

# Caracterización trófica de *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) en el Parque Nacional Lauca

## Trophic characterization of *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) in the Lauca National Park

CLAUDIA J. GUERRERO<sup>1,3,5</sup>, ELIE POULIN<sup>1,4</sup>, MARCO A. MÉNDEZ<sup>2</sup> & IRMA VILA<sup>3\*</sup>

<sup>1</sup>Laboratorio de Ecología Molecular, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago.

<sup>2</sup>Laboratorio de Genética y Evolución, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago.

<sup>3</sup>Laboratorio de Limnología, Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago.

<sup>4</sup>Instituto de Ecología y Biodiversidad de Chile, Las Palmeras 3425, Ñuñoa, Santiago.

<sup>5</sup>Escuela de Medicina Veterinaria sede Talca, Facultad de Recursos Naturales y Medicina Veterinaria, Universidad Santo Tomás. Av. Carlos Schorr 255, Talca, Maule.

\*limnolog@uchile.cl

### RESUMEN

Los peces muestran una amplia diversidad de comportamientos alimentarios, algunas veces asociados con morfologías específicas, las cuales pueden reflejar adaptaciones para usar los recursos dependiendo de su hábitat. En los sistemas acuáticos aislados, los peces son un buen modelo de estudio para entender las relaciones tróficas. Este estudio evaluó la dieta de cinco especies de *Orestias*, las cuales habitan ocho sitios diferentes en la Región de Arica y Parinacota, Parque Nacional Lauca. Se analizaron 177 estómagos pertenecientes a las especies *Orestias chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. piacotensis* y *Orestias cf agassii*. Para los análisis se utilizaron descriptores cuantitativos de número de items presa y frecuencia de ocurrencia. Se analizó la riqueza, diversidad y abundancia de presas por especies y localidad, se evaluó la amplitud y solapamiento de dieta y mediante un análisis de correspondencia (DCA) se analizó la composición dietaria. En general, la dieta de *Orestias* consistió en zooplankton y macroinvertebrados asociados a las macrófitas como son Cladocera (*Chydorus*, *Daphnia*, *Alonella*), Ostracoda (*Cyprinotus*), Amphipoda (*Hyalella*), Mollusca (*Biomphalaria*) e Insecta (*Chironomus*). La variación en la riqueza de presas y amplitud de dieta observado entre las poblaciones de *Orestias* sería el reflejo de una estrategia oportunista de las especies, consumiendo las presas de mayor frecuencia, no observándose diferenciación trófica entre ellas.

**PALABRAS CLAVES:** Altiplano, alopatría, dieta, peces, simpatria.

### ABSTRACT

Fish exhibit a wide diversity of feeding behaviors, sometimes associated with specific morphologies, which may reflect adaptations to exploit the resources depending upon where they live. In isolated aquatic systems, fish provide a good model to study species trophic relationships. The present study evaluates the diet of five species of *Orestias* which inhabit eight different sites of the Arica and Parinacota Region, Lauca National Park, Chile. We analyzed 177 stomachs of *Orestias chungarensis*, *O. laucaensis*, *O. parinacotensis*, *O. piacotensis* and *Orestias cf agassii*. For the analyses we used quantitative descriptors of number of prey items and frequency of occurrence. We analyzed the richness and abundance of prey, diet overlap by species and by location. We analyzed diet composition using an analysis of correspondence (DCA). The diet of *Orestias* consisted of zooplankton and macroinvertebrates associated with macrophytes such as Cladocera (*Chydorus*, *Daphnia*, *Alonella*), Ostracoda (*Cyprinotus*), Amphipoda (*Hyalella*), Mollusca (*Biomphalaria*) and Insecta (*Chironomus*). The variation in prey richness and diet amplitude observed among the studied populations of *Orestias* may reflect an opportunist trophic strategy of these species, consuming the prey species which are most frequent, thus no showing trophic differentiation among them.

**KEYWORDS:** Altiplano, allopatric, diet, fish, sympatric.

## INTRODUCCIÓN

El género *Orestias* es un grupo de peces de interés biogeográfico en Suramérica por su endemismo y adaptación a los sistemas de altura de los Andes. El origen de este género se ha hipotetizado ser Plio-Pleistoceno, con una alta diversificación en los últimos millones de años (Parenti 1984a; Vila et al. 2013).

Actualmente el género presenta 46 especies distribuidas desde el lago Lacsha en el norte del Perú hasta el Salar de Ascotán en el norte de Chile (Arratia 1982; Parenti 1984 a 1984b; Vila & Pinto 1986; Northcote 2000; Costa 2003; Vila 2006; Vila et al. 2011). De las especies descritas para este género, 15 se encuentran habitando el Lago Titicaca y forman una importante red trófica dentro del mismo (Maldonado et al 2009). Sin embargo, las especies de *Orestias* que habitan en el Altiplano sur, se caracterizan por presentar una distribución geográfica restringida a una especie endémica por sistema acuático. Estos sistemas se localizan sobre los 4000 msnm, son endorreicos, con diferencias extremas de temperatura diaria y sin interconexiones. Se caracterizan por el desarrollo de un cinturón de macrófitas y fauna asociada similar (Márquez et al. 2009). Estudios sobre la dieta de *Orestias agassii* en sistemas como salares, muestra una dieta amplia (Guzman Sepúlveda 2009), sin embargo, estudios sobre el tipo de dieta en la zona más alta del altiplano aún es escasa. En el caso del Parque Nacional Lauca (PNL), los eventos geológicos y volcánicos de la zona que formaron el paisaje y fragmentaron los sistemas acuáticos, habrían separado la población ancestral de *Orestias* que habitaba el

paleorío Lauca en cuatro especies, restringidas la mayoría a un solo sistema (Vila et al. 2013). Para el Lago Chungará se ha descrito *Orestias chungarensis* Vila & Pinto 1986, *Orestias parinacotensis* Arratia 1982 para el bofedal de Parinacota, *Orestias piacotensis* Vila 2006 en la laguna de Piacota y *Orestias laucaensis* Arratia 1982 en el río Lauca y Lagunas de Cotacotani. Teniendo en cuenta que los ecosistemas son dinámicos, los individuos que los habitan presentarían variaciones en su dieta, facilitando nuevos “fenotipos” adaptados a las condiciones de los sistemas (Kocher 2004), en el PNL la presencia de una especie y por ende la ausencia de competencia dentro de los sistemas facilitaría dietas generalistas. Bajo esta hipótesis, este estudio intenta caracterizar la trofia de las especies de *Orestias* del Parque Nacional Lauca.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Se capturaron entre las macrófitas, con redes manuales y pesca eléctrica, (permiso de pesca Subsecretaría de Pesca: Resolución 2231, 19 de agosto 2011, Proyecto Fondecyt 1110243), 177 especímenes de *Orestias* pertenecientes a las siguientes especies y lugar: *O. chungarensis* del Lago Chungará (n=20), *O. parinacotensis* del Bofedal de Parinacota (n=28), *O. piacotensis* de la laguna Piacota (n=34), *O. laucaensis* del río Lauca (Lauca n=20, Cotacotani n=20 y bofedal Misituni n=19) y especímenes de *Orestias cf. agassii* Valenciennes 1846 del bofedal de Copapujo (n=20) y bofedal de Chuviri (n=16) (Figura 1, Tabla 1).

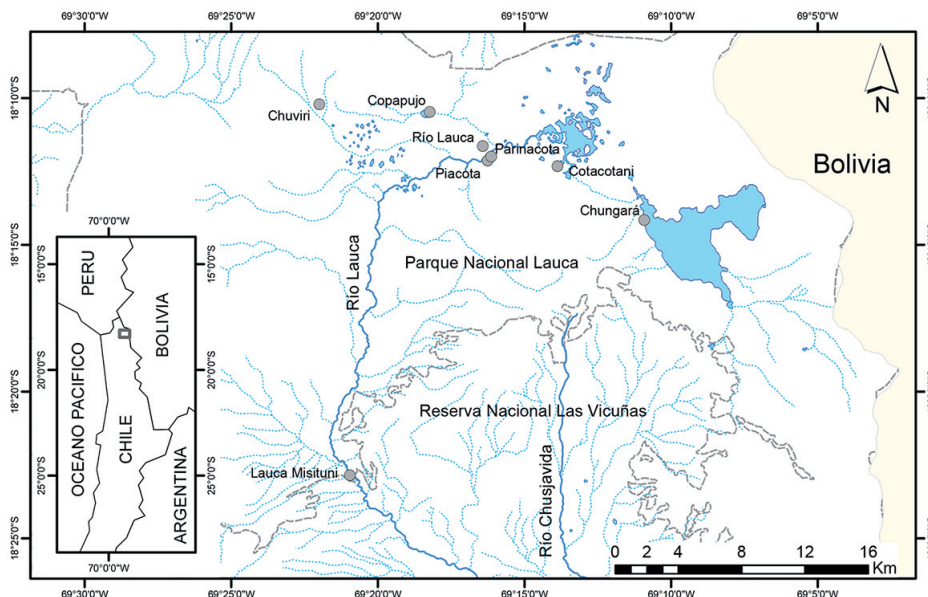


FIGURA 1. Mapa de Distribución de *Orestias* en el Parque Nacional Lauca Chile

FIGURE 1. Map of distribution of *Orestias* at Lauca National Park, Chile

TABLA 1. Especies de *Orestias* en el Parque Nacional Lauca, talla estándar, ubicación geográfica de las localidades y tipo de ecosistemas .  
 TABLE 1. *Orestias* species in Lauca National Park, standard length, geographical coordinates of localities and type of ecosystems.

Especies	Talla Promedio (DS)	Localidades	Coordenadas	Tipo de Ecosistema
<i>Orestias piacotensis</i>	26.71(±4.16)	Piacota	S18.19984 W69.26905	Laguna
<i>Orestias parinacotensis</i>	29.26(±8.18)	Parinacota	S18.20200 W69.27105	Bofedal
<i>Orestias chungarensis</i>	27.63(±5.24)	Chungará	S18.23820 W69.18296	Lago
<i>Orestias laucaensis</i>	31.30(±4.97)	Cotacotani	S18.20530 W69.23126	Laguna
<i>Orestias laucaensis</i>	40.80(±8.23)	Lauca	S18.19379 W69.27360	Río
<i>Orestias laucaensis</i>	45.79(±11.66)	Misituni	S18.38074 W69.34920	Bofedal
<i>Orestias agassii</i>	21.02 (±6.33)	Chuviri	S 18,16925 W 69,33481	Bofedal
<i>Orestias agassii</i>	24.68(±8.85)	Copapujo	S 18,16925 W 69,30785	Bofedal

Todas las capturas fueron realizadas en la estación de prelluvias desde el momento en que los peces inician su alimentación después del deshielo diario (las 11:00 y 15:00 horas) (Northcote 2000). Los especímenes fueron sometidos a eutanasia utilizando 100 mg l<sup>-1</sup> tricaine metanosulfonato, preservados en etanol 95% y mantenidos en el Laboratorio de Ecología Molecular de la Universidad de Chile hasta su análisis.

#### ANÁLISIS DE DIETA

Los ejemplares capturados fueron medidos (longitud estándar) y eviscerados. El contenido estomacal de cada individuo fue analizado bajo lupa estereoscópica. Se identificó y cuantificó los taxa hasta el nivel de género utilizando claves taxonómicas (Dejoux & Iltis 1991; Figueroa 2003; Molina & Vila 2006; Oyanedel 2013).

Los contenidos estomacales fueron analizados mediante el método de frecuencia de ocurrencia (número de estómagos con presencia de cada presa), y el método numérico (composición numérica) (Hyslop 1980). Con los cálculos mencionados, se determinó el aporte relativo de cada presa en la dieta de cada especie de *Orestias* por localidad mediante el índice de importancia numérica (IIN) (Windell 1968)

La amplitud trófica fue analizada mediante el cálculo de la diversidad (índice de Brillouin), la dominancia (D= 1-índice de Simpson) (Hammer *et al.* 2001; Magurran 2004), riqueza

(número de especies en los estómagos) y abundancia relativa (proporción del número de items presas en el total de estómagos con presas) en cada especie y población de *Orestias*.

El tipo de dieta fue determinada mediante el cálculo de la amplitud de nicho de Levins (Bst). Este índice es independiente del número de recursos disponibles; su valor fluctúa entre 0 para un tipo de dieta generalista y 1 para un tipo de dieta especialista (Colwell & Futuyma 1971). Adicionalmente se calculó el solapamiento de la dieta entre las especies de *Orestias* utilizando el índice de Pianka's (1974) (Zares & Rand 1971; Navia *et al.* 2007). El solapamiento incrementa el índice de Pianka, y se considera biológicamente significativo si el valor excede a 0,6. (Pianka 1974). Para evaluar si el solapamiento de dieta estaría determinado por los ambientes (lago, laguna, bofedal, río) se realizó un test de randomización para comparar inter e intra localidades basado en 10,000 simulaciones bajo un modelo nulo utilizando el programa Rndom Project 1.0 (Jadwiszczak 2002).

La composición dietaria fue descrita mediante un análisis de correspondencia destendenciado, todas las ordenaciones fueron realizadas con el programa R software package.v. 3.0 (R Core Team, 2013) (DCA. Hill & Gauch 1980; Jongman *et al.* 1995; Muñoz *et al.* 2002; Pardo-Gandarillas *et al.* 2004; Ibañez *et al.* 2008).

## RESULTADOS

177 especímenes analizados contenían presas en su tracto digestivo. La longitud estándar de las especies de diferentes localidades varió entre los 21.02 mm (*O.cf agassii* Chuviri) a 45,79 mm (*Orestias laucaensis* de Misituni) (Tabla 1); la principal diferencia se observó entre las especies de *O. laucaensis* (Lauca y Misituni) y *O. cf agassii* (Chuviri y Copapujo) con *O. parinacotensis*, *O. piacotensis* y *O. chungarensis*. Sin embargo, no hay una relación directa entre la abundancia ( $p=0,33$ ) o riqueza ( $p=0,73$ ) con la longitud estándar, por lo tanto se comparó las dieta de las especies en los diferentes sitios sin corregir por la longitud estándar (Tukey test,  $p<0,001$ ). La dieta (%N) de las especies del género *Orestias* fue compuesta por 9 macroinvertebrados asociados con las macrófitas, junto con los componentes del zooplancton; las presas más frecuentes fueron Cladocera, (*Chydorus*, *Daphnia* y *Alonella*), Ostracoda (*Cyprinotus*), Amphipoda (*Hyalella*), Mollusca (*Biomphalaria*.) e Insecta (*Chironomus*) (Tabla 2). Algunas de las especies de *Orestias* mostraron diferencias en las presas, tal es el caso de *O piacotensis* que se alimentó principalmente del género *Chydorus* (78,49%); *O. chungarensis* incluye a *Nauplius* (40,24%); la dieta de *O. laucaensis* se compone principalmente de *Biomphalaria* (65,22% en Cotacotani) y *O. cf.agassii* en Chuviri de *Hyalella* (54,10%). Algunas especies de *Orestias* mostraron similitudes en las presas, como son las larvas y adultos de género *Chironomus* para *O. parinacotensis* (47,25%), *O. laucaensis* (20,87% en Cotacotani y 33,47% en Misituni) y *Orestias cf.agassii* en Chuviri (21,31%) (Tabla 2).

En términos de la frecuencia de ocurrencia (%F) se obtuvieron diferencias entre especies, *Chydorus* fue la presa más importante para *O. piacotensis* (70,59%), *Chironomus* para *O. parinacotensis* (78,49%) y *Alonella* (60%) para *O. chungarensis*. Para las localidades donde habitan *O. laucaensis* la presa más abundante fue *Biomphalaria* (50% Cotacotani, 78,95% Lauca, 68,42% Misituni) y para *Orestias cf.agassii* fue *Hyalella* (56,25% Chuviri and 60% Copapujo) (Tabla 2). La riqueza promedio varió entre cinco y siete especies presas para todas las especies de *Orestias* a excepción de *O.chungarensis* que mostró la mayor riqueza (13). En términos de la abundancia relativa *Orestias cf agassii* de Copapujo mostró el mayor número de presas por estómago (40,75), seguido de *O. chungarensis* (28,95) y *O. piacotensis* (21,88). Por el contrario, *Orestias cf. agassii* de Chuviri mostró la abundancia relativa más baja (3,81) (Tabla 3).

La diversidad en la dieta fue más variable: *O. chungarensis* presentó la mayor diversidad (1,72), mientras *O. piacotensis* mostró la diversidad más baja (0,78) (Tabla 3). Los valores de amplitud de dieta indicaron valores intermedios entre las estrategias especialista y generalista Bst ( $<0.5$ ) (Tabla 3). Los análisis de solapamiento de dieta mostraron valores entre 0,01 (Chungará-Lauca) y 0,72 (Parinacota-Misituni). Los valores de solapamiento calculados entre individuos de diferentes sistemas acuáticos no difieren significativamente de los valores calculados por iteraciones (Random test) ( $p=0.64$ ); así mismo las muestras de *O. laucaensis* de Cotacotani, Lauca y Misituni tampoco mostraron valores significativos de solapamiento ( $p=0,11$ ) (Tabla 4).

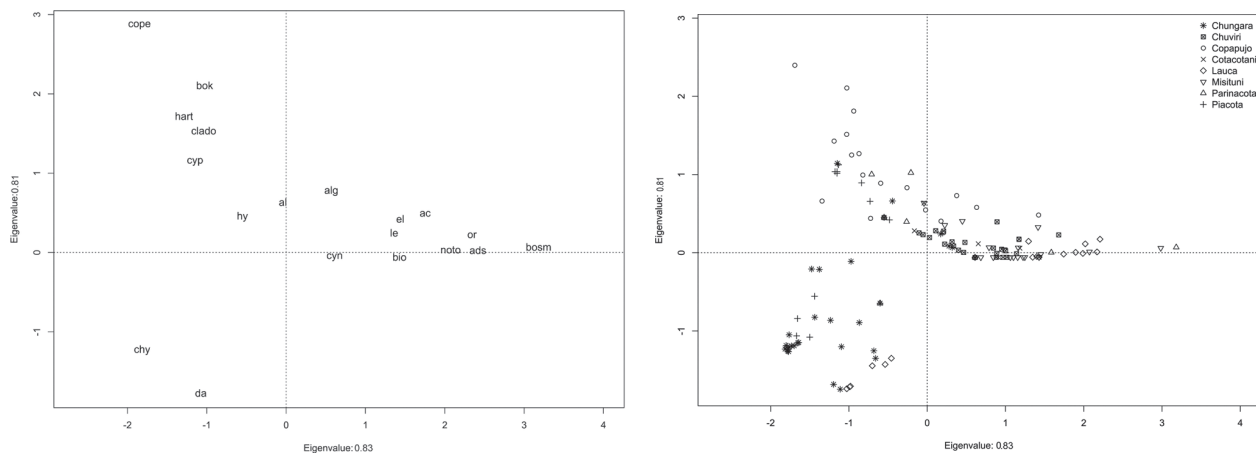


FIGURA 2. Bi-plot de Análisis de Correspondencia Destendenciado mostrando la posición de las presas (a) y los sitios de las especies de *Orestias* en un espacio reducido. Nomenclatura presas:hy: *Chydorus*. Da: *Daphnia*. Hy: *Hyalella*. Cyn: *Chironomus*. Bio: *Biomphalaria*. Cyp: *Cyprinotus*. Al: *Alonella*. Le: *Leucotichia*. El: *Elmes*. Or: *Orestias* egg. Ac: *Acylus*. Bok: *Boekella*. Hart: *Harpacticoidea*. Naupl: *Nauplius*. Alg: *Algae*. Noto: *Notonecta*. Dia: *Diacyclops*. Ads: *Adesioups*. Bosm: *Bosmina*.

FIGURE 2. Bi-plot ordination of Detrended Correspondence Analysis showing the position of prey (a) and *Orestias* species (b) in a reduced space. Nomenclature prey: Chy: *Chydorus*. Da: *Daphnia*. Hy: *Hyalella*. Cyn: *Chironomus*. Bio: *Biomphalaria*. Cyp: *Cyprinotus*. Al: *Alonella*. Le: *Leucotichia*. El: *Elmes*. Or: *Orestias* egg. Ac: *Acylus*. Bok: *Boekella*. Hart: *Harpacticoidea*. Naupl: *Nauplius*. Alg: *Algae*. Noto: *Notonecta*. Dia: *Diacyclops*. Ads: *Adesioups*. Bosm: *Bosmina*.

TABLE 2. Frecuencia de ocurrencia (% F) y número (% N) de los items presa que contribuyen a la dieta de las especies de *Orestias* en las localidades del Parque Nacional Lauca. En negrita están los taxa presas más importantes (> 20%) (M=macroinvertebrados, Z=Zooplankton, O=otros).  
 TABLE 2. Frequency of occurrence (% F) and number (% N) of prey items that contribute to the diet of the species of *Orestias* in Lauca National Park localities. In bold are the most important prey taxa (> 20%) (M=macroinvertebrates, Z=Zooplankton, O=others).

LOCALIDADES	PIACOTA LAGUNA		PARINACOTA BOFEDAL		CHUNGARÁ LAGO		COTACOTANI LAGUNA		LAUCA RÍO		MISITUNI RÍO		CHUVIRI BOFEDAL		COPAPUJO BOFEDAL											
	%F	%N	IIN	%F	%N	IIN	%F	%N	IIN	%F	%N	IIN	%F	%N	IIN	%F	%N									
Presas																										
Chironomus (M)	41,18	3,90	12,67	78,57	47,25	60,93	30,00	2,59	8,81	45,00	20,87	30,65	47,37	7,41	18,74	84,21	33,47	53,09	43,75	21,31	30,53	30,53	35,00	2,09	8,55	
Biomphalaria(M)	5,88	0,27	1,26	46,43	17,39	28,42	5,00	0,17	0,92	50,00	65,22	57,11	78,95	15,12	34,55	68,42	24,19	40,68								
<i>Hyalella</i> (M)	26,47	2,28	7,77	64,29	18,84	34,80	40,00	6,56	16,20	15,00	6,96	10,22						56,25	54,10	55,16	60,00	13,87	28,85			
Notonecta (M)																		6,25	3,28	4,53						
Andesiops (M)													36,84	8,02	17,19	15,79	6,45	10,09								
Cyprinotus (M)	26,47	3,63	9,80	3,57	0,29	1,02	50,00	25,56	35,75	5,00	1,74	2,95						6,25	1,64	3,20	50,00	47,12	48,54			
Elmes (M)				14,29	1,16	4,07																				
Leucotrichia (M)				25,00	13,91	18,65																				
Ancyllus (M)							15,00	1,55	4,82				10,53	1,23	3,60	5,26	0,81	2,06								
Nauplius (Z)							25,00	40,24	31,72																	
Alonella (Z)	2,94	0,27	0,89				60,00	10,36	24,93	15,00	5,22	8,85														
Chydorus (Z)	70,59	78,49	74,44				15,00	1,04	3,95				5,26	0,31	1,28	5,26	9,68	7,14	6,25	3,28	4,53	55,00	36,93	45,07		
Bosmina (Z)																										
Diatoclops (Z)							5,00	4,15	4,56																	
Daphnia (Z)	35,29	11,16	19,85				5,00	0,35	1,32				31,58	66,98	45,99											
Attheyella (Z)							5,00	1,90	3,08																	
Boeckella (Z)							20,00	4,32	9,30																	
Orestias eggs (O)				3,57	1,16	2,03							5,26	0,93	2,21											
Algae (O)							5,00	1,21	2,46																	
Total de presas	744			345			579			115			324			248			61							815
N	34			28			20			20			20			19			16							20



Los cuatro primeros eigenvalues del DCA de los 19 items presas y los 177 individuos de *Orestias* para las ocho localidades fueron  $\lambda_1=0,85$ ,  $\lambda_2=0,81$ ,  $\lambda_3=0,71$ ,  $\lambda_4=0,70$ . Los dos primeros gradientes de composición explican el 55,1% de la variación en la dieta. Con una asociación significativa entre predador y las presas ( $\chi^2_{119}=7874,7$ ,  $p<0,001$ ), que indica que los individuos de las diferentes poblaciones de *Orestias* presentan presas similares con solo diferencias

en su abundancia. En los gráficos dimensionales algunas presas están localizadas en los extremos de los ejes del gradiente de composición (Figura 2 a). La composición de la dieta de *Orestias* de las ocho localidades mostraron asociaciones significativas entre los items presa con mayor frecuencia (>20%) entre las localidades Parinacota, Misituni y Cotacotani; y entre las localidades Chungará, Piacota y Lauca (Figura 2 b).

TABLA 3. Riqueza (Rich), abundancia relativa (A.R), amplitud de nicho (Bst),diversidad (HB), dominancia (D) en los estómagos de las diferentes especies de *Orestias* en el Parque Nacional Lauca.

TABLE 3. Richness (Rich), relative abundance (A.R), niche breadth (Bst), diversity (HB), Dominance (D) in stomach of different species of *Orestias* in Lauca National Park.

	<i>Orestias piacotensis</i> Piacota (n=34)	<i>Orestias parinacotensis</i> Parinacota (n=28)	<i>Orestias chungarensis</i> Chungará (n=20)	<i>Orestias laucaensis</i> Cotacotani (n=20)	<i>Orestias laucaensis</i> Lauca (n=20)	<i>Orestias laucaensis</i> Misituni (n=19)	<i>Orestias cf. agassii</i> Chuviri (n=16)	<i>Orestias cf. agassii</i> Copapujo (n=20)
Rich	7	7	13	5	7	6	5	6
A.R	21,88	12,32	28,95	5,75	17,05	13,05	3,81	40,75
Bst	0,10	0,37	0,25	0,27	0,18	0,60	0,45	0,33
HB	0,78	1,33	1,72	0,95	1,03	1,45	1,19	1,07
D	0,63	0,31	0,25	0,48	0,48	0,25	0,36	0,38

TABLA 4. Sobrelapamiento de dieta de *Orestias* en el Parque Nacional Lauca.

TABLE 4. Diet overlap of *Orestias* in Lauca National Park.

	PIACOTA <i>O. piacotensis</i>	PARINACOTA <i>O. parinacotensis</i>	CHUNGARÁ <i>O. chungarensis</i>	COTACOTANI <i>O. laucaensis</i>	LAUCA <i>O. laucaensis</i>	MISITUNI <i>O. laucaensis</i>	CHUVIRI <i>O. cf agassii</i>
Piacota	-						
Parinacota	0,053	-					
Chungará	0,052	0,093	-				
Cotacotani	0,022	0,587	0,061	-			
Lauca	0,141	0,159	0,014	0,238	-		
Misituni	0,036	0,723	0,143	0,700	0,193	-	
Chuviri	0,099	0,609	0,158	0,199	0,039	0,281	-

## DISCUSIÓN

En los procesos de especiación ecológica, el uso diferencial del recurso es un factor importante para el desarrollo de especies incipientes (Schluter 2001; Wiens 2004). En simpatria, las condiciones de competencia promueven la selección diferencial de los recursos, que es evidente en una especialización dietaria. Por el contrario, dada la ausencia de competencia interespecífica durante la especiación alopátrica, las especies incipientes podrían mantener una estrategia trófica generalista. (Elmer *et al.* 2010; Scharnweber *et al.* 2011). En los sistemas acuáticos en climas extremos, como es el caso del Altiplano, donde la especiación ha estado ocurriendo en los últimos 12

mil años, es importante conocer la respuesta alimentaria de las especies que habitan estos sistemas (Giralt *et al.* 2008; Vila *et al.* 2013). Localizados sobre los 4000 msnm, ellos se caracterizan por ser de baja profundidad, sin interconexiones, con características físicas y químicas particulares y un cinturón de macrófitas y biodiversidad similares (Guzmán & Sepulveda 2009, Marquez *et al.* 2009; Riveros *et al.* 2012, Oyanedel 2013).

Acorde con la información histórica del Parque Nacional Lauca, los ambientes acuáticos donde habitan *Orestias* presentan características extremas como son los altos valores de radiación solar, oscilaciones drásticas de temperatura diaria y baja variación estacional.(Risarcher

et al 2003) Estas condiciones tienden a producir una baja biodiversidad asociada con el cinturón de macrófitas en los cuales las especies de *Orestias* habitan (Guerrero 2013; Oyanedel 2013). En el PNL, las cinco especies de *Orestias* analizadas mostraron semejanzas en las riquezas de presas por sitio (entre cinco y siete), con la diferencia de *O. chungarensis* que presentó una mayor riqueza (Riqueza= 13). La abundancia de presas varió dependiendo del sistema acuático, por ejemplo *Hyaella* se encontró con mayor abundancia en los bofedales, de manera similar ocurrió con *Chironomus* y *Biomphalaria*, mientras *Chydorus* es más una presa lacustre. Esta baja riqueza estaría asociada con la baja amplitud de dieta y la baja diversidad de presas que puede ser explicada por el tamaño reducido y la baja profundidad de los sistemas, los cuales tienen pocas taxa asociados en los cinturones de vegetación de macrófitas (Dorador *et al.* 2003; Riveros *et al.* 2012). Por otro lado la amplitud dietaria indicó valores límites entre un tipo de dieta especialista y generalista. Adicionalmente, los valores de solapamiento de nicho no fueron biológicamente significativos entre las cinco especies en los diferentes ambientes ( $p > 0.5$ ). En el caso del Parque Nacional Lauca, donde cada especie habita un sistema acuático, una amplitud de dieta reducida y un solapamiento no significativo podría estar ligado a la similitud de macroinvertebrados y zooplancton que tienen los ambientes, que sólo varían en la abundancia (Marquez *et al.* 2009; Oyanedel 2013). Así mismo, no hubo diferencias significativas en el solapamiento de presas entre ambientes (lago, laguna, bofedal, río), por lo tanto las diferencias entre dietas no estarían asociadas en función del hábitat.

La variación en la riqueza de presa, la amplitud de dieta y el solapamiento observado entre las poblaciones de *Orestias* podrían reflejar un tipo de dieta oportunista, consumiendo las especies presas con mayor frecuencia en los ambientes. Estas diferencias en la dieta entre las poblaciones locales de *Orestias* podrían estar asociadas a la variación de la disponibilidad de las presas, especialmente en situaciones de condiciones climáticas extremas como es el Parque Nacional Lauca (Habets *et al.* 2006).

Debido a que la zona de estudio se encuentra sometida a la extracción de agua e introducción de especies, este estudio entrega información importante en relación a la alimentación de *Orestias* para el manejo de la extracción y explotación de los recursos hídricos en el río Lauca y los sistemas acuáticos asociados a este.

#### AGRADECIMIENTOS

Agradecimientos al Dr. Christian Ibáñez por la ayuda en los análisis de datos, a Michel Sallaberry y Sergio Scott por la ayuda en la colecta de los especímenes. Este estudio fue

financiado por los proyectos Fondecyt 1110243 y 1140543. Proyecto P05-002 ICM. Financiado ICM - MINECON, P05-002 IEB. Al Instituto de Ecología y Biodiversidad, y a la beca de estudios doctorales en Chile 2007-2011 (D-20107004) de Comisión Nacional Científica y Tecnológica Conicyt.

#### BIBLIOGRAFIA

- ARRATIA, G. 1982. Peces del Altiplano de Chile. En: El Hombre y los Ecosistemas de Montaña (Eds. Veloso, A. & E., Bustos). pp. 93-133. Oficina Regional de Ciencia y Tecnología de la UNESCO para América Latina y el Caribe, Montevideo, Uruguay.
- CLAVERO, J.E., SPARKS, S. J., POLANCO, E. & PRINGLE, M. 2004. Evolution of Parinacota volcano, Central Andes, Northern Chile. *Revista Geológica de Chile* 31:317-347.
- COLWELL, R. & FUTUYMA, D. J. 1971. On the measurement of niche breadth and overlap. *Ecology* 52:567-572.
- COSTA, W.J. 2003. Family Cyprinodontidae (Pupfishes). In: Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America (Eds. Reis, R.E, Kullander, S.O. & Ferraris, C.J.), pp. 549-554. Edipucrs. Porto Alegre. Brazil.
- DEJOUX, C. & ILLIS, A. 1991. El Lago Titicaca. Síntesis del conocimiento limnológico actual. ORSTOM. HISBOL, La Paz, Bolivia. 584 pp.
- 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.
- ELMER, K. R., LEHTONEN, T.K., KAUTT, A.F., HARROD, C. & MEYER, A. 2010. Rapid sympatric ecological differentiation of crater lake cichlid fishes within historic times. *BioMed Central Biology* 8:60.
- FIGUEROA, R., VALDOVINOS, C., ARAYA, E. & PARRA, O. 2003. Macroinvertebrados bentónicos como indicadores de calidad del agua de ríos del sur de Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 76:275-285.
- GIRALT, S., MORENO, A., BAO, R., SÁEZ, A., PREGO, R., VALERO-GARCÉS, B., PUEYO, J., GONZÁLEZ-SAMPÉREZ, P. & TABERNER, C. 2008. A statistical approach to disentangle environmental forcings in a lacustrine record: the Lago Chungará case (Chilean Altiplano). *Journal of Paleolimnology* 40(1): 195-215.
- GUERRERO, C.J. 2013. Diferenciación genética y ecológica en el complejo *agassizii* del género *Orestias* en las cuencas de la Puna del noreste de Chile. PhD Thesis. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile. Santiago. Chile.
- HABETS, M., ROZEN, D., HOEKSTRA, R. & DE VISSER, J. 2006. The effect of population structure on the adaptive radiation of microbial populations evolving in spatially structured environments. *Ecology Letters* 9:1041-1048.
- HAMMER, Ø., HARPER, D.A.T. & RYAN, P.D. 2001. PAST: Paleontological Statistics Software Package for Education and Data Analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 9pp.
- HILL, M.O. & GAUCH, H.G. 1980. Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* 42:47-58.

- HYSLOP, J. 1980. Stomach contents analysis: a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* 17:411-429.
- IBÁÑEZ, C.M., ARANCIBIA, H., & CUBILLOS, L.A. 2008. Biases in determining the diet of jumbo squid *Dosidicus gigas* (D'Orbigny 1835) (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern-central Chile (34°S\_40°S). *Helgoland Marine Research* 62:331-338.
- JADWISZCZAK, P. 2002. Rndom Project 1.0. Statistical Analysis Software.
- KOCHER, T.D. 2004. Adaptive evolution and explosive speciation: the cichlid fish model. *Nature Review Genetics* 5:288-298.
- MAGURRAN, A. 2004. Measuring biological diversity. Blackwell Science Ltd. USA. 256 pp.
- MALDONADO, E., HUBERT, N., SAGNESK, P. & DE MÉRONA, B. 2009. Morphology-diet relationships in four killifishes (Teleostei, Cyprinodontidae, *Orestias*) from Lake Titicaca. *Journal of Fish Biology* 74:502-520.
- MÁRQUEZ-GARCÍA, M., VILA, I., HINOJOSA, L.F., MÉNDEZ, M.A., CARVAJAL, J.L. & SABANDO, M.C. 2009. Distribution and seasonal fluctuations in the aquatic biodiversity of the southern Altiplano. *Limnologia* 39:314-318.
- MOLINA, X. & VILA, I. 2006. Manual de evaluación de la calidad del agua. CENMA. Universidad de Chile. 93 pp.
- MUÑOZ, G., VALDEBENITO, V. & GEORGE-NASCIMENTO, M. 2002. La dieta y la fauna de parásitos metazoos del torito *Bovichthys chilensis* Regan 1914 (Pisces: Bovichthyidae) en la costa de Chile centro-sur: variaciones geográficas y ontogenéticas. *Revista Chilena de Historia Natural* 75:66-671.
- NAVIA, A.F., MEJÍA-FALLA, P.A. & GIRALDO, A. 2007. Feeding ecology of elasmobranch fishes in coastal waters of the Colombian Eastern Tropical Pacific. *BioMed Central Ecology* 7:8.
- NORTHCOTE, G.G. 2000. Ecological interactions among an *Orestiid* (Pisces: Cyprinodontidae) species flock in the littoral zone of Lake Titicaca. In: *Advances in Ecological research: Ancient lakes Biodiversity, Ecology and Evolution* (Eds. A. Rossiter & H. Kawanabe), pp. 339-120. Academic Press, N. York.
- OYANEDEL, J.P. 2013. Topología trófica y la sensibilidad a la pérdida de especies en lagos altiplánicos. Tesis de Magister. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago, Chile.
- PARENTI, L. 1984a. Biogeography of the Andean killifish genus *Orestias* with comments on the species flock concept. In: *Evolution of Fish Species Flocks* (Eds. Echelle, A.A. & Kornfield, I.), pp. 85-92. University of Maine Press, Orono, Maine.
- PARENTI, L. 1984b. A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 178:107-214.
- PARDO-GANDARILLAS, M.C., GARCÍAS, F. & GEORGE-NASCIMENTO, M. 2004. La dieta y la fauna de endoparásitos del pejesapo *Gobiesox marmoratus* Jenyns, 1842 (Pisces: Gobiesocidae) en el litoral central de Chile están conectadas pero no correlacionadas. *Revista Chilena de Historia Natural*. 77:627-637.
- PIANKA, E.R. 1974. Niche overlap and diffuse competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States*. 71:2141-2145.
- RISARCHER, F., ALONSO, H. & SALAZAR, C. 2003. The origin of brines and salt in salars: a hydrogeochemical review. *Earth Science Reviews* 63:249-293.
- R. CORE. TEAM. 2013. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>. Accesado octubre 2012.
- RIVEROS, J., MÉNDEZ, M. & VILA, I. 2012. Trophic niche of *Orestias agassii* (Cuvier & Valenciennes, 1846) in the streams system of Salar de Huasco (20°05'S; 68°15'W). *Gayana* 76(2):79-91.
- SÁEZ, A., VALERO-GARCÉS B., MORENO, A., BAO, R., PUEYO, J., GONZÁLEZ-SAMPÉRIZ, P., GIRALT, S., TABERNER, C., HERRERA, C. & GIBERT, R. 2007. Lacustrine sedimentation in active volcanic settings: the Late Quaternary depositional evolution of Lake Chungará (northern Chile). *Sedimentology* 54:1191-1222.
- SCHLUTER, D. 2001. Ecology and the origin of species. *Trends in Ecology and Evolution* 16:372-380.
- SCHARNWEBER, K., PLATH, M., WINEMILLER, K.O. & TOBLER, M. 2011. Dietary niche overlap in sympatric asexual and sexual live bearing fishes *Poecilia* spp. *Journal of Fish Biology* 79:1760-1773.
- VILA, I. & PINTO, M. 1986. A new species of killifish (Pisces: Cyprinodontidae) from the Chilean altiplano. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*. 19 (3/4): 233-239.
- VILA, I. 2006. A new species of Killifish in the Genus *Orestias* (Teleostei; Cyprinodontidae) from the Southern High Andes, Chile. *Copeia* 3:471-476.
- VILA, I., SCOTT, S., MÉNDEZ, M., VALENZUELA, F., ITURRA, P. & POULIN, E. 2011. A new species of *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) from southern high Andes salt pan springs. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 22:345-353.
- VILA, I., MORALES, P., SCOTT, S., POULIN, E., VÉLIZ, D., HARROD, C. & MÉNDEZ, M.A. 2013. Phylogenetic and phylogeographic analysis of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae) in the southern Chilean Altiplano: the relevance of ancient and recent divergence processes in speciation. *Journal of Fish Biology* 82:927-943.
- WIENS, J.J. 2004. Speciation and ecology revisited: phylogenetic niche conservatism and the origin of species. *Evolution* 58(1):193-197.
- WINDELL, J.T. 1968. Food analysis and rate of digestion. En: *Methods for assessment of fish production in freshwaters* (Eds. W.E. Ricker), pp. 197-203. Ed. IBP Handbook N° 3, Blackwell Scientific Publ. Oxford, England.
- ZARES, T.M. & RAND, A.S. 1971. Competition in tropical stream fishes: support for the competitive exclusion principle. *Ecology* 52:336-342.