Nicho trófico de *Orestias agassii* (Cuvier & Valenciennes, 1846) del sistema de arroyos del salar de Huasco (20°05'S; 68°15'W)

Trophic niche of *Orestias agassii* (Cuvier and Valenciennes, 1846) in the streams system of salar de Huasco (20°05'S; 68°15'W)

JOSÉ RIVEROS¹, IRMA VILA^{2*} & MARCO A. MÉNDEZ²

¹Ministerio del Medio Ambiente

²Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago, Chile

*E-mail:limnol@uchile.cl

RESUMEN

La carencia de información biológica y ecológica de la ictiofauna nacional es uno de los principales vacíos de conocimiento acerca de estos organismos. Esta falta es más notoria en sistemas hídricos aislados del Altiplano sur de Chile, donde el detrimento a causa del balance hidrológico negativo y la demanda de agua por actividad minera han acelerado procesos de 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. agassii* procedentes de una vertiente del conjunto de arroyos del Salar de Huasco. Se analizó la trofia de 51 individuos en dos periodos 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. La presa más importante (IIN) para primavera, en el caso de machos y hembras fue Ostrácodo. Durante otoño, la presa más importante para los machos correspondió al cladócero *Alonella* y para hembras fue Ostrácodo. De acuerdo a los análisis de selectividad, *O. agassii* presentaría una marcada preferencia por larvas de la familia Ephryidae, ostrácodos y el cladócero 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.

PALABRAS CLAVE: Altiplano, estacionalidad, *Orestias*, trofia.

ABSTRACT

The absence of biological and ecological information on native fishes at the isolated hydrological systems of the Chilean southern Altiplano is one of the main concerns for current research in this field. This fact is even more evident when considering the environmental deterioration of this region due to negative water balance and the demand of water by mining which have accelerated eutrophication processes and increased salinity. Therefore, it is important to obtain detailed information about the fish fauna in the Altiplano area. Based on this, the trophic aspects *O. agassii* were studied during two climatic periods (autumn and spring) at the stream system of the Huasco salt pan. Using the numerical importance index (IIN), the Manly and Chesson selectivity index and the estimation of the niche amplitude, the feeding habits of 51 specimens were analyzed. The stomach content analysis showed differences between prey items 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 prey (IIN) for spring was Ostracoda. During autumn, the highest value item for IIN for males was Cladocera *Alonella* and, for females the item Ostracoda. According to the selectivity analysis, *O. agassii* presents a marked preference for larvae of the Family Ephryidae, ostracods and the Cladocera *Alonella* and it also exhibits stenophagic feeding that would coincide with the marked selectivity for a low number of taxa compared to the environmental offer.

KEYWORDS: Altiplanic, *Orestias*, seasonality, trophic habits.

INTRODUCCIÓN

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). Según Liem (1984), esto 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.

En nuestro país, son escasos los estudios que abarcan aspectos tróficos de los peces, así como ecológicos de los mismos (Habit *et al.* 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. Este es el caso de los sistemas acuáticos del Altiplano sur-oeste (17°–22°S), donde las actividades antrópicas a las cuales se han visto sujetos los recursos acuáticos, han acelerado procesos naturales como la eutrofización y la salinización (Vila *et al.* 2007a). Los estudios ictiológicos llevados a cabo en estos sistemas altiplánicos, en su mayoría se han enfocado en aspectos sistemáticos de estos (Parenti 1984; Vila & Pinto 1986; Vila 2006; Vila *et al.* 2007b), otros relacionados con su reproducción en cautiverio (Jara *et al.* 1995) y filogeografía (Lüssen *et al.* 2003). Hasta la fecha, pocos son los estudios que han abordado las relaciones tróficas de esta ictiofauna, particularmente aquella relacionada con las especies del género *Orestias*, como es el caso del estudio realizado por Pinto y Vila (1987) y el recientemente desarrollado por Guzmán y Sielfeld (2009).

En el presente estudio se caracteriza el nicho trófico de *Orestias agassii* Cuvier & Valenciennes de las vertientes del sistema de arroyos pertenecientes al Salar de Huasco (20°05'S; 68°15'W), caracterizados por ser sistemas de aridez extrema (Jaksic *et al.* 1997). Esta información resulta necesaria para la conservación de biodiversidad altiplánica y en especial especies con problemas de conservación.

MATERIALES Y MÉTODOS

ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en el sistema límnic andino-altiplánico del Salar de Huasco (20°05'S; 68°15'W), en la región de Tarapacá (Fig. 1). La cuenca donde se emplaza el Salar de Huasco se encuentra sobre los 3800 m.s.n.m y

posee un área de 1572 km², donde hay aproximadamente 3 km² de superficie cubierta de agua. Este sistema registra precipitaciones anuales cercanas a los 150 mm y una evaporación potencial de 1260 mm/año. La laguna del Salar de Huasco ha sido descrita como un sistema salino, a la cual drenan diversas vertientes (Risacher *et al.* 1999). El lugar de muestreo correspondió a una de estas vertientes (20°15'46,0"S; 68°52'31,6"W; Fig. 1).

OBTENCIÓN Y ANÁLISIS DE MUESTRAS

Para la obtención de los especímenes, se realizaron dos campañas en el área de estudio, una en primavera del 2008, en el periodo pre lluvias y otra en otoño de 2009, en el periodo post lluvias. Se midió "*in situ*" la temperatura utilizando un termómetro digital (Hanna®), la conductividad con conductivímetro (Hanna®), el pH fue medido con un potenciómetro (WTW®) y el oxígeno con una sonda de oxígeno (WTW®). Conjuntamente se analizaron nutrientes con metodología estándar (APHA 2005).

En ambas campañas se llevó a cabo pesca manual con redes recorriendo todo el perímetro de la laguna por un periodo aproximado de media hora. 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%. Se aplicó pruebas pareadas del test de student (t) para determinar la existencia de diferencias entre la longitud estándar y el peso eviscerado de los individuos capturados entre épocas y sexo. Esta prueba también se aplicó entre la abundancia de la oferta y contenidos estomacales por época. Por último, para determinar si la época de muestreo (estación) y el sexo de los individuos capturados sobre la abundancia de sus contenidos estomacales afectaron nuestras estimaciones de dieta, se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA). Todos los análisis estadísticos se realizaron utilizando el programa STATISTICA 6.0 (Statsoft, Inc., 2001).

Se realizaron muestreos con dos réplicas de la oferta ambiental de zooplankton 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. Todas las muestras fueron fijadas en etanol al 95%. La oferta ambiental y los contenidos estomacales fueron analizados bajo lupa estereoscópica Wild Heerbrugg, cuantificando e identificando los taxa hasta el nivel de resolución más alto posible, haciendo uso de diversas claves e información taxonómica (Araya & Zúñiga 1985; Dejoux 1991a, 1991b, 1991c; Angrisano 1995; Angrisano & Tremouilles 1995; Fernández & Domínguez 2001; Roldán 2003; Figueroa *et al.* 2009.). Los contenidos estomacales fueron analizados mediante el método de frecuencia de ocurrencia (número de estómagos con presencia de cada

presa), y el método numérico (composición numérica), o la proporción o porcentaje de individuos de un tipo de cada presa en relación al número total de presas presentes en los estómagos (Hyslop 1980). Con los cálculos mencionados, se determinó el aporte relativo de cada presa en la dieta de *O. agassii* en un índice de importancia numérica (IIN) (Windell 1968). Con 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. agassii* para

cada una de las campañas mediante el índice de Hurlbert (Hurlbert 1978; Krebs 1999). Una vez calculado este índice, 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 ecuación descrita por Krebs (1999).

FIGURA 1. Ubicación geográfica del Salar de Huasco e imagen satelital del lugar de muestreo.

FIGURE 1. Salar de Huasco geographic location and satellite image of sampling site.

Adicionalmente a los cálculos de la importancia numérica de las presas en la dieta y la amplitud de nicho, para establecer la existencia de preferencias dietarias de *O. agassii* entre los diversos ítems presas presentes en el medio, se calculó el índice de selectividad trófica alfa de Manly (Krebs, 1999). 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 no selectividad por un ítem presa (Krebs 1999).

Una vez calculado el índice de Manly, se estandarizó por el índice de selectividad de Chesson (Chesson 1983), el cual

estandariza los valores de α_i en un rango entre -1 y 1. Valores negativos representan un rechazo frente al ítem trófico, valores cercanos a 0 representan ítems consumidos en función de la disponibilidad del medio, y valores positivos una selección sobre esos ítems en particular.

RESULTADOS

VARIABLES AMBIENTALES

Las variables ambientales del sistema medidas para ambos periodos de estudio se presentan en la Tabla 1. Los valores obtenidos para dichas variables no mostraron cambios

durante ambos periodos, 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, corresponden a sistemas eutróficos (Ryding & Rast 1992).

INDIVIDUOS CAPTURADOS

Se capturó un total de 51 individuos durante ambas campañas, 22 en primavera del 2008 y 29 en otoño del 2009. Los individuos capturados durante ambas estaciones fueron encontrados asociados a los colchones de macrófitas, ya sea alimentándose y/o refugiándose entre éstas.

La longitud estándar (LE), no mostró diferencias significativas entre ambas campañas (Mann-Whitney U Test, $p=0,279$). En primavera del 2008 los tamaños fluctuaron entre 24,01 - 87,56 mm y en otoño 2009, entre 38,66 - 93,44 mm. El peso eviscerado (g) no mostró diferencias significativas entre campañas (test pareado de t, $p=0,056$). Durante la primavera los valores oscilaron entre 0,19 y 8,05 g y en otoño, estos fueron de 0,73 y 10,25 g.

De los especímenes capturados en primavera, 10 (45,5%) correspondieron a hembras y 12 (54,5%) a machos. En el caso de la campaña de otoño, de los 29 individuos, 24 (82,8%) correspondieron a hembras y 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 periodos (Mann-Whitney U Test, $p=0,279$, primavera, $p<0,001$; otoño, $p<0,001$), lo mismo que para el peso eviscerado (Mann-Whitney U Test, $p=0,0001$, primavera, $p<0,001$; otoño, $p=0,032$).

OFERTA ALIMENTARIA

Se registraron 19 taxa como oferta alimentaria en las muestras de ambas campañas (Tabla 2). De estos, 16 (84,2%) estuvieron presentes en la campaña de primavera y 15 (78,9%) durante la campaña de otoño. Durante la primavera de 2008, los grupos con mayor abundancia fueron los insectos de las familias Hidroptilidae, géneros *Metrichia* (54,6%) y *Leucotrichia* (6,7%), Chironomidae, género

Chironomus (9,5%) y Elmidae, género *Austrelmis* (5,2%) y la clase Ostrácoda (5,4%) (Tabla 3). Durante el otoño 2009, los grupos con mayor abundancia fueron insectos de las familias Hidroptilidae, géneros *Metrichia* (46,4%) y *Leucotrichia* (7,6%) y la clase Oligoqueta, familia Naididae (34,3%) (Tabla 3).

Para ambas épocas, el resto de los taxa registrados (indicados como "otros") presentaron abundancias inferiores al 5%. Del resto de los taxa, el género indeterminado del Orden Ácari, Hirudineos, *Aeschna* (Odonata) y Rotífera (*Euchlanis*), fueron encontrados solamente en primavera 2008, así como los taxa *Atractidella* (Acari), *Alonella* (Cladóceros) y *Hyalella* (Amphipoda), sólo se encontraron en otoño 2009. La abundancia promedio de macroinvertebrados en la oferta ambiental no varió significativamente entre épocas (Wilcoxon Matched Pairs Test t, $p=0,614$).

ANÁLISIS DE DIETA

Los análisis de la dieta, incluyeron solo 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. A partir de esto, el número de taxa encontrados en los estómagos de los individuos de *O. agassii* para ambas campañas fue equivalente a ocho. 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 el díptero de la familia Ephydriidae, el tricóptero *Metrichia* y el gastrópodo *Biomphalaria*, todos con abundancias menores al 5% (Tabla 3, Fig. 2). En la campaña de otoño, los taxa más abundantes correspondieron al cladóceros *Alonella* (52,1%), Ostrácoda (24%) y el tricóptero *Metrichia* (13,2%). El resto de los taxa encontrados (Ephydriidae, *Hydrozetes*, *Chironomus*, *Austrelmis* y *Biomphalaria*) presentaron valores inferiores al 5% para abundancia (Tabla 3, Fig. 2).

TABLA 1. Variables físicas y químicas del sistema de estudio. Datos correspondientes a una única medición.

TABLE 1. Physical and chemical variables of the study area. Data correspond to one measurement.

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

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

TABLE 2. Taxa identified in samples of environmental offer.

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	Hyalettidae	<i>Hyaella</i>
Hirudinea	-	-	-
Insecta	Coleoptera	Elmidae	<i>Austrelmis</i>
	Diptera	Chironomidae	<i>Chironomus</i>
		Ephyridae	-
	Odonata	Coenagrionidae	<i>Aeschna</i>
	Tricoptera	Hidrottilidae	<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>

FIGURA 2. Abundancia promedio de los contenidos estomacales (n° presas) entre periodos. Barras indican error estándar.

FIGURE 2. Stomach content as average abundance (prey number) compared between seasons. Bars indicate standard error.

FIGURA 3. ANOVA abundancia promedio de los contenidos estomacales comparados por sexo y estación. Barras indican error estándar.

FIGURE 3. ANOVA analysis of average abundance of the stomach content compared between sex and season. Bars indicate standard error.

TABLA 3. Riqueza y abundancia del contenido estomacal y oferta ambiental por período.

TABLE 3. Stomach contents, environmental offer richness and abundance per season.

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>Hyaella</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	

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 realizó 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, $F=33,40$ $df=42$ $p<0,001$; sexo, $F=11,61$ $df=42$ $p=0,002$; interacción, $F=15,08$ $df=42$ $p<0,001$ (Fig. 3).

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. agassii* en la campaña de primavera para machos fue el taxón Ostrácoda (44,1), seguido por larvas de *Chironomus* (40,3), ácaros

de *Hydrozetes* (22,0) y larvas de *Austrelmis* (14,4); y para hembras fue el taxón Ostrácoda (56,1), seguido por *Hydrozetes* (33,9), *Austrelmis* (30,3) y *Chironomus* (19,8). En otoño, los valores más altos de IIN de los machos fueron

obtenidos para *Alonella* (83,5), seguido por Ostrácoda (23,7) e individuos de *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).

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

TABLE 4. Frequency of occurrence (%), numerical composition (%) and IIN per sex for spring.

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.

TABLE 5. Frequency of occurrence (%), numerical composition (%) and IIN per sex for autumn.

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.

AMPLITUD Y SELECTIVIDAD TRÓFICA

La amplitud trófica fue baja en ambas épocas (valores cercanos a cero), siendo más estrecha en otoño y para las hembras de ambos periodos (Tabla 6). Considerando el dimorfismo de tallas entre los individuos de distinto sexo (Parenti 1984), los cálculos del índice α de Manly e índice ϵ de Chesson se realizaron solamente por sexo. Este cálculo se realizó 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. 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*, Ostracoda y *Austrelmis*, y selectividad negativa por los taxa *Chironomus*, *Biomphalaria* y *Metrichia* (Tabla 7). En base a los valores de selectividad α obtenidos durante la campaña de otoño, los machos capturados presentarían

selectividad positiva por los taxa *Alonella*, Ostracoda y *Ephydriidae*, 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 *Ephydriidae* y Ostrácoda, y una selectividad negativa por los ítems *Hydrozetes*, *Alonella*, *Austrelmis*, *Chironomus*, *Metrichia* y *Biomphalaria* (Tabla 8). Al estandarizar los resultados de α obtenidos en primavera, las preferencias dietarias fueron las siguientes: Los machos seleccionaron positivamente: Ostrácoda y *Ephydriidae*; los ítems consumidos en proporción a la oferta fueron *Hydrozetes*, *Austrelmis*, *Chironomus* y *Ephydriidae*; el ítem seleccionado negativamente: fue *Metrichia* (Tabla 7, Fig. 4). Las hembras seleccionaron positivamente: *Ephydriidae*; los ítems consumidos en proporción a la oferta fueron *Hydrozetes*, *Austrelmis*, *Chironomus*, *Biomphalaria* y Ostrácoda; el ítem seleccionado negativamente fue *Metrichia* (Tabla 7, Fig. 4). En la campaña de otoño, la selectividad ϵ para cada sexo en los machos, los ítems seleccionados positivamente fueron: *Alonella* y Ostracoda; el ítem consumido en proporción a la oferta fue *Ephydriidae* y los ítems seleccionados negativamente fueron *Hydrozetes*, *Austrelmis*, *Chironomus*, *Metrichia* y *Biomphalaria* (Tabla 8; Fig. 5). Las hembras seleccionaron positivamente: *Ephydriidae* y Ostrácoda, mientras que los seleccionados negativamente fueron *Hydrozetes*, *Alonella*, *Austrelmis*, *Chironomus*, *Metrichia* y *Biomphalaria* (Tabla 8; Fig. 5).

FIGURA 4. Índice de selectividad ϵ de Chesson en primavera 2008.FIGURE 4. Chesson's ϵ selectivity index for the spring season 2008.

TABLA 6. Amplitud de nicho trófico de Hurlbert estandarizada por sexo para ambos periodos.

TABLE 6. Hurlbert trophic niche amplitude standardized per sex for both seasons.

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

TABLA 7. Indice de selectividad α y ϵ estación primavera.

TABLE 7. α and ϵ selectivity index for spring.

Estación	Primavera 2008			
Taxón	Machos		Hembras	
	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			

(+): selectividad positiva; (-): selectividad negativa

TABLA 8. Indice de selectividad α y ϵ estación otoño.

TABLE 8. α and ϵ selectivity index for fall.

Estación	Otoño 2009			
Taxón	Machos		Hembras	
	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 (-)
Ephydriidae	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			

(+): selectividad positiva; (-): selectividad negativa.

FIGURA 5. Índice de selectividad ϵ de Chesson en otoño 2009.

FIGURE 5. Chesson's ϵ selectivity index for the fall season 2009.

DISCUSIÓN

El análisis de la vertiente del conjunto de arroyos del Salar de Huasco muestra que es un sistema eutrófico que alberga una abundancia alta de macroinvertebrados asociados a macrófitas, la cual no varía significativamente entre los períodos pre y post lluvias (primavera y otoño, respectivamente). Estos macroinvertebrados son el principal recurso alimentario que sustenta la población de *Orestias agassii*.

Las variables físicas y químicas medidas concuerdan con lo descrito para otros sistemas límnicos de características eutróficas pertenecientes al altiplano sur (Márquez-García *et al.* 2009). El 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 *et al.* 1987) las responsables de la abundancia de macrófitas presentes en

este tipo de sistemas, las que a su vez permiten la existencia de abundantes comunidades de macroinvertebrados, el alimento, reproducción y refugio, de los peces (Vila *et al.* 2007b), lo cual explicaría la ausencia de *O. agassii* en zonas desprovistas de macrófitas.

No obstante lo indicado en la literatura acerca de la estabilidad de estos sistemas, estudios llevados a cabo por Márquez-García *et al.* (2009), indicarían que los cambios en la estructura comunitaria de los macroinvertebrados bentónicos y zooplancton del salar de Huasco responderían a variaciones estacionales de la composición química del sistema, y explicarían la ausencia de los taxa Hirudinea, *Aeschna* (Odonata) y *Euchlanis* (Rotifera), y el hallazgo de los taxa *Alonella* (Cladocera) y *Hyalella* (Amphipoda) en la campaña de otoño.

El aumento del número de ítems consumidos durante otoño se debería al 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. agassii* de un total de 409 ítems presas para dicha campaña. El alto 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).

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 *Ostracoda*, 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. La selectividad negativa sobre el taxón *Metrichia* encontrada para los machos en 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” (habítáculos transportables) construidos por las larvas de este género (Angrisano & Tremouilles 1995; Springer 2006). Para la campaña de otoño, el cambio en los valores de selectividad para los diversos taxa consumidos, podría deberse a la presencia del taxón *Alonella* dentro de la oferta ambiental, ausente en la campaña de primavera. El alto valor ϵ para este taxón se debería a su mayor facilidad de captura. Otro cambio importante 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 taxa, en relación a primavera, a causa de posibles variaciones estacionales propias de estos grupos, de acuerdo a los antecedentes del Lago Titicaca (Dejoux 1991a).

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 Ephydriidae, se explicaría, al igual que para los machos, por su facilidad de detección y manipulación. En 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. agassii* sobre dichos taxa. El valor negativo de selectividad para el taxón *Alonella* obtenido para las hembras de la campaña de otoño, se debería al bajo aporte energético de 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, como las larvas de la familia Ephydriidae. En el caso de los taxa *Metrichia* y *Biomphalaria*, la selectividad negativa encontrada para machos y hembras respondería a la presencia a las estructuras de protección, las cuales dificultan manipulación y posterior digestión por *O. agassii*.

Las diferencias en la selectividad de los diversos ítems consumidos por la población de *O. agassii*, 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 & Krebs 1987), la cual establece que, en ambientes de alta abundancia y diversidad de recursos, como es el sistema estudiado (alta densidad de macroinvertebrados), los depredadores se especializan 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 agassii*.

La conducta estenofágica de *Orestias* es una razón más para la mantención tanto de la cantidad del agua como de su calidad para la mantención de riberas en la conservación de la biodiversidad tanto acuática como terrestre en el caso de los humedales (Figueroa *et al.* 2009).

Adicionalmente a lo anterior, es necesario señalar que, si bien, existen trabajos acerca de los aspectos tróficos de algunas de las especies del género *Orestias* en Chile, estos son antiguos, como es el caso del trabajo desarrollado por Pinto y Vila con la especie *O. laucaensis*, (1987). Cabe destacar que el estudio reciente de Guzmán y Sielfeld (2009) realizado en alimentación de *O. agassii* en el salar de Huasco consideró tres vertientes en las cuales halló *Orestias*, las cuales fueron descritas con alimentación generalista. Por lo tanto, la información aquí recabada, además de entregar actualización acerca de la trofia del género *Orestias* en el altiplano sur, particularmente para *O. agassii*, presenta en forma detallada y completa distintos aspectos de la ecología trófica de esta especie en los sistemas de arroyos del Salar de Huasco.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a D. Véliz y a dos revisores por los comentarios que mejoraron este trabajo. Financiado con Proyecto Fondecyt 1080390 y Proyecto Domeyko Iniciativa Transversal 1, Universidad de Chile.

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: Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio (Eds. Lopretto, E.C. & G. Tell), Tomo III. pp. 1199-1242. Ediciones Sur, La Plata.
- ANGRISANO, E.B. & TREMOUILLES, E.R. 1995. Insecta Diptera. En: Ecosistemas de aguas continentales. Metodologías para su estudio (Eds. Lopretto, E.C. & G. Tell), Tomo III. pp. 1243-1265. EDICIONES SUR, LA PLATA.
- APHA. 2005. Standard methods for the examination of water and waste water. 19th edition. American Public Health Association, New York.
- ARAYA, J. & ZÚNIGA, L. 1985. Manual taxonómico del zooplankton lacustre de Chile. Boletín informativo Limnológico n°8 110 pp. Instituto de Zoología. Universidad Austral de Chile. Valdivia. Chile.
- ARRATIA, G. 1982. Peces del altiplano de Chile. En: El Hombre y los Ecosistemas de Montaña. El ambiente natural y las poblaciones humanas de Los Andes del Norte Grande de Chile, Volumen I. La vegetación y los vertebrados inferiores de los pisos altitudinales entre Arica y El Lago Chungará (Eds. A. Veloso y E. Bustos), pp 93-133. ROSTLAC, UNESCO, Montevideo, Uruguay.
- 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: El lago Titicaca: síntesis del conocimiento limnológico actual (Eds. Dejoux Claude & Itlis André), pp 387-405. HISBOL, La Paz, Bolivia.
- DEJOUX, C. 1991b. Los hidrocarídeos. En: El lago Titicaca: síntesis del conocimiento limnológico actual (Eds. Dejoux Claude & Itlis André), pp 363-369. HISBOL, La Paz, Bolivia.
- DEJOUX, C. 1991c. Los insectos. En: El lago Titicaca: síntesis del conocimiento limnológico actual (Eds. Dejoux Claude & Itlis André), 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.
- FIGUEROA R., SUAREZ M. L., ANDREU A., RUIZ V.H. & M.R. VIDAL – ABARCA. 2009. Caracterización ecológica de humedales de la zona semiarida en Chile central *Gayana* 73(1): 76-94.
- GUZMÁN, J. & W. SIELFELD. 2009. Dieta de *Orestias agassii* Cuvier & Valenciennes, 1846) (Teleostei: Cyprinodontidae) del salar de Huasco, norte de Chile. *Gayana* 73 (1): 28-32.
- HABIT, E., DYER, B. & VILA, I. 2006. Estado de conocimiento de los peces dulceacuícolas de Chile. *Gayana* 70(1): 100-113.
- HESS, A.D. 1941. New limnological sampling equipment. *Limnological Society of America, Special Publication* 6: 1-5.
- HURLBERT, S.H. 1978. The measurement of niche overlap and some relatives. *Ecology* 59(1):67-77.
- HYSLOP, E.P. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17: 411-429.
- 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
- JARA, F., SOTO, D. & PALMA, R. 1995. Reproduction in captivity of

- the endangered Killifish *Orestias ascotanensis* (Teleostei: Cyprinodontidae). *Copeia* 1995(1): 226-228.
- KREBS, C.J. 1999. Ecological methodology, 2nd ed. NY, USA. 620 pp.
- LAUZANNE, L. 1982. Les *Orestias* (Pisces, Cyprinodontidae) du petit lac Titicaca. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*. 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: *Trophic interactions within aquatic ecosystems* (Eds. Deweys, G.M. & J.R. Strickler), pp 269-305. New York, USA.
- 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.
- MLADINIC, P., HREPIC, N. & QUINTANA, E.H. 1987. Caracterización física y química de las aguas de los lagos Chungará y Cotacotani. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales*. 20:89-94.
- PARENTI, L. 1984. A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 178: 107-214.
- PINTO, M. & VILA, I. 1987. Relaciones tróficas y caracteres morfofuncionales de *Orestias laucaensis* Arratia 1982 (Pisces, Cyprinodontidae). *Anales del Museo de Historia Natural de Valparaíso* 18: 77-84.
- PINTO, M. 1989. Relaciones tróficas de *Orestias* Valencienenses en el sistema hidrográfico del Lauca (Pisces, Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae) Tesis de magister. Universidad de Chile. Santiago.
- 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.
- ROLDÁN, G. 2003. Bioindicación de la calidad del agua en Colombia. Editorial Universidad de Antioquia. 170 pp.
- RYDING, S. & RAST, W. 1992. El control de la eutrofización en lagos y pantanos. Ed. Pirámide, Madrid. 375 pp.
- SPRINGER, M. 2006. Clave taxonómica para larvas de las familias del orden Trichoptera (Insecta) de Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* 54(Suppl.1): 273-286.
- STHEPENS, D.W. & KREBS, J.R. 1986. *Foraging Theory*. Princeton University Press. 247 pp.
- STATSOFT, Inc. 2001. Statistica (Data Analysis Software System), version 6 (available at: www.statsoft.com).
- VILA, I. & PINTO, M. 1986. A new species of killifish (Pisces, Cyprinodontidae) from the Chilean Altiplano. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale* 19(3-4): 233-239.
- VILA, I. 2006. A New Species of Killifish in the Genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) from the Southern High Andes, Chile. *Copeia* 2006(3): 472-477.
- VILA, I., PARDO, R. & SCOTT, S. 2007a. Freshwater fishes of the Altiplano. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 10(2): 201-211.
- VILA, I., MENDEZ, M., SCOTT, S., MORALES, P. & POULIN, E. 2007b. Threatened fishes of the world: *Orestias ascotanensis* Parenti, 1984 (Cyprinodontidae). *Environmental Biology of Fishes* 80(4): 491-492.
- 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: *Methods for assessment of fish production in freshwaters* (Eds. W.E., Ricker), pp 197-203. Ed. IBP Handbook N° 3, Blackwell Scientific Publ., Oxford, England.
- ZARET, T.M. & RAND, A.S. 1971. Competition in tropical stream fishes: Support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52(2): 336-342.

Recibido: 14.02.11

Aceptado: 27.09.12