

UCM - FC
MPG - B
C238
C.1

NICHO TROFICO DE *Basilichtys australis*
(EIGENMANN) (ATHERINIDAE), EN PRESENCIA DE
Oncorhynchus mykiss (WALBAUM) (SALMONIDAE):
UN EXPERIMENTO DE CAMPO EN
PEÑAFLORES (CHILE).

Tesis entregada a la Universidad de Chile en
cumplimiento parcial de los requisitos para optar al
grado de Magister en Ciencias Biológicas con Mención en
Ecología.

Facultad de Ciencias



Por

JUAN JOSE CAPELLA ALZUETA

Director de Tesis: Irma Vila Pinto

1992

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION
TESIS DE MAGISTER

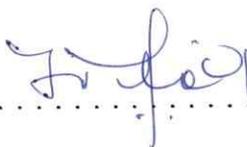
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias
que la tesis de Magister presentada por el candidato:

JUAN JOSE CAPELLA ALZUETA

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

Director de Tesis:

Prof. Irma Vila P.


.....

Comisión Informante de Tesis:

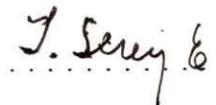
Dr. Nelson Díaz


.....

Dr. Carlos Moreno

.....

Dr. Italo Serey


.....

Dra. Dorís Soto

.....

INDICE DE MATERIAS

Indice de Materias.....	i
Dedicatoria.....	iii
Agradecimientos.....	iv
Lista de Figuras.....	v
Lista de Tablas.....	vi
RESUMEN.....	viii
INTRODUCCION	
Antecedentes Generales.....	1
Introducción de Peces de Aguas Límnicas en Chile.	7
Objetivos.....	11
MATERIALES Y METODOLOGIA	
Area de Estudio.....	12
Oferta Ambiental de Alimento.....	14
Captura de Peces.....	15
Diseño Experimental.....	15
Crecimiento y Estado de Condición.....	18
Dieta.....	20
Utilización del Habitat.....	22
Análisis estadístico.....	25

RESULTADOS

Oferta Ambiental de Recursos.....	27
Crecimiento y Estado de Condición.....	30
Ingestión de Alimento.....	34
Contenido del Estómago.....	34
Dieta del Pejerrey.....	37
Dieta de la Trucha.....	39
Número de Presas Consumidas.....	40
Utilización del Habitat.....	42
Ocupación del Espacio.....	42
a) Pejerrey.....	42
b) Trucha.....	42
Actividad.....	45
DISCUSION	
Habitat.....	48
Nicho Trófico.....	50
CONCLUSIONES	66
REFERENCIAS	68

ANEXOS

A mis padres...

*A todos los seres vivos que fueron
parte del estudio ...y que lo
hicieron posible.*

AGRADECIMIENTOS

Deseo agradecer a todos aquellos que con su trabajo, apoyo y aliento permitieron que pudiera perpetrar esta tesis.

A Irma Vila que confió en una idea un tanto extravagante; a Hernán Thielemann que me acompañó a cada una de las salidas a terreno, resultando un excelente pescador "truchero"; a Jhoann Canto, Hernán Díaz, Emma Elgueta y Jorge Gibbons por su colaboración para montar los experimentos; a Cristián García, administrador de la piscicultura Aguas Claras por las facilidades otorgadas; a Hernán Díaz y Viviana Solivelles por su insuperable ayuda para producir los textos y figuras en el ordenador; a Alejandro González por el auxilio en la impresión final; a Manuel Contreras y Abelardo Araya por las sugerencias y dedicación en los análisis estadísticos; a los integrantes de la comisión informante por sus valiosas sugerencias para clarificar este trabajo, y a todos los colaboradores anónimos.

Agradezco especialmente a Lilián y Viviana por ser quienes son y estimular con su intensidad personal a este humilde biólogo. Finalmente, y aunque nunca lo sepan, recuerdo a Lord Willow, Yogurto, Estrella, Leopardo, Tigrillo y tantos otros, que sin proponerselo, revitalizaban periódicamente al autor para retomar y concluir este estudio.

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1 Ubicación del área de trabajo (A) y disposición de las jaulas experimentales (B)..... 13
- Fig. 2 Dibujo esquemático de las dos especies del estudio. *Basilichtys australis* y *Oncorhynchus mykiss*..... 16
- Fig. 3 Corte vertical con la distribución de los tres microhabitat reproducidos en el acuario..... 23
- Fig. 4 Composición, abundancia y peso húmedo de la fauna bentónica de la oferta ambiental, al inicio y al término del experimento..... 29
- Fig. 5 Cambio de peso total individual promedio durante el experimento en las diferentes condiciones..... 33
- Fig. 6 Índice de materia contenida en el estómago (IMC) para las distintas condiciones experimentales..... 36
- Fig. 7 Composición y abundancia de presas en la dieta del pejerrey y la trucha en las distintas condiciones experimentales..... 38
- Fig. 8 Número total promedio de presas del contenido estomacal para las distintas condiciones experimentales..... 41
- Fig. 9 Frecuencia relativa de ocupación del microhabitat para las distintas condiciones experimentales..... 44
- Fig. 10 Frecuencia relativa acumulada por especie para conductas agresivas y de agregación..... 46

LISTA DE TABLAS

- Tabla I Abundancia (A), peso húmedo (P) y frecuencia (F) de aparición de los taxa que componen la oferta ambiental del bentos, al inicio y al final del experimento..... 28
- Tabla II Cambio de peso total (PT), longitud total (LT) y longitud estándar (LE), e índice de condición (IC) para cada tratamiento, entre el inicio y el final del experimento..... 31
- Tabla III Índice de materia contenida en el estómago (IMC), número (N) y peso húmedo (P) en gr de las presas en la dieta de los peces en los diferentes tratamientos. NI indica el número de presas promedio por individuo, aproximado al entero más cercano..... 35
- Tabla IV Frecuencia de ubicación en el microhabitat y actividad del pejerrey y la trucha, en diferentes tratamientos durante un ciclo diario de laboratorio.. 43
- Anexo 1 Cambio relativo entre el inicio y el final del experimento, del peso total (PT), longitud total (LT) y longitud estándar (LE) de cada individuo, para el control y los tratamientos.
- Anexo 2 Valores individuales para el control y los tratamientos del peso total (PT), longitud total (LT) y longitud estándar (LE). Peso del contenido estomacal (PCE) e índice de materia contenida en el estómago (IMC).

- Anexo 3 Dieta de los peces para el control y los tratamientos. Señala la representación en número (N), peso húmedo (P) y frecuencia de aparición (F), por ítem distinguido, en porcentaje promedio con su error estándar.
- Anexo 4 (A) Dieta de los peces capturados en el arroyo. Señala el porcentaje promedio del número, peso húmedo y frecuencia de aparición por ítem, para pejerreyes y trucha.
(B) Valores promedio del índice de condición (IC), índice de materia contenida en el estómago (IMC), número total de presas en la dieta (NP) y número promedio de presas por individuo.

RESUMEN

La introducción de especies exóticas en ambientes donde previamente no existían, puede tener efectos perjudiciales para una especie autóctona. En los ambientes límnicos mundiales y chilenos, la especie *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) o trucha arcoiris está extensamente distribuida, desconociéndose su efecto sobre la especie nativa *Basilichtys australis* (Eigenmann) o pejerrey chileno, entre otras, con quién se encuentra en simpatria en algunos sistemas límnicos.

Se investigó la alimentación natural del pejerrey en presencia de la trucha en un arroyo de la localidad de Peñaflor, durante la estación Otoño-Invierno de 1990.

En un experimento de campo se determinó la dieta, el crecimiento y el estado de condición del pejerrey en ausencia y presencia de trucha y en experimentos de laboratorio se determinó la conducta del pejerrey y las preferencias por algún microhabitat.

De los resultados obtenidos, se concluye que el pejerrey experimentó cambios en la dieta, disminución en el peso

corporal y cambios en la ocupación del microhabitat cuando la trucha está presente. Esto es inducido por el despliegue de conductas agresivas y la marcada voracidad de la trucha. Mediante estos mecanismos conductuales, se generan fenómenos de diferenciación de nicho y repartición de recursos.

INTRODUCCION

Antecedentes Generales

A menudo el ser humano ha introducido, de manera accidental o planificada, especies silvestres a localidades donde antes no existían (Mc Dowall, 1968). Las consecuencias de esta práctica a nivel de los individuos, poblaciones o ecosistemas pueden considerarse dentro de dos categorías; han pasado desapercibidas o han provocado cambios a gran escala. La segunda categoría en general ha estado caracterizada por una información cualitativa y cuantitativa insuficiente en relación a las condiciones previas a la introducción (Zaret & Paine, 1973).

La introducción de especies exóticas en ambientes límnicos ha resultado frecuentemente dañina para los peces nativos (McDowall, 1968; Greger y Deacon, 1988), modificando la abundancia, composición y distribución de las poblaciones nativas. Esto ocurriría principalmente por variaciones en las relaciones tróficas y conductuales

de los peces. Estos cambios han ocurrido al mismo nivel trófico que el de la especie introducida o en niveles superiores o inferiores (Zaret & Paine, 1973; Rinne & Minckley, 1985; Greger & Deacon, 1988; Karp & Tyus, 1990) y en algunos casos extremos, ha ocasionado el reemplazo de especies (Werner, 1986).

Desde la perspectiva del concepto de nicho realizado (Begon et. al, 1986), la incorporación exitosa de una especie adicional, altera la estructura de una comunidad. Su presencia puede conducir a la utilización diferencial del recurso alimento, distinción que le permite a un observador postular la ocurrencia de una modificación en el nicho trófico particular asignado a una especie.

La utilización diferencial de los recursos está ampliamente documentada en distintas especies de peces (Ross, 1986) y permite la generación de gradientes de ocupación espacial y consumo de recursos que minimizan la sobreposición de los requerimientos de las especies, elevando las posibilidades de coexistencia.

La diferenciación alimentaria entre especies es influenciada por factores como: asimetría en la tolerancia a variables fisico-químicas, la variabilidad temporal del ambiente, la disponibilidad espacio-temporal del alimento y las interacciones biológicas (Helfman, 1978; Schoener, 1982; Connell, 1983; Werner et al., 1983; Sih et al., 1985; Ross, 1986; Prejs & Prejs, 1987; Greger

& Deacon, 1988; Hodgson et al., 1991; Langeland et al., 1991).

Si ocurre que hay sobreposición del nicho trófico entre dos o más especies que coexisten, pueden generarse nuevos patrones de utilización o repartición del recurso alimento. Esta repartición de recursos es influenciada por varios factores, uno de los cuales puede ser la existencia de interacciones competitivas (Schoener, 1974; Diamond, 1978; Helfman, 1978; Schoener, 1982; Ross 1986; Hodgson et al., 1991), sólo en el caso que los recursos se encuentren en cantidad limitada y no exista otra interacción relevante como por ejemplo la predación (Helfman, 1978; Hurlbert, 1978; Angermeier, 1982; Begon et al., 1986).

La modificación de ciertas características fisiológicas y poblacionales de las especies, tales como las tasas de mortalidad y crecimiento, la actividad de alimentación y los cambios en la abundancia, periodos de actividad y la amplitud de los recursos utilizados (alimento, espacio) por cada especie ha sido atribuido a la existencia de competencia (Helfman, 1978; Connell, 1983; Begon et al., 1986; Ross, 1986; Greger & Deacon, 1988; Karp & Tyus, 1990; Hodgson et al., 1991).

En estudios enfocados a la diferenciación de nicho o repartición de recursos, el hallazgo de sobreposición en la ocupación de un habitat o en el consumo de las mismas

presas no es una condición suficiente (aunque sí necesaria) para que se manifieste la competencia. La carencia de una correspondencia absoluta entre la existencia de competencia y la sobreposición en algún eje de recursos ha sido advertida y establece una restricción severa a la aproximación no experimental en el estudio de esta interacción (Colwell & Futuyma, 1971; Hurlbert, 1978). Puede ocurrir que los recursos alimentarios disponibles para un cierto tamaño poblacional no sean limitados (Schoener, 1982; Ross, 1986; Prejs & Prejs, 1987) y/o que las especies sean afectadas en forma mayoritaria por otras interacciones como sería la predación, el parasitismo o la interferencia directa (Begon et al., 1986; Greger & Deacon, 1988; Karp & Tyus, 1990).

Si el alimento es el factor que se encuentra en cantidad limitada, entonces la diferenciación del nicho es el resultado de la influencia diferencial de las condiciones ambientales en la capacidad de las especies para acceder y ocupar un mismo recurso. La repartición de los recursos se expresa a través de cambios a nivel del microhabitat ocupado por las especies, cambios en la composición taxonómica de la dieta y del tamaño de las presas y cambios en el período, diario o estacional, de actividad del consumidor (Schoener, 1974; Helfman, 1978; Begon et al., 1986). Estas diferencias se expresan dentro de una escala de tiempo ecológico.

Los peces conforman un grupo animal interesante para realizar estudios sobre la repartición de recursos alimentarios. Se caracterizan por exhibir crecimiento continuo durante su vida, estableciendo una estructura de tamaños heterogénea de las poblaciones y por tener frecuentemente una alimentación diferente acorde con las distintas tallas (Helfman, 1978; Vollestad & Andersen, 1985; Ross, 1986).

Estos cambios funcionales y de tamaño durante el ciclo de vida favorecen la existencia de interacciones que varían en intensidad y sentido, y en los mecanismos que las explican (Helfman, 1978; Werner, 1986).

En los peces, la existencia de interacciones competitivas se ha visto reflejada por cambios marcados en: el tamaño y distribución de las poblaciones, las tasas de crecimiento individual, los patrones de utilización del habitat y de los recursos tróficos y el desplazamiento temporal de las actividades diarias (Johannes & Larkin, 1961; Ross, 1986; Werner, 1986; Hodgson et al., 1991; Langeland et al., 1991). Ross (1986), al revisar los patrones de diferenciación de nicho en siete tipos de habitat (arrecifes tropicales y temperados, ambientes marinos y costeros, ambientes antárticos, habitat mesopelágicos lacustres y sistemas fluviales) encuentra que la separación a nivel trófico es la más importante. La diferenciación trófica estaría asociada con la

maximización del retorno energético obtenido de las presas en cada habitat (Werner et al., 1983a), con la eficiencia diferencial de forrajeo de cada especie en cada habitat (Werner & Hall, 1979), con la estación del año (Angermeier, 1982; Prejs & Prejs, 1987) y con la etapa del ciclo de vida de la especie (Helfman, 1978; Werner, 1986).

En estudios descriptivos multiespecíficos de repartición de recursos tróficos se encuentra que hay una mayor especialización y mínima sobreposición en la dieta, durante la época de baja disponibilidad de alimento (Zaret & Rand, 1971; Angermeier, 1982; Prejs & Prejs, 1987). Esa diferenciación ha sido interpretada como respuesta que reduciría la competencia interespecífica. En estudios experimentales donde se efectúan comparaciones simultáneas entre varias especies coexistiendo y en condición solitaria, la diferenciación de nicho observada ha sido atribuida a interacciones competitivas (Werner, 1986). En ellos se ha demostrado modificación de la dieta y los hábitos alimentarios y depresión del crecimiento individual asociado con competencia (Werner & Hall, 1976, 1977; Bengston, 1985; Hanson & Leggett, 1986). La diferenciación del nicho trófico en peces taxonomicamente cercanos puede encontrarse expresada como segregación a nivel del taxa y tamaño de las presas y del microhabitat de forrajeo (Gladfelter & Johnson, 1983; Walsh & Fitzgerald, 1984) y

por segregación temporal entre especies menos relacionadas (Ross, 1986).

Introducción de peces de aguas límnicas en Chile

La fauna nativa de peces de aguas interiores de Chile es poco diversa, con 34 especies descritas a la fecha, cifra que podría variar con futuras revisiones sistemáticas (Wetzlar, 1979; Arratia, 1981). A ella se agregan más de 14 especies foráneas de peces introducidas fortuita o intencionalmente (De Buen, 1959; Campos, 1970; Arenas, 1978; Moreno y Moran, 1981; Glade, 1988).

La introducción de peces exóticos en aguas continentales chilenas data desde fines del siglo pasado (Campos, 1970; Duarte et al., 1971). La especie *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) o trucha arcoiris, originaria del Oeste de Norteamérica (Hynes, 1970; Mc Crimmon, 1971; Wetzlar, 1979), fue introducida con éxito en 1905 (Golusda, 1927; Campos, 1970; Duarte et al., 1971; Mc Crimmon, 1971; Arenas, 1978; Wetzlar, 1979; Campos, 1985) y actualmente ha colonizado gran parte del territorio nacional (Mc Crimmon, 1971; Wetzlar, 1979; Campos, 1985).

Se carece del conocimiento adecuado en las poblaciones de peces nativos acerca de aspectos como distribución, abundancia, velocidad de crecimiento, entre otros (Arenas, 1978; Huaquín y Manriquez, 1986) y del efecto que

ejergerían en ellas las interacciones interespecíficas (predación y competencia) con las truchas de los géneros *Salmo* y *Oncorhynchus* en las diferentes áreas (Campos, 1970; Wetzlar, 1979; Vega y col., 1986).

Los ríos en que las truchas encuentran las condiciones óptimas para su desarrollo son los de tipo "rhithron" (Welcomme, 1985), caracterizados por ubicarse en zonas donde la temperatura media mensual es menor a 20° C, la concentración de oxígeno disuelto es alta (8 mg/l), y el flujo es rápido y turbulento. En dichos ríos el aporte principal de alimento proviene de los invertebrados del bentos y de aquellos asociados a las macrófitas (Hynes, 1970; Campos, 1986) y también de material alóctono (Welcomme, 1985).

Diversos autores señalan a *Salmo* y *Oncorhynchus* como géneros con especies caracterizadas por ser activos depredadores macrófagos y de una acentuada conducta territorial (Trautman, 1957; Hynes, 1970; Elliott, 1973; Wetzlar, 1979). La dieta natural de la especie *Oncorhynchus mykiss* en sus lugares de origen está formada por organismos bentónicos, especialmente larvas de insectos acuáticos (Diptera, Chironomidae, Ephemeroptera, Trichoptera), caracoles (Mollusca) y decápodos y también por insectos acuáticos de origen terrestre (Johannes & Larkin, 1961; Jenkins, 1970; Hynes, 1970; Elliott, 1973). Además, en

individuos de tallas más grandes su dieta incluye peces (Arenas, 1978; Wetzlar, 1979). En ríos y lagos de Chile donde las truchas se han aclimatado, los grupos ya mencionados también constituyen su dieta natural (De Buen, 1959; Arenas, 1978; Wetzlar, 1979; Campos, 1985, 1986; CORFO-IFOP, 1986).

La alimentación de la trucha arcoiris estudiada en los lugares donde vive en simpatria con *Basilichtys australis* (Eigenmann) o pejerrey chileno, como en el río Maipo (Duarte et al., 1971), el río Maule (Vila, com. pers.), en el río San Pedro (Arenas, 1978) y en esteros de la localidad de Peñaflor está constituida por los grupos ya mencionados. La alimentación del pejerrey chileno en ríos está compuesta principalmente por larvas de insectos del orden Trichoptera y Diptera y pequeños invertebrados, además de zooplancton, fitoplancton y detritus, cuando está en lagos (Duarte y col., 1971; Bahamondes y col., 1979; Urzua y col. 1977; Vila y Soto, 1981). En Peñaflor ambas especies consumen tres grupos principales de invertebrados; Mollusca, Diptera y Chironomidae (obs. pers.). Los hallazgos para estas dos especies sugieren que en coexistencia existiría sobreposición en sus requerimientos alimentarios, pudiendo generarse fenómenos de repartición de recursos, con efectos desconocidos para la especie nativa. Los estudios sobre repartición de recursos en

relación al impacto competitivo de una especie taxonomicamente distante sobre una especie residente son muy escasos (Magnan & Fitzgerald, 1984).

En base a los antecedentes disponibles sobre los hábitos alimentarios y conductuales del pejerrey y la trucha se sospecha que en el estero de Peñaflor se producirían interacciones competitivas entre ellos. Mediante la fenomenología asociada al estudio de la competencia se pretende estudiar la relación entre dichas especies. Por medio de experimentos de campo y de laboratorio se pondrá a prueba la hipótesis siguiente: el nicho trófico del pejerrey chileno difiere en presencia y ausencia de la especie introducida trucha arcoiris. Este cambio de nicho, expresado en cambio de dieta, vigor corporal, preferencia de habitat y características conductuales, ocurre en respuesta a la presencia de la especie exótica. Por lo tanto se propone que la trucha interfiere en el modo de vida del pejerrey.

El objetivo general de esta tesis es investigar en experimentos de campo y laboratorio la alimentación natural y la conducta de *Basilichthys australis* en presencia de la especie introducida *Oncorhynchus mykiss*, como una aproximación al problema del efecto de la introducción de especies.

Objetivos específicos

- Determinar la composición y abundancia del alimento en el ambiente.
- Determinar el estado de condición y el crecimiento de *B. australis* en presencia y ausencia de *O. mykiss*.
- Determinar la dieta natural de *Basilichtys australis* en presencia y ausencia de *Oncorhynchus mykiss*.
- Determinar, en experimentos de laboratorio, el uso del habitat y la actividad de *B. australis*, en presencia y ausencia de *O. mykiss*.

MATERIALES Y METODOLOGIA

Area de estudio:

El sitio de experimentación es un arroyo del sistema lótico de "Aguas Claras" de Peñaflor (33°37'S-70°51'W) a 22 Km al este de Santiago. El sistema es alimentado por aguas de origen freático que mantienen sus propiedades abióticas sin grandes oscilaciones durante el año. La temperatura oscila entre 14.5 y 16°C, la conductividad específica entre 1500 a 1800 $\mu\text{S cm}^{-2}$, el pH sobre 7.1, la alcalinidad entre 2.48 y 4.60 mEq l^{-1} y el oxígeno disuelto entre 6.5 y 7.5 mg l^{-1} . De acuerdo al porcentaje de cobertura estimado para el periodo de verano, la vegetación dominante está constituida por la macrófita sumergida *Elodea potamogeton* y la emergente *Apium nodiflorum* (Pizarro, 1990).

En estas aguas *Basilichtys australis* es un habitante natural y *Oncorhynchus mykiss* un colonizador reciente (10 años aprox.), luego de la instalación de una piscicultura para su crianza, desde cuyo lugar hay escapes frecuentes. El arroyo escogido (Fig. 1A) presenta las siguientes características; 72 metros de largo entre una compuerta y

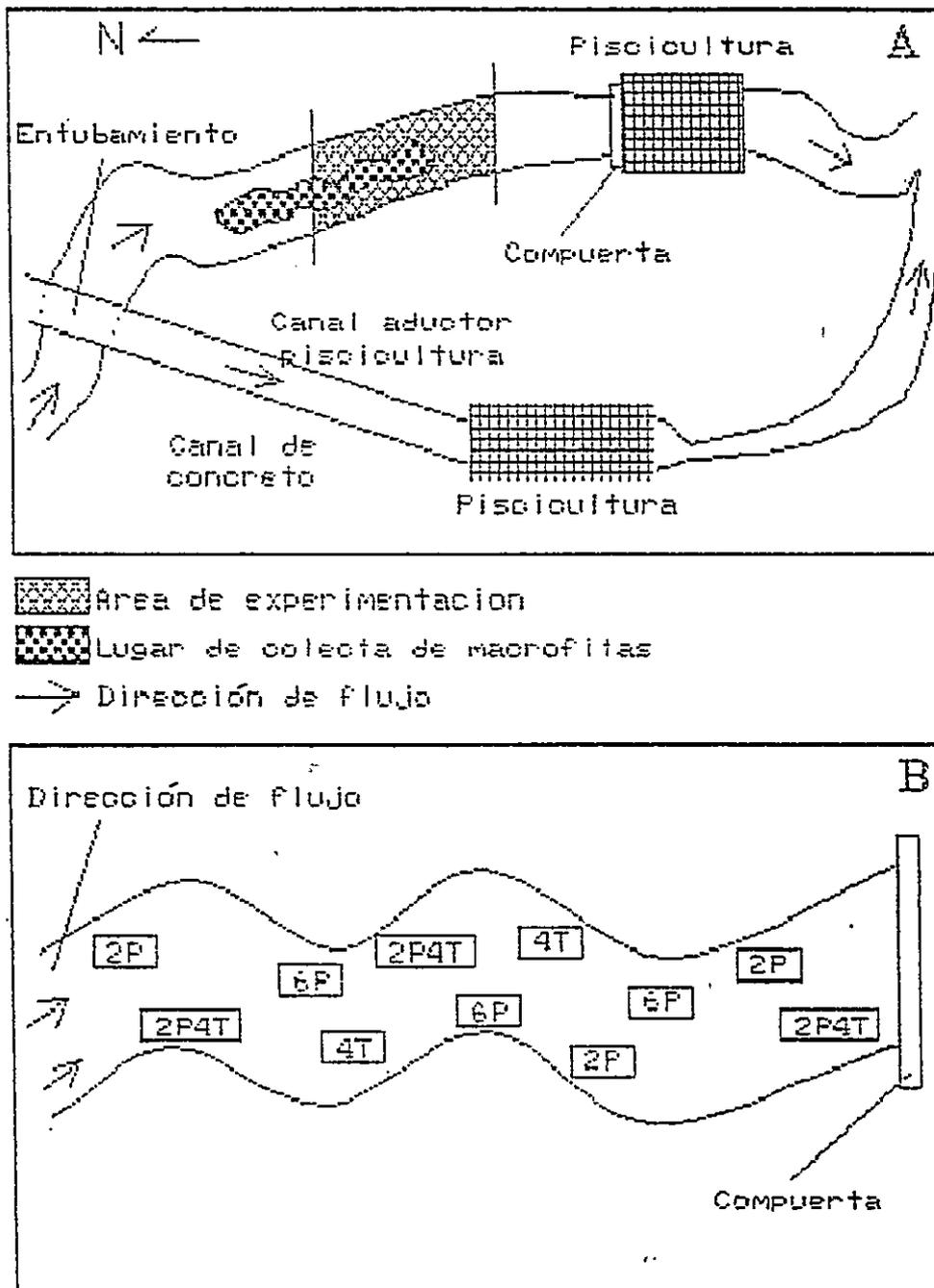


FIG. 1

Esquema de ubicación del área de trabajo (A) y disposición de las jaulas experimentales en el estero (B), con los diferentes tratamientos. La figura no está a escala.

su paso por un entubamiento, 50 metros de largo con fondo homogéneo de arena, tierra y piedras, profundidad promedio de 25 cm, ancho promedio de 2.2 metros, caudal estimado de 0.26 m³/seg y velocidad de flujo de 0.45 m/seg.

La cobertura máxima de la vegetación acuática es entre 50-75%. Al aumentar sobre este porcentaje es retirada artificialmente, dejándola en alrededor del 10%.

Oferta ambiental de alimento:

La identificación y la estimación cuantitativa del alimento fue obtenida en el mismo sitio donde se efectuó la experimentación. Mediante una red Surber (de 900 cm² de superficie) se tomó muestras de macrófitas sumergidas (*Elodea potamogeton*) y su sistema radicular más superficial para extraerles los organismos bentónicos y de fondo adheridos a ellas. Se obtuvo cuatro réplicas al comienzo del experimento y cuatro réplicas al final.

La fauna que es arrastrada por la corriente fue muestreada solo a mitad del experimento. Exámenes preliminares de la dieta del pejerrey indicaron que esta fauna no estaba presente y su tamaño sobrepasaba el rango posible de consumir por las tallas de peces utilizadas. Se recolectaron cuatro réplicas mediante una red Surber

suspendida a media agua durante 4 horas entre las 11 y 15 horas. Las muestras se fijaron en formalina al 10%.

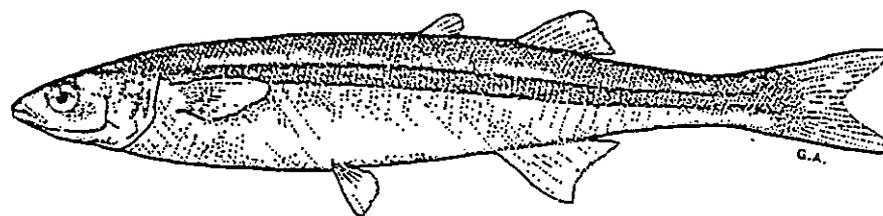
Bajo lupa estereoscópica Wild M3 con ocular graduado se identificó a los organismos (Pennak, 1953; Ward & Whipple, 1966), se realizó un recuento directo de la abundancia por grupo y se determinó el peso húmedo total por taxa en una balanza Sartorius con precisión de 0.01 gr. El número y peso por grupo se expresó como porcentaje del total.

Captura de peces:

La mayoría de los peces utilizados en la investigación (Fig. 2) fueron recolectados desde el arroyo experimental y de otros cercanos. Se usó un equipo de pesca eléctrica portátil modelo Coffelt de 200 Volt. Algunas truchas obtenidas desde los estanques de cultivo fueron liberadas en el estero para su utilización posterior.

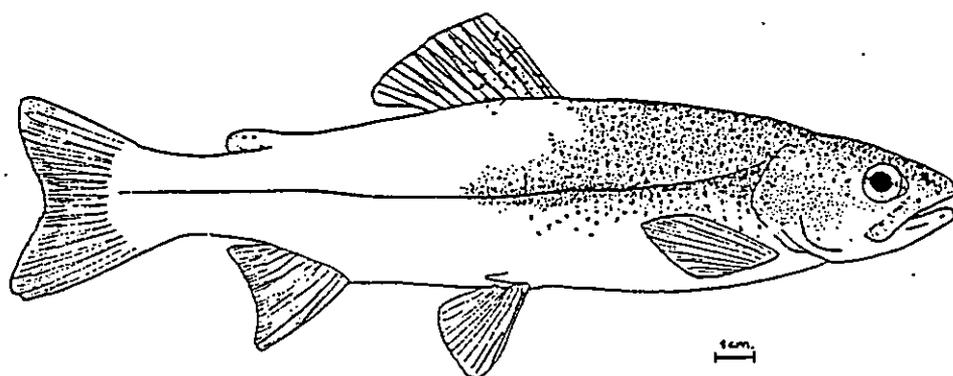
Diseño experimental:

En el arroyo se instaló un set de 11 jaulas de red con 0.5 cm de luz. Cada jaula poseía una superficie de 0.55 m² y un volumen total de 0.27 m³. Se manipuló las



pejerrey chileno

1 cm.



trucha arcoiris

1 cm.

FIG. 2

Dibujo esquemático de las dos especies utilizadas en el estudio.

Basilichthys australis (Eigenmann), pejerrey chileno.

Oncorhynchus mykiss (Walbaum), trucha arcoiris.

variables composición y densidad de peces en las jaulas (Fig 1B). Hubo tres réplicas por cada tratamiento experimental para las variables composición y densidad, excepto para la condición control de trucha, donde sólo hubo dos réplicas.

Tres jaulas contenían dos ejemplares de pejerrey como condición control (la densidad natural es 30.5 gr. de pez por m², estimados previa instalación de las jaulas), tres jaulas con seis pejerreyes (tratamiento de alta densidad), tres jaulas con dos pejerreyes y cuatro truchas (tratamiento para efecto de composición) y dos jaulas con cuatro truchas (control para truchas).

Como la repartición de recursos puede originarse por efecto de interacciones intraespecíficas debido al aumento de densidad (Underwood, 1985) y no por la presencia de otra especie, supuestamente competidora, se utilizaron dos densidades diferentes de pejerreyes.

Con ambas especies se ocupó ejemplares en edad no reproductiva para evitar alteraciones conductuales. Además se utilizó animales de tamaño similar, para eliminar el efecto de la predación de las truchas de mayor tamaño sobre ejemplares pequeños de pejerrey y trucha (Wetzlar, 1979; obs. pers.). La longitud total de los pejerreyes varió entre 11 y 14 cm. Esta talla es la más frecuente en estos arroyos y corresponde a individuos en el primer año de vida

(clase etarea 0+) con la mayor tasa de crecimiento individual según estudios realizados en el Lago Rapel (Vila et al., 1981). La longitud de las truchas varió entre 10 y 12 cm y correspondía a individuos en el primer año de vida (clase etarea 0+).

Los peces muertos fueron reemplazados con el fin de mantener las condiciones de densidad estipulada inicialmente.

Cada jaula fue abastecida con la vegetación sumergida y su fauna asociada en una cantidad equivalente a la cobertura natural máxima encontrada en el arroyo (50% a 75%). Es decir, la cobertura y la concentración de fauna bentónica en el interior y exterior de las jaulas era similar. La vegetación fué reemplazada cada 7 a 14 días por vegetación fresca proveniente del arroyo.

El experimento comenzó el 25 de Mayo y finalizó el 25 de Julio de 1990.

Crecimiento y estado de condición:

El crecimiento relativo y el estado de condición de los individuos se correlacionan con la adecuación biológica o fitness (Bagenal, 1967) y pueden ser un indicador de la consecuencia ecológica de observar un cambio en el nicho trófico (Werner y Hall, 1977). La mayoría de los peces

colocados en las jaulas fueron individualizados por marcas naturales y solo unos pocos por una clave de pequeños cortes efectuados en la aleta dorsal del animal. Luego de la muerte de algunos pejerreyes al comienzo del experimento, solo se mantuvo la individualización por marcas naturales debido al posible incremento en la mortalidad causado por los cortes o por una posterior infección derivado de ello. En forma periódica (7-14 días) se le midió a los ejemplares la longitud total, longitud estándar y peso húmedo total. Las mediciones se realizaron con un ictiómetro de 1 mm de precisión y una balanza digital ANB Modelo EK 1200 A de 0.1 gr. de precisión. Concluido el experimento se calculó la diferencia en peso y longitudes entre las medidas iniciales y finales de cada individuo, expresando el cambio como porcentaje. Además se calculó el índice de condición como una medida de la corpulencia de los peces (Wetzlar, 1979).

El índice es de la forma:

$$IC = W/L^3 \times 100$$

W= Peso total en gr.

L= Long. estándar en cm.

Se utilizó el peso total en vivo para hacer equivalentes las mediciones con los valores tomados al inicio del experimento y con el fin de incorporar las medidas de aquellos individuos muertos en días previos a la extracción. No se diferenció entre sexos ya que todos los ejemplares correspondían a tallas que no habían alcanzado la madurez sexual.

Se trabajó con porcentajes de cambio para evitar diferencias debidas a los distintos pesos y largos iniciales de los peces. Se utilizó peces que tuvieran una residencia mínima en las jaulas de un mes y medio aproximadamente (ver Anexo 1) para la determinación de cambios en peso o índice de condición. Aquellos que fueron reemplazados entre una y dos semanas antes de finalizar el experimento, sólo se utilizaron en el estudio de dietas.

Dieta:

El 25 de junio de 1990 se retiró a los peces desde las jaulas a las 10:00 am. El período de llenado máximo del estómago para ambas especies se extiende desde 06:00 a 11:00 hrs aproximadamente (Bahamondes et al., 1979; Wetzlar, 1979).

A cada ejemplar muerto se le midió la longitud total, longitud estándar, peso total, peso eviscerado con

ictiómetro de 0.1 mm de precisión y balanza digital EK 1200 A de 0.1 gr. de precisión. Los estómagos extraídos se fijaron en formalina al 10%. El estómago de trucha y pejerrey está macroscopicamente diferenciado. El contenido de cada pez fue analizado cuali y cuantitativamente según el método de Hyslop (1980), utilizando una lupa estereoscópica Wild M3 con ocular graduado. El análisis incluye taxa de la presa consumida (a nivel de clase, orden, familia o género si es posible), número de presas por taxa, peso por grupo y el peso total del contenido estomacal determinado mediante una balanza Sartorius de 0.01 gr. de precisión. Los resultados se expresaron como porcentaje del peso húmedo total de las presas y del número total de individuos en el estómago.

El contenido estomacal fue expresado en términos de un Índice de Materia Contenida (IMC) en el estómago, que estandariza el peso del contenido en relación a las diferencias de longitud total de cada individuo ya que el contenido es mayor en peces más grandes (Costello et al., 1990). Su valor se distribuye desde cero (cuando el estómago no contiene materia) hacia cifras positivas. El índice es de la forma:

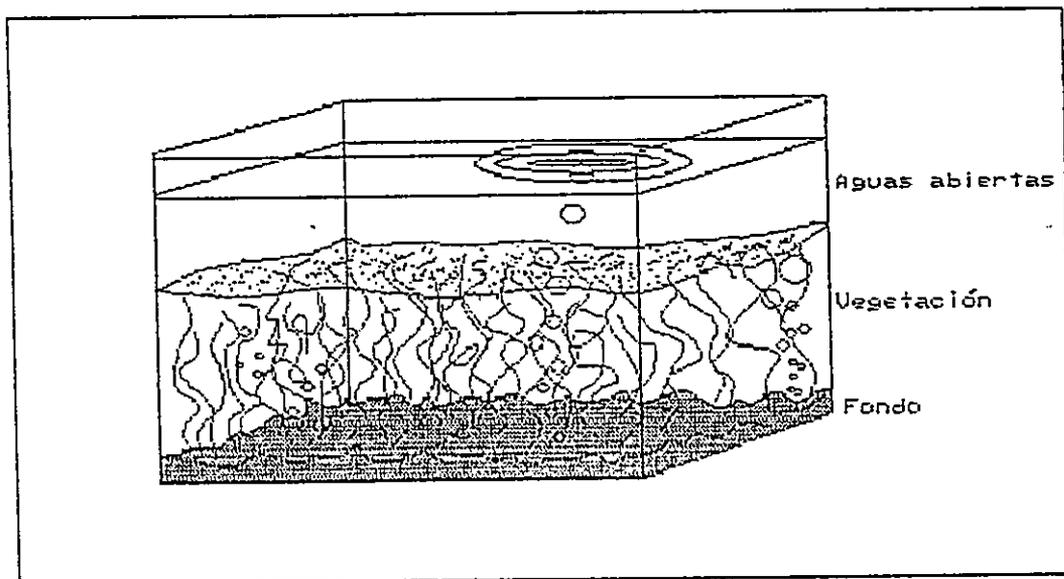


FIG. 3

Corte vertical que muestra la distribución de los tres microhabitats reproducidos en el acuario.

vegetación y 20% fondo, en un acuario, y 29.9% aguas abiertas, 49.2% vegetación y 20.9% fondo, en otro (Fig. 3). Se manipuló la composición y densidad de peces para determinar el tiempo ocupado por cada especie en los distintos microhabitat y en actividades de natación, reposo, alimentación e interacciones intra e interespecíficas durante un ciclo lumínico diario reproducido en laboratorio. Se efectuaron cuatro réplicas por condición experimental (simultáneas en ambos acuarios y repetidas en días distintos). Como control se colocó 1 pejerrey y como tratamiento a 3 pejerreyes, 1 pejerrey con una trucha y 1 pejerrey con dos truchas de las tallas mencionadas en el diseño. Se efectuaron muestreos instantáneos (Altmann, 1974) con observaciones cada 5 minutos durante una hora por medio, determinando la ubicación y actividad del pez.

Se midió la frecuencia de ocupación de los diferentes microhabitat y de las actividades ya mencionadas.

Los peces fueron aclimatados por 24 horas en el mismo acuario experimental.

Las actividades distinguidas son:

- Reposo: el pez permanece quieto casi sin desplazarse.
- Natación: el pez se desplaza lenta o velozmente por el acuario.

- Alimentación: captura con el hocico de pequeños invertebrados, hojas o burbujas que van ascendiendo. También se incluye el ramoneo de la vegetación.
- Agresión interespecífica: movimiento en persecución de otro individuo con o sin daño provocado por mordeduras. Dirigido a un individuo de especie distinta.
- Agresión intraespecífica: movimiento en persecución de otro individuo con o sin daño provocado por mordeduras. Dirigido a un individuo de la misma especie.
- Agregación: acercamiento entre individuos a una distancia menor a la mitad de la longitud de un pez, permaneciendo en la misma actividad.

Los valores de frecuencia para cada una de las cuatro réplicas se expresaron como porcentaje del número total de observaciones por especie en cada acuario, ponderados a volúmenes iguales para cada hábitat. Se comparó las preferencias de hábitat del pejerrey y la actividad mostrada entre el control y los tratamientos.

Análisis Estadístico:

Para los análisis, los datos referidos a porcentajes fueron transformados angularmente (arcoseno). Todos los datos considerados se ajustan a una distribución normal de manera significativa ($P < 0.05$).

Oferta Ambiental: Mediante ANOVA de una vía (Sokal y Rohlf, 1979) se comparó la abundancia y biomasa total de fauna bentónica entre las dos fechas de muestreo.

Crecimiento, estado de condición y dieta: Mediante ANOVA de una vía desigual se comparó el porcentaje de cambio de peso, el índice de condición, el IMC y el número de presas promedio por individuo entre los pejerreyes puros en alta densidad y aquellos con trucha (en ambos la densidad total por jaula es la misma). También se comparó entre pejerreyes en alta y baja densidad y entre truchas puras y aquellas coexistiendo con pejerreyes.

Utilización del hábitat: Se comparó (ANOVA una vía) la ocupación del hábitat principal y marginal entre pejerreyes alopátricos y simpátricos con trucha, para condiciones de igual densidad de peces por acuario. También se comparó la frecuencia de agresión interespecífica con diferente densidad de trucha y la frecuencia de agregación de cada especie.

RESULTADOS

Oferta ambiental de recursos.

La Tabla I detalla la oferta de recursos alimentarios del ambiente durante el período de estudio. En los meses de Abril y Mayo existen 8 grupos frecuentes (100% de aparición en las muestras) en la oferta y 7 esporádicos (menor a 75% de aparición).

En Julio hay 6 grupos frecuentes y 7 esporádicos.

Los grupos más abundantes durante todo el período muestreado fueron: gastrópodos de los géneros *Chilina* y *Littoridina*, Anfípodos del género *Hyaella* y Decápodos del género *Aegla* (Fig. 4). Bajo la denominación de *Chilina* se agrupa al género que le da el nombre y a *Physa*. No fueron separados debido a su similitud.

En Abril-Mayo la categoría Gastropoda comprende más del 85% de la abundancia y biomasa total presente. Los insectos (en sus diferentes estadios) representan menos del 3% de la abundancia aportando las larvas de Chironomidae con 1.2%.

En Julio, Gastropoda reúne el 80% de la abundancia y el

TABLA I

Abundancia (A), peso húmedo (P) y frecuencia (F) de aparición de los taxa que componen la oferta ambiental del bentos al inicio y al final del experimento. Los valores están en porcentaje promedio con su error estándar en paréntesis. En la última fila aparece la sumatoria del número y peso absoluto de organismos bentónicos en un área equivalente a la ocupada por la red Surber (N= 4)

Categoría taxonómica	Abril-Mayo 1990			Julio 1990		
	(A)%	(P)%	(F)%	(A)%	(P)%	(F)%
(Chiliniidae) <i>Chilina</i> sp.	70.3 (1.6)	79.1 (2)	100	72.1 (6.2)	73.1 (3.4)	100
(Bullimidae) <i>Littoridin</i> sp.	16.2 (1.6)	7.8 (2.5)	100	7.4 (2.3)	3.3 (1.6)	100
(Aegliidae) <i>Aegla</i> sp.	1.4 (0.5)	9.1 (3.4)	100	2.4 (0.8)	17.1 (2)	100
(Amphipoda) <i>Hyalella</i> sp.	4.8 (0.7)	1.9 (0.2)	100	11.3 (3.1)	4.8 (1.4)	100
(Rhynchobdellida) <i>Helobdella</i> sp. (ad)	0.6 (0.2)	0.8 (0.2)	100	0.4 (0.1)	1.1 (0.1)	100
(Rhynchobdellida) <i>Helobdella</i> sp. (jv)	2.0 (1.3)	0	50	0	0	0
(Panariidae) <i>Dugesia</i> sp.	0.3 (0.1)	0.1	75	0.3 (0.2)	0	50
(Diptera) Chironomidae (larva)	1.2 (0.3)	0	100	1.3 (0.4)	0	100
(Ephemeroptera) Baetidae (larva)	0.8 (0.3)	0	75	0.2 (0.1)	0	50
(Trichoptera) larva	0.8 (0.2)	0	100	0.5 (0.2)	0.2 (0.1)	75
(Trichoptera) pupa	0	0	0	1.6 (0.6)	0.2 (0.1)	75
(Heterodonta) <i>Pisidium</i> sp.	0.8 (0.4)	0.2 (0.2)	75	0.8 (0.3)	0	75
(Eulamelibranchiata) <i>Diplodon</i> sp.	0.7 (0.2)	0	25	0.4 (0.2)	0	75
Oligocheta	0.1 (0.1)	0	25	1.1 (0.5)	0.2 (0.1)	75
(Odonata) Lybellulidae (larva)	0.1 (0.1)	0.7 (0.7)	25	0	0	0
Arachnida	0	0.2 (0.2)	25	0	0	0
Valores totales	415.2 (48.9)	9.28 gr (0.18)	-	256.2 (14.4)	4.34 gr (0.26)	-

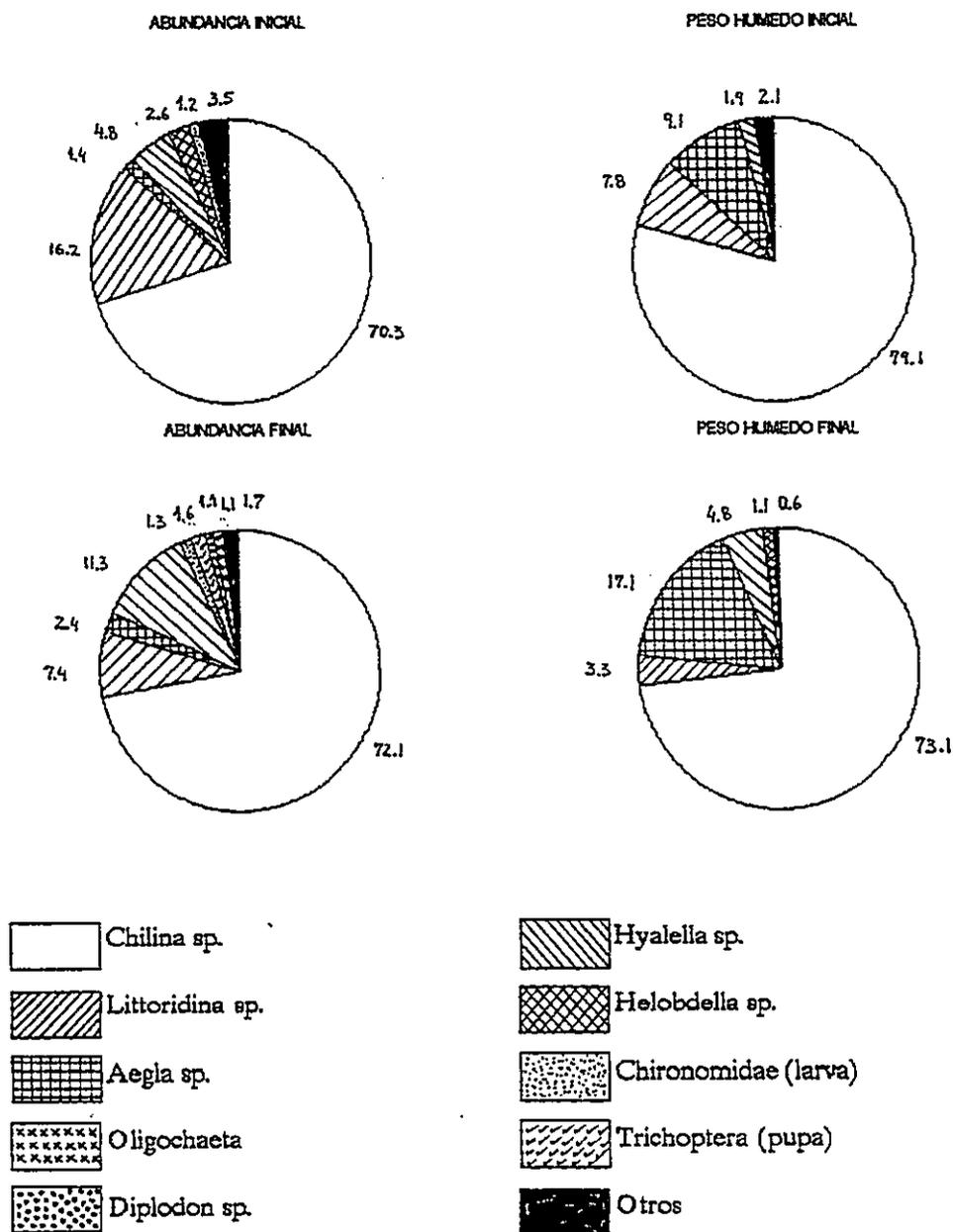


FIG. 4

Composición, abundancia y peso húmedo de los distintos grupos de fauna bentónica que componen la oferta ambiental, al inicio y al término del experimento. Los valores corresponden al porcentaje promedio

75% de la biomasa y los insectos el 3.5% de la abundancia, siendo las larvas de Chironomidae y pupa de Trichoptera los principales taxa.

Se encontró diferencias significativas al comparar los valores totales (Tabla I) de abundancia ($P < 0.05$) y biomasa ($P < 0.001$) entre otoño e invierno.

En promedio, la abundancia de Julio es casi la mitad de la de Abril-Mayo.

La oferta de fauna de deriva es escasa. Sólo se detectó un individuo de libélula (Odonata) y otro de langosta (Orthoptera). Ambos eran de gran tamaño, inaccesibles para el consumo por las tallas de peces utilizados.

Crecimiento y estado de condición.

Los valores de crecimiento individual de ambas especies se encuentran en el Anexo 1.

Las variables longitud total y longitud estandar no resultan buenos indicadores de cambio (Tabla II). Para los pejerreyes el porcentaje de cambio es cercano a cero y para truchas es levemente más alto con valores entre 4 y 5%.

El peso total resultó una variable sensible a los tratamientos. En los pejerreyes el peso final siempre fue

TABLA II

Cambio de peso total (PT), longitud total (LT) y longitud estándar (LE), e índice de condición (IC), para cada tratamiento, entre el inicio y el final del experimento. Los valores corresponden al promedio con su error estándar en paréntesis. Los datos individuales se encuentran en el anexo 1 y 2 (N= 3, excepto para 4T en que N= 2).

Tratamiento	PT %	LT %	LE %	IC
2P	-9.44 (0.55)	0.27 (0.26)	0.14 (0.33)	0.86 (0.33)
6P	-12.81 (0.56)	0.19 (0.17)	-0.15 (0.22)	0.80 (0.01)
2P (4T)	-27.15 (0.94)	-0.23 (0.14)	0.35 (0.58)	0.63 (0.04)
4T	14.14 (0.76)	4.82 (0.98)	3.81 (0.90)	1.56 (0.02)
4T (2P)	15.21 (0.97)	5.05 (1.18)	3.43 (0.47)	1.63 (0.04)

Tipos de tratamiento

2P: Condición de densidad natural para pejerrey (con n= 2 individuos)

6P: Tratamiento de alta densidad para pejerrey (con n= 6 individuos)

2P(4T): Tratamiento con composición diferente para 2 pejerreyes (en presencia de 4 truchas)

4T: Condición control para trucha (con n= 4 individuos)

4T(2P): Tratamiento con composición diferente para 4 truchas (en presencia de 2 pejerreyes).

menor que el inicial, resultando un cambio negativo (Fig. 5).

En el tratamiento en que los pejerreyes estan junto con trucha aparece el cambio mayor, alcanzando un 27%. Esta diferencia es altamente significativa respecto al tratamiento en alta densidad de pejerreyes ($P < 0.001$). Los pejerreyes en coexistencia con trucha disminuyeron sustancialmente su peso total promedio respecto a los pejerreyes puros en igual densidad total.

Tambien hubo diferencias levemente significativas ($P = 0.03$) entre pejerreyes en densidad natural y alta. Las truchas aumentaron de peso en el control y en el tratamiento en presencia de pejerreyes, alcanzando porcentajes de cambio muy similares de 14.1% y 15.2% respectivamente (Fig. 5). La diferencia entre ellos no es significativa ($P = 0.84$)

El estado de condición de los pejerreyes fue afectado por la presencia de truchas (Tabla II), disminuyendo significativamente ($P < 0.001$) en relación a pejerreyes puros en igual densidad. No hay diferencias significativas entre pejerreyes con distinta densidad ($P = 0.13$).

Para trucha no hubo diferencias significativas entre el control y el tratamiento ($P = 0.19$).

En las jaulas que contenian el tratamiento para observar

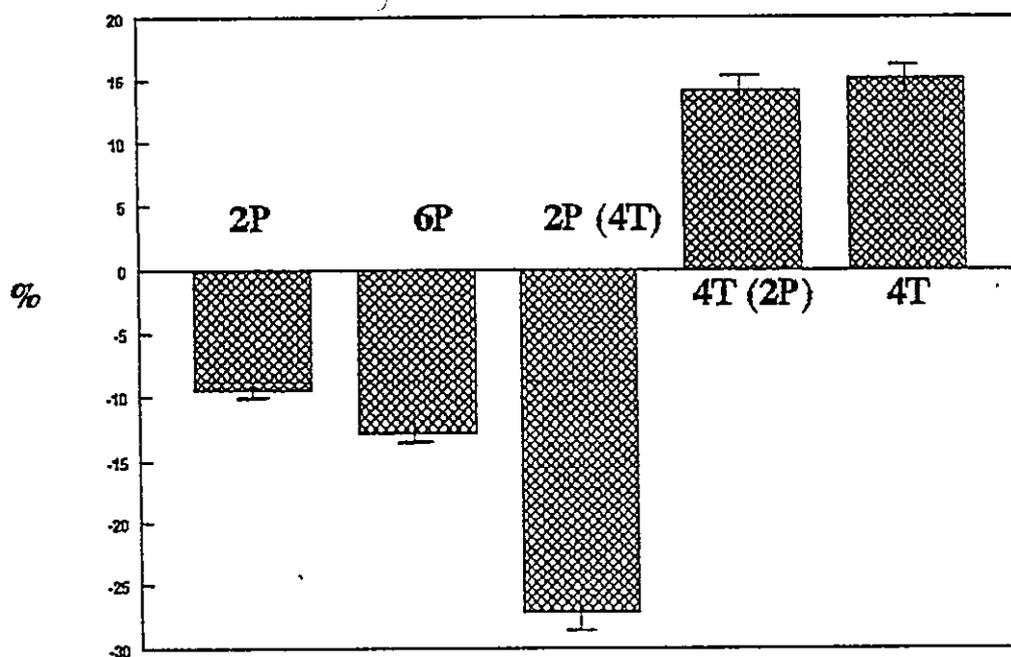


FIG. 5

Cambio promedio del peso total individual (eje Y) durante el experimento en las diferentes condiciones experimentales (eje X). La simbología se explica en la Tabla II. La línea en el extremo de la barra indica el error estándar.

el efecto de la composición, todos los pejerreyes murieron prematuramente (Anexo 1), cerca de una semana antes de finalizar el experimento.

Ingestión de alimento.

Contenido del estómago.

El peso total de materia contenida en el estómago de cada uno de los ejemplares estudiados aparece en el Anexo 2.

Al momento de la captura los estómagos de todas las truchas presentaban abundante materia digerida, grasa y organismos bentónicos en su interior. Para pejerreyes en alta densidad hay un 11.1% de estómagos sin organismos bentónicos y en aquellos coexistiendo con truchas hay un 17% de estómagos sin organismos bentónicos, aunque con restos vegetales y grasa (Anexo 2).

Los valores alcanzados por el Índice de Materia Contenida (IMC) para los distintos tratamientos aparecen en la Tabla III. Para pejerreyes el valor mayor se obtiene del tratamiento en densidad natural y el menor en el tratamiento donde están acompañados por trucha (Fig. 6). Las diferencias entre pejerreyes puros en densidad diferente no es significativa ($P= 0.6$) y entre pejerreyes puros y aquellos con truchas, pero con la misma densidad total, está en el límite de significación ($P= 0.05$).

TABLA III

Índice de materia contenida en el estómago (IMC), número (N) y peso húmedo (P) en gramos de las presas en la dieta de los peces, en los diferentes tratamientos. NI indica el número de presas promedio por individuo, aproximada al entero más cercano. Los valores corresponden al promedio con el error estandar en paréntesis. La simbología se explica en la Tabla II

Tratamiento	IMC	N	P	NI
2P	8.2 (1.0)	18.0 (1.5)	0.07 (0.01)	9
6P	7.2 (1.6)	55.3 (7.5)	0.24 (0.03)	9
2P(4T)	2.1 (0.5)	4.0 (0.6)	< 0.01	2
4T	14.3 (3.1)	62.5 (8.5)	0.42 (0.08)	16
4T(2P)	14.9 (1.9)	59.3 (4.4)	0.31 (0.05)	15

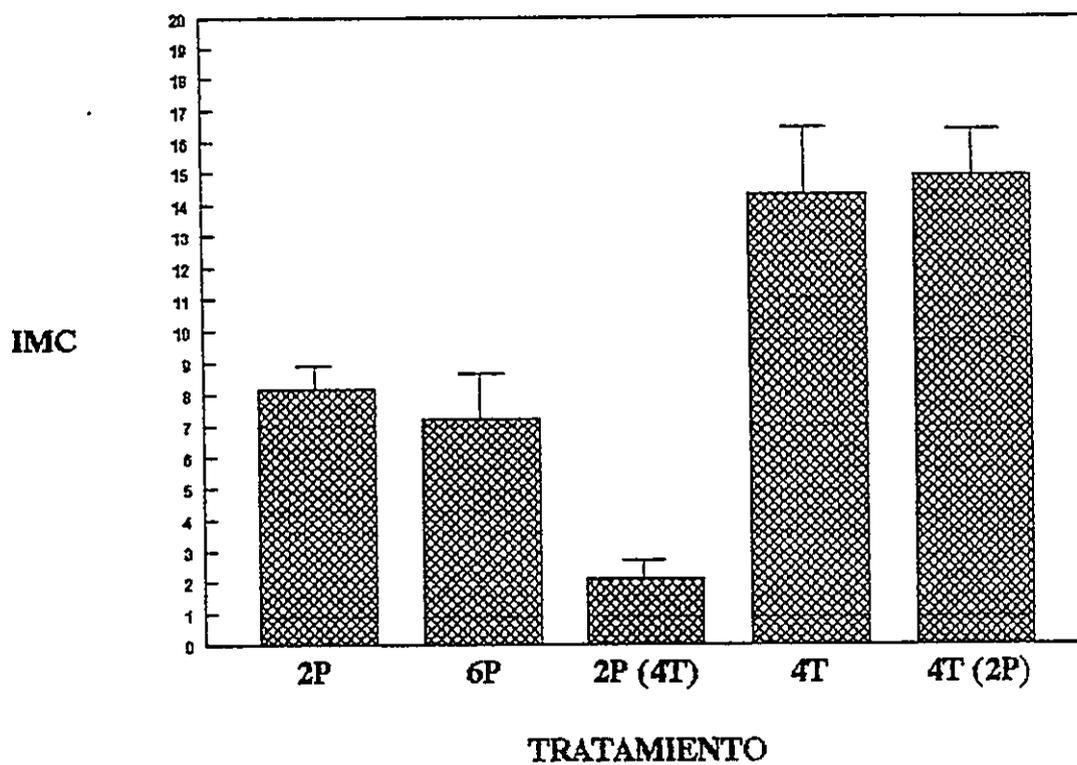


FIG. 6

Indice de materia contenida en el estomago (IMC) para las distintas condiciones experimentales. Las barras indican el valor promedio y la línea sobre ellas el error estándar. La simbología se explica en la Tabla II.

El IMC de las truchas es similar entre el control y el tratamiento ($P > 0.86$) pero mayor al más alto de los pejerreyes.

Sin embargo, el IMC parece ser un índice muy variable (Anexo 2).

Dieta del pejerrey.

La Figura 7 muestra la dieta de los pejerreyes en relación al tratamiento. Los resultados obtenidos del análisis de los estómagos están expresados como porcentaje del número total de presas contenidas en el estómago, como porcentaje del peso húmedo total de las presas y por la frecuencia de aparición (Anexo 3).

La dieta en la condición control está formada por 6 taxa. El género *Chilina* representa el 46% de las presas, y el 37% del peso húmedo y es el ítem con mayor frecuencia de aparición. Le siguen en forma decreciente larvas de Trichoptera con 19%, larvas de Chironomidae con 12% y el género *Littoridina* con 11% (Fig. 7). El aporte en biomasa de las larvas de Chironomidae es cercano a cero.

La dieta en el tratamiento de alta densidad consta de 7 taxa, 6 de las cuales son comunes con el control. El taxa adicional es el género *Hyaella*, que comprende sólo un 4% del número de presas.

El género *Chilina* es nuevamente el ítem principal y más

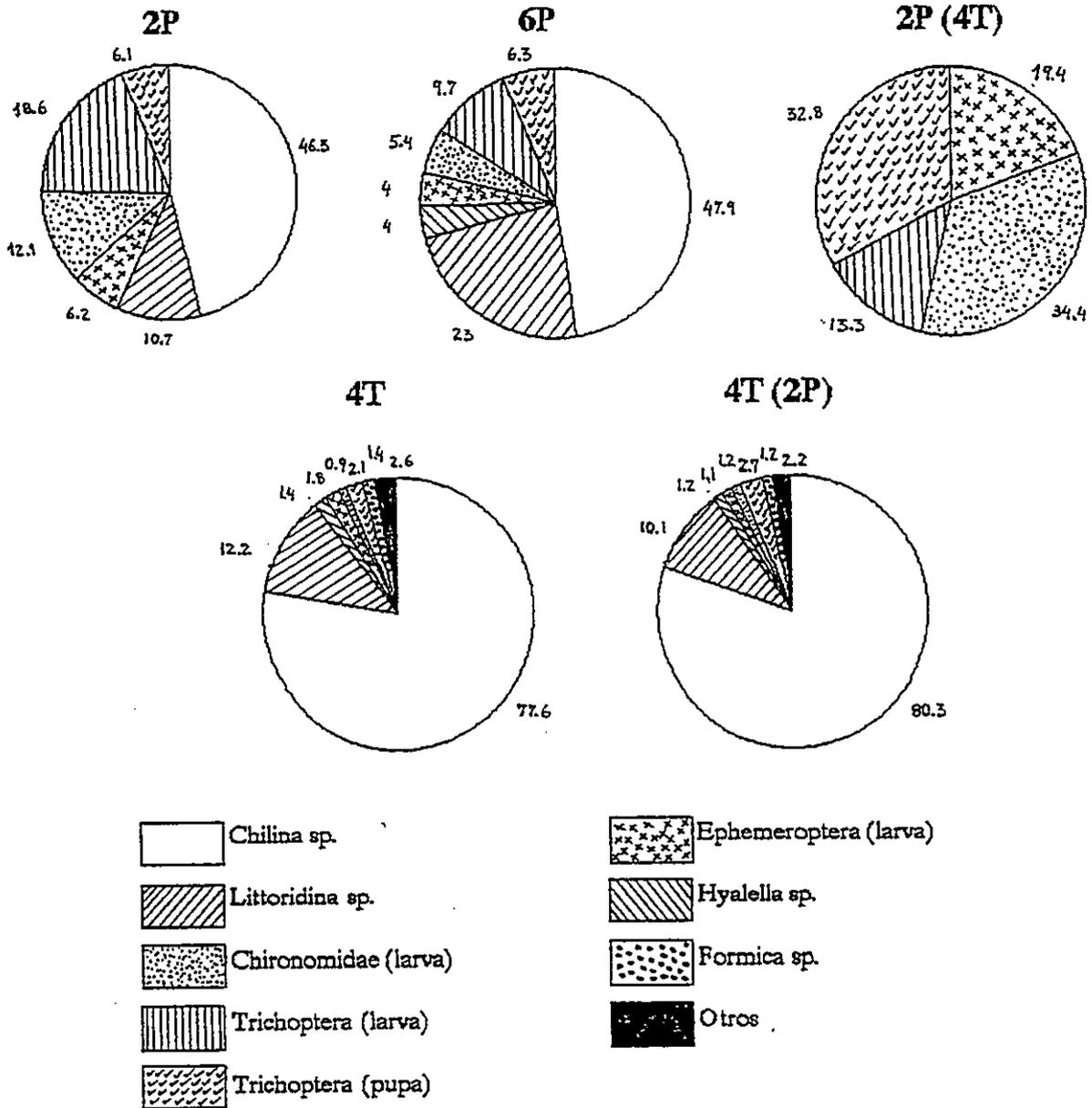


FIG. 7

Composición y abundancia de presas en la dieta del pejerrey y la trucha en las distintas condiciones experimentales. La simbología se explica en la Tabla II. Los valores indican el porcentaje promedio

frecuente con un 48% de las presas y un 50% de la biomasa. Luego vienen *Littoridina* y larvas de Trichoptera con un 24% y 10% respectivamente del número de presas (Fig. 7).

La dieta de los pejerreyes en presencia de trucha cambió. El número de taxa se redujo a cuatro (Fig. 7), desapareciendo completamente los dos ítemes principales y más frecuentes; *Chilina* y *Littoridina*. Entre los que se mantienen, las larvas de Chironomidae representan un 34% del total de presas y las pupas de Trichoptera un 33%, con sólo un 50% de frecuencia de aparición. El aporte en biomasa de los cuatro ítemes es insignificante (Anexo 3). Para ejemplares tomados desde el arroyo experimental la dieta es similar a la condición en densidad natural y alta. A pesar de componerse de 4 taxa, *Chilina* y larvas de Chironomidae son los principales en número de presas y biomasa (Anexo 4). A diferencia de los anteriores, la frecuencia de aparición de *Chilina* es algo más baja (40%).

Dieta de la trucha.

La dieta en el control y el tratamiento comprende 10 taxa, 8 de ellos comunes a ambos (Anexo 3). En la Fig. 7 se muestra que en el control *Chilina* representa el 78% de las presas y en el tratamiento el 80%. Le sigue *Littoridina* con un 12% y 10% de las presas. Los taxa restantes aportan menos del 2%.

En el Anexo 3 se observa que los géneros *Chilina* y *Littoridina* también conforman los grupos de mayor biomasa y frecuencia de aparición en la dieta.

En un ejemplar extraído desde el arroyo, los dos géneros anteriores aportan en conjunto, el 70% de las presas y el 60% de la biomasa (Anexo 4).

Los insectos de origen terrestre casi no están presentes en la dieta, tal vez debido a que son escasos en invierno (Hynes, 1970) y a lo ralo de la vegetación ribereña.

Número de presas consumidas.

El número total de presas encontradas en los pejerreyes en presencia de truchas (Fig. 8) alcanza al 22% de la cantidad presente en densidad natural (Tabla III). Estos valores son significativamente diferentes ($P < 0.01$).

Entre pejerreyes puros con distinta densidad no hay diferencias significativas ($P = 0.83$). Al dividir el promedio de presas por el número de peces del tratamiento se encuentra una caída desde 9 presas a 2 entre la condición en densidad natural y alta con respecto al tratamiento de pejerreyes en presencia de trucha (Tabla III). Para trucha la diferencia en el número de presas entre el control y el tratamiento no es significativa ($P = 0.74$).

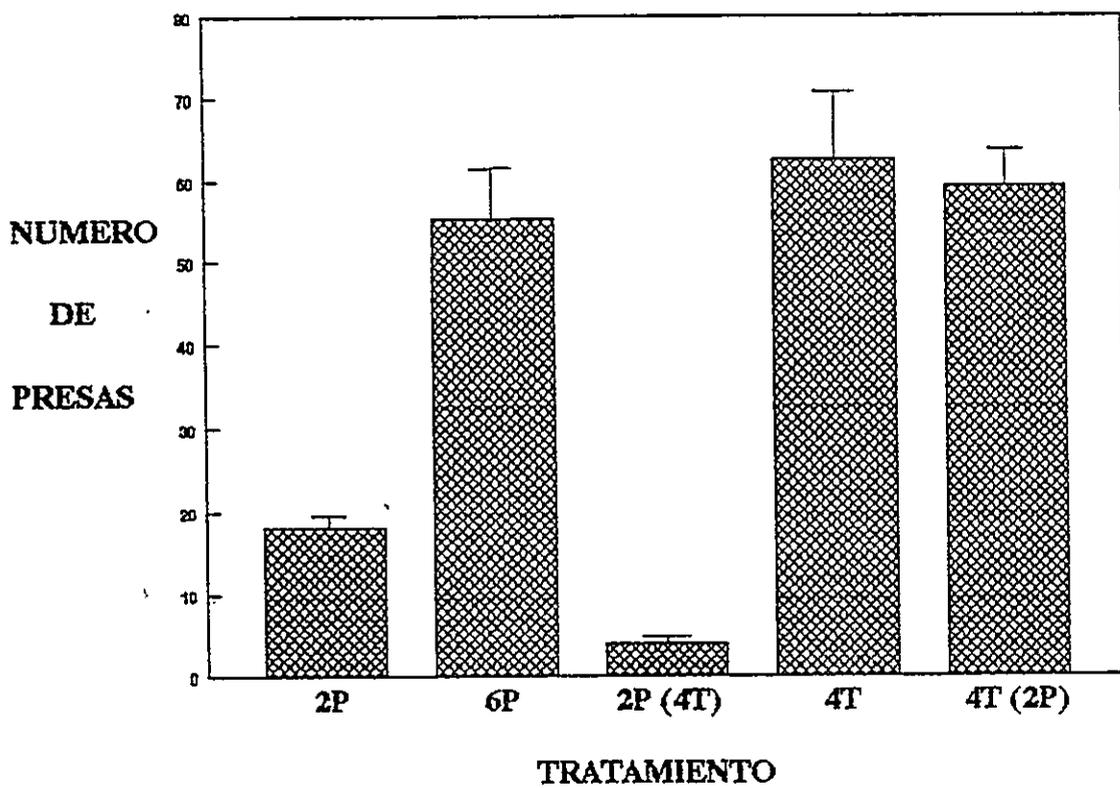


FIG. 8

Número total promedio de presas del contenido estomacal para las distintas condiciones experimentales. La simbología se explica en la Tabla II. La línea sobre la barra indica el error estandar.

Utilización del habitat.

Ocupación del espacio

a) Pejerrey.

En condición solitaria o en grupo, muestra preferencia por el microhabitat de aguas abiertas (Tabla IV) con una frecuencia mayor al 80% y un uso marginal del ambiente de vegetación y fondo con menos del 20% en conjunto (Fig. 9).

En presencia de truchas la utilización del microhabitat cambia. El pejerrey abandona las aguas abiertas y pasa a ocupar con una alta frecuencia el microhabitat de vegetación o el de fondo. La diferencia de frecuencia de ocupación de las aguas abiertas es altamente significativa ($P < 0.001$) al coexistir con truchas a igual densidad total de peces. En esta condición se le encuentra sobre el 80% del tiempo entre la vegetación o el fondo (Fig. 9).

El habitat de vegetación y el de fondo son más heterogéneos en relación al de aguas abiertas y ofrecen mayor diversidad de microambientes y posibles refugios.

b) Trucha.

Las truchas en distinta densidad pero en presencia de pejerrey muestran igual preferencia por el microhabitat de aguas abiertas ($P = 0.47$).

TABLA IV

Frecuencia de ubicación y actividad del pejerrey y la trucha en diferentes tratamientos, durante un ciclo diario de laboratorio. Los valores corresponden al porcentaje promedio con su error estándar en paréntesis. (n= 4).

Ubicación y actividad	1P	3P	1P(1T)	1P(2T)	1T(1P)	2T(1P)
Aguas abiertas	94.2 (1.2)	80.6 (3.0)	5.6 (3.5)	23.4 (2.6)	69.0 (5.6)	75.6 (6.5)
Vegetación	5.8 (1.2)	13.8 (1.2)	42.0 (4.9)	69.6 (3.4)	17.8 (2.0)	4.2 (1.0)
Fondo	0	5.6 (2.8)	52.3 (8.0)	6.8 (1.6)	13.1 (4.8)	10.1 (5.9)
Reposo	53.6 (3.4)	69.6 (4.2)	96.0 (1.4)	83.8 (2.6)	63.0 (3.8)	69.6 (4.8)
Natación	46.0 (3.5)	30.4 (4.2)	4.0 (1.4)	16.2 (2.6)	37.0 (3.8)	30.4 (4.8)
Alimentación	4.9 (0.8)	3.4 (0.5)	0.3 (0.3)	0.7 (0.4)	2.0 (0.8)	3.2 (0.3)
Agresión imagen	21.8 (1.4)	12.3 (1.8)	0	3.1 (1.4)	7.4 (1.4)	12.8 (3.1)
Agres. intrasp.	---	0	---	---	---	6.9 (0.9)
Agres. interesp.	---	---	0	0	6.4 (0.5)	10.6 (0.7)
Agregación PP o TT	---	39.0 (5.6)	---	---	---	10.6 (2.2)
PT	---	---	0.4 (0.4)	0.4 (0.4)	0.4 (0.4)	0

1P: Condición control para pejerrey.

1P(1T): Tratamiento de pejerrey con 1 trucha.

1T(1P): Tratamiento de trucha con un pejerrey.

3P: Tratamiento en alta densidad para pejerrey.

1P(2T): Tratamiento de pejerrey con 2 truchas.

2T(1P): Tratamiento de 2 truchas con 1 pejerrey

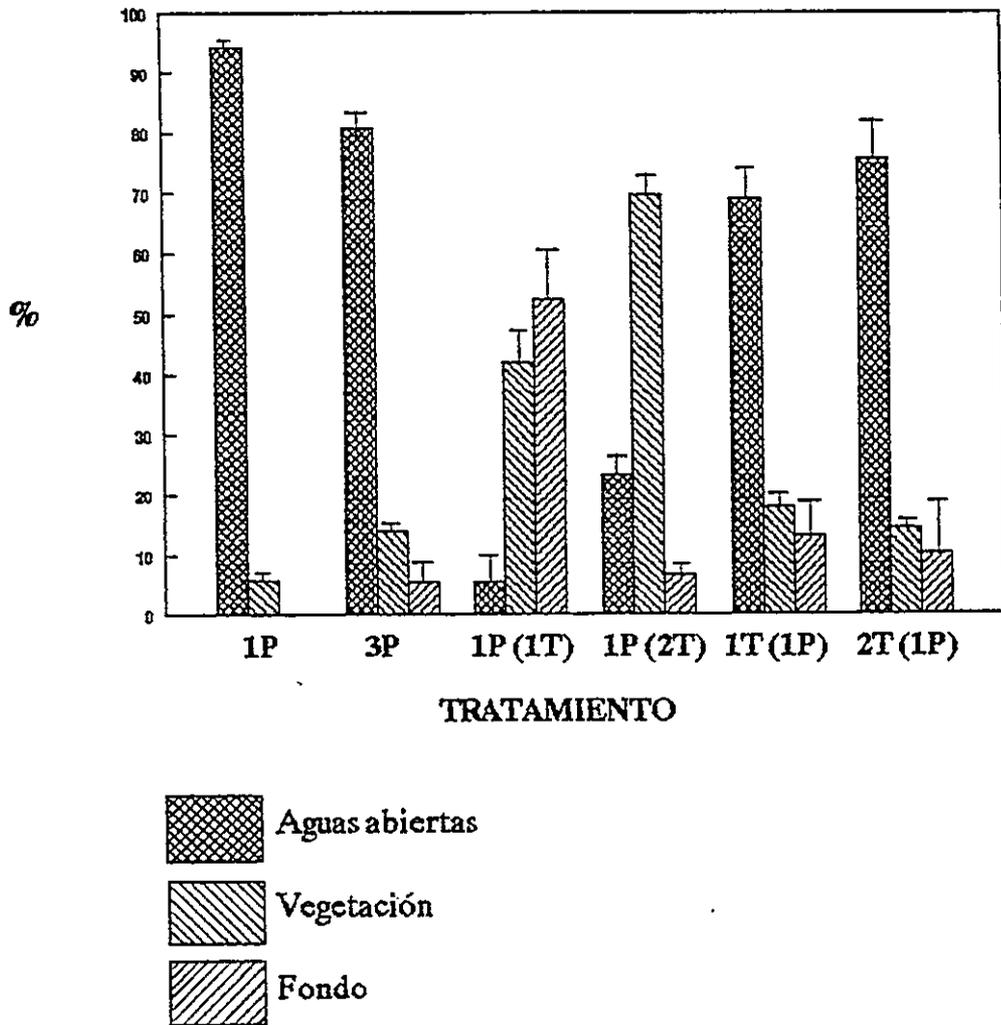


FIG. 9

Frecuencia relativa (%) de ocupación del microhabitat para las distintas condiciones experimentales. La línea sobre la barra indica el error estándar del promedio. La simbología se explica en la Tabla IV.

Actividad.

Tanto pejerrey como trucha tienden a permanecer en estado de reposo con una frecuencia mayor al 50%. El pejerrey en presencia de truchas se mantiene en estado de reposo con mayor frecuencia que en la condición control (Tabla IV).

En la tabla IV se aprecia que la trucha exhibe un comportamiento agresivo hacia sus congéneres y hacia una especie distinta.

No existe agresión intraespecífica entre pejerreyes, mientras en trucha es cercana al 7%.

No existe agresión interespecífica de pejerrey a trucha y sí existe de parte de trucha hacia pejerrey con una frecuencia máxima cercana al 11% (Fig. 10). La presencia de una segunda trucha en el acuario incrementa la agresión interespecífica hacia el pejerrey en forma significativa ($P < 0.01$). Los pejerreyes muestran inclinación a formar agregaciones (cardúmenes) con una frecuencia cercana al 40% (Fig. 10) y las truchas con una frecuencia cercana al 10%. La tendencia a agruparse es significativamente mayor en el pejerrey ($P < 0.01$). En consecuencia, el pejerrey es una especie eminentemente gregaria y no agresiva, mientras que la trucha muestra cierta plasticidad, presentando en algunas ocasiones un comportamiento agresivo intraespecífico y en otras una tendencia a la gregariedad.

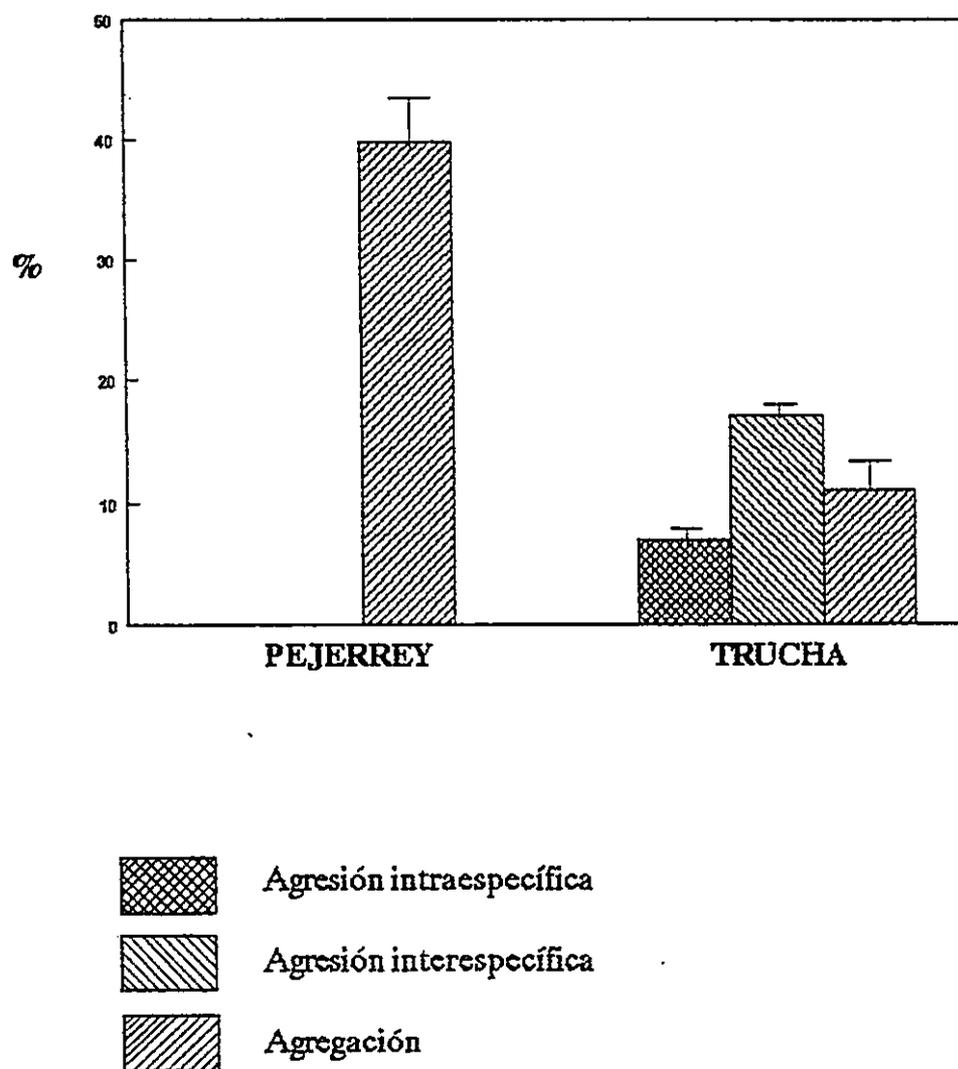


FIG. 10

Frecuencia relativa acumulada (%) por especie para conductas agresivas y de agregación. La barra indica el valor promedio y la línea sobre ella el error estándar.

La conducta agresiva también la demuestra claramente con el pejerrey, no así la tendencia a la agregación.

DISCUSION

Habitat.

La red de arroyos de Peñaflores conforma un sistema lótico único, cuyas características físicas, químicas e hidrológicas permanecen constantes y donde la vegetación sumergida como *Elodea potamogeton* no parece presentar cambios marcados en el crecimiento durante el año (Pizarro, 1990).

En general, las comunidades de macrófitas proporcionan refugio y sustrato para la permanencia y desove de muchos organismos bentónicos que tienen importancia alimentaria para los peces (Welcomme, 1985).

Los taxa que componen la fauna bentónica del estero, con alta frecuencia de aparición, son los mismos en la estación de otoño e invierno, a excepción de las pupas de Trichoptera que sólo aparecen en la última. Los grupos más abundantes como gastrópodos, crustáceos y larvas de insectos son característicos de arroyos y ríos de bajo orden (pequeños, cercanos a la fuente de origen) (Hynes, 1970; Welcomme, 1985). En ellos ocurren fluctuaciones

anuales en la abundancia del bentos debido a cambios climáticos y nivel y características químicas del agua. Además, el número de especies que contribuye mayoritariamente a la abundancia y biomasa total suele ser escaso (Welcomme, 1985).

En ríos de clima templado se ha encontrado que durante la estación de otoño hay valores altos de biomasa (especialmente de moluscos) y durante la estación de invierno, con altos niveles de agua, la biomasa alcanza valores mínimos (Welcomme, 1985), como ocurre en ríos del sur de Chile (Campos, 1985 y 1986; CORFO-IFOP, 1986). Peñaflor es consistente con este patrón general ya que hay una reducción, casi a la mitad, en la abundancia y biomasa total entre los muestreos de otoño e invierno. No obstante, se desconoce si los valores para la estación invernal constituyen un mínimo.

Dada la constancia de varias características del sistema de Peñaflor, excepto el ciclo lumínico y el entorno aéreo, es posible que esta disminución pueda estar influenciada fuertemente por factores antrópicos. La extracción de parte de la vegetación sumergida para el despeje del cauce reduce el número de los organismos bentónicos y disminuye la superficie utilizada como sustrato por ellos. Una de estas acciones tuvo lugar durante el experimento.

Esta modificación periódica podría crear una limitante al

desarrollo de la población íctica natural e introducida del arroyo, ya que la biomasa íctica se correlaciona con la biomasa de invertebrados bentónicos (Bowlby & Roff, 1986).

Nicho trófico

Los resultados del experimento de campo indican un cambio de dieta cuantitativo y cualitativo en el pejerrey cuando se encuentra en simpatria con trucha, pero no se ve cambio cuando se encuentra con un incremento intraespecífico de densidad. El cambio dietario implica abandonar el consumo de las presas preferidas (y más abundantes en el ambiente) y mantener un consumo en menor número de otras. La dieta del pejerrey en densidad natural y alta de peces representa en forma realista la alimentación natural en el estero experimental. La dieta encontrada en los ejemplares en vida libre es comparable en composición y abundancia a la obtenida de ejemplares en confinamiento (Anexo 3 y 4). Sin embargo, en este control externo al experimental no se conoce con certeza que nivel de simpatria existe entre pejerrey y trucha. Se puede considerar que los pejerreyes estarían viviendo en condición cercana a la alopatria y tratarse como una aproximación realista a una verdadera condición control no confinada.

El cambio de dieta en el pejerrey es, de hecho, la diferenciación en el uso del recurso alimento en aquellas presas comunes y más importantes de las dietas de cada especie en existencia alopátrica. En consecuencia, hubo un cambio de nicho trófico en el pejerrey (Schoener, 1982; Begon et al., 1986) con correspondencia somática. En los pejerreyes coexistiendo con truchas se produjo un decrecimiento promedio en el peso corporal de casi un 28% respecto a su peso inicial y de un 15% respecto a pejerreyes puros en la misma densidad total de peces por jaula.

La tendencia al decrecimiento también se manifestó con el estado de condición de los pejerreyes. En el caso del tratamiento en coexistencia con truchas, tuvo consecuencias en la adecuación biológica o "fitness" de los individuos. Todos los pejerreyes murieron prematuramente. Su causa pudo ser el debilitamiento excesivo de los animales que acentuó su proclividad a contraer hongos (obs. pers.) en las zonas del cuerpo donde se produjo pérdida de escamas debido a mordeduras de las truchas (obs. pers.).

Es frecuente que eventos de diferenciación alimentaria como el descrito sean interpretados y explicados a la luz de la teoría de competencia (Johannes & Larkin, 1961; Werner & Hall, 1976 y 1977; Helfman, 1978; Angermeier, 1982; Gladfelter, 1983; Hanson & Leggett, 1986; Prejs & Prejs,

1987; Mc Dowall, 1990; Hodgson et al., 1991), al igual que fenómenos de depresión en el crecimiento y peso corporal en respuesta a un cambio de dieta (y/o habitat) (Werner & Hall, 1976; 1977 y 1979. Esto es especialmente válido si puede excluirse como factor causal la depredación potencial (Werner et al., 1983b).

Un argumento de tipo competitivo para explicar lo sucedido con *B. australis* parece verse, en principio, respaldado por los hechos. Sin embargo, la sobreposición en los requerimientos de alimento y la diferenciación observada sólo es sugestiva de la existencia de competencia por explotación, debido a que no existe una relación directa entre ambos (Colwell & Futuyma, 1971; Hurlbert, 1978; Werner & Hall, 1979), y por que es necesario demostrar que los recursos son escasos para la demanda potencial (Begon et al., 1986). En la investigación realizada, el cumplimiento de esta exigencia no puede ser establecido. Las presas bentónicas con que se abasteció las jaulas equivalían a aquellas asociadas a una cobertura de vegetación subacuática similar a la máxima encontrada en el arroyo y sobre la que se sustenta la biomasa estimada de peces. Por cuanto el estero ya se encontraba colonizado por truchas, la densidad natural estimada de pejerreyes podría estar influenciada por la presencia de las truchas, es decir, habría una subestimación respecto a la densidad

natural original (bajo el supuesto que las truchas hubiesen afectado a los pejerreyes). Tal vez, el tratamiento de pejerreyes en alta densidad reflejaría más fielmente la verdadera (y previa) capacidad de carga del sistema. Por el contrario, si la jaula con dos peces reflejaba el nivel límite para sustentar a los pejerreyes en densidad natural, debería aparecer diferenciación en la dieta de los pejerreyes en el tratamiento de alta densidad debido a interacciones (competencia) intraespecíficas (Underwood, 1985). Es interesante destacar que no ocurrió así con la dieta, el estado de condición ni el IMC, pero sí con el cambio de peso corporal aunque sólo de manera levemente significativa.

Por otra parte, el fondo natural del estero, sobre el que se posaban las jaulas, pudo haber aportado fauna bentónica adicional que fuera accesible a los peces. Las mismas jaulas pudieron actuar como captadores o aglutinadores de organismos bentónicos del exterior, concentrando una biomasa de invertebrados mayor.

Si se tratara de competencia por explotación (siendo el pejerrey el competidor inferior), es esperable que presente menor crecimiento y alteración de su dieta conviviendo con trucha. Pero también hubo disminución de peso en alta densidad y en densidad natural, aunque significativamente menor.

Resultó extraño apreciar disminución de peso en los pejerreyes de las jaulas con densidad natural, pues ellas contenían fauna del bentos en cantidad equivalente a la abundancia natural en el estero. El confinamiento pudo alterar los hábitos normales de consumo o de asimilación del alimento ya que, aún cuando existe un número comparable de presas por pez en el estómago, el estado de condición de los ejemplares en vida libre es mayor (Tabla III, Anexo 4b). No se trataría de escasez de recursos alimentarios, puesto que los pejerreyes de las jaulas con dos y seis individuos contienen un número similar de presas y una biomasa semejante en el estómago (Tabla III). Además es levemente más alta que aquella de animales en vida libre. Por otra parte, los recursos disponibles en las jaulas permitieron mantener a cuatro truchas y que aumentaran su peso en el mismo período. Esto podría deberse a:

- a) Las truchas tendrían mayor asimilación para el tipo de alimento disponible.
- b) Los caracoles (las presas más abundantes) grandes sólo eran accequibles para las truchas, que poseen una mayor abertura bucal que el pejerrey en tallas similares.
- c) La mayor tolerancia a condiciones de cautiverio, algo lógico entre salmónidos que resisten la manipulación y el encierro para su cultivo.
- d) La trucha es una especie más voráz. El número de presas

por pez en su estómago casi duplica al de los pejerreyes (Tabla III).

Si se considera como una condición más real y general que el ambiente experimenta fluctuaciones en el tiempo que contribuyen a mantener a las poblaciones bajo la capacidad de carga, entonces no sería común la limitación de recursos (Wiens, 1977; Schoener, 1982). Por lo tanto, la competencia por explotación no sería una interacción prevaeciente, excepto en períodos de depresión de los recursos, como resultado de cambios ambientales o de eventos demográficos favorables a las poblaciones. En estos ambientes variables o más perturbados la depredación aparecería como el generador y modulador de los patrones de abundancia y consumo de recursos (Paine, 1966; Schoener, 1982; Sih et al., 1985).

El estado singular de estabilidad del estero de Peñaflor y la eliminación de eventos de depredación, son apropiados para la detección de la potencial existencia de competencia del tipo explotación entre las dos especies escogidas para el estudio.

La condición de recurso limitante resulta difícil de establecer si se desconocen los requerimientos energéticos reales de la especie, como es el caso con *B. australis*. Si pudiera determinarse un nivel que se considere limitante,

aún permanecen dos interrogantes: a) los requerimientos de los organismos son dinámicos, pudiendo variar sin necesidad de que existan interacciones con otros organismos que la generen (por ejemplo competencia); b) los organismos pueden funcionar temporalmente con balances energéticos negativos y por lo tanto sus requerimientos variar o no coincidir con respecto a un estado de referencia.

La competencia, normalmente de explotación, se ha utilizado para explicar fenómenos que están ocurriendo en la actualidad o que ocurrieron en el pasado (Connell, 1980; Crowder, 1984).

Pero si no es posible proponer el mecanismo de interacción entre los organismos (Tilman, 1987), que acompañe a la descripción competitiva, entonces no pasa de ser sólo un principio explicativo (Bateson, 1972). Para proponerlo se requiere información sobre fisiología, morfología y conducta de las especies (Tilman, 1987). En la medida que se pueda proponer un mecanismo que refleje lo que razonablemente ocurre con los organismos, el argumento competicionista pasa a ser prescindible como explicación. Una explicación no competicionista para los patrones tróficos encontrados en *B. australis* y *O. mykiss* requiere información sobre como responden al encontrarse coexistiendo.

La observación directa y la cuantificación de su conducta

provino de los experimentos en acuario. Los experimentos en laboratorio, si bien permiten un mayor control de las variables en acción, otorgan respuestas menos realistas y generales (Diamond, 1984). Sin embargo, robustecen su valor cuando existe equivalencia con observaciones cualitativas en vida libre.

En los experimentos de acuario, el pejerrey (y también la trucha) presenta una marcada preferencia por el microhabitat de aguas abiertas, aunque el ambiente de vegetación sea más rico en alimento (fauna bentónica). En presencia de la trucha es excluido, ocupando preferentemente el microhabitat de vegetación y de fondo. Hay una interferencia directa de la trucha hacia el pejerrey. La conducta agresiva intra e interespecífica de la trucha sería la base de la dominancia que manifiesta al mantenerse en el habitat preferido, segregando al pejerrey a aquellos estructuralmente más heterogéneos que ofrecen mayor protección y refugio (Werner et al., 1983b).

Los pejerreyes disminuyen la actividad de alimentación (Tabla IV), ubicados precisamente en el sector más rico. Esto es concordante con la drástica disminución del número de presas contenidas en el estómago de los pejerreyes en presencia de truchas (Tabla III). En esta condición, el pejerrey pasa más tiempo en reposo (poco movimiento) entre la vegetación (Tabla IV), talvez en estado de alerta, como

una forma de evadir la agresión de las truchas. Esta agresión se expresó frecuentemente con intentos de morder las aletas pectorales o caudal del pejerrey, conducta que ha sido mencionada para la trucha (Newman, 1956). Esta misma secuencia se ha descrito para *Gambusia affinis* atacando a *Cheirodon pisciculus* (Bahamonde & Lopez, 1961, citado por Moreno & Moran, 1981).

Muchas especies de peces muestran diferencias en el uso del espacio y preferencias por algunos habitat particulares, asociado a: características físicas (temperatura) del agua y climáticas (Savitz et al., 1983), flujo hídrico (Schlosser & Ebel, 1989), cambios ontogénicos y estacionales (Naesje et al., 1986; Heggenes et al., 1991), competencia interespecífica y depredación (Faush & White, 1981; Cunjak & Green, 1983; Werner et al., 1983b; Kennedy & Strange, 1986; Karp & Tyus, 1990).

En especies de los géneros *Oncorhynchus* y *Salmo*, que habitan en ríos, existe una preferencia marcada para ocupar zonas de aguas abiertas, de poca profundidad y velocidades intermedias de corriente (Faush & White, 1981; Cunjak & Green, 1983; Kennedy & Strange, 1986), ubicándose en sectores de pozas más profundas cuando alcanzan gran tamaño (Heggenes et al., 1991).

Entre los salmónidos, la ocupación de sus habitat preferidos varía cuando algunas especies se encuentran en

simpatria (Langeland et al., 1991), lo que sugiere la existencia de una elevada segregación de carácter interactiva (Nilsson, 1967; Elliott, 1990). Este proceso de segregación es jerárquico con dominancia de algunas especies. Por ejemplo, se menciona que *O. mykiss* y *Salmo trutta* mantienen la dominancia de su habitat preferido en ocasiones en que se encuentran coexistiendo con las especies *S. salar* o *Micropterus salmoides* y *Salvelinus fontinalis* o *S. alpinus* respectivamente (Faush & White, 1981; Cunjak & Green, 1983; Kennedy & Strange, 1986; Hodgson et al., 1991; Langeland et al., 1991).

La preferencia de trucha por las aguas abiertas encontrada en acuario, coincide con lo descrito para arroyos de Chile, Norteamérica y Europa (Faush & White, 1981; Cunjak & Green, 1983; Campos, 1985 y 1986; Kennedy & Strange, 1986).

Entre los pejerreyes que se encuentran en el estero de Peñaflor hay preferencia por las aguas abiertas, pero puede observarse la tendencia a escabullirse hacia áreas cubiertas con vegetación ante la presencia humana o de truchas de gran tamaño (obs. pers.).

La información para pejerrey en ambientes lóticos no existe o es muy imprecisa (Duarte et al., 1971; CORFO-IFOP, 1986). En lagos, los ejemplares pequeños y juveniles se encuentran en las orillas, mientras que los mayores ocupan la zona pelágica (CORFO-IFOP, 1986).

La tendencia de la trucha u otros salmónidos a desplegar mayor agresividad y a presentar conducta territorial (Kalleberg, 1958; Nilsson, 1967; Hynes, 1970; Nyman, 1970; Baltz & Moyle, 1984; Magnan & Fitzgerald, 1984; Elliott, 1990), favorecen la segregación espacial y la repartición de recursos frente a especies menos agresivas, como el pejerrey u otras (Hodgson et al., 1991; Langeland et al., 1991). El pejerrey exhibió conducta agresiva sólo a su imagen reflejada en el vidrio del acuario, pero nunca hacia otro individuo. En cambio, presentó una alta frecuencia en la tendencia a formar agregaciones intraespecíficas, tal como ocurre también con especies de la familia Cyprinidae, entre otras (Hynes, 1970).

No se dispone de antecedentes sobre la conducta del pejerrey en vida libre en ríos o arroyos para comparar el realismo de lo observado en acuario. Su condición de especie poco agresiva y gregaria puede ser una característica propia de la clase de tamaño utilizada en las observaciones o de la uniformidad de tallas, pues se ha descrito piscivoría de adultos hacia juveniles (Urzúa & col., 1977).

La conducta agresiva es una expresión constitutiva al modo de vida de la trucha. La frecuencia de encuentros agresivos puede aumentar cuando el nivel de alimento disminuye, al menos entre individuos de la clase etárea utilizada en este

experimento (Slaney & Northcote, 1974). También puede surgir en las especies como un epifenómeno relacionado al aumento de la densidad de individuos (Jones, 1983; Mittelbach, 1984). Esto no parece ser el caso entre pejerreyes de tallas uniformes.

La tendencia leve a la agregación que mostró la trucha junto con su carácter territorial, indicaría una flexibilidad considerable en los patrones sociales (Hynes, 1970), aspecto que apoya en parte, el éxito de su extensa distribución mediante introducciones.

La diferenciación de nicho registrada en este estudio puede responder a la acción de mecanismos ligados a la interacción entre las dos especies: la agresividad de la trucha que interfiere en la conducta normal y en la ocupación del habitat del pejerrey y su mayor voracidad para alimentarse. Ambas se relacionan con la interacción entre individuos, pero la segunda también va a estar modulada por cuán abundante sea la oferta de alimento en el ambiente.

Los efectos del primer mecanismo se pueden identificar con la competencia del tipo interferente y los del segundo con la del tipo por explotación si el consumo se realiza sobre alimento escaso.

Este estudio se llevó a cabo en un sistema simplificado,

con ambiente estable y semi cerrado, con peces de una clase de tamaño y en un período que abarcó sólo dos estaciones del año. Es un caso particular en que se da coexistencia, sobreposición alimentaria y ausencia de depredación.

La generalización a otros ambientes acuáticos, implica considerar sitios con: fluctuaciones estacionales en la productividad del bentos y en el régimen hídrico, poblaciones ícticas multiespecíficas con estructura compleja de tamaños, movilidad y migraciones de clases etáreas de peces y existencia de períodos reproductivos, entre otros. En estas comunidades, las interacciones entre individuos y especies se entremezclan y sobreponen (Werner, 1986) en la generación de los patrones de ocupación del espacio y uso de los recursos.

En varios ríos del sur de Chile existen fluctuaciones de la oferta de alimento a lo largo del año (Campos, 1985 y 1986; CORFO-IFOP, 1986) y la dieta de los peces sigue estas variaciones estacionales, mostrando dependencia y oportunismo sobre la oferta. Durante la disminución de otoño e invierno, las diferencias en la voracidad de los peces junto con las conductas agresivas, serían un factor de desigualdad competitiva.

En estos ambientes existe segregación espacial durante sus ciclos de vida. Las truchas realizan migraciones

reproductivas desde los lagos o el mar para desovar en los ríos entre mediados de invierno y verano (Campos, 1985 y 1986; Davies & Sloane, 1987), permaneciendo allí hasta los dos años de vida aproximadamente. Para varias especie la separación por clases de edad también ocurre dentro de un mismo habitat. Los ejemplares pequeños y juveniles de *B. australis*, *Cauque mauleanum* y *Galaxias maculatus* se ubican en las orillas, mientras los de mayor tamaño y las truchas ocupan zonas más profundas (Moreno & Morán, 1981; CORFO-IFOP, 1986; Heggenes et al., 1991). También puede contribuir a esta segregación de habitat de carácter ontogénico, el hábito piscívoro de la trucha (Arenas, 1978; Wetzlar, 1979; Campos, 1985), del pejerrey (Urzúa & col., 1977) u otro y la territorialidad y dominancia agresiva (Nilsson, 1967; Elliott, 1990).

Dentro de estos grupos más homogéneos se pueden manifestar las características conductuales y tróficas descritas para los peces del experimento. En años de alta abundancia polacional (por ejemplo, al haber cohortes exitosas), la competencia interespecífica podría ser más intensa a fines del verano, cuando el caudal es más bajo y el espacio y alimento es mínimo. Al no estar confinados, la interacción agresiva puede excluir a la especie subordinada de las áreas de alimentación (Moyle & Senanayake, 1984) o de la actividad de alimentación.

En general, en los ríos de Chile las condiciones para la sobreposición espacial del pejerrey y la trucha son limitadas, ya que los requerimientos del pejerrey en relación a la calidad del agua (transparencia, temperatura, oxigenación), la dieta y el habitat son de un espectro más amplio que los de trucha (Bahamondes & col., 1979; Urzúa & col., 1979; Vila & Soto, 1981). En cambio, se reporta sobreposición espacial y alimentaria con otros grupos nativos como Galaxidae, Aplochitonidae y Siluriformes (Campos, 1985 y 1986; CORFO-IFOP, 1986). Esto sugiere la existencia de un efecto interferente potencial más severo que el encontrado con pejerrey.

La depredación de las aves sobre la comunidad íctica (nativa y exótica) puede tener un efecto regulador de las poblaciones (Padín, 1991). En Chile hay varias especies ictiófagas de aguas continentales, como por ejemplo: yeco (*Phalacrocorax olivaceus*), huairavo (*Nycticorax nycticorax*), garza grande (*Casmerodius albus*), garza chica (*Egretta thula*), huala (*Podiceps major*), entre otras (Vilina com. pers.). En el área de estudio se observó huairavo y garza chica pero no tuvieron acceso a las jaulas. Dependiendo de si sus hábitos alimentarios no son selectivos, consumirá las especies proporcionalmente más abundantes. Entonces, si trucha tiene efectos negativos sobre el pejerrey u otro pez nativo, las aves tenderán a

favorecer a estos últimos. Se desconoce la influencia de esta interacción en los ambientes límnicos del país.

Las consecuencias de interacciones biológicas interespecíficas, puntuales en el tiempo y en una etapa de la ontogenia de las especies, pueden contribuir, junto a otros factores, a alterar el estado de las poblaciones de especies de peces nativos (Mc all, 1968; Hughes, 1986; Werner, 1986; Achieng, 1990; Ogutu-Ohwayo, 1990).

En particular, *S. trutta* sería responsable de la declinación poblacional de *S. fontinalis* en ríos del noreste de Estados Unidos (Faush & White, 1981) y *O. mykiss* estaría implicada en la eliminación de asociaciones faunísticas únicas en el noreste de California (Welcomme, 1985) y de Galáxidos endémicos de Nueva Zelanda (Mc Dowall, 1990). No obstante, siempre resulta difícil separar lo anterior de los efectos del deterioro del habitat por causas humanas (Mc Dowall, 1990).

CONCLUSIONES

Se detectó cambio de dieta, peso corporal y estado de condición de *B. australis* cuando coexiste con *O. mykiss*.

La dieta de las dos especies en ejemplares extraídos de las jaulas es comparable a la de los peces en vida libre.

La trucha es una especie más voraz que el pejerrey. En condiciones de igual densidad total de peces, las truchas casi duplican el número de presas contenidas en su estómago en relación al pejerrey.

En coexistencia, el pejerrey es desplazado del habitat preferido (aguas abiertas), ocupando con mayor frecuencia el de vegetación o el de fondo.

El pejerrey tiende a formar agregaciones o cardúmenes.

La trucha presenta conducta agresiva hacia el pejerrey. Lo opuesto no ocurre.

Estas respuestas se obtuvieron durante el período interestacional de otoño-invierno y con peces de la clase de edad menor a un año.

La especie introducida interfiere en la alimentación, la ocupación del habitat y la conducta de la especie nativa. Por lo tanto se acepta la hipótesis nula.

REFERENCIAS

- Achieng, A. P. (1990) The impact of the introduction of Nile perch, *Lates niloticus* (L.) on the fisheries of Lake Victoria. *J. Fish Biol.* 37 (Suppl. A): 17-23
- Altmann, J. (1974) Observational study of behaviour: sampling methods. *Behaviour* 49: 227-267.
- Angermeier, P. L. (1982) Resource seasonality and fish diets in an Illinois stream. *Env. Biol. Fish.* 7: 251-264.
- Arenas, J. N. (1978) Análisis de la alimentación de *Salmo gairdneri* Richardson en el lago Riñihue y río San Pedro, Chile. *Medio Ambiente* 3: 50-58.
- Arratia, G. (1981) Géneros de peces de aguas continentales de Chile. *Publicación Ocasional, Museo Nacional de Historia Natural (Chile)*, 34.
- Bagenal, T. B. (1967) A short review of fish fecundity. en S. D. Gerking (Ed.) *The Biological Basis of Freshwater Fish Production*. Wiley & Sons, Inc., New York: 89-111.
- Bahamondes, I., D. Soto & I. Vila. (1979) Hábitos alimentarios de los pejerreyes (Pisces: Atherinidae) del embalse Rapel. Chile. *Medio Ambiente* 4: 3-8.
- Baltz, D. & P. Moyle. (1984) Segregation by species and size classes of rainbow trout, *Salmo gairdneri*, and Sacramento sucker, *Catostomus occidentalis*, in three California streams. *Env. Biol. Fish.* 10: 101-110.
- Bateson, G. (1972) *Step to an Ecology of Mind*. Ballantine Books. New York.
- Begon, M., J. L. Harper & C. R. Townsend. (1986) *Ecology. Individuals, populations and communities*. Sinauer. Sunderland, Massachusetts.

- Bengston, D. A. (1985) Laboratory experiments on mechanisms of competition and resource partitioning between *Menidia menidia* (L.) and *Menidia beryllina* (Cope) (Osteichthyes: Atherinidae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 92: 1-18.
- Bowlby, J. N. & J. C. Roff. (1986) Trout biomass and habitat relationships in southern Ontario streams. Trans. Am. Fish. Soc. 115: 503-514.
- Campos, H. (1970) Introducción de peces exóticos y su relación con los peces de agua dulce de Chile. Not. Men. Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile) 14: 3-9.
- Campos, H. (1985) Distribution of the fishes in the Andean rivers in the south of Chile. Arch. Hydrobiol. 104: 167-191.
- Campos, H. (1986) Productividad íctica de ríos y lagos araucanos. En Vila, I. & E. Fagetti (Eds.). Ecología y manejo de peces en lagos y embalses. COPESCAL Doc. Téc. 4: 8-32.
- Colwell, R. K. & D. J. Futuyma. (1971) On the measurement of niche breadth and overlap. Ecology 52: 567-576.
- Connell, J. H. (1980) Diversity and coevolution of competitors, or the ghost of competition past. Oikos 35: 131-138.
- Connell, J. H. (1983) On the prevalence and relative importance of interespecific competition: evidence from field experiments. Am. Nat. 122: 661-696.
- CORFO-IFOP. (1986) Investigación de la capacidad de carga de cultivo de salmónidos de las principales hoyas hidrográficas del país. Santiago.
- Costello, M. J., J. Edwards & G. W. Potts. (1990) The diet of the two-spot goby, *Gobiusculus flavescens* (Pisces). J. mar. biol. Ass. U.K. 70: 329-342.
- Crowder, L. (1984) Character displacement and habitat shift in a native cisco in southeastern Lake Michigan: evidence for competition? Copeia 1984: 878-883.

- Cunjak, R. A. & J. M. Green. (1983) Habitat utilization by brook char (*Salvelinus fontinalis*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in Newfoundland streams. Can. J. Zool. 61: 1214-1219.
- Davies, P. E. & R. D. Sloane. (1987) Characteristics of the spawning migrations of the brown trout, *Salmo trutta* L., and rainbow trout, *S. gairdneri* Richardson, in Great Lake, Tasmania. J. Fish Biol. 31: 353-373.
- De Buen, F. (1959) Los peces exóticos en las aguas dulces de Chile. Inv. Zool. Chilenas. 5: 103-135.
- Diamond, J. (1978) Niche shift and the rediscovery of interspecific competition. Am. Sci. 66: 322-331.
- Diamond, J. (1986) Overview: laboratory experiments, fields experiments, and natural experiments. En Diamond J. & Case D. (Eds.). Community Ecology: 3-22.
- Duarte, W., R. Feito, C. Moreno & A. Orellana. (1971) Ictiofauna de sistema hidrográfico del río Maipo. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. (Chile) 32: 227-268.
- Elliott, J. M. (1973) The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. Oecologia (Berl.) 12: 329-347.
- Elliott, J. M. (1990) Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour. J. Anim. Ecol. 59: 803-818.
- Fausch, K. D. & R. J. White. (1981) Competition between brook trout (*Salvelinus fontinalis*) and brown trout (*Salmo trutta*) for positions in a Michigan stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 38: 1220-1227.
- Glade, A. (Ed.) (1988) Libro rojo de los vertebrados terrestres de Chile. Corporación Nacional Forestal. Santiago, Chile.
- Gladfelter, W. & W. Johnson. (1983) Feeding niche separation in a guild of tropical reef fishes (Holocentridae). Ecology 64: 552-563.

- Golusda, P. (1927) Aclimatación y cultivo de especies salmonídeas en Chile. Bol. Soc. Biol. Concepción 1: 80-100.
- Greger, P. D. & J. D. Deacon. (1988) Food partitioning among fishes of the Virgin river. Copeia 1988: 314-323.
- Hanson, J. & W. Leggett. (1986) Effect of competition between two freshwater fishes on prey consumption and abundance. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 43: 1363-1372.
- Heggenes, J., T. G. Northcote & A. Peter. (1991) Seasonal habitat selection and preferences by cutthroat trout (*Oncorhynchus clarki*) in a small stream. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 1364-1370.
- Helfman, G. S. (1978) Patterns of community structure in fishes: summary and overview. Env. Biol. Fish. 3: 129-148.
- Hodgson, J. R., C. J. Hodgson & S. M. Brooks. (1991) Trophic interaction and competition between largemouth bass (*Micropterus salmoides*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in a manipulated lake. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 48: 1704-1712.
- Huaquín, L. & A. Manríquez. (1986) Problemática y perspectiva de los peces nativos de aguas continentales chilenas. Resúmenes, 2º Encuentro Científico sobre Medio Ambiente. Tomo I: 132-138.
- Hughes, N. F. (1986) Changes in feeding biology of the Nile perch, *Lates niloticus* (L.) (Pisces: Centropomidae), in Lake Victoria, East Africa since its introduction in 1960, and its impact on the native fish community of Nyanza Gulf. J. Fish Biol. 29: 541-548.
- Hulbert, S. (1978) The measurement of niche overlap and some relatives. Ecology 59: 67-77.
- Hulbert, S. (1984) Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecol. Monogr. 54: 187-211.
- Hyslop, E. J. (1980) Stomach content analysis: a review of method and their application. J. Fish Biol. 17: 141-429.

- Hynes, H. (1970) The ecology of running waters. Liverpool University Press. Liverpool.
- Jenkins, T. M., C. R. Feldmeth & G. V. Elliot. (1970) Feeding of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in relation to abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. J. Fish. Res. Board Can. 27: 2356-2361.
- Johannes, R. E. & P. A. Larkin. (1961) Competition for food between redbreast shiners (*Richardsonius balteatus*) and rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in two British Columbia lakes. J. Fish. Res. Board Can. 18: 203-220.
- Jones, G. P. (1983) Relationship between density and behaviour in juvenile *Pseudolabrus celidotus* (Pisces: Labridae). Anim. Behav. 31: 729-735.
- Kennedy, G. J. & C. D. Strange. (1986) The effects of intra- and inter-specific competition on the distribution of stocked juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in relation to depth and gradient in an upland trout, *Salmo trutta* L., stream. J. Fish Biol. 29: 199-214.
- Kalleberg, H. (1958) Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* and *S. trutta*). Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm 39: 55-98.
- Karp, C. A. & H. M. Tyus. (1990) Behavioral interactions between young Colorado squawfish and six fish species. Copeia 1990: 25-34.
- Lafarga, A. M. & C. A. Guerrero. (1991) Crecimiento de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) en ambientes patagónicos (Argentina). En I. Vila (Ed.). Segundo Taller Internacional sobre ecología y manejo de peces en lagos y embalses. Santiago, Chile. COPESCAL. Documento Técnico 9: 72-81.
- Langeland, A., J. H. L'Abée-Lund, B. Jonsson & N. Jonsson. (1991) Resource partitioning and niche shift in arctic char *Salvelinus alpinus* and brown trout *Salmo trutta*. J. Anim. Ecol. 60: 895-912.
- MacCrimmon, H. R. (1971) World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). J. Fish. Res. Board Can. 28: 663-704.

- Magnan, P. & G. J. Fitzgerald. (1984) Mechanisms responsible for the niche shift of brook charr, *Salvelinus fontinalis* Mitchill, when living sympatrically with creek chub, *Semotilus atromaculatus* Mitchill. Can. J. Zool. 62: 1548-1555.
- McDowall, R. M. (1968) Interactions of the native and alien faunas of New Zealand and the problem of fish introductions. Trans. Amer. Fish. Soc. 97: 1-11.
- McDowall, R. M. (1990) When galaxiids and salmonid fishes meet: a family reunion in New Zealand. J. Fish Biol. (Suppl. A): 35-43.
- Miller, R. (1958) The role of competition in the mortality of hatchery trout. J. Fish. Res. Board Can. 15: 27-45.
- Mittelbach, G. (1984) Group size and feeding rate in bluegills. Copeia 1984: 998-1000.
- Moreno, C. A. & A. Moran. (1981) Sobre la introducción de *Gambusia affinis holbrooki* (Girard) y *Carassius carassius* (Linnaeus) en el río Maipo, Chile. Bol. Soc. Biol. de Concepción, Tomo LII: 95-102.
- Moyle, P. B. & F. R. Senanayake. (1984) Resource partitioning among the fishes of rainforest streams in Sri Lanka. J. Zool., Lond. 202: 195-223.
- Naesje, T. F., O. Sandlund, & B. Jonsson. (1986) Habitat use and growth of age-0 whitefish, *Coregonus lavaretus*, and cisco, *C. albula*. Env. Biol. Fish. 15: 309-314.
- Newman, M. A. (1956) Social behavior and interspecific competition in two trout species. Physiol. Zool. 29: 64-81.
- Nilsson, N. A. (1967) Interactive segregation between fish species. En Gerking S. D. (Ed.). The Biological Basis of Freshwater Fish Production. J. Wiley, New York.
- Nyman, O. L. (1970) Ecological interactions of brown trout, *Salmo trutta* and brook trout, *Salvelinus fontinalis* in a stream. Can. Field Nat. 84: 343-350.

- Ogutu-Ohwayo, R. (1990) The reduction in fish species diversity in lakes Victoria and Kyoga (East Africa) following human exploitation and introduction of non-native fishes. *J. Fish Biol.* 37 (Suppl. A): 207-208.
- Padín, O. (1991) El papel energético de las aves ictiófagas en la laguna Chascomus (provincia de Buenos Aires, Argentina). En I. Vila (Ed.), Segundo Taller Internacional sobre ecología y manejo de peces en lagos y embalses. Santiago, Chile. COPESCAL, Documento Técnico 9: 147-151.
- Paine, R. T. (1966) Food web complexity and species diversity. *Am. Nat.* 100: 65-75.
- Pennak, R. W. (1953) Fresh-water invertebrates of the United States. Ronald Press. New York.
- Persson, L. (1983a) Food consumption and competition between age classes in a perch *Perca fluviatilis* in a shallow eutrophic lake. *Oikos* 40: 197-207.
- Pinto, M. & I. Vila. (1986) Parque Nacional Lauca: Conocimiento y conservación de su fauna íctica. Resúmenes 2º Encuentro Científico sobre el Medio Ambiente. Tomo I: 248-252.
- Pizarro, G. M. (1990) Productividad primaria y demografía de *Elodea potamogeton* (Bert.) espinosa en un sistema lótico de Chile central (Peñaflor). Tesis de Magister. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Santiago.
- Prejs, A. & K. Prejs. (1987) Feeding of tropical freshwater fishes: seasonality in resource availability and resource use. *Oecologia (Berl.)* 71: 397-404.
- Prejs, A. (1987) Risk of predation and feeding rate in tropical freshwater fishes: field evidence. *Oecologia (Berl.)* 72: 259-262.
- Quirós, R. (1991) Factores que afectan la distribución de salmónidos en Argentina. En I. Vila (Ed.), Segundo Taller Internacional sobre ecología y manejo de peces en lagos y embalses. Santiago, Chile. COPESCAL, Documento Técnico 9: 163-173.

- Rinne, J. & W. Minckley. (1985) Pattern of variation and distribution in Apache Trout (*Salmo apache*) relative to co-occurrence with introduced salmonids. *Copeia* 1985: 285-292.
- Ross, S. T. (1986) Resource partitioning in fish assemblages: a review of field studies. *Copeia* 1986: 352-388.
- Rowe, D. K. (1984) Factors affecting the foods and feeding patterns of lake-dwelling rainbow trout (*Salmo gairdnerii*) in the North Island of New Zealand. *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.* 18: 129-141.
- Savitz, J., P. Fish & R. Weszely. (1983) Habitat utilization and movement of fish as determined by radio-telemetry. *J. Freshwater Ecol.* 2: 165-174.
- Schoener, T. W. (1974) Resource partitioning in ecological communities. *Science* 185: 27-39.
- Schoener, T. W. (1982) The controversy over interspecific competition. *Am. Sci.* 70: 586-595.
- Sih, A., P. Crowley, M. McPeck, J. Petranka & K. Strohmeier. (1985) Predation, competition and prey communities: a review of field experiments. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 16: 269-311.
- Slaney, P. A. & T. G. Northcote. (1974) Effects of prey abundance on density and territorial behavior of young rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in laboratory stream channels. *J. Fish. Res. Board Can.* 31: 1201-1209.
- Sokal R. & J Rohlf. (1979) *Biometria*. Blume Editores, Madrid.
- Tilman, D. (1987) The importance of the mechanisms of interspecific competition. *Am. Nat.* 129: 769-774.
- Trautman, M. (1957) *The fishes of Ohio*. Ohio State University Press. Baltimore, Maryland.
- Underwood, T. (1985) The analysis of competition by field experiments. In Kikkawa, J. & D. Anderson (Eds.) *Community Ecology: pattern and process*. Blackwell, Oxford.

- Urzúa, R., C. Díaz, E. Karmy & C. Moreno. (1977) Alimentación natural de *Basilichtys australis* (Eigenmann) en Tejas Verdes, Chile (Atheriniformes, Atherinidae). Biol. Pesq. (Chile) 9: 45-61.
- Vega, R., I. Valdebenito & R. Palma. (1986) Trucha arcoíris, su impacto sobre el ecosistema nativo, políticas de desarrollo. Resúmenes, 2º Encuentro Científico sobre el Medio Ambiente. Tomo I: 236-245
- Vila, I. & D. Soto. (1981) Atherinidae (Pisces) of Rapel Reservoir, Chile. Verh. Internat. Verein. Limnol. 21: 1334-1338.
- Vila, I., D. Soto & I. Bahamondes. (1981) Age and growth of *Basilichthys australis* Eigenmann 1927 in Rapel Reservoir, Chile. (Pisces, Atherinidae). Stud. Neotrop. Fauna 16: 9-22.
- Vollestad, L. A. & R. Andersen. (1985) Resource partitioning of various age groups of brown trout *Salmo trutta* in the littoral zone of Lake Selura, Norway. Arch. Hydrobiol. 105: 177-185.
- Walsh, G. & G. J. Fitzgerald. (1984) Resource utilization and coexistence of three species of sticklebacks (Gasterosteidae) in tidal salt-marsh pools. J. Fish Biol. 25: 405-420.
- Ward, H. & G. Whipple. (1966) Fresh-water biology. W. T. Edmondson (Ed.). J. Wiley, New York.
- Welcomme, R. L. (1985) River fisheries. FAO Fish. Tech. Paper 262.
- Werner, E. & D. Hall. (1976) Niche shifts in sunfishes: experimental evidence and significance. Science 191: 404-406.
- Werner, E. & D. Hall. (1977) Competition and habitat shift in two sunfishes (Centrarchidae). Ecology 58: 869-876.
- Werner, E. & D. Hall. (1979) Foraging efficiency and habitat switching in competing sunfishes. Ecology 60: 256-264.

- Werner, E., G. Mittelbach, D. Hall & J. Gilliam. (1983a) Experimental test of optimal habitat use in fish: the role of relative habitat profitability. *Ecology* 64: 1525-1539.
- Werner, E., J. Gilliam, D. Hall & G. Mittelbach. (1983b) An experimental test of the effect of predation risk on habitat use in fish. *Ecology* 64: 1540-1548.
- Werner, E. (1986) Species interactions in freshwater fish communities. En Diamond, J. & T. J. Case (Eds.) *Community Ecology*. Harper and Row, New York.
- Wetzlar, H. (1979) Contribuciones a la biología y explotación de truchas (*Salmo gairdneri* y *S. trutta*) en Chile. Tesis doctoral, Facultad de Biología, Universidad Albert-Ludwig, Friburgo.
- Wiens, J. A. (1977) On competition in variable environments. *Amer. Sci.* 64: 590-597.
- Zaret, T. & R. T. Paine. (1973) Species introduction in a tropical lake. *Science* 182: 449-455.
- Zaret, T. & S. Rand. (1971) Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52: 336-342.

ANEXO 1

Cambio relativo, entre el inicio y el final del experimento, del peso total (PT), longitud total (LT) y longitud estandar (LE) de cada individuo, para el control y los tratamientos. Los valores están en porcentaje y el signo negativo indica disminución de la variable. También se detalla el índice de condición. En la columna de la derecha se señala la fecha real en que se inició el registro (c) cuando hubo que reponer a los peces por muerte al comenzar el experimento. También señala la fecha de muerte (m) poco antes de concluir el estudio.

Condición Exp.		PT	LT	LS	IC	
	1	-11.32	-0.83	0.96	0.81	(c) 8/6
	2	-9.09	0.88	0	1.02	
Pejerrey	1	-7.23	0	-1.04	0.90	
Densidad Natural (2P)	2	-9.52	0	0	0.82	
	1	-9.17	0.76	0.91	0.82	(c) 31/5
	2	-10.31	0.81	0	0.77	(c) 31/5
Tratamiento Alta Densidad (6P)	1	-15.28	0	-1.05	0.73	
	2	-15.12	0	0	0.82	
	3	-9.01	0	-0.14	0.87	(c) 8/6
	4	-14.00	-0.81	0.98	0.79	
	5	-18.69	0.80	1.92	0.73	
	6	-11.22	-0.83	-1.00	0.90	
	1	-8.64	-0.85	1.03	0.79	(c) 31/5
	2	-15.68	-0.80	-0.94	0.74	
	3	-8.06	0.81	-0.95	0.81	
	4	-11.23	1.80	0	0.95	(c) 8/6
	5	-17.65	0	0	0.82	
	6	-13.56	1.54	1.8	0.71	
	1	-16.05	1.75	1.03	0.72	(c) 31/5
	2	-14.19	-0.69	0	0.73	
	3	-11.42	0.82	0.98	0.90	
	4	-7.52	0	0.88	0.85	
	5	-10.22	0.72	-0.85	0.77	
	6	-12.84	-0.77	-1.83	0.78	
Tratamiento Composición 2P(4T)	1	-26.85	-0.80	0.95	0.66	(m) 11/7
	2	-25.74	0	1.92	0.63	(c) 31/5 (m) 18/7
	1	-22.78	0.85	2.00	0.57	(m) 18/7
	2	-29.46	-1.48	-1.74	0.55	(c) 31/5 (m) 11/7
	1	-28.57	0.90	-1.05	0.66	(c) 8/6 (m) 18/7
	2	-29.52	-0.81	0	0.69	(m) 18/7
Tratamiento Composición 4T(2P)	1	17.89	1.85	2.15	1.69	(c) 8/6
	2	14.81	1.77	1.04	1.70	(c) 8/6
	3	9.86	3.60	4.25	1.66	(c) 8/6
	4	11.34	5.26	3.70	1.82	(c) 8/6
	1	18.52	7.84	4.54	1.64	
	2	16.67	7.48	3.22	1.58	
	3	20.15	7.34	7.37	1.52	
	4	12.00	6.12	2.27	1.54	
	1	11.30	3.64	1.05	1.45	
	2	7.57	1.75	2.10	1.56	(c) 8/6
	3	31.79	9.09	7.29	1.82	
	4	10.62	4.90	2.22	1.60	
Control Trucha (4T)	1	15.08	3.67	3.23	1.64	
	2	21.99	5.13	4.08	1.62	(c) 31/5
	3	8.53	3.67	1.06	1.63	
	4	7.96	2.91	3.26	1.42	(c) 31/5
	1	25.67	12.50	9.47	1.65	
	2	15.48	5.26	3.00	1.64	
	3	8.65	1.96	3.41	1.50	
	4	9.79	3.51	2.97	1.40	

ANEXO 2

Valores individuales para el control y los tratamientos del peso total (PT) en grs, longitud total (LT) y longitud estandar (LE) en cm. Peso del contenido estomacal (PCE) en grs y el indice de materia contenida en el estómago (IMC). Los datos fueron obtenidos en los ejemplares despues de morir.

Condición Exp.	PT	LT	LE	PCE	IMC
1	9.0	12.1	10.6	0.10	8.5
Pejerrey 2	8.5	11.4	9.5	0.05	4.4
Densidad 1	7.5	11.4	9.6	0.07	6.1
Natural 2	8.2	12.5	10.6	0.11	8.8
(2P) 1	10.0	13.1	11.0	0.13	9.6
2	8.3	12.3	10.5	0.14	11.4
1	6.0	11.1	9.4	0.11	10.2
2	7.1	11.3	9.5	0.05	4.5
Tratamiento 3	10.0	12.3	10.6	0.04	3.6
Alta 4	8.2	12.1	10.3	0.11	8.8
Densidad 5	8.3	12.5	10.7	0.08	6.8
(6P) 6	8.5	11.7	9.8	0.08	7.1
1	6.9	11.6	10.0	0.17	14.6
2	8.1	12.3	10.2	0.05	4.4
3	9.1	12.2	10.3	0.09	7.3
4	7.5	11.1	9.2	0.12	10.8
5	6.8	11.2	9.6	0	0
6	9.6	13.0	11.0	0.08	6.1
1	6.2	11.5	9.6	0.03	2.9
2	12.8	14.3	12.0	0.22	15.4
3	9.1	12.2	10.1	0.10	7.9
4	11.5	13.4	11.3	0.05	3.8
5	11.7	13.6	11.5	0.09	6.7
6	8.4	12.7	10.6	0.11	8.7
1	13.5	14.0	12.0	0.02	1.4
Tratamiento 2	6.5	11.4	9.7	0.02	1.8
Composición 1	19.6	14.6	12.5	0.06	4.1
2P(4T) 2	14.8	14.0	11.8	0.03	2.1
1	8.4	12.0	10.0	0.01	0.8
2	11.8	12.5	10.7	0.03	2.4
1	12.3	10.8	9.3	0.16	14.8
2	15.1	11.5	9.7	0.16	0.9
3	15.1	11.2	9.8	0.11	9.8
Tratamiento 4	10.5	9.9	8.5	0.09	9.1
Composición 1	12.3	10.8	9.3	0.29	26.8
4T(2P) 2	14.0	11.5	9.7	0.16	13.9
3	16.0	11.6	10.1	0.20	17.2
4	10.9	10.5	9.0	0.16	15.2
1	12.2	11.3	9.4	0.15	13.3
2	14.1	11.6	9.8	0.16	13.8
3	19.7	12.3	10.4	0.22	17.9
4	11.5	10.7	9.3	0.14	13.1
1	14.8	11.4	9.9	0.21	18.4
2	18.1	12.3	10.4	0.29	23.6
Control 3	13.1	11.2	9.7	0.17	15.2
trucha 4	11.8	10.6	9.3	0.13	12.3
(4T) 1	18.5	12.4	10.6	0.19	15.3
2	17.8	12.0	10.4	0.14	11.7
3	10.4	10.4	9.0	0.04	5.8
4	15.8	11.7	10.4	0.14	12.0

ANEXO 3

Dieta de los peces para el control y los tratamientos. Señala la representación en número (N), peso húmedo (P) y frecuencia de aparición por ítem distinguido, en porcentaje promedio con el error estándar en cursiva. Las diferentes condiciones experimentales son: Pejerreyes en densidad natural 2P, tratamiento en alta densidad de pejerrey 6P, tratamiento de composición en pejerrey 2P(4T), composición en trucha 4T(2P) y control para trucha 4T. En la última fila aparecen los valores promedio del número de presas y del peso húmedo total en gr.

ITEM	2P			6P			2P(4T)			4T			4T(2P)		
	N%	P%	F%	N%	P%	F%	N%	P%	F%	N%	P%	F%	N%	P%	F%
<i>Chilina</i> <i>sp.</i>	46.3	36.9	83.3	47.9	50.5	66.7				77.6	62.9	100	80.3	70.3	100
	<i>6.0</i>	<i>2.0</i>	<i>16.7</i>	<i>6.8</i>	<i>8.4</i>	<i>9.6</i>				<i>0.2</i>	<i>1.1</i>	<i>0</i>	<i>4.6</i>	<i>8.2</i>	<i>0</i>
<i>Littoridina</i> <i>sp.</i>	10.7	28.6	50.0	24.0	25.2	44.4				12.2	19.3	85.7	10.1	6.2	91.7
	<i>4.0</i>	<i>8.3</i>	<i>0</i>	<i>4.4</i>	<i>5.3</i>	<i>5.6</i>				<i>0.8</i>	<i>1.3</i>	<i>12.5</i>	<i>0.7</i>	<i>0.8</i>	<i>8.3</i>
<i>Hyalella</i> <i>sp.</i>				4.4	13.0	16.7				1.4	4.0	12.5	0.6	0.9	8.3
				<i>3.2</i>	<i>8.6</i>	<i>9.6</i>				<i>1.4</i>	<i>4.0</i>	<i>12.5</i>	<i>0.6</i>	<i>0.9</i>	<i>8.3</i>
Ephemeroptera (larva)	6.2	10.8	33.3	4.0	0	27.8	34.4	33.3	1.8	1.4	12.5	1.1			8.3
	<i>3.1</i>	<i>5.8</i>	<i>16.7</i>	<i>1.3</i>		<i>9.6</i>	<i>10.0</i>	<i>16.7</i>	<i>1.8</i>	<i>1.4</i>	<i>12.5</i>	<i>1.1</i>			<i>8.3</i>
Chironomidae (larva)	12.1	0	33.3	5.4	0	27.8	34.4	50.0	0.9	0	12.5	1.2	0	16.7	
	<i>6.1</i>		<i>16.7</i>	<i>2.6</i>		<i>5.5</i>	<i>8.7</i>	<i>0</i>	<i>0.9</i>		<i>12.5</i>	<i>0.6</i>		<i>8.3</i>	
Trichoptera (larva)	18.6	23.6	66.7	9.7	6.2	33.3	13.3	16.7				0.7	0	8.3	
	<i>9.3</i>	<i>11.9</i>	<i>33.3</i>	<i>3.8</i>	<i>3.3</i>	<i>9.6</i>	<i>13.3</i>	<i>16.7</i>				<i>0.7</i>		<i>8.3</i>	
Trichoptera (pupa)	6.1	0	33.3	6.3	5.2	27.8	32.8	50.0	2.1	2.0	37.5	2.7	0.8	16.7	
	<i>3.0</i>		<i>16.7</i>	<i>1.2</i>	<i>1.0</i>	<i>5.5</i>	<i>4.3</i>	<i>0</i>	<i>2.1</i>	<i>2.0</i>	<i>37.5</i>	<i>1.4</i>	<i>0.6</i>	<i>8.3</i>	
Diptera (larva)									0.7	2.0	12.5	0.5	11.1	8.3	
									<i>0.7</i>	<i>2.0</i>	<i>12.5</i>	<i>0.5</i>	<i>11.1</i>	<i>8.3</i>	
<i>Diplodon</i> <i>sp.</i>												0.7	0	8.3	
												<i>0.7</i>		<i>8.3</i>	
<i>Formica</i> <i>sp.</i>									1.4	1.0	2.5	1.2	0	16.7	
									<i>1.4</i>	<i>1.0</i>	<i>2.5</i>	<i>0.6</i>		<i>8.3</i>	
Coleoptera									0.9	1.4	12.5				
									<i>0.9</i>	<i>1.4</i>	<i>12.5</i>				
Onicophora									0.9	5.9	12.5				
									<i>0.9</i>	<i>5.9</i>	<i>12.5</i>				
Totales	18.0	0.07		55.3	0.24		4.0	<0.01	62.5	0.42		59.3	0.31		
	<i>1.5</i>	<i>0.01</i>		<i>7.5</i>	<i>0.03</i>		<i>0.6</i>		<i>8.5</i>	<i>0.08</i>		<i>4.4</i>	<i>0.05</i>		

ANEXO 4

(A) Dieta de los peces capturados en el arroyo. Se lo considera un control externo al experimento. Señala el porcentaje promedio del número, peso húmedo y frecuencia de aparición por ítem para pejerreyes (5 ejemplares) y trucha (1 ejemplar). La última fila indica los valores totales para abundancia y biomasa (en gr).

ITEM	Pejerrey			Trucha		
	N%	P%	F%	N%	P%	F%
<i>Chilina sp.</i>	38.2	38.5	80.0	50.0	40.0	100
<i>Littoridina sp.</i>				20.0	20.0	100
<i>Hyalella sp.</i>				10.0	10.0	100
Ephemeroptera (larva)	23.5	23.1	80.0			
Chironomidae (larva)	32.4	38.5	80.0			
Trichoptera (pupa)	5.9	0.1	40.0			
<i>Aegla sp.</i>				10.0	10.0	100
Larva no identificada				10.0	20.0	100
Animales digeridos y grasa		55.2	60.0		28.6	100
Totales	34.0	0.13		10.0	0.10	

(B) Valores promedio con el error estándar en paréntesis del índice de condición (IC), índice de materia contenida en el estómago (IMC), número total de presas en la dieta (NP) y el número promedio de presas por individuo (NI), en los peces capturados en el estero. El valor NI está aproximado al entero más cercano.

CONTROLES	IC	IMC	NP	NI
Pejerrey	1.13 (0.02)	6.00 (0.05)	34	7
Trucha	1.45	13.7	10	10