

UCH-FC
D. Ambiental
@621N
C.1

FACULTAD DE CIENCIAS
UNIVERSIDAD DE CHILE



Nicho trófico de *Orestias agassizii* en una de las vertientes del sistema de arroyos del Salar de Huasco (20°05'S; 68°15'W)

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



JOSÉ MANUEL RIVEROS ALTAMIRANO

Director de Seminario de Título: MSc. Irma del Carmen Vila Pinto

Julio, 2010
Santiago - Chile



INFORME DE APROBACIÓN SEMINARIO DE TITULO

Se informa a la Escuela de Pregrado de la Facultad de Ciencias, de la Universidad de Chile que el Seminario de Título, presentado por el Sr. José Manuel Riveros Altamirano.

“NICHOTRÓFICO DE *ORESTIAS AGASSIZII* EN UNA DE LAS VERTIENTES DEL SISTEMA DE ARROYOS DEL SALAR DE HUASCO (20°05'S; 68°15'W)”

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

MSc. Irma del Carmen Vila Pinto
Directora Seminario de Título

Handwritten signature of Irma del Carmen Vila Pinto in blue ink, positioned above a horizontal line.

Comisión de Evaluación

PhD. Rodrigo Vásquez Salfate
Presidente Comisión

Handwritten signature of Rodrigo Vásquez Salfate in blue ink, positioned above a horizontal line.

PhD. David Veliz Baeza
Evaluador

Handwritten signature of David Veliz Baeza in blue ink, positioned above a horizontal line.

Santiago de Chile, 2 de Agosto, 2010



BIOGRAFÍA



José Manuel Riveros Altamirano nació el 26 de abril de 1982 en la ciudad de Santiago de Chile. Cursó sus estudios básicos y medios en el colegio Saint Rose School de la misma ciudad. El año 2000 ingresó a la carrera de Ingeniería Agronómica en la Universidad de Chile, donde curso un semestre, para luego cambiarse a la carrera de Biología Ambiental en la facultad de ciencias de la misma universidad. El año 2006 se graduó como licenciado en ciencias ambientales con mención en biología, momento desde el cual se integra al laboratorio de Limnología, bajo la tutela de la profesora Irma Vila. A partir de ese momento, se ha desempeñado en la investigación y como asesor en distintas consultoras, hasta que finalmente, el año 2010 egresa como Biólogo ambiental de la Universidad de Chile.

AGRADECIMIENTOS

Quisiera agradecer a mi tutora Irma Vila por la paciencia, apoyo, enseñanzas y gran disposición que me ha entregado durante toda mi estadía en su laboratorio. Agradecer también a David Veliz por sus comentarios, simpatía y entrega de conocimientos dados durante todo este tiempo. No quisiera dejar de lado a todos aquellos integrantes del laboratorio de Limnología que aportaron con su cordialidad, ayuda y conversaciones que, además de entregar buenos momentos, me otorgaron aprendizaje. Agradecer también a mi polola, mis amigos y compañeros de universidad, quienes siempre me han apoyado y entregado su amistad. Por último, me gustaría agradecer a mi familia, quienes me han entregado su cariño y apoyo incondicional, gracias a lo cual siempre he podido salir adelante, convirtiéndose así en el pilar fundamental de mi formación.



ÍNDICE DE CONTENIDOS



| | |
|---|-----------|
| AGRADECIMIENTOS..... | ii |
| ÍNDICE DE TABLAS..... | v |
| ÍNDICE DE FIGURAS..... | vi |
| RESUMEN..... | viii |
| ABSTRACT..... | ix |
| | |
| I. INTRODUCCIÓN..... | 1 |
| 1.1 Hipótesis..... | 6 |
| 1.2 Objetivo general..... | 7 |
| 1.3 Objetivos específicos..... | 7 |
| | |
| II. MATERIALES Y MÉTODOS..... | 8 |
| 2.1 Área de estudio..... | 8 |
| 2.2 Obtención y análisis de muestras..... | 9 |
| | |
| III. RESULTADOS..... | 14 |
| 3.1 Variables Ambientales..... | 14 |
| 3.2 Individuos capturados..... | 15 |
| 3.2.1 Longitud, peso y sexo..... | 15 |
| 3.3 Oferta..... | 20 |
| 3.3.1 Riqueza y Abundancia..... | 20 |
| 3.4 Dieta..... | 24 |
| 3.4.1 Riqueza y Abundancia..... | 24 |

| | |
|---|----|
| 3.4.2 Abundancia contenidos versus tamaño de individuos capturados..... | 27 |
| 3.4.3 Abundancia de contenidos por sexo..... | 29 |
| 3.4.4 Índice de importancia numérica (IIN)..... | 31 |
| 3.4.5 Amplitud trófica..... | 33 |
| 3.5 Selectividad trófica..... | 33 |
| 3.5.1 Selectividad α de Manly..... | 34 |
| 3.5.2 Selectividad ϵ de Chesson..... | 36 |
| | |
| IV. DISCUSIÓN..... | 39 |
| | |
| V. CONCLUSIONES..... | 47 |
| | |
| VI. BIBLIOGRAFÍA..... | 49 |



ÍNDICE DE TABLAS



| | |
|---|----|
| Tabla 1 Variables físicas y químicas del sistema de estudio..... | 14 |
| Tabla 2 Taxa encontrados en las muestras de oferta ambiental..... | 21 |
| Tabla 3 Riqueza y abundancias de los contenidos estomacales y oferta ambiental por estación..... | 22 |
| Tabla 4 Frecuencia de ocurrencia (%), composición numérica (%) e IIN por sexo para la estación de primavera..... | 32 |
| Tabla 5 Frecuencia de ocurrencia (%), composición numérica (%) e IIN por sexo para la estación de otoño..... | 32 |
| Tabla 6 Amplitud de nicho trófico de Hurlbert estandarizada por sexo para ambas estaciones..... | 33 |
| Tabla 7 Selectividad α y ϵ estación primavera..... | 34 |
| Tabla 8 Selectividad α y ϵ estación otoño..... | 35 |



ÍNDICE DE FIGURAS

| | |
|---|----|
| Figura 1 Ubicación geográfica del Salar de Huasco y fotografía satelital del lugar de muestreo (20°15'46,0"S; 68°52'31,6"W)..... | 9 |
| Figura 2 Longitud estándar promedio entre estaciones..... | 16 |
| Figura 3 Peso eviscerado promedio entre estaciones..... | 16 |
| Figura 4 Longitud estándar promedio por sexo durante cada temporada..... | 17 |
| Figura 5 Peso eviscerado promedio por sexo durante cada temporada..... | 18 |
| Figura 6 Correlación peso eviscerado promedio y longitud estándar promedio para ambas estaciones..... | 19 |
| Figura 7 Correlación peso eviscerado promedio y longitud estándar promedio por sexo..... | 19 |
| Figura 8 Abundancia (%) de la oferta ambiental durante (a) primavera 2008 y (b) otoño 2009..... | 23 |
| Figura 9 Abundancia promedio de la oferta (n° presas) entre estaciones..... | 24 |
| Figura 10 Abundancia (%) de contenidos estomacales en (a) primavera 2008 y (b) otoño 2009..... | 26 |
| Figura 11 Abundancia promedio de los contenidos estomacales (n° presas) entre estaciones..... | 27 |
| Figura 12 Correlación abundancia promedio de los contenidos estomacales (n° presas) y LE durante primavera..... | 28 |
| Figura 13 Correlación abundancia promedio de los contenidos estomacales (n° presas) y LE durante otoño..... | 28 |
| Figura 14 Composición porcentual de presas en contenidos estomacales durante primavera 2008..... | 29 |

| | |
|---|----|
| Figura 15 Composición porcentual de presas en contenidos estomacales durante 2009..... | 30 |
| Figura 16 ANOVA abundancia promedio de los contenidos estomacales entre sexo y estación..... | 31 |
| Figura 17 Selectividad ϵ de Chesson en primavera 2008..... | 37 |
| Figura 18 Selectividad ϵ de Chesson en otoño 2009..... | 38 |



RESUMEN

La carencia de información biológica y ecológica de la ictiofauna nacional es uno de los principales vacíos de conocimiento sobre estos organismos. Esta falta es más notoria en sistemas hídricos aislados como los del altiplano sur, donde el detrimento a causa de la actividad minera y el mal manejo al cual se encuentran sometidos han acelerado procesos como la eutrofización y salinización. Es por este motivo que se genera la necesidad de obtener información detallada de su ictiofauna. En este trabajo, se estudió los aspectos tróficos de *O. agassizii* procedentes de una vertiente del conjunto de arroyos del Salar de Huasco. Se analizó la trofia de 51 individuos en dos períodos climáticos a través del cálculo del índice de importancia numérica (IIN), el índice de selectividad de Manly estandarizado por Chesson y la estimación de amplitud de nicho trófico. Los análisis de contenidos arrojaron diferencias entre la abundancia de presas consumidas por periodo, siendo los grupos más representativos Cladóceras y Ostrácodos, con 52,1% y 45,4%, respectivamente. Las presas más importantes (IIN) para primavera, en el caso de machos y hembras fue Ostrácodos. Durante otoño, la presa más importante para los machos correspondió al cladóceros *Alonella* y para hembras fue Ostrácodos. De acuerdo a los análisis de selectividad, *O. agassizii* presentaría una marcada preferencia por larvas de la familia Ephydriidae, ostrácodos y el cladóceros del género *Alonella*, y exhibiría un comportamiento trófico tendiente a la estenofagia, lo que coincidiría con la marcada selectividad por un bajo número de taxa en relación a la oferta ambiental.

ABSTRACT

The absence of biological and ecological information on the native fishes is one of principal lacks of knowledge about these organisms. This absence is more evident in isolated hydrological systems as the southern altiplanic ones, where deterioration and bad mining management have accelerated eutrophication and salinization processes. This fact generates the importance to obtain detailed information about the fish fauna. Based on this, the trophic aspects *O. agassizii* from a small stream of Huasco salt pan was studied. Using the calculation of the numerical importance index (IIN), the Manly and Chesson selectivity index and the estimation of the niche amplitude, feeding of 51 specimens during two climatic periods were analyzed. The stomach contents analysis showed differences among the preys abundance consumed for each period. The most representative groups for each sampling corresponded to Class Cladocera and Ostracoda, with 52,1% and 45,4% respectively. For both males and females, the most important preys (IIN) for spring were Ostracoda. During autumn, the highest value item for IIN for males was the Cladocera *Alonella* and, for females the item Ostracoda. According to selectivity analysis, *O. agassizii*, would present a marked preference for larvae of the Family Ephydriidae, ostracods and the Cladocera *Alonella* and it would exhibit an stenophagic, that would coincide with the marked selectivity for a low number of taxa related to the environmental offer.

I. INTRODUCCIÓN

La definición de nicho ecológico dada por Hutchinson (1957), establece al nicho como un hipervolumen de n dimensiones en las cuales una especie persiste a lo largo del tiempo. Este concepto, si bien abstracto y de no muy fácil comprensión, resulta útil y aplicable a la hora de querer establecer diferencias, desde el punto de vista cuantitativo, entre las características de una o más especies (o entre una misma especie en dos o más ubicaciones o tiempos) (Odum y Barrett, 2005). Una forma de llevar a cabo su cuantificación corresponde al cálculo de su "ancho" o "amplitud", definido como el número total de categorías de recursos utilizados por una especie (Guerrero y col., 2002; Jaksic & Marone, 2007).

Los estudios más frecuentes de nicho, corresponden a aquellos de selectividad y preferencias alimentarias, es decir, acerca de los aspectos tróficos de una especie. En base a esto, se desprende del concepto "nicho" una aproximación más específica para la trofía, correspondiente a "nicho trófico", la cual podría entenderse como uno de los ejes pertenecientes al hipervolumen de n dimensiones mencionado por Hutchinson (1957), particularmente, al relacionado con el rango de requerimientos alimenticios de una especie. En otras palabras, se podría definir al nicho trófico como el lugar que ocupan los organismos en el hábitat en relación a su alimento (Silvertown, 2004).

En relación a las preferencias alimentarias, desde el punto de vista teórico, la teoría del forrajeo óptimo establece que, los consumidores seleccionan o se especializan por presas de mayor aporte energético cuando el alimento abunda e incluyen en su dieta presas menos productivas cuando este disminuye (Werner &

Mittelbach, 1981). Sería esta selectividad, según Liem (1984), la que favorecería la conducta generalista en ambientes donde el alimento escasea o la densidad de presas fluctúa ampliamente y favorecería la conducta especialista en ambientes donde el alimento abunda o la densidad de presas varía poco, sin embargo, estudios llevados a cabo por Zaret y Rand (1971) y Angermeier (1982) establecen lo contrario, encontrando mayor especialización en periodos de escasez por sobre periodos de mayor abundancia de presas.

Los estudios relacionados con los aspectos tróficos de los organismos, además de entregar información acerca de las preferencias de una especie por determinados recursos, proveen información acerca de la historia de vida de las mismas, situación por la que se utilizan diversos índices de selectividad (Hyslop, 1980; Krebs, 1999). Ejemplo de esto son algunos estudios concernientes con la variación de la dieta en relación al sexo de los individuos y uso de recursos segregado por grupos etarios dentro de las poblaciones (Rossi, 2001; Castriota y col., 2005; Trujillo-Jiménez y col., 2006; Wanink & Joordens, 2007; Belleggia y col., 2008; Cassemiro y col., 2008; Barriga & Battini 2009). Se agrega a estos estudios los cambios estacionales en las preferencias alimentarias de los organismos (Olatunde, 1978; Hong, 1990; Shuozen, 1993; Ruíz y col., 2001; Castellaro y col., 2004; Giarrizzo & Saint-Paul, 2008; Torres-Rojas y col., 2009). Además de especificar las preferencias alimentarias y requerimientos energéticos de diversos organismos, estos estudios permiten generar información de las estructuras comunitarias, ya que proveen datos de las diversas interacciones que se dan entre especies, como son la depredación (Parker, 1994; Oscoz y col., 2005; Guevara y col., 2007) y la competencia (Vinni y col., 2000; Miyasaka y col., 2003; Young, 2004; Kahl & Radke, 2006), lo cual permite establecer la

posición y distribución de las especies en las redes tróficas y por ende, generar información crucial para entender y llevar a cabo un manejo sustentable de las mismas (Robinson y col., 2007).

La información de los sistemas acuáticos generada por este tipo de estudios toma aún mayor relevancia a la hora de estudiar especies emblemáticas, como aquellas de restringida distribución y/o problemas de conservación. Ejemplos de esto son los trabajos llevados a cabo por Pinto & Vila (1987), Markkola y col. (2003), Fuentes y col. (2005) y Pardo y col. (2009), los cuales proveen antecedentes acerca de las interacciones bióticas y/o abióticas de diversas especies en sus sistemas naturales, lo cual es crucial no sólo para entender la ecología de las mismas, sino también, para llevar a cabo diversas medidas para su protección (Barriga & Battini, 2009).

Particularmente para nuestro país, pocos son los estudios que abarcan aspectos tróficos de los peces, así como ecológicos de los mismos. Si bien, existen diversos estudios que proporcionan antecedentes acerca de la ictiofauna nativa nacional, es la falta de información relativa a su ecología la que ha sido sindicada como uno de los principales vacíos de conocimiento acerca de dichos organismos (Habit y col., 2006). Adicionalmente a esta carencia, se suma la falta de información relacionada con las características abióticas de muchos de los sistemas donde la ictiofauna habita, así como las interacciones que existen entre éstos.

Sumado al desconocimiento de los sistemas dulceacuícolas de nuestro territorio, está el detrimento de los mismos a causa del mal manejo al cual se

encuentran sometidos. Este es el caso de los sistemas acuáticos del Altiplano sur (17°–22°S), donde la falta de estudios de sus componentes biológicos y abióticos (Arratia, 1982; Parenti, 1984; Vila & Pinto 1986; Vila, 2006), así como las actividades antrópicas a las cuales se han visto sujetos sus recursos, han acelerado procesos naturales como la eutrofización y la salinización (Vila y col., 2007). Debido a esto, se hace imperante obtener información detallada y actualizada de dichos sistemas. Por esto se realizó un estudio en una de las vertientes del sistema de arroyos pertenecientes al Salar de Huasco (20°05'S; 68°15'W), donde se llevó a cabo un análisis de las relaciones tróficas de las especies del género *Orestias* allí habitantes, de tal forma de poder establecer sus preferencias dietarias. Este sistema se eligió basado en: 1) la fragilidad inherente de este tipo sistemas, producto de condiciones climáticas de temperaturas y aridez extremas (Jaksic y col., 1997); 2) que corresponde a un sitio de prioridad para la conservación de la fauna, considerado desde 1996 como sitio RAMSAR; y 3) que la fauna íctica de los ríos y lagos alto-andinos tiene importancia desde el punto de vista biogeográfico, endemismo y diversidad de formas (Parenti, 1984), así como por sus estados de conservación. Este es el caso de las especies del genero *Orestias* Valenciennes 1833, para las cuales, la mayoría de los estudios llevados a cabo han sido de un enfoque principalmente sistemático (Vila y col., 2010). Este género, perteneciente a la familia Cyprinodontidae, con cinco especies en nuestro territorio (Vila & Pardo, 2008), se caracteriza por exhibir un marcado dimorfismo sexual, tanto en coloración como en tallas (Lauzanne, 1982), así como una acotada distribución, restringida a uno o dos sistemas hídricos (Vila & Pardo, 2008). Para el caso del sistema formado por los arroyos y vertientes del Salar de Huasco, es posible encontrar una especie representante de este género, correspondiente a *Orestias agassizii*, especie clasificada como "insuficientemente

conocida" para nuestro territorio por Campos et al. (1998) y recientemente como especie "en peligro" según decreto supremo N° 51, (MINSEGPRES, 2008). Esta especie presentaría el mayor rango de distribución entre las *Orestias* del país, pudiendo encontrarse en diversos sistemas hídricos de la I Región de Tarapacá, como el Salar de Huasco y los ríos Isluga y Collacahua (Arratia, 1982; Vila y col., 2006), sistemas en los cuales se encuentra asociada a "colchones" de abundantes macrófitas (Vila y Pardo, 2008) que resguardan grandes densidades de macroinvertebrados, donde se alimenta, reproduce y obtiene refugio (Vila y col., 1999).

En Chile, los antecedentes existentes para *O. agassizii*, además de ser escasos, en su mayoría suelen referirse solamente a su distribución, sistemática y estados de conservación, dejando de lado ciertos aspectos de su biología y ecología. No obstante, algunos estudios acerca de su ecología han sido llevados a cabo en los últimos años (Guzmán & Sielfeld, 2009). Otro de los aspectos relevantes y poco conocidos acerca de esta especie corresponde a los antecedentes acerca de las condiciones ambientales de los sistemas hídricos bajo las cuales vive *Orestias agassizii*, en los cuales se evidencia una permanente disminución de sus caudales a causa de la gran demanda de agua en la zona por la industria minera y su consecuente salinización (Vila y col., 2006, 2007).

El delicado estatus y el desconocimiento que existe acerca de la ecología de *Orestias agassizii*, así como del sistema donde esta habita, junto con los impactos negativos provenientes de la industria minera (demanda hídrica), hace particularmente importante la descripción de algunos de los aspectos ecológicos de la población habitante en el Salar de Huasco. En base a la imperiosa necesidad de conocer

detalles de la ecología de *Orestias agassizii*, se realizó un estudio acerca de los aspectos tróficos de esta especie a través de: i) la determinación de la importancia relativa de las presas en su dieta; ii) el grado de selección de presas que realiza en el ambiente y; iii) el cálculo de la amplitud de su espectro trófico.

Considerando la alta densidad de macroinvertebrados registrada en el sistema de vertientes del Salar de Huasco (Vila y col., 1999), así como, lo establecido por Angermeier (1982) y Liem (1984) en relación al comportamiento trófico en situaciones de abundancia y escasez de alimento, se propone poner a prueba las siguientes hipótesis.

1.1 Hipótesis del trabajo

H₀: Dada la gran abundancia de presas disponibles en la oferta ambiental de los sistemas altoandinos ricos en macrófitas, la población de *Orestias agassizii*, habitante de una de las vertientes del sistema de arroyos del Salar de Huasco, depreda llevando a cabo una conducta eurifágica (generalista), de amplio espectro trófico, consumiendo presas al azar en base a su proporción en el medio.

H₁: Dado el gran número de presas disponibles en la oferta ambiental de los sistemas altoandinos ricos en macrófitas, la población de *Orestias agassizii*, habitante de una de las vertientes del sistema de arroyos del Salar de Huasco, depreda llevando a cabo una conducta estenofágica (especialista), de estrecho espectro trófico, seleccionando ciertas presas por sobre otras, independiente de sus abundancias en el medio.

1.2 Objetivo General

Caracterizar el nicho trófico de la población de *Orestias agassizii* habitante de una de las vertientes del conjunto de arroyos que drenan hacia el Salar de Huasco.

1.3 Objetivos Específicos

- Determinar los ítems alimentarios consumidos por *O. agassizii*.
- Determinar la riqueza y abundancia del plancton y de los macroinvertebrados asociados a las macrófitas del salar de Huasco.
- Establecer las preferencias dietarias y amplitud de nicho trófico de *O. agassizii* en relación a la oferta ambiental, evaluando la posible existencia de diferencias entre los ítems consumidos por individuos de distinto sexo, talla y entre estaciones pre y post lluvias (otoño y primavera).
- Establecer las variables físicas y químicas (temperatura, conductividad, oxígeno disuelto y nutrientes) del Salar de Huasco.

II. MATERIALES Y MÉTODOS

2.1 Área de estudio

El estudio se llevó a cabo en el sistema límnico andino-altiplánico endorreico correspondiente al Salar de Huasco (20°05'S; 68°15'W), perteneciente a la región de Tarapacá (Figura 1). La cuenca donde se emplaza el Salar de Huasco se encuentra sobre los 3800 m.s.n.m. Esta cuenca posee un área de 1572 km², con 2 a 3 km² de superficie cubierta de agua (laguna), la cual registra precipitaciones anuales cercanas a los 150 mm y una evaporación potencial de 1260 mm/año (Risacher y col., 1999). La laguna del Salar de Huasco ha sido descrita como un sistema salino y alcalino, rico en Sodio, Potasio, cloruros y diversos elementos (Herrera y col., 2007), a la cual drenan diversas vertientes que la alimentan. El lugar de muestreo correspondió una de estas vertientes (20°15'46,0"S; 68°52'31,6"W) (Figura 1), la cual presentó abundante vegetación sumergida, particularmente colchones de macrófitas de la especie *Miriophyllum elatinoides*. Para la obtención de los especímenes, se realizó dos campañas en el área de estudio, una en el período climatológico correspondiente a primavera, es decir, periodo pre lluvias (2008) y otra en otoño, período post lluvias (2009).

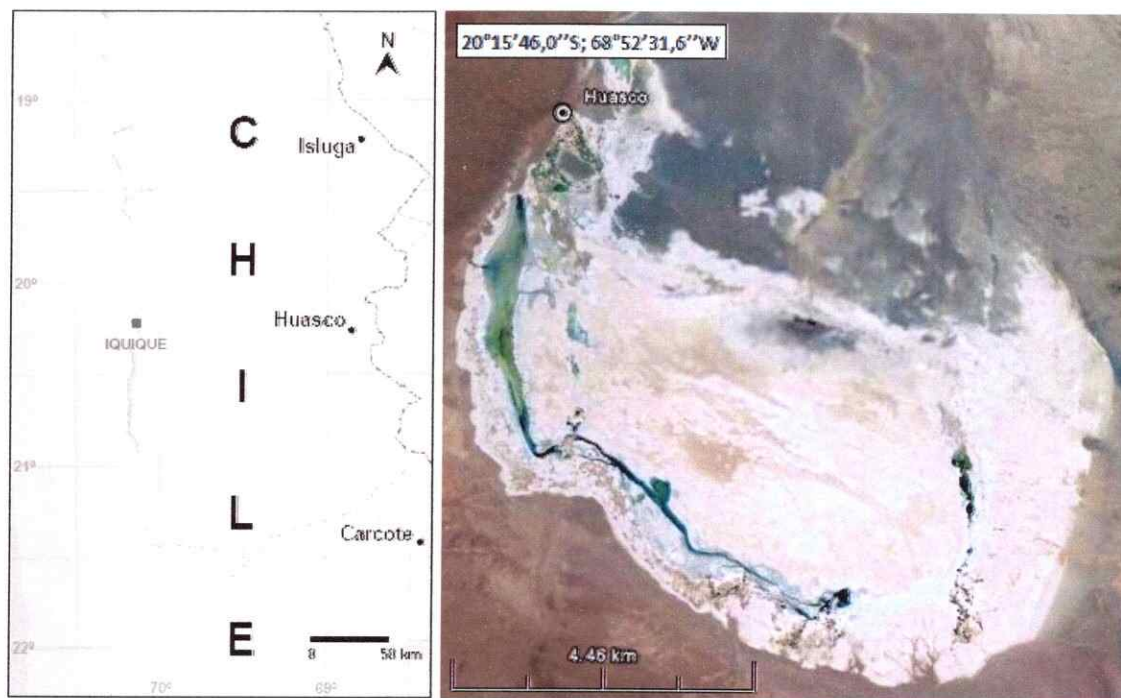


Figura 1. Ubicación geográfica del Salar de Huasco y fotografía satelital del lugar de muestreo (20°15'46,0''S; 68°52'31,6''W).

2.2 Obtención y análisis de muestras

En ambas campañas se llevó a cabo pesca manual con redes. Los ejemplares capturados fueron medidos (longitud estándar), pesados y eviscerados. Posteriormente, tanto los tractos digestivos así como los individuos fueron fijados en etanol al 95% para, posteriormente, ser analizados bajo lupa. Además de los peces capturados, se realizaron muestreos con 2 replicas de la oferta ambiental de zooplancton y de los macroinvertebrados asociados a las macrófitas, utilizando una red de 120 μm de abertura de malla dentro del volumen de agua entre macrófitas y una red Hess (Hess, 1941) modificada para la recolección de la vegetación sumergida,

respectivamente. Posteriormente a su recolección, las muestras de ambos grupos fueron fijadas en etanol al 95%. Tanto la oferta ambiental así como los contenidos estomacales fueron analizados bajo lupa estereoscópica Wild Heerbrugg, cuantificando e identificando los distintos taxa hasta el nivel de resolución más bajo posible, haciendo uso de diversas claves taxonómicas (Dejoux, 1991b,c; Angrisano, 1995; Angrisano & Tremouilles, 1995; Lopretto, 1995; Tremouilles, 1995; Domínguez & Fernández, 2001; Roldán, 2003; Molina & Vila, 2006). Luego de su identificación y cuantificación, los contenidos estomacales fueron analizados mediante el método de frecuencia de ocurrencia, el cual consiste en el conteo del número de estómagos con presencia de alguna presa (Hyslop, 1980), y el método numérico (composición numérica), que corresponde a la proporción o porcentaje de individuos de un tipo de presa determinado en relación al número total de presas presentes en los estómagos (Hyslop, 1980). A partir de los cálculos mencionados, se determinó el aporte relativo de cada presa en la dieta de *O. agassizii* calculando el índice de importancia numérica (IIN) (Windell, 1968).

$$IIN = \sqrt{\% \text{ composición numérica} \times \% \text{ frecuencia}}$$

Considerando las proporciones de cada ítem alimentario en la dieta y de la abundancia relativa de las presas en el medio, se calculó la amplitud del nicho trófico de *O. agassizii* para cada una de las campañas a través del cálculo del índice de Hurlbert (Hurlbert, 1978; Krebs, 1999), donde:

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

B' = Amplitud de nicho de Hurlbert

p_j = Proporción del ítem presa j en la dieta

a_j = Proporción del ítem presa j en el ambiente

m = Número de ítems presa posibles

Una vez calculado el índice de amplitud de Hurlbert, este fue estandarizado en una escala de 0 a 1, donde valores iguales o cercanos a 0 determinan un comportamiento estenofágico (conducta especialista), en cambio, valores iguales o cercanos a 1 indicarían un comportamiento eurifágico (conducta generalista). La estandarización fue realizada con la siguiente ecuación descrita por Krebs (1999), donde:

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

B'_a = Amplitud de nicho de Hurlbert estandarizada

B' = Amplitud de nicho de Hurlbert

a_{\min} = Proporción mínima observada entre los ítems presa (a_j mínimo)

Adicionalmente a los cálculos de la importancia numérica de las presas en la dieta y la amplitud de nicho, se calculó el índice de selectividad trófica alfa de Manly (Krebs, 1999) para establecer la existencia de preferencias dietarias de *O. agassizii* entre los diversos ítems presas presentes en el medio, donde:

$$\alpha_i = \frac{r_i}{n_i} \frac{1}{\sum_{j=1}^m (r_j/n_j)}$$

α_i = Índice α de Manly para el ítem presa i

r_i, r_j = Proporción del ítem presa i o j en la dieta (i y $j = 1, 2, 3, \dots, m$)

n_i, n_j = Proporción del ítem presa i o j en el ambiente

m = Número de ítems presa posibles

Valores del índice mayores a $1/m$, sugieren selectividad sobre un determinado ítem presa, valores iguales a $1/m$ indicarían la no ocurrencia de selectividad y valores para el índice inferiores a $1/m$, sugerirían una no selectividad por un ítem presa, en otras palabras, se estaría evitando dicho ítem en la dieta (Krebs, 1999).

Una vez calculado el índice de Manly, este fue estandarizado por el índice de selectividad de Chesson (Chesson, 1983), donde:

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

ϵ_i = Índice de selectividad de Chesson para el ítem presa i

α_i = Índice α de Manly para el ítem presa i

m = Número de ítems presa posibles

El cálculo de este índice se llevó a cabo para estandarizar los valores de α_i en un rango entre -1 y 1, donde valores negativos representan un rechazo frente al ítem trófico, valores cercanos a 0 representan que el ítem se consume en función de la disponibilidad del medio, y valores positivos una selección sobre esos ítems en particular.

Junto a los muestreos mencionados, también se realizó la medición "in situ" de temperatura con termómetro digital Hanna, conductividad con conductivímetro Hanna, pH con potenciómetro WTW y oxígeno con sonda de oxígeno WTW. Conjuntamente se analizaron nutrientes con metodología estándar (APHA, 1998).

Adicionalmente al cálculo de los índices mencionados, fueron aplicadas pruebas de t para determinar la existencia de diferencias entre la longitud estándar y el peso eviscerado de los individuos capturados por estación, así como por sexo. Esta prueba también se aplicó a la abundancia de la oferta y contenidos estomacales por estación. Adicionalmente se correlacionó (r -Pearson) el peso eviscerado y la longitud estándar de los individuos por estación, así como el número de presas y la longitud de los peces capturados en cada estación. Por último se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) para determinar la existencia de algún efecto dado por el periodo de muestreo (estación) y el sexo de los individuos capturados sobre la abundancia de sus contenidos estomacales.

III. RESULTADOS

3.1 Variables Ambientales

Las variables ambientales del sistema medidas para ambos períodos de estudio se presentan en la Tabla 1. Los valores obtenidos para dichas variables no mostraron cambios considerables durante ambos períodos, a excepción del nitrógeno total, el cual muestra un aumento de aproximadamente un orden de magnitud entre ambas estaciones. En el caso del nitrógeno y el fósforo, los valores encontrados para estos nutrientes, corresponden a los descritos para sistemas eutróficos (Ryding & Rast, 1992).

Tabla 1. Variables físicas y químicas del sistema de estudio

| Temporada | pH | T(°C) | Conductividad (µS) | O.D. (mg/l) | S-SO4 (mg/l) | N-Total (µg/l) | P-Total (µg/l) |
|----------------|------|-------|--------------------|-------------|--------------|----------------|----------------|
| Primavera 2008 | 7,60 | 17,20 | 590,00 | 5,80 | 25,52 | 159,30 | 54,80 |
| Otoño 2009 | 7,47 | 13,80 | 647,00 | 7,21 | 34,30 | 1059,31 | 64,78 |

Datos correspondientes a una única medición.

3.2 Individuos capturados

Se capturó un total de 51 individuos durante ambas campañas, 22 en primavera 2008 y 29 en otoño 2009. Los individuos capturados durante ambas estaciones siempre fueron encontrados asociados a los colchones de macrófitas, ya sea alimentándose y/o refugiándose entre éstas. El tramo de la vertiente recorrido que se encontró desprovisto de macrófitas, resultó en una pesca nula.

3.2.1 Longitud, peso y sexo

El tamaño de los individuos, medido como longitud estándar (LE), no mostró diferencias significativas entre ambas campañas (t test, $p=0,3000$) (Figura 2). En primavera 2008 se presentaron rangos entre 24,01 - 87,56 mm y en otoño 2009, entre 38,66 - 93,44 mm. Para el peso eviscerado (g) tampoco fueron encontradas diferencias significativas entre campañas (peso eviscerado, t test, $p=0,3008$) (Figura 3). Durante primavera se presentaron valores entre 0,19 y 8,05 g y otoño, este rango fue de 0,73 y 10,25 g.

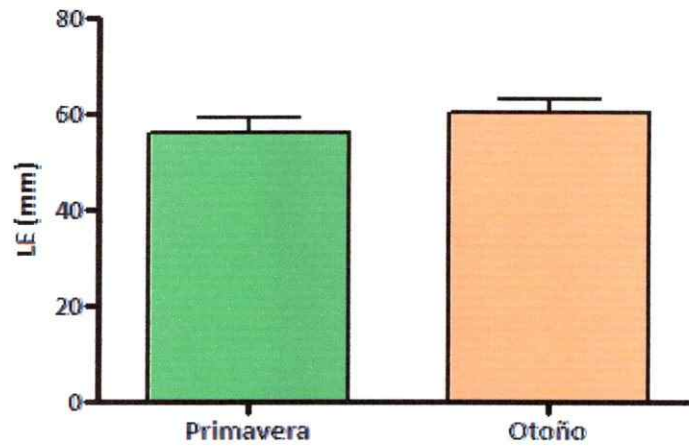


Figura 2. Longitud estándar promedio entre estaciones. Barras indican error estándar.

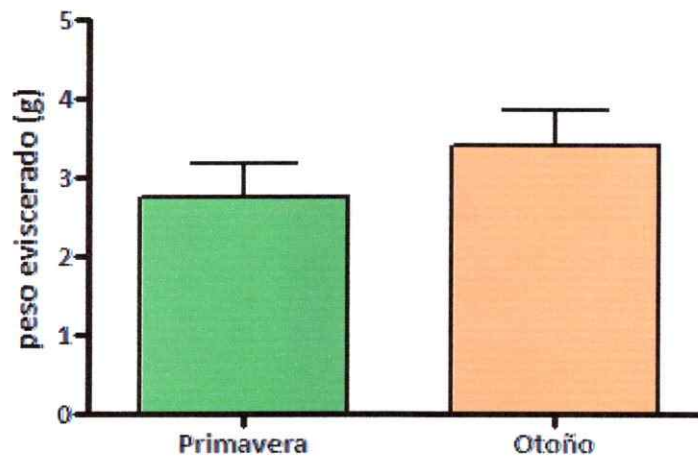


Figura 3. Peso eviscerado promedio entre estaciones. Barras indican error estándar.

De los especímenes capturados en primavera, $n=10$ (45,45%) correspondieron a hembras y $n=12$ (54,55%) a machos. En el caso de la campaña de otoño, de los 29 individuos, $n=24$ (82,8%) correspondieron a hembras y $n=5$ (17,2%) a machos.

Al analizar la variable longitud estándar (LE) entre sexos, se encontró que tanto los machos de primavera, así como los de otoño, resultaron ser menores en longitud que las hembras de los mismos períodos (t-test, primavera, $p < 0,0001$; otoño, $p < 0,0022$) (Figura 4), lo mismo que para el peso eviscerado (t-test, primavera, $p < 0,0001$; otoño, $p < 0,0172$) (Figura 5).

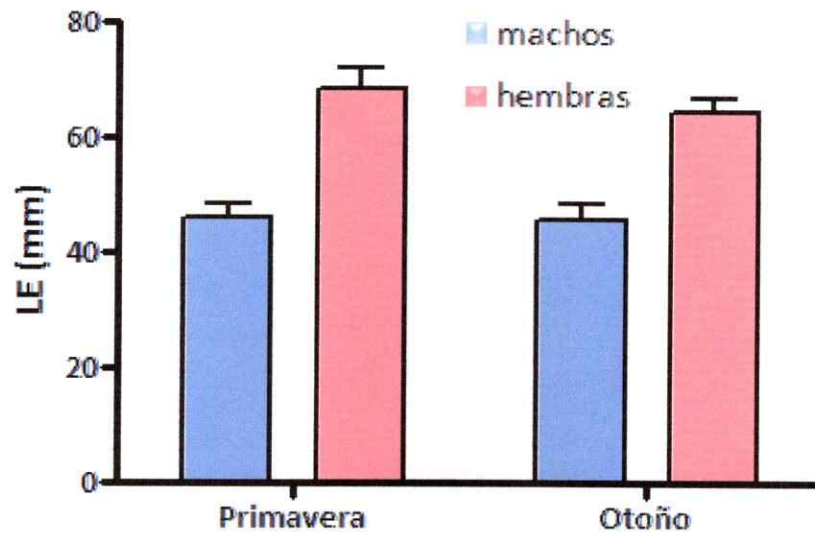


Figura 4. Longitud estándar promedio por sexo durante cada temporada. Barras indican error estándar.

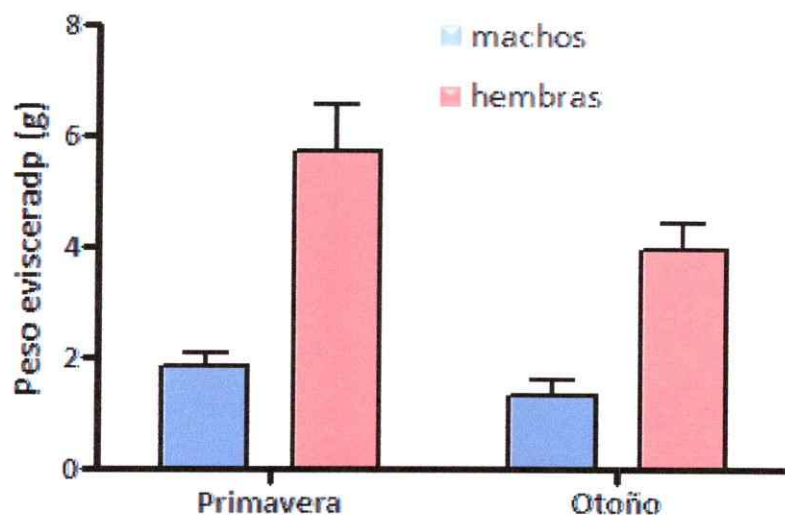


Figura 5. Peso eviscerado promedio por sexo durante cada temporada. Barras indican error estándar.

En base a los datos de peso eviscerado (g) y LE (mm), se pudo observar la existencia de una correlación positiva entre las dos variables durante ambas campañas (r-Pearson, primavera $r=0,9588$, $p<0,0001$; otoño $r=0,9535$, $p<0,0001$) (Figura 6). Al considerar el sexo de los individuos capturados en dicho análisis, se encontró una marcada diferencia entre machos y hembras, siendo las segundas, el grupo de individuos con valores más altos tanto para peso eviscerado (g) así como LE (mm) (r-Pearson, machos $r=0,9184$, $p<0,0001$; hembras $r=0,9448$, $p<0,0001$) (Figura 7).

Tomando en cuenta la correlación positiva entre longitud estándar (LE) y peso eviscerado de los especímenes capturados, solo fue considerada la longitud como variable “tamaño” para los posteriores análisis.

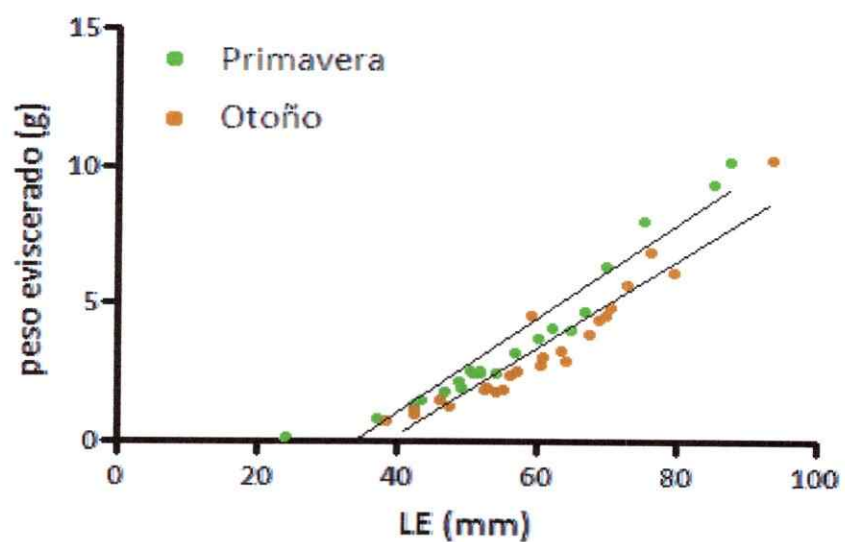


Figura 6. Correlación peso eviscerado promedio y longitud estándar promedio para ambas estaciones.

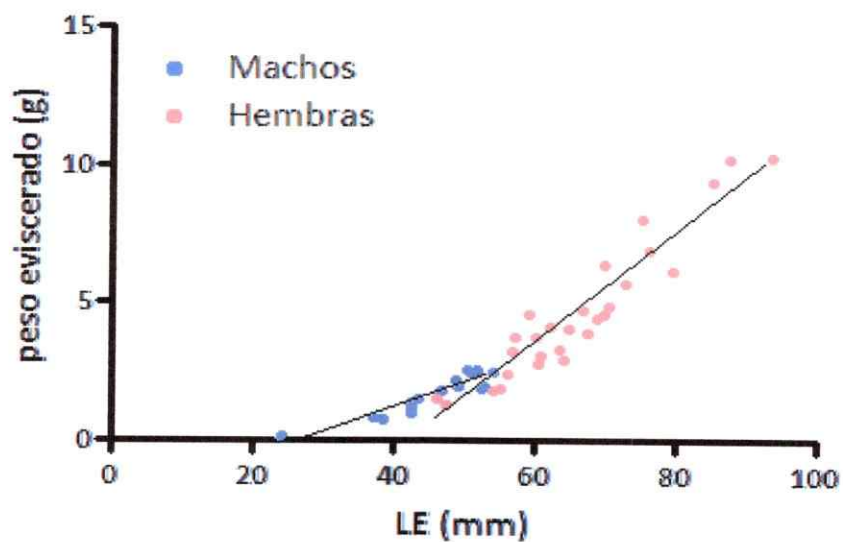


Figura 7. Correlación peso eviscerado promedio y longitud estándar promedio por sexo.

3.3 Oferta

3.3.1 Riqueza y Abundancia

Se registraron 19 taxa como oferta alimentaria en las muestras de ambas campañas (Tabla 2). De estos, n=16 (84,2%) fueron encontrados en la campaña de primavera y n=15 (78,9%) durante la campaña de otoño. Durante la primavera de 2008, los grupos con mayor abundancia correspondieron a insectos de las familias Hidroptilidae, géneros *Metrichia* (54,6%) y *Leucotrichia* (6,7%), familia Chironomidae, género *Chironomus* (9,5%) y familia Elmidae, género *Austrelmis* (5,2%); y la clase Ostrácoda (5,4%) (Tabla 3, Figura 8). Durante otoño 2009, los grupos con mayor abundancia correspondieron a insectos de las familias Hidroptilidae, géneros *Metrichia* (46,4%) y *Leucotrichia* (7,6%); y la clase Oligoqueta, familia Naididae (34,3%) (Tabla 3, Figura 8). Para ambas estaciones, el resto de los taxa registrados (indicados como "otros") presentaron abundancias inferiores al 5%. Del resto de los taxa, la especie indeterminada del Orden Ácari, Hirudineos, *Aeschna* (Odonata) y Rotífera (*Euchlanis*), fueron encontrados solamente en primavera 2008, así como los taxa *Atractidella* (Acari), *Alonella* (Cladóceras) y *Hyalella* (Amphipoda), sólo se encontraron en otoño 2009.

Tabla 2. Taxa encontrados en las muestras de oferta ambiental.

| Clase | Orden | Familia | Genero |
|------------------|----------------|----------------|---------------------------|
| Arachnoidea | Acari | Hydrozetidae | <i>Hydrozetes</i> |
| | | Hygrobatidae | <i>Atractidella</i> |
| | | - | especie indeterminada |
| Copépoda | Calanoide | Boeckellidae | <i>Boeckella</i> |
| | Cladocera | Chidoridae | <i>Alonella</i> |
| Crustacea | Amphipoda | Hyaellidae | <i>Hyaella</i> |
| Hirudinea | - | - | - |
| Insecta | Coleoptera | Elmidae | <i>Austrelmis</i> |
| | Diptera | Chironomidae | <i>Chironomus</i> |
| | | Ephydriidae | - |
| | Odonata | Coenagrionidae | <i>Aeschna</i> |
| | Tricoptera | Hidroptilidae | <i>Leucotrichia</i> |
| <i>Metrichia</i> | | | |
| Gastrópoda | Basommatophora | Planorbidae | <i>Biomphalaria</i> |
| | | | <i>Biomphalaria</i> huevo |
| Oligochaeta | Haplotaxidae | Naididae | - |
| Ostrácoda | - | - | - |
| Rotífero | Ploimida | Euchlanidae | <i>Euchlanis</i> |
| Turbelaria | Tricladida | Planariidae | <i>Dugesia</i> |

Tabla 3. Riqueza y abundancias de los contenidos estomacales y oferta ambiental por estación.

| Estación | Contenido | | | | Oferta | | | |
|---------------------------|-----------|------------|------------|------------|--------------|------------|--------------|------------|
| | Primavera | | Otoño | | Primavera | | Otoño | |
| Taxón (ítem) | n | % | n | % | ind/litro | % | ind/litro | % |
| <i>Hydrozetes</i> | 17 | 17,5 | 10 | 2,4 | 5,8 | 4,2 | 2,8 | 0,6 |
| <i>Atractidella</i> | - | - | - | - | - | - | 0,1 | <0,1 |
| Acari indeterminado | - | - | - | - | 0,2 | 0,1 | - | - |
| <i>Boeckella</i> | - | - | - | - | 0,2 | 0,1 | 1,5 | 0,3 |
| <i>Alonella</i> | - | - | 213 | 52,1 | - | - | 9,5 | 2,2 |
| <i>Hyalella</i> | - | - | - | - | - | - | 0,2 | <0,1 |
| Hirudinea | - | - | - | - | 3,4 | 2,5 | - | - |
| <i>Austrelmis</i> | 11 | 11,3 | 4 | 1,0 | 7,1 | 5,2 | 6,6 | 1,5 |
| <i>Chironomus</i> | 16 | 16,5 | 9 | 2,2 | 13,1 | 9,5 | 14,1 | 3,2 |
| Ephydriidae | 4 | 4,1 | 19 | 4,6 | 0,5 | 0,3 | 0,2 | <0,1 |
| <i>Aeschna</i> | - | - | - | - | 0,1 | <0,1 | - | - |
| <i>Leucotrichia</i> | - | - | - | - | 9,2 | 6,7 | 33,4 | 7,6 |
| <i>Metrichia</i> | 3 | 3,1 | 54 | 13,2 | 75,1 | 54,6 | 204,2 | 46,4 |
| <i>Biomphalaria</i> | 2 | 2,1 | 2 | 0,5 | 3,1 | 2,3 | 3,2 | 0,7 |
| <i>Biomphalaria</i> huevo | - | - | - | - | 6,1 | 4,4 | 10,6 | 2,4 |
| Naididae | - | - | - | - | 4,0 | 2,9 | 150,9 | 34,3 |
| Ostrácoda | 44 | 45,4 | 98 | 24,0 | 7,5 | 5,4 | 1,7 | 0,4 |
| <i>Euchlanis</i> | - | - | - | - | 0,4 | 0,3 | - | - |
| Planariidae | - | - | - | - | 2,1 | 1,5 | 1,1 | 0,3 |
| Total | 97 | 100 | 409 | 100 | 137,5 | 100 | 439,9 | 100 |
| n° taxa | 7 | | 8 | | 16 | | 15 | |

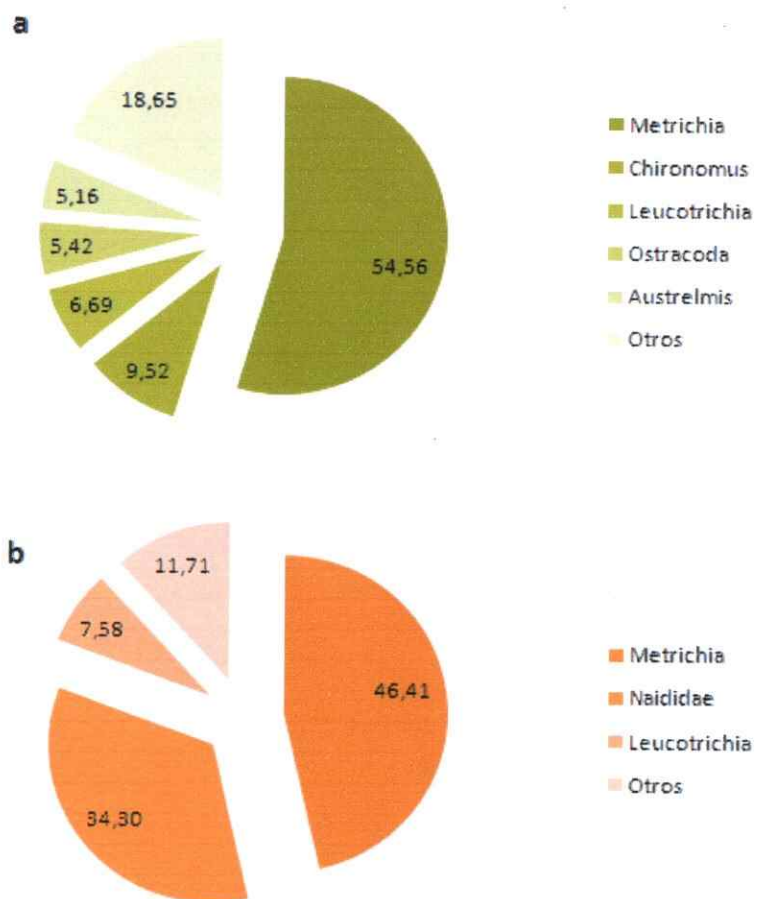


Figura 8. Abundancia (%) de la oferta ambiental durante (a) primavera 2008 y (b) otoño 2009.

Al contabilizar la oferta ambiental de macroinvertebrados y comparar los valores promedios para abundancia entre cada temporada, se observó que éstas no variaron en forma significativa (t-test, $p=0,5721$) (Figura 9).

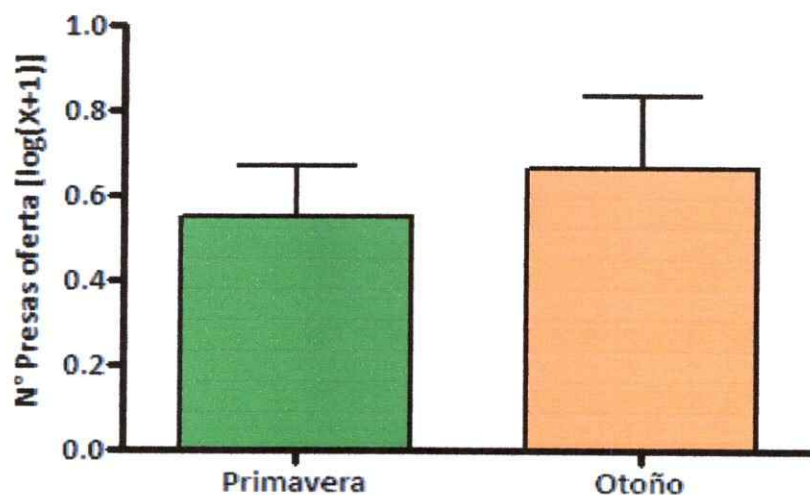


Figura 9. Abundancia promedio de la oferta (n° presas) entre estaciones. Barras indican error estándar.

3.4 Dieta

Para los análisis de la dieta, solamente fueron considerados los individuos con presencia de alguna presa en sus contenidos estomacales, por lo tanto, quedaron fuera del análisis un 17,2 % (n = 5) de los especímenes capturados en la campaña de otoño.

3.4.1 Riqueza y Abundancia

A partir de esto, el número de taxa encontrados en los estómagos de los individuos de *O. agassizii* para ambas campañas fue equivalente a 8. De estos, el 100,0% fue encontrado en otoño y un 87,5% (n=7) fue encontrado en la campaña de

primavera. Del total de taxa encontrados en la dieta, los grupos más representados en abundancia para primavera correspondieron a ostrácodos (45,4%), ácaros del género *Hydrozetes* (17,5%), dípteros del género *Chironomus* (16,5%) y coleópteros del género *Austrelmis* (11,3%). En menor grado fueron encontrados el díptero de la familia Ephydriidae, el tricóptero del género *Metrichia* y el gastrópodo del género *Biomphalaria*, todos con abundancias menores al 5% (Tabla 3, Figura 10). Para la campaña de otoño, los taxa más abundantes correspondieron al cladócero del género *Alonella* (52,1%), Ostrácoda (24,0%) y el tricóptero del género *Metrichia* (13,2%). El resto de los taxa encontrados (Ephydriidae, *Hydrozetes*, *Chironomus*, *Austrelmis* y *Biomphalaria*) presentaron valores inferiores al 5% para abundancia (Tabla 3, Figura 10). De los taxa consumidos por *O. agassizii*, sólo fue posible encontrar el género *Alonella* (Cladócera) en los estómagos pertenecientes a la campaña de otoño.

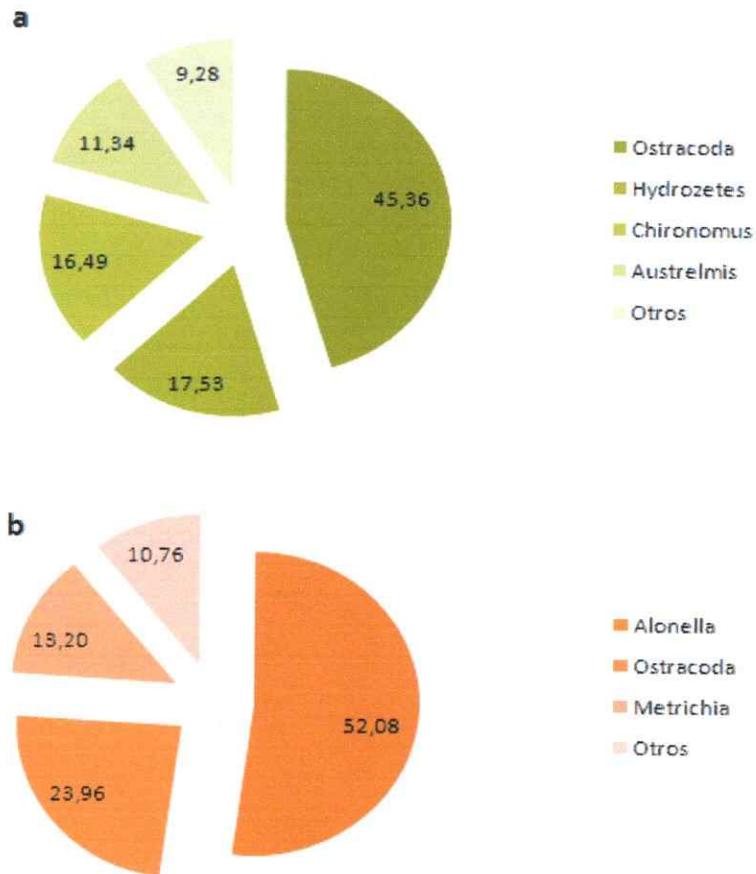


Figura 10. Abundancia (%) de contenidos estomacales en (a) primavera 2008 y (b) otoño 2009.

Al contabilizar los contenidos estomacales (n° de presas) de cada una de las campañas y compararlos entre sí, se encontraron diferencias significativas (t-test, $p=0,0014$) entre el número de presas consumidas (abundancia contenido) por período, siendo mayor el número de ítems encontrados en otoño. (Figura 11).

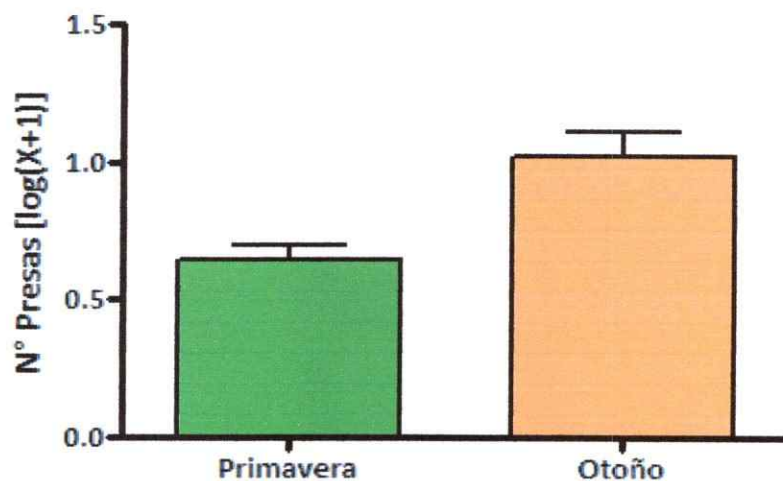


Figura 11. Abundancia promedio de los contenidos estomacales (n° presas) entre estaciones.

Barras indican error estándar.

3.4.2 Abundancia contenidos versus tamaño de individuos capturados

Al relacionar la cantidad de ítems encontrados en la dieta (abundancia de contenidos) con el tamaño de los individuos capturados, se encontró una correlación significativa solamente para el período de otoño, la cual fue negativa (r-Pearson, primavera $r=0,3444$, $p=0,1166$, $r^2=0,1186$; otoño $r=-0,4968$, $p=0,0135$, $r^2=0,2469$) (Figuras 12 y 13).

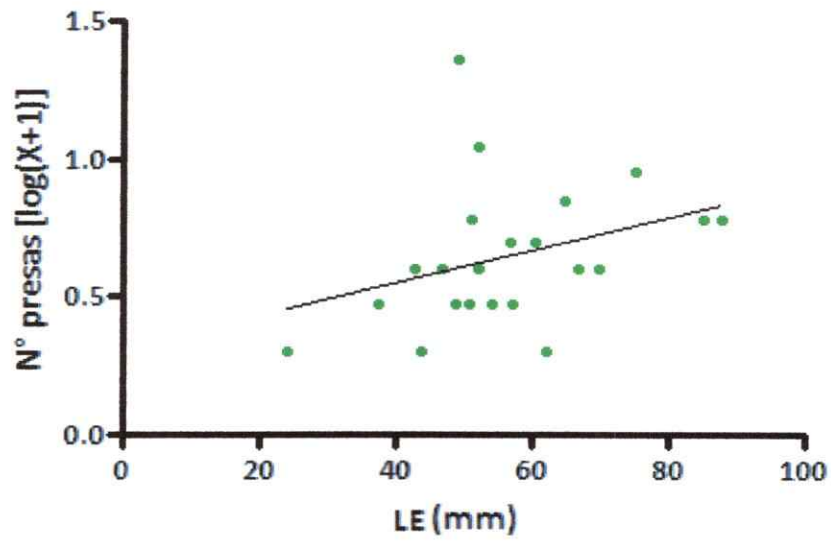


Figura 12. Correlación abundancia promedio de los contenidos estomacales (n° presas) y LE durante primavera

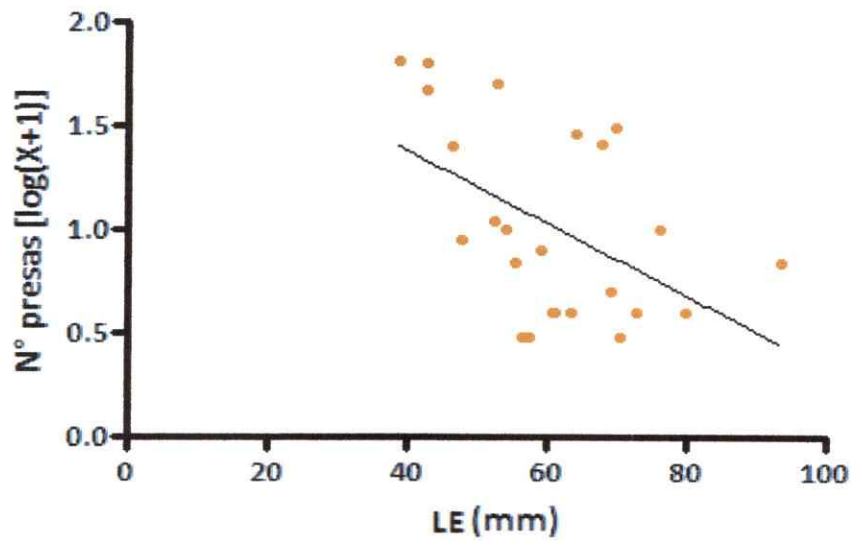


Figura 13. Correlación abundancia promedio de los contenidos estomacales (n° presas) y LE durante otoño

3.4.3 Abundancia de contenidos por sexo

En base a las abundancias de los contenidos estomacales de machos y hembras de cada campaña, se pudo observar diferencias entre los ítems consumidos por cada sexo. Para el caso de la campaña de primavera, el ítem más abundante en los estómagos de los machos correspondió al taxón Ostrácoda (> 50%), en cambio, las hembras presentaron mayor abundancia por los taxa *Hydrozetes* (>20%) y Ostrácoda (>20%) (Figura 14). Durante la campaña de otoño, el ítem más consumido por los machos correspondió al taxón *Alonella* con una representación mayor al 80% en sus estómagos, en cambio, las hembras presentaron mayor abundancias de presas del taxón Ostrácoda, con una abundancia porcentual superior al 40% (Figura 15).

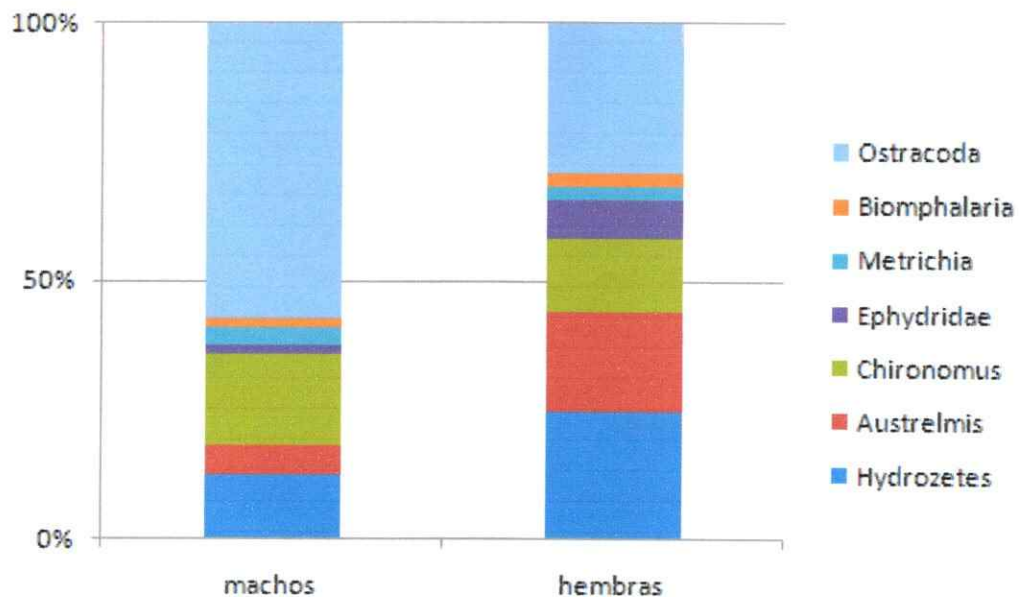


Figura 14. Composición porcentual de presas en contenidos estomacales durante primavera 2008.

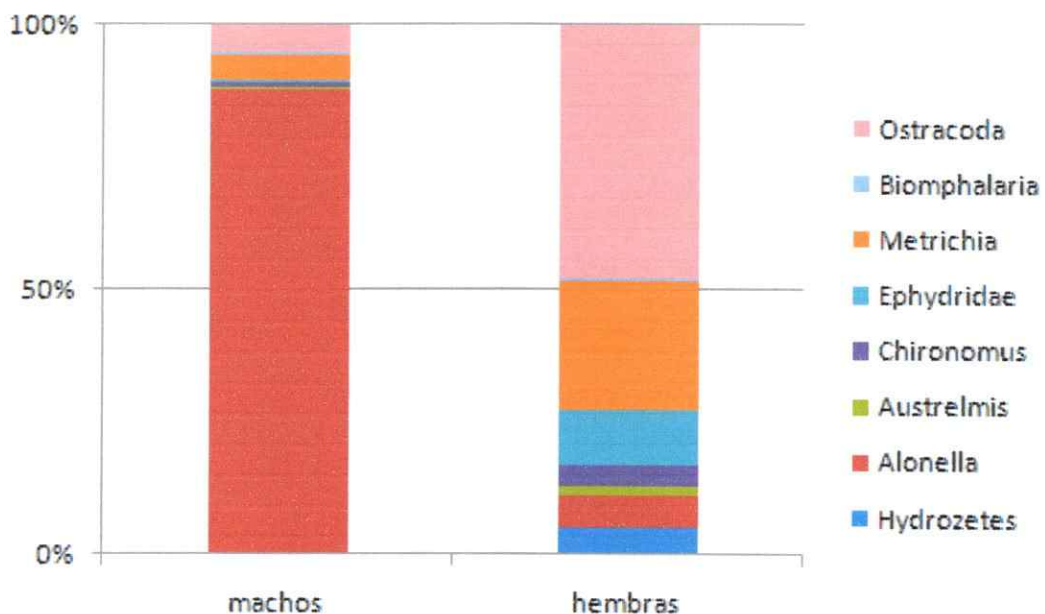


Figura 15. Composición porcentual de presas en contenidos estomacales durante otoño 2009.

Para determinar la existencia de algún efecto dado por el período de muestreo y el sexo de los individuos colectados sobre la abundancia encontrada en los contenidos estomacales de estos, se llevo a cabo un análisis de varianza (ANOVA) para la variable "abundancia". Los resultados arrojaron que tanto el período de muestreo así como el sexo de los individuos, y la interacción entre estas dos variables, tuvieron un efecto significativo sobre la abundancia de presas consumidas, siendo esta variable mayor para la estación de otoño así como para los machos (ANOVA estación, $p < 0,0001$; sexo, $p = 0,0015$; interacción, $p = 0,0004$) (Figura 16).

3.4.4 Índice de importancia numérica (IIN)

En base a los valores obtenidos para el IIN (Tabla 4), el ítem más importante en la dieta de *O. agassizii* en la campaña de primavera para machos fue el taxón Ostrácodo (44,1), seguido por larvas del género *Chironomus* (40,3), ácaros del género *Hydrozetes* (22,0) y larvas del género *Austrelmis* (14,4); y para hembras fue el taxón Ostrácodo (56,1), seguido por *Hydrozetes* (33,9), *Austrelmis* (30,3) y *Chironomus* (19,8). Para el caso de otoño, los valores más altos para los IIN de los machos fueron obtenidos para el género *Alonella* (83,5), seguido por Ostrácoda (23,7) e individuos del género *Metrichia* (36,1); y para las hembras fue el taxón Ostrácoda (57,3), seguido por *Metrichia* (37,5), Ephydriidae (14,6) e *Hydrozetes* (13,7) (Tabla 5).

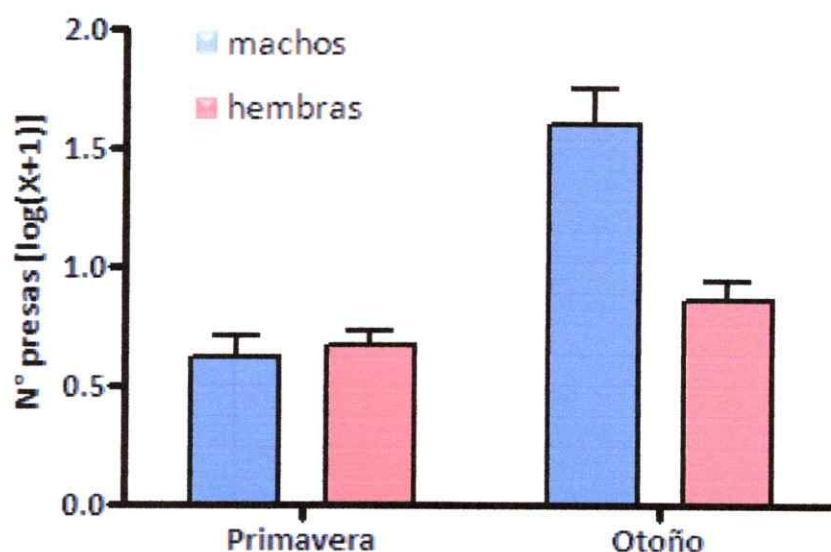


Figura 16. ANOVA abundancia promedio de los contenidos estomacales entre sexo y estación. Barras indican error estándar.

Tabla 4. Frecuencia de ocurrencia (%), composición numérica (%) e IIN por sexo para la estación de primavera.

| Taxón | N° estómagos | | | %F | | | N° ítems | | | %N | | | IIN | | |
|---------------------|--------------|---|-------|------|------|-------|-----------|-----------|-----------|------|------|-------|------|------|-------|
| | M | H | Total | M | H | Total | M | H | Total | M | H | Total | M | H | Total |
| <i>Hydrozetes</i> | 3 | 7 | 10 | 25,0 | 70,0 | 45,5 | 7 | 10 | 17 | 19,4 | 16,4 | 17,5 | 22,0 | 33,9 | 28,2 |
| <i>Austrelmis</i> | 3 | 7 | 10 | 25,0 | 70,0 | 45,5 | 3 | 8 | 11 | 8,3 | 13,1 | 11,3 | 14,4 | 30,3 | 22,7 |
| <i>Chironomus</i> | 7 | 4 | 11 | 58,3 | 40,0 | 50,0 | 10 | 6 | 16 | 27,8 | 9,8 | 16,5 | 40,3 | 19,8 | 28,7 |
| Ephydriidae | 1 | 2 | 3 | 8,3 | 20,0 | 13,6 | 1 | 3 | 4 | 2,8 | 4,9 | 4,1 | 4,8 | 9,9 | 7,5 |
| <i>Metrichia</i> | 2 | 1 | 3 | 16,7 | 10,0 | 13,6 | 2 | 1 | 3 | 5,6 | 1,6 | 3,1 | 9,6 | 4,0 | 6,49 |
| <i>Biomphalaria</i> | 1 | 1 | 2 | 8,3 | 10,0 | 9,1 | 1 | 1 | 2 | 2,8 | 1,6 | 2,1 | 4,8 | 4,0 | 4,33 |
| Ostrácoda | 7 | 6 | 13 | 58,3 | 60,0 | 59,1 | 12 | 32 | 44 | 33,3 | 52,5 | 45,4 | 44,1 | 56,1 | 51,8 |
| Total | | | | | | | 36 | 61 | 97 | | | | | | |

%F: Porcentaje de frecuencia de presas; %N: Porcentaje de composición numérica; IIN: índice de importancia numérica; M: machos; H: hembras; Total: total para ambas estaciones

Tabla 5. Frecuencia de ocurrencia (%), composición numérica (%) e IIN por sexo para la estación de otoño.

| Taxón | N° estómagos | | | %F | | | N° ítems | | | %N | | | IIN | | |
|---------------------|--------------|----|-------|-------|------|-------|------------|------------|------------|------|------|-------|------|------|-------|
| | M | H | Total | M | H | Total | M | H | Total | M | H | Total | M | H | Total |
| <i>Hydrozetes</i> | 1 | 7 | 8 | 20,0 | 36,8 | 33,3 | 1 | 9 | 10 | 0,4 | 5,1 | 2,4 | 2,9 | 13,7 | 9,0 |
| <i>Alonella</i> | 4 | 2 | 6 | 80,0 | 10,5 | 25,0 | 202 | 11 | 213 | 87,1 | 6,2 | 52,1 | 83,5 | 8,1 | 36,1 |
| <i>Austrelmis</i> | 1 | 2 | 3 | 20,0 | 10,5 | 12,5 | 1 | 3 | 4 | 0,4 | 1,7 | 1,0 | 2,9 | 4,2 | 3,5 |
| <i>Chironomus</i> | 1 | 4 | 5 | 20,0 | 21,1 | 20,8 | 2 | 7 | 9 | 0,9 | 4,0 | 2,2 | 4,2 | 9,1 | 6,8 |
| Ephydriidae | 1 | 4 | 5 | 20,0 | 21,1 | 20,8 | 1 | 18 | 19 | 0,4 | 10,2 | 4,6 | 2,9 | 14,6 | 9,8 |
| <i>Metrichia</i> | 4 | 11 | 15 | 80,0 | 57,9 | 62,5 | 11 | 43 | 54 | 4,7 | 24,3 | 13,2 | 19,5 | 37,5 | 28,7 |
| <i>Biomphalaria</i> | 1 | 1 | 2 | 20,0 | 5,3 | 8,3 | 1 | 1 | 2 | 0,4 | 0,6 | 0,5 | 2,9 | 1,7 | 2,0 |
| Ostrácoda | 5 | 13 | 18 | 100,0 | 68,4 | 75,0 | 13 | 85 | 98 | 5,6 | 48,0 | 24,0 | 23,7 | 57,3 | 42,4 |
| Total | | | | | | | 232 | 177 | 409 | | | | | | |

%F: Porcentaje de frecuencia de presas; %N: Porcentaje de composición numérica; IIN: índice de importancia numérica; M: machos; H: hembras; Total: total para ambas estaciones

3.4.5 Amplitud trófica

La amplitud trófica fue baja para ambas estaciones (valores cercanos a cero), siendo más estrecha en otoño y para las hembras de ambos períodos (Tabla 6).

Tabla 6. Amplitud de nicho trófico de Huribert estandarizada por sexo para ambas estaciones.

| | Primavera 2008 | Otoño 2009 |
|----------------|----------------|------------|
| Machos | 0,240 | 0,028 |
| Hembras | 0,145 | 0,012 |

3.5 Selectividad trófica

Considerando el dimorfismo de tallas entre los individuos de distinto sexo, los cálculos del índice α de Manly e índice ϵ de Chesson se realizaron solamente por sexo y no por una categorización de tallas como se tenía planeado en un comienzo. Este cálculo se llevó a cabo durante ambas campañas. Para el cálculo de dichos índices, se consideró el número total de taxa disponibles en la oferta ambiental (m), esto es, $m=16$ para primavera y $m=15$ en el caso de otoño. De acuerdo a esto, los valores del índice α superiores a $1/m=0,063$ y $1/m=0,067$, para primavera y otoño respectivamente, indican preferencia o selectividad positiva por un determinado taxón.

3.5.1 Selectividad α de Manly

Considerando los resultados del cálculo del índice α de Manly, los individuos capturados en primavera, particularmente los machos, muestran selectividad dietaria positiva por los taxa Ostrácoda, dípteros de la familia Ephydriidae, ácaros del género *Hydrozetes* y larvas del díptero *Chironomus*, y una selectividad negativa por larvas del coleóptero *Austrelmis*, gastrópodos del género *Biomphalaria* y tricópteros del género *Metrichia* (Tabla 7). Por otra parte, las hembras de primavera muestran selectividad positiva por los ítems presa Ephydriidae, *Hydrozetes*, Ostrácoda y *Austrelmis*, y selectividad negativa por los taxa *Chironomus*, *Biomphalaria* y *Metrichia* (Tabla 7).

Tabla 7. Selectividad α y ϵ estación primavera.

| Estación | Primavera 2008 | | | |
|---------------------|--------------------|------------------------|--------------------|------------------------|
| | Machos | | Hembras | |
| Taxón | Manly (α) | Chesson (ϵ) | Manly (α) | Chesson (ϵ) |
| <i>Hydrozetes</i> | 0,130 | 0,384 | 0,145 | 0,434 |
| <i>Austrelmis</i> | 0,046 | -0,165 | 0,095 | 0,220 |
| <i>Chironomus</i> | 0,082 | 0,148 | 0,038 | -0,251 |
| Ephydriidae | 0,240 | 0,651 | 0,559 | 0,900 |
| <i>Metrichia</i> | 0,003 | -0,917 | 0,001 | -0,967 |
| <i>Biomphalaria</i> | 0,035 | -0,297 | 0,027 | -0,411 |
| Ostrácoda | 0,464 | 0,857 | 0,135 | 0,402 |
| 1/m | | 0,063 | | |

Valores en azul: selectividad positiva; valores en rojo: selectividad negativa; valores en negro: selectividad neutra.

En base a los valores de selectividad α obtenidos durante la campaña de otoño, los machos capturados presentarían selectividad positiva por los taxa *Alonella*, Ostrácoda y Ephyridae, y selectividad negativa por los ítems *Hydrozetes*, *Biomphalaria*, *Austrelmis*, *Chironomus* y *Metrichia* (Tabla 8). En el caso de las hembras de primavera, existiría una selectividad positiva por los taxa Ephyridae y Ostrácoda, y una selectividad negativa por los ítems *Hydrozetes*, *Alonella*, *Austrelmis*, *Chironomus*, *Metrichia* y *Biomphalaria* (Tabla 8).

Tabla 8. Selectividad α y ϵ estación otoño.

| Estación | Otoño 2009 | | | |
|---------------------|--------------------|------------------------|--------------------|------------------------|
| | Machos | | Hembras | |
| Taxón | Manly (α) | Chesson (ϵ) | Manly (α) | Chesson (ϵ) |
| <i>Hydrozetes</i> | 0,130 | 0,384 | 0,145 | 0,434 |
| <i>Alonella</i> | 0,609 | 0,912 | 0,008 | -0,799 |
| <i>Austrelmis</i> | 0,004 | -0,885 | 0,003 | -0,916 |
| <i>Chironomus</i> | 0,004 | -0,892 | 0,003 | -0,909 |
| Ephyridae | 0,143 | 0,401 | 0,617 | 0,915 |
| <i>Metrichia</i> | 0,002 | -0,958 | 0,001 | -0,960 |
| <i>Biomphalaria</i> | 0,009 | -0,776 | 0,002 | -0,942 |
| Ostrácoda | 0,219 | 0,594 | 0,343 | 0,759 |
| 1/m | 0,067 | | | |

Valores en azul: selectividad positiva; valores en rojo: selectividad negativa; valores en negro: selectividad neutra.

3.5.2 Selectividad ϵ de Chesson

Al estandarizar los resultados de α obtenidos para primavera, por el índice ϵ de Chesson, las preferencias dietarias fueron las siguientes:

- Machos. Ítems seleccionados positivamente: Ostrácoda y Ephydriidae; ítems consumidos en proporción a la oferta: *Hydrozetes*, *Austrelmis*, *Chironomus* y Ephydriidae; ítems seleccionados negativamente: *Metrichia* (Tabla 7, Figura 18).
- Hembras. Ítems seleccionados positivamente: Ephydriidae; ítems consumidos en proporción a la oferta: *Hydrozetes*, *Austrelmis*, *Chironomus*, *Biomphalaria* y Ostrácoda; ítems seleccionados negativamente: *Metrichia* (Tabla 7, Figura 17).

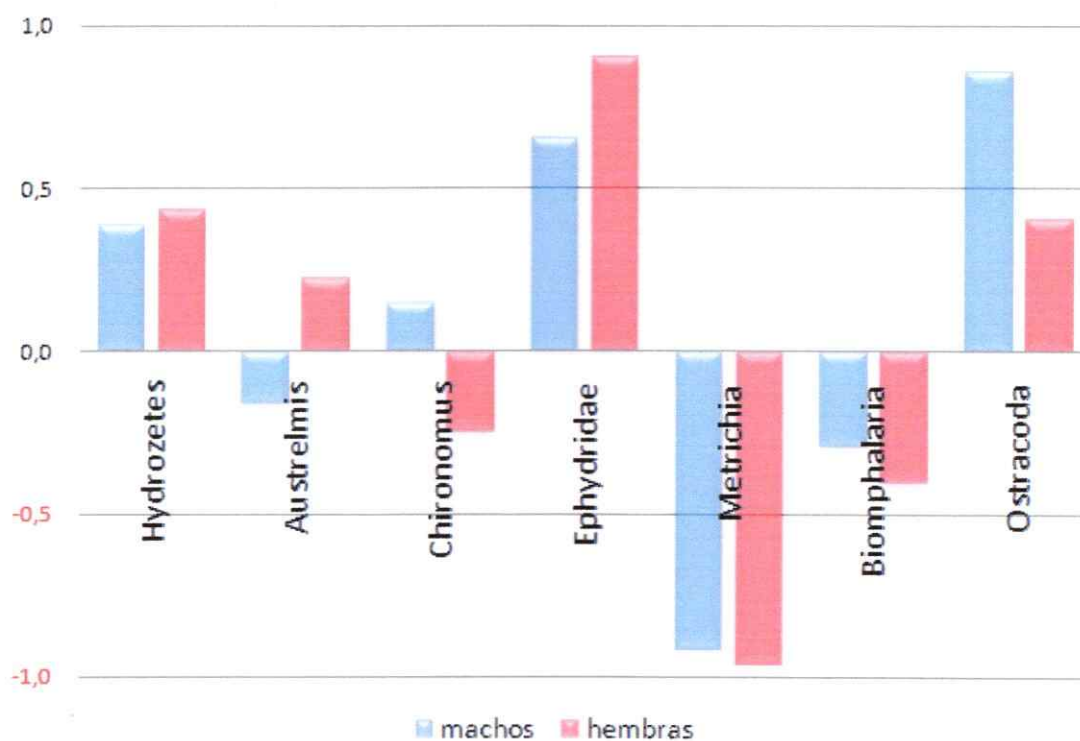


Figura 17. Selectividad ϵ de Chesson en primavera 2008.

Para el caso de la campaña de otoño, la selectividad ϵ para cada sexo correspondió a:

- Machos. Ítems seleccionados positivamente: *Alonella* y Ostrácoda; ítems consumidos en proporción a la oferta: Ephydriidae; ítems seleccionados negativamente: *Hydrozetes*, *Austrelmis*, *Chironomus*, *Metrichia* y *Biomphalaria* (Tabla 8, Figura 18).
- Hembras. Ítems seleccionados positivamente: Ephydriidae y Ostrácoda; ítems consumidos en proporción a la oferta: ninguno; ítems seleccionados

negativamente: *Hydrozetes*, *Alonella*, *Austrelmis*, *Chironomus*, *Metrichia* y *Biomphalaria* (Tabla 8, Figura 18).

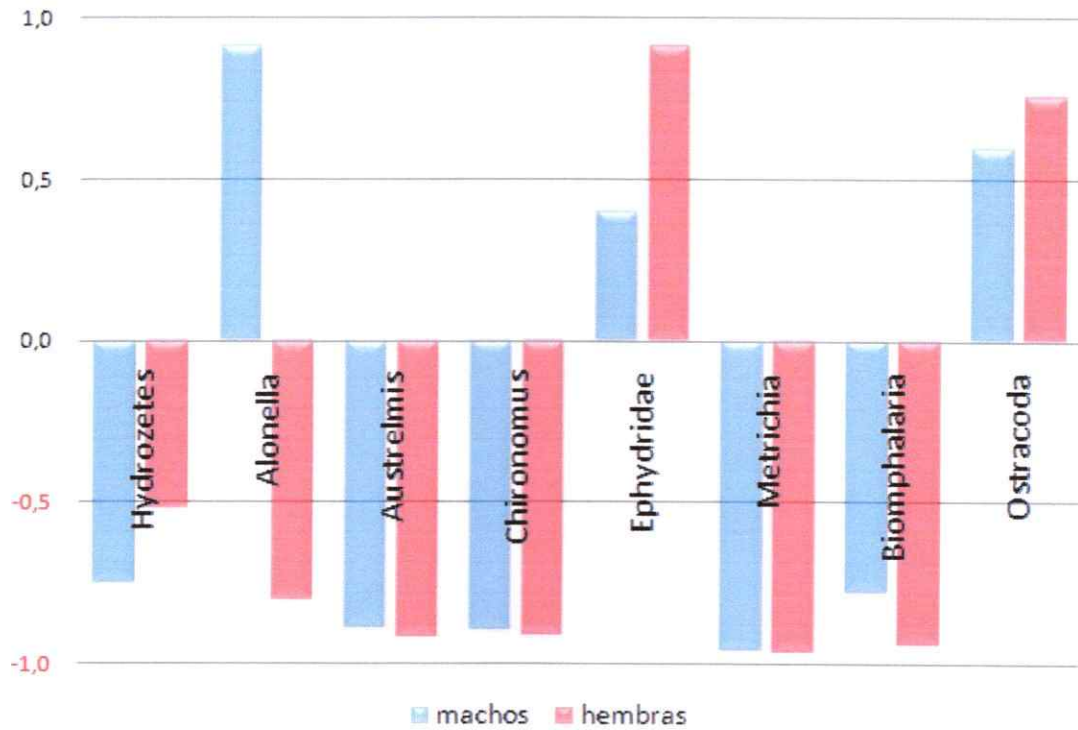


Figura 18. Selectividad ϵ de Chesson en otoño 2009.

IV. DISCUSIÓN

Los resultados de las variables físicas y químicas medidas concuerdan con lo descrito para otros sistemas límnicos de características eutróficas pertenecientes al altiplano sur (Márquez-García y col., 2009). Si bien, no se observaron diferencias entre la mayoría de las variables medidas (a excepción del nitrógeno), la falta de un mayor número de mediciones para estas variables, no permite establecer si dichas diferencias son o no significativas. Por lo tanto, estos valores son incluidos solamente de una manera descriptiva. No obstante lo anterior, el gran aumento encontrado en la concentración de nitrógeno total durante otoño 2009 (período post lluvias) podría explicarse por la incorporación de este nutriente a causa del arrastre de material hacia el sistema de estudio por acción de las aguas lluvias provenientes del invierno altiplánico.

Según lo descrito en la literatura acerca de los sistemas de altura del altiplano, serían las condiciones predominantes de alta irradiación, características físicas y químicas bastante estables durante el año y una gran transparencia de sus aguas (Mladinic y col., 1987) las responsables de la gran abundancia de macrófitas presentes en este tipo de sistemas, las que a su vez permiten la existencia de abundantes comunidades de macroinvertebrados. Es esta fauna de macroinvertebrados la que finalmente sirve de alimentación para los peces habitantes de estos sistemas (Pinto, 1989). Sumado a la alimentación, las interacciones descritas por Vila y col. (2007) entre el género *Orestias* y las macrófitas de los sistemas que éstas habitan, como son la reproducción y el refugio, podrían explicar la ausencia de individuos de *O. agassizii* en aquellas zonas desprovistas de macrófitas.

Al igual que en otros sistemas altiplánicos, sería la poca variación en el volumen de agua y la alta irradiación de estos sistemas (Villwock y col., 1985; Vila & Muhlhauser, 1987) el motivo de la alta densidad de macrófitas registradas durante todo el año en las vertientes del salar de Huasco, situación que tendría como consecuencia la mantención y baja alteración de la abundancia de macroinvertebrados allí habitantes. Si bien, la abundancia de la oferta ambiental no varió entre ambas estaciones entre años, si se observaron cambios en la composición de la oferta, como fue la presencia y ausencia de ciertos taxa entre períodos. No obstante lo indicado en la literatura acerca de la estabilidad de estos sistemas, estudios llevados a cabo por Márquez-García y col. (2009), donde los cambios en la estructura comunitaria de los macroinvertebrados bentónicos y zooplancton del salar de Huasco responden a variaciones estacionales de la composición química del sistema, podrían explicar la ausencia de los taxa Hirudinea, *Aeschna* (Odonata) y *Euchlanis* (Rotífera), y la aparición de los taxa *Alonella* (Cladocera) y *Hyaella* (Amphipoda) en la campaña de otoño. Sin bien, fueron medidas algunas variables físicas y químicas del sistema estudiado, la ya mencionada falta de un mayor número de mediciones para dichas variables, no permite llevar a cabo un análisis detallado acerca de dichos posibles efectos, ni establecer alguna relación de los mismos en relación a los cambios en la abundancia y composición de la oferta.

El aumento significativo del número de ítems consumidos durante otoño se explicaría por el marcado consumo del cladóceros *Alonella* por parte de los machos (abundancia de presas superior al 80% en sus estómagos), taxón que aporta con 213 individuos (52,1%) a la dieta de *O. agassizii* de un total de 409 ítems presas para dicha campaña. El marcado consumo de dicho ítem presa se ve reflejado en el alto valor

obtenido para el índice de importancia numérica de este ítem en los machos (IIN = 83,5) de la campaña de otoño. El consumo de este ítem por parte de los machos explicaría la correlación negativa encontrada entre la abundancia de los contenidos estomacales y la longitud estándar de los individuos capturados en el período de otoño, debido a las menores tallas registradas para los machos en relación a las hembras. De acuerdo a la literatura, el género *Orestias* exhibe un marcado dimorfismo sexual (Lauzanne, 1982), alcanzando las hembras un mayor tamaño que los machos (Arratia, 1982; Parenti, 1984). Un estudio reciente acerca de la dieta de *Orestias agassizii*, llevado a cabo por Guzmán y Sielfeld (2009), en el cual se midió y comparó los especímenes capturados entre sexos, no halló diferencias significativas ligadas al sexo en los valores de longitud estándar registrados para los especímenes. No obstante, la diferencia de tamaño (longitud estándar y peso eviscerado) encontrada durante nuestro estudio entre los individuos de *Orestias agassizii* de distinto sexo, coincide con lo descrito en la literatura para el género.

El análisis de varianza (ANOVA) para la variable abundancia (número de presas), donde el período de muestreo (temporada), así como el sexo de los individuos capturados tuvieron un efecto significativo, estaría explicado por el marcado consumo en número de ítems dietarios llevado a cabo por los machos pertenecientes a la campaña de otoño, donde el taxón más consumido corresponde al cladóceros *Alonella*, el cual representa un 87,1% del total de presas capturadas por estos.

Si bien, se pretendía determinar la posible existencia de diferencias en la selectividad trófica por parte de individuos de distinto sexo y distinta talla, sólo fue considerado el sexo de los individuos para dicho análisis. Esto, debido a la diferencia

de tamaño encontrada entre individuos de distinto sexo, dada por el marcado dimorfismo sexual entre tallas, lo cual incorpora de manera implícita el tamaño de los individuos capturados en el análisis.

En relación a los cálculos de selectividad dietaria, si bien se presentan los resultados para el índice α de Manly, sus valores sólo fueron utilizados como parte del cálculo del índice ϵ de Chesson. Esto debido a la poca claridad que entrega el índice α en relación a los valores cercanos a $1/m$. Es por este motivo que los valores de α fueron estandarizados por ϵ , de tal forma de poder establecer rangos de selectividad más claros.

Estudios acerca de selectividad y otros aspectos tróficos de diversas poblaciones de *Orestias* llevados a cabo por Pinto (1989), establecen diferencias en los ítems presas consumidos entre machos y hembras, prefiriendo los primeros presas de pequeño tamaño, como cladóceros del género *Alonella*, y las segundas, presas mucho más grandes como anfípodos del género *Hyaella*, situación que concuerda con los resultados del índice ϵ de Chesson obtenidos en este estudio para ambas estaciones. Considerando lo anterior, en el caso de los machos de la campaña de primavera, la selectividad ϵ positiva presentada hacia ostrácodos y dípteros de la familia Ephydriidae, se explicaría por la mencionada diferencia de tamaño y el comportamiento de las presas, siendo preferidas las presas pequeñas por sobre las grandes, por tratarse de ítems de más fácil y rápida manipulación, como es el caso del taxón Ostrácoda, y para el caso del díptero Ephydriidae, si bien, de tamaños variables (pequeños a grandes), estaría dado por la facilidad de detección, alcance y manipulación que presentaría dicho organismo, el cual suele encontrarse activo y al

descubierto en la superficie de macrófitas, donde se alimenta de tejido muerto de los hidrofitos o de detritos depositados en su superficie de estas (Teskey, 1983). La selectividad negativa sobre el taxón *Metrichia* encontrada para los machos de primavera se explicaría por la dificultad de manipulación que presentaría dicho ítem, dada por la existencia de estructuras de protección, como es el caso de los "capullos" (habitáculos transportables) construidos por las larvas de este género (Angrisano, 1995; Springer, 2006), los cuales aumentarían los tiempos de manipulación de dicho ítem, impidiendo un rápido acceso al recurso, así como dificultando su digestión. Para la campaña de otoño, el cambio en los valores de selectividad para los diversos taxa consumidos, podría deberse a la aparición del taxón *Alonella* dentro de la oferta ambiental, ausente en la campaña de primavera. El alto valor ϵ para este taxón se explicaría por la mayor facilidad de captura y manipulación que presentaría en relación al resto de los grupos presentes en la oferta, ya que, por tratarse de organismos pertenecientes a un grupo (Cladóceras) fácilmente capturado por peces (O'Brien, 1987) y de escasa movilidad en sistemas con altos valores de salinidad (Baillieul y col., 1998), como es el caso de los sistemas límnicos-altiplánicos, serían preferidos y consumidos en mayor abundancia por sobre el resto de los taxa encontrados en la oferta. Otro cambio que resulta llamativo es la variación en la preferencia de los taxa *Hydrozetes*, *Austrelmis* y *Chironomus*, los cuales presentaron valores neutros de selectividad en la campaña de primavera, es decir, consumo proporcional a su abundancia en la oferta, y valores negativos en la campaña de otoño. Este cambio podría estar siendo gatillado por la disminución en abundancia de dichos tres taxa, en relación a primavera (Tabla 3), a causa de posibles variaciones estacionales propias de estos grupos. Ejemplo de esto son estudios acerca de los cambios estacionales en la estructura comunitaria de los grupos de macroinvertebrados bentónicos de otros

sistemas altiplánicos similares, como es el caso de las zonas poco profundas del lago Titicaca (Dejoux, 1991a), donde dichos taxa presentan disminuciones en sus abundancias entre primavera y otoño.

En el caso de las hembras, durante la campaña de primavera, el valor positivo para el índice de selectividad ϵ de Chesson para el taxón Ephydridae, se explicaría, al igual que para los machos, por su facilidad de detección y manipulación. De igual manera que en los machos, la selectividad negativa del taxón *Metrichia* estaría dada por la ya mencionada dificultad de manipulación y digestión que presentaría este ítem a causa de su "capullo", lo que podría significar un bajo beneficio energético, considerando su alto tiempo de manipulación en relación a su pequeño tamaño. Para la campaña de otoño, el cambio de preferencia hacia el taxón Ostrácoda por parte de las hembras, desde valores neutros a positivos, podría explicarse por la disminución en las abundancias del resto de los taxa que eran consumidos en forma proporcional a la oferta desde el período de primavera a otoño, lo cual tendría como consecuencia una menor probabilidad de encuentro por parte de *O. agassizii* sobre dichos taxa, desplazando así su preferencia por ítems de más fácil captura, facilidad de manipulación y/o aporte energético como es el caso de los taxa Ephydridae y Ostrácoda. El valor negativo de selectividad para el taxón *Alonella* obtenido para las hembras de la campaña de otoño, podría explicarse por el bajo aporte energético que otorgaría dicho ítem a las hembras. Esto, en base al pequeño tamaño que presentan estos cladóceros en relación a los ítems seleccionados positivamente por las hembras, de mayores tamaños como las larvas de la familia Ephydridae. En el caso de los taxa *Metrichia* y *Biomphalaria*, la selectividad negativa encontrada para machos y hembras respondería a la presencia de las estructuras de protección que poseen estos géneros,

como son los "capullos" y conchas, respectivamente, las cuales dificultarían su manipulación y posterior digestión por parte de *O. agassizii*.

Las diferencias en la selectividad de los diversos ítems consumidos por la población de *O. agassizii*, encontrada en el sistema de estudio, si bien, responderían a diversas razones (e.g., tamaño de la presa, comportamiento de la presa, tiempo de manipulación, entre otros), todas en forma global se podrían explicar de acuerdo a la teoría del forrajeo óptimo (Stephens y Krebs, 1987), la cual establece que, en ambientes de gran abundancia y diversidad de recursos, como sería el sistema estudiado (gran densidad de macroinvertebrados), los depredadores se especializarán en aquellas presas de mayor reporte energético, es decir, las más productivas (Liem, 1984). Particularmente para este estudio, este beneficio energético se encontraría en aquellas presas de menor tamaño, movilidad limitada, fácil captura y manipulación, y carentes de estructuras de protección, como es el caso de las presas consumidas por los machos, y aquellas presas de pequeño tamaño pero de fácil captura como los ostrácodos y de tamaños más grandes pero fácil captura y manipulación como los dípteros de la familia Ephydriidae.

Al considerar los valores de IIN para machos y hembras de cada campaña y comparar dichos resultados con los obtenidos para el índice ϵ de Chesson, se puede observar la existencia de diferencias entre los ítems de mayor importancia (IIN) y los ítems preferidos (selectividad). Esto se explica porque los valores del IIN determinan la importancia en la dieta de un determinado ítem en base al número de estómagos que lo contienen y la proporción del mismo (ítem) en el total de estómagos analizados. En

cambio, el índice ϵ de Chesson designa selectividad hacia un ítem en base al número de presas de dicho ítem contenidas en los estómagos y presentes en el medio (oferta).

Los bajos valores obtenidos para la amplitud trófica de ambos períodos, encontrada para ambos sexos, concuerdan con la marcada selectividad por sólo algunos de los taxa presentes en la oferta ambiental. Esto se condice con lo descrito por Levins (1968), donde una población que ingiere presas de manera selectiva del medio presenta una estrecha amplitud de nicho trófico. La disminución de los valores de amplitud trófica desde la campaña de primavera hacia otoño, tanto para machos como hembras, se podría explicar por el cambio de preferencias, desde ausencia de selectividad a selectividad negativa de varios ítems dietarios, como es el caso de los taxa *Hydrozetes*, *Austrelmis*, *Chironomus* y *Biomphalaria*, que resultaron ser seleccionados de manera proporcional a su abundancia en la oferta durante la campaña de primavera y en forma negativa durante otoño, situación que estrecharía aún más la amplitud trófica de los especímenes estudiados de *Orestias agassizii*.

V. CONCLUSIONES

En base al análisis de una de sus vertientes, el conjunto de arroyos del Salar de Huasco corresponde a un sistema eutrófico que alberga una gran abundancia de macroinvertebrados entre sus macrófitas, que no varía de manera significativa entre los períodos pre y post lluvias (primavera y otoño, respectivamente). Son estos macroinvertebrados el recurso alimentario que sustentaría la población de *Orestias agassizii* allí habitante.

En el sistema de estudio, *O. agassizii* presenta una conducta carnívora, mostrando claras diferencias entre los ítems consumidos por individuos de distinto sexo durante los períodos pre y post lluvias, siendo los más importantes en su dieta, el taxón Ostrácoda en primavera, tanto en machos como en hembras, y los taxa *Alonella* y Ostrácoda en otoño, para machos y hembras respectivamente.

Los bajos valores obtenidos para el cálculo de la amplitud trófica durante ambas estaciones, permite establecer que la población de *O. agassizii* del sistema de estudio utiliza un muy bajo número de recursos en relación al total de presas disponibles en su ambiente.

Considerando los valores obtenidos para el índice de selectividad ϵ de Chesson y amplitud trófica, *Orestias agassizii* presenta una conducta de tipo estenofágica, ya que consumió sólo una pequeña parte del total de recursos disponibles en el medio.

En base a los antecedentes acerca de algunos de los aspectos tróficos de la población de *Orestias agassizii* habitante en el área de estudio, se rechaza la hipótesis nula, ya que el comportamiento de esta población concuerda con lo establecido por Liem (1984) en relación a la trofia en ambientes poco fluctuantes, como es el caso del área de estudio, y con una gran abundancia de recursos.

VI. BIBLIOGRAFÍA

- ANGERMEIER, P. 1982.** Resource seasonality and fish diets in an Illinois stream. *Environmental Biology of Fishes* 7(3): 251-264.
- ANGRISANO, E.B. 1995.** Insecta Trichoptera. *En* E.C. Lopretto & G. Tell (eds.). *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Tomo III:* pp. 1199- 1242. Ediciones Sur, La Plata.
- ANGRISANO, E.B. & TREMOUILLES, E.R. 1995.** Insecta Diptera. *En* E.C. Lopretto & G. Tell (eds.). *Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Tomo III:* pp. 1243-1265. Ediciones Sur, La Plata.
- APHA. 1998.** Standard methods for the examination of water and waste water. 19th edition. American Public Health Association, New York.
- ARRATIA, G.1982.** Peces del altiplano de Chile *En* El Hombre y los Ecosistemas de Montaña. 1: 93-133. (Eds). A. Veloso y E. Bustos. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la Unesco para América Latina y el Caribe. Montevideo, Uruguay.
- BAILLIEUL, M., WACHTER, B.D. & BLUST, R. 1998.** Effect of Salinity on the Swimming Velocity of the Water Flea *Daphnia magna*. *Physiological Zoology* 71(6): 703-707.

BARRIGA, J.P. & BATTINI, M.A. 2009. Ecological significances of ontogenetic shifts in the stream-dwelling catfish, *Hatcheria macraei* (Siluriformes, Trichomycteridae), in a Patagonian river. *Ecology of Freshwater Fish* 18: 395-405.

BELLEGGIA, M., MABRAGAÑA, E., FIGUEROA, D.E., SCENNA, L.B., BARBINI, S.A. & DÍAZ DE ASTARLOA, J.M. 2008. Food habits of the broad nose skate, *Bathyraja brachyurops* (Chondrichthyes, Rajidae), in the south-west Atlantic. *Scientia Marina* 72: 701-710.

CAMPOS, H., DAZAROLA, G., DYER, B., FUENTES, L., GAVILÁN, J.F., HUAQUÍN, L., MARTÍNEZ, G., MELÉNDEZ, R., PEQUEÑO, G., PONCE, P., RUIZ, V.H., SIEFELD, W., SOTO, D., VEGA, R. & VILA, I. 1998. Categorías de Conservación de peces nativos de aguas continentales de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural, Santiago de Chile* 47: 101-122.

CASSEMIRO, F.A.S., RANGEL, T.F.L.V.B., PELICICE, F.M. & HAHN, N.S. 2008. Allometric and ontogenetic patterns related to feeding of a neotropical fish, *Satanoperca pappaterra* (Perciformes, Cichlidae). *Ecology of Freshwater Fish* 17: 155-164.

CASTELLARO, G., ULLRICH, T., WACKWITZ, B. & RAGGI, A. 2004. Composición botánica de la alpacas (*Lama pacos* L.) y llamas (*Lama glama* L.) en dos estaciones del año, en praderas altiplánicas de un sector de la provincia de Parinacota, Chile. *Agricultura Técnica (Chile)* 64: 353-364.

CASTRIOTA, L., SCARABELLO, M.P., FINOIA, M.G., SINOPOLI, M. & ANDALORO, F. 2005. Food and feeding habits of pearly razorfish, *Xyrichtys novacula* (Linnaeus, 1758), in the southern Tyrrhenian Sea: variation by sex and size. *Environmental Biology of Fishes* 72: 123-133.

CHESSON, J. 1983. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. *Ecology* 64: 1297-1304.

DEJOUX, C. 1991a. Las poblaciones bénticas. Distribución y variaciones anuales. *En* Dejoux Claude & Iltis André (eds.). El lago Titicaca: síntesis del conocimiento limnológico actual. pp 387-405. HISBOL, La Paz, Bolivia.

DEJOUX, C. 1991b. Los hidroacáridos. *En* Dejoux Claude & Iltis André (eds.). El lago Titicaca: síntesis del conocimiento limnológico actual. pp 363-369. HISBOL, La Paz, Bolivia.

DEJOUX, C. 1991c. Los insectos. *En* Dejoux Claude & Iltis André (eds.). El lago Titicaca: síntesis del conocimiento limnológico actual. pp 371-386. HISBOL, La Paz, Bolivia.

FERNÁNDEZ, H. & DOMÍNGUEZ, E. 2001. Guía para la determinación de Artrópodos Bentónicos Sudamericanos. Serie Investigaciones de la UNT. Subserie Ciencias Exactas y Naturales. Editorial Universitaria de Tucumán, Argentina. 450 pp.

- FUENTES, L., VILA, I. & CONTRERAS, M. 2005.** Temperature, energy acquisition and energy use in the Chilean silverside *Basilichthys australis* Eigenmann (Atherinopsidae). *Revista chilena de historia natural* 78: 303-311.
- GIARRIZZO, T. & SAINT-PAUL, U. 2008.** Ontogenetic and seasonal shifts in the diet of the pemecou sea catfish *Sciades herzbergii* (Siluriformes: Ariidae), from a macrotidal mangrove creek in the Curuca estuary, Northern Brazil. *Revista de biología tropical* 56: 861-873.
- GUERRERO, S., BADI, M.H., ZALAPA, S.S. & FLORES, A.E. 2002.** Dieta y nicho de alimentación del coyote, zorra gris, mapache y jaguarundi en un bosque tropical caducifolio de la Costa Sur del Estado de Jalisco, México. *Acta Zoológica Mexicana (nueva serie)*, 86: 119-137.
- GUEVARA, E., ALVAREZ, H., MASCARÓ, M., ROSAS, C. & SÁNCHEZ, A. 2007.** Hábitos alimenticios y ecología trófica del pez *Lutjanus griseus* (Pisces: Lutjanidae) asociado a la vegetación sumergida en la Laguna de Términos, Campeche, México. *Rev Biol Trop* 55: 989-1004.
- GUZMÁN, J.A. & SIELFELD, W. 2009.** Dieta de *Orestias agassii* (Cuvier & Valenciennes, 1846) (Teleostei: Cyprinodontidae) del Salar del Huasco Norte de Chile. *Gayana (Concepción)* 79(1): 28-32.
- HABIT, E., DYER, B. & VILA, I. 2006.** Estado de conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana (Concepc.)*. 70(1): 100-113.

HERRERA, V., BRICEÑO, M., GONZÁLEZ, C., RAMÍREZ, E., GONZÁLEZ, C., ANGEL, A., OSTRIA, E. & ATIENZO, K. 2007. Arsénico, metales, nutrientes y proteobacterias en perfiles verticales de sedimentos y playas de lagunas de los salares del Huasco y Coposa, Norte de Chile. Presentación Oral, Congreso Sociedad Chile de Limnología, Santiago de Chile.

HESS, A.D. 1941. New limnological sampling equipment. *Limnol. Soc. Am. Spec. Publ.* 6: 1-5

HONG, G. 1990. Feeding habits and food composition of half-fin anchovy, *Setipinna taty* (C et V) in the Bohai Sea. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 8: 280-288.

HURLBERT, S.H. 1978. The Measurement of Niche Overlap and Some Relatives. *Ecology* 59(1): 67-77.

HUTCHINSON, G.E. 1957. Concluding remarks. *Cold Spring Harbor Symposia in Quantitative Biology.* 22:415-427.

HYSLOP, E.P. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *J. Fish Biol.* 17: 411-429.

JAKSIC, F.M. & MARONE, L. 2007. Nicho. *En* F.M., Jaksic y L., Marone (eds.), *Ecología de comunidades.* pp 336. 2° edición. Ediciones Universidad Católica de Chile, Santiago.

JAKSIC, F., MARQUET, P. & GONZÁLEZ, H. 1997. Una perspectiva ecológica sobre el uso del agua en el norte grande: la región de Tarapacá como estudio de caso. *Estudios Públicos (Centro de Estudios Públicos)* 68: 171-195

KAHL, U. & RADKE, R.J. 2006. Habitat and food resource use of perch and roach in a deep mesotrophic reservoir: enough space to avoid competition? *Ecology of Freshwater Fish* 15: 48-56.

KREBS, C.J. 1999. *Ecological methodology*, 2nd ed. 620 pp. NY, USA.

LAUZANNE, L., 1982. Les Orestias (Pisces, Cyprinodontidae) du Petit lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 15, 39-70.

LEVINS, R., 1968. *Evolution in changing environments: some theoretical explorations.* Monographs in Population Biology 2. Princeton University Press, New Jersey. 120 pp.

LIEM, K.F., 1984. Functional versatility, speciation, and niche overlap: are fishes different? *En* Deweys, G.M. y J.R. Strickler (eds.). *Trophic interactions within aquatic ecosystems.* pp 269-305. New York, USA.

LOPRETTO, E.C. 1995. Crustacea Eumalacostraca. *En* E.C. Lopretto & G. Tell (eds.). *Ecosistemas de Aguas Continentales. Metodología para su estudio.* Tomo III: pp. 1001-1039. Ediciones Sur, La Plata.

- MARKKOLA, J., NIEMELÄ, M. & RYTKÖNEN, S. 2003.** Diet selection of lesser whitefronted geese *Anser erythropus* at a spring staging area. *Ecography* 26: 705-714.
- MÁRQUEZ-GARCÍA, M., VILA, I., HINOJOSA, L.F., MÉNDEZ, M.A., CARVAJAL, J.L. & SABANDO, M.C. 2009.** Distribution and seasonal fluctuations in the aquatic biodiversity of the southern Altiplano. *Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters* 39(4): 314-318.
- MIYASAKA, H., NAKANO, S. & FURUKAWA-TANAKA, T. 2003.** Food habit divergence between white-spotted charr and masu salmon in Japanese mountain streams: circumstantial evidence for competition. *Limnology* 4: 1-10.
- MLADINIC, P., HREPIC, N. & QUINTANA, E.H. 1987.** Caracterización física y química de las aguas de los lagos Chungará y Cotacotani. *Arch. Biol. Med. Exp.* 20: 89-94.
- Molina, X. y Vila I. 2006. Manual de evaluación de la calidad del agua. SAG, CENMA, U. de Chile. 93 pp.
- O'BRIEN, W.J., 1987.** Planktivory by freshwater fish: thrust and parry in the pelagia. *En* Kerfoot, W.C. & A. Sih (eds.). *Predation. Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities.* Pp 3-16. University Press of New England.
- ODUM, E.P., & BARRETT, G.W. 2005.** *Fundamentals of ecology.* 5th ed. Belmont, CA: Thomson Brooks/Cole.

- OLATUNDE, A. 1978.** The food and feeding habits of *Eutropius niloticus* (Ruppell), family Schilbeidae (Osteichthyes: Siluriformes) in Lake Kainji, Nigeria. *Hydrobiologia* 57: 197-207.
- OSCOZ, J., LEUNDA, P.M., CAMPOS, F., ESCALA, M.C., GARCÍA-FRESCA, C. & MIRANDA, R. 2005.** Spring diet composition of Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) in the Urederra River (Spain). *Ann. Limnol. - Int. J. Lim.* 41: 27-34.
- PARDO, R., VILA, I. & CAPELLA, J. 2009.** Competitive interaction between introduced rainbow trout and native silverside in a Chilean stream. *Environmental Biology of Fishes* 86: 353-359.
- PARENTI, L. 1984.** A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 178:107-214
- PARKER, M.S. 1994.** Feeding Ecology of Stream-Dwelling Pacific Giant Salamander Larvae (*Dicamptodon tenebrosus*). *Copeia* 1994: 705-718.
- PINTO, M. 1989.** Relaciones tróficas de *Orestias Valenciennes* en el Sistema Hidrográfico del Lauca (Pisces, Ciprinodontiformes, Ciprinodontidae) (Tesis de magister). Santiago: Universidad de Chile.
- PINTO, M. & VILA, I. 1987.** Relaciones tróficas y caracteres morfofuncionales de *Orestias laucaensis* Arraatia 1982 (Pisces, Cyprinodontidae). *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso.* 18: 77-84.

- RISACHER, F., ALONSO, H., & SALAZAR, C. 1999.** Geoquímica de aguas en cuencas cerradas: I, II y III regiones – Chile. Ministerio de Obras Públicas 1: 209 pp. Chile.
- ROBINSON, H.J., CAILLIET, G.M. & EBERT, D. A. 2007.** Food habits of the longnose skate, *Raja rhina* (Jordan and Gilbert, 1880), in central California waters. *Environmental Biology of Fishes* 80 (2-3): 165-17
- ROLDÁN, G. 2003.** Bioindicación de la calidad del agua en Colombia. Editorial Universidad de Antioquia. 170 pp.
- ROSSI, L.M. 2001.** Ontogenetic diet shifts in a neotropical catfish, *Sorubim lima* (Schneider) from the River Paraná System. *Fisheries Management & Ecology* 8: 141-152.
- RUIZ, L.J., PRIETO, A.A & LEMUS, M. 2001.** Morfología bucofaringea y hábitos alimentarios de *Micropogonias furnieri* (Pisces: Sciaenidae) en la costa norte del Estado Sucre, Venezuela. *Rev Biol Trop* 49: 903-913.
- RYDING, S. & RAST, W. 1992.** El control de la eutrofización en lagos y pantanos. Ed. Pirámide, Madrid. 375 pp.
- SHUOZENG, D. 1993.** Food habits and seasonal variation of stomach contents of tongue sole *Cynoglossus semilaevis* (Günther) in the Bohai Sea. *Chinese Journal of Oceanology and Limnology* 11: 89-96.

SILVERTOWN, J. 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol Evol* 19:605–611.

SPRINGER, M. 2006. Clave taxonómica para larvas de las familias del orden Trichoptera (Insecta) de Costa Rica. *Rev Biol Trop* 54 (Supl. 1): 273-286.

STEPHENS, D.W. & KREBS, J.R. 1986. Foraging Theory. Princeton University Press, Princeton. 247 pp.

TESKEY, J.H., 1983. Aquatic Diptera. Larvae of aquatic Diptera. *En* R.W. Merritt y K.W. Cummins (eds.). Introduction to the aquatic insect of North America. pp 448-466. Kendall/hunt Pub. Co. Iowa, EUA.

TORRES-ROJAS, Y., HERNÁNDEZ-HERRERA, A., GALVÁN-MAGAÑA, F. & ALATORRE-RAMÍREZ, V. 2009. Stomach content analysis of juvenile, scalloped hammerhead shark *Sphyrna lewini* captured off the coast of Mazatlán, Mexico. *Aquatic Ecology* 44(1): 301-308.

TREMOUILLES, E.R, OLIVA, A. & BACHMANN, A.O. 1995. Insecta Coleoptera. *En* E.C. Lopretto & G. Tell (eds.). Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio. Tomo III: pp. 1133-1197. Ediciones Sur, La Plata.

- TRUJILLO-JIMÉNEZ, P. & MONTEROS VIVEROS, E.E.DL. 2006.** La ecología alimentaria del pez endémico *Girardinichthys multiradiatus* (Cyprinodontiformes: Goodeidae), en el Parque Nacional Lagunas de Zempoala, México. *Rev Biol Trop* 54: 1247-1255.
- VILA, I. 2006.** A new species of killifish (Teleostei; Cyprinodontiformes) from the southern Altiplano, Chile. *Copeia* 3:471-476.
- VILA, I., FUENTES, L. & CONTRERAS, M. 1999.** Peces límnicos de Chile. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural (Chile)* 48: 61-75.
- VILA, I. & MULHAUSER, H. 1987.** Dinámica de lagos de altura, perspectivas de investigación. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile)* 20: 95-103.
- VILA, I. & PINTO, M. 1986.** A new species of killifish (Pisces, Cyprinodontidae) from the chilean Altiplano. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 19: 233-239.
- VILA, I., PARDO, R., DYER, B., & HABIT, E. 2006.** Peces límnicos: diversidad, origen y estado de conservación. *En* Vila, I., A. Veloso, R. Schlatter & C. Ramírez (eds.). *Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile*. pp 73-102. Editorial Universitaria, Santiago de Chile.
- VILA, I., PARDO, R. & SCOTT, S. 2007.** Freshwater fishes of the Altiplano. *Aquatic Ecosystem Health & Management*. 10(2): 201-211

- VILA, I., & PARDO, R. 2008.** Peces límnicos. *En* Ocho Libros Editores Ltda. (eds.), Biodiversidad de Chile: patrimonio y desafíos. pp 306-311. Comisión Nacional del Medio Ambiente, Gobierno de Chile., Santiago, Chile.
- VILA, I., SCOTT, S., LAM, N., ITURRA, P. & MENDEZ, M.A. 2010.** Karyological and morphological analysis of divergence among species of the killifish genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) from the southern Altiplano. *En* J.S. Nelson, H.-P. Schultze & M.V.H. Wilson (eds.), Origin and Phylogenetic Interrelationships of Teleosts. pp 471-480. Verlag Dr. Friedrich Pfeil, München, Germany.
- VILLWOCK, W., KIES, L., THIEDIG, F. & THOMANN, R. 1985.** Geologisch-ökologische Untersuchungen am Lago Chungará / Nord Chile: Zielsetzungen und erste Ergebnisse. IDESIA (Chile) 9: 21-34.
- VINNI, M., HORPPILA, J., OLIN, M., RUUHIJÄRVI, J. & NYBERG, K. 2000.** The food, growth and abundance of five co-existing cyprinids in lake basins of different morphometry and water quality. *Aquatic Ecology* 34: 421-431.
- WANINK, J.H. & JOORDENS, J.C.A. 2007.** Dietary shifts in *Brycinus sadleri* (Pisces: Characidae) from southern Lake Victoria. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 10: 392-397.
- WERNER, E.E. & MITTELBACH, G.G. 1981.** Optimal Foraging: Field Tests of Diet Choice and Habitat Switching. *American Zoologist* 21(4): 813-829.

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

YOUNG, K.A. 2004. Asymmetric competition, habitat selection, and niche overlap in juvenile salmonids. *Ecology* 85: 134-149.

ZARET, T.M. & RAND, A.S. 1971. Competition in Tropical Stream Fishes: Support for the Competitive Exclusion Principle. *Ecology* 52(2): 336-342.