

CONTRIBUCION AL CONOCIMIENTO DE LA BIOLOGIA Y HABITOS ALIMENTARIOS DE *SALMO GAIRDNERI* (RICHARDSON, 1836) EN LAGO LAJA (CHILE)¹

CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE BIOLOGY AND ALIMENTARY HABITS OF *SALMO GAIRDNERI* (RICHARDSON, 1836) IN LAKE LAJA (CHILE)

Jorge N. Artigas², Ernesto Campusano³ y Urcesino González⁴

RESUMEN

Se analizan aspectos biológicos y de hábitos alimentarios de la trucha Arco-Iris (*Salmo gairdneri* Richardson), basado en una muestra de 960 ejemplares colectados en el Lago Laja, Chile, durante el período de verano-otoño de 1978-1979. Se establece que hay sólo dos especies de peces en el lago (*Salmo gairdneri* y *Salmo trutta fario*); *S. gairdneri* es la más abundante.

La muestra está formada por ejemplares de coloración oscura, delgados y de deficiente estado de gordura. Predominan las hembras en proporción de 1.39:1. La edad estimada fluctúa entre las clases 2-3 y 7-8 años, la mayor frecuencia es entre 2-3 y 3-4 años. Las tallas varían de 136 a 606 mm, los más abundantes entre 200 y 400 mm. El peso fluctúa entre 31.3 y 2,750.0 grs. El peso medio es de 134.78 grs.

La alimentación de la trucha Arco-Iris es variada, ingiere organismos de diferente biomasa de acuerdo con las disponibilidades que ofrece el medio, incluso materias inertes. De la frecuencia y cantidad de ítems alimentarios se concluye que se desplaza entre el neuston y el bentos en busca de sus presas. El alimento primario es bentónico:

larvas y pupas de *Chironomidae*; los secundarios: himenópteros, gastrópodos y homópteros; los terciarios, variados ítems alóctonos y autóctonos. La composición de la dieta varía de acuerdo a las estaciones y a las localidades. Ejemplares colectados en la misma fecha en un mismo lugar presentan similar contenido gástrico.

Se discuten los factores que determinan las características de la población, sus hábitos, la composición alimentaria y los factores que ocasionan el estado actual de los individuos, en especial su tamaño pequeño y estructura delgada y la aparente sobrepoblación.

ABSTRACT

Biologic aspects and alimentary habits of the rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson) are analyzed in a sample of 960 specimens collected in Lake Laja, Chile, between the Summer of 1978 and Autumn 1979. *Salmo gairdneri* is by far more abundant than *Salmo fario* Lin., the only other species of fish in the Lake.

Specimens in the sample are dark colored, and slim. The ratio of females to males is 1.39:1. Estimated age ranges between 2-3 and 7-8 years, the mode being between 2-3 and 3-4 years. Size varies between 136 and 606 mm, the mode between 200 and 400 mm. Weight varies between 31.3 and 2750 g, with an average weight of 134.78 g.

The rainbow trout is an opportunistic feeder depending on availability, occasionally ingesting inert material. The frequency of food items suggests they move between the neuston and the benthos. A major benthic food item is larvae and pupae of chironomids; Hymenopterans, Gastropods and Homopterans are second. Diet composition changes depending on station and locality. Specimens

¹Investigación patrocinada por la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción: Proyecto N° 20.38.01.

²Depto. Zoología, Facultad de Ciencias Biológicas y de Recursos Naturales. Universidad de Concepción, Casilla 2407, Concepción - Chile.

³Depto. Medicina Veterinaria, Facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales, Universidad de Concepción.

⁴Depto. Matemáticas, Facultad de Ciencias. Universidad de Concepción.

collected in the same place on the same dates have similar guts content.

Factors determining population characteristics, their habits, alimentary composition and causes of the small

sizes extreme slimness and apparent overpopulation are discussed.

KEY WORDS: *Salmo gairdneri* (R.), Biology, Food, Insects, Morphometry, Lake Laja, Chile.

INTRODUCCION

La trucha Arco-Iris (*Salmo gairdneri* Richardson, 1836), junto a otras especies salmonoideas introducidas a Chile desde 1906 (Golusda, 1927; Maccrimon, 1971; Wetzlar, 1979) representa un valioso recurso de atracción turística en los lagos de Chile.

Existe interés en conocer el estado de la población de la trucha Arco-Iris en las clases que usualmente son capturadas por los deportistas en la temporada oficial. El objetivo del presente trabajo es aportar antecedentes para aumentar la información disponible y permitir una planificación racional del manejo del recurso.

El Lago Laja, a pesar de encontrarse apartado de las grandes ciudades, atrae en la temporada de pesca a numerosos deportistas nacionales y extranjeros.

A partir de 1950 se ha observado una reducción en el tamaño y peso de las truchas del Lago Laja, alcanzando características que han disminuido su interés deportivo; su número, aparentemente, se ha mantenido e incluso algunos deportistas habituales creen que ha aumentado. Se desconocen las causas que han producido el fenómeno. Wetzlar, 1979, señala una situación similar para esta misma especie en la Laguna del Maule; lo atribuye a la sobrepoblación y deficiente disponibilidad de alimentos.

El Lago Laja es de reciente formación, Novion, 1971, estima que data sólo desde 1851. No se efectuaron estudios biológicos ni ecológicos antes de poblarlo con truchas. Posteriormente no se han efectuado estudios biológicos, salvo el de Wetzlar *op. cit.*, que registra la existencia de *S. gairdneri* en el lago.

Se ha informado que la acción predatora de esta especie de trucha es responsable de la desaparición de peces nativos en los lagos de Chile (Mann, 1954). Esta afirmación, sin em-

bargo, ha sido rebatida por Campos, 1970, y Wetzlar *op. cit.*

Salmo gairdneri se ha adaptado a las condiciones del Lago Laja y ha permitido una pesca deportiva intensa. Las variaciones que aparentemente ha sufrido la población en tamaño y peso de los ejemplares invitan a efectuar algunos estudios primarios para determinar las posibles causales. En este trabajo se indican algunos parámetros biológicos, principalmente alimentarios, obtenidos de una muestra limitada de 950 ejemplares. Otros parámetros importantes, como los efectos de periódicas bajas de nivel del lago, derivadas de las necesidades de las centrales hidroeléctricas que de él se surten, necesitan ser estudiados.

Esta investigación fue patrocinada por la Dirección de Investigación de la Universidad de Concepción como parte del proyecto N° 20.38.01: "Catastro Zoológico de Chile, Parte III".

El Lago Laja

El Lago Laja es un cuerpo lacustre de forma alargada, de topografía litoral irregular, con una superficie de 112 kms² (*fide* Wetzlar, 1979) (Figura 1). Se encuentra ubicado en la cordillera de "Polcura", a orillas del volcán "Antuco", situado a 1.360 m (*fide* Novion, 1971) sobre el nivel del mar, entre las provincias de Ñuble y Biobío (Chile) (37° 20'S; 71° 18'O).

En la ribera del volcán se distinguen 3 tipos de localidades: lugares carentes de vegetación y sustrato rocoso-volcánico (Puerto Nuevo, La Escoria, El Milímetro, Las Bombas y El Arbolito); lugares sin vegetación y sustrato arenoso (Las Playas y La Herradura) y lugares con escasa vegetación (hierbas anuales y perennes)

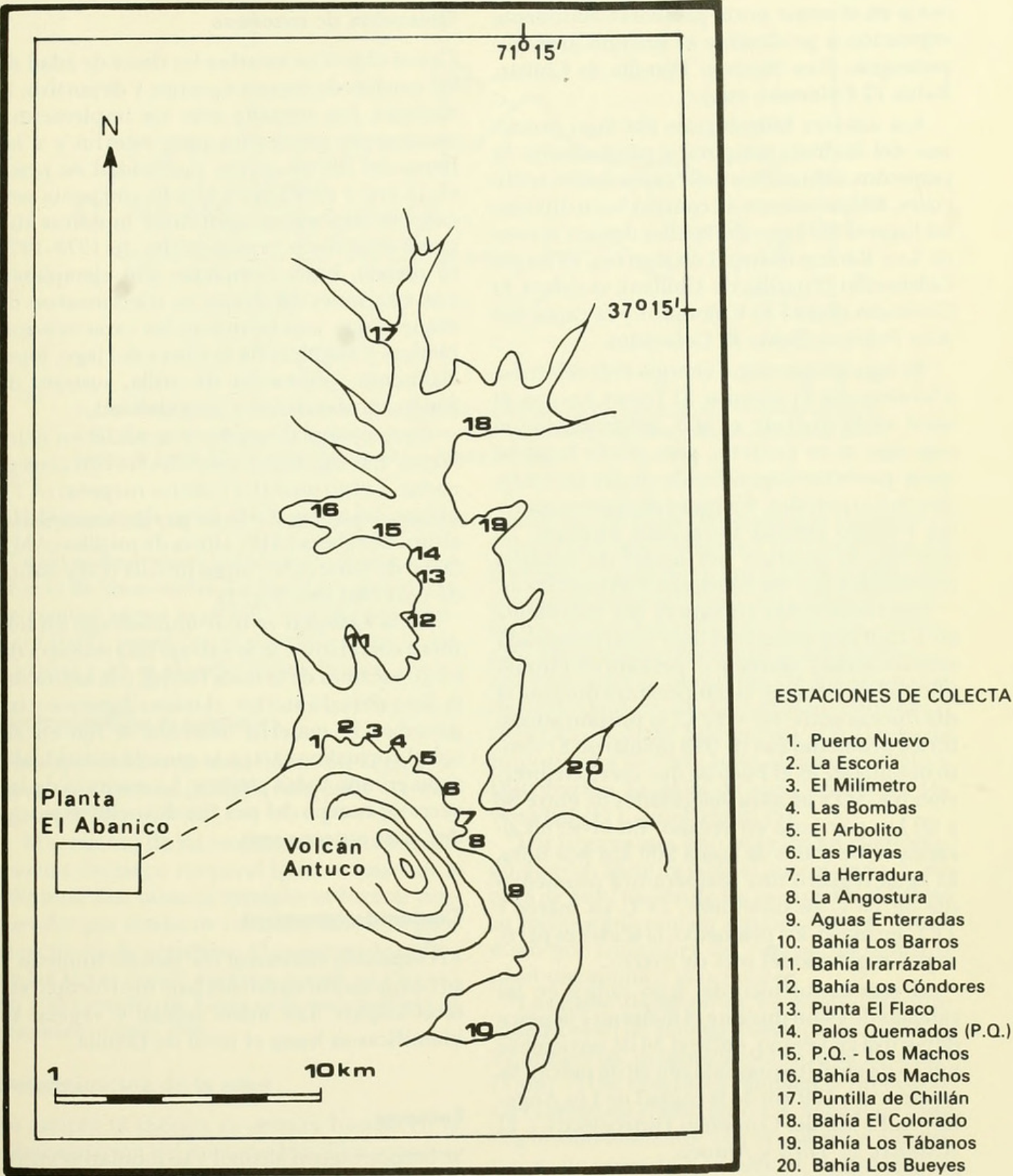


FIG. 1. Lago Laja (= Laguna de la Laja). Los números indican la ubicación de las estaciones de colecta.

y sustrato arenoso (Aguas Enterradas, La Angostura y Bahía Los Barros). Los lugares ubicados en el sector norte presentan abundante vegetación y predomina el sustrato arenoso-pedregoso (Los Machos, Puntilla de Chillán, Bahía El Colorado, etc.).

Los aportes hidrológicos del lago provienen del deshielo temporal y permanente, de pequeños tributarios y de captaciones artificiales, los que vierten su contenido en diferentes lugares del lago. Entre ellos destaca el estero Los Barros (Bahía Los Barros), el estero Calabocillo (Puntilla de Chillán), el estero El Colorado (Bahía El Colorado) y la captación Alto Polcura (Bahía El Colorado).

El lago proporciona energía hidroeléctrica a las centrales El Abanico, El Toro y Antuco. El nivel varía durante el año, generalmente el más bajo es en invierno, pero puede bajar en otros períodos dependiendo de las necesidades de las centrales. No posee desagües naturales, excepto algunas filtraciones menores. La descarga se produce por medio de caudales controlados por las estaciones hidroeléctricas.

Las condiciones climáticas del ecosistema en el cual está ubicado el lago tienen marcada estacionalidad. Durante el período de estudio (diciembre a mayo), la temperatura durante el día fluctúa entre 10° y 22°C, la presión atmosférica promedio fue de 998 milibares. El viento dominante es el Puelche que corre en dirección NE-SO y alcanza velocidades de entre 80 y 90 km por hora en verano. En invierno alcanza velocidades de hasta 200 km por hora. El agua registró una temperatura promedio-día de 10°C en diciembre, 14°C en marzo y 11°C en mayo. En promedio, la acidez es pH 6, según registros del mes de marzo.

El interés turístico del lago radica en las canchas de esquí durante el invierno y la pesca deportiva en verano, entre el 30 de noviembre y el 15 de abril (temporada oficial de pesca). Se encuentra a 120 km de la ciudad de Los Angeles y a 12 km del Complejo Hidroeléctrico El Abanico, El Toro y Antuco.

La fauna íctica está compuesta sólo por dos especies: *Salmo gairdneri* y *S. trutta*. Esta aseveración corresponde a Wetzlar (1979) y a informaciones proporcionadas directamente por el Servicio Agrícola y Ganadero, la Subsecretaría de Pesca y, se deduce también de los resultados de la muestra estudiada.

MATERIALES Y METODOS

Obtención de muestras

Con el objeto de estudiar las clases de edad de las truchas de interés turístico y deportivo, la muestra fue tomada con los implementos usualmente empleados para este fin y a las horas del día de mayor posibilidad de pesca (7-11 hrs. y 18-20 hrs.). Más de cincuenta pescadores deportivos aportaron muestras durante el período verano-otoño de 1978-1979 (6 meses), hasta completar 950 ejemplares. Las estaciones de colecta se seleccionaron de manera que representaran las características bióticas y abióticas de la ribera del lago, especialmente: vegetación de orilla, sustrato de fondo, profundidad y accesibilidad.

Cada ejemplar se pesó y se midió en el terreno. Las siguientes medidas fueron consignadas: Largo total (LT), altura corporal (AT), grosor del dorso (GD), largo de cabeza (LH), altura de cabeza (AH), altura de mejillas (AM), largo de nariz (LN), largo de cola (Lt) y altura de cola (Át) (ver Fig. 2).

Cada ejemplar se individualizó con un número correlativo, se le extrajo una muestra de 10-20 escamas de la línea lateral, a la altura de la aleta dorsal anterior, el tracto digestivo y las gónadas. El material obtenido se fijó en alcohol-formalina (4:1) y se guardó individualizado en una bolsa plástica. La mayoría de las veces el cuerpo del pez fue devuelto al pescador para su consumo.

Contenido estomacal

El contenido estomacal fue pesado húmedo y su composición estudiada bajo microscopio estereoscópico. Los ítems animal y vegetal se identificaron hasta el nivel de familia.

Escamas

Se limpiaron con alcohol y se montaron entre dos portaobjetos para facilitar su proyección en un microproyector.

Se eligieron 3 escamas normales y en buen estado por ejemplar. A cada una se le midió el diámetro y los radios hasta cada anillo de crecimiento. Las mediciones se efectuaron sobre una imagen aumentada 38 veces (Fig. 8).

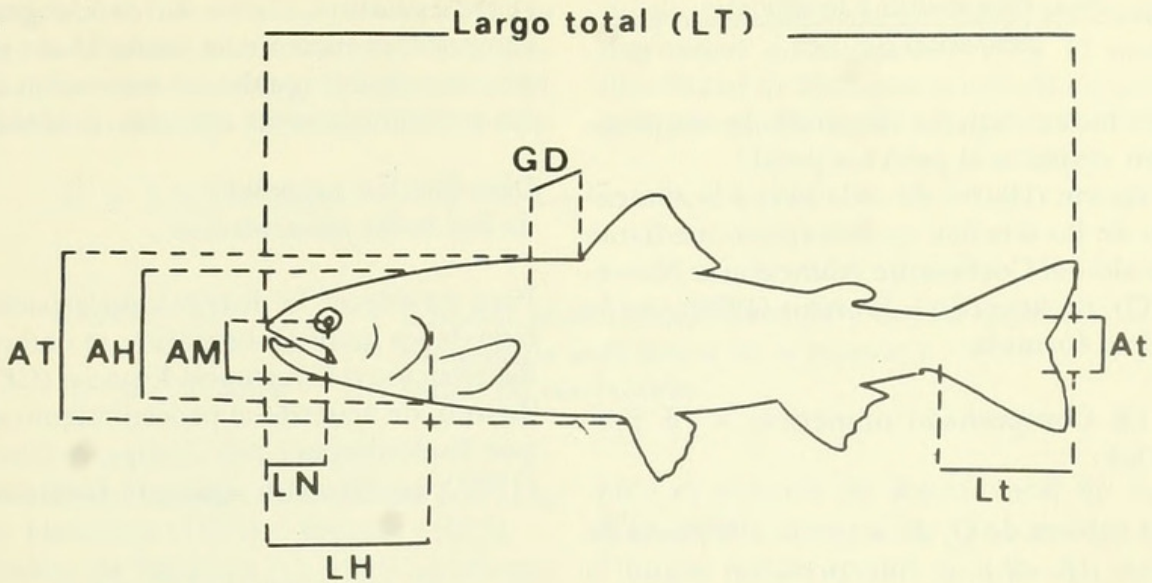


FIG. 2. Medidas morfométricas de *Salmo gairdneri* colectado en el Lago Laja. AT = Altura corporal, LH = Largo de cabeza, AH = Altura de cabeza, GD = Grosor dorsal, AM = Altura de mejilla, LN = Largo de nariz, LT = Largo de cola, At = Altura de cola.

Determinación del sexo y madurez gonadal

El sexo se determinó basado en la observación directa de las gónadas. La madurez gonadal se determinó según la técnica descrita por Wetzlar (1979), basada en el tamaño y color de las gónadas y en el tamaño de los óvulos.

Determinación taxonómica

Los especímenes se determinaron según las claves de De Buen (1959) y Ringuelet y Aramburu (1967).

El recuento de las escamas se efectuó en 25 truchas de largo corporal igual o superior a 300 mm. Los mismos ejemplares fueron preparados por medio de cocción y descarte para el recuento de vértebras. El recuento de radios de las aletas dorsal anterior y anal se efectuó en 100 ejemplares. Cada radio subdividido se consideró como uno.

Determinación de la edad

Se adoptó el sistema de lectura basado en la determinación del número de anillos o marcas en las escamas. Como este método está sujeto a errores de interpretación, las edades establecidas son estimativas.

Análisis del contenido estomacal

La "Composición del contenido estomacal" se determinó de acuerdo a Windell (1968), me-

diante los métodos de frecuencia (número de ejemplares que consumen un cierto ítem alimentario), numérico (cantidad de organismos consumidos de cada ítem alimentario) y gravimétrico (peso húmedo del contenido estomacal). Estas determinaciones se emplearon como base para la obtención de los siguientes índices: Índice de Capacidad Estomacal (ICE), Coeficiente Alimentario (Q), Grado de Importancia de cada ítem alimentario (IIN), Distribución Espacial de cada ítem (CE), Diversidad (H'), Similitud (S).

Los organismos encontrados en el estómago fueron identificados al microscopio. El estado de destrucción de los ejemplares dificultó su reconocimiento, en algunos casos se determinó por fracciones del cuerpo; se indicó el nivel taxonómico más posible.

Los ítems alimentarios, en general identificados a nivel de familia, fueron agrupados en 22 categorías, principalmente a nivel de orden (Tabla 7). Se consideró también la procedencia (autóctono o alóctono) y el hábitat de cada organismo-alimento. Los organismos alimentarios, de acuerdo a su hábitat, se ordenaron en dos grupos: Neustónicos (formas de vida propia de la superficie del agua) y bentónicos (aquellos que viven en o sobre el fondo del lago).

El Índice de Capacidad Estomacal (ICE) se determinó de acuerdo a Wetzlar (*op. cit.*) según la siguiente relación:

$$ICE = \frac{\text{Peso Contenido Estomacal}}{\text{Peso total del pez}} \times 100$$

Este índice expresa el contenido alimentario con respecto al peso corporal.

El aporte relativo de cada ítem a la alimentación de las truchas se determinó mediante el cálculo del Coeficiente Alimentario Numérico (Q), de acuerdo a Hureau (1970) con la siguiente fórmula:

$$Q = (\% \text{ Composición numérica}) \times (\% \text{ Frecuencia})$$

Los valores de Q, de acuerdo a la pauta de Hureau (*op. cit.*), se interpretaron según la siguiente pauta:

Q = menos de 20 : Organismos alimentarios terciarios.

Q = 21 - 200 : Organismos alimentarios secundarios.

Q = 201 - 10000 : Organismos alimentarios primarios o básicos.

Índice de Importancia (IIN)

El índice de importancia (numérico) de cada ítem alimentario se calculó según la fórmula de Windell, 1968. Donde IIN es igual a la raíz cuadrada de Q.

La similitud entre las dietas de las truchas, de acuerdo a las estaciones de captura (j, k), fue determinada mediante el cálculo del Coeficiente de Similaridad (S), definido por:

$$S_{jk} = \frac{2 \sum_{i=1}^m \min(X_{ij}, X_{ik})}{\sum_{i=1}^m (X_{ij} + X_{ik})}$$

donde: X_{ij} = total de individuos del taxón i determinados en las truchas de la estación j.

m = número total de taxa por estación.

Posteriormente se agruparon los lugares de muestreo de acuerdo al valor del coeficiente de similaridad mediante el programa Cluster (Jarpa, 1981), adoptando la estrategia de agrupamiento denominado "Vecino más lejano" (Furthest Neighbour Sorting, Sneath and Sokal, 1963). El sistema de agrupamiento fue

representado a través de dendrograma. El rango del coeficiente de similaridad varía de 0 a 1, con valores iguales a 1 en truchas de lugares con composición alimentaria idéntica.

Distribución espacial de los ítems alimentarios

Para establecer la distribución espacial en el lago de los ítems alimentarios, se determinó la distribución o Constancia Espacial (CE) de cada uno, de acuerdo al procedimiento descrito por Bodenheimer *vide* Zúñiga, y Domínguez (1977), mediante la siguiente fórmula:

$$CE = \frac{N^{\circ} \text{ estaciones de ocurrencia}}{N^{\circ} \text{ total de estaciones}} \times 100$$

De acuerdo al valor de Constancia Espacial (CE), las especies que constituyen la dieta alimentaria se clasifican en:

- Especies de Distribución Alta, presentes en más del 50% de las estaciones.
- Especies de Distribución Intermedia, presentes entre el 25% y el 50% de las estaciones.
- Especies de Distribución Restringida o Baja, presentes en menos del 25% de las estaciones.

Diversidad alimentaria

Se realizó el análisis de la diversidad alimentaria de las truchas para las 20 estaciones (Fig. 1), considerando: el vector de recuentos acumulados de individuos de cada especie encontrada en el total de truchas de la estación y la frecuencia con que se presenta cada especie, en porcentaje, en todas las truchas de cada estación. Para cada estación se dispuso de (S, f) y (S, p), donde:

- | | | |
|---|---|--|
| S | = | Número de especies presentes |
| f | = | vector de frecuencias de especies |
| p | = | vector de porcentajes (porcentaje de peces de la estación que consume cada especie). |

En cada caso, la información se resumió en matrices de 128 renglones (número de especies distintas encontradas) y 20 columnas (estaciones de muestreo).

El grado de diversidad alimentaria de las truchas en relación a las estaciones de muestreo se determinó mediante la utilización del índice de diversidad de Shannon, 1948, modi-

ficado por Lloyd *et al.*, 1968, y el índice de diversidad de Simpson (1949). El índice de diversidad de Shannon se calculó de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$H' = 3.3219 \left(\text{Log } N - \frac{1}{N} \sum_{i=1}^S n_i \text{Log } n_i \right)$$

Donde: N = número total de individuos de todas las especies.
n_i = número de individuos de la especie i.
3.3219 = factor de conversión.

Este método ha sido utilizado con frecuencia por Hurtubia (1973) y Wetzlar (1979).

El índice de Simpson (λ), 1949, se obtiene de la fórmula:

$$\lambda = \frac{\sum_{i=1}^S n_i (n_i - 1)}{N (N - 1)}$$

Donde: n_i = recuento de i-ésimo taxón.
N = $\sum_{i=1}^S n_i$ (recuento total).
S = número de taxa (ítems)

En consideración a que la dieta alimentaria de las truchas varía en las diferentes estaciones de captura así como el número de individuos colectados y el número de ítems (familias y otros taxa) de organismos-alimento, se em-

pleó el método de Rarefacción de Sanders (Cid, 1980).

RESULTADOS

La determinación taxonómica de los ejemplares analizados se basó en el análisis de caracteres merísticos, ver Tabla 1. Entre éstos destaca, por su mayor significado, la presencia de: 60.8 a 63.2 vértebras, 10 a 16 dientes dispuestos en zigzag en la porción anterior y a 131 escamas en la línea media lateral.

Las características morfológicas y merísticas permiten identificar la casi totalidad de las truchas colectadas en el Lago Laja como pertenecientes a la especie *Salmo gairdneri* (Richardson, 1836). Un ejemplar correspondió a la especie *Salmo trutta* Linné, 1758.

Tabla 1
CARACTERES MERISTICOS DE *SALMO GAIRDNERI*,
COLECTADAS EN EL LAGO LAJA (MM)

Caracteres merísticos	Media Aritmética	Desviación Estándar	Rango Mínimo Máximo	Número Truchas
Número escamas	126.20	3.2	128-131	25
Número vértebras	62.02	2.2	60.8-63.2	25
Número dientes vomerianos	12.02	2.4	10-16	100
Número ciegos pilóricos	51.60	5.9	47-57	100
Número branquiespinas	17.40	0.8	16-18	100
Número radios aleta anal	9.30	0.6	9-10	100
Número radios aleta dorsal	11.50	0.7	10-12	100

Coloración externa

Las truchas presentan coloración oscura en la parte dorsal, intensificándose hacia la cabeza. El dorso varía de tonalidad; se determinaron cinco tonalidades: verde oliva oscuro, verde claro, azul oscuro, azul claro y marrón claro. El 74% de los especímenes estudiados presentan las coloraciones más oscuras (ver Fig. 3). En la zona dorsal hay manchas circulares oscuras, las que se distribuyen más o menos uniformemente, aumentando su concentración en el dorso de la cabeza, y en las aletas dorsal-anterior y caudal. Estas manchas continúan, aunque disminuyen hacia la región ventral.

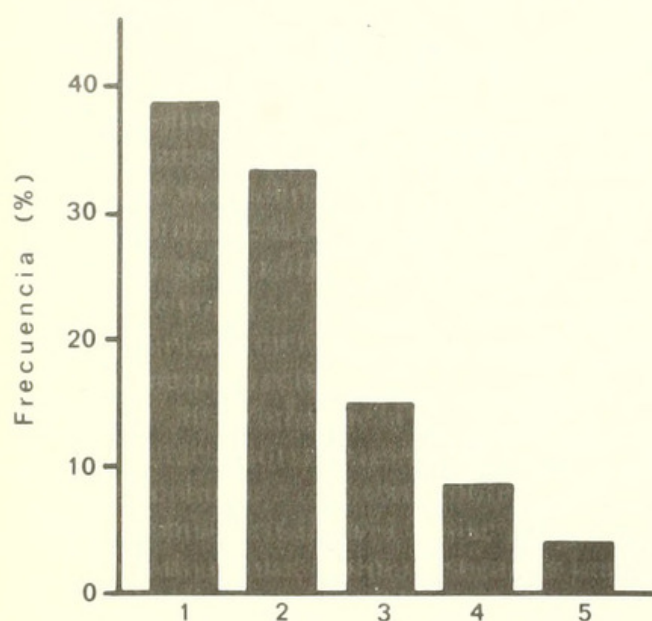


FIG. 3. Distribución de frecuencias de las coloraciones: 1 = verde oliva oscuro; 2 = azul oscuro; 3 = verde claro; 4 = azul claro; 5 = café claro.

En la región abdominal, el color varía de plateado a nacarado. Las aletas pectorales y anales son blancas con pequeñas manchas oscuras. Los opérculos usualmente presentan color plateado.

En la región lateral hay una franja longitudinal rojiza iridiscente; esta franja está presente y destacada en todos los ejemplares estudiados.

El estado de madurez gonadal altera algunas coloraciones, como los extremos de los opérculos, las aletas pectorales y las aletas anales, que cambian a amarillo o anaranjado. En la franja media lateral se acentúa el tono rojo iridiscente.

Tamaño

Los individuos de la muestra varían en su largo total entre 136 y 606 mm, con un valor medio de 299.36 mm (Tabla 2). En la Figura 4 se observa la distribución por talla y sexo. Las tallas entre 300 y 399 mm son las más frecuentes y representan el 54.13% de los individuos. Las tallas inferiores a 200 mm corresponden al 1.58% y las tallas superiores a 499 mm son las menos frecuentes. Las hembras son más abundantes en todas las tallas, excepto en los ejemplares de mayor tamaño.

En la Tabla 3 se muestra datos estadísticos referidos al largo total de las truchas en las estaciones de muestreo. En Bahía Los Bueyes, Bahía El Colorado, Puntilla de Chillán y Bahía Los Tábanos, se capturaron los ejemplares de mayor largo total promedio. En Puerto Nuevo se colectaron los de menor talla.

Tabla 2
MORFOMETRIA DE *SALMO GAIRDNERI* COLECTADOS
CON ARTES DE PESCA DEPORTIVA EN EL LAGO LAJA
(TEMPORADA OFICIAL 1978-1979)

Medidas Morfométricas (mm)	Media Aritmética	Desviación Estándar	Mínimo	Máximo
Largo total	299.36	39.72	136.0	606.0
Altura corporal	62.57	8.26	25.0	99.0
Grosor dorsal	27.69	5.19	15.0	90.0
Largo de cabeza	62.19	9.78	30.0	99.0
Altura de cabeza	43.61	8.80	18.0	75.0
Largo de nariz	23.10	5.10	13.0	55.0
Altura de mejilla	20.70	5.00	10.0	65.0
Largo de cola	59.00	9.00	20.0	97.0
Altura de cola	25.20	4.30	10.0	70.0
Peso corporal (P) (grs.)	134.79	101.43	31.25	2,750.0

Tabla 3
 LARGO TOTAL (MM) DE LOS EJEMPLARES POR ESTACION DE COLECTA

Estación	Media Aritmética	Desviación Estándar	Mínimo	Máximo	Total de Individuos
Puerto Nuevo	285.71	44.23	170.0	370.0	46
La Escoria	295.42	43.16	182.0	375.0	54
El Milímetro	306.91	38.74	151.0	382.0	26
Las Bombas	298.53	35.04	226.0	347.0	15
El Arbolito	313.17	23.60	260.0	350.0	17
Las Playas	289.20	31.91	140.0	362.0	139
La Herradura	290.00	29.36	200.0	355.0	10
La Angostura	272.48	40.60	200.0	330.0	4
Aguas Enterradas	312.75	39.60	176.0	325.0	5
Bahía Los Barros	292.60	38.64	200.0	380.0	65
Bahía Irarrázabal	294.54	33.26	180.0	500.0	195
Bahía Los Cóndores	304.08	20.83	245.0	606.0	24
Palos Quemados (P.Q.)	292.84	30.32	215.0	333.0	19
Punta El Flaco	300.30	27.46	240.0	340.0	11
P.Q. - Los Machos	302.53	13.47	262.0	340.0	15
Bahía Los Machos	310.20	29.09	140.0	420.0	141
Puntilla de Chillán	319.20	29.55	150.0	435.0	110
Bahía El Colorado	318.69	41.50	230.0	385.0	16
Bahía Los Tábanos	312.72	31.06	255.0	380.0	29
Bahía Los Bueyes	321.00	28.90	262.0	394.0	8

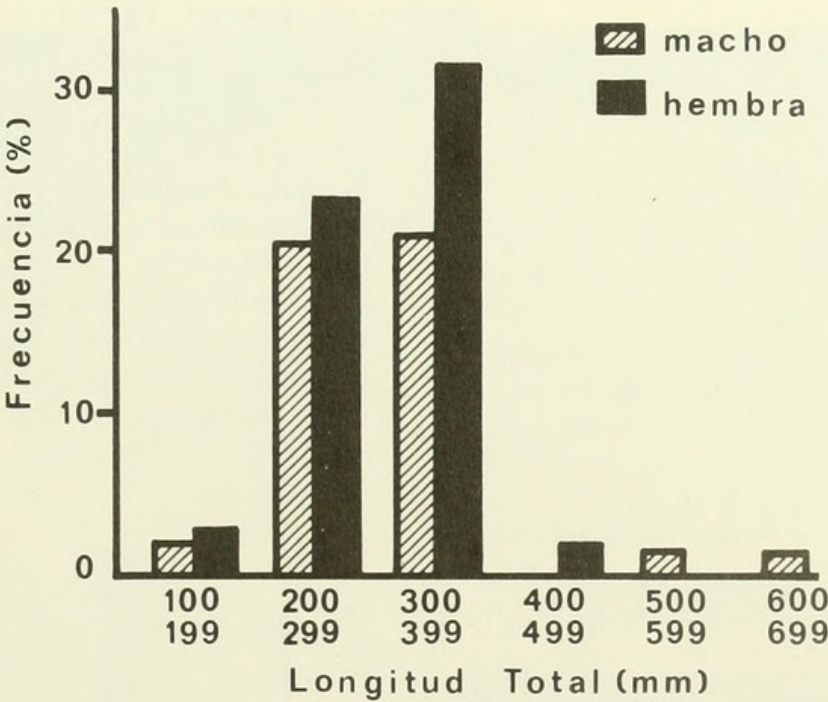


FIG. 4. Distribución de los individuos según talla y sexo.

Peso corporal

El peso (P) de las truchas estudiadas fluctuó entre 31.3 gr y 2,750.0 gr, con un peso medio de 134.78 gr (ver Tabla 2). Es necesario anotar que las variaciones de peso relacionadas con ingestión de alimento (hora de colecta) oca-

sionan un error de información que es mayor en los individuos de tallas más pequeñas.

Relación Peso/Largo Total

Para determinar esta relación, se estudiaron 90 ejemplares elegidos al azar, provenientes de 5 estaciones del sector norte del lago. Se

determinó una correlación (r) de 0.87. Esta relación es altamente significativa. La relación está representada por la ecuación de regresión que se indica:

$$L = 37.50 \times P^{0.38}$$

El diagrama de dispersión de esta relación se muestra en la Figura 5.

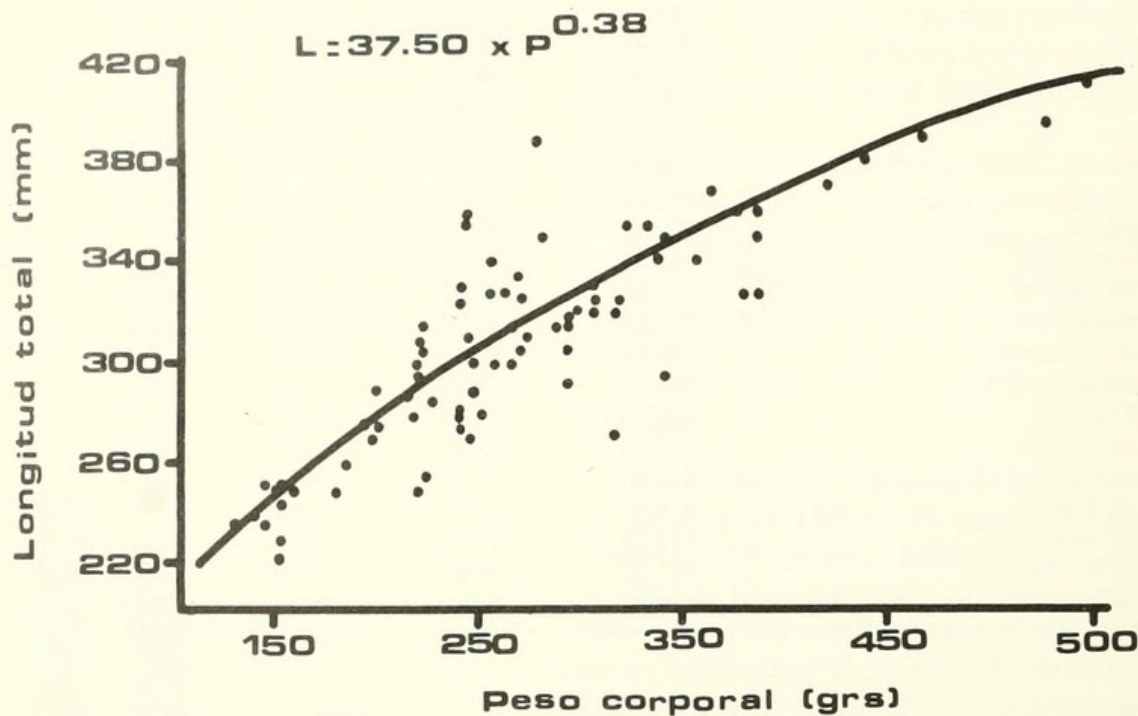


FIG. 5. Relación longitud-peso de la muestra de *Salmo gairdneri*.

Distribución según sexo

Se determinó un 1.8% de individuos sin diferenciación gonadal. El restante 98.2% mostró diferentes estados de madurez. El 57.5% de los especímenes correspondieron a hembras y el 41.15% a machos (Figura 6). El cuociente sexual es de 1.39 hembras por cada macho.

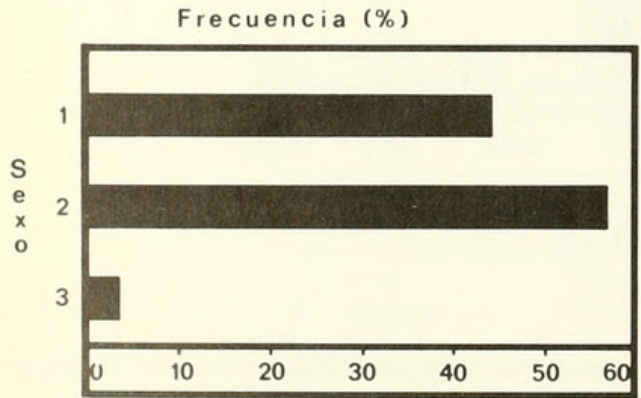


FIG. 6. Distribución porcentual según sexo: 1 ♂, 2 ♀, 3 indiferenciado.

En la Figura 7 se presenta la distribución de las truchas de acuerdo a la edad y el sexo. Las

hembras dominan en todas las clases de edades, excepto en la de 4-5 años, donde predominan los machos. Las relaciones entre sexo y estación de captura se muestra en la Tabla 4. Las hembras fueron más abundantes en todas las estaciones excepto en Punta El Flaco, donde se determinó 1.14 machos por cada hembra.

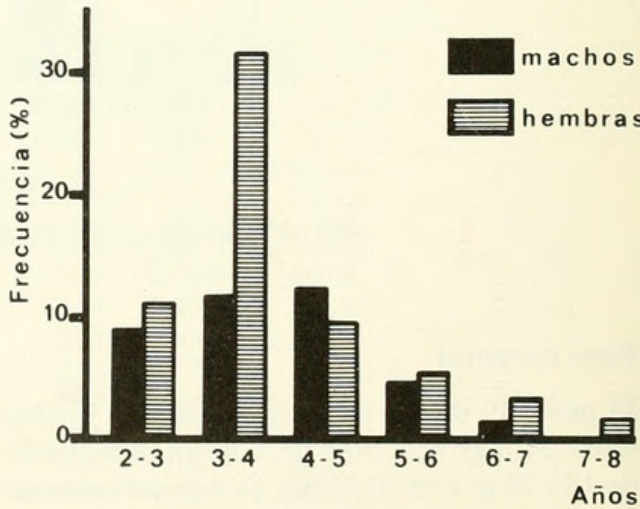


FIG. 7. Distribución de frecuencias según clases de edad y sexo.

Tabla 4

DISTRIBUCION PORCENTUAL DE MACHOS Y HEMBRAS
POR ESTACION DE CAPTURA

Estación de captura	Machos (%)	Hembras (%)	Razón entre sexos (♂:♀)	Total de individuos
Puerto Nuevo	47.82	52.17	1:1.09	46
La Escoria	42.30	57.69	1:1.36	54
El Milímetro	36.00	64.00	1:1.77	26
Las Bombas	40.00	60.00	1:1.50	15
El Arbolito	23.52	76.47	1:3.25	17
Las Playas	41.79	58.20	1:1.19	139
La Herradura	50.00	50.00	1:1	10
La Angostura	25.00	75.00	1:3	4
Aguas Enterradas	40.00	60.00	1:1.5	5
Bahía Los Barros	49.20	50.80	1:1.03	65
Bahía Irarrázabal	41.75	58.25	1:1.39	195
Bahía Los Cóndores	45.84	54.16	1:1.39	24
Punta El Flaco	27.27	72.73	1:2.66	11
Palos Quemados (P.Q.)	36.85	63.15	1:1.71	15
P.Q. - Los Machos	53.33	46.67	1.14:1	19
Bahía Los Machos	37.42	62.58	1:1.67	141
Puntilla de Chillán	45.79	54.21	1:1.18	110
Bahía El Colorado	50.00	50.00	1:1	16
Bahía Los Tábanos	34.48	65.52	1:1.89	29
Bahía Los Bueyes	50.00	50.00	1:1	8

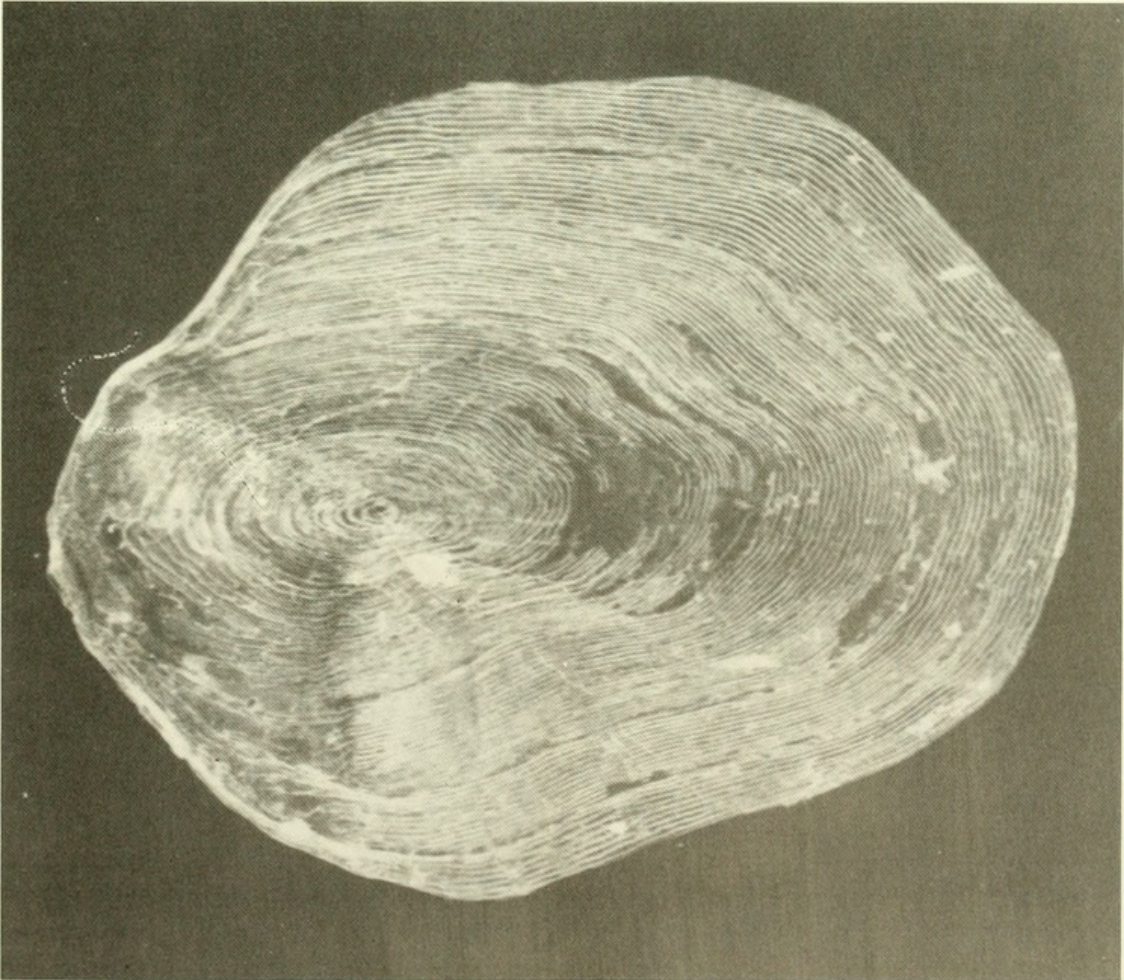


FIG. 8. Escama de la línea lateral proveniente de un individuo de edad estimada en 4-5 años.

Relación Longitud Corporal - Radio de la Escama

La relación largo corporal - radio de la escama Fig. 8 en 100 ejemplares analizados presenta una correlación de 0.95, valor que tiene alto nivel de significancia. Esta relación está expresada por la siguiente ecuación de regresión:

$$Y = 93.33 + 133.40 \times \quad r = 0.95$$

El diagrama de dispersión de los datos muestra una relación lineal (Fig. 9).

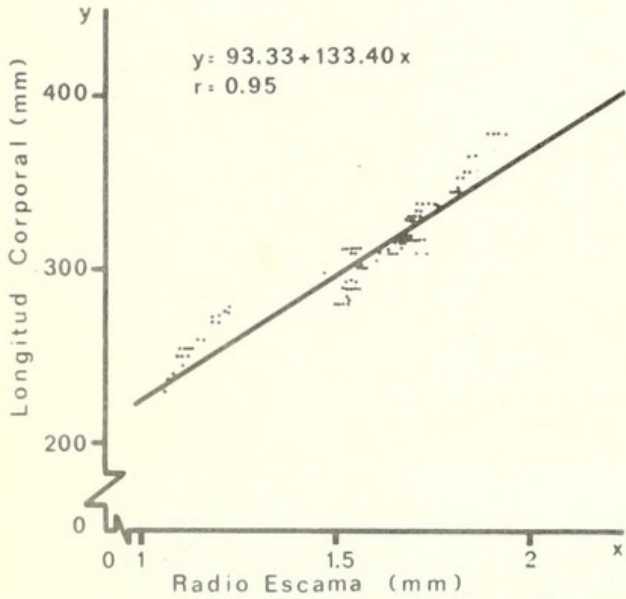


FIG. 9. Relación longitud corporal - Radio de la escama.

Distribución por edades

Los ejemplares analizados pertenecen a edades que fluctúan entre 2-3 y 7-8 años. Las truchas de 2-3 años constituyen el 23% y las de 3-4 años el 24% de la muestra (Figura 10).

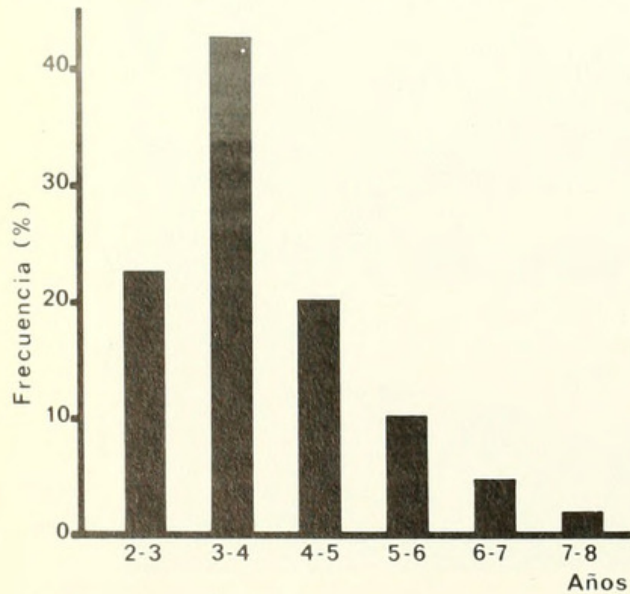


FIG. 10. Distribución por edades de la muestra.

De acuerdo a la talla, como se observa en la Figura 11, los ejemplares de menor talla (200-249 mm) son de 2-3 años. En las tallas de 300-399 mm se determinaron ejemplares de 3-4, 4-5 y 5-6 años y en los de 350-399 mm, sólo ejemplares de 5-6 años. El ejemplar de mayor tamaño, 606.0 mm, tiene una edad estimada de 7-8 años.

Contenido Estomacal e Índice de Capacidad Estomacal

El 98.42% de las truchas colectadas presentan contenido en sus estómagos. Para el contenido estomacal de estos ejemplares se determinó un peso medio ($\bar{X}$) de 2.31 grs, el que fluctúa entre 0.005 y 9.9 grs. En los especímenes machos es de 2.37 grs y en las hembras de 2.29 grs.

El peso del contenido estomacal varía con respecto a la talla de los ejemplares (Tabla 5). En los ejemplares de menor talla (100-199 mm/LT) se determinó un peso ($\bar{X}$) de 1.28 grs. El espécimen de mayor longitud (606 mm/LT) presentó un contenido estomacal de 9.9 grs.

Tabla 5

CONTENIDO ESTOMACAL EN GRAMOS
SEGUN TALLA

Talla (mm)	Media Aritmética	Desviación Estándar	Total Truchas
100-199	1.28	0.22	15
200-299	2.21	0.53	423
300-399	2.89	0.56	507
400-499	4.57	3.84	3
500-599	0.87	0.00	1
600-699	9.99	0.00	1

El contenido estomacal, con relación al lugar de captura, fluctúa entre 1.34 grs (Bahía El Colorado) a 5.07 grs (Punta El Flaco), como se indica en la Tabla 6. Los ejemplares colectados en Punta El Flaco, Bahía Los Bueyes, Bahía Los Machos, Puntilla de Chillán, Bahía Los Cóndores, Palos Quemados y Bahía Irrázabal presentan los contenidos de mayor peso. Los especímenes colectados en La Angostura, Aguas Enterradas y Bahía El Colorado presentaron los contenidos de menor peso medio.

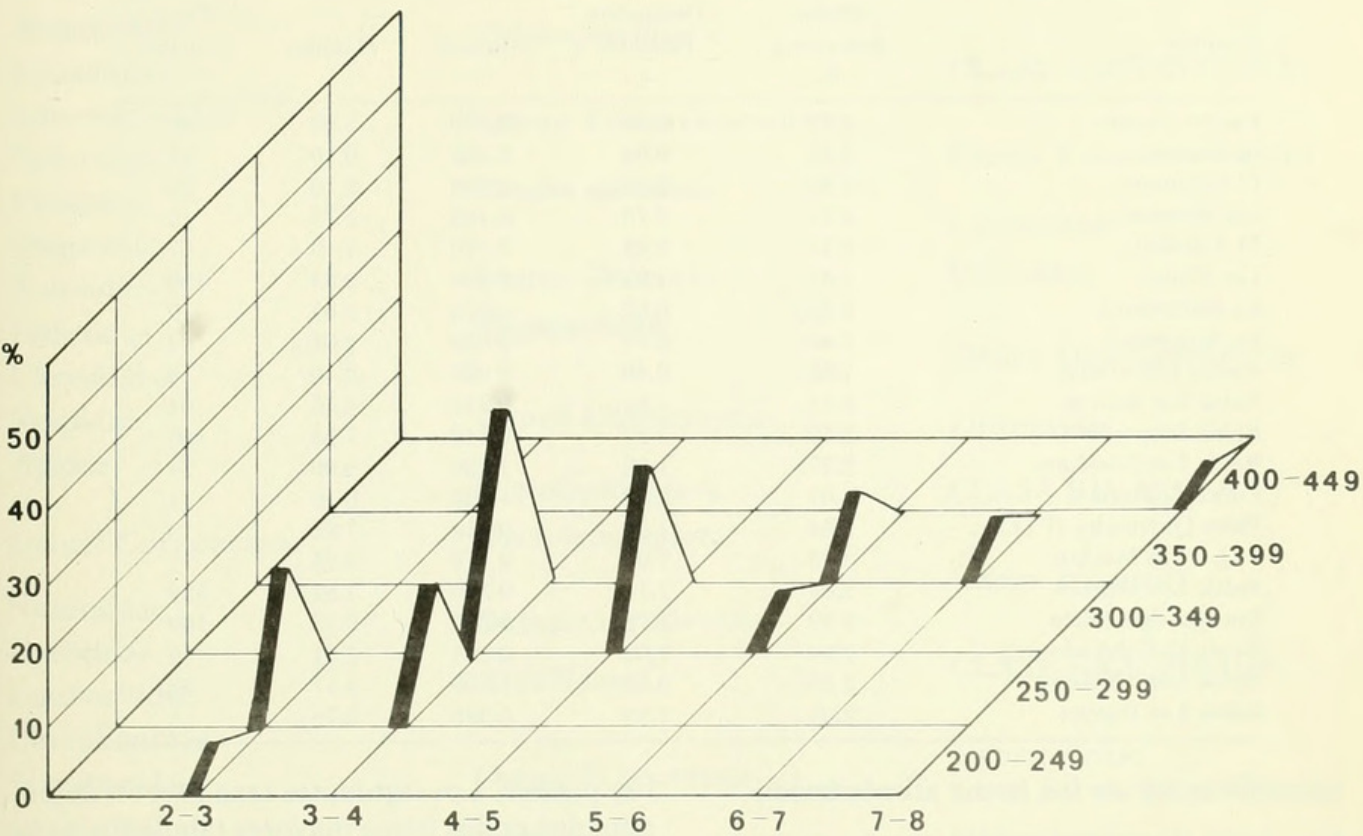


FIG. 11. Distribución porcentual de los ejemplares analizados según edad y talla.

El Índice medio de Capacidad Estomacal (ICE) es de 1.33%. La relación ICE-Peso Contenido Estomacal tiene un valor de correlación de 0.61.

Composición Alimentaria

La alimentación de las truchas colectadas presenta elementos de origen animal, vegetal y mineral. El componente animal está compuesto por organismos invertebrados y algunos restos de vertebrados. Todos los ejemplares analizados presentaron organismos invertebrados en sus estómagos y sólo el 3.73% de ellos restos de vertebrados.

De acuerdo a su procedencia, los componentes de origen animal son autóctonos o aló-

ctonos. El 99.14% de los estómagos presentan organismos autóctonos y en cantidad corresponden al 94.36% del total de organismos consumidos. Los organismos alóctonos constituyen el 5.64% y fueron consumidos por el 41.06% de las truchas (Figura 12).

La Tabla 7 presenta la composición general de la alimentación de origen animal de las truchas; los ítems alimentarios están agrupados en autóctonos y alóctonos. Entre los autóctonos, los ítems Diptera (larva y pupas), Acari, Ephemeroptera, Odonata (ninfa), Gastrópoda y Trichoptera fueron los más importantes de la dieta. Entre los alimentos alóctonos, los ítems Hymenoptera, Homoptera, Coleoptera, Diptera y Hemiptera.

Tabla 6
CONTENIDO ESTOMACAL EN GRAMOS PARA CADA ESTACION

Estación	Media Aritmética X̄	Desviación Estándar s	Mínimo	Máximo	Total Truchas
Puerto Nuevo	2.07	0.67	0.500	5.60	46
La Escoria	2.33	0.65	0.350	6.10	53
El Milímetro	2.22	0.39	0.400	8.10	26
Las Bombas	2.31	0.76	0.180	6.73	15
El Arbolito	2.17	0.23	0.310	4.10	17
Las Playas	2.35	1.29	0.330	6.83	139
La Herradura	1.09	0.67	0.010	2.01	9
La Angostura	1.46	0.74	0.020	2.08	4
Aguas Enterradas	1.58	0.40	0.080	2.10	5
Bahía Los Barros	2.11	1.34	0.210	4.16	64
Bahía Irarrázabal	2.76	1.22	0.610	7.53	195
Bahía Los Cóndores	2.77	1.59	1.250	9.99	24
Punta El Flaco	5.07	2.93	1.100	9.16	11
Palos Quemados (P.Q.)	2.64	1.14	0.510	7.22	19
P.Q. - Los Machos	2.53	1.08	0.110	6.93	15
Bahía Los Machos	2.64	1.14	0.510	7.22	139
Puntilla de Chillán	2.89	1.72	0.300	9.78	109
Bahía El Colorado	1.34	1.00	0.005	2.91	9
Bahía Los Tábanos	2.55	0.88	1.100	5.57	28
Bahía Los Bueyes	2.92	1.35	0.320	5.75	8

Identificación de los ítems alimentarios

El análisis de los ítems alimentarios animales se efectuó identificando los restos hasta donde

fue posible. Los siguientes taxa fueron determinados en los ítems mayores tabulados en la Tabla 7:

CLASE INSECTA

ORDEN DIPTERA	Piophilidae	Pentatomidae
Chironomidae	Ceratopogonidae	Nabidae
Empididae	Tabanidae	Coreidae
Tephritidae	Dixidae	Saldidae
Muscidae	Mycetophilidae	Miridae
Tachinidae	Culicidae	Cydnidae
Drosophilidae	Rhagionidae	Corixidae
Agromyzidae	Stratiomyidae	
Heleomyzidae	Ephydriidae	
Dolichopodidae	Tipulidae	ORDEN HOMOPTERA
Chloropidae	Simulidae	
Lauxanidae	Phoridae	Cicadellidae
Cecidomyiidae		Aphidae
Bibionidae		Psyllidae
Sciomycidae	ORDEN HEMIPTERA	Cercopidae
Platypezidae		Fulgoridae
Syrphidae	Lygaeidae	Flatidae

ORDEN HYMENOPTERA	Microcoleoptera s/ident.	ORDEN AMPHIPODA
Formicidae	ORDEN TRICHOPTERA	familia sin ident.
Braconidae	Trichopteridae	
Chalcididae		CLASE GASTROPODA
Ichneumonidae	ORDEN EPHEMEROPTERA	
Sphecidae	familia sin ident.	ORDEN BASOMMATOPHORA
Cynipidae		Lymnaeidae
Diapriidae	ORDEN ODONATA	Chiliniidae
Evaniidae	Macromiidae	
Halictidae		ORDEN MESOGASTROPODA
Chrysididae	ORDEN LEPIDOPTERA	Littorinidae
Vespidae	Microlepidoptera	CLASE BIVALVIA
Apidae	Macrolepidoptera	
		ORDEN SIN IDENT.
ORDEN COLEOPTERA	ORDEN ORTHOPTERA	CLASE ARACHNIDA
Nitidulidae	Acridiidae	
Dytiscidae		ORDEN ACARI
Coccinellidae	ORDEN PLECOPTERA	Hidrachnidae
Curculionidae	Perlidae	
Scarabaeidae		ORDEN ARANEAE
Carabidae	ORDEN PSOCOPTERA	Argiopidae
Cerambycidae	Psocopteridae	Salticidae
Pedilidae		Lycosidae
Melandriidae	CLASE CRUSTACEA	CLASE ANNELIDA
Elateridae		
Buprestidae	ORDEN DECAPODA	ORDEN OLIGOCHAETA
Tenebrionidae	Aeglidae	Familia sin ident.
Cleridae		
Chrysomelidae		
Staphylinidae		
Dasytidae		
Heteroceridae		
Leiodae		
Elmidae		

La dieta de la trucha del Lago Laja varía de acuerdo con los lugares donde habita. En la Figura 20 se observa las diferencias en composición de la dieta encontrada en las muestras, correspondientes a las diferentes estaciones de colecta. La dieta de las truchas colectadas en Puerto Nuevo, La Escoria, El Milímetro, Las Bombas, El Arbolito y Las Playas (sector suroeste), está compuesta preferentemente

por organismos autóctonos, principalmente dípteros, *Aegla* spp., gastrópodos, ácaros y efemerópteros. *Aegla* spp. es más frecuente en las truchas de Palos Quemados, El Milímetro, Las Bombas, El Arbolito, La Escoria y Puerto Nuevo.

La alimentación de los ejemplares capturados en la Angostura, Aguas Enterradas y Bahía Los Barros (sector sureste) está com-

puesta por dípteros acuáticos, tricópteros, coleópteros acuáticos y algunos ítems alóctonos (himenópteros, hemípteros, coleópteros alóctonos y plecópteros). Los ítems alóctonos forman parte preferente de la dieta de las truchas colectadas en Bahía Los Barros.

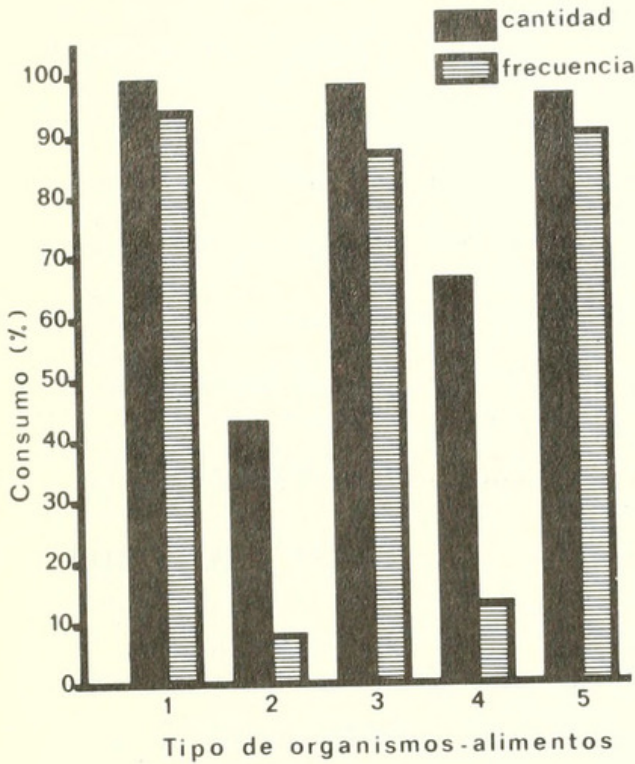


FIG. 12. Consumo de organismos-alimentos:
1 autóctonos, 2 alóctonos, 3 bentónicos,
4 neustónicos, 5 emergentes.

La dieta alimentaria de los ejemplares capturados en el sector norte del lago, especialmente en Palos Quemados, Bahía Los Machos y Puntilla de Chillán (ver Fig. 1), está compuesta de preferencia por los siguientes ítems: dípteros acuáticos, odonatos, gastrópodos, ácaros, anfípodos, himenópteros, hemípteros, homópteros y dípteros alóctonos.

Los ejemplares de Bahía Irarrázabal y Bahía Los Cóndores se alimentan de preferencia de dípteros acuáticos, himenópteros, ácaros, coleópteros alóctonos, hemípteros, gastrópodos, dípteros alóctonos y odonatos.

La alimentación de los especímenes colectados en Bahía Los Tábanos y Bahía Los Bueyes está compuesta por dípteros acuáticos, odonatos, tricópteros, gastrópodos y ácaros.

Entre el componente alimentario animal, se determinó la presencia de organismos emer-

Tabla 7
CONSUMO EXPRESADO EN FRECUENCIA
(NUMERO DE TRUCHAS) Y CANTIDAD
(TOTAL DE ORGANISMOS) DE ÍTEMS
ALIMENTARIOS

Items	CONSUMO			
	Frecuencia truchas	%	Cantidad Organismos	%
Autóctonos				
Diptera	923	98.71	125,332	88.780
Acari	136	14.54	773	0.550
Ephemeroptera	127	13.58	1,489	1.050
Odonata	123	13.16	169	0.120
Gastropoda	115	12.29	2,598	1.840
Aeglidae	112	11.98	202	0.140
Trichoptera	74	7.91	2,244	1.590
Amphipoda	28	2.99	137	0.097
Coleoptera	20	2.14	200	0.140
Bivalvia	15	1.60	45	0.032
Oligochaeta	6	0.64	9	0.006
Alóctonos				
Hymenoptera	276	29.51	2,423	1.720
Homoptera	148	15.82	1,840	1.300
Coleoptera	125	13.36	589	0.420
Diptera	123	13.15	1,777	1.250
Hemiptera	85	9.09	1,156	0.820
Lepidoptera	52	5.56	153	0.110
Araneae	10	1.06	14	0.009
Plecoptera	6	0.64	9	0.006
Odonata	3	0.32	3	0.002
Orthoptera	2	0.21	2	0.001
Psocoptera	1	0.11	2	0.001
Total	935		141,166	100.000

gentes. El 97.4% de los ejemplares consumieron organismos emergentes y la cantidad consumida representa el 91.6% del alimento ingerido. Las larvas y pupas de Chironomidae (Diptera, Insecta) son los organismos emergentes más importantes de la composición alimentaria de las truchas (Figura 13).

La Tabla 8 presenta el consumo general de elementos vegetales, minerales, foráneos y restos de vertebrados. Los restos de animales vertebrados corresponden a plumas y restos de truchas (alevines): fueron consumidos por el 2.67% y 1.06% de los ejemplares, respectivamente. Los restos de truchas se determinaron en estómagos de ejemplares colectados en Palos Quemados, Bahía Los Cóndores, Bahía Los Tábanos y Las Playas. Los restos de plumas en truchas de Puntilla de Chillán, Bahía Los Tábanos y Bahía Los Machos.

El componente vegetal del contenido esto-

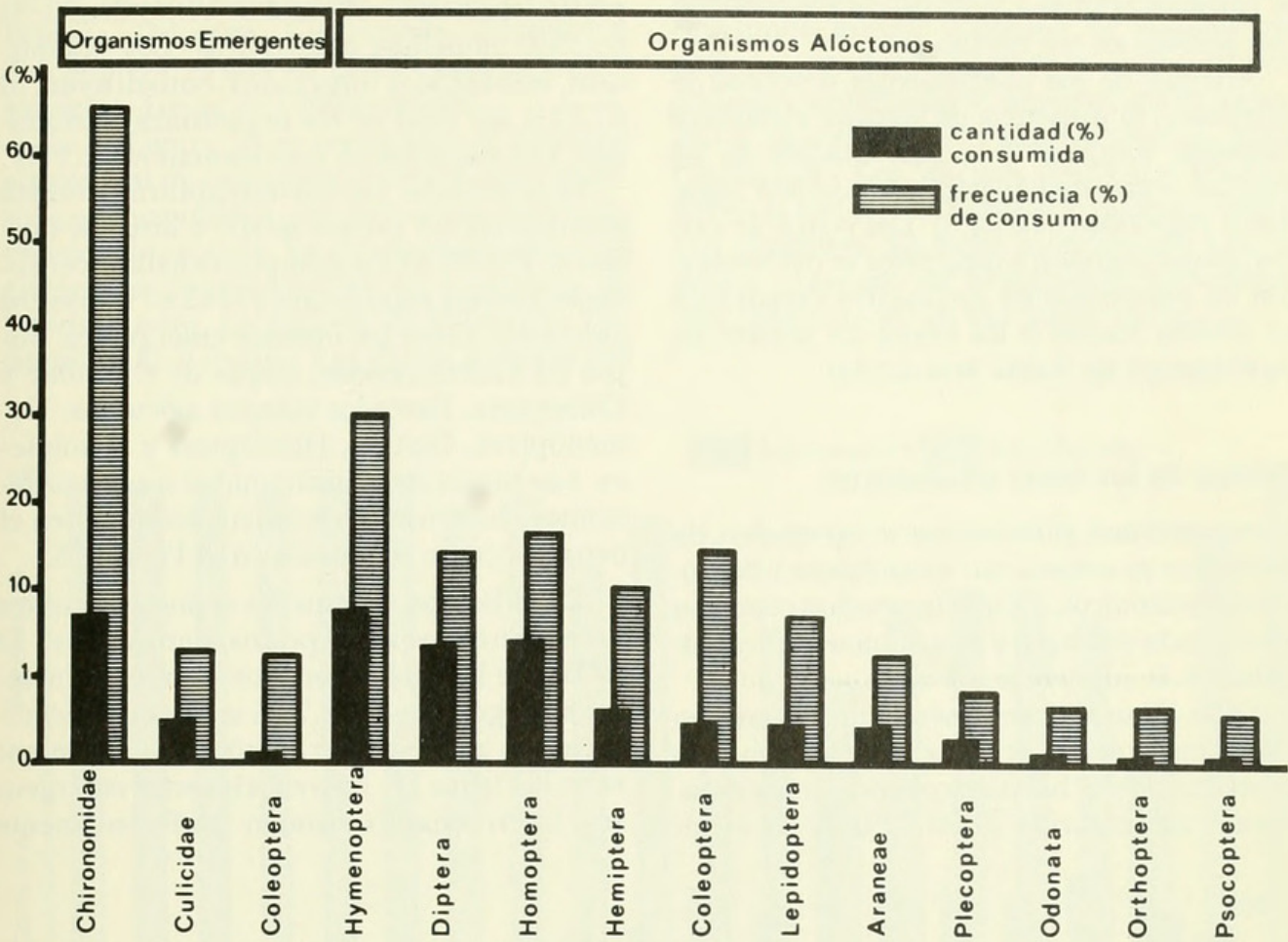


FIG. 13. Alimentación neustónica.

Tabla 8
CONSUMO DE ELEMENTOS ADICIONALES
A LOS ITEMS ALIMENTARIOS

Items	CONSUMO	
	Total truchas	%
Vegetal		
Algas	190	20.32
Semillas	105	11.23
Restos vegetales	160	17.11
Restos vertebr.		
Plumas	25	2.67
Truchas	10	1.06
Minerales		
Piedras	45	4.81
Rocas	74	7.91
Arena	39	4.17
Foráneos		
Papel	6	0.64
Cartón	3	0.32
Cigarrillos	2	0.21
Algodón	3	0.32
Detritos indeterminado	502	53.69
Total truchas	935	100.00

macal está representado principalmente por algas, semillas y restos de vegetales (tallos, hojas y flores); predominan las algas y los restos de vegetales varían según el lugar de muestreo. Las truchas de Palos Quemados, Palos Quemados - Los Machos, Bahía Los Machos, Puntilla de Chillán y Bahía Los Tábanos presentan alta frecuencia en el consumo de vegetales, especialmente algas. Los ejemplares capturados en el sector sur del lago muestran baja frecuencia en el consumo de vegetales.

El componente mineral del contenido estomacal está compuesto de fragmentos de rocas, piedras y arena. El 17.29% de las truchas habían consumido estos elementos; el porcentaje varía de acuerdo al lugar de captura. Las truchas de La Escoria, Las Bombas y El Milímetro, presentan la mayor frecuencia de ingestión de rocas. El mayor número de truchas con arena en el contenido estomacal se determinó en los ejemplares colectados en Aguas Enterradas y Bahía Los Barros. En la estación Punta El Flaco

se constató el mayor número de especímenes con piedras en sus estómagos.

Además de los componentes descritos, se determinó la presencia de algunos elementos foráneos, extraños a la alimentación de las truchas: restos de papel, cartón, carbón, algodón y cigarrillos (Tabla 8). Los restos de cartón, papel, algodón y cigarrillos se determinaron en estómagos de ejemplares capturados en Puerto Nuevo y los restos de carbón en especímenes de Bahía Irarrázabal.

Hábitat de los ítems alimentarios

Los organismos alimentarios se agruparon, de acuerdo a su origen, en: neustónicos y bentónicos. Bentónicos, los que las truchas capturan en el fondo del lago, y neustónicos, los capturados en la superficie del agua.

En la Figura 12 se representa el consumo alimentario de las truchas, en relación a la procedencia y el hábitat ecológico de los organismos alimentarios. El 98.72% de los ejem-

plares contienen alimentos bentónicos y el 65.13% alimentos neustónicos. Los organismos bentónicos ingeridos constituyen el 87.73% del total de los organismos consumidos. Los neustónicos representan el 12.27%.

En el neustón, las truchas capturan insectos emergentes del propio medio e insectos alóctonos. El 65% de los ejemplares habían consumido insectos emergentes y el 42.67% insectos alóctonos. Entre los insectos emergentes: pupas de Chironomidae, pupas de Culicidae y Coleoptera. Entre los insectos alóctonos: Hymenoptera, Diptera, Homoptera y Hemiptera. Las pupas de Chironomidae son los organismos alimentarios de mayor consumo en el neustón, como se aprecia en la Figura 13.

En el bentos, las truchas capturan insectos emergentes y artrópodos bentónicos. El 97.6% de los especímenes consumieron insectos emergentes y el 22.78% artrópodos bentónicos. La alimentación bentónica se representa en la Figura 14. Entre los insectos emergentes, las truchas consumen preferentemente

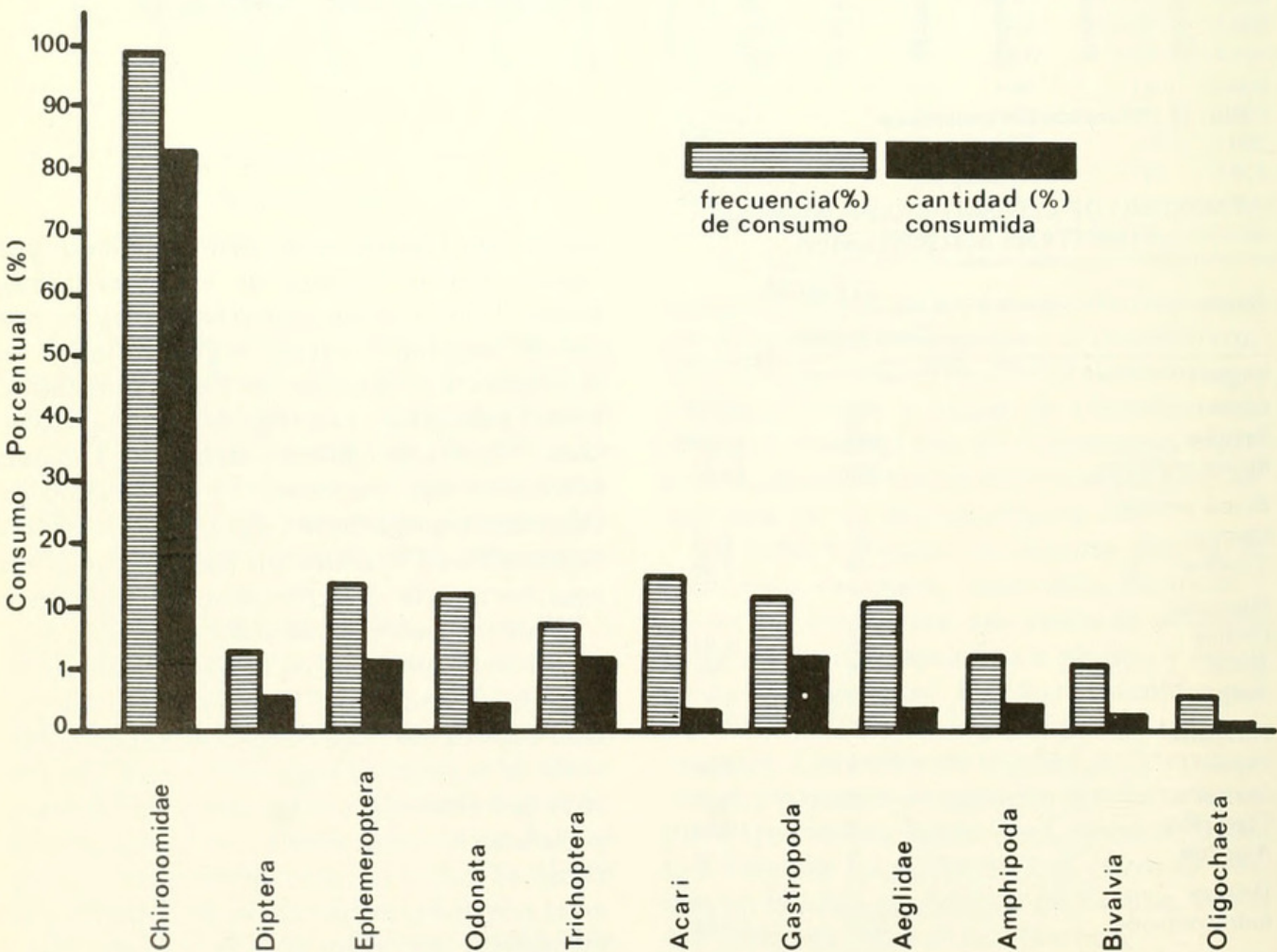


FIG. 14. Alimentación bentónica.

larvas de Chironomidae, Ephemeroptera, Diptera, Odonata, Gastropoda, Aeglidae y Trichoptera. El 98.71% de los ejemplares consumieron larvas de Chironomidae.

En la Figura 15 se representa la cantidad porcentual de organismos bentónicos y neustónicos consumidos por las truchas para cada estación de captura. En ésta se observa que los ejemplares capturados en las estaciones de Puerto Nuevo, La Escoria, El Milímetro, Las Bombas, El Arbolito, Las Playas (lugares del

sector suroeste del lago) y Bahía Los Bueyes, consumen menor cantidad de organismos neustónicos. A su vez, el mayor consumo de alimento neustónico se presenta en los ejemplares capturados en Palos Quemados, Palos Quemados - Los Machos, Bahía Los Machos, Bahía El Colorado, Bahía Irarrázabal y Bahía Los Cóndores. En todas las estaciones hay un mayor consumo de organismos bentónicos, especialmente en las del sector suroeste.

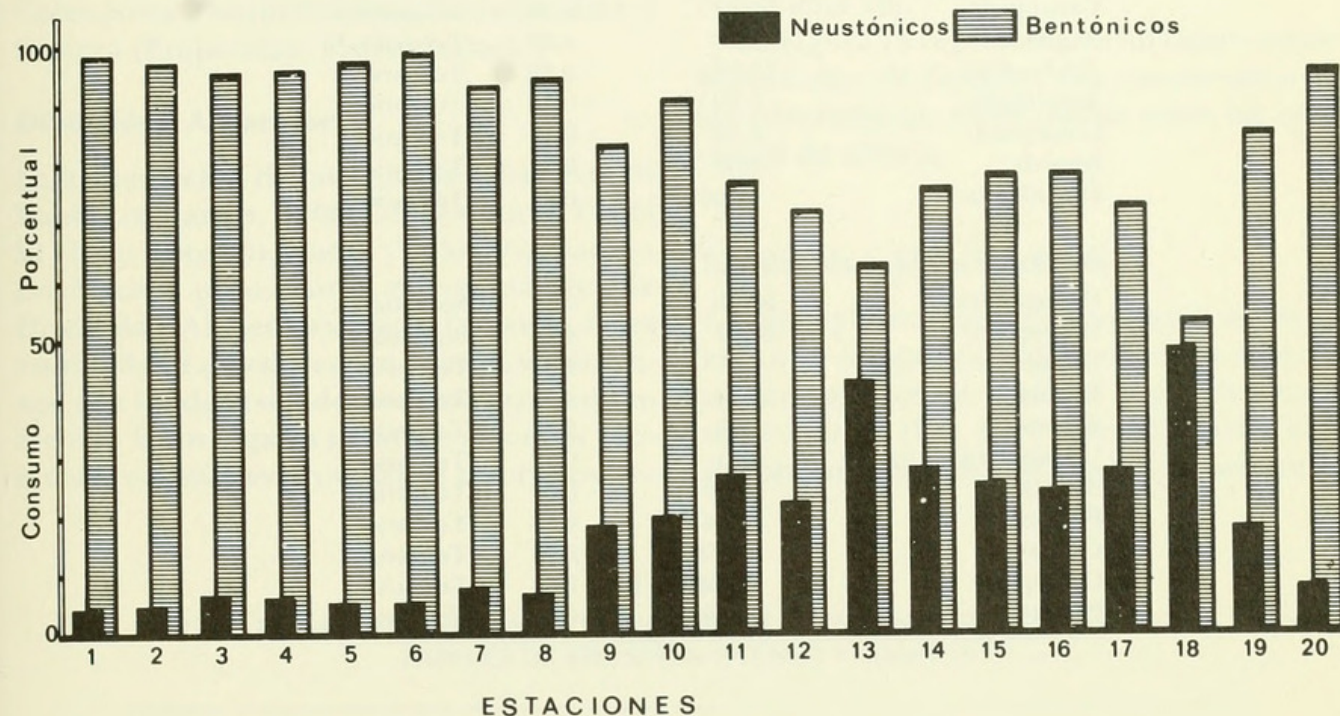


FIG. 15. Consumo porcentual de organismos neustónicos y bentónicos.

Grado de Importancia de Organismos Alimentarios

El valor del “Coeficiente Alimentario Numérico” (Q) de cada organismo-alimento, representa el aporte teórico de ellos en la alimentación de las truchas.

Los Valores de Q, el Índice de Importancia (IIN) y la clasificación de los ítems alimentarios según su importancia, se muestran en la Tabla 9. El ítem Diptera presenta un índice de importancia (IIN) de 93.61% y es el alimento básico en la alimentación de acuerdo a su coeficiente alimentario (Q) (Hureau, 1970). Entre los Dípteros se destacan las larvas y pupas de Chironomidae, las que tienen un 90.39% y 19.17% de importancia en la alimentación de las truchas. La alimentación secundaria está

constituida por los ítems Hymenoptera, Gastropoda, y Homoptera, los que tienen respectivamente 7.12%, 4.76% y 4.53% de importancia en la composición alimentaria. Los ítems alimentarios con valores Q inferiores a 20 e IIN menor de 4.47%, constituyen la alimentación terciaria o accidental de las truchas.

Distribución Espacial de los Organismos Alimentarios

La composición alimentaria de las truchas está formada por organismos correspondientes a 93 familias. Para su análisis fueron agrupados en 22 categorías de ítems alimentarios, tal como se aprecia en la Tabla 7. Los organismos-alimentos, de acuerdo al lugar de captura del

Tabla 9
COEFICIENTE ALIMENTARIO (Q),
INDICE DE IMPORTANCIA NUMERICO (IIN) Y CLASIFICACION
DE LOS ITEMS ALIMENTARIOS CONSUMIDOS (SEGUN HUREAU,
1970).

Items	Coeficiente Alimentario Q	Indice de Importancia $\sqrt{Q}$	Clasificación
<i>Autóctonos</i>			
Diptera	8763.47	93.61	Básico
Acari	12.59	3.54	Terciario
Ephemeroptera	14.26	3.78	Terciario
Odonata	1.58	1.26	Terciario
Gastropoda	22.61	4.76	Secundario
Aeglidae	1.68	1.30	Terciario
Trichoptera	12.58	3.55	Terciario
Amphipoda	0.29	0.54	Terciario
Coleoptera	0.30	0.55	Terciario
Bivalvia	0.05	0.22	Terciario
Oligochaeta	0.004	0.06	Terciario
<i>Alóctonos</i>			
Hymenoptera	50.76	7.12	Secundario
Homoptera	20.57	4.53	Secundario
Coleoptera	5.61	2.37	Terciario
Diptera	16.44	4.05	Terciario
Hemiptera	7.45	2.73	Terciario
Lepidoptera	0.61	0.78	Terciario
Araneae	0.009	0.09	Terciario
Plecoptera	0.004	0.06	Terciario
Odonata	0.0006	0.03	Terciario
Orthoptera	0.0002	0.01	Terciario
Psocoptera	0.0001	0.01	Terciario

pez y del contenido estomacal, se clasifican en: Organismos de Distribución Espacial Alta, Intermedia y Baja. El 63.8% de los organismos-alimentos tienen baja distribución y sólo el 15.3% presentan alta distribución (Figura 16).

De acuerdo a la procedencia, los organis-

mos de distribución alta están representados preferentemente por organismos autóctonos y los de distribución baja por organismos alóctonos (ver Figura 17).

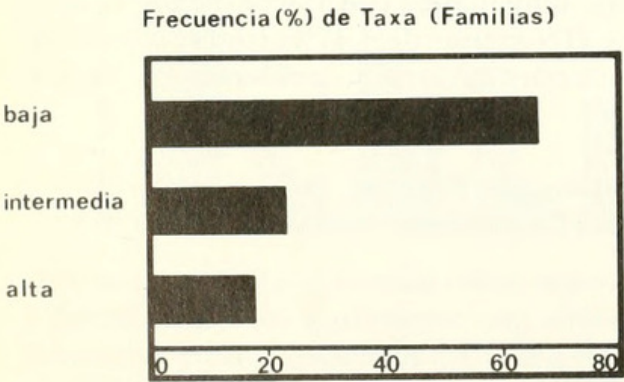


FIG. 16. Distribución (Constancia) espacial porcentual de todos los ítems alimentarios.

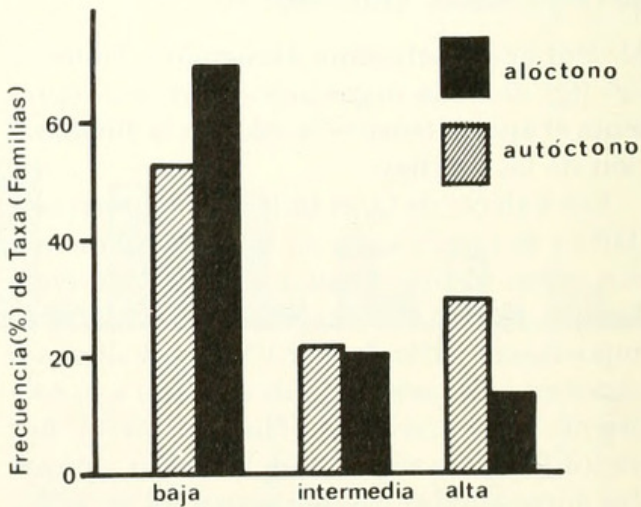


FIG. 17. Distribución (Constancia) espacial porcentual de los ítems alimentarios autóctonos y alóctonos.

Entre los organismos autóctonos, Chironomidae, Acari, Littorina (Gastropoda), Aegliidae, Macromidae y Ephemeroptera, presentan distribución alta. Trichoptera, Culicidae, Rhagionidae, Stratiomydae, Ephydriidae, distribución baja. Las larvas y pupas de Chironomidae presentan una distribución espacial de 100%.

Entre los organismos alóctonos de mayor distribución espacial se destacan los ítems Hymenoptera (Formicidae, Chalcididae), Homoptera (Cicadellidae), Aphidae, Psyllidae, Coleoptera (Staphylinidae, Scarabaeidae) y Diptera (Empididae, Heliomizidae).

Diversidad Alimentaria

La alimentación de las truchas colectadas en Bahía Los Barros, Bahía Los Cóndores, Punta El Flaco, Palos Quemados y Palos Quemados - Los Machos presentan los valores más altos de Diversidad Alimentaria entre las poblaciones estudiadas. Los valores son bajos si se comparan con las diversidades máximas correspondientes. Estos lugares se caracterizan por presentar condiciones productivas favorables (ve-

getación abundante, presencia de caídas de agua y/o tributarios). Las estaciones La Escoria, El Milímetro, El Arbolito, Bahía El Colorado y Bahía Los Tábanos presentan la población de truchas con los valores más bajos de Diversidad Alimentaria. Estas estaciones presentan condiciones pobres de productividad (carentes de vegetación y sustrato geológico volcánico).

Las Diversidades Alimentarias observadas varían de 0.06 a 0.65, según el índice de Shannon y 0.05 a 0.60 según el índice de Simpson (ver Tabla 10).

La Figura 18 representa en un Diagrama de Rarefacción de Sanders, una comparación de las Diversidades Alimentarias entre las estaciones de colecta.

Similaridad Alimentaria (S)

Los ejemplares analizados muestran semejanzas en su composición alimentaria de acuerdo a las estaciones de captura. El dendrograma de asociación (Fig. 19) expresa la Similaridad Alimentaria (S) entre las truchas provenientes

Tabla 10
 INDICE DE DIVERSIDAD SEGUN RECUENTO DE CONSUMO POR CADA ESTACION.
 INDICES DE SHANNON-WIENER Y SIMPSON

Nº Estación de Captura	Total truchas	Número de especies (s)	Número de individuos (n)	Indice de Shannon-Wiener (H')	Indice de Simpson
1 Puerto Nuevo	46	18	4.737	0.11	0.08
2 La Escoria	53	13	6.376	0.07	0.05
3 El Milímetro	26	17	2.543	0.09	0.06
4 Las Bombas	15	13	793	0.25	0.25
5 El Arbolito	17	16	3.398	0.06	0.04
6 Las Playas	139	34	31.027	0.16	0.13
7 La Herradura	9	11	750	0.15	0.13
8 La Angostura	4	6	1.309	0.11	0.10
9 Aguas Enterradas	5	7	662	0.20	0.19
10 Bahía Los Barros	64	32	8.705	0.47	0.50
11 Bahía Irarrázabal	195	58	27.963	0.37	0.30
12 Bahía Los Cóndores	24	33	2.305	0.50	0.44
13 Punta El Flaco	11	27	943	0.65	0.60
14 Palos Quemados (P.Q.)	19	28	2.275	0.53	0.53
15 P.Q. - Los Machos	15	34	633	0.64	0.53
16 Bahía Los Machos	139	48	16.599	0.23	0.17
17 Puntilla de Chillán	109	60	24.217	0.24	0.16
18 Bahía El Colorado	9	13	1.144	0.09	0.06
19 Bahía Los Tábanos	28	14	4.204	0.09	0.07
20 Bahía Los Bueyes	8	10	962	0.12	0.11

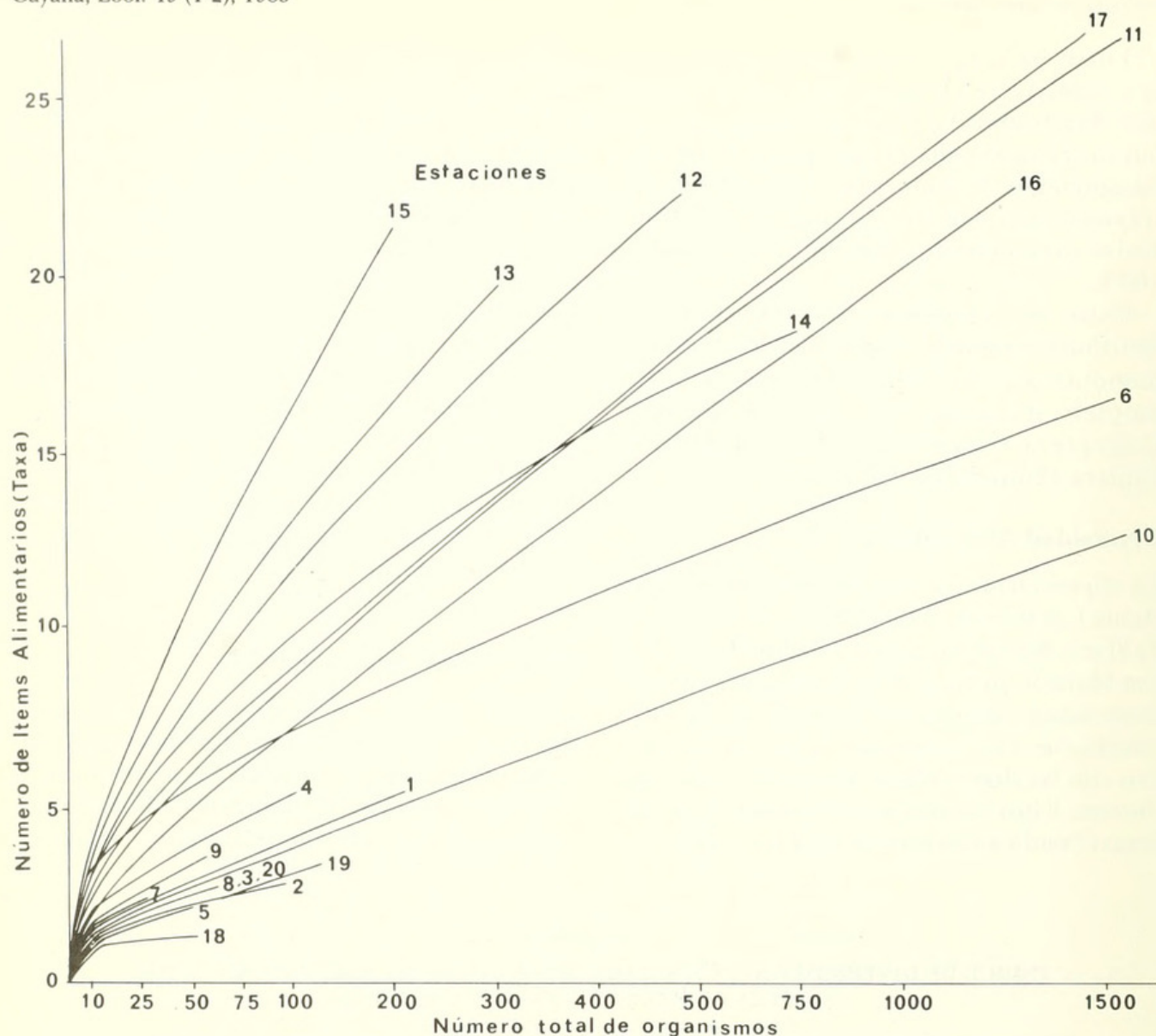


FIG. 18. Diagrama de Rarefacción de Sanders para la diversidad alimentaria, basada en número total de organismos diferentes (número de ítems alimentarios (Taxa)) consumidos en las estaciones.

de 4 grupos de Estaciones de Muestreo: A, B, C y D.

En el grupo A se encuentran las truchas capturadas en Puerto Nuevo, La Escoria, El Milímetro, Las Bombas, El Arbolito, Las Playas y La Herradura (sector suroeste, ver Figura 1). Estas presentan un Coeficiente de Similitud de 0.59, los ejemplares de Puerto Nuevo y La Escoria poseen la composición alimentaria de mayor similitud en el lago (0.88). Las truchas de estas estaciones consumen organismos autóctonos, bentónicos, especialmente larvas de Chironomidae, Aeglididae, Gastropoda y Acari. Las estaciones asociadas tienen sustrato geológico rocoso-volcánico y carecen de vegetación circundante.

El grupo B está constituido por truchas provenientes de Bahía Irarrázabal, Puntilla de Chillán, Bahía Los Machos, Palos Quemados, Bahía Los Tábanos, Bahía Los Cóndores, Palos Quemados-Los Machos y Bahía El Colorado. Estos lugares se caracterizan por presentar vegetación abundante y variada. Las truchas de este grupo presentan una similitud de 0.42; los ejemplares de Bahía Irarrázabal, Puntilla de Chillán y Bahía Los Machos tienen la composición alimentaria de mayor similitud. Las truchas de estos lugares se caracterizan por el mayor consumo de fauna alóctona, de preferencia himenópteros, homópteros, hemípteros y dípteros alóctonos.

El grupo C representa las truchas capturadas en La Angostura, Aguas Enterradas, Bahía

Los Barros y Bahía Los Bueyes (sector sureste, ver Figura 1); presentan una similaridad de 0.53. Las truchas de este grupo se relacionan entre sí por el predominio en su alimentación de organismos autóctonos bentónicos (Chiro-

nomidae, Trichoptera, Rhagionidae, Ephidri- dae y Culicidae). Estas estaciones se caracteri- zan por escasa vegetación circundante, sustra- to bentónico arenoso-pantanososo y aguas poco profundas.

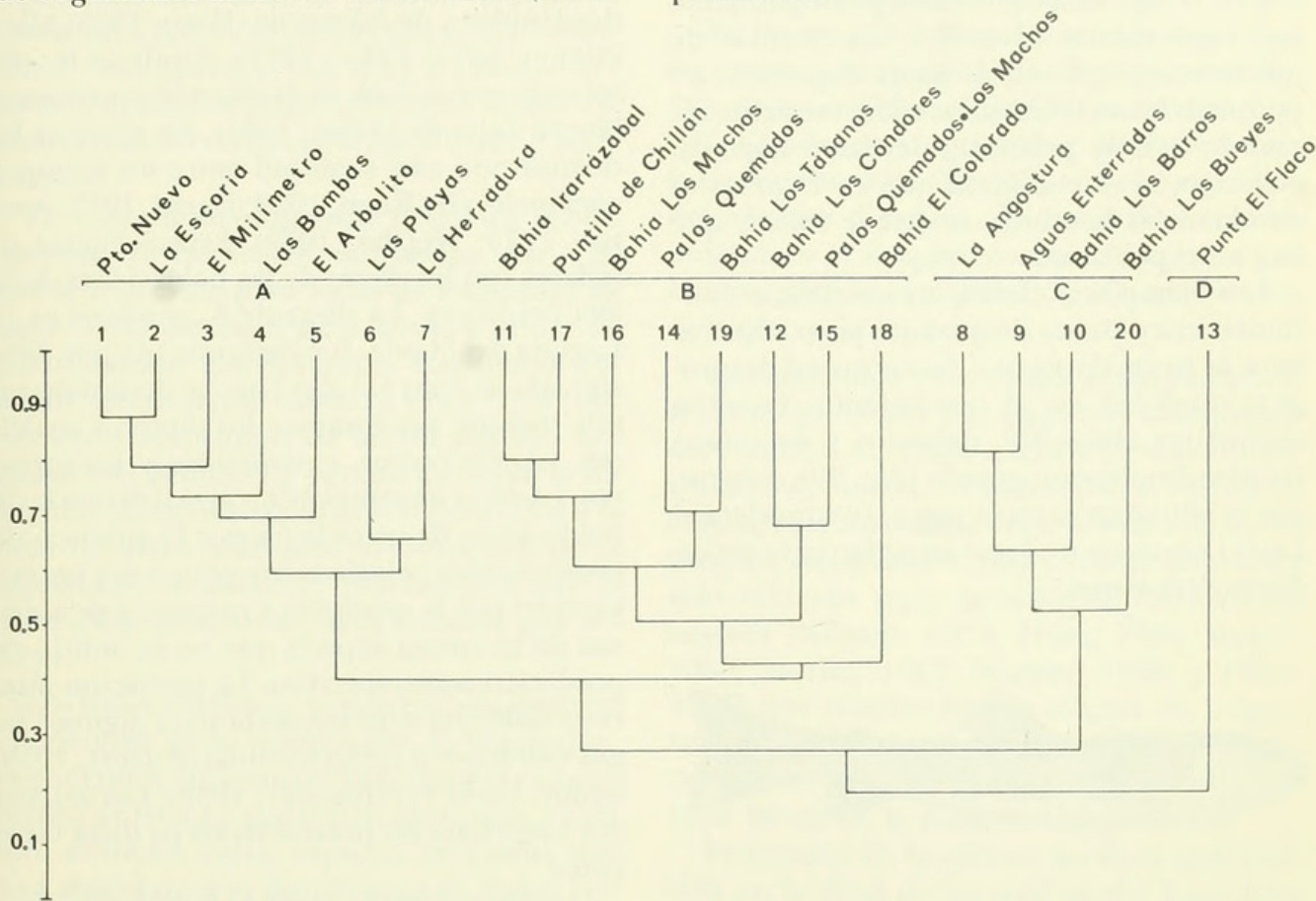


FIG. 19. Dendrograma de similaridad alimentaria entre las estaciones de captura, basada en el contenido estomacal de las truchas.

El grupo D (Punta El Flaco) comprende ejemplares con el menor valor de Similaridad Alimentaria (0.20) con respecto a las truchas de los otros lugares del lago. Estas truchas se caracterizan por el mayor consumo de Aegli- dae, Macromidae y de organismos alóctonos (Hymenoptera, Coleoptera, Diptera y Ho- moptera). Punta El Flaco se caracteriza por su sustrato pedregoso y abundante vegetación circundante, es un lugar ubicado entre las Es- taciones del grupo B pero con características ecológicas propias que determinan una fauna alimentaria particular.

DISCUSION

Color y forma

La coloración externa variable encontrada en las truchas estudiadas concuerda con las obser-

vaciones efectuadas en otros biotopos lacustres nacionales (Mann, 1954; De Buen, 1959; Wet- zlar, 1979). El color de los ejemplares está defi- nido por el color del dorso y el de las figuras circulares denominadas "motas de color oscu- ro" por algunos autores.

La modificación de color más notable es la derivada de la madurez sexual (fases IV y V) coincidente con los períodos próximos al de- sove, se distingue por la coloración amarillo anaranjado de los extremos de las aletas ven- trales y el opérculo. Se ha postulado un dimor- fismo sexual "fácilmente" reconocible: "las truchas machos tienen la cabeza proporcional- mente de mayor tamaño que las hembras"; en este trabajo se observó que no hay significan- cia entre estas medidas, no se aprecia dimor- fismo sexual, en relación a este carácter, en la muestra estudiada.

El predominio de ejemplares de las clases

2-3 y 3-4 años, correspondientes a truchas de 200-349 mm (Fig. 11) con predominio de ejemplares de 200-399 mm (Fig. 4), en la muestra estudiada, indica que la pesca deportiva en el lago está constituida principalmente por especímenes juveniles. Las técnicas de muestreo, propias de la pesca deportiva, no permiten hacer inferencias sobre la estructura real de toda la población del Lago Laja, sin embargo, si se considera que en la muestra dominan las hembras, se puede inferir que hay sobrepoblación.

Los ejemplares tienen características morfológicas y estado de gordura poco atractivo para la pesca deportiva. Se reconoce desproporcionalidad en el crecimiento: resultan ejemplares alargados, delgados y de cabeza proporcionalmente grande (Fig. 20). Aún así, por la abundancia en la pesca, se considera al Lago Laja como un lugar atractivo para pescadores deportivos.

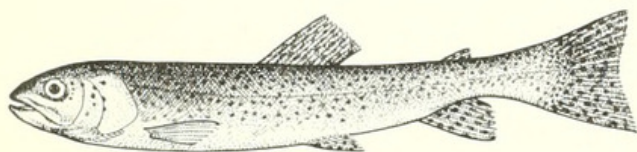


FIG. 20. *Salmo gairdneri* (R.), Lago Laja. Ejemplar de 312 mm/LT y 210 grs.

La desproporcionalidad presentada por las truchas del Lago Laja es producto de las pobres condiciones alimentarias del lago. Esta desproporción se observa al comparar las Figuras 20 y 21. Posiblemente haya períodos ligeramente mejores que otros, pero en general, los lagos andinos no presentan buenas condiciones de alimento para *Salmo gairdneri*.

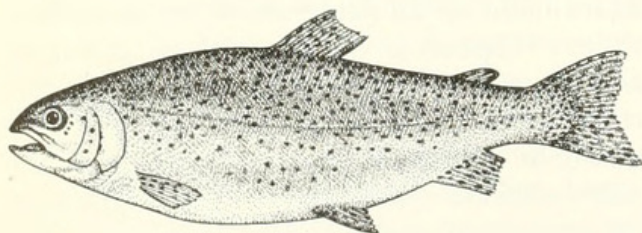


FIG. 21. *Salmo gairdneri* (R.), Lago Calafquén. Ejemplar de 540 mm largo estándar y 3300 grs.

Composición Alimentaria

La dieta alimentaria de *Salmo gairdneri* es similar en la mayoría de los lugares donde vive. Las poblaciones chilenas provienen de Estados Unidos y de Alemania (Hunt, 1965; Maccrimon, 1971; Elliot, 1973), donde se ha observado que su dieta es similar a la que tiene en Nueva Zelanda (Allen, 1961). En Chile se ha demostrado esta similitud entre los biotopos nacionales (De Buen, 1959; Burns, 1972; Arenas, 1978; Wetzlar, 1979). Especialmente similares son las dietas de las poblaciones de la alta cordillera. La dieta de *S. gairdneri* en la Laguna del Maule fue determinada por Wetzlar, *op. cit.* Para el Lago Laja, se determina en este trabajo: predominan los dípteros acuáticos, himenópteros, gastrópodos y homópteros. La dieta de esta población se diferencia de poblaciones de otros lagos por la ausencia de componentes pelágicos (zooplancton y peces), excepto por la esporádica presencia de alevines de la misma especie que no es indicio de predación intraespecífica. La predación interespecífica ha sido señalada para algunos lagos extranjeros como habitual (Burnet, 1959; Smith, 1956; Perchlander, 1966). Las truchas del Lago Laja no presentan en su dieta otros peces.

Algunos autores atribuyen importancia a Aeglidae en la alimentación de las truchas (Burns, 1972; De Buen, 1959); en el Lago Laja este ítem no tiene relevancia, es sólo un alimento terciario. La ingestión de rocas, arena y piedras es aparentemente accidental. La ingestión se produce junto a la captación de alimentos bentónicos y depende de las características del fondo de hábitat.

Los factores que determinan la captación de las presas, han sido estudiados por diferentes autores (Allan, 1976, 1981; Allen, 1941; Elliot, 1967; Metz, 1974; Mundie, 1969; Pike *et al.*, 1977; Ringler, 1970; Tippet y Moyle, 1978). Bisson, 1978, plantea que la captura de las presas alimentarias está determinada principalmente por el tamaño, la visibilidad y la disponibilidad de ellas en el biotopo. La alimentación de la trucha en el Lago Laja, está más bien determinada por la disponibilidad de los organismos-alimentos, los que varían de acuerdo a sus propias características y a las del biotopo. Las características de los organismos están determinadas por sus ciclos biológicos, sus luga-

res de procedencia, su dependencia de la vegetación circundante, distribución espacial y temporal, entre otras. El biotopo, por la capacidad de mantener poblaciones suficientes de organismos-alimentos, la posición respecto al viento para recibir ítems alóctonos, la profundidad, transparencia del agua y sustrato del fondo y orillas. Se puede estimar el hábito alimentario de la trucha como oportunista y poco selectivo.

El contenido estomacal presenta mayor cantidad de elementos autóctonos (Fig. 12), esto se mantiene para todas las estaciones de captura. Sobresale el ítem larvas y pupas de quironómidos que los peces consumen con mayor frecuencia y cantidad (Figs. 13 y 14). Los ítems autóctonos de mayor tamaño son menos frecuentes. En verano aumenta la diversidad alimentaria por la incorporación a la dieta de ítems alóctonos provenientes de la vegetación circundante y arrastrada por el viento. En invierno la nieve inutiliza este recurso.

Los ítems alóctonos varían en cada estación y dependen de la orientación, la vegetación, los chorrillos afluentes tributarios y el escurrimiento de tierra y material humificado. Entre éstos destacan varias especies de Formicidae cuya abundancia es significativa en Bahía Irrazabal, Bahía Los Machos y Puntilla de Chillán.

Entre los organismos autóctonos de distribución restringida se encuentran adultos de Trichoptera, pupas de Culicidae, larvas de Rhagionidae, larvas de Stratiomidae y larvas y pupas de Ephidridae. Estos se encontraron en estómagos de truchas provenientes de estaciones de colecta con sustrato bentónico arenoso, escasa vegetación circundante y poca profundidad: Las Playas, Aguas Enterradas, La Angostura y Bahía Los Barros. Los Amphipoda y Bivalvia son más frecuentes en estaciones con buena condición biótica. Aeglidae se encuentra en las truchas provenientes de lugares con sustrato pedregoso y rocoso-volcánico: Puerto Nuevo, La Escoria, El Milímetro y Las Bombas.

La alimentación de estos peces está más asociada a la disponibilidad del alimento que a algún tipo de selectividad ejercido por los peces (Brasseur, 1966; McCormack, 1962). Se demuestra una relación directa entre la riqueza

biótica de las estaciones y la diversidad de la dieta (Tabla 10). Del mismo modo se encuentra correlación entre la alimentación de truchas provenientes de lugares de profundidad y sustrato semejante (Fig. 19).

En las truchas colectadas se observa mayor frecuencia de organismos bentónicos (Fig. 12), en especial larvas de Chironomidae (Fig. 14). En algunos lugares hay incremento de ítems neustónicos (Fig. 15) en los contenidos del aparato digestivo, lo que indica que los individuos se desplazan entre el neustón y el bentos, con un comportamiento oportunista de captura de las presas.

Los alimentos neustónicos están compuestos principalmente por pupas de Chironomidae, adultos de Trichoptera y Plecoptera entre los autóctonos, y una notable variedad de organismos alóctonos, dependientes de la vegetación circundante. Esta parte de la dieta ha sido utilizada para otros lagos por diversos autores (Nilsson, 1955; Hunt, 1965; Bailey, 1966; Norlin, 1967; Waters, 1969, y Elliot, 1973) que concuerdan en asignar un importante rol en el equilibrio de la dieta. Esta función se cumple en algunos lugares del Lago Laja; en otros; la dieta es desbalanceada.

El tamaño de las presas no tiene significación en la dieta de las truchas del Lago Laja como lo tiene en otros lagos (Allen, 1941, 1978; Metz, 1974). Los alimentos primarios son en su mayoría diminutos (Chironomidae), los ítems más grandes (Aeglidae, Decapoda), son sólo terciarios.

La visibilidad de las presas tiene importancia por ejercer atracción sobre las truchas. Se ha señalado que poseen capacidad de incrementar su capacidad y preferencia con la experiencia (Ware, 1971). Del mismo modo que se han determinado capacidades individuales para detectar presas específicas (Bryan y Larkin, 1972). Esto explica el éxito en la pesca deportiva al emplear cebos de colores amarillónaranjado y grises brillantes, que coinciden con organismos alóctonos de tamaño mayor (Hymenoptera, Hemiptera, Coleoptera) que llegan al neustón del Lago Laja.

El Lago Laja es un sistema cerrado. Las truchas no pueden abandonarlo y luego regresar. El hecho que todo el ciclo, durante numerosas generaciones, se haya desarrollado en él, ha creado un pool genético sin intercam-

bio, que ha llevado a la formación de una población adaptada a sus condiciones, con alto poder reproductivo, baja selectividad en la dieta y con una forma alargada y delgada (Fig. 20), que posiblemente tenga valor adaptativo.

Como recurso hidrológico, el Lago Laja está principalmente destinado a aportar fuerza hidroeléctrica, su población ictiológica es de interés secundario. Por esto, el nivel del lago es sometido a fluctuaciones bruscas en el período de primavera e invierno, las que afectan drásticamente el biotopo. Principalmente afectada es la fauna alimentaria del litoral: Aeglidae, Mollusca, Trichoptera. Se desconoce cómo estas fluctuaciones de nivel que llegan a ser considerables, pueden afectar la reproducción de la población. Es interesante mencionar que los ejemplares de mayor talla y de más edad fueron colectados en los lugares más profundos, donde las variaciones de nivel tienen poca significación.

BIBLIOGRAFÍA

- ALLAN, J.D. 1976. The distributional ecology and diversity of benthic insects in Cement Creek, Colorado. *Ecology* 56: 1040-1053.
- ALLAN, J. D. 1981. Determinants of diet of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) in a mountain stream. *Can J. Fish. Aquatic. Science*. 38: 148-192.
- ALLEN, K.R. 1941. Studies on the biology of the early stages of the salmon (*Salmo salar*). 2. Feeding habits. *J. Animal. Ecol.* 10: 476.
- ALLEN, K.R. 1961. Relations between Salmonidae and the native freshwater fauna in New Zealand. *Proc. N.Z. Ecol. Soc.* 8: 66-70.
- ARENAS, J.N. 1978. Análisis de la alimentación de *Salmo gairdneri* Richardson en el lago Riñihue y río San Pedro, Chile. *Medio Ambiente* 3 (2): 50-58.
- BAYLEY, R.C. 1966. Observations on the nature and importance of organic drift in a Devon river. *Hydrobiology* 27: 353-367.
- BISSON, P.A. 1978. Diet food selection by two sizes of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in a experimental stream. *J. Fish. Res. Bd. Canada* 35: 971-975.
- BRASSEUR, R.J. 1966. Stomach contents of salmon and steelhead trout in the North Eastern Pacific ocean. *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 23(1).
- BRYAN, J.E. and P.A. LARKIN. 1972. Food specialization by individual trout. *J. Fish. Res. Bd. Canada*. 29(11): 1615-1624.
- BURNET, A.M.R. 1959. Some observations in natural fluctuations of trout population numbers. *New Zeal. J. Sci.* 2: 410-421.
- BURNS, J.W. 1972. The distribution and life history of South American freshwaters crabs (*Aegla*) and their role in trout stems and lakes. *Trans. Amer. Fish. Soc.* 101(4): 595-607.
- CAMPOS, H. 1970. Introducción de especies exóticas y su relación con los peces de agua dulce de Chile. *Not. Mens. Mus. Nac. Hist. Nat.* 14(162): 3-9.
- CID, L. 1980. Análisis multivariable de diversidad ecológica. Tesis Magister en Estadística. U. de Concepción, 95 págs. (Tesis mimeografiada).
- DE BUEN, F. 1959. Los peces exóticos en aguas dulces de Chile. *Inv. Zool. Chilenas* 5: 103-135.
- ELLIOT, J.M. 1967. The food of trout (*Salmo trutta*) in a Dartmoor stream. *J. Appl. Ecol.* 4: 59-71.
- ELLIOT, J.M. 1973. The food of brown and rainbow trout (*Salmo trutta* and *S. gairdneri*) in relation to the abundance of drifting invertebrates in a mountain stream. *Oecologia* 12: 329-347.
- GOLUSDA, P. 1927. Aclimatación y cultivo de especies salmonídeas en Chile. *Bol. Soc. Biol. Concepción* 1(1-2): 80-100.
- HUNT, R.L. 1965. Surface drift insects as trout food in the Brule river. *Trans. Wiscon. Acad. Sci.* 54: 51-61.
- HUREAU, J.C. 1970. Biologie comparée de quelques poissons antartiques (Notothenidae). *Bull. Inst. Océanogr. Mónaco* 68: 1-244.
- HURTUBIA, J. 1973. Trophic diversity measurement in Sympatric predatory species. *Ecology* 54(4): 885-889.
- JARPA, E.G. 1981. Análisis de Conglomerados (estrategias jerárquicas aglomerativas). Tesis Magister en Estadística. U. de Concepción. (Tesis mimeografiada).
- MACCRIMMON, H.R. 1971. World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Bd. Canada* 25(12): 2527-2548.
- MANN, G. 1954. La vida de los peces en aguas Chilenas. Imprenta Stanley. Santiago.
- MCCORMACK, J. 1962. The food of young trout (*Salmo trutta*) in two different backs. *J.A. Ecol.* 31(2): 305-316.
- METZ, J.P. 1974. Die Invertebratendrift an der Oberfläche eines Voralpenflusses und ihre selektive Ausnutzung durch die Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri*). *Oecologia (Berlin)* 14: 247-267.
- MUNDIE, J.H. 1969. Ecological implications of the diet of juvenile coho in streams, p. 135-152. In T.G. Northcote (ed) Symposium on salmon and trout in streams 1968. H.R. MacMillan Lectures in Fisheries, Univ. British Columbia, Vancouver, B.C.

- NILSSON, N.A. 1955. Studies on the feeding habits of trout and chard in North Swedish lakes. Inst. Freshwater Res. Drottningholm. 36: 163-225.
- NORLIN, A. 1967. Terrestrial insects in lake surfaces their availability and importance as fish food. Inst. Fresh. Res. Drottningholm. 47: 39-59.
- NOVION, R.A. 1971. "El Laja" un río creador. Edit. Jerónimo de Vivar. Santiago, Chile.
- PERCHLANDER, L. 1966. Salmonideneinsätze in Hochgebirgssenn und-tümpeln der Ostalpen Verh. Inst. Verein. Theor. angew. Limnologie 16: 1182-1191.
- PIKE, G.H. and H.R. PULLIAM. 1977. Optimal foraging: a selective review of theory and test. Quart. Rev. Biol. 201: 1-15.
- RINGLER, N.H. 1970. Prey selection by drift feeding brown trout (*Salmo trutta*). J. Fish. Res. Bd. Canada. 36: 392-403.
- RINGUELET, R.A. y R.H. ARAMBURU. 1967. Los peces Argentinos de agua dulce. Prov. de Buenos Aires. La Plata, Argentina.
- SHANNON, C.E., 1948. A mathematical theory of communications. Bell System Tech. J., Vol. 27; pp. 379-423, 623-656.
- SIMPSON, E.H. (1949). Measurement of diversity. *Nature* 163, 688.
- SMITH, M.W. 1956. Furthermore improvement in trout angling at Grey lake, New Brunswick, with predator control extended to large trout. Canada Fish Culturist 19: 13-16.
- SNEATH, R. and R. SOKAL. 1963. Principles of Numerical Taxonomy. Freeman and Co.
- TIPPET, W.E. and P.B. MOYLE. 1978. Epibenthic feeding by rainbow trout (*Salmo gairdneri*) in the Mc Cland rivers. Calif. J. Animal. Ecol. 47: 549-559.
- WARE, D.M. 1971. Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*). The effects of experience. J. Fish. Res. Bd. Canada 28: 1847-1852.
- WATERS, T.F. 1969. Invertebrate drift ecology and significance to stream fishes. In: Symposium on salmon and trout in stream. Univ. of Brit. Columbia. Vancouver. Inst. f. Fisheries 5: 121-134.
- WETZLAR, H. 1979. Beiträge zur biologie und bewirtschaftung von forellen (*Salmo gairdneri* und *S. trutta*) in Chile. Dissertation zur Erlangung des Doktorgrades vorgelegt der Fakultät für Biologie der Albert-Ludwigs-Universität in Freiburg/Br. (Tesis mimeografiada).
- WINDELL, J.T. 1968. Food analysis and rate of digestion. In: "Methods for assesment of fish production in freshwaters". IBP Handbook N° 3 (Ed. W.E. RICKER): 197-203. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh.
- ZÚÑIGA, L.R. AND P. DOMÍNGUEZ, T. 1977. Observaciones sobre el zooplancton de lagos chilenos. An. Mus. Hist. Nat. Vol. 10.



Artigas, Jorge N., Campusano, Ernesto, and González, Urcesino. 1985.
"CONTRIBUTION TO THE KNOWLEDGE OF THE BIOLOGY AND ALIMENTARY
HABITS OF SALMO-GAIRDNERI IN LAKE LAJA CHILE." *Gayana* 49, 3–30.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/89118>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/83051>

Holding Institution

Smithsonian Libraries and Archives

Sponsored by

Smithsonian

Copyright & Reuse

Copyright Status: In copyright. Digitized with the permission of the rights holder.

License: <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/3.0/>

Rights: <https://biodiversitylibrary.org/permissions>

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.