

**Universidad de Costa Rica
Facultad de Ciencias
Escuela de Biología**

**Tesis presentada para optar al grado de
Licenciatura en Biología con énfasis en Zoología**

**Ecología trófica de la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (Salmonidae) en el
Río Savegre, San Gerardo de Dota, Costa Rica**

**Beatriz Naranjo Elizondo
A94406**

**Ciudad Universitaria Rodrigo Facio
2016**

MIEMBROS DEL TRIBUNAL

Gerardo Umaña Villalobos, M.Sc.
Director del Trabajo Final de Graduación

Monika Springer, M.Sc.
Lectora

Mario Espinoza Mendiola, Ph.D.
Lector

Marco Retana López, M.Sc.
Miembro del Tribunal Examinador

Dr. Javier Trejos Zelaya
Decano de la Facultad de Ciencias, Presidente del Tribunal

Beatriz Naranjo Elizondo
Postulante

AGRADECIMIENTOS

Agradezco a mi familia los innumerables tipos de apoyo que me brindaron durante el desarrollo de esta tesis, su apoyo económico permitió la realización de los muestreos. A mi comité de tesis: Gerardo Umaña, Monika Springer y Mario Espinoza, por su ayuda durante el diseño experimental y el análisis de la información, y por permitirme colaborar en sus proyectos de investigación. A Carlos Garita Alvarado, por su apoyo en la pesca de truchas y procesamiento de la información. A Juan Diego Barquero por su ayuda en el trabajo de laboratorio. A la Unidad de Investigación Pesquera y Acuicultura (UNIP-CIMAR) por su apoyo con el uso de laboratorio, equipo y congeladores. Al Centro de Investigación en Ciencias del Mar y Limnología (CIMAR) por el préstamo de equipo para el trabajo de campo. En San Gerardo de Dota: al *Quetzal Education and Research Center* (QERC), principalmente a Jordan Young, por su colaboración con el hospedaje y uso de laboratorios; a la familia Chacón Vargas por su ayuda logística; a la administración del Trogon Lodge y del Campamento La Cumbre por el acceso a sus propiedades. A los colegas de la 170. A Jeffrey Sibaja por su ayuda en análisis estadísticos y a Raquel Romero por la elaboración del mapa. Finalmente agradezco a la Oficina de Becas de la Universidad de Costa Rica, cuyo apoyo económico facilitó e impulsó el privilegio de realizar estudios superiores.

ÍNDICE GENERAL

	Página
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 Marco teórico.....	1
1.2 Antecedentes.....	4
1.2.1 Historia de la introducción de la trucha arcoíris en el Río Savegre..	4
1.2.2 Conocimiento previo de la biología de la trucha arcoíris.....	5
1.3 Justificación.....	7
2. OBJETIVOS.....	8
2.1 Objetivo general.....	8
2.2 Objetivos específicos.....	8
3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES.....	9
4. MATERIALES Y MÉTODOS.....	12
4.1. Sitio de estudio.....	12
4.2. Recolecta de datos.....	13
4.2.1. Recolecta de macroinvertebrados acuáticos como posibles presas disponibles para las truchas.....	13
4.2.2. Recolecta de truchas.....	14
4.2.3. Análisis de contenido estomacal.....	14
4.3 Análisis de datos.....	15
4.3.1. Ensamble de macroinvertebrados acuáticos como posibles presas disponibles para las truchas.....	15
4.3.2. Densidad, estructura de tallas, sexos y estadios de madurez de la población de truchas.....	16
4.3.3. Descripción de la dieta de las truchas.....	16
4.3.3.1. Composición general de la dieta.....	16

4.3.3.2. Cambios espaciales y ontogénicos en la dieta.....	17
4.3.3.3. Selectividad de presas.....	18
5. RESULTADOS.....	20
5.1. Composición y abundancia del ensamble de macroinvertebrados acuáticos como posibles presas disponibles para las truchas.....	20
5.2. Captura por unidad de área, estructura de tallas, sexos y estadios de madurez de las truchas.....	26
5.2.1. Captura por unidad de área (CPUA).....	26
5.2.2. Estructura de tallas.....	29
5.2.3. Estructura de sexos y estadios de madurez sexual.....	30
5.3. Descripción de la dieta de truchas arcoíris en el Río Savegre.....	32
5.3.1. Composición general de la dieta.....	32
5.3.2. Cambios espaciales y ontogénicos en la dieta.....	38
5.3.3. Selectividad de presas.....	41
6. DISCUSIÓN.....	45
6.1. Composición y abundancia del ensamble de macroinvertebrados acuáticos como posibles presas disponibles para las truchas.....	45
6.2. Densidad, estructura de tallas, sexos y estadios de madurez de las truchas.....	48
6.3. Descripción de la dieta de truchas arcoíris en el Río Savegre.....	51
6.3.1. Composición general de la dieta.....	51
6.3.2. Cambios espaciales y ontogénicos en la dieta.....	56
6.3.3. Selectividad de presas.....	58
7. CONCLUSIONES.....	63
8. BIBLIOGRAFÍA.....	64

LISTA DE CUADROS

Cuadro I. Parámetros físico-químicos de los sitios de muestreo en el Río Savegre en el periodo de marzo a julio 2014, San Gerardo de Dota, Costa Rica.....	14
Cuadro II. Composición y abundancia del ensamble de macroinvertebrados acuáticos en cuatro sitios del Río Savegre, San Gerardo de Dota (marzo-julio 2014).....	21
Cuadro III. Resultados del análisis de varianza permutado (PERMANOVA) de la composición de macroinvertebrados acuáticos de los distintos sitios y microhábitats (rápidos, remansos y vegetación) del Río Savegre, anidado según el mes de muestreo (marzo a julio 2014).....	22
Cuadro IV. Abundancia relativa de la trucha arcoíris <i>Oncorhynchus mykiss</i> (número de individuos/m ²) en cuatro sitios del Río Savegre durante marzo-julio 2014.....	27
Cuadro V. Biomasa relativa de la trucha arcoíris <i>Oncorhynchus mykiss</i> (g/m ²) en cuatro sitios del Río Savegre durante marzo-julio 2014.....	27
Cuadro VI. Composición de la dieta la trucha arcoíris <i>Oncorhynchus mykiss</i> por frecuencia de ocurrencia (%FO), abundancia específica de presas (%PN) e índice numérico (%N), según clases de talla de longitud total (I: <10 cm, II: 10-20 cm, III: >20 cm) en el Río Savegre (marzo-julio 2014).....	34
Cuadro VII. Número de categorías de presa encontradas en la dieta de las truchas arcoíris, y estimadores de riqueza de presas. Chao1 retorna un valor de riqueza de presas estimado a partir de la matriz de abundancia de presas, mientras Chao2 retorna un valor a partir de la matriz de incidencia.....	37

Cuadro VIII. Resultados del análisis de varianza permutado (PERMANOVA) de la dieta de las truchas arcoíris *Oncorhynchus mykiss* en el Río Savegre.....39

LISTA DE FIGURAS

- Fig. 1.** Localización de los sitios de muestreo en el Río Savegre, San Gerardo de Dota, Costa Rica (marzo-julio 2014).....12
- Fig. 2.** Composición de los macroinvertebrados dulceacuícolas en el Río Savegre por sitio de muestreo en: a) todos los microhábitats, b) rápidos, c) remansos y d) vegetación sumergida. Periodo de marzo-julio 2014.....23
- Fig. 3.** Escalamiento no métrico multidimensional (nMDS) de la composición de macroinvertebrados acuáticos por (a) sitio de muestreo y (b) microhábitat en el Río Savegre. Cada punto representa un mes de muestreo, marzo-julio 201423
- Fig. 4.** Promedio \pm desviación estándar de la abundancia de los grupos de macroinvertebrados acuáticos que más contribuyeron a la disimilitud entre los sitios de muestreo según el análisis de porcentaje de similitud (SIMPER). Los valores entre paréntesis indican el porcentaje de contribución de cada grupo taxonómico a la disimilitud, en orden decreciente25
- Fig. 5.** Captura por unidad de área (individuos/m²) de truchas arcoíris *Oncorhynchus mykiss* en cuatro sitios del Río Savegre entre marzo-julio 2014.....28
- Fig. 6.** Biomasa por unidad de área (g/m²) de truchas arcoíris *Oncorhynchus mykiss* en el Río Savegre entre marzo-julio 2014.....28
- Fig. 7.** Distribución de la frecuencia de tallas (cm) por sexo de las truchas arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (n = 946) capturadas en el Río Savegre entre marzo-julio 2014.....29
- Fig. 8.** Diagramas de caja de la longitud total (cm) por sexo de las truchas capturadas en cuatro sitios del Río Savegre entre marzo-julio 2014.....30

Fig. 9. Diagramas de caja de las tallas (cm) por sexo según estadio de madurez de truchas arcoíris en el Río Savegre entre marzo-julio 2014.....	31
Fig. 10. Distribución de la frecuencia de tallas (cm) por sexo de las truchas arcoíris <i>Oncorhynchus mykiss</i> (n = 219) incluidas en el análisis de contenido estomacal (Río Savegre, marzo-julio 2014).....	33
Fig. 11. Curvas de acumulación de presas consumidas por truchas <i>Oncorhynchus mykiss</i> para: (a) todos los individuos analizados, (b) individuos menores de 10 cm L _T ; (c) individuos entre 10-20 cm L _T ; y (d) individuos mayores de 20 cm L _T . Río Savegre, marzo-julio 2014.....	33
Fig. 12. Composición de la dieta (%N) de las truchas <i>Oncorhynchus mykiss</i> por sitio de muestreo según categorías de talla, Río Savegre, marzo-julio 2014.....	37
Fig. 13. Escalamiento no métrico multidimensional (nMDS) de la composición de la dieta de la trucha arcoíris (<i>Oncorhynchus mykiss</i>) por sitio de muestreo (a) y categoría de talla (b) en el Río Savegre (marzo-julio 2014). Cada punto representa un estómago analizado..	39
Fig. 14. Promedio de la abundancia de las presas que más contribuyeron a la disimilitud entre la dieta de las truchas por sitio según el análisis SIMPER. Los valores entre paréntesis indican el porcentaje de contribución de cada grupo taxonómico a la disimilitud, en orden decreciente.....	40
Fig. 15. Composición por sitio de muestreo de los grupos funcionales alimenticios de los macroinvertebrados acuáticos encontrados en el ambiente como posibles presas y en la dieta de la trucha arcoíris en el Río Savegre (marzo-julio 2014).....	43

Fig. 16. Promedio ($\pm 95\%$ intervalos de confianza) del Índice de Selectividad (L) de la dieta de la trucha arcoíris, *Oncorhynchus mykiss*, hacia los grupos funcionales alimenticios en el Río Savegre, San Gerardo de Dota, Costa Rica, marzo-julio 2014.....44

RESUMEN

Los estudios de ecología trófica son fundamentales para el entendimiento del rol que un organismo tiene en la red alimenticia y en el flujo de energía del ecosistema. La trucha arcoíris es un pez depredador introducido en la región del Macizo de la Muerte desde la década de 1920. Un efecto consistente de la introducción de organismos depredadores es la disminución en densidad de poblaciones de presas nativas; sin embargo, aún se desconoce el efecto que las truchas puedan tener en los ecosistemas de altitud de Costa Rica, donde originalmente los ríos estaban desprovistos de fauna íctica. Este estudio analizó la ecología trófica, así como otros parámetros poblacionales, de las truchas a partir de análisis de contenido estomacal y cuantificando la disponibilidad de macroinvertebrados acuáticos en el ambiente, en uno de los sitios del país con mayor producción truchícola. Entre marzo y julio de 2014 se capturaron truchas arcoíris con atarraya y se recolectaron macroinvertebrados utilizando una red tipo D en cuatro sitios en un tramo de 5 km del Río Savegre. Se determinó que la composición y abundancia de macroinvertebrados como posibles presas de las truchas fue distinta entre sitios de muestreo y entre microhábitats (rápidos, remansos y vegetación). Se capturaron 946 truchas entre los 2.2–43.6cm, el promedio de talla fue mayor en los sitios aguas abajo, sitios donde también se encontraron truchas con estadios de madurez más avanzados. La abundancia numérica obtenida fue de 0.2 individuos/m² y la biomasa relativa de 8.6 g/m². La proporción sexual encontrada estuvo sesgada al número de hembras (1.3:1). Se cuantificó la dieta, así como cambios ontogénicos y espaciales de 219 truchas. Se contabilizaron 28937 presas pertenecientes a 121 taxa. Según el índice de importancia numérica (%N), seis grupos de macroinvertebrados acuáticos contribuyeron en más del 95% a la dieta (en orden decreciente): dípteros acuáticos (58.1%), anfípodos (11.4%), gastrópodos (11.4%), tricópteros (10.9%), efemerópteros (2.5%) y anélidos (1.3%). Todas las clases de talla (truchas menores a 10cm, entre 10-20cm y mayores a 20cm) se alimentaron principalmente de insectos acuáticos, aunque se vio un aumento en la ingesta de anfípodos y moluscos en truchas grandes. Finalmente, se examinó la selectividad en la dieta de las truchas de acuerdo con el grupo funcional alimenticio de los macroinvertebrados, encontrándose selectividad principalmente por organismos raspadores. Al alimentarse de algas, los raspadores tienen efectos importantes en la producción primaria, influyendo en la biomasa y composición de especies productoras. Las truchas arcoíris en el Río Savegre se están alimentando principalmente de insectos acuáticos, y en mayor importancia de insectos a punto de emerger. Como han demostrado otros estudios esto representa una ruptura del aporte de subsidios acuáticos hacia los ambientes terrestres. Se puede concluir que las truchas reestructuran la cadena alimenticia, ocasionando cambios desde los niveles tróficos bajos. La información aquí presentada es una línea base para explorar posibles componentes del ecosistema acuático que pueden verse alterados por la introducción de la trucha arcoíris.

1. INTRODUCCIÓN

1.1. Marco teórico

Las especies introducidas son sinónimas de especies exóticas, foráneas o no nativas (Falk-Petersen *et al.*, 2006). La presencia de especies introducidas en regiones originalmente no incluidas en su distribución original, se debe, por definición, a acciones directas o indirectas del hombre que permiten que las especies superen barreras biogeográficas (Falk-Petersen *et al.*, 2006; Richardson *et al.*, 2011). La introducción de especies en un ecosistema siempre representa un riesgo si dicha especie es capaz de integrarse de manera exitosa al ecosistema (Gozlan & Newton, 2009), pudiendo tener interacciones que resultan en el detrimento de las especies nativas o inclusive en el funcionamiento del ecosistema (McDowall, 2006; Gozlan *et al.*, 2010). La introducción de especies puede afectar la biodiversidad a través de depredación (Yonekura *et al.*, 2007), competencia (Zimmerman & Vondracek, 2006), hibridación (D'Amato *et al.*, 2007), modificación del hábitat (McDowall, 2006) o transmisión de nuevas enfermedades (Gozlan *et al.*, 2006). Por lo tanto, la introducción de especies es considerada en la actualidad un asunto ambiental de preocupación pública, situándose entre los impactos humanos más importantes, menos controlados y menos reversibles, el cual puede afectar la biodiversidad, la biogeoquímica y el uso económico de los ecosistemas (Cox, 1999; Lockwood *et al.*, 2007).

A pesar de que actualmente se considera que las especies introducidas son precursoras de la pérdida de biodiversidad, un grupo de ecólogos se han planteado si existe evidencia para afirmar que las especies introducidas son una causa directa del decline de las poblaciones nativas (Didham *et al.*, 2005; Gozlan & Newton, 2009). La introducción de especies suele correlacionarse o suceder al mismo tiempo que otros precursores de cambio ambiental (como la pérdida de hábitat o la aplicación de prácticas de manejo que modifican los hábitats de una u otra forma), por lo que es difícil distinguir la causa primera que origina dichos cambios ambientales (Whittier & Kincaid, 1999; McDowall, 2006). Por lo tanto, en los sistemas dulceacuícolas aún existen muchos casos en los que se desconocen los efectos reales que las especies introducidas tienen sobre las poblaciones nativas, y en

muchos de los casos incluso se carece de información sobre aspectos ecológicos básicos de las especies introducidas (Kolar y Lodge, 2000; Gozlan *et al.*, 2010). Sin embargo, a pesar del debate entre ecólogos de invasiones biológicas y debido a que se calcula que alrededor de un 10% de las especies que se introducen ocasionan daños ambientales, muchos científicos suelen tomar el principio precautorio y hacen recomendaciones de manejo tratando a las especies introducidas como “culpables hasta que se demuestre lo contrario” (Simberloff, 2007; Simões-Vitule *et al.*, 2009).

Los peces dulceacuícolas son uno de los grupos de animales que más se han introducido alrededor del mundo (Strayer, 2010). En el año 2008 se estimaron aproximadamente 624 especies de peces dulceacuícolas introducidos, número que dobla las estimaciones de hace tres décadas (Gozlan, 2008). Inclusive hasta la actualidad, los peces se continúan introduciendo principalmente por las demandas sociales de productos para acuicultura con fines de alimentación (51%), peces ornamentales (21%), pesca deportiva (12%) y pesquerías (7%); mientras en conjunto otras razones, como la introducción para control biológico, representan el restante 9% (Gozlan, 2008). Una de las razones por las que la acuicultura ha tenido un rápido crecimiento es la caída mundial de los stocks pesqueros marinos (Naylor *et al.*, 2000). La acuicultura ha llegado a producir hasta un cuarto de la producción pesquera mundial, cifra que se espera siga en aumento (Naylor *et al.*, 2000). Con el crecimiento de la acuicultura en el mundo, se espera también que esta actividad siga siendo la principal causante de la introducción de peces (Boyd, 2003; Gozlan, 2008), ya que el valor económico de muchas especies significa un fuerte incentivo para que sigan siendo introducidas, más allá de los riesgos ecológicos que puedan representar (Gozlan, 2008).

El grado de introducción de especies de peces no nativos en una región particular está directamente correlacionado con el nivel de producción de acuicultura (Gozlan, 2008). Por ejemplo, Asia posee la mayor producción de peces dulceacuícolas (alrededor de 300 millones de toneladas de peces producidos en el 2004), y también el primer lugar en importación/exportación de peces dulceacuícolas no nativos (Gozlan, 2008). El establecimiento de la acuicultura mundial de salmónidos a partir del final de la década de los 1900, y de tilapias y carpas en las décadas de 1960 y 1970, fueron acontecimientos

importantes que introdujeron especies no nativas en varias regiones, ampliando su distribución global (De Silva *et al.*, 2006).

Una de las especies introducidas de mayor distribución en el mundo es la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (Behnke, 2002; Halverson, 2010). Al igual que otras especies de la familia Salmonidae, la trucha arcoíris es un pez depredador, que se alimenta principalmente de insectos acuáticos y terrestres (Raleigh *et al.*, 1984; Cada *et al.*, 1987; Angradi y Griffith, 1990; Behnke, 2002). Esta especie fue introducida con fines de acuicultura y pesca deportiva en muchos países fuera de su distribución original. El rango de distribución nativa de la especie comprende únicamente desde Alaska hasta el noroeste de México, y la Península de Kamchatka en Rusia (Behnke, 2002; Halverson, 2010). Sin embargo, la subespecie que se utilizó para fines de acuicultura es proveniente de la cuenca del Río Sacramento, en Estados Unidos (Behnke, 2002; Halverson, 2010). Hoy en día, la trucha arcoíris se encuentra en todos los continentes excepto en la Antártida (Halverson, 2010), localizándose en ríos, quebradas y lagos con una alta disponibilidad de oxígeno disuelto (entre 7 y 10 mg/L; Blanco, 1984), en un rango ideal de temperatura de 10 a 16 °C (Piper *et al.*, 1986) y con un pH entre 6.8 y 7.5 (Blanco, 1984). Varias características físicas y químicas del agua pueden actuar como barreras ambientales que evitan la dispersión de las truchas (e.g. temperatura del agua, pH, régimen hidrológico) (Closs & Lake, 1996; McIntosh, 2000), siendo una de las barreras principales la presencia de cataratas (McIntosh, 2000).

La ecología trófica es uno de los aspectos básicos estudiados en cualquier especie introducida (Weyl & Lewis, 2006; Yonekura *et al.*, 2007). La introducción de peces puede alterar la estructura de la cadena alimenticia y el funcionamiento del ecosistema a través de diferentes controles, entre ellos control ascendente (“bottom-up”) o descendente (“top-down”) (Eby *et al.*, 2006). A pesar de que los hábitos alimenticios son difíciles de caracterizar en un contexto que logre abarcar todo el probable impacto ecológico que esté causando la especie introducida en cuestión, la alimentación es un aspecto fundamental en el entendimiento del rol que un organismo tiene en la red alimenticia, y por tanto en el flujo de energía del ecosistema al que se introdujo (Gozlan *et al.*, 2010). Debido a la importancia del conocimiento sobre la ecología trófica de las especies introducidas, muchas técnicas se han desarrollado para su estudio, desde los clásicos análisis de contenido estomacal hasta el

creciente uso de técnicas químicas como el análisis de isótopos estables y metales pesados (Domi *et al.*, 2005). Dicha información sobre las interacciones depredador-presa han sido incorporadas en planes de manejo alrededor del mundo (González-Chang *et al.*, 2016).

1.2. Antecedentes

1.2.1 Historia de la introducción de la trucha arcoíris en el Río Savegre

En Costa Rica, la trucha arcoíris se introdujo entre 1927-1928, inicialmente en la zona del Macizo de la Muerte, con el fin de poblar los ríos desprovistos de fauna íctica y fomentar la pesca deportiva (Otárola, 2002). La región del Macizo de la Muerte presenta condiciones físico-químicas óptimas (e.g., temperatura, oxígeno disuelto, turbidez y pH) para el cultivo de trucha (Blanco, 1984; Retana-López, 2005). Además, en Costa Rica el pez nativo con la máxima distribución altitudinal es *Rivulus isthmensis* (Rivulidae), reportado hasta 1500 msnm (Bussing, 2002). Por lo tanto, los ríos y quebradas por encima de esta altitud son ambientes adecuados en los que especies introducidas de aguas frías, como la trucha arcoíris, se han adaptado; tanto por las condiciones idóneas del agua, como por la ausencia de competencia con peces nativos. Desde este panorama, es muy probable que las truchas puedan considerarse depredadores tope en ríos del Macizo de la Muerte. A pesar de esto, en Costa Rica no existen estudios sobre la ecología trófica y otros parámetros ecológicos necesarios para definir el rol de la trucha arcoíris en estos ecosistemas de altura.

Las truchas fueron introducidas en el Río Savegre entre los años 1963-1964, como iniciativa de los pioneros y colonizadores de San Gerardo de Dota por dotar de otros medios de subsistencia a las familias recién asentadas en el sitio. Las truchas introducidas provenían de Río Blanco de Copey de Dota, las cuales se introdujeron en ese sitio a inicios de la década de 1960, como parte de un proyecto del Ministerio de Agricultura y Ganadería (MAG), en colaboración con el gobierno de Canadá (Cruz-Conejo *et al.*, 2012). Vecinos de la zona de Copey de Dota afirman que cuando las truchas de Río Blanco alcanzaron tallas más grandes, fueron introducidas al Río Pirrís, de donde las personas las capturaron y reprodujeron en otros lugares de la Zona de los Santos y sitios aledaños. En el Río Savegre

se introdujeron aproximadamente 33 truchas, las cuales fueron transportadas en carro desde Río Blanco hasta la entrada de San Gerardo de Dota, y desde ahí fueron llevadas por varios hombres que corrieron con las truchas sobre sus espaldas hasta el río. Una vez establecidas, se reportaron truchas de hasta tres y cuatro kilogramos.

El establecimiento de las truchas en el río consolidó el desarrollo turístico de San Gerardo de Dota. La empresa GILCA, casa especializada en artículos de pesca, alrededor de la cual se organizaba el Club Nacional de Pesca, comenzó a organizar viajes de pesca al sitio. A partir de esta actividad se establecieron los primeros alojamientos, los cuales evolucionaron gradualmente hasta convertir al pueblo en el atractivo turístico que es hoy en día. En el año 1975, se construyó el primer estanque de truchas, el cual surgió como una actividad familiar más que para comercio. El turismo comenzó a dirigirse principalmente al turismo de montaña y observación de aves, con lo que la pesca libre en el río disminuyó y se dio paso a la truchicultura en fincas privadas, principalmente a partir de 1990, año en que se inicia una mayor explotación con la participación del Instituto Costarricense de Pesca y Acuicultura INCOPECA. Actualmente el Río Savegre sigue siendo uno de los sitios más productivos de trucha en el país (Cruz-Conejo *et al.*, 2012).

1.2.2. Conocimiento previo de la biología de la trucha arcoíris en su distribución original y no nativa

La introducción de especies depredadoras puede influenciar la densidad de las poblaciones de especies nativas (Elton, 1958; Baxter *et al.*, 2004; Preisser *et al.*, 2005; Salo *et al.*, 2007). Por lo tanto, el conocimiento de la dieta de depredadores en los ecosistemas es un tema muy importante, ya que permite comprender las interacciones entre depredadores y presas, así como efectos directos e indirectos en la red trófica (Eby *et al.*, 2006; Buria *et al.*, 2009). La teoría de invasiones sugiere que las especies introducidas que llenan un rol ecológico único que no estaba presente en el ecosistema que invaden, pueden tener los impactos más significativos sobre el ecosistema (Lodge, 1993). Por lo tanto, la introducción de depredadores en ecosistemas acuáticos es un campo de estudio importante, principalmente en sistemas donde no existe la presencia de grupos con niveles tróficos tan altos (Buria *et al.*, 2009), como es el caso de la cuenca alta del Río Savegre.

De las regiones de América Latina donde se han introducido salmónidos, los estudios sobre su biología se concentran principalmente en la región de los Andes y en la región de la Patagonia. En los Andes, se ha estudiado la dieta de la trucha arcoíris (Bastardo *et al.*, 1994; Di Prinzio *et al.*, 2013), así como los cambios ontogenéticos (Segnini y Bastardo, 1995) y estacionales (Buria *et al.*, 2009) en su alimentación. Otros estudios se han concentrado en el cambio de nicho trófico entre salmónidos exóticos (*O. mykiss* y *Salmo trutta*) y galáxidos nativos en lagos de la Patagonia (Correa *et al.*, 2012); considerándose en esta región la introducción de salmónidos como una de las principales amenazas para la fauna íctica nativa (Habit *et al.*, 2012).

Otros estudios han investigado los efectos sobre el ensamble de macroinvertebrados acuáticos como presas de trucha arcoíris. Por ejemplo, Albariño y Buria (2011) observaron una reducción en la densidad y tamaño de individuos de la población de una especie de efímera perteneciente a una familia monoespecífica en Suramérica (Insecta: Ephemeroptera) ante la presencia de truchas arcoíris. De forma similar, Peckarski *et al.* (2001) encontraron una disminución en el tamaño de la efímera *Baetis* sp. (Baetidae) en el momento de la metamorfosis de ninfa a subimago, como respuesta al riesgo de depredación. Se ha determinado también un cambio en los patrones de deriva de *Baetis* en ríos originalmente desprovistos de fauna íctica en ríos tropicales (Flecker, 1992). Este comportamiento de deriva fue observado por Flecker (1992) incluso cuando las truchas eran experimentalmente removidas, sugiriendo una adaptación en el comportamiento de *Baetis* para evitar la depredación. Estudios similares han evaluado el efecto de la trucha arcoíris sobre los productores primarios y secundarios de ríos alto-andinos, concluyendo que la trucha arcoíris tiene un impacto negativo en la red trófica, al disminuir las poblaciones de invertebrados acuáticos (Vilmos-Lojano, 2010).

Por otro lado, en Japón, Baxter y colaboradores (2004) evidenciaron cómo la introducción de *O. mykiss* altera la red trófica al competir con una especie de salmón nativa (*Salvelinus malma*). Estudios previos encontraron que *S. malma* se alimentaba principalmente de presas terrestres que caían al agua, las cuales podían abarcar hasta un 50% de su dieta (Kawaguchi y Nakano, 2001). Sin embargo, su nicho trófico fue reemplazado por *O. mykiss*, y *S. malma* pasó a alimentarse principalmente de macroinvertebrados bénticos. Baxter y colaboradores (2004) determinaron que el cambio

en el nicho trófico de *S. malma* cuando está presente *O. mykiss*, tuvo una serie de efectos en otras variables del ecosistema: (i) hubo una disminución de los insectos acuáticos herbívoros; (ii) hubo un aumento en la biomasa de clorofila; (iii) hubo una disminución en un 35% de insectos acuáticos emergentes; y (iv) hubo una disminución de arañas riparias, las cuales dependen, en gran parte de los insectos acuáticos emergentes para su alimentación. Otro de los hallazgos importantes fue que estos efectos se observaron en un periodo de apenas seis semanas, lo que sugiere que las especies introducidas pueden tener impactos importantes que se pueden propagar rápidamente en hábitats aledaños (Baxter *et al.*, 2004). Como se mencionó anteriormente, la teoría de invasiones propuesta por Lodge (1993) sugiere que los efectos negativos de la introducción de una especie son mayores cuando esta especie ocupa un nicho único en el hábitat donde se introduce, debido a una menor competencia inter específica. El hecho de que Baxter *et al.* (2004) lograran observar efectos significativos, inclusive cuando existía una especie nativa que ocupaba un nicho similar a la especie introducida, puede sugerir que el impacto de *O. mykiss* en los ríos de altura que no poseen fauna íctica nativa podrían ser inclusive mayores.

1.3. Justificación

Actualmente no se conoce el efecto que las truchas arcoíris pueden estar teniendo en nuestros ecosistemas. Para llegar a predecir posibles impactos y plantear investigaciones que midan directamente ese impacto, un aspecto básico es examinar previamente la ecología trófica de la especie. El análisis de contenido estomacal es una herramienta valiosa para inferir como los peces interactúan con otras especies y con su medio (Hyslop, 1980). La descripción y cuantificación de la dieta es la base para comprender como ocurren los ciclos energéticos dentro de un ecosistema. De esta forma se puede estimar como las truchas arcoíris hacen uso de los recursos disponibles y cuál es su posición trófica.

Dentro del Macizo de la Muerte, actualmente el Río Savegre alberga al segundo centro truchícola (y tercer proyecto de acuicultura dulceacuícola) más grande de Costa Rica. Las regulaciones legales sobre la actividad de proyectos truchícolas en el país están contenidas en la Ley de Pesca y Acuicultura N° 8436, del año 2005. En el artículo 96 de esta ley se establece que “los productores deberán mantener controles y aplicar medidas eficaces para que no se puedan escapar de las instalaciones de cultivo, los animales, las

especies ni sus productos sexuales o en alguna fase del ciclo de vida, especialmente si se trata de especies exóticas”. Sin embargo, ocurren muchos escapes de trucha arcoíris en los proyectos de acuicultura debido a la falta de barreras apropiadas, principalmente durante las crecidas de los ríos (observación personal), por lo que es común la presencia de truchas alimentándose de subsidios nativos en nuestros ríos.

Ante la necesidad de entender mejor los impactos ecológicos que pudo haber tenido la introducción de la trucha arcoíris sobre los ambientes nativos, resulta crucial poder generar información acerca de su ecología trófica, así como estudiar algunos aspectos poblacionales. Este conocimiento será importante para comenzar a comprender los efectos del desarrollo de la acuicultura sobre los sistemas dulceacuícolas de las zonas altas del país y finalmente, aportando más información, poder desarrollar medidas de manejo que permita regular la actividad truchícola en estanques y la presencia de truchas en los ríos de Costa Rica.

2. OBJETIVOS

2.1. Objetivo general

Examinar la ecología trófica de la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (Salmonidae) a partir de análisis de contenido estomacal y cuantificando la disponibilidad de macroinvertebrados acuáticos en el Río Savegre, San Gerardo de Dota.

2.2. Objetivos específicos

1. Determinar la composición y abundancia relativa de macroinvertebrados acuáticos como posibles presas de la trucha arcoíris en tres microhábitats (remansos, rápidos y vegetación) del Río Savegre.
2. Determinar la abundancia numérica y biomasa relativa, estructura de talla, proporción de sexos y estadios de madurez de las truchas arcoíris en el Río Savegre.
3. Cuantificar la dieta, cambios ontogénicos y cambios espaciales de las truchas arcoíris en el Río Savegre.
4. Examinar la selectividad en la dieta de las truchas arcoíris de acuerdo al grupo funcional alimenticio de macroinvertebrados acuáticos disponibles en el ambiente.

3. HIPÓTESIS Y PREDICCIONES

❖ HIPÓTESIS 1:

- A) Los sitios de muestreo del Río Savegre son relativamente cercanos entre sí, y por ende se esperaría que sean homogéneos en cuanto al ensamble de macroinvertebrados.
- B) Sin embargo, cada microhábitat ofrece distintas características que podrían afectar la composición de macroinvertebrados acuáticos por microhábitat.
- C) Del mismo modo, habrá géneros/grupos taxonómicos que tengan adaptaciones para microhábitats específicos, y algunos microhábitats pueden sostener una mayor riqueza de especies.

Predicción 1A: La composición y abundancia de macroinvertebrados acuáticos recolectados en el ambiente será similar entre los diferentes sitios muestreados.

Predicción 1B: La composición y abundancia de macroinvertebrados será diferente entre microhábitats.

Predicción 1C: La riqueza de especies será mayor en los rápidos comparado a otros microhábitats.

❖ HIPÓTESIS 2:

- A) Si se asumen escapes accidentales de los estanques de cultivo, el número de truchas entre los sitios de muestreo puede verse afectado por el número de estanques de cultivo a lo largo del río.
- B) Para evitar competencia intraespecífica, sobre todo si se da una alta abundancia de truchas en el río, espacialmente estas se segregarán por tallas. En truchas arcoíris se ha reportado canibalismo, y por eso es probable que las truchas pequeñas no se encuentren en los mismos sitios que las truchas de mayor tamaño.

C) Actualmente, las truchas reciben tratamientos para que la producción consista en hembras únicamente, de esta forma este tratamiento puede afectar la proporción sexual encontrada en las truchas que habitan el río.

Predicción 2A: Se espera un mayor número de truchas en los sitios aguas abajo, debido a un efecto acumulativo de estanques en el río.

Predicción 2B: Se espera una segregación de tallas de las truchas a lo largo del río, encontrándose truchas más grandes (y en estados de madurez más avanzados) en los sitios ubicados aguas abajo en el muestreo.

Predicción 2C: La proporción sexual estará inclinada hacia un mayor número de hembras.

❖ HIPÓTESIS 3:

A) Con un aumento en el tamaño de las truchas se da una mayor demanda energética, que se puede ver reflejada en la cantidad de alimento consumido.

B) El uso diferencial de los recursos para evitar competencia intraespecífica se puede reflejar en la dieta consumida por las truchas.

C) Como se justificó para la composición de macroinvertebrados acuáticos entre sitios de muestreo, los sitios de muestreo son cercanos entre sí y por lo tanto no se deberían observar diferencias entre la dieta de las truchas por sitio.

Predicción 3A: El número de presas y la riqueza taxonómica será mayor en las truchas más grandes.

Predicción 3B: La composición general de la dieta será distinta entre las distintas clases de talla, es decir, existirán cambios ontogénicos.

Predicción 3C: La dieta de las truchas no será distinta por sitio, debido a que también se predice que la composición de macroinvertebrados acuáticos no será distinta entre sitios por su cercanía.

❖ **HIPÓTESIS 4:**

A) Las truchas no tienen competencia por alimento con otras especies depredadoras de igual tamaño, ya que el Río Savegre originalmente estaba desprovisto de fauna íctica. Esta ausencia de competencia se reflejará en la dieta.

Predicción 4A: Las truchas no seleccionarán ningún grupo funcional alimenticio de macroinvertebrados acuáticos, ya que se alimentarán de todo lo que esté disponible debido a la escasa competencia con otras especies.

4. MATERIALES Y MÉTODOS

4.1. Sitio de estudio

El Río Savegre, que nace en el Macizo de la Muerte a 3400 msnm, forma parte de la vertiente Pacífica de la Cordillera de Talamanca. Los ríos y quebradas de la cuenca del Savegre cubren un territorio aproximado de 600 km² hasta su desembocadura (Soto *et al.*, 2005). Este estudio se llevó a cabo en cuatro sitios a lo largo de un segmento de 5 km del Río Savegre, en San Gerardo de Dota. En cada sitio, se realizaron muestreos longitudinales (200 m sobre el cauce del río), de forma mensual entre marzo y julio de 2014 (Fig. 1). Los sitios fueron seleccionados para cubrir porciones del río con diferentes características hidrográficas (altitud, profundidad y ancho del río), y en base al acceso y la seguridad durante el muestreo.

El sitio 1 está ubicado a 2283 m de altitud, cerca del Hotel Trogón (9°34'29.35''N; 83°47'59.22''W). El sitio 2 está ubicado a 2138 m de altitud, cerca del 'Quetzal Research and Education Center' (9°33'10.95''N; 83°48'23.40''W). El sitio 3 se encuentra a 2071 m de altitud, ubicado aguas arriba de la empresa Truchas Reales S.A. (9°32'44.91''N; 83°48'42.42''W). Finalmente, el sitio 4 se ubica entre la catarata de 'La Piedra del Refugio' y la catarata Savegre, a una altitud de 2045 m (9°32'35.40''N; 83°49'00.07''W).

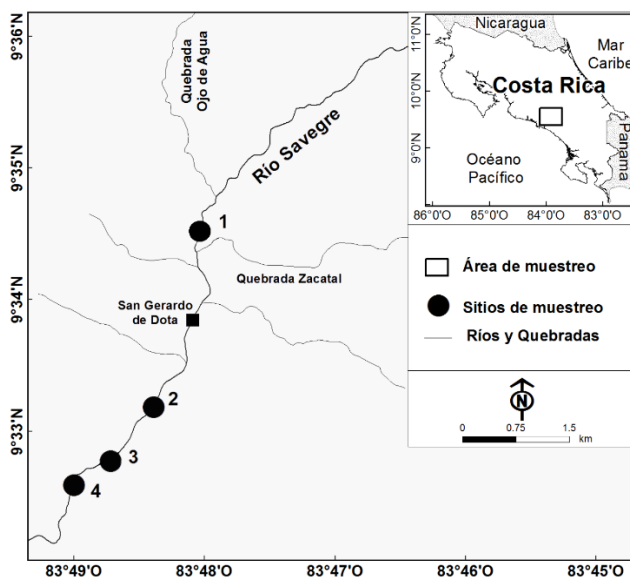


Fig. 1. Localización de los sitios de muestreo en el Río Savegre, San Gerardo de Dota, Costa Rica (marzo-julio 2014).

4.2. Recolecta de datos

4.2.1. Recolecta de macroinvertebrados acuáticos como posibles presas disponibles para las truchas

En cada uno de los cuatro sitios de muestreo, se determinó la composición y abundancia de macroinvertebrados acuáticos, tomando en cuenta el microhábitat en el que se capturaron (rápidos, remansos y vegetación sumergida) (Statzner *et al.*, 1988). Los rápidos, además de poseer aguas con mayor velocidad de corriente, se caracterizaban por sustratos que tenían, principalmente, rocas de distintos tamaños y paquetes de hojarasca. Los remansos fueron zonas con menor velocidad del agua y su fondo estaba constituido por arena, grava y materia vegetal como troncos y hojas. La vegetación sumergida incluyó plantas acuáticas y vegetación ribereña sumergida, pero no así los musgos que suelen cubrir las rocas en los rápidos (los musgos fueron incluidos en el microhábitat de rápidos).

En cada sitio se muestrearon todos los microhábitats. De cada microhábitat se obtuvo una muestra durante 5 minutos utilizando una red D. Transcurridos los 5 min, la muestra obtenida se colocó en una bandeja blanca para facilitar la observación de los macroinvertebrados en campo. Una vez colocada la muestra en la bandeja, se realizó una búsqueda de 10 minutos, preservando los animales en frascos con alcohol al 70% para su posterior identificación en el laboratorio. La caracterización de macroinvertebrados acuáticos por microhábitat permitió comparar la disponibilidad de presas acuáticas con la dieta de las truchas, y así determinar si las presas encontradas en los contenidos estomacales estuvieron más asociadas a algún microhábitat específico. En cada sitio se midieron, además, parámetros físico-químicos del agua: temperatura (°C), pH, oxígeno disuelto (mg/L), sólidos disueltos (ppm) y conductividad ($\mu\text{S}/\text{cm}$) (Cuadro I). Sin embargo, en algunos de los meses de muestreo no se contó con equipo para realizar las mediciones, por lo que estas variables no se incluyeron en un análisis estadístico.

Cuadro I. Parámetros físico-químicos de los sitios de muestreo en el Río Savegre en el periodo de marzo a julio 2014, San Gerardo de Dota, Costa Rica.

Sitio	Altitud (msnm)	Temperatura (°C)	Saturación O ₂ (%)	[O ₂] (mg/L)	Sólidos disueltos (ppm)	Conductividad (µS)	pH
1	2283	10.0-12.8	76.4-85.1	8.42-9.52	45-60	91-124	6.72-6.86
2	2138	12.9-14.6	70.0-86.6	7.61-9.11	49-61	100-127	6.69-7.20
3	2071	11.2-15.4	65.0-77.1	7.07-7.67	48-60	98-120	6.69-6.89
4	2045	12.8-14.8	66.3-85.1	6.87-8.77	48-61	93-123	6.67-6.87

4.2.2. Recolección de truchas arcoíris

Se capturaron truchas realizando 20 lances de atarraya en cada sitio de muestreo cada mes: 10 lances con una atarraya de 7 pies (radio= 2.13 m) y 10 lances con una atarraya de 5 pies (radio= 1.52 m). Se utilizaron ambos tamaños de atarraya para facilitar abarcar áreas del río de distintas dimensiones y aumentar la probabilidad de captura de truchas con diferente talla y movilidad. Las truchas capturadas fueron colocadas vivas en hielo inmediatamente después de su captura para evitar su descomposición. Posteriormente en el laboratorio se determinó la longitud total (L_T , en cm), el peso total (P_T , en g) y el sexo de cada trucha mediante observaciones macroscópicas de las gónadas. En casos donde el bajo nivel de desarrollo de las gónadas imposibilitó la determinación del sexo, las truchas fueron catalogadas como “indeterminadas” (estadio 0). Cada trucha debidamente sexada se clasificó en uno de cinco posibles estadios de madurez: inmaduros (I), en desarrollo (II), madurando (III), maduros (IV) y en recuperación (V) de acuerdo a la metodología propuesta por Brown-Peterson *et al.* (2011).

4.2.3. Análisis de contenido estomacal

En las truchas, el intestino anterior está compuesto de un estómago verdadero que contiene gran número de ciegos gástricos (extensiones a modo de dobleces en forma de dedos de la pared estomacal), que es fácilmente distinguible de otras partes del tracto digestivo. Únicamente se examinó el contenido de esta parte del tracto digestivo, ya que es donde se contienen las presas en menor estado de descomposición. El contenido de cada estómago se preservó en etanol al 70% para su posterior identificación. Las presas se identificaron al nivel taxonómico mínimo posible utilizando guías de identificación

disponibles para macroinvertebrados acuáticos (Roldán-Pérez, 1988; Springer *et al.*, 2010), cuantificando cada una de las presas encontradas. Las presas terrestres se identificaron a nivel de orden o familia, utilizando la información del curso “biosistemática de insectos”, impartido en la Escuela de Biología.

4.3. Análisis de datos

4.3.1. Ensamble de macroinvertebrados acuáticos como posibles presas disponibles para las truchas

Se construyeron matrices de similitud utilizando distancias Bray-Curtis de los datos de abundancia de macroinvertebrados acuáticos transformados con $\log(x+1)$, para reducir la influencia de especies raras. A partir de dichas matrices, se realizaron gráficos de ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (nMDS; Kruskal, 1964) como técnica multivariante para representar en un espacio geométrico de dos dimensiones las proximidades entre la composición de macroinvertebrados por sitio y por microhábitat. Se realizaron análisis multivariados de varianza permutados (PERMANOVA; Anderson, 2001), para probar diferencias significativas en la composición de macroinvertebrados acuáticos entre sitios y microhábitats. El modelo desarrollado para llevar a cabo el PERMANOVA fue de dos vías usando sitio y microhábitat como factores fijos anidados en los diferentes eventos de muestreo (fecha como factor aleatorio). Además, se realizaron análisis de similitud de porcentajes (SIMPER; Clarke, 1993) para identificar los grupos de macroinvertebrados acuáticos que más contribuyeron a la disimilitud en la composición de macroinvertebrados entre sitios. El análisis SIMPER da como resultado aquellos grupos que contribuyeron en al menos un 70% de las diferencias entre sitios. Estos análisis se llevaron a cabo usando el paquete “*vegan*” en R v.3.3.1 (R Core Team, 2016), utilizando las funciones “*metamds*”, “*adonis*” y “*simper*”.

4.3.2. Densidad, estructura de tallas, sexos y estadios de madurez de las truchas

Se estimó la captura por unidad de área (CPUA) utilizando el área máxima que cubre cada atarraya, para determinar la abundancia de truchas para todo el río y por sitio de muestreo. La abundancia relativa y biomasa de truchas capturadas durante los meses de muestreo se expresaron en número de individuos/m² y g/m², respectivamente. El área de la atarraya de 7 pies cubre un área máxima de 14.3 m² (cubriendo 143.0 m² en 10 lances), mientras la de 5 pies cubre un área de 7.3 m² (73.0 m² en 10 lances). De esta forma, el área cubierta en cada evento de muestreo por sitio fue de 216.0 m² (10 lances de cada una de las atarrayas). A partir de dicha área, se estimaron las CPUA por mes y por sitio. Se construyeron gráficos para visualizar la estructura de tallas, sexos y estadios de madurez a lo largo del Río Savegre. Debido a la falta de normalidad y homogeneidad de los datos (según las pruebas Shapiro-Wilk, Barlett y Levene), se realizó una prueba de Kruskal Wallis para probar diferencias en la talla promedio entre los sitios de muestreo, seguida de comparaciones entre pares de sitios de Tukey y Kramer (Test de Nemenyi), disponible en el paquete “*PMCMR*” de R. Se evaluó si la proporción sexual fue distinta de 1:1 utilizando pruebas de Chi-cuadrado (χ^2).

4.3.3. Descripción de la dieta de la trucha arcoíris

4.3.3.1. Composición general de la dieta

Para cuantificar la composición de la dieta de *O. mykiss*, y determinar la abundancia y la ocurrencia de las presas en los estómagos se utilizó la abundancia específica de presas, expresada en conteos de presas (%*PN*), como fue redefinido por Brown *et al.* (2012), y el índice de frecuencia de ocurrencia (%*FO*) (Hyslop, 1980). El %*PN* se define como el porcentaje de abundancia numérica de una categoría de presas promediado según el número de estómagos en el que ocurre (es decir, excluyendo aquellos estómagos donde no ocurre la presa). El índice de frecuencia (%*FO*) se determinó al dividir el número total de estómagos en los cuales se encontró cada tipo de presa por el número total de estómagos revisados, multiplicado por 100. En términos numéricos:

$$\%PN_i = \sum_{j=1}^n \%n_{ij}/n_i ,$$

$$\%FO_i = (n_i/n) \times 100,$$

donde $\%n_{ij}$ es la abundancia de la categoría de presa i en el estómago j , n_i es el número de estómagos que contienen la presa i , y n es el número total de estómagos.

Para comparar la composición de la dieta, tomando en cuenta la abundancia y la frecuencia de ocurrencia de las presas (entre estadios de madurez y sitios de muestreo), ambos índices, $\%PN$ y $\%FO$ (este último transformado a proporción: FO), se combinaron en el Índice Numérico $\%N$ (Brown *et al.*, 2012):

$$\%N = \%PN \times FO.$$

4.3.3.2. Cambios espaciales y ontogénicos en la dieta

El número promedio de presas consumidas por estómago en cada clase de talla se comparó con un Kruskal Wallis seguido de comparaciones de Tukey y Kramer (Test de Nemenyi) en R. Se realizaron análisis multivariados para examinar diferencias en la composición de la dieta de las truchas entre sitios y clases de talla. Se construyeron matrices de similitud utilizando distancias Bray-Curtis de los datos de abundancia de presas transformados con $\log(x+1)$. A partir de dichas matrices, se realizaron gráficos de ordenación de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS), seguidos de análisis multivariados de varianza permutados (PERMANOVA), para probar diferencias significativas en la composición de la dieta entre sitios y clases de talla. El modelo desarrollado para llevar a cabo el PERMANOVA fue de dos vías (sitio y clase de talla como factores fijos) anidados en los diferentes eventos de muestreo (fecha como factor aleatorio). Además, se realizaron análisis de similitud de porcentajes (SIMPER) para identificar las presas que más contribuyeron a la disimilitud (en al menos un 70%) en la

composición de la dieta entre sitios y estadios. Las pruebas se llevaron a cabo en R, de la misma forma que el análisis de datos de macroinvertebrados acuáticos. Se construyeron curvas de acumulación de presas para todos los estómagos analizados, así como para las diferentes categorías de talla, para determinar si el número de estómagos analizados fue suficiente para describir adecuadamente la dieta de las truchas. Las curvas de acumulación se construyeron en R utilizando la función “specaccum” (método “random”, con 1000 permutaciones), del paquete “vegan”. El método “random” encuentra la curva de acumulación promedio con su desviación estándar a partir de permutaciones aleatorias de los datos (Gotelli & Colwell, 2001). Además, se utilizaron las funciones “chao1” y “chao2”, disponibles en el paquete “fossil”. “chao1” retorna un valor de riqueza de especies (presas en este caso) estimado a partir de una matriz de abundancia de presas por taxa, mientras “chao2” devuelve un estimado de riqueza a partir de una matriz de incidencia.

4.3.3.3. Selectividad de presas

La selectividad en la dieta se midió relacionando la abundancia proporcional de cada grupo de presas con la disponibilidad proporcional de los grupos encontrados en el ambiente. Los grupos de macroinvertebrados acuáticos encontrados en los estómagos de las truchas y los encontrados en el ambiente se asignaron a grupos funcionales alimenticios, siguiendo las asignaciones recopiladas por Ramírez & Gutiérrez-Fonseca (2014) para insectos acuáticos, mientras para otros grupos de macroinvertebrados se basó en búsqueda de literatura y observaciones personales. Los grupos funcionales alimenticios asignados fueron cinco: recolectores (REC: “collector-gatherers”), filtradores (FIL: “filters”), depredadores (DEP: “predators”), raspadores (RAS: “scrappers”) y fragmentadores (FRA: “shredders”). Los nombres se indican también en inglés debido a la ambigüedad encontrada en los nombres en la literatura en español, y en español se utilizan las traducciones propuestas por Ramírez & Gutiérrez-Fonseca (2014). La clasificación funcional alimenticia mejora el conocimiento de la dinámica trófica de los ríos simplificando la ensamble béntica en gremios tróficos (Cummins & Klug, 1979). Por esa razón, la selectividad se midió a nivel de grupo funcional alimenticio y no a nivel taxonómico, ya que de esta forma se

puede reflejar de mejor manera los posibles escenarios tróficos que se dan en el río relacionados con la actividad alimenticia de la trucha arcoíris.

Se graficó la abundancia relativa de cada grupo funcional por sitio para los macroinvertebrados encontrados tanto en la dieta como en el ambiente, de esta manera se puede relacionar de una forma más visual los valores de selectividad obtenidos. La abundancia de presas se relacionó con la disponibilidad en el ambiente usando el índice de selectividad lineal, L (Strauss, 1979):

$$L_i = r_i - p_i$$

donde, r_i y p_i son las abundancias proporcionales de los diferentes tipos de presa en la dieta de la trucha y en el ambiente, respectivamente. Los valores de L varían entre -1 y 1, con números positivos indicando selección por un grupo funcional de presas, mientras números negativos indican que determinado grupo funcional está siendo evitado. Por lo que valores iguales a “cero” indican una proporción semejante entre las presas y los macroinvertebrados disponibles en el ambiente. El índice se calculó para cada uno de los estómagos analizados, y se construyeron gráficos mostrando el promedio del índice de selectividad lineal obtenido para los estómagos de cada clase de talla por sitio, mostrando los límites de confianza al 95%. Se consideraron significativamente distintos de “cero” aquellos casos donde el intervalo de confianza no incluyó dicho valor.

5. RESULTADOS

5.1. Composición y abundancia del ensamble de macroinvertebrados acuáticos como posibles presas disponibles para las truchas en el Río Savegre

Se recolectó un total de 6,324 individuos de 47 taxa de macroinvertebrados acuáticos, pertenecientes a los filos Arthropoda, Mollusca, Annelida y Platyhelminthes (Cuadro II). Del total, un 33.62% fueron insectos acuáticos ($n = 2,126$), un 28.80% moluscos ($n = 1,821$), un 18.96% anélidos ($n = 1,199$), un 17.85% anfípodos ($n = 1,129$), un 0.73% ácaros ($n = 46$) y el restante 0.05% planarias ($n = 3$). Los órdenes más comunes de insectos fueron Diptera, Ephemeroptera y Trichoptera (Cuadro II).

Conforme se descendió en altitud en los puntos de muestreo a lo largo del río, se observó una disminución en la cantidad relativa de insectos acuáticos y un aumento de moluscos y anélidos en la composición total del muestreo (Fig. 2). En todos los microhábitats se observó la misma tendencia de disminución de insectos e incremento en la abundancia relativa de otros grupos de invertebrados en los sitios aguas abajo comparada a la abundancia de los sitios aguas arriba (Fig. 2).

El nMDS no separó de la mejor forma los sitios de muestreo de acuerdo a la composición de macroinvertebrados acuáticos, principalmente los sitios 3 y 4, que se muestran más similares entre sí (Fig. 3a). A pesar de que existió cierta variación entre fechas de muestreo, de acuerdo con el nMDS cada evento de recolecta estaba relacionado con eventos anteriores en el mismo sitio, y no tanto con la composición de macroinvertebrados de otros sitios. Los ensamblajes de macroinvertebrados en los sitios 1 y 2 estaban más relacionados entre ellos, pero a su vez diferían del ensamblaje en los sitios 3 y 4 (Fig. 3a), lo que sugiere que la composición y abundancia de macroinvertebrados es distinta entre sitios aguas arriba y aguas abajo. La composición de macroinvertebrados por microhábitat sí fue distinta de acuerdo con el nMDS (Fig. 3b). En los rápidos se encontraron 31 taxa, en los remansos 22 y en los microhábitats con vegetación la riqueza de taxa fue de 35. Al igual que el nMDS, los resultados del PERMANOVA mostraron que existen diferencias significativas en la composición de macroinvertebrados entre sitios y

microhábitats (Cuadro III). Sin embargo, no todos los microhábitats se comportaron igual en todos los sitios.

Cuadro II. Composición y abundancia de de macroinvertebrados acuáticos en cuatro sitios del Río Savegre, San Gerardo de Dota (marzo-julio 2014).

Grupo taxonómico 1	Grupo taxonómico 2	Familia	Género	Sitio				Total		
				1	2	3	4			
Annelida	Hirudinea	Glossiphonidae	Sin determinar	13	8	17	7	45		
	Oligochaeta	Sin determinar	Sin determinar	69	48	89	163	369		
		Tubificidae	<i>Tubifex</i>	6	14	270	495	785		
Crustacea	Amphipoda	Hyallellidae	<i>Hyalella</i>	135	238	319	437	1129		
Hydrachnidia	Acari	Acari	Acari	7	25	10	4	46		
Insecta	Coleoptera	Curculionidae	Sin determinar	0	0	0	1	1		
		Elmidae	<i>Hexacylloepus</i>	1	1	0	0	2		
			Hydraenidae	<i>Ochtebius</i>	1	0	0	0	1	
			Hydrophilidae	Sin determinar	0	0	2	0	2	
			Ptilodactylidae	<i>Anchytarsus</i>	1	3	3	3	10	
			Staphylinidae	Sin determinar	2	1	0	0	3	
		Collembola	Sin determinar	Sin determinar	0	3	0	0	3	
		Diptera	Ceratopogonidae	Sin determinar	4	0	0	0	4	
			Chironomidae	Sin determinar (L)	214	193	324	194	925	
				Sin determinar (P)	6	2	17	12	37	
			Diptera (pupas)	Sin determinar (P)	0	1	0	1	2	
			Dixiidae	Sin determinar	0	2	0	0	2	
			Empididae	<i>Chelifera</i>	1	1	3	2	7	
			Psychodidae	<i>Maruina</i>	2	13	1	0	16	
				Simuliidae	<i>Simulium</i> (L)	144	116	7	3	270
					<i>Simulium</i> (P)	0	1	1	0	2
				Tipulidae	<i>Tipula</i>	2	1	2	4	9
	Ephemeroptera	Baetidae	<i>Baetis</i>	131	130	38	30	329		
			<i>Baetodes</i>	1	10	0	0	11		
			Leptohyphidae	<i>Tricorythodes</i>	94	7	3	1	105	
		Leptophlebiidae	<i>Farrodes</i>	0	1	0	0	1		

Cuadro II.
(Continuación)

Grupo taxonómico 1	Grupo taxonómico 2	Familia	Género	Sitio				Total		
				1	2	3	4			
Insecta	Hemiptera	Gerridae	Gerridae	0	0	0	13	13		
		Microveliidae	<i>Microvelia</i>	2	0	1	0	3		
		Veliidae	<i>Rhagovelia</i>	1	0	0	0	1		
	Lepidoptera	Crambidae		<i>Petrophila</i> (L)	0	2	0	0	2	
				<i>Petrophila</i> (P)	0	1	0	0	1	
	Odonata	Calopterygidae		<i>Hetaerina</i>	0	0	0	2	2	
		Cordulegastridae		<i>Cordulegaster</i>	1	0	0	0	1	
	Trichoptera	Calamoceratidae		<i>Phylloicus</i>	3	0	0	0	3	
		Hydrobiosidae		<i>Atopsyche</i>	1	5	3	2	11	
		Hydropsychidae		<i>Calosopsyche</i>	0	3	1	0	4	
				<i>Leptonema</i>	0	25	0	1	26	
		Hydroptilidae		Leucotrichiini	2	4	0	1	7	
				<i>Metrichia?</i>	24	84	58	47	213	
			Lepidostomatidae		<i>Lepidostoma</i>	23	7	30	20	80
			Leptoceridae		<i>Nectopsyche</i>	14	0	0	2	16
		Polycentropodidae		<i>Polycentropus</i>	1	0	0	0	1	
	Mollusca	Bivalvia	Sphaeriidae	Sin determinar	4	8	11	23	50	
Gastropoda		Cyclophoridae?	Sin determinar	2	0	0	0	2		
		Physidae	Sin determinar	125	49	747	846	1767		
		Planorbidae	Sin determinar	4	2	0	0	6		
Platyhelminthes	Turbellaria	Tricladida	Sin determinar	0	1	0	2	3		
Total por sitio				1045	1006	1957	2316	6324		

Cuadro III. Resultados del análisis de varianza permutado (PERMANOVA) de la composición de macroinvertebrados acuáticos de los distintos sitios y microhábitats (rápidos, remansos y vegetación) del Río Savegre, anidado según el mes de muestreo (marzo a julio 2014).

Fuente de variación	g.l.	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
Sitio	3	2.0402	0.68007	7.6596	0.001***
Microhábitat	2	2.1255	1.06277	11.9700	0.001***
Sitio*Microhábitat	6	1.1374	0.18957	2.1351	0.001***
Residuales	48	4.2618	0.08879		

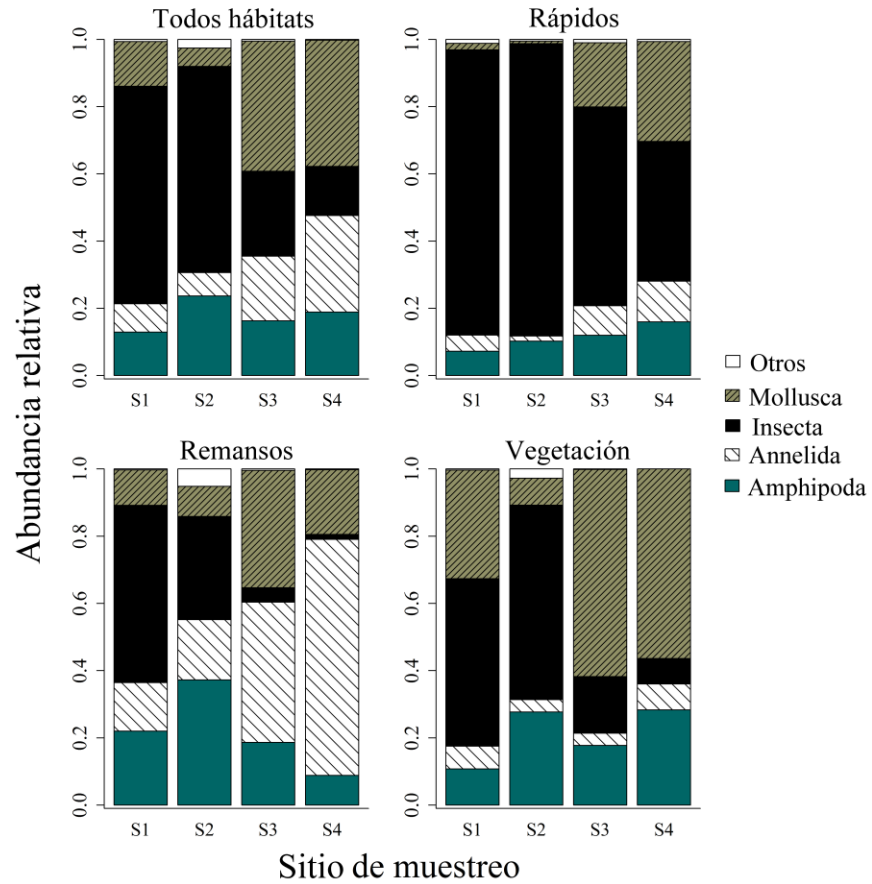


Fig. 2. Composición de los macroinvertebrados dulceacuícolas en el Río Savegre por sitio de muestreo en: a) todos los microhábitats, b) rápidos, c) remansos y d) vegetación. Período de marzo-julio 2014.

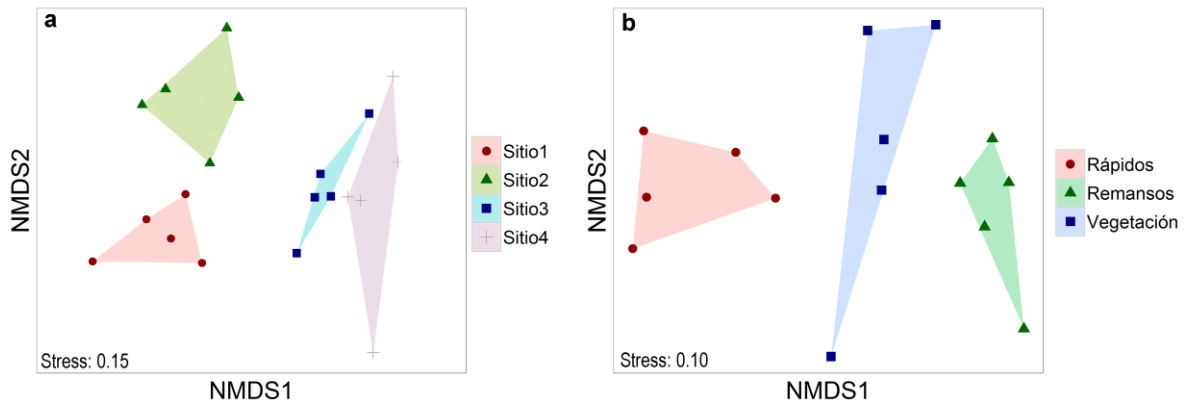


Fig. 3. Escalamiento no métrico multidimensional (nMDS) de la composición de macroinvertebrados acuáticos por (a) sitio de muestreo y (b) microhábitat en el Río Savegre. Cada punto representa un mes de muestreo, marzo-julio 2014.

La disimilitud entre cada par de sitios muestreados fue, en gran parte (al menos en un 70%), explicada por 11 a 15 grupos taxonómicos (de los 47 encontrados) (Fig. 4). Según el análisis SIMPER, el principal grupo que contribuyó a las diferencias entre los sitios aguas arriba y aguas abajo fue el de las lombrices de la familia Tubificidae, las cuales fueron más abundantes en los sitios aguas abajo (Fig. 4). Las larvas de dípteros de Simuliidae fueron más abundantes en los sitios aguas arriba que en los de aguas abajo. El sitio 1, se caracterizó por una mayor abundancia de las efímeras *Tricorythodes* sp. (Leptohyphidae) (Cuadro II), grupo taxonómico característico de hábitats de remansos, que aportó la mayor diferencia entre los sitios 1 y 2, y el de segunda importancia en la disimilitud del sitio 1 con los sitios 3 y 4, después de las lombrices Tubificidae, mencionadas anteriormente (Fig. 4). En el sitio 2, hubo mayor abundancia de larvas de tricópteros del género *Leptonema* sp., característicos de hábitats de rápidos; este género aportó diferencias importantes con los demás sitios (Fig. 4).

Cada microhábitat tuvo un grupo taxonómico que predominó en abundancia. En el caso del hábitat de corriente, los insectos acuáticos fueron más abundantes, mientras que en remansos los grupos más abundantes fueron los anélidos y moluscos; en la vegetación sumergida predominaron los moluscos. En cada microhábitat se observó una composición de insectos acuáticos particular. Por ejemplo, los hemípteros fueron capturados únicamente en ambientes asociados a vegetación sumergida, mientras que los lepidópteros únicamente se observaron en rápidos. Los tricópteros y odonatos se capturaron principalmente en remansos y vegetación sumergida, mientras los coleópteros en rápidos. Las abundancias relativas de dípteros y efemerópteros fueron similares en todos los ambientes, por lo tanto, se investigó la variación de sus abundancias relativas según el microhábitat a un nivel taxonómico más específico. En el caso de los efemerópteros, los géneros *Baetis* y *Baetodes* (Baetidae) estuvieron relacionados con rápidos, mientras *Tricorythodes* (Leptohyphidae) con ambientes de remansos, principalmente. Larvas de dípteros como *Chelifera* (Empididae) y *Tipula* (Tipulidae) se recolectaron únicamente en rápidos. De forma similar, los géneros *Simulium* (Simuliidae) y *Maruina* (Psychodidae) se relacionaron más con rápidos. Por otro lado, los ceratopogónidos y las pupas de Chironomidae fueron relativamente más abundantes en ambientes más lénticos. Debido a la gran diversidad de Chironomidae, queda pendiente la identificación a un nivel taxonómico con mayor

resolución que permita establecer relaciones más claras de esta familia según el microhábitat.

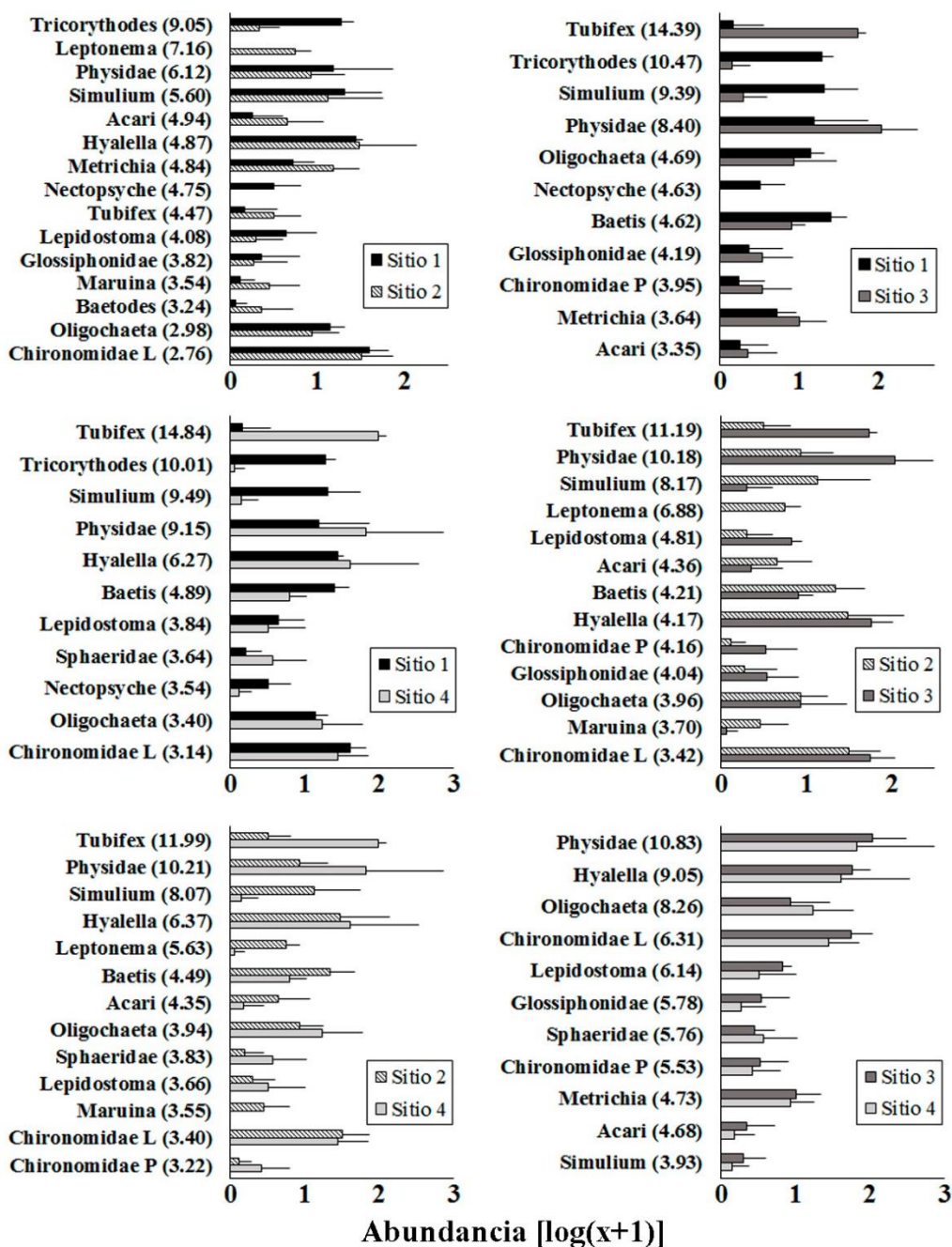


Fig. 4. Promedio \pm desviación estándar de la abundancia de los grupos de macroinvertebrados acuáticos que más contribuyeron a la disimilitud entre los sitios de muestreo según el análisis de porcentaje de similitud (SIMPER). Los valores entre paréntesis indican el porcentaje de contribución de cada grupo taxonómico a la disimilitud, en orden decreciente.

5.2. Captura por unidad de área, estructura de tallas, sexo y estadios de madurez de las truchas en el Río Savegre.

5.2.1. Captura por unidad de área (CPUA)

En total se recolectaron 946 truchas entre marzo y julio 2014. Sin embargo, algunas de las truchas fueron capturadas fuera del muestreo estandarizado de pesca con atarraya; es decir, fueron capturas con red D, o con atarraya, pero fuera del número de lances máximo definido. Únicamente los individuos capturados dentro del método estandarizado se utilizaron para el cálculo de la abundancia relativa por área (en términos de número de individuos y biomasa) ($n = 904$). En el sitio 1 se capturó un 39.2% de las truchas ($n = 354$), en el sitio 2 un 20.4% ($n = 188$), en el sitio 3 un 32.0% ($n = 293$) y en el sitio 4 un 8.1% ($n = 73$) (Cuadro IV). La CPUA total para el Río Savegre en términos de abundancia relativa y biomasa fue de 0.2 individuos/m² (1 trucha en 5 m²) y de 8.6 g/m², respectivamente. En general, los sitios 1 y 3 tuvieron la mayor captura de individuos y de biomasa por unidad de área (Cuadro IV-V, Figs. 5-6). El sitio 2 presentó una mayor captura de individuos que el sitio 4, pero una menor biomasa (Cuadro IV-V, Figs. 5-6). Sin embargo, existieron diferencias en las tendencias entre los meses de muestreo. El número de individuos por área fue mayor en el sitio 1 en los meses de marzo y abril, mientras a partir de mayo el sitio 3 superó la captura del sitio 1, con la excepción de junio, donde las CPUA fueron similares en ambos sitios (Fig. 5). En todos los muestreos, el sitio 4 obtuvo el menor número de individuos por área (Fig. 5); sin embargo, la biomasa por área del sitio fue la menor únicamente en el mes de mayo (Fig. 6).

Cuadro IV. Abundancia relativa (número de individuos/m²) de la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* en cuatro sitios del Río Savegre durante marzo-julio 2014.

Mes	Sitio				TOTAL*
	1	2	3	4	
Marzo	0.40 (86)	0.29 (63)	0.11 (23)	0.06 (12)	0.22±0.16 (184)
Abril	0.48 (103)	0.17 (37)	0.19 (41)	0.11 (24)	0.24±0.17 (205)
Mayo	0.31 (67)	0.21 (45)	0.41 (89)	0.03 (7)	0.24±0.16 (208)
Junio	0.22 (48)	0.11 (24)	0.21 (46)	0.10 (21)	0.16±0.06 (139)
Julio	0.23 (50)	0.07 (15)	0.44 (94)	0.04 (9)	0.20±0.18 (168)
TOTAL*	0.33±0.11 (354)	0.17±0.09 (184)	0.27±0.14 (293)	0.07±0.04 (73)	0.21±0.12 (904)

Números en paréntesis indican el número de individuos capturados; *totales muestran el promedio ± desviación estándar para cada sitio o mes.

Cuadro V. Biomasa relativa de la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (gramos de trucha/m²) en cuatro sitios del Río Savegre durante marzo-julio 2014.

Mes	Sitio				TOTAL*
	1	2	3	4	
Marzo	13.49 (2914.0)	8.90 (1923.0)	8.64 (1867.1)	9.33 (2014.4)	10.09±2.28 (8718.5)
Abril	14.90 (3217.7)	6.94 (1499.0)	7.75 (1673.4)	9.47 (2045.1)	9.77±3.58 (8435.2)
Mayo	9.38 (2026.4)	6.49 (1401.9)	10.78 (2327.5)	0.67 (145.5)	6.83±4.48 (5901.1)
Junio	5.80 (1252.0)	3.83 (828.2)	9.42 (2034.4)	13.66 (2950.7)	8.18±4.33 (7065.3)
Julio	8.59 (1854.4)	2.17 (467.7)	16.50 (3562.8)	5.98 (1291.0)	8.31±6.06 (7175.9)
TOTAL*	10.43±3.72 (11264.3)	5.67±2.66 (6119.8)	10.62±3.47 (11465.2)	7.82±4.84 (8446.7)	8.63±3.63 (37296.0)

Números en paréntesis indican el peso total capturado; *totales muestran el promedio ± desviación estándar para cada sitio o mes.

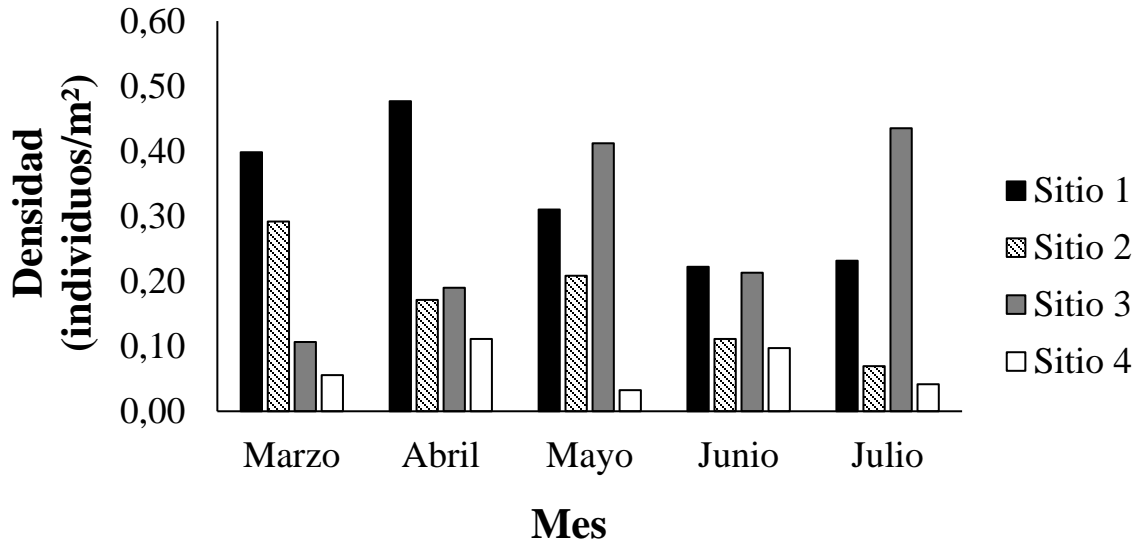


Fig. 5. Captura por unidad de área (individuos/m²) de truchas arcoíris *Oncorhynchus mykiss* en cuatro sitios del Río Savegre entre marzo-julio 2014.

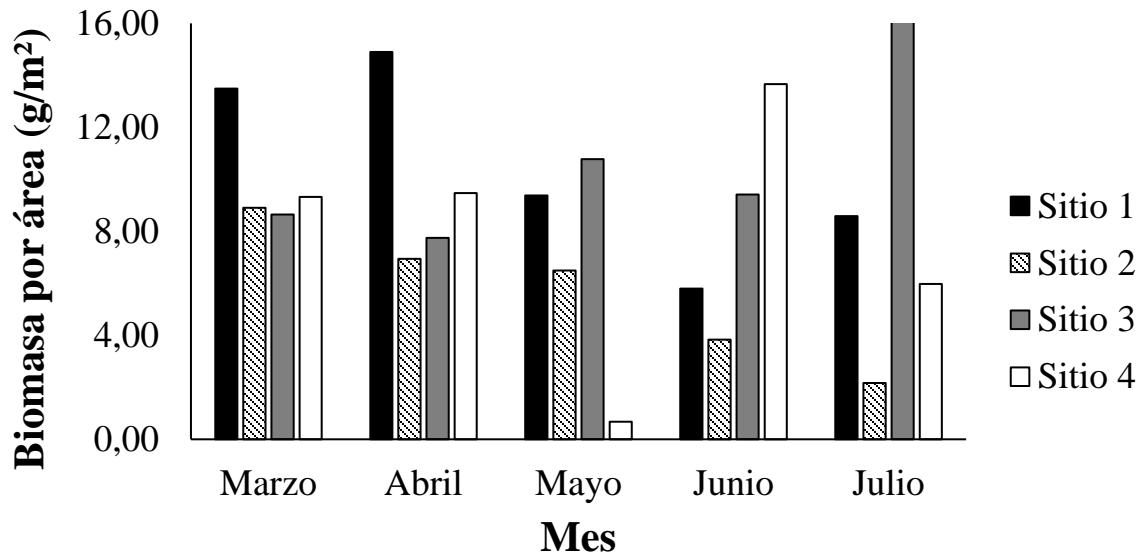


Fig. 6. Biomasa por unidad de área (g/m²) de truchas arcoíris *Oncorhynchus mykiss* en el Río Savegre entre marzo-julio 2014.

5.2.2. Estructura de tallas

Las truchas variaron en un rango de tamaño desde 2.2 a 43.6 cm L_T (promedio \pm D.E.: 15.0 ± 5.7 cm) (Fig. 7), y en un rango de peso de 0.05 a 910.00 g P_T (promedio \pm D.E.: 55.2 ± 107.5 g). Las truchas más pequeñas se encontraron en los sitios aguas arriba (sitios 1 y 2), mientras que en los sitios 3 y 4 (aguas abajo) se capturaron las truchas de mayor tamaño (Fig. 8). En el sitio 1, las truchas variaron entre 2.5 – 22.7 cm L_T (promedio \pm D.E.: 14.5 ± 2.9 cm), en el sitio 2 entre 2.2 – 24.2 cm L_T (promedio \pm D.E.: 14.3 ± 3.4 cm), en el sitio 3 entre 7.3 – 33.3 cm L_T (promedio \pm D.E.: 13.5 ± 5.0 cm) y en el sitio 4 entre 7.3 – 43.6 L_T (promedio \pm D.E.: 21.9 ± 10.5 cm). El promedio de talla fue significativamente distinto entre sitios (Kruskal Wallis, $\chi^2=89.43$, g.l.=3, $p<0.01$). De acuerdo a las comparaciones de Tukey y Kramer (Test de Nemenyi) se encontraron diferencias en la talla promedio entre todos los pares de sitios ($p<0.01$), con la excepción de la talla promedio entre los sitios 1 y 2 ($p>0.05$).

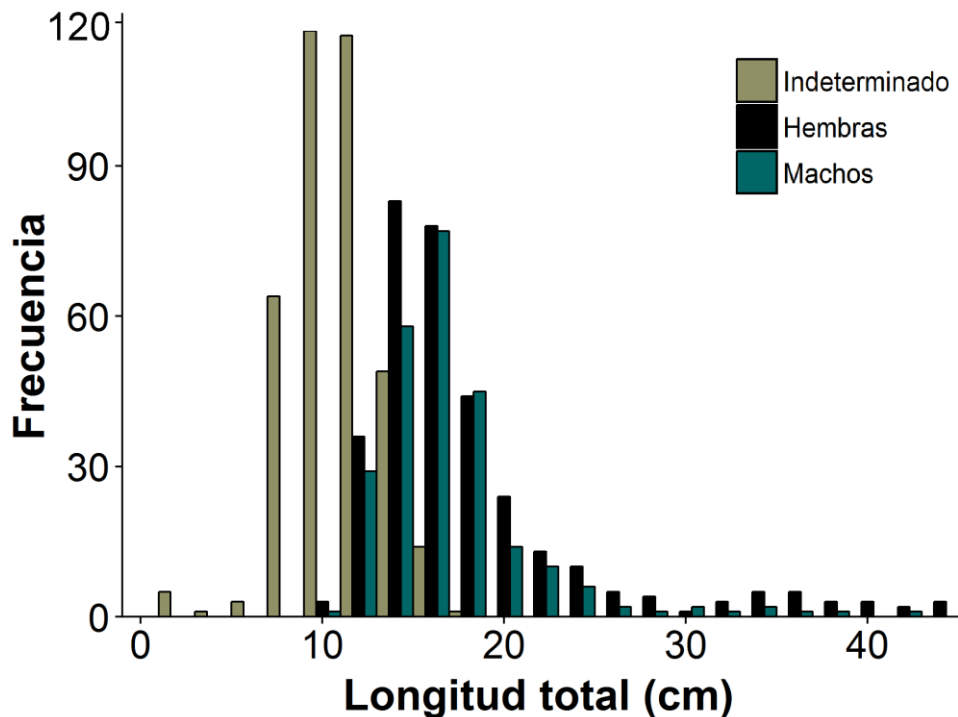


Fig. 7. Distribución de la frecuencia de tallas (cm) por sexo de las truchas arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (n=946) capturadas en el Río Savegre entre marzo-julio 2014.

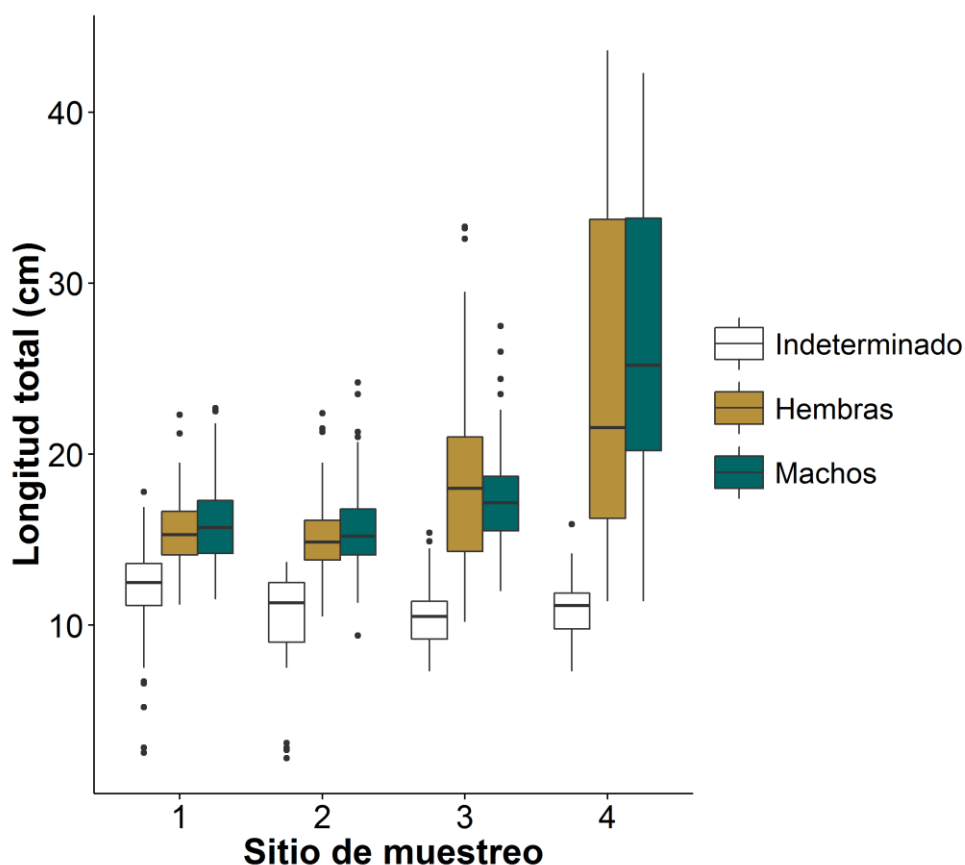


Fig. 8. Diagramas de caja de la longitud total (cm) por sexo de las truchas capturadas en cuatro sitios del Río Savegre entre marzo-julio 2014.

5.2.3. Estructura de sexos y estadios de madurez sexual

Un 39.1% de las truchas analizadas ($n = 946$) fueron individuos de sexo indeterminado (2.2 – 17.8 cm L_T ; 0.05 – 48.6 g P_T); 34.4% fueron hembras (10.2 – 43.6 cm L_T ; 11.3 – 910.0 g P_T); y un 26.5% machos (9.4 – 42.3 cm L_T ; 9.9 – 800.0 g P_T). La proporción sexual de la captura general estuvo inclinada hacia hembras, encontrándose una proporción significativa de 1.3:1 ($\chi^2 = 9.51$, g.l. = 1, $p = 0.002$). Sin embargo, la proporción sexual fue similar en el sitio 1 ($\chi^2 = 1.37$, g.l. = 1, $p > 0.05$) y en el sitio 2 ($\chi^2 = 3.70$, g.l. = 1, $p > 0.05$). En los sitios aguas abajo, la proporción sexual sí se inclinó al número de hembras. En el sitio 3, la proporción de hembras a machos fue de 1.7:1 ($\chi^2 = 7.90$, g.l. = 1, $p = 0.005$), y en el sitio 4 fue de 3.9:1 ($\chi^2 = 28.93$, g.l. = 1, $p < 0.001$). En cuanto a estadios de

madurez, se encontraron 265 individuos (28%) en estadio I, 243 individuos (25.7%) en estadio II, 40 (4.2%) en estadio III, 17 (1.8%) en estadio IV, y 11 truchas (1.2%) en estadio V (Fig. 9); el restante 39.1% corresponde a los individuos de sexo indeterminado (estadio 0). Los rangos de tamaño de las truchas en estadio I variaron entre 9.4-25.2 cm L_T (promedio \pm D.E.: 15.0 ± 2.7 cm), en estadio II entre 11.4-33.3 cm L_T (17.1 ± 2.9 cm), en estadio III entre 13.3-36 cm L_T (23.0 ± 5.3 cm), en estadio IV variaron entre 24.2-43.6 cm L_T (37.2 ± 5.1 cm), y en estadio V el rango de tamaño fue de 30.5-43.5 cm L_T (36.4 ± 4.0 cm) (Fig. 9).

Se encontraron tanto machos como hembras en estadio de recuperación después de eventos de desove (estadio V; Fig. 9). Los individuos en recuperación variaron entre los 30.5-43.5 cm L_T y los 360-860 g P_T . Todos los individuos en recuperación fueron capturados en el sitio 4 (aguas abajo), durante los meses de mayo a julio. Este resultado indica una reproducción natural de la trucha arcoíris en el Río Savegre, y es necesario un muestreo anual para definir correctamente los periodos de desove de la especie.

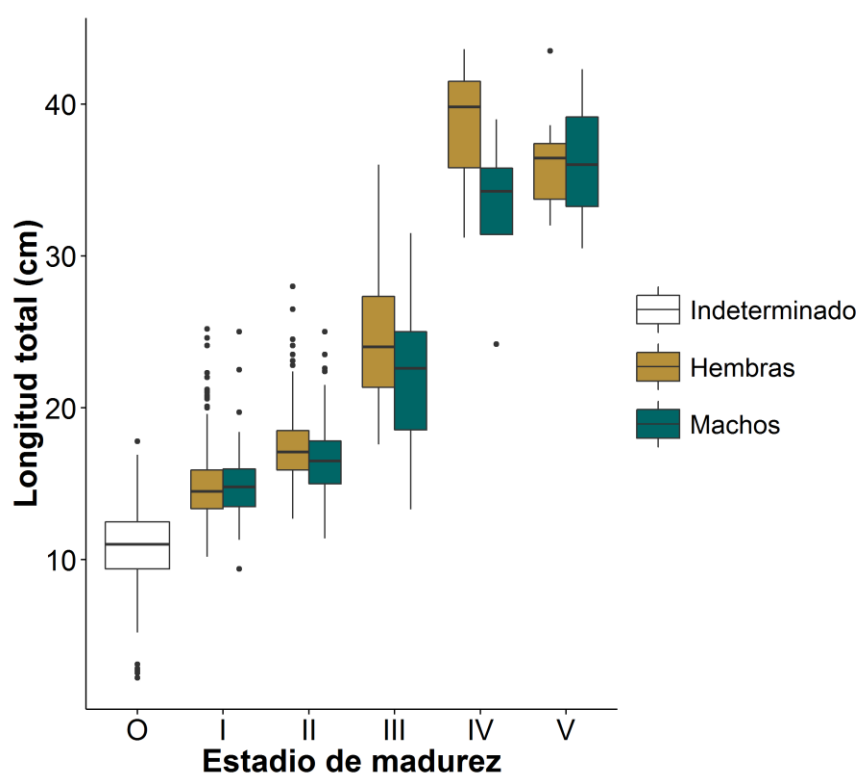


Fig. 9. Diagramas de caja de las tallas (cm) por sexo según estadio de madurez de truchas arcoíris en el Río Savegre entre marzo-julio 2014.

5.3. Descripción de la dieta de truchas arcoíris en el Río Savegre

5.3.1. Composición general de la dieta

En total se analizaron 219 estómagos de individuos entre los 2.2-43.6 cm L_T (Fig. 10) y los 3.6-910.0 g P_T . Todos los estómagos analizados contuvieron presas, no se encontró ningún estómago vacío. La curva de acumulación de presas indica que el número de estómagos analizados fue adecuado para describir la dieta de la especie en general (Fig. 11a). El número de presas por estómago varió entre 2 y 1083 (promedio \pm D.E.: 132.13 ± 139.18 presas). En total se contabilizaron 28,937 presas, pertenecientes a 121 taxa (identificados al nivel taxonómico más bajo posible). Los insectos acuáticos (principalmente larvas de Diptera y Trichoptera), moluscos y anfípodos fueron las presas más importantes en la dieta de las truchas (Fig. 12). Según el %N, seis grupos de macroinvertebrados acuáticos, conjuntamente, contribuyeron en más del 95% a la dieta (en orden decreciente): dípteros acuáticos (58.1%), anfípodos (11.4%), gastrópodos (11.4%), tricópteros (10.9%), efemerópteros (2.5%) y anélidos (1.3%). Otros grupos encontrados fueron presas terrestres, principalmente Coleoptera, Hymenoptera y Hemiptera; ácaros acuáticos, restos de truchas, bivalvos y platelmintos, entre otros (Cuadro VI). Dentro de los dípteros acuáticos, principal grupo de presas encontradas, las larvas de Chironomidae aportaron un 37.1% y las pupas de Diptera (principalmente de Chironomidae) un 16.5% a la dieta de las truchas (Cuadro VI). Sin embargo, es necesaria la examinación de más estómagos para alcanzar los números de presa esperados según los estimadores de riqueza de presas Chao1 y Chao2 (Cuadro VII).

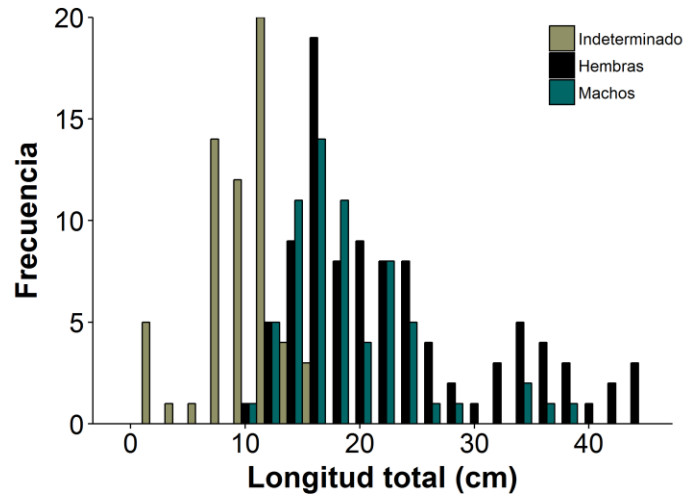


Fig. 10. Distribución de la frecuencia de tallas (cm) por sexo de las truchas arcoíris *Oncorhynchus mykiss* (n=219) que incluidas en el análisis de contenido estomacal (Río Savegre, marzo-julio 2014).

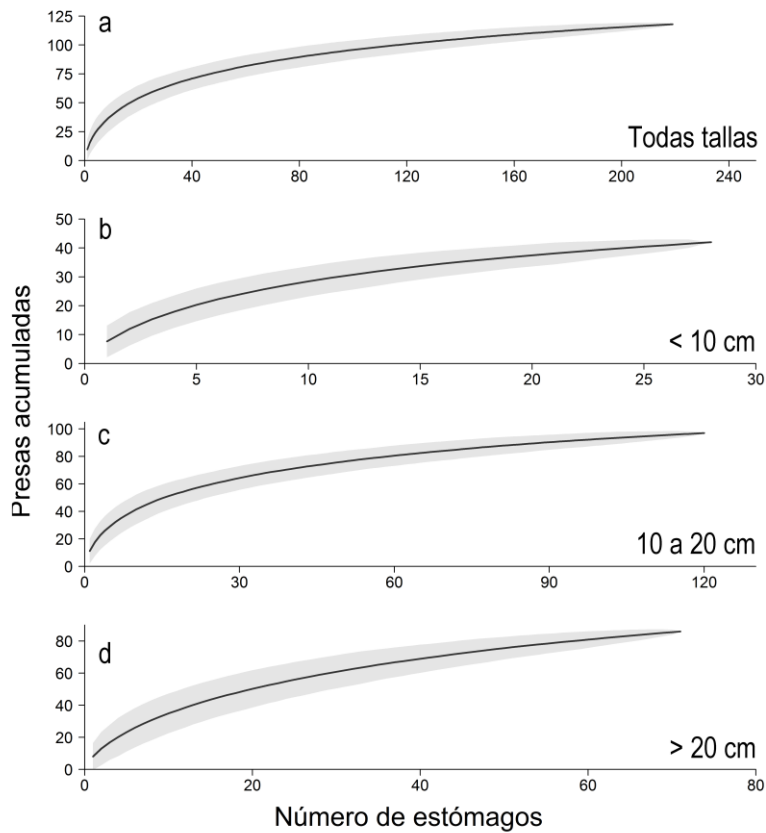


Fig. 11. Curvas de acumulación de presas consumidas por truchas *Oncorhynchus mykiss* para: (a) todos los individuos analizados, (b) individuos menores de 10 cm LT; (c) individuos entre 10-20 cm LT; y (d) individuos mayores de 20 cm LT. Río Savegre, marzo-julio 2014.

Cuadro VI. Composición de la dieta la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* por frecuencia de ocurrencia (%FO), abundancia específica de presas (%PN) e índice numérico (%N), según clases de talla de longitud total (I: >10 cm, II: 10-20 cm, III: >20 cm) en el Río Savegre (marzo-Julio 2014).

Grupo taxonómico	Total (n=219)			Clase I (n=28)			Clase II (n=120)			Clase III (n=71)		
	%FO	%PN	%N	%FO	%PN	%N	%FO	%PN	%N	%FO	%PN	%N
Acari: Hydrachnidia	26.03	2.11	0.55	25.00	2.81	0.70	39.17	2.04	0.80	4.23	1.59	0.07
Amphipoda: Hyalellidae	67.58	16.88	11.41	53.57	12.06	6.46	58.33	9.00	5.25	88.73	26.79	23.78
Annelida	21.92	5.82	1.28	14.29	2.01	0.29	20.83	2.20	0.46	26.76	11.40	3.05
Hirudinea	5.94	2.65	0.16	3.57	2.08	0.07	3.33	0.91	0.03	11.27	3.59	0.40
Oligochaeta	17.81	6.28	1.12	10.71	1.98	0.21	17.50	2.45	0.43	21.13	12.52	2.65
Insectos sin determinar	9.13	1.56	0.14	--	--	--	11.67	1.24	0.15	8.45	2.30	0.19
Insectos acuáticos	98.63	72.91	71.92	100.00	86.25	86.25	100.00	86.70	86.70	95.77	43.10	41.28
Coleoptera	14.16	1.47	0.21	10.71	1.83	0.20	19.17	1.29	0.25	7.04	2.06	0.14
Elmidae	1.37	1.70	0.02	--	--	--	1.67	1.03	0.02	1.41	3.03	0.04
Psephenidae	0.91	1.13	0.01	3.57	1.67	0.06	0.83	0.60	0.00	--	--	--
Ptilodactylidae	4.57	1.92	0.09	7.14	1.92	0.14	4.17	2.54	0.11	4.23	0.89	0.04
Staphylinidae	7.76	1.11	0.09	--	--	--	12.50	0.95	0.12	2.82	2.29	0.06
Collembola	3.65	0.97	0.04	3.57	3.03	0.11	5.83	0.68	0.04	--	--	--
Diptera	95.89	60.63	58.14	100.00	69.76	69.76	100.00	70.70	70.70	87.32	37.02	32.33
Athericidae	0.46	0.56	0.00	--	--	--	0.83	0.56	0.00	--	--	--
Blephariceridae	1.83	1.23	0.02	7.14	0.54	0.04	--	--	--	2.82	1.93	0.05
Ceratopogonidae	8.22	1.39	0.11	14.29	1.85	0.26	10.83	1.20	0.13	1.41	2.13	0.03
Chironomidae	94.06	39.42	37.08	96.43	46.23	44.58	99.17	46.28	45.89	84.51	22.75	19.23
Chironomidae emergente	1.37	5.17	0.07	--	--	--	--	--	--	4.23	5.17	0.22

Cuadro VI.

(Continuación)

Grupo taxonómico	Total (n=219)			Clase I (n=28)			Clase II (n=120)			Clase III (n=71)		
	%FO	%PN	%N	%FO	%PN	%N	%FO	%PN	%N	%FO	%PN	%N
Empididae	47.49	2.22	1.05	53.57	3.49	1.87	61.67	1.94	1.19	21.13	2.34	0.49
Empididae emergente	11.87	3.08	0.37	10.71	6.75	0.72	16.67	2.45	0.41	4.23	3.57	0.15
Muscidae	0.91	1.02	0.01	3.57	0.76	0.03	0.83	1.28	0.01	--	--	--
Psychodidae	30.14	2.31	0.70	28.57	4.56	1.30	44.17	1.89	0.84	7.04	3.07	0.22
Pupas Diptera	85.84	19.24	16.52	92.86	21.69	20.14	95.00	20.07	19.07	67.61	15.95	10.78
Simuliidae	44.29	4.57	2.02	39.29	2.02	0.79	60.83	4.91	2.99	18.31	4.78	0.88
Tabanidae	0.46	0.30	0.00	--	--	--	0.83	0.30	0.00	--	--	--
Tipulidae	9.59	1.93	0.19	3.57	0.76	0.03	7.50	2.22	0.17	15.49	1.81	0.28
Ephemeroptera	55.71	4.47	2.49	32.14	5.94	1.91	71.67	3.89	2.78	38.03	5.85	2.22
Baetidae	53.42	4.13	2.21	32.14	5.75	1.85	68.33	3.46	2.37	36.62	5.68	2.08
Leptohiphidae	10.05	2.84	0.28	3.57	1.67	0.06	14.17	2.96	0.42	5.63	2.60	0.15
Insectos sin determinar	2.74	3.40	0.09	--	--	--	4.17	3.81	0.16	1.41	1.36	0.02
Lepidoptera: Crambidae	1.37	1.56	0.02	--	--	--	0.83	1.25	0.01	2.82	1.71	0.05
Odonata: Cordulegastridae	0.46	7.69	0.04	--	--	--	--	--	--	1.41	7.69	0.11
Trichoptera	89.50	12.17	10.89	89.29	15.99	14.28	98.33	12.97	12.76	74.65	8.58	6.40
Hydrobiosidae	11.87	1.76	0.21	3.57	1.85	0.07	12.50	1.39	0.17	14.08	2.29	0.32
Hydropsychidae	8.68	3.47	0.30	--	--	--	11.67	3.92	0.46	7.04	2.22	0.16
Hydroptilidae	76.26	11.03	8.41	82.14	16.78	13.78	91.67	10.98	10.07	47.89	7.32	3.51
Lepidostomatidae	26.94	4.29	1.15	--	--	--	24.17	4.88	1.18	42.25	3.71	1.57
Leptoceridae	3.65	1.49	0.05	--	--	--	5.00	1.09	0.05	2.82	2.69	0.08
Pupa Trichoptera	23.29	3.01	0.70	17.86	2.41	0.43	26.67	2.74	0.73	19.72	3.83	0.75
Trichoptera	1.83	1.81	0.03	--	--	--	1.67	3.01	0.05	2.82	0.61	0.02
Trichoptera emergentes	1.83	1.29	0.02	--	--	--	3.33	1.29	0.04	--	--	--

Cuadro VI.

(Continuación)

Grupo taxonómico	Total (n=219)			Clase I (n=28)			Clase II (n=120)			Clase III (n=71)		
	%FO	%PN	%N	%FO	%PN	%N	%FO	%PN	%N	%FO	%PN	%N
Mollusca	53.88	21.37	11.52	32.14	4.68	1.50	47.50	9.38	4.46	73.24	37.41	27.40
Bivalvia: Sphaeriidae	1.37	11.05	0.15	--	--	--	0.83	2.63	0.02	2.82	15.26	0.43
Gastropoda	53.88	21.09	11.37	32.14	4.68	1.50	47.50	9.34	4.44	73.24	36.82	26.97
Hydrobiidae	0.46	1.82	0.01	--	--	--	--	--	--	1.41	1.82	0.03
Physidae	53.42	21.15	11.30	32.14	4.68	1.50	47.50	9.32	4.43	71.83	37.29	26.78
Planorbidae	2.74	2.08	0.06	--	--	--	0.83	1.27	0.01	7.04	2.25	0.16
Platyhelminthes	3.65	0.66	0.02	--	--	--	3.33	0.46	0.02	5.63	0.86	0.05
Presas terrestres	57.99	4.69	2.72	50.00	9.59	4.80	61.67	3.53	2.18	54.93	5.13	2.82
Araneae	4.11	0.90	0.04	--	--	--	5.83	0.76	0.04	2.82	1.39	0.04
Babosas	0.46	0.93	0.00	--	--	--	--	--	--	1.41	0.93	0.01
Coleoptera	26.48	2.61	0.69	7.14	6.61	0.47	32.50	2.17	0.70	23.94	3.17	0.76
Diptera	12.33	1.60	0.20	3.57	2.08	0.07	15.83	1.55	0.25	9.86	1.65	0.16
Hemiptera	27.40	2.02	0.55	17.86	2.51	0.45	31.67	1.50	0.48	23.94	3.02	0.72
Hymenoptera	23.74	2.59	0.61	25.00	7.98	2.00	26.67	1.47	0.39	18.31	2.43	0.45
Dermaptera	2.28	2.31	0.05	--	--	--	0.83	4.35	0.04	5.63	1.79	0.10
Insectos sin determinar	9.59	1.92	0.18	10.71	4.77	0.51	8.33	1.13	0.09	11.27	1.83	0.21
Psocoptera	0.46	1.42	0.01	--	--	--	0.83	1.42	0.01	--	--	--
Lepidoptera	7.31	1.98	0.14	--	--	--	4.17	2.94	0.12	15.49	1.54	0.24
Myriapoda	1.37	3.60	0.05	--	--	--	0.83	1.67	0.01	2.82	4.57	0.13
Thysanoptera	4.57	4.05	0.18	14.29	9.06	1.29	5.00	0.71	0.04	--	--	--
Restos y huevos de trucha	0.91	48.79	0.45	--	--	--	--	--	--	2.82	48.79	1.37

Cuadro VII. Número de categorías de presa encontradas en la dieta de las truchas arcoíris, y estimadores de riqueza de presas. Chao1 retorna un valor de riqueza de presas estimado a partir de la matriz de abundancia de presas, mientras Chao2 retorna un valor a partir de la matriz de incidencia.

Clase de talla	Observado	Chao1	Chao2
Todas	121	150	142.5
<10 cm L _T	43	56.08	58.33
10-20 cm L _T	99	121.5	115.89
>20 cm L _T	86	106.17	116

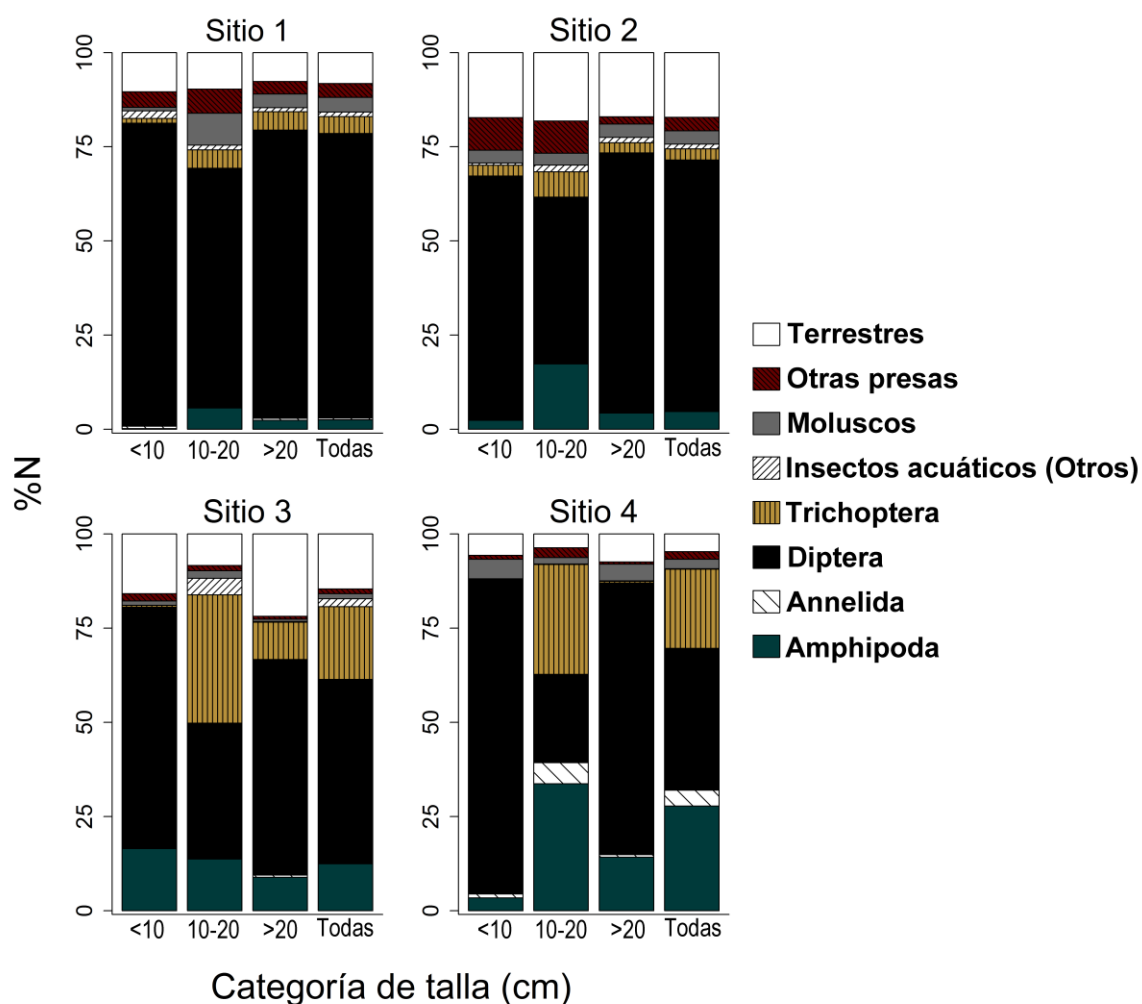


Fig. 12. Composición de la dieta (%N) de las truchas *Oncorhynchus mykiss* por sitio de muestreo según categorías de talla, Río Savegre, marzo-julio 2014.

5.3.2. Cambios ontogénicos y espaciales en la dieta

Debido a que existió mucho traslape entre tallas según el estadio de madurez, los cambios ontogénicos en la dieta de las truchas se examinaron por clases de talla y no por estadio de madurez. Las clases de talla definidas fueron: a) Clase I, truchas menores de 10 cm L_T , b) Clase II, entre 10-20 cm L_T , y c) Clase III, truchas mayores a 20 cm L_T . Las curvas de acumulación muestran que el número de muestra fue adecuado para describir la dieta de las tres categorías de tallas (Fig. 11b-d). El número promedio de presas por estómago fue diferente entre las clases de tallas (Kruskal Wallis, $\chi^2=14.88$, $gl=2$, $p<0.01$). Según las comparaciones a posteriori del Test de Nemenyi utilizando el método Tukey, las diferencias en el promedio fueron distintas entre las truchas de la clase de talla I con las truchas de las clases de talla II ($p<0.05$), y entre las de la clase de talla II con la III ($p<0.05$). Donde se esperaban más cambios, entre las truchas más pequeñas (clase I) con las truchas más grandes (clase III) no hubo diferencias significativas en la cantidad de presas ($p>0.05$).

Todas las clases de talla se alimentaron principalmente de insectos acuáticos, aunque las de la clase III (truchas >20 cm L_T) aumentaron su ingesta de anfípodos y moluscos (Fig. 12). Dicha disminución en la importancia de insectos acuáticos en la dieta de las truchas más grandes fue más evidente en los sitios 3 y 4 (Fig. 12). Sin embargo, el nMDS no muestra diferencias claras en la composición de la dieta ni entre sitios (Fig. 13a) ni entre tallas (Fig. 13b). Como se mencionó anteriormente, la mayor cantidad de truchas de talla grande se encontraron en los sitios aguas abajo, y por lo tanto el número de estómagos de truchas de tamaño clase III analizados para los sitios 1 y 2 es escaso (Fig. 13). De igual forma, las truchas de talla pequeña (<10 cm L_T), están poco representadas en los sitios aguas abajo, principalmente en el sitio 4. A pesar de que el nMDS no muestra diferencias, el análisis PERMANOVA sí resulta significativo para la dieta entre sitios de muestreo y entre categorías de talla (Cuadro VIII).

El análisis SIMPER muestra que entre 7 y 10 grupos taxonómicos fueron responsables por al menos el 70% de las diferencias de la dieta entre los sitios (Fig. 14). Las principales diferencias entre la dieta de los sitios aguas arriba (1 y 2) con la dieta observada en el sitio más aguas abajo (4), siempre estuvieron principalmente influenciadas por una mayor abundancia de larvas de quironómidos en los sitios aguas arriba, y una mayor

abundancia de anfípodos en el sitio aguas abajo. Además de los anfípodos, los gastrópodos fueron también más abundantes en la dieta de las truchas capturadas en los sitios aguas abajo. De manera contraria, los simúlidos tendieron a ser más importantes en la dieta de los sitios aguas arriba, similar a las larvas de Chironomidae. Las presas terrestres y las efímeras Baetidae fueron en general más abundantes en los sitios aguas arriba, aunque aportan un menor porcentaje a las diferencias entre sitios. Otros grupos que aportaron al porcentaje de diferencia fueron las pupas de Diptera, los tricópteros Hydroptilidae, dípteros de la familia Empididae, entre otros, pero no muestran patrones claros entre sitios (Fig. 14).

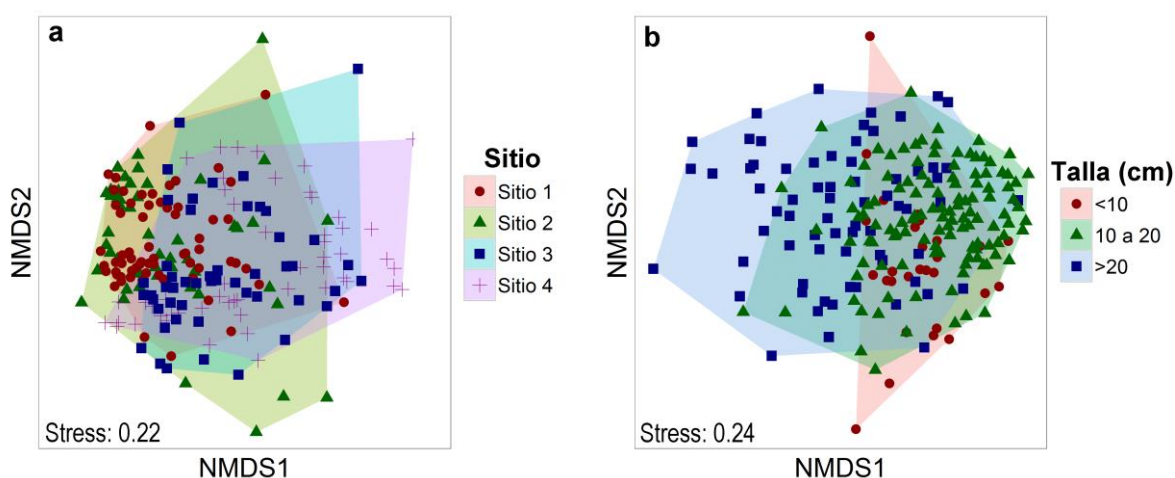


Fig. 13. Escalamiento no métrico multidimensional (nMDS) de la composición de la dieta de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) por sitio de muestreo (a) y categoría de talla (b) en el Río Savegre (marzo-julio 2014). Cada punto representa un estómago analizado.

Cuadro VIII. Resultados del análisis de varianza permutado (PERMANOVA) de la dieta de las truchas arcoíris *Oncorhynchus mykiss* en el Río Savegre.

Fuente de variación	g.l.	SS	MS	Pseudo-F	P(perm)
Sitio	3	4.1566	1.38552	14.4362	0.001***
Categoría de talla	2	1.9326	0.96628	10.0680	0.001***
Sitio* Categoría de talla	6	0.7395	0.12325	1.2842	0.203
Residuales	207	19.8669	0.09598		

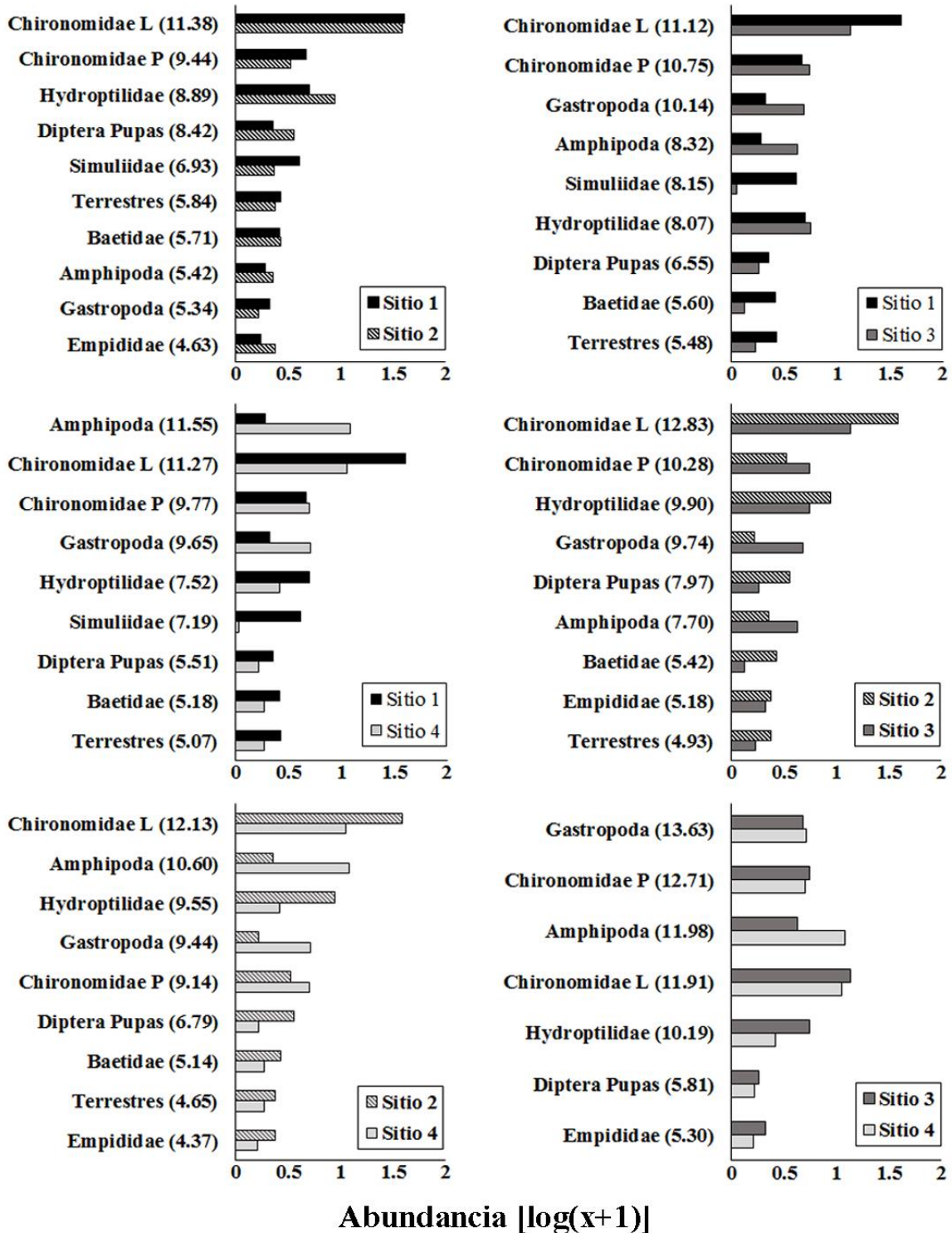


Fig. 14. Promedio de la abundancia de las presas que más contribuyeron a la disimilitud entre la dieta de las truchas por sitio según el análisis SIMPER. Los valores entre paréntesis indican el porcentaje de contribución de cada grupo taxonómico a la disimilitud, en orden decreciente.

5.3.3. Selectividad de presas

5.3.3.1. Abundancia relativa de grupos funcionales alimenticios en el ambiente

La abundancia de los grupos funcionales de los macroinvertebrados recolectados en el ambiente mostró diferencias entre sitios. La abundancia relativa de recolectores y filtradores disminuyeron en los sitios aguas abajo (sitios 3 y 4) con respecto a los sitios aguas arriba (sitios 1 y 2); mientras los organismos raspadores y fragmentadores (dentro de los cuáles se incluyen los detritívoros) aumentaron aguas abajo (Fig. 15). Los depredadores mostraron proporciones bajas. Los filtradores mostraron una tendencia a disminuir en el ambiente conforme se descendió en el río.

5.3.3.2. Abundancia relativa de grupos funcionales alimenticios en la dieta

Tomando en cuenta todos los estómagos analizados por sitio, es decir, sin distinguir por clase de talla, el principal grupo funcional alimenticio encontrado en los estómagos de las truchas fue el de los raspadores. Este resultado se obtuvo en todos los sitios, a excepción del sitio 4, donde la proporción de raspadores fue similar a la de recolectores (Fig. 15). Los organismos fragmentadores no mostraron un patrón de cambio claro en la dieta entre sitios, pero en el ambiente mostraron un aumento aguas abajo. De forma similar a lo observado en el ambiente, en la dieta los depredadores mostraron abundancias bajas, y los filtradores tendieron a disminuir en los sitios aguas abajo comparado a los sitios agua arriba.

5.3.3.3. Índice de Selectividad (L)

Los promedios del índice de selectividad lineal mostraron que las truchas pequeñas (<10 cm) seleccionaron grupos de macroinvertebrados raspadores en los sitios 1 y 2 (Fig. 16). Además, estas truchas no seleccionaron presas recolectoras (excepto en el sitio 3 donde el índice fue cercano a cero) ni fragmentadoras. Las truchas pequeñas (<10 cm) fueron omitidas del análisis de selectividad en el sitio 4, debido al bajo número de muestra ($n = 3$)

y alta variabilidad de los datos. El bajo número de estómagos analizados para el sitio 4 está relacionado con la baja abundancia de truchas pequeñas en ese sitio, como se mostró en la estructura de tallas por sitio de muestreo (Fig. 8). Las truchas de tamaño intermedio (10-20 cm) y grande (>20 cm) mostraron patrones similares de selectividad (Fig. 16), con la excepción del grupo de los recolectores en algunos sitios. En los sitios 1 y 2, las truchas intermedias no seleccionaron a los recolectores y fragmentadores, y seleccionaron a los raspadores.

Para tres de los cinco grupos funcionales alimenticios propuestos, el índice de selectividad en general no mostró ni selectividad ni evasión. En general, los valores del índice para los grupos filtradores y fragmentadores no difirieron de cero en ninguna de las clases de talla ni sitios. Con la excepción del sitio 2, donde las clases de tamaños pequeño e intermedio mostraron valores levemente negativos para el grupo de filtradores. En el caso de los depredadores, el índice también mostró valores similares a cero, con la excepción de tallas intermedias, que mostraron algunos valores de selectividad positiva hacia este grupo, pero de todas formas cercanos a cero.

Por lo tanto, los principales cambios se observaron en los grupos de los recolectores y raspadores. El índice de selectividad indica que hay una mayor selectividad por los recolectores en los sitios aguas abajo (hay una tendencia a un aumento en el índice en los sitios aguas abajo). De forma contraria, hay una tendencia a que el índice de los raspadores disminuya en los sitios aguas abajo, pasando de la selectividad positiva por este grupo en los sitios aguas arriba, al no diferir significativamente de cero en los sitios aguas abajo (Fig. 16). Estos cambios en la selectividad mostrados por sitio, reflejan nuevamente que la composición y abundancia del ensamblaje de macroinvertebrados varía por sitio.

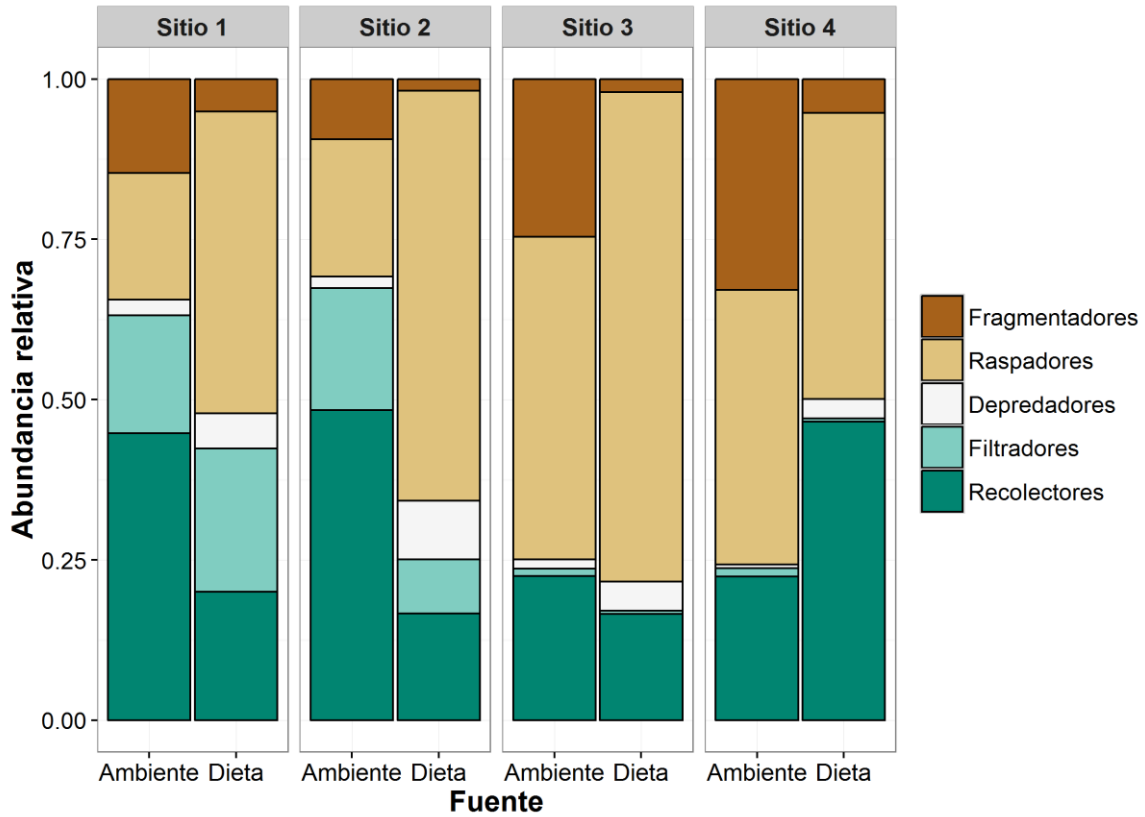


Fig. 15. Composición por sitio de muestreo de los grupos funcionales alimenticios de los macroinvertebrados acuáticos encontrados en el ambiente como posibles presas y en la dieta de la trucha arcoíris en el Río Savegre (marzo-julio 2014).

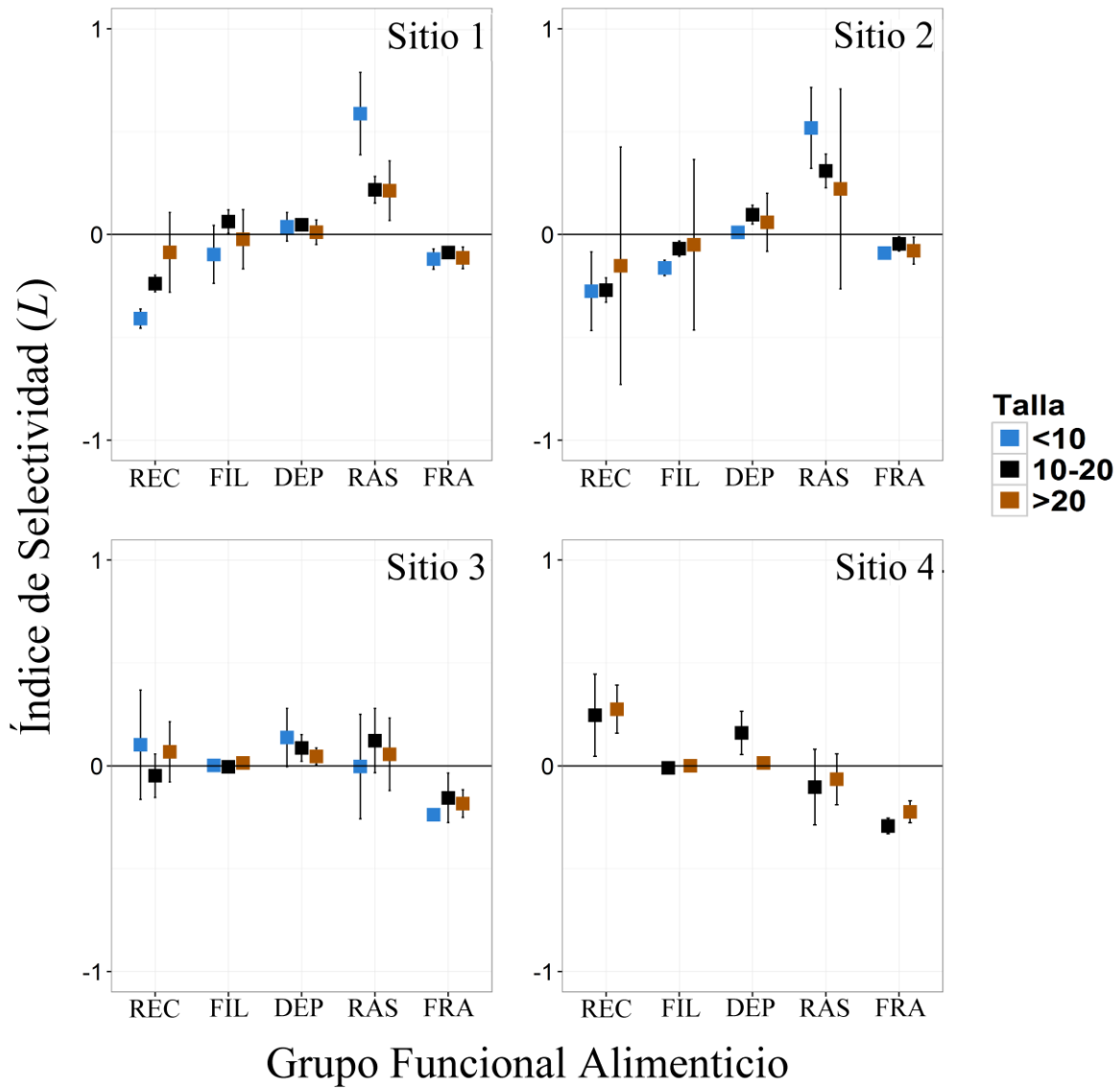


Fig. 16. Promedio ($\pm 95\%$ intervalos de confianza) del Índice de Selectividad (L) de la dieta de la trucha arcoíris, *Oncorhynchus mykiss*, hacia los grupos funcionales alimenticios en el Río Savegre, San Gerardo de Dota, Costa Rica, marzo-julio 2014.

6. DISCUSIÓN

6.1. Composición y abundancia del ensamble de macroinvertebrados acuáticos como posibles presas disponibles para las truchas en el Río Savegre

El presente estudio muestra diferencias en la composición y abundancia de macroinvertebrados acuáticos según el gradiente altitudinal del Río Savegre. Los anélidos y los moluscos son los grupos que aumentan su abundancia en los sitios aguas abajo, mientras los insectos son más abundantes en los sitios aguas arriba, tendencia observada en todos los microhábitats. La riqueza de especies en el Río Savegre fue similar en los microhábitats de vegetación y rápidos, mientras el microhábitat con menor riqueza fue el de remansos. Es ampliamente conocido que la composición de los macroinvertebrados bentónicos está influenciada principalmente por la calidad del sustrato y la velocidad de corriente (Pringle *et al.*, 1988; Statzner *et al.*, 1988). Se ha planteado que los rápidos, al contener sustratos de tamaño variado que permiten la retención de detrito en espacios intersticiales, son ambientes con mayor heterogeneidad y que pueden, por lo tanto, resultar más estables y resistentes al barrido producto de cambios repentinos en el caudal (Minshall, 1984; Resh *et al.*, 1988). Por su parte, los ambientes con vegetación bajo el agua también proveen a los macroinvertebrados refugio y soporte en caso de cambios de caudal. Por esa razón algunos trabajos han argumentado que ambientes como los rápidos y la vegetación sostienen una mayor diversidad que microhábitats con características físicas menos heteróneas y más susceptibles al barrido por efecto de la descarga, como es el caso de los remansos por sus sustratos más inestables (Minshall, 1984).

Otros estudios han demostrado que existe un cambio en la composición del río de acuerdo a un gradiente altitudinal, por cambios en características ambientales del río como velocidad, ancho, profundidad y una serie de parámetros físico-químicos (e.g. Molina *et al.*, 2008). Sin embargo, otros aspectos pueden haber influido en que se encontraran diferencias entre los sitios río arriba con los de río abajo en el segmento de 5 km que abarcó este estudio. Uno de ellos es la contaminación acuática, aspecto que debe estudiarse con más detalle en el Río Savegre. San Gerardo de Dota es un sitio turístico creciente, con desarrollo de hoteles, restaurantes y albergues de montaña (Cruz-Conejo *et al.*, 2012), los cuales

usualmente no poseen plantas de tratamiento adecuadas para sus aguas residuales. Otro aspecto importante es que la zona en estudio es uno de los sitios del país con mayor producción de truchas. El principal aporte a la contaminación por la actividad de acuicultura se da por el descarte de desechos en forma de materia orgánica, principalmente en forma de desechos metabólicos y alimento no consumido por los peces (Islam, 2005). Las heces y la orina aumentan los niveles de amonio, lo que genera un aumento en la DBO. Otros desechos incluyen bacterias, patógenos y antibióticos que se incluyen en la dieta, lo que puede causar problemas serios por la introducción al medio silvestre de patógenos exóticos (Liu *et al.*, 2009).

Los efectos mencionados que la acuicultura y el mal manejo de aguas residuales pueden ejercer sobre el río, deben definitivamente aportar a las diferencias encontradas en la composición y abundancia del ensamble de macroinvertebrados en el gradiente altitudinal del Río Savegre. Una de las consecuencias de la contaminación por materia orgánica es la selección de la biota, desapareciendo las especies sensibles y predominando pocas especies tolerantes en altas abundancias. En este caso los caracoles Physidae y las lombrices (Cuadro II), parecen ser las especies más tolerantes a la contaminación orgánica. La contaminación orgánica hace que se vaya gastando el oxígeno disuelto en el agua; sin embargo, al tratarse de un río turbulento la reposición superficial de oxígeno es más elevada que en otros ríos sin estas condiciones, por lo que una medición de un punto crítico de oxígeno, como lo detalla el modelo de Streeter & Phelps (1925) se dificulta en este caso. Esto hace difícil las mediciones de métodos indirectos para determinar la cantidad de materia orgánica presente en el río, como la DBO, por ejemplo. Esta situación conlleva a que probablemente haya que recurrir a otros aspectos ligados a la contaminación, tales como estudios microbianos o un análisis más exhaustivo que incluya los sedimentos además de la columna de agua. La contaminación con desechos domésticos y agrícolas son una fuente importante de nutrientes y son la causa más importante de eutrofización en ríos, que finalmente puede causar problemas de desoxigenación en el fondo (Roldán, 2008), de ahí que un análisis de sedimentos sea tan importante. El único estudio en el país sobre los efectos de los centros truchícolas en la calidad del agua fue desarrollado también en las aguas del Río Savegre (Retana-López, 2005), analizando proyectos de acuicultura pioneros en el momento del estudio. El estudio de Retana-López (2005) señala que los índices de

calidad de aguas utilizados (WQI, que toma en cuenta parámetros físico-químicos y coliformes fecales, y BMWP, que utiliza macroinvertebrados acuáticos como indicadores) revelaron que las aguas después de ser utilizadas por estanques con truchas son de una calidad media a contaminada. La fuente principal de deterioro de la calidad de aguas se debió principalmente a un aumento en la turbidez, nitratos, fosfatos, amonio, materia orgánica, patógenos, sólidos totales y temperatura.

Por otro lado, varios estudios han sugerido la importancia de entender los patrones de distribución de la comunidad que alberga a la especie introducida (Lodge, 1993; Shea & Chesson, 2002). Las características de la comunidad nativa son igualmente importantes en el posible impacto de la introducción que las características de la especie que se introduce (Lodge, 1993). De esta forma, una misma especie introducida en dos sitios distintos, puede tener efectos muy diferentes en cada uno dependiendo de las características de dónde se introduce. De ahí la importancia de caracterizar la comunidad de las presas de las que la trucha arcoíris puede potencialmente alimentarse en el Río Savegre. Una comunidad acuática con menor número de niveles tróficos de depredadores, puede tener implicaciones importantes cuando se introduce una especie no nativa. El alto impacto que ejercen actualmente las especies exóticas en islas, sugiere que las comunidades con menos depredadores (y menor diversidad) son más susceptibles tanto a la invasión como a ser modificadas por dicha invasión, debido a que las especies nativas están menos adaptadas a múltiples competidores y depredadores (Elton, 1958; Vermeij, 1991; Lodge, 1993). Este es un punto importante a tomar en cuenta cuando se analiza el posible efecto de las truchas en los ríos de altitud de nuestro país que, como se ha venido mencionando, originalmente estaban desprovistos de fauna íctica depredadora.

6.2. Densidad, estructura de tallas, sexos y estadios de madurez de la población de truchas arcoíris en el Río Savegre

Irwin (1984) marcó y recapturó truchas arcoíris durante marzo y abril de 1983 en los ríos Ciruelas y Sarapiquí, en la provincia de Heredia. Similar a lo encontrado en el presente trabajo, dicho estudio encontró que los juveniles se encontraron río arriba, mientras las truchas más grandes se encontraron río abajo, probablemente por el hecho de que los juveniles tienden a establecerse río arriba durante algún tiempo antes del primer desove. Los peces adultos usualmente migran río abajo después del desove y exhiben un comportamiento de territorialidad, lo cual intensifica dicha dispersión entre clases de talla (Irwin, 1984). Esta segregación de clases de talla es un comportamiento establecido para los salmónidos, los cuales tienden a realizar migraciones aún en pequeños segmentos de río (Boughton *et al.* 2009). Otro aspecto a considerar, es que el bajo número de individuos de tallas menores a 10 cm (clase I) pudo haber sido muy bajo debido a que no se dio un esfuerzo de captura dirigido a estas tallas, y estas truchas pequeñas fueron capturadas ‘accidentalmente’ durante el muestreo con red D de macroinvertebrados acuáticos, principalmente en microambientes de vegetación sumergida, donde además el muestreo con atarraya se dificulta.

Aún no es claro como es el movimiento de las truchas en el Río Savegre. Futuros estudios podrían usar radio telemetría o marcaje-recaptura para entender mejor el comportamiento y ecología espacial de las truchas en el Río Savegre. Por ejemplo, las truchas recolectadas en el sitio aguas abajo (sitio 4), sitio donde se encontró la mayor cantidad de truchas de tallas grandes, posiblemente no puedan nadar aguas arriba, ya que este sitio se encuentra después de la catarata conocida como ‘La Piedra del Refugio’. Aguas abajo del sitio 4, se encuentra la catarata del Savegre, la cual constituye una barrera física para la especie. Es necesario un muestreo aguas abajo de esta catarata para determinar hasta qué altitud mínima llegan las truchas en la cuenca.

La mayor parte de las truchas capturadas en el Río Savegre se encontraron en las primeras etapas de desarrollo. La proporción de hembras a machos reportada en el estudio de Irwin (1984) para los ríos Ciruelas y Sarapiquí fue de 1.3:1, indicando un número similar entre machos y hembras, a diferencia del presente estudio donde en general se

observó una proporción sesgada al número de hembras (pero proporción sexual fue similar en los sitios aguas arriba). En los ríos Ciruelas y Sarapiquí, unos pocos individuos se encontraron desovando activamente o recientemente gastados. Según Irwin (1984), los meses de marzo a abril son los últimos de la época del desove, la cual se calcula que comienza en enero; en el Savegre se encontraron individuos post-desove a partir de mayo. Este resultado de Irwin (1984) apoya lo observado en el Río Savegre, y por lo tanto ambos estudios indican que la trucha arcoíris tiene la capacidad de reproducirse naturalmente en Costa Rica.

Las diferencias encontradas en los rangos de tallas de los distintos estadios de madurez, por ejemplo, truchas grandes con gónadas poco desarrolladas, probablemente se deban a distintos eventos de introducción de truchas con diferentes características genéticas y hormonales. Por su gran importancia económica, las truchas arcoíris han sido ampliamente manipuladas hormonal y cromosómicamente. La inhibición de la maduración en acuicultura tiene gran importancia desde el punto de vista comercial, ya que la esterilidad de los peces previene la degradación de la calidad de la carne y posibilita que la energía usada para la maduración se convierta en energía utilizada para el crecimiento. La ventaja principal de la manipulación cromosómica es el uso de la energía metabólica para crecimiento en lugar de desarrollo gonadal (Utter *et al.*, 1983). Las truchas arcoíris son tolerantes a las manipulaciones cromosómicas en estadios tempranos del desarrollo (Thorgaard, 1992). Diferentes protocolos térmicos y de choques de presión han sido aplicados para producir peces triploides y tetraploides, induciendo la retención de un segundo cuerpo polar o alterando la primera división temprana en el embrión (clivaje) (Thorgaard, 1992). Las características reproductivas de las hembras triploides son la razón principal de interés en las truchas arcoíris (Lincoln & Scott, 1984). Las hembras triploides tienen un desarrollo gonadal y niveles de hormonas sexuales juveniles residuales. Mientras las hembras diploides normales alcanzan la madurez sexual, las triploides mantienen la apariencia y calidad de la carne (Bye & Lincoln, 1986). Los peces triploides son estériles, pero los machos triploides pueden exhibir maduración de caracteres secundarios y pueden producir espermatozoides aneuploides. Sin embargo, los machos triploides muestran una mejor producción de carne que machos diploides (Thorgaard, 1992). Como consecuencia, las hembras triploides son las más deseadas para acuicultura (Lincoln & Scott, 1984).

Dado que la truchicultura en San Gerardo de Dota se inició a inicios de la década de 1960 de forma directa en el río, y que los resultados de esta tesis muestran la presencia tanto de machos y hembras adultos capaces de desovar, no se puede descartar la posibilidad de una población que derive de aquellas primeras y posteriores truchas introducidas directamente al río. Es posible que las truchas originalmente introducidas al río (o descendientes) hayan llegado a mezclarse con las truchas provenientes de los estanques, las cuales únicamente desde hace algunos años reciben el tratamiento certificado para producir únicamente hembras. Sin embargo, el procedimiento de producir solamente hembras no es cien por ciento efectivo, y en la zona del Macizo de la Muerte es posible conseguir huevos no certificados por INCOPESCA, es decir, semilla que proviene de cultivos caseros donde no se realiza el protocolo y los alevines pueden resultar machos o hembras. Esta semilla es conocida por los acuicultores locales como “semilla criolla”, y se caracteriza por un menor precio. Sin embargo, la diferencia de precio ha ido disminuyendo, y cada vez son más los truchicultores de la zona del Macizo de la Muerte que prefieren la semilla certificada por INCOPESCA, debido a que conciben mejores resultados económicos por una mayor producción de carne de las truchas (Hernández, 2016 comm. pers.). Un estudio de genética de poblaciones en las truchas del Río Savegre es necesario para caracterizar todos los posibles orígenes de las truchas que actualmente habitan el río.

Un muestreo a largo plazo en el Río Savegre es necesario para determinar si la población de truchas continúa creciendo. Hasta que no se tomen las medidas necesarias para prevenir los escapes de truchas de los estanques de cultivo, se puede asumir que la población continúa en crecimiento, principalmente, por el hecho de que la pesca directa en el río es considerada ilegal, aunque es una actividad que sí se realiza a pequeña escala.

6.3. Descripción de la dieta de la trucha arcoíris

6.3.1. Composición general de la dieta

Los salmónidos son depredadores muy agresivos con altas demandas energéticas (Elliot & Hurley, 2000), que pueden alimentarse tanto de invertebrados como vertebrados (insectos acuáticos, crustáceos, peces y anfibios). Los casos de introducción de especies depredadoras, en particular, han tenido efectos devastantes en los ecosistemas nativos (Cox & Lima, 2006). Esto porque, en general, los depredadores pueden influenciar la estructura de la comunidad en múltiples niveles tróficos a través de una combinación de efectos directos e indirectos en cascadas de control desde arriba hacia abajo (top-down). El entendimiento del rol funcional de un depredador en el sistema es crucial para el manejo de la introducción y posible invasión de un depredador como la trucha arcoíris (Shelton *et al.* 2016).

Los salmónidos se encuentran entre los peces depredadores mayormente introducidos alrededor del mundo, y usualmente modifican los ensamblajes de depredadores de donde se han introducido (Townsend, 2003). En muchas circunstancias, los salmónidos introducidos ejercen un rol funcional que es distinto al de los depredadores nativos, observándose cambios a nivel de comunidad. En Nueva Zelanda, por ejemplo, la trucha café (*Salmo trutta*) ha reemplazado galaxídeos nativos (*Galaxias* spp.) en muchos ríos y quebradas (Townsend & Crowl, 1991). Al tener comportamientos de forrajeo distintos, su impacto se ha extendido más allá del reemplazo de los peces nativos, causando cambios en la estructura de la composición de presas, y finalmente modificando la red alimenticia de los cuerpos de agua (Townsend, 2003). En algunos sitios de Sudáfrica, las truchas consumen principalmente invertebrados terrestres; sin embargo, en otros sitios de ese mismo país, las truchas se alimentan en gran parte de insectos acuáticos emergentes, afectando tanto la estructura trófica del río como la del ecosistema terrestre aledaño (Jackson *et al.*, 2016).

Los resultados encontrados en este trabajo muestran altas abundancias de ciertas presas en los estómagos (pupas de Diptera, por ejemplo), pero bajas abundancias en el muestreo que analizó la composición y abundancia de macroinvertebrados acuáticos

disponibles en el ambiente. Varias razones principales pueden haber aportado a las diferencias entre la dieta y el muestreo de macroinvertebrados, entre ellas: 1) el método de muestreo de macroinvertebrados utilizado, 2) la ausencia de una comparación entre la dieta de las truchas con la del proceso de deriva (el transporte con la corriente de organismos, en dirección aguas abajo), y/o 3) la selectividad en la dieta realmente influencia la densidad de sus presas, provocando cambios significativos en la composición de macroinvertebrados en el río. A continuación, se analizan dichos escenarios.

La técnica de muestreo con red D es un método semi-cuantitativo, donde se muestrea el hábitat por tiempo y no por área, siendo susceptible a variaciones introducidas por la persona que realiza el muestreo (Maue & Springer, 2008). Existen también zonas del río donde el muestreo se dificulta, principalmente en los rápidos. El tipo de red utilizada también es un aspecto importante a considerar, ya que las diferencias entre un tipo de red y otra pueden ser de hasta un 20% del total de la fauna encontrada (Stein *et al.*, 2008). Por lo tanto, existe un posible sesgo en el muestreo de acuerdo al tipo de red y tamaño de poro de la red.

Otra de las causas que puede haber aportado diferencias entre las abundancias proporcionales de ciertos grupos entre la dieta y el ambiente, es la falta de comparación con datos de deriva. La deriva se compone de macroinvertebrados bentónicos que por accidente o para desplazarse a otros sitios se arrastran con la corriente, río abajo. Un 16% de los estómagos contenía rocas y un 28% contenía musgo, indicando que las truchas del Río Savegre sí se alimentan directamente del bentos. Sin embargo, se conoce claramente que parte de la dieta de las truchas se compone de la deriva, variando la importancia relativa de este componente en la dieta según el lugar, hora del día, presencia de otros depredadores y cambios ontogénicos.

La periodicidad de invertebrados bénticos en la deriva es un fenómeno reportado en una gran variedad de sistemas lóticos alrededor del mundo (Allan, 1995). Un estudio realizado en quebradas de bajo orden rodeadas por bosque primario en el Caribe de Costa Rica en un gradiente altitudinal marcado (30 - 2700 msnm), mostró que la deriva tuvo un comportamiento periódico a través del día (Pringle & Ramírez, 1998). En los sitios estudiados a 30, 50 y 700 msnm la densidad de organismos en deriva fue mayor durante la noche que el día, pero en los sitios ubicados a 1800 y 2700 msnm no se observó dicho

cambio periódico (Pringle & Ramírez, 1998). En general, se ha planteado la hipótesis de que la mayor actividad nocturna de la deriva está relacionada con la presencia de depredadores visuales como peces, que representan una gran fuente de mortalidad para los insectos acuáticos que se incorporan a la deriva durante el día (Flecker, 1992). Sin embargo, las causas del fenómeno de periodicidad pueden ser múltiples y se han propuesto diferentes hipótesis además de evitar la depredación, como por ejemplo búsqueda de sitios con mejor disponibilidad de alimento u oxígeno, o por accidente al perder su agarre al sustrato (ver revisión en Brittain, & Eikeland, 1988). Por lo tanto, la ausencia de periodicidad observada por Pringle & Ramírez (1998) en los sitios de estudio a mayor altitud pudo deberse no sólo a la ausencia de peces en esos sitios, sino también a otros factores que varían con el gradiente altitudinal, como temperatura y factores hidrológicos (Brewin & Ormerod, 1994).

Aún no es claro si existe un patrón de periodicidad en la deriva de invertebrados en el Río Savegre o no. Sin embargo, es un estudio necesario si se pudiera comparar con sitios de la cuenca de similar altitud, pero sin truchas. Basándose en las hipótesis del efecto de depredadores en el proceso de deriva, es posible suponer cambios en los patrones de deriva de los ríos originalmente desprovistos de peces después de la introducción de una especie depredadora. Por ejemplo, Flecker (1992) observó un patrón de periodicidad en la actividad de deriva al anochecer, en quebradas con peces depredadores visuales en Los Andes (y una ausencia de periodicidad en ausencia de peces), similar al encontrado por Pringle & Ramírez (1998) para Costa Rica. Sin embargo, la mayor densidad de insectos en deriva durante la noche sí se observó en quebradas andinas originalmente desprovistas de fauna íctica, pero con truchas arcoíris introducidas. A partir de este resultado, Flecker (1992) sugirió un cambio evolutivo rápido en el comportamiento de deriva de los invertebrados (utilizando la efímera *Baetis* sp. como unidad de estudio) en respuesta a la introducción de un depredador exótico. Experimentalmente demostró, además, que los picos nocturnos de deriva se mantuvieron incluso cuando las truchas se removieron del sitio, sugiriendo que la actividad nocturna ha surgido como una respuesta de comportamiento fija hacia la presión de depredación. Por lo tanto, determinar posibles cambios en el proceso de deriva producto de la introducción de la trucha en el Río Savegre es un aspecto fundamental para entender de mejor manera el rol trófico y posible impacto de las truchas.

Muchas de las pupas encontradas en los estómagos de la trucha arcoíris, podrían haber sido obtenidas directamente de la columna de agua y no del fondo. La alimentación de las truchas sobre pupas de Diptera, que representaron un total de 16.5 %N en la composición general de la dieta, y sobre otros insectos acuáticos a punto de emerger (como tricópteros, principalmente de la familia Hydroptilidae), sugiere que las truchas pueden estar afectando los subsidios de origen acuático que aportan energía al ecosistema terrestre aledaño.

Algunos experimentos han demostrado que los disturbios de un hábitat pueden tener efectos drásticos en ecosistemas adyacentes (Nakano *et al.*, 1999; Baxter *et al.*, 2005). Por ejemplo, un estudio en Asia demostró que la introducción de la trucha arcoíris reestructuró la cadena trófica tanto en quebradas como en el bosque, interrumpiendo la disponibilidad de presas de un sistema a otro recíprocamente (Baxter *et al.*, 2004). Los datos de Baxter *et al.* (2004) mostraron que la presencia de la trucha arcoíris ocasionó una disminución del 35% de los insectos acuáticos emergentes, lo que a su vez resultó en una disminución del 65% de las arañas riparias de la familia Tetragnathidae, cuya dieta depende en gran medida de las capturas de insectos acuáticos emergentes. Además de las implicaciones a las que estos cambios conllevan, el hecho de que se dieran en un período de apenas seis semanas sugiere que la introducción de la trucha en este sitio ha tenido algunas consecuencias negativas en el ecosistema.

A diferencia del caso de la introducción de la trucha arcoíris en el Río Savegre, originalmente desprovisto de fauna íctica, el estudio de Baxter *et al.* (2004) se desarrolló en un río donde existía una especie nativa (*Salvelinus malma*), de la misma familia y hábitos similares a la trucha arcoíris. La introducción de la trucha arcoíris reemplazó la dieta de la especie de pez nativa (insectos terrestres que caen al agua), ocasionando que la especie nativa comenzara a alimentarse de insectos acuáticos raspadores de algas del fondo. Lo anterior tuvo serias implicaciones. Al disminuir la cantidad de raspadores de algas se dio un aumento en la biomasa de algas (aumento de clorofila-a y perifiton) y disminuyó la biomasa de insectos acuáticos emergiendo de la quebrada al bosque. El conocimiento adquirido sobre biología de invasiones sugiere que las especies introducidas que llenan roles ecológicos únicos no presentes en las comunidades que reciben a la especie pueden tener los mayores impactos (Lodge, 1993). Sin embargo, Baxter *et al.* (2004) demostraron

que la invasión de un pez muy relacionado y funcionalmente similar a la especie nativa puede tener también efectos fuertes en el ecosistema. Así, por la modificación en el comportamiento de forrajeo de otra especie, la trucha arcoíris ocasionó una cascada trófica que redujo la densidad de consumidores desde la zona ribereña (Baxter *et al.*, 2004).

Estudios interesantes se podrían llevar a cabo con aves dependientes de ambientes acuáticos de ríos de altitud de Costa Rica como *Serpophaga cinerea* (Tyrannidae) y *Cinclus mexicanus* (Cinclidae), los cuales se observan cazando insectos acuáticos en la zona del Macizo de la Muerte. Estas aves pueden estar bajo un efecto de competencia fuerte con las truchas, sin embargo, esto aún no se ha demostrado. En otros casos ya se ha documentado el traslape en la dieta de la trucha arcoíris y aves, no solo por el consumo de insectos acuáticos emergentes sino también por la alimentación sobre otros grupos de invertebrados. Por ejemplo, en lagos de la Patagonia originalmente desprovistos de fauna íctica, se ha demostrado el traslape en la dieta de truchas y el ave críticamente amenazada *Podiceps gallardoi* (Podicipedidae), ya que ambas se alimentan principalmente de anfípodos en dichos lagos. Por lo tanto, la presencia de las truchas puede generar competencia que desfavorece la supervivencia de *P. gallardoi* (Lancelloti *et al.*, 2015). En Costa Rica, queda por determinar el traslape en la dieta de aves como *S. cinerea* y *C. mexicanus*, sobre todo porque estas aves probablemente definen mejor al depredador tope nativo en la red trófica de ríos de altitud desprovistos de fauna íctica nativa, como es el caso del Savegre.

Además de insectos acuáticos emergentes, parte de la deriva se compone también de insectos terrestres que caen al agua. La importancia del carbono terrestre en los sistemas dulceacuícolas es un hecho ampliamente reconocido (Carpenter *et al.*, 2005; Cole *et al.*, 2006). Estudios en ríos de pequeño tamaño han demostrado que los subsidios terrestres pueden incluso mantener de forma directa los niveles tróficos más altos, particularmente a través del uso de presas terrestres por los peces (Cloe & Garman, 1996; Baxter *et al.*, 2005; Marcarelli *et al.*, 2011). Sin embargo, el carbono terrestre también se puede acumular en los peces a través de vías secundarias, como la depredación sobre invertebrados acuáticos que se alimentan de materia orgánica de origen terrestre, sea particulada o disuelta.

El nicho trófico, entendido como la suma de todas las interacciones de dieta entre una especie consumidora y sus presas (Post, 2002), puede ser descrito adecuadamente cuando se combinan diferentes métodos de medición. En peces, los análisis de contenidos

estomacales combinados con el uso de isótopos estables, han demostrado describir de forma propicia el nicho trófico de un individuo a diferentes escalas temporales, permitiendo detectar patrones en el uso de los recursos (Hyslop, 1980; Thomas & Crowther, 2015). La técnica de isótopos permitiría un muestreo no letal de algunos grupos animales nativos de la zona, por ejemplo, se podrían utilizar plumas de las aves mencionadas anteriormente, y de esta forma entender mejor el rol trófico de las truchas a una mayor escala. El uso de marcadores isotópicos podría generar datos de alimentación que abarquen un rango de tiempo mayor al que provee el análisis de contenido estomacal, para así determinar la importancia de grupos de presas de fácil digestión y difícil cuantificación, como anélidos, por ejemplo.

En conclusión, y como se discute más adelante, el bajo consumo de presas terrestres implica que las truchas están seleccionando presas acuáticas, lo que puede repercutir en la cadena trófica del río. El hecho que estén consumiendo estadios de insectos a punto de emerger (como pupas de Diptera) sugiere que parte de la dieta la obtienen de la deriva, y que las truchas pueden tener repercusiones en la cadena trófica del ecosistema terrestre aledaño. Estos temas deben ser tratados en futuras investigaciones para ampliar el conocimiento de los impactos de la trucha en los sistemas acuáticos de altitud del país.

6.3.2. Cambios espaciales y ontogénicos en alimentación

El cambio principal observado entre clases de talla fue la disminución de insectos en la dieta de las truchas de mayor longitud, con un aumento en el consumo de anfípodos y moluscos (Cuadro VI, Fig. 12). Este cambio se dio principalmente en truchas de los sitios 3 y 4. Por lo tanto, es posible que más que un cambio en la dieta por talla, este resultado refleje más bien las condiciones del ensamblaje de macroinvertebrados acuáticos disponibles por sitio. Si se analiza la composición de la dieta de las truchas de tamaños intermedios (clase II: 10-20 cm), que son las mejor representadas en número de muestra para todos los sitios, se observa un aumento en la ingesta de anfípodos en los sitios 3 y 4. Esto sugiere que los cambios observados corresponden más a cambios espaciales que ontogénicos. Es considerable también el aumento en el consumo de anélidos en el sitio 4.

Sin embargo, el patrón de consumo de moluscos no es tan claro para las truchas de la clase II, aumenta en el sitio 3 y disminuye en el sitio 4.

Sin embargo, algunos cambios sí fueron más determinados por la talla. Los restos de trucha únicamente se encontraron en organismos de la clase de talla III (>20 cm). El canibalismo ha sido ampliamente documentado en salmónidos, particularmente en truchas arcoíris, donde los especímenes más grandes se pueden alimentar de los más pequeños (e.g. Kido *et al.*, 1999). En otros estudios, también se ha documentado un cambio en el tamaño de las presas que selecciona la trucha arcoíris según su tamaño. Las truchas más pequeñas suelen evitar los sitios de alimentación de truchas más grandes para evitar depredación y reducir la competencia, alimentándose entonces en microhábitats alternativos (Di Prinzio *et al.*, 2013). Arismendi *et al.* (2011) también reportaron un cambio ontogénico en la dieta de las truchas, desde pequeños invertebrados hasta la piscivoría y tamaños mayores de presa al incrementar el tamaño.

Queda además pendiente determinar los cambios temporales en la dieta de las truchas en el Río Savegre. Por ejemplo, en ríos de los Andes de la Patagonia, Buria *et al.* (2009) encontraron que las truchas se alimentaron con mayor intensidad en primavera y verano y durante las horas del día, demostrando esto último que las truchas son depredadores visuales. Probablemente esos cambios temporales sean menos marcados en los ríos del Macizo de la Muerte, al mantener condiciones ambientales más estables. Otros estudios han demostrado a nivel poblacional en ríos de bajo orden, que la trucha arcoíris muestra diferentes estrategias alimenticias a través del año, siendo ampliamente flexible y cambiando su amplitud de nicho (e.g. Arismendi *et al.*, 2011; Di Prinzio *et al.*, 2013). De acuerdo a Amundsen (1995), la flexibilidad alimenticia depende de varios factores como las características de las presas (como movilidad, tamaño, patrón de actividad, facilidad de digestión, modo de fijarse al sustrato o camuflaje), así como por cambios estacionales en las fuentes de subsidio, disponibilidad y abundancia de presas. De acuerdo a la plasticidad alimenticia, las truchas pueden utilizar diversos recursos oportunamente, lo que suma al éxito que las truchas suelen tener en los ecosistemas que se introducen.

6.3.3. Selectividad de presas

La función ecológica de una población en los procesos ecosistémicos es el resultado de sus actividades y mecanismos utilizados para consumir los recursos alimenticios (Wallace & Webster, 1996). Cummins (1973) y Cummins & Klug (1979) introdujeron el uso de grupos funcionales de alimentación como una herramienta para facilitar el uso de macroinvertebrados acuáticos en estudios de procesos ecosistémicos. La clasificación combina características morfológicas (e.g. especializaciones de piezas bucales) y mecanismos de comportamiento usados por los macroinvertebrados cuando consumen alimento (Cummins & Klug, 1979). La tendencia observada en todas las clases de talla de seleccionar organismos raspadores, principalmente en los sitios aguas arriba (sitios 1 y 2), puede tener implicaciones importantes en la dinámica del Río Savegre (Figs. 15-16). Los raspadores son organismos que consumen recursos que crecen sobre sustratos removiéndolos con sus partes bucales, que están adaptadas para cortar partículas fuertemente adheridas a rocas u otros sustratos. Se alimentan de algas adheridas y biofilms compuestos de bacterias, hongos, algas y su matriz de polisacáridos. Al alimentarse de algas estos consumidores primarios tienen efectos importantes en la producción primaria, influyendo en la biomasa y composición de especies productoras (Barbee, 2005). Esto podría estar teniendo un efecto similar al determinado por Baxter *et al.* (2004), quienes demostraron que la disminución en la abundancia de organismos raspadores provocó un aumento en la biomasa de algas (aumento de clorofila-a y perifiton). La selectividad hacia organismos raspadores fue evidenciada también por Buria *et al.* (2009) en un río de los Andes patagónicos.

El índice de selectividad mostró una tendencia a que en los sitios río abajo las truchas se alimenten seleccionando recolectores, principalmente en el sitio 4 (Figs. 15-16). Los recolectores son organismos con piezas bucales modificadas para tamizar o coleccionar pequeñas partículas (<1mm) acumuladas en el fondo. Similar a los fragmentadores, los recolectores pueden consumir pequeños fragmentos de hojas, pero sus partes bucales no están equipadas para cortarlas en fragmentos más pequeños, por lo que sólo consumen ciertos tamaños de fragmentos. Funcionalmente, los recolectores juegan un rol importante en reempaquetar la materia orgánica particulada fina dentro de partículas más grandes

después de consumirlas. Suelen ser más comunes en áreas con flujos de agua menores, donde las partículas finas son más abundantes. Dentro de la dieta de las truchas en el Río Savegre, los principales grupos fragmentadores encontrados son Chironomidae y Amphipoda. Muchas subfamilias de Chironomidae son recolectoras, y además presas importantes de otros consumidores (Hershey, 1987). Además del consumo de partículas, el comportamiento de los recolectores usualmente resulta en pequeños disturbios y la resuspensión de partículas y su potencial transporte aguas abajo.

Los resultados no mostraron selección ni evasión hacia grupos filtradores ni fragmentadores. Los filtradores son organismos con adaptaciones especiales para capturar partículas directamente de la columna de agua. Estas adaptaciones incluyen la construcción de redes de filtración (e.g. Hydropsychidae) o la presencia de partes bucales modificadas (e.g. Simuliidae). La función de este grupo es remover partículas de la columna de agua, reduciendo la exportación de partículas hacia aguas abajo y aumentando la eficiencia in situ de aprovechamiento de recursos. Por su parte, los fragmentadores cortan o mastican piezas de plantas vivas o muertas, incluyendo hojas y madera. La principal función de este grupo es la descomposición de partículas grandes de materia vegetal a partículas más pequeñas que pueden ser transportadas aguas abajo o quedar disponibles para otros consumidores (Wallace & Webster, 1996). También permiten que los nutrientes estén disponibles para los consumidores microbianos (Díaz-Villanueva *et al.*, 2012). En general, se consideran consumidores de materia orgánica particulada gruesa y productores de materia orgánica particulada fina. Los fragmentadores que se alimentan de materia orgánica en descomposición se consideran detritívoros o barrenadores en madera. A pesar de que el índice de selectividad no mostró selectividad hacia estos grupos, también están siendo consumidos, y su remoción tiene efectos sobre la dinámica trófica del río.

Un punto importante a considerar respecto al consumo de fragmentadores, es que en el Río Savegre se evidenció un aumento en la abundancia relativa de este grupo (representado en los sitios aguas abajo como un aumento en la cantidad de lombrices) (Figs. 2, 15). Sin embargo, en la dieta este grupo no mostró un cambio claro respecto al sitio de muestreo. Como observación no cuantificable, el número de lombrices en un estómago de trucha es difícil de determinar debido a su rápida descomposición al carecer de exoesqueleto fuerte como el de otros macroinvertebrados. Muchos de los estómagos

provenientes de los sitios aguas abajo en el muestreo eran fácilmente reconocibles por su olor, y por contener gran cantidad de líquido viscoso que muy seguramente provenía de la descomposición de lombrices. Por otro lado, Buria *et al.* (2009) argumentan que la ausencia de selectividad hacia los fragmentadores puede estar asociada con los hábitats que utilizan estos organismos al alimentarse principalmente de materia orgánica atrapada bajo los sustratos bénticos, un microhábitat comúnmente mencionado como refugio contra la depredación por peces (Bechara *et al.*, 1993).

Las estrategias alimenticias de los raspadores, depredadores y fragmentadores involucra una mayor movilidad (búsquedas activas de alimento) o visitar sustratos inestables (fragmentadores en hojarasca, por ejemplo) y, por lo tanto, implica una mayor exposición a la corriente y finalmente un mayor riesgo de deriva (Tomanova *et al.*, 2006). En contraste, los organismos pueden adaptar una estrategia alimenticia como la de los recolectores, para evitar corrientes rápidas, como fue predicho por Lamouroux *et al.* (2004).

La clasificación funcional alimenticia mejora el conocimiento de la dinámica trófica de los ríos simplificando la comunidad béntica en gremios tróficos (Cummins & Klug, 1979). Para ríos de zonas templadas, el patrón de grupos alimenticios funcionales se ha relacionado al gradiente ambiental en el río (Concepto del Continuo Riverino) (Vannote *et al.*, 1980), y es actualmente utilizado en algunos sistemas de evaluación de calidad de aguas, como por ejemplo el Índice de Completitud Trófica (Pavluk *et al.*, 2000). A pesar de que cada vez se tiene mejor información sobre la ecología trófica de los ríos neotropicales, la asignación de los grupos taxonómicos a sus grupos alimenticios funcionales es un tema menos estudiado en Latinoamérica, y aún mucha de la información está basada en la clasificación existente para Norteamérica, como por ejemplo de Merritt & Cummins (1996). Sin embargo, actualmente se tiene mejor información sobre la asignación de los macroinvertebrados acuáticos a los distintos grupos funcionales alimenticios (ver revisión en Ramírez & Gutiérrez-Fonseca, 2014), aunque queda una ardua tarea por seguir mejorando este tema.

Algunos estudios han sugerido que las redes alimenticias en ríos de baja magnitud están dominadas por consumidores generalistas (e.g. Covich, 1988). Así, la mayoría de los taxones se pueden situar en al menos dos niveles tróficos (Tomanova *et al.*, 2006). Una de las razones por las que muchos organismos pueden situarse en varios grupos funcionales es

porque los ríos tropicales suelen estar sujetos a cambios impredecibles de descarga, por lo que el suministro y persistencia de un recurso en particular es bastante variable. La habilidad de explotar más de un recurso puede potencialmente mantener la estabilidad de las poblaciones a través de las fluctuaciones naturales (Hart & Robinson, 1990).

Queda por determinar cuál es la selectividad de las truchas arcoíris hacia presas terrestres, cuando se pueda comparar con datos de deriva. El comportamiento de alimentación de los peces es notoriamente plástico en la mayoría de los casos, y los patrones de dependencia hacia presas terrestres pueden variar según adaptaciones específicas de la especie o población, como respuesta a perturbaciones del ecosistema o por factores estacionales que pueden afectar la disponibilidad de presas (Erös *et al.*, 2012; Enrich *et al.*, 2015). En el estudio de Buria *et al.* (2009), los ítems terrestres constituyeron una porción minoritaria en la dieta, sugiriendo que este componente no representa un subsidio significativo, similar a lo encontrado en el presente estudio. La dependencia de presas terrestres es particularmente alta para depredadores que se orientan visualmente y por la superficie, principalmente en quebradas (Erös *et al.*, 2012; Sánchez-Hernández & Cobo, 2013), pero es claramente dependiente de la disponibilidad de recursos (Milardi *et al.*, 2016).

Sin embargo, la selección de presas puede no verse afectada únicamente por la abundancia del recurso sino también por otros mecanismos, como procesos denso-dependientes (Svanbäck & Persson, 2004). En condiciones de altas densidades de una especie, la competencia por los recursos es usualmente mayor, promoviendo una variación en el nicho trófico entre individuos y una especialización de algunos de los individuos sobre presas que son menos comunes o abundantes a nivel poblacional (Svanbäck & Persson, 2004).

El impacto de la depredación de peces en los ensamblajes de macroinvertebrados ha sido un aspecto bastante debatido (e.g. Wooster & Sih, 1995; Dahl & Greenberg, 1996). Sin embargo, no es obvio hasta el momento porqué el efecto de salmónidos sobre las presas bénticas es tan variable (Dahl, 1998). El consumo de grandes cantidades de presas terrestres en algunos sitios donde se han introducido salmónidos potencialmente puede reducir el impacto de las truchas en la comunidad béntica (aunque esto desplaza el nicho trófico de otros peces y conlleva a una serie de repercusiones ecológicas, como se ha descrito

anteriormente). Los datos del Savegre, similares a los encontrados por Buria *et al.* (2009), muestran que la conexión entre el ambiente terrestre y acuático no se da principalmente por la depredación de presas terrestres, sino más bien por la depredación de insectos de fondo, principalmente raspadores (independientemente de si estos viajan en la deriva o no, tema en el que hay que profundizar en futuros estudios en el Río Savegre). Por lo tanto, una de las conclusiones más importantes de la presente investigación, es que la trucha definitivamente ejerce un control de arriba hacia abajo en la estructura del funcionamiento de la red alimenticia acuática.

7. CONCLUSIONES

La información aquí presentada es una línea base para explorar posibles componentes del ecosistema acuático que pueden estar viendo alterados por la introducción de la trucha arcoíris, reflejando la necesidad y utilidad de estudiar la ecología trófica de las especies introducidas. La ausencia de estudios de macroinvertebrados acuáticos previos a la introducción de la trucha arcoíris en el sitio imposibilita la comparación con estados anteriores del río. Por lo tanto, es difícil hablar de impactos meramente producidos por la introducción de la trucha arcoíris. Sin embargo, a partir de los resultados obtenidos en este estudio, es factible y justificable discutir puntos importantes sobre la alimentación de las truchas que pueden afectar la comunidad acuática nativa. Las truchas arcoíris en el Río Savegre se están alimentando principalmente de insectos acuáticos, y en mayor importancia de insectos a punto de emerger. Como han demostrado otros estudios esto representa una ruptura del aporte de subsidios acuáticos hacia los ambientes terrestres. Se puede concluir que las truchas reestructuran la cadena alimenticia, ocasionando cambios desde los niveles tróficos bajos. La proporción sexual estuvo sesgada hacia el número de hembras, y el hecho de que se encontraran tanto hembras como machos adultos después de eventos de desove, hace necesario un estudio más detallado sobre su reproducción natural y patrones de movimiento en el río. Las altas abundancias de truchas, y la constante presión de nuevas colonizaciones de truchas mantenidas originalmente en estanques, generan una alerta de la necesidad de un manejo más adecuado de los centros truchícolas distribuidos en las zonas con aguas frías en nuestro país.

8. BIBLIOGRAFÍA

- Albariño, R. J. y Buria, L. M. (2011). Altered mayfly distribution due to strong interactions with alien rainbow trout in Andean streams of Patagonia. *Limnologica* **41**, 220–227.
- Allan, D. (1995). *Stream Ecology: Structure and Function of Running Waters*. London: Chapman & Hall.
- Amundsen, P. A. (1995). Feeding strategy of Arctic Charr (*Salvelinus alpinus*): general opportunist, but individual specialist. *Nordic Journal of Freshwater Research* **71**, 150–156.
- Anderson, M. J. (2001). A new method for non-parametric multivariate analysis of variance. *Austral Ecology* **26**, 32–46.
- Angradi, T. R. y Griffith, J. S. (1990). Diel feeding chronology and diet selection of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in the Henry's Fork of the Snake River, Idaho. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **47**, 199–209.
- Arismendi, L., González, J., Soto, D. y Penaluna, B. (2011). Piscivory and diet overlap between two non-native fishes in southern Chilean streams. *Austral Ecology* **37**, 346–354.
- Barbee, N. C. (2005). Grazing insects reduce algal biomass in a neotropical stream. *Hydrobiologia* **532**, 153–165.
- Bastardo, H., Infante, O. y Segnini, S. (1994). Hábitos alimenticios de la trucha arcoíris, *Oncorhynchus mykiss* (Salmoniformes: Salmonidae), en una quebrada altiandina venezolana. *Revista de Biología Tropical* **42**, 685–693.
- Baxter, C. V., Fausch, K. D., Murakami, M. y Chapman, P. L. (2004). Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology* **85**, 2656–2663.
- Baxter, C. V., Kurt, D. F. y Saunders, W. C. (2005). Tangled webs: reciprocal flows of invertebrate prey link streams and riparian zones. *Freshwater Biology* **50**, 201–220.
- Bechara, J. A., Moreau, G. y Hare, L. (1993). The impact of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) on an experimental stream benthic community: the role of spatial and size refugia. *Journal of Animal Ecology* **62**, 451–464.
- Behnke, R. (2002). *Trout and Salmon of North America*. New York: Free Press.

- Blanco, C. M. (1984). *La trucha, cría industrial*. Madrid: Ediciones Mundi-Prensa.
- Boughton, D. A., Fish, H., Pope, J. y Holt, G. (2009). Spatial patterning of habitat for *Oncorhynchus mykiss* in a system of intermittent and perennial streams. *Ecology of Freshwater Fish* **18**, 92–105.
- Boyd, C. E. (2003). Guidelines for aquaculture effluent management at the farm-level. *Aquaculture* **226**, 101–112.
- Brewin, P. A. & Ormerod, S. J. (1994). Macroinvertebrate drift in streams of the Nepalese Himalaya. *Freshwater Biology* **32**, 573–583.
- Brittain, J. E. y Eikeland, T. J. (1988). Invertebrate drift: a review. *Hydrobiologia* **166**, 77–93.
- Brown, S. C., Bizarro, J. J., Cailliet, G. M. & Ebert, D. A. (2012). Breaking with tradition: redefining measures for diet description with a case study of the Aleutian skate *Bathyraja aleutica* (Bilbert 1896). *Environmental Biology of Fishes* **95**, 3–20.
- Brown-Peterson, N. J., Wyanski, D.M., Saborido-Rey, F., Macewicz, B. J. y Lowerre-Barbieri, S. K. (2011). A standardized terminology for describing reproductive development in fishes. *Marine and Coastal Fisheries: Dynamics, Management, and Ecosystem Science* **3**, 52–70.
- Buria, L. M., Albariño, R. J., Modenutti, B. E. y Balseiro, E. G. (2009). Temporal variations in the diet of the exotic rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) in an Andean-Patagonian canopied stream. *Revista Chilena de Historia Natural* **82**, 3–15.
- Bussing, W. A. (2002). *Peces de las aguas continentales de Costa Rica*. 2da ed. San José, Costa Rica: Editorial de la Universidad de Costa Rica.
- Bye, V. y Lincoln, R. F. (1986). Commercial methods for the control of sexual maturation in rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.). *Aquaculture* **57**, 299–309.
- Cada, G., Loar, J. M. y Cox, D. K. (1987). Food and feeding of rainbow and brown trout in southern Appalachian streams. *American Midland Naturalist* **117**, 375–385.
- Carpenter, S. R., Cole, J. J., Pace, M. L., Van de Bogert, M., Bade, D. L., Bastviken, D., Gille, C. M., Hodgson, J. R., Kitchell, J. F. y Kritzberg, E. S. (2005). Ecosystem subsidies: terrestrial support of aquatic food webs from ¹³C addition to contrasting lakes. *Ecology* **86**, 2737–2750.

- Clarke, K. R. (1993). Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure. *Australian Journal of Ecology* **18**, 117–143.
- Cloe, W. y Garman, G. (1996). The energetic importance of terrestrial arthropod inputs to three warm-water streams. *Freshwater Biology* **36**, 104–114.
- Closs, G. P. y Lake, P. S. (1996). Drought, selective mortality and the coexistence of a native and introduced fish species in a Victorian intermittent stream. *Environmental Biology of Fishes* **47**, 17–26.
- Cole, J. J., Carpenter, S. R., Pace, M. L., Van de Bogert, M. C., Kitchell, J. L. y Hodgson, J. R. (2006). Differential support of lake food webs by three types of terrestrial organic carbon. *Ecology Letters* **9**, 558–568.
- Correa, C., Bravo, A. P. y Hendry, A. P. (2012). Reciprocal trophic niche shifts in native and invasive fish: salmonids and galaxiids in Patagonian lakes. *Freshwater Biology* **57**, 1769–1781.
- Covich, A. P. (1988). Geographical and historical comparisons of neotropical streams: biotic diversity and detrital processing in highly variable habitats. *Journal of the North American Benthological Society* **7**, 361–386.
- Cox, G. W. (1999). *Alien Species in North America and Hawaii: Impacts on Natural Ecosystems*. Washington: Island Press.
- Cox, J. G. y Lima, S. L. (2006). Naiveté and an aquatic-terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology & Evolution* **21(12)**, 674–680.
- Cruz-Conejo L. D., Chacón-Ureña E. y Chacón-Zúñiga, R. A. (2012). San Gerardo de Dota: En las montañas del Alto Savegre. San José, Costa Rica: Diseño Editorial.
- Cummins, K. W. (1973). Trophic relations of aquatic insects. *Annual Review of Entomology* **18**, 183–206.
- Cummins, K. W. y Klug, M. J. (1979). Feeding ecology of stream invertebrates. *Annual Review in Ecology and Systematics* **10**, 147–172.
- D'Amato, M. E., Esterhuysen, M. M., van der Waal, B. C. W., Brink, D. y Volckaert, F. A. M. (2007). Hybridization and phylogeography of the Mozambique tilapia *Oreochromis mossambicus* in southern Africa evidenced by mitochondrial and microsatellite DNA genotyping. *Conservation Genetics* **8**, 475–488.

- Dahl, J. (1998). Effects of a benthivorous and drift-feeding fish on benthic stream assemblage. *Oecologia* **116**, 426–432.
- Dahl, J. y Greenberg, L. (1996). Impact on stream benthic prey by benthic vs. drift feeding predators: a meta-analysis. *Oikos* **77**, 177–181.
- De Silva, S. S., Nguyen, T. T. T., Abery, N. W. y Amarasinghe, U. S. (2006). An evaluation of the role and impacts of alien finfish in Asian inland aquaculture. *Aquaculture Research* **37**, 1–17.
- Di Prinzio, C. Y., Miserendino, M. L. y Casaux, R. (2013). Feeding strategy of the non-native rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*, in low-order Patagonian streams. *Fisheries Management and Ecology* **2013**, 1–12.
- Díaz-Villanueva, V., Albariño, R. y Canhoto, C. (2012). Positive effect of shredders on microbial biomass and decomposition in stream microcosms. *Freshwater Biology* **57**, 2504–2513.
- Didham, R. K., Tylianakis, J. M., Hutchison, M. A., Ewers, R. M. y Gemmill, N. J. (2005). Are invasive species the drivers of ecological change? *Trends in Ecology & Evolution* **20**, 470–474.
- Domi, N., Bouquegneau, J. M. y Das, K. (2005). Feeding ecology of five commercial shark species of the Celtic Sea through stable isotope and trace metal analysis. *Marine Environmental Research* **60(5)**, 551–569.
- Eby, L. A., Roach, W. J., Crowder, L. B. y Stanford, J. A. (2006). Effects of stocking-up freshwater food webs. *Trends in Ecology and Evolution* **21(10)**, 576–584.
- Elliot, J. M. y Hurley, M. A. (2000). Optimum energy intake and gross efficiency of energy conversion for brown trout, *Salmo trutta*, feeding on invertebrates or fish. *Freshwater Biology* **44**, 605–615.
- Elton, C. S. (1958). *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. Reimpresión. Chicago: University of Chicago Press.
- Enrich, D., Ims, R. A., Yoccoz, N. G., Lecomte, N., Killengreen, S. T. y Fuglei, E. (2015). What can stable isotope analysis of top predator tissues contribute to monitoring of tundra ecosystems? *Ecosystems* **18**, 404–416.

- Erös, T., Gustafsson, P., Greenberg, L. A. y Bergman, E. (2012). Forest-stream linkages: effects of terrestrial invertebrate input and light on diet and growth of brown trout (*Salmo trutta*) in a boreal forest stream. *PLoS ONE* **7**, e36462.
- Falk-Petersen, J., Bohn, T. y Sandlund, O. T. (2006). On the numerous concepts in invasion biology. *Biological Invasions* **8**, 1409–1424.
- Flecker, A. S. (1992). Fish predation and the evolution of invertebrate drift periodicity: evidence from neotropical streams. *Ecology* **73**, 438–448.
- González-Chang, M., Wratten, S. D., Lefort, M. C. & Boyer, S. (2016). Food webs and biological control: A review of molecular tools used to reveal trophic interactions in agricultural systems. *Food Webs* **9**, 4–11.
- Gotelli, N. J. y Colwell, R. K. (2001). Quantifying biodiversity: procedures and pitfalls in measurement and comparison of species richness. *Ecology Letters* **4**, 379–391.
- Gozlan, R. E. (2008). Introduction of non-native freshwater fish: is it all bad? *Fish and Fisheries* **9**, 106–115.
- Gozlan, R. E. y Newton, A. C. (2009). Biological invasions: benefits versus risks. *Science* **324**, 1015–1016.
- Gozlan, R. E., Briton, J. R., Cowx, I. G. y Copp, G. H. (2010). Current knowledge on non-native freshwater fish introductions. *Journal of Fish Biology* **76**, 751–786.
- Gozlan, R. E., Peeler, E. J., Longshaw, M., St-Hilaire, S. y Feist, S. W. (2006). Effect of microbial pathogens on the diversity of aquatic populations, notably in Europe. *Microbes and Infection* **8**, 1358–1364.
- Habit, E., González, J., Ruzzante, D. E. y Walde, S. J. (2012). Native and introduced fish species richness in Chilean Patagonian lakes: inferences on invasion mechanisms using salmonid-free lakes. *Diversity and Distributions* **12**, 1–13.
- Halverson, A. (2010). *An entirely synthetic fish: how rainbow trout beguiled America and overran the World*. New Haven: Yale University Press.
- Hart, D. D. y Robinson, C. T. (1990). Resource limitation in a stream community: phosphorous enrichment effects on periphyton and grazers. *Ecology* **71**, 1494–1502.
- Hershey, A. E. (1987). Tubes and foraging behavior in larval Chironomidae: implications for predator avoidance. *Oecologia* **73**, 236–241.

- Hyslop, E. (1980). Stomach content analysis – a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology* **17**, 411–429.
- Irwin, D. (1984). Biología reproductiva y estimaciones de poblaciones de la trucha arco iris, *Salmo gairdneri*, en dos ríos montañosos de Costa Rica. *Uniciencia* **1**, 69.
- Islam, M. S. (2005). Nitrogen and phosphorous budget in coastal and marine cage aquaculture and impacts of effluent loading on ecosystem: review and analysis towards model development. *Marine Pollution Bulletin* **50**, 48–61.
- Jackson, M. C., Britton, J. R., Cucherousset, J., Guo, Z., Stakenas, S., Gozlan, R. E., Godard, M. G., Roussel, J. M. y Copp, G. H. (2016). Do non-native pumpkinseed *Lepomis gibbosus* affect the growth, diet and trophic niche breadth of native brown trout *Salmo trutta*? *Hydrobiologia* **772**, 63–75.
- Kawaguchi, Y. y Nakano, S. (2001). Contribution of terrestrial invertebrates to the annual resource Budget for salmonids in forest and grassland reaches of a headwater stream. *Freshwater Biology* **46**, 303–316.
- Kido, M. H., Heacock, D. E. y Asquith, A. (1999). Alien rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) (Salmoniformes: Salmonidae) diet in Hawaiian stream. *Pacific Science* **53**, 242–251.
- Kolar, C. S. y Lodge, D. M. (2000). Freshwater nonindigenous species: interactions with other global changes. p. 3-30. En: Moonley, H. A. y Hobbs, R. J. (eds.) *Invasive Species in a Changing World*. Washington, D. C.: Island Press.
- Kruskal, J. B. (1964). Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika* **29(1)**, 1–27.
- Lamouroux, N., Dolédec, S. y Gayraud, S. (2004). Biological traits of stream macroinvertebrate communities: effects of microhabitat, reach, and basin filters. *Journal of The North America Benthological Society* **23(3)**, 449–466.
- Lancelloti, J. L., Bandieri-Bandieri, L. M. y Pascual, M. A. (2015). Diet of exotic rainbow trout in the critical habitat of the threatened hooded grebe. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* **416**, 26.
- Lincoln, R. F. y Scott, A. P. (1984). Sexual maturation in triploid rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish Biology* **25**, 385–392.

- Liu, D., Keesing, J. K., Xing, Q. y Shi, P. (2009). World's largest macroalgal bloom caused by expansion of seaweed aquaculture in China. *Marine Pollution Bulletin* **58**, 888–895.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F. y Marchetti, M. P. (2007). *Invasion Ecology*. Malden: Blackwell Publishing Ltd.
- Lodge, D. M. (1993). Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology and Evolution* **8**, 133–137.
- Marcarelli, A. M., Baxter, C. V., Mineau, M. M. y Hall, R. O. (2011). Quantity and quality: unifying food web and ecosystem perspectives on the role of resource subsidies in freshwater. *Ecology* **92**, 1215–1225.
- Maue, T. y Springer, M. (2008). Effect of methodology and sampling time on the taxa richness of aquatic macroinvertebrates and subsequent changes in the water quality index from three tropical rivers, Costa Rica. *Revista de Biología Tropical* **54(Suppl 4)**, 257–271.
- McDowall, R. M. (2006). Crying Wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **16**, 233–422.
- McIntosh, A. R. (2000). Habitat and size-related variations in exotic trout impacts on native galaxiid fishes in New Zealand streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **57**, 2140–2151.
- Merritt, R. W. y Cummins, K. W. (1996). *An introduction to the Aquatic Insects of North America*. Iowa: Kendall/Hunt.
- Milardi, M., Thomas, S. M. y Kahilainen, K. K. (2016). Reliance of brown trout on terrestrial prey varies with season but not fish density. *Freshwater Biology* **61**, 1143–1156.
- Minshall, W. G. (1984). Aquatic insect-substratum relationships. pp. 558–400. In: Resh, V. H. y Rosebrg, D. M. (eds.). *The Ecology of aquatic insect*. New York: Praeger Publisher.
- Molina, C. I., Fracois-Marie, G., Pinto, J. y Rosales, C. (2008). Estructura de macroinvertebrados acuáticos en un río altoandino de la Cordillera Real, Bolivia:

- variación anual y longitudinal en relación a factores ambientales. *Ecología Aplicada* **7**, 105–116.
- Nakano, S., Miyasaka, H. y Kuhara, N. (1999). Terrestrial-aquatic linkages: riparian arthropod inputs alter trophic cascades in a stream food web. *Ecology* **80**(7), 2435–2441.
- Naylor, R. L., Goldberg, R. J., Primavera, J. H., Kautsky, N., Beveridge, M. C. M, Clay, J., Folke, C., Lubchenco, J., Mooney, H. y Troell, M. (2000). Effect of aquaculture on world fish supplies. *Nature* **405**, 1017–1024.
- Otárola, F. A. (2002). *El cultivo de la trucha arcoiris*. INCOPESCA. 40 p.
- Pavluk, T. I., de Bij Vaate, A. y Leslie, H. A. (2000). Development of an index of trophic completeness for benthic macroinvertebrate communities in flowing waters. *Hydrobiologia* **427**, 135–141.
- Peckarski, B. L., Taylor, B. W., McIntosh, A. R. y McPeck, M. A. (2001). Variation in mayfly size at metamorphosis as a developmental response to risk of predation. *Ecology* **82**, 740–747.
- Piper, R. G., McElwain, I. B., Orme, L. E., McCraren, J. P., Fowler, L. G. y Leonard, J. R. (1986). *Fish hatchery management*. Washington D. C.: U.S. Fish and Wildlife Service.
- Post, D. M. (2002). The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology and Evolution* **17**, 269–277.
- Preisser, E. L., Bolnick, D. I. y Benard, M. F. (2005). Scared to death? The effects of intimidation and consumption in predator-prey interactions. *Ecology* **86**, 501–509.
- Pringle, C. M. y Ramírez, A. (1998). Use of both benthic and drift sampling techniques to assess tropical stream invertebrate communities along an altitudinal gradient, Costa Rica. *Freshwater Biology* **39**, 359–373.
- Pringle, C. M., Naiman, R. J., Bretschko, G., Karr, J. R., Oswood, M. W., Webster, J. R., Welcomme, R. L. y Winternourn, M. J. (1988). Patch dynamics in lotic systems: the stream as a mosaic. *Journal of North America Benthological Society* **7**, 503–524.
- R Core Team. (2016). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.

- Raleigh, R. F., Hickman, T., Solomon, R. C. y Nelson, P. C. (1984). Habitat suitability information: rainbow trout. U. S. Fish and Wildlife Service. FWS/OBS-82/10.60.
- Ramírez, A. y Gutiérrez-Fonseca, P. E. (2014). Functional feeding groups of aquatic insect families in Latin America: a critical analysis and review of existing literature. *Revista de Biología Tropical* **62(Suppl. 2)**, 155–167.
- Resh, V. H., Brown, A. V., Covich, A. P., Gurtz, M. E., Li, H. W., Minshall, G. W., Reice, S. R., Sheldon, A. L., Wallace, B. J. y Wissmar, R. C. (1988). The role of disturbance in stream ecology. *Journal of North America Benthological Society* **7**, 433–455.
- Retana-López, M. V. (2005). *Diagnóstico Ambiental hacia la actividad truchícola en centros turísticos pioneros ubicados en el Macizo de la Muerte según índices de calidad de aguas*. Tesis para optar al grado de Maestría en Gestión Ambiental y Ecoturismo, Facultad de Ingeniería Civil, Universidad de Costa Rica. 114 pp.
- Richardson, D. M., Pyšek, P. y Carlton, J. T. (2011) A compendium of essential concepts and terminology in invasion ecology. p. 409-420. En: Richardson, D. M. (ed.) *Fifty years of invasion ecology: The legacy of Charles Elton*. West Sussex, UK: John Wiley & Sons.
- Roldán-Pérez, G. (1988). *Guía para el estudio de los macroinvertebrados acuáticos del departamento de Antioquia*. Medellín, Colombia: Editorial de la Universidad de Antioquia.
- Salo, P., Korpimäki, E., Banks, P. B., Nordström, M. y Dickman, C. R. (2007). Alien predators are more dangerous than native predators to prey populations. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* **274**, 1237.
- Sánchez-Hernández, J. y Cobo, F. (2013). Foraging behavior of brown trout in wild populations: can population density cause behaviourally-mediated foraging specializations? *Animal Biology* **63**, 425–450.
- Segnini, S. y Bastardo, H. (1995). Cambios ontogenéticos en la dieta de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) en un río andino tropical. *Biotropica* **27**, 495–508.
- Shea, K. y Chesson, P. (2002). Community ecology theory as a framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution* **17(4)**, 170–176.

- Shelton, J. M., Bird, M. S., Samways, M. J. y Day, J. A. (2016). Non-native rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) occupy a different trophic niche to native Breede River redbfin (*Pseudobarbus burchelli*) which they replace in South African headwater streams. *Ecology of Freshwater Fish* 2016, 1–13.
- Simberloff, D. (2007). Given the stakes, our modus operandi in dealing with invasive species should be “guilty until proven innocent”. *Conservation Magazine* **8**, 18–19.
- Simões-Vitule, J. R., Arruda-Freire, C. y Simberloff, D. (2009). Introduction of non-native freshwater fish can certainly be bad. *Fish and Fisheries* **10**, 98–108.
- Soto, R., Monedero, C. y Oyamburu, J. (2005). *Las aguas del Savegre*. 1ed. Programa Araucaria Costa Rica-Proyecto Desarrollo Sostenible de la Cuenca Hidrográfica del Río Savegre. San José, Costa Rica: Ministerio de Ambiente y Energía MINAE.
- Springer, M., Ramírez, A. y Hanson, P. (2010). Macroinvertebrados de agua dulce de Costa Rica I. *Revista de Biología Tropical* **58** (4).
- Statzner, B., Gore, J. A. y Resh, V. H. (1988). Hydraulic stream ecology: observed patterns and potential applications. *Journal of North America Benthological Society* **7**, 307–360.
- Stein, H., Springer, M. y Hohlmann, B. (2008). Comparison of two sampling methods for biomonitoring using aquatic macroinvertebrates in the Dos Novillos River, Costa Rica. *Ecological Engineering* **34**, 267–275.
- Strauss, R. E. (1979). Reliability estimates for Ivlev’s electivity index, the forage ratio, and a proposed linear index of food selection. *Transactions of the American Fisheries Society* **108**, 344–352
- Strayer, D. L. (2010). Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology* **55**, 152–174.
- Streeter, H. W. y Phelps, E. B. (1925). A study of the pollution and natural purification of the Ohio River. *United States Public Health Bulletin* **146**.
- Svanbäck, R. y Persson, L. (2004). Individual diet specialization, niche width and population dynamics: implications for trophic polymorphisms. *Journal of Animal Ecology* **73**, 973–982.
- Thomas, S. M. Predicting rates of isotopic turnover across the animal kingdom: a synthesis of existing data. *Journal of Animal Ecology* **84**(3), 861–870.

- Thorgaard, G. H. (1992). Application of genetic technologies to rainbow trout. *Aquaculture* **100**, 85–97.
- Tomanova, S., Goitia, E. y Helesic, J. (2006). Trophic levels and functional feeding groups of macroinvertebrates in neotropical streams. *Hydrobiologia* **556**, 251–264.
- Townsend, C. R. (2003). Individual, population, community and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conservation Biology* **17**, 38–47.
- Townsend, C. R. y Crowl, T. A. (1991). Fragmented population structure in a native New Zealand fish: an effect of introduced brown trout? *Oikos* **1991**, 347–354.
- Utter, M. F., Johnson, O. W., Thorgaard, G. H. y Rabinovitch, P. S. (1983). Measurement and potential applications of induced triploidy in Pacific salmon. *Aquaculture* **35**, 1–12.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedeli, J. R. y Cushing, C. E. (1980). The river continuum concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* **37**, 130–137.
- Vermeij, G. J. (1991). When biotas meet: understanding biotic interchange. *Science* **253**, 1099–1104.
- Vilmos-Lojano, D. J. (2010). *Efectos de las truchas exóticas en los productores primarios y secundarios de ríos tropicales alto-andinos*. Tesis para optar al grado de Máster en Ecología con Mención en Manejo de Recursos Naturales, Universidad de San Francisco de Quito. 64 pp.
- Wallace, J. B. y Webster, J. R. (1996). The role of macroinvertebrates in stream ecosystem function. *Annual Review of Ecology and Systematics* **41**, 115–139.
- Weyl, O. L. F. y Lewis, H. (2006). First record of predation by the alien invasive freshwater fish *Micropterus salmoides* L. (Centrarchidae) on migrating estuarine fishes in South Africa. *African Zoology* **41**, 294–296.
- Whittier, T. R. & Kincaid, T. M. (1999). Introduced fish in northeastern USA lakes: regional extent, dominance, and effect on native species richness. *Transactions of the American Fisheries Society* **128(5)**, 769–783.
- Wooster, D. y Sih, A. (1995). A review of the drift and activity responses of stream prey to predator presence. *Oikos* **73**, 3–8.

Yonekura, R., Kohmatsu, Y. y Yuma, M. (2007). Difference in the predation impact enhanced by morphological divergence between introduced fish populations. *Biological Journal of the Linnean Society* **91**, 601–610.

Zimmerman, J. K. H. y Vondracek, B. (2006). Interactions of slimy sculpin (*Cottus cognatus*) with native and non-native trout: consequences for growth. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **63**, 1526–1535.