

# Dinámica espacio-temporal de 13 especies de peces nativos en un ecotono lacustre-fluvial de la Cuenca del Río Valdivia (Chile)

## Spatio-temporal dynamics of 13 species of native fish in a lake – river ecotone in the Valdivia River Basin (Chile)

CLAUDIO VALDOVINOS<sup>1\*</sup>, EVELYN HABIT<sup>2</sup>, ALFONSO JARA<sup>2</sup>, PRISCILA PIEDRA<sup>2</sup>, JORGE GONZÁLEZ<sup>2</sup> & JACQUELINE SALVO<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Biodiversidad y Conservación de Recursos Acuáticos, Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile, Universidad de Concepción. Casilla 160-C, Concepción, Chile.

<sup>2</sup>Laboratorio de Ecología y Conservación de Peces, Unidad de Sistemas Acuáticos, Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile, Universidad de Concepción. Casilla 160-C, Concepción, Chile.

\*Email: cvaldovi@udec.cl

### RESUMEN

Los ecotonos transicionales entre lagos y ríos han recibido menor atención que aquellos de ecosistemas terrestres, y pueden reunir características particulares de gran importancia para la conservación de la biodiversidad dulceacuícola. Con el objeto de evaluar lo anterior, se estudió la dinámica espacio-temporal de las abundancias y tallas, de poblaciones de 13 especies de peces nativos chilenos, presentes en la zona ecotonal Lago Riñihue - Río San Pedro, ubicada en la cuenca hidrográfica del río Valdivia (Chile). Se muestrearon mensualmente 35 sitios localizados en tres zonas hidromorfológicas del área de estudio (número de sitios por zona: M1 = 9, M2= 17, M3= 9). Los muestreos se llevaron a cabo el año 2006. De manera complementaria, se realizaron muestreos en todos los sitios los años 2007 (enero – febrero, junio – agosto y diciembre) y 2008 (enero – marzo). Los resultados de este estudio muestran la presencia de un ecotono muy dinámico tanto espacial como temporalmente, apoyando la hipótesis que estas zonas transicionales poseen características especiales que deben ser tomadas en consideración para la conservación de la biodiversidad.

**PALABRAS CLAVES:** Biodiversidad, Ecotonos, Ecología, Ictiofauna, Río San Pedro, Chile.

### ABSTRACT

The transitional ecotones between lakes and rivers have received less attention than those of terrestrial ecosystems and can meet particular characteristics of great importance for freshwater biodiversity conservation. In order to evaluate this, we studied the spatio-temporal dynamics of the abundances and body sizes of the populations of 13 species of Chilean native fishes, in the ecotonal area Riñihue Lake - San Pedro river, located in the Valdivia river basin (Chile). Thirty five sites were sampled monthly, located in three hydromorphological zones of the study area (number of sites by area: M1 = 9, M2 = 17 M3 = 9). The results of this study show the presence of a dynamic ecotone both spatially and temporally, supporting the hypothesis that these transitional zones have special characteristics that must be taken into account for conservation of biodiversity.

**KEYWORDS:** Biodiversity, Ecotones, Ecology, Ichthyofauna, San Pedro river, Chile.

---

### INTRODUCCIÓN

A pesar de los esfuerzos de investigación sobre la biología y ecología de peces dulceacuícolas de Chile, realizados especialmente en las últimas dos décadas, el conocimiento que se tiene de la variabilidad espacio-temporal de las poblaciones es todavía limitado. La mayor parte de los estudios se ha centrado en las fluctuaciones estacionales

a lo largo de un año (Habit *et al.* 2006a). Son escasos los estudios de este tipo que se han extendido por más de un ciclo anual (ver Habit *et al.* 2007). Por otra parte, hasta el momento no han existido en Chile estudios, que con una elevada resolución temporal, *e.g.* mensual, analicen el comportamiento de todas las poblaciones de peces nativos existentes en un tramo de río, considerando además su variabilidad espacial. Este tipo de estudios son relevantes ya

que permiten reconocer cuáles son las variaciones naturales tanto espaciales como temporales de largo plazo, las cuales constituyen temas centrales en el estudio de los ecosistemas fluviales (Allan & Castillo 2007).

Los ecotonos de agua dulce se caracterizan por ser ecosistemas únicos, albergar altos niveles de diversidad biológica y ser sensibles a las alteraciones antropogénicas. Además cumplen diversas funciones como corredores biológicos y membranas semipermeables que controlan el flujo de materia y energía entre unidades ecológicas adyacentes (Naiman & Décamps 1997). El grado de particularidad de ellos, está dado por la escala-dependencia y por la fuerza de interacción entre ambas unidades, es decir, mientras mayor es el grado de contraste, mayor es la fuerza de interacción entre ellas. Son estas particularidades, las que convierten a los ecotonos en ecosistemas sensibles a los cambios ambientales (Dudgeon *et al.* 2006). El estudio de los ecotonos se ha centrado en ecosistemas terrestres, con un fuerte enfoque en las transiciones vegetacionales. A diferencia de los ecotonos dulceacuícolas, los cuales han recibido menos atención, a pesar de que su ocurrencia es evidente a través de diversas escalas temporales (Heegaard *et al.* 2006) y espaciales (Statzner & Higler 1986). Uno de los ecotonos más estudiados en los ecosistemas dulceacuícolas, es la transición acuática terrestre o zona ribereña. Este ecotono, es el resultado de la transición entre los límites de parches discretos de hábitat que surgen de la heterogeneidad de los ecosistemas fluviales (Naiman *et al.* 1988). También han recibido atención los ecotonos existentes entre el agua superficial y el hiporreos, al igual que los estuarios. Las transiciones lago-río han recibido menos atención, y pueden reunir características particulares de gran importancia para la gestión y conservación de los ecosistemas lacustres y fluviales (Samways & Stewart 1997; Willis & Magnuson 2000; Jones 2010; Rader *et al.* 2011). La cuenca hidrográfica del río del Valdivia localizada en el centro-sur de Chile, corresponde a una de las más diversas en ictiofauna nativa del país, y dado su escaso grado de intervención humana, la hacen un sitio adecuado para el estudio de las variaciones espacio – temporales de estos organismos, especialmente en áreas ecotonales de la transición entre sistemas lacustres y fluviales. El río Valdivia tiene sus principales afluentes en el área cordillerana, correspondientes a los ríos Quinchilca y San Pedro. Este último río se origina al término de una serie de ocho lagos que comienzan al lado oriental de la Cordillera de los Andes, y reúne una ictiofauna con un amplio espectro de estrategias de vida. Muchas de las especies presentes en este río poseen complejos patrones poblacionales (Victoriano *et al.* 2011), incluso dentro de una misma especie (*e.g. Galaxias maculatus*), constituyendo distintas unidades naturales que se desarrollan diferencialmente entre las distintas zonas del río (ver García *et al.* 2011; Colin *et al.* 2011; Montoya *et al.* 2011). En el presente estudio se

describe y analiza las dinámica espacio-temporal de las poblaciones de 13 especies de peces nativos, en una zona ecotonal correspondiente al desagüe del Lago Riñihue y el Río San Pedro (ver Campos *et al.* 1978). Este estudio representa la primera aproximación en Chile para conocer las características y dinámica de los ecotonos lacustres-fluviales, y proporciona antecedentes que serán de utilidad para un adecuado manejo conservativo de la biodiversidad de tales zonas.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### ÁREA DE ESTUDIO

El área de estudio correspondió al ecotono constituido por la desembocadura del lago Riñihue y el Río San Pedro (39°46' – 39°51' S), dentro de la cuenca hidrográfica del río Valdivia (10.244 km<sup>2</sup>). Esta cuenca la compone una cadena de ocho lagos de origen glaciar y características oligotróficas que nace en Argentina, y está compuesta por los siguientes lagos: Lácar, Pirehueico, Neltume, Pellaifa, Calafquén, Pullinque, Panguipulli y Riñihue (Thomasson 1963; Campos *et al.* 1978). Este último lago corresponde al que da origen al río San Pedro (Fig.1). Dado que hasta el momento la cuenca no presenta intervención humana significativa, presenta un comportamiento hidrológico regulado por la cadena de lagos localizados aguas arriba, con un régimen natural de caudales altamente dependiente de la pluviosidad (Eula 2007).

Se estudió el río San Pedro en todo su recorrido de 40 km, desde el desagüe del Lago Riñihue (39°46'S; 72°27'W), hasta 0,5 km aguas arriba de su confluencia con el río Quinchilca (39°51'S; 72°27'W). En él se identifican tres macrozonas hidrogeomorfológicas que fueron estudiadas (Tabla 1; Fig. 1). La primera (M1) corresponde al desagüe del lago Riñihue e inicio del río San Pedro (hasta sector Piedra Blanca), que es la zona de mayor profundidad (hasta 25 m), con baja velocidad de la corriente, y con fondos de sustratos arcillosos consolidados. Este tramo incluye principalmente sectores lacustres de menor profundidad, incorporando también 1,5 km de río, que corresponden a los inicios del San Pedro. La segunda macrozona (M2), es un área con mayor pendiente y de laderas abruptas, donde el cauce presenta mayor velocidad de corriente, generando hábitats de rápidos y con riberas rocosas. Este tramo es el de mayor extensión, es típicamente no-aluvial con una longitud aproximada de 30 km, y cubre aproximadamente el 75% del cauce del río San Pedro. Debido a la pendiente existen mayores velocidades de escurrimiento que en M1, observándose secuencias de rápidos profundos y pozas, en los cuales prevalecen los sustratos de bolones, con muchos bloques de grandes dimensiones. En algunos tramos de M2, hay una angosta planicie de inundación, poco desarrollada (este tramo se localiza entre el sector de Los Bajos hasta

Chacaipulli). Por último, la zona donde el río ingresa en el valle (M3), se caracteriza por una menor pendiente que en M2 y la presencia hábitats mixtos entre rápidos y pozas (principalmente someras). Esta zona corresponde a un tramo de río aluvial, con secuencias de pozones y rápidos. En esta zona, el río no escurre encajonado como en M2, sino que muestra una amplia planicie de inundación, de hasta 600 m de ancho en su ingreso al Valle Central. Este tramo de 8,5 km de longitud se ubica desde el sector del Balsadero hasta aproximadamente 200 m aguas abajo de la Confluencia con el río Quinchilca. En los ca. 40 Km de este río, y abarcando las tres áreas hidrogeomorfológicas (M1-M3), se establecieron 35 sitios de muestreo, ubicados desde el lago Riñihue hasta la confluencia con el río Quinchilca (Fig. 1, Tabla 1).

#### MUESTREO Y ANÁLISIS DE DATOS

Se muestrearon con una frecuencia mensual un total de 35 sitios (Fig. 1, Tabla 1), distribuidas en las tres macrozonas estudiadas (M1-M3). Debido a la extensión y complejidad del área de estudio, fueron seleccionados en base a la representatividad de hábitats, nueve sitios de muestreo en M1, diecisiete en M2 y nueve en M3. Todos los sitios fueron

muestreados mensualmente a lo largo del año 2006. De manera complementaria, se realizaron muestreos en todos los sitios los años 2007 (enero – febrero, junio – agosto y diciembre) y 2008 (enero – marzo). Desde un punto de vista hidrológico, es importante destacar que el año 2006 fue un año lluvioso, en contraste con los años 2007 y 2008 que fueron años secos.

El diseño de muestreo de peces consideró un tramo de estudio de 25 a 200 m de longitud, estratificado por microhábitats (Maddock 1999). El esfuerzo de muestreo se concentró en ambientes ribereños someros y profundos (máximo 1 m), con velocidad de corriente entre 0,1 y 1 ms<sup>-1</sup> y la presencia de sustratos variables, en donde se encuentran la mayoría de los peces de los sistemas fluviales (Arunachalam 2000). La captura de peces se realizó en las zonas ribereñas y pozones del río mediante pesca eléctrica (LR-24 Smith & Root). Cada individuo capturado fue anestesiado mediante solución anestésica diluida en agua (BZ-20®, 1 mL : 5 L), y medido con ictiómetro de 0,1 cm de precisión, determinando la longitud estándar (*Le*). Posteriormente, y una vez recuperada su movilidad éstos fueron liberados a su ambiente.

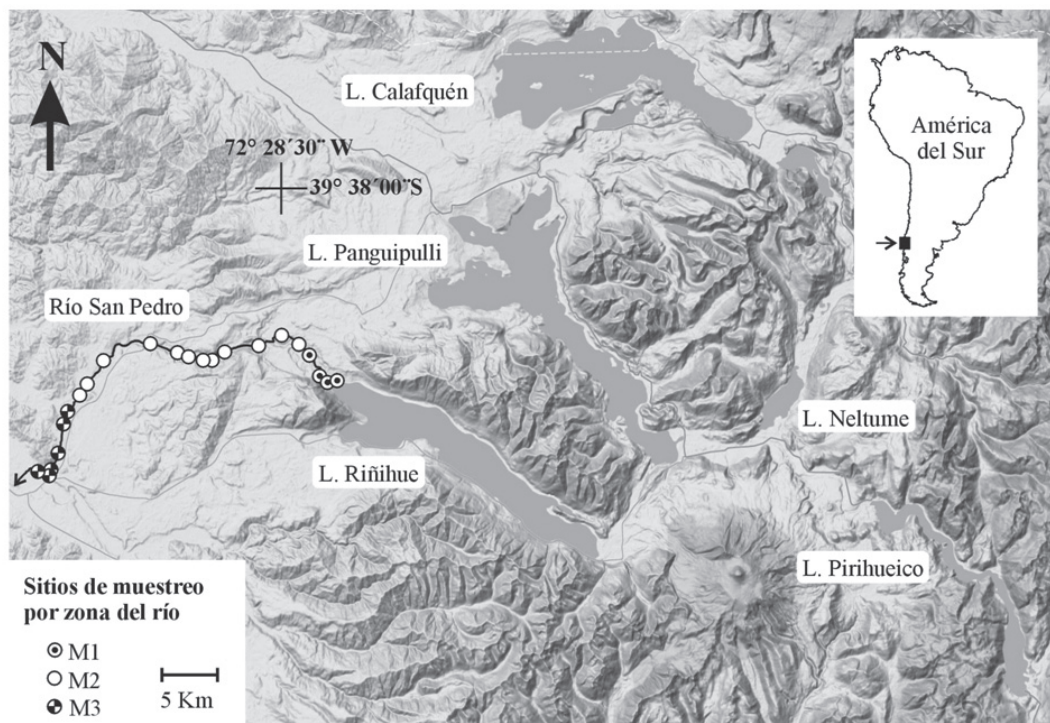


FIGURA 1. Área de estudio y localización de los sitios de muestreo en las tres macrozonas del Río San Pedro (Chile).

FIGURE 1. Study area and location of sampling sites conducted in the three macrozones of the San Pedro River (Chile).

Para estudiar la dinámica de las abundancias de las poblaciones de las especies nativas, se confeccionaron matrices de abundancia basadas en Captura por Unidad de Esfuerzo (CPUE) para hacerlos comparables. Se estimó CPUE como  $N100/tA$ , donde N corresponde al número de individuos,  $t$  al tiempo de pesca en horas y  $A$  al área muestreada en  $m^2$ . Para conocer la dinámica espacial de la abundancia de cada especie, se analizó la variación en la

abundancia a través de las tres macrozonas identificadas a través del área de estudio (M1-M3). Con el objeto de estudiar la dinámica temporal de la abundancia de cada especie, se analizó la variación mensual en un ciclo anual. De manera complementaria y con la finalidad de identificar posibles patrones de reclutamiento, se estudiaron las tendencias de las tallas ( $Le$ ) de cada especie a lo largo del período de estudio.

TABLA I. Puntos de muestreo de cada macrozona en el río San Pedro y sus respectivas coordenadas (UTM) y pendiente (%).

TABLE I. Sample sites trough San Pedro River, indicating the macrozone which belong and their geographical coordinates (UTM) and slope (%).

MACROZONA	NOMBRE DEL SITIO	CÓDIGO	UTM X	UTM Y	PENDIENTE (%)
1	Isla Grande	IG	718328	5594046	0,28
"	Hotel Riñimapu	HO	717859	5594106	0,50
"	Desembocadura Catalina	DC	717642	5594034	0,39
"	Piedra Blanca	PB	717526	5594451	0,50
2	Los Bajos	LB	716917	5595892	1,00
"	Carmen del Trafún Este	TE	715426	5596941	1,30
"	Carmen del Trafún Oeste	TO	712171	5597029	1,50
"	Champulli	CH	708350	5596457	1,00
"	Forestal Maitén	FM	707795	5596191	1,20
"	El Maitén	MA	707240	5596014	1,30
"	La Quinta	LQ	706945	5595750	1,30
"	Nuevo Maitén	NM	706548	5596095	1,30
"	Cun-Cun Oeste	CO	703088	5597452	1,40
"	Anita María	AM	697222	5595025	1,40
"	Chacaipulli	CP	695988	5593261	1,90
"	Balsa Norte	BN	695694	5592383	0,85
3	Balsa Sur	BS	694813	5591543	0,61
"	El Mosqueto	EM	694546	5590769	0,63
"	Cuyincahuin	CU	693429	5586939	0,50
"	Camping	CA	692278	5586120	0,18
"	San Pedro	SP	691787	5586085	0,20
"	Quinchilca	QI	692029	5586006	0,20

### RESULTADOS

El muestreo mensual de las tres macrozonas del río San Pedro, permitió el reconocimiento de 13 especies de peces nativos. Todas las especies presentan marcados patrones temporales de abundancia a lo largo del ciclo anual. Sin embargo, hay especies que presentan sus períodos de máxima abundancia en la estación invernal, coincidentemente con las menores longitudes estándar medias ( $Le$ ), debido a la presencia de juveniles del año. Esta situación se constató en las especies: *Aplochiton taeniatus* Jenyns 1842, *Basilichthys australis*

Eigenmann 1927, *Galaxias maculatus* (Jenyns 1842), *Galaxias platei* Steindachner 1898, *Odontesthes mauleanum* (Steindachner 1896), *Percichthys trucha* (Valenciennes 1833) y *Percilia gillissi* Girard 1854 (Tabla II, Fig. 2). En contraste, hay otras especies que presentan sus máximas abundancias y juveniles del año, en el período de primavera y verano, tales como: *Aplochiton zebra* Jenyns 1842, *Brachygalaxias bullocki* (Regan 1908), *Cheirodon australe* Eigenmann 1927, *Diplomystes camposensis* Arratia 1987, *Geotria australis* Gray 1851 y *Trichomycterus aerolatus* (Valenciennes 1846) (Tabla II, Fig. 3).

TABLE II. Resumen de los resultados obtenidos en el presente estudio. Las 13 especies nativas presentes en el área de estudio han sido ordenadas según si son más abundantes en el período de invierno o de primavera/verano. Para cada especie se indica el número total de ejemplares estudiados, los períodos en que la especie presentó su mayor abundancia (CPUE) y la mínima longitud estándar (Le) media (mm). Además se indica en la macrozona en que la especie presentó sus mayores abundancias (CPUE) a lo largo del estudio.

TABLE II. Summary of results obtained in this study. The 13 native species present in the study area have been ordered as they are more abundant in the winter period, or spring / summer. For each species, indicating the total number of specimens studied, the periods presented as the most abundant species (CPUE) and the minimum standard length (Le) mean (mm). Also shown in that kind macrozone presented its highest abundances (CPUE) throughout the study.

Especie	Número de ejemplares (N)	Período de mayor abundancia (CPUE)	Período con mínima longitud estándar (mm)	Macrozonas de mayor abundancia (CPUE)
<b>a) Más abundantes en invierno</b>				
<i>Percichthys trucha</i> Valenciennes 1833	662	Junio-julio	Abril (45)	1 y 3
<i>Galaxias maculatus</i> (Jenyns 1842)	4893	Julio	Diciembre (4)	1 y 3
<i>Basilichthys australis</i> Eigenmann 1927	2589	Julio	Marzo (48)	1 y 3
<i>Aplochiton taeniatus</i> Jenyns 1842	469	Julio	Abril (47)	1 y 2
<i>Odontesthes mauleanum</i> Steindachner 1896	12	Agosto*	Agosto (45)*	1 y 3
<i>Galaxias platei</i> Steindachner 1898	4554	Agosto	Agosto (46)	1
<i>Percilia gillissi</i> Girard 1854	7984	Agosto	Julio (35)	2
<b>b) Más abundantes en primavera/verano</b>				
<i>Brachygalaxias bullocki</i> Regan 1908	635	Octubre	Octubre (23)	3
<i>Aplochiton zebra</i> Jenyns 1842	18	Octubre*	Diciembre (60)*	1
<i>Cheirodon australe</i> Eigenmann 1927	1798	Diciembre	Enero (45)	1 y 3
<i>Trichomycterus aerolatus</i> Valenciennes 1846	4489	Enero-feb.	Enero (35)	3
<i>Geotria australis</i> Gray 1851	1024	Febrero	Junio (70)	2
<i>Diplomystes camposensis</i> Arratia 1987	1285	Febrero	Enero (37)	2 y 3

\*Estos datos deben ser considerados con precaución debido al bajo número de ejemplares estudiados.

En cuanto a la abundancia relativa de las 13 especies nativas estudiadas, de los 30.413 ejemplares obtenidos a lo largo de este estudio, las especies más frecuentes fueron *P. gillissi* (26,3%), seguidas por *G. maculatus* (16,1%), *G. platei* (15,0%) y *T. areolatus* (14,8%). Las especies menos frecuentes, fueron *A. zebra* y *O. mauleanum* que estuvieron representadas por escasos individuos a pesar del elevado esfuerzo de muestreo (18 y 12 ejemplares, respectivamente) (Tabla II).

Desde un punto de vista espacial, se registraron claros patrones en la distribución de especies, en las tres macrozonas distribuidas a lo largo de los 40 km del río (M1-M3; Tabla I, Fig. 1). Sólo dos especies presentaron sus mayores abundancias en M1, correspondientes a *G. platei* y *A. zebra* (Tabla II, Fig. 4). Estas dos especies también se reportaron en M2 y M3 pero en muy bajas abundancias. M1 se localiza

al inicio del área de estudio y es de escasa pendiente y velocidad de la corriente, al igual que M3 localizada aguas abajo (ver pendiente en Tabla I). Sin embargo, ambas se diferencian por el hecho que M1 presenta una conectividad directa con los ensambles de peces del Lago Riñihue, y debiera ser considerada como una zona ecotonal entre comunidades de sistemas lénticos y lóticos. En contraste, M2 corresponde a un sector encajonado del río caracterizado por una mayor pendiente y velocidad media de la corriente ( $0,42 \pm 0,02 \text{ m s}^{-1}$ ), y por la presencia de una clara secuencia de rápidos/remansos, la cual no existe en M1 y M2. Ninguna especie presentó sus mayores abundancias en este tramo del río (M2) (Tabla II; Fig. 4). Aguas abajo de esta zona del río correspondiente a M3, sólo *B. australis* destaca por su abundancia, aunque esta especie también está presente en las restantes estaciones (Tabla II, Fig. 4).

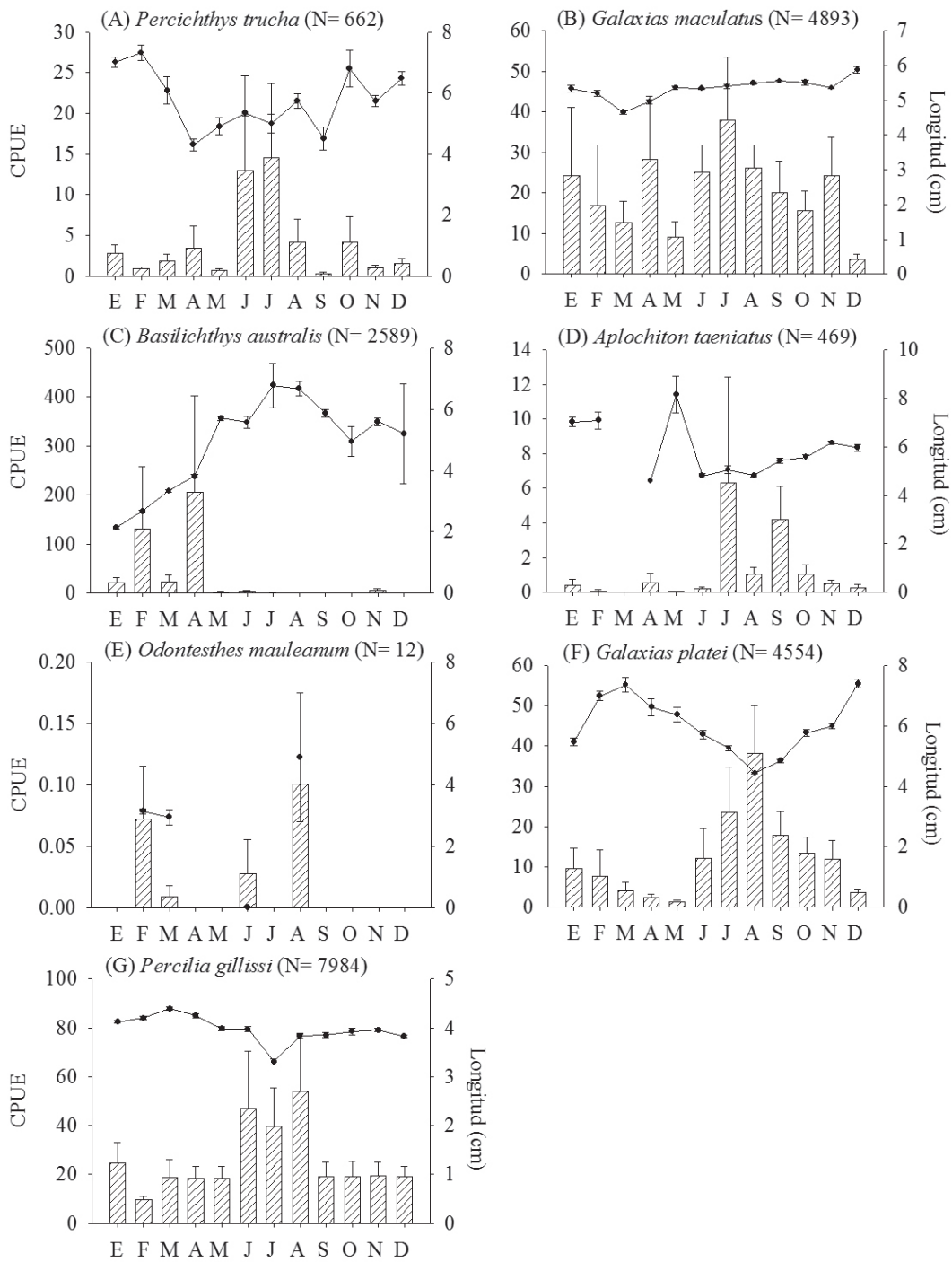


FIGURA 2. Variabilidad temporal de las abundancias de las diferentes especies expresadas como capturas por unidad de esfuerzo (CPUE) (barras verticales;  $X \pm ES$ ), y de la longitud estándar de los peces (cm) (línea continua;  $X \pm ES$ ). (A) *Percichthys trucha*, (B) *Galaxias maculatus*, (C) *Basilichthys australis*, (D) *Aplochiton taeniatus*, (E) *Odontesthes mauleanum*, (F) *Galaxias platei*, (G) *Percilia gillissi*.

FIGURE 2. Temporal variability of the abundances of different species expressed as capture per unit effort (CPUE) (vertical bars;  $X \pm SE$ ) and standard length of fish (cm) (solid line;  $X \pm SE$ ). (A) *Percichthys trucha*, (B) *Galaxias maculatus*, (C) *Basilichthys australis*, (D) *Aplochiton taeniatus*, (E) *Odontesthes mauleanum*, (F) *Galaxias platei*, (G) *Percilia gillissi*.

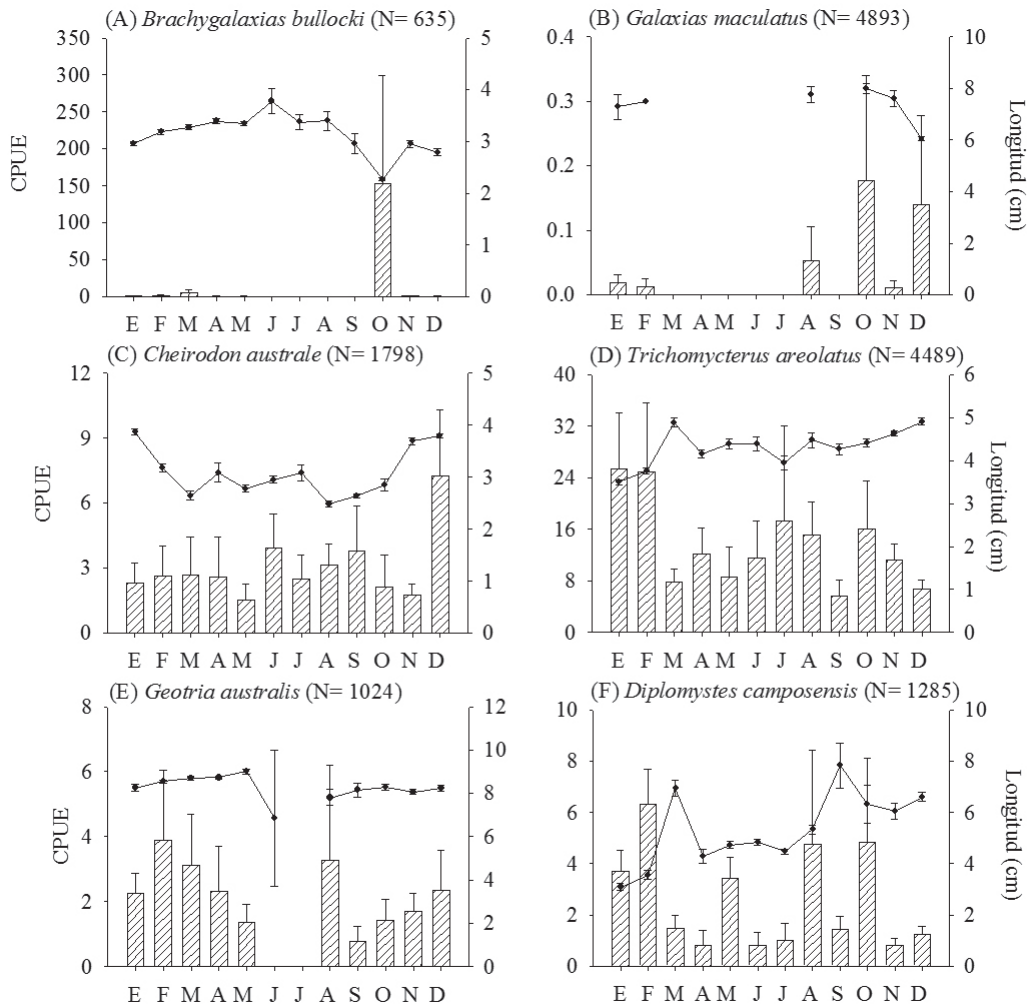


FIGURA 3. Variabilidad temporal de las abundancias de las diferentes especies expresadas como capturas por unidad de esfuerzo (CPUE) (barras verticales;  $X \pm ES$ ), y de la longitud estándar de los peces (cm) (línea continua;  $X \pm ES$ ). (A) *Blachygalaxias bullocki*, (B) *Aplochiton zebra*, (C) *Cheirodon australe*, (D) *Trichomycterus areolatus*, (E) *Geotria australis*, (F) *Diplomystes camposensis*.

FIGURE 3. Temporal variability of the abundances of different species expressed as capture per unit effort (CPUE) (vertical bars;  $X \pm SE$ ) and standard length of fish (cm) (solid line;  $X \pm SE$ ). (A) *Blachygalaxias bullocki*, (B) *Aplochiton zebra*, (C) *Cheirodon australe*, (D) *Trichomycterus areolatus*, (E) *Geotria australis*, (F) *Diplomystes camposensis*

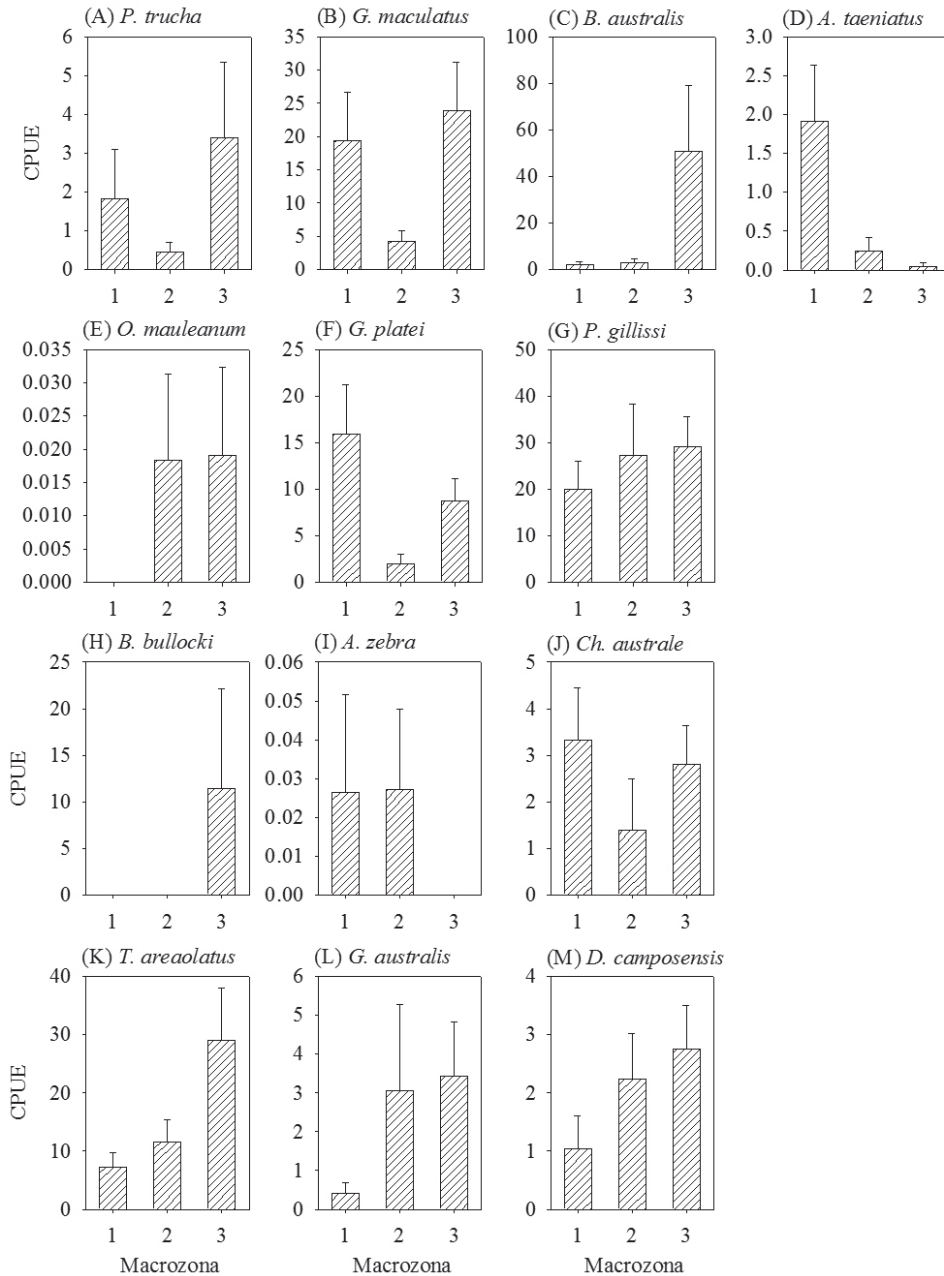


FIGURA 4. Variabilidad espacial de las abundancias expresadas como captura por unidad de esfuerzo (CPUE), en las tres macro zonas estudiadas en el río San Pedro, Chile ( $X \pm ES$ ). (A) *Percichthys trucha*, (B) *Galaxias maculatus*, (C) *Basilichthys australis*, (D) *Aplochiton taeniatus*, (E) *Odontesthes mauleanum*, (F) *Galaxias platei*, (G) *Percilia gillissi*, (H) *Blachygalaxias bullocki*, (I) *Aplochiton zebra*, (J) *Cheirodon australe*, (K) *Trichomycterus areolatus*, (L) *Geotria australis*, (M) *Diplomystes camposensis*.

FIGURE 4. Spatial variability of abundance expressed as capture per unit effort (CPUE) in the three macro areas studied in the San Pedro River, Chile ( $X \pm ES$ ). (A) *Percichthys trucha*, (B) *Galaxias maculatus*, (C) *Basilichthys australis*, (D) *Aplochiton taeniatus*, (E) *Odontesthes mauleanum*, (F) *Galaxias platei*, (G) *Percilia gillissi*, (H) *Blachygalaxias bullocki*, (I) *Aplochiton zebra*, (J) *Cheirodon australe*, (K) *Trichomycterus areolatus*, (L) *Geotria australis*, (M) *Diplomystes camposensis*.



Al observar el patrón longitudinal de las abundancias de todas las especies, se aprecia que cuatro de ellas (*P. trucha*, *G. maculatus*, *B. australis* y *Ch. australe*) son más abundantes en los tramos de baja pendiente y velocidad de la corriente (M1 y M3). Estas especies, aunque también están presentes en M2, siempre muestran abundancias muy bajas en ella, dada su preferencia por aguas más calmas (Tabla II, Fig. 4). De las restantes especies, todas menos *A. taeniatus* y *A. zebra*, mostraron una tendencia a aumentar sus abundancias en el sentido de la corriente, es decir desde M1 a M3. Por el contrario, las dos especies de *Aplochiton* disminuyeron su abundancia en el mismo sentido longitudinal, presentando mayores abundancias en la zona M1 próxima al Lago Riñihue (Tabla II, Fig. 4).

## DISCUSION

Los resultados obtenidos en el presente estudio, son similares a los obtenidos por Colin *et al.* (2012) y sugieren que la zona ecotonal lago-río presenta una dinámica muy particular, distinta a la que existe dentro de los lagos o en el curso medio de los ríos. Como se observa en la Tabla II y se discute en el texto, hay especies dentro de las zonas ecotonales de M1 que mantienen una estrecha relación con las poblaciones lacustres (e.g. *G. platei*), mientras que para otras típicamente fluviales, esta zona representa un límite en su distribución y abundancia río arriba (e.g. *D. camposensis*).

### DINÁMICA ESPACIO-TEMPORAL EN EL ECOTONO LACUSTRE-FLUVIAL

Los resultados de este estudio muestran que a pesar de estudiarse un reducido tramo de río (ca. 40 km), es posible observar importantes cambios espaciales en la estructura comunitaria, los cuales estarían asociados fundamentalmente a las condiciones hidromorfológicas de las tres zonas estudiadas y a la influencia del Lago Riñihue. Por otra parte, desde un punto de vista temporal, es posible reconocer claras diferencias en las abundancias y tallas de las especies presentes, las cuales estarían en estrecha relación con la historia de vida de las diferentes especies.

De las cinco especies de Osmeriformes Galaxiidae presentes en el área, i.e. *G. maculatus*, *G. platei*, *B. bullocki*, *A. taeniatus* y *A. zebra*, las dos especies del género *Aplochiton* fueron las que estuvieron menos representadas en el área de estudio. Tanto *A. taeniatus* como *A. zebra*, estuvieron presentes preferentemente en las cercanías del Lago Riñihue (M1), lo cual es consistente con los resultados obtenidos por Colin *et al.* (2012), que señalan mayores abundancias de estas especies aguas arriba del área de estudio. Todos los ejemplares capturados en este estudio fueron juveniles,

por lo que es difícil inferir sobre sus épocas reproductivas a partir de las tallas registradas, las que han sido escasamente estudiadas (con la excepción de Campos 1969 y Lattuca *et al.* 2008). Las otras tres especies estuvieron preferentemente asociadas a aguas calmas, por lo cual estando ausentes o con muy bajas abundancias en M2, caracterizada por aguas con mayor velocidad de la corriente que M1 y M3. Todos los ejemplares de *B. bullocki* fueron registrados en M3 localizada en la zona baja del área de estudio, en los hábitats característicos descritos para esta especie (Cussac *et al.* 2004; Habit *et al.* 2010). La alta abundancia de *B. bullocki* en el mes de octubre, coincidentemente con una reducción de su talla corporal, sugieren un periodo de reclutamiento poblacional en esa época, lo cual es consistente con lo indicado por McDowall (1971). Por el contrario, en el caso de *G. platei*, a pesar de haber sido registrada en las tres zonas, presentó sus máximas abundancias en M1, lo que sugiere una estrecha relación de estos organismos con los que habitan en el Lago Riñihue. De hecho, *G. platei* es una especie descrita típicamente como lacustrina (Cussac *et al.* 2004). En contraste, *Galaxias maculatus* se mostró más generalista, siendo muy abundante tanto en M1 como en M3, coexistiendo con las demás especies de galáxidos. A pesar que la distribución espacial de *G. maculatus* se superpone con *G. platei* y *B. bullocki*, sus máximas abundancias en el río tienden a segregarse temporalmente. Los datos de abundancia y de longitud estándar sugieren que a pesar que tanto *G. platei* como *G. maculatus* reclutan en invierno, esta última tendería adelantarse a la segunda en aproximadamente un mes. Otra diferencia aparente es que el periodo de reclutamiento de *G. maculatus* es más extenso que el de *G. platei*. Para ambas especies de *Galaxias* las mayores abundancias y menores tamaños corporales se obtuvieron en las planicies de inundación que se forman en el periodo invernal, lo que confirma que éste es un ambiente de crianza de juveniles (ver Montoya *et al.* 2012). Si bien *G. maculatus* no muestra diferencias considerables en la frecuencia de tallas durante el año, *G. platei* registra una caída importante de la talla en agosto. Estos antecedentes sugieren la existencia de dos etapas de reclutamiento para *G. maculatus*, lo cual concuerda con los dos máximos reportados en el factor de condición, descritos por Cifuentes *et al.* (2012), en el mismo río y en otros sistemas por Cussac *et al.* (2004).

Las dos especies de Atheriniformes presentes en el área, i.e. *B. australis* y *O. mauleanum*, presentan marcadas diferencias en sus abundancias. Mientras la primera es abundante, la segunda está prácticamente ausente en el área. En el hecho, solo se capturaron 12 ejemplares de esta última especie durante este estudio. Las dos especies se registraron en las aguas más calmas, tendiendo a aumentar su abundancia en el sentido de la corriente. Para *O. mauleanum* se ha descrito un lento crecimiento de juveniles en verano en la cuenca del río

Valdivia, lo que se traduce en que los ejemplares alcancen los 25 cm de tamaño a los cuatro años de edad (Klink & Eckman 1985). En relación a *B. australis*, la mayoría de los ejemplares capturados correspondieron a juveniles (ver Cifuentes *et al.* 2012). Tomando en consideración la información sobre los huevos de esta especie descritos por Montoya *et al.* (2012), se sugiere que esta especie utiliza ampliamente las planicies de inundación generadas por crecidas invernales con fines reproductivos, aunque comparativamente en menor grado que *G. maculatus*. Las dos especies de Siluriformes estudiadas en el área, *i.e.* *D. camposensis* y *T. areolatus*, estuvieron escasamente representadas en las proximidades del Lago Riñihue (M1), mostrando un claro gradiente positivo de abundancia río abajo (hacia M3). De sus patrones espaciales de abundancia a lo largo del río, estas dos especies se asemejan bastante en los patrones temporales de abundancia, con mayores valores en el período de verano, especialmente en el mes de febrero. La mayor abundancia de reclutas de *D. camposensis* en M3 durante el mes de enero, sugiere que los hábitats presentes en esta zona son importantes para la reproducción de esta especie, ya que está ausente en los tributarios del río (Habit *et al.* 2009).

Por otro lado, la especie *Ch. australe* mostró importantes cambios espaciales a lo largo del río, siendo más abundante en aguas calmas de M1 y M3 que en M2. Esta especie presentó una alta constancia en sus abundancias y tamaños a lo largo del tiempo, con la excepción de diciembre cuando fue mayor. Las mayores abundancias de esta especie se presentaron en sitios de pozas naturales o artificiales (pequeños remansos creados por lugareños para realizar actividades recreativas), como ha sido descrito por Campos (1970).

Con respecto a los Perciformes, la especie *P. gillissi* fue la más abundante de todas las presentes en el tramo de río estudiado, y se distribuyó ampliamente en el área, lo cual es consistente con los resultados Colin *et al.* (2012). Respecto de los hábitats que *P. gillissi* utiliza, ella aparece más abundantemente en rápidos someros, igualmente está presente en ambientes de pozones y rápidos profundos. Las dos especies de Perciformes, *P. gillissi* y *P. trucha* presentaron un claro patrón temporal de abundancias, con un máximo evidente en los meses de invierno (junio a agosto para *P. gillissi* y junio y julio para *P. trucha*), coincidentemente con pequeños tamaños corporales de los organismos. En ambos casos, esto parece estar más asociado a la dificultad de capturar ejemplares de mayor talla en época de alto caudal, que a épocas reproductivas. La época de reproducción de *P. gillissi* ha sido descrita para primavera en el lago Panguipulli (Kilian & Campos 1969) y a la segunda mitad de la primavera para el caso de *P. trucha* (López-Cazorla & Sidorkewicz 2011). Desde un punto de

vista espacial, *P. trucha* estuvo escasamente representada en la zona de mayor pendiente y velocidad de la corriente (M2). Las mayores abundancias por hábitat se registraron en rápidos someros (García *et al.* 2012). Por otro lado, se constató que *P. trucha* ingresa a las planicies de inundación que se forman en invierno, pero no es un habitante frecuente y abundante de ellas. Lo anterior, sugiere que los principales desplazamientos de esta especie son de tipo laterales entre ambientes profundos y someros.

El ciclóstomo *G. australis* no mostró diferencias estacionales significativas que reflejen una importante dinámica temporal a lo largo del año, ya que sólo se observó una menor abundancia en época de alto caudal. Esta especie sólo fue registrada en estado larvario (fases ammocetes y macroftalmia; ver Neira 1984), con una población que no evidencia una clara estructura de tallas. A lo largo del río registró su mayor abundancia en los sitios en M3, aún cuando también está presente en M1 y M2, pero con una abundancia menor. Esta especie presentó mayores abundancias en ambientes de baja velocidad de corriente y alta depositación de sedimentos, como pozas, siempre asociada a parches fangosos (ver García *et al.* 2012).

#### EL ECOTONO LAGO RIÑIHUE – RÍO SAN PEDRO

Este estudio representa la primera aproximación en Chile al estudio de las zonas ecotonales de sistemas lacustres y fluviales. Los resultados muestran que la estrecha relación del río San Pedro con el Lago Riñihue, hacen que esta zona transicional de la parte alta del río San Pedro, presente características que se diferencian claramente de las existentes río abajo (M2 y M3; Tabla II). Los ecosistemas fluviales como el río San Pedro, se caracterizan por ser heterogéneos y complejos. Estos atributos dependen de fenómenos hidrológicos, y procesos geomorfológicos y ecológicos que delimitan parches de hábitat a través de múltiples escalas (Townsend 1989; Poff *et al.* 1997; Winemiller *et al.* 2010; Colin *et al.* 2012; García *et al.* 2012). A lo largo de los ríos existen parches con propiedades hidrogeomorfológicas particulares, que se alternan unos con otros determinando una compleja configuración espacial (Naiman *et al.* 1988; Wu & Loucks 1995; Poole 2002; Stanford *et al.* 2005). El concepto de parche, también puede extenderse a la biota, ya que las comunidades pueden ser consideradas como un parche o ensamble, inserto en una matriz con estructura o composición diferente (Winemiller *et al.* 2010; García *et al.* 2012). Su tamaño es escala e individuo dependiente y están delimitados por discontinuidades físicas y ecológicas naturales o inducidas por el hombre (Naiman *et al.* 1988). En los límites de cada uno, existen cambios repentinos que dan lugar a ecotonos dentro del ecosistema fluvial (Naiman *et al.* 1988). Sin embargo, también surgen ecotonos en la interfase con otros ecosistemas gracias a la multidimensionalidad de

los ríos (Naiman *et al.* 1988; Naiman & Décamps 1997; Winemiller *et al.* 2010). Los ríos interactúan en cuatro dimensiones con otros componentes del paisaje fluvial. La *dimensión longitudinal*, dada por las interacciones entre segmentos del cauce principal, la *dimensión lateral* dada por los flujos entre el canal principal y las planicies de inundación, la *dimensión vertical* dada por los flujos con el hiporreo y la *dimensión temporal* (Ward 1989). La transición entre el río y las distintas dimensiones, dan origen a ecotonos entre ecosistemas contrastantes, que pueden ser detectados fácilmente a escalas intermedias. Por ejemplo la dimensión lateral de lagos y ríos, da a lugar un ecotono entre el ambiente acuático y el ambiente terrestre llamado zona ribereña (Naiman & Décamps 1997; Colin *et al.* 2011). En esta confluyen elementos de ambos ecosistemas y surgen condiciones ambientales particulares que sustentan procesos y especies únicas (Naiman & Décamps 1997; Tockner *et al.* 2010). Lo mismo ocurriría en la dimensión vertical, temporal y longitudinal (Ward *et al.* 1998). En la dimensión longitudinal de los ríos con regulación lacustre, se formaría un ecotono entre el sistema lacustre y el sistema fluvial. Este depende de la posición dentro de la cuenca, del tamaño y forma del lago así como del tamaño y forma del río (Jones 2010). Esta es una situación compleja en el caso de la cuenca hidrográfica del río Valdivia, tomando en consideración que en esta cuenca existen ocho lagos, *i.e.* Lácar, Pirehueico, Neltume, Pellaifa, Calafquén, Pullinque, Panguipulli y Riñihue (ver Campos *et al.* 1978).

En algunos casos lagos y ríos se encuentran íntimamente conectados y sometidos a una fuerte influencia recíproca. Esta interacción podría perturbar los patrones longitudinales predichos por el concepto de *River Continuum* (Vannote *et al.* 1980), ya que por la acción reguladora del lago podría generar efectos similares a los de la *Discontinuidad Seriada* (Ward & Stanford 1983). En esta interfase ocurren cambios abruptos en características físicas que afectan la estructura y función de las comunidades acuáticas (Jones 2010). A mediana y pequeña escala, la estructura del hábitat experimenta importantes cambios, dados por variaciones en la hidráulica y el sustrato (ver García *et al.* 2011). El caudal es la variable maestra de los ecosistemas fluviales, porque controla múltiples procesos que fijan la estructura y función ecológica en múltiples escalas (Poff *et al.* 1997). Las propiedades hidráulicas del caudal determinan el grado de estrés hídrico al que están sometidos los organismos, que afecta directamente su metabolismo y patrones de desplazamiento (Statzner & Higler 1986; Brooks *et al.* 2005; Kokes 2011). El tamaño, forma y textura del sustrato, influyen sobre la disponibilidad de refugios para las especies acuáticas y sobre el área disponible para la producción o retención de materia orgánica. La compactación e intersticios del sustrato, pueden ofrecer protección contra el estrés hídrico, la depredación y ofrecen hábitats para las distintas

etapas del ciclo de vida de diversas especies. Finalmente, la interacción entre las propiedades físicas del caudal y la arquitectura del sustrato, generan gradientes de profundidad y velocidad que delimitan diferentes parches de hábitat físico (Maddock 1999). En lagos, el hábitat físico está dominado por sedimentos finos, plantas acuáticas y detritus vegetal, sometidos a bajas velocidades de caudal (Schlinder 2002). A medida que el lago se acerca al desagüe (*e.g.* M1), el ambiente lacustre es reemplazado por un ambiente lótico, dominado por sedimentos de gran tamaño y sometido a altas velocidades (*e.g.* M2). Este cambio de ambiente determina, una configuración espacial compleja en la transición lago-río y se ve reflejada en la biota (ver Colin *et al.* 2012).

Por otra parte, los parámetros fisicoquímicos del agua y la productividad muestran fuertes cambios en el caso de los ecotonos embalse-río. Entre el embalse y el río la temperatura puede alcanzar hasta 5°C de diferencia y marcar fuertes cambios ecológicos a través de la zona de transición (Rader *et al.* 2011). Sin embargo, en el caso de los ecotonos lago-río, los parámetros fisicoquímicos tienden a ser más homogéneos por la influencia del lago. Por ejemplo, en el caso del Lago Riñihue y río San Pedro en (M1), el delta de temperatura es inferior a 0,5°C (Valdovinos, *datos no publicados*). Este efecto disminuye aguas abajo por la influencia de los tributarios y los flujos hídricos verticales. La producción primaria autóctona tiende a reducirse desde el lago al río y por lo tanto las fuentes de materia orgánica cambian a través del ecotono. En el lago y bajo condiciones naturales, la principal fuente de materia orgánica y nutrientes es el fitoplancton. Mientras el ecosistema va adquiriendo características lóticas, las fuentes alóctonas de materia orgánica *i.e.* detritus vegetal, invertebrados terrestres, son más importantes para la productividad del ecosistema acuático (Valdovinos, *datos no publicados*). Jones (2010), señala que el lago aporta importantes cantidades de materia orgánica particulada fina, promoviendo la abundancia de especies filtradoras. Estas características, determinan la composición taxonómica y funcional de las comunidades en el ecotono, por que controlan el comportamiento y la organización trófica funcional de los individuos. Por ejemplo, se ha observado que a medida que el aporte de zooplancton lacustre se reduce, la deriva de insectos acuáticos se incrementa, mientras que la abundancia de peces zooplanctívoros se reduce (Willis & Magnuson 2000). En el caso del sistema estudiado, los aportes de fitoplancton procedente del lago Riñihue explicarían a presencia de importantes poblaciones del bivalvo filtrador *Diplodon chilensis* (Gray 1828), en el lecho del río de M1 (Valdovinos, *datos no publicados*).

El ecotono entre lagos y ríos no se restringe solo al ambiente acuático, sino que también puede extenderse al ambiente ribereño, dada la fuerte interacción que existe entre los

cuerpos de agua dulce y su planicie de inundación. Desde el punto de vista ecológico las planicies son ecotonos o Zonas de Transición Acuática-Terrestre (ATTZ), que albergan múltiples procesos ecológicos. Estos involucran elementos de ambos ambientes y su grado de conectividad depende de los “pulsos de inundación” y “pulsos de caudal” (Junk *et al.* 1989). Los pulsos de inundación dependen de factores climáticos y son desbordamientos interanuales que inundan completa o parcialmente la planicie de inundación de ríos y lagos (Poff *et al.* 1997; Dettinger & Diaz 2000). Mientras que los pulsos de caudal son variaciones intranuales que generan aumentos y descensos de nivel sin abandono del canal principal (Tockner & Stanford 2002). Esta dinámica hidrológica genera parches de hábitat ribereños caracterizados por bajos niveles de estrés hídrico, altas temperaturas y gran periodo de residencia hídrica (Smock *et al.* 1992; Tockner *et al.* 1999; Thorp & Casper 2003; Hein *et al.* 2005), que promueven el procesamiento biogeoquímico y recambio de especies (Barth & Veizer 1999). La estabilidad de los parches ribereños en los ecotonos lago-río, permitiría obtener una mejor aproximación de las interacciones biológicas más relevantes en esta transición (Thorp & Casper 2002, 2003; Ning *et al.* 2010a; Ning *et al.* 2010b; Ning & Nielsen 2011). Por otra parte, dado que el ambiente ribereño y el río actúan como corredores biológicos, las interacciones y procesos biológicos que ocurran en el ecotono lago-río pueden ser transferidos en todas las dimensiones del sistema fluvial (Vannote *et al.* 1980).

Finalmente, los resultados de este estudio muestran que el ecotono Lago Riñihue - río San Pedro, corresponde a una de las zonas más diversas en ictiofauna nativa del país, y dado su escaso grado de intervención humana, la hacen ser un adecuado sitio de estudio de ecotonos lacustres – fluviales, y las variaciones espacio – temporales de la biota acuática. Muchas de las especies presentes en este río poseen complejos patrones poblacionales (Victoriano *et al.* 2012), incluso dentro de una misma especie (*e.g.* *Galaxias maculatus*), constituyendo distintas unidades naturales que se desarrollan diferencialmente entre las diferentes zonas del río (ver García *et al.* 2012; Colin *et al.* 2011; Montoya *et al.* 2012). Es posible observar importantes cambios espaciales en la estructura comunitaria en un reducido tramo de río, los cuales estarían asociados fundamentalmente a las condiciones hidromorfológicas de las tres zonas estudiadas y a la marcada influencia del Lago Riñihue. Por otra parte, desde un punto de vista temporal, es posible reconocer claras diferencias en las abundancias y tallas de las especies presentes, las que estarían en estrecha relación con la historia de vida de las diferentes especies. Los resultados de este estudio permiten visualizar la relevancia de los ecotonos lacustres – fluviales, en un contexto funcional y de conservación de la biodiversidad dulceacuática.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen a COLBUN S.A. por el financiamiento de este estudio y al proyecto DIUC Semilla Patagonia 210.310.057-1SP por el financiamiento de la publicación. A Catalina Puga del Hotel Riñimapu y propietarios de predios aledaños al río San Pedro, por su importante colaboración en la realización del trabajo de campo a lo largo de todos los años de este estudio. Igualmente se agradece a todas las personas que directa o indirectamente participaron en la elaboración de este estudio. Finalmente se agradece al proyecto Fondecyt 1110441 que permitió la finalización de este manuscrito.

## BIBLIOGRAFÍA

- ALLAN, D. & M. CASTILLO. 2007. Stream ecology, structure and function of running waters. 2da Ed. Springer, New York. 436 pp.
- ARUNACHALAM, M. 2000. Assemblage structure of stream fishes in the Western Ghats (India). *Hydrobiologia* 430:1-31.
- BARTH, J. A. C. & J. VEIZER. 1999. Carbon cycle in St. Lawrence aquatic ecosystems at Cornwall (Ontario), Canada: seasonal and spatial variations. *Chemical Geology* 159:107-128.
- BROOKS, A., T. HAEUSLER, I. REINFELDS & S. WILLIAMS. 2005. Hydraulic microhabitats and the distribution of macroinvertebrate assemblages in riffles. *Freshwater Biology* 50:331-344.
- CAMPOS H. 1969. Reproducción de *Aplochiton taeniatus* Jenyns. *Boletín del Museo Nacional de Historia Natural*, 29: 207-222.
- CAMPOS, H. 1970. Introducción de especies exóticas y su relación con los peces de agua dulce de Chile. *Not. Mens. Mus. Nac. Hist. Nat, Chile*, 14(162): 3-9.
- CAMPOS, H., J. ARENAS, W. STEFFEN & G. AGUERO. 1978. Physical and chemical limnology of Lake Rinihue (Valdivia, Chile). *Archiv für Hydrobiologie* 84:405-429.
- CIFUENTES, R., J. GONZÁLEZ, G. MONTOYA, A. JARA, N. ORTÍZ, P. PIEDRA & E. HABIT. 2012. Relación longitud-peso y factor de condición de los peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana* 76 (Número Especial): 101-110.
- COLIN, N., P. PIEDRA & E. HABIT. 2012. Variaciones espaciales y temporales de las comunidades ribereñas de peces en un sistema fluvial no intervenido: río San Pedro, cuenca del río Valdivia (Chile). *Gayana* 76 (Número Especial): 24-35.
- CUSSAC V., S. ORTUBAY, G. INGLESIAS, D. MILANO, M. LATTUCA, J.P. BARRIGA, M. BATTINI & M. GROSS. 2004. The distribution of South American galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *Journal of Biogeography* 31: 103-121.
- DETTINGER, M. D. & H. F. DIAZ. 2000. Global characteristics of stream flow seasonality and variability. *Journal of Hydrometeorology* 1:289-310.
- DUDGEON, D., A. H. ARTHINGTON, M. O. GESSNER, Z.I. KAWABATA, D. J. KNOWLER, CH. LEVEQUE, R.J. NAIMAN, A.H. PRIEUR-

- RICHARD, D. SOTO, M. L. J. STIASSNY & C. A. SULLIVAN. 2006. Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews* 81:163-182.
- EULA. 2007. Línea base central hidroeléctrica río San Pedro. Informe técnico elaborado por el Centro de Ciencias Ambientales EULA, de la Universidad de Concepción. 285 pp.
- GARCÍA, A., J. GONZÁLEZ & E. HABIT. 2012. Caracterización del hábitat de peces nativos en el río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana* 76 (Número Especial): 36-44.
- HABIT, E., B. DYER & I. VILA. 2006a. Estado de conocimiento de los peces dulceacuicolas de Chile. *Gayana (Zoología)* 70:100-113.
- HABIT, E., M. BELK, R. TUCKFIELD & O. PARRA. 2006b. Response of the fish community to human-induced changes in the Biobío River in Chile. *Freshwater Biology*, 51(1): 1-11.
- HABIT, E. M. BELK & O. PARRA. 2007. Response of the riverine fish community to the construction and operation of a diversion hydropower plant in central Chile. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 17:37-49.
- HABIT, E. A. JARA, N. COLIN, A. OYANEDEL, P. VICTORIANO, J. GONZALEZ & K.SOLIS-LUFÍ. 2008. Threatened fishes of the world: *Diplomystes camposensis* Arratia, 1987 (Diplomystidae) *Environmental Biology of Fishes*. 84:393-394.
- HABIT, E., PIEDRA, P., RUZZANTE, D., WALDE, S., BELK, M., CUSSAC, V., GONZALEZ, J. & N. COLIN. 2010. Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology & Biogeography*. 19: 697 - 710
- HEEGAARD, E., A. LOTTER & H. BIRKS. 2006. Aquatic biota and the detection of climate change: Are there consistent aquatic ecotones? *Journal of Paleolimnology* 35:507-518.
- HEIN, T., W. RECKENDORFER, J. H. THORP & F. SCHIEMER. 2005. The role of slackwater areas for biogeochemical processes in rehabilitated river corridors: examples from the Danube. *Archiv für Hydrobiologie Supplementband* 155:425-442.
- JONES, N.E. 2010. Incorporating lakes within the river discontinuum: longitudinal changes in ecological characteristics in streamlake networks. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 67:1350-1362.
- JUNK, W., P. BAYLEY & R. SPARKS. 1989. The flood pulse concept in river floodplain systems. En: *Proceedings of the International Large River Symposium*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 106 :110-127. Departament of Fisheries and Oceans, Ottawa, Canadá.
- KILIAN, A. & H. CAMPOS. 1969. Sübwissenschaften als Or. Der Brutpflege eines Fisches. *Naturwissenschaften* 56(69): 333-334.
- KLINK, A. & R. ECKMANN. 1985. Age and growth, feeding habits and reproduction of *Cauque mauleanum* Steindachner 1986 (Pisces: Atherinidae) in southern Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 20: 239-249.
- KOKES, J. 2011. River channel habitat diversity (RCHD) and macroinvertebrate community. *Biologia* 66:328-334.
- LATTUCA, M., D. BROWN, L. CASTIÑEIRA, M. RENZI, C. LUIZON, J. URBANSKI & V. CUSSAC. 2008. Reproduction of landlocked *Aplochiton zebra* Jenyns (Pisces, Galaxiidae). *Ecology of Freshwater Fish* 17: 394-405.
- LÓPEZ-CARZOLA, A. & N. SIDORKEWICJ. 2011. Age, growth and reproduction in creole perch (*Percichthys trucha*) in the Negro River, Argentinean Patagonia. *Journal of Applied Ichthyology*. 27: 30-38 pp.
- MADDOCK, I. 1999. The importance of physical habitat assessment for evaluating river health. *Freshwater Biology* 41:373-391.
- MCDOWALL, R.M. 1971. The galaxiid fishes of South America. *Zoological Journal of the Linnean Society*. 50: 33-73.
- MONTOYA, G., A. JARA, K. SOLIS-LUFÍ, N. COLIN & E. HABIT. 2012. Primeros estadios del ciclo de vida de peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana* 76 (Número Especial): 86-100.
- NAIMAN, R. J. & H. DÉCAMPS. 1997. The ecology of interfaces: riparian zones. *Annual Review of Ecology and Systematics* 28:621-658.
- NAIMAN, R. J., H. DÉCAMPS, J. PASTOR & C. A. JOHNSTON. 1988. The potential importance of boundaries of fluvial ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 7:289-306.
- NEIRA, F. 1984. Biomorfología de las lampreas parásitas chilenas *Geotria australis* Gray, 1851 y *Mordacia lapicida* (Gray, 1851) (Petromyzontiforms). *Gayana (Zoología)* 48: 3-40.
- NING, N. & D. NIELSEN. 2011. Community structure and composition of microfaunal egg bank assemblages in riverine and floodplain sediments. *Hydrobiologia* 661:211-221.
- NING, N.S.P., D.L. NIELSEN, T.J. HILLMAN & P.J. SUTER. 2010a. The influence of planktivorous fish on zooplankton communities in riverine slackwaters. *Freshwater Biology* 55:360-374.
- NING, N.S.P., D.L. NIELSEN, W.L. PAUL, T.J. HILLMAN & P.J. SUTER. 2010b. Microinvertebrate dynamics in riverine slackwater and mid-channel habitats in relation to physico-chemical parameters and food availability. *River Research and Applications* 26:279-296.
- POFF, N. L. R., J. D. ALLAN, M. B. BAIN, J. R. KARR, K. L. PRESTEGAARD, B. D. RICHTER, R. E. SPARKS & J. C. STROMBERG. 1997. The natural flow regime. *Bioscience* 47:769-784.
- POOLE, G.C. 2002. Fluvial landscape ecology: addressing uniqueness within the river discontinuum. *Freshwater Biology* 47:641-660.
- RADER, R.B., M.C. BELK, R. HOTCHKISS & J. BROWN. 2011. The stream-lake ecotone: Potential habitat for juvenile endangered June Suckers (*Chasmistes liorus*). *Western North American Naturalist* 70:553-561.
- SAMWAYS, M. J. & D. A. B. STEWART. 1997. An aquatic ecotone and its significance in conservation. *Biodiversity and Conservation* 6:1429-1444.
- SMOCK, L., J. GLADDEN, J. RIEKENBERG, L. SMITH & C. BLACK. 1992. Lotic macroinvertebrate production in three dimensions: Channel surface, hyporheic, and floodplain environments. *Ecology* 73:876-886.
- STANFORD, J., M. LORANG, F. HAUER & J. JONES. 2005. The shifting habitat mosaic of river ecosystems. *Verhandlungen*

- Internationaler Vereinigung für Limnologie 29: 1-14.
- STATZNER, B. & B. HIGLER. 1986. Stream hydraulics as a major determinant of benthic invertebrate zonation patterns. *Freshwater Biology* 16:127-139.
- THOMASSON, K. 1963. Araucanian Lakes. Plankton studies in North Patagonia with notes on terrestrial vegetation. *Acta Phytogeographica Suecica* 47: 1- 141.
- THORP, J. H. & A. F. CASPER. 2002. Potential effects on zooplankton from species shifts in planktivorous mussels: a field experiment in the St Lawrence River. *Freshwater Biology* 47:107-119.
- THORP, J. H. & A. F. CASPER. 2003. Importance of biotic interactions in large rivers: an experiment with planktivorous fish, dreissenid mussels and zooplankton in the St. Lawrence River. *River Research and Applications* 19:265-279.
- TOCKNER, K. & J. STANFORD. 2002. Riverine flood plains: present state and future trends. *Environmental Conservation* 29:308-330.
- TOCKNER, K., D. PENNETZDORFER, N. REINER, F. SCHIEMER & J. V. WARD. 1999. Hydrological connectivity, and the exchange of organic matter and nutrients in a dynamic river-floodplain system (Danube, Austria). *Freshwater Biology* 41:521-535.
- TOCKNER, K., M. S. LORANG & J. A. STANFORD. 2010. River flood plains are model ecosystems to test general hydrogeomorphic and ecological concepts. *River Research and Applications* 26:76-86.
- TOWNSEND, C. R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of the North American Benthological Society* 8:36-50.
- VANNOTE, R. L., G. W. MINSHALL, K. W. CUMMINS, J. R. SEDELL & C. E. CUSHING. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37:130-137.
- VICTORIANO, P., I. VERA, V. OLMOS, M. DIB, B. INSUNZA, C. MUÑOZ-RAMÍREZ, R. MONTOYA, A. JARA & E. HABIT. 2011. Patrones idiosincráticos de diversidad genética de peces nativos del río San Pedro (cuenca del río Valdivia), un sistema de la región glaciada del sur de Chile. *Gayana (Zoología)* (*en prensa*).
- WARD, J. 1989. The four-dimensional nature of lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 8:2-8.
- WARD, J. V. & J. A. STANFORD. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems, En: *The Dynamics of Lotic Ecosystems*, T.D. Fontaine & S.M. Bartell (eds.), pp. 29-42. Ann Arbor Science, Ann Arbor.
- WARD, J., G. BRETSCHKO, M. BRUNKE, D. DANIELOPOL, J. GIBERT, T. GONSER & A. HILDREW. 1998. The boundaries of river systems: the metazoan perspective. *Freshwater Biology* 40:531-569.
- WILLIS, T. V. & J. J. MAGNUSON. 2000. Patterns in fish species composition across the interface between streams and lakes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:1042-1052.
- WINEMILLER, K.O., A.S. FLECKER & D.J. HOEINGHAUS. 2010. Patch dynamics and environmental heterogeneity in lotic ecosystems. *Journal of the North American Benthological Society* 29:84-99.
- WU, J. & O. L. LOUCKS. 1995. From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology* 70(4): 439-466.

Recibido: 02.01.12  
Aceptado: 27.02.12