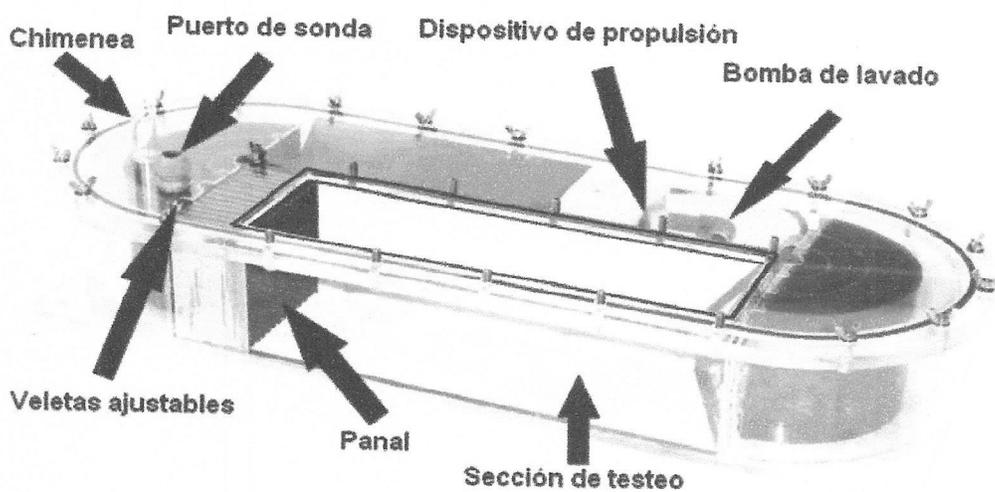


Fig.2 – Respirómetro Swim tunnel 10 (Loligo Systems, Dinamarca).

3.4 Determinación consumo de oxígeno

El protocolo experimental del respirómetro es resumido a continuación. Las condiciones experimentales (temperatura, presión parcial O₂, pH, entre otras) que son determinadas previamente son mantenidas por un programa computacional. El programa comienza a funcionar dando la línea base del oxígeno disuelto. El pez se introduce en la sección de análisis, dejándolo ahí el tiempo necesario, idealmente hasta que llegue a un nivel mínimo de estrés (estimado a partir del registro de presión parcial de oxígeno), Sin embargo, debido a que las determinaciones se realizaron *in situ* este tiempo no sobrepasó los 30 minutos (Fuentes et al. 2005). Luego, las determinaciones del consumo de oxígeno son medidas de manera computarizada utilizando un oxímetro, con un flujo intermitente de recirculación de agua para cada medición. Durante el experimento las condiciones experimentales son controladas o modificadas de acuerdo al comportamiento del pez. Este procedimiento se puede repetir las veces que sea necesario de acuerdo a las variaciones en velocidad de flujo y temperatura del agua que sean requeridas para el cálculo de costo de transporte de cada especie y/o población.

3.5 Análisis de metabolismo aeróbico

El metabolismo energético se obtuvo de manera indirecta determinando la concentración de oxígeno disuelto en la cámara metabólica. Así, se calculó la disminución en la concentración de oxígeno MO₂ [mgO₂ * kg⁻¹ * hr⁻¹] en función del tiempo en el medio acuoso, evitándose así alteraciones en los datos por el comportamiento de los peces por la manipulación de la sección de análisis. Por ello, se asume que el consumo de oxígeno medido puede aproximarse a la tasa metabólica de los peces mediante la siguiente ecuación:

$$MO_2 = 3600 * O_2 \text{ solubilidad } [mgO_2/l * kPa] * \text{pendiente } [kPa/s] * \text{vol. Resp } [l] * 1000 / \text{peso húmedo } [g^{-1}]$$

donde la pendiente se calcula de la siguiente forma:

$$\text{pendiente } [kPa/s] = O_{2n} - O_{2n-1} / \text{tiempo } n - \text{tiempo } n-1$$

y el volumen del respirómetro corresponde a:

Volumen respirómetro. = volumen cámara + volumen del tubo - volumen del organismo(s) (Loligo Systems, 2008). El volumen del organismo se estimó considerando una densidad equivalente a la unidad, asumiendo $1\text{kg} = 1\text{l}$ (Lee et al. 2003)

Los valores MO_2 resultantes de una regresión con un $r^2 < 0,95$ no fueron considerados en el análisis.

3.6 Velocidades de flujo de agua

Las velocidades de flujo utilizadas para las determinaciones metabólicas abarcaron un rango entre 30 cm s^{-1} y 170 cm s^{-1} a intervalos de 20 cm s^{-1} .

3.7 Velocidad crítica V_{crit}

La velocidad crítica de las especies seleccionadas se obtuvo por observación directa realizando un test de resistencia al nado de contracorriente. Se seleccionaron 10 individuos de cada especie y se midió su tolerancia a distintas velocidad de flujo de agua en la sección de análisis del respirómetro, determinando la velocidad máxima en que no logran mantener el nado. El valor obtenido fué expresado en cm s^{-1} (± 0.01)

3.8 Costo de transporte

Las curvas obtenidas relacionan el consumo de oxígeno del individuo de cada especie ($\text{mgO}_2 * \text{kg}^{-1} * \text{hr}^{-1}$) en función de la velocidad de flujo del caudal. Para estandarizar la velocidad, transformamos el valor obtenido de V_{crit} ($\text{cm} * \text{s}^{-1}$ a $\text{m} * \text{hr}^{-1}$) para obtener el gasto energético por unidad de distancia, denominado costo de transporte. Así, calculamos las pendientes de tales curvas a dos velocidades

experimentales cuyas unidades son $\text{mgO}_2 \cdot \text{kg}^{-1} \cdot \text{m}^{-1}$ como se muestra a continuación:

$$\frac{\text{Tasa metabólica (mgO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ hr}^{-1})}{\text{Velocidad (m hr}^{-1})} = \text{mgO}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ m}^{-1}$$

Estas estimaciones, corresponden a la cantidad de oxígeno consumido necesaria para mover un kg de masa corporal un metro de distancia (Schmidt-Nielsen 1972, 1997).

3.9 Análisis estadístico

Se realizaron regresiones lineales entre la tasa metabólica y la velocidad de flujo. Posteriormente se efectuó un análisis de homogeneidad de pendientes entre las curvas determinadas a distintas temperaturas. Para estimar las diferencias de velocidad crítica entre las distintas especies se realizó un análisis de covarianza usando la masa corporal como covariado y un test a posteriori de Fisher para compararlas. Para estimar las diferencias entre los costos de transporte a 10°C se efectuó un ANOVA de medidas repetidas utilizando como factores la velocidad y la especie, realizando un test a posteriori de Fisher para hallar diferencias entre los grupos. Para estimar diferencias entre los costos de transporte se realizó un ANOVA factorial utilizando como factores la temperatura y la especie. Los análisis fueron realizados con el programa Statistica 7.0 y los gráficos con el programa SigmaPlot 10.0

4. RESULTADOS

4.1 Consumo de oxígeno

Los resultados del consumo de oxígeno se presentan de manera separada de acuerdo a la distribución geográfica de las tres cuencas seleccionadas para este proyecto: Choapa, Bío-Bío y San Pedro.

En general, el consumo de oxígeno mostró una relación positiva y significativa con la velocidad de flujo. Esta asociación se representa de mejor manera por un modelo lineal. Los análisis de regresión para cada temperatura revelaron una asociación positiva y significativa en todos los casos. Para *Oncorhynchus mykiss* de la **zona Norte** se obtuvo los siguientes coeficientes de regresión: 10°C ($r^2 = 0,57$; $p < 0,0001$); 20°C ($r^2 = 0,76$; $p < 0,0001$) y 25°C ($r^2 = 0,87$; $p < 0,0001$). Paralelamente, el consumo de oxígeno se relaciona positivamente con la temperatura del agua. El análisis de homogeneidad de pendientes, de las regresiones realizadas para cada temperatura, reveló diferencias significativas entre las curvas ($F_{(3,7)}$, $p = 0,030$) (figura 3).

Para *Diplomystes nahuelbutaensis* de la **zona Centro** los análisis de regresión lineal entre el consumo de oxígeno y velocidad de flujo mostraron ser significativos para todas las temperaturas estudiadas: 10°C ($r^2 = 0,84$; $p < 0,0001$), 20°C ($r^2 = 0,75$; $p < 0,0001$) y 25°C ($r^2 = 0,40$; $p = 0,007$). Sin embargo, el test de homogeneidad de pendientes no mostró diferencias significativas entre temperaturas ($F_{(1,22)}$ $p = 0,306$) (figura 4).

Oncorhynchus mykiss de la **zona Centro** también presentó un aumento en el gasto energético a mayores velocidades de flujo del agua: 10°C ($r^2 = 0,61$; $p < 0,0001$) 20°C ($r^2 = 0,90$; $p < 0,0001$) y 25°C ($r^2 = 0,84$; $p < 0,001$). En estos ejemplares se evidenció una diferencia de pendientes significativa entre las temperaturas experimentales ($F_{(39,5)}$ $p < 0,0001$) (figura 5).

Oncorhynchus mykiss de la **zona Sur** también presentó una asociación significativa y positiva entre el consumo de oxígeno y la velocidad de flujo, obteniéndose los siguientes coeficientes de regresión: 10°C ($r^2 = 0,89$; $p < 0,0001$) y

20°C ($r^2 = 0,66$; $p < 0,0001$). En este caso el test de homogeneidad de pendientes no fue significativa ($F_{(2,23)} p = 0,146$) (figura 6).

En el caso de *Salmo trutta* de la zona Sur se obtuvo asociaciones significativas entre consumo de oxígeno y velocidad de flujo: 10°C ($r^2 = 0,92$; $p < 0,0001$) y 20°C ($r^2 = 0,79$; $p < 0,0001$), pero no se obtuvo diferencias significativas para las pendientes entre ambas temperaturas ($F_{(1,8)} p = 0,188$) (figura 7).

4.1.1 Zona Norte: Choapa

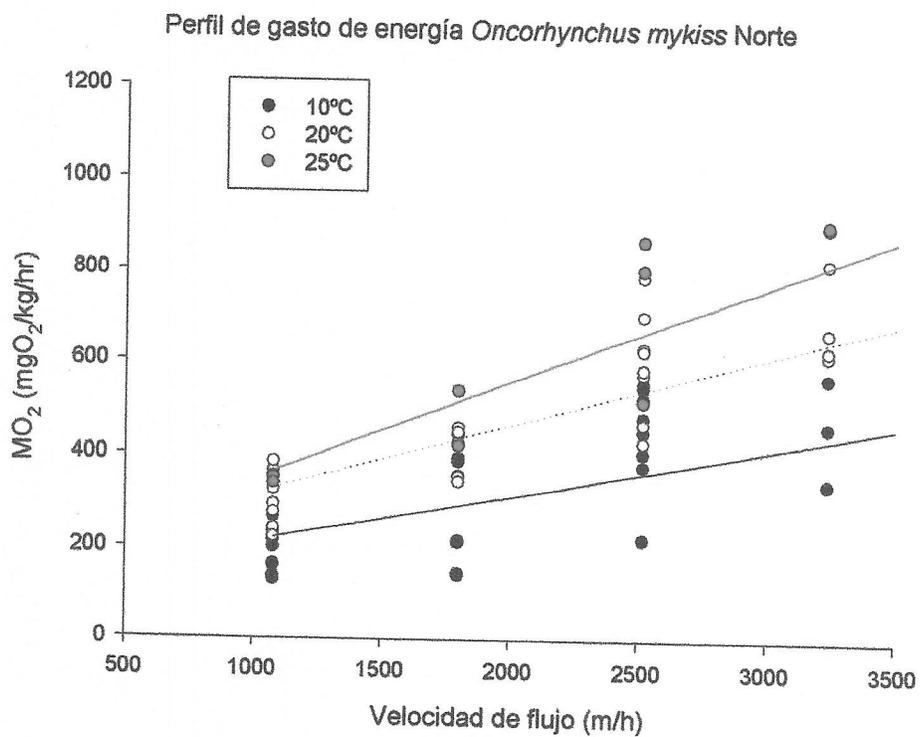


Fig.3- Perfil de gasto energético de *Oncorhynchus mykiss* de la cuenca del Choapa en función de la velocidad de flujo de caudal y de la temperatura ambiente con un $n_{total} = 71$

4.1.2 Zona Centro: Bío-Bío

Perfil de gasto energético *Diplomystes nahuelbutaensis*

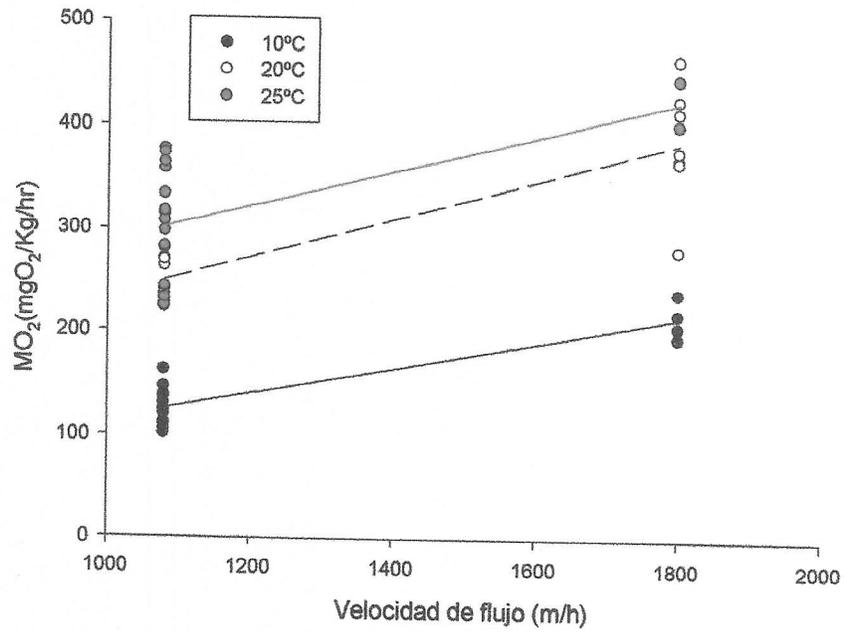


Fig.4- Perfil de gasto energético de *Diplomystes nahuelbutaensis* en función de la velocidad de flujo de caudal y de la temperatura ambiente con un $n_{total} = 50$

Perfil de gasto energético *Oncorhynchus mykiss* Centro

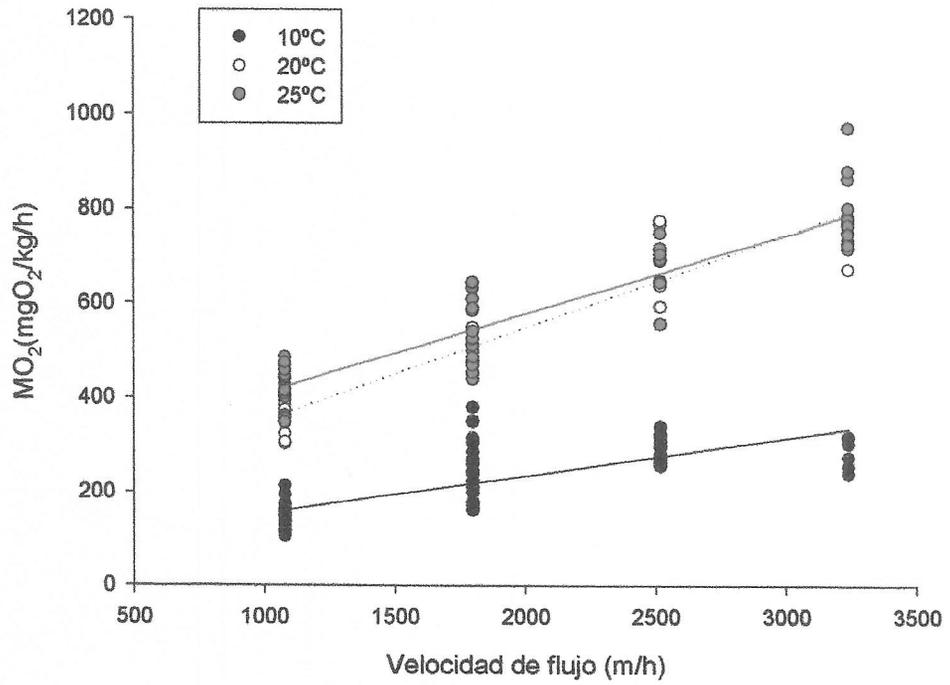
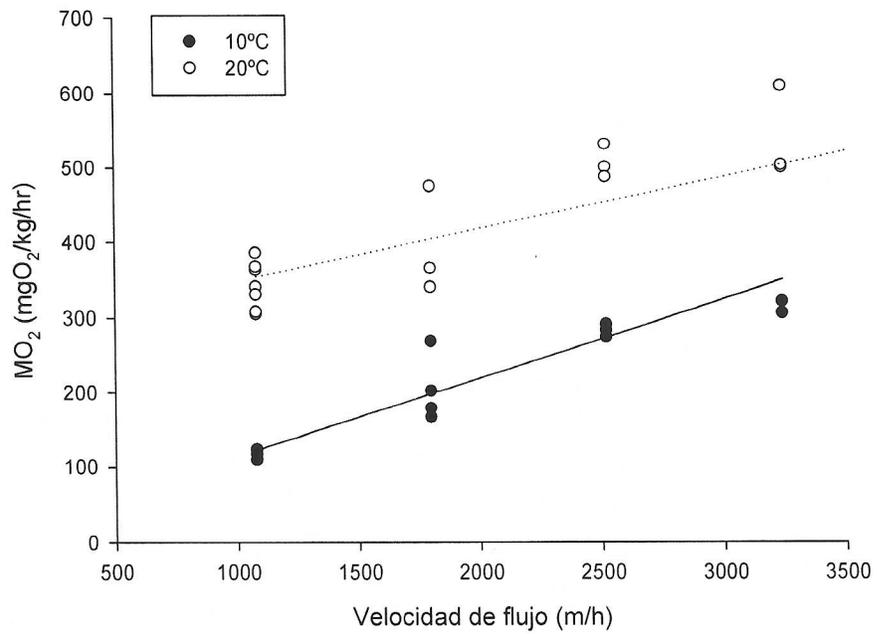


Fig.5- Perfil de gasto energético de *Oncorhynchus mykiss* de la cuenca del Bío-Bío en función de la velocidad de flujo de caudal y de la temperatura ambiente con un $n_{total} = 165$

4.1.3 Zona Sur: San Pedro

Perfil de gasto energético *Oncorhynchus mykiss* Sur



*Fig.6- Perfil de gasto energético de *Oncorhynchus mykiss* de la cuenca del San Pedro en función de la velocidad de flujo de caudal y de la temperatura ambiente con un $n_{total} = 32$*

Perfil de gasto energético *Salmo trutta*

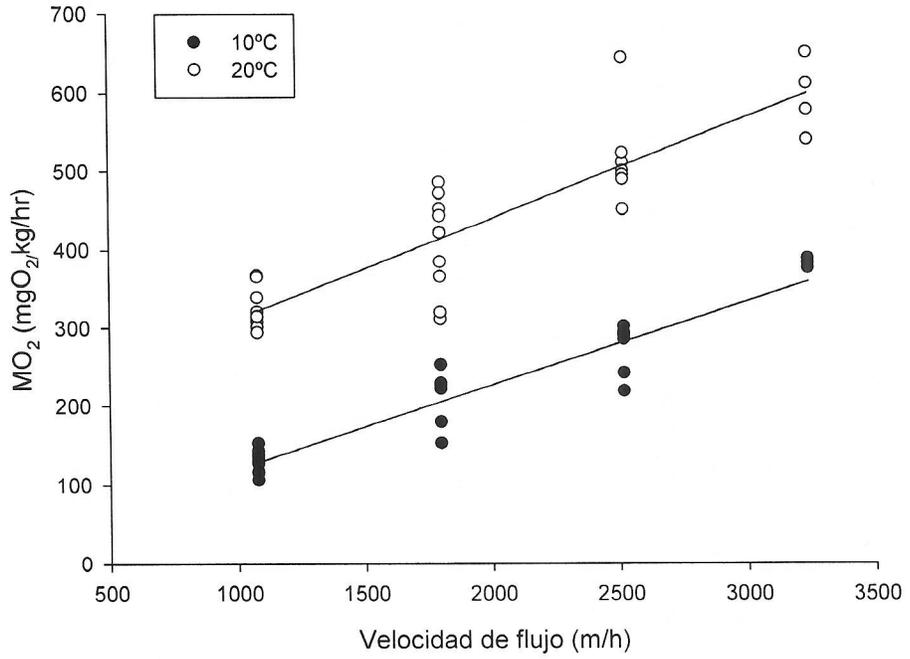
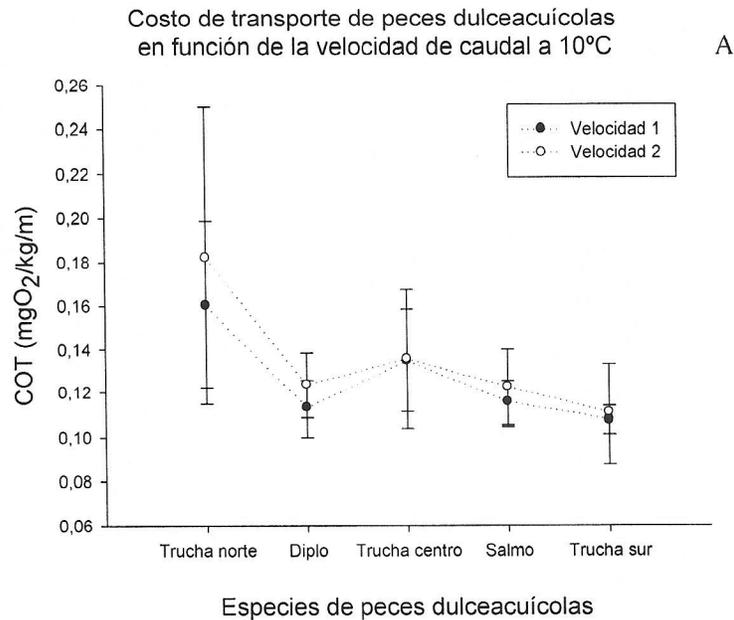


Fig.7- Perfil de gasto energético de *Salmo trutta* de la cuenca del San Pedro en función de la velocidad de flujo de caudal y de la temperatura ambiente con un $n_{total} = 59$

4.2 Costo de transporte COT

A partir de las curvas de consumo de oxígeno se calculó el costo de transporte del individuo por unidad de masa para las dos velocidades iniciales de flujo a 10°C, por ser una temperatura natural. Se realizó un ANOVA de medidas repetidas, encontrando diferencias entre las especies y poblaciones ($F_{(4,55)} = 9,430$; $p < 0,0001$) pero no para la velocidad ($F_{(1,55)} = 2,250$; $p = 0,139$). Por otro lado, se realizó un ANOVA factorial encontrando diferencias para la temperatura ($F_{(1,91)} = 818,16$; $p < 0,0001$) para la especie ($F_{(4,91)} = 16,141$; $p < 0,0001$) y para la relación ($F_{(4,91)} = 12,854$; $p < 0,0001$). En general, se observó un mayor costo de transporte en *Oncorhynchus mykiss* de la cuenca del Choapa respecto al resto de los peces dulceacuícolas. Por localidad, *Diplomystes nahuelbutaensis* en la cuenca del Bío Bío y *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca del San Pedro presentaron menores COT respecto a las otras poblaciones que compartían hábitat. Los resultados se muestran a continuación:



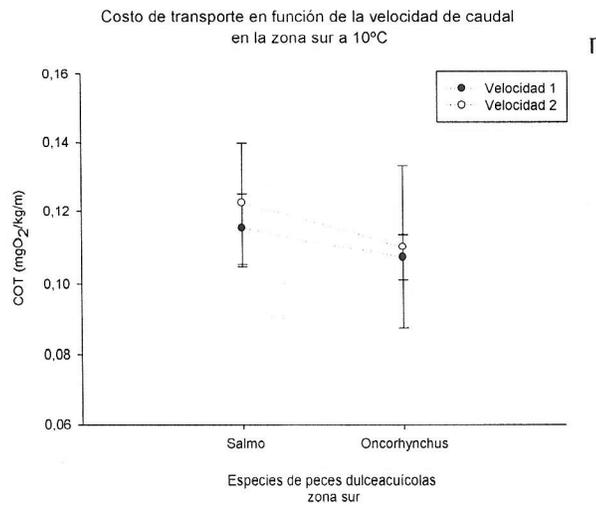
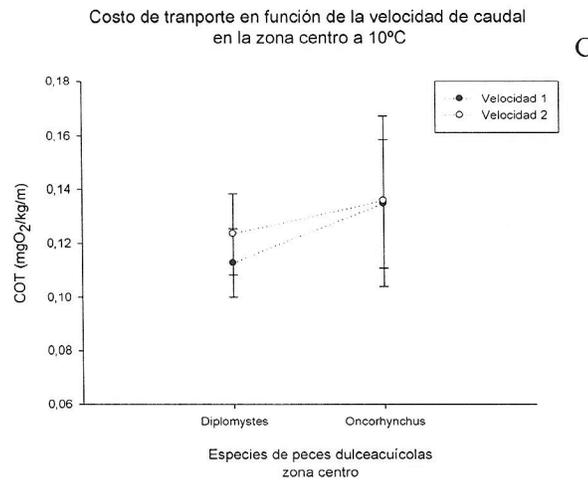
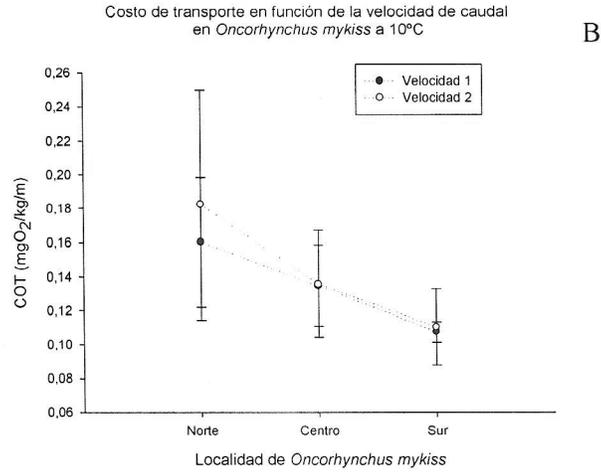


Fig. 8 – Costo de transporte en función de la velocidad de caudal a 10°C. A) Peces dulceacuicolas. B) *Oncorhynchus mykiss* por localidad. C) Zona centro. D) Zona sur

En la Tabla 2 se presentan los resultados de costo de transporte para todas las especies y poblaciones a 1080 y 1800 m h⁻¹ a 10°C y a 1080 m h⁻¹ a 20°C

Localidad	Sp	COT _{10°C} V ₁	COT _{10°C} V ₂	COT _{20°C} V ₁
Norte	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	0,1603 ± 0,038 ^a	0,1821 ± 0,068	0,2816 ± 0,050
Centro	<i>Diplomystes nahuelbutaensis</i>	0,1127 ± 0,013 ^{b,c,d}	0,1235 ± 0,015	0,2326 ± 0,020
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	0,1348 ± 0,024 ^c	0,1358 ± 0,032	0,3474 ± 0,03
Sur	<i>Salmo trutta</i>	0,1153 ± 0,0098 ^{c,d}	0,1223 ± 0,018	0,3001 ± 0,025
	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	0,1075 ± 0,0062 ^d	0,1104 ± 0,023	0,317 ± 0,028

Tabla 2 – Costos de transporte asociados a dos velocidades a 10°C y a una velocidad experimental a 20°C de las especies de peces estudiados. La unidad corresponde a mgO₂kg⁻¹m⁻¹. Diferentes letras denotan diferencias de COT V₁ entre las poblaciones a 10°C. Los n_{total 10°C} corresponden a 60 y n_{total 20°C} son 41.

El test a posteriori de Fisher reveló las siguientes diferencias entre los grupos (Tabla 2) como se definen a continuación:

10° C V₁ - V₂

Zona norte

Se encontró que el costo de transporte para *Oncorhynchus mykiss* de la cuenca del Choapa difiere significativamente con *D. Nahuelbutaensis* de la zona Centro (p < 0,0001), con *O. mykiss* de la zona Centro (p < 0,0001), con *S. trutta* de la zona Sur (p < 0,0001) y con *O. mykiss* de la zona Sur (p < 0,0001)

Zona centro

El COT para *Oncorhynchus mykiss* de la cuenca del Bío Bío tuvo diferencias significativas con *O. mykiss* de la cuenca del San Pedro (p = 0,0322)

10°C-20°C V₁

Zona norte

Encontramos diferencias en el costo de transporte para *Oncorhynchus mykiss* de la cuenca del Choapa con *D. nahuelbutaensis* de la zona Centro (p < 0,0001) y con *O. mykiss* de la zona Centro (p = 0,0062)

Zona centro

Se encontró que el costo de transporte para *Diplomystes nahuelbutaensis* difiere significativamente con *O. mykiss* de la zona Centro ($p = 0,046$), con *S. trutta* de la zona Sur ($p = 0,0016$) y con *O. mykiss* de la zona Sur ($p < 0,0001$). En tanto, *Oncorhynchus mykiss* de la cuenca del Bío Bío presenta diferencias significativa con *O. mykiss* de la zona Sur ($p < 0,0001$)

Zona sur

El costo de transporte para *Salmo trutta* de la cuenca del San Pedro tuvo diferencias significativas con *O. mykiss* de la zona Sur ($p = 0,0094$)

4.3 Velocidad crítica V_{crit}

La velocidad crítica presentó una relación positiva y significativa con el tamaño corporal ($F_{(1,51)} = 8,15$; $p = 0,0062$). Además, el resultado del ANCOVA reveló diferencias significativas entre las especies ($F_{(6,51)} = 3,1107$; $p = 0,0113$). En general, se observó una mayor velocidad de resistencia a la corriente de *Oncorhynchus mykiss* en las cuencas del Choapa y del Bío-Bío y de *Salmo trutta* en la cuenca del San Pedro. Las especies con menor resistencia a los cambios en la velocidad de la corriente corresponden a aquellas que no habitan en sectores torrentosos, esto es, en la zona norte pejerrey nortino, *Basilichthys microlepidotus*, en la zona central el tollo (bagre), *Diplomystes nahuelbutaensis* y en la zona sur el puye *Galaxias maculatus*. Así, estas poblaciones presentan las menores velocidades críticas. Los resultados se muestran a continuación en la Tabla 3.

Localidad	Especie	Individuos (n)	Promedio (cm s^{-1})
Norte	<i>Basilichthys microlepidotus</i> ^{a,b}	10	119±12,9
	<i>Oncorhynchus mykiss</i> ^c	10	134±19,5
Centro	<i>Diplomystes nahuelbutaensis</i> ^{c,d}	7	142,9±7,6
	<i>Oncorhynchus mykiss</i> ^e	9	165,6±23,5
Sur	<i>Galaxias maculatus</i> ^a	7	112,3±3,9
	<i>Oncorhynchus mykiss</i> ^{c,d}	8	139,5±33,7
	<i>Salmo trutta</i> ^{d,e}	8	157,5±15,8

Tabla 3- Las V_{crit} (promedio \pm desviación estándar) de las distintas especies de peces a temperatura ambiental. Letras denotan diferencias significativas entre las poblaciones.

El test a posteriori de Fisher reveló las siguientes diferencias entre los grupos (Tabla 3).

Zona Norte

Se encontró que la velocidad crítica para *Basilichthys microlepidotus* difiere significativamente con *D. nahuelbutaensis* Centro ($p = 0,010$), con *O. mykiss* Centro

($p < 0,0001$), con *O. mykiss* Sur ($p = 0,021$) y con *S. trutta* Sur ($p < 0,0001$). Por su parte, *Oncorhynchus mykiss* arrojó diferencias significativas con *O. mykiss* de la cuenca del Bío-Bío ($p = 0,00041$), *G. maculatus* Sur ($p = 0,019$) y *S. trutta* Sur ($p = 0,009$).

Zona Centro

La V_{crit} para *Diplomystes nahuelbutaensis* se diferenció de *O. mykiss* de la cuenca del Bío-Bío ($p = 0,016$) y *G. maculatus* de la zona Sur ($p = 0,0027$). En cambio, *Oncorhynchus mykiss* de la cuenca del Bío-Bío tuvo diferencias con *G. maculatus* de la zona Sur ($p < 0,0001$) y con *O. mykiss* de la cuenca del San Pedro ($p = 0,0047$).

Zona Sur

La velocidad crítica para *Galaxias maculatus* fue significativamente diferente a la observada en *O. mykiss* de la cuenca del San Pedro ($p = 0,0055$) y *S. trutta* de la zona Sur ($p < 0,0001$).

4.4 Parámetros fisicoquímicos

La caracterización de la calidad de agua de las cuencas seleccionadas fue analizada en terreno con datos *in situ*. Seleccionamos 3 parámetros obligatorios por ser significativos de acuerdo a la metodología establecida y estos fueron nuestros resultados:

Parámetros	unidad	Choapa	Bío-Bío	San Pedro
pH	unidad	9,1-7,9	8,71-7,66	7,5-7,0
Oxígeno disuelto	mg/L	12,3-7,8	10,8-8,58	10,1-8,9
Conductividad	μS / cm	439-241	147-89	81,7-48,9

Tabla 4- Parámetros fisicoquímicos considerados en las 3 zonas hidrográficas del modelo de estudio de Febrero 2009. Los datos numéricos se presentan como rango debido a que fue más de un lugar analizado. Choapa y Bío-Bío datos de terreno (CEA, 2009). San Pedro datos de literatura (DGA, 2009)

5. DISCUSIÓN

Consideraciones metodológicas

Existen diversas variables ambientales que pueden incidir en el costo de transporte y velocidad crítica tales como pH, salinidad, contaminación, fotoperíodo, entre otras (Nelson 1989, Randall & Brauner 1991, Videler 1993, Plaut 2001). Sin embargo, en este estudio, los síntomas de hipoxias, pH y salinidad fueron evitados debido a que se utilizó una sobre oxigenación para mantener la saturación, como mínimo, sobre un 90% y se utilizó la misma agua del ambiente natural de los individuos, cuyo pH y conductividad en ríos chilenos presenta un rango ligeramente básico y de agua dulce, respectivamente (DGA 2004). De esta manera, se tiene cierta seguridad que sólo la temperatura ambiente fue la variable que influyó sobre las tasas metabólicas de los individuos.

Según Berst & Simon (1981), los estudios comparativos de variables fisiológicas en peces debieran favorecer las estimaciones de terreno por cuanto estas permiten minimizar el efecto del estrés causado por el transporte y porque el agua natural puede ser utilizada. Por otro lado, diversos protocolos de experimentación se han sugerido para minimizar los artefactos experimentales. Por ejemplo, la recomendación para una adecuada recuperación a los cambios de temperatura experimental indica un rango de 8-12 h, debido a que éste es el período requerido para que el pez se recupere del estrés ocasionado (Plaut 2001). Aun cuando en nuestro caso las modificaciones de la temperatura ambiental fueron menores, los resultados indican que caen dentro del rango de lo documentado en la literatura (Kita et al. 1996, Sepulveda et al. 2000, Korsmeyer et al. 2002, Lee et al. 2003, Claireaux et al. 2006, McKenzie et al. 2007). Paralelamente, se ha sugerido que para determinar las velocidades críticas, es conveniente utilizar incrementos de 5cm s^{-1} por cada 30 min por individuo como lo propone Brett (1964). Sin embargo, nuevamente los resultados de este estudio, al menos en salmónidos, son similares a los reportados por Lee et al. (2003). De esta manera, se puede concluir que los parámetros estudiados en este trabajo son confiables y que nos permiten realizar las comparaciones entre especies y poblaciones.

Consumo de oxígeno

Nuestros resultados confirman lo ampliamente conocido respecto de que el consumo de oxígeno de los peces aumenta con la temperatura del agua (Brett 1964, Beamish 1970, Randall & Brauner 1991, Lee et al. 2003, Claireaux et al. 2006, Ohlberger et al. 2007). El aumento de la temperatura aumenta el metabolismo estándar dado el efecto general de la temperatura sobre las reacciones bioquímicas tales como la síntesis de proteínas durante el crecimiento, la desaminación de aminoácidos, el procesamiento mecánico y bioquímico de la comida y la actividad relacionada con la captura del alimento (Eccles 1985). Respecto a la relación entre el consumo de oxígeno y la velocidad de flujo, las regresiones de las curvas se ajustaron de mejor manera a una forma lineal. Sin embargo, en un estudio anterior realizado en una especie del mismo género (*Oncorhynchus*) Lee et al. (2003) encontraron que dicha relación se ajustaba significativamente a una curva exponencial. Creemos que diferencias en la escala de velocidades utilizadas en ambos estudios podría explicar las diferencias entre ambos.

Además, la comparación de las tasas de consumo de oxígeno entre especies y o poblaciones tiene a menudo asociada ciertas limitaciones. Por ejemplo, los distintos protocolos de modificaciones de temperatura y velocidad de flujo, el tipo de instrumento, el nivel de actividad previa de los animales, las diferentes condiciones climáticas (estacionalidad), diferentes dietas, entre otros factores pueden influir significativamente en estas determinaciones. Desde esta perspectiva, ciertamente hubo situaciones que no pudimos controlar por las limitaciones de tiempo que conlleva un procedimiento en terreno. Por lo tanto, a pesar de los favorables y esperados resultados obtenidos, creemos pertinentes realizar tal procedimiento en condiciones de laboratorio debido a la mayor rigurosidad y control que se tiene de los factores ambientales. Un caso interesante que no abordamos fue las diferencias que produce la temperatura en la V_{crit} . Nelson (1989) y Randall & Brauner (1991) encontraron que se puede esperar un incremento en la velocidad crítica de nado con un decrecimiento en la temperatura o viceversa, por limitaciones fisiológicas y por la disponibilidad de oxígeno presente en el agua. Estas limitaciones tienen relación con el poder contráctil del músculo en peces y modificaciones en la osmoregulación de

los mismos que hace decaer el poder locomotor de los individuos. Así, el efecto de la disponibilidad de O₂ sobre la capacidad de nado debiera ser analizado en el futuro en la fauna Chilena.

Velocidad crítica

En términos generales, hemos encontrado diferencias a nivel tanto intra como inter-específico en la respuesta fisiológica de los peces a la temperatura y velocidad de flujo de agua en terreno. En este sentido, encontramos que la velocidad crítica varía de acuerdo a las condiciones habituales del cauce que habita la especie y/o población. Así, la resistencia al aumento de la velocidad de caudal en trucha arcoiris *Oncorhynchus mykiss* es mayor en la zona del Alto Bío-Bío, en donde los caudales son coincidentemente mayores (158 m³s⁻¹ río Bío-Bío, DGA 2009). Concordantemente, la otra especie analizada en la zona, *Diplomystes nahuelbutaensis*, también presentó una velocidad crítica mayor. Analizando por zona hidrográfica, la menor tolerancia al aumento de la velocidad de caudal se presentó en las especies endémicas, *Basilichthys microlepidotus* en el norte y *Galaxias maculatus* en el sur, a excepción del bagre en el centro. La velocidad crítica fué siempre mayor en alguno de los salmónidos, siendo *Oncorhynchus mykiss* en las zonas norte y centro y *Salmo trutta* en la zona sur.

Esta aparente ventaja de las especies introducidas de salmónidos de nuestro país, podría explicar la presencia de estas especies en casi la totalidad de los ecosistemas dulceacuícolas de Chile. Al poseer una mayor velocidad crítica, aumentaría su capacidad de desplazamiento en una mayor diversidad de hábitats, lo que podría representar una ventaja sobre las especies endémicas. Sumado a esto, la territorialidad y agresividad que estas especies presentan podrían conducir a una competencia por el alimento y un desplazamiento de las especies endémicas (como pejerrey nortino o el bagre) a sectores más reducidos, alterando la estructura de su hábitat natural y provocando efectos conductuales inhibitorios (Campos 1970, Vila et al. 1999b). Este es el caso de *Diplomystes nahuelbutaensis*, el cual, en la actualidad ha sido reducido exclusivamente a solo 3 hoyas hidrográficas (Itata, Bío-Bío e Imperial, Habit 2005). De esta manera, la escasa flexibilidad que esta especie

presenta cuando las condiciones naturales de su hábitat se ven alteradas, genera probablemente un riesgo de extinción local, restringiendo su distribución (Campos, 1998)

A pesar de que la diferencia en morfología de las especies (e.g., las características de cuerpo fusiforme en puye y pejerrey) sugeriría que el pejerrey nortino y el puye pudieran presentar velocidades críticas mayores, esto no ocurre, incluso al corregir por tamaño corporal. Así, las características intrínsecas de cada especie sumado a las diferencias en tamaño hacen que los salmónidos sean las más tolerantes a la velocidad de flujo y probablemente más tolerantes a cambios en los caudales de los ríos. Existe evidencia que la alteración de los regímenes de caudal provoca cambios importantes en la estructura de los ensambles de peces disminuyendo la complejidad de tales agrupaciones, aunque en algunas situaciones se generan condiciones favorables para ciertas especies, dependiendo de su biología y plasticidad (Habit 2003). Esto bien podría ser el caso de los salmónidos introducidos, no obstante, los reales efectos de la invasión masiva de *Oncorhynchus* y *Salmo* sobre la ictiofauna nativa en los sistemas límnicos chilenos es aún desconocida (Dyer 2000)

Una adaptación fisiológica adicional que explicaría la diferente capacidad de respuesta a los cambios de caudal, podría provenir de las características del sistema respiratorio. Efectivamente, tanto la frecuencia de ventilación y el volumen respirado, resultado de la frecuencia y amplitud de la contracción de los músculos respiratorios durante los cambios en la ventilación branquial, varían entre las distintas especies (Heath, 1987). En este sentido, los salmónidos utilizarían de mejor manera el aumento del volumen respirado como primera acción compensatoria para pasar después al aumento de la frecuencia en casos de extrema velocidad de flujo, respondiendo eficientemente a los cambios en los caudales de los ríos (Randall 1982). Sin embargo, la capacidad de modificación de estos parámetros que dieran cuenta de las diferencias intraespecíficas en la respuesta al caudal en salmónidos, es una temática que requiere estudios posteriores.

En definitiva, se puede concluir que la velocidad crítica es una característica propia de cada especie, pero que se ve influenciada fuertemente por las características de la zona que habita, particularmente en salmónidos, que si bien siempre muestra una mayor resistencia, esta no es constante entre las tres cuencas analizadas.

Costo de transporte

Los resultados de costo de transporte, en términos generales, son similares a lo reportado en la literatura: el gasto energético aumenta con la temperatura y son mayores en las especies que presentan mayor velocidad crítica (Korsmeyer et al 2002, Lee et al, 2003 & Claireaux et al, 2006). Sin embargo, en este estudio encontramos que el costo de transporte presentó variaciones intraespecíficas a 10°C. Así, *Oncorhynchus mykiss* en comparación con las otras poblaciones presenta una disminución de COT a lo largo del gradiente longitudinal, es decir, la especie más sureña presenta un menor gasto energético. Una explicación de este fenómeno sería que los niveles de caudales se hacen mayores hacia el extremo sur del país (precipitación y escorrentía, Universidad de Chile 2005), por lo que, las especies tienden a acoplar su capacidad natatoria con las condiciones del cauce en que habitan, favoreciendo así un ahorro energético. Así, de acuerdo al presupuesto energético y principio de asignación de Weiner (1992), a *Oncorhynchus mykiss* de la cuenca del Choapa le resultaría más costoso cumplir con sus requerimientos mínimos rutinarios como forrajeo, posiblemente restando energía para realizar otras funciones vitales, tales como la reproducción (en particular, número de eventos reproductivos y/o el tamaño de la camada) debido a lo escaso y fluctuante del recurso hídrico a lo largo del año en esa localidad comparativamente al resto de las zonas hidrográficas.

Desde este punto de vista, a pesar de no encontrar diferencias interespecíficas en la cuenca del Bío-Bío ($p = 0,089$) nuestros resultados, de manera general, revelan que *Diplomystes nahuelbutaensis* presenta un menor costo de transporte que *Oncorhynchus mykiss*. Considerando la conservación de las especies, este resultado es relevante pues resulta de una comparación entre una especie endémica y una introducida. Sin embargo, este aparente aspecto favorable desde el punto de vista

energético no necesariamente se reflejará en su abundancia debido a que si se modifican las condiciones naturales del hábitat, *Diplomystes nahuelbutaensis* podría aun presentar dificultades de sobrevivencia (Vila 1996, Habit et al 2005b). En contraparte, la trucha arcoiris sería menos sensible a las variaciones en los factores ambientales, aunque presente un gasto mayor para su desplazamiento. Esta situación podría explicar las características invasivas y mayor amplitud de hábitat que presenta esta especie (Campos 1970). Este aspecto se acentúa por las fluctuaciones de caudal y modificaciones a la hidrogeografía del sector que ocurre por la presencia de la Central Hidroeléctrica Ralco, lo que podría afectar significativamente su adecuación biológica, explicando así la desaparición o disminución del tamaño poblacional de *Diplomystes*. Posteriores esfuerzos metodológicos aumentando el tamaño muestral sería idóneo para corroborar esta hipótesis. Finalmente, en la cuenca del San Pedro no hallamos diferencias significativas principalmente debido a que ambas especies analizadas son introducidas, por lo que presentan características similares desde el punto de vista biomecánico.

El costo de transporte es menor a la temperatura más fría estudiada, encontrando diferencias tanto a nivel intra e interespecíficos. Este fenómeno es concordante con la respuesta conductual de algunos peces, que tienden a preferir ambientes con temperaturas bajas (Randall & Brauner, 1991). Así, es probable que a temperaturas menores los individuos se encuentren cercanos a un “óptimo fisiológico” al menos en lo que se refiere a gasto de energía en locomoción. Por otro lado, la presencia de diferencias intraespecíficas (geográficas) encontradas en *Oncorhynchus mykiss*, sugiere fuertemente que las variaciones en el costo de transporte son moduladas por el caudal, velocidad, profundidad, sustrato y variables físico-químicas del ambiente acuático. De esta manera, esta variación podría ser utilizada como indicador de las condiciones ecológicas de los sistemas lóticos a lo largo del gradiente longitudinal.

Radiografía de Chile

En términos de su rango de distribución, las características de los ríos andinos favorecerían a los salmónidos introducidos debido a que presentarían

ventajas adaptativas dado que su lugar de origen corresponde a ríos de tipo ritrónico, son seleccionados en los cultivos artificiales, poseen conducta agresiva y alcanzan tamaños corporales mayores comparados con las especies nativas (Campos et al. 1998). Si a esto le sumamos que existe sobreposición de nicho trófico, el posible aumento de las interacciones competitivas, afectaría negativamente a la fauna nativa, segregándola y desplazándola a lugares menos aptos cuando los recursos son limitantes (Acuña et al. 2005). Otra explicación a este fenómeno, la aportan Lee et al. (2003) quienes encontraron que la capacidad natatoria (velocidad crítica V_{crit} y metabolismo activo máximo MO_{2max} en su estudio) fue mayor en individuos de salmónidos (*Oncorhynchus*) que incurren en desplazamientos de grandes distancias por migración. Nuestros datos respaldan tales resultados debido a que las especies analizadas de salmónidos presentaron los mayores valores de velocidad crítica de nado y costos de transporte, respecto a las especies que no presentan migración.

Finalmente, cabe mencionar que a nivel nacional es escasa la literatura en investigación aplicada en ecofisiología de peces. La información acerca de la disponibilidad y preferencias de hábitats obtenidos por el Centro EULA (2000) para las especies incluidas en este estudio apuntan más a una preferencia de hábitat, omitiendo la perspectiva energética y locomotora del individuo *per se* por especie. Sin embargo, tal estudio obtuvo que *Oncorhynchus mykiss* es el grupo más tolerante a los cambios de caudal en toda el área de estudio del río Laja, siendo a modo de referencia comparativa, un apoyo a nuestras conclusiones. De esta manera es probable que los estudios de habitabilidad podrían enriquecerse si se abordara en forma integrada los aspectos ecológicos y fisiológicos de la fauna continental. Así, la modelación ecológica sería más fidedigna con la realidad de la ictiofauna nativa debido a la mayor inclusión de variables biológicas en el análisis. Esto, a nuestro juicio, sería de gran utilidad al momento de planificar medidas de mitigación o acciones de manejo para especies endémicas, además de aportar al conocimiento sobre la sistemática, distribución y biología de estas especies ícticas.

6. CONCLUSIONES

En conclusión, los resultados obtenidos demuestran que 1) el gasto energético aumenta con la velocidad del flujo del agua, 2) este aumento se potencia a temperaturas mayores y 3) que cada especie presenta velocidades críticas diferenciales, las que en el caso de *Oncorhynchus mykiss* presenta además diferencias poblacionales relacionadas con los caudales típicos de su ambiente. Además, esta tolerancia a las variaciones en caudal es mayor en las especies introducidas. Por último, obtuvimos que el costo de transporte depende de la especie, del origen geográfico (menor en *O. mykiss* Sur) y de la temperatura.

Aunque se reconoce que no se cuenta actualmente con toda la información para considerar todos los parámetros necesarios para conocer con certeza los antecedentes biológicos y ecológicos de la ictiofauna, esperamos que esta primera aproximación sea una referencia para encauzar líneas de investigación que permitan recopilar información para mejorar el estado de conservación de los peces nativos de aguas continentales. Esperamos que la aplicación de esta metodología, además de contribuir a la ecofisiología de peces en Chile, pueda ser usada como una herramienta para identificar el potencial de invasión de las zonas estudiadas, permitiendo conservar hábitats cada vez más escasos producto de alteraciones a los sistemas acuáticos. Esto permitiría complementar los esfuerzos destinados a la conservación de las especies endémicas y evitar la extinción de especies con importancia evolutiva como lo es *Diplomystes nahuelbutaensis*. Para ello, sugerimos abordar ciertas preguntas claves, tales como, ¿Cuál es el menor caudal que mantiene y/o mejora los hábitats actuales? ¿Cuáles son los caudales que para cada especie, estado de desarrollo o comunidad presenten mayor abundancia? ¿Cuál es la temperatura de preferencia y/o tolerancia de las distintas especies de peces dulceacuícolas? Estas y otras interrogantes esperamos ayuden a determinar el valor o rango de caudal ecológico que asegure la conservación de la biota acuática de un área.

Por último, estudios acerca de la variación ontogenética a la velocidad crítica óptima, el costo de transporte óptimo y la temperatura óptima de agua permitirían incorporar a los modelos ecológicos los requerimientos locomotores y energéticos de

los animales de acuerdo al hábitat y al estado de desarrollo, obteniendo como resultado conclusiones más generales y de mayor valor predictivo.

7. REFERENCIAS

- Acuña P, Vila I, Pardo R & Comte S (2005) Caracterización Espacio-Temporal del nicho trófico de la fauna íctica andina del río Maule, Chile. *Gayana* 69(1): 175-179
- Arratia G, Rojas G, Chang A (1981) Géneros de peces de aguas continentales de Chile. Publicaciones Ocasionales Museo Nacional Historia Natural, Santiago de Chile 34: 3-108.
- Arratia G (1983) Preferencias de hábitat de peces siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomycteridae). *Studies Neotrop. Fauna Envir.* 18: 217-237.
- Arratia G (1987) Description of the primitive family Diplomystidae (Siluriformes, Teleostei, Pisces): morphology, taxonomy and phylogenetic implications. *Bonner Zool. Monogr.* 24: 5-120
- Beamish, F. W. H. (1978) Swimming capacity. In *Fish Physiology*, vol. 7 (ed. W. S. Hoar and D. J. Randall), pp. 101-187. London: Academic Press.
- Berst A & Simon R (1981) Proceedings of the International Stock Concept Symposium. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, 1457-1914
- Bozinovic F (2003) Fisiología Ecológica y evolutiva. Teoría y casos de estudios en animales. Ediciones Universidad Católica de Chile. 530 págs
- Brett, J. R. (1964) The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *J. Fish. Res. Board Can.* 21, 1183-1226
- Campos H (1970) Introducción de especies exóticas y su relación con los peces de agua dulce de Chile. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 162: 3-9
- Campos H, Ruiz VH, Gavilán JF, Alay F (1993a) Peces del Río Biobío. Publicaciones de Divulgación EULA 5: 100 pp

Campos H, Alay F, Ruíz VH, Gavilán JF (1993b) Antecedentes biológicos de la fauna íctica presente en la hoya hidrográfica del río Biobío. En Parra O, Faranda F (Eds.) Seminario Limnología y Evaluación de Impacto Ambiental: 70-72. Centro EULA. Chile. 100 pp.

Campos H, Dazarola G, Dyer B, Fuentes L, Gavilán JF, Huaquín L, Martínez G, Meléndez R, Pequeño G, Ponce F, Ruiz VH, Siefeld W, Soto D, Vega R, Vila I (1998) Categorías de Conservación de peces nativos de aguas continentales de Chile. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. 47: 101-122.

CEA (2009) Informe técnico N° 187. Determinación de caudales ecológicos en cuencas con fauna íctica nativa y en estado de conservación. Centro de Ecología Aplicada Ltda. Septiembre 2009. 157 págs.

Claireaux G, Couturier C & Groison A L (2006) Effect of temperature on maximum swimming speed and cost of transport in juvenile European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). The Journal of Experimental Biology 209, 3420-3428

CONAMA. Chile. (1994) Ley 19.300 sobre Bases Generales del Medio Ambiente. República de Chile. 36 págs.

CONAMA. Chile (2001) Decreto Supremo N°90: Norma de emisión para la regulación de contaminantes asociados a las descargas de residuos líquidos a aguas marinas y continentales superficiales. MSGPR, República de Chile. 16 págs

CONAMA. Chile (2006) Biodiversidad de Chile: Patrimonio y Desafíos. Capítulo II: Nuestra Diversidad Biológica. Peces Límnicos. 306-311

Dirección General de Aguas (2009) Boletín Información Pluviométrica, Fluviométrica, Estado de Embalses y Aguas Subterráneas (N° 370 Febrero 2009). 32 págs.

Dirección General de Aguas (2004) Diagnóstico y clasificación de los cursos y cuerpos de agua según objetivos de calidad. Cuenca del río Valdivia. Diciembre 2004. 129 págs.

Dyer B (2000) Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos (Chile)* 19: 77-98

Eccles D H (1985) The effect of temperature and mass on routine oxygen consumption in the South African cyprinid fish *Barbus aeneus* Burchell. *J.Fish Biol.*, 27: 155-165

EULA (2000) Determinación del caudal mínimo ecológico del Proyecto Hidroeléctrico Quilleco en el río Laja, considerando variables asociadas a la biodiversidad y disponibilidad de hábitats. Universidad de Concepción. Centro de Ciencias Ambientales

EULA 2008. Metodología IFIM (Instream Flow Incremental Methodology). Laboratorio Biología Ambiental. Centro EULA-Universidad de Concepción [en línea]

<http://www.eula.cl/modules.php?op=modload&name=Sections&file=index&req=viewarticle&artid=73&page=1>

Fuentes L, Vila I, Contreras M (2005) Temperatura, adquisición de energía y uso de energía en el pejerrey chileno *Basilichthys australis* Eigenmann (Atherinopsidae). *Revista Chilena de Historia Natural* 78: 303-311

Habit E (1994) Contribución al conocimiento de la fauna íctica del río Itata. *Bol. Soc. Biol. Concepción* 65: 143-147.

Habit E, Victoriano P, Parra O (2002) Translocación de peces nativos en la cuenca del río Laja (Región del Biobío, Chile) *Gayana* 66: 181-190

Habit E, Victoriano P, Rodríguez-Ruiz A (2003) Variaciones espacio-temporales del ensamble de peces de un sistema fluvial de bajo orden del centro – sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 76: 3 – 14.

Habit E, Victoriano P y Campos H (2005a) Ecología trófica y aspectos reproductivos de *Trichomycterus areolatus* (Pisces, Trichomycteridae) en ambientes lóticos artificiales. *Revista Biología Tropical* 52(4): 195 - 210

- Habit, E. (2005b). Aspectos de la biología y hábitat de un pez endémico de Chile en peligro de extinción (*Diplomystes nahuelbutaensis* ARRATIA, 1987). *Interciencia* 30(1): 8 – 11.
- Habit E, Dyer B & Vila I (2006). Estado de conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana* 70(1): 100-112.
- Korsmeyer K, Steffenson J F & Herskin J (2002) Energetics of median and paired fin swimming, body and caudal fin swimming, and gait transition in parrotfish (*Scarus schlegeli*) and triggerfish (*Rhinecanthus aculeatus*). *The Journal of Experimental Biology* 205, 1253-1263
- Kita J, Tsuchida S, Setoguma T (1996) Temperature preference and tolerance, and oxygen consumption of the marbled rockfish, *Sebastes marmoratus*. *Marine Biology* 125:467-471
- Lee C. G., Farrell A. P., Lotto A., MacNutt M. J., Hinch S. G. and Healey M. C. (2003) The effect of temperature on swimming performance and oxygen consumption in adult sockeye (*Oncorhynchus nerka*) and coho (*O. kisutch*) salmon stocks. *The Journal of Experimental Biology* 206, 3239-3251
- Lundberg J, Berra T, Friel J (2004) First description of small juvenile of the primitive catfish *Diplomystes* (Siluriformes: Diplomystidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 15: 71-82.
- Loligo Systems (2008) Manual de Uso DAQ-PAC-G1S Respirómetro Swim tunnel 10
- Loligo Systems (2008) Product No.: SW10100. Respirómetro Swim tunnel 10 [en línea] <http://www.loligosystems.com/index.php?menu=95>
- McKenzie, David J., Pedersen, Per B. & Jokumsen, Alfred (2006) Aspects of respiratory physiology and energetics in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) families with different size-at-age and condition factor. Department of Marine

Ecology and Aquaculture, Danish Institute of Fisheries Research, North Sea Centre, DK-9850 Hirtshals, Denmark. *Aquaculture* 263 (2007) 280–294

Nelson, J. A. (1989). Critical swimming speeds of yellow perch *Perca flavescens*: comparison of populations from a naturally acidic lake and a circumneutral lake in acid and neutral water. *J. Exp. Biol.* 145, 239-254.

Niemeyer, H. & P. Cerceda. 1984. Geografía de Chile. Hidrografía. Instituto Geográfico Militar de Chile. Santiago. 320 pp.

OCDE (2005). Informe de Evaluación de desempeño Ambiental. Capítulo recursos hídricos. 246 págs.

Ohlberger J, Staaks G, Holker F (2006) Influence of morphology on swimming costs in fish. *IGB* 127-138

Ohlberger J, Staaks G, Holker F (2007) Effects of temperature, swimming speed and body mass on standard and active metabolic rate in vendace (*Coregonus albula*). *J Comp Physiol B* (2007) 177:905–916

Plaut, I. (2001). Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comp. Biochem. Physiol.* 131, 41-50.

Randall D J (1982) The control of respiration and circulation in fish during exercise and hypoxia. *J. Exp. Biol.*, 100: 275-288.

Randall D J & Brauner C J (1991) Effects of environmental factors on exercise in fish. *J. Exp. Biol.* 160, 113-126.

Ruiz VH, López MT, Moyano HI, Marchant M (1993). Ictiología del Alto Biobío: aspectos taxonómicos, alimentarios, reproductivos y ecológicos con una discusión sobre la hoya. *Gayana Zool.* 57: 77-88

Schmidt-Nielson, K (1972) Locomotion: Energy cost of swimming, flying and running. *Science* 177: 222-228

Schmidt-Nielson, K. (1997) *Animal Physiology: Adaptation and Environment* (5th edition). Cambridge: Cambridge University Press.

Sepulveda, C. and Dickson, K. A. (2000) Maximum sustainable swimming speeds and cost of swimming in juvenile kawakawa tuna (*Euthynnus affinis*) and chub mackerel (*Scomber japonicus*). *J. Exp. Biol.* 203, 3089-3101.

Taylor, E. W., Egginton, S., Taylor, S. E. and Butler, P. J. (1997) Factors which may limit swimming performance at different temperature. In *Global Warming: Implications for Freshwater and Marine Fish (Society for Experimental Biology Seminar Series 61)* (ed. C. M. Wood and D. G. McDonald), pp. 105-133. Cambridge: Cambridge University Press.

Universidad de Chile (2005). Informe país. Estado del Medio Ambiente en Chile. Instituto de Asuntos Públicos Universidad de Chile. 371 págs.

Videler J J (1993) *Fish Swimming*. Chapman & Hall, London

Vila I, Contreras M, Fuentes L (1996) Reproducción de *Diplomystes nahuelbutaensis* Arratia, 1987 (Pises: Diplomystidae). *Gayana Oceanol.* 4: 129-137.

Vila I, Fuentes L, Contreras M (1999a) Peces Límnicos de Chile. *Bol. Mus. Hist. Nat. Chile* 48: 61-75

Vila I, Fuentes L, Contreras M (1999b) Ictiofauna en los sistemas límnicos de la Isla Grande, Tierra del Fuego, Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 72: 273-284

Weiner J (1992) Physiological Limits to sustainable energy budgets in birds and mammals: ecological implications. *TREE* vol.7, no. 11

Wootton, R J (1998) *Ecology of teleost fishes*. Second edition. Kluwer Academic Publishers. 386 págs.