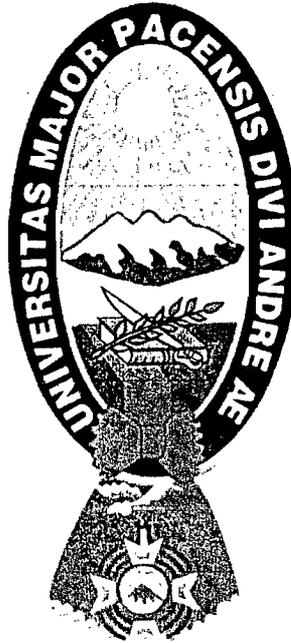


UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS
FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES
CARRERA DE BIOLOGÍA



TESIS DE GRADO PARA OPTAR AL TÍTULO DE
LICENCIATURA EN BIOLOGÍA

**ECOMORFOLOGÍA Y ECOLOGÍA ALIMENTARIA DEL GÉNERO *ORESTIAS*
(PISCES CYPRINODONTIFORMES) EN LA PUNA XEROFÍTICA DE LA
PROVINCIA DE SUD LÍPEZ, POTOSÍ BOLIVIA**

Postulante: Alexander Armando Flores Arzabe

Tutor: M. Sc. Julio Pinto Mendieta.

Asesor Científico: Ph. D. Carla Ibañez Luna.

LA PAZ – BOLIVIA

2013

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS
FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES
CARRERA DE BIOLOGÍA

Ecomorfología y ecología alimentaria del género *Orestias* (Pisces Cyprinodontiformes) en la puna xerofítica de la provincia de Sud Lípez, Potosí Bolivia.

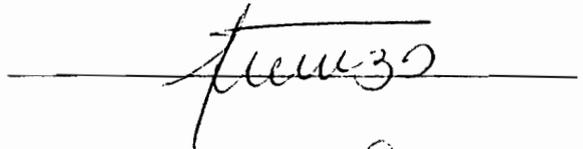
TUTOR

M. Sc. Julio Pinto Mendieta



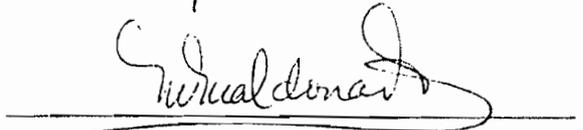
ASESOR CIENTÍFICO

Ph. D. Carla Ibañez Luna



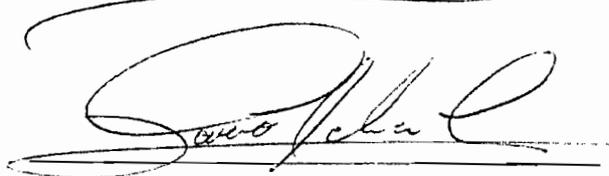
TRIBUNAL EVALUADOR

M.Sc. Mabel Maldonado



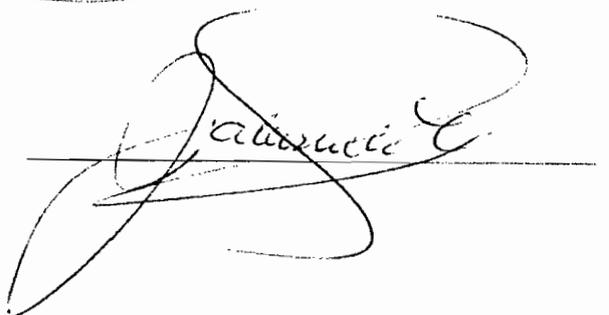
TRIBUNAL EVALUADOR

Ph. D. Darío Achá Cordero



JEFE DE CARRERA

Lic. Esther Valenzuela C.



*Este trabajo va dedicado con
mucho cariño a Silvia, Noél,
Holiver y Natalia. Por ser mi
principal fuente de motivación e
incentivo.*

*“Nuestra recompensa se encuentra
en el esfuerzo y no en el resultado.
Un esfuerzo total es una victoria
completa”.*
Mahatma Gandhi

AGRADECIMIENTOS

En primer lugar quiero agradecer a Carla Ibañez, por constituirse en un apoyo fundamental en mi formación profesional, apoyandome tangible e intangiblemente, con el fin de promover mi intelectualidad. Al mismo tiempo quiero agradecer al IRD (Instituto de Investigación para el Desarrollo) por ser la principal institución en proporcionar incentivo económico para este trabajo.

A Fernando Villarte, del Servicio Nacional de Áreas Protegidas (SERNAP), por facilitar la gestión de ingreso a la Reserva Nacional de Fauna Andina Eduardo Avaroa (REA). Al Ing. Milguer Vicuña director de la REA en Uyuni y especialmente a los guardaparques Irineo Berna, Maximo Verna y Grover Delgado, acogiendo y acompañando de una manera muy grata el trabajo dentro la reserva.

A Claudia Zepita y Marcelo Claire por su apoyo y buena voluntad en el trabajo de campo y laboratorio.

A Julio Pinto por la calidez y desprendimiento ofrecido en la Unidad de Limnología y especialmente por la tutoría de esta tesis. Al mismo tiempo agradecer al Instituto de Ecología (I.E.) de la UMSA.

A mis tribunales por su paciencia, voluntad y aportes en la revisión del documento de tesis.

A Jorge Molina por su desinterés en la enseñanza de evaluación e identificación de las muestras bentónicas, constituyéndose uno de los aportes más interesantes e importantes de mi tesis. A él, muchas gracias.

A mis compañeros y amigos Susi, Mirtha, Kelvin, Estefanía, Gustavo, Pamela, Mariela, Valeria, Katherine y Kiswara por su ayuda en el laboratorio.

A Emilia García del Herbario Nacional Bolivia-I.E. que me colaboró en la identificación de las macrófitas.

A Guido Miranda y Bernard Hugueny, por sus valiosas sugerencias en el análisis de los datos de dieta.

A Daniel Gutiérrez por su colaboración en la elaboración del mapa de ubicación de los puntos de muestreo.

Finalmente, a mis queridos compañeros de carrera Verónica, Fabiola, Susana, Rodrigo, Jorge y Antonio por brindarme su apoyo y su valiosa amistad.

INDICE DE CONTENIDO

INDICE DE CONTENIDO	4
INDICE DE TABLAS	7
INDICE DE FIGURAS	8
RESUMEN	9
1. INTRODUCCIÓN	10
2. OBJETIVOS	11
2.1. Objetivo general	11
2.2. Objetivos específicos	11
3. MARCO TEÓRICO	12
3.1 La cuenca del Altiplano	12
3.2 Características biológicas y ecológicas del género <i>Orestias</i>	13
3.3 Ecomorfología en peces	15
3.4. Ecología alimentaria en peces	15
3.4.1. Plasticidad trófica y disponibilidad de recurso	16
3.4.2. Variación ontogénica	16
3.4.3. Variaciones individuales	17
3.4.4. Variaciones espaciales y temporales	18
3.4.5. Estrategias alimentarias	18
4. METODOLOGÍA	19
4.1 Área de estudio	19
4.2 Puntos de muestreo y caracterización de los hábitats	20
4.3. Colecta de invertebrados acuáticos	21

4.4. Identificación y caracterización y morfológica	23
4.5. Determinación de la dieta	23
4.6. Análisis de datos	25
4.6.1. Dimorfismo sexual	25
4.6.2. Similitud morfométrica	25
4.6.3. Variaciones morfológicas	25
4.6.4. Oferta alimenticia	25
4.6.5. Determinación de la dieta	26
4.6.6. Variaciones en la dieta de ítems de invertebrados	26
4.6.7. Selectividad de presas	27
5. RESULTADOS	27
5.1. Características de los hábitats	27
5.2 Identificación de especímenes	30
5.3 Estadio gonadal y madurez sexual	31
5.4 Ecomorfología	32
5.4.1. Dimorfismo sexual según talla	32
5.4.2. Similitud morfométrica entre sistemas acuáticos	33
5.4.3. Variaciones morfológicas en machos y hembras	34
5.5. Ecología alimentaria	37
5.5.1. Oferta alimenticia	37
5.5.2. Determinación de la dieta en machos y hembras	39
5.5.3. Variaciones de dieta por ingesta de vertebrados en ambos sexos	41
5.5.4. Selectividad de presas en machos y hembras	42
6. DISCUSIÓN	47
6.1. Hábitats de <i>Orestias</i> cf. <i>agassizii</i>	47
6.2. Identificación de especímenes y dimorfismo sexual	48
6.3. Similitud y variabilidad ecomorfológica de <i>Orestias</i> cf. <i>agassizii</i>	49

6.4 Ecología alimentaria de <i>Orestias cf. agassizii</i>	51
6.5. Relación de la plasticidad morfológica y alimenticia de <i>Orestias cf. agassizii</i>	55
7. CONCLUSIONES	56
Recomendaciones	57
8. REFERENCIAS	59
ANEXOS	73
Anexo 1.	73
Anexo 2.	75
Anexo 3.	77
Anexo 4.	79

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Parámetros dimensionales de los sistemas acuáticos estudiados	28
Tabla 2. Parámetros físico químicos.	29
Tabla 3. Biota florística identificada para cada sistema acuático.	30
Tabla 4. Densidad de los distintos taxones de invertebrados.	38
Tabla 5. Valores de densidad, riqueza, índice de diversidad e índice de equidad de los ítems de invertebrados ofertados.	39
Tabla 6. Valores de densidad, riqueza, índice de diversidad e índice de equidad de los ítems demandados de invertebrados en machos.	41
Tabla 7. Valores de densidad, riqueza, índice de diversidad e índice de equidad de los ítems demandados de invertebrados en hembras.	42
Tabla 8. Selectividad de presas en machos.	45
Tabla 9. Selectividad presas en machos.	46

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Niveles altitudinales de los paleolagos.	12
Figura 2. Mapa del área de estudio y puntos de muestreo.	22
Figura 3. Método de pesca.	23
Figuras 4. Mediciones realizadas a ejemplares examinados.	24
Figura 5. Caracterización granulométrica del río.	29
Figura 6. Número de individuos por sexo y estadio gonadal.	31
Figura 7. Diferencias de tamaños según largo estándar (LS).	32
Figura 8. Clúster de similitud morfométrica entre cuerpos de agua para machos.	33
Figura 9. Clúster de similitud morfométrica entre cuerpos de agua para hembras.	34
Figura 10. Análisis de componentes principales (ACP) en machos.	35
Figura 11. Análisis de componentes principales (ACP) en hembras.	36
Figura 12. Frecuencia de ocurrencia de ítems alimenticios generales en machos.	40
Figura 13. Frecuencia de ocurrencia de ítems alimenticios generales en hembras.	40
Figura 14. Frecuencia de ocurrencia de ítems a detalle (invertebrados) en machos.	43
Figura 15. Frecuencia de ocurrencia de ítems a detalle (invertebrados) en machos.	44

RESUMEN

El género *Orestias* reúne pequeños peces de ecosistemas acuáticos de altura de la cordillera de los Andes. Es un género endémico que contiene gran importancia paleológica, biogeografía y ecológica por ser el único representante de los ciprinodóntidos en todo el continente Sudamericano. En Sud Lípez, una región del suroeste del Altiplano boliviano, los peces del género *Orestias* se encuentran adaptados a ambientes acuáticos considerados como extremos por presentar alta radiación solar, baja presión atmosférica y drástica diferencia de la temperatura diaria. Es así que en el presente trabajo se vio necesario estudiar algunas características ecomorfológica y de ecología alimenticia del género *Orestias* en cuatro ambientes de la región, el bofedal Quetena Grande, el bofedal Celeste, la laguna Chipapa y el río Sol de Mañana; de los cuales se realizó una descripción y caracterización física, química y biológica. Se identificaron los peces colectados, se les tomaron medidas morfométricas, se evaluó la oferta de alimento y se determinó su tipo de dieta. Los bofedales fueron los ambientes con características físicas, químicas y biológicas más estables por presentar aguas con mayor temperatura, pH más neutros, conductividades bajas y mayor densidad-diversidad de la vegetación acuática. Los peces fueron clasificados como *Orestias* cf. *agassizii*, con dimorfismo sexual siendo generalmente las hembras más grandes que los machos. En el análisis de similitud morfológica del promedio de machos y hembras por cuerpo de agua se evidenció mayor disimilitud (<50% de similitud) entre poblaciones. A partir de este resultado se analizó la morfología individual por pez, separando hembras de machos, donde el ACP mostró dos grupos que contenían representantes de todos los cuerpos de agua demostrando la alta variabilidad morfológica que no solo se daría entre poblaciones sino que también dentro estas poblacional. Posiblemente, ésta diferencia en los grupos de las ACP's esté asociado a la aptitud locomotora de los peces. La dieta de ítems generales mostró que para ambos sexos la ingesta de alimento vegetal u otro como sedimentos o escamas, son considerados como ocasionales, no obstante se puede categorizar a estos peces como omnívoros facultativos dependientes de su nicho trófico, como en el caso de peces de bofedales. Según la diversidad de consumo de los ítems de invertebrados, en general, estos peces son eurípagos; aun así, van a preferir seleccionar larvas blandas de insectos y pequeños crustáceos (ostrácodos, copépodos y cladóceros). La plasticidad fenotípica de los *Orestias* de Sud Lípez demostrada por la gran variabilidad morfológica entre los especímenes, posiblemente se vería reflejada por la ocupación de determinado micro-hábitat, esta variabilidad fenotípica puede estar asociado principalmente al recurso alimenticio, por la plasticidad de estos peces hacia dicho recurso, ocupando distinto nivel trófico entre y dentro los distintos sistemas acuáticos estudiados.

1. INTRODUCCIÓN

Los sistemas hídricos de la región altiplánica pertenecientes a la cordillera de los Andes poseen una importante biota acuática, adaptadas a características particulares como la alta radiación solar y alto contenido iónico (sales), además de interesantes e importantes relaciones biogeográficas, como el origen híbrido de distintas especies establecidas por diferentes procesos de distribución a través de toda la cordillera o eventos de dispersión y extinción, ligados a deformaciones de la corteza terrestre, colisión de placas tectónicas, levantamientos, efectos del clima sobre el paisaje y desarrollo del paisaje (Molina 2007; Villwock 1983; Molina *et al.* 2008; Scott 2010). Estos ecosistemas albergan al único género de peces representante de los Cyprinodontidae en el continente Sudamericano, los *Orestias Valenciennes* 1839. Los peces de este género, que no tienen aletas pélvicas, rasgo que los hace particulares comparandolos con el resto de los géneros de la familia, se encuentran restringidos geográficamente a las áreas interandinas, tiene alto valor paleoecológico y tiene al Lago Titicaca como su centro de distribución ((Parenti 1981; Arratia 1982; Parenti 1984).

Los peces del género *Orestias* habitan principalmente entre las macrófitas acuáticas donde se refugian, alimentan y reproducen, sin embargo los distintos sistemas acuáticos por sus características pueden disponer una variabilidad de microhábitats y distintos recursos alimenticios (Pinto & Vila 1987; Villwock & Sienknecht 1996; Riveros *et al.* 2012). Los estudios sobre dieta del género *Orestias*, mencionan en general, un comportamiento omnívoro, sin embargo, por la diversidad de hábitats que dispone, revela una gran plasticidad alimenticia cómo morfológica, ocupando distintos niveles tróficos y que al parecer responden como una adaptación a su medio (Lauzanne 1982; Pinto & Vila 1987; Fedatto *et al.* 2001; Teixeira & Bennemann 2007; Riveros *et al.* 2012). Tales características, hace que estudiar la ecomorfología como la ecología alimenticia de estos peces sea fundamental para entender en cierto grado su permanencia en ambientes extremos, como es el caso de los sistemas hídricos de Sud Lípez, con características físico-químicas tan particulares (Vila & Pinto 1986; Rothschild & Mancinelli 2001; Marquez *et al.* 2009).

La información en relación a aspectos biológicos y ecológicos del género *Orestias* en la provincia de Sud Lípez del departamento de Potosí, es escasa pero existen importantes estudios regionales realizados en cuerpos de agua aledaños a esta zona, estos estudios se basan principalmente en análisis sistemáticos, filogenéticos y citogenéticos, llegando a identificarse siete especies chilenas del género *Orestias*, de los cuales Villwock & Sienknechat (1996) y (Lüssen 2003) discrepan, indicando que todas las especies de este género presentes en Chile serían representantes de una única bioespecie, tratándose en el presente caso de *Orestias agassizii*. Por otro lado los estudios de alimentación del género *Orestias* en Chile, indican que la divergencia de dieta de las especies no es solamente entre

peces de distinta longitud sino ésta es además diferente entre machos y hembras influyendo la distribución de estos peces en el ecosistema (Pinto & Vila 1987; Guzmán & Sielfeld 2009; Riveros *et al.* 2012).

En Sud Lipez, se tiene un sistema hídrico caracterizado por la presencia de ríos, lagunas y bofedales, interconectados y/o aislados entre ellos (Chaffaut 1998, Montes De Oca 1997; Molina 2007), de los cuales De la Barra *et al.* (2009), en su trabajo de morfología del género *Orestias* en la puna meridional de Bolivia, tomando en cuenta algunos sistemas de Sud Lipez, encontraron que la variabilidad morfológica de peces de bofedales se incluye dentro a la referida para ríos y que la variabilidad en lagunas es diferente a estos; mencionando que estas diferencias morfológicas muestran una gran plasticidad del género hacia las condiciones ambientales.

Es por este motivo que se plantea la interrogante: ¿cómo la variación morfológica del género *Orestias* se relaciona con el tipo de dieta y condiciones de hábitat, permitiendo su presencia en la puna xerofítica de la provincia de Sud Lipez y que además favorece su permanencia en estos ambientes acuáticos aislados y extremos?

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo General

Caracterizar las variaciones ecomorfológicas y alimenticias de peces del género *Orestias* en los distintos ambientes acuáticos de la puna xerofítica de la provincia de Sud Lipez, del departamento de Potosí.

2.2. Objetivos específicos

- Describir las características físicas, químicas y biológicas de los hábitats de peces del género *Orestias* en Sud Lipez.
- Determinar las características morfométricas de las poblaciones del género *Orestias* y su relación ecomorfológica con los cuerpos de agua en los que habita.
- Conocer la oferta alimenticia de macro y micro invertebrados acuáticos de los distintos sistemas acuáticos de Sud Lipez donde habita el género *Orestias*.
- Determinar el tipo de dieta, el tipo de selección y preferencia de ítems de invertebrados acuáticos de peces del género *Orestias* en los distintos ambientes acuáticos de Sud Lipez.

3. MARCO TEÓRICO

3.1. La cuenca del Altiplano

La región del Altiplano sudamericano se extiende entre los 11° y 23° latitud sur, es una extensa cuenca dispuesta entre la cordillera Occidental y cordillera Oriental de los Andes de Perú, Bolivia, Chile y Argentina. Es una gran planicie de origen sedimentario, que presenta un suave pendiente norte-sur, encontrándose entre los 3700 m y 4600 m de altitud (Molina 2007). La cuenca formada en esta planicie es de carácter endorreico porque el agua solo escurre hacia algunos grandes lagos y salares pero no tiene desagüe hacia el mar. En Bolivia, la cuenca del Altiplano, ocupa una superficie aproximada de 146.000 km² (73% de la superficie total del Altiplano) (Molina 2007).

La intensa actividad volcánica y sedimentaria durante el Terciario y el Cuaternario hicieron que se formen grandes y diversos lagos, transformándose algunos en cuencas evaporíticas de distintos tamaños, siendo ellos algunos de los salares actualmente conocidos (Chong, 1988). Las fluctuaciones ocurridas durante el Pleistoceno afectaron a los niveles hidrológicos de la cuenca altiplánica, por lo que en la región se registraron períodos húmedos y secos, comprobados por la formación de distintos paleolagos (lagos antiguos) en la región (Placzek *et al.* 2006; Araya *et al.* 1996; De la Barra 2010) (Figura 1).

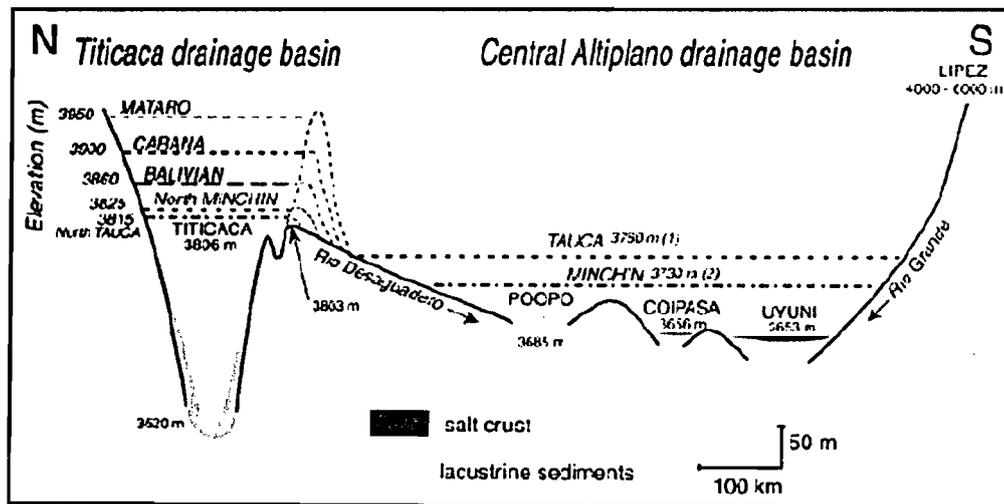


Figura 1. Distintos niveles altitudinales de los paleolagos formados de norte a sur en la cuenca del altiplano (Scott 2010).

El paleolago Tauca formado entre el período 26.000 y 13.000 años antes del presente, tenía un nivel máximo alrededor de los 3780 m de altitud y abarcó una extensión de 60.000 Km² (Figura 1). Este lago ocupó las cuencas de la parte central y sur del Altiplano, uniendo a los

actuales salares de Uyuni y Coipasa con el lago Poopó, además de haberse conectado con varios lagos y salares más pequeños del sudoeste de Potosí, que se supone son remansos de éste antiguo lago, llegando hasta el extremo sur del Altiplano que actualmente corresponde al noreste del territorio chileno (Lavenu *et al.* 1984; Sylvestre *et al.* 1999; Formari *et al.* 2001; Fritz *et al.* 2004)

En Bolivia, la provincia biogeográfica del Altiplano posee un clima predominantemente xérico, con dos regímenes de precipitación: una temporada seca (de abril a octubre) y otra húmeda (de noviembre a marzo), con precipitaciones de 1100mm/año en el norte hasta 100mm/año en el suroeste, presentando muy baja humedad relativa durante todo el año, sin embargo la subregión de la llanura Altiplánica es dividida en dos sectores, el pluviestacional y el xérico (Miranda & Argollo 2002; Navarro & Maldonado 2002). Los cuerpos de agua formados en esta llanura se encuentran influenciados por un gradiente topográfico (altitudinal) y otro climático (cuencas húmedas y cuencas xéricas), afectando de norte a sur la mineralización de sus aguas, donde la salinidad aumenta de 0,5 g/l hasta más de 300g/l en los salares.

El sector xérico de la llanura Altiplánica comprende el sur del departamento de La Paz, una gran parte del territorio de los departamentos de Oruro y Potosí. Este sector es incluido hidrográficamente en la subcuenca del Desaguadero, Poopó, Coipasa y Uyuni; conformando una red fluvial completa que es afluente de la misma cuenca endorreica con origen en la cordillera así como en la misma llanura, en la cual se forman ríos (los dos más importantes el Desaguadero y el Grande de Lípez) como también manantiales superficiales asociados a un tipo de vegetación en particular de crecimiento en cojín, denominados “bofedales”, dispuestos en cercanías a las cadenas montañosas (Montes De Oca 1997; Navarro & Maldonado 2002; De la Barra 2010).

3.2. Características biológicas y ecológicas del género *Orestias*

El género *Orestias* pertenece a la familia Cyprinodontidae, del orden de los Cyprinodontiformes. El género agrupa a 42 especies endémicas de las áreas interandinas de los sistemas de altura de la cordillera de los Andes, distribuidas en cuatro complejos: *cuvieri* (4 especies), *mulleri* (5 especies), *gilsoni* (10 especies) y *agassii* (23 especies) (Parenti 1984). La primera colección de especímenes del género se encuentra en Francia, que fue llevada a finales de los años treinta del siglo XIX, con la cual Valenciennes en 1839, definió el género *Orestias*, describiendo la primera especie como *Orestias agassizii*, Valenciennes 1846, para el lago Titicaca (Villwock 1983). La distribución del género *Orestias* actualmente tiene un rango que se extiende desde la provincia de Ancash (lago Laska, 9°S) en el centro del Perú, pasando por toda la cuenca altiplánica de Bolivia, hasta la provincia de Antofagasta (en pequeños cuerpos de agua, 23°S) en el norte de Chile (Parenti 1984).

Las características principales en relación a la morfología de peces del género *Orestias* son las siguientes: ausencia de aletas ventrales, escamación irregular en la zona de la cabeza, vientre y región antero-posterior de la cabeza, mandíbulas con dientes cónicos dispuestos en dos filas en la mandíbula inferior (Arratia, 1982; Vila *et al.* 2009). Es importante mencionar que la mayoría de las especies del género presentan un marcado dimorfismo sexual (Parenti 1984), siendo este rasgo particularmente común en *O. agassizii*, presentando hembras de mayor tamaño al de los machos. Otros aspectos que marcan el dimorfismo sexual en esta especie son: mayor número de radios en las bases de las aletas (dorsal, pectoral y caudal) en machos que en hembras (Tchernavin 1944), presencia de espinas en forma de peine en los radios de las aletas en machos (también se pueden encontrar en hembras maduras) y el tamaño de las aletas dorsal y caudal en proporción al cuerpo son mucho más grandes que las de las hembras (Lauzanne 1982).

Los peces del género *Orestias* habitan ambientes muy diversos, casi siempre refugiados entre la vegetación macrofítica, se pueden encontrar en ríos de baja pendiente hasta ríos con alta velocidad, de sustratos finos (limos) hasta gruesos (cascajo), lagos de gran tamaño, profundidad y altitud (p.e. lago grande del Titicaca, lago Arapa, lagunas de la Hichu Kkota), lagunas someras (p.e. lago menor del Titicaca, laguna de Achocalla y Uni), bofedales y pequeñas charcas (Pinto & Vila 1987; De la Barra *et al.* 2009; Herbas 2011; De la Barra 2012 (in press)). Estos sistemas lénticos y lóticos pueden estar poco ionizados hasta presentar valores altos de salinidad, como también pueden tener temperaturas extremas de aguas termales hasta aquellas que sufren congelamiento durante la noche, madrugada y gran parte de la mañana; convirtiendo a estos sistemas en ambientes extremos para la biota acuática presente en ellos (Vila & Pinto 1986; Lauzanne 1991; Rothschild & Mancinelli 2001; Vila, Pardo *et al.* 2007; De la Barra *et al.* 2009).

En relación a la dieta del género, ésta varía entre las distintas especies, por ejemplo se tiene a especies del Lago Titicaca como *O. luteus* y *O. albus* que se alimentan de crustáceos y gasterópodos, *O. pentlandi* que se alimentaba principalmente de algas filamentosas y cladóceros y *O. ispi* una especie pelágica que se alimenta del zooplancton (Eigenmann & Allen 1942). *O. agassizii*, la especie con mayor rango de distribución a lo largo del Altiplano, es un pez carnívoro, que ajusta su dieta de acuerdo a la oferta alimenticia, pudiendo presentar a distintitos ítems alimenticios como principales (Guzmán & Sielfeld 2009). Cambia las proporciones de su dieta entre sexos como entre épocas, donde tiene episodios de mayor consumo de zooplancton y/o macroinvertebrados como principales ítems (Hurlbert *et al.* 1986; Pinto & Vila 1987; Lauzanne 1991; Northcote 2000; Maldonado 2005; Vila *et al.* 2007; Guzmán & Sielfeld 2009; Herbas 2011). Lüssen (2003) describe como principales componentes nutricionales para *O. agassizii* al: zooplancton (crustáceos), larvas de insectos, moluscos y alimentos de origen vegetal (algas y

macrófitas); a su vez los individuos de *O. agassizii* deben ser considerados como generalistas tróficos, que apenas se diferencian en su dieta (Loubens 1989; Thomann 1990).

3.3. Ecomorfología en peces

La ecomorfología tiene como idea fundamental ver la correlación entre las formas de los organismos y sus modos de vida, actuando el medio ambiente sobre el fenotipo del organismo a través de presiones selectivas, selección que actúa usando los recursos disponibles en el medio ambiente (Norton *et al.* 1995). Las variaciones morfológicas entre las especies reflejan principalmente el uso diferenciado de recursos y como consecuencia diferencias ecológicas, siendo equivalente la similaridad morfológica y ecológica entre las especies (Gatz 1979; Pianka 2000). Pero muchas veces las características morfológicas semejantes entre especies indicarían un uso compartido de recurso, el cual influye al proceso evolutivo de competencia y que posibilitan la coexistencia de especies (Ward-Campbell *et al.* 2005).

La hipótesis ecomorfológica considera que la morfología de las especies puede ser similar dentro un mismo grupo ecológico y diferente entre otros grupos ecológicos dependiendo de la naturaleza del recurso y la estrategia que aplican para usarlo. Así mismo, llega a considerar que las variaciones morfológicas son respuesta a presión selectiva, produciendo el fenómeno de convergencia, que se traduce en la similitud morfológica de especies que no están filogenéticamente relacionadas (Winemiller 1991; Casatti & Castro 2006).

Se cree que un conjunto dado de caracteres morfológicos indicarían un ajuste a una dimensión de nicho ecológico dado, haciendo posible hasta cierto punto una predicción puntual de la distribución de las especies en el ambiente (Watson & Balon 1984; Beaumord & Petreire 1994) o que se hagan delimitaciones de grupos tróficos (Hugueny & Pouilly 1999; Pouilly *et al.* 2003). Al examinar la morfología de un pez se pueden inferir el tipo de natación, el uso de hábitat y la ecología trófica de una especie. (Gatz, 1979; Norton *et al.* 1995). Uno de los principales recursos es el trófico, permitiendo la separación de las especies de peces que coexisten en un mismo ambiente (Ross 1986). Según la hipótesis ecomorfológica, la morfología y las variaciones de la misma entre las especies influyen en la dieta determinando la variación del alimento, la habilidad y uso de la presa (Ruzzante *et al.* 1998).

3.4. Ecología alimentaria en peces

La ecología alimentaria ha sido usada para evaluar de varios procesos interactivos entre peces, cuyo espectro alimenticio puede ser influenciado tanto por las condiciones ambientales como por la biología de cada especie (Winemiller 1989). El origen del concepto de flexibilidad o plasticidad trófica postulado por Hartley (1948) se define como

la habilidad de una especie en tomar provecho de una fuente alimenticia más ventajosa en un tiempo dado (Gerking 1994). Estudios de ecología trófica han revelado una considerable versatilidad alimenticia para la mayoría de los teleósteos, este es un aspecto particularmente marcado en la ictiofauna tropical (Lowe-McConnell, 1999), donde la mayoría de los peces cambian de un alimento a otro, tan pronto ocurran alteraciones en la abundancia relativa del recurso alimenticio en uso (Goulding 1980; Gerking 1994), con la figura de que la dieta refleja la disponibilidad del alimento en el ambiente. Son cinco los factores que definen la ecología alimentaria en peces, descritos a continuación.

3.4.1. Plasticidad trófica y disponibilidad de recursos

La causa para que los peces tengan un amplio consumo de ítems alimenticios podría estar explicada por la sensación de hambre, haciendo que los peces consuman presas menos preferidas, a medida que las presas preferidas disminuyen, aumentando la tasa de ganancia energética, porque si fuesen en busca del ítem preferido les implicaría un alto costo energético para su búsqueda y captura (Dill 1983).

El diseño básico de la estructura bucal de los peces, hace que tengan la viabilidad de un amplio espectro alimenticio, que les permite a la mayoría de los teleósteos alimentarse por succión, el agua que contiene el alimento es aspirada hacia adentro de la boca por un rápido aumento del volumen de la cavidad bucal, lo que crea una presión negativa al abrirse la boca (Gerking 1994; Wootton 1999).

La plasticidad trófica en la literatura, involucra frecuentemente, la categorización de peces como: *generalistas* (sin preferencias acentuada por una fuente alimenticia, utilizando un amplio espectro de alimentos); *especialista* (con dieta restringida a un número relativamente pequeño de ítems y usualmente presentando adaptaciones morfológicas-tróficas) y *oportunistas* (que se alimenta de una fuente inusual a su dieta o hacen uso de una fuente alimenticia abundante) (Gerking 1994, Fedatto *et al.* 2001).

Un gran número de especies presenta amplia adaptabilidad trófica, siendo generalistas, lo que significa que son potencialmente capaces de utilizar todos los recursos alimenticios que estén adecuados a su táctica de captura, aparato digestivo y capacidad digestiva (Gerking 1994; Wootton 1999). A pesar que las especializaciones tróficas en peces son excepciones de estrategia alimenticia, es importante mencionar el hecho de que las dietas más especializadas tienen cierta flexibilidad en su composición (Fedatto *et al.* 2001)

3.4.2. Variación ontogénica

Diferencias en la dieta de peces, también se encuentran en distintos estadios de crecimiento, principalmente por la diferencia de la demanda energética y por limitaciones morfológicas

La mejora en la capacidad de búsqueda de alimento, es importante para la supervivencia, aumentando la tasa de crecimiento y la reducción de la vulnerabilidad a ser depredados, siendo ésta la causa más probable de la mortalidad de las larvas (Cowan *et al.* 1997). La plasticidad de forrajeo relacionada al desarrollo ontogenético se limita al consumo de plancton, esto en la mayoría de los peces, habiendo un predominio de zooplancton, especialmente copépodos en peces marinos y cladóceros en peces dulceacuícolas (Houde 1997; Gerking 1994).

De esta forma, especies que son herbívoras de adultos, de jóvenes su alimento es animal. En especies carnívoras el cambio se da sucesivamente de zooplancton a larvas y pupas de insectos, llegando a ser especies piscívoras de adultos (Wootton 1999). Alevinos de pequeño tamaño pueden consumir temporal y significativamente fitoplancton, precediendo al consumo de zooplancton (Gerking 1994).

3.4.3. Variaciones individuales

Las diferencias individuales, son un factor importante en la ecología alimentaria, es así que Darwin (1877) determina a estas variaciones como las base de la evolución. Aunque él se refiere a las variaciones morfológicas, su argumento es igualmente aplicable a variaciones comportamentales y fisiológicas, pues estos tres aspectos están fuertemente ligados e influenciados entre sí.

La experiencia del pez en la manipulación y búsqueda de su alimento puede ser un factor de diferencias intrapoblacionales derivado del “*training bias*” que se traduce como la preferencia de los peces al tipo de alimento que se ha consumido recientemente (Dill 1983). El proceso de exploración de recursos alimenticios, como variabilidad individual, frecuentemente lleva a un polimorfismo trófico, y consecuentemente, al surgimiento de morfotipos, que son formas de una misma especie de diferente hábitat, dieta y morfología, coexistiendo simpátricamente (Fedatto *et al.* 2001). La aparición de morfotipos de peces es más común en lagos (Wimberger 1994), especialmente en aquellos menos diversos que casi siempre incluye especies pelágicas y bentónicas.

Las diferencias intrapoblacionales en la morfología trófica están asociadas a la acción de forrajeo de diferentes presas, llevando a una completa separación del tipo de alimento capturado, haciendo que la dieta sea independiente del morfotipo. Por ejemplo, las aletas pectorales largas están relacionadas a capturas lentas y precisas de bentos, en cambio aletas

pectorales cortas están asociadas a movimientos rápidos para la búsqueda de alimento en la columna de agua (Ehlinger 1990; Wootton 1999). Aunque el conocimiento de estos mecanismos aún no son claros.

Winberger (1991, 1992) afirma que la dinámica del tejido óseo de los peces está en constante remodelación en respuesta a estímulos mecánicos, factor predominante en la aparición de polimorfismo trófico. El proceso de ingesta de diferentes tipos de alimentos en peces, da como resultado cambios en la tensión y presión ósea, llevando a la remodelación, alterando la morfología del pez.

3.4.4. Variaciones espaciales y temporales

Las alteraciones y cambios en la dieta de peces pueden estar reguladas por modificaciones espaciales y temporales de su hábitat, dado que en espacios y épocas distintas durante el año se disponen de diferentes condiciones abióticas y de oferta alimenticia. La estacionalidad se modela en las regiones templadas, principalmente por la temperatura y fotoperiodo (Payne 1986), entre tanto la mayoría de las aguas tropicales muestran variaciones estacionales causadas principalmente por oscilaciones hidrométricas, que llevan a inundaciones de extensas áreas, expandiendo el ambiente acuático (Lowe-McConnell 1999).

La importancia del régimen hidrológico en el hábito alimenticio de peces se refleja en la estacionalidad de la dieta, enfatizando que los cambios hidrológicos afectan tanto a la cantidad como a la calidad del alimento (Goulding 1980; Junk 1980; Gerking 1994; Wootton 1999). Las poblaciones de peces en ambientes hidrológicamente variables presentan mayor diversidad trófica y de hábitat, siendo más resistentes que las especies especialistas de ambientes estables (Fedatto *et al.* 2001).

3.4.5. Estrategias alimenticias

Los peces tienen diferentes estrategias y/o tácticas que son usadas para la obtención de recursos alimenticios (Vazzoler 1996). La adquisición de determinado ítem alimenticio es precedida por un proceso que usualmente involucra búsqueda, detección, captura, manipulación e ingestión (Zavala-Camin 1996; Wootton 1999). Comportamientos alimenticios distintos entre especies e individuos afectan directamente a la habilidad de sacar provecho de una amplia gama de recursos alimenticios disponibles para los peces en el medio acuático (Zavala-Camin 1996).

La etapa de búsqueda de alimento depende de estado de hambre del pez, que a su vez es controlado por la interacción entre la cantidad de alimento en el estómago y el nivel de metabolitos en la circulación sanguínea del pez (Dill, 1983; Wootton 1999). La búsqueda es

orientada por los órganos de los sentidos, así como la detección y la captura. Cada especie utiliza sus los órganos más desarrollados: olfato, receptores eléctricos, visión, línea lateral, oído y tacto (Zavala-Camin 1996). Factores como competición, riesgo de ser depredado y aprendizaje influyen en lo mencionado anteriormente (Dill 1983).

La caracterización de estrategias y tácticas dentro del comportamiento de peces es escasa, y la poca información se limita a trabajos realizados en acuarios, existiendo recientes estudios de observación directa en condiciones naturales, a través del uso de técnicas de buceo que están siendo utilizadas en el estudio de ecología de peces (Sabino & Castro 1990; Sabino & Zuanon 1998).

4. METODOLOGÍA

4.1. Área de estudio

La región de Sud Lipez, provincia del departamento de Potosí, se encuentra al extremo suroeste de Bolivia, ubicada entre los 21°16' y 22°53' S y entre 66°13' y 68°00' W, dentro del cual se encuentra la "Reserva Nacional de Fauna Andina Eduardo Avaroa" (REA) (Montes De Oca 1997; Rocha 1994; Molina 2007). El territorio de Sur Lipez tiene como rasgo común el estar constituido por dos elevadas cuencas altiplánicas de la llamada "Puna Salada", la altitud promedio de la Puna en la mitad occidental del territorio supera los 4.000 m de altitud. En la base y fondo de las cuencas abundan las lagunas y ríos, con presencia de bofedales, a las que afluyen radialmente pequeños arroyos (Pourrut & Covarrubias 1995; Rocha & Quiroga 1996; Molina 2007).

La región se caracteriza principalmente por presentar lagunas de colores, con diferente composición físico-química predominantemente salinas, muchas de las cuales han llegado a formar pequeños salares siendo relictos de estos (Rocha 1994; Molina 2007;). Es una región con amplia oscilación térmica diaria que puede llegar a extremos de -25°C a +25°C, predominantemente árida, con una precipitación media anual de 65mm, por lo que es particularmente sensible a cambios en su hidrología, tiene intensa radiación solar, fuertes vientos y baja presión atmosférica (Rocha 1997; Rocha 1994; Rocha & Quiroga 1996). El invierno es seco (mayo-agosto) y con algunas lluvias durante el verano (diciembre-abril) (Molina 2007). La presión sobre los escasos recursos hídricos existentes proviene sobre todo de la minería, además que el acuífero sería gravemente afectado con la posible construcción de una planta geotérmica dentro la Reserva (Olivera *et al.* 2006).

El turismo es una de las principales actividades económicas de la región, el ingreso de turistas a la Reserva Eduardo Avaroa es la más importante en Bolivia, llegando hasta más de 80.000 visitantes en los últimos años, quienes dejaron importantes ingresos por su visita (Olivera *et al.* 2006). La región cuenta con múltiples atractivos turísticos, como la laguna

Colorada, la laguna Verde, la fauna altoandinas terrestre, las espectaculares formaciones geológicas y fuentes hidrotermales (Rocha 1997; Olivera *et al.* 2006; Molina 2007).

4.2. Puntos de muestreo y caracterización de los hábitats

Los puntos de muestreo se eligieron de acuerdo a la presencia de poblaciones de peces del género *Orestias* en los distintos cuerpos de agua de la zona de estudio. Los puntos fueron elegidos, posterior a una previa expedición hecha en 2008 por el proyecto *Fish Loss* (IRD 2008), del cual forma parte esta investigación. Se establecieron cuatro cuerpos de agua a ser muestreados, los cuales fueron: bofedal Quetena Grande (22°19'2.41"S, 67°22'10.84"W), bofedal Celeste (22°13'45.61"S, 67° 6'19.81"W), laguna Chipapa (22°11'35.12"S, 67° 6'30.74"W) y río Sol de Mañana (22° 7'39.16"S, 67°15'58.96") (Figura 2). Los muestreos fueron tomados del 8 al 11 de agosto del 2011. El método de pesca fue por red Sakkáña (Figura 3).

Se tomaron datos puntuales de los parámetros físico-químicos a 20 cm de profundidad en cada área donde se realizaron las pescas. La temperatura, pH y conductividad se midieron mediante un equipo multiparamétrico WTW modelo MultiLine®3430. El oxígeno disuelto fue medido mediante un equipo HACH modelo HQd con sonda IntelliCAL™. Estos parámetros fueron tomados en la zona litoral y pelagial de la laguna.

En el río Sol de Mañana se hizo una caracterización granulométrica del sustrato, lanzando 10 veces al azar una cuerda de 12 m, marcada cada metro, en un transecto de 10 m del río. Se realizó la lectura del tipo de sustrato en cada marca de la cuerda, lanzada 10 veces. El sustrato se clasificó en: piedra gruesa (PG), piedra fina (PF), cascajo grueso (CG), cascajo fino (CF), grava gruesa (GG), grava fina (GF), arena (A), vegetación (VEG) (Wentworth 1922)

Posteriormente se colectaron muestras cualitativas del perifiton, limpiando y raspando rocas y vegetación de áreas representativa en las pozas y zona litoral de la laguna. Posteriormente se filtró los raspados en tamices con una abertura de malla de 50 µm, se etiquetó y fijó las muestras con formaldehído al 5%. En el laboratorio de Plancton de la Unidad de Limnología, utilizando un microscopio óptico (Zeiss-Standar KF-2 de 100x) y claves de Stevenson *et al.* (1996), Entwistle *et al.* (1997), Wehr & Sheath (2003), Lange-Bertalot (2005) y Brodie & Lewis (2007) se identificó cualitativamente a los géneros de algas más comunes y por lo tanto más abundantes de cada cuerpo de agua.

Del mismo modo, en el área donde se colectó el perifiton, con la ayuda de una pala se colectaron muestras de plantas macrófitas sumergidas y flotantes, prensándolas entre periódicos para su posterior secado. Las plantas fueron identificadas, hasta nivel de género y otras hasta especies, en el Herbario Nacional de Bolivia de la Universidad Mayor de San

Andrés, utilizando la clave de Raynal-Roques (1991) y la guía ilustrada de macrófitas de Maldonado (2011).

4.3. Colecta de invertebrados acuáticos

Por la dificultad de encontrar una metodología cuantitativa estándar que permita colectar conjuntamente comunidades de macro y micro invertebrados (bentos y zooplancton), se determinó que los datos obtenidos sean considerados como semi-cuantitativos, medidas por unidad de esfuerzo, considerando que sobre todos los ambientes se utilizó la misma metodología y el mismo tiempo de colecta. Para cada cuerpo de agua se tomó una muestra compuesta de dos colectas de zooplancton mediante una caja Schindler Patalas con volumen de 5 litros y malla de 75 μm , dispuesta al medio de las pozas y en la parte más alejada del litoral aguas adentro de la laguna. Para la colecta de macro invertebrados bentónicos, y en cada uno de los ambientes, inicialmente se colectó una muestra utilizando una Red de Mano, haciendo movimientos enérgicos entre la vegetación sumergida durante 30 segundos. Posteriormente, también para el bentos, se obtuvo una muestra compuesta de tres colectas en cada ambiente, para la cual se utilizó una Red Surber (0.09 m^2), haciendo las colectas en las pozas de los bofedales, en la parte litoral de la laguna y en tres microhábitats del río (poza con vegetación, grava y arena). Ambos colectores para bentos tenían mallas de 250 μm de apertura.

Las colectas se realizaron en micro hábitats aledaños y parecidos al de la pesca, donde también había abundancia de peces. Todas las muestras fueron dispuestas en frascos debidamente etiquetados y que contenían formaldehído al 5%. Finalmente, las muestras fueron llevadas a las áreas correspondientes del laboratorio de Limnología (Plancton y Bentos) donde fueron lavadas, separadas, cuantificadas e identificadas bajo un estereomicroscopio (WILD® M3, Heerbrugg, Switzerland, 50X) y un microscopio óptico (Zeiss-Standard KF-2 de 100x). Se utilizaron las claves de Smirnov *et al.* (1963), Lewis (1972), Del Castillo (1992), Smirnov (1992), Lopretto & Tell (1995), Alonso (1996), Flössner (2000) y Dumont & Negrea (2002) para identificar el zooplancton; y las claves de Dejoux (1991a-b-c), Ruiz-Moreno *et al.* (2000), Epler (2001), Rosso *et al.* (2004), Angrisano & Sganga (2009), Archangelsky (2009), Cuezco (2009), Marchese (2009) y Mazzucconi *et al.* (2009) para identificar a los macro invertebrados bentónicos. Una gran mayoría de ambas comunidades acuáticas fueron identificadas hasta nivel de género.

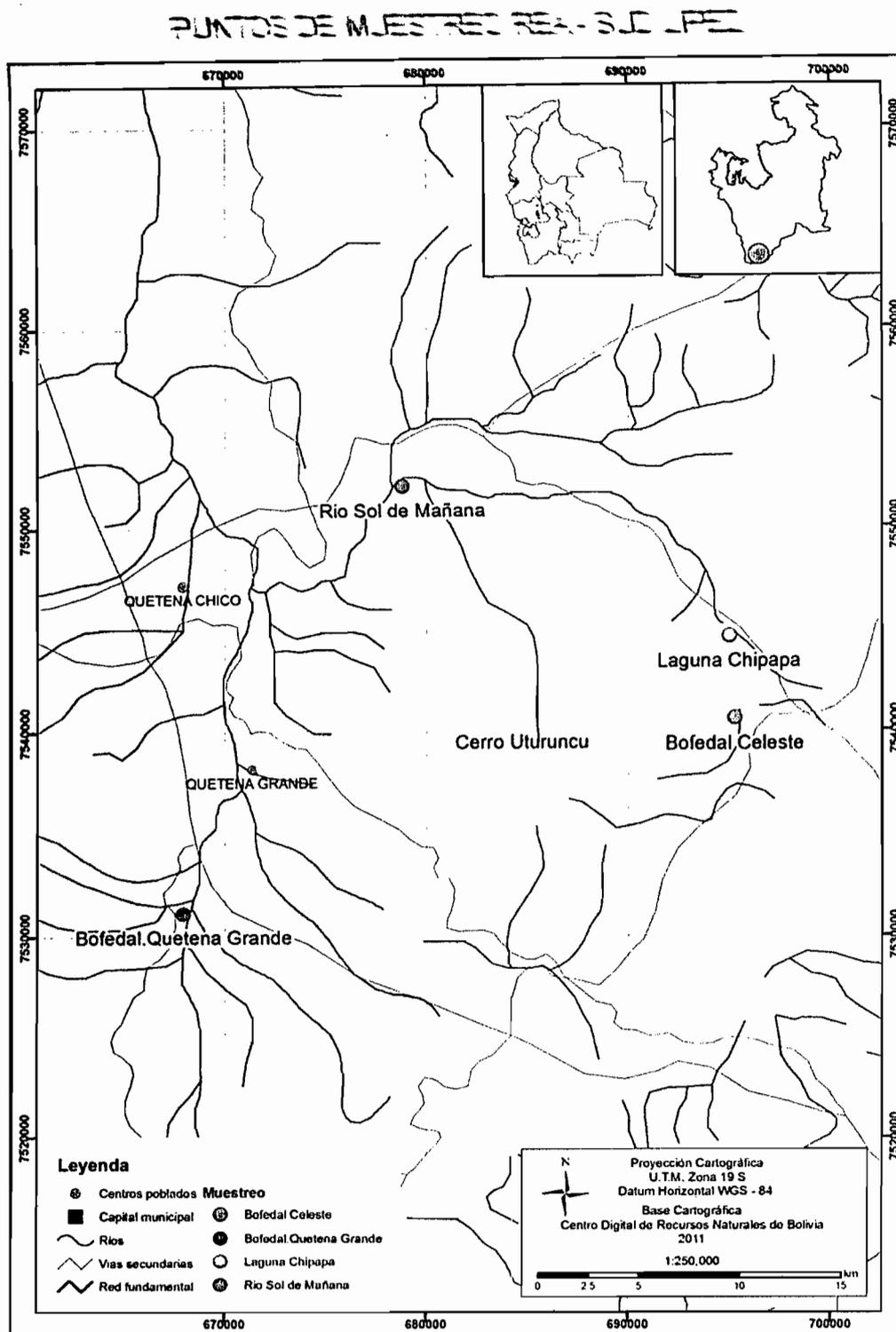


Figura 2. Mapa del área de estudio y ubicación geográfica de los puntos de muestreo dentro la Reserva Nacional de Fauna Andina Eduardo Avaroa (REA) - Sud Lípez. Elaboración: Daniel Gutiérrez & Alexander Flores.



Figura 3. Método de pesca por red Sakkáña. a) estructura de la red, b) forma de uso y c) recojo de pescados.

4.4. Identificación y caracterización ecomorfológica

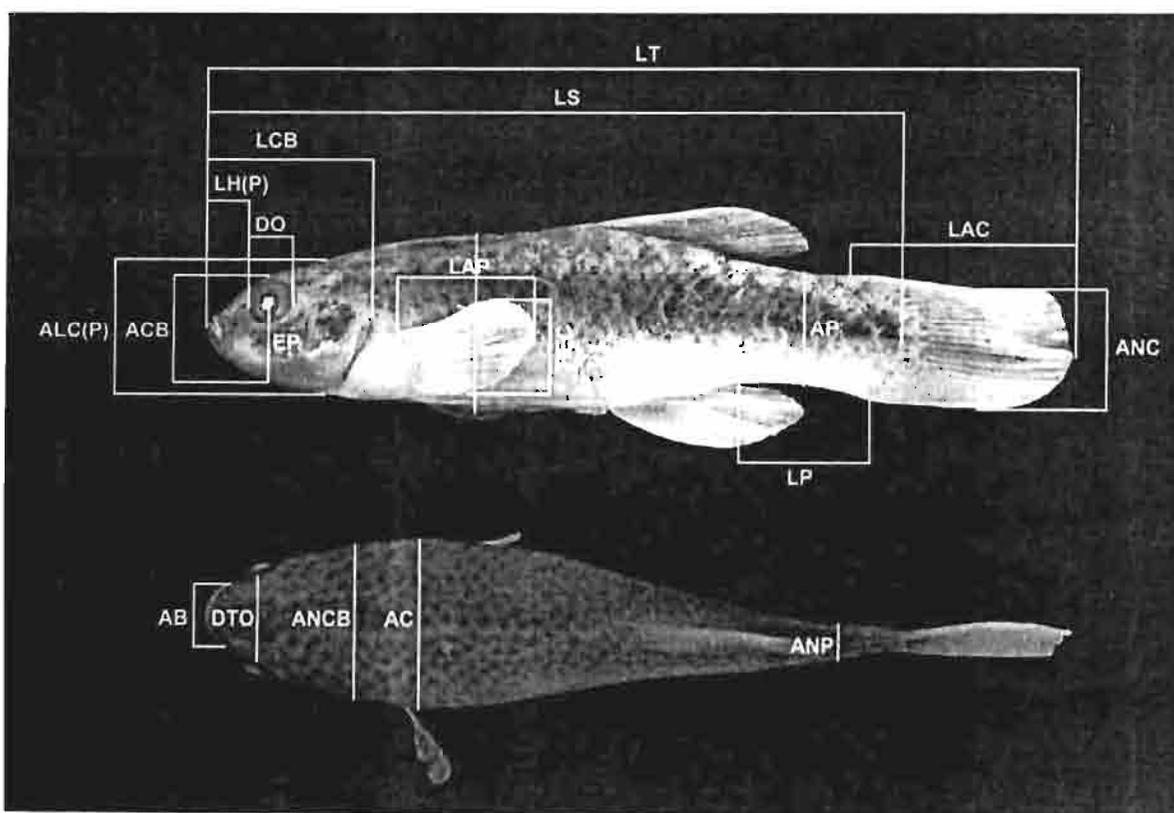
En el laboratorio, los peces fueron identificados utilizando la clave del género *Orestias* propuesta por Parenti (1984) en la cual se describe principalmente a especímenes del lago Titicaca, sin embargo recopila descripciones de especímenes del Altiplano Sur (Norte de Chile) realizadas por Arratia (1982) que utiliza técnicas citogenéticas, morfológicas y merísticas, no así morfométricas, para describir las especies chilenas. A fin de identificar las diferencias ecomorfológicas asociadas al hábitat de los distintos especímenes capturados, utilizando un Vernier digital Mitutoyo modelo CD-20C P, en el lado izquierdo de cada pez, se tomaron 18 medidas morfométricas descritas por Gatz (1979). Por otro lado se consideraron otras seis variables morfométricas tomadas por Parenti (1984), de las cuales cuatro coincidieron con las de Gatz (1979) (Figura 4). Datos que representarán atributos morfológicos que reflejaran la ecología del pez (Gatz 1979) y particularmente del género *Orestias* (Parenti 1984). Las medidas fueron realizadas por Claudia Zepita, que además de formar parte del equipo de investigación del género *Orestias*, es la encargada de medir todos los peces colectados en el proyecto con el fin de minimizar el error de medición.

4.5. Determinación de la dieta

Para la determinación de la dieta se diseccionaron los estómagos de los peces capturados con el fin de extraer el contenido estomacal. Previamente se verificó el sexo y el grado de madurez sexual, para ver su representatividad donde: I= sexo indeterminado, M1= macho inmaduro juvenil, M2= macho en maduración, M3= macho maduro, H1= hembra inmadura juvenil, H2= hembra inmadura, H3= hembra en maduración, H4 = hembra en maduración avanzada y H5 = madura para desove (Bagenal 1968).

Posterior a la disección, los estómagos fueron pesados y conservados en frascos etiquetados que contenían alcohol etílico al 75%. Después se prosiguió con la abertura de los estómagos bajo un estereomicroscopio (WILD® M3, Heerbrugg, Switzerland, 50X), extrayendo todo el contenido estomacal en una caja de petri, limpiando minuciosamente las

paredes internas del estómago, sin que queden restos de alimentos. Para poder identificar y cuantificar correctamente el alimento, se categorizó el grado de digestión de la siguiente manera: 0= estómago vacío, 1= el contenido está entero, 2= el contenido parcialmente entero y 3= el contenido forma una masa irreconocible (muy digerido). Primero se evaluaron ítems generales, los cuales fueron: macro invertebrados acuáticos (INA), zooplancton (ZOO); algas (ALG); vegetación (VEG); restos de peces (PEC); semilla (SEM); sedimento (SED); invertebrados terrestres (INT). Los ítems alimenticios evaluados a detalle fueron los mismos taxones de macro y micro invertebrados acuáticos identificados en la oferta. La identificación y cuantificación de ambos ítems (general y detalle) se realizó bajo un estéreomicroscopio (WILD® M3, Heerbrugg, Switzerland, 50X) y un microscopio óptico (Zeiss-Standar KF-2 de 100x).



Figuras 4. Mediciones realizadas a ejemplares examinados. Según Gratz (1979): LS (largo estándar), LT (largo total), AC (ancho del cuerpo), LP (largo del pedúnculo), AP (alto del pedúnculo), ANP (ancho del pedúnculo), LAP (largo de aleta pectoral), LAC (largo de aleta caudal), ANC (ancho de aleta caudal), EP (posición del ojo), PEC (ancho de aleta pectoral), IAV (alto del cuerpo), DO (diámetro del ojo), DTO (distancia entre ojos), LCB (largo de la cabeza), ACB (alto de la cabeza), ANCB (ancho de la cabeza) y AB (apertura de la boca). Según Parenti (1984): ALC (P) (alto del cuerpo) y LH (P) (largo del hocico).

Por último, para los ítems generales, se cuantificó y estimó el porcentaje que ocupaba en el contenido estomacal, para lo que se realizó el conteo y la asignación de valor de cada ítem alimenticio, donde: alimento común=4, frecuente= 3, poco frecuente= 2, escaso= 1. Al

mismo tiempo se obtuvieron las frecuencias relativas (%) de los items de macro y micro invertebrados de cada contenido estomacal para contrastar con la oferta.

4.6. Análisis de datos

4.6.1. Dimorfismo sexual.

Para determinar el dimorfismo sexual se cruzó cada individuo con su respectivo largo estándar separando por cuerpo de agua. Esto se realizó para observar el rango de variación, no solo entre sexo, sino también dentro de un mismo sexo. A partir de este análisis se determino separar macho y hembras para las siguientes pruebas, descritas a continuación.

4.6.2. Similitud morfométrica.

Para realizar el análisis de similitud entre los distintos sistemas, primeramente se calculó la relación de cada variable (menos el largo total, LT) con el largo estándar (LS), es decir se cruzan las variables con su LS correspondiente. Estos datos se promediaron según el número de individuos machos y hembras de cada cuerpo de agua. Posteriormente se realizó un análisis de clúster, agrupando y jerarquizando los datos obtenidos en el promedio. Los datos de machos y hembras fueron analizados separados mediante el programa ADE-4 (Analyses des Données Ecologiques: méthodes Exploratoires et Euclidiennes en sciences de l'Environnement, Université Lyon) versión 2001, de acceso libre en internet. Se utilizó distancias de Chi-2, mediante el método de ligamiento aritmético UPGMA.

4.6.3. Variaciones morfológicas.

Como se observó diferencias morfológicas en los peces estudiados, se utilizó un Análisis de Componentes Principales (ACP) para poder verificar si estas diferencias corresponderían a una estructura de diferenciación poblacional entre los distintos sistemas acuáticos y/o entre individuos dentro de cada sistema. El ACP es un análisis exploratorio, multivariado, de ordenación indirecta; el cual ordena a los individuos en un plano multidimensional mediante la triangulación de sus variables analizadas. Para dicho análisis nuevamente se calculó la relación de las 18 variables morfométricas con el LS, pero esta vez los datos fueron utilizados individualmente, es decir por cada pez. Los datos se analizaron mediante el programa ADE-4.

4.6.4. Oferta alimenticia.

Para determinar si hay diferencias en la oferta alimenticia entre cada cuerpo de agua, primero se calculó la densidad que es el número de individuos por unidad de esfuerzo de captura (red de mano y red Surber), que fue el mismo en todos los cuerpos de agua.

Después se calculó la riqueza (S) que corresponde al número de taxas identificados en cada sistema. Seguidamente se calculó el índice de diversidad de Shanon-Weaver (H') para mostrar cual fue el sistema con mayor diversidad de los posibles ítems presa para los peces. Por último se calculó el índice de equidad de J evenness (J') para mostrar los ítems que presentarían mayor equidad o mayor dominancia en la oferta de cada sistema acuático.

Ecuación del índice de Shanon-Weaver:

$$H' = - \sum_{i=1}^S (p_i \ln p_i)$$

Donde:

$$p_i = n_i/N$$

: proporción del ítems i

$$\sum p_i = 1$$

Ecuación del índice de equidad de J evenness:

$$J' = \frac{H'}{H'_{max}} = \frac{H'}{\ln S}$$

Donde:

H': valor del índice de Shanon-Weaver

S: riqueza

4.6.5. Determinación de la dieta.

Se calculó los promedios de cada ítem (INA, ZOO, ALG, VEG, PEC, SEM, SED y INT) por sistema acuático. En función al promedio, se determinó el % de frecuencia de ocurrencia de cada ítem por sistema. Para la normalización de los datos de porcentaje se utilizó la siguiente función: $\arcsen\sqrt{((\%item)/100)}$

4.6.6. Variaciones en la dieta de ítems de invertebrados.

Para los ítems a detalle, es decir los ítems de macro y micro invertebrados, se sumó el número de individuos presa de cada pez, separado por sexo y cuerpo de agua. A partir de ellos se calculó el índice de diversidad de Shanon-Weaver (H') para determinar la eurifagia o estenofagia y el índice de equidad de J evenness (J') para determinar si había mayor equidad o mayor dominancia de los ítems presa. Ambos valores se expresan

interpretaciones generales para cada cuerpo de agua estudiado. Se utilizaron las mismas ecuaciones formuladas para el análisis de oferta.

Posteriormente, se calculó el % de frecuencia de ocurrencia de los ítems a detalle separando sexos y cuerpos de agua, normalizando los datos de porcentaje de la misma manera que los datos de ítems generales.

4.6.7. Selectividad de presas.

Finalmente, para la determinación de selectividad cualitativa de los ítems a detalle, usando los datos formulados tanto en la oferta como en la demanda alimenticia, se utilizó el índice propuesto por Ivlev (1961), el cual describe el tipo de selección (+ o -) en cada cuerpo de agua. La ecuación se describe a continuación:

$$E = \frac{r_i - P_i}{r_i + P_i}$$

Donde:

r_i : porcentaje o proporción de cada ítem demandado

P_i : porcentaje de cada ítem ofertado

5. RESULTADOS

5.1. Características de los hábitats

El bofedal Quetena Grande fue el sistema con mayor superficie, con 7.44 km² aproximadamente, comparándolo con el resto de los sistemas estudiados (Tabla 1). No obstante el río Sol de Mañana es el sistema que contó con mayor extensión longitudinal alcanzando los 16 km aproximadamente. El tamaño de las pozas de los bofedales también fueron diferentes, el bofedal Quetena Grande presentó pozas de mayor tamaño de hasta 9 m² comparado con los 4 m² que presentó el bofedal Celeste. Así mismo las profundidades de las columnas de agua fueron mayores en el bofedal Quetena Grande, alcanzando los 2,5 m de profundidad. En ambos bofedales las pozas se encontraban interconectadas por pequeños y lentos cursos de agua. Por otro lado, la laguna presentó mayor profundidad de sus aguas en la zona litoral que en la zona pelágica (Tabla 1).

Es importante mencionar que la laguna despedía un olor fétido, posiblemente por la presencia de una fuente natural de sulfuro de hidrogeno (H₂S) pues el sedimento tenía un color amarillento. Por otro lado, el sistema acuático Sol de Mañana es un río característico de planicie pues presentaba un caudal lento por la poca pendiente del terreno. El sustrato del río Sol de Mañana (transecto estudiado) se caracterizó principalmente por contener mayor proporción de arena (33%), seguida de cascajo fino (21%), cascajo grueso (16%) y

vegetación (9%, principalmente en la poza) (Figura 5); esto solo fue medido en el río porque fue el único sistema que presentó un sustrato heterogéneo, como sucede típicamente. Los parámetros físico-químicos de los sistemas estudiados se describen en la Tabla 2.

Tabla 1. Parámetros dimensionales de los sistemas acuáticos estudiados.

Cuerpo de agua	Parámetros			
	Altitud aprox. (m)	Superficie aprox. (km ²)	Tamaño de pozas (m ²)	Profundidad (m)
Bofedal Quetena Grande	4.213	7,44	0,25 - 9	0,2 - 2,5
Bofedal Celeste	4.505	0,24	0,18 - 4	0,1 - 0,7
Laguna Chipapa	4.499	0,51	-	0,8/0,2 *
Río Sol de Mañana	4.212	0,08	-	0,15 - 1**

* en la laguna, los datos separados por un quebrado corresponden a *zona litoral/zona pelágica*.

** en el río, el dato de 1m de profundidad corresponde al de la poza, de la cual no se determinó su tamaño.

Es importante mencionar que la laguna despedía un olor fétido, posiblemente por la presencia de una fuente natural de sulfuro de hidrogeno (H₂S) pues el sedimento tenía un color amarillento. Por otro lado, el sistema acuático Sol de Mañana es un río característico de planicie pues presentaba un caudal lento por la poca pendiente del terreno. El sustrato del río Sol de Mañana (transecto estudiado) se caracterizó principalmente por contener mayor proporción de arena (33%), seguida de cascajo fino (21%), cascajo grueso (16%) y vegetación (9%, principalmente en la poza) (Figura 5); esto solo fue medido en el río porque fue el único sistema que presentó un sustrato heterogéneo, como sucede típicamente. Los parámetros físico-químicos de los sistemas estudiados se describen en la Tabla 2.

La biota florística acuática identificada para cada cuerpo de agua se representa en la Tabla 3. Los bofedales presentaron cojines formados principalmente por *Oxychloe andina* que también estuvo presente en orillas de la laguna Chipapa. El bofedal Celeste fue el ambiente con mayor número de taxones de macrófitas y la laguna Chipapa la de menor diversidad de macrófitas. Por otro lado, en el río Sol de Mañana las macrófitas estaban presentes principalmente en la poza. Los géneros de algas perifíticas más comunes de cada sistema acuático fueron diferentes, no obstante se identificaron algunos géneros comunes en los cuatro sistemas, como fue el caso de *Cocconeis* y *Gomphonema*.

Tabla 2. Parámetros físico-químicos del agua de los sistemas acuáticos estudiados.

Cuerpo de agua	Parámetros			
	Temperatura (°C)	pH	Conductividad (μS/cm)	Oxígeno disuelto (mg/l)
Bofedal Quetena Grande	14,1	7,97	170	7,28
Bofedal Celeste	14,3	7,62	393	8,99
Laguna Chipapa	13,4/11.5 *	9,15/8,28 *	358/355 *	9,38/7,78 *
Río Sol de Mañana	8,6	8,59	606	7,64

*en la laguna, los datos separados por un quebrado corresponden a zona litoral/zona pelágica.

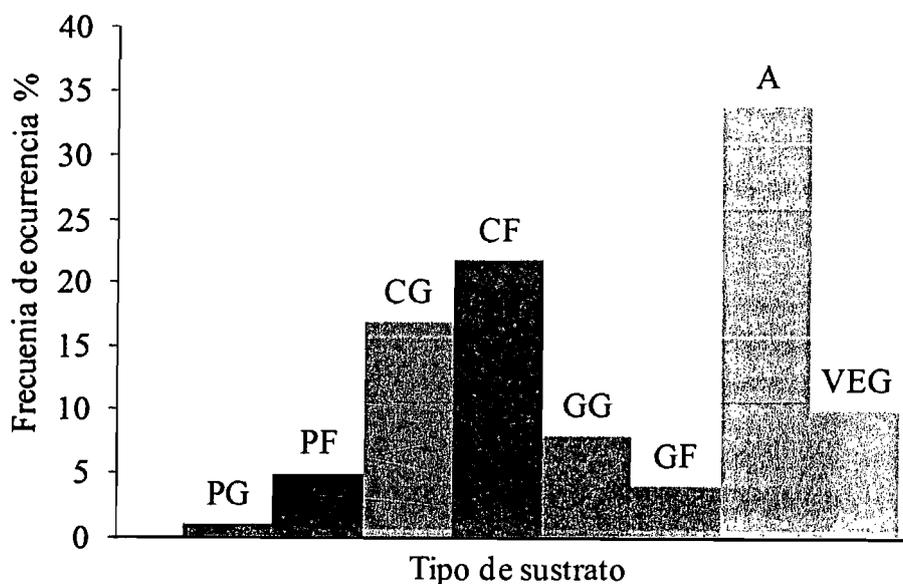


Figura 5. Caracterización del tipo de sustrato de un transecto representativo del río Sol de Mañana. Piedra gruesa (PG), piedra fina (PF), cascajo grueso (CG), cascajo fino (CF), grava gruesa (GG), grava fina (GF), arena (A), vegetación (VEG).

Tabla 3. Biota florística identificada en los cuatro cuerpos de agua de las Marismas Atreco.

Cuerpo de agua	Biota Florística	
	Macrófitas	Algas del Perifiton (géneros más comunes)
Bofedal Quetena Grande	<i>Oxychloe andina</i> , <i>Lilaeopsis macloviana</i> , <i>Myriophyllum</i> cf. <i>quitense</i> <i>Ranunculus uniflorus</i>	<i>Cocconeis</i> , <i>Navicula</i> , <i>Synedra</i> , <i>Pediastrum</i> , <i>Gomphonema</i> , <i>Lyngbya</i> , <i>Cymbella</i> , <i>Cyclotella</i> , <i>Tabularia</i> , <i>Desmodesmus</i> , <i>Epithemia</i> , <i>Pinnularia</i> , <i>Diploneis</i> , <i>Surirella</i> , <i>Merismopedia</i> y <i>Oscillatoria</i> .
Bofedal Celeste	<i>Oxychloe andina</i> , <i>Lilaeopsis macloviana</i> , <i>Potamogeton</i> sp., <i>Ranunculus uniflorus</i> , <i>Lenna minor</i> Musgo sp 1	<i>Cymbella</i> , <i>Cocconeis</i> , <i>Gomphonema</i> , <i>Craticula</i> , <i>Denticula</i> , <i>Crucigenia</i> , <i>Fragilaria</i> , <i>Navicula</i> , <i>Synedra</i> , <i>Mougeotia</i> , <i>Lymnaea</i> , <i>Epithemia</i> , <i>Amphora</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Gomphonema</i> y <i>Diatoma</i> .
Laguna Chipapa	<i>Oxychloe andina</i> <i>Zannichellia andina</i>	<i>Fragilaria</i> , <i>Gomphonema</i> , <i>Amphora</i> , <i>Rhoicosphenia</i> , <i>Nitzschia</i> , <i>Epithemia</i> <i>Nodularia</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Cosmarium</i> , <i>Staurosira</i> , <i>Pediastrum</i> , <i>Denticula</i> , <i>Craticula</i> , <i>Navicula</i> , <i>Caloneis</i> , <i>Surirella</i> y <i>Cocconeis</i> .
Río Sol de Mañana	<i>Myriophyllum</i> cf. <i>quitense</i> , <i>Zannichellia andina</i> Musgo sp 2	<i>Synedra</i> , <i>Cymbella</i> , <i>Rophaladia</i> , <i>Anabaena</i> , <i>Denticula</i> , <i>Encyonema</i> , <i>Mougeotia</i> , <i>Diatoma</i> , <i>Craticula</i> , <i>Gomphonema</i> , <i>Calothrix</i> , <i>Oedogonium</i> , <i>Hantzschia</i> y <i>Cocconeis</i> .

5.2. Identificación de especímenes

En las colectas realizadas en los cuatro cuerpos de agua se capturaron y describieron a 120 peces del género *Orestias* identificados como *Orestias* cf. *agassizii* (Valenciennes 1846). Aclarando que algunos caracteres no coinciden con esta especie, según la clave de identificación de Parenti (1984), y que podrían llevarnos a otras especies del complejo *agassizii*, pero la mayoría de estos caracteres se ajustan al complejo y a su especie representativa *Orestias agassizii* (ver anexo 3).

La principal característica morfológica del complejo *agassizii* es la presencia de escamas laterales grandes y gruesas formando un escudo desde el opérculo hasta el extremo posterior de la aleta pectoral, rasgo que está sutilmente modificado por la reducción de las escamas de las placas, este carácter se determinó en los especímenes colectados y también

en algunas especies chilenas del complejo como *O. ascotanensis*, *O. parinacotensis* y *O. laucaensis*. (Parenti 1984; (Villwock & Sienknecht 1993).

5.3. Estadio gonadal y madurez sexual

El bofedal Quetena Grande y la laguna Chipapa presentaron mayor número de hembras. El bofedal Celeste y el río Sol de Mañana presentaron mayor número de machos. En el bofedal Quetena Grande, bofedal Celeste y río Sol de Mañana se encontraron más individuos machos en estadio 3 (maduros). Hembras en estadio 5 (maduras) solo se encontraron en el bofedal Quetena Grande, con mayor número de individuos, y bofedal Celeste con solo un individuo. Solo en la laguna Chipapa se identificó dos individuos indeterminados sexualmente (I) descartándolos del resto de los análisis (Figura 6).

Este resultado sirvió principalmente para demostrar que la mayoría de los individuos fueron identificados sexualmente y así evitar conjeturas en el resto de los análisis, excluyendo de estos a los individuos indeterminados sexualmente. Tanto machos y hembras presentaron estadios 1 juveniles que fueron tomados en cuenta para el resto de los análisis pues representan un número considerable de muestras, en particular las hembras de la laguna Chipapa.

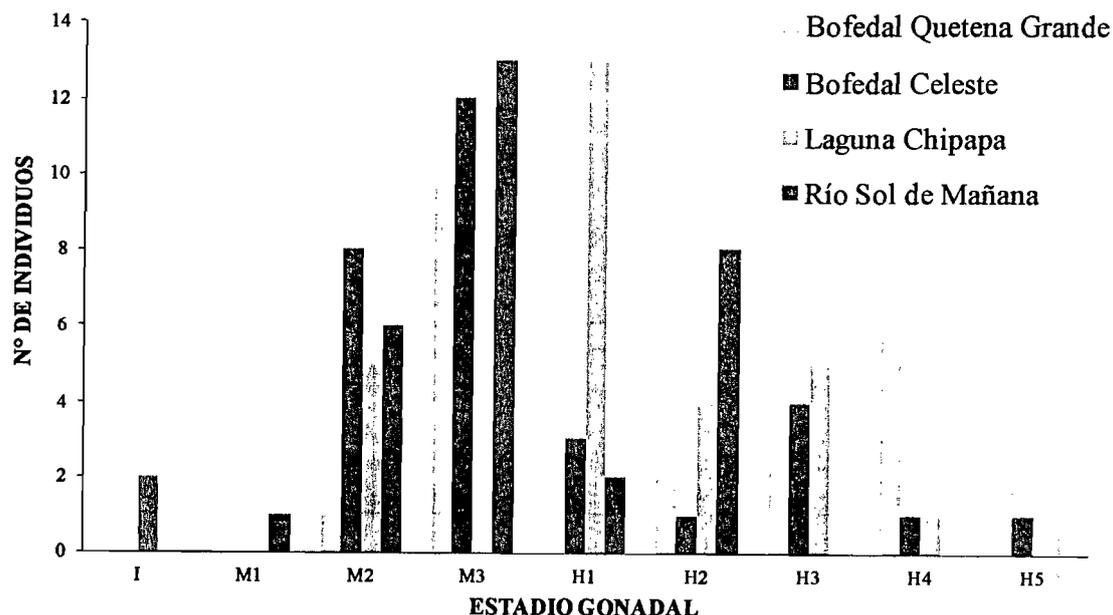


Figura 6. Número de individuos por sexo y estadio gonadal de los cuatro cuerpos de agua, donde, I: sexo indeterminado, macho (M) (1 = inmaduro juvenil, 2 = en maduración y 3 = maduro) y hembra (H) (1= inmadura juvenil, 2= inmadura, 3= en maduración, 4 = maduración avanzada y 5 = madura para desove).

5.4. Ecomorfología

5.4.1. Dimorfismo sexual según talla

Las tallas mayores, según el largo estándar (LS), de hembras en relación a los machos fue evidente en el bofedal Quetena Grande, bofedal Celeste y río Sol de Mañana (Figura 7). Solo las hembras de la Laguna Chipapa fueron de menor tamaño al de los machos considerando que éstas fueron juveniles. Al principio las curvas no son tan distantes porque se tiene individuos pequeños de ambos sexos. La menor y mayor talla alcanzada por las hembras fue de 22mm (laguna Chipapa) y 63mm (bofedal Quetena Grande) respectivamente. En cambio los machos presentaron tallas de 20mm (río Sol de Mañana) hasta 54mm (río Sol de Mañana).

El menor rango de variación según el tamaño (LS) lo presentaron los machos del bofedal Quetena Grande en comparación a los machos de los otros cuerpos de agua, que varió en menos de 5 mm. El mayor rango de variación del LS lo tuvieron en las hembras del río Sol de Mañana que varió abruptamente en casi 30 mm.

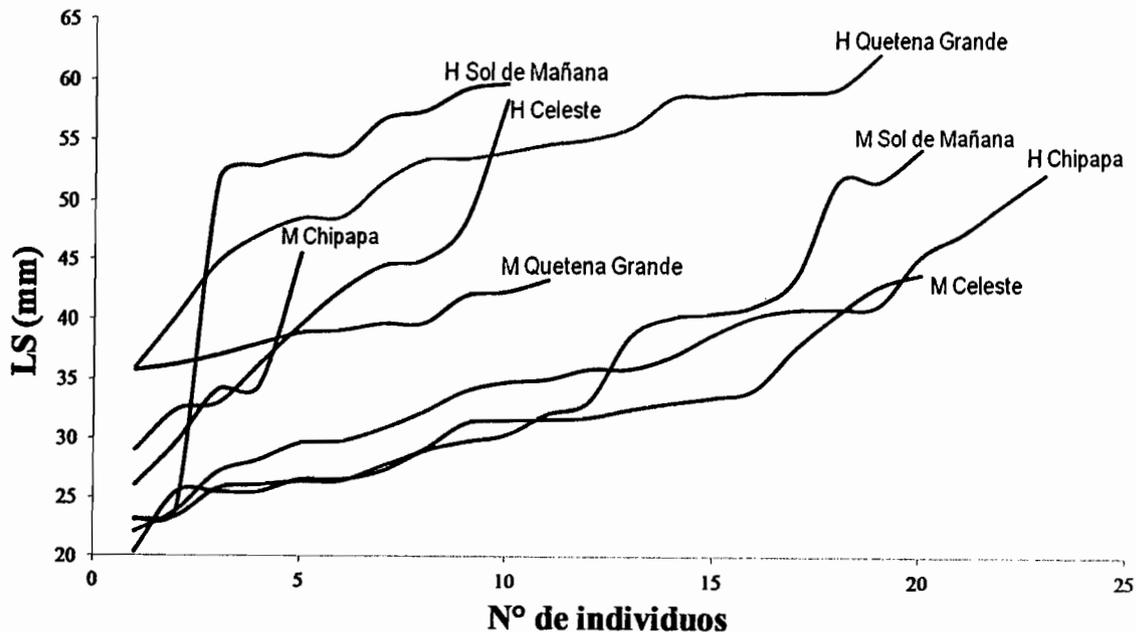


Figura 7. Diferencias de tamaños según largo estándar (LS) entre machos (M) línea roja y hembras (H) línea azul, por cuerpo de agua. Bofedal Quetena Grande, bofedal Celeste, laguna Chipapa y río Sol de Mañana.

Los especímenes hembras más grandes se encontraron en el bofedal Quetena Grande y río Sol de Mañana. Por otro lado los especímenes machos más grandes se encontraron en el río Sol de Mañana. En la Figura 7 se muestra claramente la existencia de un dimorfismo sexual

dado por el tamaño del pez, por esta razón los análisis a continuación se los ha realizado por separado para machos y hembras.

5.4.2. Similitud morfométrica entre sistemas acuáticos

El análisis mostró que al 50% de similitud, tanto para hembras como para machos, no se forman grupos, no obstante al 48% de similitud los especímenes machos forma un solo grupo compuesto por el río Sol de Mañana y la laguna Chipapa apareciendo como disimilares el bofedal Celeste seguido del bofedal Quetena Grande (Figura 8). Por otro lado, para hembras (Figura 9) el análisis mostró que a 30% de similitud se forma un solo grupo conformado por el río Sol de Mañana y bofedal Celeste siendo disimilares a éste el bofedal Quetena Grande y la laguna Chipapa.

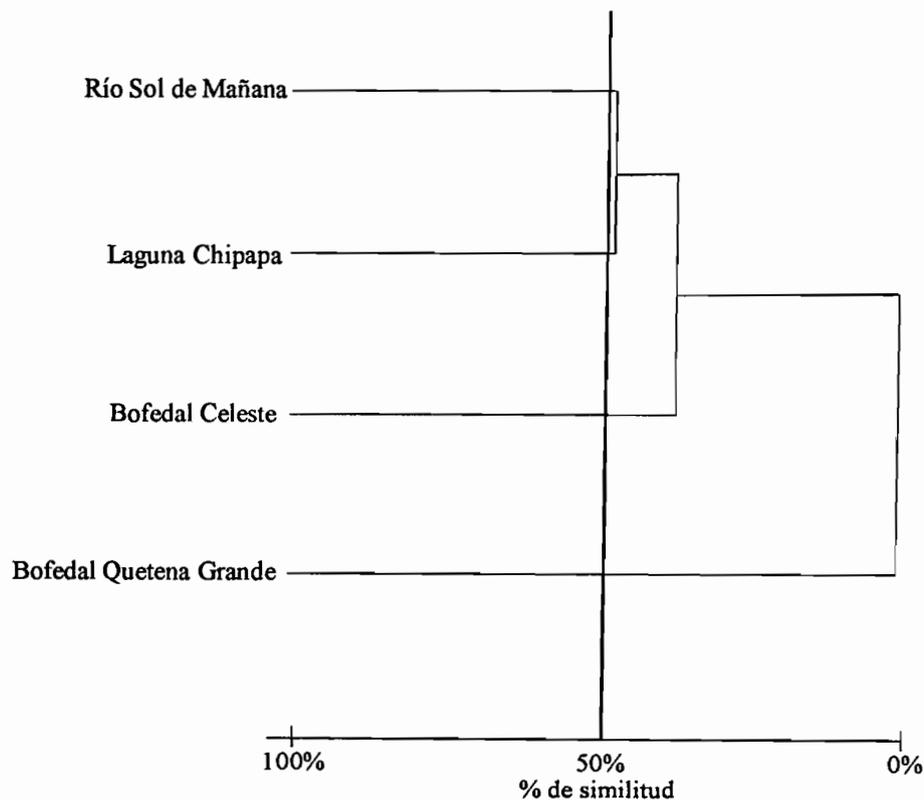


Figura 8. Clúster de similitud morfométrica entre cuerpos de agua para machos.

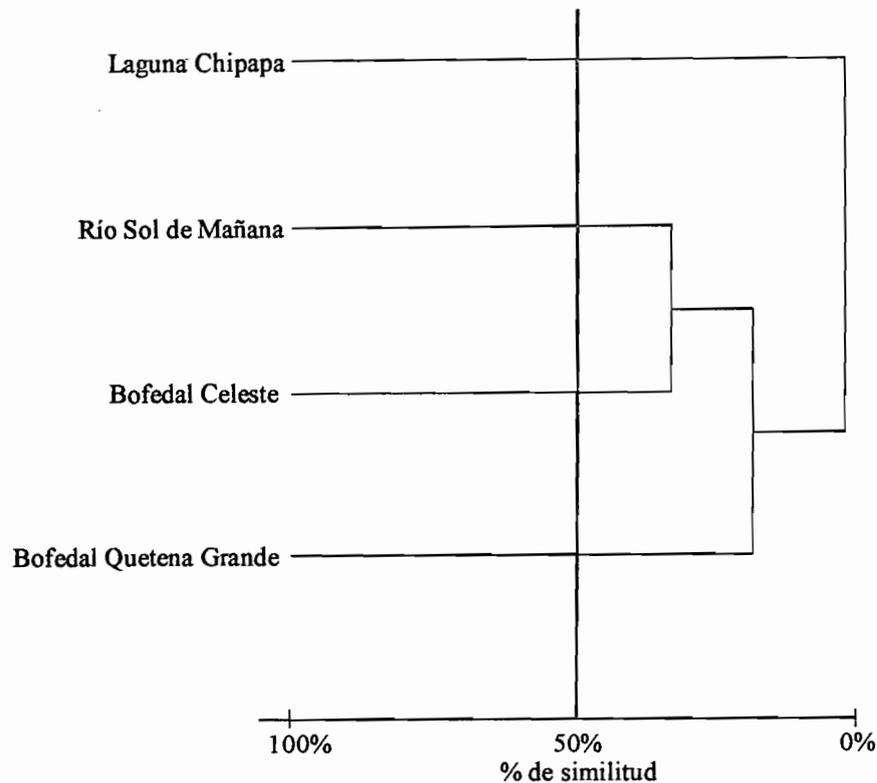


Figura 9. Clúster de similitud morfométrica entre cuerpos de agua para hembras.

5.4.3. Variaciones morfológicas en machos y hembras

En análisis de componentes principales (ACP) previos se eliminaron variables no representativas. Las variables eliminadas en machos fueron: largo del pedúnculo (LP), alto del pedúnculo (AP), ancho del pedúnculo (ANP), diámetro del ojo (DO). Por otro lado las variables eliminadas en hembras fueron: largo del pedúnculo (LP), ancho del pedúnculo (ANP), largo de aleta pectoral (LAP), posición del ojo (EP), ancho de aleta pectoral (PEC), distancia entre ojos (DTO), alto de la cabeza (ACB) y largo del hocico [LH (P)].

En el ACP para machos (Figura 10) los primeros tres ejes fueron importantes sumando 53% de varianza explicada por el ACP pero solo dos se muestran en la figura 10. En el mapa factorial se observan dos grupos separados por el primer eje (elipses azul y roja) (Figura 10B).

El cuadrante I y II del mapa factorial muestra a individuos machos que se caracterizaron por cuerpos reducidos dorso-ventralmente (IAV y ALC(P)), cabezas reducidas dorso-ventralmente (ACB), cabezas más anchas latero-lateralmente (ANCB), ojos posicionados

más lateralmente (EP), cuerpo angosto latero-lateralmente (AC) y con aletas pectorales finas (PEC) características contrarias encontradas en los cuadrantes III y IV (Figura 10A). Los individuos del cuadrante III también se caracterizarían por tener cabezas más largas antero-posteriormente (LCB), en cambio, los individuos del cuadrante IV presentan mayor distancia entre ojos (DTO) encontrando individuos intermedios solapados sobre el segundo eje con estas dos características (Figura 11A).

El individuo alejado de la agrupación de la elipse de color azul corresponde al río Sol de Mañana que se separa del grupo por tener una cabeza corta antero-posteriormente (LCB) (Figura 10A).

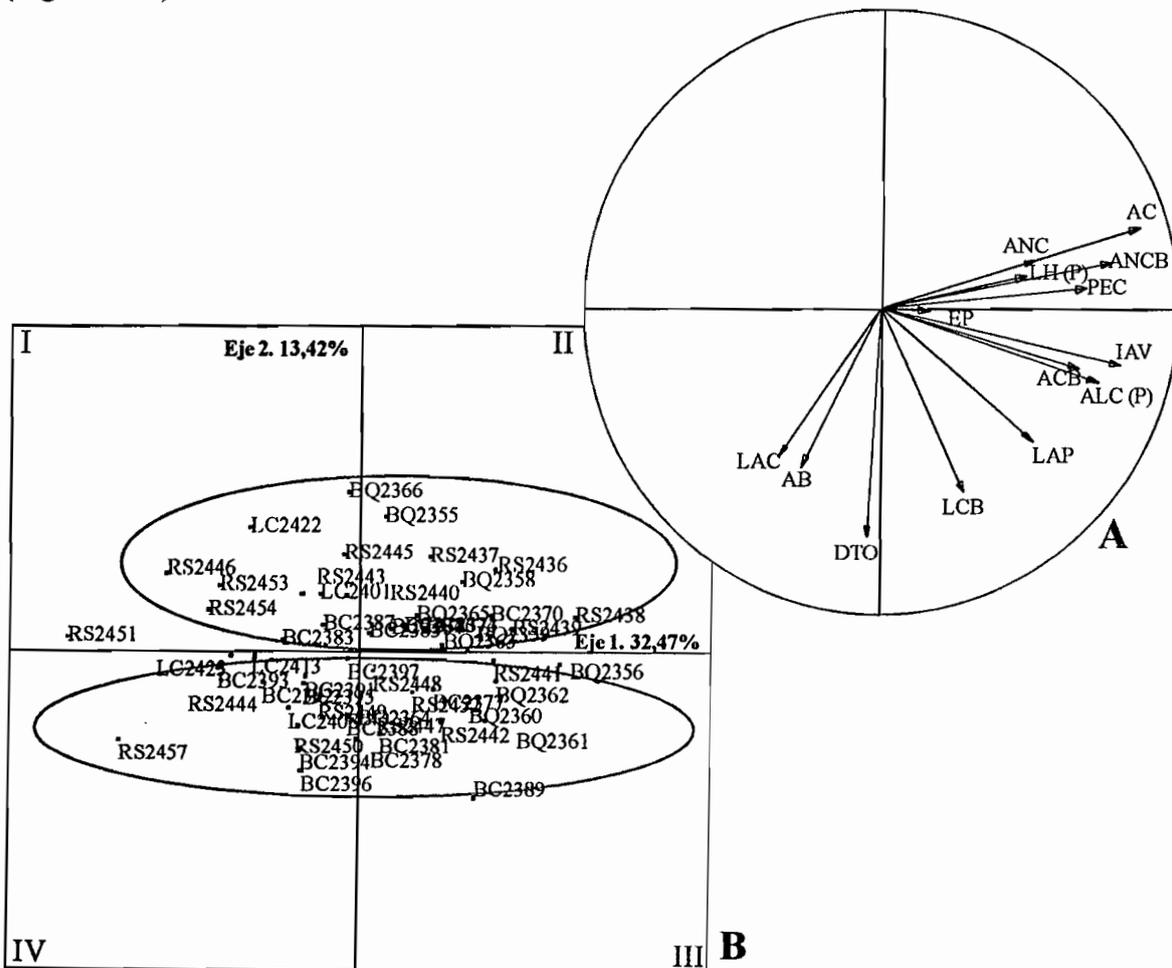


Figura 10. Análisis de componentes principales (ACP) de las variables morfométricas en proporción al largo estándar = LS en machos. **A**, Circulo de correlación donde; según Gatz 1979: AC=ancho del cuerpo, LAP=largo de aleta pectoral, LAC=largo de aleta caudal, ANC=ancho de aleta caudal, EP=posición del ojo, PEC=ancho de aleta pectoral, IAV=alto del cuerpo, DTO=distancia entre ojos, LCB=largo de la cabeza, ACB=alto de la cabeza, ANCB=ancho de la cabeza, AB=abertura de la boca; y Según Parenti 1984: LH(P)=largo del hocico y ALC(P)=alto del cuerpo. **B**, mapa factorial donde; BQ=bofedal Quetena grande, BC=bofedal Celeste, LC=laguna Chipapa y RS=río Sol de Mañana, con su respectivo código numérico de cada pez.

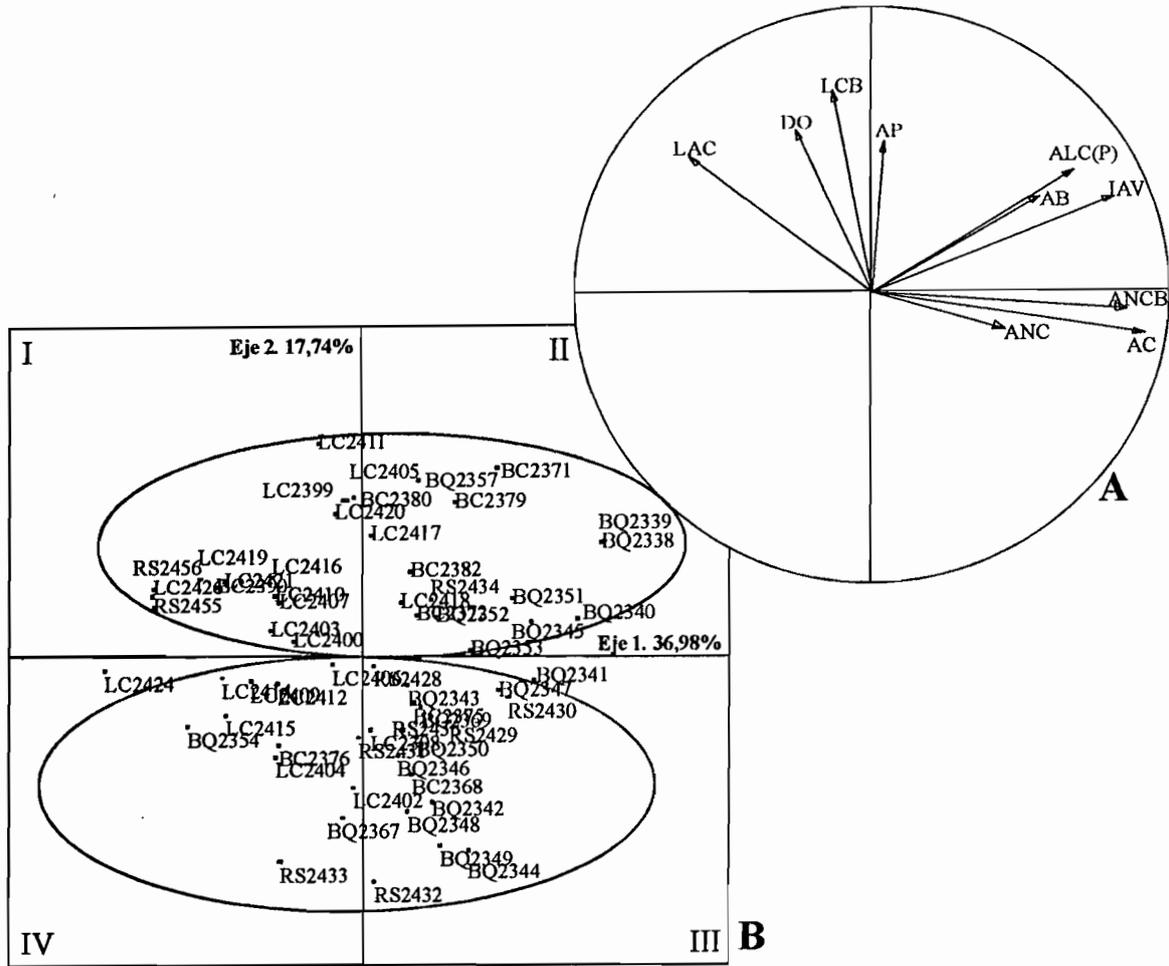


Figura 11. Análisis de componentes principales (ACP) de las variables morfométricas en proporción al largo estándar=LS en hembras. **(A)** círculo de correlación donde; según Gatz 1979: AC=ancho del cuerpo, AP=alto del pedúnculo, LAC=largo de aleta caudal, ANC=ancho de aleta caudal, IAV=alto del cuerpo, DO=diámetro del ojo, LCB=largo de la cabeza, ANCB=ancho de la cabeza, AB=abertura de la boca; y Según Parenti 1984: ALC(P)=alto del cuerpo. **(B)** mapa factorial donde; BQ=bofedal Quetena Grande, BC=bofedal Celeste, LC=laguna Chipapa y RS=río Sol de Mañana, con su respectivo código numérico de cada pez.

Por parte de las hembras, en el ACP (Figura 11) los dos primeros alcanzan un 55% de varianza. Según el mapa factorial (Figura 11B) las hembras también se separan por el primer eje en dos grupos (elipse azul y roja).

En el cuadrante III y IV del mapa factorial (Figura 11B) muestra a hembras con mayor ancho de cabeza (ANCB) y mayor ancho del cuerpo (AC) (Figura 11A), ambos desde una vista latero-lateralmente; características opuestas a los individuos de los cuadrantes I y II y que son las principales variables que separan los dos grupos (elipse azul y roja). Por otro lado los individuos del cuadrante I también se caracterizan por aletas caudales largas

LAC), cabezas antero-posteriormente más largas (LCB) y ojos grandes (DO) (Figura 1A).

Por último, los individuos del cuadrante II también se caracterizarían por tener cuerpos más grandes dorso-ventralmente (IAV y ALC(P)) (Figura 11A). Los grupos de hembras (Figura 1B) tienden a estar más dispersos comparando con los grupos formados por los machos (Figura 10B).

5.5. Ecología alimentaria

5.5.1. Oferta alimenticia de invertebrados acuáticos

Se registraron 42 taxones de invertebrados dentro de 5 filos en los que se incluyeron a su vez géneros de zooplancton. El filo Artrópoda fue el más representativo, donde el orden Díptera, constituido mayormente por larvas, pupas y adultos de la familia Chironomidae, fue el dominante en el río Sol de Mañana y la laguna Celeste, con un 66% y 47% de abundancia respectivamente; seguido del orden Coleoptera, constituido mayormente por larvas y adultos de la familia Elmidae, siendo el dominante en ambos bofedales, con un 5% (Quetena Grande) y 33% (Celeste).

En total se cuantificaron 29.092 organismos en muestras tomadas mediante red de mano y red Surber, aplicando el mismo esfuerzo de muestreo en las áreas de los cuatro cuerpos de agua donde se realizó las pescas. El coleóptero *Austrelmis* sp. fue el taxón de mayor densidad en el bofedal Quetena Grande con 2.514 individuos y en el bofedal Celeste con 1.208 individuos. Por otro lado, el díptero *Orthocladius* sp. fue el género con mayor densidad en la laguna Chipapa con 2.297 individuos y en el río Sol de Mañana con 2.127 individuos (Tabla 4).

La diversidad (H') total de invertebrados, en toda la zona de estudio, de los cuatro cuerpos de agua en conjunto fue de 2.5, con una riqueza (S) de 46 y equidad (J') de 0.64. Se observó una mayor diversidad, riqueza y equidad en el bofedal Quetena Grande (35, 2.6, 0.7 respectivamente) siendo la laguna el cuerpo de agua con menor riqueza (22) y menor diversidad (1.4). La menor equidad la presentó la laguna y el río (0.5) considerando que ambos tuvieron menor densidad comparando con los bofedales, pero que el río presentó mayor riqueza (31) (Tabla 5).

Tabla 4. Densidad de los distintos taxones de invertebrados evaluados como ítems ofertados en cada cuerpo de agua.

ITEMS OFERTA	Bofedal Quetena Grande	Bofedal Celeste	Laguna Chipapa	Río Sol de Mañana
TURBELLARIA				
TRICLADIDA				
<i>Dugesia</i> sp.	402	43	373	7
NEMATOMORPHA	1	13	-	3
OLIGOCHAETA				
<i>Pristina</i> sp.	30	577	30	84
<i>Homochaeta</i> sp.	326	-	58	-
HIRUDINEA				
<i>Helobdella</i> sp.	102	12	30	25
INSECTA				
EPHEMEROPTERA				
<i>Andestops</i> sp.	143	-	-	259
HEMIPTERA				
<i>Ectemositega</i> sp.	422	39	2	30
TRICHOPTERA				
<i>Metrichia</i> sp.	1307	1458	166	5
<i>Oxyethira</i> sp.	13	-	-	-
Trichoptera género 1	70	248	7	18
Trichoptera pupa	115	491	-	-
Trichoptera adulto	11	6	-	-
COLEOPTERA				
<i>Austrelmis</i> sp.	2514	3208	102	796
Staphilinidae género 1	-	2	-	7
<i>Tropisternus</i> sp.	-	5	-	-
DIPTERA				
<i>Orthocladius</i> sp.	502	1929	2297	2127
<i>Parametrioctenemus</i> sp.	100	-	60	101
<i>Pseudosmittia</i> sp.	8	-	-	1
<i>Paratrichocladius</i> sp.	-	-	-	2
<i>Linnophyes</i> sp.	-	-	-	13
<i>Corynoneura</i> sp.	-	23	-	-
<i>Thienemanniella</i> sp.	4	-	1	-
<i>Tanytarsus</i> sp.	866	-	-	24
<i>Polypedilum</i> sp.	45	3	1	6
<i>Alotanypus</i> sp.	43	4	-	3
<i>Pentaneura</i> sp.	46	22	-	2
<i>Podonomus</i> sp.	2	1	-	274
<i>Culicoides</i> sp.	12	1	-	63
<i>Simulium</i> sp.	4	-	-	6
Empididae	79	-	-	16
Ephydriidae	21	-	-	-
Dipteros pupas	20	27	56	124
Diptero adulto	6	1	1	4
ODONATA				
<i>Protallagma</i> sp.	2	1	-	1
ARACHNOIDEA				
SARCOPTIFORMES				
<i>Hydrozetes</i> sp.	549	670	13	1
TROMBIDIFORMES				
<i>Limnesia</i> sp.	97	15	26	2
CRUSTACEA				
COPEPODA				
<i>Antarctobiotus</i> sp.	-	2	19	-
<i>Tropocyclops</i> sp.	-	3	-	-
<i>Ectocyclops</i> sp.	-	-	5	-
Copepoditos	-	2	-	-
Nauplius	-	2	2	-
OSTRACODA	458	516	1843	84
CLADOCERA				
<i>Alona</i> sp.	-	-	6	-
AMPHIPODA				
<i>Hyaella</i> sp.	843	210	-	76
MOLLUSCA				
GASTROPODA				
<i>Biomphalaria</i> sp.	208	78	-	-
BIVALVIA				
Sphaeriidae	592	215	39	1

Tabla 5. Valores de densidad por unidad de esfuerzo (ρ), riqueza (S), índice de diversidad de Shanon-Weaver (H') e índice de equidad de J evenness (J') de los ítems de oferta de invertebrados por cuerpo de agua.

Cuerpos de agua	Índices Biológicos			
	ρ	S	H'	J'
Bofedal Quetena Grande	9963	35	2,6	0,7
Bofedal Celeste	9827	32	2,1	0,6
Laguna Chipapa	5137	22	1,4	0,5
Río Sol de Mañana	4165	31	1,7	0,5

5.5.2. Determinación de la dieta en machos y hembras

En el análisis de contenido estomacal se encontraron cinco estómagos en estado 3, donde el alimento formaba una masa irreconocible, estos estómagos correspondían a tres machos y a tres hembras del río Sol de Mañana. Los contenidos estomacales reconocibles, en total fueron de 53 machos y 59 hembras.

La frecuencia de ocurrencia alimenticia, tanto en machos como en hembras (Figura 12 y 13), mostró en general mayor ingesta de invertebrados acuáticos (INA) y zooplancton (ZOO) por parte de hembras y machos. Apareciendo en los bofedales otros ítems con algún grado de importancia, como algas (ALG), semillas (SEM) o sedimento (SED), que fueron considerados como ítems alimenticios ocasionales. El ítem invertebrado terrestre INT, por lo observado en los análisis de laboratorio, se lo consideró como los invertebrados acuáticos adultos que fueron consumidos en el momento en el que emergieron, información obtenida por la forma del individuo (alas plegadas, cabeza y abdomen plegados).

La ingesta de partes de peces, que fueron escamas, aparece solo en machos (Figura 12) en ambos bofedales. Los sedimentos (SED) se presentaron con mayor proporción en machos que hembras (Figura 12 y 13) tanto en la laguna como en el bofedal Celeste y en el río solo estuvo presente en machos. Los invertebrados terrestres (INT) aparecieron solo en hembras del bofedal Quetena Grande (2%) y, en machos y hembras, del bofedal Celeste (4% y 12% respectivamente). El ítem semillas (SEM) solo apareció en hembras del bofedal Celeste (2%). Por otro lado, algas (ALG) y vegetación (VEG) solo se encontraron en machos y hembras de los bofedales, con mayores proporciones en el bofedal Quetena Grande (22% ALG y 9% VEG) comparado con el bofedal Celeste (4%ALG y 6%VEG); y en el río solo los machos consumieron vegetación (3%) (Figuras 12 y 13).

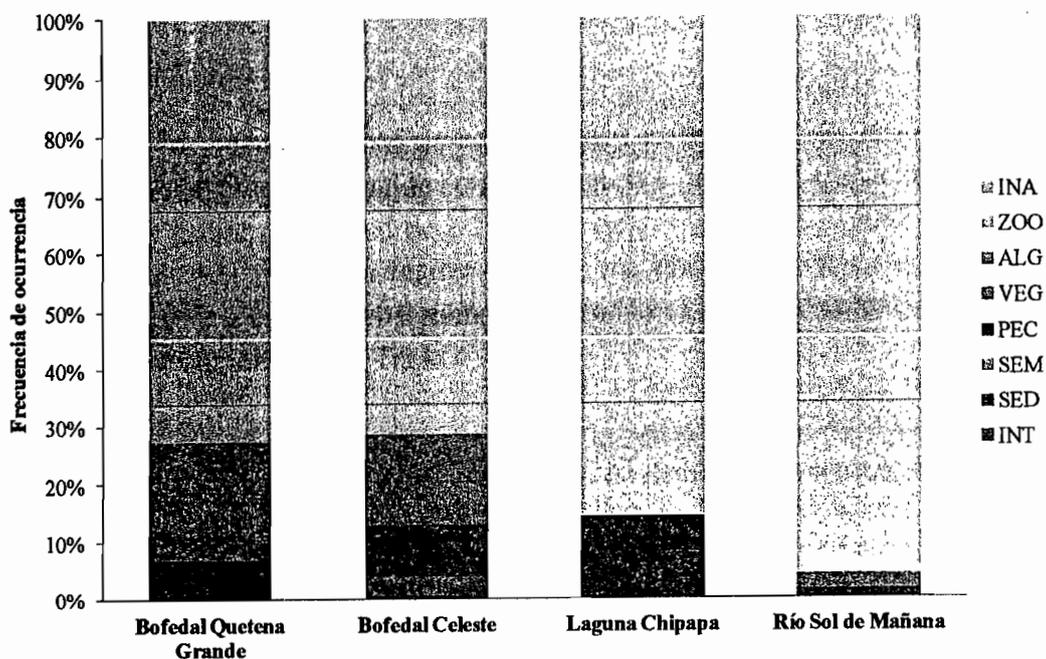


Figura 12. Frecuencia de ocurrencia de ítems alimenticios por cuerpo de agua en machos. Macro invertebrados acuáticos (INA), zooplancton (ZOO); algas (ALG); vegetación (VEG); restos de peces (PEC); semilla (SEM); sedimento (SED); invertebrados terrestres (INT).

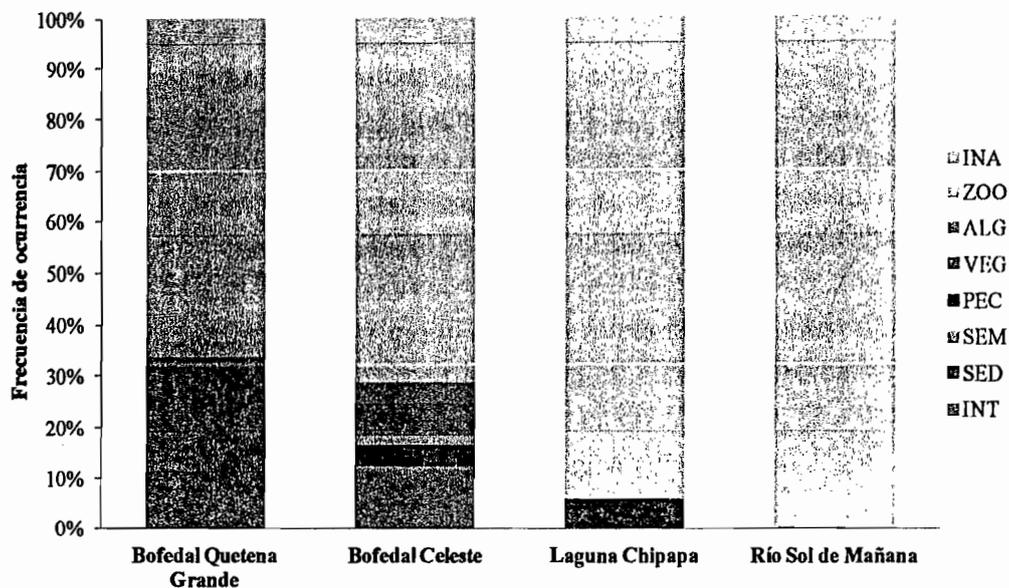


Figura 13. Frecuencia de ocurrencia de ítems alimenticios por cuerpo de agua en hembras. Macro invertebrados acuáticos (INA), zooplancton (ZOO); algas (ALG); vegetación (VEG); restos de peces (PEC); semilla (SEM); sedimento (SED); invertebrados terrestres (INT).

5.5.3. Variaciones de dieta por ingesta de invertebrados en ambos sexos

Los índices biológicos aplicados a los datos del grupo de invertebrados consumidos (INA, ZOO e INT) en los cuatro cuerpos de agua, mostró en machos, que la mayor riqueza de ítems fue del bofedal Quetena Grande con 17 taxones (9 insecta, 6 crustacea, 1 arachnoidea y 1 mollusca), la mayor diversidad de 2.2 fue del bofedal Quetena Grande como del río, la mayor equidad de 0.9 fue en la laguna que su vez presentó menor riqueza con solo 5 taxones (2 insecta y 3 crustacea) y menor diversidad (1.4), quedando el bofedal Celeste como el de menor equidad (0.6) (Tabla 6).

Tabla 6. Valores de densidad (ρ), riqueza (S), índice de diversidad de Shanon-Weaver (H') e índice de equidad de J evenness (J') de los ítems de demanda de invertebrados por cuerpo de agua en machos.

Cuerpos de agua	Índices Biológicos			
	ρ	S	H'	J'
Bofedal Quetena Grande	95	17	2,2	0,8
Bofedal Celeste	187	14	1,6	0,6
Laguna Chipapa	53	5	1,4	0,9
Río Sol de Mañana	123	15	2,2	0,8

Por parte de las hembras, el bofedal Quetena Grande presentó mayor riqueza con 24 taxones (14 insecta, 8 crustácea, 1 arachnoidea y 1 mollusca), mayor diversidad (3.2) y mayor equidad (0.9). La laguna como el río fueron los que presentaron menor riqueza con 8 taxones (3-5 insecta y 5-3 crustácea respectivamente) y menor diversidad (2.1); en tanto el valor de equidad (0.7) fue igual para el bofedal Celeste, laguna y río (Tabla 7).

En las Tablas 4 y 5, al mismo tiempo que se interpreta menor o mayor equidad (J') en los diferentes cuerpos de agua, también se interpreta en cuál de estos cuerpos de agua existe mayor o menor dominancia de taxones, valor que es inversamente proporcional a J' . Éste se muestra de mejor manera en las Figuras 14 y 15 del análisis de frecuencia de ocurrencia.

En machos, el bofedal Celeste presentó mayor dominancia del taxón Ostracoda con un 53% de frecuencia de ocurrencia. Seguido de este, fueron el bofedal Quetena Grande y el río que presentaron al taxón *Orthocladus* sp. con 41% y 34 % de ocurrencia respectivamente. Por otro lado, la laguna fue el cuerpo de agua con taxones distribuidos más equitativamente por ende con menor dominancia, presentando 41% de *Orthocladus* sp. y 26% de *Polypedium* sp (Figura 14).

Tabla 7. Valores de densidad (ρ), riqueza (S), índice de diversidad de Shanon-Weaver (H') e índice de equidad de J evenness (J') de los ítems de demanda de invertebrados por cuerpo de agua en hembras.

Cuerpos de agua	Índices Biológicos			
	ρ	S	H'	J'
Bofedal Quetena Grande	262	24	3,2	0,9
Bofedal Celeste	115	15	2,7	0,7
Laguna Chipapa	299	8	2,1	0,7
Río Sol de Mañana	26	8	2,1	0,7

En hembras, el bofedal Celeste, la laguna y el río (los dos últimos con solo 8 taxones), presentan mayor dominancia, en cambio el bofedal Quetena Grande mostró mayor equidad. En el bofedal Celeste aparecen como dominantes los taxones *Orthocladus* sp. con 35%, Ostracoda con 25% y Dípteros pupas con 14%, considerando que este bofedal presenta 15 taxones. Por otro lado, la laguna presenta dominancia de *Polypedilum* sp. con 45% y el río a *Orthocladus* sp. con 38% (Figura 15).

El zooplancton incluido en el análisis de diversidad como en el análisis de frecuencia de ocurrencia de invertebrados en la dieta fue: *Chydorus* sp. (en el bofedal Quetena Grande en machos y hembras), *Alona* sp. (en el río solo en machos, en ambos bofedales solo en hembras), *Alonella* sp. (en el río en machos y hembras), *Antarctobiotus* sp. (en ambos bofedales en machos y hembras, en la laguna solo en hembras, en el río en machos y hembras), *Tropocyclops* sp. (en ambos bofedales en machos y hembras), *Ectocyclops* sp. (en el bofedal Quetena Grande en machos y hembras, en la laguna en machos y hembras, en el río solo en machos) y *Macrothrix* sp. (en el bofedal Quetena Grande en machos y hembras, en el río solo en machos); los primeros 3 cladóceros y el resto copépodos (Figuras 14 y 15).

5.5.4. Selectividad de presas en machos y hembras

Se encontraron algunos ítems en la demanda pero no en la oferta, estos fueron algunos ítems de zooplancton excluidos del análisis de selectividad, de los cuales se respetó las proporciones que estos ocupaban en los contenidos estomacales.

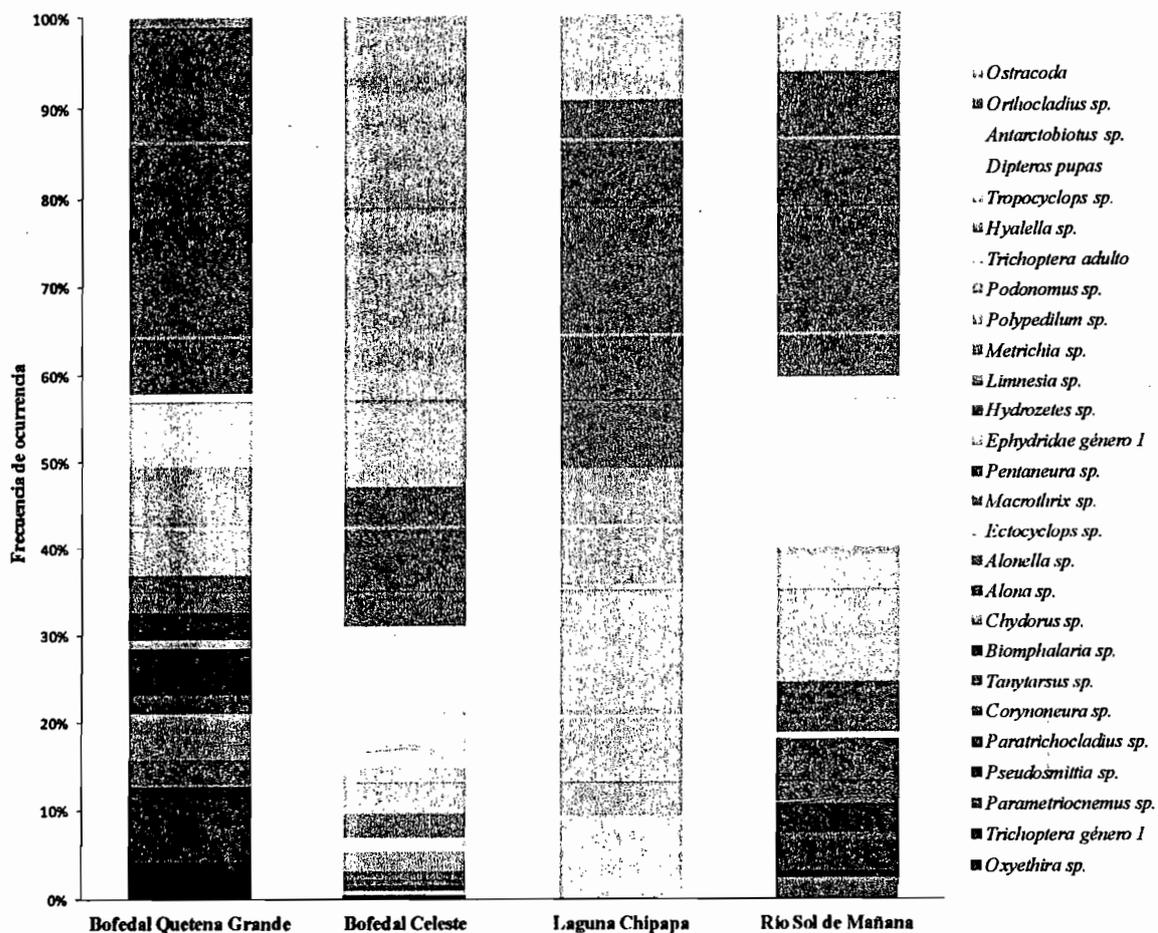


Figura 14. Frecuencia de ocurrencia de ítems de invertebrados a detalle por cuerpo de agua en machos.

Las Tablas 8 y 9 muestran el grado de selección de presas por parte de machos y hembras en cada cuerpo de agua. Los machos del bofedal Quetena Grande mostraron mayor selectividad positiva por la ingesta de *Pentaneura* sp. seguido de *Orthocladius* sp. y *Oxyethira* sp.; y mayor selectividad negativa por *Metrichia* sp, *Tanytarsus* sp. y *Ostracoda*. En el bofedal Celeste hubo mayor selección positiva por *Podonomus* sp., *Polypedilum* sp., *Trichoptera* adulto, *Díptera* pupa, *Ostracoda*, *Antarctobiotus* sp. y *Tropocyclops* sp.; y una mayor selección negativa por *Metrichia* sp. e *Hydrozetes* sp. En la laguna seleccionaron positivamente a *Polypedilum* sp. y *Ectocyclops* sp.; y negativamente a *Ostracoda*. Por último, en el río seleccionaron positivamente a *Pseudosmittia* sp., *Paratrichocladius* sp. y *Polypedilum* sp.; y negativamente a *Hyalella* sp. (Tabla 8).

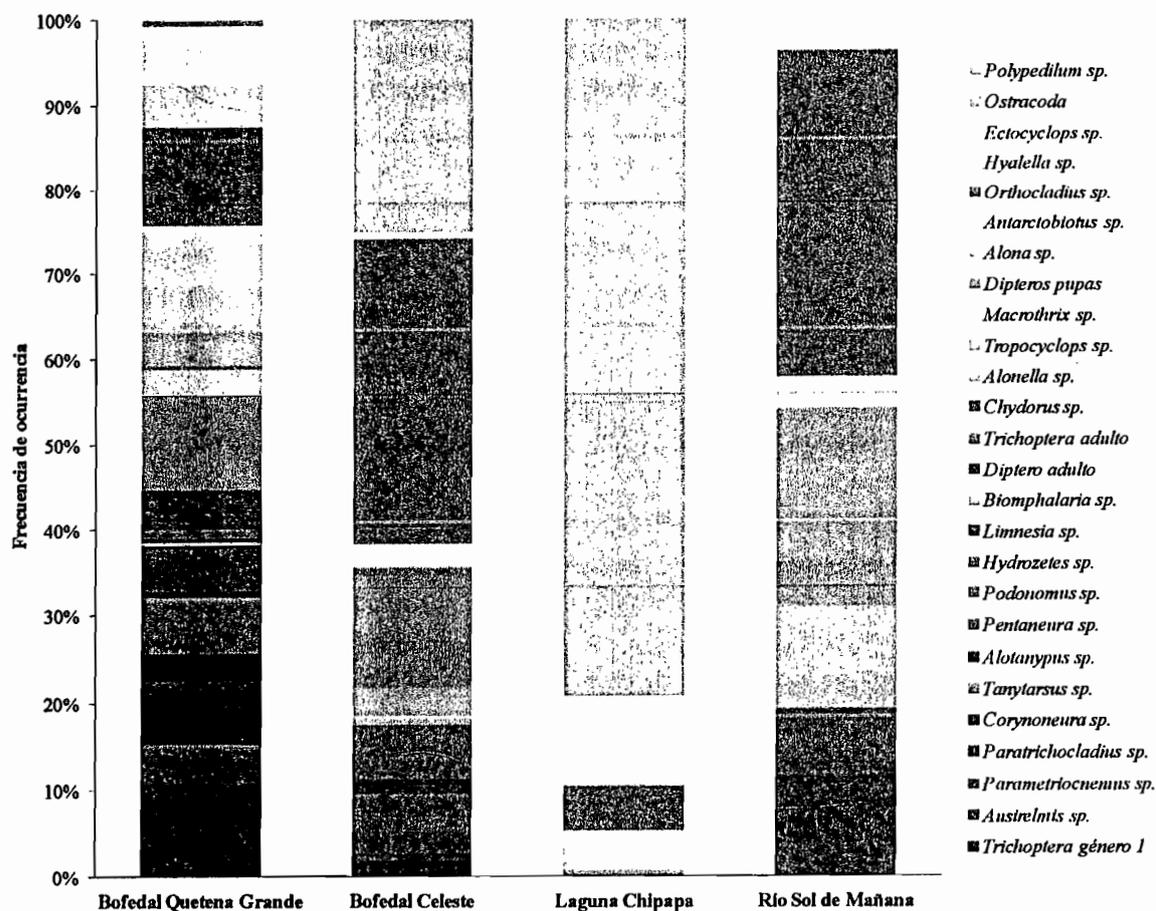


Figura 15. Frecuencia de ocurrencia de ítems alimenticios por cuerpo de agua en hembras. Ítems de invertebrados a detalle.

Por otro lado, el análisis en hembras muestra que en el bofedal Quetena Grande hubo mayor selectividad positiva por *Oxyethira* sp., *Pentaneura* sp., Trichoptera adulta, Díptera adulta y Trichoptera género 1; y mayor selectividad negativa por *Austrelmis* sp., Ostracoda y *Biomphalaria* sp. En el bofedal Celeste hubo una mayor selección positiva por *Podonomus* sp., Trichoptera adulta, Díptera pupa, Ostracoda, *Antarctobiotus* sp. y *Tropocyclops* sp.; y selección negativa por *Metrichis* sp., *Austrelmis* sp. y Díptera adulto. En la laguna seleccionaron positivamente a *Polypedilum* sp., *Ectocyclops* sp., *Antarctobiotus* sp. y *Alona* sp.; y negativamente a *Orthocladus* sp. Por último, en el río seleccionaron positivamente a *Paratrichocladus* sp. y Díptera pupa; y negativamente a *Orthocladus* sp. con valor muy bajo (Tabla 9).

Tabla 8. Selectividad de los distintos taxones de invertebrados categorizados como ítems ofertados y demandados por cuerpo de agua en machos. > 0: selectividad positiva, = 0: ausencia de selectividad y < 0: selectividad negativa (Ivlev, 1961).

ITEM	Bofedal Quetena Grande	Bofedal Celeste	Laguna Chipapa	Río Sol de Mañana
INSECTA				
TRICHOPTERA				
<i>Metrichia</i> sp.	-0,71	-0,93	-	-
<i>Oxyethira</i> sp.	0,61	-	-	-
Trichoptera género 1	0,40	-	-	-
Trichoptera adulto	-	0,87	-	-
DIPTERA				
<i>Orthocladius</i> sp.	0,62	-0,40	-0,10	-0,37
<i>Parametrioconemus</i> sp.	-	-	-	-0,19
<i>Pseudosmittia</i> sp.	-	-	-	0,92
<i>Paratrichocladius</i> sp.	-	-	-	0,96
<i>Tanytarsus</i> sp.	-0,68	-	-	-0,02
<i>Polypedilum</i> sp.	-	0,90	1,00	0,77
<i>Pentaneura</i> sp.	0,71	0,12	-	-
<i>Podonomus</i> sp.	-	0,96	-	0,15
Ephydridæ	0,44	-	-	-
Diptera pupa	0,46	0,86	-	0,38
ARACHNOIDEA				
SARCOPTIFORMES				
<i>Hydrozetes</i> sp.	-0,54	-0,92	-	-
TROMBIDIFORMES				
<i>Limnesia</i> sp.	-	0,30	-	-
CRUSTACEA				
COPEPODA				
<i>Antarctobiotus</i> sp.	-	0,99	-	-
<i>Tropocyclops</i> sp.	-	0,98	-	-
<i>Ectocyclops</i> sp.	-	-	0,98	-
OSTRACODA	-0,79	0,68	-0,63	0,38
AMPHIPODA				
<i>Hyaella</i> sp.	-	-0,20	-	-0,53
MOLLUSCA				
GASTROPODA				
<i>Biomphalaria</i> sp.	-0,59	-	-	-

Tabla 9. Selectividad de los distintos taxa de invertebrados categorizados como items ofertados y demandados por cuerpo de agua en hembras. > 0: selectividad positiva, = 0: ausencia de selectividad y < 0: selectividad negativa (Ivlev, 1961).

ITEM	Bofedal Quetena Grande	Bofedal Celeste	Laguna Chipapa	Río Sol de Mañana
INSECTA				
EPHEMEROPTERA				
<i>Andesiops</i> sp.	-0,41	-	-	-
TRICHOPTERA				
<i>Metrichia</i> sp.	-0,25	-0,90	-	-
<i>Oxyethira</i> sp.	0,93	-	-	-
Trichoptera género 1	0,65	-0,54	-	-
Trichoptera adulto	0,78	0,98	-	-
COLEOPTERA				
<i>Austrelmis</i> sp.	-0,89	-0,96	-	-
DIPTERA				
<i>Orthocladius</i> sp.	0,30	0,22	-0,82	-0,17
<i>Parametrioconemus</i> sp.	-0,05	-	-	0,20
<i>Paratrichocladius</i> sp.	-	-	-	0,99
<i>Tanytarsus</i> sp.	-0,26	-	-	-
<i>Polypedilum</i> sp.	-	-	1,00	-
<i>Alotanypus</i> sp.	0,16	-	-	-
<i>Pentaneura</i> sp.	0,79	0,54	-	-
<i>Podonomus</i> sp.	-	0,99	-	0,05
Diptera pupa	0,20	0,95	-0,29	0,76
Diptera adulto	0,67	-0,99	-	-
ARACHNOIDEA				
SARCOPTIFORMES				
<i>Hydrozetes</i> sp.	-	-0,51	-	-
TROMBIDIFORMES				
<i>Limnesia</i> sp.	-0,53	-	-	-
CRUSTACEA				
COPEPODA				
<i>Antarctobiotus</i> sp.	-	0,98	0,80	-
<i>Tropocyclops</i> sp.	-	0,98	-	-
<i>Ectocyclops</i> sp.	-	-	0,96	-
OSTRACODA	-0,77	0,61	-0,08	-
CLADOCERA				
<i>Alona</i> sp.	-	-	0,77	-
AMPHIPODA				
<i>Hyaella</i> sp.	-0,37	-0,48	-	0,33
MOLLUSCA				
GASTROPODA				
<i>Biomphalaria</i> sp.	-0,75	-	-	-

6. DISCUSIÓN

6.1. Hábitats de *Orestias cf. agassizii*

Los ejemplares de *Orestias cf. agassizii* estudiados pueden colonizar distintos tipos de hábitats, con diferentes características paisajísticas, físico-químicas y biológicas, ocupando ambientes de pequeña superficie, como el bofedal Celeste, hasta extensas aéreas, como el bofedal Quetena Grande. Así mismo pueden resistir altas variaciones de temperatura de las aguas, las cuales se congelan, fenómeno que se observó en todos los cuerpos de agua estudiados donde las capas de hielo formadas llegaban hasta 3,5 cm de espesor (Anexo 1, Foto B). No obstante, las temperaturas registradas fueron tomadas a medio día por la razón de que a esa hora las aguas comienzan a descongelarse por la alta radiación solar facilitando el muestreo de las aguas. Aun así, el factor que posiblemente determina la calidez de las aguas y facilite la presencia de esta especie en la zona, tiene que ver con el origen del acuífero. Según Molina (2007), las aguas emergentes que forman los distintos sistemas acuáticos de la zona, en muchos casos tienen origen termal, es así que este autor considera que las aguas mayores a 15°C son clasificadas como hidrotermales.

Los valores de conductividad registrados para el bofedal Celeste y laguna Chipapa, que fueron mayores al del bofedal Quetena Grande, posiblemente se debieron al bajo nivel de sus aguas, facilitando la remoción de sedimentos a causa de los fuertes vientos de la zona. En el río Sol de Mañana, como es típico en ríos, la conductividad tiende a ser mayor que en otros ambientes acuáticos, pues la corriente arrastra partículas. Otro valor relevante fue el pH, que fue alto en la laguna Chipapa, esto pudo deberse a la posible presencia de H₂S (ácido sulfhídrico) porque en la orilla había un olor fétido. Pese a lo mencionado anteriormente, los peces de *Orestias cf. agassizii* tuvieron la capacidad de colonizar estos ambientes de características fisicoquímicas tan variables. Es importante mencionar que los valores de pH se ajustan a los estudios previos en la zona, que tiene un rango de 6 a 9 (Aravena 1995; Chaffaut 1998; Kempff 2006).

La conductividad que está relacionada a la presencia de sales disueltas en el agua, en Sud Lipez, las aguas son típicamente salinas, presentando claramente costras de sal sedimentadas en remanentes de sistemas acuáticos (Dejoux 1993; Aravena 1995; Kempff 2006(Dejoux 1993). Thomann (1990) describe a *O. agassizii* como un pez de agua dulce pero halotolerante (tolerancia a altas concentraciones de sales), tolerando niveles hasta de 590 µS/cm de conductividad en cursos de agua cerca al Salar de Huasco. En este estudio se encontró que puede tolerar más de 600 µS/cm (río Sol de Mañana). Esta capacidad de adaptabilidad a ambientes extremos por parte de *Orestias cf. agassizii*, no solo se veía en esta especie, hay otros ciprinodóntidos como es el caso de *Aphanius iberus*, un pez ibérico capaz de resistir cambios del gradiente de salinidad cuando adultos, considerado un pez eurihalino (Moreno-Valcárcel *et al.* 2012). Otros son los casos de los ciprinodóntidos

Aphanius dispar de las Salinas de Atlit en Israel y *Cyprinodon variegatus* de Norte América, especies resistentes a altas concentraciones de sal, pues cuentan con una eficiente capacidad osmoreguladora, con la capacidad de resistir bajas concentraciones de oxígeno (Nordlie *et al.* 1991, Plaut 2000), atributos que tal vez estén presentes en *O. cf. agassizii*.

Finalmente, en el trabajo se plantea una hipótesis, ésta se basa en que la laguna sería utilizada provisionalmente en posibles migraciones de distancias cortas que haría *O. cf. agassizii* entre ambientes (p.e. para la reproducción), considerando que el acuífero es subterráneo y es único alimentador de todas las fuentes de agua de la zona, conectando los distintos ambientes (Dorador *et al.* 2003). Esto fue considerado porque la laguna fue el ambiente donde se encontraron más individuos juveniles. No obstante se sabe que *O. cf. agassizii* no es un pez que migra por naturaleza, pues no presenta atributos morfológicos hidrodinámicos que le faciliten esta acción, aun así este punto queda en la discusión.

6.2. Identificación de especímenes y dimorfismo sexual

Los peces colectados se identificaron con *O. cf. agassizii*, sin embargo hay otras especies descritas por Arratia (1982), presentes en la clave de clasificación de especies del género *Orestias* propuesta por Parenti (1984), que tienen cierto grado de parentesco con los peces del presente trabajo y que además se encuentran distribuidas cerca a la zona estudio. Aun así, utilizando la clave no se llegó a identificar con certeza a ninguna de estas especies (*O. ascotanensis*, *O. parinacotensis* u *O. laucaensis*), pues el principal rasgo morfológico para sesgar dichas especies se encuentra basado en que los peces pueden o no tener un perfil dorsal convexo, rasgo que fue subjetivo en los peces colectados, además en la clave es considerado el número cromosómico de cada especie, que no fue analizado en el presente estudio.

No se analizó el conteo de de escamas laterales, ni de radios de las aletas en los peces estudiados, pese a que fueron contados hubo mucha variación, quedando inútil este carácter para la clasificación por la confusión que generaba. Más allá de que estos caracteres sean considerados por Tchernavin (1944) y Parenti (1984) importantes para la clasificación, se conoce que en otros géneros de ciprinodóntidos (p.e. *Aphanius*) el patrón de escamación presenta recambio según edad y crecimiento convirtiéndose en un carácter inservible para su clasificación, razón por la cual este rasgo, como también el conteo de radios en aletas, deben ser reconsiderados en ser o no ser tomados en cuenta para la clasificación de *Orestias* (Villwock & Sienknecht 1996; Herbas 2011).

Las variaciones morfológicas de los especímenes capturados en Sud Lipez dificultan su clasificación, convirtiéndolo en un problema para la identificación de especies o morfotipos, esto puede estar originado por un posible fenómeno de hibridización o que se está llevando a cabo un proceso de definición morfológica o que simplemente corresponden

a otras especies aun no descritas. Por el momento no se tiene información contundente sobre este aspecto. Incluso, en un estudio llevado a cabo por Esquer *et al.* (2013) en el lago Titicaca considerado como el centro de divergencia de las especies de *Orestias*, menciona que existen problemas en la identificación de esas especies, encontrándose problemas en las demarcaciones de caracteres diagnósticos. Los problemas de identificación de las especies de *Orestias* del lago Titicaca, siendo las más conocidas del Altiplano, se estaría repitiendo en el grupo de *Orestias* del Sud Lípez, además que se tiene muy poca información sobre los peces de esta zona, complicado aún más este tema.

Los especímenes clasificados como *O. cf. agassizii*, presentaron cuerpos alargados con un marcado dimorfismo sexual en relación al largo estándar (LS) (Arratia 1982; Villwock & Thomann 1987; Lüssen *et al.* 2003; Vila *et al.* 2007; Scott 2010) siendo en general las hembras de mayor tamaño al de los machos, rasgo que no se observó en especímenes de la laguna, porque ambos sexos presentaron peces de tamaños reducidos por ser juveniles (Figuras 6 y 7). Las espínulas presentes en los radios de aletas dorsal, pectoral y anal, también son postuladas como un carácter de dimorfismo sexual, que estarían ausentes en hembras (Arratia 1982; Lauzanne 1982; Lüssen *et al.* 2003). Este carácter no fue tomado en cuenta pues se ha visto que las hembras, en particular las maduras, presentan estas espínulas y que además estas pueden desgastarse ya sea en machos o hembras (Lauzanne 1982; Herbas 2011).

6.3. Similitud y variabilidad ecomorfológica de *Orestias cf. agassizii*

El análisis de cluster en machos y hembras al 50% de similitud no mostró la formación de grupos. Considerando a este porcentaje de análisis ya muy bajo se demostró que cada población de peces en los distintos sistemas tiene atributos morfológicos particulares, confirmando la disimilitud entre estos.

El análisis individual de cada pez en los ACP's no agrupó individuos que morfológicamente pudiesen estar asociados algún tipo de sistema o a un claro patrón relacionado a morfotipos o especies. Los dos grupos formados, tanto en machos como en hembras, mostraron una mezcla de individuos pues cada grupo contenía representantes de cada uno de los sistemas estudiados. Sin embargo, esta variabilidad morfológica, que en cierto grado demarcó los grupos, puede estar relacionada a la actividad y despliegue dentro el agua, por ejemplo en los machos, una buena proporción de individuos de los cuatro sistemas presentaron rasgos finos, con cuerpos esbeltos, aletas pectorales finas, cabezas pequeñas y ojos posicionados más lateralmente (Figura 10A, elipses azul), haciendo que tengan una mayor capacidad de desplazamiento, asociada a movimientos rápidos para la búsqueda de alimento en la columna de agua o para escapar de predadores, contrario a los individuos del grupo opuesto que tendrían cabezas más largas con mayor capacidad para las capturas lentas y precisas del bentos dispuesto en la vegetación ((Gatz 1979) Ehlinger 1990,

Wootton, 1999). Por parte de las hembras, un grupo presentaría cabezas y cuerpos reducidos lateralmente pero alargados, cuerpos más altos, aletas caudales más largas y ojos más grandes (Figura 11A, elipse azul) facilitándoles la actividad depredadora con alta capacidad de desplazamiento, dándoles mayor soltura en busca de determinado recurso utilizando un mayor rango de nichos (Gatz 1979; Lauzanne 1982; Teixeira & Bennemann 2007; Fernández *et al.* 2012).

Comparando el análisis inter e intra poblacionalmente, es notorio que existe alto grado de variabilidad morfológica. La cercanía geográfica de las poblaciones de cada sistema, no tuvo una fuerte influencia en la similitud morfológica de éstas, como es citado por Lauzanne (1982) y Herbas (2011) los cuales indican que mientras más cerca los sistemas en que habitan los peces del género *Orestias*, estos tienden a parecerse morfológicamente. Así mismo, De la Barra (2009) en su estudio cercano a la zona, promediando las variables morfológicas por sistema y analizándolas en un ACP, indica que las poblaciones de lagunas se diferencian de poblaciones de bofedales y ríos, y que además el patrón de variabilidad morfológico en bofedales tiende a ser como en ríos. Rasgo que se discrepa en cierto grado en el presente estudio porque los machos el río Sol de Mañana y la laguna Chipapa fueron más similares.

La relación de la morfología con la hidrodinámica que caracteriza a cada sistema acuático, que además puede definir en cierto grado la ecomorfología del pez, no fue notoria, pues no se observó formas de pez más hidrodinámicas en ambientes lóticos o cuerpos más robustos con aletas pectorales largas y pedúnculos caudales cortos asociado al hábitat léntico (Gatz 1979; Teixeira & Bennemann 2007; Fernández *et al.* 2012).

La relación de la variabilidad morfológica de los especímenes estudiados comparados con los rasgos más particulares de la especie *O. agassizii* es alta, pues estos peces representan la típica forma de *Orestias* del complejo *agassii* (Parenti 1984) y la especie en particular. Aunque surgen varias hipótesis sobre la variabilidad y parentesco morfológico entre las distintas especies descritas para el género *Orestias* (Lauzanne 1982; Parenti 1984). Un estudio llevado a cabo por Lüssen (2003), del cual se apoya el presente estudio, usando características morfométricas y merísticas de bibliografía clásicas para el género, demuestra que las especies chilenas, de distintos tipos de sistemas acuáticos, comparada con la especie *O. agassizii*, no se diferencian entre sí, ni a nivel molecular, aseverando que estos especímenes tiene un bajo nivel de variabilidad genética, aun así (Araya; Arratia 1982; Vila 2006; Scott 2010), encuentran variabilidad cariotípica entre e intra específica (machos y hembras) de especies de *Orestias* chilenos, lo cual discrepa en cierta medida lo explicado por Lüssen (2003) quedando en la discusión.

La diversidad morfológica de *O. cf. agassizii* descrita en el presente estudio también puede deberse a lo que Tchernavin (1944), Lauzanne (1982) y Maldonado (2005) señalan para el

mismo lago Titicaca, en el cual indican que habría una diversidad fenotípica de *Orestias agassizii*, que estaría determinada por la variación de los rangos de tamaño en individuos adultos y en diferentes estadios de reproducción, además por habitar en distintos perfiles del lago (distintos micro hábitats). Esta variación morfológica, también estaría asociada a eventos geológicos (levantamiento de Los Andes, distintos niveles de los paleolagos en el Altiplano) que influyeron en la distribución actual del género, y que participaron en hechos de flujo genético entre las distintas poblaciones. Razón por la cual, se reduda que se hace difícil establecer una sistemática y clasificación fiable para esta especie, y para el género en particular (Lauzanne 1982; Villwock 1983; Lüssen *et al.* 2003; Maldonado 2005; De la Barra *et al.* 2009; Herbas 2011).

6.4. Ecología alimentaria de *Orestias cf. agassizii*

La mayor densidad y diversidad de invertebrados acuáticos presentes en la oferta de bofedales se debió a que estos sistemas proporcionan condiciones ambientales más estables que los otros dos sistemas estudiados, por lo tanto el desarrollo de esta comunidad es más prospera y las interacciones entre especies serían más ventajosas por los grupos tróficos formados (productores secundarios, consumidores primarios y consumidores secundarios), pese a la competencia que se genera (Coronel *et al.* 2007; Coronel 2008).

Según Dejoux (1993), son varios los factores ecológicos que pueden desempeñan un papel importante en la distribución de los macro y micro invertebrados en hábitats acuáticos de Sud Lípez considerados como extremos. Estos pueden estar relacionados con la productividad primaria, características físico-químicas del agua, competencia por recursos y/o capacidad de adaptabilidad sobre dichos ambientes. No obstante el mismo Dejoux (1993) cita como factor principal, las formaciones de biotopos establecidos dentro un mismo sistema acuático, principalmente en las áreas donde se forman pequeños deltas por el ingreso de agua corrientes a distintos sistemas acuáticos, fenómeno que fue observado particularmente en los bofedales y que posiblemente influyeron en la composición de invertebrados encontrados, considerando que los mismos probablemente realizaron desplazamientos hacia las áreas de muestreo.

La cantidad de sales disueltas, es un factor físico-químico importante, pues afectaría la composición de invertebrados, por ejemplo los anfipodos, perecen en aguas con alta concentración de sales disueltas (Dejoux 1993). Razón por la cual posiblemente este grupo de invertebrados no se encuentran en mayor densidad en el río Sol de Mañana o simplemente estuvieron ausentes como en la laguna Chipapa. Por lo que, en manantiales de agua dulce o aguas con bajas concentraciones de sales, además de tener un ambiente físico, químico y biológicamente más estables, la fauna de invertebrados acuáticos va a ser más rica y diversa (Dejoux 1993; Guzmán & Sielfeld 2009; Marquez *et al.* 2009; Fernández *et al.* 2012), alterando drásticamente la composición de la dieta de *O. cf. agassizii* de los

distintos ambientes estudiados, condicionando su comportamiento alimenticio en poder sacar un mejor provecho de determinada fuente alimenticia (Fedatto *et al.* 2001).

Es importante mencionar que se encontraron ítems alimenticios en la demanda pero no en la oferta, todos fueron ítems del zooplancton. Esto pudo deberse a que el zooplancton fue colectado en aguas abiertas y no así en aéreas cercanas a la vegetación. Este tipo de comunidad es categorizada como “zooplancton bentónico” por estar asociado a las macrófitas, formando parte y/o por estar cerca al bentos (Coronel *et al.* 2007; Coronel 2008; Coronel 2011).

En la evaluación del régimen alimenticio de *O. cf. agassizii* se determinó que existe cierto grado de diferencia entre machos y hembras, es así que solo en contenidos estomacales de machos se encontró escamas, en peces de ambos bofedales, y restos de vegetación y sedimentos, en machos del río Sol de Mañana. En cambio algunas hembras consumieron insectos adultos, en el caso del bofedal Quetena Grande, o semillas, en el caso del bofedal Celeste, estos últimos ítems no se encontraron en machos. Por otro lado, en el río, donde solo los machos presentaron sedimentos en sus contenidos estomacales, indicaría que el lugar donde estos forrajean puede ser diferente al de las hembras (Lauzanne 1991; Guzmán & Sielfeld 2009; Herbas 2011).

Esta diferencia en la dieta entre machos y hembras indica que los *O. cf. agassizii* de los cuatro cuerpos de agua ocupan distinto nivel trófico, como consumidores primarios y/o secundarios. La diferencia no solo se daría entre sexo sino también entre sistemas acuáticos, por la diferencia en el porcentaje de ingesta de determinado ítems alimenticio y/o por la presencia-ausencia de dichos ítems alimenticios en los contenidos estomacales de los *O. cf. agassizii* en los distintos sistemas acuáticos. Por su parte, Pinto & Vila, 1987, en un trabajo realizado con *O. laucaensis*, una especie muy emparentada a *O. cf. agassizii* descrita en el presente trabajo, también observaron que la dieta de machos era diferente al de las hembras, mencionando que ésta diferencia influye en la distribución de peces del género *Orestias* en el ecosistema, concluyendo que la divergencia en la frecuencia de ocurrencia de los ítems consumidos no solo se da entre machos y hembras sino que también se produce en peces de distinta longitud, y que hubiese sido importante determinarlo en el presente estudio.

Los ítems de vegetación (VEG), las semillas (SEM), las algas (ALG) que aparecieron en los contenidos estomacales de *O. cf. agassizii* son considerados como alimentos ocasionales, pues principalmente realizan el forrajeo entre la vegetación, así mismo los restos de escamas (PEC) que fueron encontrados se debe a la acción de hociarse los cuerpos entre peces (Lauzanne 1982; Pinto & Vila 1987; Loubens 1989; Lauzanne 1991; Coronel *et al.* 2009; Herbas 2011). Por otro lado, en el río, donde solo los machos presentaron sedimentos en sus contenidos estomacales, señala que el lugar donde estos

forrajea puede ser diferente al de las hembras (Lauzanne 1991; Guzmán & Sielfeld 2009; Herbas 2011).

La estenofagia, en la ingesta de invertebrados, determinada por los bajos valores de H' en los individuos machos del bofedal Celeste y de la laguna Chipapa, en el bofedal Celeste no se ajusta al valor de H' calculado para la oferta, siendo éste uno de los sistemas con mayor diversidad; por otro lado en la laguna Chipapa esta estenofagia si se ajustaría porque fue el sitio con menor diversidad ofertada. Posiblemente esta estenofagia tenga relación con la capacidad de captura y la disponibilidad del tipo de alimento que prefiera, que posiblemente, fue desventajosa para este grupo de peces. En contraste, los peces en el resto de los sistemas acuáticos, tanto machos como hembras, serían considerados como eurifágicos, es decir que consumen mayor diversidad de invertebrados, además de consumirlos casi en proporciones iguales, pues presentaron altos valores de equidad por la ingesta de los mismos ($J' > 0,5$) (Berg 1979; (Zavala-Camin 1996; Fedatto *et al.* 2001).

Por lo cual se determina en el presente estudio y de forma general que *O. cf. agassizii* es predominantemente eurifágica, y que no solo se observaría esto en los *O. cf. agassizii* del Sud Lípez sino también en los *O. agassizii* en el lago Titicaca, determinado por Loubens & Sarmiento (1985) que además indican que aunque los peces pequeños (juveniles) de esta especie sean zooplanctívoros y peces más grandes (adultos) incluyan macro invertebrados a su dieta, esta especie es eurifágica pues consumen diversos invertebrados. No obstante Guzmán & Sielfeld (2009), en su estudio sobre la dieta de *O. agassizii* en tres vertientes del salar de Huasco-Chile, observaron que la diferencia de acuerdo con la diversidad de alimentos, se dio entre vertientes, donde en dos de ellas los peces fueron eurifágicos y en una estenofágicos, rasgo que fue observado particularmente en machos de la laguna Chipapa como es mencionado en el párrafo de arriba. Aun así, no se observó contundentemente dicha diferencia para *O. cf. agassizii* entre sistemas acuáticos. Es importante aclarar que tanto la diversidad como la equidad de ítems consumidos no refleja la preferencia alimenticia por determinado ítem, razón por la cual se realiza el análisis de selectividad (Zavala-Camin 1996; Fedatto *et al.* 2001).

Aunque hay diferencias en la selectividad de presas por parte machos y hembras, hay ítems que son compartidos como *Oxyethira* sp. en el bofedal Quetena Grande; *Podonomus* sp., Trichoptera adulta, Díptero pupa, Ostracoda, *Antarctobiotus* sp. y *Tropocyclops* sp. en el bofedal Celeste; *Polypedilum* sp. y *Ectocyclops* sp. en la laguna Chipapa; y *Paratrichocladius* sp. en el río Sol de Mañana. Aunque estos estén en muy bajas proporciones en la oferta serían preferidos en la demanda, lo cual indicaría que los *O. cf. agassizii* estudiados buscan este alimento. Así mismo, hubo ítems de invertebrados que fueron preferidos de igual manera entre los distintos sistemas, como el caso de *Polypedilum* sp. entre machos de ambos bofedales y la laguna; o Trichoptera adulta entre hembras de ambos bofedales. Aunque algunas densidades de los ítems de invertebrados ofertados y

demandados fueron elevados, estos no necesariamente irían a condicionar la preferencia de *O. cf. agassizii* a seleccionar un ítem en particular, por ejemplo el ítem *Orthocladus sp.* en el bofedal Quetena Grande, laguna Chipapa y río Sol de Mañana es ofertado y demandado en una buena proporción (machos y hembras) no fue seleccionado en ambos sexos, discrepando con lo encontrado por (Guzmán & Sielfeld 2009)), que indican que *O. agassizii* del salar de Huasco selecciona la más abundante.

Si bien el zooplancton constituyó una aporte importante en la dieta de machos, no se establece como único alimento preferido en este sexo, a diferencia de lo encontrado por Pinto (1989) y Riveros *et al.* (2012), los cuales indican que los machos de *O. agassizii* prefieren alimento de pequeño tamaño como cladóceros y las hembras prefieren alimento mucho más grande como anfípodos, relacionado al tamaño del pez y la capacidad de captura de dichas presas. En el presente estudio se encontró que tanto machos como hembras van a preferir ítems de pequeño (zooplancton) como de gran tamaño (macro invertebrados), sin ser considerada la capacidad de captura que tiene que ver con la morfología del pez.

Es importante mencionar que el tricóptero *Metrichia sp.* aunque fue uno de los taxones más abundantes en la oferta, particularmente en bofedales, no constituyó una fuente de alimento fundamental para *O. cf. agassizii*, además que fue negativamente seleccionado, dado que, como describe Riveros *et al.* (2012) y como fue encontrado en el presente estudio, el tricóptero *Metrichia sp.* se encuentra difícilmente disponible en el medio, porque las larvas presentan estructuras de protección, denominados “capullos”, que están anclados a la vegetación dificultando la obtención y la digestión de dicho alimento. Así mismo, el zooplancton que no se encontró en la oferta pero sí en la demanda, que de alguna manera influye en la dieta, pero que no pudo ser evaluada en el análisis de selección, refleja cierto grado de incertidumbre por la importancia de estos ítems en la dieta de *O. cf. agassizii* y que según Loubens & Sarmiento 1985; Hurlbert *et al.* 1986; Pinto & Vila 1987; Riveros *et al.* 2012, forman parte importante en la ecología alimentaria de esta especie.

Las diferencias que se dieron en algunos ítems de invertebrados seleccionados por *O. cf. agassizii* en el presente estudio, pudieron deberse a distintas razones, por ejemplo, tamaño de la presa, disponibilidad de la presa, manipulación, digestión, etc., en función a estas razones no se determinó en ningún cuerpo de agua a *O. cf. agassizii* como una especie especialista, aunque la teoría de *forrajeo óptimo* (Sthepens & Krebs 1987) indica que en los ambientes de alta abundancia y diversidad de ítems, como en el caso de los bofedales, los depredadores se especializaran en aquellas presas de mayor reporte energético, es decir las más productivas y las más disponibles en el medio (Fedatto *et al.* 2001), lo cual no se observó en los bofedales donde hubo mayor diversidad de invertebrados consumidos, haciendo que a este nivel de consumo *O. cf. agassizii* sea considerado generalista.

En relación a lo mencionado en el párrafo de encima, los peces *O. cf. agassizii* estudiados en los distintos sistemas acuáticos de Sur Tiqui, según los resultados obtenidos, según los autores Pinto & Vila 1987; Maldonado 2005; Guzman & Sielfeld 2009; Zepita 2013; pueden ser categorizados como peces carnívoros generalistas-oportunistas, que buscan su alimento entre las macrófitas y que facultativamente pueden constituirse como consumidores secundarios, siendo exclusivamente insectívoros y/o zooplanctívoros, o pueden ser consumidores terciarios, teniendo un comportamiento omnívoros; es así que pueden ocupar diferente nicho trófico entre y dentro los distintos sistemas acuáticos donde habitan.

Así mismo, los peces del género *Orestias* de esta parte del Altiplano boliviano, posiblemente interactúan con las aves, en particular con los flamencos, ocupando eventualmente el mismo nicho trófico, porque consumen los mismos ítems (p.e. anfípodos, copépodos y cladóceros); creando cierto grado de competencia por el recurso, influyendo principalmente en la ecología alimenticia del pez; aunque se ha evidenciado que en la mayoría de los sistemas donde se encuentran flamencos no habitan peces (Hurlbert *et al.* 1986). Finalmente, el 96% de los contenidos estomacales presentaron bastante alimento, en su gran mayoría fue alimento fresco (presas enteras y fácilmente identificables), considerando que el horario de captura en todos los cuerpos de agua fue a mediodía, es posible deducir que *O. cf. agassizii* tiene un hábito alimenticio diurno, coincidiendo con (Pinto & Vila 1987; Guzmán & Sielfeld 2009).

6.5. Relación de la plasticidad morfológica y alimenticia de *Orestias. cf. agassizii*.

Aun que se hizo un análisis preliminar relacionando morfometría con dieta (Análisis de Correspondencia Canónica), no se encontró un patrón claro que determine una diferencia morfológica relacionada o condicionada con el tipo de dieta, entre y dentro poblaciones de los distintos sistemas acuáticos, como lo hallado por Herbas (2011) donde el tipo morfológico de los peces que él estudió se acomodaba en cierta forma con la dieta de estos, por ejemplo individuos de lagunas del valle Hichu Kkota que tenían hocicos largos, altos y bocas relativamente grandes se alimentaban de individuos grandes como invertebrados. No obstante y posiblemente, según el ACP de machos, el grupo de peces de la elipse roja (Figura 10A) presentarían movimientos más lentos y precisos entre la vegetación y el viento, por lo que consumirían ocasionalmente más algas, restos de vegetación, semillas o edimentos (Gatz 1979; Zavala-Camin 1996). Por otro lado, las hembras de la elipse azul del ACP (Figura 11A), que serían activas predatoras, consumirían principalmente larvas, pupas y adultos de macro-invertebrados acuáticos (díptera y tricóptera principalmente) (Gatz 1979; Fedatto *et al.* 2001; Teixeira & Bennemann 2007). En general, machos y hembras de *O. cf. agassizii*, relacionando sus aptitudes locomotoras (morfología) con la dieta, preferirían forrajear pequeñas larvas de insectos (dípteros o tricópteros) y/o pequeños

crustáceos (ostrácodos, copépodos y cladóceros) predeterminado por su disposición en el medio.

La plasticidad fenotípica que presenta el género *Orestias* y en particular *Orestias*. cf. *agassizii*, estaría asociado aun un amplio acervo genético del género y sus especies, el cual hace que puedan sobrevivir a intensos eventos de selección dados por el recambio de su hábitat, por la formación y separación de los antiguos paleolagos en el Altiplano, siendo éste el factor histórico más importante, haciendo que el cambio morfológico de las especies tenga un carácter adaptativo, probablemente vinculado a la captura del alimento y selección de hábitat (Dejoux & Iltis 1991; de Sostoa *et al.* 2010; Scott 2010). Este fenómeno también fue reportado en especies de ciprinodóntidos ibéricos y centroamericanos de los géneros *Aphanius* y *Profundulus* respectivamente, dado que la morfología de las especies de estos géneros, aun está siendo definida por factores históricos, como el aislamiento geográfico (González *et al.* 2005; Ferrito 2007; Moreno-Valcárcel *et al.* 2012). Aunque no se tenga una evidencia de una base genética que señale una variación en la morfología funcional de los peces, como indica Mittelbach *et al.* (1999), la plasticidad fenotípica en éstos representa un mecanismo importante que puede moldear la morfología del pez en base a los recursos disponibles. Por lo cual, dicha plasticidad particularmente en especies de *Orestias* del Titicaca, no tendría relación con lo expresado en los genes y que más bien esa variación morfológica estaría asociada al uso del hábitat. Hipótesis que no fue evidenciada en *O.* cf. *agassizii* de Sud Lípez.

Tchernavin (1944), fue el primero en resaltar la gran variabilidad morfológica que existe dentro de la especie *O. agassizii* al proponer cinco sub-especies. Lauzzane (1982) destaca la presencia de morfotipos de *O. agassizii* dentro el lago Titicaca, recalando la plasticidad morfológica de esta especie en relación a la ocupación de micro-hábitats, viéndose reflejada en su dieta (*O. agassizii*: pelágico-zooplancívoro, bentónico-macro invertívoro). Así mismo, Esquer *et al.* (2013) señala que la diversificación morfológica de *O. agassizii*, como también de otras especies del género *Orestias*, muestra un escenario de una antigua divergencia entre especies del complejo *agassizii*, seguida de una radiación adaptativa durante el Pleistoceno dentro y fuera el lago Titicaca. Además se reitera que, entre especies del mismo complejo, suceden casos de hibridación con descendencia fértil, promoviendo aun más la diversificación morfológica de *O. agassizii* (Villwock & Sienknecht 1996; de Sostoa *et al.* 2010; Esquer *et al.* 2013).

7. CONCLUSIONES

- Los hábitats de los peces de *O.* cf. *agassizii* en el sudoeste del Altiplano boliviano tuvieron física, química y biológicamente parámetros variables. De los cuatro cuerpos de agua estudiados, los bofedales, ofrecerían mejores condiciones pues presentaron características fisico-químicas más estables y mayor diversidad de

macrófitas sumergidas que es donde se refugian y alimentan principalmente los peces de *O. cf. agassizii*. Así mismo estos peces tuvieron la capacidad de adaptarse a las condiciones extremas de la zona.

- Los peces *O. cf. agassizii* de Sud Lipez, presentaron dimorfismo sexual, donde las hembras fueron generalmente más grandes que los machos, posiblemente afectando al comportamiento alimenticio, pues hembras y machos se alimentan de distintos ítems.
- La disimilitud entre las poblaciones de los peces *O. cf. agassizii* de Sud Lipez, fue muy notoria, demostrando alto grado de variabilidad morfológica entre éstas.
- El análisis morfológico individual de los peces de *O. cf. agassizii* de Sud Lipez, mostró que machos y hembras tienen atributos morfológicos diferentes. Estas diferencias también se dieron dentro las poblaciones de un mismo sexo, posiblemente relacionadas con el desplazamiento en el agua y búsqueda de alimento. Al mismo tiempo no se observó ninguna relación entre la morfología y el tipo de sistema acuático que pudo definir en cierto grado un patrón ecomorfológico.
- Los bofedales fueron los ambientes que presentaron mayor densidad, diversidad y equidad en la oferta de invertebrados acuáticos, posiblemente favorecido por las condiciones del hábitat.
- Los peces *O. cf. agassizii* de Sud Lipez reflejaron un comportamiento alimenticio “omnívoro facultativo”. En general la conducta de los peces por la ingesta de invertebrados acuáticos fue “eurifágica”, es decir que consumieron varios ítems alimenticios, seleccionando larvas blandas de insectos y pequeños crustáceos (zooplancton) como alimento preferido. Los cambios espaciales e individuales en la dieta de estos peces, mostraron la plasticidad alimenticia de estas poblaciones, haciendo que ocupen distinto nivel trófico dentro y entre los ambientes.
- Los peces *O. cf. agassizii* de Sud Lipez pueden ser clasificados como organismos “euriecios”, es decir organismos con un amplio rango de selección de hábitat.

Recomendaciones

El presente estudio recomienda establecer una información conjunta de todos los estudios tanto genéticos y morfológicos del género, que permita categorizar y estructurar de una mejor manera la distribución del género *Orestias* en toda la cuenca del Altiplano, y así poder identificar y clasificar acertadamente especies del género. De esta forma, honrar

estudios sobre la ecología del género, que en la actualidad es escasa y además se encuentra desactualizado, en particular para la zona de Sud Lipez.

También se recomienda establecer un método de colecta estándar para cuantificar la oferta alimenticia de los distintos sistemas donde habita *O. cf. agassizii*, incluyendo el lago Titicaca. El cual considere una medición cuantitativa para la colecta sobre una parte representativa de su hábitat, incluyendo: macro y micro invertebrados, además de fitoplancton y macrófitas acuáticas.

Finalmente se recomienda no descuidar la conservación y manejo de los recursos acuáticos, florísticos y faunísticos de Sud Lipez. Aunque estos ambientes pueden ser categorizados como extremos para la vida acuática, también son muy sensibles y frágiles a cualquier perturbación, principalmente antrópica, alterando la diversidad nativa y endémica de especies biológicas, como es el caso de *O. cf. agassizii*.

8. REFERENCIAS

- Alonso, M. 1996. Crustacea, Branchiopoda. 433-486 pp. En: Ramos, M. Fauna Iberica, Vol. 7. (Eds.). Museo Nacional de Ciencias Naturales. CSIC. Madrid.
- Angrisano, E. & Sganga, J. 2009. Trichoptera. 255- 307 pp. En: Domínguez, E. & Fernández, H. (eds.). Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: biología y sistemática. Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- Aravena, R. 1995. Hidrología isotópica y geoquímica de las aguas subterráneas del norte de Chile. En Bull. Inst. Fr. Etudes Andines. 24(3):495-504.
- Arratia, G. 1982. Peces del altiplano de Chile. 93-133 pp. En: Veloso, A & Bustos, E. (eds) 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. ROSTLAC, UNESCO, Montevideo, Uruguay.
- Archangelsky, M., Manzo, V., Michat, M. & Torres, P. 2009. 411-468 pp. Coleoptera. En: Domínguez, E. & Fernández, H. (eds.) Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: biología y sistemática. Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- Bagenal, T. 1968. Eggs & early life history. Handbook 3(1):159-169 pp. En: Ricker, W. (eds). Methods for assessment of fish production in fresh waters. EE.UU.
- Beaumord, A. & Petreire-Jr., M. 1994. Fish communities of Manso river, Chapada dos Guimarães, MT, Brasil. Acta Biol. Venez. 15(2):21-35.
- Berg, J. 1979. Discussion of methods of investigating the food of fishes, with referent to a preliminary study of the prey of *Gobiusculus flavescens* (Gobiidae). Marine Biology 50: 263-273.
- Brodie, J. & Lewis, J. 2007. Unravelling the algae: the past, present, & future of algal systematics (No. 75). CRC Press. London. 168 pp.
- Casatti, L. & Castro, L. 2006. Testing the ecomorphological hypothesis in a headwater rifles fish assemblage of the rio São Francisco, southeastern Brazil. Neotrop. Ichthyol. 4(2):203-214.

Chaffaut, I. 1998. Precipitations d'altitude, Eaux souterraines et changements climatiques de L'Altiplano Nord-chilien. These presente pour obtenir le grade de Docteur en Sciences, Universite Paris XI Orsay, Paris. 78 pp.

Chong, G. 1988. The Cenozoic saline deposits of the Chilean Andes between 18°00' & 27°00' south latitude. En Bahlburg, H., Ch. Breitzkreuz & P. Geise (Eds). The Southern Andes. Lecture Notes in Earth Sciences 17: 137-151.

Condori, E. & Choquehuanca, D. 2001. Evaluación de las cracterísticas y distribución de los bofedales en el ámbito peruano del sistema TDPS. Universidad Nacional del Altiplano de Puno. Facultad de Ciencias Biológicas. 46 pp.

Coronel J., Declerck S. & Brendonck L. 2007. High-altitude peatland temporary pools in Bolivia house a high cladoceran diversity. Wetlands 27 (4), 1166-74.

Coronel, J. 2008. Community ecology of freshwater temporary pools of high-altitude peatlands (bofedal) in the Bolivian Andes. Departement Biologie Laboratorium voor Aquatische Ecologie en Evolutiebiologie, Leuven-Bélgica. 191 pp.

Coronel, J., De la Barra, N. & Aguilera, X. 2009. Bofedales altoandinos de Bolivia: Vegetación acuática y factores ambientales. Rev. Bol. Ecol. y Cons. Amb. 26, 23-34.

Coronel, J. 2011. Bofedales de la cuenca del río suches: caracterización de la fauna acuática, componente florístico e identificación de un área de monitoreo para detectar efectos de la minería aurífera. Centro de Apoyo a la Gestión Sustentable del Agua y el Medio Ambiente. 19 pp.

Cowan, J. 1997. Size-based foraging success & vulnerability to predation: selection of survivors in individual-based models of larval fish populations. 357-389 pp. En: Chambers, C. & Trippel, E. (eds.). Early life history & recruitment in fish populations. Chapman & Hall. London.

Cuezzo, M. 2009. Mollusca Gastropoda. 595-629 pp. En: Domínguez, E. & Fernández, H. (eds.). Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: biología y sistemática. Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.

Darwin, C. 1877. El origen de las especies. Traduccido por Godínez, E. & Zulueta, A. (eds). Biblioteca Perojo. España. 387 pp.

De la Barra, E., Maldonado, E., Carvajal, F. & Coronel, J. 2009. The killifish *Orestias* in the Bolivian Puna. Rev. Bol. Ecol. y Cons. Amb. 26. 00-00.

De la Barra, E. 2010. Distribución y caracterización de *Orestias agassii* (Teleostei, Cyprinodontidae) en el Altiplano central y sur de Bolivia. En: Universidad Mayor de San Simon. 78 pp.

de Sostoa, A., Doadrio, I., Ornelas, C., Caiola, N., Pedraza, C., Flores, F., Monroy, M. & Maceda, A. 2010. Estudio genético de las especies ícticas nativas del lago Titicaca. Caracterización y estructura poblacional. Despacho Viceministerial de pesquería. Puno. 175 pp.

Dejoux, C. 1993. Benthic invertebrates of some saline lakes of the Sud Lipez region, Bolivia. *Hydrobiologia* 267, 257-67.

Dejoux, C. 1991a. Los Tricládidos y los Hirudíneos. 317-319 pp. En: Dejoux, C. & Iltis, A. El lago Titicaca, síntesis del conocimiento limnológico actual. ORSTOM. Bolivia.

Dejoux, C. 1991b. Los hidrocáridos. 363-369 pp. En: Dejoux, C. & Iltis, A. El lago Titicaca, síntesis del conocimiento limnológico actual. ORSTOM. Bolivia.

Dejoux, C. 1991c. Los insectos. 363-369 pp. En: Dejoux, C. & Iltis, A. El lago Titicaca, síntesis del conocimiento limnológico actual. ORSTOM. Bolivia.

Dejoux, C. & Iltis, A. 1991. El lago Titicaca, síntesis del conocimiento limnológico actual. ORSTOM.

Del Castillo M. 1992. Curso: Introducción al estudio taxonómico del zooplancton. 2da. Versión UMSS Cochabamba-Bolivia. 88 pp.

Dill, L. 1983. Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, Ottawa, 40: 398- 408.

Doadrio, I., Carmona, J. & Fernandez-Delgado, C. 2002. Morphometric study of the Iberian *Aphanius* (Actinopterygii, Cyprinodontiformes), with description of a new species. *Folia Zool* 51(1), 67-79.

Dorador, C., Pardo, R. & Vila, I. (2003) Variaciones temporales de parámetros físicos, químicos y biológicos de un lago de altura: el caso del lago Chungará. *Revista Chilena de Historia Natural* 76, 15-22.

- Dumont, H., & Negrea, S. 2002. Introduction to the class Branchiopoda. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. EE.UU. 397 pp.
- Ehlinger, T. 1990. Habitat choice & phenotype-limited feeding efficiency in bluegill: individual differences & trophic polymorphism. *Ecology*, Washington, D.C., 71: 886-896.
- Entwisle, T., Sonneman, J. & Lewis, S. 1997, *Freshwater algae in Australia*, Sainty & Associates Pty Ltd, Potts Point, Australia 242 pp.
- Esquer, Y., Hugueny, B., Koerner, K., Ibanez, C., & GAUBERT, P. 2013. Non-invasive ancient DNA protocol for fluid-preserved specimens & phylogenetic systematics of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae). *Zootaxa*, 3640(3), 373-394.
- Epler, J. 2001. Identification manual for the larval Chironomidae (Diptera) of North & South Carolina. A guide to the taxonomy of the midges of the southeastern United States, including Florida. Special Publication SJ2001-SP13. North Carolina Department of Environment & Natural Resources, Raleigh, NC, & St. Johns River Water Management District, Palatka, FL, 526 pp.
- Eigenmann, C. & Allen, W. 1942. Fishes of western South América. I. The intercordilleran & Amazonian lowlands of Perú. II. The High Pampas of Perú, Bolivia & Northern Chile with a revision of the Peruvian Gymnotidae, & of the genus *Orestias*. Univ. Kentucky. XV. 494 pp.
- Fedatto, M., Agostinho, A. & Goulart, E. 2001. Plasticidade trófica em peixes de água doce. *Acta Scientiarum*, Maringá. 23 (2), 425-34.
- Fernández, E., Ferriz, R., Bentos C. & López, G. 2012. Dieta y ecomorfología de la ictiofauna del arroyo Manantiales, provincia de Buenos Aires, Argentina. *Rev. Mus. Argent. Cienc. Nat* 14 (1), 1-13.
- Ferrito, V., Mannino, M., Pappalardo, A. & Tigano, C. 2007. Morphological variation among populations of *Aphanius fasciatus* Nardo, 1827 (Teleostei, Cyprinodontidae) from the Mediterranean. *Journal of Fish Biology* 70, 1-20.
- Flössner, D. 2000. Die Haplopoda und Cladocera (ohne Bosminidae) Mitteleuropas. Leiden. Backhuys. 428 pp.
- Fornari, M., Risacher, F. & Féraud, G. 2001. Dating paleolakes in the central Altiplano of Bolivia. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 172: 269-282.

Fritz S., Baker, P., Lowenstein, T., Searson, G., Rigby, C., Dwyer, S., Tapia, F., Arnold, K., Lung Ku, T L. & Luo, S. 2004. Hydrologic variation during the last 170000 years in the southern hemisphere tropics of South America. *Quaternary Research* 61: 95-104.

Gagnier, P., Blicek, A., Emig, C., Sempere, T., Vachard, D. & Vanguetaine, M. 1996. New paleontological&geological data on the Ordovician&Silurian of Bolivia. *Journal of South American Earth Sciences* 9, 329-47.

Gatz, J. 1979. Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Stud. Zool. Bot.* 21(2):91-124.

Gerking, S. 1994. Feeding ecology of fish. Academic Press. California. 23 pp.

González, A., Díaz, E., Soria, M. & Rodiles, R. 2005. Análisis morfométrico de los peces del grupo labialis, género *Profundulus* (Cyprinodontiformes, Profundulidae), en Chiapas, Mexico. *Revista Mexicana de Biodiversidad.* 76: 55-61pp.

Goulding, M. 1980. The fishes&the forest: explorations in amazon natural history. Berkeley: University of California Press. 56 pp.

Guzmán, J. & Sielfeld, W. 2009. Dieta de *Orestias agassii* (Cuvier & Valenciennes, 1846) (Teleostei, Cyprinodontidae) del salar del 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.

Hartley, P. 1948. Food&feeding relationships in a community of fresh water fishes. *J. Anim. Ecol.*, Oxford, 17: 1-17.

Herbas, K. 2011. Variabilidad morfológica y régimen alimenticio de *Orestias agassii* (Pisces-Cyprinodontidae) en sistemas acuáticos de altura, La Paz-Bolivia. In: Facultad de Ciencias Puras y Naturales. Carrera de Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz. 50 pp.

Houde, E. 1997. Patterns&consequences of selective processes in teleost early life histories. 173- 196 pp. En: Chambers, C. & Trippel, E. (eds.). Early life history&recruitment in fish populations. London: Chapman & Hall.

Hugueny, B. & Pouilly, M. 1999. Morphological correlates of diet in an assemblage of West African freshwater fishes. *J. Fish Biol.* 54:1310-1325.

Hurlbert, S., Loayza, W. & Moreno, T. 1986. Fish flamingo plankton interactions in the Peruvian Andes. *Limnology&Oceanography* 31: 56-67.

IRD, Instituto francés de investigación para el desarrollo. 2008. Proyecto *Fish Loss*.

Ivlev, V. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. New Haven. Yale Univ. Press. Yale. 236 pp.

Jara, F., Soto, D. & Palma, R. 1995. Reproduction in captivity of the Endangered killifish *Orestias ascotanensis* (Teleostei: Cyprinodontidae). *Copeia* 1:226-8.

Junk, W. 1980. Áreas inundáveis: um desafio para a limnologia. *Acta Amazonica*, Manaus. 10(4): 775-796.

Kempff, O. 2006. Recursos minerales metálicos. En: M. Olivera, Ergueta, P. & Villca, M. (Eds.). 2006. Conservación y desarrollo sostenible en el suroeste de Potosí, Bolivia. Prefectura del departamento de Potosí. TRÓPICO. La Paz, Bolivia. Pp. 227-240.

Lange-Bertalot, H. 2005. Diatoms of uruguay. *Iconographia diatomologica*. Vol 15. Gantner Verlag K. G. Ruggell 736 pp.

Lauzanne, L. 1982. Les *Orestias* (Pisces, Cyprinodontidae) du Petit lac Titicaca. *Hydrobiologia* 15: 39 - 70.

Lauzanne, L. 1991. Especies nativas: los *Orestias*. 409-423 pp. En: Dejoux, C. & Iltis, A. (eds.) El lago Titicaca, síntesis del conocimiento limnológico actual. ORSTOM. Bolivia.

Lavenu A., Fornari, M. & Sebrier. M. 1984. Existence de deux nouveaux épisodes lacustres quaternaires dans l'Altiplano péruvo-bolivien. *Cah ORSTOM*, ser. Geol 14 :103-114.

Lewis, M. 1972. Freshwater Harpacticoid copepods of New Zealand. *NZ Journal of Marine&Freshwater Research*, 6(3), 277-97.

Lopretto, E. & Tell, G. 1995. Ecosistemas de aguas continentales. Hemisferio Sur (eds). La Plata. 1401 pp.

Loubens, G. 1989. Observations on the fishes of the lake Titicaca bolivian part. iv. *Orestias* spp., *Salmo gairdneri*&management problems. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 22: 157-77.

- Loubens, G. & Sarmiento, J. 1985. Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca II. *Orestias agassii*, Valenciennes 1846 (Pisces, Cyprinodontidae). Rev. Hydrobiol. trop. 18, 159-71.
- Lowe-McConnell, R. 1999. Ecological studies in tropical fish communities. EE.UU. 535 pp.
- Lüssen, A., Falk, T. & Villwock, W. 2003. Phylogenetic patterns in populations of Chilean species of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae): results of mitochondrial DNA analysis. Molecular Phylogenetics&Evolution. 29:151–60.
- Lüssen, A. 2003. Zur Systematik, Phylogenie und Biogeographie chilenischer Arten der Gattung *Orestias* VALENCIENNES, 1839 (Teleostei, Cyprinodontidae): Morphologische, biochemische und molekularbiologische Befunde. 180 pp. En: Zur Erlangung des Doktorgrades des Fachbereiches Biologie. Universität Hamburg, Germany.
- Marchese, M. 2009. Annelida Oligochaeta. . 551-565 pp. En: Domínguez, E. & Fernández, H. (eds.) Macroinvertebrados bentónicos sudamericanos: biología y sistemática. Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.
- Maldonado, E. 2005. 30 pp. Diferenciación morfológica y ecológica de algunas especies del género *Orestias* Valenciennes, 1839 del lago Titicaca: Cas d'étude de radiación adaptativa. En: Ecologie des Hydrosystemes Fluviaux. Université Claude Bernard, Lyon.
- Maldonado, E., Hubert, N., Sagnes, P. & De Mérona, B. 2009. Morphology diet relationships in four killifishes (Teleostei, Cyprinodontidae, *Orestias*) from Lake Titicaca. Journal of Fish Biology 74, 502-20 pp.
- Maldonado, C. 2011. Guía ilustrada de las principales macrófitas del Tuni Condoriri La Paz, Bolivia. Unidad de Limnología-Herbario Nacional de Bolivia. Universidad Mayor de San Andrés. Campus Universitario, Cota cota calle 27. La Paz, Bolivia. 18 pp.
- Michod, R. 1999. Darwinian Dynamics, Evolutionary Transitions in Fitness&Individuality. Princeton University Press. EE.UU. 68 pp.
- Marquez, M., Vila, I., Hinojosa, L., Méndez, M., Carvajal, J. & Sabando, M. 2009. Distribution&seasonal fluctuations in the aquatic biodiversity of the southern Altiplano. Limnologica 39, 314-318 pp.
- Mazzucconi, S., López, M. & Bachmann, A. 2009. Hemíptera – Heteróptera: Gerromorpha y Nepomorpha. 167-231 pp. En: Domínguez, E. & Fernández, H. (eds.) Macroinvertebrados

bentónicos sudamericanos: biología y sistemática. Fundación Miguel Lillo, Universidad Nacional de Tucumán, Tucumán.

Miranda, G. & Argollo, J. 2002. Vulnerabilidad de las Aguas Subterráneas en el ecosistema del Altiplano Boliviano debido a Trasmontañas. Centro de investigación en cambios Globales (eds). La Paz, Bolivia. 15 pp.

Mittelbach, G., Osenberg, C., & Wainwright, P. 1999. Variation in feeding morphology between pumpkinseed populations: Phenotypic plasticity or evolution? *Evolutionary Ecology Research* 1, 111–128 pp.

Molina, J. 2007. Agua recurso hídrico en el sudoeste de Potosí. Foro Boliviano sobre Medio Ambiente y Desarrollo Comité para la Gestión Integral del Agua en Bolivia. FOBOMADE. La Paz-Bolivia. 71pp.

Molina, C., Ibañez, C. & Pinto, J. 2008. Análisis preliminar de los recursos hidrobiológicos en relación a metales pesados en poblaciones de invertebrados y peces del lago Poopó. 187-202 pp. En: Rocha, O. & Aguilar, S. (eds) Bases técnicas para el plan de manejo del sitio Ramsar Lagos Poopó y Uru Uru. Oruro - Bolivia.

Molina, C., Ibañez, C. & Gibon, F. 2012. Proceso de biomagnificación de metales pesados en un lago hiperhalino (Poopo, Oruro, Bolivia): posible riesgo en la salud de consumidores. *Ecología en Bolivia* 47(2): 99-118.

Morales, P. 2009. Diferenciación genética y conectividad en ambientes fragmentados: el caso de *Orestias* (Teleostei, Cyprinodontidae) de los salares de Ascotan y Carcote en el Altiplano Chileno. Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 78 pp.

Morales, P., Vila, I. & Poulin, E. 2011. Genetic structure in remnant populations of an endangered cyprinodontid fish, *Orestias ascotanensis*, endemic to the Ascotán salt pan of the Altiplano. *Conservation Genetics*. 12: 1639-1643.

Moreno-Valcárcel, R., Torralva, M., Verdiell-Cubedo, D., Ruiz-Navarro, A. & Oliva-Paterna, F. 2012. Dinámica poblacional y relaciones con el hábitat de *Aphanius iberus* (Valenciennes 1846) en un humedal con salinas en explotación. *Anales de Biología* 34, 91-104.

Northcote, T. G. 2000. Ecological interactions among an Orestiid (Pisces, Cyprinodontidae) species flock in the littoral zone of lake Titicaca. *Advances in Ecological Research* 31, 399-420.

- Montes De Oca, I. 1997. Geografía y Recursos Naturales de Bolivia. La Paz, Bolivia. 221p.
- Navarro, G. & Maldonado, M. 2002. Geografía Ecológica de Bolivia: Vegetación y ambientes acuáticos. Centro de Ecología Difusión Simón I. Patiño (eds). Santa Cruz, Bolivia. 456 pp.
- Nordlie, F., Walsh, S., Haney, D. & Nordlie, T. 1991. The influence of ambient salinity on routine metabolism in the teleost *Cyprinodon variegatus*. *Journal of Fish Biology* 38: 115-122 pp.
- Norton, S., Luczkovich, J. & Motta, P. 1995. The role of ecomorphological studies in the comparative biology of fishes. *Env. Biol. Fish.* 44(1-2):287-304.
- Olivera, M., Sanchez, E., Maygua, W., 2006. Caracterización socioeconómica. 198-202pp. En: Olivera, M., Ergueta, P. & Villca, A. (eds.) Conservación y Desarrollo en el suroeste de Potosí. La Paz.
- Payne, A. 1986. The ecology of tropical lakes&rivers. John Wiley & Sons (eds.). New York. 78 pp.
- Parenti, L. 1981. A phylogenetic&biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (TELEOSTEI, ATHERINOMORPHA). American Museum of Natural History. London 232 pp.
- Parenti, L. 1984. A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Ciprinodontidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 178, 214.
- Pianka, E.R. 2000. Evolutionary ecology. Addison Wesley Longman (eds.), San Francisco. 168 pp.
- Pinto M. & Vila I., 1987. Relaciones tróficas y caracteres morfofuncionales de *Orestias laucaensis*. *Anales del museo de Historia Natural de Valparaíso*. 18:77-84
- Pinto, M. 1989. Relaciones tróficas de *Orestias Valenciennes* en el sistema hidrográfico del Lauca (Pisces, Ciprinodontiformes, Ciprinodontidae) Tesis de Magister. Universidad de Chile-Santiago. 78 pp.
- Placzek, C., Quade, J. & Patchett, P. 2006. Geochronology&stratigraphy of late Pleistocene lake cycles on the southern Bolivian Altiplano: Implications for causes of tropical climate change. *Geological Society of America Bulletin* 118 (5/6): 515–532.

- Plaut, I. 2000. Resting Metabolic Rate, Critical Swimming Speed, & Routine Activity of the Euryhaline Cyprinodontid, *Aphanius dispar*, Acclimated to a Wide Range of Salinities. *Journal of Physiological & Biochemical Zoology*. 73(5): 590–596 pp.
- Pouilly, M, Lino, F., Bretenoux, J.-G. & Rosales, C. 2003. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage of the bolivian amazonian floodplain. *J. Fish Biol.* 62:1137-1158.
- Pourrut, P. & Covarrubias, A. 1995. Existencia de agua en la II region de Chile: interrogantes e hipotesis. En *Bull. Inst. Fr. Etudes Andines*. 24(3):505–515.
- Raynal-Roques, A. 1991. Las Macrófitas. Las plantas superiores. 317-319 pp. En: Dejoux, C. & Iltis, A. El lago Titicaca, síntesis del conocimiento limnológico actual. ORSTOM. Bolivia.
- Riveros, J., Vila, I. & Méndez, M. 2012. Nicho trófico de *Orestias agassii* (Cuvier & Valenciennes, 1846) del sistema de arroyos del salar de Huasco Gayana 76, 79-91.
- Rocha, O. 1994. Contribución preliminar a la Conservación y el Conocimiento de la Ecología de Flamencos en la Reserva Nacional de Fauna Andina Eduardo Avaroa, Departamento de Potosí, Bolivia. Museo Nacional de Historia Natural, La Paz. 72pp.
- Rocha, O. & Quiroga, C. 1996. Aves de la Reserva Nacional de Fauna Andina Eduardo Avaroa, Guía Ilustrada de Campo. Museo Nacional de Historia Natural, La Paz. 32pp.
- Rocha, O. 1997. Fluctuaciones Poblacionales de tres especies de Flamencos en Laguna Colorada. *Revista Boliviana de Ecología*, 2, 67-76.
- Ross, S. 1986. Resource partitioning in fish assemblage: a review of field studies. *Copeia* 1986:352-388.
- Rothschild, L. & Mancinelli, R. 2001. Life in extreme environments. *Nature*. 409.
- Rosso de Ferradás, B., Fernández, H. & Rocabado, B. 2004. Hydracarids (Acari, Hydrachnidia) from the Andean basin of Beni river, Bolivia. *Iheringia. Série Zoologia*, 94(3), 307-314.
- Ruiz-Moreno J., Ospina-Torres R., Gómez-Sierra H. & Riss W. 2000. Guía para la identificación genérica de larvas de quironómidos (Diptera: Chironomidae) de la sabana de Bogotá. III. Subfamilias Tanypodinae, Podonomidae y Diamesinae. *Caldasia*, 22(1): 34–60.

Ruzzante, D., Walde, S., Cussac, V., Macchi, P. & Alonso, M. 1998. Trophic polymorphism, habitat & diet segregation in *Percichthys trucha* (pisces, percichthyidae) in the Andes. *Biol. J. Linn. Soc.* 166 pp.

Sabino, J. & Castro, R. 1990. Alimentação, período de atividade e distribuição espacial dos peixes de um riacho da Floresta Atlântica (sudeste do Brasil). *Rev. Bras. Biol., Rio de Janeiro.* 50(1): 23-36.

Sabino, J. & Zuanon, J. 1998. A stream fish assemblage in central Amazonia: distribution, activity patterns & feeding behavior. *Ichthyol. Explor. Freshwaters, Munich.* 8(3): 201-210.

Schwalb, A. Burns, S. Kelts, K. 1999. Holocene environments from stable isotope stratigraphy of ostracods & authigenic carbonate in Chilean Altiplano lakes. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* 148: 153-168.

Scott, S. 2010. Sistemática y filogenia de *Orestias* del complejo *agassizii* (Teleostei: Cyprinodontidae) de la Puna. In: Facultad de Ciencias. Universidad de Chile. 92 pp.

Smirnov, N., Bykhovskii, B, Strelkov, A., Rylov, V. & Borutskii, E. 1963. Fauna of the USSR: Crustacea. Fauna. Rakoobraznye. Israel Program for Scientific Translations. Jerusalem. 178 pp.

Smirnov, N. 1992. The Macrothricidae of the World Guides to the Identification of the Microinvertebrates of the Continental Waters of the World. Academic Publishing. The Hague. EE. UU. 143 pp

Stevenson, R., Bothwell, M., Lowe, R., & Thorp, J. 1996. Algal ecology: Freshwater benthic ecosystem. Academic Press. EE. UU. 753 pp.

Sthepens, D. & Krebs, J. 1986. Foraging Theory. Princeton University Press. EE. UU. 247 pp.

Sylvestre F., Servant, M., Servant-Vildary, S., Causse, C., Fournier, M. & Ybert, J. P. 1999. Lake-level chronology on the southern Bolivian Altiplano (18°-23°S) during late-glacial time & the early Holocene. *Quaternary Research.* 51: 54-66.

Tchernavin, V. 1944. A revision of the subfamily Orestiinae. Department of Zoology, British Museum, Natural History. 114: 140-233.

Teixeira, I. & Bennemann, S. 2007. Ecomorfologia refletindo a dieta dos peixes em um reservatório no sul do Brasil. *Biota Neotropica*. 7 (2): 67-76.

Thomann, R. 1990. Systematische und ökologische Untersuchungen an *Orestias* - Populationen (Valenciennes, 1839) (Pisces: Cyprinodontidae) im chilenischen Hochland. Dissertationsschrift. Fachbereich Biologie der Universität. Hamburg. 112 pp.

Valenciennes, A. 1839. Rapport sur quelques poissons d'Amerique, rapportés par M.Pentland. L'Institut. 7. 118 pp.

Vazzoler, A. 1996. Biologia da reprodução de peixes teleósteos: teoria e prática. EDUEM. Maringá. 76 pp.

Vaux, P., Wurtsbaugh, W., Treviño, H., Mariño, L., Bustamante, E., Torres, J., Richerson, P. & Alfaro, R. 1988. Ecology of the pelagic fishes of lake Titicaca, Peru - Bolivia. *Biotropica* 20: 220-9.

Vila, I. & Pinto, M. 1986. A new species of killifish (Pisces, Cyprinodontidae) from the Chilean Altiplano. *Rev. Hydrobiol. Trop.* 19: 233-239.

Vila, I. 2006. A New Species of Killifish in the Genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) from the Southern High Andes, Chile. *Copeia*. 2006 : 472-7.

Vila, I., Mendez, M., Morales, P. & Poulin, E. 2007a. Threatened fishes of the world: *Orestias ascotanensis* Parenti, 1984 (Cyprinodontidae). *Environ. Biol. Fish.* 80: 491-492.

Vila, I., Pardo, R. & Scott, S. 2007b. Freshwater fishes of the Altiplano. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 10, 201-11.

Vila, I., Scott, S., Lam, N., Iturra, P. & Mendez, M. 2009. Karyological & morphological analysis of divergence among species of the killifish genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) from the southern Altiplano. 107-109 pp. En: Nelson, J., Shultze, H. & Wilson, M. (eds.). *Origin & phylogenetic interrelationships of Teleosts*. Germany.

Vila, I., Scott, S., Mendez M., Valenzuela, F., Iturra, P. & Poulin, E. 2011. *Orestias glorieae*, a new species of cyprinodontid fish from saltpan spring of the southern high Andes (Teleostei, Cyprinodontidae). *Ichthyol. Explor. Freshwaters* 22, 345-53.

Villwock, W. 1983. El género *Orestias* y su evolución en el Altiplano del Perú y Bolivia. Informe final IX CLAZ. Perú. 59-66.

Villwock, W. & Thomann, R. 1987. Mitteilung über einen Fundort von *Orestias* (Valenciennes, 1839) (Pisces, Cyprinodontidae) aus dem nördlichen Altiplano von Chile. Ein Beitrag zur Kenntnis der Verbreitung der Gattung *Orestias*. Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. 84: 167-174.

Villwock, W. & Sienknecht, U. 1993. Die Zahnkarpfen der Gattung *Orestias* (Valenciennes, 1839) (Teleostei, Cyprinodontidae) aus dem Altiplano von Bolivien, Chile und Perú. Mitt. Hamb. Zool. Mus. Inst. 90: 321-362.

Villwock, W. & Sienknecht, U. 1996. Contribución al conocimiento e historia de los peces Chilenos, los Cyprinodontidos del género *Orestias* Valenciennes, 1839 (Teleostei, Cyprinodontidae) del Altiplano Chileno. Medio Ambiente 13 :119-126.

Ward-Campbell, B., Beamish, F. & Kongchaiya, C. 2005. Morphological characteristics in relation to diet in five coexisting fish species. J. Fish Biol. 67:1266-1279.

Watson, D.J. & Balon, E.K. 1984. Ecomorphological analysis of fish taxocenes in rainforest streams of northern Borneo. J. Fish Biol. 25:371-384.

Wentworth, C. 1922. A scale of grade & class terms for clastic sediments. J. Geology. 30:377-392.

Wehr, J. & Sheath, R. 2003. Freshwater Algae of North America: Ecology & Classification. San Diego. 918 pp.

Wimberger, P. 1991. Plasticity of jaw & skull morphology in the neotropical cichlids *Geophagus brasiliensis* & *G. steindachneri*. Evolution, Lawrence. 45(7): 1545-1563.

Wimberger, P. 1992. Plasticity of fish body shape. The effects of diet, development, family & age in two species of *Geophagus* (Pisces: Cichlidae). B. J. Linn. Soc., New York. 45: 197-218.

Wimberger, P. 1994. Trophic polymorphisms, plasticity, & speciation in vertebrates. In: STOUDEUR, D.J. *et al.* (Ed.) Theory & application of fish feeding ecology. Columbia: University of South Carolina Press, Belle Baruch Library in Marine Science, 18: 19-43.

Winemiller, K. 1989. Ontogenetic diet shifts & resource partitioning among piscivorous fishes in the Venezuelan llanos. Environ. Biol. Fishes, Dordrecht. 26: 177-199.

Winemiller, K. 1991. Ecomorphological diversification in lowland freshwater fish assemblage from five biotic regions. Ecological Monographs. 61(4): 343-365.

Wootton, R. 1999. Ecology of teleost fish. The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 386 pp.

Zavala-Camin, L. 1996. Introdução aos estudos sobre alimentação natural em peixes. EDUEM. Maringá. 129 pp.

Zepita, C. 2013. Dieta y rasgos sexuales de las poblaciones del complejo *agassii* (género *Orestias*, Pisces-Cyprinodontidae) en los lagos: Titicaca, Uru Uru y Poopo. Tesis de Licenciatura. Carrera de Biología. Universidad Mayor de San Andrés, La Paz.

ANEXOS

Anexo 1. Fotografías de los ambientes acuáticos muestreados.



A. Cerro Uturuncu



B. Capa de hielo formada en el bofedal Quetena grande (3 cm de espesor aprox.)



D. Bofedal Quetena Grande, de fondo cerro Uturuncu.



C. Pozas del bofedal Quetena Grande



E. Bofedal Celeste, bordeado por cursos de agua de sedimento salino.



F. Tamizado de las muestras de perifiton colectadas en el bofedal Celeste.



G. Laguna Chipapa.



H. Toma de parámetros fisicoquímicos en el litoral de la laguna.

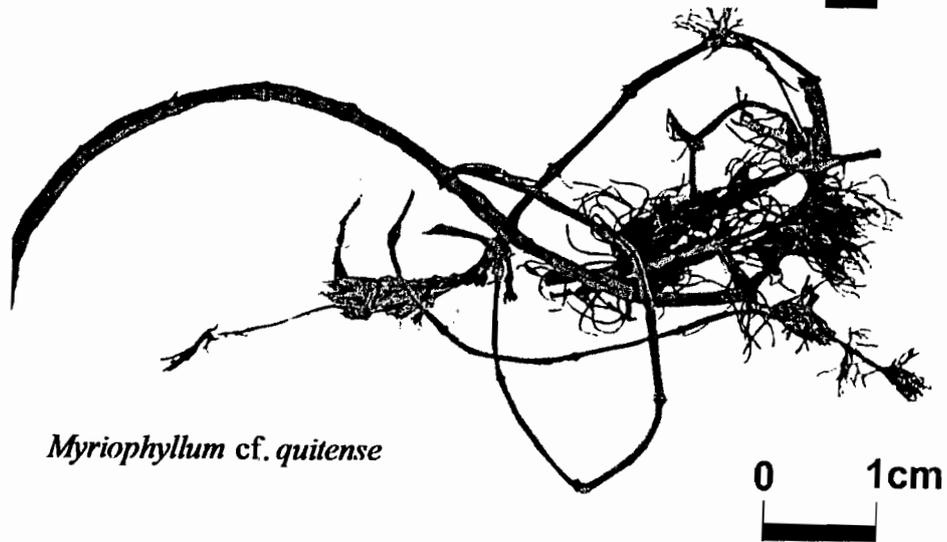
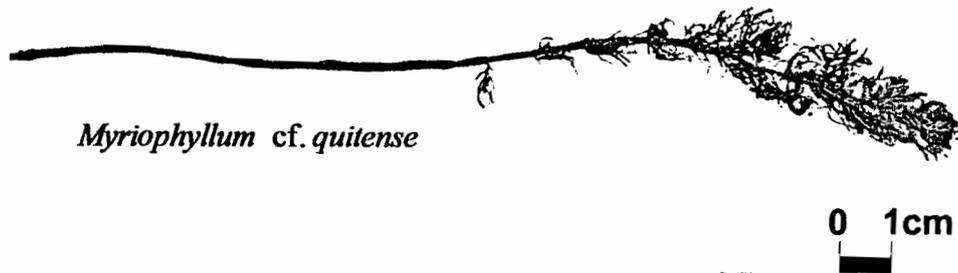
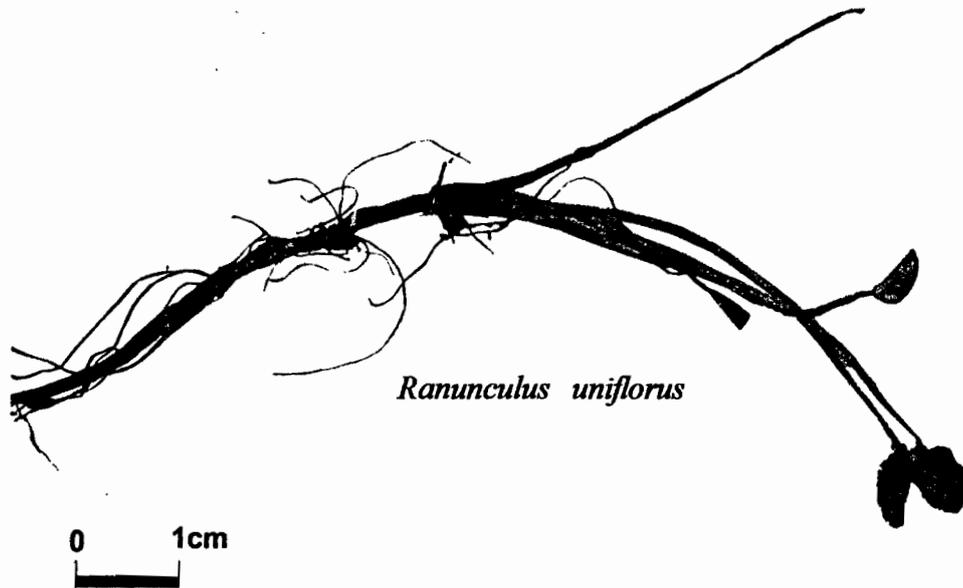


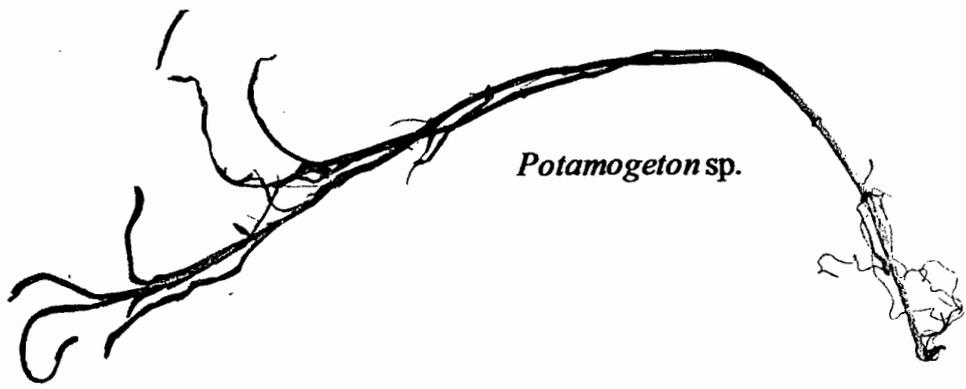
I. Río Sol de Mañana.



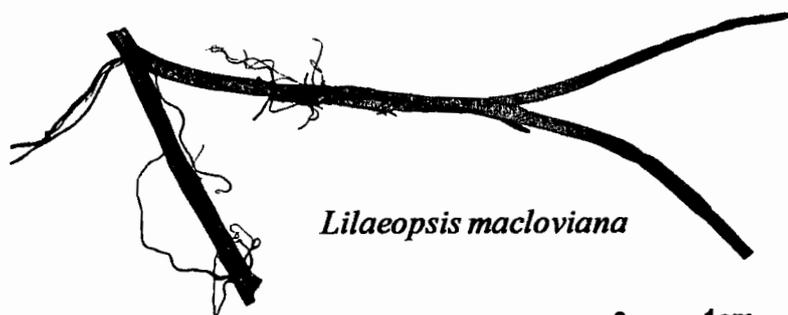
J. Toma de datos granulométricos del río.

Anexo 2. Fotografías de macrófitas colectadas de los cuatro sistemas acuáticos estudiados.

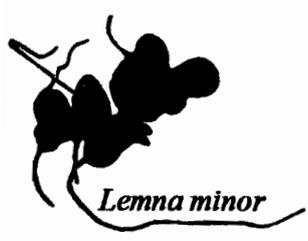




Potamogeton sp.



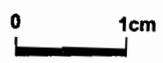
Lilaeopsis macloviana



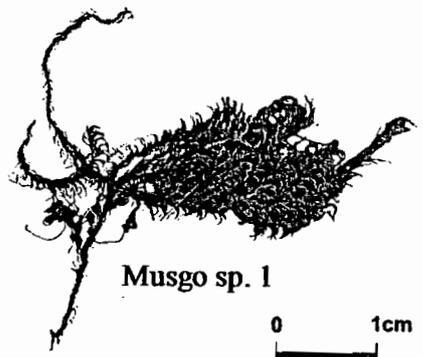
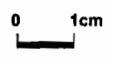
Lemna minor



Oxychloe andina



Zannichellia sp.



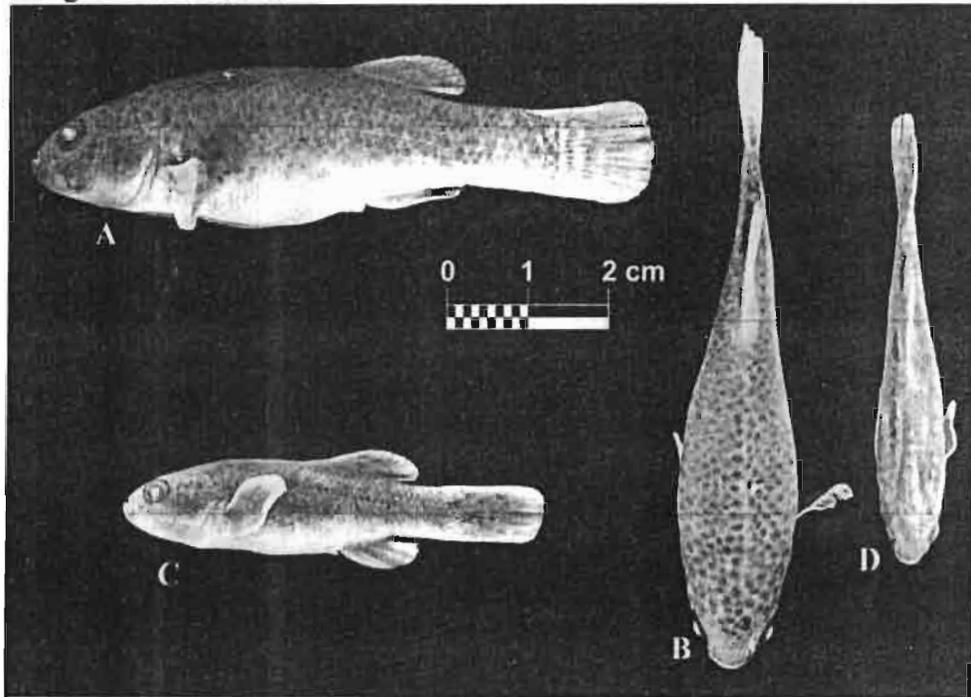
Musgo sp. 1



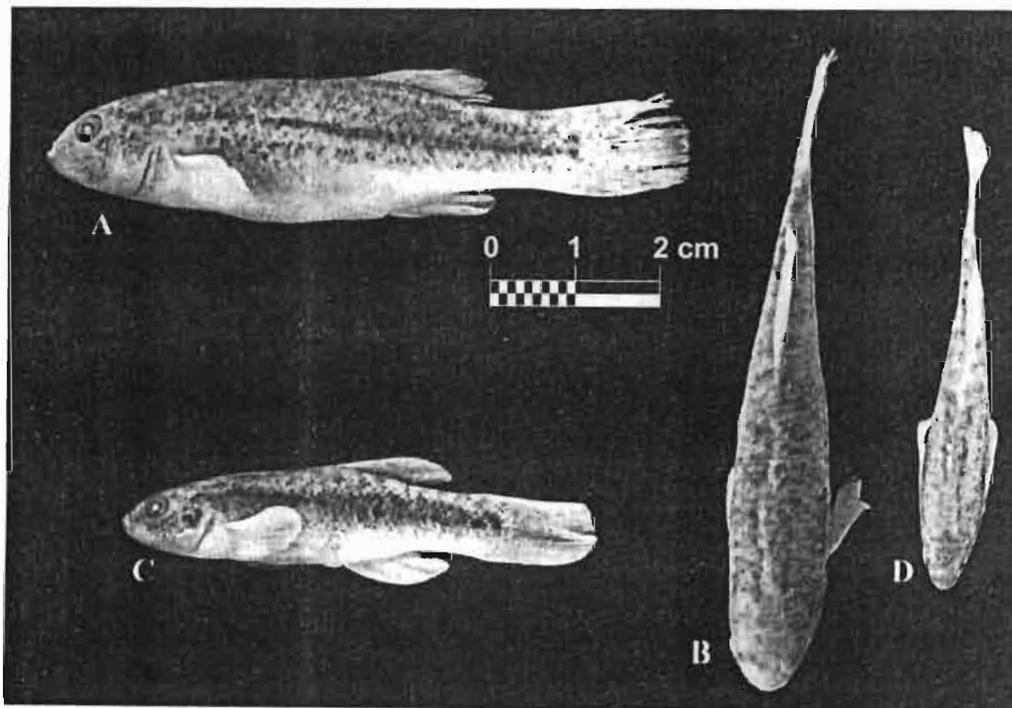
Musgo sp. 2



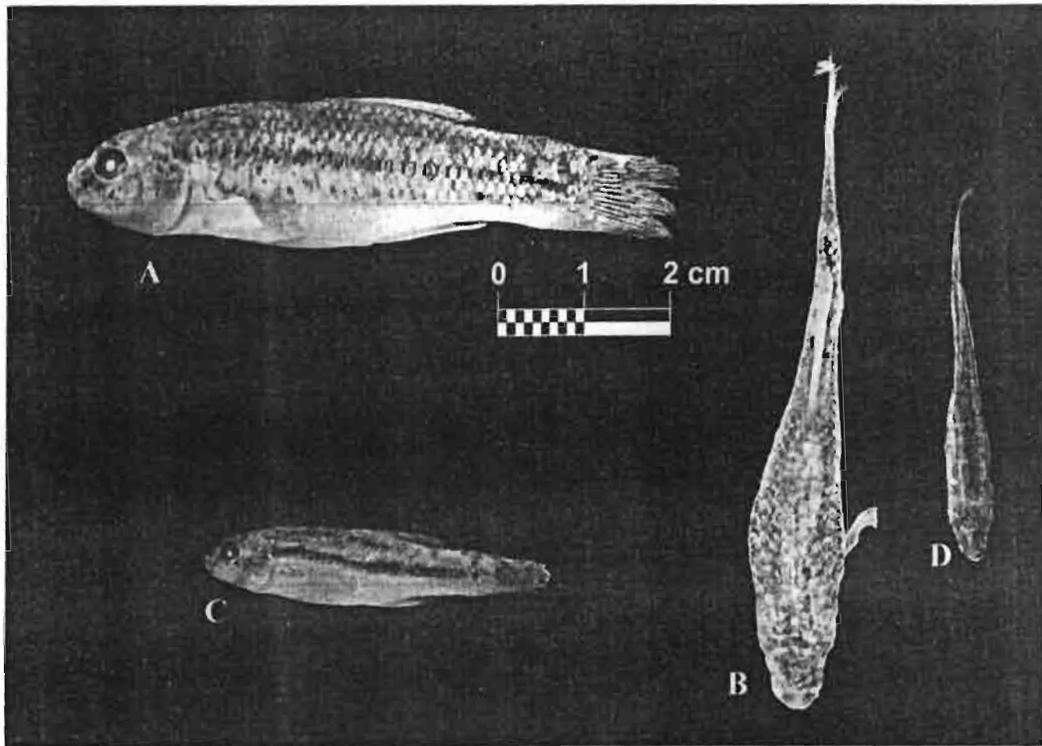
Anexo 3. Fotografías de especímenes de *Orestias* cf. *agassizii* capturados en los cuatro cuerpos de agua muestreados.



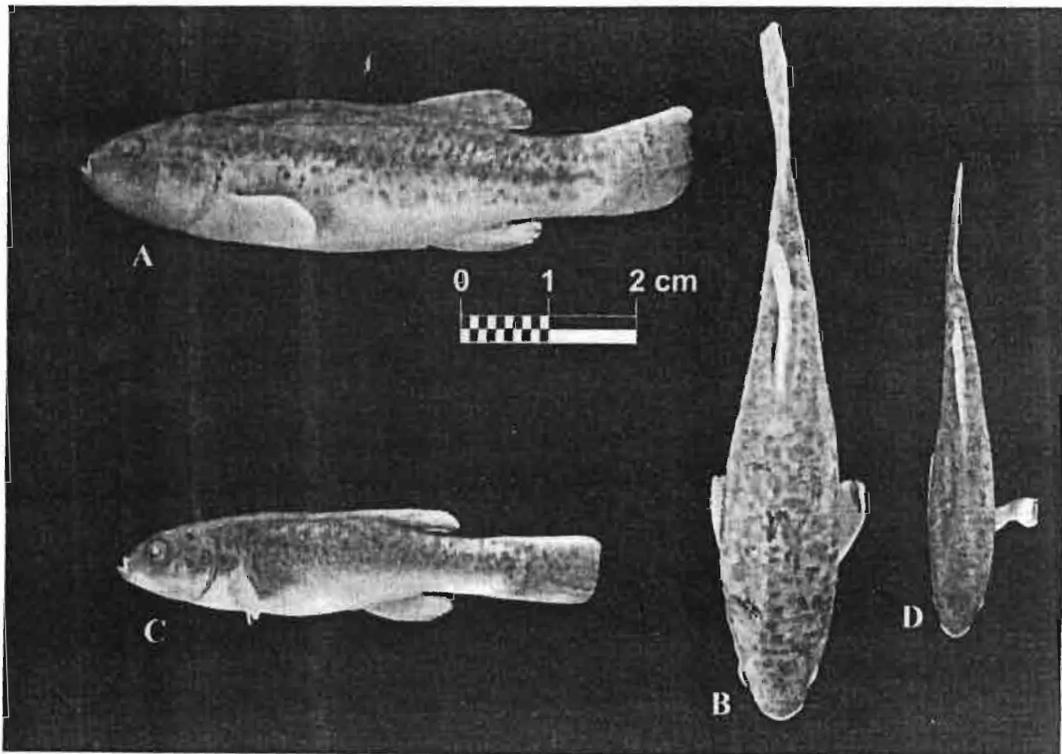
Vista lateral y dorsal de dos especímenes del bofedal Quetena Grande. A-B: ejemplar hembra cod. 2339. C-D: ejemplar macho cod. 2358



Vista lateral y dorsal de dos especímenes del bofedal Celeste. A-B: ejemplar hembra cod. 2368. C-D: ejemplar macho cod. 2374.

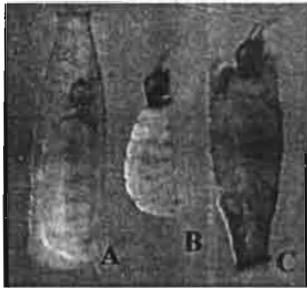


Vista lateral y dorsal de dos especímenes de la laguna Chipapa. A-B: ejemplar hembra cod. 2398. C-D: ejemplar macho cod. 2408



Vista lateral y dorsal de dos especímenes del río Sol de Mañana. A-B: ejemplar hembra cod. 2430. C-D: ejemplar macho cod. 2440.

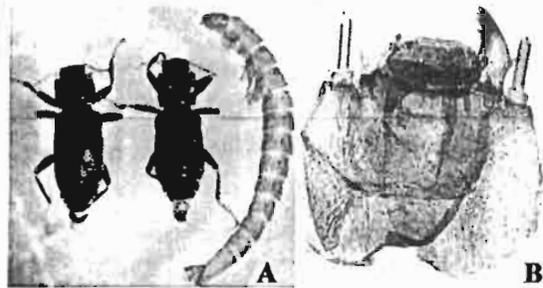
Anexo 4. Fotografías de los ítems de invertebrados con mayor oferta y demanda.



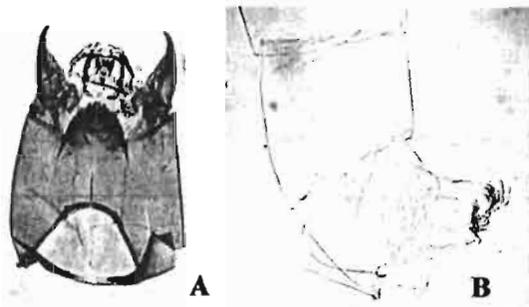
Oxyethira sp. A y C:
Disposición y forma del
capullo. B: Larva (500X
estereomicroscopio)



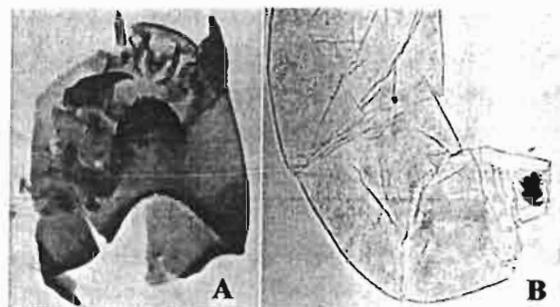
Trichoptera género
1. Larva (500X
estereomicroscopio)



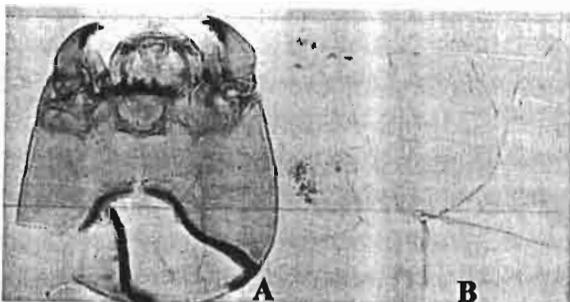
Austrelmis sp. A: Adultos y Larva (250X
estereomicroscopio). B: Cabeza (400X
microscopio óptico)



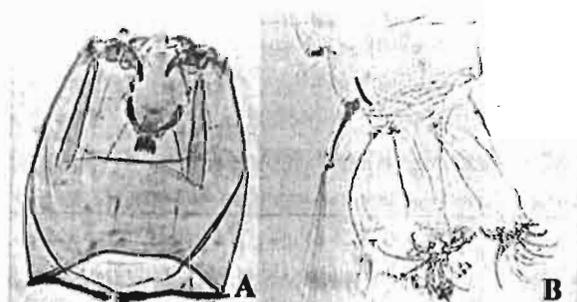
Orthocladius sp. A: Cabeza. B: Parápodos
posteriores, proceros y setas terminales
(400X microscopio óptico)



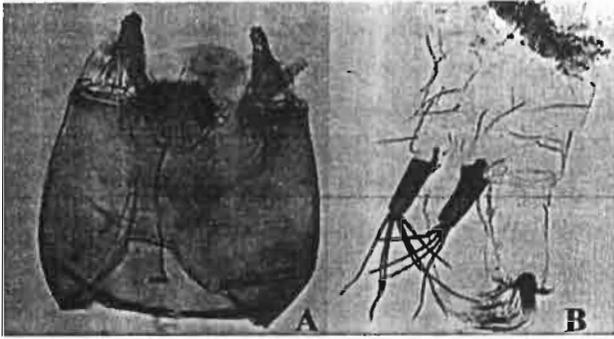
Paratrichocladius sp. A: Cabeza. B: Parápodos
posteriores y proceros (400X microscopio
óptico)



Polypedilum sp. A: Cabeza. B: Parápodos
posteriores, proceros y setas terminales
(400X microscopio óptico)



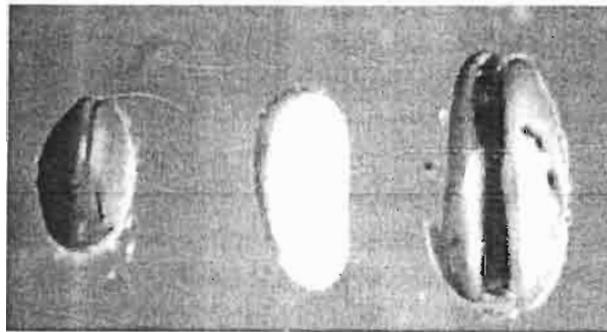
Pentaneura sp. A: Cabeza. B: Parápodos
posteriores, proceros y setas terminales
(400X microscopio óptico)



Podonomus sp. A: Cabeza. B: Parápodos posteriores, proceros y setas terminales (400X microscopio óptico)



Pseudosmitia sp. Cabeza. (400X microscopio óptico)



Ostracoda (250X estereomicroscopio)