



**UNIVERSIDAD DE CONCEPCION  
CENTRO DE CIENCIAS AMBIENTALES EULA-CHILE**

**RESPUESTA DE PECES NATIVOS A FLUCTUACIONES DE  
CAUDAL PRODUCIDAS POR LA OPERACIÓN DE CENTRALES  
HIDROELÉCTRICAS EN EL RÍO BIOBÍO**

Por

**ALEX DAN RODRIGO GARCÍA LANCASTER**

Tesis presentada a:

Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción

Para optar al Grado de:

Doctor en Ciencias Ambientales con mención en Sistemas Acuáticos Continentales

Noviembre 2011



**UNIVERSIDAD DE CONCEPCION  
CENTRO DE CIENCIAS AMBIENTALES EULA-CHILE**

Comisión examinadora de tesis de grado:

Dra. Evelyn Habit Conejeros

Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile  
Universidad de Concepción

Dr. Oscar Link Lazo

Facultad de Ingeniería  
Universidad de Concepción



Dr. Oscar Parra Barrientos

Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile  
Universidad de Concepción

Dr. Roberto Urrutia Pérez

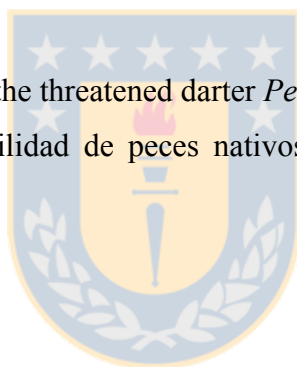
Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile  
Universidad de Concepción

Dr. Peter Goodwin

Center for Ecohydraulics Research,  
University of Idaho, Estados Unidos

# Índice

<b>Índice de Figuras</b>	i
<b>Índice de Tablas</b>	iii
<b>Agradecimientos</b>	iv
<b>Resumen</b>	1
<b>Abstract</b>	3
<b>Introducción</b>	5
<b>Capítulo 1.</b> Downstream environmental effects of dam operations: Changes in habitat quality for native fish species	12
<b>Capítulo 2.</b> Oferta energética para <i>Percilia irwini</i> (Pisces: Perciliidae) en la zona media del río Biobío, Chile	36
<b>Capítulo 3.</b> Bioenergetic models of the threatened darter <i>Percilia irwini</i>	56
<b>Capítulo 4.</b> Uso de hábitat y movilidad de peces nativos en un régimen de caudales alterado en el río Biobío	69
<b>Discusión y conclusiones</b>	81
<b>Anexo 1</b>	96
<b>Anexo 2</b>	99



# Índice de Figuras

Figura 1: Cuenca del Biobío. Se observa la calidad del agua del río Biobío (EULA 2004), zonas con especies introducidas, ciudades y represas.	6
Figura 2: Régimen natural (año 1979) y alterado (año 2005) aguas abajo de la represa Pangué.	8
Figure 1.1. Study site, in the Biobío River, Chile. Left: Biobío watershed in the Central Chile. Top right: The study site within the Biobío Basin network. Bottom right: Study site with six arms (numbers) and flow directions (arrows).	15
Figure 1.2. Water surface elevation at Rucalhue gaging station (in grey) and at the studysite (in black). Rucalhue's data are delayed 8.15 h to compare both records vertically	18
Figure 1.3. Membership functions for the input variables flow velocity, water depth and dominant substratum, and for the output variable habitat SI, for species occurring at the study reach. Substratum classes are: 0=clay and silt (<0.063 mm), 1=organic matter, 2=mud, 3=sand (0.063–2 mm), 4=fine gravel (2 mm–5 cm), 5=gravel (5–10 cm), 6=cobbles (10–20 cm), 7=boulders (20–40 cm), 8=bigger boulders or rocks (>40 cm).	20
Figure 1.4. Flow velocity, water depth and substratum size combined with fuzzy sets and fuzzy rules produce the Habitat suitability map for <i>Trichomycterus areolatus</i> adult in arm 5 of the study site in the Biobío River. Higher Suitability Index (SI), in dark, indicates better physical conditions for this species. Borders with diagonal lines represent zones with no superficial runoff for this flow.	22
Figure 1.5. Sequence of habitat suitability maps for <i>Trichomycterus areolatus</i> adult under a hydropeaking event on 18 February 2005. Optimal conditions in blue and very bad conditions in grey.	25
Figure 1.6. WUA (black lines) and HHS (grey lines) curves for eight fish species caught at the study site: (a) <i>B. australis</i> , (b) <i>B. maldonadoi</i> , (c) <i>T. areolatus</i> , (d) <i>P. irwini</i> , (e) <i>P. trucha</i> , (f) <i>G. maculatus</i> , (g) <i>G. australis</i> , (h) <i>C. galusdae</i> . Adult fish in solid lines, juvenile in segmented lines.	26
Figure 1.7. WUA and HHS time series for <i>Trichomycterus areolatus</i> adult (TA A, grey-segmented lines) and juvenile (TA J, grey-solid lines), and flows (Q, black-solid lines) in arm 5. (a): pre dam flow regime from December 1978 to March 1979; (b): post dam flow regime for February 2005	27
Figura 2.1: Ubicación de la zona de estudio en la cuenca del Biobío y caracterización de la celdas muestreadas. La vista en planta del área de estudio (derecha) indica la grilla de seis celdas (A, B, C, D, E, F) definidas para caracterizar hábitat. Las flechas negras muestran la dirección del flujo para caudal bajo y las flechas blancas para caudal alto. La zona achurada de la izquierda está seca para caudales bajos.	39
Figura 2.2: Energía disponible en la deriva (celdas C, D, E y F) y el hidrograma asociado.	43
Figura 2.3: Oferta energética de deriva (ED) para cuatro escenarios de caudal durante la campaña de muestreo (19 y 20 de abril de 2010).	43
Figura 2.4: Oferta energética del bentos (EB).	44
Figura 2.5: Índice de selección para las familias más abundantes en deriva (a) y bentos (b) para cada celda (A, B, C, D, E y F) y como total para el sitio de estudio (Global). <i>Leptophlebiidae</i> también considera a <i>Betidae</i> .	44

Figure 3.1: Relationship between oxygen consumption (MO) and flow velocity. The projection to zero velocity indicates the standard metabolic rate.	62
Figure 3.2: a) Models of AMR of <i>P. irwini</i> for lower and higher velocity. Model 1 ( $F_{2,42}=128.6$ , $p<0.0001$ , $R^2=0.85$ ) for velocity $\leq 15$ cm s <sup>-1</sup> is the right band, and model 2 ( $F_{2,39}=98.1$ , $p<0.0001$ , $R^2=0.83$ ) for velocity from 25 to 35 cm s <sup>-1</sup> is the left band. The transition zone between both models is shaded in light grey. b) Relationship between observed and predicted AMR of <i>P. irwini</i> .	63
Figure 3.4: Weight-specific MO (MO <sub>kg</sub> ) related to fish mass. Solid lines are regressions to the data (for weight-specific SMR and AMR at 35 cm s <sup>-1</sup> ) and dashed lines are 95% confidence intervals of the regressions.	63
Figura 4.1: Área de estudio. Se indica la ubicación de la Cuenca (izquierda), el área de estudio (centro) y la vista en planta (derecha) de la grilla de seis celdas (A, B, C, D, E, F) definidas para caracterizar hábitat. Las flechas negras muestran la dirección del flujo para caudal bajo y las flechas blancas para caudal alto. La zona achurada está seca para caudales bajos.	72
Figura 4.2: Uso de hábitat (promedio CPUE) para <i>P. irwini</i> juvenil (PI <sub>j</sub> ) y adulto (PI <sub>a</sub> ), y <i>T. areolatus</i> juvenil (TA <sub>j</sub> ) y adulto (TA <sub>a</sub> ), para escenarios de caudal bajo y alto, y para períodos de día y noche.	76
Figura 5.1: Mapa idoneidad de hábitat (capítulo 1, anexo 1), oferta de energía en deriva, oferta de energía en bentos (Capítulo 2), gasto energético por velocidad (a 1,1 cm sobre el lecho, Capítulo 3, Anexo 2), y uso de hábitat para <i>P. irwini</i> juvenil (Capítulo 4). Los escenarios más comunes son caudal bajo de día y caudal alto de noche.	83
Figura 5.2: Mapa idoneidad de hábitat (capítulo 1, anexo 1), oferta de energía en deriva, oferta de energía en bentos (Capítulo 2), gasto energético por velocidad (a 1,1 cm sobre el lecho, Capítulo 3, Anexo 2), y uso de hábitat para <i>P. irwini</i> adulto (Capítulo 4). Los escenarios más comunes son caudal bajo de día y caudal alto de noche.	84
Figura 5.3: Esquema Costo-beneficio para un pez en un hábitat a diferentes velocidades de flujo. Se indica las condiciones de velocidad que entregan la condición óptima ( $E_{max}$ ). Modificado de Hill & Grossman (1993).	86
Figura 5.4: Gasto energético por velocidad ( $GE_v$ ) para <i>P. irwini</i> juvenil (PI <sub>j</sub> , líneas negras) y adulto (PI <sub>a</sub> , líneas rojas) en condiciones de caudal bajo (línea sólida) y caudal alto (línea segmentada) en la celda C (ver Anexo 2 para detalles de esta figura).	87
Figura A1.1: Curvas ‘fuzzy sets’ consideradas en el modelo.	96
Figura A1.2: Mapa de idoneidad de hábitat para <i>P. irwini</i> juveniles (PI <sub>j</sub> ) y adultos (PI <sub>a</sub> ) para dos escenarios de caudal.	98
Figura A2.1: Perfil de velocidad y dimensiones características incluidas en la ecuación 2.	100
Figura A2.2: Perfiles de velocidad en cada celda (A, B, C, D, E, F) para escenarios de caudal bajo (línea continua) y alto (línea segmentada). Se indica las verticales correspondientes a 5 y 15 cm/s y la horizontal correspondiente a la profundidad de 1 cm sobre el lecho.	101
Figura A2.3: Gasto energético para individuos juveniles (0,67 g) en las cercanías del lecho.	102
Figura A2.4: Gasto energético para individuos adultos (2,88 g) en las cercanías del lecho.	103

# Índice de Tablas

Table 1.1: Pangué and Ralco dams characteristics	16
Table 1.2: Flows recorded at Rucalhue gaging station and measured at the study site	19
Table 1.3: Species collected at site with their habits and distribution along the Biobío River	22
Table 1.4: Summary of the fish sampling	22
Table 1.5: Fuzzy rules for the native fish species captured at site based on flow velocity (V), water depth (D) and substratum size (S).	24
Table 1.6: Mean±standard deviation of WUA and HHS, in February, over the study site for the eight species sampled. Flow in February 1979: 98.9±13.2 m <sup>3</sup> /s, in February 2005: 137±90.6 m <sup>3</sup> /s.	27
Tabla 2.1: Características físicas de las celdas muestreadas. Los rangos de Tamaño celda, Velocidad, Profundidad y Ancho promedio corresponden a los caudales mínimo (147 m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> ) y máximo (299 m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup> ) registrados durante el muestreo.	39
Tabla 2.2: Características fisiológicas de las familias más comunes en la dieta de <i>P. irwini</i> . Se indica el peso seco (P) de un individuo como función de su longitud total (L), y la cantidad de energía (fc) por unidad de peso seco.	41
Tabla 2.3: Proporción de macroinvertebrados colectados y su peso seco promedio	42
Tabla 2.4: Número de macroinvertebrados bentónicos colectados en cada celda.	48
Tabla 2.5: Número de macroinvertebrados colectados cada dos hrs en deriva en la celda A.	49
Tabla 2.6: Número de macroinvertebrados colectados cada dos hrs en deriva en la celda B.	50
Tabla 2.7: Número de macroinvertebrados colectados cada dos hrs en deriva en la celda C.	51
Tabla 2.8: Número de macroinvertebrados colectados cada dos hrs en deriva en la celda D.	52
Tabla 2.9: Número de macroinvertebrados colectados cada dos hrs en deriva en la celda E.	53
Tabla 2.10: Número de macroinvertebrados colectados cada dos hrs en deriva en la celda F.	54
Tabla 2.11: Número de macroinvertebrados en el contenido estomacal de los 29 <i>Percilia irwini</i> colectados.	55
Table 3.1: Models for AMR of <i>Percilia irwini</i> (p<0.001 in both cases).	62
Tabla 4.1: Características físicas de las celdas muestreadas.	72
Tabla 4.2: Cantidad total de individuos de ambas especies/estadios vitales que se movieron (1) y no se movieron (0). La información considera individuos recapturados y detectados.	75
Tabla 4.3: Cantidad de individuos de <i>P. irwini</i> juveniles (PI j) y adultos (PI a) que se movieron (1) y no se movieron (0) entre recapturas consecutivas para un pulso de caudal (caudal cambia) o caudal estable.	76
Tabla 5.1: Gasto energético (GEV a 1,1 cm, y gasto basal a 19,5 °C) para <i>P. irwini</i> juvenil y adulto en escenarios de caudal bajo y alto.	87
Tabla A1.1: Valores de velocidad y profundidad utilizados en la modelación de hábitat para <i>P. irwini</i> juvenil y adulto.	97
Tabla A1.2: Las reglas de decisión ‘fuzzy rules’ para <i>P. irwini</i> juvenil y adulto con respecto a las variables Velocidad, Profundidad y Sustrato grande/alto (H), medio (M) y pequeño/bajo (L).	97
Tabla A2.1: Valores de $d_{50}$ y $z_0$ en cada celda.	100
Tabla A2.2: Gasto energético GEV para <i>P. irwini</i> juvenil y adulto a una profundidad de 1,1 cm sobre el lecho para caudal bajo y alto.	103

# Agradecimientos

Muchas personas han contribuido en este proceso de formación personal y profesional.

En primer lugar quiero agradecer a la Dra. Evelyn Habit por aceptarme como alumno, darme una guía durante estos cinco años de investigación, por sus comentarios que me estimulaban a seguir buscando respuestas y el espacio que me dio para desarrollar mis ideas. Al Dr. Oscar Link, por sus comentarios pragmáticos y asertivos. Al Dr. Parra y Dr. Urrutia por su apoyo. A la Dra. Vidal por su constante preocupación para que completara cada etapa de este proceso de formación. A funcionarios y administrativos del centro EULA-Chile por su cooperación y en especial a Lorena por su excelente disposición y estar siempre atenta a mis solicitudes durante el doctorado.

Al Dr Peter Goodwin por su apoyo en mi estadía en el CER de la Universidad de Idaho en 2008 y al Dr. Ans Mouton por su apoyo en mi estadía en el INBO en Bruselas en 2009.

A todos quienes me ayudaron en largas y extenuantes campañas de terreno y en la construcción y puesta en marcha de las experiencias de laboratorio: Marysol, Jesús, Anaysa, Katherine, Ximena, Nestor, Jorge, Javiera, Pamela, Gabriela, Catterina, Carlos y Hernán. A Diego y Alejandra por compartir parte de este proceso. A mis compañeros de generación Alejandra, Jorge, Marcelino, Marisol, Mauricio y Rafaela por compartir parte de este camino que iniciamos juntos en 2007.

A mi esposa Javiera y mi hija Valentina por darme la fuerza para seguir adelante en los momentos difíciles y participar de mis alegrías. A mis padres y hermanos por estar siempre cerca.

Muchas gracias a todos.

Esta tesis fue realizada con el financiamiento de CONICYT a través de la Beca de Doctorado Nacional D-21070133 y el proyecto AT-24091002, la Dirección de Postgrado de la Universidad de Concepción y por el Centro EULA-Chile de la Universidad de Concepción.



*A Javiera y Valentina*



# Resumen

Los sistemas fluviales son ecosistemas de alta diversidad ambiental, cuyos procesos naturales operan mientras se mantengan las condiciones de heterogeneidad espacio-temporal. La biota acuática de estos ecosistemas responde a dicha diversidad presentando patrones de distribución que varían a escala espacial y temporal, asociadas a variables como la disponibilidad de hábitat, la oferta de alimento y el gasto energético asociado a mantenerse en un hábitat. Estas variables pueden ser alteradas por actividades antrópicas realizadas en el cauce, tales como la construcción y operación de centrales hidroeléctricas, con consecuencias que podrían reflejarse a nivel fisiológico y conductual de los organismos y a nivel de poblaciones. Por lo tanto, determinar el efecto de estas actividades antrópicas sobre los organismos acuáticos es fundamental para apoyar la gestión de la conservación de la diversidad acuática y la definición de propuestas de acciones de manejo en el escenario actual de creciente desarrollo hidroeléctrico nacional creciente.

En esta investigación se evaluó si los peces nativos responden a las fluctuaciones de caudal producidas por la operación de centrales hidroeléctricas sobre la zona media del río Biobío. Para esto se analizó el uso de hábitat y movilidad de *Percilia irwini* en relación a la disponibilidad de hábitat, oferta energética (alimenticia) de macroinvertebrados en deriva y bentos, y gasto energético durante fluctuaciones de caudal producidas por la operación del complejo hidroeléctrico Ralco-Pangué en el río Biobío, en época de estiaje. Se seleccionó la especie *P. irwini* como objeto de estudio porque tiene un alto valor de conservación, está en peligro de extinción, es una especie microendémica de la cuenca del Biobío, y comparte hábitats (*i.e.* rápidos, pozas, sectores ribereños) con otras especies nativas presentes en la zona media del río. Por tanto, es considerada una especie representativa para este estudio cuya respuesta a los pulsos de caudal también puede reflejar la de otras especies.

La disponibilidad de hábitat físico varió con las fluctuaciones de caudal producidas por el complejo hidroeléctrico Pangué-Ralco, con una disminución en la calidad del hábitat al aumentar el caudal y un cambio en la ubicación de los hábitats idóneos para todas las especies de peces (*P. irwini*, *Percichthys trucha*, *Trichomycterus areolatus*, *Bullockia maldonadoi*, *Cheirodon galusdae*, *Galaxias maculatus*, *Geotria australis* y *Bacilichtys australis*) presentes en la zona media del río Biobío. *Percilia irwini* utilizó preferentemente zonas de rápidos someros con profundidades entre 0,15 y 0,6 m, y velocidades entre 0,5 y 1,3 m s<sup>-1</sup>. Las zonas más fuertemente impactadas por las fluctuaciones de caudal son las riberas someras, las que consistentemente mostraron las menores abundancias de peces y la menor oferta de alimento.

En esta zona, *P. irwini* presentó características generalistas en su alimentación. Los resultados de un alto solapamiento (95%) entre su dieta y la oferta de macroinvertebrados en el bentos de hábitats de rápidos muestra que esta especie se alimenta primariamente de organismos ubicados directamente en el sustrato y en menor grado de aquellos que van en deriva (solapamiento de 75%). La deriva de insectos mostró una correlación con los pulsos de caudal generados por las centrales, sugiriendo que la utilización de esos recursos por parte de los peces puede verse afectada por las variaciones en su oferta debido a los pulsos de caudal.

El gasto energético de *P. irwini* a velocidades bajas ( $< 15 \text{ cm s}^{-1}$ ) resultó estar determinado principalmente por su metabolismo basal. Velocidades mayores (25 a  $35 \text{ cm s}^{-1}$ ) representaron condiciones que esta especie no puede tolerar por períodos prolongados y que le restringen el uso de la columna de agua. Sin embargo, en hábitats de rápido, *P. irwini* puede permanecer bajo la subcapa laminar, entre la grava o en las cercanías del lecho, sin que el flujo afecte mayormente su gasto energético. Los resultados obtenidos indican que estos peces se mantienen en zonas de baja velocidad en las cercanías del lecho, donde existe una amplia oferta de alimento, tanto en el bentos como en deriva. En tal subcapa laminar las fluctuaciones de caudal producidas por la operación de centrales hidroeléctricas no cambian las condiciones hidráulicas del hábitat de *P. irwini* y se mantiene una abundante oferta de alimento para esta especie.

En la zona de estudio los juveniles de *P. irwini* fueron más abundantes y más móviles que los adultos. Consistentemente, los individuos juveniles presentan un menor gasto energético asociado a estos desplazamientos que los adultos. Tanto las variaciones de abundancias de juveniles y adultos como su movilidad estuvo asociada primariamente al ciclo día – noche, y no respondieron a los pulsos de caudal producidos por la operación de las centrales. Por lo tanto, las variaciones de caudal evaluadas en este estudio ( $80 \text{ a } 300 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) no mostraron un efecto significativo en el uso de hábitat y la movilidad de esta especie nativa, dada su capacidad de vivir asociada a la subcapa laminar donde el gasto energético es mínimo y se mantiene una abundante oferta de alimento. En efecto, las mayores abundancias de *P. irwini* fueron observadas en sectores que presentaron una oferta energética alta, y un gasto energético relativamente bajo.

Por lo tanto, este estudio indica que las particulares características de *P. irwini* le han permitido subsistir en un régimen alterado por 15 años de operación de la central Pangué. El uso de zonas de rápido, con velocidades mayores a las que utiliza normalmente en sistemas naturales, puede ser considerado como una estrategia que les permite optimizar recursos al menor riesgo posible en este sistema alterado.

Futuras investigaciones deben caracterizar y evaluar el significado ambiental y ecológico que tiene la pérdida de productividad de las orillas de los ríos para el ecosistema, el efecto de las fluctuaciones de caudal para especies pelágicas, para huevos y larvas que son despositados y se desarrollan en las orillas, y para grupos tróficos terrestres asociados a hábitats ribereños.

Actualmente, el crecimiento económico de nuestro país requiere implementar nuevas fuentes de energía, entre las cuales los proyectos hidroeléctricos aparecen como una de las alternativas principales. Sin embargo, durante el proceso de evaluación ambiental de nuevos proyectos los beneficios económicos y sociales que proveen las centrales hidroeléctricas deben ser evaluados y contrastados con los impactos que puedan producir sobre los ecosistemas. Esto enfatiza la necesidad de desarrollar conocimiento ecológico que pueda ser incorporado al sistema de evaluación ambiental de nuevos proyectos hidroeléctricos para lograr un desarrollo sustentable de esta actividad.

# Abstract

The river systems are highly diverse ecosystems whose natural processes operate while the conditions of the spatial-temporal heterogeneity are maintained. The aquatic biota of these ecosystems respond to such diversity with distribution patterns that change at the spatial and temporal scales, and are associated to variables such as habitat availability, food supply and energy expenditure associated with maintaining a habitat. These variables can be altered by human activities carried out on the river, such as the construction and operation of hydroelectric plants, with consequences that could be reflected on the physiological and behavioral level of organisms and populations. Therefore, to determine the effect of these human activities on aquatic organisms is essential to support conservation management and the definition of proposed management actions in the current context of growing national hydropower development.

In this study I assessed whether native fish respond to flow fluctuations produced by the operation of hydroelectric plants on the middle Biobío River. For this, I examined the habitat use and mobility of *Percilia irwini* in relation to habitat availability, energy (food) supply of macroinvertebrates in drift and benthos, and energy expenditure during flow fluctuations caused by the operation of the Ralco-Pangué hydroelectric complex on the Biobío River during the dry season. *Percilia irwini* was selected as study case because of its high conservation value, which is an endangered species microendemic of the Biobío Basin, and shares habitat (*i.e.* riffles, pools, water edge areas) with other native species present in the middle Biobío River. Therefore, it is considered a representative species for this research, whose response to flow pulses may also reflect other species.

The availability of physical habitat varies with flow fluctuations caused by Pangué dam, with a decline in habitat quality when flow increases and a change in the location of suitable habitats for all fish species (*P. irwini*, *Percichthys trucha*, *Trichomycterus areolatus*, *Bullockia maldonadoi*, *Cheirodon galusdae*, *Galaxias maculatus*, *Geotria australis* y *Bacilichthys australis*) present in the middle Biobío River. *Percilia irwini* preferably used riffles with depths between 0,15 and 0,6 m, and velocities between 0,5 and 1,3 m s<sup>-1</sup>. The areas most heavily impacted by flow fluctuations are shallow areas near the water edge, which consistently showed the lowest abundances of fish and the least food supply.

In this area, *P. irwini* is a generalist species in its diet. The results of a high overlap (95%) between their diet and the offer of benthic macroinvertebrates in riffle habitats suggests that this species feeds primarily on organisms located directly in the substrate and to a lesser degree on drift (75%). The drift of insects showed a correlation with flow pulses generated by the power plants, suggesting that the use of those resources by the fish may be affected by variations in supply due to flow pulses.

The energy expenditure of *P. irwini* at low speeds (<15 cm s<sup>-1</sup>) was mainly determined by their standard metabolism. Higher speeds (25 to 35 cm s<sup>-1</sup>) represent conditions that this species cannot tolerate for long periods and restrict their use of the water column. However, *P. irwini* could remain under the laminar sublayer in riffle habitats, within the gravel or in the vicinity of

the bed, without a major effect of the flow on their energy expenditure. The results indicate that these fish remain in low-speed zones near the bed, where a wide range of food, both in benthos and drift, is available. In this laminar sublayer, flow fluctuations caused by the operation of Pangué power plant do not change drastically the hydraulic conditions of *P. irwini*'s habitat and allow an abundant food supply for this species.

The juveniles of *P. irwini* were more abundant and more mobile than adults. Consistently, juveniles have a lower energy expenditure associated to movements than adults. Both variations in abundances of juveniles and adults and their mobility was related primarily to the cycle day-night, and did not responded to the flow pulses produced by the operation of the power plants. Therefore, the flow fluctuations evaluated in this study (80 to 300 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>) showed no significant effect on habitat use and mobility of this native species, given their ability to live associated to the laminar sublayer where energy expenditure is minimal and remains an abundant food supply. In fact, the highest abundance of *P. irwini* was observed in sectors with a high-energy supply and relatively low energy expenditure.

Therefore, this study indicates that the particular characteristics of *P. irwini* allow them to survive in an altered regime for 15 years of operation of Pangué dam. The use of riffle habitats, with velocities higher than those typically used in natural systems can be considered as a strategy that allows them to optimize resources at the lowest possible risk in this altered system.

Future research should characterize and evaluate the environmental and ecological significance of the lost of productivity in the near-shore areas to the ecosystem, the effect of these flow fluctuations for the pelagic species, eggs and larvae in the near-shore areas that are affected by these flow fluctuations, How do the changes in productivity of the river affect to land trophic groups associated to near-shore habitats?

Currently, the economic growth of our country requires to implement new energy sources, among which hydroelectric projects appear as one of the main alternatives. However, during the environmental impact assessment process of new projects the economical and social benefits of hydroelectric facilities must be assessed and contrasted with the impacts that they may produce to the ecosystem. This emphasizes the need to develop ecological knowledge that can be incorporated in the environmental impact assessment system of new hydroelectric projects to achieve sustainable development of this activity.

# Introducción

Los sistemas fluviales son ecosistemas de alta diversidad ambiental, cuyos procesos naturales operan mientras se mantengan las condiciones de heterogeneidad espacio-temporal (Ward & Tockner 2001). La biota acuática de estos ecosistemas, responde a dicha diversidad presentando patrones de distribución que varían a escala espacial y temporal asociadas a 1) la disponibilidad de hábitat, 2) la oferta de alimento y 3) el gasto energético asociado a mantenerse en un hábitat.

Particularmente, la ictiofauna se distribuye heterogéneamente a lo largo de un río, presentando patrones comunitarios a macroescala ( $10^2$ - $10^5$  m) como el incremento de la riqueza específica, abundancia y diversidad en el sentido de la corriente (Vannote *et al.* 1980, Welcomme 1985), a mesoescala ( $10$ - $10^2$  m) con diferentes especies que ocupan en forma recurrente hábitats con características específicas definidas por variables ambientales como el ancho y la morfología del cauce (Parasiewicz 2001) y a micro escala ( $10^{-1}$ - $10$  m) ocupando lugares con características de velocidad de la corriente, profundidad del escurrimiento, tipo y tamaño de sustrato específicas (Bovee 1982, Jorde 1997). Además de condiciones físicas adecuadas, estos lugares deben proveer alimento que proporcione energía para realizar sus actividades cotidianas, moverse, crecer y reproducirse.

La disponibilidad de hábitat, oferta de alimento y gasto energético pueden ser alterados por actividades antrópicas realizadas directamente en el cauce o sobre parte de la cuenca, tales como la construcción y operación de centrales hidroeléctricas (Travnichek & Maceina 1994, McDowall 2001), extracción de agua para riego (Habit & Parra 2001), aporte de sustancias químicas por efluentes industriales y domésticos (Adams *et al.* 1996, Habit *et al.* 2006a), alteración directa del cauce (e.g. extracción de áridos) (Rowe *et al.* 2000), cambios en el uso del suelo de la cuenca (Townsend *et al.* 1997), y la introducción de especies exóticas (Flecker & Townsend 1994, McDowall 2001). La alteración de estos patrones, producida por actividades antrópicas, repercute directamente sobre los organismos, con consecuencias que podrían reflejarse a nivel fisiológico y conductual de los organismos y a nivel de poblaciones, por lo que su determinación es fundamental para la gestión de la conservación y la definición de propuestas de acciones de manejo.

## **Fluctuaciones de caudal producidas por centrales hidroeléctricas en el río Biobío**

En Chile, la cuenca del Biobío (Figura 1) es uno de los cuerpos de agua más perturbados, donde la variación del régimen natural de caudales y la disminución de la calidad del agua son los elementos más afectados (Nilsson *et al.* 2005). Esta cuenca tiene una superficie de  $24260 \text{ km}^2$ , un régimen de precipitaciones nivo-pluvial, una población de 1100000 habitantes, cuatro industrias de celulosa, ocho centrales hidroeléctricas que producen cerca del 30% de la producción hidroeléctrica nacional, y la mayor producción de madera del país (Debels *et al.* 2005; Goodwin *et al.* 2006). En esta cuenca, el principal cuerpo de agua es el río Biobío, de 380 km de longitud, 1200 m de desnivel entre su nacimiento en las lagunas Icalma y Galletué, hasta su desembocadura en el Golfo de Arauco, y un caudal medio anual cercano a  $1000 \text{ m}^3/\text{s}$  en su desembocadura.

La calidad del agua del río Biobío es muy buena en la parte alta de la cuenca; buena en la zona intermedia, desde Santa Bárbara hasta Negrete; y de regular a muy mala en la parte baja de la cuenca, desde Negrete hasta Talcahuano (Figura 1, EULA 2004). Además, la parte alta del Biobío se encuentra fragmentada por efecto de las centrales Ralco (2004) y Pangué (1996), y presenta un régimen de caudales influenciado fuertemente por la forma de operación de esta última (15 km aguas abajo de Ralco) en la parte media de la cuenca. Las fluctuaciones de caudal producidas por la central Pangué tienen un efecto notorio en el régimen hidrológico del río, observándose cambios rápidos de nivel en el Biobío incluso a 90 km aguas abajo de Pangué, en la época estival. El régimen natural de caudales en esta zona está marcado por lluvias desde mayo a diciembre, seguido por un descenso de caudal luego de los deshielos primaverales y estivales. Sin embargo, desde la construcción y operación de la central hidroeléctrica Pangué, este régimen natural ya no ocurre, dando lugar a bruscas variaciones horarias de caudal que obedecen al sistema de operación de punta de ésta (Figura 2). Es destacable que la variabilidad de caudales inter-horaria durante los meses de verano desde 2000 es semejante a la variabilidad de caudales diaria en régimen natural.

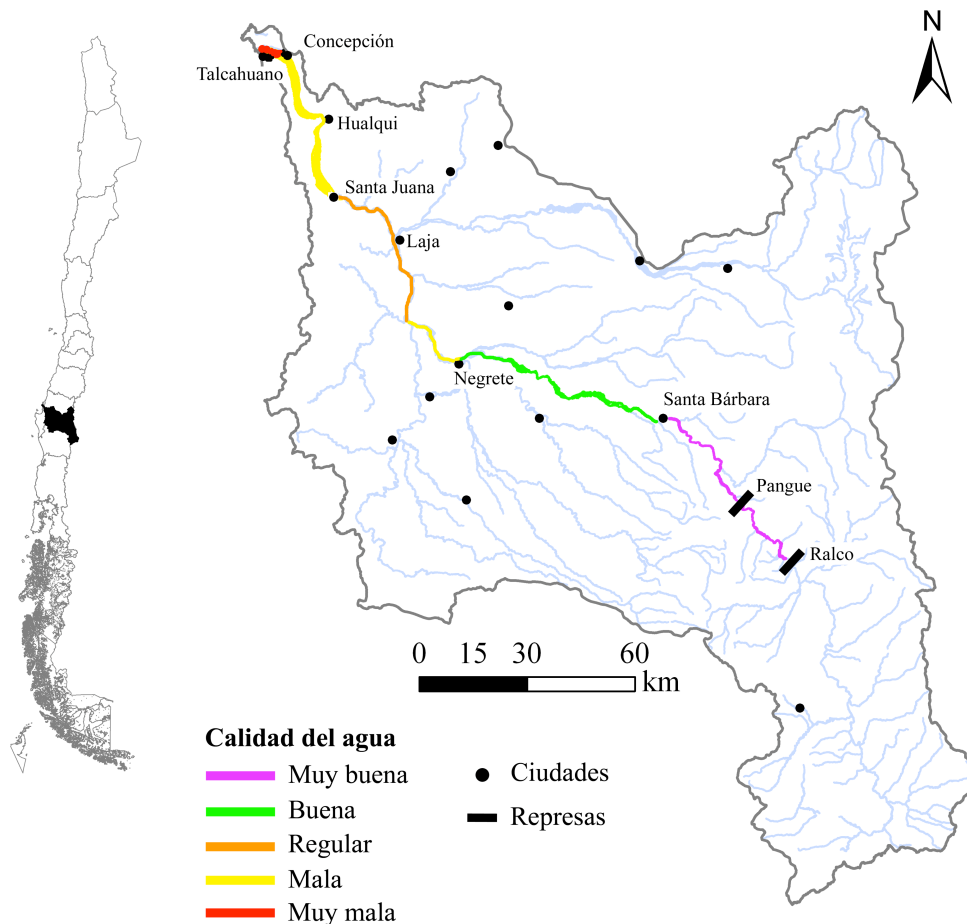


Figura 1: Cuenca del Biobío. Se observa la calidad del agua del río Biobío (EULA 2004), ciudades y represas en operación en el río Biobío.

Los efectos que las represas producen por medio de alteraciones al régimen natural de caudales han sido y siguen siendo ampliamente estudiados en el mundo. Al cambiar los regímenes de caudales, sedimentos, energía, nutrientes y biota, las represas interrumpen y alteran la mayoría de los procesos ecológicos importantes de un río (Vannote *et al.* 1980; Ward & Stanford 1983; Petts 1984; Gleick 1992; Travnicek & Maceina 1994; Ligon *et al.* 1995; Poff *et al.* 1997; Nilsson *et al.* 2005; Jorde *et al.* 2007), lo que puede tener efectos a nivel de individuos, poblaciones, comunidades y ecosistemas aguas abajo, en el lugar y aguas arriba de la represa. La mantención de una alta biodiversidad requiere por lo general una alta heterogeneidad espacial, donde perturbaciones intermedias poseen los atributos ideales para albergar una mayor biodiversidad (Townsend 1989).

Hasta ahora, la mayoría de los estudios enfocados a evaluar los efectos de los cambios en el régimen de caudales sobre la biota evalúan la disponibilidad de hábitat de las especies para distintos escenarios de caudal, ya sea a micro escala (Bovee 1982; Jorde 1997) o a meso escala (Parasiewicz 2001; Schweizer *et al.* 2007). Estos modelos determinan un índice de idoneidad para un lugar en el río para una especie en particular, en función de una combinación de variables físicas como la velocidad de la corriente, profundidad del escurrimiento, tipo y tamaño de substrato (Bovee 1982; Jorde 1997), la tensión de corte (Jorde & Bratrach 1998; Hauer *et al.* 2009), o el número de Froude (Jowett 1993; Schweizer *et al.* 2007). Esta información física es combinada con información biológica sobre preferencias de hábitat de las especies de interés para predecir la disponibilidad de hábitat frente a diferentes escenarios de caudal. La tendencia actual es considerar unidades de parches de hábitat o mesoescala en lugar de enfoques a escala de micro hábitat, con el fin de abarcar mayores superficies de río, y con sentido de hábitat funcional (Kemp *et al.* 1999; Clifford *et al.* 2006; Schweizer *et al.* 2007; Parasiewicz 2007; Hauer *et al.* 2009). A pesar de que este enfoque ha sido utilizado ampliamente en las últimas décadas, estudios recientes sugieren que existe también una alta correlación entre el uso de hábitat de peces con la disponibilidad de alimento (Parkinson 2007), haciendo que las características del hábitat físico resulten menos importantes al aumentar la cantidad de alimento disponible (Reilback & Harvey 2011). El supuesto implícito en estas modelaciones de hábitat es que los individuos de cada especie tienden a utilizar siempre el mismo tipo de hábitat, el cual se considera su “hábitat preferido” (*sensu* Hardy 1998). Además, se asume que después de la perturbación los peces se habrán desplazado a otro lugar con condiciones físicas similares a las que ocupaban antes de la perturbación. Sin embargo, uno de los aspectos aún desconocidos es el tiempo necesario para que este desplazamiento ocurra.

Para evaluar los efectos de las fluctuaciones de caudal se debe considerar la magnitud de los pulsos (medidos como cambios de caudal, profundidad y velocidad del agua), y el tiempo que transcurre entre la condición de caudal bajo y alto (Bain 2007, Irvine *et al.* 2008). En la zona media del río Biobío, en la época de verano los pulsos de caudal liberados por Pangué pueden aumentar hasta 10 veces el caudal del río en períodos de cuatro horas, y volver a disminuirlo a valores cercanos al inicial luego de otras cuatro horas, obedeciendo a la mayor demanda (y precio) de la electricidad durante algunas horas del día. Así, es esperable que la forma en que los peces reaccionan a las perturbaciones de caudal producidas por la operación de la central Pangué no pueda ser evaluada sólo en función de la disponibilidad de hábitat para cada escenario de caudal. Por ejemplo, Heggenes (2002) y Robertson *et al.* (2004) analizaron temporalmente el comportamiento de salmones durante fluctuaciones rápidas de caudal, concluyendo que no ocurren cambios significativos en preferencias de hábitat, pero que sí ocurre solapamiento con

otros hábitats menos óptimos debido a diferentes condiciones alimenticias. Por otro lado, Huntingford *et al.* (1999) observó una tendencia de salmónidos a abandonar zonas de rápidos cuando el caudal disminuye hasta la desecación. Así, dependiendo de las características de los pulsos, de las especies y de la oferta de alimento se puede observar respuestas específicas diferentes.

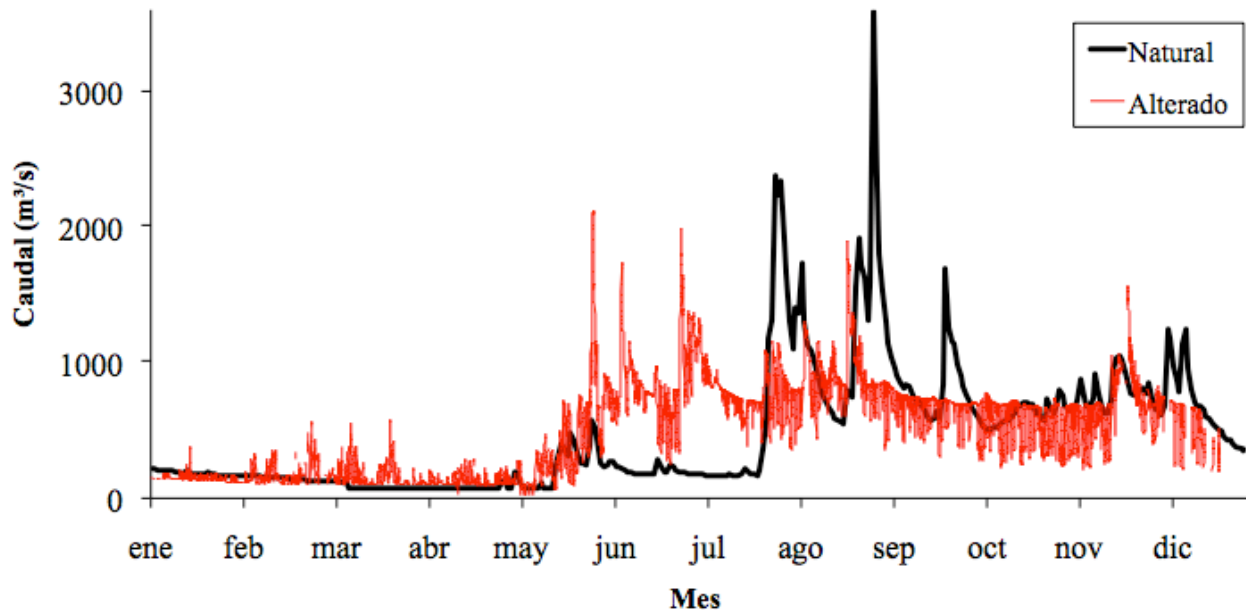


Figura 2: Régimen natural (año 1979) y alterado (año 2005) aguas abajo de la represa Pangué.

### **Implicancias para la fauna íctica en el río Biobío**

Los peces son un grupo relevante para evaluar la salud de un ecosistema debido a que su biología y ecología es más conocida, los ensambles de peces incluyen diferentes grupos tróficos y por lo tanto pueden indicar condiciones de hábitats aledaños, son relativamente fáciles de identificar, son populares o más conocidos por la población y por lo tanto más útiles como indicador de alerta al público sobre las consecuencias de perturbaciones a los ecosistemas acuáticos (Karr 1981). Además, como eslabón tope en las tramas tróficas acuáticas tienen un efecto regulador sobre los flujos de energía que da estabilidad a la trama trófica (Rooney *et al.* 2006), por lo que algún cambio en la comunidad íctica es un indicio de una perturbación que podría cambiar el estado de estabilidad de dicha comunidad acuática (Ives & Carpenter 2007).

En términos generales, las abundancias espacio-temporales de la fauna íctica están determinadas por:

a) La disponibilidad de hábitat físico, que ha sido caracterizada por modelos que definen la calidad o idoneidad de un lugar para una especie en función de las variables físicas del lugar (eg. velocidad, profundidad y sustrato) (Milhous *et al.* 1989, Jowett 1989, Jorde 1997). Estos modelos asumen que 1) la mayoría de los peces ocupan los lugares de mejor calidad y utilizan otros menos



idóneos al aumentar la densidad de individuos, y 2) otras variables como oferta de alimento, interacciones inter a intra específicas y de calidad del agua son adecuadas.

b) La oferta de alimento para los peces, compuesta principalmente por macroinvertebrados de los cuales obtienen la energía necesaria para vivir, crecer y reproducirse (Benke 1996). Dependiendo de la estrategia de vida de cada especie, los peces pueden consumir macroinvertebrados directamente del bentos y/o derivando en la columna de agua. Cada macroinvertebrado consumido por un pez tiene un aporte energético distinto, que depende de la especie y la talla del macroinvertebrado (Cummins & Wuycheck 1971, Clifford et al 1979, Miserendino 2001). Este aporte energético debe ser mayor que el gasto energético (balance energético positivo) para que los peces puedan sobrevivir, crecer y reproducirse.

c) El gasto energético que realiza un pez, el cual depende de su metabolismo (respiración, circulación sanguínea, osmosis, excreción), de la actividad física (nadar) que realiza para mantenerse en un lugar o moverse (Ricker 1968) y está directamente relacionado con su alimentación, evitar predadores y competidores, crecimiento, reproducción y cambios de hábitat estacionales (Cooke *et al.* 2004; Ohlberger *et al.* 2007). Estas actividades dependen de la morfología y fisiología del pez (Lighthill 1969; Carlson & Landen 2011), las cuales determinan limitaciones al uso de hábitats y acceso a fuentes de alimento (Wainwright 1991; Ferry-Graham *et al.* 2002; Ohlberger *et al.* 2006, 2007). Los individuos con metabolismo estándar más alto tienden a ser más agresivos, territoriales, y crecen más rápido, por lo que pueden conseguir mejores lugares en un río y tienen mayor probabilidad de reproducirse antes que otros individuos de la misma cohorte (Metcalf *et al.* 1995, McCarthy 2000). El consumo energético de un pez en la actividad natatoria puede variar entre 0 y 40% del gasto total de energía en especies no migratorias como *Rutilus rutilus* (Hölker & Breckling 2002), por lo tanto, una estimación de los costos energéticos asociados a esta actividad son esenciales para caracterizar respuestas posibles de los peces frente a diferentes condiciones de flujo y ofertas alimentarias.

Particularmente en Chile, existe mayor conocimiento sobre peces que sobre otros grupos dulceacuícolas, ya que son de más fácil identificación que organismos de menor tamaño (Campos *et al.* 1993; Ruiz & Berra 1994) y utilizan hábitats específicos (Arratia 1983; Habit 2000; García *et al.* en prensa), aunque aún existen vacíos de información en temas como su movilidad diaria, comportamiento reproductivo, hábitos alimenticios, entre otros.

En Chile existen aproximadamente 45 especies de peces nativos con un alto grado de primitivismo (Habit *et al.* 2006b) y endemismo, incluso hasta el nivel de familia (Campos *et al.* 1993), que les da intrínsecamente un alto valor de conservación. La cuenca del río Biobío alberga 17 de estas especies (Campos *et al.* 1993), y es la que posee la mayor riqueza de especies del país (Habit *et al.* 2006a). Particularmente, en la zona de hiporitrón del Biobío, entre Santa Bárbara y Negrete, se han descrito 9 de estas 17 especies (Habit *et al.* 2006a), todas clasificadas como vulnerables o en peligro (MINSEGPRES 2008).

*Percilia irwini* Eigenmann, 1927, es una especie nativa micro-endémica de tamaño pequeño (96 mm de longitud máxima, 60 mm de longitud típica) presente sólo en las cuencas de los ríos Biobío y Andalién (Habit & Belk 2007) y clasificado como en peligro (MINSEGPRES 2008). Es una especie bentónica y de columna de agua que ocupa preferentemente zonas someras con velocidades moderadas a bajas (Habit & Belk 2007), y es una de las especies nativas más

comunes en el río Andalién, ocupando hábitats de rápidos y pozas junto a otras especies nativas como *Trichomycterus areolatus*, *Bullockia maldonadoi*, *Basilichthys australis*, *Percichthys trucha*, *Geotria australis*, *Cheirodon galusdae* (Ruiz, 1993).

La presencia de *P. irwini* principalmente en las zonas someras y de baja velocidad expone a los peces a grandes cambios en las condiciones físicas en zonas expuestas a pulsos de caudal en el río Biobío. En particular, las zonas de las orillas del río y las pozas someras presentan condiciones físicas adecuadas para esta (y otras) especie, y los cambios de caudal producidos por la operación de la central Pangué (entre 50 y 500 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>) en verano pueden hacer oscilar el nivel del agua entre 1 y 2 metros, cambiando entre inundado y seco las condiciones ribereñas a nivel diario. Por lo tanto, los pulsos de caudal pueden imponer un gasto energético extra al forzar a los peces a moverse en busca de sus hábitats preferentes o pueden exponerlos a condiciones sub-óptimas en el caso que los individuos no se muevan, quedando expuestos a condiciones físicas adversas, con una oferta de alimento potencialmente restringida y con un gasto energético mayor al enfrentarse a velocidades más altas.

Se ha descrito para una variedad de especies de peces dulceacuícolas que los individuos ocupan los hábitats que les son energéticamente óptimos, donde el costo de mantenerse en el lugar es menor que el valor energético de los alimentos que ingieren (Bachman 1984; Jowett 2002). Por otro lado, se han reportado cambios en la distribución espacial de los hábitats (Scruton *et al.* 2003) y en la deriva de macroinvertebrados (Lauters *et al.* 1996) debido a variaciones en el caudal, y existe un aumento del gasto energético asociado a nadar a velocidades mayores (Boisclair & Tang 1993, Ohlberger *et al.* 2007) que ocurren al aumentar el caudal. Por lo tanto, el uso de hábitat y la movilidad de los peces también debiera ser afectado cuando varía el caudal si la disponibilidad de alimento es limitante.

Por lo tanto, la operación de las represas en el río Biobío puede ser una de las principales amenazas para las especies que habitan en zonas someras expuestas a pulsos de caudal. Esto es relevante porque la cuenca del Biobío es la que tiene mayor riqueza de especies de peces en el país y presenta un fuerte incremento de centrales hidroeléctricas (en construcción y proyectadas para el futuro cercano), que pueden afectar la conservación de las especies nativas. En particular, la especie en peligro *P. irwini*, micro-endémica del Biobío (y Andalién) puede ser una de las más expuestas a las fluctuaciones de caudal producidas por las represas debido a sus características físicas y a los hábitats que ocupa. Sin embargo, hasta ahora no se conoce cómo las fluctuaciones de caudal producidas por Pangué y Ralco afectan a esta u otras especies nativas. Por lo tanto, es relevante estudiar el efecto de los pulsos de caudal sobre *P. irwini* para generar conocimiento y desarrollar herramientas que permitan definir una estrategia de conservación para esta especie.

El objetivo de esta investigación es determinar si los peces nativos responden a las fluctuaciones de caudal, producidas por la operación de las centrales hidroeléctricas en el río Biobío, para lo cual se analizó el uso de hábitat y movilidad de *Percilia irwini* en relación a la a) disponibilidad de hábitat, b) oferta energética en deriva y bentos y c) gasto energético durante fluctuaciones de caudal producidas por la operación del complejo hidroeléctrico Ralco-Pangué en el río Biobío, en época de estiaje.

## HIPÓTESIS

**Hipótesis 1:** Los peces responden a las variaciones de disponibilidad de hábitat, producidas por la operación de las centrales hidroeléctricas en el río Biobío, mediante el desplazamiento a sus hábitats preferentes.

**Hipótesis 2:** Los peces buscan sus hábitats preferentes porque les resultan energéticamente óptimos.

## OBJETIVOS

### Objetivo general

Determinar si los peces nativos responden a las fluctuaciones de caudal, producidas por la operación de las centrales hidroeléctricas en el río Biobío, mediante movimientos que les permiten seguir utilizando sus hábitats preferentes, que son energéticamente óptimos.

### Objetivos específicos

1. Determinar cambios en la disponibilidad de hábitat preferente de *P. irwini*, durante fluctuaciones de caudal producidas por la operación del complejo hidroeléctrico Ralco-Pangué en el río Biobío, en época de estiaje.
2. Estimar la oferta energética en los hábitats utilizados por *P. irwini* durante fluctuaciones de caudal producidas por la operación del complejo hidroeléctrico Ralco-Pangué en el río Biobío, en época de estiaje
3. Determinar un modelo bioenergético para *P. irwini* y estimar el gasto energético asociado a ocupar un hábitat específico en diferentes condiciones de caudal que ocurren durante las fluctuaciones de caudal producidas por la operación del complejo hidroeléctrico Ralco-Pangué en el río Biobío, en época de estiaje.
4. Determinar el uso de hábitat y la movilidad de *P. irwini* durante fluctuaciones de caudal producidas por la operación del complejo hidroeléctrico Ralco-Pangué en el río Biobío, en época de estiaje

# Capítulo 1

## **Downstream environmental effects of dam operations: Changes in habitat quality for native fish species**

ALEX GARCÍA, KLAUS JORDE, EVELYN HABIT, DIEGO CAAMAÑO & OSCAR  
PARRA

River Research and Applications 27: 312-327

García A, Jorde K, Habit E, Caamaño D & Parra O. 2011. Downstream environmental effects of dam operations: changes in habitat quality for native fish species. *River Research and Applications* 27: 312-327. DOI 10.1002/rra.1358

## ABSTRACT

Hydropeaking dam operation and water extractions for irrigation have been broadly stated as alterations to natural flow regimes, which have also been noticed in the Biobío Watershed, in Central Chile, since 1996. In the Biobío River, most of native fish species are endemic and very little is known about them. Their ecological and social values have never been estimated, and there is lack of information about their habitat preferences. Furthermore, changes on fish habitat availability due to natural and/or man-made causes have not been evaluated. In this study, eight native fish species, in a representative reach of the Biobío River, were studied and their preferred habitats were surveyed and characterized. A hydrodynamic model was built and linked to the fish habitat simulation model CASiMiR. Fuzzy rules and fuzzy sets were developed for describing habitat preference of the native fish species. CASiMiR was then used to simulate how physical habitat conditions vary due to flow control (i.e. upstream dams). Results show how overall habitat quality, expressed as Weighted Usable Area and Hydraulic Habitat Suitability, changes and fluctuates due to the dam operation and how the daily hydropeaking is influencing quantity, quality and location of different habitats. The study suggests that the analyzed fish are highly susceptible to flow control, as dams are currently operated, and fish habitat improvement suggestions are proposed.

*Keywords:* Fish habitat modeling, CASiMiR, hydropeaking, native fish species, multi-use river, Biobío, Chile.



## INTRODUCTION

Hydropeaking dam operation and water extractions for irrigation have been broadly stated as alterations to natural flow regimes (Jorde *et al.*, 2008; Magilligan and Nislow, 2005; Petts, 1984; Poff and Allan, 1997; Ward and Stanford, 1983), i.e. changes in flow magnitude, frequency, duration, timing, and rate of change (Junk *et al.*, 1989). These alterations change physical and chemical habitat conditions for fish species, and therefore could decrease fish and other animals abundance (Travnichek and Maceina, 1994; Lamouroux *et al.*, 2006). They also could alter some ecosystem services like regulation of the trophic web (Rooney *et al.*, 2005), “mosquito” control (Howard *et al.*, 2007), biodiversity (de Mérona *et al.*, 2005), pollination (Knight *et al.*, 2005) and biomass either for gaming or as a food source, provided directly or indirectly by water bodies.

The Biobío River basin, located in central Chile (Figure 1), with 24,371 km<sup>2</sup>, is one of the most important centers for economical developments in the country (Parra, 1996; TWINBAS, 2007), and classified as one of the world’s largest river systems strongly affected by fragmentation and change in flow regime (Nilsson *et al.*, 2005). Pangue and Ralco dams (Table 1), located on the upper Biobío River (Figure 1), are fully operational since 1996 and 2004, respectively. Together, they generate 1.15 GW, about 24% of the national hydroelectric power and 13% of the total national power (by July 2007, source: Comisión Nacional de Energía at [www.cne.cl](http://www.cne.cl)). The projected impacts of these dams, in their Environmental Impact Assessments, were described only for the impounded area, while the Biobío River downstream of Pangue was not considered as an impacted region (Meier, 1995; Goodwin *et al.*, 2006). Nevertheless, the operation of these dams and reservoirs has dramatically altered the hydrological regime

downstream Pangué in two ways. First, the annual regime has been altered and flattened because of the annual storage capacity of Ralco, and second, strong daily fluctuations are overlapping the altered mean flows since both dams are used for hydropeaking, where the flow variability shifted from monthly to the daily level after the operation of Pangué dam.

Furthermore, 158.5 m<sup>3</sup>/s are taken from the Biobío River to irrigate 220,000 ha in and outside the watershed during the dry season, increasing the seasonal flow alteration generated by the reservoir operation. These are major human disturbances in the middle and upper Biobío basin, while the effect of industries and city waste waters are the main concern in the middle and lower basin (Parra *et al.*, 1993; Goodwin *et al.*, 2006; Habit *et al.*, 2006; Parra *et al.*, 2009). Although the Biobío is the most studied river in Chile (Campos *et al.*, 1993a; Parra, 1996; Parra and Meier, 2003; Habit *et al.*, 2006), there is still a considerable knowledge gap regarding the basic biology, life stages and habitat selection of native freshwater fish fauna probably because most of these species are very small and not considered either economically or were socially relevant.

The effects of flow alteration are exacerbated in summer, when the water availability is lower and small to medium disturbances in flow availability may have important consequences to the environment and over delicate life stages (i.e. fry, juvenile, adults) (Lamouroux *et al.*, 2006). Thus, this situation combined with the growing economic pressure on Chile's un-utilized hydropower potential puts a strong pressure on the endemic biota, and particularly on fish species, threatening their existence.

Modeling tools that assess fish habitat availability and suitability to predict physical conditions under different scenarios have been applied for river management in the United States since early 1980s with the methodology developed by Bovee (1982). Habitat models assess habitat availability and suitability for freshwater species based on species selection of physical conditions such as flow velocity, water depth and substrate (Bovee, 1982). A rather new approach to evaluate habitat quality is CASiMiR (Computer Aided Simulation Model for Instream Flow Regulations) (Jorde, 1997; Schneider, 2001). This model has been developed since the early nineties as a simulation tool with components for benthic habitat quality (Jorde, 1997) and fish habitat quality (Schneider, 2001). CASiMiR has been widely used throughout Europe to address alterations of riverine habitats due to hydropower operation or other engineering structures like irrigation channels, and diversions (Bloesch *et al.*, 2005; Mouton *et al.*, 2007).

CASiMiR allows working with approximated or “fuzzy” information (i.e. fuzzy rules and fuzzy sets), and has the significant advantage that expert knowledge, readily available from experienced fish biologists, can easily be transferred into preference data sets by setting up check-lists with possible combinations of relevant physical criteria and let experts define habitat quality by using natural language such as good, medium or low (Jorde *et al.*, 2001a; Jorde *et al.*, 2001b). This modeling tool has proven to perform better at the validation step than the method based on previous approaches like preference curves (Leclerc, 2005).

Thus, the goal of this work is to determine the habitat use of Chilean native freshwater fish in a reach of the Biobío River, and predict changes in habitat availability and suitability due to dam operation and water extractions during the summer season by developing fuzzy sets, fuzzy rules and using CASiMiR.

## METHODS AND MATERIALS

### Study Site

The study was conducted in a 2 km long braided reach that represents well the hyporhithron or middle zone of the Biobío River. It is located 98 km downstream Pangué dam (Figure 1.1). Mean summer flow, mean annual flow and bankfull flow for the study site are 160, 466 and 3880 m<sup>3</sup>/s, respectively. Currently, the flow regime is controlled by hydropeaking operation (Pangué and Ralco dams), but it is also affected by water withdrawals for irrigation purposes. Peak floods or flow peaks (Junk *et al.*, 1989) have been observed and estimated by the authors. During the summer time water surface elevation rises about 0.9 m in a period close to an hour, decreasing its level back to the original stage 4 to 12 hours later.

Rucalhue gaging station (BNA code: 08317001-8, Dirección General de Aguas, [www.dga.cl](http://www.dga.cl)), located 42 km downstream Pangué (Figure 1), has registered mean daily data since 1937 and hourly readings since March 1999. In the pre dam scenario (before 1996), February's monthly flow was 142.8±40.5 m<sup>3</sup>/s (period 1970-1995); while, in the post dam scenario (after 1996) the mean monthly flow for February was 155.6±40.6 m<sup>3</sup>/s (period 1999-2008). This shows an 8.8% increase in mean monthly flow in the post dam scenario, and a similar flow variability for both scenarios. Moreover, in the post dam scenario, 30% of the days of February show a daily variability (standard deviation of hourly data) at least equal to the variability during the pre dam scenario at a monthly level.

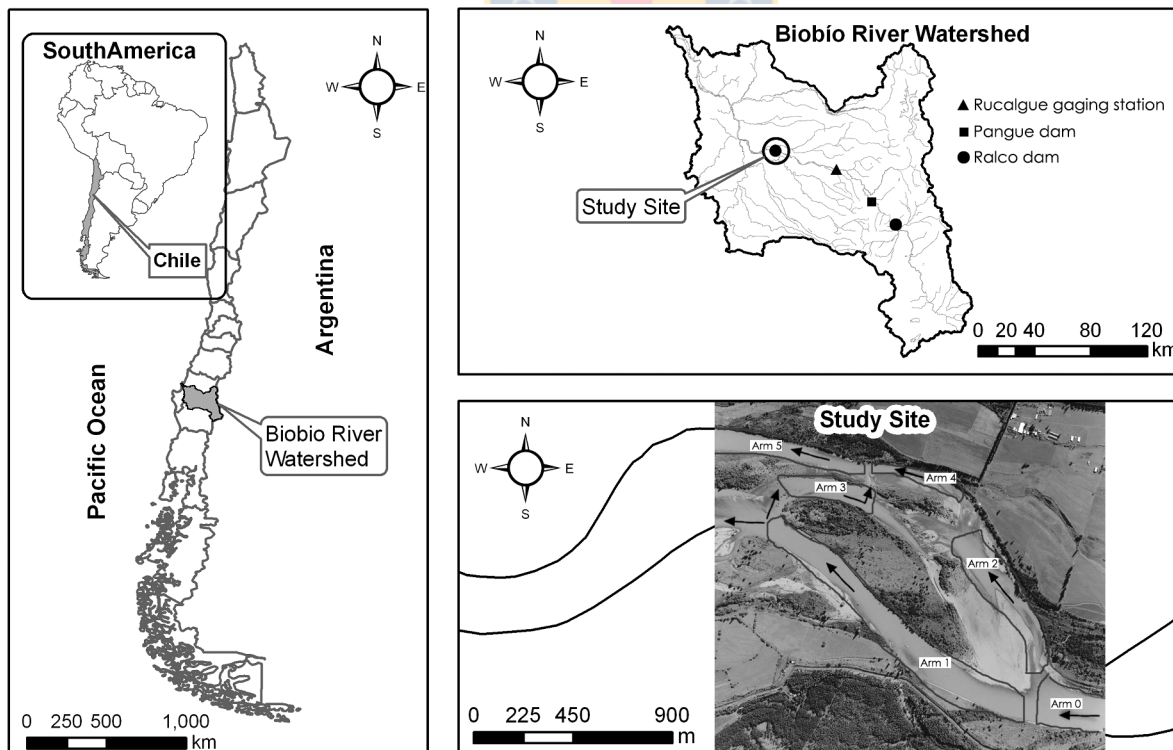


Figure 1.1. Study site, in the Biobío River, Chile. Left: Biobío watershed in the Central Chile. Top right: The study site within the Biobío Basin network. Bottom right: Study site with six arms (numbers) and flow directions (arrows).

Water quality is described as in natural conditions from the upper Biobío to 15 km downstream the study site (Parra *et al.*, 2008), and water releases from reservoir do not produce any effect on the river's water temperature at the study area (Link *et al.*, 2008).

The Biobío River has been identified as the Chilean River with the highest fish species richness with 17 (Campos *et al.*, 1993a; Campos *et al.*, 1993b; Ruiz and Berra, 1994) of 44 known native species. Nine of these native Chilean freshwater fish species have been described for this particular area (Campos *et al.*, 1993b). Introduced species in this area are rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*), brown trout (*Salmo trutta*) and common carp (*Cyprinus carpio*), but there is non quantitative reported effect of these species over native fish species (Dyer, 2000). Thus, the effects of changes in flow regime over native fish species during summer can be isolated from other disturbances at the study site.

Ralco dam has an annual flow regulation capacity with a storing volume equivalent to 7% of the mean annual discharge of the Biobio River. Pangué dam has a daily or weekly storing capacity (Table 1.1). Both dams produce about 5300 GWh-year; they operate as hydropeaking power plants, i.e. increasing their production when demand and the price of electricity is higher (Vehanen *et al.*, 2005). Three irrigation canals (Bío–Bío Norte, Bío–Bío Sur, and Bío–Bío Negrete) are located between Rucalhue gaging station and the study site, which have consumptive water rights of 70 m<sup>3</sup>/s (Dirección General de Aguas, www.dga.cl). There are not tributaries flowing into the Biobío River between Rucalhue gaging station and the study site.

Table 1.1: Pangué and Ralco dams characteristics

Attribute	Pangué dam	Ralco dam
Geographic location	37°54'42" S 71°36'44" W	37°59'40"S 71°31'14" W
Net head (m)	99	175
Reservoir area (10 <sup>6</sup> m <sup>2</sup> )	52	347
Design discharge (m <sup>3</sup> /s)	500	368
Mean annual flow (m <sup>3</sup> /s)	296	270
Total reservoir volume (10 <sup>6</sup> m <sup>3</sup> )	175	1,222
Regulation volume (10 <sup>6</sup> m <sup>3</sup> )	50	800
Installed capacity (MW)	467	690
Mean annual generation (GWh)	2,345	3,100

Source: www.endesa.cl

### Fish Sampling

Five fish sampling techniques were used to sample 64 sites over three field trips done in May (fall), August (winter) and December (summer) 2004. 1) Sets of gill nets (80 m<sup>2</sup>, 4.5 cm mesh) and 2) minnow traps (30 cm diameter and 45 cm long) were set at sites deeper than 1 m and water flow velocity lesser than 0.1 m/s, 3) hook lines were set close to water edges in riffle areas and checked early morning and before the sunset. 4) Electrofishing (Elektrofischfangerat motor JLO gasoline, 50–400 V, DC, one anode) was done at wadeable sites of about 15 m<sup>2</sup> (3 m x 5 m) by doing three passes of 10 minutes each, walking from upstream to downstream with a blocking net set at the downstream end. 5) Underwater observation with a black&white monitor, connected to a video camera installed inside a sealed-transparent container was done from water



edges and from boats at sites with slow water flows. Direct visual observations were complementary to the fishing techniques explained.

Mean flows during the campaigns were 90, 440 and 190 m<sup>3</sup>/s, respectively. All sampling was performed under good weather conditions, in clear water with conductivity about 80 µS/cm, during steady flow conditions within a regime of daily hydropeaking fluctuations. Each sampling site was representative of one habitat type (or habitat patch), with homogeneous characteristics of flow velocity, water depth, and substratum size.

The environmental variables, flow velocity, water depth, and substratum size were measured at each site where fishing was done. Mean flow velocity and water depth were measured with a Pygmy current meter (model 625) at three points within each fishing site and then averaged to characterize it. Substratum size of each site was recorded within ranges based on the Wentworth scale (Wentworth, 1922) as clay and silt (<0.063 mm), organic matter, mud, sand (0.063-2 mm), fine gravel (2 mm - 5 cm), gravel (5-10 cm), cobbles (10-20 cm), boulders (20-40 cm), big boulders and rocks (>40 cm) (Figure 1.3) and determined by eye or obtaining the mean diameter ( $d_m$ ) with the Wolman method (Wolman, 1954) when needed. Occurrence of clay and silt, organic matter and mud were negligible in the study site and as fish respond to them in a similar way, these three categories were treated evenly (Figure 1.3) and referred as fine material for all practical applications.

Fish collected were first grouped by species and then sorted into adult or juvenile based on their size and other morphological characteristics explained in literature (Manríquez *et al.*, 1988; Campos *et al.*, 1993b; Vila *et al.*, 1996; Ruiz and Marchant, 2004; Habit *et al.*, 2005; Habit *et al.*, 2006). Then, most of the individuals were returned to the sites where they were caught and a few were kept in alcohol for further studies.

### Hydraulic modeling

Topographic and bathymetric surveys were carried out over the study reach during the summer of 2004 and 2005. A Leica differential GPS system 500 model SR530 with accuracy of  $\pm 2$ cm in the vertical and  $\pm 1$ cm in the horizontal was used to capture data on land and in wadeable areas. The GPS was coupled to an echosounder Lawrance (model X-16) in 2004 and to a depth sounder Innerspace Technology (model 455) in 2005, to survey the river bathymetry at deeper areas. A total of 149 cross sections were surveyed with a density of 3 to 5 cross sections per unit of river width, spaced at distances that captured the bathymetric features and allowed good representation of the channel bed.

Discharge measurements from Rucalhue gaging station were used to assess the study site flow conditions. The river flows through confine sections between Rucalhue and the study site, precluding lateral interaction with the floodplain and therefore having insignificant flow storage. Figure 1.2 shows the similarity on the water surface elevation wavelengths at both points. As there are not tributaries along this 42 km of river, the area factor and water extractions for irrigation are sufficient to describe the hydrograph at the interest site (Equation 1.1). Hourly flow data from 2005 and mean daily data from 1979 were obtained from *Dirección General de Aguas* (General Water Directive), and water surface elevation data at the upstream end of the study site was obtained from the *Asociación de Canalistas del Canal Bio-Bio* Negrete (Bio-Bio Negrete

Irrigation Canal Association). Thus, equation 1.1 shows the mass balance of water from Rucalhue gaging station to the study site, as follows:

$$Q_{\text{Site}} = (Q_{\text{Rucalhue}} - Q_{\text{Base}}) + Q_{\text{Base}} \cdot \text{Area\_factor} - Q_e \quad (1.1)$$

Where  $Q_{\text{Site}}$  is the discharge at site (in  $\text{m}^3/\text{s}$ ),  $Q_{\text{Rucalhue}}$  is the discharge recorded in Rucalhue gaging station,  $Q_{\text{Base}}$  is the base flow for February at Rucalhue,  $\text{Area\_factor}$  is the rate between both the Study site and Rucalhue contributing area calculated as 1.089, and  $Q_e$  is the discharge extracted from the Biobío River for irrigation purposes.

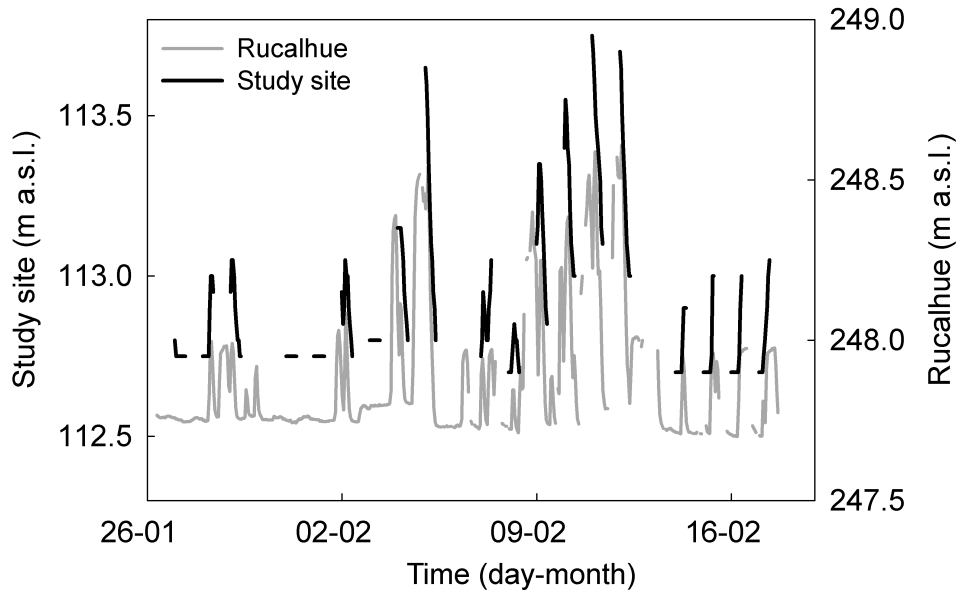


Figure 1.2. Water surface elevation at Rucalhue gaging station (in grey) and at the study site (in black). Rucalhue's data are delayed 8.15 h to compare both records vertically

For the pre-dam scenario (1979),  $Q_{\text{Rucalhue}}$  and  $Q_{\text{Base}}$  are the same since the river is under a natural base flow regime; and for the post-dam scenario,  $Q_{\text{Base}}$  was estimated as the minimum flow occurring in February 2005.

The study reach was analyzed hydraulically as six arms with strong hydraulic controls at their downstream ends (Figure 1.1). Flow measurements were performed during three different days in the arms 1, 2, 3 and 5 (Figure 1.1). Discharge from arms 1 and 2 indicate the upstream flow entering the study site, and individual measurements give the distribution of flow within the arms.

Hydraulic profiles were calibrated for each flow measurement with the water surface elevations recorded at the Bio-Bio Negrete canal intake and the water elevations at all cross sections surveyed at low flow. Two extra flows (2\* and 3\*) were interpolated linearly between flow 2 and 3 (Table 1.2), and between 3 and 4 (Table 1.2) to smoother the outcomes of habitat modeling. Another extra flow (1\* in Table 1.2) was modeled and calibrated with fewer sections to generate a lower boundary to be used for habitat modeling. Longitudinal water surface elevations profiles at site, associated to the flow measured (1, 2 and 3) and the flows interpolated

(1\*, 2\* and 3\*) were modeled with HEC-RAS (USACE, 2008). Then, flows at site were related with flows in Rucalhue gaging station with equation 1, as shown in Table 1.2.

Table 1.2: Flows recorded at Rucalhue gaging station and measured at the study site

Flow	$Q_{\text{Rucalhue}}$ (m <sup>3</sup> /s)	$Q_{\text{Site}}$ (m <sup>3</sup> /s)	Arm 1 (m <sup>3</sup> /s)	Arm 2 (m <sup>3</sup> /s)	Arm 3 (m <sup>3</sup> /s)	Arm 4 (m <sup>3</sup> /s)	Arm 5 (m <sup>3</sup> /s)
1*	90	50	50	0.4**	0.4**	8	8.4
2	196	154	148	6	6	26	32
2*	250	218	194	24	21	36	60
3	382	365	300	65	56	60	125
3*	520	504	436	74	63	82	156
4	685	650	579	84	71	106	190

\* Flows modeled with HEC-RAS.

\*\*runoff from hyporheic flow (measured).

### Physical Habitat Modeling

The fish module of the habitat simulation model CASiMiR model was used to predict habitat availability and suitability for the native fish species. Introduced species were not considered because they are out of the scope of this study. In this study, the model was used to simulate pseudo two dimensional river hydraulics based on riverbed topography and roughness (XYZ coordinates plus substratum type), flow discharge and water surface elevation (either measured or modeled with HEC-RAS) at each cross section. In a second stage, habitat suitability was simulated based on hydraulic conditions, fuzzy sets and fuzzy rules (Jorde, 1997; Schneider, 2001).

For the habitat modeling, the values assigned to the input physical variables (i.e. water depth, flow velocity and dominant substratum size) are defined by fuzzy sets, instead of preference curves. Briefly, a fuzzy set is defined by its membership function that gives a certain degree of membership for a variable value. The mathematical function that defines each set describes the edge of individual membership functions, which overlap, so a value for a physical variable can belong to two or more sets, having a membership degree between zero and one. Fuzzy sets are named with linguistic expressions that are commonly used by fish experts for the description of habitat preferences: “low”, “medium” or “high” (Figure 1.3). Thus, a linguistic statement like “the flow velocity is medium (or moderate) tending to high” would be processed as a velocity with a membership degree of 0.7 for medium and 0.3 for high. During the field campaigns, the expert biologist was asked about her perception regarding flow velocity, water depth and substratum size as high, medium or low at 53 spots within the study site, meanwhile a different crew measured them to generate the information to develop the fuzzy sets shown in Figure 1.3 (for more details refer to Garcia-Lancaster, 2006).

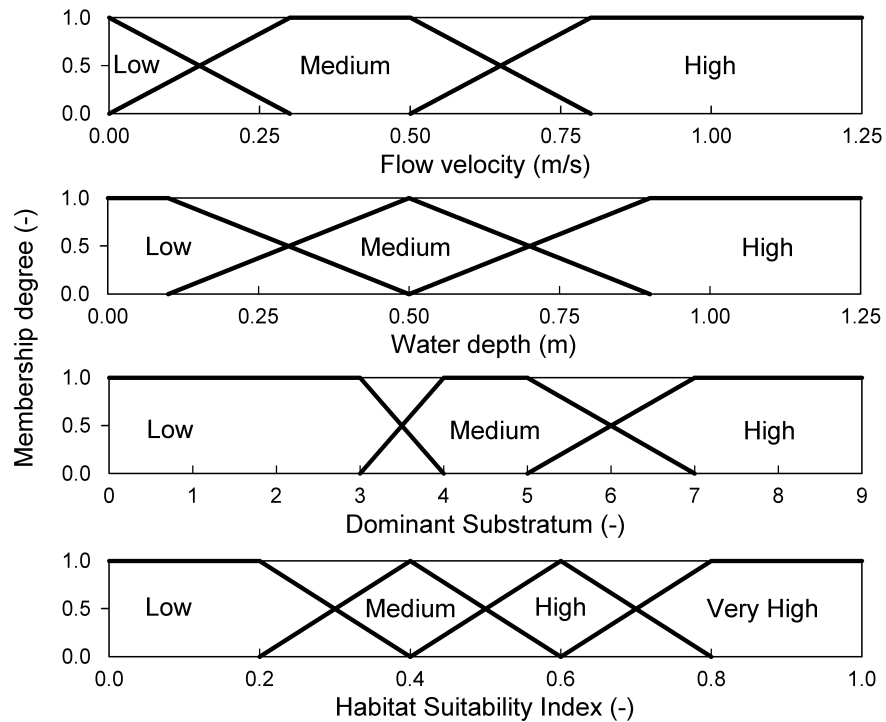


Figure 1.3. Membership functions for the input variables flow velocity, water depth and dominant substratum, and for the output variable habitat SI, for species occurring at the study reach. Substratum classes are: 0=clay and silt (<0.063 mm), 1=organic matter, 2=mud, 3=sand (0.063–2 mm), 4=fine gravel (2 mm–5 cm), 5=gravel (5–10 cm), 6=cobbles (10–20 cm), 7=boulders (20–40 cm), 8=bigger boulders or rocks (>40 cm).

The fuzzy rules define the relation between input variables and habitat suitability for certain species/life stage. For instance, one rule (see Table 1.5) for *Trichomycterus areolatus* would be: “If flow velocity is High, and water depth is High, and substratum size is High, then Suitability Index is Low”. In the same way, all combinations have to be analyzed based on literature reviews for each species life stage, data collected at the study site and the experience of the biologist in the river (Mouton *et al.*, 2007), thus generating a total of 27 (3 variables with 3 linguistic expressions) rules per species life stage. Since the amount of fish data available for this study was limited and the development of fuzzy rules for the description of habitat suitability was based on expert knowledge and the limited data base, a quantitative validation of the model could not be performed within this study.

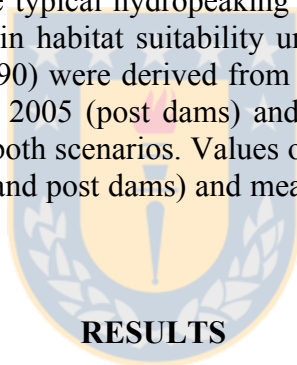
The inference processor of CASiMiR calculates the degree of fulfillment (DOF) of each rule for a given combination of input values (e.g. flow velocity of 0.5 m/s, water depth of 0.75 cm, and substratum of gravel) for each cell of each river reach. This degree of fulfillment indicates to what extent a rule has an impact on the resulting habitat suitability of the cell. Then, the fuzzy sets of the habitat suitability (lower set in Figure 1.3) are weighted with these DOF and combined to a final function describing the total DOF of all rules, as a crisp number representing the habitat suitability index, between 0 and 1 (Jorde *et al.*, 2001a; Mouton *et al.*, 2007).

Three outputs of CASiMiR were used to assess changes in fish habitat availability and suitability. First, habitat suitability maps for fish species at each arm were generated to visualize

the areas within the river that provide certain physical conditions for fish under a steady flow situation. The habitat available is divided in ten suitability classes, which ranges from 0 to 1. Second, weighted usable area (WUA) (Bovee, 1982), is the area weighted summation of the available habitat in each cell, which shows the area available for each species as a function of the discharge and gives an integral view of the habitat quality over the reach. Third, hydraulic habitat suitability (HHS) (Jorde, 1997) is the equivalent of the WUA divided by the inundated area. It explains if overall habitat suitability changes because the velocity and depth patterns change or due to a change in inundated area, and represents the suitability or appropriateness of the physical variables for the species considered. One value of WUA and HHS is derived for each river arm at each discharge.

The WUAs for each arm were added up for each discharge considered (Table 1.2) to obtain the WUA for the study reach. HHS for the study reach was obtained dividing the WUA for the study reach by the total inundated area of the reach, for every discharge.

Habitat maps were generated for the native catfish *Trichomycterus areolatus* in all arms, as this is the most common species in this area of the Biobío River, and set over an aerial georeferenced photograph to visualize the distribution of the good habitats. This was repeated for three discharges that represented the typical hydropeaking event that occurred on February 18<sup>th</sup> 2005 to assess the shift and change in habitat suitability under the current situation. WUA and HHS time series (Milhous *et al.*, 1990) were derived from WUA and HHS curves coupled with the hydrograph at site for February 2005 (post dams) and the condition of summer 1979 (pre dams) to compare habitat quality at both scenarios. Values of WUA and HHS were calculated for each flow of both hydrographs (pre and post dams) and mean and standard deviation values were obtained for comparison.



Eight native fish species were caught and their habitats characterized over the surveys: 1) silversides: *Basilichthys australis* Eigenmann, 1927 (BA); 2) catfishes: *Bullockia maldonadoi* (Eigenmann, 1927) (BM); 3) *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1848 (TA); 4) darters: *Percilia irwini* Eigenmann, 1927 (PI); 5) *Percichthys trucha* (Valenciennes, 1833) (PT); 6) galaxids: *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) (GM); 7) lamprey: *Geotria australis* Gray, 1851 (GA); and 8) caracius: *Cheirodon galusdae* Eigenmann, 1927 (CG) (Table 1.3). They were classified as “adult” (a) or “juvenile” (j), but *Geotria australis* was caught only in juvenile stages named “ammocoetes” (c), and “macrophthalmia” (m), as shown in Table 1.4. The gap of knowledge about *D. nahuelbutaensis*, and the very few individuals caught during two campaigns (May and August) did not allow considering this species on this work.

Table 1.3: Species collected at site with their habits and distribution along the Biobío River

Species name	Common name	Order	Habitat	Distribution
<i>Basilichthys australis</i>	Silverside	Atheriniformes	Mid water	Hyporithron
<i>Bullockia maldonadoi</i>	Catfish	Siluriformes	Benthic	Hyporithron, potamon
<i>Trichomycterus areolatus</i>	Catfish	Siluriformes	Benthic	Rithron to potamon
<i>Percilia irwini</i>	Darter	Perciformes	Mid water - Benthic	Rithron to potamon
<i>Percichthys trucha</i>	Darter	Perciformes	Mid water	Rithron to potamon
<i>Galaxias maculatus</i>	Galaxid	Osmeriformes	Mid water	Hyporithron, Potamon
<i>Geotria australis</i>	Lamprey	Petromyzontiformes	Benthic (juvenile)	Hyporithron, potamon
<i>Cheirodon galusdae</i>	Tetra	Characiformes	Mid water - Benthic	Hyporithron, potamon

Table 1.4: Summary of the fish sampling

Species	BA a	BA j	BMA	BM j	TA a	TA j	PI a	PI j	PT a	PT j	GM j	GA m	GA c	CG a	CG j
N ind.	3	18	173	233	129	251	83	266	13	55	8	12	19	106	33
N sites	3	3	15	20	16	16	19	24	5	12	4	7	9	11	13

N ind.: Total number of individuals caught. N sites: Total number of sites where the species was caught. Species with less than three individuals caught are not included in the table. Species names are abbreviated as: BA: *B. australis*, BM: *B. maldonadoi*, TA: *T. areolatus*, PI: *P. irwini*, PT: *P. trucha*, GM: *G. maculatus*, GA: *G. australis*, CG: *C. galusdae*. a: adult, j: juvenile, m: macrophthalmia, and c: ammocoetes.

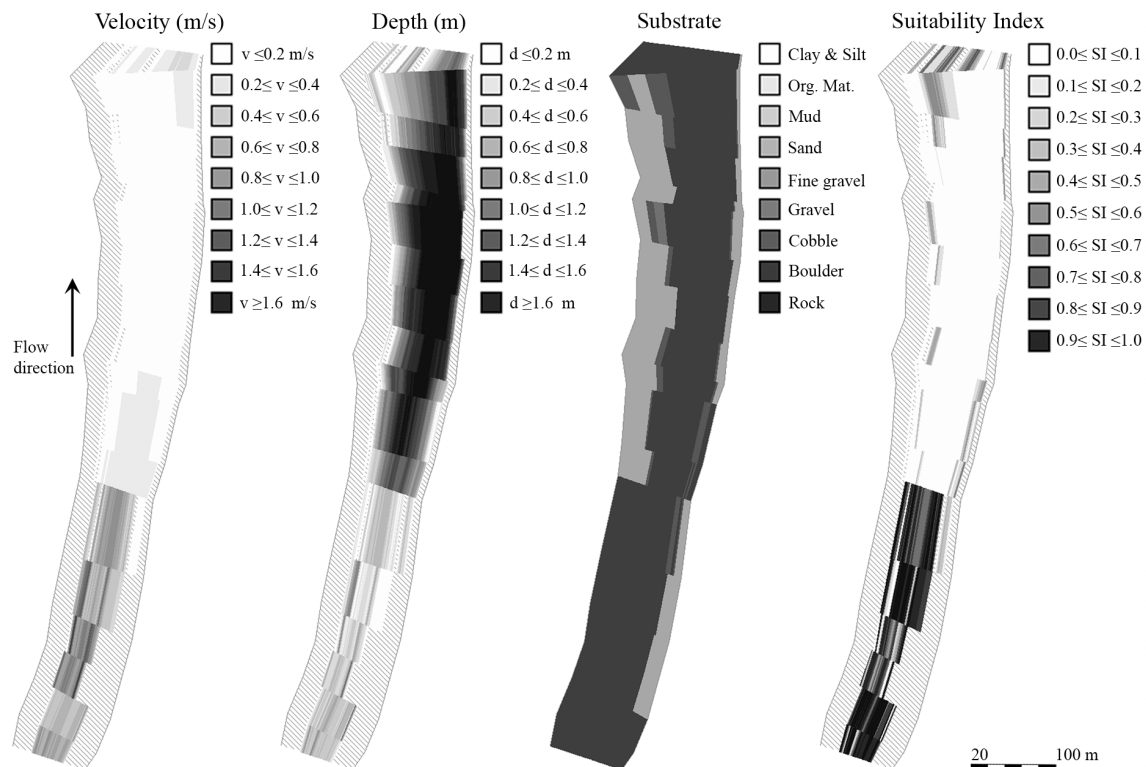


Figure 1.4. Flow velocity, water depth and substratum size combined with fuzzy sets and fuzzy rules produce the Habitat suitability map for *Trichomycterus areolatus* adult in arm 5 of the study site in the Biobío River. Higher Suitability Index (SI), in dark, indicates better physical conditions for this species. Borders with diagonal lines represent zones with no superficial runoff for this flow.

The outputs of habitat suitability maps for each species were contrasted with the fish data collected during the campaigns to refine fuzzy rules (and/or sets). Thus, the integration of expert knowledge and data collected supported the construction of the fuzzy rules for eight species in two life stages, as shown in Table 1.5.

Habitat suitability maps were generated for each species at all arms of the river reach. As an example, Figure 1.4 shows the habitat suitability map for *T. areolatus* adult in arm 5 at low flow condition. There, a cascade (Montgomery and Buffington, 1997) in the upstream end and a riffle in the downstream end are hydraulic controls of this arm for low flows. Flow velocity, water depth and substratum size maps are shown next to the habitat suitability map. It can be seen that the most suitable habitats for *T. areolatus* occur mainly in rather shallow and fast flowing waters over a coarse substrate, and close to the water edges, avoiding deep slow-flowing areas and sandy substrates, as stated in the fuzzy rules (Table 1.5). Also, the other seven species' habitat preferences were well represented in the habitat maps in all arms.

The habitat maps for *T. areolatus* adult under the hydropeaking events occurring on February 18<sup>th</sup> 2005 are shown in Figure 1.5. Change in size and shift in the location of the good habitats is shown in four-hours time steps. All reaches show a reduction of the area with optimal conditions to mostly very bad conditions as flow increases. Also, the better places for fish occur at different locations under different discharges. Thus, location of good habitats for *T. areolatus* may move from a few meters (when good habitat remains at the river margins) to about 200 meters (when good habitat disappears in some part of the reach) under this peak flow event, depending on the river arm considered.

WUA and HHS curves are almost parallel lines (Figure 1.6), which is expected to occur for species that use common habitats occurring close to water edges, especially when the streambed is wide and has a smooth slope across the river (Schneider and Jorde, 2003). It can also be noticed that, for the range of flows modeled (50 - 650 m<sup>3</sup>/s), WUA and HHS curves do not present a rising limb and the values become smaller as the discharge increases.

WUA and HHS time series, during summer 1979 and February 2005 for *T. areolatus* adult and juvenile in the river arm 5, are shown in Figure 1.7 and summarized in Table 1.6. The variability of flows in the post dam scenario is evident, as well as the smooth decrease in flow over summer in the pre dam scenario, mostly driven by snowmelt with rare precipitation events. The values of WUA and HHS during 1979 are rather stable and higher than the mean values occurring during 2005. The ratio between the flow variability (i.e. standard deviation) in February 2005 and 1979 is 6.8.

For all species, Table 1.6 shows that habitat availability and suitability is higher and more stable in 1979 than 2005. The ratio in habitat variability for each species over the whole study site is close to 4, and the highest value is 5.2 for *B. australis* juvenile. It can also be seen that variability in habitat availability and suitability are smaller than variability in water flows, which is also higher in 2005 than 1979.

Table 1.5: Fuzzy rules for the native fish species captured at site based on flow velocity (V), water depth (D) and substratum size (S).

Parameter			Suitability Index for each species																
V	D	S	BA a	BA j	BM a	BM j	TA a	TA j	PI a	PI j	PT a	PT j	GM a	GM j	GA m	GA c	CG a	CG j	
H	H	H	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	
H	H	M	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	
H	H	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	
H	M	H	L	L	L	L	M	L	M	L	L	L	L	L	L	L	L	L	
H	M	M	L	L	L	L	M	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	
H	M	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	
H	L	H	L	L	L	L	H	VH	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	
H	L	M	L	L	M	M	L	M	L	L	L	L	L	L	L	L	M	L	
H	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	
M	H	H	L	M	L	L	L	L	M	L	L	M	L	L	L	L	L	L	
M	H	M	L	M	L	L	L	L	M	L	L	M	L	L	L	L	L	L	
M	H	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	
M	M	H	L	M	M	H	VH	M	M	M	L	M	L	L	L	L	H	L	
M	M	M	L	M	M	M	H	M	M	M	L	M	L	L	L	L	M	L	
M	M	L	L	L	M	M	L	L	L	L	L	L	L	L	M	M	M	L	
M	L	H	L	M	M	M	VH	VH	H	H	L	M	L	L	L	L	M	L	
M	L	M	L	H	H	H	H	H	H	H	L	M	L	L	L	L	H	L	
M	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	L	
L	H	H	VH	H	M	M	L	L	M	M	VH	H	M	M	L	L	M	M	
L	H	M	VH	M	H	H	L	L	M	M	VH	M	M	M	M	M	H	H	
L	H	L	VH	L	M	M	L	L	L	L	VH	L	M	M	M	M	M	H	
L	M	H	M	VH	H	H	M	M	VH	VH	M	H	M	M	L	L	H	M	
L	M	M	M	H	VH	VH	M	H	VH	VH	M	H	H	H	M	M	VH	H	
L	M	L	M	L	M	M	L	M	L	L	M	L	VH	VH	VH	VH	M	H	
L	L	H	L	H	H	H	L	M	VH	H	L	VH	M	M	L	L	H	H	
L	L	M	L	M	VH	VH	L	M	H	H	L	H	H	V	M	M	VH	H	
L	L	L	L	L	M	M	L	L	L	L	L	L	VH	VH	VH	VH	M	VH	
			2, 7		1, 2, 4		1, 2, 4		8		4, 3		5, 6		2, 4		4		

VH: Very High, H: High, M: Medium, L: Low. Species names are abbreviated as: BA: *B. australis*, BM: *B. maldonadoi*, TA: *T. areolatus*, PI: *P. irwini*, PT: *P. trucha*, GM: *G. maculatus*, GA: *G. australis*, CG: *C. galusdae*. a: adult, j: juvenile, m: macrophthalmia, and c: ammocoetes. 1: Arratia 1983; 2: Campos et al 1993b; 3: Ruiz et al 1993a; 4: Ruiz et al 1993b; 5: Vila et al 1996; 6: Barriga et al 2002; 7: Ruiz and Marchant 2004; 8: Habit and Belk 2007.



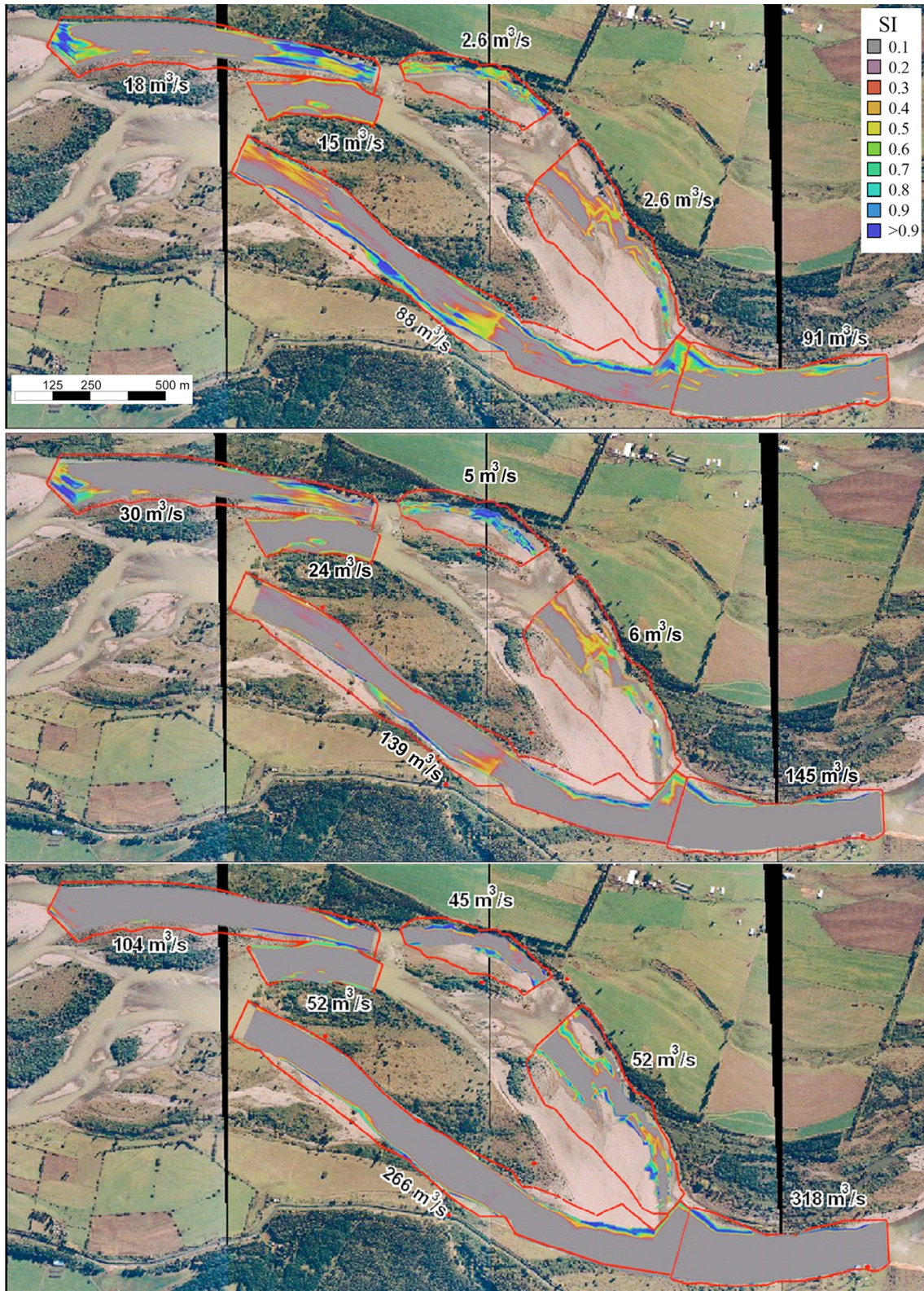


Figure 1.5. Sequence of habitat suitability maps for *Trichomycterus areolatus* adult under a hydropeaking event on 18 February 2005. Optimal conditions in blue and very bad conditions in grey.

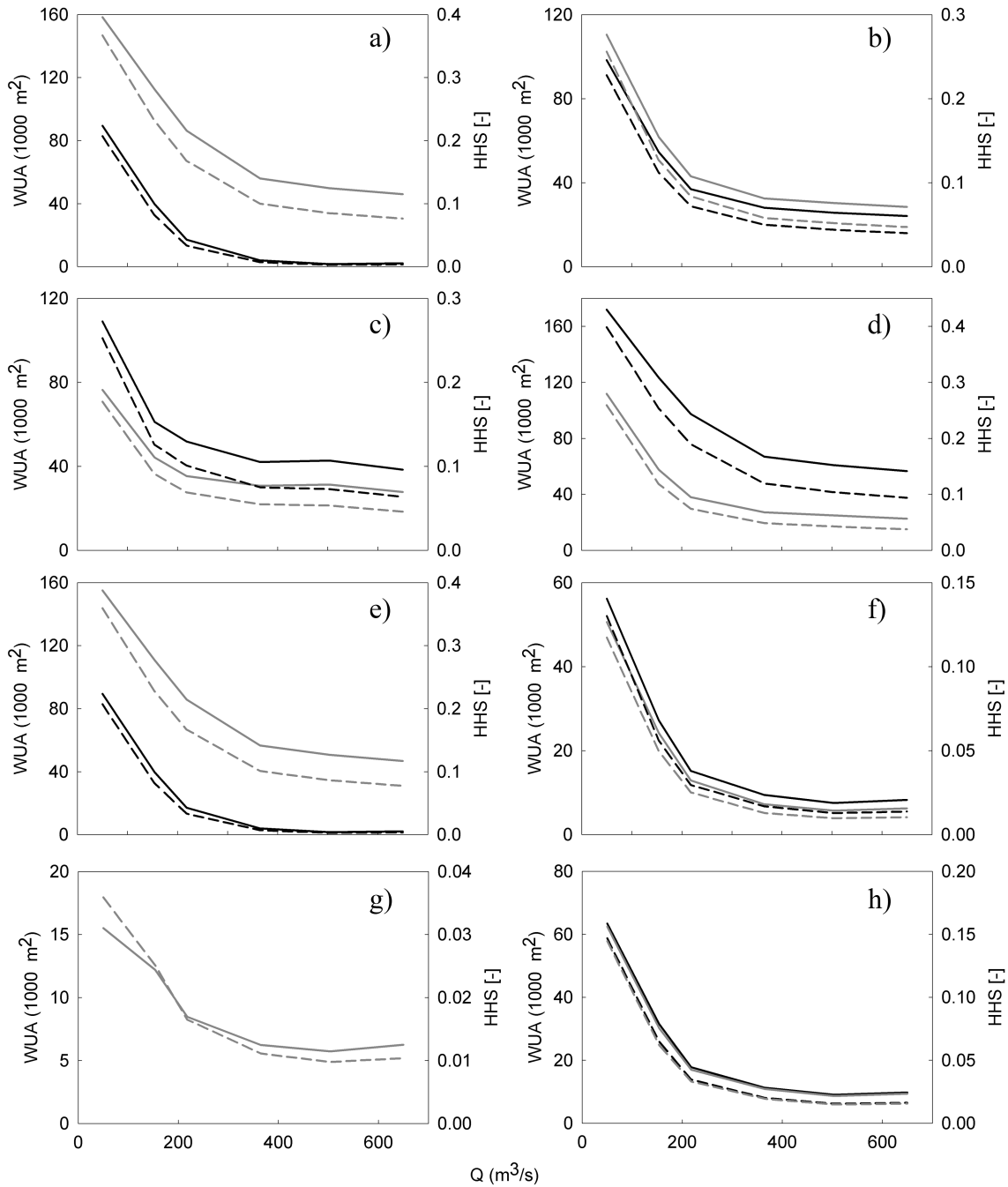


Figure 1.6. WUA (black lines) and HHS (grey lines) curves for eight fish species caught at the study site: (a) *B. australis*, (b) *B. maldonadoi*, (c) *T. areolatus*, (d) *P. irwini*, (e) *P. trucha*, (f) *G. maculatus*, (g) *G. australis*, (h) *C. galusdae*. Adult fish in solid lines, juvenile in segmented lines.

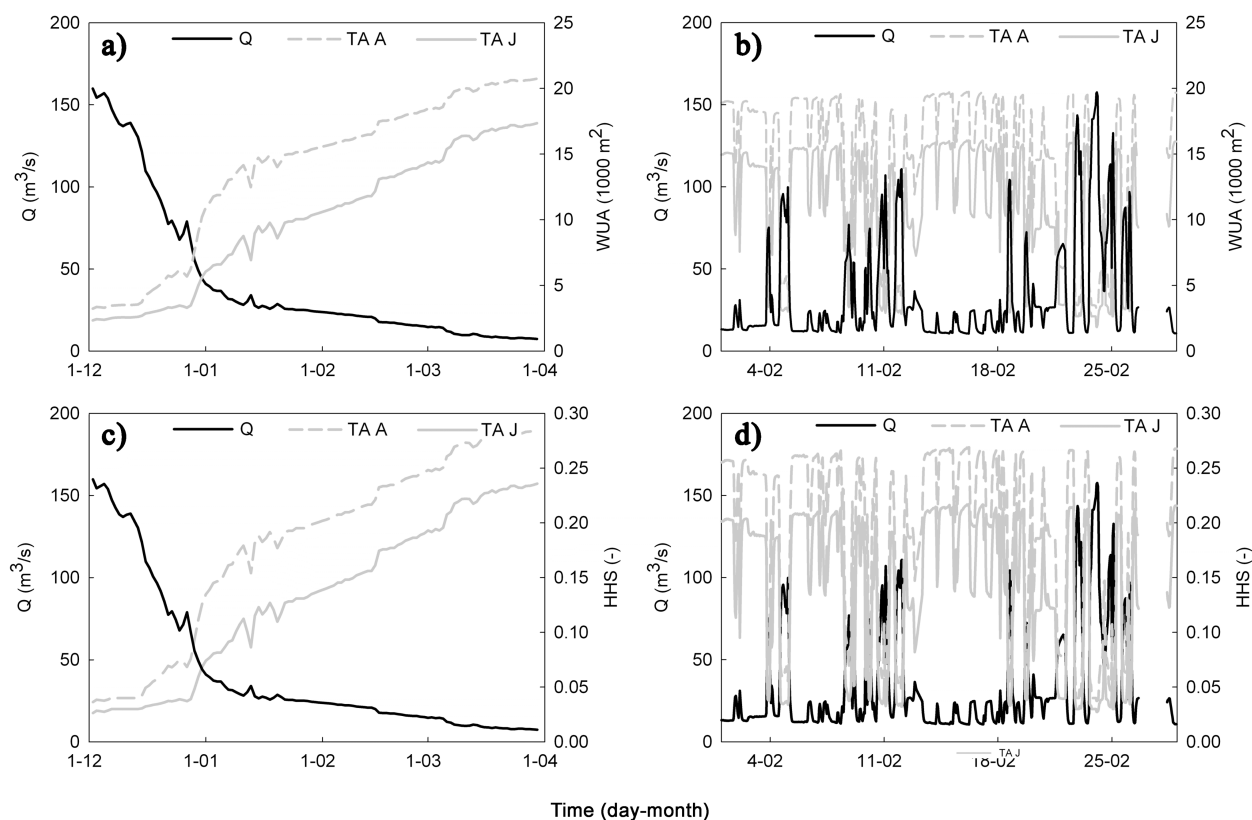


Figure 1.7. WUA and HHS time series for *Trichomycterus areolatus* adult (TA A, grey-segmented lines) and juvenile (TA J, grey-solid lines), and flows (Q, black-solid lines) in arm 5. (a): pre dam flow regime from December 1978 to March 1979; (b): post dam flow regime for February 2005

Table 1.6: Mean±standard deviation of WUA and HHS, in February, over the study site for the eight species sampled. Flow in February 1979:  $98.9 \pm 13.2 \text{ m}^3/\text{s}$ , in February 2005:  $137 \pm 90.6 \text{ m}^3/\text{s}$ .

Species	WUA [1000 m <sup>2</sup> ] A		WUA [1000 m <sup>2</sup> ] J		HHS [-] A		HHS [-] J	
	2005	1979	2005	1979	2005	1979	2005	1979
BA	55.5±27.0	66.0±6.3	127.3±30.5	136.8±5.8	0.12±0.06	0.15±0.02	0.27±0.08	0.30±0.02
BM	69.3±22.4	77.8±5.6	79.9±24.1	87.6±6.2	0.15±0.06	0.17±0.01	0.17±0.06	0.20±0.02
TA	79.5±20.9	86.5±6.1	57.3±14.4	61.3±4.1	0.17±0.06	0.19±0.02	0.12±0.04	0.14±0.01
PI	136.4±30.6	149.1±6.2	77.9±26.2	86.4±6.9	0.30±0.08	0.33±0.02	0.17±0.07	0.19±0.02
PT	55.5±26.8	66.0±6.3	125.2±29.5	134.3±5.6	0.12±0.06	0.15±0.02	0.27±0.08	0.30±0.02
GM	36.9±14.9	42.6±3.7	34.1±13.0	38.2±3.3	0.08±0.04	0.10±0.01	0.07±0.03	0.09±0.01
CG	42.0±16.6	48.4±4.0	41.8±16.0	47.3±4.1	0.09±0.04	0.11±0.01	0.09±0.04	0.11±0.01
GA	-	-	12.6±2.8	13.9±0.4	-	-	0.03±0.01	0.03±0.00
TA *	14.6±5.3	16.9±0.9	10.8±4.6	12.4±1.2	0.19±0.08	0.22±0.02	0.14±0.07	0.16±0.02

Species names are abbreviated as: BA: *B. australis*, BM: *B. maldonadoi*, TA: *T. areolatus*, PI: *P. irwini*, PT: *P. trucha*, GM: *G. maculatus*, GA: *G. australis*, CG: *C. galusdae*. A: adult, J: juvenile. TA\*: Values correspond to time series shown in Figure 7, for arm 5.

## DISCUSSION AND CONCLUSIONS

As seen in the field and in our results, the alterations of the natural flow regime during the summer season have been increased with the operation of Pangué and Ralco dams in the middle Biobío River. Irrigation water withdrawals reduce the river flow, and for the range of flows modeled (90 - 650 m<sup>3</sup>/s at site), these water reductions increase the fish habitat availability for the eight species occurring in this part of the Biobío. Flood pulses (Junk *et al.*, 1989), on the other hand, are more frequent, with shorter lengths and larger amplitudes than the natural flow conditions and thus, are less predictable for fish. Although, pre and post dams mean monthly flows are similar, fish do not live in “averages”, and the drastic hourly changes in flow are strong disturbances that the fish populations are not necessarily prepared for.

The three selected variables were chosen (i.e. water depth, flow velocity and substrate) because they are known to be the most important ones to explain physical habitat selection of native fish at small scales based on previous studies (García and Habit, 2007). These variables are referred to as the habitat template (Bornette *et al.*, 1994) and are commonly used in physical habitat studies (Leclerc, 2005; Mouton *et al.*, 2007). In addition to water depth, flow velocity and substratum, the existence of shelter provided by big boulders, logs, tree branches or submerged vegetation in shallow waters has been noticed to influence native fish species like *P. trucha* (Ruiz *et al.*, 1993a) *C. galusdae*, *B. maldonadoi* (Ruiz *et al.*, 1993b) and *T. areolatus* juvenile (Arratia, 1983), but it was not a consistent observation in the current study. Nevertheless, shelter might be also considered in future works as a physical variable to characterize native fish habitat availability.

The pre dam scenario, with its rather smooth flow variations during the summer season has stable conditions that provide the highest habitat availability for the native species (Table 1.6, Figure 1.7). This stability fits with the findings of species like *B. australis* (Campos *et al.*, 1993a), *C. galusdae* (Ruiz and Marchant, 2004), *D. nahuelbutaensis* (Vila *et al.*, 1996; Lundberg *et al.*, 2004), *G. maculatus* (Barriga *et al.*, 2002), and *G. australis* (Neira, 1984; Ruiz and Marchant, 2004) that spawn during late spring and early summer season in the Biobío River, increasing their possibilities of success. Incubation and rearing life stages would also be expected to have higher possibilities of survival under steady flow conditions (García de Jalón *et al.*, 1993; Welcomme, 1985).

Larger values of WUA and HHS occur at lower flows, while smaller values of WUA and HHS occur at higher flows (Figure 1.6), and the locations with best habitat suitability is different for each flow scenario (Figure 1.5). For instance, a discharge of 318 m<sup>3</sup>/s (see Figure 1.5) provides a WUA of 45000 m<sup>2</sup> (HHS=0.08) to *T. areolatus*, while 91 m<sup>3</sup>/s provides a WUA of 90000 m<sup>2</sup> (HHS=0.2). The higher flow, with less suitable habitat, provides half WUA of the lower flow, which provides more suitable habitat with a higher proportion of highly suitable area, i.e. more area with high suitability index (blue shades in Figure 1.5) (Mouton *et al.*, 2007). Thus, as habitat availability is reduced, habitat use will be affected (Mäki-Petäys *et al.*, 2002). During summer flood pulses, benthic fish species like *T. areolatus*, *G. australis*, and *B. maldonadoi* are not likely to swim back and forth during a flood pulse to follow suitable habitat conditions due to their natural behavior and the energy consumption that these movements imply. Therefore, flow variability can be understood as a connectivity problem from the fish physiology point of view. Instead, this fish may stay buried in rather fixed spots during these events even when the physical

conditions, water depth and flow velocity, are not adequate for them. For instance, the shift and reduction of good habitats in Figure 1.5 means that *T. areolatus* should swim from 70 to 7000 times its length to get to another good spot in 4 hours, or even pass across the deeper parts of the river to get to the other water edge. Then, after 4 hours it would have to swim back close to the original good spots to remain in its preferable habitat conditions, increasing also the risk of predation during these movements.

Mid water species (e.g. *P. irwini* and *P. trucha*) also have less suitable area available when flow increases, but it is easier for them to swim to a more suitable spot than for benthic ones. Nonetheless, good spots occurring in smaller areas not necessarily can support all fish that occur over much larger areas, and territoriality issues that have been observed in captivity of native fish can occur (Habit pers. com.), as well as food limited scenarios (Wei-wei *et al.*, 2008). On the other hand, stranding can affect mid-water and benthic fish when water descends (Cushman, 1985; Wei-wei *et al.*, 2008), especially when there are gently sloping shores or bars (Cushman, 1985), and has been noticed in amphibians and insects in the study site (personal observations).

Fish feeding behavior is also affected by flood pulses and is not likely to be equivalent to natural conditions (Leclerc, 2005). Invertebrate drift occurs mainly during the night in natural systems (Waters, 1972) and during the rising limb of floods in altered systems (Lauters *et al.*, 1996), in search of food and substratum, the higher chance of survival to predators or competitive interactions, to escape from unfavorable physical or chemical conditions, and to colonize new habitats (Ciborowski, 1983; Smock, 1996). After drift, most insects had colonized new locations before the sunrise (in natural systems) or during the falling limb of the flood (in altered systems). Thus, flood pulses occurring during day or night can affect insects' drift and settling timing and duration, and consequently change food availability for fish feeding in the water column or in the benthos.

A more friendly design and operation of hydroelectric facilities have been encouraged in last decades in the legislation of developed countries with policies like the European Water Framework Directive in the European Union or the Clean Water Act in the United States. However, this is still a future issue for most developing countries, where hydroelectricity is still a short-term cost-effective source of energy at the expense of natural resources (Goodwin *et al.*, 2006). Cushman (1985) proposed three major areas of management to minimize the impacts of hydropeaking production (rapidly varying flow): i) structural changes with re-regulating dams, i.e. utilization of a small dam located downstream a big one (operating with peaking flows), to stabilize flows further downstream; ii) Habitat modification, i.e. manipulating river section to increase habitat availability (although this may reduce habitat diversity); and iii) operational changes, i.e. specify upper limits to the amount of variability of one or more characteristics of the flow released, like the change in discharge per unit time as a function of preexisting discharge or ramping. Ždankus & Sabas (2006) proposed to limit the water level fluctuation (specifically receding) to the maximum rate occurring under natural conditions (around 20 cm/hr), which may limit riverbed scouring and direct harmful effects over biota, Olson (1990, in Irvine *et al.*, 2008) suggested a ramping rate lesser than 2.5 cm/hr as adequate for biota, while Flodmark (2004, in Irvine *et al.*, 2008) suggests that the ramping rate might be site specific and should be obtained for each river. Becker *et al.* (1981) suggested avoiding water descends during the night to reduce stranding chance, although Irvine *et al.* (2008) did not find difference in time of day for stranding and discussed on different results of other authors. In the other side, Freeman *et al.* (2001) describes that persistent (steady) flows can produce significant higher fish productivities.

Currently, in Chile it is not possible to establish or impose any management action on dam operations for protecting fish habitat availability or any other water use because of the lack of regulation on this matter. It is only possible to propose and (sometimes) introduce management actions in the environmental impact assessment (EIA) of new projects. In this context, legal tools like relicensing of hydroelectric projects (US Federal Energy Regulatory Commission, [www.ferc.gov](http://www.ferc.gov)) might be desirable for Chile, which will account for shift in societal values and will allow the participation of more stakeholders in decisions about what is the best use for water in the watershed (Goodwin *et al.*, 2006). For instance, a shift toward environmental preservation and enhancement, when social-economical welfare increased, has been seen in the Western USA in the last couple decades (Goodwin *et al.*, 2006). In Europe, the opening of the electric market has risen the “green” or “eco” labeling, where private households and customers in the service industry are willing to pay a surcharge for green electricity, supporting a more sustainable electricity production (Bratrich *et al.*, 2004; Truffer *et al.*, 2001).

In the Biobío Basin, although Pangué dam was first constructed, the hydroelectric complex Pangué-Ralco was supposed to operate jointly (as a structural solution for peaking), where Ralco dam would store some water from winter and early spring and operate producing hydropeaking events along the year to satisfy electric demand, and Pangué dam would store the flood pulses and release the water at a rather constant rate (Meier, 1995), which is the most desirable dam operation to reduce flow fluctuations from Pangué dam to the estuary (220 km). Thus, the quality of the physical habitat, the ecological conditions of the river, and more stable conditions for other water uses (water withdraws, recreation, etc.) would be provided. Habitat modification would be expensive even if done in a few reaches in a big river like the Biobío (mean slope of 3.1%, mean flow of 1000 m<sup>3</sup>/s at the mouth) that modifies its streambed during winter. On the other hand, assessing natural water level drops after precipitation events and proposing upper limits to Pangué dam operation would require work beyond the scope of this paper, since official hourly flow data is only available since 1999 (3 years after the starting of Pangué dam operation) and the response of native fish to the hydrologic alterations has not been assessed. Thus, proposing biologically meaningful limits to Pangué dam operation, specially in summer season, would require to understand the effects of peak flows over native species, and not only adjust the daily dam operation to the most extreme hydraulic conditions occurring naturally in rare opportunities.

Effects of climate change have been predicted to change precipitation patterns and river discharges worldwide (IPCC, 2007). Likewise, an increase in the precipitation/snow ratio during winter has been predicted for the Biobío watershed for the near future, which will reduce the snow packages in the Andes and consequently will reduce discharges in the Biobío during the following spring and summer seasons (Stehr *et al.*, 2008). Thus, water uses from different stakeholders (hydropower companies, municipalities, irrigation associations, forestry industries, tourism companies, etc.) will be stressed and more pressure will fall on the river ecosystem. The influence of physical habitat on river biology is likely to decrease further downstream the river as other factors such as water quality become more dominant (Vannote *et al.*, 1980). In fact, aquatic pollution is a mayor issue in the middle and lower Biobío River (Karrasch *et al.*, 2006; Parra *et al.*, 2008; Parra *et al.*, 2009), which combined with less intensive effects of dam operation has been shown to decrease fish richness (Habit *et al.*, 2005) and therefore, different management strategies should be applied along the Biobío River to improve its ecological status.

The assessment of different disturbing sources and a comparison with a natural regime can show how altered the quality of the water body is. Such simulations may be tools to describe the river health or ecosystem status and support managers in decision making. Although this idea has been around for some time in the scientific world, it will still take time to put it in practice in developing countries like Chile.

Once the shift in the location of good habitats and the amount of habitat availability for the species has been assessed, new questions that arise for further research are: how do individual fish respond to these disturbances? Does this situation impose some energetic limitations that affect the fish either in their health, weight, or reproductive rates with consequences to the ecosystem and to human beings? How can a more environmentally friendly water management be achieved with the participation of most of the stakeholders in the watershed? These dams have been operating for a short period and therefore most of the effects that they produce to the Biobío River may still be unknown.

### ACKNOWLEDGEMENTS

Financial support was provided by CER at University of Idaho, EULA-Chile Center at Universidad de Concepción, and “Beca predoctoral Fulbright-CONICYT”. Special thanks to Dr. Peter Goodwin for all his support during the development of this work. Thanks to Mr. Juan Heredia from Sociedad Comercial HerGuz Ltda. and to Mr. Gastón Meynet and Juan Vallejos from Asociación de Canalistas del Canal Bio-Bio Negrete, who provided facilities and valuable information during field activities. Thanks to technicians, volunteers and friends from the EULA-Chile Center for field assistance. Special thanks to the anonymous reviewers for suggestions and comments to improve the quality of this paper.

### REFERENCES

- Arratia G. 1983. Preferencias de hábitat de peces siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomycteridae). *Studies of Neotropical Fauna and Environment* **18**: 217-237.
- Barriga JP, Battini MA, Macchi P, Milano D, Cussac VE. 2002. Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces: Galaxiidae) in a lake in the South American Andes. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* **36**: 345-359.
- Becker CD, Fickeisen, D.H. & Montgomery, J.C. 1981. *Assessment of impacts from water level fluctuations on fish in the Hanford Reach, Columbia River*. PNL-3813, Pacific Northwest Laboratory, Richland, Washington, USA.
- Bloech J, Schneider M, Ortlepp J. 2005. An application of physical habitat modelling to quantify ecological flow for the Rheinau hydropower plant, River Rhine. *Large Rivers* **16**(1-2): 305-328.
- Bornette G, Henry C, Barrat M, Amoros C. 1994. Theoretical habitat templates, species traits, and species richness: macrophytes in the Upper Rhône River and its floodplain. *Freshwater Biology* **31**: 487–505.

- Bovee KD. 1982. *A Guide to Stream Habitat Analysis Using the Instream Flow Incremental Methodology*. Instream Flow Paper 12. U.S. Fish and Wildlife Service. FWS/OBS-82/26, Fort Collins, Colorado, United States.
- Bratrich C, Truffer B, Jorde K, Markard J, Meier W, Peter A, Schneider M & Wehrli B. 2004. Green hydropower: A new assessment procedure for river management. *River Research and Applications* **20**: 865-882, DOI: 10.1002/rra.788.
- Campos H, Gavilán JF, Alay F, Ruiz VH. 1993a. Comunidad íctica de la hoya hidrográfica del Río Biobío. In Faranda F, O. Parra (Eds.). *Gestión de Recursos Hídricos de la Cuenca del Río Biobío y del Área Marina Costera Adyacente*. Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción. Concepción, Chile. Serie: Monografías científicas **12**: 249-278.
- Campos H, Ruiz VH, Gavilán JF, Alay F. 1993b. *Peces del Río Biobío*. Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Cushman RM. 1985. Review of ecological effects of rapidly varying flows downstream from hydroelectric facilities. *North American Journal of Fisheries Management* **5**: 330-339.
- Ciborowski JJH. 1983. Downstream and lateral transport of nymphs of two mayfly species (Ephemeroptera). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **40**: 2025-2029.
- de Mérona B, Vigouroux R, Tejerina-Garro FL. 2005. Alteration of fish diversity downstream from Petit-Saut Dam in French Guiana. Implication of ecological strategies of fish species. *Hydrobiologia* **551**: 1-33.
- Dyer BS. 2000. Systematic review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos* **19**: 77-98.
- Freeman MC, Bowen ZH, Bobee KD & Irwin ER. 2001. Flow and habitat effects of juvenile fish abundance in natural and altered flow regimes. *Ecological Applications* **11**: 179-190.
- García A, Habit E. 2007. Comparison of Qualitative and Pseudo-quantitative Approaches of Habitat Classification to Characterize Chilean Native Fish Species. *Proceedings of the 6<sup>th</sup> International Symposium on Ecohydraulics*, Christchurch, New Zealand.
- García-Lancaster A. 2006. *Aquatic habitat modeling of Chilean native fish in a reach of the Biobío River*. MS Thesis. University of Idaho, Boise, ID.
- García de Jalón D, Mayo M, Hervella F, Barceló E, Fernández T. 1993. *Principios y Técnicas de Gestión de la Pesca en Aguas Continentales*. Mundi-Prensa, Madrid.
- Goodwin P, Jorde K, Meier C, Parra O. 2006. Minimizing environmental impacts of hydropower development: transferring lessons from past projects to a proposed strategy for Chile. *Journal of Hydroinformatics* **8** (4): 253-270, DOI: 10.2166/hydro.2006.005.
- Habit E, Victoriano P, Campos H. 2005. Ecología trófica y aspectos reproductivos de *Trichomycterus areolatus* (Pisces, Trichomycteridae) en ambientes lóticos artificiales. *Revista de Biología Tropical* **53**(1-2): 195-210.
- Habit E, Belk MC, Tuckfield RC, Parra O. 2006. Response of the fish community to human-induced changes in the Biobío River in Chile. *Freshwater Biology* **51**(1): 1-11.
- Habit E, Belk M. 2007. Threatened fishes of the world: *Percilia irwini* Eigenmann, 1927 (Perciliidae). *Environmental Biology of Fishes* **78**: 213-214.
- Howard AFV, Zhou G, Omlin FX. 2007. Malaria mosquito control using edible fish in western Kenya: preliminary findings of a controlled study. *BMC Public Health* **7**: 199-214, DOI:10.1186/1471-2458-7-199.
- IPCC. 2007. Intergovernmental Panel on Climate Change report. Available at <http://ipcc-wgl.ucar.edu/wgl/wgl-report.html>.



- Irvine RL, Oussoren T, Baxter JS & Schmidt DC. 2009. The effects of flow reduction rates on fish stranding in British Columbia, Canada. *River Research and Applications* **25**: 405-415, DOI: 10.1002/rra.1172
- Jorde K. 1997. *Ökologisch begründete, dynamische Mindestwasserregelungen bei Ausleitungskraftwerken*. Dissertation. Universität Stuttgart, Stuttgart, Germany.
- Jorde K, Schneider M, Peter A, Zöellner F. 2001a. Fuzzy based Models for the evaluation of fish habitat quality and instream flow assessment. *Proceedings of the 3<sup>rd</sup> International Symposium on Environmental Hydraulics*, Tempe, AZ.
- Jorde K, Scheidt N, Peter A, Zöellner F. 2001b. Models for the evaluation of fish habitat quality and instream flow assessment. *Proceedings of the 3<sup>rd</sup> International Symposium on Environmental Hydraulics*, Tempe, AZ.
- Jorde K, Burke M, Scheidt N, Welcker C, King S, Borden C. 2008. Reservoir operations, physical processes, and ecosystem losses. In: Habersack H, Piégay H, Rinaldi M. (Eds.), *Gravel-Bed Rivers VI: From Process Understanding to River Restoration*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands, pp 607-636.
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **106** (Special publication), 110-127.
- Karrasch B, Parra O, Cid H, Mehrens M, Pacheco P, Urrutia R, Valdovinos C, Zaror C. 2006. Effects of pulp and paper mill effluents on the microplankton and microbial self-purification capabilities of the Biobio River, Chile. *Science of the Total Environment* **359** (1-3): 194-208.
- Knight TM, McCoy MW, Chase JM, McCoy KA, Holt RD. 2005. Trophic cascades across ecosystems. *Nature* **437**: 880-883, DOI: 10.1038/nature03962.
- Lamouroux N, Cattaneo F. 2006. Fish assemblages and stream hydraulics: Consistent relations across spatial scales and regions. *River Research and Applications* **22**: 727-737.
- Lauters F, Lavandier P, Lim P, Sabaton C, Belaud A. 1996. Influence of hydropeaking on invertebrates and their relationship with fish feeding habits in a pyrenean river. *Regulated Rivers: Research & Management* **12**: 563-573.
- Leclerc M. 2005. Ecohydraulics: a new interdisciplinary frontier for CDF. In Bates P, Lane S, Ferguson R (Eds.) *Computational Fluid Dynamics: Applications in Environmental Hydraulics*. John Wiley & Sons Ltd'. The location is: Chichester, UK.
- Link O, Espinoza A, Stehr A, García A. 2008. Development and verification of JAZZ1D: A stream temperature model. *Proceedings of the International Conference on Watershed Technology: Improving Water Quality and Environment*. American Society of Agricultural and Biological Engineers, Concepción, Chile.
- Lundberg J, Berra T, Friel J. 2004. First description of small juvenile of the primitive catfish *Diplomystes* (Siluriformes: Diplomystidae). *Ichthyological Exploration of Freshwaters* **15**: 71-82.
- Magilligan FJ, Nislow KH. 2005. Changes in hydrology regime by dams. *Geomorphology* **71** (1-2): 61-78.
- Mäki-Petäys A, Huusko A, Erkinaro J, Muotka T. 2002. Transferability of habitat suitability criteria of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **59**: 218-228.
- Manríquez A, Huaquin L, Arellano M, Arratia G. 1988. Aspectos Reproductivos de *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1846 (Pisces: Teleostei: Siluriformes) en Río Angostura Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **23**(2): 89-102.

- Meier CI. 1995. A critical review of the Pangué Dam project EIA (Biobío River, Chile). In *Proceedings of the 1<sup>st</sup> Annual Conference of the Water Resources Engineering Division*, San Antonio, TX. American Society of Civil Engineering, Reston, Virginia.
- Milhous RT, Bartholow JM, Updike MA, Moos AR. 1990. Reference manual for generation and analysis of habitat time series - version II, *Instream Flow Information Paper* N° 27. US Fish and Wildlife Service Biological Report 90(16), 249 p.
- Montgomery DR, Buffington JM. 1997. *Channel-reach morphology in mountain drainage basins*. Bulletin of the Geological Society of America **109**(5): 596-611.
- Mouton AM, Schneider M, Depestele J, Goethals PLM, De Pauw N. 2007. Fish habitat modelling as a tool for river management. *Ecological Engineering* **29**: 305-315.
- Neira FJ. 1984. Biomorfología de la lampreas parásitas *Geotria australis* Gray, 1851 y *Mordacia lapicida* (Gray, 1851) (Petromyzoniformes). *Gayana Zoología* **48**(1-2): 3-40.
- Nilsson C, Reidy CA, Dynesius M, Revenga C. 2005. Fragmentation and flow regulation of World's large river systems. *Science* **308**: 405-408, DOI: 10.1126/science.1107887.
- Parra O, Vighi M, Chuecas L, Vismara R, Campos H. 1993. Caracterización físico y química, y evaluación de la calidad para uso múltiple del agua del río Biobío (Chile Central). In Faranda F and Parra O (Eds.) *Evaluación de la Calidad del Agua y Ecología del Sistema Limnético y Fluvial del río Biobío*. Serie Monografías Científicas EULA **12**: 15-159.
- Parra O. 1996. El río Biobío: Elemento base del desarrollo de la Región. Cuadernos del Biobío, Ediciones Universidad de Concepción.
- Parra O, Meier C. 2003. The Biobío and Laja River: Fluvial systems under strong human pressure. Available at: [www.cirf.org/kioto/biobio1.pdf](http://www.cirf.org/kioto/biobio1.pdf).
- Parra O, Valdovinos C, Figueroa R, Habit E. 2008. *Programa de monitoreo de la calidad del agua del sistema río Biobío (Chile Central)*, August 2008. Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Parra O, Valdovinos C, Habit E, Figueroa R. 2009. Log Term Study of the Biobío River: A Complex Multiuse Fluvial System in Chile. *Proceedings of The International Conference of Science and Technology for Sustainable Management of Aquatic Ecosystems*, Concepción, Chile.
- Petts GE. 1984. *Impounded Rivers. Perspectives for ecological management*, John Wiley & Sons, Chichester.
- Poof NL, Allan JD. 1997. The natural flow regime. *BioScience* **47** (11): 769-784.
- Rooney N, McCann K, Gellner G, Moore JC. 2005. Structural asymmetry and the stability of diverse foodwebs. *Nature* **442**: 265-269, DOI: 10.1038/nature04887.
- Ruiz VH, López MT, Moyano HI, Marchant M. 1993a. Ichthyology of the high Biobío River system: some taxonomical, alimentary, reproductive and ecological aspects and a discussion on the river basin. *Gayana Zoología* **57**(1): 77-88.
- Ruiz VH. 1993b. Ictiofauna del Río Andalién (Concepción, Chile). *Gayana Zoología* **57**(2): 109-278.
- Ruiz VH, Berra T. 1994. Fishes of the high Biobío river of South-Central Chile with notes on diet and speculations on the origin of the ichthyofauna. *Ichthyological Explorations to Freshwaters* **5**(1): 5-8.
- Ruiz VH, Marchant M. 2004. *Ictiofauna de aguas continentales*. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Departamento de Zoología, Universidad de Concepción. Concepción, Chile.
- Schneider M. 2001. *Habitat und Abflussmodellierung für Fließgewässer mit unscharfen Berechnungsansätzen*. Dissertation. Institut für Wasserbau, Universität Stuttgart, Stuttgart, Germany.

- Schneider M, Jorde K. 2003. Fuzzy-ruled based models for the evaluation of fish habitat quality and instream flow assessment. *Proceedings of the IFIM User's Workshop*, Fort Collins, CO.
- Smock L. 1996. Macroinvertebrate movements: Drift, colonization, and emergence. In Hauer FR. and Lamberti GA. (Eds.) *Methods in Stream Ecology*. Academic Press, London.
- Stehr A, Debels P, Arumi JL. 2008. Modelling hydrological response to climate change; experiences from two south-central Chilean Watersheds. *Proceedings of the International Conference on Watershed Technology: Improving Water Quality and Environment*. American Society of Agricultural and Biological Engineers, Concepción, Chile.
- TWINBAS. 2007. Twinning European and third countries river basins for development of integrated water resources management methods: *Final Report*, June 2007. Available at: [www.twinbas.org](http://www.twinbas.org).
- Travnichek VH, Maceina MJ. 1994. Comparison of flow regulation effects on fish assemblages in shallow and deep water habitats in the Tallaposa River, Alabama. *Journal of Freshwater Ecology* **9**(3): 207-216.
- Truffer B, Markard J, Bratrich C & Wehrli B. 2001. Green electricity from alpine hydropower plants. *Mountain Research and Development* **21**: 19-24.
- USACE. 2008. United States Army Corps of Engineers: [www.usace.army.mil/Pages/Default.aspx](http://www.usace.army.mil/Pages/Default.aspx).
- Vannote RL, Minshall GW, Cummins KW, Sedell JR, Cushing CE. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **37**: 130-137.
- Vehanen T, Jurvelius J, Lahti M. 2005. Habitat utilisation by fish community in a short-term regulated river reservoir. *Hydrobiologia* **545**: 257-270.
- Vila I, Contreras M, Fuentes L. 1996. Reproduction of *Diplomystes nahuelbutaensis* Arratia 1987 (Pisces: Diplomystidae). *Gayana Oceanología* **4**(2): 129-137.
- Waters TF. 1972. The drift of stream insects. *Annual Review of Entomology* **17**: 253-272.
- Ward JV, Stanford JA. 1983. The serial discontinuity concept of lotic ecosystems. In Fontaine TD, Bartell SM (Eds.) *Dynamics of Lotic Ecosystems*. Ann Arbor Scientific Publishers: Ann Arbor, MI; 29 – 42.
- Wei-wei H, Wang G-x, Deng W, Li S-n. 2008. The influence of dams on ecohydrological conditions in the Huaihe River basin, China. *Ecological Engineering* **33**: 233-241.
- Welcomme RL. 1985. River Fisheries. *FAO Fisheries Technical Paper* **262**: 1-318.
- Wentworth CK. 1922. A scale of grade and class terms for classifying sediments. *The Journal of Geology* **30**: 377-392.
- Wolman MG. 1954. A method of sampling coarse river-bed material. *Transactions of the American Geophysical Union (EOS)* **3**: 951-956.

# Capítulo 2

**Oferta energética para *Percilia irwini* (Pisces: Perciliidae) en la zona media del río Biobío, Chile**



## RESUMEN

Se estudió la oferta de macroinvertebrados en deriva y bentos, como fuente de energía para la especie nativa *Percilia irwini* en un río expuesto a pulsos de caudal producidos por la operación de represas en la zona media del río Biobío. Las familias de macroinvertebrados más comunes fueron Hidropsychidae, Baetidae, Leptophlebiidae y Chironomidae. Se observaron pulsos de deriva consistentes con los pulsos de caudal. La mayor oferta energética en deriva y bentos ocurrió en la zona de mayor velocidad del flujo. La energía total en la deriva fue de 24700 kJ, y la energía en el bentos varía entre 645 y 14000 J m<sup>-2</sup>. El contenido estomacal promedio de *P. irwini* consistió de seis ítems, equivalentes a 112 J. *Percilia irwini* presenta características generalistas en su alimentación. Los resultados de un alto solapamiento (95%) entre su dieta y la oferta de macroinvertebrados en hábitats de rápidos sugiere que esta especie se alimenta principalmente del bentos y en menor grado de deriva. El solapamiento del 75% de la dieta con insectos en deriva indica que la utilización de esos recursos puede verse afectada por las variaciones en su oferta debido a los pulsos de caudal.

Palabras clave: Macroinvertebrados, bentos, deriva, peces nativos, pulso de caudal, Río Biobío.

## INTRODUCCIÓN

*Percilia irwini* es una especie íctica endémica de Chile que está clasificada como en peligro de extinción (MINSEGPRES 2008). Es una especie bento-pelágica, de pequeño tamaño (6,0 cm longitud total típica; 9,6 cm longitud máxima) que se encuentra presente sólo en las cuencas de los ríos Biobío y Andalién en la región del Biobío (Habit & Belk 2007).

En la cuenca del río Biobío una de las principales amenazas a la conservación de esta especie es el funcionamiento de centrales hidroeléctricas de punta (centrales que liberan pulsos de caudal para generar electricidad en períodos de mayor demanda eléctrica, para luego disminuir el caudal en períodos de baja demanda), principalmente en la época de estiaje, entre enero y mayo (García *et al.* 2011). En la zona media del río Biobío, la operación de la central hidroeléctrica Pangué produce fluctuaciones de caudal que se observan hasta 100 km aguas abajo y que cambian la distribución y calidad del hábitat físico para todas las especies ícticas presentes (García *et al.* 2011). Hasta ahora, la mayoría de los modelos de uso de hábitat evalúan la disponibilidad de hábitat físico para una especie de interés en función de variables físicas como profundidad del agua, velocidad de la corriente y tipo de sustrato (Jorde 1997, Bovee *et al.* 1998, Paraziewicz 2003, Mouton *et al.* 2007); sin embargo, existen algunos ejemplos en que se ha observado una mejor correlación entre la ocurrencia de peces con la disponibilidad de alimento (Parkinson 2007) y donde las características del hábitat físico se hacen menos importantes al aumentar la cantidad de alimento disponible (Reilsback & Harvey 2011). A pesar de la relevancia que tiene la conservación de *P. irwini*, en la actualidad no existen estudios relacionados con la oferta de alimento para esta especie en sistemas sujetos a fluctuaciones de caudal producidas por las represas. Esto es relevante porque la caracterización de macroinvertebrados en deriva y bentos en distintos tipos de hábitats sujetos a estas perturbaciones de caudal puede dar indicios sobre el uso de hábitat de esta especie y de esa forma permitiría definir medidas de conservación sitio específicas.

Los macroinvertebrados constituyen la productividad secundaria en los ríos y son la principal fuente de alimento para la fauna íctica (Benke 1996); por lo tanto, una mayor cantidad de macroinvertebrados en un lugar ofrece más energía disponible para los peces que se alimentan de ellos como *P. irwini*. La cantidad de energía disponible en un macroinvertebrado está relacionada con su peso (Cummins & Wuycheck 1971; Clifford *et al.* 1979) y/o talla (Miserendino 2001). Por lo tanto, a partir de una caracterización de la talla de los macroinvertebrados es posible cuantificar la energía disponible de los distintos taxa que sirven como fuente de energía para *P. irwini*. Esta especie se alimenta mayoritariamente de larvas de Chironomidae (Diptera), Hydropsychidae (Trichoptera), Leptophlebiidae y Baetidae (Ephemeroptera) y en menor medida Elmidae (Coleoptera) y otros taxa en sistemas naturales (Endesa 2005). Habit (1998) reportó una dieta similar para *Percilia gillissi* en la cuenca del río Itata, que además incluye proporciones menores de gastrópodos e insectos acuáticos en estado adulto. En condiciones de laboratorio *P. irwini* y *P. gillissi* se alimentan de Chironomidae, Trichoptera, y Ephemeroptera, y en menor medida consumen Tipulidae y partes blandas de gastrópodos ( Sobenes *datos sin publicar*).

Uno de los hábitats preferidos por *P. irwini* en la zona media del río Biobío son los rápidos someros con aguas muy oxigenadas (García *et al.* 2011). Consistentemente, estos son los tipos de hábitats que presentan una alta densidad de macroinvertebrados bentónicos (Logan & Brooker 1983; Boyero & Bosch 2004). En estos hábitats, los macroinvertebrados no sólo se encuentran como oferta en el bentos, sino también por deriva. Bajo condiciones naturales, la deriva de macroinvertebrados ocurre en estos hábitats principalmente durante la noche (Waters 1972; Smock 1996), en tanto que en ríos sujetos a pulsos artificiales de caudal se ha reportado que incrementa durante el aumento de caudal (Lauters *et al.* 1996, Robinson *et al.* 2004). Por su parte, la colonización (disminución de la deriva) ocurre antes del amanecer en sistemas naturales y durante la disminución de caudal en ríos sujetos a pulsos de caudal. De esta forma, es esperable que los pulsos de caudal producidos por la central hidroeléctrica Pangue en el río Biobío cambien el patrón normal de deriva y la consiguiente oferta de macroinvertebrados para los peces.

Considerando entonces que es posible que los pulsos de caudal generados por la operación de la Central Pangue no sólo generen cambios en los hábitat físicos, sino que las fuentes de energía para los peces, el objetivo de este capítulo es caracterizar la oferta de macroinvertebrados en deriva y bentónicos, como fuente de energía para *Percilia irwini* en una zona expuesta a pulsos de caudal en el río Biobío.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El área de estudio corresponde a un rápido en un brazo lateral del río Biobío (UTM 5838399 S 732808 W), ubicado a 95 km aguas abajo de la central hidroeléctrica Pangue (Figura 2.1), donde se observaron altas abundancias de *P. irwini* en estudios anteriores (datos sin publicar). En este sitio, se observan pulsos de caudal diarios debido a la operación de la central Pangue, con variaciones de hasta 90 cm en la profundidad del agua en época de estiaje.

El área de estudio fue dividida en seis celdas según sus características hidráulicas para caudal bajo y su ubicación con respecto a la orilla. La Tabla 2.1 indica las principales

características de cada una de las celdas. La velocidad y profundidad del agua fueron medidas en nueve puntos dentro de cada celda con un correntómetro Pygmy modelo 625, y el sustrato de grava fue caracterizado visualmente. Se instaló un limnómetro para registrar el cambio en la profundidad en el sitio de estudio.

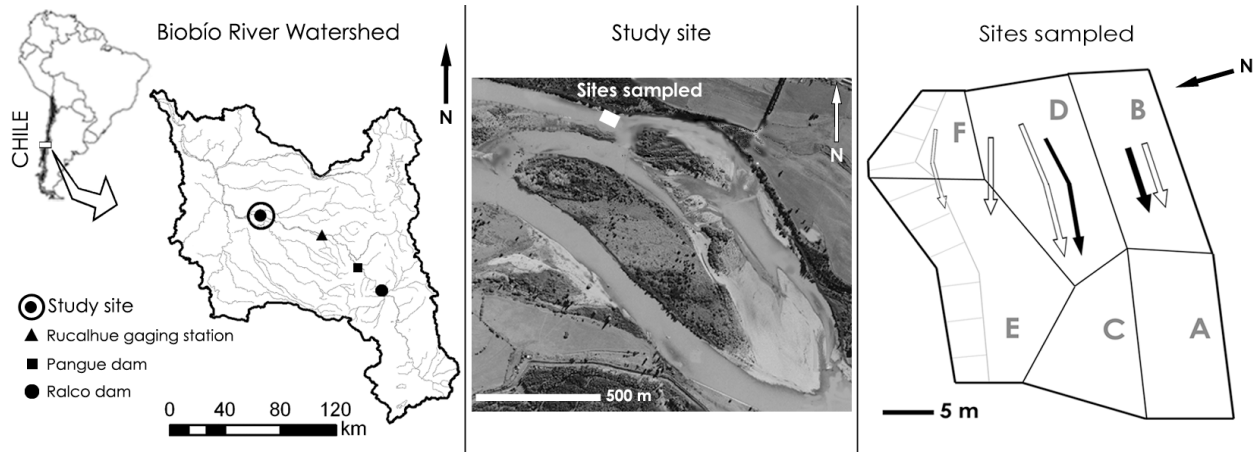


Figura 2.1: Ubicación de la zona de estudio en la cuenca del Biobío y caracterización de las celdas muestreadas. La vista en planta del área de estudio (derecha) indica la grilla de seis celdas (A, B, C, D, E, F) definidas para caracterizar hábitat. Las flechas negras muestran la dirección del flujo para caudal bajo y las flechas blancas para caudal alto. La zona achurada de la izquierda está seca para caudales bajos.

Tabla 2.1: Características físicas de las celdas muestreadas. Los rangos de Tamaño celda, Velocidad, Profundidad y Ancho promedio corresponden a los caudales mínimo ( $147 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) y máximo ( $299 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) registrados durante el muestreo.

Celda	Tamaño celda ( $\text{m}^2$ )	Velocidad ( $\text{m s}^{-1}$ )	Profundidad (m)	Ancho (m)	Sustrato (cm)	Ubicación
A	141	0,46 - 1,20	0,36 - 0,83	8,2	5-20	Centro
B	144	0,74 - 1,60	0,18 - 0,65	7,6	10-20	Centro
C	115	0,41 - 1,14	0,25 - 0,72	8,8	10-40	Centro
D	192	0,49 - 1,30	0,15 - 0,62	9,1	20-40	Centro y orilla
E	131-386	0,03 - 0,23	0,13 - 0,60	6,2-18,4	10-20	Orilla
F	14-110	0,03 - 0,52	0,03 - 0,42	1,5-12	10-20	Orilla

### Muestreo de macroinvertebrados

Las muestras de macroinvertebrados fueron colectadas en una campaña de 24 horas de muestreo, en abril de 2010. Durante este período, se registró un pulso de caudal que produjo una variación en la profundidad del agua de 47 cm en la zona de estudio. Este pulso de caudal fue registrado en la estación Rucalhue (código BNA: 08317001-8) y presentó caudales mínimo y máximo de  $147$  y  $299 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , respectivamente (Figura 2.2).

Las muestras de deriva fueron colectadas entre las 16:00 hrs del 19 de abril y las 14:00 hrs del 20 de abril, con una red de deriva ( $726 \text{ cm}^2$ ) en el extremo de aguas arriba de cada celda. Las

muestras fueron colectadas cada dos horas, con períodos de colecta de 15 minutos. Se colectaron 12 muestras de deriva en las celdas C, D, E y F, y nueve muestras en las celdas más internas en el río (celdas A y B) debido al riesgo de muestreo durante los caudales más altos. Las muestras de macroinvertebrados bentónicos fueron colectadas con caudal bajo, inmediatamente después del último muestreo de deriva. Para el muestreo de bentos se utilizó una red surber (0.09 m<sup>2</sup>) y se colectó cuatro réplicas en cada celda. Las muestras de contenido estomacal se obtuvieron de ejemplares capturados con pesca eléctrica (Smith root), después del muestreo de bentos. La pesca fue realizada sobre toda el área de estudio, y los 29 individuos capturados fueron sedados, sacrificados y se les inyectó una solución de alcohol-formol inmediatamente para preservar el contenido estomacal. Todas las muestras de macroinvertebrados y peces colectadas fueron etiquetadas, almacenadas en una solución de alcohol-formol, y trasladadas al laboratorio de bioindicadores de la calidad del agua del Centro EULA-Chile de la Universidad de Concepción para su identificación. Para el análisis de contenido estomacal, los peces fueron disectados desde el esófago hasta el inicio del intestino para considerar sólo ítems identificables. Cada contenido estomacal fue vaciado a una placa Petri para la identificación de los ítems alimenticios con una lupa estereoscópica con aumento hasta 5X. En el laboratorio, los macroinvertebrados fueron identificados hasta el nivel taxonómico más bajo posible.

### Análisis de datos

La oferta energética de macroinvertebrados de deriva se determinó para cada celda según la siguiente ecuación:

$$EDi = \sum_{j=1}^n N_{ji} \cdot \frac{A_{sección\_i}}{0,8 \cdot A_{red}} \cdot \frac{60}{15} \cdot P_j \cdot fc_j \quad (2.1)$$

Donde  $EDi$  es la oferta energética de deriva en la celda  $i$  (J hr<sup>-1</sup>),  $N_{ji}$  es el número de individuos de la familia  $j$  colectados en la celda  $i$ ,  $A_{sección\_i}$  es el área de la sección transversal  $i$  donde fue tomada la muestra (m<sup>2</sup>),  $0,8 A_{red}$  es el área sumergida de la red de deriva (0,0581 m<sup>2</sup>),  $60/15$  es el factor de tiempo para transformar el muestreo de deriva de 15 minutos a 1 hora,  $P_j$  es el peso seco promedio de los macroinvertebrados de la familia  $j$  (g),  $fc_j$  es el contenido calórico por gramo de peso seco de la familia  $j$  (J g<sup>-1</sup>). Los términos  $P_j$  y  $fc_j$  fueron obtenidos de literatura especializada (Cummins & Wuycheck 1971; Miserendino 2001) y se indican en la Tabla 2.2.

La oferta de macroinvertebrados bentónicos como fuente de energía se determinó para cada celda según la siguiente ecuación:

$$EB_i = \sum_{j=1}^n N_{ji} \cdot P_j \cdot fc_j \quad (2.2)$$

Donde  $EB_i$  es la oferta energética de macroinvertebrados bentónicos de la celda  $i$  (J m<sup>-2</sup>),  $N_{ji}$  es la cantidad de individuos de la familia  $j$  en la celda  $i$  (individuos m<sup>-2</sup>),  $P_j$  y  $fc_j$  ya definidos. Los resultados de la oferta energética en el bentos fueron comparados entre las celdas con un análisis de varianza (ANOVA) con el software InfoStat (Di Rienzo *et al.* 2010).



Tabla 2.2: Características fisiológicas de las familias más comunes en la dieta de *P. irwini*. Se indica el peso seco (P) de un individuo como función de su longitud total (L), y la cantidad de energía (*f*<sub>c</sub>) por unidad de peso seco.

Clase	Familia	Peso seco <sup>(1)</sup>	Energía <sup>(2)</sup>
		(P, g)	( <i>f</i> <sub>c</sub> , kJ g <sup>-1</sup> )
Insecta	Hydropsychidae	8,48 L <sup>2,79</sup> x10 <sup>-6</sup>	22,6
	Baetidae	5,25 L <sup>2,73</sup> x10 <sup>-6</sup>	22,7
	Leptophlebiidae	5,21 L <sup>2,71</sup> x10 <sup>-6</sup>	22,7
	Chironomidae	1,70 L <sup>3,23</sup> x10 <sup>-6</sup>	22,9
	Tipulidae	4,40 L <sup>3,29</sup> x10 <sup>-7</sup>	22,7
	Simuliidae	2,26 L <sup>1,78</sup> x10 <sup>-5</sup>	23,1
Gastropoda	Chiliniidae	8,29 L <sup>2,75</sup> x10 <sup>-5</sup>	18,4
Malacostraca	Aeglidae	6,22 L <sup>3,76</sup> x10 <sup>-6</sup>	19,1
	Hyalelidae	2,31 L <sup>2,31</sup> x10 <sup>-5</sup>	22,4
Oligochaeta	Lumbriculidae	0,10 L <sup>3,25</sup> x10 <sup>-7</sup>	23,4

<sup>(1)</sup>Miserendino (2001), <sup>(2)</sup>Cummins & Wuycheck (1971).

Como oferta energética se consideró sólo a las familias que presentaron las mayores abundancias (≥ 4%) observadas en el análisis de contenido estomacal de los individuos de *P. irwini* colectados en la zona de estudio. Por ello, se definieron tres grupos principales: a) Hydropsychidae (que incluyó a las otras familias de Trichoptera), b) Ephemeropetra (incluyó Baetidae y Leptophlebiidae), y c) Chironomidae (Diptera).

El solapamiento entre el contenido estomacal con respecto a la deriva y el bentos fue determinado con el índice de Horn (1966), indicado en la ecuación 2.3. La selectividad de *P. irwini* por los distintos ítems alimenticios se determinó con el índice de selección de Jacobs (Jacobs 1974), con la ecuación 2.4.

$$C_H = \frac{2 \sum_{i=1}^n r_i \cdot p_i}{\sum_{i=1}^n r_i^2 + \sum_{i=1}^n p_i^2} \quad (2.3)$$

$$D_i = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i - 2 \cdot r_i \cdot p_i} \quad (2.4)$$

Donde  $C_H$  es el índice de solapamiento entre la dieta de *P. irwini* y la oferta de alimento (deriva o el bentos),  $r_i$  es la proporción de individuos de la familia  $i$  consumidos, y  $p_i$  es la proporción de individuos de la familia  $i$  en la oferta,  $n$  es el número total de familias.  $C_H$  oscila entre 0 (ningún ítem en la oferta coincide con lo consumido por *P. irwini*) y 1 (la oferta y consumo coinciden perfectamente). En la ecuación 2.4,  $D_i$  es la selección de *P. irwini* por la familia  $i$  como ítem alimenticio.  $D_i$  oscila entre -1 (*P. irwini* no acepta el ítem) y +1 (*P. irwini* acepta exclusivamente el ítem). Para deriva, la proporción  $p_i$  se calculó con el total de individuos capturados en todos los muestreos en cada celda, y para bentos se calculó con el total de las cuatro réplicas.

## RESULTADOS

Se identificaron 16 familias (982 individuos) de macroinvertebrados en las muestras bentónicas, 27 familias (2032 individuos) en las muestras de deriva, y 10 familias (168 individuos) en las muestras de contenido estomacal de 29 individuos de *P. irwini* (ver detalles en Anexo C2). La Tabla 2.3 indica la proporción de macroinvertebrados colectados y el peso seco promedio de las familias más abundantes. Las familias Hydropsychidae, Baetidae, Leptophlebiidae, y Chironomidae representan el 68, 76 y 94% de los individuos colectados en deriva, bentos, y contenido estomacal, respectivamente y fueron consideradas para todos los cálculos de energía en este capítulo.

**Tabla 2.3: Proporción de macroinvertebrados colectados y su peso seco promedio por individuo.**

Familia	Deriva (%)	Bentos (%)	Contenido estomacal (%)	Peso seco promedio (g)
Hydropsychidae	17	43	50	$1,16 \times 10^{-3}$
Baetidae, Leptophlebiidae	28	17	25	$6,65 \times 10^{-4}$
Chironomidae	23	16	19	$5,42 \times 10^{-4}$
Tipulidae	0	4	0	-
Gastropoda	6	13	1	-
Aeglidae	1	2	0	-
Simuliidae	3	2	0	-
Oligochaeta	9	1	0	-
Hyalelidae	0	0	1	-
Otros	13	2	4	-

La Figura 2.2 muestra el cambio en la oferta energética de deriva en función del tiempo; se considera la información de las celdas C, D, E y F (las celdas A y B no fueron muestradas en tres horarios debido a dificultades de acceso durante caudal alto). Se observa un aumento de la deriva cuando aumenta el caudal (de  $152$  a  $277 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  en dos horas) al atardecer, seguido de una disminución de la deriva al disminuir el caudal en la noche. Un segundo pulso de deriva ocurre entre las 2:00 y 4:00 horas, y el tercer pulso de deriva coincide con el aumento de caudal entre las 6:00 y 8:00 horas (de  $168$  a  $204 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  en dos horas). La deriva total de las cuatro familias de macroinvertebrados más abundantes (Hydropsychidae, Baetidae, Leptophlebiidae, y Chironomidae), para la toda la zona de estudio, durante un período de 24 horas, corresponde a 950000 individuos, con un peso seco de 1,1 kg, y una energía de 24700 kJ. La relación promedio entre la deriva máxima y mínima registradas en las seis celdas es igual a 18 (varía entre 10 y 74).

La Figura 2.3 muestra la oferta energética por celda para cuatro escenarios de caudal. La mayor cantidad de energía fluye por las celdas centrales (C y D) y por las más interiores en el río (A y B), mientras que las celdas en contacto con la orilla (E y F) presentan una oferta energética de deriva menor.

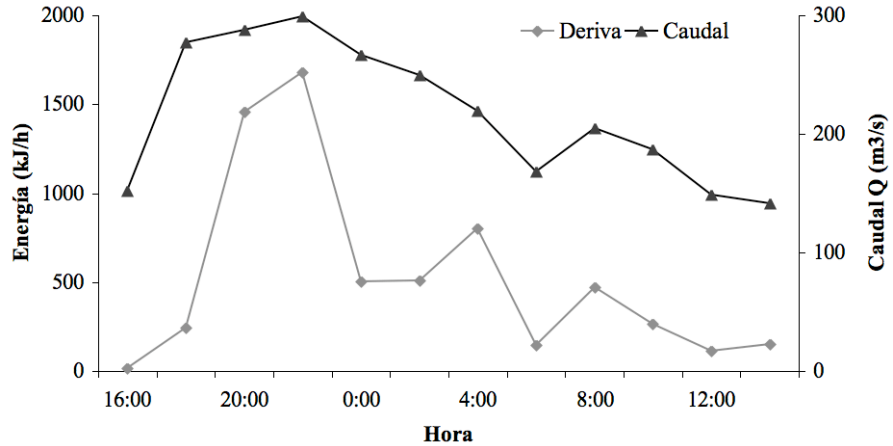


Figura 2.2: Energía disponible en la deriva (celdas C, D, E y F) y el hidrograma asociado.

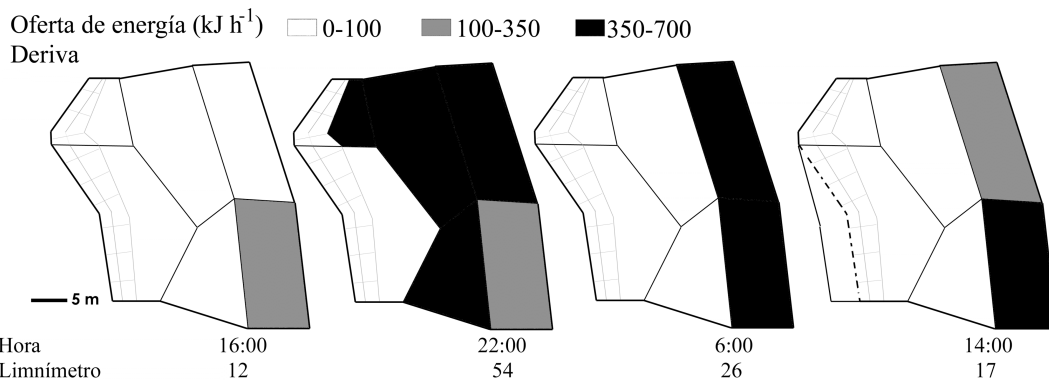


Figura 2.3: Oferta energética de deriva (ED) para cuatro escenarios de caudal durante la campaña de muestreo (19 y 20 de abril de 2010).

En la Figura 2.4 se observa la oferta energética del bentos en la seis celdas, donde la celda D presenta más energía que la celda E ( $F=4,1$ ;  $p<0,05$ ). La densidad promedio de macroinvertebrados varía entre  $0,03$  y  $0,62 \text{ g m}^{-2}$ , con una energía asociada de  $645$  y  $14000 \text{ J m}^{-2}$ , respectivamente.

El contenido estomacal de los individuos colectados consistió de seis ítems alimenticios en promedio (entre 1 y 12 ítems), equivalentes a  $112 \text{ J}$  (entre  $15$  y  $288 \text{ J}$ ). El índice de solapamiento entre la dieta de *P. irwini* con la deriva y el bentos es  $0,75$  y  $0,95$ , respectivamente. En deriva, el índice de selección por Hydropsychidae es positivo y por Leptophlebiidae, Betidae y Chironomidae es negativo en todas las celdas, mientras que en bentos el índice de selección es variable entre las celdas.

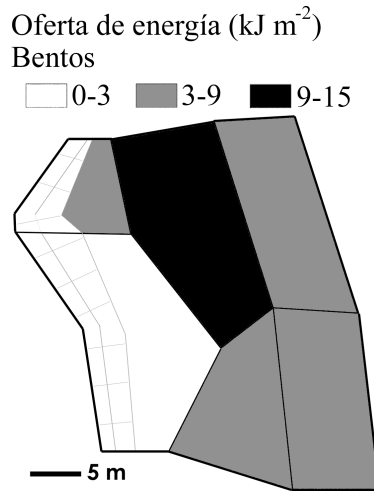


Figura 2.4: Oferta energética del bentos (*EB*).

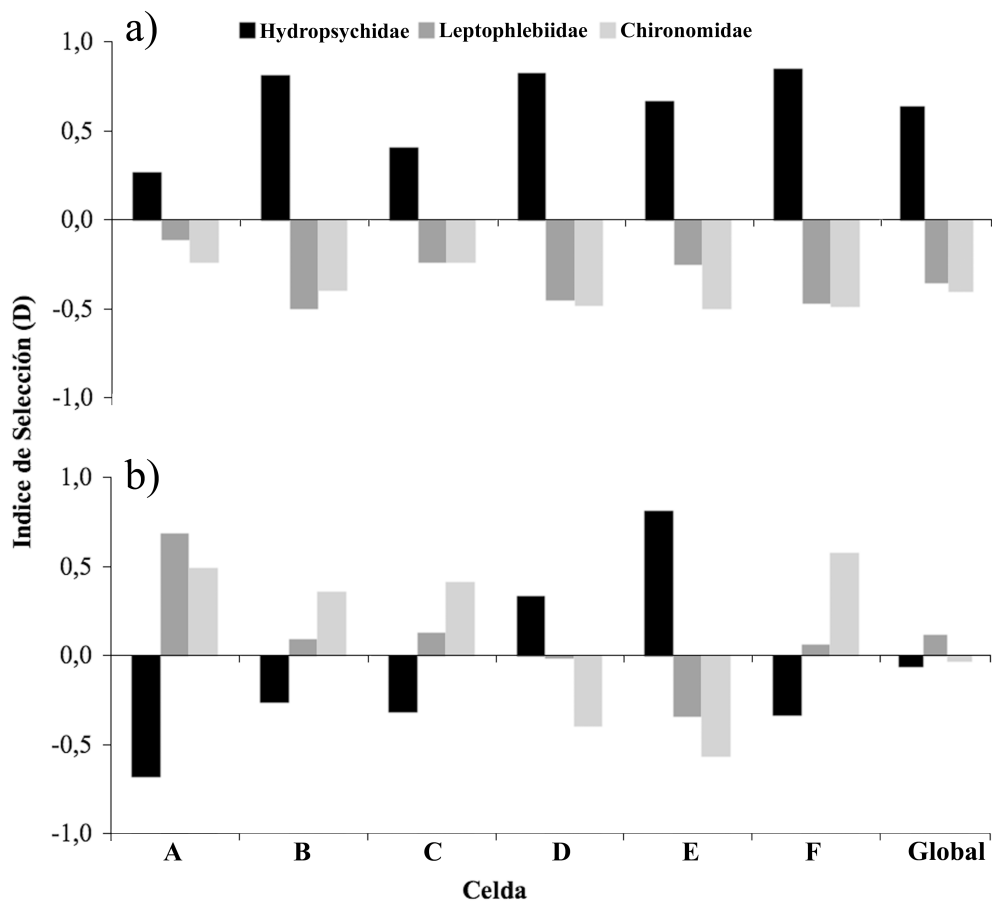


Figura 2.5: Índice de selección para las familias más abundantes en deriva (a) y bentos (b) para cada celda (A, B, C, D, E y F) y como total para el sitio de estudio (Global). Leptophlebiidae también considera a Betidae.

## DISCUSIÓN Y CONCLUSIONES

Las familias más comunes de macroinvertebrados colectadas en este estudio, en deriva, bentos y contenido estomacal son las mismas (Hydropsychidae, Baetidae, Leptophlebiidae, y Chironomidae) descritas como parte de la dieta de *P. irwini* en el río Huequecura (Endesa 2005) y de *P. gillissi* en el río Itata (Habit 1998).

En este estudio se observan pulsos de deriva relacionados con forzantes naturales y antrópicos. En sistemas naturales, la principal deriva ocurre al anochecer (Waters 1972; Smock 1996), y existe un segundo pulso de deriva durante la noche (entre 2:00 y 5:00 am) (Figuroa et al. 2000), tal como se observó en la zona media del Biobío. Por otro lado, en la zona de estudio también se observó un aumento en la deriva al amanecer, que no ocurre en condiciones naturales, pero que se relacionó con un pulso de caudal. En particular, la mayor cantidad de energía disponible en deriva se observa en las zonas que presentan velocidades mayores, y la menor deriva ocurre en las celdas que presentan velocidades más bajas y que están en contacto con la orilla.

En bentos, la mayor oferta de energía está en la celda central de aguas arriba (celda D). Esta celda presenta velocidad alta, profundidad baja, y está en el extremo de aguas arriba del rápido. Por otro lado, la menor oferta de energía ocurre en la celda que presenta la velocidad menor, y que experimenta la mayor oscilación de tamaño debido a los pulsos de caudal. Robinson et al. (2004) no encontraron patrones de desplazamiento lateral (desde el cauce hacia/desde las riberas) en la deriva y colonización de macroinvertebrados durante pulsos de caudal. Por otro lado, las perturbaciones sobre macroinvertebrados bentónicos producidas por los pulsos de caudal tienen un efecto mayor en hábitats lentos (como pozas o márgenes de ríos) que en hábitats rápidos (Robinson et al. 2004), lo que puede explicar la baja densidad de macroinvertebrados en las zonas laterales de baja velocidad.

Aunque la dieta de *P. irwini* está documentada (Endesa 2005, Habit 1998), no existe información sobre su comportamiento alimenticio, es decir, no se sabe si los peces nadan a otro lugar para alimentarse, si comen del bentos o de la deriva, si lo hacen en algún período del día o de la noche, o si comen todos los días. Sin embargo, el alto índice de solapamiento entre el bentos y el contenido estomacal de *P. irwini* indicaría que ésta es la principal fuente de alimento para esta especie. Además, se ha observado en acuarios (observación personal) que *P. irwini* es un cazador visual que se alimenta tanto de insectos en la columna de agua como en el lecho en condiciones de baja velocidad del agua, pero que no es capaz de capturar presas de la columna de agua para flujos moderados o rápidos ( $>0,2 \text{ m s}^{-1}$ ). El índice de selección variable entre dieta y la oferta del bentos puede indicar que *P. irwini* es una especie generalista que se alimenta de diversos ítems en el bentos, consumiendo cualquier organismo que sea capaz de capturar.

Estos resultados indican que los pulsos de caudal tienen un efecto en la disponibilidad de macroinvertebrados. Los períodos de deriva se ven alterados por los pulsos, mientras que el bentos presenta menores densidades de macroinvertebrados en las zonas sujetas a desecación e inundación diaria. Por lo tanto, dependiendo de la estrategia de alimentación de *P. irwini*, los pulsos de caudal podrían restringir la ocurrencia de peces a zonas del río que presenten bajas variaciones en la disponibilidad de alimento. Por otro lado, la conservación de esta especie en el

largo plazo dependerá de su capacidad de adaptarse a estas condiciones de oferta alimenticia en un sistema acuático alterado.

## REFERENCIAS

- Benke, A. 1996. Secondary production of macroinvertebrates. In: Hauer FR & Lamberty GA (Eds.) Methods in stream ecology. Academic Press, San Diego, Ca.
- Bovee, K. D., B. L. Lamb, J. M. Martholow, C. B. Stalnaker, J. Taylor, and J. Henriksen 1998. Stream habitat analysis using the instream flow incremental methodology. U.S. Geological Survey, Biological Resources Division, Midcontinent Ecological Science Center, Fort Collins, Co.
- Boyero L & Bosch J. 2004. The effect of riffle-scale environmental variability on macroinvertebrate assemblages in a tropical stream. *Hidrobiologia* **524**: 125-132.
- Clifford, H. F., H. Hamilton, and B. A. Killins. 1979. Biology of the mayfly *Leptophlebia cupida* (Say) (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Canadian Journal of Zoology* **57**:1026-1045.
- Cummins, K. W., and J. C. Wuycheck 1971. Caloric equivalents for investigations in ecological energetics. International association of theoretical and applied limnology. Communications No. 18, Stuttgart, Germany.
- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, and C. W. Robledo 2010. InfoStat manual. Grupo InfoStat, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Endesa Chile 2005. Monitoreo de la biota y calidad del agua en la cuenca alta del río Bío-Bío. Centrales hidroeléctricas Pangué y Ralco. Primer trimestre de 2005. 178 pp.
- García, A., K. Jorde, E. Habit, D. Caamaño, and O. Parra. 2011. Downstream environmental effects of dam operations: changes in habitat quality for native fish species. *River Research and Applications* **27**:312-327.
- Habit, E. 1998. Análisis de la dieta de *Percilia gillissi* en ambientes de río y canales de riego (cuenca del río Itata, Chile). *Theoria* **7**:33-46.
- Habit, E., and M. C. Belk. 2007. Threatened fishes of the world: *Percilia irwini* (Eigenmann 1927)(Perciliidae). *Environmental Biology of Fishes* **78**:213-214.
- Jacobs, J. 1974. Quantitative measurement of food selection: a modification of the forage ratio and Ivlev's electivity index. *Oecologia* **14**:413-417.
- Jorde, K. 1997. Ökologisch begründete, dynamische Mindestwasserregelungen bei Ausleitungskraftwerken. Universität Stuttgart, Stuttgart, Germany 217-237.
- Lauters, F., P. Lavandier, P. Lim, C. Sabaton, and A. Belaud. 1996. Influence of hydropeaking on invertebrates and their relationship with fish feeding habits in a Pyrenean river. *Regulated Rivers: Research & Management* **12**:563-573.
- Logan, P., & Brooker, MP. 1983. The macroinvertebrate faunas of riffles and pools. *Water Research* **17**: 263-270.
- MINSEGPRES, Ministerio Secretaría General de la Presidencia. 2008. Nómina para el tercer proceso de clasificación de especies según su estado de conservación. En: *Diario oficial de la República de Chile, lunes 30 de junio de 2008*. 2008.
- Miserendino, M. 2001. Length-mass relationships for macroinvertebrates in freshwater environments of Patagonia (Argentina). *Ecología Austral* **11**:3-8.
- Mouton, A.M., Schneider, M., Depestele, J., Goethals, P.L.M., de Pauw, N. 2007. Fish habitat modelling as a tool for river management. *Ecological Engineering* **29**: 315-325.

- Parasiewicz, P. 2003. Upscaling: Integrating Habitat Model into River Management. *Canadian Water Resources Journal* 28:1-17.
- Parkinson, S. 2007. Habitat metrics to assess the behavior of white sturgeon in a regulated river. Dissertation. University of Idaho, Boise, ID.
- Robinson, C.T., Aebischer, S., & Uehlinger, U. 2004. Immediate and habitat-specific responses of macroinvertebrates to sequential, experimental floods. *Journal of North American Benthological Society* 23(4): 853-867.
- Smock, L. 1996. Macroinvertebrate movements: Drift, colonization, and emergence. En: Hauer, F.R. & Lamberti G.A. (eds.) *Methods in Stream Ecology* pp. 371-390. Academic Press, London.
- Waters, T. F. 1972. The drift of stream insects. *Annual Review of Entomology* 17:253-272.



**Anexo C2:** Número de macroinvertebrados colectados en bentos, deriva y contenido estomacal de *Percilia irwini*.

Tabla 2.4: Número de macroinvertebrados bentónicos colectados en cada celda.

Orden	Familia	Celda A				Celda B				Celda C				Celda D				Celda E				Celda F				Total				
		1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	1	2	3	4	N
Diptera	Chironomidae	4	1	1	4	5	7	3	1	6	11	20	58	23	1	1	1	6	3	1	1	1	3	1	1	1	158	16,1		
Diptera	Simuliidae										1	1	19	3													24	2,4		
Diptera	Tipulidae	3	3	1	1	3	4	6	3			2	1	11													38	3,9		
Trichoptera	Hydropsychidae	26	31	35	17	19	10	21	23	9	15	40	9	5	21	43	43	1				10	26	6	13	423	43,1			
Trichoptera	Hydroptilidae					2																				2	0,2			
Trichoptera	Hydrobiosidae																	1								1	0,1			
Ephemeroptera	Baetidae	3	1	2		1	1	7		2	14	49	7													87	8,9			
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	2				9	1	4	3	4	14	3	1	3	4	1	1	2	5			6	6	1	6	76	7,7			
Coleoptera	Acaro													3	1											4	0,4			
Coleoptera	Elmidae	1	2	2	1	1	1	1	1									2	1			1				12	1,2			
Mollusca	Ancylidae																	2				3				5	0,5			
Mollusca	Physidae	3	3	12	3	13	3	8	9	1	1	8	3					5	4	6		6	11	1	1	100	10,2			
Mollusca	Chilimidae	1	1	1	2	4	1	2	1					1				1	4							19	1,9			
Mollusca	Amnicolidae					1	3	2																		6	0,6			
Crustacea	Aeglidae	1	1	5	3	4	2	1	2													1	1			21	2,1			
Lumbriculida	Oligochaeta																	5	1							6	0,6			
<b>Total</b>		41	43	58	34	54	27	49	58	17	17	68	17	19	61	177	89	7	9	25	9	26	48	7	22	982	100,0			



Tabla 2.5: Número de macroinvertebrados colectados cada dos horas en deriva en la celda A.

Orden	Familia	*												Total	
		16:00	18:00	20:00	22:00	24:00	02:00	04:00	06:00	08:00	10:00	12:00	14:00		
Diptera	Chironomidae	12	19		4			45	12	9	13	8		122	22,3
Diptera	Tipulidae											1		1	0,2
Diptera	Simuliidae	2			1			9	9	6		3		21	3,8
Diptera	Psycholidae										1			1	0,2
Trichoptera	Hydropsychidae	12	33		1			66	6	3	7	20		148	27,1
Trichoptera	Hydrobiosidae	5	14											19	3,5
Trichoptera	Hydroptilidae		1											1	0,2
Trichoptera	Polycentropodidae		2											2	0,4
Trichoptera	Glossosomatidae													0	0,0
Ephemeroptera	Baetidae	1	22					15	21		3	4		66	12,1
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	1	7		8			24	6	6	8	5		65	11,9
Plecoptera	-	1												1	0,2
Amphipoda	Hyalellidae													0	0,0
Lumbriculida	Oligochaeta	1						54			7	2		61	11,2
Acari	Hygrobatiidae													3	0,5
Araneae	Indeterminado													0	0,0
Basomatophora	Physidae			2				3	6	3				14	2,6
Basomatophora	Ancyliidae													0	0,0
Basomatophora	Chilimidae													0	0,0
Coleptera	Elmidae								3		1			4	0,7
Collembolla	Onychiuridae													0	0,0
Decapoda	Aeglididae	1						6						7	1,3
Hemiptera	Corixidae				1									1	0,2
Hemiptera	Notonectidae													0	0,0
Hemiptera	Belostomatidae													0	0,0
Lumbriculidae	Lumbriculidae				1				6			1		8	1,5
-	Arachnida	1												1	0,2
Total		37	98	-	18	-	-	213	69	27	40	44	-	546	,00

\*No se muestreó o las muestras se deterioraron.

Tabla 2.6: Número de macroinvertebrados colectados cada dos horas en deriva en la celda B.

Orden	Familia	*												Total
		16:00	18:00	20:00	22:00	24:00	02:00	04:00	06:00	08:00	10:00	12:00	14:00	
Diptera	Chironomidae	5	14		22		12	12	15	4	7		108	24,5
Diptera	Tipulidae										3		3	0,7
Diptera	Simuliidae				1		3	12			1		19	4,3
Diptera	Psycholidae												0	0,0
Trichoptera	Hydropsychidae	5	6		3		9	3		3			30	6,8
Trichoptera	Hydrobiosidae												1	0,2
Trichoptera	Hydroptilidae												1	0,2
Trichoptera	Polycentropodidae												0	0,0
Trichoptera	Glossosomatidae												0	0,0
Ephemeroptera	Baetidae		9				12	24		5	3		68	15,5
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	2	4		16		30	27		2	3		85	19,3
Plecoptera	-												0	0,0
Amphipoda	Hyalellidae												0	0,0
Lumbriculida	Oligochaeta						63			1			64	14,5
Acari	Hygrobatidae	2									1		4	0,9
Araneae	Indeterminado												0	0,0
Basomatophora	Physidae				14				6				23	5,2
Basomatophora	Ancylidae												0	0,0
Basomatophora	Chiliniidae												3	0,7
Coleptera	Elmidae												8	1,8
Collembolla	Onychiuridae												0	0,0
Decapoda	Aeglidae												0	0,0
Hemiptera	Corixidae												0	0,0
Hemiptera	Notonectidae												0	0,0
Hemiptera	Belostomatidae												0	0,0
Lumbriculidae	Lumbriculidae							18				2	20	4,5
-	Arachnida	3											3	0,7
Total		18	34	-	71	-	132	96	24	15	23	-	440	,00

\*No se muestreó o las muestras se deterioraron.





Tabla 2.9: Número de macroinvertebrados colectados cada dos horas en deriva en la celda E.

Orden	Familia	16:00 18:00 20:00 22:00 24:00 02:00 04:00 06:00 08:00 10:00 12:00 14:00												Total	N	%
		16:00	18:00	20:00	22:00	24:00	02:00	04:00	06:00	08:00	10:00	12:00	14:00			
Diptera	Chironomidae			12		1	1	1	3		10	2	3	32	20,5	
Diptera	Tipulidae			1		1								1	0,6	
Diptera	Simuliidae			1	1									2	1,3	
Diptera	Psycholidae													0	0,0	
Trichoptera	Hydropsychidae	1		1	1	1				3	3			12	7,7	
Trichoptera	Hydrobiosidae													0	0,0	
Trichoptera	Hydroptilidae			2										2	1,3	
Trichoptera	Polycentropodidae													0	0,0	
Trichoptera	Glossosomatidae													0	0,0	
Ephemeroptera	Baetidae	1		1	1	1				1	1			6	3,8	
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	5	2	1	1	1				11	1			22	14,1	
Plecoptera	-			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	
Amphipoda	Hyalellidae			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0	
Lumbriculida	Oligochaeta			0	0	0	15	0	0	1				16	10,3	
Acari	Hygrobatidae			1	0	0	8	0	0	1				10	6,4	
Araneae	Indeterminado			0	0	0	0	0	0	0				0	0,0	
Basomatophora	Physidae	2	7	2	1	2				2				16	10,3	
Basomatophora	Ancyliidae			0	0	0	0	0	0					0	0,0	
Basomatophora	Chilimidae			0	0	0	0	0	0					0	0,0	
Coleptera	Elmidae	1	2	2	1	1			1	1				5	3,2	
Collembolla	Onychiuridae	1	2	2	1	1					1			4	2,6	
Decapoda	Aeglididae	1							1					2	1,3	
Hemiptera	Corixidae			2	1	2								5	3,2	
Hemiptera	Notonectidae	1												1	0,6	
Hemiptera	Belostomatidae	5												5	3,2	
Lumbriculidae	Lumbriculidae			5	8	8						2		15	9,6	
-	Arachnida													0	0,0	
Total		0	1	30	18	14	13	31	1	30	7	3	8	156	,00	

Tabla 2.10: Número de macroinvertebrados colectados cada dos horas en deriva en la celda F.

Orden	Familia	*												Total	
		16:00	18:00	20:00	22:00	24:00	02:00	04:00	06:00	08:00	10:00	12:00	14:00		
Diptera	Chironomidae													48	20,6
Diptera	Tipulidae			10	24	1	6	3	2	1	1	1		0	0,0
Diptera	Simuliidae			1										1	0,4
Diptera	Psycholidae													0	0,0
Trichoptera	Hydropsychidae			1		1		2	1					5	2,1
Trichoptera	Hydrobiosidae													0	0,0
Trichoptera	Hydroptilidae					2		1						3	1,3
Trichoptera	Polycentropodidae													0	0,0
Trichoptera	Glossosomatidae				1		1							2	0,9
Ephemeroptera	Baetidae	3		1	1	4	3	3	1	1				13	5,6
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	14		12	3	3	9	1	1	1				44	18,9
Plecoptera	-			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
Amphipoda	Hyalellidae			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
Lumbriculida	Oligochaeta			3	0	0	20	1	1	1				21	9,0
Acari	Hygrobatidae			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	4	1,7
Araneae	Indeterminado			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
Basomatophora	Physidae			29	3	2	6	1	1					42	18,0
Basomatophora	Ancyliidae			0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0,0
Basomatophora	Chilimidae			1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	2	0,9
Coleptera	Elmidae					1			1					2	0,9
Collembolla	Onychiuridae			1	1	1	1	1	1					4	1,7
Decapoda	Aeglidae	2		2										2	0,9
Hemiptera	Corixidae	1		2	2									5	2,1
Hemiptera	Notonectidae													0	0,0
Hemiptera	Belostomatidae	2												2	0,9
Lumbriculidae	Lumbriculidae			7	6	14	6	6						33	14,2
-	Arachnida													0	0,0
Total		-	-	35	80	18	22	47	17	8	5	1	-	233	100,0

\*No hubo deriva en caudal bajo.

Tabla 2.11: Número de macroinvertebrados en el contenido estomacal de los 29 *Percilia irwini* colectados.

Orden/clase	Familia	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	%
Diptera	Chironomidae	7		1					9	2	2	2	3	1	3	1	2	3	1	3	1	1	2	1	2						18
Diptera	Ephydriidae												1						1												1
Ephemeroptera	Leptophlebiidae	1	1	1	1	1	1	4	1	3	1	2	1	1		1	1		1	2	2	2	2	1	1	1	1	5	1	21	
Ephemeroptera	Baetidae								1	1		1												2		1				5	
Trichoptera	Hydropsychidae	6	2	8	5	2	5	2	5	5		1	1	1	9	1		3	1	3	1	1	1	1	1	9	1	2	2	9	49
Trichoptera	Leptoceridae								1																						1
Amphipoda	Hyalellidae																														1
Gasteropoda	Chilina										1																				1
Gasteropoda	Ancylidae				1																										1
Nematoda	-					2				1																					3
Total		8	10	9	8	7	5	3	9	12	10	1	4	3	4	3	13	2	1	6	2	3	4	3	10	3	2	7	11		



# Capítulo 3

## Bioenergetic models of the threatened darter *Percilia irwini*

ALEX GARCÍA, CATTERINA SOBENES, EVELYN HABIT & OSCAR LINK

MARINE AND FRESHWATER BEHAVIOUR AND PHYSIOLOGY  
(En revisión)



## ABSTRACT

Standard and active metabolism determine key aspects of the development and survival of fish species. We describe the first bioenergetic model for the standard (SMR) and active (AMR) metabolic rates of the Chilean native darter *Percilia irwini*. Adult individuals (5.5±1.2 cm, 2.1±0.9 g) were tested in a Blaska-type respirometer at 19.5±0.5 °C. Fish held a position by resting on the bottom at low velocities (5 and 15 cm s<sup>-1</sup>) and by swimming at higher velocities (25 and 35 cm s<sup>-1</sup>). SMR=0.166 M<sup>1.39</sup> with an average of 220 mg O<sub>2</sub> h<sup>-1</sup> kg<sup>-1</sup>. Two bioenergetic models for AMR were adjusted. AMR=0.16 M<sup>1.16</sup>U<sup>0.23</sup> at low velocities and AMR=0.026 M<sup>0.77</sup>U<sup>0.97</sup> at higher velocities. Therefore, low velocities have little effect on the active metabolism of this species, but it is the main factor at higher velocities. Metabolic scope per unit weight was larger for smaller individuals, which is consistent with the faster growth of younger individuals.

Keywords: bioenergetic model, respirometer, native fish, darter, *Percilia irwini*, Chile.

## INTRODUCTION

Darters (small perch-like fish) are a common group in Eastern North America (Family Percidae) and South-Central Chile (represented by the endemic Family Perciliidae) that can be found in a broad range of rivers and habitat types as reported by Freeman (1995), Habit and Belk (2007) and Skyfield and Grossman (2008). In particular, *Percilia irwini* is a small (6.0 cm typical total length, 9.6 cm maximum length) percoid present only in the Biobío (24371 km<sup>2</sup>) and Andalién (794 km<sup>2</sup>) River Basins in Chile (Habit and Belk 2007). It is a benthopelagic endangered species in Chile and listed as data deficient by the International Union for Conservation of Nature (UICN 2010, [www.uicnredlist.org](http://www.uicnredlist.org), downloaded on 20<sup>th</sup> April 2011). Currently, dam operations are one of the main threats to this species with temporal changes in habitat quality due to hydropeaking (i.e. sudden flow releases to satisfy peak energy demands), especially in the low flow season in summer (García et al. 2011). Hydropower development started in the Biobío River during 1994 with Pangué (467 MW) dam, followed by Ralco dam in 2004 (690 MW), the recently approved Angostura dam with a planned capacity of 309 MW, and other three dams to come. These large dams have fragmented the river system, and produce daily floods of a few meters due to a hydropeaking operation, which are noticeable approximately 100 km downstream. Despite the relevance of conservation of *P. irwini*, currently there is only one study related to its physiology (aging and growth, Aedo et al. 2009) and there is another about the physiology of its co-generic species *P. gillissi* (endocrine disruption, Chang et al. 2011). Respirometry experiments with individuals of different sizes of *P. irwini* under a wide range of flow velocities provide an important insight into their standard and active metabolic rates, and swimming performance, which can be linked to hydropeaking for a better understanding of their habitat use.

Bioenergetic models have been developed to characterize the Standard Metabolic Rate (SMR) and the Active Metabolic Rate (AMR) of fish. The SMR is the minimum oxygen consumption of an unfed, but not starving, fish at rest (Fry 1947). It can be assessed directly from the oxygen consumption of resting fish or can be derived by extrapolating the relationship between rate of oxygen consumption and swimming to zero activity (Brett 1964, Armstrong and

Hawkins 2008). SMR models are described as an exponential or power function of mass or can be expressed per unit mass as a single value at a given temperature (Beamish 1964, Jobling 1982). AMR is the total cost of swimming, which is composed of the standard metabolic rate and the energy required for the movement (Boisclair and Tang 1993). AMR models are described as a power or exponential function of fish mass and flow velocity (Boisclair and Tang 1993, Ohlberger et al. 2005, Tudorache et al. 2007). Metabolic rates are expressed as the oxygen uptake per unit fish mass per unit time, as  $\mu\text{mol O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ hr}^{-1}$  or  $\text{mg O}_2 \text{ kg}^{-1} \text{ hr}^{-1}$ , but they can also be expressed in energy units by multiplying the oxygen uptake by an oxycaloric factor (i.e.  $14.1 \text{ J mg O}_2^{-1}$  Videler 1993). Metabolic rates of commercial fish have broadly been studied (Metcalf et al. 1995, Shurmann and Stephensen 1997, McCarthy 2000, Enders and Scruton 2005, Armstrong and Hawkins 2008, Seppänen et al. 2009), but assessing such rates in other small fish (*c.a.* 3.0 g) are less common and also become more complex due to the low oxygen consumption rates inherent in small fish and the difficulty of detecting these rates accurately (Maciak and Kanarzewski 2010). The difference between the maximum and minimum levels of activity is called metabolic scope, and determines the maximum amount of energy available for life-sustaining activities (Fry 1971).

Standard and active metabolic rates determine key aspects of fish survival such as maturing, growth, dominance, safeguarding territories, predator-prey interactions, and dispersal (Fry 1947, Videler 1993, Jobling 1994). Maturing and dominance depend on the standard metabolism of fish species, where individuals with larger standard metabolism will mature and grow faster (McCarthy 2000) and will also be more dominant (Metcalf et al. 1995). AMR is directly related to swimming performance, where species better adapted to faster velocities (i.e. more efficient swimming) will have a smaller effect of velocity in their AMR (Ohlberger et al. 2005). Swimming performance depends on physiological and morphological attributes of the species and on environmental factors like temperature, diet, photoperiod, flow conditions, season and water quality; it is directly linked to habitat preferences and lifestyles (Beamish 1964), and determines the distribution and evolutionary fitness of fish species (Videler 1993). The energy associated to active metabolism constitutes a large and variable proportion of fish's energy budget (Boisclair and Tang 1993) that can add up to 40% of their total energy budget (Brett 1970, Jobling 1994, Hölker and Breckling 2002). Species's swimming performance can be associated to energy expenditure under certain hydraulic scenarios, movement patterns such as migrations or to understand its ecological patterns (Facey and Grossman 1990). A greater metabolic scope provides a larger potential for growth and reproduction (von Herbing and White 2002).

This paper describes the first bioenergetic model for the SMR and AMR of the darter *P. irwini*. It indicates the metabolic scope and provides an insight into the swimming performance, which could be related to the fish response to dam operation, the main threat for the conservation of this species.

## METHODS AND MATERIALS

### Fish and holding conditions

Fish were collected from the Biobío River, Chile (UTM 5838399 S, 732808 W) and transported to glass aquariums in the Hydraulics and Environmental Engineering Laboratory, Universidad de Concepción (Chile). Fish were kept for at least five month before the experiments

were performed. Individuals were held in aerated water at natural temperature with a 12:12 hours photoperiod cycle. Fish were fed *ad libitum* with live prey (macroinvertebrates from streams, and *Enchitrea sp.*, *Tenebrio molitor*, and *Eisenia foetida*) three or four times a week (Sobenes unpublished data). Feeding was interrupted 24-36 hr before each experiment (Jobling 1982). Water temperature was kept stable at  $19.5 \pm 1^\circ\text{C}$  for one week before the experiment. Nine darters were tested in this study, ranging from 4.2 to 7.4 cm ( $5.5 \pm 1.2$  cm mean  $\pm$  SD) in total length and from 0.96 to 3.61 g ( $2.1 \pm 0.9$  g mean  $\pm$  SD) in wet weight.

### Swimming respirometry

The experiments were performed in a 2.75 l Blazka-type swimming respirometer (Blazka et al. 1960) immersed in a 140 l bath tank. The respirometer was made of plexiglas<sup>®</sup> and consisted of an outer tube of 40 cm long and 8.89 cm diameter and an inner tube of 26 cm long and 5.71 cm diameter. The upstream half of the respirometer was covered with a black cover to provide shelter to the fish during the experiment (Millidine et al. 2006). Flow velocity inside the respirometer was driven by an electric pump (Little Giant 3E-12NR) controlled with a frequency changer (Siemens, Micromaster 420). Flow velocity inside the inner tube was calibrated with a pitot-static tube set at 2 cm above the base of the inner tube (Saleh 2002). Flow velocity ranged from 0 to 40 cm s<sup>-1</sup> and Reynolds number (Re) ranged from 0 to 23000 (with the diameter of the inner tube as the representative length). Reynolds number is a dimensionless term to describe the turbulence of a flow, where  $Re < 2000$  indicates a laminar flow,  $Re = 2000-3000$  is the threshold from laminar to turbulent flow, and  $Re > 3000$  indicates a turbulent flow (Saleh 2002). A body immersed in a fluid movement (i.e. a fish in the water) will experience more resistance with velocity and intensity of turbulence. Water temperature and oxygen concentration in the respirometer was measured with a fixed StirrOX-G probe coupled to an InoLab Oxi730 oximeter (WTW). The oximeter was connected to a PC and recorded temperature and oxygen concentration every 5 seconds with the software MultiLab<sup>®</sup> pilot (WTW). The oximeter was calibrated weekly at 100% saturation.

### Experimental procedure

The experiments were performed during summer (January and February 2011) at  $19.5 \pm 0.5^\circ\text{C}$ , which is the mean temperature during summer in the habitats occupied by *P. irwini* in the middle Biobío River (personal unpublished data). Rates of oxygen consumption of each individual were computed at flow velocities equal to 5, 15, 25 and 35 cm s<sup>-1</sup>. To evaluate the response of fish to exercise prior to the experiment and to familiarize the fish to the respirometer (Jain et al. 1998), each fish was introduced into the inner tube of the respirometer and was exposed to a series of flow velocities. First, the velocity was set at 2 cm s<sup>-1</sup> during 2 hours. Then, the flow velocity was increased to 5 cm s<sup>-1</sup> for 20 minutes and to further increases of 5 cm s<sup>-1</sup> every 20 minutes (until the capacity of the pump was reached). Fish were left to recover over night at a flow velocity of 2 cm s<sup>-1</sup>, where all individuals naturally settled on the bottom of the respirometer. The next day, the measurements of oxygen consumption were undertaken with one hour of measurement per velocity (from the slowest to the fastest) with a recovering time of 30 minutes at 2 cm s<sup>-1</sup> between measurements. Individuals that were facing opposite to the flow at 5 cm s<sup>-1</sup> were forced to turn (i.e. to face the flow) by increasing the flow velocity up to 15 cm s<sup>-1</sup> for 10 seconds, then the flow velocity was restored to the test velocity to start the measurements. Burst swimming was not a significant factor in these experiments. Aerated water was provided when oxygen concentration decreased to a lower limit of 8 mg l<sup>-1</sup> or the temperature increased 0.5 °C inside the respirometer (generally once at 25 and twice at 35 cm s<sup>-1</sup>). After the last

measurement, the fish was weighed ( $\pm 0.01$  g), measured ( $\pm 1$  mm), returned to its aquarium and fed as usual. Then, a measurement of oxygen consumption without the fish was performed to account for the bacterial respiration. The water used in each experiment was obtained from the same aquarium where the fish were held. The temperature in the immersion tank was maintained constant with a thermostat controlled heater.

### Data analysis

Total respiration ( $R_T$ ,  $\text{mg O}_2 \text{ hr}^{-1} \text{ L}^{-1}$ ) was assessed by a linear regression fitted to the oxygen concentration data against time. The slope of the regression represents the total respiration. Only regressions with a  $R^2 > 0.85$  were considered. The bacterial respiration ( $R_B$ ,  $\text{mg O}_2 \text{ hr}^{-1} \text{ L}^{-1}$ ) was subtracted from the total respiration to obtain the respiration of the fish. Thus, the rate of oxygen consumption rate ( $MO$ , in  $\text{mg O}_2 \text{ hr}^{-1}$ ) of each fish is given by the following equation:

$$MO = (R_T - R_B) V_R \quad (3.1)$$

Where  $V_R$  is the volume of the respirometer (2.75 l). The data of oxygen consumption rates of each fish was tested for normality with the Kolmogorov-Smirnov test. Univariate analysis of variance (ANOVA) and the Tukey multiple comparison test (Zar 1984) were used to examine the differences in weight-specific oxygen consumption rates ( $\alpha=0.01$ ) to check for differences in fish's respiration at different velocities.

### Biological model

Standard metabolic rate (SMR,  $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1}$ ) of each fish was assessed by extrapolating the relationship between the rate of oxygen consumption and swimming velocity to zero activity (Ohlberger et al. 2007). Then, the SMR for *P. irwini* was computed by adjusting a power function to fish mass (Ohlberger et al. 2007), as shown in equation 3.2. The active metabolic rate (AMR,  $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1}$ ) was computed as a power function of fish mass and flow velocity (Boisclair and Tang 1993; Ohlberger et al. 2005), as shown in equation 3.3:

$$\text{SMR} = a M^b \quad (3.2)$$

$$\text{AMR} = c M^d U^e \quad (3.3)$$

Where  $M$  is the mass of the fish (g),  $U$  is the flow velocity ( $\text{cm s}^{-1}$ ),  $a$ ,  $b$ ,  $c$ ,  $d$ , and  $e$  are coefficients. The AMR model was applied to the data recorded at 5 and 15  $\text{cm s}^{-1}$  independently to the data recorded at 25 and 35  $\text{cm s}^{-1}$  to evaluate effects on AMR due to the change in the way the fish held a position. At lower velocities all fish anchored to the respirometer mostly with their tail, pectoral and anal fins, while at larger velocities all fish had to swim mostly by the impulse of their tail fin. The models were (log) linearized (Boisclair and Tang 1993) and the parameters were computed in InfoStat (Di Rienzo et al. 2010).  $R^2$  of the linear regression between observed and predicted values were used for model evaluation. The difference between AMR at 35  $\text{cm s}^{-1}$  and SMR was computed as a rough estimation of the metabolic scope (*i.e.* assuming the AMR at 35  $\text{cm s}^{-1}$  is close to the maximum metabolic rate, MMR). A regression line was fitted to these differences to observe the trend with fish mass.

## RESULTS

All fish rested on the bottom of the respirometer under laminar flow conditions at speeds of  $2 \text{ cm s}^{-1}$ . At  $5 \text{ cm s}^{-1}$  ( $\text{Re}=2855$ ) all individuals held positions by standing on their tail, anal and pelvic fins and showed minimal pectoral fin movements. At  $15 \text{ cm s}^{-1}$  ( $\text{Re}=8565$ ) the pectoral fin movements increased and fish also needed sporadic movements of the tail to hold a position. Then, the swimming activity, i.e. tail beat frequency, increased rapidly at 25 and  $35 \text{ cm s}^{-1}$  ( $\text{Re}=14275$  and  $19985$  respectively). Only one large individual (3.24 g, 7.4 cm) was not able to finish the experiment after 40 minutes of measurement at  $35 \text{ cm s}^{-1}$ .

The data was normally distributed ( $p>0.05$  in all cases). Weight-specific oxygen consumption rates were not different between 5 and  $15 \text{ cm s}^{-1}$  ( $p=0.063$ ) but all other comparisons were statistically different ( $p<0.0001$ ). Oxygen consumption (MO) increases with mass and velocity as shown in Figure 1. The standard metabolic rate of *P. irwini*, defined from the projection of MO to zero velocity, is  $\text{SMR}= 0.166 \text{ M}^{1.39}$  ( $\text{R}^2=0.96$ ).

Fish mass and absolute flow velocity explained 86 and 83% of the variability of the AMR of *P. irwini* at lower and higher velocity, respectively (Table 3.1). AMR models indicate that the cost of holding a position at low velocities is mainly determined by weight, while the cost of swimming at higher velocities is mainly determined by the velocity (Figure 3.2, Table 3.1). Figure 3.2.a shows the graphic representation of the AMR model as a function of mass and velocity. The model of AMR for lower velocities (5 and  $15 \text{ cm s}^{-1}$ , Model 1 in Table 3.1) has an exponent of 1.16 ( $t=15.1$ ,  $p<0.001$ ) for mass and 0.23 ( $t=3.7$ ,  $p<0.001$ ) for velocity, while AMR for higher velocities (25 and  $35 \text{ cm s}^{-1}$ , Model 2 in Table 3.1) has an exponent of 0.77 ( $t=12.9$ ,  $p<0.001$ ) for mass and 0.97 ( $t=5.8$ ,  $p<0.001$ ) for velocity. Figure 3.2.b shows a good adjustment of the models to the observed data. Figure 3.3 shows that smaller individuals spend less energy (i.e. less oxygen consumption) per unit mass at rest ( $0 \text{ cm s}^{-1}$ ), while larger individuals spend less energy per unit mass swimming at large velocities ( $35 \text{ cm s}^{-1}$ ).

Moreover, the difference between the maximum (at  $35 \text{ cm s}^{-1}$ ) and minimum (SMR) weight-specific oxygen consumption rates (*c.a.* metabolic scope) is inversely related to fish mass, and can be represented by the linear equation:  $\Delta\text{MO}=810-153\text{M}$  ( $\text{mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ ) ( $\text{R}^2=0.66$ ,  $\text{F}_{1,17}=32.5$ ,  $p<0.001$ ).

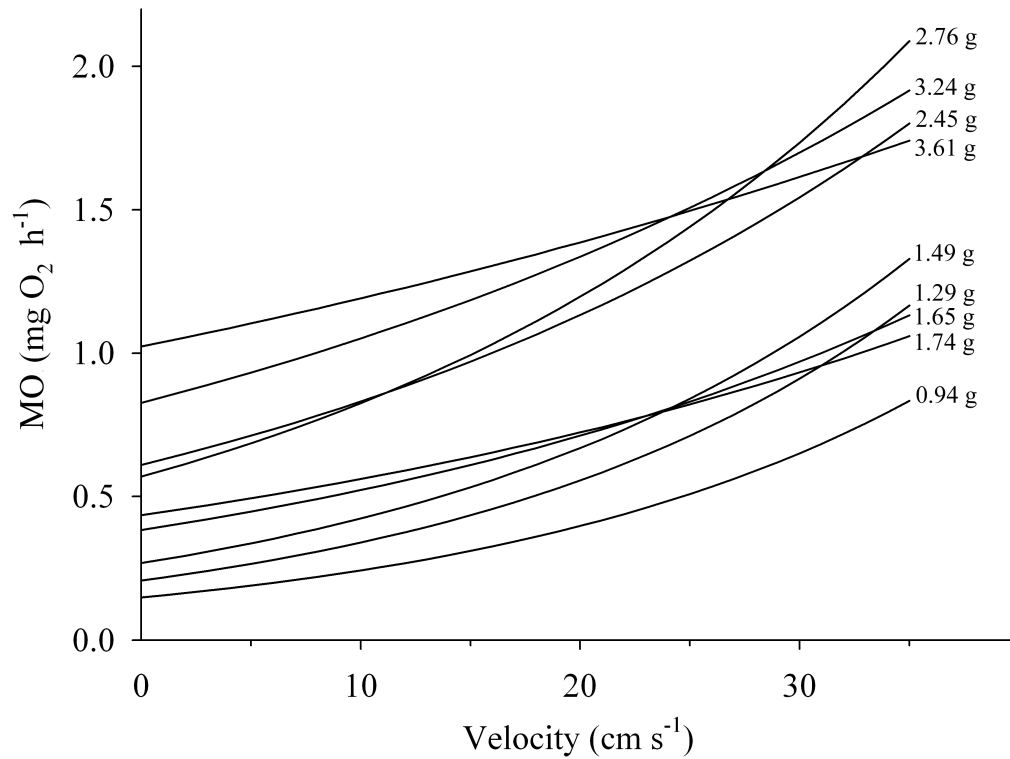


Figure 3.1: Relationship between oxygen consumption (MO) and flow velocity. The projection to zero velocity indicates the standard metabolic rate.

Table 3.1: Models for AMR of *Percilia irwini* ( $p < 0.001$  in both cases).

Model	Estimate	95% CI		Estimate	95% CI		Estimate	95% CI		N	R <sup>2</sup>	F
	<i>c</i> (SE)	Lower	Upper	<i>d</i> (SE)	Lower	Upper	<i>e</i> (SE)	Lower	Upper			
1	0.16 (0.06)	0.12	0.21	1.16 (0.08)	1.01	1.32	0.23 (0.06)	0.11	0.36	45	0.86	128.6
2	0.026 (0.25)	0.008	0.083	0.77 (0.06)	0.65	0.89	0.97 (0.17)	0.63	1.30	42	0.83	98.1

Parameters are shown with their standard errors (SE) and 95% confidence intervals.

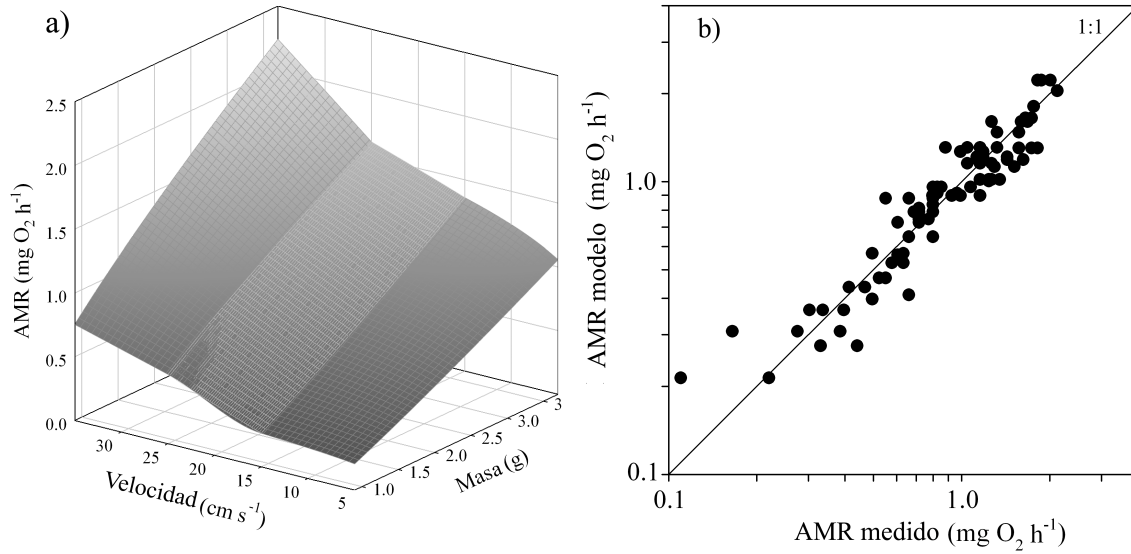


Figure 3.2: a) Models of AMR of *P. irwini* for lower and higher velocity. Model 1 ( $F_{2,42}=128.6$ ,  $p<0.0001$ ,  $R^2=0.85$ ) for velocity  $\leq 15$  cm s<sup>-1</sup> is the right band, and model 2 ( $F_{2,39}=98.1$ ,  $p<0.0001$ ,  $R^2=0.83$ ) for velocity from 25 to 35 cm s<sup>-1</sup> is the left band. The transition zone between both models is shaded in light grey. b) Relationship between observed and predicted AMR of *P. irwini*.

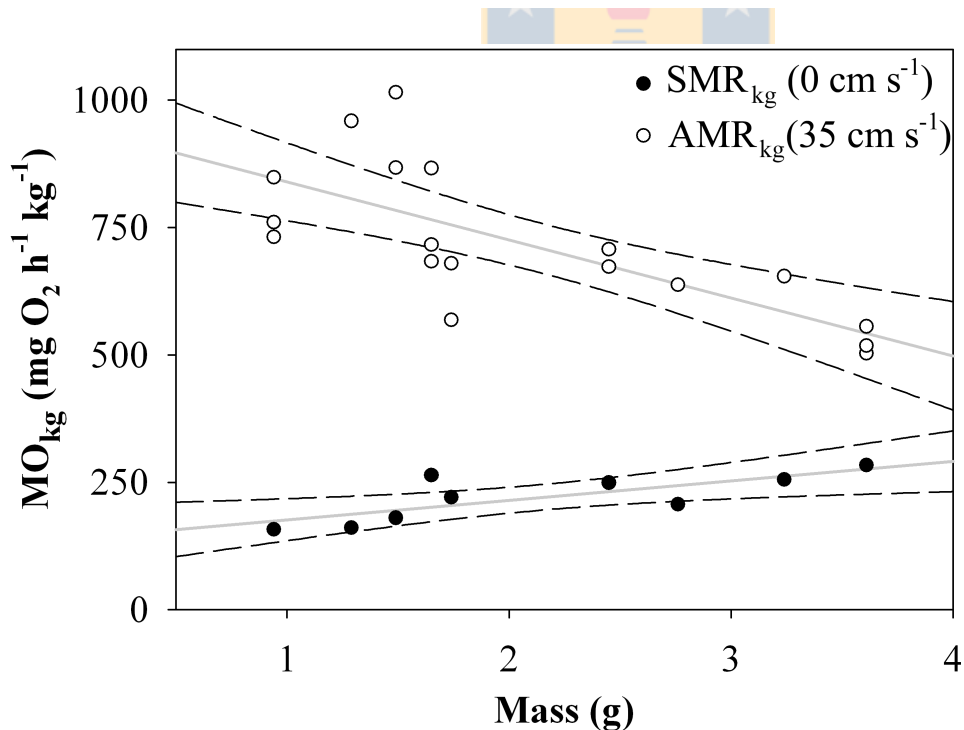


Figure 3.3: Weight-specific MO (MO<sub>kg</sub>) related to fish mass. Solid lines are regressions to the data (for weight-specific SMR and AMR at 35 cm s<sup>-1</sup>) and dashed lines are 95% confidence intervals of the regressions.

## DISCUSSION

The SMR model of *P. irwini* at  $19.5 \pm 0.5$  °C represents the lowest level of metabolism during summer conditions, which can be associated to individuals resting between or under the boulders in the streambed. The Mass's power in the SMR model of *P. irwini*  $b > 1$  indicates that larger individuals spend proportionally more energy in maintenance, which is not common in other fish species (e.g. Hölker 2003, Ohlberger et al. 2007, Armstrong & Hawkings 2008) and can be a physiological adaptation to restrict growth. The average weight-specific SMR for all the individuals tested is  $220 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ , which is similar to the value of  $210 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$  reported for the greensided darter (*Etheostoma blennioides*) at 20°C (Clausen 1936), and comparable to the SMR of other small (<15 cm maximum total length) benthic species like mottled sculpin (*Cottus baird*) with  $210 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$  and longnose dace (*Rhinichthys cataracta*) with  $220 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$ , at 15 °C (Facey and Grossman 1990). Estimations of SMR of other six small (5.9-8.8 cm) darters that inhabits fast and slow flowing habitats are lower and ranged from 100 to  $150 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$  at 20 °C (Ultsch et al. 1978); although these measurements were done in conditions of hypoxia, when fish consume less oxygen. On the other hand, estimation of SMR of water column fishes are in the order of  $112 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$  at 18.6 °C for Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr (Maxime et al 1989) and  $107.3 \text{ mg O}_2 \text{ h}^{-1} \text{ kg}^{-1}$  at 20 °C for pike (*Esox lucius*) (Dolinin 1973). The relatively high SMR of *P. irwini* in summer can be an advantage in developing stages of young individuals, promoting a fast growth, but it may be a disadvantage in large and territorial individuals exposed to limitations in food availability (Cutts et al. 2002).

In earlier studies, the same model for AMR, based on fish mass and flow velocity, explained from 80 to 97% of the variance in net swimming costs of other species (Boisclair and Tang 1993, Ohlberger et al. 2005). These results indicate that swimming speed and fish mass together are appropriate variables to model energetic costs of constant swimming at a certain temperature. This, however, can only be assumed for forced swimming, but remains controversial with respect to spontaneous swimming costs in fishes (Boisclair and Tang 1993; Ohlberger et al. 2005). Anaerobic respiration may be relevant when burst swimming occurs at velocities near fish's maximum attainable velocity (Webb 1971, Facey and Grossman 1990). However, burst swimming was not an important factor in our experiments because it is common that fish get fatigued shortly after burst swimming begins (Facey and Grossman 1990) and only one individual of *P. irwini* got fatigued after 40 minutes swimming at the maximum speed tested.

Energetic costs of *P. irwini* are more influenced by body mass than flow velocity at low velocities ( $\leq 15 \text{ cm s}^{-1}$ ), but the contrary occurs at faster velocities (25 and  $35 \text{ cm s}^{-1}$ ). This is produced by the change in activity that occurs around  $15 \text{ cm s}^{-1}$ , where higher velocities forces *P. irwini* to swim. In the AMR model for *P. irwini* at larger velocities, Mass's power ( $b=0.77$ ) is similar to values reported for carp (*Cyprinus carpio*) ( $d=0.8$ , Ohlberger et al. 2005) and other species ( $d=0.8$ , Boisclair and Tang 1993) and slightly lower than values reported for roach (*Rutilus rutilus*) ( $d=0.93$ , Ohlberger et al. 2005). The rate of increase in AMR with mass smaller than unity means that larger individuals need proportionally less energy to swim than smaller individuals, while larger individuals need proportionally more energy to hold a position. On the other hand, velocity's power for *P. irwini* ( $e=0.97$ ) swimming at larger velocities (25 and  $35 \text{ cm s}^{-1}$ ) is larger than reports for roach ( $e=0.6$ ), similar to carp ( $e=0.95$ ) (Ohlberger et al. 2005) and smaller than other species' ( $e=1.21$ ) (Boisclair and Tang 1993). A lower velocity exponent



indicates that the species are better adapted to a fast swimming performance. Thus, *P. irwini* would have a performance similar to carp when swimming, but would be minimally affected by velocity when holding a position at slow velocities.

*Percilia irwini* can be found in larger abundances in riffles and rapids in the middle Biobío River (García et al. 2011) and has been described as a good swimmer over short distances (Ruiz et al. 1993). Although, the maximum swimming capacity of only one individual was reached in this experiment, it is not likely that this species can swim for long periods of time at velocities much larger than the maximum velocities tested here. This means that the individuals observed in riffles and rapids (i.e. flow velocities up to  $1.5 \text{ m s}^{-1}$ ) necessarily spend most of the time within the boulders or at a short distance above the streambed (as a benthic species) within low flow velocities and low turbulence. This was also concluded by Carlson and Lauder (2011) after performing a series of experiments on station holding conditions of the darter *Etheostoma tetrazonum* (standard length =  $63.7 \pm 2.4 \text{ mm}$ ) over different substrates at velocities up to  $31 \text{ cm s}^{-1}$ . Their results show that the height of the darters ( $< 1.5 \text{ cms}$ ) is embedded within the boundary layer (c.a.  $2.0 \text{ cm}$ ) generated over rock (gravel) substratum, and therefore the individuals can hold a position in this region by the friction generated with their tail, anal and pelvic fins. Other normal activities like hunting, or chasing competitors in riffles are likely to include a major component of anaerobic movements (burst) as seen in aquariums, but such measurements are beyond the scope of our experiment and should be further analyzed.

Within the conditions of this experiment, smaller individuals show a larger metabolic scope (per unit mass), which is associated to a larger potential for growth and reproduction (von Herbing and White 2002). Aedo et al. (2009) reported a faster growth of *P. irwini* of one and two years and a slower growth afterwards, which is consistent with our findings of metabolic scope. Reproduction of *P. irwini* has not been documented, but reports of other similar darters like orangethroat darter (*Etheostoma spectabile*), greenthroat darter (*Etheostoma lepidum*) (Hubbs et al. 1968), and rainbow darter (*Etheostoma caeruleum*) (Fuller 1998) indicate that larger females invest more energy in offspring than in their own growth. Nevertheless, the total energy available (per unit mass) for growth and reproduction combined is larger in smaller individuals.

Studies of the eco-physiology of fish species can indicate the effects of some variables that determine key aspects of swimming performance (Ohlberger et al. 2007). Although, the transferability of swimming test from laboratory to nature have been questioned (Plaut 2001, Nelson et al. 2002), this type of controlled experiments have shown insights to understand part of the ecology and behavior of several fish species (Beamish 1964, Facey and Grossman 1990, Boisclair and Tang 1993, Ohlberger et al. 2005, 2007, Armstrong and Hawkins 2008).

*Percilia irwini* is commonly resting on the gravel in riffles, spending a minimal amount of energy, and it is likely that they simply wait for macroinvertebrates to prey on (as seen in aquariums). This predation strategy of “sit and wait” has been described for other species as an efficient way to optimize the energy budget (Katano 1995, Metcalfe et al. 1997, Katano and Aonuma 2000). For darters in particular, their small size, as a possible adaptation to fast flowing systems (Carlson and Lauder 2011) with potentially less predators, combined with a reduction in energy expenditure by holding a position (observed at velocities  $\leq 15 \text{ cm s}^{-1}$ ) can be an explanation of their high abundances in such (and other) types of habitats. Nevertheless, under daily unsteady flow conditions, produced by hydropeaking dam operation, the increase in the

flow will produce an increase of the water velocity all across the water column and will certainly decrease the height of the boundary layer, with a potential exposure of darters to larger velocities, turbulence and drag forces. This situation may not wash individuals downstream, but will increase the energy needed by the fish to hold the same position and to perform other activities. Therefore, the hydropeaking dam operation may impose a real threat to this (and other) species that could be noticeable at the individual level. A reduction in the energy budget of individual fish will diminish their potential for growth and/or reproduction with negative consequences at the population level in the long term.

### ACKNOWLEDGEMENT

The authors want to thank to the Consejo Nacional de Investigación, Ciencia y Tecnología CONICYT for the funding provided through the doctoral fellowships D-21070133 and D-21080436, and the project CONICYT AT-24091002.

### REFERENCES

- Aedo, J. R., M. C. Belk, and E. M. Habit. 2009. Geographic variation in age, growth and size structure of *Percilia irwini* from south-central Chile. *Journal of Fish Biology* 74:278-284.
- Armstrong, J. D., and L. A. Hawkins. 2008. Standard metabolic rate of pike, *Esox lucius*: variation among studies and implications for energy flow modelling. *Hydrobiologia* 601:83-90.
- Beamish, F. W. H. 1964. Respiration of fishes with special emphasis on standard oxygen consumption: influence of weight and temperature on respiration of several species. *Canadian Journal of Zoology* 42:177-188.
- Blazka, P., M. Volf, and M. Celepa. 1960. A new type of respirometer for determination of the metabolism of fish in an active state. *Physiologia Bohemoslovenica* 9:553-558.
- Boisclair, D., and M. Tang. 1993. Empirical analysis of the influence of swimming pattern on the net energetic cost of swimming in fishes. *Journal of Fish Biology* 42:169-183.
- Brett, J. R. 1964. The respiratory metabolism and swimming performance of young sockeye salmon. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 21:1183-1226.
- Brett, J. R. 1970. Fish - the energy cost of living. In: McNeil, W.J. (Ed.) *Marine agriculture* pp. 37-52. Oregon State University Press.
- Carlson, R. L., and G. V. Lauder. 2011. Escaping the flow: boundary layer use by the darter *Etheostoma tetrazonum* (Percidae) during benthic station holding. *The Journal of experimental biology* 214:1181-1193.
- Chiang, G., M. E. McMaster, R. Urrutia, M. F. Saavedra, J. F. Gavilán, F. Tuca, R. Barra, and K. R. Munkittrick. 2011. Health status of native fish (*Percilia gillissi* and *Trichomycterus areolatus*) downstream of the discharge of effluent from a tertiary-treated elemental chlorine-free pulp mill in Chile. *Environmental Toxicology* 9999:1-17.
- Clausen, R. G. 1936. Oxygen consumption in fresh water fishes. *Ecology* 17:216-226.
- Cutts, C. J., N. B. Metcalfe, and A. C. Taylor. 2002. Juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) with relatively high standard metabolic rates have small metabolic scopes. *Functional Ecology* 16: 73-78.

- Di Rienzo, J. A., F. Casanoves, M. G. Balzarini, L. Gonzalez, M. Tablada, and C. W. Robledo 2010. InfoStat manual. Grupo InfoStat, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Dolinin, V. A. 1973. The rate of basal metabolism in fish. *Journal of Ichthyology* 13:430-438.
- Enders, E. C., and D. A. Scrutton 2005. Compilation of existing literature data on the standard and routine metabolic rate of Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Canadian Data Report of Fisheries and Aquatic Sciences* 1176: v + 43 p.
- Facey, D. E., and G. D. Grossman. 1990. The metabolic cost of maintaining position for four North American stream fishes: effects of season and velocity. *Physiological Zoology* 63:757-776.
- Freeman, M. 1995. Movements by two small fishes in a large stream. *Copeia* 1995:361-367.
- Fry, F. E. J. 1947. Effects of the environment on animal activity. University of Toronto Studies Biological Series 55:1-62.
- Fry, F. E. J. 1971. The effect of environmental factors on the physiology of fish. In: Hoar WE, Randall DJ (Eds), *Fish physiology* pp. 1-98. New York.
- Fuller, R. C. 1998. Fecundity estimates for rainbow darters, *Etheostoma caeruleum*, in southwestern Michigan. *Ohio Journal of Science* 98:2-5.
- García, A., K. Jorde, E. Habit, D. Caamaño, and O. Parra. 2011. Downstream environmental effects of dam operations: changes in habitat quality for native fish species. *River Research and Applications* 27:312-327.
- Habit, E., and M. C. Belk. 2007. Threatened fishes of the world: *Percilia irwini* (Eigenmann 1927)(Perciliidae). *Environmental Biology of Fishes* 78:213-214.
- Hubbs, C., M. M. Stevenson, and A. E. Peden. 1968. Fecundity and egg size in two central Texas darter populations. *The Southwestern Naturalist* 13:301-323.
- Jain, K. E., I. K. Birtwell, and A. P. Farrell. 1998. Repeat swimming performance of mature sockeye salmon following a brief recovery period: a proposed measure of fish health and water quality. *Canadian Journal of Zoology* 76:1488-1496.
- Jobling, M. 1982. A study of some factors affecting rates of oxygen consumption of plaice, *Pleuronectes platessa* L. *Journal of Fish Biology* 20:501-516.
- Jobling, M. 1994. *Fish bioenergetics*. Chapman & Hall, London.
- Katano, O. 1996. Foraging tactics and home range of dark chub in a Japanese river. *Oecologia* 106:199-205.
- Katano, O., and Y. Aonuma. 2001. Negative effect of ayu on the growth of omnivorous pale chub in experimental pools. *Journal of Fish Biology* 58:1371-1382.
- Maciak, S., and M. Konarzewski. 2010. Repeatability of standard metabolic rate (SMR) in a small fish, the spined loach (*Cobitis taenia*). *Comparative biochemistry and physiology. Part A, Molecular & integrative physiology* 157:136-141.
- Maxime, V., G. Boeuf, J. P. Pennec, and C. Peyraud. 1989. Comparative study of the energetic metabolism of Atlantic salmon (*Salmo salar*) parr and smolt. *Aquaculture (Amsterdam, Netherlands)* 61:1423-1432.
- McCarthy, I. D. 2000. Temporal repeatability of relative standard metabolic rate in juvenile Atlantic salmon and its relation to life history variation. *Journal of Fish Biology* 57:224-238.
- Metcalfe, N. B., A. C. Taylor, and J. E. Thorpe. 1995. Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behavior* 49:431-436.
- Metcalfe, N. B., S. K. Valdimarsson, and N. H. Fraser. 1997. Habitat profitability and choice in a sit-and-wait predator: juvenile salmon prefer slower currents on darker nights. *Journal of Animal Ecology* 66:866-875.

- Millidine, K. J., J. D. Armstrong, and N. B. Metcalfe. 2006. Presence of shelter reduces maintenance metabolism of juvenile salmon. *Functional Ecology* 20:839-845.
- Nelson, J. A., P. S. Gotwalt, S. P. Reidy, and D. M. Webber. 2002. Beyond U-crit: matching swimming performance test to the physiological ecology of the animal, including a new fish 'drag strip'. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A.* 133:289-302.
- Ohlberger, J., G. Staaks, and F. Hölker. 2007. Effects of temperature, swimming speed and body mass on standard and active metabolic rate in vendace (*Coregonus albula*). *Journal of Comparative Physiology B* 177:905-916.
- Ohlberger, J., G. Staaks, P. L. van Dijk, and F. Hölker. 2005. Modelling energetic costs of fish swimming. *Journal of Experimental Zoology* 303:657-664.
- Plaut, I. 2001. Critical swimming speed: its ecological relevance. *Comparative Biochemistry and Physiology. Part A* 131:31-50.
- Ruiz, V. H. 1993. Ictiofauna del Río Andalién (Concepción, Chile). *Gayana Zoología* 57:109-278.
- Saleh, J. M. 2002. *Fluid flow handbook*. McGraw-Hill, New York.
- Seppänen, E., J. Piironen, and H. Huuskonen. 2009. Standard metabolic rate, growth rate and smolting of the juveniles in three Atlantic salmon stocks. *Boreal Environmental Research* 14:369-381.
- Shurmann, H., and J. F. Steffensen. 1997. Effects of temperature, hypoxia and activity on the metabolism of juvenile Atlantic cod. *Journal of Fish Biology* 50:1166-1180.
- Skyfield, J. P., and G. D. Grossman. 2008. Microhabitat use, movements and abundance of gilt darters (*Percina evides*) in southern Appalachian (USA) streams. *Ecology of Freshwater Fish* 17:219-230.
- Sobenes, C., A. García, E. Habit, and O. Link. *Mantención de peces nativos dulceacuícolas en cautiverio: un aporte a su conservación ex situ*. *Latin American Journal of Aquatic Research*, *in press*.
- Tudorache, C., R. Blust, and G. De Boeck. 2007. Swimming capacity and energetics of migrating and non-migrating morphs of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. and their ecological implications. *Journal of Fish Biology* 71:1448-1456.
- Ultsch, G. R., H. Boschung, and M. J. Ross. 1978. Metabolism, critical oxygen tension, and habitat selection in darters (*Etheostoma*). *Ecology* 59:99-107.
- Videler, J. J. 1993. *Fish swimming*. Chapman & Hall, London.
- von Herbing, I. H., and L. White. 2002. The effects of body mass and feeding on metabolic rate in small juvenile Atlantic cod. *Journal of Fish Biology* 61:945-958.
- Webb, P. W. 1971. The swimming energetics of trout. II. Oxygen consumption and swimming efficiency. *Journal of Experimental Biology* 55:521-540.
- Zar, M. G. 1984. *Biostatistical analysis*. New Jersey. Prentice-Hall, 718p.

# Capítulo 4

**Uso de hábitat y movilidad de peces nativos en un régimen de caudales alterado en el río Biobío**



## RESUMEN

La disponibilidad de hábitat para las especies de peces nativos que ocupan la zona media del río Biobío presenta variaciones diarias mayores a las del sistema fluvial en la condición natural debido a la operación de represas en la parte alta de la cuenca. Para analizar la respuesta de peces nativos a estas variaciones, se estudió el uso de hábitat y la movilidad de dos especies nativas en un tramo de 800 m<sup>2</sup> en la zona de hiporitrón del Biobío. Se caracterizó la hidráulica de seis celdas con distintas características físicas para un rango de caudales de 78 a 249 m<sup>3</sup>/s. En cada celda se muestreó por períodos de 15 minutos con pesca eléctrica. Se realizó un total de 18 eventos de pesca durante el día y la noche, incluyendo cinco pulsos de caudal. Los peces fueron marcados con pintura de elastómero en una posición específica asociada a la celda y hora de pesca, y los peces de más de 3 g además fueron inyectados con un PIT tag. Se capturó y marcó un total de 1227 *Percilia irwini* y 771 *Trichomycterus areolatus*. De éstos, se recapturó 195 (46 adultos) *P. irwini* y 46 (11 adultos) *T. areolatus*. Los juveniles de ambas especies fueron más abundantes y más móviles que los adultos. Además, se observa un aumento significativo en la abundancia de peces durante la noche, el cual no está relacionado con cambios de caudal. Por otro lado, ambas especies utilizan hábitats similares a los descritos en condiciones naturales de caudal, y la movilidad de los peces no se relacionó con los pulsos de caudal producidos por las represas. Por lo tanto, para las variaciones de caudal evaluadas en este estudio, no se puede concluir que la operación de las represas tenga un efecto significativo en el uso de hábitat y la movilidad de estas especies nativas.

Palabras clave: Centrales hidroeléctricas, *P. irwini*, *T. areolatus*, peces adultos y juveniles.

## INTRODUCCIÓN

Los peces de agua dulce se han adaptado a la magnitud, frecuencia, duración, periodicidad y tasa de cambio de los caudales naturales estacionales (Junk et al. 1989), cambiando de hábitat temporal y espacialmente de acuerdo a sus requerimientos y a la disponibilidad de hábitat. Sin embargo, los cambios hechos por el hombre a los cuerpos de agua pueden producir cambios relevantes en los ríos en cuanto a la calidad y cantidad del agua, morfología y vegetación ribereña (Cushman 1985; Ligon et al. 1995). En particular, las modificaciones al régimen de caudal han afectado a poblaciones de peces por largo tiempo en todo el mundo (Bain et al. 1988; Freeman et al. 2001; de Mérona et al. 2005; Irvine et al. 2008), reduciendo la disponibilidad y el acceso a hábitats adecuados (Lucas & Baras 2000; Vehanen et al. 2003). La generación hidroeléctrica con represas de embalse es una de las actividades económicas que más afecta los regímenes de caudal. Este tipo de represas por lo general opera de punta, es decir, produce pulsos de caudal para generar más electricidad cuando la demanda energética aumenta, lo que puede causar cambios en el comportamiento, abundancia de poblaciones, diversidad de especies y en la productividad de los cuerpos de agua. Así, dependiendo de la frecuencia y magnitud de las fluctuaciones de caudal (caracterizado como cambios en la profundidad y velocidad del flujo), los peces pueden ocupar hábitats que no sean adecuados durante algún período, o moverse desde un hábitat que deja de ser idóneo temporalmente (durante el pulso de caudal) a otro que se vuelve idóneo (Kraft 1972). Por lo tanto, es necesario caracterizar los efectos de la regulación del caudal sobre el uso de hábitat y el

comportamiento de los peces para poder implementar regímenes de caudal controlados que estén de acuerdo con un desarrollo sustentable (Bunt et al. 1999).

El grupo de peces que ha recibido mayor atención en relación a esta temática es el de los salmónidos, a pesar de que las especies de tamaño pequeño, sin interés comercial, son el componente principal en muchos cauces y por lo tanto deben ser considerados en los estudios de este tipo (Grossman et al. 1998). Las fluctuaciones de caudal efectivamente tienen un efecto en el comportamiento de salmónidos (Scruton 2003), pero no existe información sobre cómo reaccionan las especies nativas chilenas a fluctuaciones de caudal. Muchas de estas especies son endémicas debido al aislamiento geográfico del país y por lo tanto tienen un alto interés para la conservación de la biodiversidad. Además, la cantidad de represas construidas y/o aprobadas en Chile entre 2004 y 2010, equivale a todas las construidas previamente, lo que se traduce en un aumento significativo en la cantidad de ríos con regímenes de caudal intervenidos a lo largo del país. Consecuentemente, existe una necesidad creciente por información sobre el efecto de los cambios artificiales de caudal sobre las poblaciones acuáticas.

Estudios previos en el río Biobío, en el centro sur de Chile, muestran que las fluctuaciones de caudal producidas por represas producen cambios drásticos en la disponibilidad de hábitat para todas las especies de peces en la zona media del río (García et al. 2011). Este río tiene la mayor riqueza de especies de todos los ríos de Chile y es uno de los más importantes para uso humano en el país (Habit et al. 2006). Dos represas ubicadas en la parte alta de la cuenca del Biobío operan como centrales de punta, produciendo cambios en la profundidad y velocidad del río mayores que en condiciones naturales. García et al. (2011) no sólo observaron cambios en la disponibilidad de hábitat para los peces, sino también en la idoneidad del hábitat debido a los pulsos de caudal. Consecuentemente, es necesario determinar si existe una relación entre la variación de hábitat producida por la operación de represas con el uso de hábitat y el comportamiento de los peces, debido a que esta información es crucial para el manejo y la conservación de poblaciones de peces que habitan en ríos sujetos a pulsos de caudal (Lauters et al. 1996; Valentin et al. 1996; Scruton et al. 2003; Habit et al. 2006).

Las especies ícticas más comunes en la zona media del Biobío son la especie bentopelágica *Percilia irwini* Eigenmann, 1927 y la especie bentónica *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1848 (Habit et al. 2006; García et al. 2011). Como la mayoría de las especies nativas Chilenas, estas dos especies son de tamaño pequeño y están clasificadas como vulnerable o en peligro (MINSEGPRES 2008) debido a su alto endemismo y distribución reducida. *Percilia irwini* (96 mm de longitud máxima, 60 mm de longitud típica) es encontrada frecuentemente en hábitats someros ( $< 1\text{ m}$ ) y de velocidad baja ( $< 0,5\text{ m s}^{-1}$ ) como pozones y rápidos con bolones, grava o parches de arena (Habit & Belk 2007). La movilidad de *P. irwini* aún no se conoce, pero se ha reportado que *Percilia gillissi* Girard 1854 presenta movimientos locales con eventos esporádicos de migraciones pasivas (hasta 22 km aguas abajo; Habit et al. 2007). *Trichomycterus areolatus* (190 mm de longitud máxima, 65 mm de longitud típica; Habit et al. 2007) prefiere rápidos someros con velocidades altas y lechos de grava o bolones (Arratia 1983; García et al. 2011). No existe información disponible sobre el comportamiento de esta especie.

Por lo tanto, este capítulo analiza la respuesta de *Percilia irwini* y *Trichomycterus areolatus* adultos y juveniles a los pulsos de caudal causados por la operación de represas. La

respuesta a las fluctuaciones de caudal fue determinada en función del uso de hábitat y al movimiento entre hábitats durante pulsos de caudal.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio

El área de estudio está ubicada en un tramo de la zona media del río Biobío, a 95 km aguas abajo de la represa Pangué (Figura 4.1). El caudal medio de verano y el caudal medio anual en este tramo son  $160$  y  $466 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , respectivamente. El área de estudio corresponde a un rápido en un brazo lateral del río Biobío (UTM 5838399 S 732808 W, Figura 4.1), donde se observaron altas abundancias de *P. irwini* y *T. areolatus* en prospecciones previas. En esta área, se observan pulsos de caudal diarios debido a la operación de la central Pangué, con variaciones de hasta 90 cm en la profundidad del agua en época de estiaje. El área de estudio fue dividida en seis tipos de hábitat según sus características hidráulicas para caudal bajo y su ubicación con respecto a la orilla. La Tabla 4.1 indica las principales características de cada una de las celdas. La velocidad y profundidad del agua fueron medidos en nueve puntos dentro de cada celda con un correntómetro Pygmy modelo 625, y el sustrato de grava fue caracterizado visualmente.

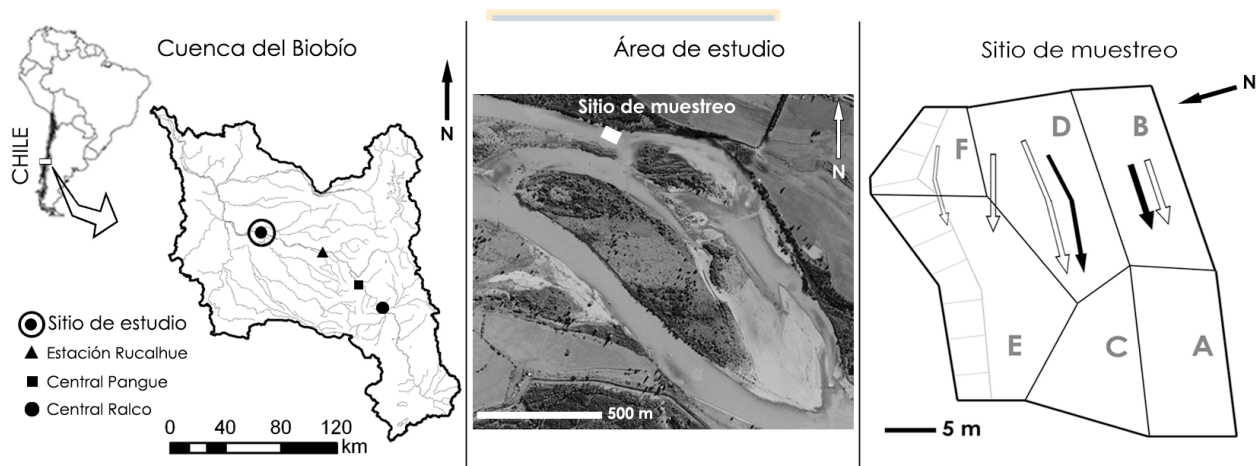


Figura 4.1: Área de estudio. Se indica la ubicación de la Cuenca (izquierda), el área de estudio (centro) y la vista en planta (derecha) de la grilla de seis celdas (A, B, C, D, E, F) definidas para caracterizar hábitat. Las flechas negras muestran la dirección del flujo para caudal bajo y las flechas blancas para caudal alto. La zona achurada está seca para caudales bajos.

Tabla 4.1: Características físicas de las celdas muestreadas.

Celda	Tamaño ( $\text{m}^2$ )	Velocidad ( $\text{m s}^{-1}$ )	Profundidad (m)	Ancho (m)	Sustrato (cm)	Ubicación
A	141	0,46 - 0,98	0,36 - 0,66	8,2	5-20	Centro
B	144	0,74 - 1,64	0,18 - 0,52	7,6	10-20	Centro
C	115	0,41 - 0,88	0,25 - 0,55	8,8	10-40	Centro
D	192	0,49 - 1,18	0,15 - 0,50	9,1	20-40	Centro y orilla
E	131-301	0,03 - 0,16	0,13 - 0,43	6,2-14,3	10-20	Orilla
F	14-89	0,03 - 0,32	0,03 - 0,25	1,5-9,6	10-20	Orilla

Nota: Los rangos corresponden a valores asociados a caudales mínimos y máximos observados.



En el área de estudio se instaló un limnómetro para registrar el cambio en la profundidad del agua durante el muestreo de peces realizado durante 11 días, entre marzo y abril de 2009. Durante este período, los caudales bajos (lectura de limnómetro R entre 7 y 12 cm) ocurrieron el 53% del tiempo. Las lecturas de limnómetro más frecuentes para caudal bajo y alto fueron R= 8 cm (30% del tiempo) y R= 20 cm (15% del tiempo), respectivamente. Durante el estudio, los pulsos de caudal mínimo y máximo en Pangue fueron desde 78 a 173 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> (de R=8 a R=16 cm en el sitio de estudio) en 2 horas y desde 80 a 249 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> (de R=8 a 38 cm) en 3 horas, respectivamente.

### **Muestreo y marcaje de peces**

El muestreo y marcaje de peces fue realizado de forma tal que permitiera caracterizar el uso de hábitat y el movimiento de los peces entre hábitats. Se realizaron 18 eventos de pesca eléctrica (Smith-Root LR-24), incluyendo muestreos de día y noche. Los muestreos fueron realizadas en condiciones de caudal estable, antes que comenzara el pulso (caudal bajo), durante el caudal máximo del pulso y después de que el pulso había pasado (caudal bajo).

Los peces capturados fueron agrupados por especie y luego clasificados como adulto o juvenil en función de su tamaño (Manríquez et al. 1988; Chiang et al. 2011). Fueron considerados adultos los *T. areolatus* de más de 5,6 cm de longitud total, y los *P. irwini* de más de 4,5 cm. Sólo se consideraron individuos de longitud estándar mayor que 20 mm para minimizar la mortalidad por manipulación y marcaje (Frederick, 1997). Todos los peces fueron anestesiados (con BZ-20) y marcados con uno de siete colores de pintura de elastómero (VIE, Northwest Marine Technology, Inc.) en una de 18 posiciones anatómicas predefinidas. Este sistema de marcaje permite caracterizar la hora y celda de pesca para un total de 126 muestreos con una sola marca. Los peces recapturados fueron marcados nuevamente.

Individuos adultos de ambas especies fueron pesados ( $\pm 0,01$  g) y medidos ( $\pm 1$  mm). A los individuos con un peso mayor o igual que 3 g se les implantó un PIT tag (12.5 mm x 2.07 mm, 134.2 kHz ISO, 0.1020 g al aire, modelo TX1411SSL; Biomark, Boise, ID, USA) según el procedimiento descrito por Ruetz et al. (2006). Los PIT tags correspondieron a 3,3% del peso total del pez más pequeño marcado con este sistema, lo que ha sido adecuado en individuos pequeños (> 3 g) de otras especies (Baras et al. 2000; Knaepkens et al. 2007; Cookingham & Ruetz, 2008). Además, ha sido probado preliminarmente en especies nativas chilenas por Habit et al. (2007), quienes reportaron que no hubo problemas de retención o sobrevivencia luego de algunas semanas de implantación. Todo el proceso de implantación de PIT tags tuvo una duración menor a dos minutos. Una vez marcados, los peces fueron mantenidos por 1 hora en baldes aireados para recuperarse de la anestesia (generalmente < 10 minutos) y para verificar sobrevivencia y retención de las marcas (Bunt et al. 1999) antes de ser devueltos a la misma celda donde fueron capturados.

El monitoreo de PIT tags fue realizado con una antena portátil BP (distancia de detección  $\leq 30$  cm), conectada a un lector FS2001F-ISO montada en una mochila (Biomark, Boise, ID, USA). Todo el sitio de estudio fue recorrido por una persona, en períodos de 2 horas, en la secuencia: celda A, B, C, D, E y F (ver Fig 4.1). Se registró la ubicación, código del tag, hora y lectura del limnómetro (R) para cada tag detectado. Luego, la antena fue pasada una segunda vez para evaluar si el pez mantenía su posición o si se desplazaba debido a la presencia y movimiento

del operador de la antena durante el procedimiento de detección (Hill et al. 2006; Breen et al. 2009). Solo se contabilizaron aquellos registros en que el pez sostuvo su posición.

### **Uso de hábitat**

Se utilizó la captura por unidad de esfuerzo (CPUE) para caracterizar el uso de hábitat, considerando que valores mayores de CPUE para una especie/estadio vital indican mayor uso. La CPUE de cada evento de pesca fue calculada como la abundancia de peces en el área de pesca (medida como número de individuos  $m^{-2}$ ). Luego, se comparó las CPUE promedio en cada celda, para los escenarios de caudal bajo ( $R \leq 12$ ) y alto ( $20 \leq R \leq 38$ ), y para los períodos día y noche. Estas comparaciones fueron evaluadas con un test ANOVA, mediante el software InfoStat (Di Rienzo et al. 2010).

### **Movilidad de los peces**

Los patrones de movilidad fueron determinados a partir de los movimientos observados en los peces recapturados (marcados con pintura) o detectados (con PIT tags). La ubicación de los peces luego de capturas consecutivas indica si se quedaron en la misma celda o si se movieron. La movilidad de los peces se evaluó primero en forma general, comparando la cantidad de individuos que permanecieron en la misma celda de captura (no se movieron) o que fueron observados en otra celda (se movieron) cuando fueron recapturados o detectados. Luego, para *P. irwini* se evaluó la movilidad de los peces con respecto a las situaciones i) cambio de caudal (i.e. captura en caudal bajo y recaptura en caudal alto, o viceversa) y ii) caudal bajo estable (i.e. captura y recaptura en caudal bajo), considerando sólo la información de detecciones consecutivas. No se consideró *T. areolatus* en este último análisis debido al tamaño muestral pequeño. La respuesta de los peces a estas dos situaciones fue evaluada con el test de Fisher exacto o Chi-cuadrado con el software SAS 8.2 (SAS Institute Inc., Cary, NC)

## **RESULTADOS**

Un total de 1263 *P. irwini* y 780 *T. areolatus* fueron marcados con pintura de elastómero. A 36 *P. irwini* y 60 *T. areolatus* adultos se les implantó un PIT tag. Los tamaños de los adultos de *P. irwini* y *T. areolatus* con implante de PIT tags fueron  $6.1 \pm 0.7$  cm longitud estándar,  $3.68 \pm 0.52$  g; y  $8.2 \pm 1.2$  cm longitud estándar,  $4.52 \pm 1.43$  g, respectivamente. Por otro lado, 195 *P. irwini* y 46 *T. areolatus* fueron recapturados, y 18 *P. irwini* y 21 *T. areolatus* con PIT tags fueron detectados (Tabla 4.2). Las abundancias de *P. irwini* fueron mayores que las de *T. areolatus*, y las de individuos juveniles fueron mayores que las de adultos en ambas especies (Tabla 4.2). La tasa de detección de PIT tags fue mayor que las tasas de recaptura de peces marcados con pintura de elastómero (Tabla 4.2). *Trichomycterus areolatus* fue más abundante en las celdas más cercanas al centro del río y los adultos mostraron un desplazamiento promedio de  $5.6 \pm 5.9$  m (promedio  $\pm$  desviación estándar). *Percilia irwini* fue más abundante en todas las celdas alejadas de la orilla, y los adultos presentaron un desplazamiento promedio de  $11.4 \pm 6.1$  m.

### **Uso de hábitat**

La Figura 4.3 muestra las capturas por unidad de esfuerzo (CPUE) de cada especie/estadio vital para los escenarios caudal alto/bajo y día/noche. Con respecto a los escenarios de caudal, se observa una CPUE mayor de *P. irwini* adulto en la celda E para caudal alto con respecto a caudal bajo ( $F=23$ ,  $p=0,0007$ ), mientras que las comparaciones de CPUE para

*P. irwini* juvenil y *T. areolatus* adulto y juvenil en las demás celdas no son significativas ( $F < 3,7$ ;  $p > 0,1$  en todos los casos). Con respecto a cambios de CPUE asociadas a escenarios día y noche, se observan mayores valores de CPUE para *P. irwini* juvenil durante la noche en las celdas A, B, C y D ( $F > 5,1$ ;  $p < 0,05$  en todos los casos). Para *P. irwini* adulto, se observan CPUE mayores durante la noche en las celdas A, B, y D ( $F > 7,7$ ,  $p < 0,05$  en todos los casos). Por otro lado, no existen diferencias significativas entre las CPUE de *T. areolatus* juvenil para el día y la noche ( $F < 1,8$ ;  $p > 0,2$  en todos los casos). Para *T. areolatus* adulto, se observa una CPUE mayor durante la noche en la celda C ( $F = 5,6$ ;  $p = 0,03$ ).

Tabla 4.2. Peces marcados y recapturados/detectados.

	Especie	N° de peces marcados	N° veces recapturado/detectado						% recaptura
			0	1	2	3	4	5	
<b>Pintura</b>	<i>P. irwini</i> adulto	388	342	41	5	0	0	0	11,9
	<i>P. irwini</i> juvenil	875	726	127	19	3	0	0	17,0
	<i>T. areolatus</i> adulto	301	290	11	0	0	0	0	3,7
	<i>T. areolatus</i> juvenil	479	444	31	4	0	0	0	7,3
<b>PIT tag</b>	<i>P. irwini</i> adulto	36	18	5	8	3	1	1	50,0
	<i>T. areolatus</i> adulto	60	39	7	7	4	2	1	35,0

### Movilidad de los peces

Los juveniles de ambas especies fueron más móviles que los adultos ( $X^2_1 = 6.20$ ,  $p = 0.013$  para *P. irwini* y  $X^2_1 = 5.65$ ,  $p = 0.017$  para *T. areolatus*) y *P. irwini* es más móvil que *T. areolatus* tanto entre adultos como juveniles ( $X^2_1 = 8.61$ ,  $p = 0.003$  para adultos y  $X^2_1 = 3.88$ ,  $p = 0.049$  para juveniles) (Tabla 4.3). La movilidad de los individuos en condiciones de caudal estable (caudal constante entre muestreos consecutivos) con respecto a escenarios de aumento o disminución de caudal durante un pulso (Tabla 4.4) no presentó diferencias significativas ni para *P. irwini* adultos (test Fisher,  $p = 0,229$ ) ni juveniles ( $X^2_1 = 0,44$ ,  $p = 0.505$ ).

Tabla 4.3: Cantidad total de individuos de ambas especies/estadios vitales que se movieron (1) y no se movieron (0). La información considera individuos recapturados y detectados.

Especie	1	0	% movilidad
<i>P. irwini</i> juvenil	101	72	58
<i>P. irwini</i> adulto	38	52	42
<i>T. areolatus</i> juvenil	16	23	41
<i>T. areolatus</i> adulto	11	47	19

Tabla 4.4: Cantidad de individuos de *P. irwini* juveniles (PI j) y adultos (PI a) que se movieron (1) y no se movieron (0) entre recapturas consecutivas para un pulso de caudal (caudal cambia) o caudal estable.

	PI j		PI a		TA j		TA a	
	1	0	1	0	1	0	1	0
Caudal cambia	8	10	6	10	1	4	1	6
Caudal no cambia	10	8	4	2	2	3	0	0

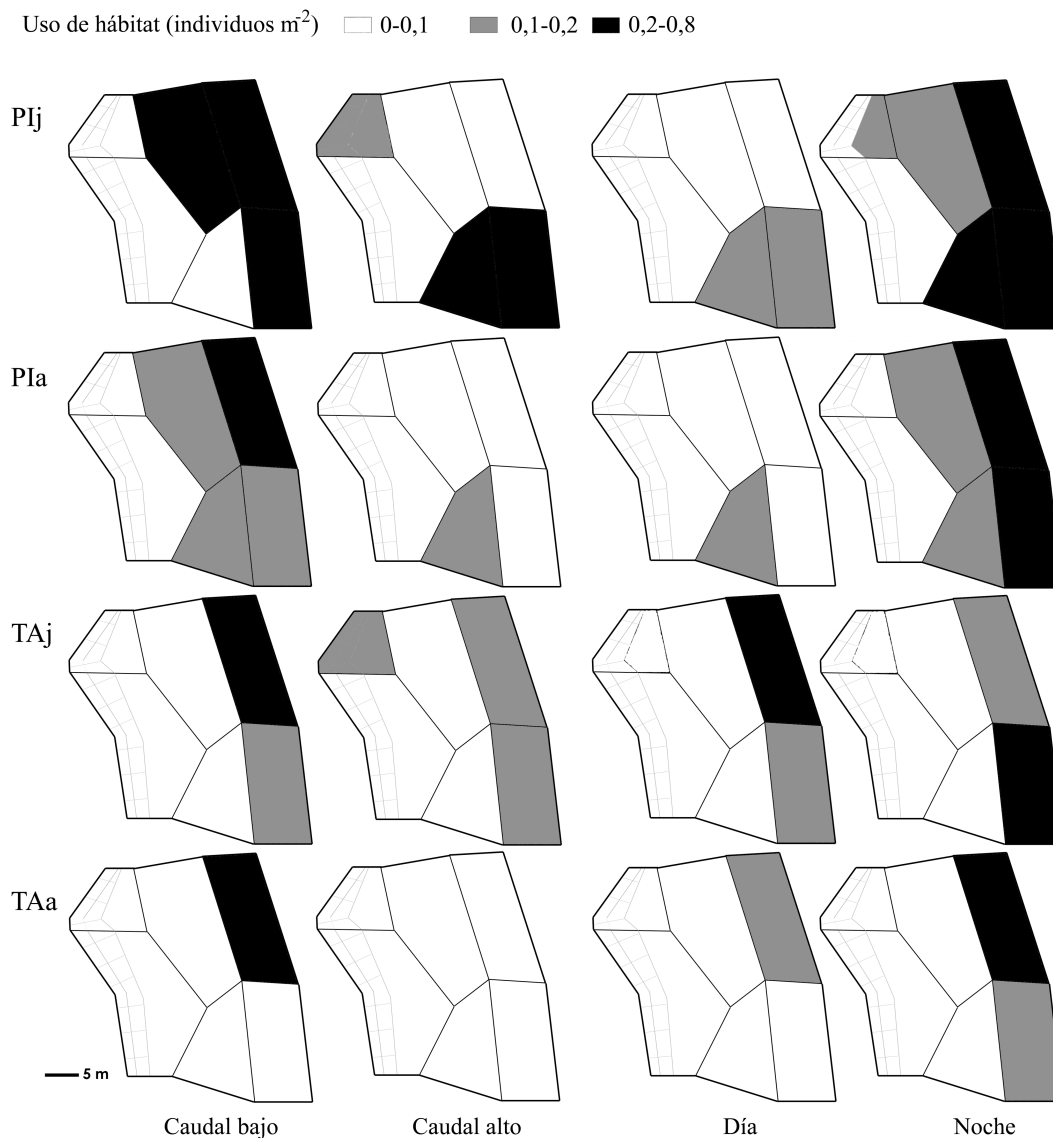


Figura 4.2: Uso de hábitat (promedio CPUE) para *P. irwini* juvenil (PIj) y adulto (PIa), y *T. areolatus* juvenil (TAj) y adulto (TAa), para escenarios de caudal bajo y alto, y para períodos de día y noche.

## DISCUSIÓN

Los resultados muestran densidades mayores para *P. irwini* adulto y juvenil en zonas con velocidades mayores que la típicas ( $< 0,5 \text{ m s}^{-1}$ ) descritas para esta especie (Habit y Belk, 2007). La presencia de otros pércidos en este tipo de hábitats con velocidades altas ha sido también descrita en el hemisferio norte para especies como *Percina evides* y *Percina nigrofasciata* (Freeman 1995; Skyfield & Grossman 2008), que además tienen una dieta similar a *Percilia irwini*. En el área de estudio, las mayores abundancias *P. irwini* ocurrieron en las celdas alejadas de la orilla y las más bajas en la celda que presentó las mayores oscilaciones de tamaño durante los pulsos de caudal (celda E). En ella, sólo algunos individuos fueron capturados hasta una distancia de 3 m de la orilla. De acuerdo a la movilidad aquí descrita, a esta distancia los peces debieran ser capaces de escapar a áreas más profundas luego de un pulso de caudal.

Las mayores capturas de *T. areolatus* adulto y juvenil en hábitats de alta velocidad concuerdan con lo reportado por Arratia 1983 y Campos et al. 1993. Esta especie bentónica vive entre los bolones del lecho, donde puede alimentarse y tolerar velocidades de hasta  $3 \text{ m s}^{-1}$  (Arratia 1983). Esto es consistente con el gran número de individuos observados en las celdas más alejadas de la orilla, evitando hábitats con velocidades bajas, donde hay una mayor probabilidad de desecación cuando el nivel del agua desciende.

Es destacable el aumento significativo en las capturas de individuos de ambas especies durante la noche, lo que se asocia a un comportamiento nocturno, evitando así a depredadores visuales. Esta situación podría ser esperable para una especie bentónica como *T. areolatus*, que es un cazador no-visual que busca alimento y detecta presas y competidores de manera quimiotáctil mediante sus barbillas. Sin embargo, la morfología y comportamiento en cautiverio de *P. irwini* es la de un cazador visual, por lo que durante la noche podría estar limitado en su movilidad y capacidad para capturar alimento. Por otro lado, estudios hechos en otros taxa como camarones de río (Johnson & Covich 2000) y zooplankton (Hutchinson 1967, Zaret 1980 *fide* Johnson & Covich 2000) también han reportado un aumento significativo en la abundancia de individuos durante la noche, lo que enfatiza la importancia de hacer mediciones de uso de hábitat en períodos que cubran las 24 horas del día.

En ambas especies, los individuos juveniles resultaron más móviles que los adultos, pero ni adultos ni juveniles presentaron diferencias en movilidad frente a cambios de caudal. En forma similar, Berland et al. (2004) no encontró diferencias en la movilidad de juveniles de salmón atlántico frente a cambios de caudal instantáneos o moderados (de  $30$  a  $110 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  en 0 ó 2 horas), ya sea durante el día o la noche. Sin embargo, se contrapone a lo descrito por Shirvell (1989) y Scroton et al. (2003) que han reportado movimiento de peces de especies salmonídeas frente a cambios en las condiciones hidráulicas. Ellos describen dos tipos de conducta frente a cambios de caudal, con algunos individuos que permanecen en un mismo lugar (al aumentar la velocidad) y otros más móviles, donde los individuos más dominantes son los que permanecen en el mismo lugar. Por otro lado, este tipo de comportamiento puede explicar que los individuos adultos de *T. areolatus* y *P. irwini* sean menos móviles que los juveniles. En particular, en condiciones de laboratorio los adultos de ambas especies permanecen gran parte del tiempo en el mismo lugar y atacan a otros individuos que se acerquen (observación personal). Por lo tanto, la respuesta conductual frente a cambios de caudal debe ser evaluada por especie y estadio vital.

*Percilia irwini* presentó alta movilidad (mayor al 50% en promedio) en distancias relativamente cortas en la zona de estudio, que es similar a lo reportado para *Percina evides* (Skyfield & Grossman 2008) y *Percina nigrofasciata* (Freeman 1995) en condiciones naturales, y que ha sido asociado a un comportamiento de alta fidelidad a un sitio (Roberts & Angermeier 2007). Adultos de *T. areolatus* se mueven en distancias más cortas, que podría estar asociado a un ámbito de hogar menor que el de *P. irwini*. Los individuos subdominantes más móviles pueden ser más exitosos en condiciones de caudal variable como ocurre en ríos afectados por pulsos de caudal (Scruton et al. 2003), al ser capaces de ajustarse mejor a las condiciones hidráulicas cambiantes y también de recuperarse más rápido cuando las condiciones naturales regresan (Scruton et al. 2003; Höjesjö et al. 2007). Por otro lado, un pez dominante que mantenga una posición estática en el lecho quedará expuesto a una reducción en su balance energético durante el período en que las condiciones hidráulicas no sean óptimas (Armstrong et al. 1998), recibiendo menos aporte de alimento o gastando más energía para mantenerse en el lugar. Cualquiera sea la condición de dominancia de los peces, los flujos más estables proveen una mayor persistencia de los hábitats, que está relacionado positivamente con la abundancia de varias especies en sistemas con regímenes de caudal alterados (Freeman et al. 2001).

Este capítulo muestra el primer análisis de los efectos de la operación de represas con pulsos de caudal sobre el uso de hábitat y la movilidad de peces nativos en Chile. Para *T. areolatus* no se observaron cambios en uso de hábitat con respecto a estudios previos, mientras que *P. irwini* fue observada en zonas con velocidades mayores a las que utiliza en sistemas naturales. Se detectó un aumento significativo de la actividad de los peces durante la noche, que debe ser considerado en futuros trabajos para hacer una correcta caracterización del uso de hábitat. Por otro lado, tampoco se detectó un efecto de los pulsos de caudal en la movilidad de los peces. Sin embargo se observa que los individuos juveniles son más móviles que los adultos, y que los peces se mantienen a una distancia de al menos tres metros de la orilla en todo escenario de caudal, que evitaría que queden atrapados entre la grava al descender el caudal.

## REFERENCIAS

- Armstrong, J.D., Braithwaite V.A. & Fox M. 1998. The response of wild Atlantic salmon parr to acute reductions in water flow. *Journal of Animal Ecology* 67: 292-297.
- Arratia, G. 1983. Preferencias de hábitat de peces siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomyctidae). *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 18: 217-237.
- Bain, M.B., Finn J.T. & Booke H.E. 1988. Streamflow regulation and fish community structure. *Ecology* 69: 382-392.
- Baras, E., Malbrouck C., Houbart M., Kestemont P. & Mélard C. 2000. The effect of PIT tags on growth and physiology of age-0 cultured Eurasian perch *Perca fluviatilis* of variable size. *Aquaculture (Amsterdam, Netherlands)* 185: 159-173.
- Berland G, Nickelsen T, Heggenes J, Okland F, Thorstad EB, Halleraker J. 2004 Movements of wild Atlantic Salmon parr in relation to peaking flows below a hydropower station. *River Research and Applications* 20: 957-966.
- Bunt, C.M., Cooke S.J., Katopodis C. & McKinley R.S. 1999. Movement and summer habitat of brown trout (*Salmo trutta*) below a pulsed discharge hydroelectric generating station. *Regulated Rivers: Research & Management* 15: 395-403.

- Campos H.H., Ruiz V.H., Gavilán J.F. & Alay F. 1993. Peces del río Biobío. In: Faranda F. & Parra O., eds. Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Chiang G., Munkittrick K.R., Saavedra M.F., Tucca F., McMaster M.E., Urrutia R., Tetreault G. & Barra R. 2011. Seasonal changes in reproductive endpoints in *Trichomycterus areolatus* (Siluriformes: Trichomycteridae) and *Percilia gillissi* (Perciformes, Perciliidae), and the consequences for environmental monitoring. *Studies on Neotropical Fauna and Environment in press*. Disponible online en: <http://dx.doi.org/10.1080/01650521.2011.598296>
- Cookingham, M.N. & Ruetz III C.R. 2008. Evaluating passive integrated transponder tags for tracking movements of round gobies. *Ecology of Freshwater Fish* 17: 303-311.
- Cushman, R.M. 1985. Review of ecological effects of rapidly varying flows downstream from hydroelectric facilities. *North American Journal of Fisheries Management* 5: 330-339.
- de Mérona, B., Vigouroux R. & Tejerina-Garro F.L. 2005. Alteration of fish diversity downstream from Petit-Saut Dam in French Guiana. Implication of ecological strategies of fish species. *Hydrobiologia* 551: 33-47.
- Di Rienzo JA, Casanoves F, Balzarini MG, Gonzalez L, Tablada M & Robledo CW. 2010. InfoStat manual. Grupo InfoStat, Universidad Nacional de Córdoba, Argentina.
- Frederick, J.L. 1997. Evaluation of fluorescent elastomer injection as a method for marking small fish. *Bulletin of marine science* 61: 399-408.
- Freeman, M. 1995. Movements by two small fishes in a large stream. *Copeia* 1995: 361-367.
- Freeman, M.C., Bowen Z.H., Bobee K.D. & Irwin E.R. 2001. Flow and habitat effects of juvenile fish abundance in natural and altered flow regimes. *Ecological Applications* 11: 179-190.
- García, A., Jorde K., Habit E., Caamaño D. & Parra O. 2011. Downstream environmental effects of dam operations: changes in habitat quality for native fish species. *River Research and Applications* 27: 312-327.
- Grossman, G., Ratajczak R., Crawford M. & Freeman M. 1998. Assemblage organization in stream fishes: Effects of environmental variation and interspecific interactions. *Ecological Monographs* 68: 395-420.
- Habit, E., Belk M.C., Tuckfield R.C. & Parra O. 2006. Response of the fish community to human-induced changes in the Biobío River in Chile. *Freshwater Biology* 51: 1-11.
- Habit, E. & Belk M.C. 2007. Threatened fishes of the world: *Percilia irwini* (Eigenmann 1927)(Perciliidae). *Environmental Biology of Fishes* 78: 213-214.
- Habit E., Victoriano P., González J., Colin N., Muñoz B., Oyanedel A., Solís K., Ortiz N., Jara A., Olmos V., Insunza B., Dib M. & García A. 2007. Estudio de patrones de desplazamiento y uso de hábitat ribereño de peces nativos en el río San Pedro (X Región). Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción, Concepción.
- Hill, M.S., Zydlewski G.B., Zydlewski J.D. & Gasvoda J.M. 2006. Development and evaluation of portable PIT tag detection units: PITpacks. *Fisheries Research* 77: 102-109.
- Höjesjö, J., Økland F., Sundström L.F., Pettersson J. & Johnsson J.I. 2007. Movement and home range in relation to dominance; a telemetry study on brown trout *Salmo trutta*. *Journal of Fish Biology* 70: 257-268.
- Irvine, R.L., Oussoren T., Baxter J.S. & Schmidt D.C. 2009. The effects of flow reduction rates on fish stranding in British Columbia, Canada. *River Research and Applications* 25: 405-415.
- Johnson SL & Covich AP. 2000. The importance of night-time observations for determining habitat preferences of stream biota. *Regulated Rivers: Research and Management* 16:91-99.

- Junk, W.J., Bayley P.B. & Sparks R.E. 1989. The flood pulse concept in river-floodplain systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 106 (Special publication): 110-127.
- Knaepkens, G., Maerten E., Tudorache C., De Boeck G. & Eens M. 2007. Evaluation of passive integrated transponder tags for marking the bullhead (*Cottus gobio*), a small benthic freshwater fish: effects on survival, growth and swimming capacity. *Ecology of Freshwater Fish* 16: 404-409.
- Kraft, M.E. 1972. Effects of controlled flow reduction on a trout stream. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 29: 1405-1411.
- Lauters, F., Lavandier P., Lim P., Sabaton C. & Belaud A. 1996. Influence of hydropeaking on invertebrates and their relationship with fish feeding habits in a Pyrenean river. *Regulated Rivers: Research & Management* 12: 563-573.
- Ligon, F.K., Dietrich W.E. & Trush W.J. 1995. Downstream ecological effects of dams. *Bioscience* 45: 183-192.
- Lucas, M.C. & Baras E. 2000. Methods for studying spatial behaviour of freshwater fishes in the natural environment. *Fish and Fisheries* 1: 283-316.
- Manríquez, A., Huaquin L., Arellano M. & Arratia G. 1988. Aspectos Reproductivos de *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1846 (Pisces: Teleostei: Siluriformes) en Río Angostura Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 23: 89-102.
- MINSEGPRES
- Roberts, J.H. & Angermeier P.L. 2007. Spatiotemporal variability of stream habitat and movement of three species of fish. *Oecologia* 151: 417-430.
- Ruetz III, C.R., Earl B.M. & Kohler S.L. 2006. Evaluating passive integrated transponder tags for marking mottled sculpins: effects on growth and mortality. *Transactions of the American Fisheries Society* 135: 1456-1461.
- Scruton, D.A., Ollerhead L.M.N., Clarke K.D., Pennel C.J., Alfredsen K., Harby A. & Kelley K. 2003. The behavioural response of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*) and Brook trout (*Salvelinus fontinalis*) to experimental hydropeaking on a newfoundland (Canada) river. *River Research and Applications* 19: 577-587.
- Shirvell, C.S. 1989. Ability of PHABSIM to predict chinook salmon spawning habitat. *Regulated Rivers: Research & Management* 3: 277-289.
- Skyfield, J.P. & Grossman G.D. 2008. Microhabitat use, movements and abundance of gilt darters (*Percina evides*) in southern Appalachian (USA) streams. *Ecology of Freshwater Fish* 17: 219-230.
- Valentin, S., Lauters F., Sabaton C., Breil P. & Souchon Y. 1996. Modelling temporal variations of physical habitat for brown trout (*Salmo trutta*) in hydropeaking conditions. *River Research and Applications* 12: 317-330.
- Vehanen, T., Huusko A., Yrjana T., Lahti M. & Mäki-Petäys A. 2003. Habitat preference by grayling (*Thymallus thymallus*) in an artificially modified, hydropeaking riverbed: a contribution to understand the effectiveness of habitat enhancement measures. *Journal of Applied Ichthyology* 19: 15-20.



# Discusión y conclusiones

Los resultados de esta investigación, que explican 1) la disponibilidad de hábitat, 2) la oferta de energía en deriva y bentos, 3) el gasto energético y 4) el uso de hábitat y movilidad de *Percilia irwini* en escenarios de pulsos de caudal, se muestran en la Figura 5.1 (juveniles) y Figura 5.2 (adultos). En este capítulo se discute toda la información generada de manera integrada con el fin de responder las hipótesis planteadas en esta investigación.

## USO DE HÁBITAT Y MOVILIDAD DE *P. IRWINI* DURANTE PULSOS DE CAUDAL EN EL RÍO BIOBÍO

La idoneidad de hábitat para *P. irwini* juvenil y adulto por lo general es mayor en sitios con profundidades someras y velocidades bajas a medias (Capítulo 1, Habit & Belk 2007). Sin embargo, en la zona de rápido evaluado en el capítulo 4, las mayores abundancias fueron obtenidas en hábitats con velocidades altas, de forma similar a lo reportado para percidos del hemisferio norte como *Percina roanoka*, *Etheostoma flabellare*, y *E. Podostemone* (Matthews *et al.* 1982, Roberts & Angermeier 2007, Skyfield & Grossman 2008). Este tipo de hábitats con alta velocidad podrían corresponder a zonas idóneas para esta especie en un sistema intervenido como es el Biobío, que podrían indicar mejores condiciones de habitabilidad (es decir, una combinación de hábitat adecuado, alimento suficiente, y gasto energético bajo), y con condiciones físicas menos variables que las presentes en las cercanías de las orillas (Townsend 1989). En efecto, Reilsback & Harvey (2011) han reportado que la disponibilidad de hábitat deja de ser importante cuando la oferta de alimento no es un factor limitante en el sistema acuático. De acuerdo a estos resultados, las condiciones físicas del hábitat por sí solas no serían suficientes para describir la ocurrencia de individuos de una especie.

Las preferencias por hábitats someros con velocidades bajas a medias reportadas para *P. irwini* en sistemas naturales (Habit & Belk 2007) pueden corresponder a la condición óptima para esta especie, donde tiene acceso a alimento del bentos y de gran parte de la columna de agua, con un gasto energético bajo, y sin el riesgo asociado a descensos rápidos del nivel del agua. Las altas abundancias de *P. irwini* en rápidos con velocidades de hasta  $1,3 \text{ m s}^{-1}$  en un sistema alterado como el río Biobío, indican que es una especie que puede adaptarse a diversas condiciones físicas, y que en un sistema alterado prefiere los rápidos debido a que presentan condiciones físicas más estables que las orillas.

Frente a este escenario, además es importante destacar que sólo existen caracterizaciones sobre preferencias de hábitat de peces nativos de día, sin considerar muestreos nocturnos. En esta investigación se observaron las mayores abundancias de *P. irwini* durante la noche, lo que también ha sido reportado para otras especies de peces e invertebrados acuáticos (Greenberg & Holtzman 1987, Johnson & Covich 2000). Si bien, *P. irwini* utilizó hábitats con velocidades altas ( $0,5\text{-}1,3 \text{ m s}^{-1}$ ) tanto de día como de noche, es necesario caracterizar las preferencias de hábitat de ésta (y otras especies nativas) durante la noche sobre un rango de hábitats que incluya zonas profundas del río, y con sustratos variados para complementar la información desarrollada en esta investigación.

Por otro lado, el movimiento de los peces no se relacionó con cambios en los tipos de hábitat durante los pulsos de caudal, expresados como cambios en la profundidad y velocidad del escurrimiento, producidos por Pangué (Capítulo 4), al menos para las variaciones de caudal evaluadas en este estudio ( $80\text{-}299\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$ ). En hábitats de rápidos someros, percidos como *Etheostoma tetrazonum*, *E. flabellare*, *E. Podostemone*, y *Percina roanoka* pueden permanecer entre o sobre la grava del lecho sin que esto implique un gasto energético mayor que convierta un hábitat idóneo en uno malo al cambiar la velocidad media del flujo (Roberts & Angermeier 2007, Carlson & Lauder 2011). El tamaño pequeño de los percidos permite que su cuerpo permanezca dentro de la subcapa laminar sobre el lecho en los rápidos, y puede verse como una adaptación fisiológica (Carlson & Lauder 2011) que les permite ocupar hábitats con un amplio rango de velocidad porque en las cercanías del lecho no perciben diferencias. En efecto, *P. irwini*, con una altura de 0,7 a 1,2 cm, puede permanecer apoyada en lecho para velocidades bajas ( $< 15\text{ cm s}^{-1}$ , Capítulo 3), con un gasto energético mínimo (Anexo 2). Además, los rápidos someros con aguas claras como la zona de estudio, presentan condiciones adecuadas para la producción primaria y secundaria (Logan & Brooker 1983; Boyero & Bosch 2004), que proporcionaría suficiente alimento para que *P. irwini* (y otras especies ícticas) puedan evitar depredadores, crecer, y reproducirse en la zona media del río Biobío.

Por lo tanto, la **Hipótesis 1**: ‘*Los peces responden a las variaciones de disponibilidad de hábitat, producidas por la operación de las centrales hidroeléctricas en el río Biobío, mediante el desplazamiento a sus hábitats preferentes*’ **se rechaza.**



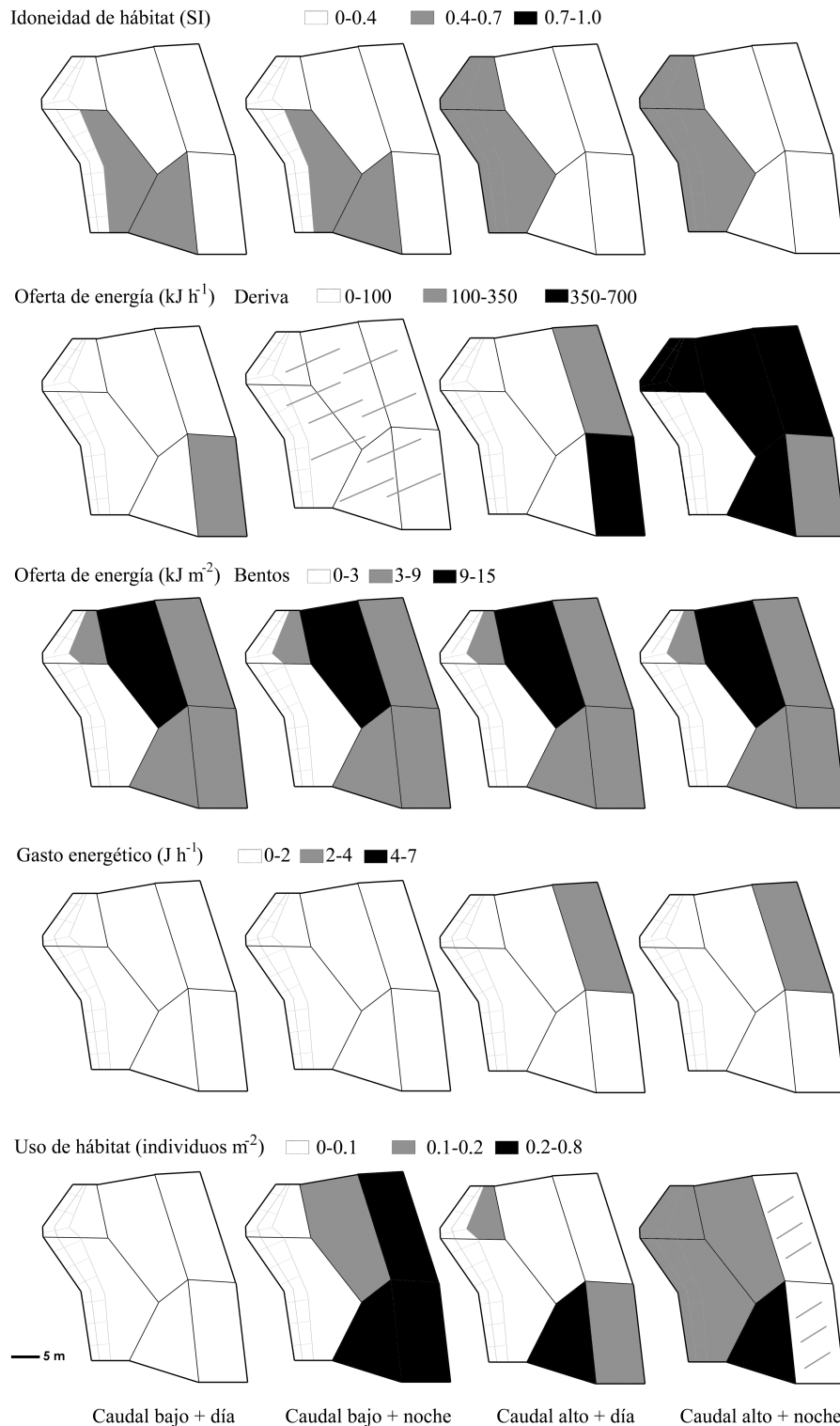


Figura 5.1: Mapa idoneidad de hábitat (capítulo 1, anexo 1), oferta de energía en deriva, oferta de energía en bentos (Capítulo 2), gasto energético por velocidad (a 1,1 cm sobre el lecho, Capítulo 3, Anexo 2), y uso de hábitat para *P. irwini* juvenil (Capítulo 4). Los escenarios más comunes son caudal bajo de día y caudal alto de noche.

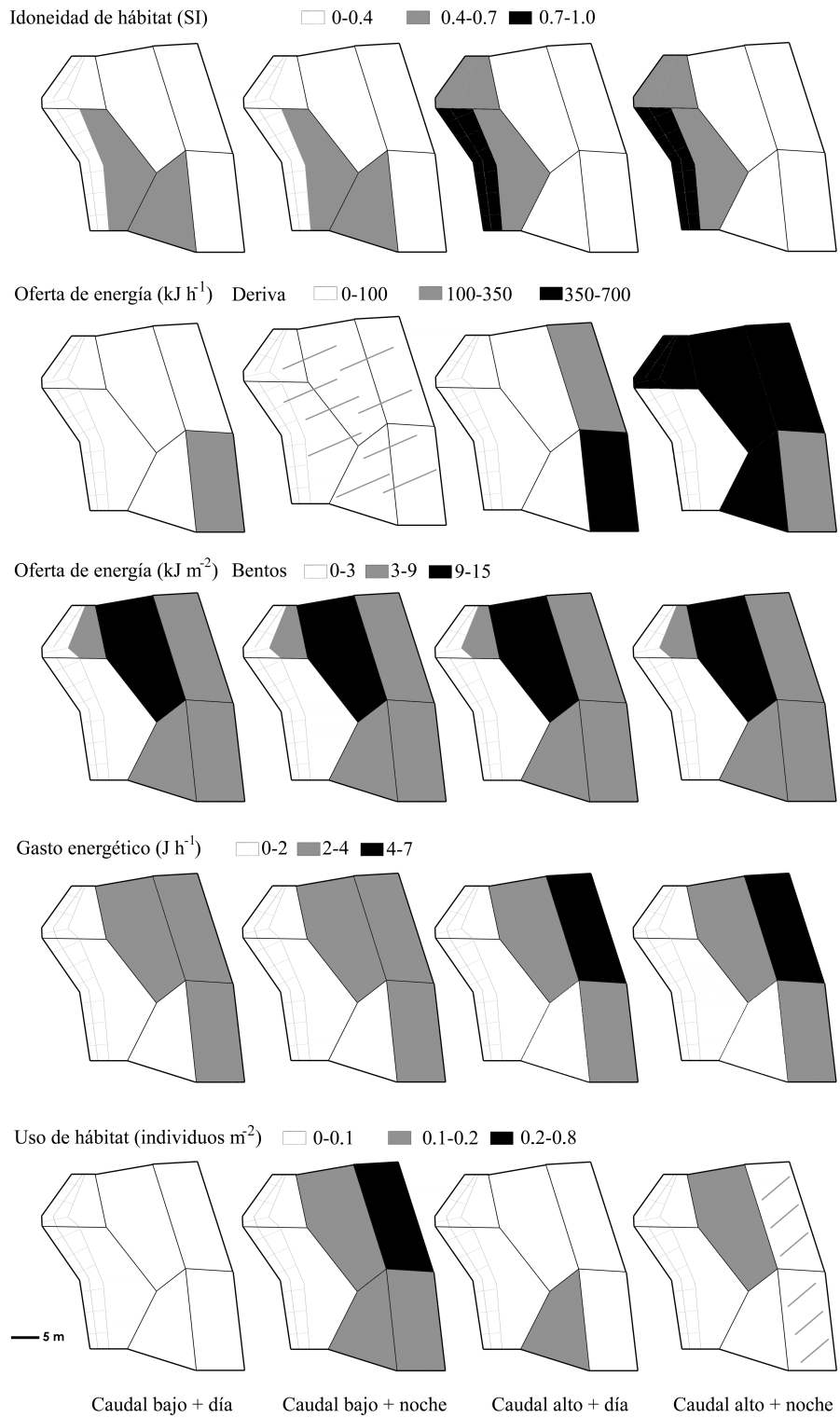


Figura 5.2: Mapa idoneidad de hábitat (capítulo 1, anexo 1), oferta de energía en deriva, oferta de energía en bentos (Capítulo 2), gasto energético por velocidad (a 1,1 cm sobre el lecho, Capítulo 3, Anexo 2), y uso de hábitat para *P. irwini* adulto (Capítulo 4). Los escenarios más comunes son caudal bajo de día y caudal alto de noche.

## HÁBITATS ENERGÉTICAMENTE ÓPTIMOS

La distribución de energía para un organismo y la importancia del uso eficiente de la energía fue expresada por Alexander (1967, en Smith 2003), y se indica en la ecuación 5.1. Esta ecuación define los términos que caracterizan el balance energético para un organismo.

$$\mu \cdot F = g \cdot (G + H) + R + S \quad (5.1)$$

Donde F es la ingesta bruta de alimento, G es crecimiento (producción de tejido nuevo), H es la producción de gametos, R es el metabolismo basal y S está asociado a actividad y movimiento. El factor  $\mu$  reduce el valor de F para considerar sólo el alimento que realmente es asimilado y tiene un valor cercano a 0,8. El coeficiente de crecimiento y reproducción, g, es cercano a 2 porque se requiere aproximadamente el doble de alimento en generar tejido nuevo que en mantener el existente (Smith 2003). Valores referenciales para cada término (Smith 2003) se indican en la ecuación 5.2:

$$0,8 \cdot 100 = 2 \cdot (5 + 1) + 34 + 34 \quad (5.2)$$

A partir de la ecuación 5.2 se puede observar el efecto que tienen cambios pequeños en cualquier otro término sobre el crecimiento y la reproducción. Por ejemplo, si la ingesta de alimento aumenta de 100 a 101, la producción de gametos puede incrementar a 1,4 (un 40% de incremento), o si el pez obtiene su suministro habitual de alimento con 2% menos de actividad ( $S=32$ ), entonces H puede ser 2 (un 100% de incremento).

Un hábitat energéticamente óptimo es aquel en que un pez obtiene el balance energético máximo ( $G + H$  máximo), es decir, donde se obtiene máxima cantidad de energía posible para crecer y reproducirse (MacArthur & Pianka 1966, Charnov 1976, Werner *et al.* 1983). La Figura 5.3 indica un esquema para este balance energético, donde existe un valor de velocidad a la cual el beneficio asociado a la captura de alimento en deriva es máximo. Este modelo de costo-beneficio se estructura con información sobre i) el aporte energético potencial de un hábitat que se estima a través de la abundancia de presas y la eficiencia de captura de los peces, ii) del tiempo de alimentación de un pez, y iii) el gasto energético de ocupar un lugar con una velocidad dada (Hill & Grossman 1993).

En el Capítulo 2 se determinó que la oferta de energía en deriva en la zona de estudio es mayor al aumentar el caudal y durante la noche, con una oferta que oscila entre 350 y 700 kJ hr<sup>-1</sup> en las celdas centrales y es cercana a 5 kJ hr<sup>-1</sup> en las orillas (Figura 5.1 y 5.2). La oferta de energía en bentos es mayor en la celda central de aguas arriba, donde alcanza más de 14 kJ m<sup>-2</sup>, es menor en la celda de la orilla (0,7 kJ m<sup>-2</sup>) y es similar en las demás celdas (4,5-8,5 kJ m<sup>-2</sup>, ver Figura 5.1). Además, se observó que el consumo promedio de *P. irwini* corresponde a un aporte energético bruto de 109 J (5,8 ítems en promedio). Si bien no existe información sobre eficiencia de captura de *P. irwini* o la cantidad de tiempo que permanecen los peces en busca de alimento, a continuación se describe en forma simplificada cómo la información generada en esta investigación permite tener un acercamiento al modelo descrito por Hill & Grossman (1993) para estimar los hábitats que son energéticamente adecuados para los peces.

La oferta de energía de la celda con mayor y menor abundancia de macroinvertebrados bentónicos podría abastecer alrededor de 80 y 6 peces  $m^{-2}$ , respectivamente, y en deriva existe una oferta de alimento diaria tres órdenes de magnitud mayor que puede ser utilizada parcialmente a lo largo del día (Reilsback & Harvey 2011). Considerando que la mayor abundancia de *P. irwini* fue de 1,1 individuos  $m^{-2}$  y que las abundancias totales (considerando todas las especies colectadas: *Trichomycterus areolatus*, *Bullockia maldonadoi*, *Percichthys trucha*, *Diplomystes nahuelbutaensis*, *Galaxias maculatus* y *Cheirodon galusdae*) no superaron a 1,5 individuos  $m^{-2}$ , el alimento no sería un elemento limitante en las celdas centrales del río, pero lo sería en las orillas.

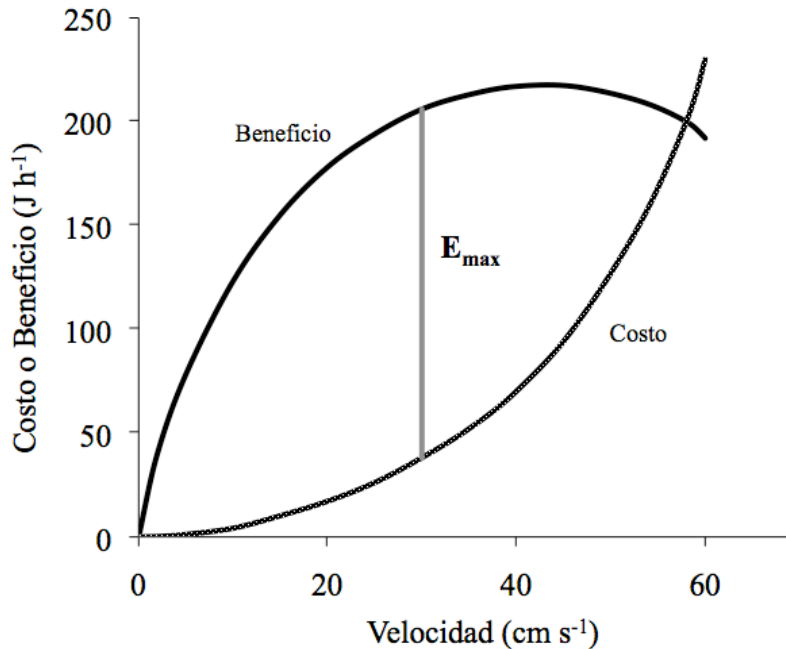


Figura 5.3: Esquema Costo-beneficio para un pez en un hábitat a diferentes velocidades de flujo. Se indica las condiciones de velocidad que entregan la condición óptima ( $E_{max}$ ). Modificado de Hill & Grossman (1993).

La Figura 5.4 muestra el gasto energético por velocidad  $GE_V$  (es decir, gasto energético activo AMR, menos el gasto energético estándar SMR) de juveniles y adultos a profundidades de hasta 5 cm sobre el lecho, para caudal bajo y alto en la celda C (ver Anexo 2 para las demás celdas). Se observa que en las cercanías del lecho (*ca* 0,8 cm) el gasto energético no es afectado por el caudal. El gasto energético debido a la velocidad ( $GE_V$ ) es más bajo para *P. irwini* juveniles que para adultos en todas las celdas. A una distancia de 1,1 cm sobre el lecho, en las celdas de la orilla no hay aumento de  $GE_V$  para los juveniles, mientras que en las demás aumenta entre 7 (celda C) y 64% (celda B) al aumentar el caudal (Tabla 5.1). Por lo tanto, individuos juveniles que permanecen en las cercanías del lecho están expuestos a cambios de velocidad bajos en las celdas A, C, D, E y F, y a cambios mayores en la celda B. Los adultos están expuestos a un gasto energético bajo en las celdas C, E y F, y a gastos mayores en las celdas A, B y D.

Juveniles de *P. irwini* presentan mayores abundancias en los lugares que tienen una oferta energética media o alta con un gasto energético bajo (A, C, D). Los adultos por otro lado, evitan

las celdas de las orillas, donde hay menor oferta de alimento y ocupan zonas con oferta y gasto energético medio a alto. Esto sugiere que los adultos deben permanecer más cerca del lecho que los juveniles para minimizar su gasto energético, lo que concuerda con el hecho de ser menos móviles que los juveniles (Capítulo 4).

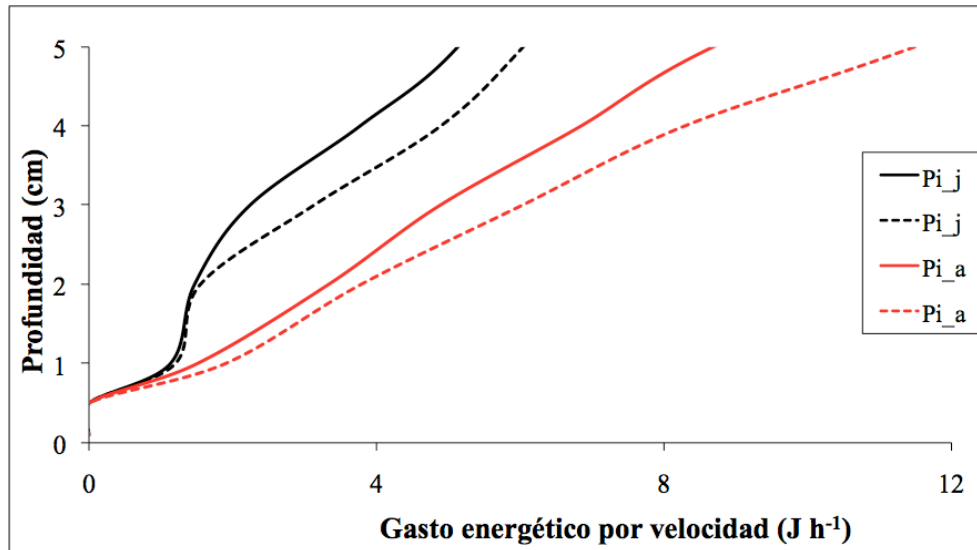


Figura 5.4: Gasto energético por velocidad ( $GE_V$ ) para *P. irwini* juvenil ( $PI_j$ , líneas negras) y adulto ( $PI_a$ , líneas rojas) en condiciones de caudal bajo (línea sólida) y caudal alto (línea segmentada) en la celda C (ver Anexo 2 para detalles de esta figura).

Tabla 5.1: Gasto energético ( $GE_V$  a 1,1 cm, y gasto basal a 19,5 °C) para *P. irwini* juvenil y adulto en escenarios de caudal bajo y alto.

Estadio	Caudal	$GE_V$ (J día <sup>-1</sup> ) para cada celda						Gasto basal (J día <sup>-1</sup> )
		A	B	C	D	E	F	
Juvenil	Bajo	30	55	28	32	0	0	25
	Alto	35	90	30	35	0	0	
	% aumento	17	64	7	9	-	-	
Adulto	Bajo	52	119	42	61	0	0	246
	Alto	77	164	52	78	0	0	
	% aumento	48	38	24	28	-	-	

Parkinson (2007) observó mayores abundancias de peces bentónicos en microhábitats de velocidad baja ubicados en mesohábitats de rápido, donde registró sedimentación y una mayor cantidad de macroinvertebrados en el bentos. Arratia (1983) describe una situación similar para *T. areolatus*, ocupando zonas de aguas muertas en los rápidos. Este comportamiento minimiza el gasto energético para tener acceso a alimento. Por lo tanto, las celdas centrales de la zona de estudio permitirían tener un balance energético positivo, donde los individuos tienen acceso a alimento en forma abundante y pueden minimizar su gasto energético al permanecer a corta distancia sobre el lecho a pesar de las velocidades altas y de los pulsos de caudal.

Por lo tanto, la **Hipótesis 2**: ‘los peces buscan sus hábitats preferentes porque les resultan energéticamente óptimos’ **no se rechaza**.

*Percilia irwini* ha sido descrita como una especie bento-pelágica (Campos *et al.* 1993, Habit & Belk 2007), que podría ocupar la columna de agua en sistemas lénticos, pero que en sistemas lóticos con velocidades altas (mayores a  $15 \text{ cm s}^{-1}$  cerca del lecho) está restringida a la zona bentónica. Otras especies bentónicas en las zonas de rápidos, como *T. areolatus* y *B. maldonadoi*, estarían sujetas a condiciones similares a las de *P. irwini*, con un gasto energético estable a pesar de las condiciones de caudal variable. Esto puede verse expresado en las altas abundancias que presentaron estas tres especies en las zonas de rápidos someros (Capítulo 1, Capítulo 4).

Las zonas de la orilla del río presentaron la menor oferta de alimento, la menor abundancia de peces y las mayores variaciones en las condiciones hidráulicas (pasando de una condición seca a una inundada en pocas horas). Bain *et al.* (1988) reportó que estas zonas son las más afectadas por la operación de represas, con cambios a nivel poblacional y comunitario. Las especies especialistas son afectadas negativamente en ríos con regímenes alterados, mientras que las generalistas no son afectadas o aumentan en abundancia (Bain 2007). El impacto de los pulsos de caudal sobre la biota en los ríos fue caracterizado por Bain (2007) en una escala desde ‘sin impacto’ hasta ‘alto impacto’ en relación a los indicadores i) razón entre caudal máximo/mínimo y ii) variaciones de nivel. Cuando la razón entre caudales es menor a 13 y la variación de niveles de agua es menor que 90 cm el impacto es mínimo o nulo. En este estudio, la razón entre caudales fue menor que 4, con variaciones de nivel de hasta 47 cm, por lo que no se vería afectado según esta clasificación. Este criterio puede ser observado para especies bentónicas; sin embargo, especies (peces, aves, insectos, plantas) que ocupan las riberas del río durante su desarrollo o peces de la columna de agua pueden ser afectados.

Especies de columna de agua pueden quedar expuestas a condiciones adversas cuando aumenta el caudal, con efectos a nivel bioenergético (Berg *et al.* 2006), conductual (Huntingford *et al.* 1999), poblacional (Halleraker *et al.* 2003) o comunitario (Bain *et al.* 1988, Han *et al.* 2008). Este podría ser el caso de especies nativas como *Basilichthys australis* y *Galaxias maculatus*, o bentónicas de mayor tamaño como *D. nahuelbutaensis*. Estas especies fueron descritas por Campos *et al.* (1993) para la zona media del Biobío; sin embargo, han sido capturadas en abundancias muy bajas en la zona de estudio (Capítulo 1). El éxito reproductivo de estas especies estará restringido a la ocurrencia y utilización de refugios que les permitan protegerse de velocidades altas (Parkinson 2007) o a la utilización de hábitats con velocidades bajas como pozones en brazos abandonados del río. Los hábitats de pozas laterales han sido reportados como adecuados para estas especies en condiciones naturales (García *et al.* en prensa); sin embargo, en el Biobío, estas zonas son las más afectadas por los pulsos de caudal, debido a los cambios entre estados inundado/seco y a la escasa oferta de alimento que ocurre debido a esta variabilidad, lo que limitaría el acceso de especies de columna de agua a esta zona y explicaría sus bajas abundancias.

Esta investigación deja muchas nuevas interrogantes por contestar: ¿Cuál es el significado ambiental y ecológico de la pérdida de productividad de las orillas para el ecosistema? ¿Cuál es el efecto de las fluctuaciones de caudal para especies pelágicas? ¿Qué sucede con huevos y larvas en las zonas de las orillas del río sujetas a cambios inundado/seco? ¿Cómo afectan los cambios de productividad del río a grupos tróficos terrestres asociados a las riberas?



Actualmente, el crecimiento económico de nuestro país requiere implementar nuevas fuentes de energía, entre las cuales los proyectos hidroeléctricos aparecen como una de las alternativas principales. Sin embargo, durante el proceso de evaluación ambiental de nuevos proyectos los beneficios económicos y sociales que proveen las centrales hidroeléctricas deben ser evaluados y contrastados con los impactos que puedan producir sobre los ecosistemas. Esto enfatiza la necesidad de desarrollar conocimiento ecológico que pueda ser incorporado al sistema de evaluación ambiental de nuevos proyectos hidroeléctricos para lograr un desarrollo sustentable de esta actividad.



## CONCLUSIONES

La definición de idoneidad de hábitat para una especie, como una función exclusiva de variables físicas, debe ser re-evaluada para sistemas con condiciones de caudal variable como el río Biobío. La disponibilidad de hábitat, al menos para especies bentónicas, en este tipo de sistemas puede estar determinada por la oferta de alimento en lugar de las condiciones hidráulicas.

La oferta de macroinvertebrados bentónicos fue abundante en las zonas de rápidos someros, mientras que la distribución de la oferta de macroinvertebrados en deriva presentó una superposición del comportamiento en sistemas naturales con el comportamiento en sistemas sujetos a pulsos de caudal. La deriva de macroinvertebrados aumentó al anochecer (9-11 PM) y durante la noche (4 AM) como ocurre en sistemas naturales, y además aumentó con el caudal durante un pulso liberado por la central hidroeléctrica Pangué. La oferta total de macroinvertebrados en esta zona podría sustentar una cantidad de peces mayor a la observada.

La velocidad del flujo tiene un efecto bajo en el gasto energético de *Percilia irwini* para velocidades bajas ( $< 15 \text{ cm s}^{-1}$ ), y es el factor más relevante a velocidades mayores a  $25 \text{ cm s}^{-1}$ . Esto explica que *P. irwini* puede ser observada en la columna de agua en zonas de velocidad baja o nula. Por otro lado, las altas abundancias observadas en rápidos someros está asociada a que los individuos permanecen entre la grava o sobre el lecho, donde la velocidad es baja.

*Percilia irwini* presentó mayores abundancias en las zonas de velocidad alta, alejadas de las orillas, evitando la zona expuesta a períodos de desecación-inundación durante los pulsos de caudal. Las zonas alejadas de las orillas presentan mayores velocidades, que resultaron no afectar a los peces bentónicos, y que a su vez proveen una oferta de alimento suficiente para su desarrollo. Por lo tanto, los peces no buscan sus hábitats preferentes durante los pulsos de caudal, porque estos hábitats no cambian para ellos para los cambios de caudal observados durante este estudio ( $80 \text{ a } 300 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ).

Futuras investigaciones deben evaluar el efecto de pulsos de caudal sobre especies de columna de agua, huevos y larvas que permanecen en zonas ribereñas, y otros grupos tróficos que presentan parte de sus actividades en zonas afectadas por fluctuaciones de caudal. Luego, debe realizarse una transferencia del conocimiento generado en investigación a medidas de gestión que permitan un desarrollo sustentable de proyectos hidroeléctricos.

Por lo tanto,

**Hipótesis 1:** ‘Los peces responden a las variaciones de disponibilidad de hábitat, producidas por la operación de las centrales hidroeléctricas en el río Biobío, mediante el desplazamiento a sus hábitats preferentes.’

**Se rechaza.**

**Hipótesis 1:** ‘Los peces buscan sus hábitats preferentes porque les resultan energéticamente óptimos.’

**No se rechaza.**

## REFERENCIAS

- Adams, S. M., M. S. Greeley, K. D. Ham, R. F. Lehew & C. F. Saylor. 1996. Downstream gradients in bioindicator responses: point sources contaminant effects on fish health. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 2177-2187.
- Arratia, G. 1983. Preferencias de hábitat de peces siluriformes de aguas continentales de Chile (Fam. Diplomystidae y Trichomyctidae). *Studies of Neotropical Fauna and Environment* 18(4): 217-237.
- Bachman, R. A. 1984. Foraging behavior of free-ranging wild and hatchery brown trout in a stream. *Transactions of the American Fisheries Society* 113(1): 1-32.
- Bain, M.B., J. T. Finn & H. E. Booke. 1988. Streamflow regulation and fish community structure. *Ecology* 69: 382-392.
- Bain, M. B. 2007. Hydropower Operations and Environmental Conservation: St. Marys River, Ontario and Michigan. Project Report for the International Lake Superior Board of Control.
- Benke, A. 1996. Secondary production of macroinvertebrates. In: Hauer FR & Lamberty GA (Eds.) *Methods in stream ecology*. Academic Press, San Diego, Ca.
- Berg, O. K., J. V. Arnekleiv & A. Lohrmann. 2006. The influence of hydroelectric power generation on the body composition of juvenile Atlantic salmon. *River Research and Applications* 22: 994-1008.
- Boisclair, D. & M. Tang. 1993. Empirical analysis of the influence of swimming pattern on the net energetic cost of swimming in fishes. *Journal of Fish Biology* 42:169-183.
- Bovee, K. D. 1982. A guide to stream habitat analysis using the in-stream flow incremental methodology. Instream flow paper 12. Fort Collins, CO USA, U.S. Fish and Wildlife Service.
- Campos, H., V. H. Ruiz, J. F. Gavilán & F. Alay. 1993. Peces del Río Biobío. Serie publicaciones de divulgación Centro EULA-Chile, Universidad de Concepción. 100 p.
- Carlson, R. L. & G. V. Lauder. 2011. Escaping the flow: boundary layer use by the darter *Etheostoma tetrazonum* (Percidae) during benthic station holding. *The Journal of experimental biology* 214:1181-1193.
- Clifford, H. F., H. Hamilton & B. A. Killins. 1979. Biology of the mayfly *Leptophlebia cupida* (Say) (Ephemeroptera: Leptophlebiidae). *Canadian Journal of Zoology* 57:1026-1045.
- Charnov, E. L. 1976. Optimal foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology* 9: 129-136.
- Clifford, N. J., O. P. Harmar, G. Harvey & G. E. Petts. 2006. Physical habitat, eco-hydraulics and river design: a review and re-evaluation of some popular concepts and methods. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16: 389-408.
- Cooke, S. J., E. Thorstad & S. G. Hinch. 2004. Activity and energetics of free-swimming fish: insights from electromyogram telemetry. *Fish and Fisheries* 5: 21-52.
- Debels, P., F. Romero, H. Halcayaga, A. Stehr, M. Aguayo, R. Figueroa, R. Barra, R. Urrutia, C. Valdovinos & O. Parra. 2005. History, current status and stakeholders structure - Work Package 1 Final Report for the Biobío Basin (TWINBAS Project -EC 6th FP Contract N° 018436). Concepción, Chile, Center for Environmental Studies EULA-Chile, University of Concepción.
- Ferry-Graham, L. A., D. I. Bolnick & P. C. Wainwright. 2002. Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. *Integrative and Comparative Biology* 42: 265-277.

- Flecker, A. S., & C. R. Townsend. 1994. Community wide consequences of trout introduction in New Zealand streams. *Ecological Applications* 4: 798-807.
- García, A., K. Jorde, E. Habit, D. Caamaño & O. Parra. 2011. Downstream environmental effects of dam operations: changes in habitat quality for native fish species. *River Research and Applications* 27:312-327.
- García A, González J & Habit E. En prensa. Caracterización del hábitat de peces nativos en el río San Pedro (Cuenca del río Valdivia, Chile). *Gayana*.
- Gleick, P. H. 1992. Environmental Consequences of hydroelectric development: the role of facility size and type. *Energy: The International Journal* 17(8): 735-747.
- Goodwin, P., K. Jorde, C. Meier & O. Parra. 2006. Minimizing environmental impacts of hydropower development: transferring lessons from past projects to a proposed strategy for Chile. *Journal of Hydroinformatics*: 253-270.
- Greenberg, L. A. & D. A. Holtzman. 1987. Microhabitat utilization, feeding periodicity, home range and population size of the banded sculpin, *Cottus carolinae*. *Copeia* 19-25.
- Habit, E., M. C. Belk, R. C. Tuckfield & O. Parra. 2006a. Response of fish community to human-induced changes in the Biobío River in Chile. *Freshwater Biology* 51: 1-11.
- Habit, E., B. Dyer & I. Vila. 2006b. Estado de conocimiento de los peces de aguas continentales de Chile. *Gayana* 70(1): 100-113.
- Habit, E., & M. C. Belk. 2007. Threatened fishes of the world: *Percilia irwini* (Eigenmann 1927)(Perciliidae). *Environmental Biology of Fishes* 78:213-214.
- Halleraker, J. H., S. J. Saltveit, A. Harby, J. V. Arnekleiv, H. P. Fjeldstad & B. Kohler. 2003. Factors influencing stranding of wild juvenile brown trout (*Salmo trutta*) during rapid and frequent flow decreases in an artificial stream. *River Research and Applications* 19: 589-603.
- Han M., M. Fukushima, S. Kameyama, T. Fukushima & B. Matsushita. 2008. How do dams affect freshwater fish distributions in Japan? Statistical analysis of native and nonnative species with various life histories. *Ecological Research* 23: 735-743.
- Hardy, T. B. & C. R. Addley. 2003. Instream flow assessment modelling: combining physical behavioral-based approach. *Canadian Water Resources Journal* 28(2): 1-10.
- Hauer, C., G. Mandlbürger & H. Habersack. 2009. Hydraulically related hydro-morphological units: description based on a new conceptual Mesohabitat evaluation model (MEM) using LiDAR Data as geometric input. *River Research and Applications* 25:29-47.
- Hayes, J. W. & I. Jowett. 1994. Microhabitat models of large drift-feeding brown trout in three New Zealand rivers. *North American Journal of Fisheries Management* 14: 710-725.
- Heggenes, J. 2002. Flexible summer habitat selection by wild, allopatric brown trout in lotic environments. *Transactions of the American Fisheries Society* 131: 287-298.
- Hill J. & G. D. Grossman. 1993. An energetic model of microhabitat use for rainbow trout and rosyside dace. *Ecology* 685-698.
- Hölker, F. & B. Breckling. 2002. Influence of activity in a heterogeneous environment on the dynamics of fish growth: an individual-based model of roach. *Journal of Fish Biology* 60: 1170-1189.
- Huntingford, F. A., D. Aird, P. Joiner, K. E. Thorpe, V. A. Braithwaite & J. D. JD. 1999. How juvenile Atlantic salmon, *Salmo salar* L., respond to falling water levels: experiments in an artificial stream. *Fisheries Management & Ecology* 6: 357-364.
- Ives, A. R. & S. R. Carpenter. 2007. Stability and diversity of ecosystems. *Science* 317: 58-62.

- Johnson, S. L. & A. P. Covich. 2000. The importance of night-time observations for determining habitat preferences of stream biota. *Regulated Rivers: Research & Management* 16: 91-99.
- Jorde, K. (1997). Ökologisch begründete, dynamische Mindestwasserregelungen bei Ausleitungskraftwerken. Dissertation, Stuttgart, Germany, Universität Stuttgart, 155 p.
- Jorde, K. & C. Bratrich. 1998. River bed morphology and flow regulations in diverted streams: effects on bottom shear stress patterns and hydraulic habitat. *Advances in River Bottom Ecology*: 47-63.
- Jorde, K., M. Burke, N. Scheidt, C. Welcker, S. King & C. Borden. 2007. 23 Reservoir operations, physical processes, and ecosystem losses. *Developments in Earth Surface Processes* 11: 607-636.
- Jowett, I. 1989. River hydraulic and habitat simulation, RHYHABSIM computer manual. New Zealand Fisheries Miscellaneous Report 49, Ministry of Agriculture and Fisheries, Christchurch, New Zealand.
- Jowett, I. 1993. A method for objectively identifying pool, run, and riffle habitats from physical measurements. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 27: 241-248.
- Jowett, I. G. 2002. In-stream habitat suitability criteria for feeding inanga (*Galaxias maculatus*). *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 36: 399-407.
- Karr, J. R. 1981. Assessment of biotic integrity using fish communities. *Fisheries* 6: 21-27.
- Kemp, J. L., D. M. Harper & G. A. Crosa. 1999. Use of 'functional habitats' to link ecology with morphology and hydrology in river rehabilitation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 9: 159-178.
- Lauters, F., Lavandier P., Lim P., Sabaton C. & Belaud A. 1996. Influence of hydropeaking on invertebrates and their relationship with fish feeding habits in a Pyrenean river. *Regulated Rivers: Research & Management* 12: 563-573.
- Lighthill, M. J. 1969. Hydromechanics of aquatic animal propulsion. *Annual Review of Fluid Mechanics* 1: 413-446.
- Ligon, F. K., W. E. Dietrich & W. J. Trush. 1995. Downstream ecological effects of dams. *Bioscience* 45(3): 183-192.
- MacArthur, R. H. & E. R. Pianka. 1966. On the optimal use of a patchy habitat. *The American Naturalist* 100: 603-609.
- Matthews, W. J., J. R. Bek & E. Surat. 1982. Comparative ecology of the darters *Etheostoma podostemone*, *E. flabellare* and *Percina roanoka* in the Upper Roanoke River Drainage, Virginia. *Copeia* 805-814.
- McCarthy, I. D. 2000. Temporal repeatability of relative standard metabolic rate in juvenile Atlantic salmon and its relation to life history variation. *Journal of Fish Biology* 57:224-238.
- McDowall, R. M. 2001. Getting the measure of freshwater fish habitat in New Zealand. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 4: 343-355.
- Metcalfe, N. B., A. C. Taylor & J. E. Thorpe. 1995. Metabolic rate, social status and life-history strategies in Atlantic salmon. *Animal Behavior* 49:431-436.
- MINSEGPRES. 2008. Ministerio Secretaría General de la Presidencia. Nómina para el tercer período de clasificación de especies según su estado de conservación. Diario Oficial de la República de Chile, lunes 30 de junio de 2008.
- Milhous, R. T., M. A. Updike & D. M. Schneider. 1989. Physical habitat simulation system reference manual - version II, Instream Flow Information Paper No. 26. US Fish and Wildlife Service, Fort Collins, Estados Unidos.

- Miserendino, M. 2001. Length-mass relationships for macroinvertebrates in freshwater environments of Patagonia (Argentina). *Ecología Austral* 11:3-8.
- Mouton, A. M., M. Schneider, J. Depestele, P. L. M. Goethals & N. De Pauw. 2007. Fish habitat modelling as a tool for river management. *Ecological Engineering* 29: 305-315.
- Nilsson, C., C. A. Reidy, M. Dynesius & C. Revenga. 2005. Fragmentation and flow regulation of World's large river systems. *Science* 308:405-408.
- Ohlberger, J., G. Staaks & F. Hölker. 2006. Swimming efficiency and the influence of morphology on swimming costs in fishes. *Journal of Comparative Physiology B: Biochemical, Systemic, and Environmental Physiology* 176: 17-25.
- Ohlberger, J., G. Staaks & F. Hölker. 2007. Estimating the active metabolic rate (AMR) in fish based on tail beat frequency (TBF) and body mass. *Journal of Experimental Zoology* 307A: 296-300.
- Parasiewicz, P. 2001. MesoHABSIM: A concept for application of instream flow models in river restoration planning. *Fisheries* 26(9): 6-13.
- Parasiewicz, P. & J. D. Walker. 2007. Comparison of MesoHABSIM with two microhabitat models (PHABSIM and HARPHA). *River Research and Applications* 23: 904-923.
- Parkinson, S. 2007. Habitat metrics to assess the behavior of white sturgeon in a regulated river. Dissertation, College of Graduate Studies, Universidad de Idaho, Idaho, Estados Unidos.
- Parra, O., C. Valdovinos, E. Habit & R. Figueroa. 2004. Programa de monitoreo de la calidad del agua del sistema Río Biobío. Informe técnico, Centro de Ciencias Ambientales EULA-Chile, Universidad de Concepción: 76 p.
- Petts, G. 1984. *Impounded Rivers. Perspectives for Ecological Management*. Chichester, John Wiley & Sons.
- Poff, N. L., J. D. Allan, M. B. Bain, J. R. Karr, K. L. Prestegard, B. D. Richter, R. E. Sparks & J. C. Stromberg (1997). The natural flow regime. *Bioscience* 47(11): 769-784.
- Railsback, S. F. & B. C. Harvey. 2011. Importance of fish behaviour in modelling conservation problems: food limitation as an example. *Journal of Fish Biology*. DOI:10.1111/j.1095-8649.2011.03050.x
- Ricker, W. E. 1968. *Methods for assessment of fish production in fresh waters*. Willmer Brothers Limited, Birkenhead.
- Roberts, J. H. & P. L. Angermeier. 2007. Spatiotemporal variability of stream habitat and movement of three species of fish. *Oecologia* 151: 417-430.
- Robertson, M. J., C. J. Pennel, D. A. Scruton, G. J. Robertson & J. A. Brown. 2004. Effect of increased flow on behaviour of Atlantic salmon parr in winter. *Journal of Fish Biology* 65: 1070-1079.
- Rooney, N., K. McCann, G. Gellner & J. C. Moore. 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442: 265-269.
- Rowe, D. K., M. Hicks & M. Richardson. 2000. Reduced abundance of banded kokopu (*Galaxias fasciatus*) and other native fish in turbid rivers of the North Island of New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 34: 547-558.
- Ruiz, V. H. 1993. Ictiofauna del Río Andalién (Concepción, Chile). *Gayana Zoología* 57(2): 109-278.
- Ruiz, V. H. & T. M. Berra. 1994. Fishes of the High Biobio River of South-Central Chile with notes on diet and speculations on the origin of the ichthyofauna. *Ichthyological Exploration of Freshwaters* 5(1): 5-18.

- Schweizer, S., M. E. Borsuk, I. Jowett & P. Reichert. 2007. Predicting joint frequency distribution of depth and velocity for instream habitat assessment. *River Research and Applications* 23: 287-302.
- Smith, L. S. 2003. *Introduction to Fish Physiology*. Narendra Publishing House, Delhi, India.
- Skyfield, J. P. & G. D. Grossman. 2008. Microhabitat use, movements and abundance of gilt darters (*Percina evides*) in southern Appalachian (USA) streams. *Ecology of Freshwater Fish* 17: 219-230.
- Townsend, C. R. 1989. The patch dynamics concept of stream community ecology. *Journal of North American Benthological Society* 8(1): 36-50.
- Townsend, C. R., C. J. Arbuttle, T. A. Crowl & M. R. Scarsbrook. 1997. The relationship between land use and physicochemistry, food resources and macroinvertebrate communities in tributaries of the Taieri River, New Zealand: a hierarchically scaled approach. *Freshwater Biology* 37: 177-191.
- Travnichek, V. H. & M. J. Maceina. 1994. Comparison of flow regulation effects on fish assemblages in shallow and deep water habitats in the Tallpoosa River, Alabama. *Journal of Freshwater Ecology* 9(3): 207-216.
- Vannote, R. L., G. W. Minshall, K. W. Cummins, J. R. Sedell & C. E. Cushing. 1980. The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 37: 130-137.
- Wainwright, P. C. 1991. Ecomorphology: experimental functional anatomy for ecological problems. *American Zoologist* 31: 635-645.
- Ward, J. V. & J. A. Stanford. 1983. The intermediate disturbance hypothesis: an explanation for biotic diversity patterns in lotic ecosystems. In: Bartel, S. & T. Fontaine (Eds.), *Dynamics of Lotic Ecosystems*. Ann Harbor Science, Ann Arbor, MI.
- Ward J. V. & Tockner K. 2001. Biodiversity: towards a unifying theme for river ecology. *Freshwater Biology* 46: 807-819.
- Welcomme, R. L. 1985. *River Fisheries*. FAO Fisheries Technical Paper 262: 1 – 318.
- Werner, E. E., G. G. Mittelbach, D. J. Hall & J. F. Gilliam. 1983. Experimental Tests of Optimal Habitat Use in Fish: The Role of Relative Habitat Profitability. *Ecology* 64:1525-1539.

# Anexo 1

## DISPONIBILIDAD DE HÁBITAT EN LA ZONA DE ESTUDIO

La disponibilidad de hábitat para individuos *P. irwini* juveniles y adultos en las seis celdas de la zona de estudio fue calculada con el software CASiMiR, de la forma descrita en el capítulo 1. Brevemente, las variables de entradas corresponden a información hidráulica y biológica expresada como 1) curvas ‘fuzzy sets’ para las variables de entrada (velocidad, profundidad y sustrato) y de salida (idoneidad, o ‘suitability index’) del modelo (Figura A1.1), 2) la información hidráulica de entrada al modelo que corresponde a los valores de velocidad y profundidad medidos en terreno (Tabla A1.1). Estos valores corresponden a los registrados para caudal bajo (altura de limnómetro R=8 cm) y caudal alto (altura de limnómetro R=21 cm), y 3) las reglas de decisión ‘fuzzy rules’ para la especie *P. irwini* juvenil y adulto (Tabla A1.2). Como resultado, se obtuvo un mapa de idoneidad de hábitat para *P. irwini* juveniles y otro para *P. irwini* adultos, que se muestran en la Figura A1.2. Los valores de idoneidad (entre 0 y 1) fueron clasificados como malo (0-0.4), regular (0.4-0.7) y bueno (0.7-1.0).

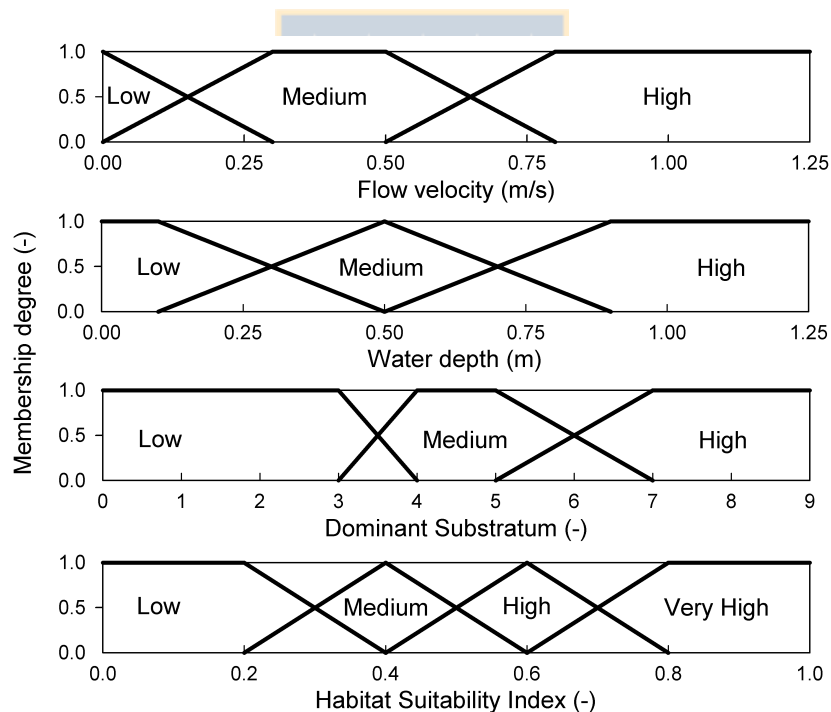


Figura A1.1: Curvas ‘fuzzy sets’ consideradas en el modelo.



Tabla A1.1: Valores de velocidad y profundidad utilizados en la modelación de hábitat para *P. irwini* juvenil y adulto.

Variable	Caudal	A	B	C	D	E	F
Velocidad (m s <sup>-1</sup> )	Bajo	0,46	0,80	0,41	0,49	0,03	0,03
	Alto	0,75	1,28	0,61	0,86	0,08	0,11
Profundidad (m)	Bajo	0,36	0,22	0,25	0,2	0,13	0,03
	Alto	0,49	0,35	0,38	0,33	0,26	0,08

Tabla A1.2: Las reglas de decisión ‘fuzzy rules’ para *P. irwini* juvenil y adulto con respecto a las variables Velocidad, Profundidad y Sustrato grande/alto (H), medio (M) y pequeño/bajo (L).

Velocidad	Profundidad	Sustrato	<i>P. irwini</i> juvenil	<i>P. irwini</i> adulto
H	H	H	L	L
H	H	M	L	L
H	H	L	L	L
H	M	H	L	M
H	M	M	L	L
H	M	L	L	L
H	L	H	L	L
H	L	M	L	L
H	L	L	L	L
M	H	H	L	M
M	H	M	L	M
M	H	L	L	L
M	M	H	M	M
M	M	M	M	M
M	M	L	L	L
M	L	H	H	H
M	L	M	H	H
M	L	L	L	L
L	H	H	M	M
L	H	M	M	M
L	H	L	L	L
L	M	H	VH	VH
L	M	M	VH	VH
L	M	L	L	L
L	L	H	H	VH
L	L	M	H	H
L	L	L	L	L

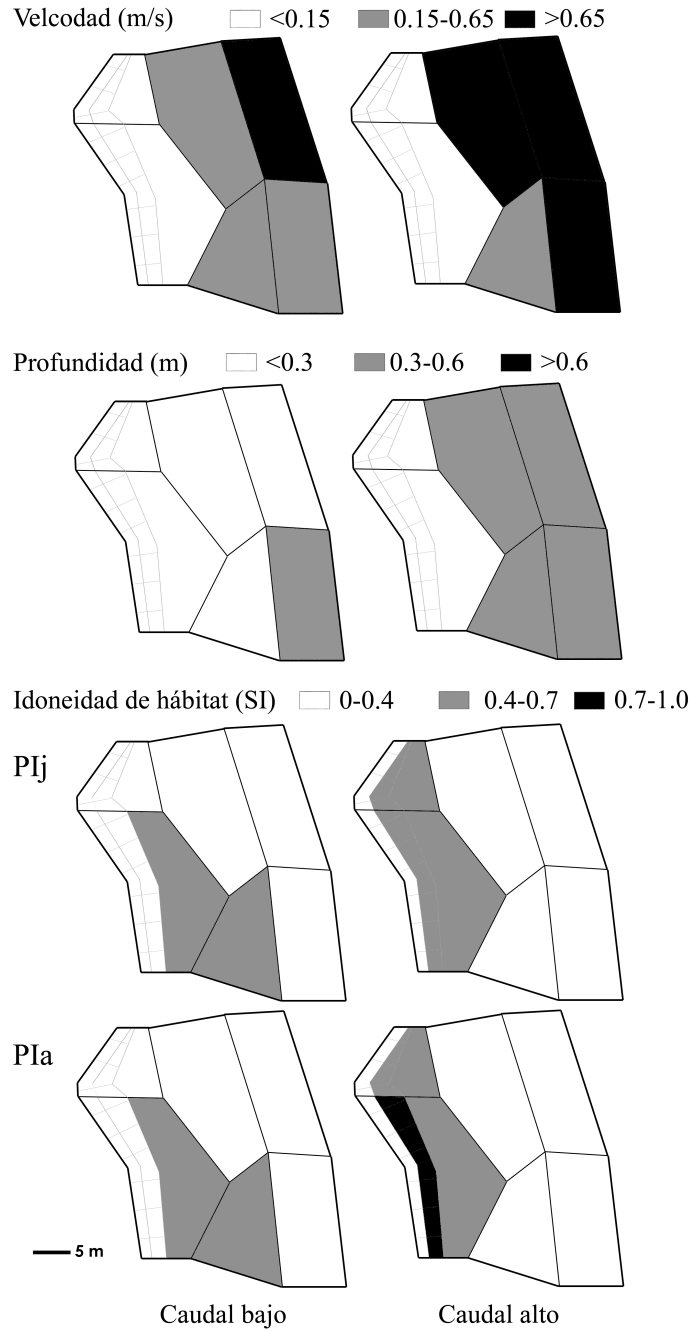


Figura A1.2: Mapa de idoneidad de hábitat para *P. irwini* juveniles (PIj) y adultos (PIa) para dos escenarios de caudal.

# Anexo 2

## GASTO ENERGÉTICO EN TERRENO

El gasto energético (GE) asociado a individuos manteniendo una posición en el lecho del río fue determinado en función del modelo bioenergético de la tasa metabólica activa (AMR) para *Percilia irwini* (Capítulo 3), y de la velocidad del flujo registrada en el río durante la caracterización de uso de hábitat (Capítulo 4). El modelo energético de AMR sólo considera el metabolismo basal y el gasto asociado a mantener una posición, pero no incluye gasto asociado a digestión o movimientos explosivos asociados a la captura de alimento, escape de predadores o competencia inter/intra específica.

El GE está expresado como  $J h^{-1}$  y corresponde a la multiplicación del modelo de AMR (capítulo 3) por la constante oxalórica  $14,1 J mg O_2^{-1}$  (Videler 1993). Por lo tanto, el GE de un individuo de masa  $M$  (g), expuesto a una velocidad  $V$  ( $cm s^{-1}$ ), se define a partir de la ecuación A2.1, donde se distingue i) una zona de velocidad baja ( $\leq 15 cm/s$ ) en que los peces pueden mantener una posición en el lecho sin necesidad de nadar, ii) una velocidad alta ( $> 25 cm/s$ ) en la que los peces deben nadar enérgicamente para mantener una posición, y iii) una zona de transición.

$$GE(M, V) = \begin{cases} 2.26 \cdot M^{1.16} \cdot V^{0.23} & 5 \leq V \leq 15 \text{ cm s}^{-1} \\ GE_{V=25} \frac{V-15}{10} + GE_{V=15} \cdot \left(1 - \frac{V-15}{10}\right) & 15 < V \leq 25 \text{ cm s}^{-1} \\ 0.37 \cdot M^{0.77} \cdot V^{0.97} & 25 < V \leq 35 \text{ cm s}^{-1} \end{cases} \quad (A2.1)$$

El GE de *P. irwini* en el río se puede evaluar a cualquier profundidad sobre la grava del lecho, que tendrá asociada una velocidad particular. Para determinar esta velocidad, se consideró un perfil de velocidades logarítmico (Keulegan 1938), indicado en la Figura 1, y descrito en la ecuación A2.2:

$$V(z) = \frac{u_*}{k} \cdot \ln\left(\frac{z}{z_0}\right) \quad (A2.2)$$

Donde  $V(z)$  es la velocidad a la altura  $z$ ,  $u_*$  es la velocidad de corte,  $k$  es la constante de von Karman ( $k=0,408$ ), y  $z_0$  la altura a la cual la velocidad es cero. Usualmente, el nivel de referencia ( $z=0$ ) para la ecuación 2 está definido como el plano que se forma luego del suavizamiento de los elementos de la rugosidad. Para elementos de rugosidad esférica (como la grava en la zona de estudio), el nivel  $z=0$  corresponde a un valor cercano a  $0,75 d_e$  sobre la base de las esferas ( $d_e$ =diámetro de la esfera) (Van Rijn 1986). Mientras que un valor aceptado como el nivel de velocidad cero ( $z=z_0$ ) es  $z_0=0,25 d_e$  para grava y arena (Van Rijn 1986). El diámetro de las esferas ( $d_e$ ) se asume igual a  $d_{50}$  (diámetro del percentil 50). Los valores de  $d_{50}$  y  $z_0$  para cada celda están indicados en la Tabla A2.1.

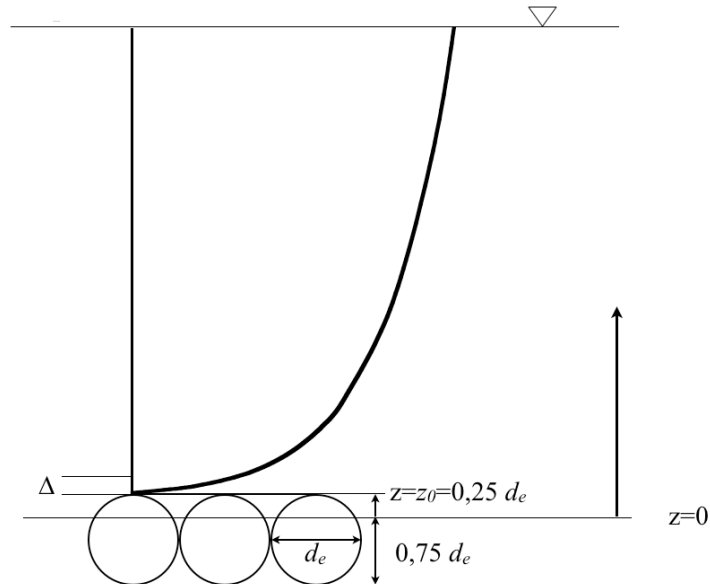


Figura A2.1: Perfil de velocidad y dimensiones características incluidas en la ecuación 2.

Tabla A2.1: Valores de  $d_{50}$  y  $z_0$  en cada celda.

	A	B	C	D	E	F
$d_{50}$ (cm)	12,5	15	25	30	15	15
$z_0$ (cm)	03	04	06	08	04	04

El valor de la velocidad de corte ( $u_*$ ) en cada celda se obtiene al resolver la ecuación 2 para la velocidad medida en terreno a la profundidad 0,4 veces la altura de escurrimiento  $h$  ( $0,4h$ ). Por lo tanto,  $u_*$  queda definida en la ecuación 3, de la siguiente forma:

$$u_* = \frac{V_{0,4h} \cdot k}{\ln\left(\frac{0,4h}{z_0} + 1\right)} \quad (\text{A2.3})$$

Reemplazando la ecuación (A2.3) en (A2.2), se obtiene la ecuación A2.4, que describe la velocidad del flujo ( $V$ ) a una altura  $z_y$  sobre la superficie de la grava del lecho, para un escurrimiento de profundidad  $h$ . Con esta ecuación se puede estimar la velocidad del flujo a cualquier profundidad sobre el lecho dentro del rango de velocidades ( $<2,0 \text{ m s}^{-1}$ ) y profundidades ( $<0,83 \text{ m}$ ) registrado en terreno.

$$V(z_y) = V_{0,4h} \frac{\ln\left(\frac{z_y}{z_0} + 1\right)}{\ln\left(\frac{0,4h}{z_0} + 1\right)} \quad (\text{A2.4})$$

En la Figura 2 se indica el perfil de velocidades (hasta 5 cm de profundidad) para cada celda en condición de caudal bajo (limnómetro R=8) y alto (limnómetro R= 21 cm), definidos a partir de la ecuación 4. Se observa un perfil de velocidades más amplio en la celda B y el más angosto en la celda E. En la celda B se logra una velocidad más alta a menor profundidad que en la celda E (y que en cualquier otra celda). Por lo tanto, un pez puede tener un gasto energético mínimo (hasta una velocidad cercana a 15 cm/s), en gran parte de la columna de agua en la celda E, pero estará limitado a permanecer en contacto directo con el lecho en la celda B.

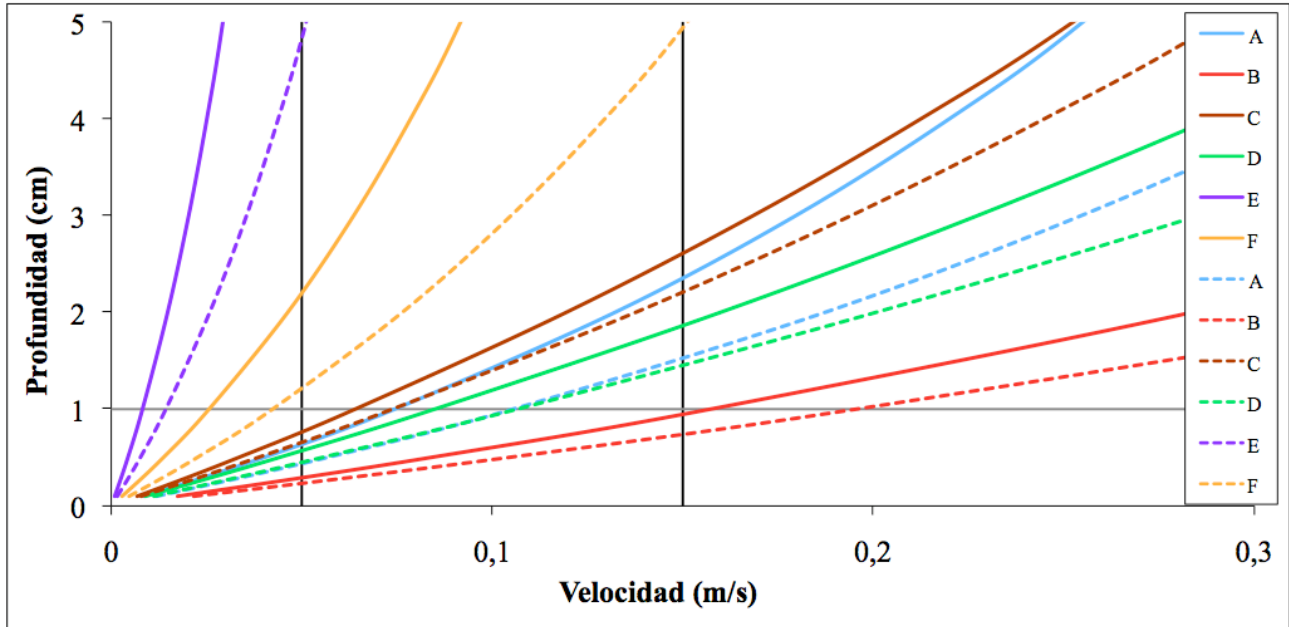


Figura A2.2: Perfiles de velocidad en cada celda (A, B, C, D, E, F) para escenarios de caudal bajo (línea continua) y alto (línea segmentada). Se indica las verticales correspondientes a 5 y 15 cm/s y la horizontal correspondiente a la profundidad de 1 cm sobre el lecho.

Para comparar el gasto energético de un pez en cada celda, frente a escenarios de caudal bajo y alto, se evaluó su gasto energético asociado exclusivamente a mantenerse en un lugar, excluyendo la componente del metabolismo basal (AMR-SMR). El metabolismo basal es el mismo en todas las celdas ( $2,34 \cdot M^{1,39}$ , Capítulo 3); por lo tanto, al excluirlo del AMR, se define el gasto energético asociado a la velocidad del flujo  $V$ ,  $GE_V$ , para un individuo de masa  $M$ , como se indica en la ecuación A2.5.

$$GE_V(M, V) = \begin{cases} 2.26 \cdot M^{1.16} \cdot V^{0.23} - 2.34 \cdot M^{1.39} & 5 \leq V \leq 15 \text{ cm s}^{-1} \\ GE_{V=25} \frac{V-15}{10} + GE_{V=15} \cdot \left(1 - \frac{V-15}{10}\right) - 2.34 \cdot M^{1.39} & 15 < V \leq 25 \text{ cm s}^{-1} \\ 0.37 \cdot M^{0.77} \cdot V^{0.97} - 2.34 \cdot M^{1.39} & 25 < V \leq 35 \text{ cm s}^{-1} \end{cases} \quad (A2.5)$$

El gasto energético  $GE_V$  de peces juveniles y adultos para las condiciones de velocidad y profundidad cercanas al lecho de la Figura A2.2, se indican en las figuras A2.3 y A2.4, respectivamente. En la Figura A2.3 se observa que el gasto energético por velocidad es mayor

que el gasto energético basal (SMR) de los juveniles a poca distancia sobre lecho en todas las celdas alejadas de la orilla. Por otro lado, el gasto energético individuos adultos al nadar es menor que el gasto metabólico estándar (SMR) para un rango mayor de velocidad (o profundidad). Al comparar las figuras A2.3 y A2.4, se observa que el gasto energético por velocidad es menor para los individuos juveniles en todas las celdas en las cercanías del lecho. Sin embargo, el gasto energético por velocidad, evaluado por unidad de peso de pez (es decir, GE<sub>v</sub> dividido por la masa del pez considerado) es mayor para los juveniles que para los adultos (Figura A2.5). Esto también fue descrito en el capítulo 3, donde se indicó que los peces más pequeños consumen más energía para nadar (ver Figura xx: metabolic scope), pero consumen menos energía en reposo.

Finalmente, en la Tabla A2.2 se indica el gasto energético por velocidad en cada celda para caudal bajo y alto a una profundidad de 1,1 cm sobre el lecho. Se observa que el mayor gasto energético ocurre en la celda B para ambas especies y el gasto menor ocurre en las celdas E y F, que presentan velocidad nula. De las celdas alejadas de la orilla, la celda C presenta la menor variación de gasto energético con el caudal, para ambos estadios vitales. La celda B presenta el mayor aumento para juveniles y la celda A el mayor aumento para adultos. Por otro lado, el gasto energético de juveniles y adultos en la celda B llega a ser hasta tres veces el de la celda C, y es similar para las demás celdas.

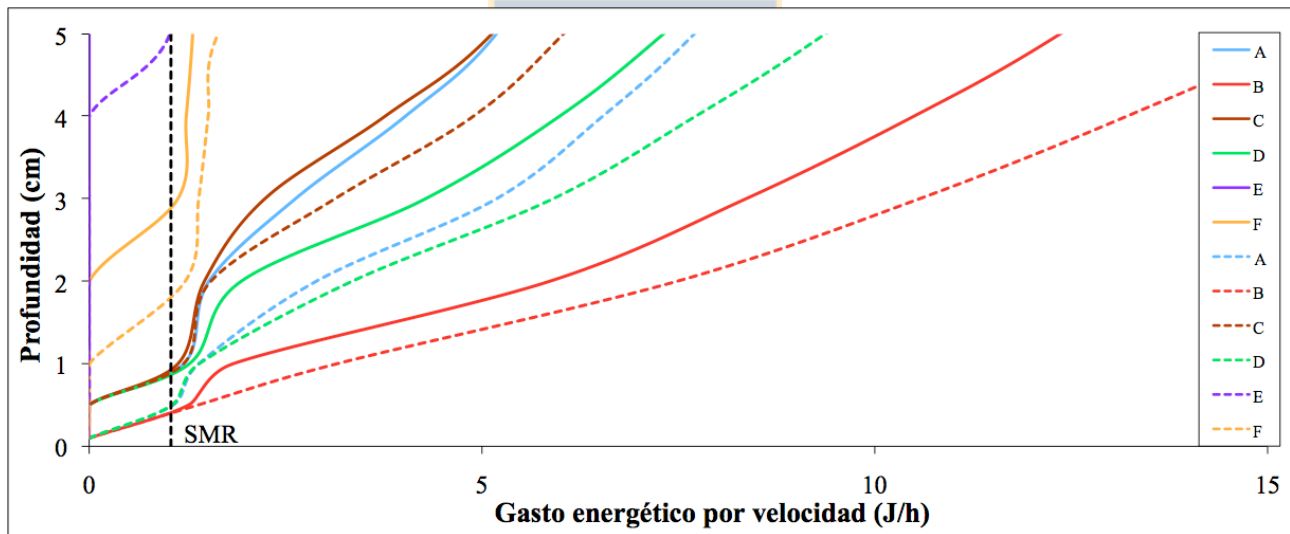


Figura A2.3: Gasto energético GE<sub>v</sub> para individuos juveniles (0,67 g) en las cercanías del lecho.

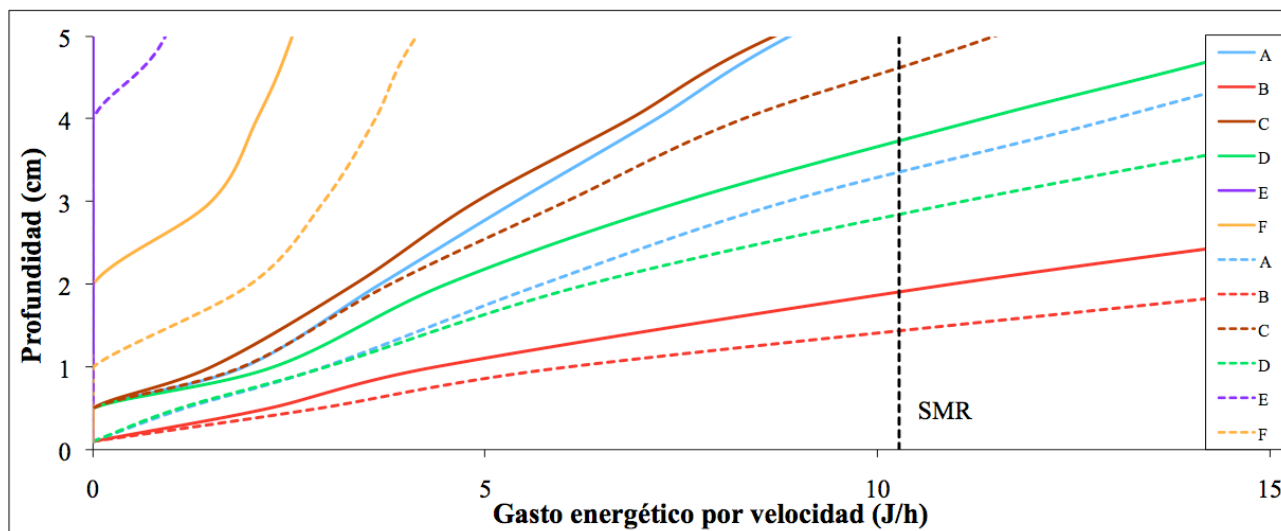


Figura A2.4: Gasto energético  $GE_v$  para individuos adultos (2,88 g) en las cercanías del lecho.

Tabla A2.2: Gasto energético  $GE_v$  para *P. irwini* juvenil y adulto a una profundidad de 1,1 cm sobre el lecho para caudal bajo y alto

Estadio	Caudal	Gasto energético por velocidad ( $J\ día^{-1}$ )						Gasto basal ( $J\ día^{-1}$ )
		A	B	C	D	E	F	
Juvenil	Bajo	30	55	28	32	0	0	25
	Alto	35	90	30	35	0	0	
	% aumento	17	64	7	9	-	-	
Adulto	Bajo	52	119	42	61	0	0	246
	Alto	77	164	52	78	0	0	
	% aumento	48	38	24	28	-	-	

Juvenil: 0,67 g; adulto: 2,88 g