

UNIVERSIDAD SAN FRANCISCO DE QUITO

**PREFERENCIA ALIMENTICIA Y EFICIENCIA EN EL CONSUMO
DE ALIMENTO EN LA ESPECIE DE PEZ *Salvelinus alpinus*
(Salmonidae: Salmoniforme)**

Diana Raquel Vela Almeida

Proyecto final presentado como requisito para la obtención del título de Licenciada en
Ecología Aplicada y Biología

Quito, Mayo 2008

Universidad San Francisco de Quito

Colegio de Ciencias Biológicas y Ambientales

HOJA DE APROBACION DE PROYECTO FINAL

Preferencia alimenticia y eficiencia en el consumo de alimento en la especie de pez *Salvelinus alpinus* (Salmonidae: Salmoniforme)

Diana Raquel Vela Almeida

Stella de la Torre, Ph.D
Directora de Proyecto Final

.....

Stella de la Torre, Ph.D
Decana del Colegio de Ciencias
Biológicas y Ambientales

.....

Quito, Mayo 2008

© **Derechos de autor**

Diana Raquel Vela Almeida

2008

DEDICATORIA

A mis padres Marina y Ramiro por apoyarme siempre, estar a mi lado y enseñarme
grandes lecciones de vida.

AGRADECIMIENTOS

Agradezco de manera especial la colaboración de la University of Glasgow y en especial a Colin Adams que fue mi supervisor en el trabajo de campo y me ayudó a desarrollar la metodología para este estudio; y también a Stella de la Torre, mi directora de tesis, persona a la que admiro mucho, y que estuvo apoyándome durante todo el proceso; aclaró todas mis dudas, no solamente durante el desarrollo del proyecto final, sino que de ella aprendí gran parte de lo que sé durante todos los cinco años de estudio en la universidad.

Quiero agradecer también a todo el personal de la estación de campo Scene - Scottish Centre for Ecology & the Natural Environment: David Fettes, Rona Brennan, Stuart Wilson y Mónica Garduño por ayudarme con toda la logística para el estudio y siempre estar pendientes durante mi estadía en Escocia. De igual manera agradezco a Yolanda Chaparro y Liz Etheridge, estudiantes de biología en Escocia, por ser grandes amigas y darme sugerencias durante el desarrollo del trabajo de campo.

Adicionalmente quiero dar las gracias a mis profesores de la universidad San Francisco de Quito, de manera especial a David Romo por estar siempre impulsándome a buscar cada vez mejores metas y a Carlos Valle por su invaluable ayuda al enseñarme conocimientos que me serán muy útiles en lo posterior.

Finalmente a mi familia y amigos que siempre estuvieron pendientes durante este trabajo, exigiéndome a cumplir con mis metas y sobre todo apoyándome moralmente.

RESUMEN

La especie de pez *Salvelinus alpinus* (L.) exhibe una alta plasticidad fenotípica y frecuentemente forma subgrupos que difieren en su comportamiento y aparato alimenticio, así como en su eficiencia de búsqueda de alimento. Se estudiaron 35 individuos de esta especie alimentados con diferentes tamaños de presas; se registraron sus comportamientos, latencia, tasa de consumo y número de presas consumidas para relacionarlas con la variación individual en la forma de la cabeza. El comportamiento alimenticio no mostró relación con el tamaño máximo de la presa consumida ni con la morfología de la cabeza. Los peces se alimentaron de todo el rango de tamaños de presas; no obstante, hubo una leve tendencia a consumir presas grandes. La forma de la cabeza no predijo el tamaño máximo de la presa preferida; los peces se alimentaron de la mayoría de las presas de cada categoría de tamaño; sin embargo, el tiempo que se demoraron en consumirlas varió considerablemente. Adicionalmente, la latencia y la eficiencia en el consumo del alimento no estuvieron relacionadas con la morfología de la cabeza. Estos resultados indican que los peces estudiados son parte de un solo grupo trófico.

ABSTRACT

The fish *Salvelinus alpinus* (L.) exhibits a high phenotypic plasticity and it frequently forms subgroups that differ in their behaviour, feeding apparatuses, and foraging efficiency. This study analyzed 35 individuals fed with different sizes of prey. Their behaviour, latency, consumption rate, and number of prey consumed were registered to relate them with the individual variation in their head shape. Feeding behaviour did not show any relation with the maximum size of consumed prey nor with head morphology. The fish fed off the whole available size range; nevertheless, there was a modest bias to consume big prey. The head shape did not predict the maximum size of preferred prey; the fish ate most of the prey within each size category; however, the time they took to consume them varied considerably. Additionally, latency and foraging efficiency were not related with morphology of the head. These results indicate that the fishes were part of a single trophic group.

TABLA DE CONTENIDO

Dedicatoria	iv
Agradecimientos	v
Resumen	vi
Abstract	vii
1. Introducción	1
2. Justificación	8
3. Area de estudio	11
4. Método	11
5. Resultados	13
5.1 Morfología de la cabeza	13
5.2 Comportamiento de alimentación	14
5.3 Preferencia del tamaño de la presa	14
5.4 Eficiencia en el consumo de alimento	15
6. Discusión	17
7. Conclusiones	24
8. Recomendaciones	25
9. Referencias	27
10. Figuras	30

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Fotografía de <i>Salvelinus alpinus</i>	30
Figura 2. Medidas morfométricas de la anatomía de la cabeza usadas en este estudio	30
Figura 3. Valores del análisis de componentes principales graficados	31
Figura 4. Morfometría de un individuo con PC1 negativo	32
Figura 5. Morfometría de un individuo con PC1 positivo	32
Figura 6. Morfometría de un individuo con PC2 negativo	33
Figura 7. Morfometría de un individuo con PC2 positivo	33
Figura 8. Regresión simple entre PC1 y el tamaño máximo de la presa consumida	34
Figura 9. Regresión simple entre PC2 y el tamaño máximo de la presa consumida	34
Figura 10. Regresión simple entre la latencia y el número de presas consumidas por segundo	35
Figura 11. Regresión simple entre la latencia y la cantidad de biomasa consumida por segundo	35
Figura 12. Regresión simple entre la primera latencia y las presas consumidas por segundo	36
Figura 13. Regresión simple entre la primera latencia y la cantidad de biomasa consumida por segundo	36

1. INTRODUCCIÓN

La teoría de búsqueda óptima de alimento se define como la estrategia más eficaz en términos de la cantidad de energía gastada en buscarla, (movilización o caza) en comparación con la energía que obtiene el animal de esta comida (Schoener 1971). Esta teoría se encarga de explicar cómo los organismos aumentan al máximo la red de ganancia de energía (Harrel y Dibble 2001). Según ésta, los animales buscarán el alimento que 1) se puede conseguir más fácilmente; 2) se puede consumir más fácilmente, y/o 3) que tiene más contenido nutritivo. La energía obtenida es ocupada para el mantenimiento y supervivencia del individuo y también para su éxito reproductivo. De esa manera, el animal que puede optimizar su estrategia de búsqueda, o que puede minimizar el esfuerzo de búsqueda y maximizar la energía obtenida, tendrá más energía para destinarla a la reproducción (Schoener 1971).

Cada individuo busca una dieta conveniente de acuerdo a las actividades que realiza, es decir, sus necesidades energéticas; y evita gastar energía en buscar dicha dieta. La teoría de búsqueda óptima de alimento es la vía para predecir la dieta del animal. Esta es determinante para la comprobación de cualquier uso de hábitat donde exista alimento para los organismos como una función del modelo del recurso; así, se puede conocer la abundancia de la presa, y la disponibilidad para el consumidor. Esta teoría es capaz de traducir a las proporciones reales los procesos que se dan en la naturaleza y encontrar una opción de alimento para un consumidor individual (Mittelbach 1981).

Las relaciones depredador – presa se pueden evaluar al estudiar las necesidades intrínsecas y extrínsecas de un depredador para intuir la importancia de varios tipos de presa. Cada acercamiento a la presa muestra un mecanismo diferente para evaluar las opciones del

depredador dependiendo de la fisiología de este y su energía (bio-energía), su conducta y sus necesidades físicas (Mason et al. 1998). La variación individual en la proporción de ingestión de alimento en animales crece en grandes proporciones de acuerdo a la variación de dos características: su habilidad intrínseca para buscar alimento en ausencia de competidores (eficiencia en búsqueda de alimento) y el efecto perjudicial de los competidores en la proporción de ingestión (susceptibilidad a la interferencia) (Stillman 2000).

La energía obtenida por el alimento está disponible para el crecimiento del individuo, pero el crecimiento está determinado por la energía de ingestión y el costo energético; es decir, la energía total en la comida consumida menos el costo de la energía total del metabolismo, la energía de sus actividades y la energía de los productos excretorios. La ingestión de una determinada cantidad de energía es un producto de la abundancia de comida y su disponibilidad (que tan fácil sea obtenerla), el volumen de energía de la presa, y la ocurrencia de competidores (Forseth et al. 1994).

El cambio en la eficiencia de búsqueda de alimento de una especie, que lleva a la selección natural divergente, entre y dentro de poblaciones que se aprovechan de recursos diferentes se piensa que es una causa primaria del polimorfismo trófico y la radiación adaptativa (Svanbäck y Eklöv 2003). Entre los peces, el polimorfismo trófico involucra a menudo diferencias en características morfológicas usadas en la búsqueda, captura o manipulación de la presa (Adams y Huntingford 2002). Un estudio en un grupo de peces realizado por Svanbäck y Eklöv (2003) encontró fuertes relaciones entre la morfología de los peces y la eficiencia en búsqueda de alimento en los grupos estudiados en laboratorio.

La importancia de la morfología y el comportamiento en promover la coexistencia de las especies a través de dividir los recursos de alimento ha sido reconocida hace mucho tiempo. Entre los peces, se piensa a menudo en diferencias dietéticas entre especies simpátricas donde se observa que morfológicamente y comportamentalmente son diferentes debido a diferencias en su capacidad de alimentación (Keast 1978; Malmquist 1992). La polimorfía es un medio probable para la selección que actúa en el comportamiento alimenticio, debido a la posibilidad de generar estrategias alternativas para el éxito en la búsqueda de alimento y su potencial efecto sobre el éxito reproductivo (Adams et al. 2003). Es probable que la plasticidad fenotípica juegue un papel importante en el proceso de diversificación (Day y McPhail 1996; Svanbäck y Eklöv 2003).

Este polimorfismo trófico está relacionado con el nivel de plasticidad que pueden tener los animales. El crecimiento de la mayoría de los vertebrados terrestres está determinado; es decir ellos no asignan ninguna cantidad de energía en el crecimiento somático cuando se alcanza la adultez, el tamaño del adulto está principalmente determinado por componentes heredados. En contraste, la mayoría de peces teleósteos tienen un crecimiento plástico indeterminado; ellos retienen este potencial de crecimiento a lo largo de su vida, y una gran magnitud de crecimiento está determinada a través del ambiente (Forseth et al. 1994). Tal plasticidad puede ser a menudo una estrategia adaptativa importante para manifestarse por la variabilidad ambiental. El trabajo teórico sugiere que la plasticidad evoluciona dependiendo de la proporción a la que los fenotipos pueden responder a las señales ambientales (Day y McPhail 1996).

La plasticidad morfológica y el comportamiento son importantes en la búsqueda de alimento, y hacen pensar en una dicotomía entre las dos: la predominante plasticidad del

comportamiento afecta la eficiencia en la búsqueda y la predominante plasticidad morfológica afecta la eficiencia en la manipulación de la presa (Day y McPhail 1996). La asignación diferencial de recursos puede producir gran variabilidad en el crecimiento y aptitud de miembros diferentes en la población (Metcalf 1986). Por consiguiente, el cambio morfológico inducido por la dieta está acompañado por un cambio de la eficiencia en la búsqueda de alimento. El cambio morfológico inducido por la dieta probablemente resulta de las respuestas plásticas en los músculos o huesos; ambas sustancias pueden cambiar de tamaño y forma bajo una nueva tensión mecánica prolongada. Por ejemplo, la tensión mecánica que crece por las formas específicas de búsqueda de alimento es la causa inmediata de la plasticidad en *Gasterosteus aculeatus*, una especie muy estudiada de pez (Day y McPhail 1996).

La exposición a largo plazo a una presa particular no sólo puede alterar la morfología trófica sino también la morfología nerviosa, produciendo cambios indirectos del comportamiento (Day y McPhail 1996). Además, la plasticidad del comportamiento puede ser dependiente de la morfología. Es decir, sus efectos en la eficiencia en búsqueda de alimento pueden cambiar si la morfología cambia. Por consiguiente, no es posible separar completamente los efectos de la plasticidad morfológica y la plasticidad del comportamiento. Con base en esto, el efecto de la plasticidad morfológica es el efecto usual de cambios inducidos por la dieta en la morfología trófica más cualquier efecto en el cambio del comportamiento que es resultado de la exposición de una presa por largo plazo (Day y McPhail 1996).

Una especie de pez de agua dulce que exhibe un grado muy alto de plasticidad fenotípica es *Salvelinus alpinus* (L.) y frecuentemente forma subgrupos que coexisten y que explotan

un rango relativamente estrecho entre varios tipos de presas y que difieren en varios aspectos como tamaño del cuerpo (Adams et al. 2003; Nordeng 1983; Hindar y Jonsson 1993; Adams y Huntingford 2002) y su aparato alimenticio: tamaño y forma de la cabeza, tamaño de la mandíbula, número de agallas, y diámetro del ojo, así como la opción del hábitat de búsqueda de alimento y su comportamiento de alimentación (Hindar y Jonsson 1993; Adams et al. 1998; Adams et al. 2003; Adams y Huntingford 2002a; Adams y Huntingford 2002b). Aunque la significancia funcional de muchos polimorfismos es difícil de ser probada, un número grande de polimorfismos descritos son el resultado de la variación en la anatomía del aparato alimenticio (polimorfismo trófico) claramente indicando un papel funcional en la búsqueda óptima de alimento (Adams et al. 2003; Adams y Huntingford 2002a; Malmquist 1992).

La mayoría de casos de polimorfismo por el recurso se encuentran en organismos que usan sólo su boca durante el proceso de dominar y manipular a la presa (Adams et al. 2003). Un estudio realizado por Adams y Huntingford (2002) muestra la importancia funcional de las diferencias en la boca; ésta fue probada comparando el máximo tamaño de la presa que podría ser manejada por cada uno de los peces que habitan en un hábitat pelágico o béntico. Una boca más grande permite comer las partículas de comida más grandes. Cuando ofrecieron una opción entre una presa típica béntica y una presa de origen pelágico, los individuos de *Salvelinus alpinus* de origen béntico estuvieron más dispuestos a alimentarse de presas bénticas, mientras que aquéllos de origen planctívoro se alimentaron de presas de origen pelágico. Las diferencias sobre la forma de la boca están asociadas con las necesidades de búsqueda de alimento y preferencias en la dieta. Este estudio concluyó que la importancia funcional de la especialización en la búsqueda de alimento indica una presión de selección fuerte para la evolución divergente y propone que

el crecimiento heterocrónico es el mecanismo que produce la divergencia de la anatomía trófica (Adams y Huntingford 2002).

La anatomía de *Salvelinus alpinus* para la alimentación es fenotípicamente plástica y esa variación en el comportamiento de búsqueda de alimento produce una especialización alimenticia y una variación en la anatomía (Adams et al. 2003). Los individuos de esta especie que provienen del morfotipo bentívoro tienen una boca más ancha en relación a la longitud del cuerpo con relación de aquéllos que provienen del morfotipo planctívoro. El morfotipo planctívoro tiene un cuerpo aerodinámico, fusiforme, con coloración brillante durante la época de desove, tiene una ligera construcción de la mandíbula, boca terminal, aletas pectorales cortas, y unas largas y densas agallas; en el campo se alimenta exclusivamente en zooplancton. El morfotipo bentívoro tiene colores crípticos, es más robusto en la cabeza y el cuerpo, boca subterminal, aletas pectorales largas, y relativamente cortas y espaciadas agallas y se alimenta de macro-invertebrados béticos (Malmquist 1992; Adams y Huntingford 2002).

Los hábitos alimenticios y el uso del hábitat de *Salvelinus alpinus* son variables (L'Abée et al. 1993). El hecho de que *S. alpinus* planctívoros tienen una mandíbula más pequeña para un tamaño dado, hace que tengan lugares limitados por el mayor tamaño de la presa que pueden comer. *S. alpinus* de origen bético consumen presas béticas más rápidamente que los de origen planctívoro y, recíprocamente, los *S. alpinus* de origen planctívoro consumen presas planctónicas más rápidamente (Adams y Huntingford 2002). Los resultados sugieren que la morfología bética es fenotípicamente inferior en usar el nicho de alimentos pelágicos. La morfología planctónica ataca presas a proporciones significativamente más altas y tiene más éxito en la captura. Los individuos con

morfología béntica son más renuentes a empezar a alimentarse del zooplancton y el tiempo de reacción es más largo que en los de morfología planctónica (Malmquist 1992). La división del recurso disponible entre morfotipos simpátricos está asociado con diferencias heredadas en la anatomía trófica y el comportamiento de alimentación (Adams y Huntingford 2002).

Existen relaciones fuertes entre el comportamiento de búsqueda de alimento en un hábitat específico, la proporción de la captura y la morfología en el grupo. Se produce una combinación entre la búsqueda de alimento y la morfología del pez que fuertemente corresponden a diferencias en el crecimiento y dieta de grupos pelágicos y bénticos (Svanbäck y Eklöv 2003). Un estudio realizado por Schluter (1993) muestra resultados similares en *G. aculeatus*, el grupo béntico tiene un cuerpo más robusto, una boca más grande y una proporción de captura de presas más alta que el grupo del litoral cuya forma del cuerpo es poco robusta.

El hecho de que los morfotipos usen el mismo hábitat pero que raramente se solapen con respecto a la dieta da la idea de que morfológicamente y comportamentalmente las preferencias basadas en la presa, en lugar de ser interacciones competitivas o depredadoras, pueden ser un mecanismo primario para mantener la separación ecológica (Malmquist 1992). El nicho trófico potencial de un individuo es finalmente determinado por los límites de su comportamiento, habilidades morfológicas y fisiológicas relacionadas con su alimentación (Malmquist 1992; Arnold 1983). La baja eficiencia de *S. alpinus* bentónico para alimentarse de zooplancton y su desinterés general para reaccionar frente a esta presa puede reflejar limitaciones morfológicas y de comportamiento. Como los *S. alpinus* bentónicos sólo consumen raramente zooplancton en su ambiente natural, la ausencia de

zooplancton de su dieta debe relacionarse a limitaciones morfológicas. Por consiguiente, la segregación trófica observada entre las formas bentónica y planctónica podría mantenerse a través de la selección natural y podría proporcionar una eficiencia en búsqueda de alimento que afecta el éxito reproductivo de cada morfotipo (Malmquist 1992).

Los individuos deben ser libres para seleccionar el hábitat y el alimento basados en sus propios requisitos (Forseth et al. 1994). Cuando los recursos son abundantes, los peces, para encontrar su óptimo, deben concentrarse en la mayoría de sus presas favoritas, resultando en un estrecho rango de alimentación (Robinson y Wilson 1998). La naturaleza de la selección de la presa se presenta como un modelo; el modelo asume una especie múltiple de presas agrupadas dentro de una clasificación por tamaños y condiciones para que la estrategia óptima de alimentación de la presa pueda expresarse como el rango de la dieta (Eggers 1977). En este contexto, el objetivo del presente estudio fue evaluar en qué medida en *S. alpinus*, una especie polimórfica, los comportamientos alimenticios, y la preferencia de tamaño del alimento consumido varían de acuerdo a la forma de la cabeza; se buscó también evaluar la relación entre la eficiencia en el consumo de alimento y la morfología.

2. JUSTIFICACIÓN

Los estudios de ecología del comportamiento están encaminados a entender cuáles fueron los procesos evolutivos que determinaron la aparición de los comportamientos y cómo estos contribuyen al éxito reproductivo de los individuos de una especie. Este estudio pretende evaluar en qué medida la supervivencia y el éxito reproductivo de los individuos determinan la búsqueda de mecanismos para aprovechar los recursos que están disponibles.

En todas las especies de seres vivos ha existido una continua tensión por obtener los recursos necesarios y suficientes que aseguren la supervivencia y reproducción de los individuos. Cada individuo trata de maximizar sus recursos con diferentes comportamientos; así, la búsqueda óptima de alimento genera comportamientos que permiten aumentar el éxito reproductivo y utilizar la energía disponible de la alimentación para generar descendencia (Schoener 1971; Harrel y Dibble 2001; Adams et al. 2003).

La teoría de búsqueda óptima de alimento se ha enfocado en comprender qué, cuándo y dónde los organismos obtienen comida, y cuándo cambian entre los tipos de comida y los parches donde buscan alimento. Este estudio es importante porque pretende evaluar si la disponibilidad de recursos, en este caso de alimentos, genera conflicto entre los individuos de la misma especie hasta tal punto que éstos adquieren morfologías diferentes, gracias a su plasticidad fenotípica, para poder adaptarse a un nicho nuevo y obtener alimento y energía (Adams et al. 2003). Estos datos resultarían interesantes porque eventualmente se podrían tomar como modelo de la manera en que actúan los individuos de una especie frente a una rango de alimentos dado, partiendo del conocimiento de que cada especie desarrolla adaptaciones que les permiten a los individuos mantenerse y sobrevivir (Dufty et al. 2002).

La selección natural elegirá los modelos de búsqueda de alimento que sean económicos para una especie (Schoener 1971). Así, un estudio cuidadoso de los comportamientos que existen en esta especie de pez, debe indicar alguna tendencia hacia las estrategias óptimas en el proceso de búsqueda de alimento. Su utilidad, sin embargo, depende de qué tan bien los estudios consideren la naturaleza de costos, beneficios, y necesidades en una situación

dada, si estos parámetros están bien estimados, se pueden construir relaciones teóricas acerca del rango de la dieta de *S. alpinus*.

Donde el polimorfismo es simpátrico, las diferencias funcionales de la morfología trófica permiten que la presión de selección conduzca a una evolución de la especialización de la alimentación que, con estudios como este, puede ser examinada sin las confusas influencias de la filogenia. Los efectos del comportamiento y la plasticidad morfológica son a menudo difíciles de distinguir. La plasticidad morfológica es relativamente fácil de medir pero su efecto en la eficiencia en búsqueda de alimento es más difícil de cuantificar (Day y McPhail 1996), es por esto que este estudio facilita la comprensión sobre la selección que los peces realizan para obtener la mayor cantidad de energía considerando el gasto energético que implica conseguirla.

Pocos estudios han enfocado directamente la relación entre rasgos fenotípicos y hábitos alimenticios (Malmquist 1992). Los peces utilizan los comportamientos alimenticios más adecuados para perfeccionar la ganancia de energía (Svanbäck y Eklöv 2003; O'Brien et al. 1976; Werner y Hall 1974). Los parámetros están basados en las respuestas individuales, pero los resultados pueden extrapolarse a niveles de la comunidad, manteniendo la visión de rentabilidad en hábitats con recursos variados. Las respuestas inmediatas dadas por un pez individual pueden determinar la importancia de las variables del hábitat para el éxito en la búsqueda óptima de alimento (Stillman et al. 2000). Con base en estos criterios, considero que es sumamente importante el desarrollo de este estudio, no solamente porque puede proporcionar evidencias que soporten la existencia de adaptaciones con respecto a la búsqueda y selección del alimento sino que también permite extrapolar esta información a otras especies.

3. ÁREA DE ESTUDIO

El estudio se realizó en Scene (Scottish Centre for Ecology & the Natural Environment), estación de campo de la University of Glasgow – Escocia, a orillas del lago Loch Lomond durante los meses de junio, julio y agosto del 2007.

4. MÉTODO

Se utilizó un total de 48 individuos juveniles de *S. alpinus* en los experimentos, sin embargo, solamente a 35 de ellos se los analizó debido a que los restantes se mostraron renuentes a alimentarse con las presas. Se observó a cuatro peces diariamente, colocándolos en un tanque (volumen: 23.5 cm. x 38.5 cm. x 26.5 cm.) de manera individual. El agua se obtenía naturalmente de Loch Lomond, la temperatura se registró constantemente y se mantuvo alrededor de 15° y 16° centígrados. El laboratorio contaba con las medidas necesarias de seguridad y se controlaban artificialmente las condiciones de luz. Antes de las observaciones a cada pez se lo mantuvo en el tanque durante un período de 36 horas aproximadamente, sin alimentación de ningún tipo para que se acostumbrara al nuevo ambiente y se encontrara predispuesto a los experimentos.

El análisis de la variación en la forma de la cabeza de cada pez se realizó utilizando TPSRW (Thin-Plate Spline Relative Warp), digitalizando 20 puntos de la forma general del cuerpo de cada individuo. Para ello, después de las observaciones comportamentales se anestesiaba al pez y se lo fotografiaba con una vista lateral (Fig 1). Se utilizó TPR Rel para obtener los valores de los componentes principales de cada fotografía digitalizada. Esta es una técnica flexible y poderosa para el análisis morfométrico de la variación en la forma de

cada individuo (Svanbäck y Eklöv 2003). El análisis de los componentes principales es una herramienta para simplificar la variación entre individuos, se producen un nuevo grupo de variables que son combinaciones lineales de las variables originales que permiten estudiar los patrones visualmente.

Cada pez fue observado durante un día entero, a lo largo del estudio se los alimentó con un solo tipo de presa (larvas de mosquitos), de diferentes tamaños. A las presas se las midió y se las categorizó en una de cinco clases de tamaño: clase 1 (5-6.9 mm.), clase 2 (7-8.9 mm), clase 3 (9-10.9 mm), clase 4 (11-12.9mm), y clase 5 (13-14.9 mm). Durante cada observación, en un pequeño plato transparente con agar se colocaron 10 presas de una sola categoría que fueron dadas a cada pez para que se alimente. La observación de la alimentación para cada clase de presa se realizó durante cinco minutos. Los comportamientos registrados fueron: “espera - después come” (el animal se mantenía inmóvil y luego se dirigía directamente a consumir la presa), “busca - después come” (el animal permanecía en movimiento constante hasta dirigirse a consumir la presa) o “ignora completamente” la presa. Se registró también la latencia (tiempo desde que el plato con presas topaba el fondo del tanque hasta que el pez consumía la primera presa), la categoría de tamaño de la presa (clase 1, 2, 3, 4, 5), la tasa de consumo, y el número de presas consumidas. La tasa de consumo se registraba a partir de que el pez ingería su primera presa hasta un minuto después para registrar el número de presas consumidas por minuto; si el pez se demoraba menos de un minuto en terminar las 10 presas, se registraba el tiempo exacto que se demoraba en realizar esto.

Diariamente a cada pez se le ofrecían los cinco tamaños diferentes de larvas de mosquitos para evaluar si tenía preferencia en algún tamaño de presa. Las observaciones se realizaron

cada 2 horas para que el animal tuviera tiempo de relajarse del estrés producido por la anterior observación. El orden de los platos con los diferentes tamaños de presa estuvo determinado por números randómicos.

Los análisis estadísticos que se emplearon fueron pruebas de t-Student pareadas para analizar la preferencia de tamaño de presas de cada individuo y regresiones simples para analizar la relación existente entre las diferentes variables de consumo de alimento y la morfología de la cabeza.

5. RESULTADOS

5.1 Morfología de la cabeza

Los valores morfológicos (PC1 y PC2) que se obtuvieron del análisis de componentes principales de las 20 variables morfométricas, explican el 33.77% y 17.69% respectivamente de la variabilidad de cada pez. Los otros componentes principales explican menos del 10% de la variabilidad por lo que no fueron tomados en cuenta dentro de este análisis. El primer componente principal (PC1) es una medida general de la robustez de la cabeza y el segundo componente principal (PC2) es una medida de la profundidad de la cabeza (HDO y HDE; Fig 2) y del ancho del hocico (SW; Fig 2).

Entre los *S. alpinus* analizados no existió mucha variación de la forma de la cabeza. El análisis de componentes principales (Fig 3) muestra que los 35 individuos presentaron prácticamente las mismas características en cuanto a la robustez de la cabeza y la profundidad de ésta, así como el ancho del hocico. El PC1 mostró muy poca variación, con una media de -0,00093 (d.e. = 0,015 n = 35); el PC2 mostró también una variación muy

pequeña, con una media de 0,003045 (d.e. = 0,012 n = 35). Los análisis muestran cuatro morfotipos diferentes, aunque poco variables que fueron obtenidos utilizando el valor de los componentes principales 1 y 2. Los valores de PC1 negativos muestran una menor robustez de la cabeza (Fig 4), mientras que los valores de PC1 positivos indican que los peces presentan una mayor robustez (Fig 5). Por otro lado, los valores del análisis de PC2 negativos muestran un mayor ancho del hocico (Fig 6) y los valores de PC2 positivos muestran mayor profundidad de la cabeza (Fig 7).

5.2 Comportamiento de alimentación

A pesar de que cada pez mostró la mayoría de los comportamientos registrados en el estudio, 16 de los 35 peces reportaron el comportamiento “espera-después come”, 4 peces presentaron el comportamiento “busca-después come” y 15 peces ignoraron la presa como comportamientos que se presentaron con mayor frecuencia durante sus cinco comidas para cada categoría de tamaño. Sin embargo, el comportamiento que se registró con mayor frecuencia para cada pez no muestra relación con el tamaño máximo de la presa consumida ($r^2 = 0.242$; n = 35). Adicionalmente, estos comportamientos tampoco muestran relación con la morfología de la cabeza dada por PC1 y PC2 para cada pez ($r^2 = 0.030$; n = 35).

5.3 Preferencia del tamaño de la presa

No se evidenció una clara preferencia con respecto al tamaño de las presas, los peces consumieron de manera similar todos los tamaños de presa. Los animales mostraron que suelen alimentarse de todo el rango disponible de presas, desde las más pequeñas (5 mm) hasta las más grandes (14.9 mm). Se observó que 21 individuos de los 35 analizados consumieron la totalidad de las presas de mayor tamaño, esto sugiere que existe una tendencia a alimentarse de presas de mayor tamaño; sin embargo, no hubo una diferencia

significativa que muestre que los peces prefieren un tamaño cuando seleccionan más de 5 o más de 9 presas consumidas dentro de una categoría de tamaño ($t_{0.706} = 1.433$; g.l. = 34; $P = 0.161$).

La forma de la cabeza no predijo el tamaño máximo de la presa preferida. No existió relación entre el tamaño máximo de presa de las que se alimentaron los peces y los componentes principales de la forma de la cabeza, la regresión entre estas dos variables fue baja y no significativa ($r = 0.19$; $r^2 = 0.36$; $F_{13.78} = 0.597$; $P = 0.557$). De la misma manera, no existió una relación significativa entre el componente principal 1 y el tamaño máximo de la presa ($r = 0.089$; $r^2 = 0.008$; $F_{13.78} = 0.264$; $P = 0.611$; Fig 8) o entre el componente principal 2 y el tamaño máximo de la presa para cada pez ($r = 0.169$; $r^2 = 0.029$; $F_{13.78} = 0.972$; $P = 0.332$; Figura 9); sin embargo, 21 de los 35 individuos analizados ingirieron presas del máximo tamaño (14.9 mm), por lo se presume que estos son capaces de alimentarse de todas las categorías de tamaño.

5.4 Eficiencia en el consumo de alimento

Durante el tiempo de observación, los peces se alimentaron de alrededor de 8.53 presas (d.e. = 2.482; $n = 112$); cada pez consumió un promedio de 0,316 presas por segundo (d.e. = 0,263; $n = 112$). Estos valores muestran que los peces se alimentaron de la mayoría de las 10 presas colocadas para cada categoría; sin embargo, el tiempo que se demoraron en consumirlas varió considerablemente. Un análisis de los peces que se alimentaron de las 10 presas de todas las categorías de tamaño mostró que el tiempo en consumirlas tiene una media de 28.818 segundos (d.e. = 13.122; $n = 66$). Adicionalmente se encontró que cuando los peces consumían las 10 presas ofrecidas para cada categoría de tamaño, se demoraron

menos tiempo que cuando consumían un menor número de presas, las diferencias fueron significativas ($t_{9,467} = -3.916$; g.l. = 16; $P = 0.0012$).

El tiempo en que cada pez se demoró hasta ingerir el alimento (latencia), no presentó una relación significativa con la eficiencia en el consumo de alimento (número de presas ingeridas por segundo) ($r = 0.251$; $r^2 = 0.063$; $F_{0,278} = 2.226$; $P = 0.145$; Fig 10); adicionalmente se analizó la cantidad de biomasa (tamaño X peso X número de presas) consumida por segundo para cada pez, la cual, tampoco tuvo una relación significativa con la latencia ($r = 0.201$; $r^2 = 0.040$; $F_{0,0017} = 1.390$; $P = 0.247$; Fig 11).

Se observaron variaciones en la latencia para cada pez; es decir, el tiempo que se demoraban los peces hasta consumir la primera presa en cada categoría de tamaño fue diferente, se encontró que en 16 (45.7 %) de los 35 peces analizados, la primera latencia fue mayor que la última latencia; en 12 peces (34.3 %), la última latencia fue mayor que la primera; en 1 pez (2.8 %), las latencias fueron similares; para el resto de los peces no se pudo realizar este análisis porque solo registraron una latencia. Como el 45.7 % de los peces mostró que la primera latencia era mayor que la última, se puede presumir algún tipo de aprendizaje en estos individuos.

Para controlar que los cambios en la latencia fueran resultado del aprendizaje de los peces para encontrar una presa más rápido, en otros análisis se usó solo la primera latencia para cada pez; en este caso tampoco se vio una relación significativa con respecto al número de presas consumidas por segundo y la latencia ($r = 0.283$; $r^2 = 0.080$; $F_{0,278} = 1.570$; $P = 0.226$; Fig 12). De la misma manera, tampoco existió una relación significativa entre la

latencia y la biomasa por segundo consumida ($r = 0.332$; $r^2 = 0.110$; $F_{0.0012} = 2.236$; $P = 0.152$; Fig 13).

La latencia de los peces no estuvo relacionada con la morfología de la cabeza (determinado por PC1 y PC2) ($r = 0.241$; $r^2 = 0.058$; $F = 0.987$; $P = 0.384$); adicionalmente, el análisis utilizando la primera latencia y los valores de componentes principales PC1 y PC2 tampoco mostró una relación significativa ($r = 0.237$; $r^2 = 0.056$; $F = 0.507$; $P = 0.611$). Finalmente, la eficiencia en el consumo de alimento (biomasa/segundo) no presentó una relación significativa con la morfología de la cabeza (PC1 y PC2) ($r = 0.109$; $r^2 = 0.012$; $F = 0.193$; $P = 0.825$).

6. DISCUSIÓN

La teoría de búsqueda óptima de alimento se ha centrado en entender las maneras por las que los individuos pueden aumentar al máximo la eficiencia en el consumo de alimento (Metcalf 1986). El uso de modelos de optimización en los animales ha llevado a una mayor comprensión de los factores que controlan la proporción de ingestión del recurso, el crecimiento y/o el éxito reproductivo. Este modelo de búsqueda óptima de alimento fue tratado con animales en aislamiento por lo que no se tomaron en cuenta las necesidades de búsqueda de alimento impuestas por el comportamiento social, que podrían explicar los resultados obtenidos en este estudio. Se ha demostrado que los individuos más competitivos o dominantes en una población pueden influir considerablemente en la obtención de alimento de aquellos de menor rango por la incapacidad de estos últimos para competir con éxito sobre las mejores áreas de alimento (Metcalf 1986).

Los resultados de este estudio muestran que no existe una preferencia del tamaño de presa por parte de *S. alpinus*; no obstante, se observa una leve tendencia en los individuos a consumir las presas más grandes. Los resultados de experimentos realizados por Werner y Hall (1974) muestran que a baja densidad de la presa, los peces no son selectivos y toman la presa según la van encontrando, pero a altas densidades de la presa, los peces consumen presas mayores. Se conoce que los peces pueden tomar presas más grandes para satisfacer el costo de mantenimiento, natación y alimentación; o incluso, que los peces prefieren presas grandes debido al aumento del costo para capturarlas a medida que el pez va creciendo (Forseth et al. 1994). Por otro lado, según Werner (1992), la alimentación no selectiva es la primera experiencia para los peces jóvenes cuando el apetito es alto; antes de manejar su capacidad sensorial, deben diferenciar entre partículas potenciales de alimento, para evitar un gasto de energía excesivo en la localización, captura de partículas muy pequeñas o un largo tiempo de manipulación con partículas grandes. Con el desarrollo, la discriminación sensorial ayuda al pez, junto con los reflejos de búsqueda químicos o visuales a ser más selectivo.

Escoger la presa más grande podría aumentar la energía obtenida versus la energía gastada en la búsqueda (O'Brien et al. 1976). La maximización de proporciones de retorno energético que contribuyen a la búsqueda óptima de alimento es dependiente de la disponibilidad de tamaños de presas (Harrel y Dibble 2001). Cuando las densidades de la presa aumentan, los peces pueden localizar más de una presa y hacen una selección (O'Brien et al. 1976); la razón por la que ellos hacen esta selección es importante en el modelo de búsqueda óptima de alimento. Bajo estas condiciones, que un pez consuma una presa cualquiera no es una explicación satisfactoria para la búsqueda de alimento.

Debido a que la mayoría de individuos consumieron la totalidad de las presas de mayor tamaño, se asume que estos animales tienen la capacidad de alimentarse de presas de mayor tamaño ya que éstas les representarían un mayor porcentaje de biomasa consumida. Esto se puede traducir en una mayor cantidad de energía para ocuparla en las actividades del pez, pero también hace suponer que los peces están adaptados a consumir todos esos tamaños de presas.

El problema para este tipo de estudios es escoger un rango óptimo de dieta cuando el animal selecciona tamaños diferentes que están disponibles en densidades diferentes (Werner y Hall 1974). Los grupos de presas deben ser contruidos de acuerdo a una ponderación del tamaño, si las proporciones de los experimentos son correctas, el pez debería encontrar los tamaños de presas en iguales proporciones en su hábitat natural (Werner y Hall 1974). Solo entonces podremos conocer las preferencias de los individuos. En este contexto, los resultados de este estudio apuntan a la necesidad de realizar experimentos utilizando un rango mucho mayor de tamaño de presas.

El tamaño del cuerpo de la presa, por otro lado, también influirá en cuánta visibilidad tenga el pez sobre ésta y por consiguiente en el consumo eficiente de una clase de tamaño dada. Considerando que la teoría se preocupa por una opción del rango de la dieta basada en la presa encontrada, se debe determinar las proporciones eficaces de presas en ese sistema (Werner y Hall 1974). La importancia del tamaño de la comida también aparece repetidamente en la literatura del crecimiento de peces (Werner y Hall 1974) y se ha visto una correlación entre la tasa de crecimiento y el tamaño del alimento (Werner y Hall 1974).

Muchas especies de peces planctívoros se alimentan de las especies más grandes de zooplancton independientemente de la densidad de estos en el ambiente (O'Brien et al. 1976); estos resultados evidencian que la depredación de peces planctívoros tiende a ser selectiva en cuanto al tamaño. El pez *Lepomis macrochirus*, por ejemplo, escoge las presas más grandes bajo toda condición, la alteración en la composición de la dieta depende de la abundancia de la presa. Cuando la presa es abundante, esta especie predominantemente selecciona la presa con el tamaño más grande disponible; cuando la presa grande escasea, la presa menos pequeña tiene una mayor posibilidad de parecer grande, y los peces tienden a comer más presas de las clases de tamaño más pequeño (O'Brien et al. 1976). Esta selección del tamaño se relaciona a la asignación óptima de tiempo gastado en la búsqueda y la manipulación de la presa (O'Brien et al. 1976).

Se vio que los comportamientos alimenticios variaron entre los peces estudiados. La mayoría presentaron más frecuentemente el comportamiento “espera – después come” y el “ignora la presa”; es decir, que los animales se mantuvieron quietos durante toda la observación hasta que consumieron la presa en el caso del primer comportamiento citado. Esta reacción hace pensar que los peces analizaron el plato con las presas que se les colocó y cuando descubrieron que eran alimento se aproximaron a éstas. Debido a que el medio acuático permite transmitir mensajes químicos a grandes distancias por medio de sustancias (Boujard y Leatherland 1992), la percepción olfativa y gustativa es muy fuerte (Pitcher y Parrish 1993), por lo cual los peces pudieron haber reconocido el alimento sin necesidad de gastar energía en el movimiento para la búsqueda.

El comportamiento alimenticio en las diferentes especies está estimulado por sustancias químicas variadas (Pitcher y Parrish 1993). Sin embargo, no se puede concluir la razón

exacta para el comportamiento de los peces; por ejemplo, estudios teóricos asumen que el pez se mueve tranquilamente en busca de alimento o permanece quieto esperando la llegada de la presa (Kooi y Hanegraaf 2001). Se ha visto también que los peces que consumen plancton reaccionan con movimientos bruscos que suspenden súbitamente, alternan su velocidad de movimiento producto de los cambios en el tamaño de la presa cuando consumen presas grandes, y hacen una pausa al encontrarlas, lo que puede estar relacionado con la facilidad con que las presas grandes son identificadas (Browman et. al 1990).

No existió ninguna relación significativa entre el tamaño de las presas consumidas y la morfología de la cabeza de cada individuo; sin embargo, el polimorfismo de la anatomía oral es más común que ocurra cuando existe una clara alternativa; es decir, tipos de presas que coexisten (Adams y Huntingford 2002). Las diferencias morfológicas heredadas determinan algún aspecto de la capacidad de la boca; por ejemplo, *S. alpinus* bentívoro tiene una mayor capacidad para ingerir presas grandes, mientras que *S. alpinus* planctívoro tiene una tendencia a seleccionar presas más pequeñas que el máximo de lo que ellos pueden consumir físicamente (Adams y Huntingford 2002). Debido a que no existió mucha variabilidad en la morfología del grupo de peces estudiados, se puede pensar que los peces analizados pertenecen a un solo grupo con comportamientos alimenticios similares. Considerando lo citado anteriormente, podría asumirse que los individuos estudiados tienen comportamientos bentívoros por su tendencia a consumir presas de mayor tamaño, junto con el hecho de que las larvas de mosquito son presas bentónicas (Gilbert y Granath 2003).

No existió tampoco relación entre la eficiencia en el consumo de alimento y la morfología de la cabeza representada por el análisis de componentes principales. Estos resultados son opuestos a los reportados en un estudio de un grupo de peces de laboratorio realizado por Svanbäck y Eklöv (2003) en el cual se encontraron relaciones fuertes y significativas entre la morfología de los peces y la eficiencia en el consumo de alimento. En ese estudio se determinó que las necesidades energéticas aumentan debido a un aumento en los costos de mantenimiento; así, los peces muestran un aumento en la ingestión de alimento para mantener la masa del cuerpo, sus requerimientos fisiológicos y sus actividades. Cuando el suministro de comida es limitado, los peces con las demandas más grandes de comida son los primeros en descubrir la escasez de comida, y se produce una inflexión en su tasa de crecimiento (Forseth et. al 1994).

En este estudio fue paradójico observar que cuando los peces se alimentaron con las 10 presas de una categoría dada, las consumieron mucho más rápido que cuando los peces se alimentaron de menos de 10 presas. Adicionalmente, los resultados sugieren que los peces mostraban algún tipo de aprendizaje porque la latencia hasta consumir el alimento disminuyó en comparación con la primera latencia que se obtuvo para cada pez. En varios experimentos con peces, el éxito en la búsqueda de alimento se ha visto mejorado a través del aprendizaje (Mittelbach 1981; Malmquist 1992). Para poder optimizar la búsqueda de alimento, el pez debe aprender sobre su presa y la manera de atacarla; lo que mejora con el entrenamiento. A pesar de esto, no todos los individuos mejoran en igual escala, el grado de aprendizaje es proporcional al grado de hambre (Ettinger y Staddon 1983); considerando esto, se observa en este estudio que la latencia no disminuyó para la totalidad de los peces a lo largo de las experimentaciones.

Los resultados del presente estudio son contrarios a varios estudios anteriormente realizados con *S. alpinus*, una especie polimórfica, cuya forma de la cabeza especialmente varía de acuerdo a la dieta que consume (Adams et al. 2003; Adams y Huntingford. 2002b; Adams et al. 1998; Hindar y Jonsson 1993; L'Abée et al. 1993; Malmquist 1992). Las razones de estas diferencias pueden deberse a dos factores, el primero es la baja variabilidad entre las formas de los individuos de *S. alpinus* estudiados. El análisis de componentes principales mostró que el rango de variación en cada pez analizado fue bastante pequeño; es decir, los peces eran morfológicamente muy parecidos, por lo que resulta razonable no encontrar relación entre las variaciones morfométricas y el tamaño de las presas consumidas.

Aunque en este estudio no se analizaron diferencias entre grupos planctónicos y bentónicos de *S. alpinus*, los resultados pueden inducir la existencia de solamente un grupo morfológico que está relacionado con algún comportamiento alimenticio no estudiado en este trabajo. Los *S. alpinus* planctónicos atacan el zooplancton en proporciones significativamente más altas que los *S. alpinus* bentónicos y, la proporción de ataque de los peces bentónicos sigue una forma exponencial con el tiempo desde que empiezan a alimentarse (Malmquist 1992). Además, los *S. alpinus* planctónicos son significativamente más exitosos en capturar presas que los bentónicos, por lo tanto, el éxito de la captura de estos últimos disminuye significativamente con el tiempo que pasa desde que empiezan a alimentarse (Malmquist 1992).

El segundo factor relacionado con la diferencia entre los resultados de este estudio con los de estudios anteriores puede ser que debido a que los individuos analizados fueron criados en laboratorio a partir del desove de sus padres, no tuvieron a disponibilidad un rango de

dieta que incluyera varios tipos de presas o tamaños diferentes de ésta y por lo tanto no desarrollaron plasticidad en sus fenotipos, lo cual determinó que no se mostraran dispuestos a alimentarse de una presa aparentemente nueva y que les costara trabajo habituarse a ella. Esta podría ser una posibilidad considerando que un experimento realizado por Day y McPhail (1996) en peces *G. aculeatus* produjo una plasticidad inducida por la dieta que mejoraba la eficiencia en la búsqueda de alimento a los 72 días de exposición de una presa. Esto probablemente se debe a la plasticidad de la morfología trófica externa pero los resultados también sugieren una interacción compleja entre la morfología y el comportamiento.

Entre otros factores que pudieron haber influido en los resultados está la temperatura (Werner y Hall 1974). Debido a que el estudio se realizó durante el verano, se registró un aumento en la temperatura del agua con respecto a las condiciones favorables de la temperatura del agua en invierno para estos peces. Esto pudo resultar en una alteración en los hábitos alimenticios de los peces, incrementada por el estrés sufrido durante la experimentación. Por otra parte, la estructura del ambiente, temporal y espacialmente, también podría tener un marcado efecto en el rango de la dieta; es posible que el rango de la dieta cambie considerablemente durante un día (Werner y Hall 1974).

7. CONCLUSIONES

La eficiencia en el consumo de alimento genera patrones de comportamiento y selección de presas que dependen de los múltiples factores del ambiente. Por este motivo, resulta complejo determinar las variables que predicen con certeza los comportamientos alimenticios. Así, en este estudio, no se encontraron relaciones significativas entre la

morfología de la cabeza y la preferencia de tamaño de presa, su comportamiento alimenticio, o la eficiencia en el consumo. Se conoce que la relación predador – presa está determinada por características propias de las presas y adaptaciones morfológicas y comportamentales de los predadores, pero también está determinada por relaciones sociales y jerarquías dentro de un grupo (Stradmeyer 1989), las cuales no fueron tomadas en cuenta dentro de este estudio, y que potencialmente pudieron reflejar los resultados presentados. Adicionalmente, el análisis de componentes principales no mostró gran variación en la forma de la cabeza, cabiendo la posibilidad de que los peces analizados no estén divididos en subgrupos con morfologías o comportamientos determinados debido a que han crecido en un ambiente de laboratorio que no produjo suficiente inducción para que cada pez potencialice su plasticidad en la búsqueda óptima de alimento. Debido a que diversos factores influyen en los hábitos alimenticios de los peces, Stradmeyer (1989) cuestiona la aplicación de técnicas con modelos estáticos de búsqueda y que no permiten cambios en los estados de estimulación del pez, en la capacidad de aprendizaje o la experiencia, lo que modificaría considerablemente su resultado.

8. RECOMENDACIONES

- Se recomienda realizar un estudio que analice el comportamiento alimenticio de los peces dentro de un grupo social para así determinar la eficiencia en búsqueda de alimento considerando factores como competencia, agresividad y dominancia.
- El análisis de componentes principales se realizó utilizando solamente la morfología de la cabeza, sería interesante estudiar la eficiencia alimenticia con respecto a la forma de la cabeza pero también a la morfología general del cuerpo.

- Se debe aumentar el rango de tamaño de las presas para ver si de esta manera existe una preferencia alimenticia con respecto a los tamaños, tomando en cuenta que la densidad de cada tamaño de presas debe ir de tal manera que todos los grupos de tamaño representan la misma cantidad de biomasa para que el pez consuma en igual proporción.
- Se debe obtener y calcular la energía proporcional por cada tamaño de presa para ver si existe un óptimo consumo de alimento en cuanto a que los peces prefieren presas que les proporcionan más energía.
- Para un análisis más detallado sería conveniente que también se registraran variables como velocidad a la que el pez nada desde el punto donde se encuentra hasta el punto donde está la comida y tiempo de manipulación de la presa.
- Se debe utilizar un mayor tamaño de muestra y realizar réplicas de la experimentación para cada pez para garantizar la representabilidad y confiabilidad de los resultados.

9. REFERENCIAS

- Adams, C. E., C. Woltering y G. Alexander. 2003. Epigenetic regulation of trophic morphology through feeding behaviour in Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *Biological Journal of the Linnean Society* **78**: 43–49.
- Adams, C. E. y F. A. Huntingford. 2002a. Inherited differences in head allometry in polymorphic Arctic charr from Loch Rannoch, Scotland. *Journal of Fish Biology* **60**: 515–520.
- Adams, C. E. y F. A. Huntingford. 2002b. The functional significance of inherited differences in feeding morphology in a sympatric polymorphic population of Arctic charr. *Evolutionary Ecology* **16**: 15–25.
- Adams, C. E., F. A. Huntingford, D. Fraser, R. B. Greer, C. M. Askew, A. F. Walker. 1998. Trophic polymorphism in an Arctic charr population from Loch Rannoch, Scotland. *Journal of Fish Biology* **52**: 1259–1272.
- Arnold, S. J. 1983. Morphology, performance and fitness. *American Zoologist* **23**: 347–361.
- Boujard, T., J. F. Leatherland. 1992. Circadian rhythms and feeding time in fishes. *Environmental Biology of Fishes* **35**: 109–131.
- Browman, H. I., W. C. Gordon, B. I. Evans, W. J. O'Brien. 1990. Correlation between histological and behavioural measures of visual acuity in a zooplanktivorous fish, the white crappie (*Pomoxis annularis*). *Brain, Behavior and Evolution* **35**: 85–97.
- Day, T. y J. D. McPhail. 1996. The effect of behavioural and morphological plasticity on foraging efficiency in the threespine stickleback (*Gasterosteus* sp.). *Oecologia* **108**: 380–388.
- Dufty, A. M. Jr, J. Clobert y A. P. Møller. 2002. Hormones, developmental plasticity and adaptation. *Trends in Ecology & Evolution* **17**: 190–196.
- Eggers, D. M. 1977. The nature of prey selection by planktivorous fish. *Ecology* **58**: 46–59.
- Ettinger, R. H., J. E. Staddon. 1983. Operant regulation of feeding: a static analysis. *Behavioral Neuroscience* **97**: 639 – 653.
- Forseth, T. O. y B. Jonsson. 1994. The energy budget, niche shift, reproduction and growth in a population of Arctic charr, *Salvelinus alpinus*. *The Journal of Animal Ecology* **63**: 116–126.
- Gilbert, M. A. y W. O. Jr. Granath. 2003. Whirling disease and salmonid fish: life cycle, biology, and disease. *Journal of Parasitology* **89**: 658–667.

- Harrel, S. L. y E. D. Dibble. 2001. Foraging efficiency of juvenile bluegill, *Lepomis macrochirus*, among different vegetated habitats. *Environmental Biology of Fishes* **62**: 441–453.
- Hindar, K. y B. Jonsson. 1993. Ecological polymorphism in Arctic charr. *Biological Journal of the Linnean Society* **48**: 63–74.
- Keast, A. 1978. Trophic and spatial interrelationships in the fish species of an Ontario temperate lake. *Environmental Biology of Fishes* **3**: 7-31.
- Kooi, B. W., P. P. F. Hanegraaf. 2001. Bi-trophic food chain dynamics with multiple component populations. *Bulletin of Mathematical Biology* **63**: 271- 299.
- L'Abee, L., J. Henning, A. Langeland, B. Jonsson y O. Ugedal. 1993. Spatial segregation by age and size in Arctic charr: a trade-off between feeding possibility and risk of predation. *The Journal of Animal Ecology* **62**: 160-168.
- Malmquist, H. J. 1992. Phenotype-specific feeding behaviour of two Arctic charr *Salvelinus alpinus* morphs. *Oecologia* **92**:354-361.
- Mason, D. M., T. B. Johnson, y J. F. Kitchell. 1998. Consequences of prey fish community dynamics on lake trout (*Salvelinus namaycush*) foraging efficiency in Lake Superior. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **55**: 1273–1284.
- Metcalf, N. B. 1986. Intraspecific variation in competitive ability and food intake in salmonids: consequences for energy budgets and growth rates. *Journal of Fish Biology* **28**: 525-531.
- Mittelbach, G. G. 1981. Foraging efficiency and body size: a study of optimal diet and habitat use by Bluegills. *Ecology* **62**: 1370-1386.
- Nordeng, H. 1983. Solution to the charr problem based on Arctic charr *Salvelinus alpinus*, in Norway. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **40**: 1372–1387.
- O'Brien, W. J., N. A. Slade y G. L. Vinyard. 1976. Apparent size as the determinant of prey selection by Bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology* **57**: 1304-1310.
- Pitcher, T. J., A. E. Magurran y I. J. Winfield. 1982. Fish in larger shoals find food faster. *Behavioral Ecology and Sociobiology* **10**: 149-151.
- Pitcher, T. J., J. K. Parrish. 1993. Teleost foraging: facts and theories. En: *Behaviour of teleost fishes*. London. Edit. T. J. Pitcher. 253 – 284.
- Robinson, B. W. y D. S. Wilson. 1998. Optimal foraging, specialization, and a solution to Liem's paradox. *The American Naturalist* **151**: 223-235.
- Schoener, T. 1971. Theory of feeding strategy. *Annual Review of Ecology and Systematics* **2**:369-404.

- Schluter, D. 1993. Adaptive radiation in sticklebacks: size, shape, and habitat use efficiency. *Ecology* **74**: 699–709.
- Stillman, R. A., R. W. G. Caldow, J. D. Goss-Custard y M. J. Alexander. 2000. Individual variation in intake rate: the relative importance of foraging efficiency and dominance. *Journal of Animal Ecology* **69**: 484-493.
- Stradmeyer, L. A. 1989. A behavioural method to test feeding responses of fish to pelleted diets. *Aquaculture* **79**: 303- 310.
- Svanbäck, R. y P. Eklöv. 2003. Morphology dependent foraging efficiency in perch: a trade-off for ecological specialization? *OIKOS* **102**: 273–284.
- Webb, P. W. 1984. Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates. *American Zoologist* **24**: 107–120.
- Werner, E. E. y D. J. Hall. 1974. Optimal foraging and the size selection of prey by the Bluegill sunfish (*Lepomis Macrochirus*). *Ecology* **55**: 1042-1052.
- Werner, R. A. 1992. Effects of permethrin on aquatic organisms in a freshwater stream in south-central Alaska. *Journal of economic entomology* **85**: 860 - 864.

10. FIGURAS

Figura 1. Fotografía lateral de *Salvelinus alpinus* (Escala 2.4:1)



Figura 2. Nueve medidas morfométricas de la anatomía de la cabeza usadas en este estudio (tomado de Adams et al. 2003). HDO – profundidad de la cabeza en el opérculo (puntos 1–2); HDE – profundidad de cabeza en el ojo (puntos 3–4); HL – longitud de la cabeza (puntos 13–5); ED – diámetro del ojo (puntos 6–7); ML – longitud del hueso maxilar (puntos 8–5); LJL – longitud de la mandíbula baja (puntos 9–10); MW – ancho del hueso maxilar (puntos 11–12); SL – longitud del hocico (puntos 3–5); SW – ancho del hocico: longitud de la máxima tangente desde la línea 3–5 hasta el borde de la parte más alta de la cabeza.

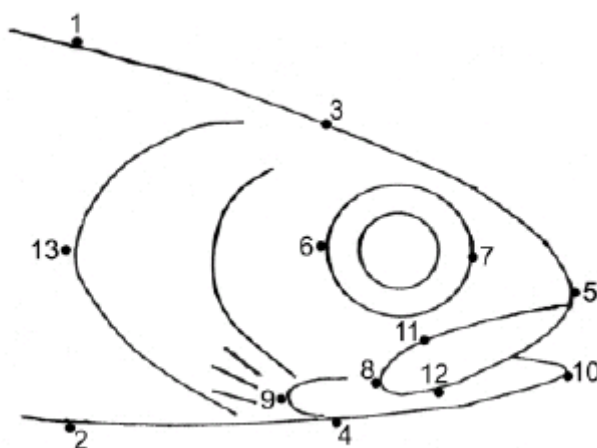


Figura 3. Valores del análisis de componentes principales graficados (PC1 y PC2). Los puntos rojos representan cada individuo analizado.

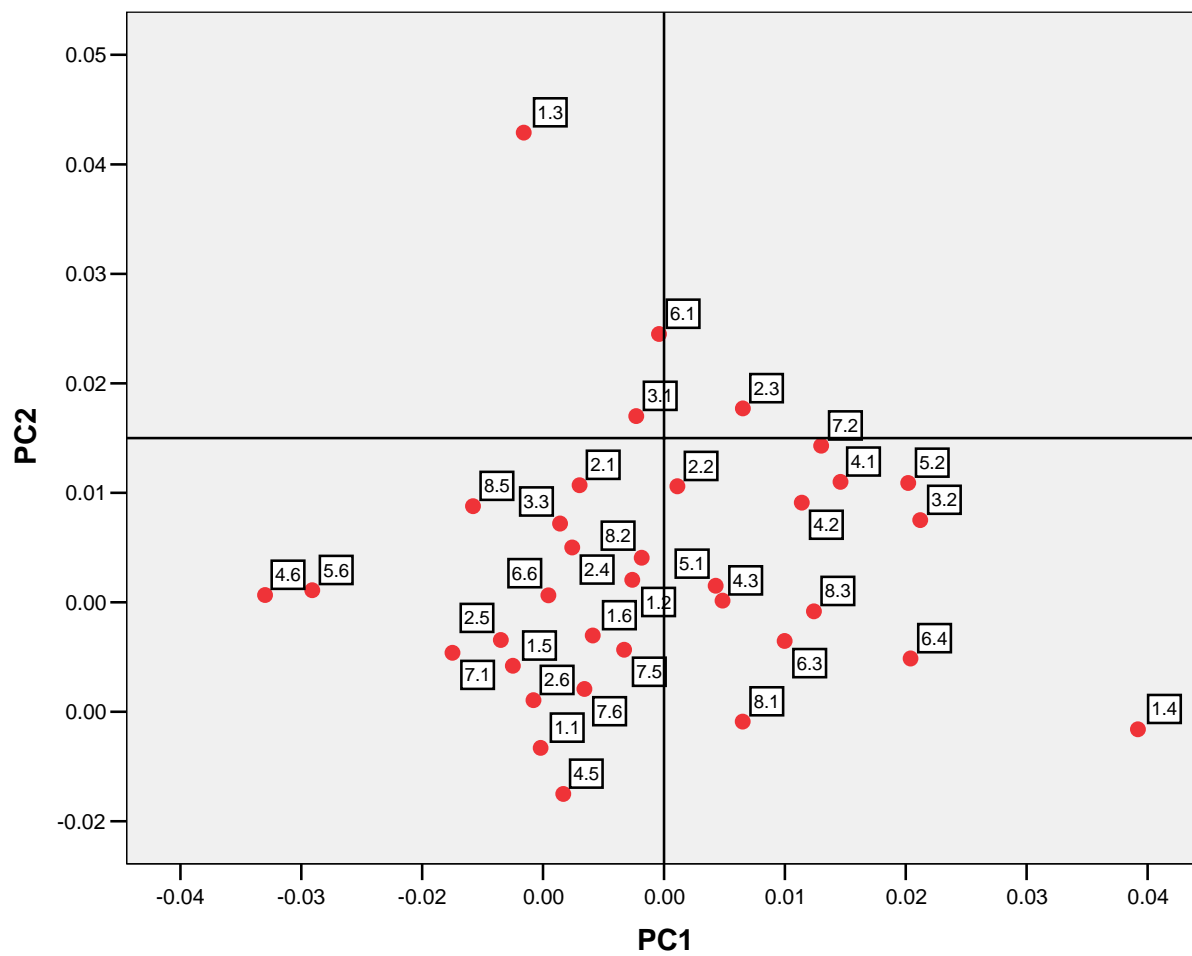


Figura 4. Morfometría de un individuo con PC1 negativo. Este ejemplar muestra una cabeza poco robusta.

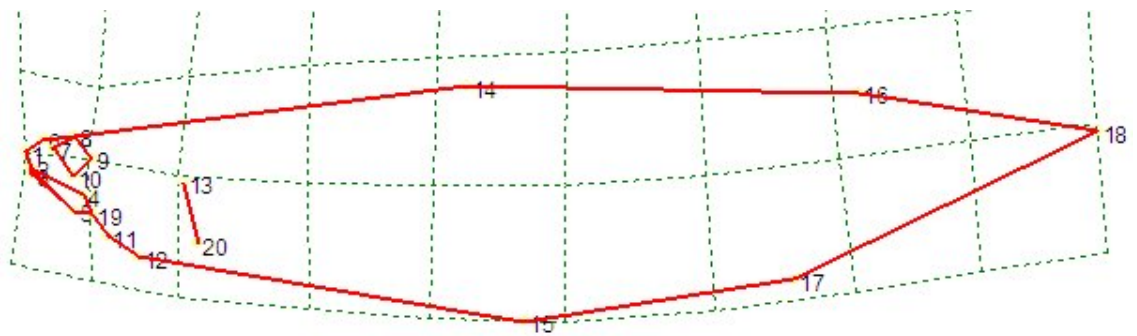


Figura 5. Morfometría de un individuo con PC1 positivo. Este ejemplar muestra una cabeza bastante robusta.

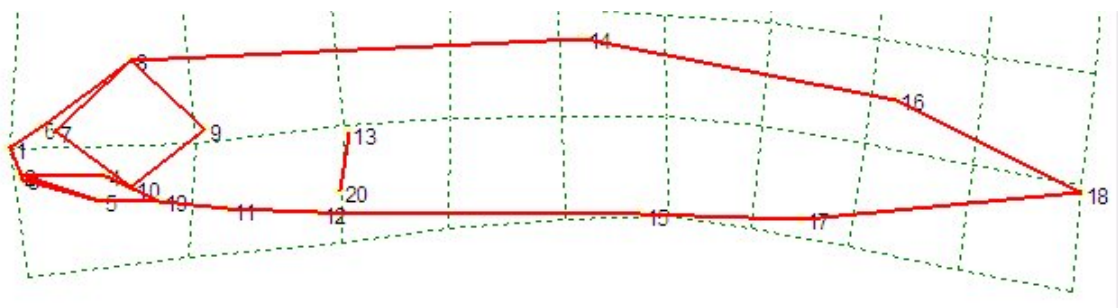


Figura 6. Morfometría de un individuo con PC2 negativo. Este ejemplar muestra un hocico muy ancho.

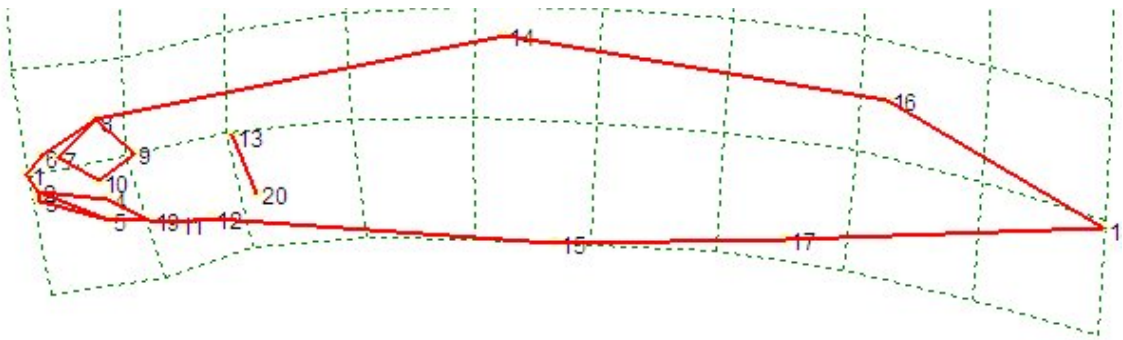


Figura 7. Morfometría de un individuo con PC2 positivo. Este ejemplar muestra una alta profundidad de la cabeza.



Figura 8. Gráfico de regresión simple que muestra la relación de PC1 y el tamaño máximo de la presa consumida. Cada punto azul representa un individuo de *S. alpinus*.

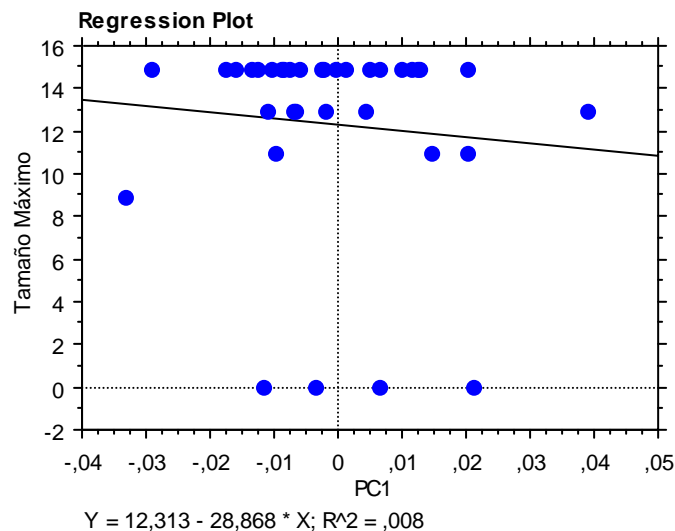


Figura 9. Gráfico de regresión simple que muestra la relación de PC2 y el tamaño máximo de la presa consumida. Cada punto azul representa un individuo de *S. alpinus*.

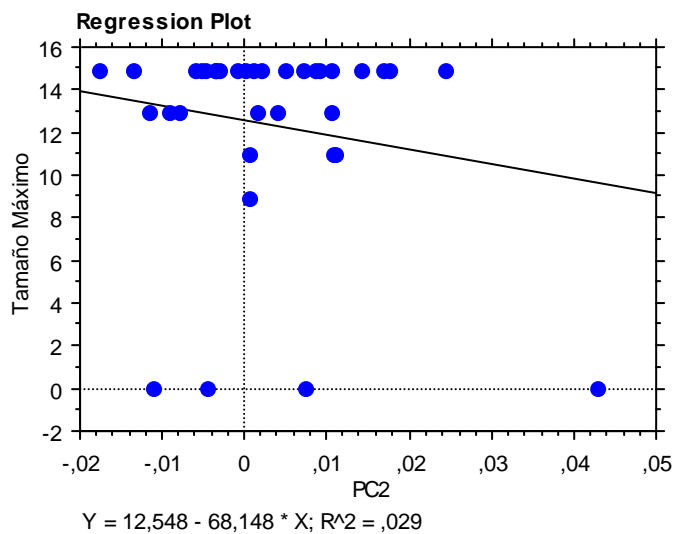


Figura 10. Gráfico de regresión simple que muestra la relación entre la latencia y el número de presas consumidas por segundo. Cada punto azul representa un individuo de *S. alpinus*.

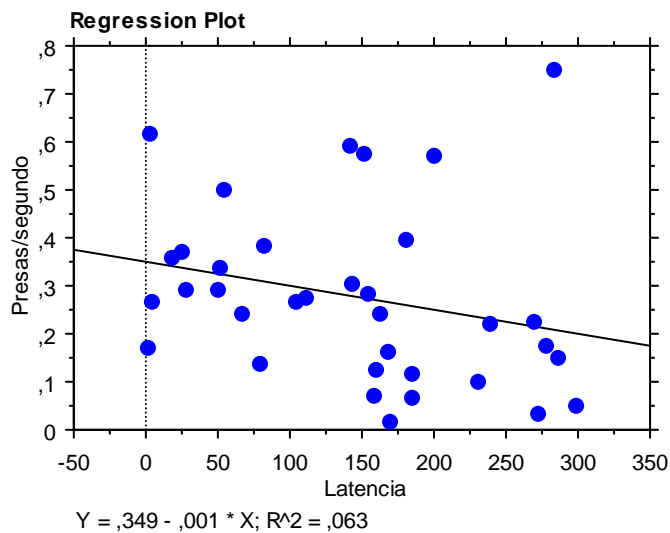


Figura 11. Gráfico de regresión simple que muestra la relación entre latencia y la cantidad de biomasa consumida por segundo. Cada punto azul representa un individuo de *S. alpinus*.

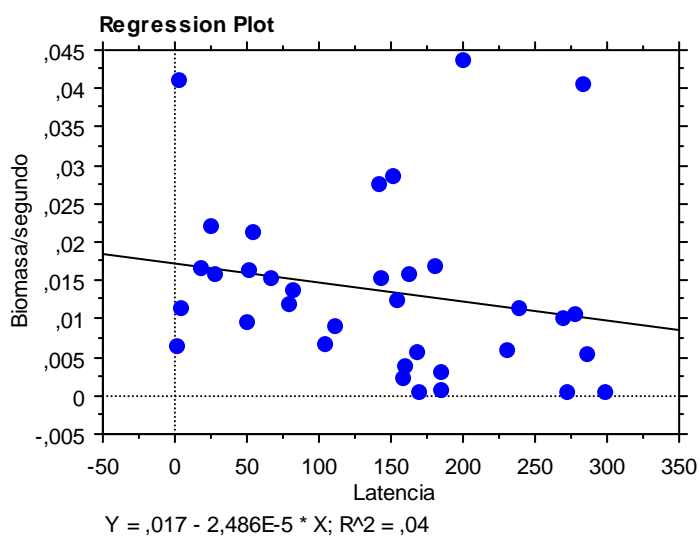


Figura 12. Gráfico de regresión simple que muestra la relación entre la primera latencia del pez y las presas consumidas por segundo. Cada punto azul representa un individuo de *S. alpinus*.

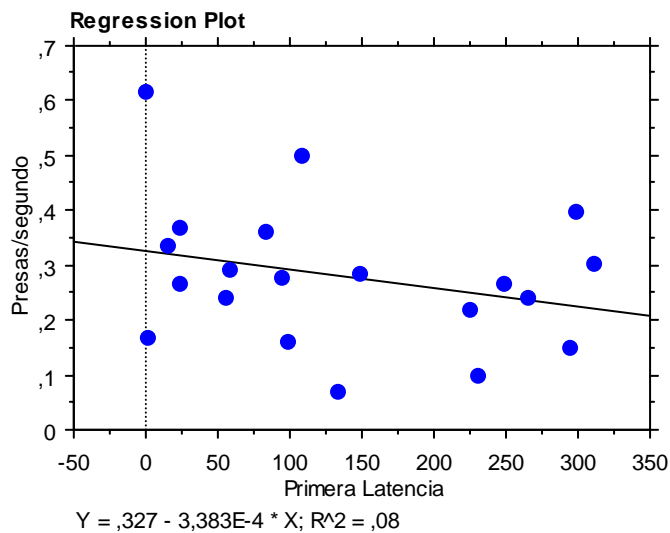


Figura 13. Gráfico de regresión simple que muestra la relación entre la primera latencia del pez y la cantidad de biomasa consumida por segundo. Cada punto azul representa un individuo de *S. alpinus*.

