



**Facultad de
Ciencias**
Universidad Católica de la Santísima Concepción

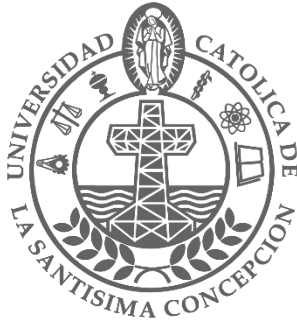
UNIVERSIDAD CATÓLICA DE LA SANTÍSIMA CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE MAGÍSTER EN ECOLOGÍA MARINA
TESIS DE MAGÍSTER

EFFECTOS POTENCIALES DE LA PRESENCIA DE SALMONES JUVENILES
SOBRE LA DIETA DE PECES NATIVOS DE LAGOS Y ESTUARIOS DE LOS
FIORDOS PATAGÓNICOS

POR

STEFANÍA PÉREZ MEDINA

DICIEMBRE DE 2017



**Facultad de
Ciencias**

Universidad Católica de la Santísima Concepción

UNIVERSIDAD CATÓLICA DE LA SANTÍSIMA CONCEPCIÓN
FACULTAD DE CIENCIAS
PROGRAMA DE MAGÍSTER EN ECOLOGÍA MARINA

EFFECTOS POTENCIALES DE LA PRESENCIA DE SALMONES JUVENILES SOBRE
LA DIETA DE PECES NATIVOS DE LAGOS Y ESTUARIOS DE LOS FIORDOS
PATAGÓNICOS

POR

STEFANÍA PÉREZ MEDINA

DICIEMBRE DE 2017

Tesis presentada a la Universidad Católica de la Santísima Concepción como parte de los
requisitos para optar al grado de Magíster en Ecología Marina

Director de Tesis: Dr. Konrad Górski

La autora Stefanía Pérez Medina y el
Director de Tesis Dr. Konrad Górski certifican que la
investigación presentada es original y cumple con las normas establecidas para todo aspecto
relativo a su ejecución.

DICIEMBRE DE 2017

Dedico este trabajo a mi familia por su amor incondicional y por siempre confiar en mis capacidades, a mi novio por su constante apoyo, a mis amigos por su paciencia y a mí, por la perseverancia y esfuerzo que me ayudó a llegar tan lejos

AGRADECIMIENTOS

Le agradezco a las siguientes instituciones por hacer de esta investigación posible: Universidad Católica de la Santísima Concepción, Universidad de Concepción, Dalhousie University y especialmente, al Centro de Investigación en Biodiversidad y Ambientes Sustentables (CIBAS) de la UCSC.

Principales agradecimientos al Dr. Konrad Górski y a la Dra. Nicole Colin por su confianza, apoyo y asesoramiento durante todo el semestre. A Aliro Manosalva por orientarme en los análisis estomacales y a Sara Vázquez y Aldo Poblete por haber contribuido en el trabajo práctico. A mis compañeros de Magister por su amistad, apoyo, escucha y animo otorgado durante todos los semestres.

Finalmente, agradezco el apoyo económico otorgado por el Programa de Magíster en Ecología Marina y la Facultad de Ciencias UCSC, en la Beca de Arancel, Beca de Manutención y Beca de Instructoría, que me permitieron aprender y crecer profesional y personalmente.

Tabla de contenido

RESUMEN	vii
ABSTRACT.....	viii
INTRODUCCIÓN	1
Los salmónidos en Chile.....	1
Introducción de salmones en los fiordos patagónicos chilenos.....	2
Naturalización de salmón chinook y coho en los fiordos Patagónicos Chilenos	3
Efecto de los salmónidos sobre los ecosistemas chilenos	4
HIPOTESIS.....	10
OBJETIVOS.....	11
Objetivo general.....	11
Objetivos específicos.....	11
METODOLOGÍA.....	12
Área de estudio	12
Muestreo	13
Contenido estomacal	15
Nicho isotópico	17
Modelamiento de nicho	18
Análisis estadísticos	19
RESULTADOS	21
Contenido estomacal	21
Ecosistemas lacustres sin salmones	21
Lago Evelyn	21
Lago Konrad Po	24
Ecosistema lacustre con salmones	26
Lago Los Cipreses.....	26
Ecosistemas estuarinos sin salmones	35
Estuario Canal Santa María.....	35
Estuario Coicopihue	36
Estuario Konrad Po	38

Ecosistemas estuarinos con salmones	40
Estuario Río Puma.....	40
Estuario Maravilla.....	43
Resumen de resultados.....	55
DISCUSIÓN	56
¿Afectará la presencia de los salmones la dieta y el nicho isotópico de los puyes en los lagos?	56
¿Afectará la presencia de los salmones la dieta y nicho isotópico de los puyes en estuarios?	62
CONCLUSIONES	66
RECOMENDACIONES DE ESTUDIOS.....	68
IMPLICANCIAS PARA CONSERVACIÓN/MANEJO.....	69
BIBLIOGRAFÍA	70

RESUMEN

Chile presenta una larga historia de introducciones de salmónidos producto de la pesca deportiva y actualmente por el cultivo de salmónes, convirtiéndose en el segundo país con mayor producción a nivel mundial. Ambas actividades han generado un fuerte impacto sobre los ecosistemas dulceacuícolas y han contribuido a que especies como la trucha marrón (*Salmo trutta*) y trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) dominen múltiples ecosistemas acuáticos. El impacto ecológico de estas especies ha sido ampliamente estudiado. Sin embargo, existe ausencia de información en sistemas ecológicamente relevantes como los fiordos patagónicos de la región de Magallanes. Estos sistemas tienen bajo nivel de perturbación y hasta la fecha, no existen reportes de truchas en ellos. No obstante, un estudio más reciente señaló la presencia de juveniles del año de salmón coho (*Oncorhynchus kisutch*) y chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) en lagos y estuarios de fiordos en esta zona. La presencia de estas especies podría disminuir la oferta alimenticia de peces nativos por competencia y afectar su nicho trófico, debido a que las etapas juveniles se alimentan de ítems como zooplancton, macroinvertebrados bentónicos e insectos. En este contexto, el objetivo de este estudio fue evaluar el potencial efecto de la presencia de *O. kisutch* y *O. tshawytscha* sobre la ecología trófica del puye (*Galaxias maculatus*), un pez nativo que utiliza los mismos recursos que los salmónes, en ecosistemas estuarinos y lacustres. Este efecto fue evaluado de dos maneras: dieta a través de contenido estomacal y nicho isotópico utilizando isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{34}\text{S}$ de tejido muscular. El análisis de contenido estomacal del puye muestra una predominancia del grupo de los insectos en los lagos sin salmónes. En el lago con presencia de salmón coho, el puye mostró una dieta en base a presas bentónicas, posiblemente en respuesta a la presencia del salmón. En estuarios, la dieta del puye refleja variabilidad en el uso de los ítems alimentarios, por lo que la dieta del puye y los salmónes (coho y chinook), fue similar. Por otra parte, utilizando una evaluación de las proporciones de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{34}\text{S}$, se obtuvo que el espacio de nicho isotópico del puye en el lago con presencia de coho presentó mayor amplitud en comparación con los lagos sin salmónes. Finalmente, en estuarios, al comparar la amplitud del nicho isotópico entre salmón coho y puye no se observan diferencias notables. El salmón chinook por otra parte, se caracterizó por un nicho más grande que el puye y el salmón coho, lo que se atribuye a su comportamiento y a un ámbito de hogar mayor.

Palabras clave: *Galaxias maculatus*, *Oncorhynchus kisutch*, *Oncorhynchus tshawytscha*, salmónidos invasores, contenido estomacal, nicho isotópico, fiordos patagónicos

ABSTRACT

Chile has a long history of introductions of salmonids for sport fishing and more recently salmon farming. Both these activities have had a strong impact on freshwater ecosystems and have contributed to the colonization of ecosystems by introduced species such as brown trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). The ecological impact of these species has been widely studied in continental freshwater ecosystems. There are, however, no studies on these impacts available for Patagonian fjords of the Magallanes region. These are little disturbed systems, with no reports of trout, and which until recently have had little influence of the expansion of salmon farming. A recent study reported presence of juveniles of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in lakes and estuaries of these fjords. The presence of these species can diminish the food supply due to competition and affect the trophic niche of native species, since the juvenile stages of coho salmon and chinook salmon were shown to feed on similar food items as native fish. The objective of this study was to evaluate the effect of presence of these salmonids on the trophic ecology of a native fish puye (*Galaxias maculatus*) in estuaries and lakes. Analyses were performed at two levels: diet through stomach content analysis and isotopic niche analysis. The diet of puye in two salmon-free lakes that were analyzed was based on terrestrial insects, whereas in lake where it co-habited with salmon coho, puye seemed to mainly consume benthos. In estuaries, the diet of puye showed variability in the preference of food and the diets of puye and salmon (coho and chinook) were similar. Furthermore, isotopic niche space of puye based on proportions of three stable isotopes ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{34}\text{S}$) in lake, where it co-habited with coho salmon was larger, compared to its niche in salmonid-lakes. This larger niche size might be an effect of migrations of puye between the estuarine and freshwater habitats. Finally, in estuaries, niche spaces were similar among puye and coho salmon. The niche space of chinook salmon was larger, when compared to the niche space of puye and coho salmon. This is most probably due to the larger home range of chinook salmon.

Key Word: *Galaxias maculatus*, *Oncorhynchus kisutch*, *Oncorhynchus tshawytscha*, invasive salmonids, stomach contents, isotopic niche, Patagonian fjords

INTRODUCCIÓN

Los salmónidos en Chile

Entre los peces que poseen una distribución amplia a nivel mundial, el grupo de los salmones presenta la mayor expansión debido a marcado interés económico y deportivo. En Chile, la introducción de especies exóticas se originó con la pesca recreativa entre los años 1890 a 1930 a través del trasplante de huevos y el abastecimiento de juveniles de trucha marrón (*Salmo trutta*), trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*), salmón del Atlántico (*Salmo salar*) y salmón chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) (Arismendi et al., 2014). Posteriormente, la expansión de la industria salmonera del Hemisferio Norte contribuyó a los inicios de la producción industrial de salmones en Chile desde 1980 al presente (Soto et al., 2006; Arismendi et al., 2009; De Leaniz et al., 2010; Correa & Hendry, 2012; Habit et al., 2012). Las introducciones anteriores dieron como resultado un aumento en la magnitud de las liberaciones de salmónidos, permitiendo el desarrollo de la industria de acuicultura, y posicionando actualmente al país como el segundo productor más grande del mundo (Arismendi et al., 2014).

En la actualidad, la producción de salmónidos hace uso extensivo e intensivo de lagos y áreas estuarinas para la cría de salmón atlántico (*Salmo salar*), salmón coho (*Oncorhynchus kisutch*) y trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) (Arismendi et al., 2014). De acuerdo a SERNAPESCA (2016) existen 1696 centros inscritos de producción de salmones entre la Región del Biobío y la Región de Magallanes, con un proceso de cultivo que varía en las diferentes regiones dependiendo de la especie. Las zonas de mayor producción descritas durante el año 2016 son la Región de Aysén en el caso de salmón del atlántico y la Región de Los Lagos para el coho y trucha arcoíris (Figura 1).

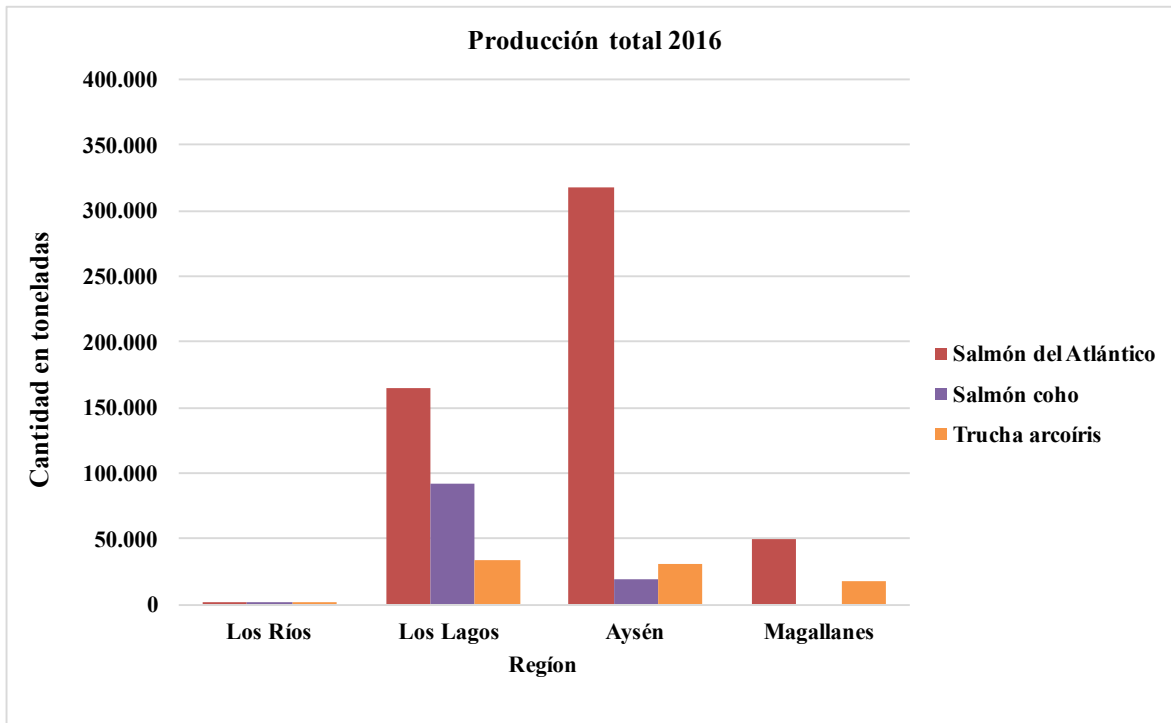


Figura 1. Producción de salmones por región para el año 2016 en Chile. Datos obtenidos del Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura de Chile (<http://www.sernapesca.cl>)

Considerando los antecedentes descritos anteriormente, la mayoría de las zonas de cultivo se basan en jaulas de redes abiertas, donde los escapes son comunes y probablemente inevitables (Soto et al., 2001, Arismendi et al., 2009, Sepúlveda et al., 2013). Como resultado de los escapes e introducciones para pesca deportiva, actualmente la trucha arcoíris junto con la trucha marrón son los salmónidos más comunes y dominantes en biomasa y abundancia en las aguas continentales de Chile y Argentina (Soto et al., 2006, 2007; Correa & Gross, 2008; Arismendi et al., 2009; Young et al., 2010; Habit et al., 2012; Correa & Hendry, 2012).

Introducción de salmones en los fiordos patagónicos chilenos

Según Habit et al. (2015) las invasiones de salmónidos son una amenaza grave “para la conservación de los ecosistemas de agua dulce en la Patagonia” dada la gran diversidad de especies de salmónidos que dominan hábitats ribereños y lacustres de la región. Esta aparente amenaza podría influir en la estructura ecológica y comunitaria de algunos ecosistemas Patagónicos de Chile, cuyos impactos por invasión de especies exóticas hasta ahora han sido poco estudiados. Es importante reconocer los riesgos ecológicos, ya que Chile es actualmente

uno de los seis "hot spots" mundiales de la invasión de peces de agua dulce (Leprieur et al., 2008) y ya exhibe una homogeneización significativa de su ictiofauna (Vargas et al., 2015).

De los ecosistemas claves, los fiordos patagónicos no han tenido reportes de invasión por trucha en estudios recientes (Górski et al., 2017). Es posible, además, que la influencia de este grupo de salmónidos no se manifieste en esta zona. Por una parte, el ambiente no es óptimo para su sobrevivencia, y la influencia de las corrientes, al parecer, desvían hacia el continente los posibles propágulos que escapan de las zonas de cultivo ubicadas en la zona norte (Becker et al., 2007; Ciancio et al., 2008)

Por otra parte, según Niklitschek et al. (2013), entre las décadas del setenta y noventa, los esfuerzos se concentraron en proyectos de cultivo para establecer poblaciones silvestres de salmón chinook (*O. tshawytscha*) en la Isla de Chiloé y río Prat; salmón coho (*O. kisutch*) en la isla de Chiloé; salmón chum (*Oncorhynchus keta*), salmón masou (*Oncorhynchus masou*) y salmón rosa (*Oncorhynchus gorbuscha*) en Aysén. A pesar de los intentos de producción de estas especies, ninguno de estos esfuerzos de cría tuvo éxito comercial, pero sí tuvieron una gran influencia en la naturalización del salmón chinook, el cual invadió toda la zona patagónica (Ciancio et al., 2005; Soto et al., 2007; Correa & Gross, 2008).

Naturalización de salmón chinook y coho en los fiordos Patagónicos Chilenos

El salmón chinook (*O. tshawytscha*), una especie nativa del este de América del Norte, fue introducida en Chile entre los años 1978 a 1989, período durante el cual la frecuencia e intensidad del abastecimiento de juveniles, influyeron en su posterior naturalización y propagación a través de América del Sur (Arismendi et al., 2014). En Chile, sobretudo en la zona sur, se han reportado individuos posiblemente asilvestrados desde el año 1995 (Soto et al., 1997). Adicionalmente, estudios como el de Becker et al. (2007), en el cual se analizaron poblaciones anádromas desovantes de chinook en el río Santa Cruz en Argentina, corroboran que el origen de estas poblaciones según análisis de ADN mitocondrial está ligada al programa de cría en la región de Magallanes (Chile) efectuada entre 1982-1989. Por otra parte, Correa & Gross (2008) considerando revisiones históricas, estudios genéticos y de tasas de propagación de la especie, concluyeron que el abastecimiento de juveniles en la zona de Chiloé en la década de los ochenta y noventa en Magallanes, fue uno de los

principales contribuyentes en la generación de poblaciones auto-sostenibles y a su expansión por toda la zona oeste de Chile hasta los fiordos patagónicos.

Sin embargo, es necesario señalar que no todas las especies tienen la capacidad de adaptarse y establecer poblaciones auto-sostenibles, debido a esto, no todas pueden considerarse como especies invasoras exitosas (Arismendi et al., 2014). Por su parte, especies exitosas como la trucha marrón (*S. trutta*) y trucha arcoíris (*O. mykiss*) han extendido su distribución y abundancia en las aguas continentales de Chile y Argentina; y el salmón chinook en casi todos los ríos del sur de Chile (Correa & Gross, 2008; Rossi et al., 2012; Soto et al., 2007). El éxito de otras especies no ha sido extensivamente documentado.

El salmón coho (*O. kisutch*), es una especie que según SERNAPESCA (2016) presenta una alta producción en la Región de los Lagos. Potencialmente, esto puede significar el aporte de un número significativo de escapados entrando en los sistemas naturales, por lo que la presión de propágulos podría ser alta. Estudios recientes realizados por Górski et al. (2017) registraron juveniles de salmón coho en estuarios y lagos, lo que representa un primer reporte de juveniles de esta especie en los fiordos de la Patagonia chilena. Adicionalmente, análisis de microquímica de otolitos para reconocer el origen e historia migratoria de los individuos de coho colectados, indican que el origen natal de los juveniles de salmón es el ecosistema de agua dulce (Górski et al., 2017). Es probable que el sistema local más cercano, como el lago Los Cipreses cumpla este papel, lo que podría sugerir un progreso en su establecimiento.

Efecto de los salmónidos sobre los ecosistemas chilenos

En general, gran variedad de estudios concuerdan que los salmónidos como la trucha marrón (*S. trutta*) y arcoíris (*O. mikiss*) reducen la diversidad taxonómica (McDowall, 2003; Bosch et al., 2006; Dextrase & Mandrak, 2006; Ortubay et al., 2006), alteran las redes alimentarias nativas (Townsend, 2003; Baxter et al., 2004; Ortubay et al., 2006), alteran el ciclo de nutrientes (Bilby et al., 1996), facilitan la transmisión de enfermedades (Muratov & Posokhov, 1988) y re-distribuyen los contaminantes (O'Toole et al., 2006).

A escala de interacciones tróficas, según el estudio realizado por Soto et al. (2001), el grupo de los salmónidos asilvestrados posee una similitud en la dieta. Al ser depredadores tope en sus sistemas natales, pueden competir con las especies nativas dado que pueden

alimentarse de una gran variedad de recursos disponibles en el ambiente, como peces, insectos, moluscos y crustáceos. Según lo anterior, existe un nivel importante de evidencia, de cómo la presencia de salmónidos puede influir en las especies nativas. Ortiz-Sandoval et al. (2015) establecen una sobreposición en la dieta de especies nativas de Chile y Argentina *Percichthys trucha* con una alimentación basada principalmente de bentos y de peces en etapas adultas, posee una dieta similar a la de los salmónidos invasores. Parte de este solapamiento en la dieta, afecta la disponibilidad de recursos para la especie nativa, ya que los salmónidos son más eficientes en el consumo de presas en ambientes pelágicos y en ambientes profundos con baja vegetación. Las especies autóctonas que funcionan como presas, como los galáxidos, también podrían experimentar una disminución en sus poblaciones dada la depredación intensa en zonas que antes funcionaban como refugio. Adicionalmente, autores como Lattuca et al. (2008) y más adelante Elgueta et al. (2013), han evaluado los lagos oligotróficos en la Patagonia chilena, determinando la existencia de una interacción en el forrajeo entre juveniles de especies nativas como *Aplochiton zebra*, *Percichthys trucha* y la trucha *Oncorhynchus mykiss*. El efecto en la posición de la cadena trófica de las especies nativas en presencia de salmónidos puede dar origen a un cambio o desplazamiento a posiciones más bajas o posiblemente extinciones a un grado local. Correa et al. (2012) demuestran que los depredadores tope pueden llegar a tener un efecto indirecto a nivel de alteración de nicho trófico de las especies nativas. En dicho estudio, el análisis de isótopos estables de nitrógeno (N) y carbono (C) provenientes de tejido muscular de puye grande (*Galaxias platei*) y trucha marón (*S. trutta*) en lagos patagónicos, fueron utilizados para determinar la posición trófica de los organismos en la cadena trófica (N) y para conocer el origen de la fuente de alimentación (C). Los autores concluyeron que, sin la presencia del invasor, el pez nativo aumenta su tamaño e incrementa su nivel trófico, lo que se modifica con la coexistencia. Además, la presión por parte de ambas especies sobre la presa, en este caso el puye (*Galaxias maculatus*) generan su agotamiento, lo que puede estar favoreciendo al descenso en el nivel trófico del puye grande.

La mayoría de los estudios se han basado en sistemas ya invadidos y las investigaciones sobre los impactos ecológicos en Chile, se han evaluado casi exclusivamente para las truchas marrón y arcoíris (Dunham et al., 2002). Esto genera un desconocimiento sobre las primeras etapas de invasión de estas especies no nativas y los efectos de otras

especies de salmón, como es el caso del salmón chinook y coho, los cuales no han sido evaluados en sistemas poco perturbados como los fiordos patagónicos. Su reciente presencia puede ser una oportunidad para generar información sobre los efectos iniciales de la invasión y sobre el progreso en su naturalización.

Los fiordos patagónicos en la región de Magallanes son sistemas en donde la influencia por parte de la salmonicultura ha sido baja. Según Brooks et al. (2006) estos son ecosistemas considerados prioridad de conservación a escala global, que se encuentran amenazados debido en gran parte a la rápida expansión de las zonas de cultivo de salmones y a otras actividades antropogénicas (Arismendi et al., 2014; Niklitschek et al., 2013). Basándose en la teoría de islas (MacArthur & Wilson, 1963; Simberloff, 1974), las comunidades jóvenes o con escasez de especies deberían ser más vulnerables a las invasiones, comparadas con aquellas compuestas de conjuntos de especies relativamente ricas (Elton, 1958; Ricciardi & Atkinson, 2004). Considerando lo anteriormente discutido, el sistema de los fiordos con pocas especies de peces dulceacuícolas y estuarinas, en su mayoría galáxidos (*G. maculatus*, *G. platei*, *Aplochiton marinus*) y perciformes (*Eleginops maclovinus*) tendría una alta probabilidad de ser susceptible a la introducción de especies no nativas (Habit et al., 2010; Alò et al., 2013). Principalmente, aquellas que presentan una amplia historia de introducciones e invasión como el grupo de los salmónidos. La trucha marrón y arcoíris no han sido reportadas en la zona hasta la fecha, pero hay reportes recientes de juveniles del año de salmón coho y chinook en estos sistemas prístinos (Ibarra et al., 2011; Górski et al., 2017).

Según Górski et al. (2017), el puye (*G. maculatus*) es una especie abundante en los fiordos patagónicos que se puede encontrar en ecosistemas lacustres y estuarinos, esto principalmente por la flexibilidad en su historia de vida (Pollard, 1973). La capacidad de esta especie de adaptar su estrategia de historia de vida ha sido estudiada en Chile por Górski et al. (2015) sugiriendo que “las poblaciones ribereñas de puye emplean estrategias de reclutamiento múltiple, moduladas por la productividad de sistemas fluviales específicos”. Estas características se han observado también en la Patagonia argentina, en donde se reportan dos historias de vida (diádroma y lacustre) dependientes de la productividad de los ríos (Carrea et al., 2013, Tagliaferro et al, 2014). Esta es una especie, que puede modificar sus estrategias del ciclo de vida para poder utilizar a su favor las variaciones estacionales

físicas y químicas en sistemas locales, como las llanuras de inundación y los lagos, por lo que puede ser descrito como “un oportunista adaptativo y fisiológicamente resiliente” (Górski et al, 2015).

Los salmones como el coho y el chinook por su parte, también prevalecen en lagos y estuarios, sus ciclos de vida anádromos favorecen amplias distribuciones y a su vez magnifican los riesgos para las comunidades marinas y de agua dulce por su facilidad de generar efectos en cascada a nivel de la cadena trófica (Pascual & Ciancio, 2007). Ambas especies, a diferencia de las truchas, poseen un ciclo de vida anádromo y semélparo, lo que quiere decir que son especies migratorias que se desplazan entre los ecosistemas de agua dulce (desovan y mueren) y marino (crecen y maduran) (Flecker et al., 2010). Lo anterior, implica un riesgo adicional sobre los ecosistemas donde se introducen, ya que está la posibilidad de que los salmones generen un aumento a partir de una fertilización directa al ecosistema dulceacuícola donde desovan por la acumulación de sus cadáveres, lo que puede llegar a facilitar la producción de niveles tróficos inferiores como los invertebrados bentónicos y los peces de corriente (Wipfli et al., 2003; Lessard & Merritt, 2006)

Este tipo de subsidio sería un factor que podría influir en la estructura ecológica de las comunidades de los fiordos patagónicos, principalmente porque origina acumulación de nutrientes a partir de la biomasa de peces. Este producto luego es transportado de regreso a sus sitios de desove de agua dulce, efecto que podría repercutir en la productividad característica de los ecosistemas patagónicos (Bilby et al., 1996). Seguido, la complejidad del ciclo de vida del salmón facilita las interacciones con otras especies, en especial aquellas especies nativas como el puye. Las posibles interacciones en las etapas iniciales de la invasión han sido poco consideradas, gracias a la rapidez de propagación de las especies introducidas y a la inaccesibilidad de estudio de ciertos ambientes (Arismendi et al., 2012; Górski et al., 2017). No obstante, es posible sugerir que, durante las etapas iniciales de invasión, el efecto de los subsidios no sea aun tan importante sobre las especies nativas, por lo que el impacto quizás pueda ser más perceptible a nivel de espacio de nicho y a disponibilidad de recursos alimenticios que pueden disminuir o cambiar en relación a eventos de competencia y desplazamiento. En relación a lo anterior, los juveniles de chinook conocidos por manifestar una conducta agresiva (Healey, 1991) y alimentarse principalmente de macroinvertebrados bentónicos (Jonsson et al., 1999), larvas de dípteros, de quironómidos

y grupos de zooplancton como copépodos (Limm & Marchetti, 2009), pueden sobresalir como competidores dominantes en relación con otras especies. Cabe resaltar además que los individuos que aún no alcanzan un año de edad (edad 0+), principalmente aquellos con una longitud mayor o igual a 8,5 cm, ya presentan hábitos ictiófagos, por lo que también son depredadores (Ibarra et al., 2011). En lo que corresponde al coho, su contenido estomacal en las diferentes etapas fue analizado en un trabajo realizado por Nielsen (1992). En este trabajo se documentó que la dieta del salmón coho es comparable con la dieta del salmón chinook incluyendo ítems como larvas de dípteros, ninfas de efemerópteros, larvas de tricópteros, etapas adultas de dípteros y una proporción de verdaderos invertebrados terrestres del orden coleóptera. Además, algunos autores como Mason (1966) y Puckett & Dill (1985), describen un hábito territorial en el coho en arroyos, el cual comienza desde sus primeras etapas de vida en sistemas que puede cambiar a una escala ya sea regular o parcial. Adicionalmente, su comportamiento se ve modificado según la turbidez del sistema, disminuyendo entre más turbio es el sistema (Berg, 1985), por lo que existe la posibilidad que el comportamiento del coho también influya en la escogencia de presas, oferta de alimento y amplitud de nicho del puye, pero que el efecto sobre el pez nativo varíe entre lagos y estuarios, dadas las características del sistema (e.g., turbidez).

Finalmente, ambas especies de salmón pueden sobreponer sus dietas, al vivir en simpatria con especies nativas, que dependen de los mismos recursos que el puye. Pollard (1973) y Milano et al. (2013) han documentado los mismos ítems alimentarios, principalmente bentos (larvas de quironómidos, tricópteros, anfípodos), insectos (dípteros, zigópteros) y zooplancton (crustáceos como cladóceros, copépodos y ostrácodos). En conclusión, la invasión de los salmones coho y chinook puede implicar una interacción negativa con la fauna nativa de los fiordos patagónicos chilenos, lo cual puede reflejarse en la competencia por fuentes de energía comunes. Las especies nativas en su lucha por mantenerse y sobrevivir podrían desplazarse a otros nichos, o simplemente extinguirse localmente si la adaptación no es exitosa. El coho y el chinook, son un riesgo para estos ecosistemas, ya que las especies nativas no cuentan con la capacidad biológica y ecológica para enfrentarse a especies dominantes capaces de utilizar gran parte de sus recursos alimenticios disponibles dentro de sus estaciones de forraje (Dill, 1978). Adicionalmente, pueden generar un efecto en la productividad de estos sistemas, debido a la contribución de

materia orgánica proveniente de los cadáveres de los salmones adultos (Bilby et al., 1996). Por último, el estudio de los ecosistemas prístinos de fiordos Patagónicos puede generar información de las primeras etapas de invasión a partir de los componentes dietarios basados en composición estomacal y nicho isotópico de una especie nativa como el puye, en relación con dos especies de salmón, coho y chinook.

HIPOTESIS

1. En los sistemas lacustres, de oferta alimentaria poco diversa y poco abundante, el puye se alimenta mayormente de presas pelágicas y presenta una amplitud de nicho isotópico menor cuando cohabita con salmones.
2. El salmón coho en etapa juvenil se alimenta mayormente de presas bentónicas e insectos y exhibe una amplitud de nicho isotópico mayor que el puye en lagos y estuarios.
3. En los sistemas abiertos, de oferta alimentaria diversa y abundante como los estuarios, el puye consume una mayor variedad de grupos taxonómicos (insectos, presas bentónicas y pelágicas) y presenta una amplitud del nicho isotópico que no cambia con la presencia o ausencia de los salmones.
4. El salmón chinook en etapa juvenil se alimenta mayormente de presas bentónicas e insectos y exhibe una amplitud de nicho mayor que el puye en los estuarios.

OBJETIVO

Objetivo general

Evaluar el posible efecto de la presencia de juveniles del salmón coho (*O. kisutch*) y salmón chinook (*O. tshawytscha*) sobre la ecología trófica del puye (*G. maculatus*).

Objetivos específicos

1. Determinar:
 - La composición del contenido estomacal de dos especies de salmón, chinook y coho en lagos y estuarios de fiordos patagónicos.
 - La composición del contenido estomacal del pez nativo puye, en lagos y estuarios de fiordos patagónicos.
 - El nicho isotópico basado en $\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{34}\text{S}$ de tejido muscular del puye, salmón coho y salmón chinook.
2. Comparar el nicho isotópico de los salmones con el del puye en lagos y estuarios de fiordos patagónicos, donde pueden o no coexistir.

METODOLOGÍA

Área de estudio

El estudio fue realizado en ecosistemas lacustres y estuarinos de los fiordos patagónicos localizados en el Parque Nacional Bernardo O'Higgins y el Parque Nacional Alacalufes (49° y 51° S). Las condiciones físicas y químicas del área de estudio han sido descritas como cuerpos de agua con temperaturas relativamente bajas con altas concentraciones de oxígeno (Górski *et al.* 2017, Tabla 1). Además, se ha reportado baja abundancia de zooplancton en los ecosistemas evaluados (De los Ríos Escalante *et al.*, 2016). El puye (*G. maculatus*) fue reportado en la mayoría de los sistemas evaluados, el salmón chinook solo fue encontrado en un estuario y el salmón coho en tres estuarios y un lago.

Entre los ecosistemas evaluados, los recursos y la oferta de alimento para especies nativas e invasoras pueden ser distinta, dada las diferencias físico-químicas y las conexiones con otros sistemas o desglaciaciones. Chile tiene lagos monomícticos templados, que se caracterizan por tener concentraciones bajas de clorofila, alta transparencia del agua y baja productividad (Soto, 2002). De los Ríos-Escalante *et al.* (2016) sugieren que la aparente baja productividad se debe a “el estado trófico de las respectivas masas de agua que a su vez se correlaciona fuertemente con la latitud y profundidad de mezcla”. Un estudio más reciente realizado en la época estival en el Parque Nacional Alacalufes (49-51° S), determinó que la abundancia de zooplancton en los lagos y estuarios es muy baja y se caracteriza por un número limitado de especies, principalmente crustáceos como copépodos (Calanoida, Cyclopoida), ostrácodos y anfípodos (*Hyallellidae*) (De los Ríos Escalante *et al.*, 2016). De esta forma, los macroinvertebrados bentónicos pueden ser el componente biológico fundamental para la estructuración y funcionamiento de la ictiofauna y los ecosistemas lacustres (Añón, 1991).

Por otra parte, los estuarios, son uno de los ambientes más productivos de la tierra (Nixon *et al.*, 1986). El aporte ribereño en estos ecosistemas genera enriquecimiento de materia orgánica y ocasiona una mayor productividad que los lagos, más específicamente la productividad secundaria, favoreciendo una mayor abundancia de los recursos alimentarios para los peces (Deegan & Garritt, 1997).

Tabla 1. Valores de calidad del agua (temperatura, pH y oxígeno disuelto) y abundancia de especies registradas en diferentes sistemas estuarinos y lacustres en fiordos patagónicos de la Región de Magallanes, en los cuales están señalados con un símbolo (estrella) los sitios que se evaluarán en el estudio. Extraído de Górski et al. (2017). *Gm*: *Galaxias maculatus*, *Gp*: *Galaxias platei*, *Em*: *Eleginops maclovinus*, *Ok*: *Oncorhynchus kisutch*, *Ot*: *Oncorhynchus tshawytscha*.

Coordenadas de la zona	Nombre de la cuenca	Temperatura (C°)	Conductancia específica ($\mu\text{S cm}^{-1}$)	pH	Oxígeno disuelto (mg L^{-1})	Especies capturadas				
						<i>Gm</i>	<i>Gp</i>	<i>Em</i>	<i>Ok</i>	<i>Ot</i>
49°08'03,2''S 74°25'37,4''W	Estuario Río Balderas	11,3	733	7,2	8,2	174		85		
49°10'18,7''S 74°24'39,7''W	Estuario bahía Lackawana	12,2	346	8,2	8,4	117		87		
49°11'53,4''S 74°08'37,1''W	Estuario Río Elizabeth	11,8	521	9	9,3	127				
49°11'43,1''S 74°08'26,1''W	Lago Evelyn (Conectado con el estuario Río Elizabeth) ★	10,9	6	7,7	8,7	156				
50°23'09,5''S 74°15'04,3''W	Estuario Río Tote	11,9	923	8	8,8	115			1	
51°10'48,5''S 74°10'48,5''W	Esturio Río Konrad Po ★	11,3	45	8	8,4	504				
51°10'39,7''S 74°26'17,7''W	Lago Konrad Po (Conectado a estuario Konrad Po) ★	11,2	16	7,7	8,2	88				
51°51'34,0''S 71°29'39,2''W	Estuario Río Coicopihue ★	7,1	223	7,9	9,4	77		1	1	
51°47'29,8''S 73°30'15,9''W	Estuario Río Maravilla ★	6,9	1669	7,9	8,4	187		19		45
51°52'57,8''S 73°15'38,0''W	Estuario Río Puma ★	8,3	77	8,6	8,6	115		13	57	
51°53'00,0''S 73°14'37,6''W	Lago Los Acantilados (Conectado al estuario Río Puma)	8,2	5	7,7	8,2		19			
51°52'55,8''S 73°15'15,2''W	Lago Los Cipreses (Conectado al estuario Río Puma) ★	8,1	12	7,6	8,4	64			21	
51°57'54,4''S 73°08'16,9''W	Estuario río Santa María ★	8,9	1453	8,4	9,5	141				
51°57'46,4''S 73°08'40,9''W	Lago Santa María (Conectado al estuario Río Santa María)	8,3	11	7,5	8,4					

Muestreo

De acuerdo a la metodología utilizada en el estudio realizado por Górski *et al.* (2017), se colectaron ~100 individuos juveniles de las tres especies (puye, salmón coho y salmón chinook) por localidad, considerando un rango de tamaño corporal de 5.5 a 6.0 cm de longitud total, durante enero de 2014. Se registraron dos lagos sin presencia de salmones

(Lago Konrad Po y Lago Evelyn) y uno con presencia de salmón coho (Lago Los Cipreses). Para el caso de los estuarios se registraron tres localidades sin presencia de salmones (Estuario río Konrad Po, Estuario río Coicopihue y Estuario Canal Santa María) y dos con salmón abundante (Estuario río Puma con salmón coho y Estuario río Maravilla con salmón chinook) (Figura 2). El proceso de captura se realizó a través de pesca de arrastre (5 m de largo, 1,5 m de alto y 10 mm de malla estirada) y pesca eléctrica. Adicionalmente, en cada sitio de muestreo se midieron los parámetros físico-químicos del agua, usando dispositivos manuales (YSI modelo 55 medidor portátil de DO, Yellow Springs Instruments, Ohio, EE.UU. para oxígeno disuelto, y YSI 30 m, Yellow Springs Instruments, Ohio, EE.UU. para temperatura). Los individuos colectados fueron anestesiados, medidos, pesados e identificados *in situ* hasta nivel de especie de acuerdo a Hartman (1997) y conservados en etanol al 95% para su posterior procesamiento en el laboratorio.

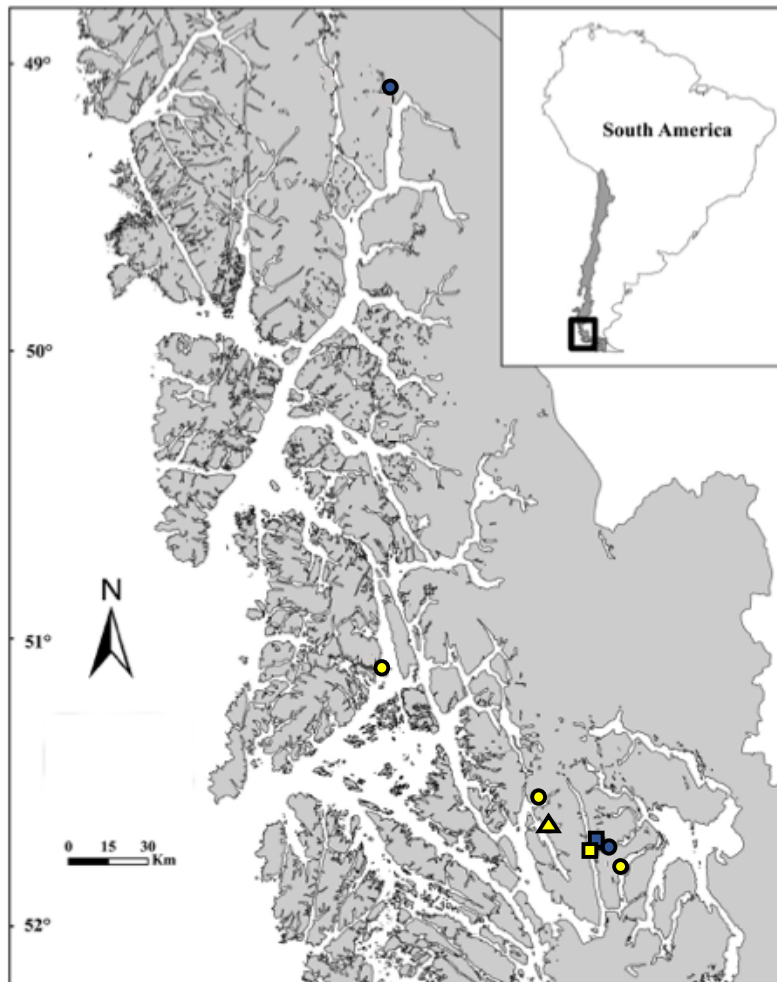


Figura 2. Localización del área de estudio y los respectivos sitios de muestreo. Los sistemas lacustres están señalados en azul y los estuarios en amarillo. Los cuadrados representan zonas con presencia de individuos de salmón coho (ría del río Puma y Lago Los Cipreses) y el triángulo indica el sitio con presencia de salmón chinook (río Maravilla). Extraído de Górski et al. (2017).

Contenido estomacal

Se examinó el contenido estomacal de un total de 220 ejemplares (160 de puye, 40 de salmón coho y 20 de salmón chinook), utilizando material de disección y un estereoscopio (Tabla 2). Las presas fueron identificadas, contadas y pesadas con una balanza de precisión de 0,0001 g.

Tabla 2. Cantidad de ejemplares que se analizaron por especie en relación con la presencia o ausencia de salmones

Ecosistema	Presencia de salmones	Puye	Coho	Chinook
Lago				
Laguna Los Cipreses	Si	20	20	0
Lago Konrad Po	No	20	0	0
Lago Evelyn	No	20	0	0
Estuario				
Estuario río Maravilla	Si	20	0	20
Estuario río Puma	Si	20	20	0
Estuario río Konrad Po	No	20	0	0
Estuario río Coicopihue	No	20	0	0
Estuario Canal Santa María	No	20	0	0

Se calculó el índice de importancia relativa (IIRI)% siguiendo la metodología establecida por Pinkas et al., (1971). Esta técnica incorpora la frecuencia de ocurrencia (%F), frecuencia de abundancia numérica (%N) y la frecuencia de abundancia gravimétrica (%G) en un solo valor. Para cuantificar entonces los datos de dieta obtenidos se calcularon los índices correspondientes como sigue:

Frecuencia de Ocurrencia (%F): Representa la amplitud de los hábitos alimenticios de la población (Cortés, 1997) y fue calculado siguiendo la fórmula matemática:

$$\%F: (\text{Número de estómagos con presa} / \text{Número total de estómagos}) \times 100$$

Frecuencia de Abundancia Numérica (%N): el valor obtenido es en sí, es la proporción (%) entre el número de individuos de cada categoría alimentaria entre el número total de individuos de todas las categorías encontradas en todos los peces (García de Jalón et al., 1993). Fue calculado de acuerdo a la siguiente fórmula matemática:

%N: $(\Sigma \text{Número total de individuos de la presa } p / \Sigma \text{ Total de individuos de todas las categorías de presa de un grupo muestral}) \times 100$

Frecuencia de Abundancia Gravimétrica (%G): Valor que representa el peso húmedo del contenido estomacal y es expresado como el porcentaje del total del peso de todos los contenidos estomacales (Hyslop, 1980; Costello, 1990). Fue calculado según la siguiente fórmula matemática:

%G: $(\Sigma \text{Peso total de la presa } p / \Sigma \text{ Peso total de los contenidos estomacales}) \times 100$

Índice de Importancia Relativa (IIRI%): Sé calculó a partir de la expresión siguiente:

$\%IIRI: (\%N + \%G) \times \%F$

Nicho Isotópico

Para el análisis de isótopos estables, se tomó una muestra de músculo de cada individuo de las especies evaluadas, obteniendo un total de 110 muestras (Tabla 3). Las muestras se secaron a 60°C durante 48 horas, se trituraron en el laboratorio y fueron dispuestas en cápsulas de estaño; 1 mg para análisis de C/N y 5 mg para S. Las muestras fueron enviadas en placas de PCR a las instalaciones de isótopos estables de la Universidad de California (EE.UU.), para analizar la proporción de isótopos estables de $\delta^{15}\text{N} = {}^{15}\text{N}:{}^{14}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C} = {}^{13}\text{C}:{}^{12}\text{C}$ y $\delta^{34}\text{S} = {}^{34}\text{S}:{}^{33}\text{S}$. Para cada individuo la razón se calculó siguiendo la ecuación $\delta X = 1000 [(R \text{ muestra} - R \text{ estándar}) - 1]$, donde X es la proporción en unidades delta (δ) con respecto a un estándar, y R muestra y R estándar son las proporciones isotópicas absolutas de la muestra y el estándar, respectivamente. El estándar para el carbono y el nitrógeno fue la calcita fósil y el nitrógeno atmosférico, respectivamente. La razón fue expresada en partes por mil (‰) (Ehleringer & Rundel, 1988).

Tabla 3. Cantidad de muestras de tejido que se analizaron por especie en relación con la presencia o ausencia de salmones

Ecosistema	Presencia de salmones	Puye	Coho	Chinook
Lago				
Laguna Los Cipreses	Si	10	10	0
Lago Konrad Po	No	10	0	0
Lago Evelyn	No	10	0	0
Estuario				
Estuario río Maravilla	Si	10	0	10
Estuario río Puma	Si	10	10	0
Estuario río Konrad Po	No	10	0	0
Estuario río Coicopihue	No	10	0	0
Estuario Canal Santa María	No	10	0	0

Modelamiento de nicho

Se utilizó el enfoque y el método explicados en Swanson et al. (2015) para cuantificar la amplitud de nicho expuesta en bi-plot para un n de 3 isótopos. Es una herramienta que usa probabilidades e inferencias Bayesianas, que incorpora una medida de incertidumbre. Esta técnica permite generar un acercamiento al nicho trófico, determinando un hipervolumen a partir de la variación de los valores de los isótopos estables, esto básicamente debido a que el nicho trófico puede ser explicado a partir de la utilización de los recursos y las interacciones tróficas (Hutchinson, 1978). De acuerdo a lo anterior, las señales de isótopos como $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ están regulados por la producción primaria en la base de las cadenas tróficas. Es así como las diferencias en sus valores se transmiten a los consumidores y proporcionan una estimación cuantificable del uso del hábitat y de los recursos tróficos (Fry, 2006). La variación en la tasa de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ por otra parte, aumenta en cada paso trófico por lo que es una representación del nivel y las interacciones tróficas (Fry, 2006). En contraste, los rangos entre $^{34}\text{S}/^{33}\text{S}$ pueden ser claves en la diferenciación entre hábitat, ya que la señal de $\delta^{34}\text{S}$ varía entre ambientes marinos y de agua dulce (Thode, 1991). Existe una consistencia del 20% en el

$\delta^{34}\text{S}$ entre presas marinas y de agua de mar, mientras que las variaciones geológicas, hidrográficas, antropogénicas y atmosféricas, hacen que las señales de ^{34}S sean inferiores en agua dulce (Thode, 1991; Mitchell et al., 2001). Adicionalmente, “Los isótopos estables de $\delta^{34}\text{S}$ pueden servir como complemento de los isótopos C estables al discriminar entre las cadenas alimenticias de agua dulce” (Croisetiére *et al.*, 2009). Según lo anterior, aquellos animales que se alimentan directamente de la columna de agua presentarían un enriquecimiento de ^{34}S en comparación con aquellos que tienen a los sedimentos como fuente de alimento directo o indirecto (Croisetiére *et al.*, 2009).

El nicho isotópico fue estimado para el puye en lagos y estuarios, además de la relación de los nichos entre especies (puye-chinook o puye-coho) dentro del mismo ecosistema. La metodología se basa en la construcción de un espacio dispuesto en elipses utilizando el software niche-Rover. (R Core Team, 2015). Esta herramienta ejecutada en R Studio permite construir un espacio n-dimensional, estimando la matriz de covarianza a través de inferencias bayesianas que simulan un área utilizando la cadena de Markov Monte Carlo (MCMC) (Jackson et al., 2011).

Análisis estadísticos

Con el fin de comparar la dieta y la composición isotópica en los diferentes ecosistemas (estuarios y lagos) para el puye, en sistemas con y sin salmones, los datos fueron analizados utilizando un diseño basado en ANDEVA multivariada de dos vías. Los factores fijos utilizados fueron: tipo de sistema (estuario/lago) y presencia del salmón (con salmón/sin salmón). Debido a que los datos no cumplen con los supuestos de normalidad de la ANDEVA paramétrica, se utilizó una ANDEVA basada en permutaciones (PERMANOVA). Esta es una herramienta que utiliza algoritmos para medir la respuesta simultánea de una o varias variables a uno o varios factores. Es un método que supone de una forma implícita que las dispersiones son más o menos constantes en todos los grupos (Anderson, Gorley, & Clarke, 2008). A su vez, usa medidas de distancia y análisis de permutaciones, permitiendo evaluar datos donde el número de muestras por grupo son diferentes y es eficaz para esos datos que no cumplen los supuestos estadísticos de normalidad tradicionales (Anderson *et al.*, 2008). Los resultados por ítem taxonómico obtenidos del análisis de contenido estomacal (biomasa y cantidad) fueron ordenados por ecosistema, muestra y grupo (Zooplancton, Bentos,

Insectos). Los datos de biomasa, fueron evaluados de acuerdo al tipo de ecosistema (lago y estuario) para la especie *G. maculatus* y para los sistemas en simpatria (Lago Cipreses, Estuario Río Puma y Estuario Maravilla) se comparó la dieta por especie (*G. maculatus* - *O. kisutch* y *G. maculatus* - *O. tshawytscha*). Los resultados gravimétricos obtenidos fueron transformados y estandarizados a la raíz cuarta para disminuir el efecto de valores atípicos. Posteriormente, se generó una matriz de similitud en base a la distancia euclidiana. Con el fin de dilucidar la relación de las muestras con el grupo alimentario (Zooplankton, Bentos, Insectos), se realizó un análisis de escalamiento multidimensional no métrico (NMDS) basado en la matriz de similitud obtenida (Kruskal, 1964) y un análisis de correlación de Pearson. Por último, se realizó una prueba PERMDISP para analizar la homogeneidad de la dispersión multivariada de los datos dentro de los grupos (Anderson et al., 2008).

Los datos obtenidos de isótopos estables, fueron transformados a raíz cuarta con el fin de disminuir el efecto de los valores atípicos. Consecutivamente, se generó una matriz de similitud utilizando distancias euclidianas como método de agrupamiento. Finalmente se realizó un PERMANOVA para determinar la significancia de las diferencias de los datos de isótopos estables entre ecosistemas y especies.

RESULTADOS

Contenido estomacal

De un total de 220 estómagos examinados (Tabla 2), el 89,1 % presentó contenidos. En éstos, las presas fueron categorizadas por orden y grupo (zooplankton, bentos, insectos y parásitos), identificando un total de 30 ítems.

Ecosistemas lacustres sin salmones

Lago Evelyn

Para este sistema el 85 % de los estómagos de puye analizados presentaron contenido estomacal y una mayor representatividad de ítems para el grupo clasificado como bentos. Las presas con mayor frecuencia de aparición (% F) fueron los dípteros adultos, larvas de díptero y los branchiópodos (%F = 95,00, %F = 70,00, % F = 50,00). De forma similar, el mayor número de individuos (% N) y el mayor aporte de biomasa (% G) se presentó para los mismos ítems siguiendo el mismo orden (Tabla 4).

Tabla 4. Frecuencia de ocurrencia (% F), frecuencia numérica (% N), frecuencia gravimétrica (% G) e Índice de Importancia Relativa (% IIRI) de los ítems dietarios de *Galaxias maculatus* en el Lago Evelyn.

Grupos	Item	%F	%N	%G	%IIRI
Zooplankton	Branchiopoda	50,000	34,889	7,182	2103,528
	Cladocera	5,000	1,111	0,189	6,501
	Cyclopoida	25,000	14,778	2,977	443,860
	Ostracoda	40,000	2,333	0,496	113,177
Insecto	Araneae	5,000	0,111	0,354	2,327
	Sarcoptiformes	5,000	0,333	0,142	2,375
	Coleoptera (A)	15,000	0,333	2,032	35,475
	Diptera (A)	95,000	26,889	35,648	5941,050
	Ephemeroptera (A)	10,000	0,222	3,236	34,587
	Hemiptera (A)	15,000	0,389	1,819	33,119
	Hymenoptera (A)	5,000	0,111	0,142	1,264
	Odonata (A)	5,000	0,111	0,945	5,280
Bentos	Amphipoda	5,000	0,556	1,063	8,093
	Piedras	10,000	0,667	2,622	32,889
	Coleoptera (L)	5,000	0,111	2,079	10,950
	Ephemeroptera (L)	10,000	0,222	2,835	30,571
	Diptera (L)	70,000	14,889	30,404	3170,500
	Diptera (P)	10,000	0,500	3,189	36,892
	Plecoptera (L)	10,000	0,333	0,472	8,058
	Semillas	10,000	0,667	0,118	7,848
	Huevos de pez	5,000	0,111	0,118	1,146
	Tricoptera (L)	5,000	0,333	1,937	11,352

*Nota: (A): Adulto, (L): Larva, (P): Pupa.

Adicionalmente, los ítems con el mayor aporte en la alimentación del puye en esta zona, fueron los dípteros adultos (% IIRI= 5941,050), seguido de larvas de díptero (% IIRI=3170,500) y branchiópodos (% IIRI= 2103,528) (Tabla 4, Figura 3). Finalmente, se observó que los tres grupos encontrados en la dieta del puye estuvieron bien representados, los insectos aportaron el 50 % de la dieta, seguido de un 25 % de bentos y 25 % de zooplancton (Figura 3).

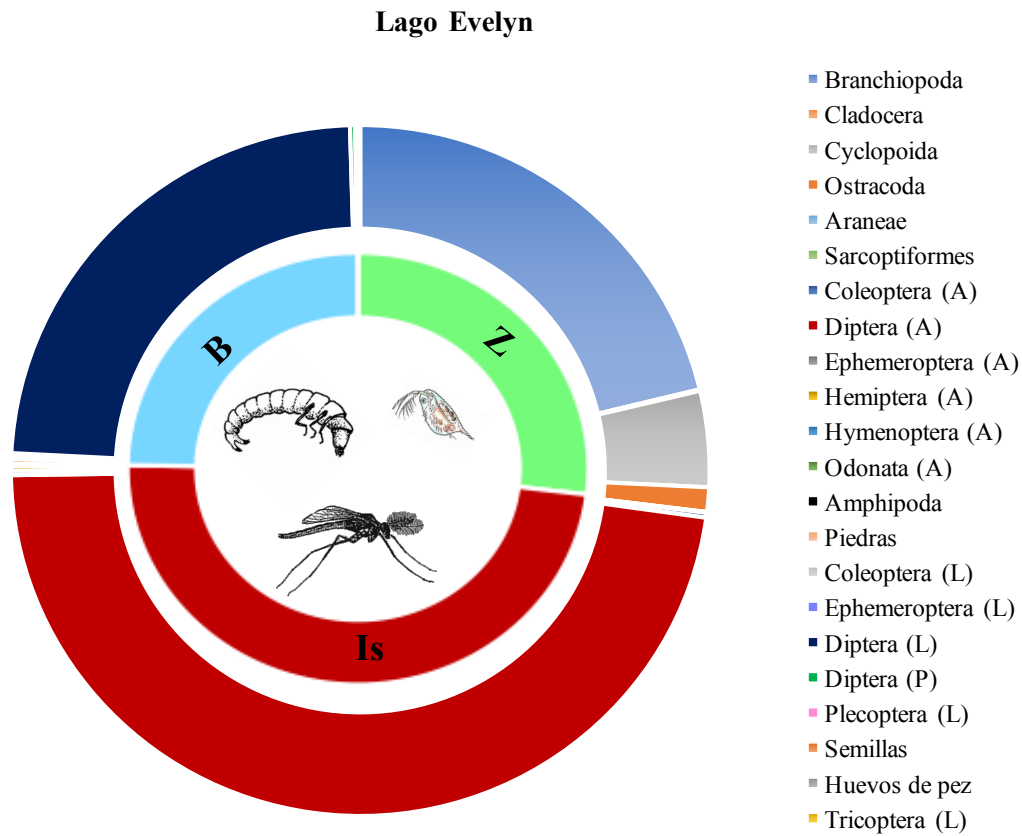


Figura 3. Índice de importancia relativa (IIRI %) de los ítems dietarios de *Galaxias maculatus* en el Lago Evelyn representado en dos diagramas circulares. El círculo más externo representa a IIRI% por ítem (lista al lado derecho). El diagrama más interno se refiere a la suma de los IIRI% por grupo al que pertenece cada ítem; B: Bentos, Z: Zooplancton, Is: Insectos.

Lago Konrad Po

Para este ecosistema lacustre el 95 % de los estómagos de puye examinados presentaron contenido estomacal, con una mayor representatividad de ítems para el grupo clasificado como bentos. Las presas con mayor frecuencia de aparición (% F) fueron los adultos y larvas de díptero (% F=95,00, % F=45,00). Por su parte, el mayor número de individuos (% N) y el mayor aporte de biomasa (% G) se presentó para los dípteros adultos (% N=77,558, % G= 57,756) (Tabla 5).

Tabla 5. Índice de frecuencia ocurrencia (% F), frecuencia numérica (% N), frecuencia gravimétrica (% G) e Índice de Importancia Relativa (% IIRI) del contenido estomacal de *Galaxias maculatus* en el Lago Konrad Po.

Grupos	Item	%F	%N	%G	%IIRI
Zooplankton	Branchiopoda	10,000	2,154	0,152	23,060
	Cladocera	5,000	1,436	0,051	7,434
	Ostracoda	5,000	0,359	0,606	4,827
	Cyclopoida	5,000	1,077	0,101	5,891
Insecto	Araneae	5,000	0,359	4,800	25,797
	Tricoptera (A)	5,000	0,359	5,053	27,061
	Coleoptera (A)	25,000	2,873	4,346	180,454
	Sarcoptiformes	5,000	0,359	0,505	4,322
	Diptera (A)	95,000	77,558	57,756	12854,905
Bentos	Diptera (L)	45,000	6,463	3,790	461,384
	Diptera (P)	10,000	2,873	4,144	70,160
	Ephemeroptera (L)	5,000	0,539	2,779	16,589
	Plecoptera (L)	5,000	0,718	1,516	11,170
	Amphipoda	5,000	1,077	12,329	67,033
	Tanaidacea	5,000	0,359	0,152	2,553
	Tricoptera (L)	5,000	0,359	0,202	2,806
Parásitos	Nematoda	5,000	1,077	1,718	13,976

*Nota: (A): Adulto, (L): Larva, (P): Pupa.

Adicionalmente, los ítems con el mayor aporte en la alimentación del puye en este lago son los dípteros adultos (%IIRI= 12854,905) (Tabla 5, Figura 4). Finalmente, se observó que la dieta del puye en el Lago Konrad Po, se basó principalmente y casi en su totalidad (95 %) en el grupo de los Insectos (Figura 4).

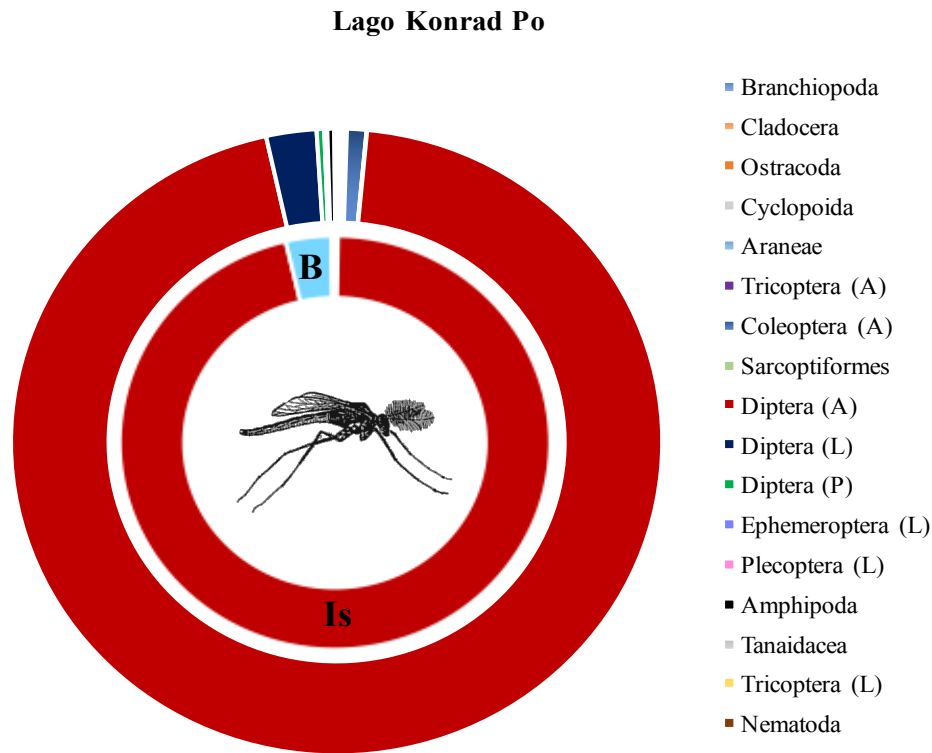


Figura 4. Índice de importancia relativa (IIRI %) del Lago Konrad Po expuesto en dos diagramas circulares para la especie *Galaxias maculatus*. El círculo más externo representa a IIRI% por ítem (lista al lado derecho). El diagrama más interno se refiere a la suma de los IIRI% por grupo al que pertenece cada ítem; B: Bentos, Z: Zooplancton, Is: Insectos.

Ecosistemas lacustres con salmón

Lago Los Cipreses

Para este sistema el 90% de los estómagos de puye examinados presentaron contenido estomacal con una mayor representatividad de ítems para el grupo clasificado como bentos. Las presas con mayor frecuencia de aparición (% F) fueron las larvas de tricópteros (% F)

F=85,00). Por su parte, el mayor número de individuos (% N) se observó para las larvas de tricópteros y para los branchiopodos (% N=34,559, % N=24,343). El mayor aporte de biomasa (% G), por otro lado, fue para las larvas de tricópteros (% G= 39,737) (Tabla 6).

Tabla 6. Índice de frecuencia ocurrencia (% F), frecuencia numérica (%N), frecuencia gravimétrica (% G) e Índice de Importancia Relativa (% IIRI) del contenido estomacal de *Galaxias maculatus* en el Lago Cipreses.

Grupos	Item	%F	%N	%G	%IIRI
Zooplankton	Branchiopoda	35,000	24,343	11,131	1241,583
	Cladocera	35,000	4,904	4,584	332,067
	Ostracoda	35,000	11,442	5,216	583,018
	Cyclopoida	45,000	15,528	7,864	1052,652
Insecto	Coleoptera (A)	5,000	0,058	0,350	2,039
	Hemiptera (A)	10,000	0,175	0,108	2,827
	Sarcoptiformes	5,000	0,058	0,067	0,628
	Collembola	5,000	0,117	1,680	8,985
Bentos	Coleoptera (L)	5,000	0,175	0,618	3,967
	Diptera (L)	15,000	0,817	1,963	41,699
	Diptera (P)	5,000	1,109	2,433	17,711
	Amphipoda	15,000	0,409	3,213	54,322
	Piedras	20,000	2,510	0,605	62,303
	Semillas	30,000	1,109	7,743	265,564
	Tricoptera (L)	85,000	34,559	39,737	6315,141
Parásitos	Nematoda	50,000	2,685	12,690	768,761

* Nota: (A): Adulto, (L): Larva, (P): Pupa.

Adicionalmente, en el Lago Los Cipreses se analizaron estómagos de individuos de salmón coho de los cuales el 100 % presentó contenido estomacal, con una mayor representatividad de ítems para el grupo clasificado como bentos. En comparación con el puye en esta misma zona, se registraron pocos ítems del grupo clasificado como zooplancton (Tabla 7). Para el salmón coho, las presas con mayor frecuencia de aparición (% F) fueron las pupas de díptero (% F=100,000), mayor número de individuos (% N) para los cladóceros (% N=69,979) y de biomasa (% G) para larvas y pupas de díptero (% G= 28,507, % G= 22,403) (Tabla 7).

Tabla 7. Índice de frecuencia ocurrencia (% F), frecuencia numérica (% N), frecuencia gravimétrica (% G) e Índice de Importancia Relativa (% IIRI) del contenido estomacal de *Oncorhynchus kisutch* en el Lago Cipreses.

Grupo	Item	%F	%N	%G	%IIRI
Zooplancton	Cladocera	45,000	69,979	12,425	3708,182
Insecto	Araneae	10,000	0,142	0,350	4,915
	Coleoptera (A)	35,000	0,710	2,811	123,238
	Diptera (A)	55,000	4,116	19,345	1290,349
	Hemiptera (A)	5,000	0,071	0,932	5,016
	Plecoptera (A)	5,000	0,142	2,651	13,965
	Collembola	5,000	0,142	0,015	0,783
Bentos	Coleoptera (L)	5,000	0,071	3,511	17,908
	Diptera (L)	45,000	5,607	28,507	1535,118
	Diptera (P)	100,000	17,175	22,403	3957,880
	Ephemeroptera (L)	5,000	0,071	1,442	7,565
	Amphipoda	15,000	0,284	2,302	38,781
	Semillas	5,000	0,071	0,029	0,501
	Tricoptera (P)	5,000	0,142	2,564	13,528
Parásitos	Nematoda	25,000	1,278	0,714	49,782

*Nota: (A): Adulto, (L): Larva, (P): Pupa

Finalmente, los ítems que registraron un mayor aporte en la alimentación del puye en esta zona, fueron los branchiópodos, cyclopoideos y larvas de tricópteros (% IIRI= 1241,583, % IIRI=1052,652, % IIRI=6315,141) (Tabla 6, Figura 5).

En comparación con el puye, el salmón coho tuvo una dieta más diversa con un aporte de varias fuentes, principalmente de pupas de dípteros, larvas de díptero, dípteros adultos y cladóceros (% IIRI=3957,880, % IIRI=1535,118, % IIRI=1290,349, % IIRI= 3708,182) (Tabla 7, Figura 5). Por último, de acuerdo a lo registrado en el contenido estomacal es posible señalar que la dieta del puye está representada principalmente por los grupos de bentos (59 %), zooplancton (34 %) y parásitos (7 %); mientras que para el salmón coho se registró la presencia de los 4 grupos: zooplancton (46 %), bentos (44 %), insectos (9 %) y parásitos (1 %) (Figura 5).

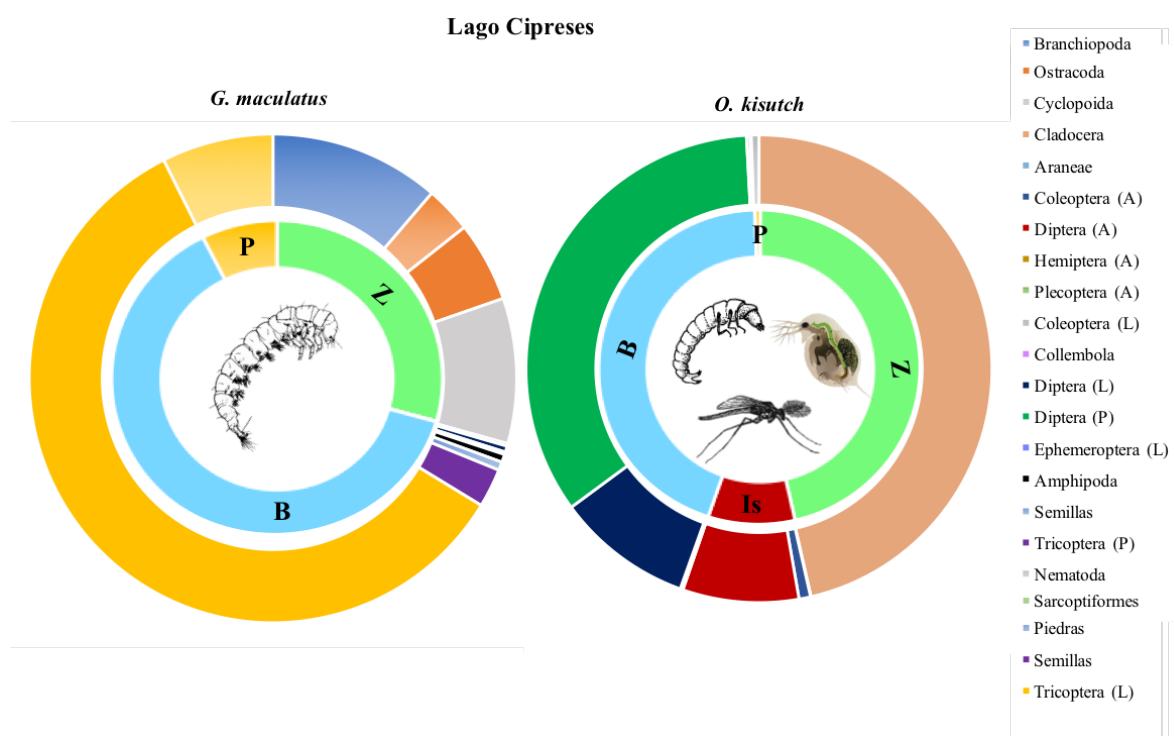


Figura 5. Índice de importancia relativa (IIRI %) del Lago Cipreses expuesto en dos diagramas circulares por especie (*Galaxias maculatus* y *Oncorhynchus kisutch*). El círculo más externo representa a IIRI% por ítem (lista al lado derecho). El diagrama más interno se refiere a la suma de los IIRI% por grupo al que pertenece cada ítem; B: Bentos, Z: Zooplancton, Is: Insecto.

El NMDS realizado utilizando los datos de biomasa de las presas del puye en todos los lagos muestreados, mostró agrupaciones de acuerdo a los sistemas (Figura 6a), especialmente los individuos del lago con presencia de salmón (Lago Cipreses) con respecto a los lagos con ausencia (Lago Konrad Po y Lago Evelyn) (Figura 6a). Por otra parte, los Lagos Evelyn y Konrad Po mostraron una mayor correlación con el grupo alimentario de los insectos, mientras Lago Los Cipreses está más asociado con zooplancton y el bentos (Figura 6b).

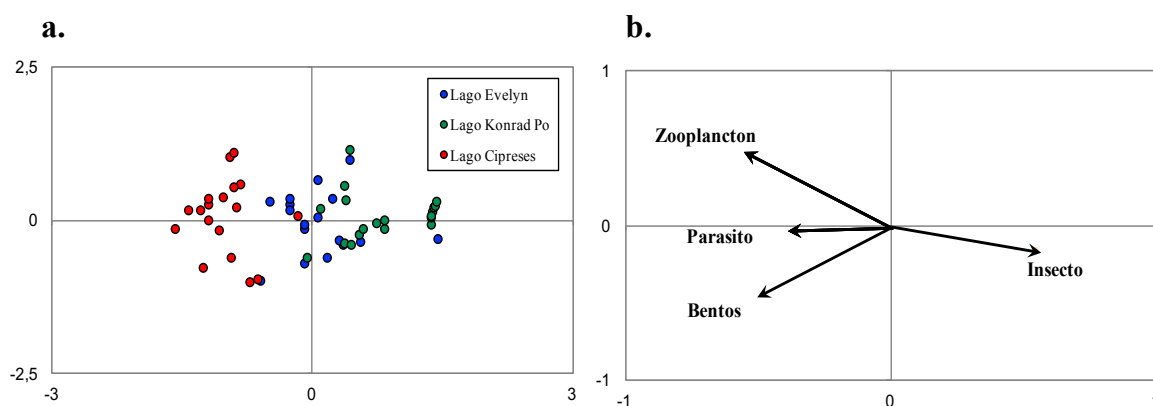


Figura 6. NMDS (a.) y correlación de Pearson (b.) de la dieta de *Galaxias maculatus* en los tres lagos: Lago Evelyn (azul), Lago Konrad Po (verde) y Lago Cipreses (rojo).

La prueba de homogeneidad de dispersión (PERMDISP), indicó que la dispersión de los datos es uniforme (PERMDISP: $P > 0,05$). El PERMANOVA mostró que existen diferencias significativas entre los tres lagos en la contribución relativa en biomasa de los ítems dietarios del puye (PERMANOVA: Pseudo- F_2 : 32,504; $P < 0,001$; Tabla 8).

Tabla 8. Resultados de PERMANOVA para datos gravimétricos de la dieta de *G. maculatus* teniendo como factor los ecosistemas lacustres (Lago Evelyn, Konrad Po y Los Cipreses).

Grupos	t	P(permanova)
Lago Evelyn, Lago Konrad Po	3,2626	<0,001
Lago Evelyn, Lago Los Cipreses	4,4673	<0,001
Lago Konrad Po, Lago Los Cipreses	8,1024	<0,001

El NMDS realizado a partir de los datos de biomasa de las presas de salmón coho y puye en el Lago Los Cipreses mostró una agrupación acuerdo a las especies (Figura 7a). Considerando la biomasa de las presas, la dieta del puye está asociada más con el zooplancton, mientras el salmón coho se alimenta mayormente por insectos y bentos (Figura 7b).

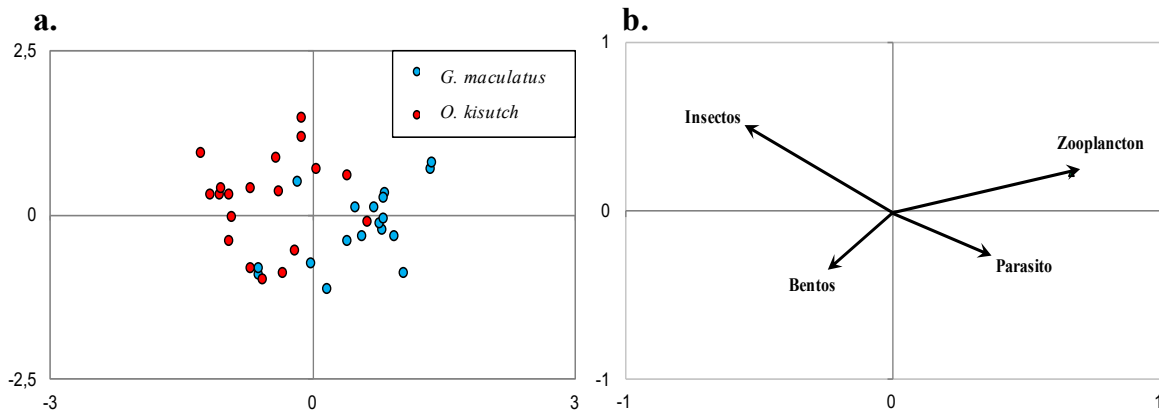


Figura 7. NMDS (a.) y correlación de Pearson (b.) para las especies *Galaxias maculatus* (azul) y *Oncorhynchus kisutch* (rojo) en el Lago Los Cipreses.

La prueba de homogeneidad (PERMDISP), indicó que la dispersión de los datos fue uniforme (PERMDISP: $P > 0,05$). El PERMANOVA demostró que existen diferencias significativas entre las especies para la biomasa por ítem dietario (PERMANOVA: Pseudo- F_1 : 12,516; $P < 0,001$; Tabla 9).

Tabla 9. Resultados de PERMANOVA para datos gravimétricos del Lago Cipreses utilizando como factor las especies coexistentes (*Galaxias maculatus* y *Oncorhynchus kisutch*)

Grupos	t	P(perm)
<i>G. maculatus</i> , <i>O. kisutch</i>	3,5378	<0,001

Las señales de $\delta^{13}\text{N}$ y $\delta^{15}\text{C}$ del tejido muscular del puye en los lagos mostraron que las amplitudes de los nichos fueron similares entre los sistemas sin salmón (Lago Konrad Po y Lago Evelyn). La señal de nitrógeno y carbono de estos sistemas tuvo una amplitud más pequeña en relación con el Lago con presencia de salmón coho (Lago Cipreses), el cual presenta una mayor amplitud en su señal de nitrógeno (Figura 8a). Los bi-plots entre $\delta^{13}\text{N}$ vs $\delta^{34}\text{S}$ y $\delta^{15}\text{C}$ vs $\delta^{34}\text{S}$ mostraron que el nicho isotópico del puye en los tres sistemas se diferenciaron entre sí. El Lago Konrad Po y el Lago Evelyn mantuvieron una amplitud de nicho pequeña y una señal similar de $\delta^{13}\text{N}/\delta^{15}\text{C}$, pero se diferenciaron en sus señales de $\delta^{34}\text{S}$, ya que el primero presentó una señal enriquecida y el segundo, una señal reducida (Figura 8 b-c). Finalmente, el Lago Los Cipreses mantuvo una amplitud mayor, presentando una amplia señal de $\delta^{34}\text{S}$ (Figura 8c).

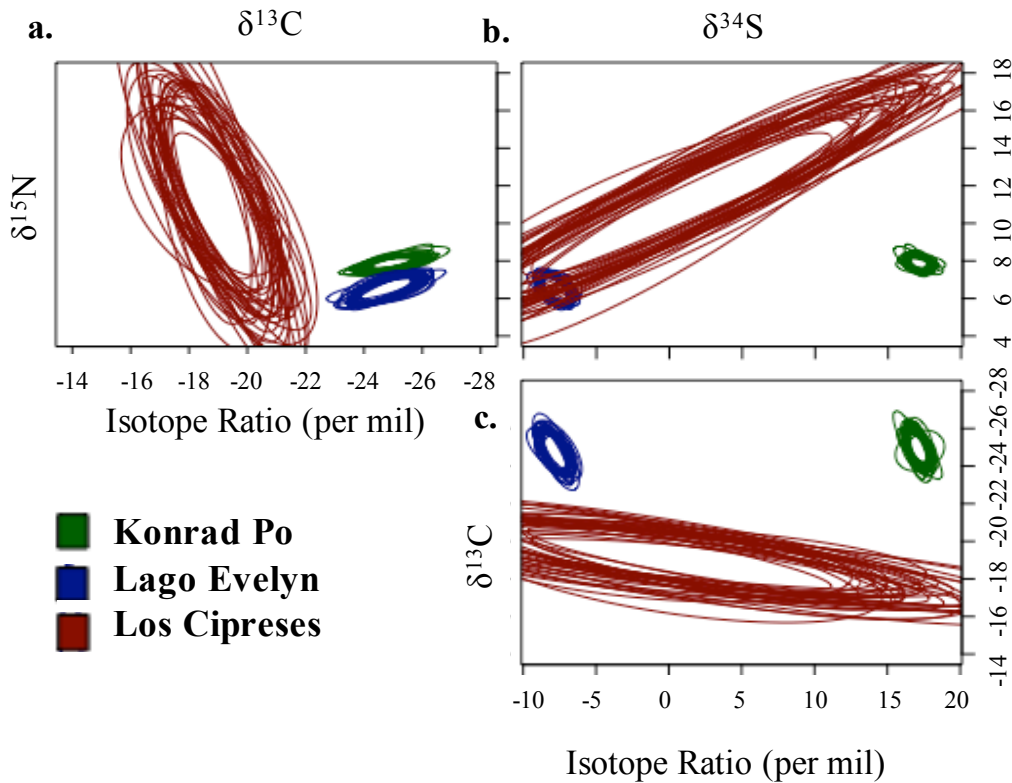


Figura 8. Nicho isotópico de tejido muscular de *Galaxias maculatus* para los tres lagos: Lago Konrad Po (verde), Lago Evelyn (azul), Lago Cipreses (rojo). **a.** bi-plot de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$. **b.** bi-plot de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{34}\text{S}$. **c.** bi-plot de $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{34}\text{S}$.

El análisis de PERMANOVA mostró que existen diferencias significativas entre los sistemas de acuerdo a sus señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$ (PERMANOVA: Pseudo- F_2 : 91,999; $P < 0,001$; Tabla 10). Además, la dispersión de los datos fue significativamente distinta entre los lagos (PERMDISP: $P < 0,001$), el Lago Los Cipreses presentó una dispersión más amplia en comparación con datos de Lago Evelyn y Lago Konrad Po.

Tabla 10. Resultados de PERMANOVA para las señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$ del tejido muscular de *G. maculatus* utilizando como factor los ecosistemas lacustres (Lago Evelyn, Konrad Po y Cipreses).

Grupos	t	P(perm)
Lago Konrad Po, Lago Evelyn	73,889	<0,001
Lago Konrad Po, Lago Los Cipreses	7,0312	<0,001
Lago Evelyn, Lago Los Cipreses	5,178	<0,001

Adicionalmente, las señales de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del tejido muscular del puye y salmón coho revelaron la existencia de sobreposición y diferencias en la amplitud de nicho entre las dos especies (Figura 9a). La amplitud del nicho del salmón fue más pequeña que el del puye. La sobreposición del nicho entre ambas especies estuvo relacionado con similitudes en las señales de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$. Las del salmón fueron menos variables y se encuentran enmarcadas dentro del nicho del pez nativo (Figura 9a). Los bi-plots entre $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{34}\text{S}$ y $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{34}\text{S}$ mostraron que la amplitud de las dos especies fue desigual a pesar de su sobreposición (Figura 9b-c). Finalmente, el puye presentó también una amplitud mayor, con una amplia señal de $\delta^{34}\text{S}$ y manteniendo señales restringidas de $\delta^{13}\text{C}$. Mientras que en las señales de $\delta^{34}\text{S}$ del salmón coho fueron mucho más restringidas y menos enriquecidas en $\delta^{13}\text{C}$ (Figura 9c).

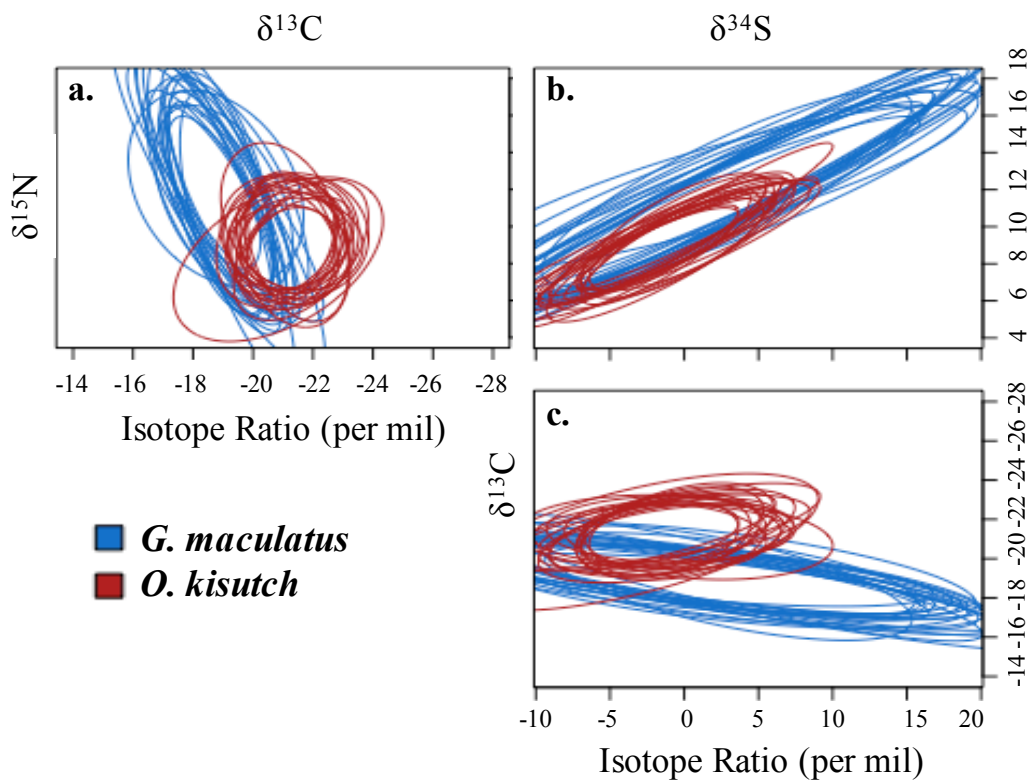


Figura 9. Nicho isotópico de tejido muscular de *Galaxias maculatus* (azul) y *Oncorhynchus kisutch* (rojo) para el Lago Cipreses. **a.** bi-plot de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$. **b.** bi-plot de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{34}\text{S}$. **c.** bi-plot de $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{34}\text{S}$.

El PERMANOVA mostró que no existen diferencias significativas entre las especies en lo que respecta a sus señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$ (PERMANOVA: Pseudo- F_1 : 2,8472; $P > 0,05$; Tabla 11). Además, la dispersión de los datos es significativamente distinta entre las especies (PERMDISP: $P < 0,001$), donde los datos del puye tienen una dispersión más amplia en comparación con los del salmón coho.

Tabla 11. Resultados de PERMANOVA para las señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$ de tejidos musculares de *G. maculatus* y *O. kisutch* en el ecosistema Lago Cipreses.

Grupos	t	P(perm)
<i>O. kisutch, G. maculatus</i>	1,6874	NS

Ecosistemas estuarinos sin salmones

Estuario Canal Santa María

Para este estuario un 80 % de los estómagos de puye examinados contaron con contenido estomacal, presentando una mayor representatividad en ítems para el grupo clasificado como bentos. Las presas con mayor frecuencia de aparición (% F) y número de individuos (% N) fueron las larvas de díptero (% F=100,000, % N=48,301). Por su parte, el mayor aporte de biomasa (% G) se presentó para el orden Tanaidacea (% G= 40,302) (Tabla 12).

Tabla 12. Índice de frecuencia ocurrencia (% F), frecuencia numérica (% N), frecuencia gravimétrica (% G) e Índice de Importancia Relativa (% IIRI) del contenido estomacal de *Galaxias maculatus* en el Estuario Canal Santa María.

Grupo	Item	%F	%N	%G	%IIRI
Zooplankton	Branchiopoda	5,000	0,243	0,086	1,645
	Ostracoda	5,000	0,243	0,086	1,645
	Cyclopoida	10,000	6,553	0,431	69,844
Insecto	Diptera (A)	50,000	4,126	4,741	443,380
	Sarcoptiformes	5,000	0,243	0,216	2,291
Bentos	Diptera (L)	100,000	48,301	35,409	8371,045
	Diptera (P)	55,000	22,816	18,233	2257,656
	Semillas	15,000	14,806	0,496	229,523
	Tanaidacea	10,000	2,670	40,302	429,716

*Nota: (A): Adulto, (L): Larva, (P): Pupa.

Adicionalmente, los ítems que cumplen con el mayor aporte en la alimentación del puye en esta zona fueron las larvas de díptero (% IIRI= 8371,045) (Tabla 8, Figura 11). Finalmente, se observa que la dieta de puye en el Estuario Canal Santa María, se basó principalmente en el grupo de bentos (96 %), posteriormente con una baja representatividad los insectos (3 %) y zooplancton (1 %) (Figura 10).

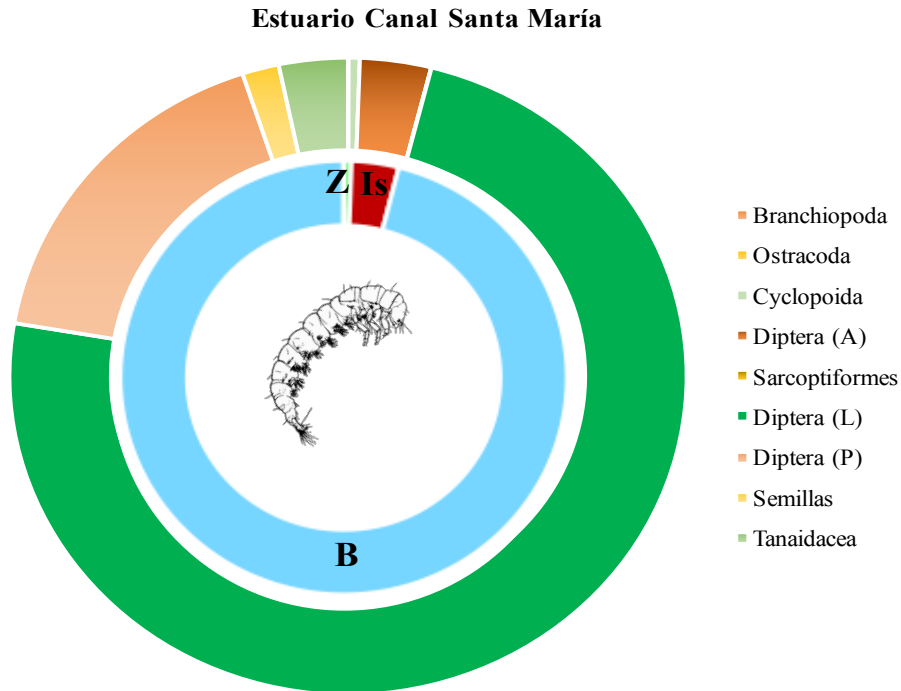


Figura 10. Índice de importancia relativa (IIRI %) de los ítems alimentarios para *Galaxias maculatus* en Estuario Canal Santa María representados en dos diagramas circulares. El círculo más externo representa a IIRI% por ítem (lista al lado derecho). El diagrama más interno se refiere a la suma de los IIRI% por grupo al que pertenece cada ítem; B: Bentos, Z: Zooplancton, Is: Insecto.

Estuario Coicopihue

Para este sistema el 75 % de los estómagos de puye analizados presentaron contenido estomacal y una mayor cantidad de ítems para el grupo clasificado como bentos. Las presas con mayor frecuencia de aparición (% F), número de individuos (% N) y aporte de biomasa (% G) fueron los anfipodos (% F=65,000, % N= 65,803, % G=74,545) (Tabla 13).

Tabla 13. Índice de frecuencia ocurrencia (% F), frecuencia numérica (% N), frecuencia gravimétrica (% G) e Índice de Importancia Relativa (% IIRI) de *Galaxias maculatus* en el Estuario Coicopihue.

Grupo	Item	%F	%N	%G	%IIRI
Zooplankton	Cyclopoida	15,000	4,145	10,182	214,903
Insecto	Araneae	5,000	0,518	0,448	4,828
	Diptera (A)	40,000	5,181	4,755	397,464
Bentos	Coleoptera (L)	5,000	0,518	1,175	8,465
	Amphipoda	65,000	65,803	74,545	9122,657
	Diptera (L)	60,000	23,834	8,895	1963,758

*Nota: (A): Adulto, (L): Larva, (P): Pupa

Por otra parte, los ítems que cumplieron con el mayor aporte en la alimentación del puye en este estuario fueron los de origen autóctono como los anfípodos (% IIRI= 9122,657) (Tabla 13, Figura 11) Por último, la dieta del puye en el Estuario Coicopihue se basó en un 95 % en el grupo de bentos, seguido por un 3 % de insectos y un 2 % de zooplancton (Figura 12).

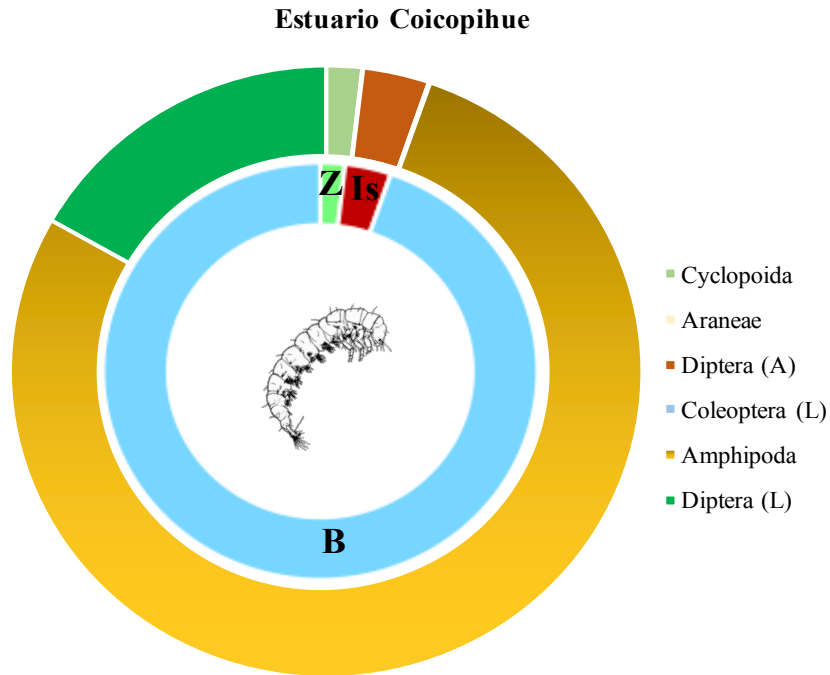


Figura 11. Índice de importancia relativa (IIRI %) de los ítems alimentarios para *Galaxias maculatus* en Estuario Coicopihue representados en dos diagramas circulares. El círculo más externo representa a IIRI% por ítems (lista al lado derecho). El diagrama más interno se refiere a la suma de los IIRI% por grupo al que pertenece cada ítem. B: Bentos, Z: Zooplancton, Is: Insecto.

Estuario Konrad Po

Para este sistema el 70 % de los estómagos de puye analizados contaron con contenido estomacal, presentando una mayor representatividad en ítems para el grupo clasificado como bentos. Las presas con mayor frecuencia de aparición (% F), número de individuos (% N) y aporte de biomasa (% G) fueron los cyclopoídeos (% F=55,000, % N= 37,503 % G=29,994) (Tabla 14).

Tabla 14. Índice de frecuencia ocurrencia (% F), frecuencia numérica (% N), frecuencia gravimétrica (% G) e Índice de Importancia Relativa (% IIRI) de *Galaxias maculatus* en el Estuario Konrad Po.

Grupo	Item	%F	%N	%G	%IIRI
Zooplankton	Branchiopoda	10,000	5,565	4,402	99,671
	Ostracoda	20,000	13,788	7,731	430,386
	Cladocera	45,000	28,478	26,552	2476,361
	Cyclopoida	55,000	37,503	29,994	3712,362
Insecto	Sarcoptiformes	10,000	0,201	0,198	3,981
	Coleoptera (A)	10,000	0,100	0,310	4,107
	Diptera (A)	45,000	0,777	7,477	371,455
Bentos	Amphipoda	15,000	8,122	10,440	278,438
	Diptera (L)	45,000	3,710	3,725	334,566
	Diptera (P)	5,000	0,050	0,028	0,392
	Lepidoptera (L)	5,000	0,050	0,649	3,496
	Piedras	5,000	0,050	0,169	1,097
	Semillas	15,000	1,454	7,901	140,320
	Tricoptera (L)	10,000	0,150	0,423	5,737

*Nota: (A): Adulto, (L): Larva, (P): Pupa

Según lo anterior, los ítems que cumplen con el mayor aporte en la alimentación del puye en este sistema fueron los cyclopoídeos (% IIRI= 3712,362) (Tabla14, Figura 12). Por último, la dieta del puye en el Estuario Konrad Po se basó principalmente en un 89 % en zooplankton, mientras que para el grupo de bentos fue solo del 8 % y del 2 % para insectos (Figura 12).

Estuario Konrad Po

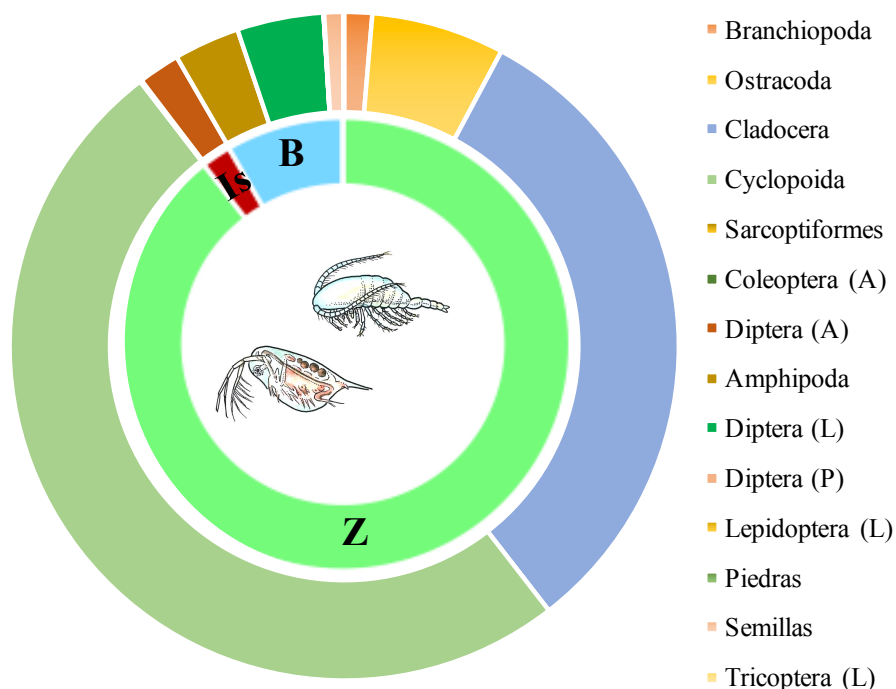


Figura 12. Índice de importancia relativa (IIRI %) de los ítems alimentarios para *Galaxias maculatus* en Estuario Konrad Po representado en dos diagramas circulares. El círculo más externo representa a IIRI% por ítems (lista al lado derecho). El diagrama más interno se refiere a la suma de los IIRI% por grupo al que pertenece cada ítem. B: Bentos, Z: Zooplancton e Is: Insecto.

Ecossistemas estuarinos con salmones

Estuario Río Puma

Para este sistema el 85 % de los estómagos de puye analizados presentaron contenido estomacal y en general, una mayor representatividad en ítems para el grupo clasificado como bentos. Las presas con mayor frecuencia de aparición (% F) fueron los dípteros adultos (% F=70,000), mientras que el mayor número de individuos (% N) fue para los cyclopoideos (% N=24,449). Por otro lado, el mayor aporte de biomasa (% G) fueron los tricópteros adultos (% G=31,135) (Tabla 15). Los ítems que cumplen con el mayor aporte en la alimentación del puye en esta zona fueron los dípteros y tricópteros adultos (% IIRI= 2509,705, % IIRI=1405,710) (Tabla 15, Figura 13).

Tabla 15. Índice de frecuencia ocurrencia (% F), frecuencia numérica (% N), frecuencia gravimétrica (% G) e Índice de Importancia Relativa (%IIRI) de *Galaxias maculatus* en el Estuario Río Puma.

Grupo	Item	%F	%N	%G	%IIRI
Zooplancton	Branchiopoda	5,000	0,200	0,000	1,002
	Ostracoda	15,000	6,012	0,698	100,647
	Cyclopoida	20,000	24,449	1,744	523,867
	Cladocera	5,000	4,008	0,332	21,701
Insecto	Araneae	10,000	0,401	2,010	24,111
	Collembola	20,000	14,830	3,555	367,701
	Diptera (A)	70,000	6,413	29,440	2509,705
	Tricoptera (A)	40,000	4,008	31,135	1405,710
	Coleoptera (A)	5,000	0,601	0,714	6,578
	Hemiptera (A)	10,000	0,401	0,432	8,328
	Hymenoptera (A)	5,000	0,401	3,339	18,701
Bentos	Coleoptera (L)	5,000	0,200	0,133	1,667
	Amphipoda	35,000	4,409	9,686	493,318
	Diptera (L)	45,000	8,818	7,825	748,928
	Diptera (P)	10,000	0,401	0,515	9,158
	Ephemeroptera (L)	5,000	0,200	0,116	1,583
	Huevos de pez	10,000	2,004	1,977	39,811
	Piedras	5,000	0,401	0,083	2,419
	Sarcoptiformes	5,000	0,200	0,083	1,417
	Semillas	5,000	10,020	0,332	51,762
	Tanaiacea	35,000	11,623	5,848	611,499

*Nota: (A): Adulto, (L): Larva, (P): Pupa

Además, en este sistema se analizaron estómagos de individuos de salmón coho de los cuales un 100 % presentaron contenido estomacal, presentando una mayor representatividad para el grupo clasificado como bentos. Es importante resaltar que en comparación con la especie con la que coexiste en el mismo sistema, el salmón coho no se alimentó de zooplancton en este sistema. Las presas con mayor frecuencia de aparición (% F) y número de individuos (% N) fueron las pupas de díptero (% F=85,000, % N=33,214). Por otro lado, el mayor aporte de

biomasa (% G) fue generado principalmente por el conjunto de pupas y adultos tricópteros (%G=45,972, % G=32,205) (Tabla 16).

Tabla 16. Índice de frecuencia ocurrencia (% F), frecuencia numérica (% N), frecuencia gravimétrica (% G) e Índice de Importancia Relativa (% IIRI) de *Oncorhynchus kisutch* en el Estuario Río Puma.

Grupo	Item	%F	%N	%G	%IIRI
Insecto	Coleoptera (A)	5,000	0,714	0,048	3,812
	Diptera (A)	65,000	13,214	4,124	1127,002
	Tricoptera (A)	50,000	12,143	32,205	2217,410
	Collembola	15,000	4,286	0,144	66,449
Bentos	Amphipoda	10,000	0,714	0,385	10,988
	Diptera (L)	40,000	7,857	0,692	341,973
	Diptera (P)	85,000	33,214	12,142	3855,275
	Gastropoda	5,000	0,357	0,711	5,343
	Lepidoptera (L)	25,000	4,286	0,442	118,198
	Tanaidacea	30,000	5,000	2,384	221,525
	Tricoptera (L)	5,000	0,357	0,750	5,535
	Tricoptera (P)	55,000	17,857	45,972	3510,599

*Nota: (A): Adulto, (L): Larva, (P): Pupa

En comparación a la dieta del puye, el salmón coho tuvo una dieta basada principalmente en pupas de dípteros, pupas de tricópteros y tricópteros adultos (% IIRI=3855,275, % IIRI=3510,599, % IIRI=2217,410) (Tabla 16, Figura 13). Por lo tanto, la dieta del puye está representada principalmente por los grupos insectos (56 %), bentos (35 %) y zooplancton (9 %), mientras que el salmón coho cuenta con la presencia de 2 grupos: bentos (71 %) e insectos (29 %) (Figura 14).

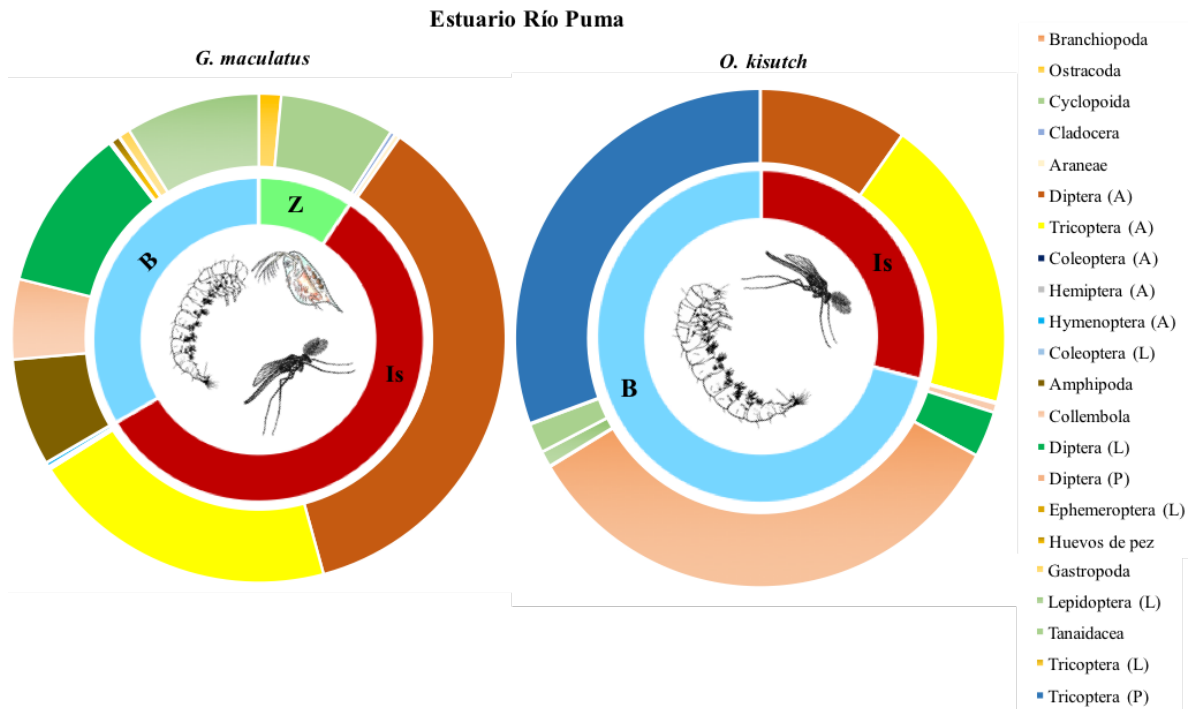


Figura 13. Índice de importancia relativa (IIRI %) de los ítems alimentarios por especie (*Galaxias maculatus* y *Oncorhynchus kisutch*) en Estuario Río Puma representado en dos diagramas circulares. El círculo más externo representa a IIRI% por ítems (lista al lado derecho). El diagrama más interno se refiere a la suma de los IIRI% por grupo al que pertenece cada ítem. B: Bentos, Z: Zooplancton, Is: Insecto

Estuario Maravilla

Para este sistema el 100 % de los estómagos de puye presentaron contenido estomacal, y en general, una mayor representatividad de ítems para el grupo clasificado como insectos. Es importante resaltar que el grupo de zooplancton no se encuentra representado por ningún ítem en el contenido estomacal. Las presas con mayor frecuencia de aparición (% F) fueron los dípteros adultos y las larvas de díptero (% F=100,000, % F=100,000), mientras que el mayor número de individuos (% N) fueron las larvas de díptero (% N=42,198). Por otro lado, el mayor aporte de biomasa (% G) se registró en conjunto con el aporte de los dípteros adultos y de larvas de díptero (% G=44,885, % G=34,388) (Tabla 17).

Tabla 17. Índice de frecuencia ocurrencia (% F), frecuencia numérica (% N), frecuencia gravimétrica (% G) e Índice de Importancia Relativa (% IIRI) de *Galaxias maculatus* en el Estuario Maravilla.

Grupo	Item	%F	%N	%G	%IIRI
Insecto	Araneae	10,000	0,659	0,444	11,029
	Collembola	15,000	0,659	1,301	29,405
	Diptera (A)	100,000	29,670	44,885	7455,501
	Odonata (A)	5,000	0,220	0,798	5,091
Bentos	Diptera (L)	100,000	42,198	34,388	7658,574
	Amphipoda	55,000	5,275	6,623	654,391
	Diptera (P)	75,000	21,319	11,561	2465,992

*Nota: (A): Adulto, (L): Larva, (P): Pupa

Adicionalmente, en este sistema se analizaron estómagos de individuos de salmón chinook de los cuales un 100 % presentaron contenido estomacal, presentando una mayor representatividad para el grupo clasificado como bentos. Es importante resaltar que en comparación con la especie con la que coexiste en el mismo sistema, el salmón chinook presentó parásitos.

Las presas con mayor frecuencia de aparición (% F), número de individuos (% N) y aporte de biomasa (% G) para el salmón chinook, fueron principalmente los dípteros adultos (% F=100,000, % N=42,209, % G=44,603) (Tabla 18).

Tabla 18. Índice de frecuencia ocurrencia (%F), frecuencia numérica (%N), frecuencia gravimétrica (%G) e Índice de Importancia Relativa (%IIRI) de *Oncorhynchus tshawytscha* en el Estuario Maravilla.

Grupo	Item	%F	%N	%G	%IIRI
Zooplankton	Cyclopoida	25,000	3,748	2,988	168,399
Insecto	Araneae	5,000	0,197	0,306	2,516
	Collembola	5,000	0,197	0,106	1,516
	Diptera (A)	100,000	42,209	44,603	8681,170
	Coleoptera (A)	5,000	0,197	0,353	2,751
	Sarcoptiformes	5,000	0,197	1,365	7,810
Bentos	Amphipoda	80,000	24,063	21,360	3633,856
	Coleoptera (L)	10,000	0,592	1,812	24,036
	Diptera (L)	55,000	3,945	3,306	398,797
	Diptera (P)	55,000	20,513	15,213	1964,901
	Ephemeroptera (L)	40,000	2,959	8,165	444,951
	Tanaidacea	10,000	0,394	0,141	5,357
Parásitos	Nematoda	5,000	0,789	0,282	5,357

*Nota: (A): Adulto, (L): Larva, (P): Pupa

Finalmente, los ítems que cumplieron con el mayor aporte en la alimentación del puye en esta zona son los dípteros adultos y las larvas de díptero (% IIRI=7455,501, % IIRI=7658,574) (Tabla 17, Figura 14).

En comparación a la dieta del puye, el salmón chinook tuvo un aporte alimentario en el mismo sistema basado principalmente en dípteros adultos (% IIRI=8681,170) (Tabla 18, Figura 14). Por último, la dieta del puye se encontró representada principalmente por los grupos bentos (54 %) e insectos (46 %), mientras que el salmón Chinook cuenta con la presencia de los 3 grupos: insectos (71 %), bentos (28 %) y zooplankton (1 %) (Figura 15).

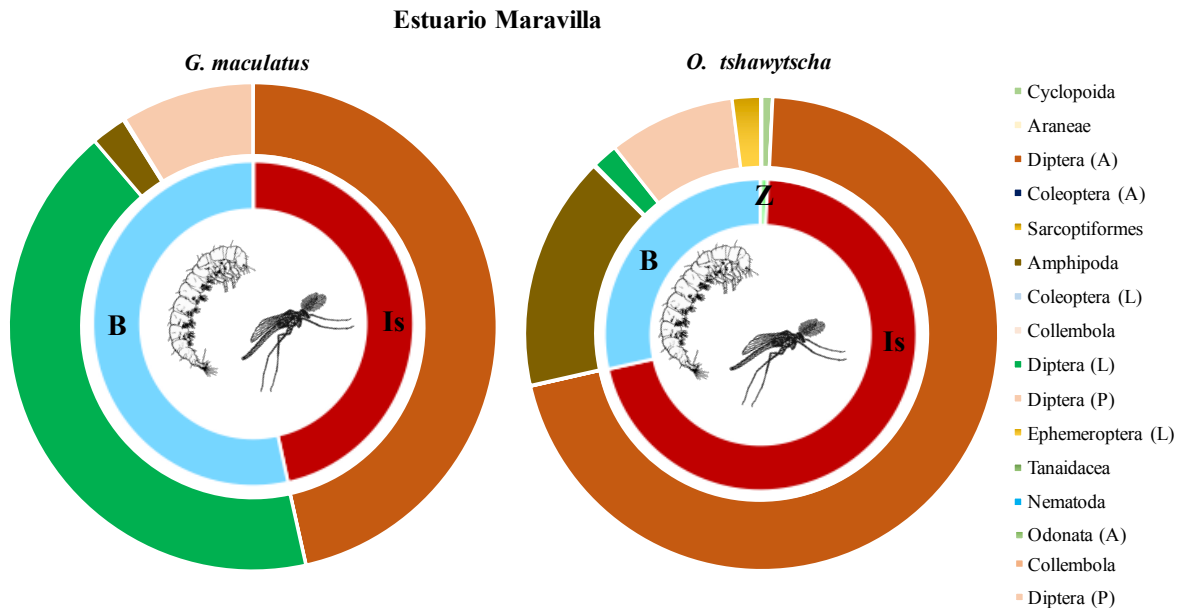


Figura 14. Índice de importancia relativa (IIRI %) de los ítems alimentarios por especie (*Galaxias maculatus* y *Oncorhynchus tshawytscha*) en Estuario Maravilla representado en dos diagramas circulares. El círculo más externo representa a IIRI% por ítems (lista al lado derecho). El diagrama más interno se refiere a la suma de los IIRI% por grupo al que pertenece cada ítem. B: Bentos, Z: Zooplancton, Is: Insecto.

El NMDS con los datos de biomasa de las presas de puye en todos los estuarios analizados, mostró que los datos se agrupan de forma diferenciada entre estuarios (Figura 15a) y los sistemas que presentan separación más marcada son el Estuario Konrad Po y Estuario Río Puma, por sus asociaciones con zooplancton e insectos respectivamente (Figura 15a y b).

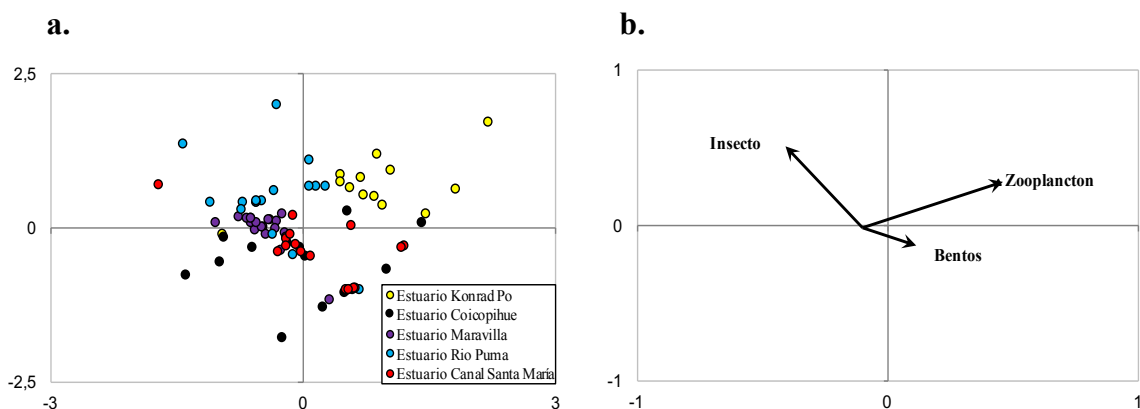


Figura 15. NMDS (a.) y la correlación de Pearson (b.) para la especie *Galaxias maculatus* en los cinco estuarios: Estuario Konrad Po (amarillo), Estuario Coicopihue (negro), Estuario Maravilla (Morado), Estuario Río Puma (azul) y Estuario Canal Santa María (rojo).

La prueba de homogeneidad (PERMDISP) indicó que la dispersión de los datos es uniforme (PERMDIPS: $P < 0,05$). El PERMANOVA demostró que existen diferencias significativas entre la mayoría de los estuarios para la biomasa por ítem dietario (PERMANOVA: Pseudo- F_4 : 12,031; $P < 0,001$) (Tabla 19).

Tabla 19. Resultados de PERMANOVA para datos gravimétricos de la dieta de *G. maculatus* teniendo como factor los ecosistemas estuarinos (Estuario Konrad Po, Coicopihue, Maravilla, Río Puma y Canal Santa María).

Grupos	t	P(perm)
Estuario Konrad Po, Estuario Coicopihue	3,5488	<0,001
Estuario Konrad Po, Estuario Maravilla	5,7349	<0,001
Estuario Konrad Po, Estuario Río Puma	4,0219	<0,001
Estuario Konrad Po, Estuario Canal Santa María	3,9205	<0,001
Estuario Coicopihue, Estuario Maravilla	2,7955	<0,001
Estuario Coicopihue, Estuario Río Puma	3,6147	<0,001
Estuario Coicopihue, Estuario Canal Santa María	1,2151	NS
Estuario Maravilla, Estuario Río Puma	2,5616	<0,001
Estuario Maravilla, Estuario Canal Santa María	2,5863	<0,001
Estuario Río Puma, Estuario Canal Santa María	3,36	<0,001

El NMDS con los datos de biomasa de las presas de salmón coho y puye en el Estuario Río Puma mostró agrupaciones poco marcadas (Figura 16a). Aun así, el contenido estomacal del puye estaba más asociado con los insectos y el zooplancton, mientras la dieta de salmón chinook se asoció más con el bentos (Figura 16b).

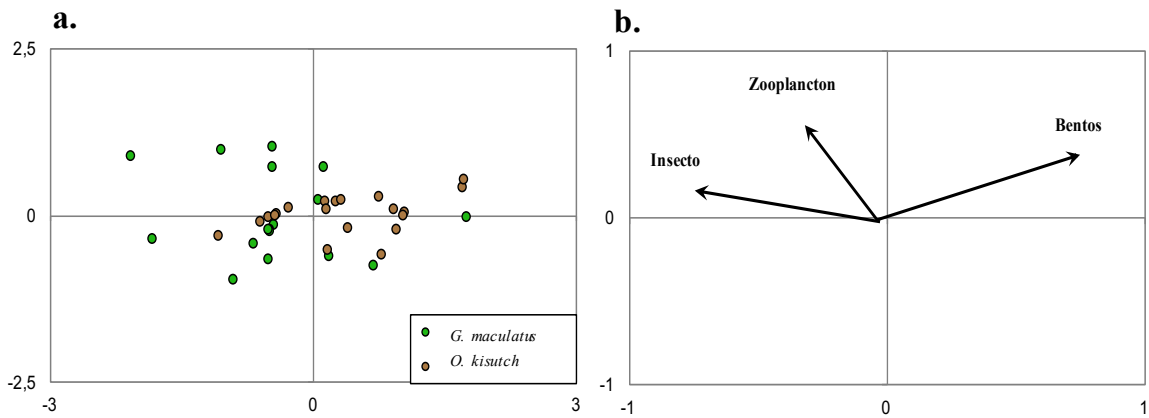


Figura 16. MDS (a.) y la correlación de Pearson (b.) para las especies *Galaxias maculatus* (verde) y *Oncorhynchus kisutch* (café) en el Estuario Río Puma.

La prueba de homogeneidad (PERMDIPS) indicó que la dispersión de los datos es uniforme (PERMDIPS: $P > 0,05$). El análisis estadístico demostró que existen diferencias significativas entre las especies para la biomasa por ítem dietario (PERMANOVA: Pseudo- F_1 : 7,6204; $P < 0,001$; Tabla 20).

Tabla 20. Resultados de PERMANOVA para datos gravimétrico del Estuario Río Puma utilizando como factor las especies coexistentes (*Galaxias maculatus* y *Oncorhynchus kisutch*)

Grupos	t	P(perm)
<i>G. maculatus, O. kisutch</i>	2,7605	<0,001

El NMDS con los datos de biomasa de las presas de salmón chinook y puye en el Estuario Maravilla mostró agrupaciones marcadas de acuerdo a la especie, donde la dieta de salmón fue asociada más fuertemente con el bentos y los insectos (Figura 17a y b).

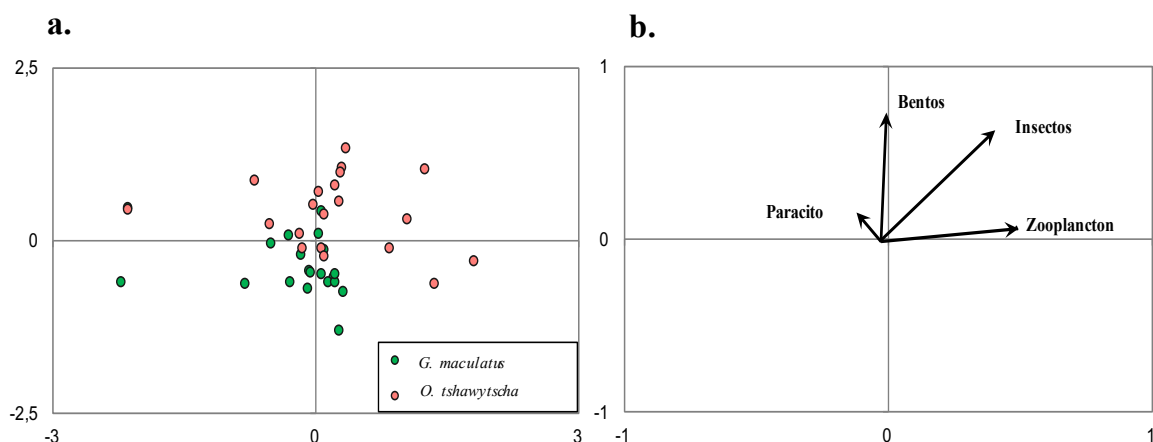


Figura 17. MDS (a.) y la correlación de Pearson (b.) para las especies *Galaxias maculatus* (verde) y *Oncorhynchus tshawytscha* (rosado) en el Estuario Maravilla

La prueba de homogeneidad (PERMDIPS), indicó que la dispersión de los datos es uniforme (PERMDIPS: $P > 0,05$). El análisis estadístico demostró que existen diferencias significativas entre las especies para la biomasa por ítem dietario (PERMANOVA: Pseudo- F_1 : 8,0742; $P < 0,001$; Tabla 21).

Tabla 21. Resultados de PERMANOVA para datos gravimétricos del Estuario Maravilla utilizando como factor las especies coexistentes (*Galaxias maculatus* y *Oncorhynchus tshawytscha*)

Grupos	t	P(perm)
<i>G. maculatus</i> , <i>O. tshawytscha</i>	2,8415	<0,001

La relación entre las señales de $\delta^{13}\text{N}$ y $\delta^{15}\text{C}$ del tejido muscular del puye en los estuarios reveló que la amplitud de nicho es similar entre todos los sistemas y que además existe una alta sobreposición (Figura 18a.). Lo anterior relacionado con la similitud entre las señales enriquecidas en $\delta^{15}\text{C}$ y las señales altas de $\delta^{13}\text{N}$ (Figura 18a.). Los bi-plots entre $\delta^{13}\text{N}$ vs $\delta^{34}\text{S}$ y $\delta^{15}\text{C}$ vs $\delta^{34}\text{S}$ mostraron que el puye cuenta con una amplitud de nicho pequeña y altamente superpuesta con señales enriquecidas de $\delta^{34}\text{S}$ (Figura 18c.)

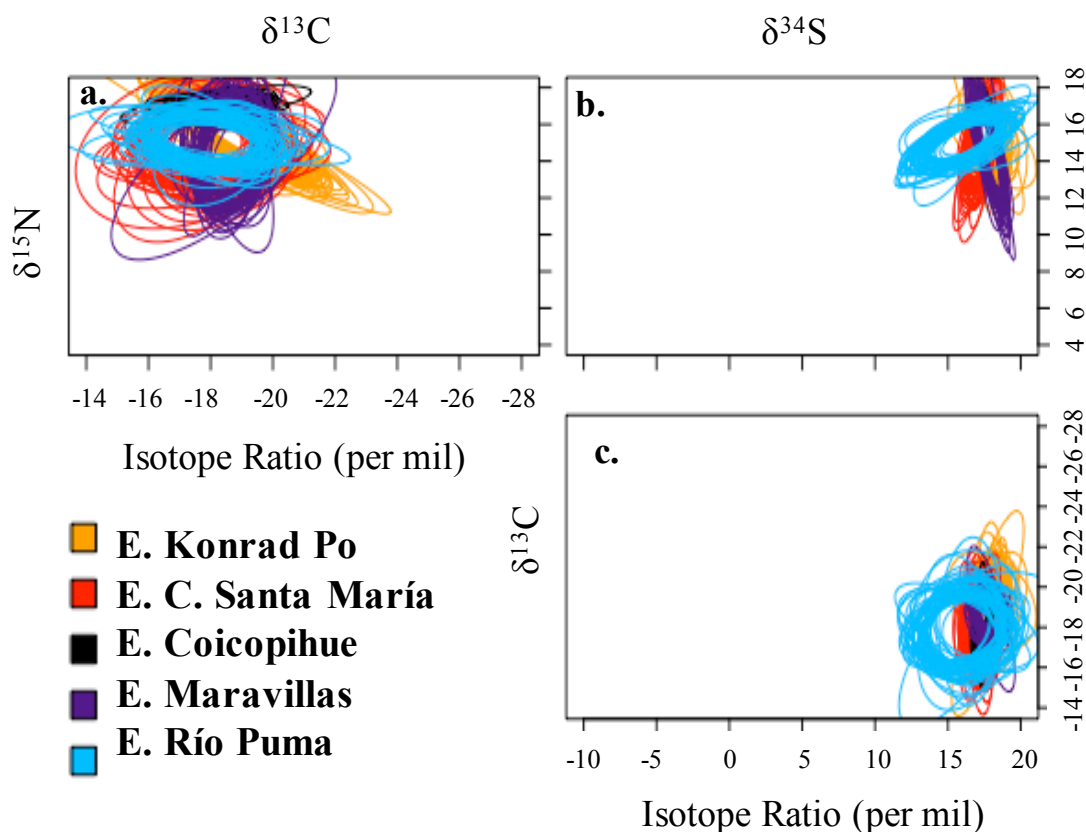


Figura 18. Nicho isotópico de tejido muscular de *Galaxias maculatus* para los cinco estuarios: Bahía Donaldson/Estuario Konrad Po (amarillo), Estuario Canal Santa María (rojo), Estuario Coicopihue (negro), Estuario Maravillas (morado) y Estuario Río Puma (azul). **a.** bi-plot de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$. **b.** bi-plot de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{34}\text{S}$. **c.** bi-plot de $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{34}\text{S}$.

El PERMANOVA mostró que no existen diferencias significativas entre los sistemas Estuario Konrad Po - Estuario Maravillas, Estuario Canal Santa María - Estuario Río Puma y Estuario Canal Santa María - Estuario Maravilla en lo que respecta a sus señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$ (PERMANOVA: Pseudo-F₄: 8,4519; P>0,05; Tabla 22). Además, la dispersión de los datos por ecosistema fue uniforme (PERMDISP: P> 0,05; Tabla 22).

Tabla 22. Resultados de PERMANOVA para las señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$ del tejido muscular de *G. maculatus* teniendo como factor los ecosistemas estuarinos (Estuario Konrad Po, Estuario Canal Santa María, Estuario Coicopihue, Estuario Maravilla, Estuario Río Puma).

Grupos	t	P(perm)
Estuario Konrad Po, Estuario Canal Santa María	2,0084	<0,001
Estuario Konrad Po, Estuario Coicopihue	3,5187	<0,001
Estuario Konrad Po, Estuario río Puma	2,7461	<0,001
Estuario Konrad Po, Estuario Maravillas	1,4542	NS
Estuario Canal Santa María, Estuario Coicopihue	4,3962	<0,001
Estuario Canal Santa María, Estuario río Puma	1,4709	NS
Estuario Canal Santa María, Estuario Maravillas	1,6152	NS
Estuario Coicopihue, Estuario río Puma	3,9057	<0,001
Estuario Coicopihue, Estuario Maravillas	5,3573	<0,001
Estuario río Puma, Estuario Maravillas	2,8147	<0,001

La relación entre las señales de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del tejido muscular de puye y salmón coho en el Estuario Río Puma reveló que existe una sobreposición y diferencias en la amplitud de nicho entre ambas especies (Figura 19a). La amplitud del nicho del salmón es más amplia que el del pez nativo. La sobreposición del nicho entre ambas especies está relacionado con similitudes con las señales de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, ya que las señales del puye son más cortas, se encuentran enmarcadas dentro la señal del salmón (Figura 19a). Los bi-plots entre $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{34}\text{S}$ y $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{34}\text{S}$ muestran que la amplitud de las dos especies es desigual a pesar de su sobreposición, donde el nicho del pez nativo es más pequeño (Figura 19 b-c).

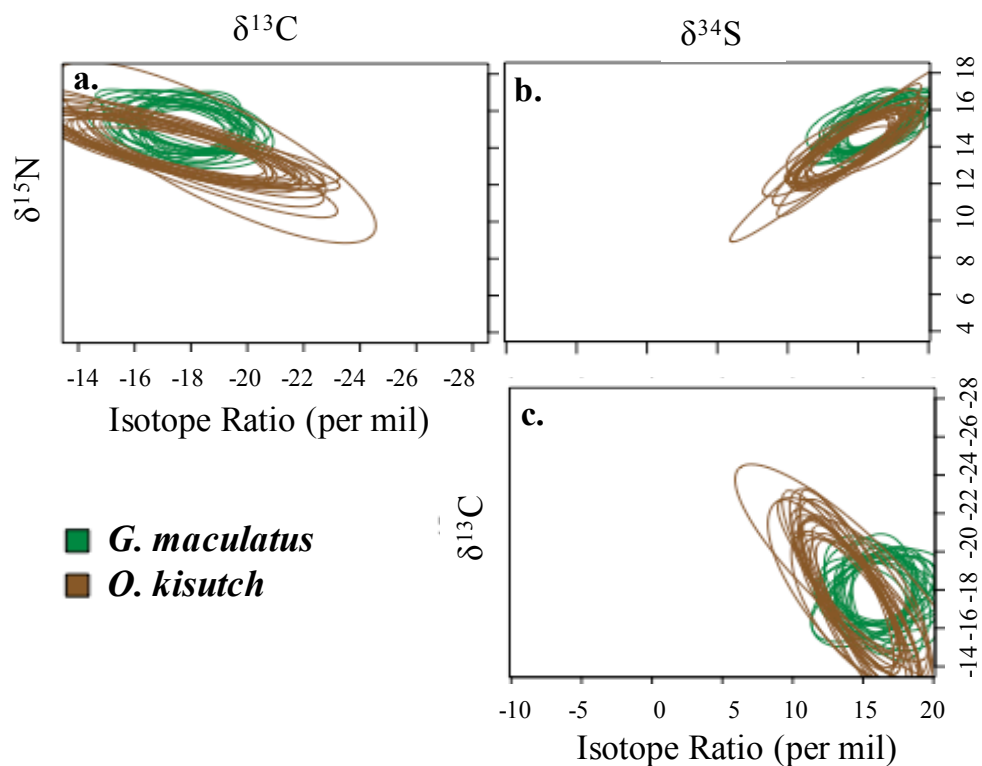


Figura 19. Nicho isotópico de tejido muscular de *Galaxias maculatus* (verde) y *Oncorhynchus kisutch* (café) para el Estuario Río Puma. **a.** bi-plot de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$. **b.** bi-plot de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{34}\text{S}$. **c.** bi-plot de $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{34}\text{S}$.

El PERMANOVA mostró que no existen diferencias significativas entre las especies en lo que respecta a sus señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$ (PERMANOVA: Pseudo- F_1 : 3,4159; $P > 0,05$). Además, la dispersión de los datos resultó ser uniforme entre las especies (PERMDISP: $P > 0,05$; Tabla 23).

Tabla 23. Resultados de PERMANOVA para datos isotópicos de tejidos musculares de *G. maculatus* y *O. kisutch* en el ecosistema Estuario Río Puma.

Grupos	t	P(perm)
<i>O. kisutch</i> , <i>G. maculatus</i>	1,8482	NS

La relación entre las señales de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ del tejido muscular del puye y salmón chinook en el Estuario Maravilla reveló que existe una sobreposición y altas diferencias en la amplitud de nicho entre ambas especies (Figura 20a.). La amplitud del nicho del salmón es más amplia que el del pez nativo. La sobreposición del nicho entre ambas especies está relacionada con similitudes con las señales de $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$, ya que las señales del puye son más limitadas y se encuentran enmarcadas dentro del nicho del salmón (Figura 20a). Los bi-plots entre $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{34}\text{S}$ y $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{34}\text{S}$ muestran que la amplitud del nicho de las dos especies es desigual, el pez nativo presenta una señal de $\delta^{13}\text{C}$ muy poco variable en comparación con el salmón. (Figura 20 b-c). El salmón por su parte, presenta señales de mayor amplitud en los tres isótopos estables analizados (Figura 20 b-c).

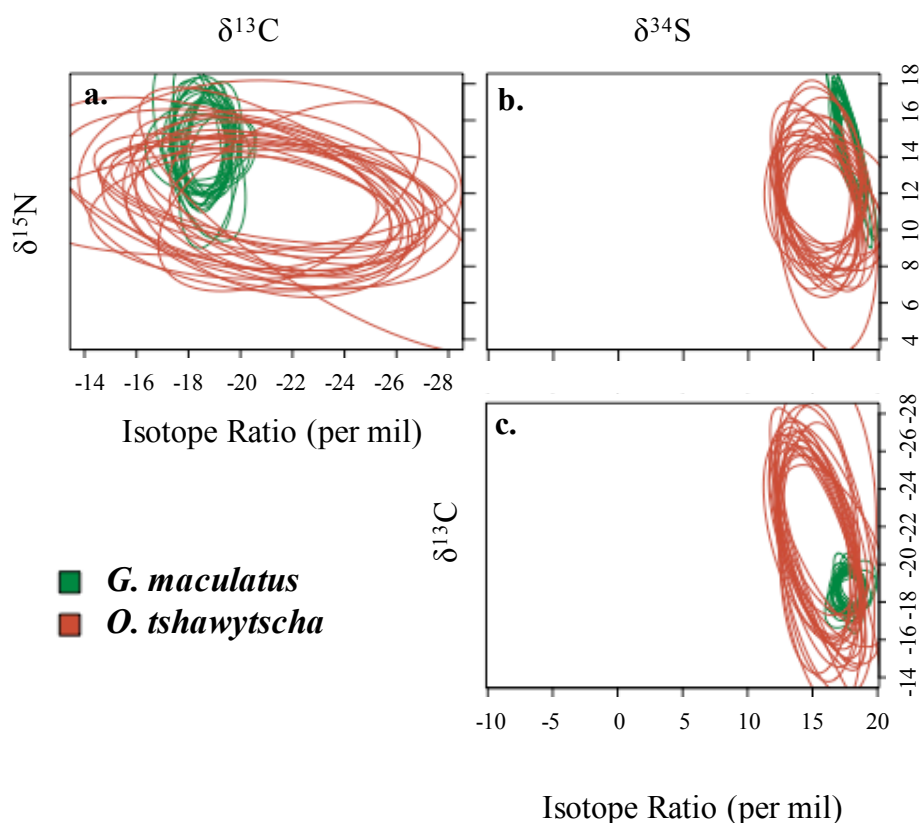


Figura 20. Nicho isotópico de tejido muscular de *Galaxias maculatus* (verde) y *Oncorhynchus tshawytscha* (rojo) para el Estuario Maravilla. **a.** bi-plot de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{13}\text{C}$. **b.** bi-plot de $\delta^{15}\text{N}$ vs $\delta^{34}\text{S}$. **c.** bi-plot de $\delta^{13}\text{C}$ vs $\delta^{34}\text{S}$.

El PERMANOVA mostró que existen diferencias significativas entre las especies en lo que respecta a sus señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$ (PERMANOVA: Pseudo- F_1 : 13,538;

P< 0,001). Además, la dispersión fue significativamente distinta entre las especies (PERMDISP: P<0,001), donde los datos del salmón chinook tienen una dispersión más amplia en comparación con datos del puye (Tabla 24).

Tabla 24. Resultados de PERMANOVA para las señales isotópicas de $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{34}\text{S}$ de tejidos musculares de *G. maculatus* y *O. tshawytscha* en el ecosistema Estuario Maravillas.

Grupos	t	P(perm)
<i>O. tshawytscha, G. maculatus</i>	3,6794	<0,001

Resumen de resultados

1. En los sistemas lacustres sin presencia de salmón (Lago Evelyn y Konrad Po), el puye se alimentó mayormente de presas bentónicas e insectos según lo previsto en la hipótesis. Por otra parte, el puye se alimentó principalmente de bentos cuando cohabitaba con salmones en el Lago Los Cipreses negando la hipótesis en la que el pez nativo se alimentaría mayormente de fuentes pelágicas. Finalmente, la amplitud del nicho isotópico del puye fue mayor en el Lago Los Cipreses a diferencia de los lagos sin salmón (Lago Evelyn y Konrad Po) por lo que no se cumple con la hipótesis de nicho isotópico establecida.
2. El salmón coho en etapa juvenil se alimentó mayormente de presas bentónicas e insectos en lagos y estuarios según lo establecido en la hipótesis. Aun así, exhibió una amplitud de nicho isotópico menor que el puye en el Lago Los Cipreses, por lo que se no se cumplió lo establecido en la hipótesis con respecto al nicho en lagos. Finalmente, la amplitud del nicho isotópico del salmón coho en el Estuario Río Puma fue mayor que el del puye en el mismo ecosistema por lo que la hipótesis establecida para nicho en estuarios si se cumple.
3. En los sistemas abiertos, de oferta alimentaria diversa y abundante como los estuarios, el puye consumió una mayor variedad de grupos taxonómicos (insectos, presas bentónicas y pelágicas) de acuerdo a lo establecido en la hipótesis de dieta. Por último, la amplitud del nicho isotópico del puye en los estuarios se muestra altamente sobrepuesto entre sistemas por lo que no existe mucha variación en la amplitud del nicho con o sin la presencia de salmones y por lo tanto se acepta la hipótesis propuesta.
4. La amplitud del nicho isotópico del salmón chinook en el Estuario Maravilla fue mayor que la del pez nativo por lo que se acepta la hipótesis establecida.

DISCUSIÓN

¿Afectará la presencia de los salmones la dieta y el nicho isotópico de los puyes en los lagos?

Los lagos de los fiordos patagónicos son sistemas templados, con altas cantidades de oxígeno, concentraciones bajas de clorofila, alta transparencia y baja productividad (Górski et al., 2017; Soto, 2002). Esto influye en la presencia de una baja riqueza de especies zooplancton en estos ecosistemas (De los Ríos Escalante et al., 2016). Es así, como los macroinvertebrados bentónicos representan el componente biológico fundamental para la estructuración y funcionamiento de la ictiofauna (Añón, 1991). A pesar de esto, el contenido estomacal del puye presentó cierta preferencia por el mismo grupo en los Lagos Evelyn y Konrad Po. La predilección fue mucho mayor para el grupo de los insectos a diferencia del Lago Los Cipreses, en donde la elección se dirigió hacia presas de bentos y zooplancton. La elección de los peces nativos por ítems como los insectos, puede deberse a la facilidad de captura sobre estas presas y a su mayor contenido energético. Por otra parte, su captura puede verse impulsada por los enlaces con sistemas estuarinos (característica que los tres ecosistemas estudiados poseen) y quizás con aspectos hidrobiológicos asociados con materia orgánica terrestre. Por lo tanto, la importancia de las conexiones con otros sistemas puede favorecer la oferta de presas. En este contexto, se debe resaltar que los fiordos, según Gorsky et al. (2000), son zonas que representan “un interfaz y un amortiguador entre sistemas de agua dulce (lagos y ríos), continentes glaciares y el océano costero”. Además, las comunidades en sí, están influenciadas en igual medida por el mar abierto, el terreno costero adyacente y la escorrentía de agua dulce (Gorsky et al., 2000). De acuerdo a Solomon et al. (2011), el origen de los recursos basales de los sistemas lacustres depende de tres hábitats distintos. Así, la producción primaria autóctona (originada en el sistema) se deriva de hábitats pelágicos en aguas abiertas, los recursos bentónicos de aguas inferiores y la producción primaria alóctona (originada fuera del sistema) de hábitats terrestres adyacentes. Por su parte, la producción terrestre también respalda una porción importante del consumo en los lagos (Solomon et al., 2011). Es probable que estos sistemas oligotróficos tengan muy pocos

nutrientes, lo que limitaría la producción primaria acuática, originando un aporte significativo de los sistemas adyacentes como las zonas ribereñas. Autores como Vannote et al. (1980) en estudios sobre sistemas fluviales, resaltan la fuerte influencia de la vegetación ribereña. Esta, puede reducir “la producción autótrofa por sombra y contribuye con grandes cantidades de detritus alóctono” (Vannote et al., 1980). Este patrón sugiere que los peces pueden utilizar como fuente de energía las fuentes alóctonas, a medida que aumentan los insumos terrestres. Finalmente, la materia orgánica traída por escorrentía o a través de sedimentos como mezcla de plantas vasculares emergentes y plantas leñosas terrestres, provee microhábitat y aumenta la abundancia de especies como los insectos.

Las cadenas alimenticias de los lagos oligotróficos son “comparativamente diversas con un número amplio de interacciones débiles dentro de la cadena trófica (Carney & Elser, 1990)”. En cambio, los sistemas eutróficos, o de alta surgencia presentan una mayor simplicidad en su cadena alimenticia, siendo poco diversos (Carney & Elser, 1990). Lo anterior, podría verse en una amplitud de nicho pequeña, dado a que estos son ecosistemas con pocas especies donde la competencia es potencialmente baja. Especialmente, para los sistemas sin salmón (Lago Konrad Po y Lago Evelyn), es posible que exista cierto nivel de especialización dependiente al grupo más abundante y con mayor importancia alimenticia como se observó en el contenido estomacal. Adicionalmente, las señales de isótopos como $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ están regulados por la producción primaria en la base de las cadenas tróficas. Estas diferencias en sus valores se transmiten a los consumidores y proporcionan una estimación cuantificable del uso del hábitat y de los recursos (Fry, 2006). A su vez, el uso de fuentes y áreas de forrajeo puntualizadas pueden reflejarse en señales cortas y un nicho pequeño en los lagos sin salmón. Por otra parte, la variación en la tasa de $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$, aumenta en cada paso trófico por lo que es una representación del nivel y las interacciones tróficas (Fry, 2006). También representa una señal que se vería reducida si se alimentaran de niveles bajos y presentarían pocas interacciones a nivel trófico.

Por otro lado, el puye en el Lago Los Cipreses, donde cohabita con salmón coho, muestra diferencias en comparación con los otros lagos, en su dieta basada en bentos y zooplancton y en su nicho isotópico más amplio. La preferencia hacia los insectos observada

en los lagos sin salmones puede deberse a la falta de un competidor dominante, por lo que la dieta del puye en el Lago Los Cipreses, pudo verse influenciada cambiando notablemente sus preferencias alimenticias. La marcada distinción por el bentos y un porcentaje más bajo por el zooplancton en este lago no quiere decir que en el sistema no haya disponibilidad de insectos, pues el salmón coho en el mismo lago si cuenta con la presencia de ellos en su dieta. Por lo tanto, ambos resultados (dieta y nicho isotópico) pueden estar asociados a la competencia interespecífica con especies más dominantes como el salmón coho, a factores migratorios asociados a la utilización de recursos marinos y de agua dulce, a la presencia de poblaciones de puye con diferentes historias de vida y a las características del sistema. La presencia de especies no nativas dentro del Lago Cipreses, pudo influir en las diferencias dietarias y en la amplitud del nicho. Los salmones son conocidos por su hábito oportunista y territorialista capaces de monopolizar de forma virtual sus alimentos (Elliott, 1990). Está es una técnica que adquieren pues al hacerse con su propio “espacio” aumentan sus tasas de forraje a diferencia de los menos agresivos y evitan la competencia al mantener alejados a los vecinos (Grant, 1990; Cutts et al., 2002). En este caso, el salmón coho, es una especie que puede formar diferentes estructuras sociales para maximizar sus recursos (Mason, 1966; Puckett & Dill, 1985; Nielsen, 1992). Estas herramientas del salmón para evitar la presencia de sus contrincantes en su territorio (perseguir o investir), puede ser la posible explicación de que la dieta del puye muestre un cambio importante. La especie no nativa al ser más dominante, puede estar monopolizando la oferta de insectos disponibles y generar un desplazamiento del puye hacia zonas que le brinden refugio e ítems alimenticios autóctonos como el bentos. Lo anterior puede ocurrir, ya que el puye es una especie más bien “generalista” capaz de cambiar a nuevos recursos que les confieran un beneficio (en este caso refugio) cuando la presión de la competencia aumenta. Algunos estudios han confirmado que la “competencia interespecífica por el hábitat” puede generar que los salmónidos como la trucha desplacen a los galáxidos de su microhábitat (Bonnett & McIntosh, 2004). Se ha observado que la presencia de trucha marrón es capaz de cambiar el comportamiento de tres galáxidos de Otago (Nueva Zelanda) y además de eso, generan la disminución de la proporción de alimentos para los galáxidos bajo su presencia (Edge et al., 1993). En otros trabajos, se atribuye que la distribución del puye varía con la presencia de salmónidos. Según Habit et al. (2010) “estos restringen parcialmente su presencia a hábitats más marginales y

potencialmente conducen a aumentos en la fragmentación de las poblaciones”. Por otra parte, Lindegren et al. (2012) explica que en los lagos oligotróficos de la Patagonia, durante las horas de luz el zooplancton se dispersa en aguas profundas, evitando la alta radiación. Las especies de presa nativas por otra parte, toman refugio de los depredadores como una forma de evitar a los salmónidos grandes que son altamente móviles. A medida que la intensidad de la luz disminuye durante el crepúsculo, se da un rápido ascenso del zooplancton que se acompaña de una rápida migración horizontal de presas nativas por lo que se dan agregaciones densas de zooplancton centradas cerca de la costa. Por lo que se puede sugerir que el comportamiento del puye y su ubicación en zonas más protegidas y superficiales (costera) puedan favorecer que el zooplancton sea parte importante de su dieta. El salmón coho mientras tanto, al tener un territorio mayor, podría estar movilizándose entre aguas profundas, intermedias y superficiales, restringiendo la disponibilidad de ciertos grupos más grandes dentro del zooplancton como los cladóceros.

La presencia del salmón coho puede también afectar el nicho isotópico del puye. La amplitud de nicho del coho, fue más pequeña en comparación con el del puye en el mismo sistema. Aun así, se observó una sobreposición entre ambos espacios de nicho, por lo que esto se puede asociar a que utilizan recursos y zonas de forrajeo similares. La similaridad en la dieta entre la etapa juvenil del coho con el puye, acompañada de la territorialidad y el grado de dominancia que ejerce el salmón, son un elemento clave en la estructura y abundancia de los recursos dietarios disponibles. La monopolización por parte de las fuentes de alimento por parte del salmón, pueden generar a largo plazo, la disminución de presas para la especie nativa. El puye en el Lago Los Cipreses presentó amplias señales de $\delta^{15}\text{N}$, posiblemente relacionado con la alimentación de varios niveles tróficos (Fry, 2006). Las señales de $\delta^{13}\text{C}$ fueron más enriquecidas y pueden estar asociadas probablemente a una variación en las fuente de alimento (Chisholm et al., 1982) o a la movilidad entre diferentes hábitat (Newsome et al., 2007). Por otra parte, las señales de $\delta^{34}\text{S}$ en la dieta de los peces tienen un fraccionamiento trófico bajo, casi inexistente entre los niveles de la red alimentaria por lo que es un medio útil para determinar patrones de movimiento como la migración y el uso de los recursos (Peterson & Fry, 1987; Barnes & Jennings, 2007). Según Thode (1991), la señal de $\delta^{34}\text{S}$ no se ve afectadas por la temperatura y difiere entre ambientes marinos y de

agua dulce, por lo que los valores obtenidos en presas marinas y agua de mar es consistente alrededor del 20%. En agua dulce en contraste, las emisiones son más bajas e influidas por la geología de las cuencas hidrográficas, fuentes antropogénicas y la deposición atmosférica (Thode, 1991; Mitchell et al., 2001). Según los valores obtenidos en el Lago Los Cipreses para el puye, la amplitud relacionada con valores altos y bajos, pueden sugerir la utilización de recursos tanto marinos (altos) como de agua dulce (bajos), un factor posible en un sistema que está conectado con el Estuario Río Puma. Según Chapman et al. (2006) y Boy et al. (2013), el puye es un “oportunista adaptable y fisiológicamente resiliente”, por lo que es capaz de modificar su estrategia de historia de vida a nivel local. Es posible que dentro del sistema con salmón coho, existan algunos individuos de puye que estén migrando, lo que podría explicar el uso de recursos marinos y de agua dulce. Por otra parte, se cree que la escogencia de hábitat está ligada a la productividad del sistema. Autores como Górski et al. (2015) sugieren que “las estrategias evolutivas del ciclo de vida para aprovechar la productividad en las llanuras de inundación y en los lagos probablemente habrían conferido una ventaja selectiva a los peces no migratorios de puye”. Lo anterior, puede estar relacionado con la densidad de presas de tamaño apropiado, pues este puede ser un factor clave en el reclutamiento de peces (Cushing, 1990), que a su vez se encuentra influenciado por la productividad. La fertilidad (abundancia de nutrientes) aumenta la abundancia del zooplancton en las zonas costeras y llanuras de inundación, lo que en conjunto con temperaturas altas puede facilitar el crecimiento de juveniles y el reclutamiento de larvas de peces (Schiemer et al., 2001; Sommer et al., 2001; Górski et al., 2011; 2013; Wu, Górski, & Daniel, 2013). La conexión con un sistema estuarino permite la existencia de dos poblaciones, una migratoria y una establecida. Algunos estudios sobre el puye han demostrado que “existe una considerable variación en el grado de migración dentro de las especies o poblaciones, donde solo migra un subconjunto de individuos” (Carrea et al., 2013; McDowall, 1993, 1995; Pollard, 1971). Por lo que teniendo en cuenta lo discutido, la interacción entre dos sistemas entrega mayores posibilidades en estrategia de historia de vida para el puye.

Es posible además que la presencia de los salmones esté favoreciendo a un aumento en la productividad de los lagos. Su hábito semélaro puede no ser muy marcado en las

primeras etapas de invasión, pero la conexión entre sistemas facilita el movimiento de subsidios proveniente de adultos de coho (cadáveres). Esto finalmente, podría aumentar los niveles de sedimentación afectando gravemente la diversidad de interacciones débiles dentro de la cadena trófica de los sistemas originalmente oligotróficos (Carney & Elser, 1990). Algunos estudios realizados por Bilby et al. (1998) informan que el nitrógeno (N) proporcionado por el salmón coho en etapa de desove en una pequeña corriente en el oeste de Washington contribuyó con 20 a 40% de N de la especie *Oncorhynchus clarki* y coho juvenil, además del 30% de estos elementos en insectos acuáticos. Se observó además que la densidad y el peso corporal de juveniles de coho aumento. Es posible, además, que la señal obtenida para el nicho pueda verse afectada en menor medida durante el estudio y en mayor medida en los tiempos futuros por los nutrientes marinos provenientes de los cadáveres de salmón coho adulto. Esto, por último, favorece a un cambio en las características físicas y químicas del sistema del Lago Los Cipreses al aumentar los nutrientes, facilitando un incremento en las poblaciones de salmón y de las especies nativas. Aun así, a largo plazo, los subsidios podrían amplificar la competencia entre el salmón y el puye por los recursos disponibles, disminuyendo las poblaciones del pez nativo hasta promover una extinción local.

Seguidamente las características inherentes al sistema pudieron haber tenido un efecto sobre los nichos isotópicos obtenidos. Las señales de $\delta^{34}\text{S}$ no solo diferencian al Lago Los Cipreses, el Lago Konrad Po, también se encuentra conectado con un sistema estuarino y en comparación con el lago con salmón, este cuenta con una señal corta y enriquecida de $\delta^{34}\text{S}$. Es posible que la alta productividad a largo plazo en el Lago Konrad Po, este favoreciendo que esta especie se alimente de fuentes bentónicas con mayor frecuencia. Los sistemas bentónicos y las plantas de pantano son ricas en $\delta^{34}\text{S}$ en comparación con las fuentes pelágicas o más aeróbicas que son más fértiles en azufres derivado de sulfuros y por lo tanto reflejan una señal $\delta^{34}\text{S}$ más ligera (Michener & Lajtha, 2007). Por otra parte, las firmas de $\delta^{34}\text{S}$ aumentan con la salinidad (Newsome et al., 2007), lo que puede explicar que, dada la interacción con sistemas marinos, los resultados obtenidos para el Lago Konrad Po se hayan visto influenciados por las características del sistema. Al comparar las señales de este sistema con el Estuario Konrad Po con el cual mantiene una conexión, las señales obtenidas para $\delta^{34}\text{S}$

fueron muy similares a las del estuario (enriquecidas). Es posible, que al ser un sistema “abierto”, las poblaciones de puye mantengan una estrategia de vida migratoria. Seguidamente, los individuos dentro del lago Konrad Po pudieron recién haber migrado al presentar señales marinas, especialmente si es una especie capaz de aprovechar sistemas más productivos y utilizarlos como ventaja selectiva en su historia de vida (Górski et al, 2015).

Por otra parte, el lago Evelyn también se encuentra conectado a un sistema estuarino, pero las señales de $\delta^{34}\text{S}$ obtenidas son cortas y bajas. Esto puede estar relacionado con la elección de diferentes fuentes de alimento, pero más específicamente con las características del sistema. Es posible que la influencia de cascadas en esta zona prevenga la potencial influencia del ambiente marino. Es muy probable, además, que los valores encontrados en la señal de $\delta^{34}\text{S}$ estén relacionados con la geología específica de la cuenca de este lago. Por último, esto podría explicar los valores bajos obtenidos en la conductividad eléctrica encontrada en este lago ($6\mu\text{S cm}^{-1}$), dato que también se encuentra relacionado con la poca influencia de sales disueltas (Newsome et al., 2007).

¿Afectará la presencia de los salmones la dieta y nicho isotópico de los puyes en estuarios?

Los estuarios sostienen diversas comunidades de plantas y animales, siendo unos de ecosistemas más productivos del mundo, capaz de mantener una alta cantidad de niveles de nutrientes en los sedimentos y en la columna de agua (McLusky & Elliott, 2004). La alta diversidad y productividad de los estuarios podría explicar que el contenido estomacal del puye en los cinco sistemas estuarinos fuera muy variable. Es decir, la amplia diversidad dentro de los ecosistemas que pudo haber facilitado la selección y las diferencias entre preferencias alimenticias por sistema. Aun así, la alta sobreposición entre los nichos isotópicos del puye indica que, a largo plazo, los diferentes sistemas comparten una dieta similar basada en fuentes análogas. También, a través de las señales de $\delta^{34}\text{S}$ es posible determinar los patrones de movimiento como la migración y el uso de los recursos (Peterson & Fry, 1987; Barnes & Jennings, 2007). Según con lo anterior, la discrepancia de las señales de sulfuro entre ambientes marinos y de agua dulce podrían tener que ver con que los rangos

obtenidos para el puye (tejido muscular) en los cinco ambientes, reflejen poca probabilidad de movimiento reciente desde ambientes dulceacuícolas (Thode 1991).

Según Carney & Elser (1990) los sistemas eutróficos, o de alta surgencia presentan una mayor simplicidad en su cadena alimenticia. Por lo que los estuarios, en comparación con los lagos, presentan una mayor capacidad de mantener una mayor cantidad de depredadores principalmente al contener una mayor cantidad de presas disponibles. Lo que se puede observar en la dieta significativamente comparable entre las especies de puye, salmón coho y chinook en los sistemas donde coexisten. Por otra parte, hay que tener en cuenta que los salmones son especies dominantes, oportunistas y de amplia distribución dentro del área en la que habitan por lo que las consecuencias de su presencia no son tan imperceptibles en las primeras etapas de invasión.

El salmón coho presenta una estructura social compleja, que puede afectar a otras especies debido a la densidad de sus poblaciones, a la reducción de recursos y a la amplitud de su hábitat (Nielsen, 1992). Los juveniles de coho pueden forrajear de forma superpuesta, individualmente (sin jerarquía) o como participantes en un set jerárquico (Newman, 1995; Keenleyside & Yamamoto, 1962). El dominio dentro de este set es parcial y dividido por rangos basados en el acceso directo a los alimentos capturados de la deriva y a la capacidad de defender las estaciones de alimentación (Chapman, 1962; J. Puckett & Dill, 1985). Según lo anterior, la presencia de diferentes estructuras dentro de un sistema puede diezmar e interferir con la dieta de otras especies, pero su capacidad de “manejar un territorio” depende de la visibilidad de sus presas y sus contrincantes (Jenkins, 1969). Según Berg (1985), la turbidez proporciona un aislamiento visual capaz de interrumpir la integración social. Por lo tanto, las zonas con mayor productividad e influencia glacial como el Estuario Río Puma pueden afectar la estructura territorial del coho principalmente en ciertas estaciones en donde el nivel de turbidez es mayor (verano). Así al relajar el grado de “hostilidad” sobre sus vecinos, puede permitir que las especies nativas como el puye tengan una mayor disponibilidad de recursos y hábitat durante las primeras etapas de invasión. Lo anterior, puede sugerir que a medida que aumenta la abundancia de individuos al facilitarse el

crecimiento de la población, se aumente el territorio y el grado de adaptabilidad de estas especies sobre el sistema, afectando a largo plazo a las especies nativas.

Siguiendo con lo anterior, es posible observar que en la escala temporal de meses (información que otorgan los análisis de isótopos estables a nivel de tejido muscular) si puede existir cierto efecto del salmón coho sobre el puye. Se detectó sobreposición entre todas las señales evaluadas ($\delta^{15}\text{N}$, $\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{34}\text{S}$), con el nicho del salmón significativamente más amplio. Por otro lado, las señales de nitrógeno (N) fueron similares para ambas especies, lo que sugiere que se están alimentando de niveles tróficos similares, mientras que las firmas de $\delta^{13}\text{C}$ pueden inferir que el salmón se alimenta de una mayor variedad de fuentes de alimento (Newsome et al.; 2007). Aun así, las señales de $\delta^{34}\text{S}$ son claves, especialmente para especies con historias de vida migratoria. Por su parte, las señales en este estudio mostraron un mayor enriquecimiento para el puye (13 a 20), que para el salmón coho, el cual presentó una señal más amplia (5 a 20). La discrepancia de las señales de sulfuro entre ambientes marinos (alta por salinidad) y de agua dulce (baja) (Thode 1991), puede reflejar que el ámbito de hogar del coho es mucho mayor que el del puye. Finalmente, la historia de vida del coho incluye migración de los adultos desde el océano al agua dulce, desove y migración de juveniles de vuelta al mar. Se ha reportado que la migración de los juveniles puede ocurrir después de un año en agua dulce (Quinn et al., 2013; Roni et al., 2012) o antes de completar un año en agua dulce (Bennett et al, 2015). Basado en el estudio de microquímica de otolitos, Górski et al. (2017) se confirma que los individuos de salmón coho encontrados en el estuario Río Puma recientemente migraron desde agua dulce (Lago Los Cipreses).

En el Estuario Maravilla también se probaron diferencias en la dieta del puye con la otra especie de salmón introducida: el salmón chinook, con la particularidad que el puye se alimenta de bentos e insectos en un 50-50, mientras que el salmón con mayor preferencia por insectos sobre el bentos. El salmón chinook en etapa juvenil es un generalista dietario, que presenta un hábito de forrajeo principalmente solitario con un comportamiento agresivo inter e intra-específico (Healey, 1991). Adicionalmente se sugiere que dado a su agresividad basada en perseguir y golpear a su vecino facilita la defensa de un territorio que puede variar durante el día, por lo que su área de forrajeo es muy amplia (Healey, 1991). Es posible además que la alta abundancia de recursos, dentro del estuario debido a sus características físicas y

químicas que favorezcan un aumento en la productividad secundaria (Deegan & Garritt, 1997). En conjunto, la influencia de la vegetación ribereña la cual contribuye con grandes cantidades de detrito producido fuera del ecosistema (alóctono), permiten una mayor abundancia de insectos y macroinvertebrados. Según lo anterior, el comportamiento agresivo del salmón chinook puede favorecer a que exista una monopolización de ciertos recursos (insectos y bentos) y un desplazamiento del puye a zonas de mayor refugio. Seguidamente a largo plazo el salmón chinook puede afectar la población del pez nativo debido a que abarca una mayor área de forrajeo y a que, a diferencia del salmón coho, se ve menos influenciado por la turbidez (Gregory & Northcote, 1993).

El efecto de desplazamiento sobre el puye a largo plazo, puede ser también observado en las diferencias de nicho con el salmón chinook, en donde existe sobreposición y una amplitud mucho mayor para el salmón. Lo que refleja que existe una utilización de algunos recursos en común, pero muestra que el chinook se alimenta de diferentes niveles o presenta mayores interacciones tróficas al presentar un rango de señal de $\delta^{15}\text{N}$ entre 4 a 18. Es posible además que la amplitud también se vea influenciada por su movilización dentro del sistema y por una variación de las fuentes de alimento al presentar señales amplias de $\delta^{13}\text{C}$ (14 a -28) y $\delta^{34}\text{S}$ (15-20). Las señales de los tres isótopos pueden también estar relacionadas con su ámbito de hogar mayor que el del salmón coho en el Estuario Río Puma. Finalmente, el territorialismo y agresividad del salmón chinook puede genera un desplazamiento de los peces subordinados sean salmónidos u otras especies (Chapman & Bjornn, 1969; Stein et al., 1972). También, a diferencia del salmón coho, en donde la defensa de tu territorio se ve afectada por la turbidez del ambiente (Berg, 1985), el salmón chinook presenta mayor adaptabilidad haciéndose mucho más eficaz y dominante (Gregory & Northcote, 1993). Por último, el efecto de esta especie puede reducir potencialmente el nicho del puye al disminuir la oferta de alimento y la movilidad dentro del sistema. Finalmente, según Caut et al., (2008) es la plasticidad en la elección del alimento y en su comportamiento lo que hace que las especies invasoras tengan éxito y es por eso que los peces invasivos a menudo tienen mayores tasas de alimentación y mayor amplitud en su nicho que las especies nativas (Hill et al, 2015). Aunque el sistema estuarino ofrece una mayor abundancia de presas y podría mantener una mayor cantidad de especies, por su ecología los salmones cuentan con una ventaja sobre especies nativas como el puye incluso en sistemas más productivos.

CONCLUSIONES

Los fiordos patagónicos presentan ecosistemas únicos, poco estudiados y en donde la influencia antrópica aún hoy sigue siendo poca. Este estudio muestra que las repercusiones de la introducción y expansión de los salmónidos pueden ser visibles ya durante las primeras etapas de invasión. Los estudios de contenido estomacal son importantes para entender la utilización y oferta de los recursos en tiempos específicos, que puede ser complementada con estudios más cuantitativos. El nicho isotópico, es una buena herramienta para entender de una forma parcial, como los individuos utilizan los recursos y se distribuyen en el espacio. Por lo que juntos, fueron un medio suficiente para sugerir que el establecimiento de poblaciones del salmón, pueden traer los mismos efectos negativos similares a los antes reportados en otros ecosistemas acuáticos en Chile y en otros países: extinciones locales, homogeneización, eutrofización y cambios en la estructura de la cadena trófica.

La plasticidad de especies como *Oncorhynchus kisutch* (salmón coho) y *Oncorhynchus tshawytscha* (salmón chinook) en la elección del alimento y en su comportamiento, hace de que estas especies invasoras tengan éxito, cuenten con mayores tasas de alimentación y mayor amplitud en su nicho que las especies nativas de la Patagonia. *Galaxias maculatus* (Puye), es una especie resiliente, con una dieta e historia de vida flexible. A pesar de sus atributos, la especie nativa no es un contrincante para los invasores juveniles y sus poblaciones muestran señales de ser afectadas por la disminución en la oferta de alimento, desplazadas por el comportamiento territorial/agresivo de los salmónes. Finalmente, los ecosistemas de los lagos de los fiordos a largo plazo se veían posiblemente influenciados por subsidios provenientes de los cadáveres de los salmónes adultos que pueden llegar a eutrofizar y homogenizar el ecosistema promoviendo cambios significativos en su función ecológica.

La presencia del salmón coho trae grandes repercusiones en los sistemas oligotróficos ya que, en un tiempo corto, pueden afectar la diversidad de interacciones débiles dentro de la cadena trófica de los lagos. Por otra parte, aunque el sistema estuarino ofrece una mayor abundancia de presas y podría mantener una mayor cantidad de especies, ambas especies de

salmón cuentan con una mayor ventaja sobre los ecosistemas a los que llegan, disminuyendo las posibilidades de coexistencia y sobrevivencia de las especies nativas a largo plazo.

RECOMENDACIONES DE ESTUDIOS

1. Se sugiere que para determinar una posible migración por parte de puye en el Lago Los Cipreses y otros sistemas similares, ésta pueda ser corroborada a partir de análisis de la composición microquímica de otolitos de los mismos individuos utilizados para la construcción del nicho isotópico.
2. Es recomendable tener en cuenta que ecosistemas de lagos y estuarios analizados en el estudio son de difícil acceso y que han sido poco estudiados, pero con el rápido aumento de la presión antrópica principalmente relacionada con expansión de salmonicultura, turismo y cambio climático, es importante recolectar más información que beneficie al manejo sostenible y conservación de los fiordos patagónicos.
3. No existen estudios específicos de las tasas de recambio de especies como el puye, por lo que se requieren investigaciones que amplifiquen y aclaren este factor en conjunto con estudios sobre las líneas base en estos ecosistemas. Finalmente, con estos estudios se podrían complementar y contribuir al entendimiento de la ecología de la especie y a las redes tróficas de los ecosistemas de los fiordos.

IMPLICANCIAS PARA CONSERVACION/MANEJO

Es recomendable que se fomenten nuevas herramientas de manejo en los fiordos, especialmente en las zonas en donde la influencia de la industria salmonera ha sido menor como en la región de Magallanes.

1. Lo más eficaz sería la prohibición del cultivo de salmones más cercanos a las zonas protegidas y establecer más áreas protegidas que tengan en cuenta no solo las cuencas, sino también las planicies inundables, bosques ribereños y glaciares. Finalmente, estas zonas también son claves para proteger y entender el ciclo de nutrientes de las cadenas tróficas marinas y de agua dulce.
2. Es preciso realizar un estudio de las zonas de cultivo que vinculen un reconocimiento cartográfico e hidrobiológico que explique las posibles conexiones (con lagos, ríos y estuarios) de las áreas de cultivo dentro y fuera de las reservas naturales. Esto permitiría incentivar los procesos industriales en zonas en donde los vínculos con otros sistemas sean pocos, con el fin de prevenir la dispersión y el éxito de los propágulos escapados.
3. Es importante debilitar la invasión reciente de los sistemas lacustres y estuarinos, incentivando la pesca artesanal o deportiva, especialmente en época de desove de las especies de salmón coho y chinook, para así disminuir/controlar sus poblaciones y sus efectos sobre la productividad y fauna nativa. Aun así, el Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura, establece normativas para la pesca recreativa que hacen obligatoria la devolución de los individuos (Salmón coho, chinook y del Atlántico) pescados. Es entonces importante generar una reestructuración en la legislación vigente, al menos para estas regiones prístinas, para que se permita la extracción de los individuos de especies salmonídeas.

BIBLIOGRAFIA

- Alò, D., Correa, C., Arias, C., & Cárdenas, L. (2013). Diversity of *Aplochiton* fishes (Galaxiidea) and the taxonomic resurrection of *A. marinus*. *PloS One*, 8(8), e71577.
- Anderson, M. J., Gorley, R. N., & Clarke, K. R. (2008). PERMANOVA+ for PRIMER: Guide to Software and Statistical Methods. 2008.
- Añon Suárez, D. A. (1991). Distribución del bentos del lago Escondido (Río Negro, Argentina) con especial énfasis en los quironómidos (Diptera, Chironomidae). *Studies on Neotropical Fauna and Environment*, 26(3), 149–157.
- Arismendi, I., Penaluna, B. E., Dunham, J. B., García de Leaniz, C., Soto, D., Fleming, I. A., León-Muñoz, J. (2014). Differential invasion success of salmonids in southern Chile: Patterns and hypotheses. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 24(3), 919–941.
- Arismendi, I., Soto, D., Penaluna, B., Jara, C., Leal, C., & León-Muñoz, J. (2009). Aquaculture, non-native salmonid invasions and associated declines of native fishes in Northern Patagonian lakes. *Freshwater Biology*, 54(5), 1135–1147.
- Barnes, C., & Jennings, S. (2007). Effect of temperature, ration, body size and age on sulphur isotope fractionation in fish. *Rapid Communications in Mass Spectrometry*, 21(8), 1461–1467.
- Baxter, C. V., Fausch, K. D., Murakami, M., & Chapman, P. L. (2004). Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology*, 85(10), 2656–2663.
- Becker, L. A., Pascual, M. A., & Basso, N. G. (2007). Colonization of the southern Patagonia ocean by exotic Chinook salmon. *Conservation Biology*, 21(5), 1347–1352.
- Bennett, T. R., Roni, P., Denton, K., McHenry, M., & Moses, R. (2015). Nomads no more: early juvenile coho salmon migrants contribute to the adult return. *Ecology of Freshwater Fish*, 24(2), 264–275.
- Berg, L. (1985). Changes in territorial, gill-flaring, and feeding behavior in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) following short-term pulses of suspended sediment. *Canadian journal of fisheries and aquatic sciences*, 42(8), 1410-1417.
- Bilby, R. E., Fransen, B. R., & Bisson, P. A. (1996). Incorporation of nitrogen and carbon from spawning coho salmon into the trophic system of small streams: evidence from

- stable isotopes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 53(1), 164–173.
- Bilby, R. E., Fransen, B. R., Bisson, P. A., & Walter, J. K. (1998). Response of juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) and steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) to the addition of salmon carcasses to two streams in southwestern Washington, USA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(8), 1909–1918.
- Bonnett, M. L., & McIntosh, A. R. (2004). The influence of juvenile brown trout (*Salmo trutta*) on habitat use of inanga (*Galaxias maculatus*) in a stream simulator. *Journal of the Royal Society of New Zealand*, 34(4), 357–367.
- Bosch, J., Rincón, P. A., Boyero, L. U. Z., & Martínez-Solano, I. (2006). Effects of introduced salmonids on a montane population of Iberian frogs. *Conservation Biology*, 20(1), 180–189.
- Boy, C. C., Vanella, F. A., Lattuca, M. E., Ceballos, S., Aureliano, D. R., Rimbau, S., Fernández, D. A. (2013). Effect of starvation on growth rate, muscle growth and energy density of puyen, *Galaxias maculatus*. *Journal of Applied Ichthyology*, 29(5), 1001–1007.
- Brooks, T. M., Mittermeier, R. A., da Fonseca, G. A. B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J. F., Rodrigues, A. S. L. (2006). Global Biodiversity Conservation Priorities. *Science*, 313(5783), 58 LP-61.
- Carney, H. J., & Elser, J. J. (1990). Strength of Zooplankton-Phytoplankton Coupling in Relation to Lake Trophic State. In M. M. Tilzer & C. Serruya (Eds.), *Large Lakes: Ecological Structure and Function* (pp. 615–631). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg.
- Carrea, C., Cussac, V. E., & Ruzzante, D. E. (2013). Genetic and phenotypic variation among *Galaxias maculatus* populations reflects contrasting landscape effects between northern and southern Patagonia. *Freshwater Biology*, 58(1), 36–49.
- Caut, S., Angulo, E., & Courchamp, F. (2008). Dietary shift of an invasive predator: rats, seabirds and sea turtles. *Journal of Applied Ecology*, 45(2), 428–437.
- Chapman, A., Morgan, D. L., Beatty, S. J., & Gill, H. S. (2006). Variation in life history of land-locked lacustrine and riverine populations of *Galaxias maculatus* (Jenyns 1842) in Western Australia. *Environmental Biology of Fishes*, 77(1), 21–37.
- Chapman, D. W. (1962). Aggressive behavior in juvenile coho salmon as a cause of

- emigration. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 19(6), 1047–1080.
- Chapman, D. W., & Bjornn, T. C. (1969). Distribution of salmonids in streams. In Symposium on Salmon and Trout in Streams. Edited by TG Northcote. HR MacMillan Lectures in Fisheries. Institute of Fisheries, University of British Columbia, Vancouver, BC (pp. 1302-1310).
- Chisholm, B. S., Nelson, D. E., & Schwarcz, H. P. (1982). Stable-carbon isotope ratios as a measure of marine versus terrestrial protein in ancient diets. *Science*, 216(4550), 1131–1132.
- Christopher. Mason, J. (1966). Behavioral ecology of juvenile coho salmon (*O. kisutch*) in stream aquaria with particular reference to competition and aggressive behavior (Doctoral dissertation).
- Ciancio, J. E., Pascual, M. A., Botto, F., Frere, E., & Iribarne, O. (2008). Trophic relationships of exotic anadromous salmonids in the southern Patagonian Shelf as inferred from stable isotopes. *Limnology and Oceanography*, 53(2), 788–798.
- Ciancio, J. E., Pascual, M. A., Lancelotti, J., Rossi, C. M. R., & Botto, F. (2005). Natural colonization and establishment of a Chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, population in the Santa Cruz River, an Atlantic basin of Patagonia. *Environmental Biology of Fishes*, 74(2), 219–227.
- Correa, C., Bravo, A. P., & Hendry, A. P. (2012). Reciprocal trophic niche shifts in native and invasive fish: Salmonids and galaxiids in Patagonian lakes. *Freshwater Biology*, 57(9), 1769–1781.
- Correa, C., & Gross, M. R. (2008). Chinook salmon invade southern South America. *Biological Invasions*, 10(5), 615–639.
- Correa, C., & Hendry, A. P. (2012). Invasive salmonids and lake order interact in the decline of puye grande *Galaxias platei* in western Patagonia lakes. *Ecological Applications*, 22(3), 828–842.
- Cortés, E. (1997). A critical review of methods of studying fish feeding based on analysis of stomach contents: application to elasmobranch fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 54: 726–738.
- Costello, M. J. (1990). Predator feeding strategy and prey importance: a new graphical analysis. *Journal of Fish Biology*. 36: 261-263.

- Croisetière, L., Hare, L., Tessier, A., & Cabana, G. (2009). Sulphur stable isotopes can distinguish trophic dependence on sediments and plankton in boreal lakes. *Freshwater Biology*, 54(5), 1006–1015.
- Cushing, D. H. (1990). Plankton production and year-class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Advances in Marine Biology*, 26, 249–293.
- Cutts, C. J., Metcalfe, N. B., & Taylor, A. C. (2002). Fish may fight rather than feed in a novel environment: metabolic rate and feeding motivation in juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology*, 61(6), 1540–1548.
- De Leaniz, C. G., Gajardo, G., & Consuegra, S. (2010). From best to pest: changing perspectives on the impact of exotic salmonids in the southern hemisphere. *Systematics and Biodiversity*, 8(4), 447–459.
- De Los Ríos Escalante, P., Gonzalez, J. F., Górski, K., Habit, E. M., & Ruzzante, D. E. (2016). Crustacean zooplankton assemblages in inland waters of southern Patagonia (Alcalufes National Reserve), Chile (49-51°S). *Crustaceana*, 89(14), 1639–1647.
- Deegan, L. A., & Garritt, R. H. (1997). Evidence for spatial variability in estuarine food webs. *Marine Ecology Progress Series*, 147, 31–47.
- Dextrase, A. J., & Mandrak, N. E. (2006). Impacts of alien invasive species on freshwater fauna at risk in Canada. *Biological Invasions*, 8(1), 13–24.
- Dill, L. M. (1978). Aggressive distance in juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*). *Canadian Journal of Zoology*, 56(6), 1441–1446.
- Dunham, J. B., Adams, S. B., Schroeter, R. E., & Novinger, D. C. (2002). Alien invasions in aquatic ecosystems: toward an understanding of brook trout invasions and potential impacts on inland cutthroat trout in western North America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12(4), 373–391.
- Edge, K.-A., R. Townsend, C., & Crowl, T. (1993). Investigating anti-predator behavior in three genetically differentiated population of non-migratory galaxiid fishes in a New Zealand river. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 27, 357–363.
- Ehleringer, J. R., & Rundel, P. W. (1988). Stable isotopes: history, units, and instrumentation. *Stable Isotopes in Ecological Research*, 1, 1–15.
- Elgueta, A., González, J., Ruzzante, D. E., Walde, S. J., & Habit, E. (2013). Trophic interference by *Salmo trutta* on *Aplocheilichthys zebra* and *Aplocheilichthys taeniatus* in southern

- Patagonian lakes. *Journal of Fish Biology*, 82(2), 430–443.
- Elliott, J. M. (1990). Mechanisms responsible for population regulation in young migratory trout, *Salmo trutta*. III. The role of territorial behaviour. *The Journal of Animal Ecology*, 803–818.
- Elton, C. S. (1958). The Invasion of Continents. In *The Ecology of Invasions by Animals and Plants* (pp. 50–76). Springer.
- Flecker, A. S., McIntyre, P. B., Moore, J. W., Anderson, J. T., Taylor, B. W., & Hall Jr., R. O. (2010). Migratory Fishes as Material and Process Subsidies in Riverine Ecosystems. *American Fisheries Society Symposium*, 73(2), 559–592.
- Fry, B. (2006). *Stable isotope ecology* (Vol. 521). Springer.
- García De Jalón, D., Mayo, M., Hervella, F., Barcelo, E. & T. Fernández. (1991). Principios y técnicas de gestión de la pesca de aguas continentales. *Mundi Prensa*. 247 pp.
- Górski, K., Collier, K. J., Duggan, I. C., Taylor, C. M., & Hamilton, D. P. (2013). Connectivity and complexity of floodplain habitats govern zooplankton dynamics in a large temperate river system. *Freshwater Biology*, 58(7), 1458–1470.
- Gorski, K., De Leeuw, J. J., Winter, H. V, Vekhov, D. A., Minin, A. E., Buijse, A. D., & Nagelkerke, L. A. J. (2011). Fish recruitment in a large, temperate floodplain: the importance of annual flooding, temperature and habitat complexity. *Freshwater Biology*, 56(11), 2210–2225.
- Górski, K., González, J. F., Vivancos, A., Habit, E. M., & Ruzzante, D. E. (2017). Young-of-the-year Coho Salmon *Oncorhynchus kisutch* recruit in fresh waters of remote Patagonian fjords in southern Chile (51° S). *Biological Invasions*, 19(4), 1127–1136.
- Górski, K., Habit, E. M., Pingram, M. A., & Manosalva, A. J. (2015). Variation of the use of marine resources by *Galaxias maculatus* in large Chilean rivers. *Hydrobiologia*, 1-13.
- Gorsky, G., Flood, P. R., Youngbluth, M., Picheral, M., & Grisoni, J.-M. (2000). Zooplankton Distribution in Four Western Norwegian Fjords. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 50(1), 129–135.
- Grant, J. W. A. (1990). Aggressiveness and the foraging behaviour of young-of-the-year brook charr (*Salvelinus fontinalis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(5), 915–920.
- Gregory, R. S., & Northcote, T. G. (1993). Surface, planktonic, and benthic foraging by

- juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in turbid laboratory conditions. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50(2), 233–240.
- Habit, E., González, J., Ortiz-Sandoval, J., Elgueta, A., & Sobenes, C. (2015). Efectos de la invasión de salmónidos en ríos y lagos de Chile. *Revista Ecosistemas*, 24(1), 43–51.
- Habit, E., Gonzalez, J., Ruzzante, D. E., & 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*, 18(12), 1153–1165.
- Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D. E., Walde, S. J., Belk, M. C., Cussac, V. E., Colin, N. (2010). Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography*, 19(5), 697–710.
- Hartman, G. F. (1997). Field identification of coastal juvenile salmonids. Harbour Publishing Company.
- Healey, M. C. (1991). Life history of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Pacific Salmon Life Histories*, 313–393.
- Hill, J. M., Jones, R. W., Hill, M. P., & Weyl, O. L. F. (2015). Comparisons of isotopic niche widths of some invasive and indigenous fauna in a South African river. *Freshwater Biology*, 60(5), 893–902.
- Hutchinson, G. E. (1978). An introduction to population ecology.
- Hyslop, E.J. (1980). Stomach contents analysis - a review of methods and their application. *Journal of Fish Biology*. 17: 411-429.
- Ibarra, J., Habit, E., Barra, R., & Solís, K. (2011). Juveniles de salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum, 1792) en ríos y lagos de la patagonia chilena. *Gayana (Concepción)*, 75(1), 17–25.
- J. Puckett, K., & Dill, L. (1985). The Energetics of Feeding Territoriality in Juvenile Coho Salmon (*Oncorhynchus Kisutch*). *Behaviour*, 92, 97–111.
- Jackson, A. L., Inger, R., Parnell, A. C., & Bearhop, S. (2011). Comparing isotopic niche widths among and within communities: SIBER - Stable Isotope Bayesian Ellipses in R. *Journal of Animal Ecology*, 80(3), 595–602.
- Jenkins, T. M. (1969). Social structure, position choice and micro-distribution of two trout species (*Salmo trutta* and *Salmo gairdneri*) resident in mountain streams. *Animal Behaviour Monographs*, 2, 55–123.

- Jonsson, N., Næsje, T. F., Jonsson, B., Saksgård, R., & Sandlund, O. T. (1999). The influence of piscivory on life history traits of brown trout. *Journal of Fish Biology*, 55(6), 1129–1141.
- Keenleyside, M. H. A., & Yamamoto, F. T. (1962). Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Behaviour*, 19(1), 139–168.
- Kruskal, J. B. (1964). Multidimensional scaling by optimizing goodness of fit to a nonmetric hypothesis. *Psychometrika*, 29(1), 1–27.
- Lattuca, M. E., Battini, M. A., & Macchi, P. J. (2008). Trophic interactions among native and introduced fishes in a northern Patagonian oligotrophic lake. *Journal of Fish Biology*, 72(6), 1306–1320.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., & Brosse, S. (2008). Correction: fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology*, 6(12), e322.
- Lessard, J. L., & Merritt, R. W. (2006). Influence of marine-derived nutrients from spawning salmon on aquatic insect communities in southeast Alaskan streams. *Oikos*, 113(2), 334–343.
- Limm, M. P., & Marchetti, M. P. (2009). Juvenile Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) growth in off-channel and main-channel habitats on the Sacramento River, CA using otolith increment widths. *Environmental Biology of Fishes*, 85(2), 141–151.
- Lindgren, M., Vigliano, P., & Nilsson, P. A. (2012). Alien invasions and the game of hide and seek in Patagonia. *PloS One*, 7(10), e44350.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17(4), 373–387.
- McDowall, R. M. (1993). Implications of diadromy for the structuring and modelling of riverine fish communities in New Zealand. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 27(4), 453–462.
- McDowall, R. M. (1995). Seasonal pulses in migrations of New Zealand diadromous fish and the potential impacts of river mouth closure. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 29(4), 517–526.
- McDowall, R. M. (2003). Impacts of introduced salmonids on native galaxiids in New Zealand upland streams: a new look at an old problem. *Transactions of the American*

- Fisheries Society*, 132(2), 229–238.
- McLusky, D. S., & Elliott, M. (2004). The Estuarine Ecosystem: Ecology, Threats, and Management. *CEUR Workshop Proceedings*.
- Michener, R. H., & Lajtha, K. (2007). Stable isotopes in ecology and environmental science. *Ecological methods and concepts series*.
- Milano, D., Aigo, J. C., & Macchi, P. J. (2013). Diel patterns in space use, food and metabolic activity of *Galaxias maculatus* (Pisces: Galaxiidae) in the littoral zone of a shallow Patagonian lake. *Aquatic Ecology*, 47(3), 277–290.
- Mitchell, M. J., Mayer, B., Bailey, S. W., Hornbeck, J. W., Alewell, C., Driscoll, C. T., & Likens, G. E. (2001). Use of stable isotope ratios for evaluating sulfur sources and losses at the Hubbard Brook Experimental Forest. *Water, Air, and Soil Pollution*, 130(1–4), 75–86.
- Muratov, I. V., & Posokhov, P. S. (1988). Epidemiologic characteristics of diphyllbothriasis in the lower Amur River valley. *Meditinskaja Parazitologija I Parazitarnye Bolezni*, (4), 53–57.
- Newman, M. A. (1956). Social behavior and interspecific competition in two trout species. *Physiological Zoology*, 29(1), 64–81.
- Newsome, S. D., Rio, Martinez del, C., Bearhop, S., & Phillips, D. L. (2007). A Niche for Isotope Ecology. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(8), 429–436.
- Nielsen, J. L. (1992). Microhabitat-specific foraging behavior, diet, and growth of juvenile coho salmon. *Transactions of the American Fisheries Society*, 121(5), 617–634.
- Niklitschek, E. J., Soto, D., Lafon, A., Molinet, C., & Toledo, P. (2013). Southward expansion of the Chilean salmon industry in the Patagonian Fjords: Main environmental challenges. *Reviews in Aquaculture*, 5(3), 172–195.
- Nixon, S., Oviatt, C., Frithsen, J., & Sullivan, B. (1986). Nutrients and the Productivity of Estuarine and Coastal Marine Ecosystems. *Limnological Society of South Africa*, 12(July 1985), 43–71.
- O'Toole, S., Metcalfe, C., Craine, I., & Gross, M. (2006). Release of persistent organic contaminants from carcasses of Lake Ontario Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Environmental Pollution*, 140(1), 102–113.
- Ortiz-Sandoval, J. J., Górski, K., González-díaz, A., & Habit, E. (2015). *Limnologica*

- Trophic scaling of *Percichthys trucha* (Percichthyidae) in monospecific and multispecific lakes in western Patagonia. *Limnologica*, 53, 50–59.
- Ortubay, S., Cussac, V., Battini, M., Barriga, J., Aigo, J., Alonso, M., Fox, S. (2006). Is the decline of birds and amphibians in a steppe lake of northern Patagonia a consequence of limnological changes following fish introduction? *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 16(1), 93–105.
- Pascual, M. A., & Ciancio, J. E. (2007). Introduced anadromous salmonids in Patagonia: risks, uses, and a conservation paradox. *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities*, 333–353.
- Peterson, B. J., & Fry, B. (1987). Stable isotopes in ecosystem studies. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18(1), 293–320.
- Pinkas, L., Oliphant, M. S., & Iverson, I. L. K. (1971). Food habits of albacore, blue fin tuna and bonito in California waters. *Calif. Dep. Fish & Game, Fish. Bull.* 152: 1-105.
- Pollard, D. A. (1971). The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). I. Life cycle and origin. *Marine and Freshwater Research*, 22(2), 91–124.
- Pollard, D. A. (1973). The biology of a landlocked form of the normally catadromous salmoniform fish *Galaxias maculatus* (Jenyns). V. Composition of the diet. *Marine and Freshwater Research*, 24(3), 281–296.
- Quinn, T. P., Harris, N., Anne Shaffer, J., Byrnes, C., & Crain, P. (2013). Juvenile Coho Salmon in the Elwha River estuary prior to dam removal: seasonal occupancy, size distribution, and comparison to nearby Salt Creek. *Transactions of the American Fisheries Society*, 142(4), 1058–1066.
- Ricciardi, A., & Atkinson, S. K. (2004). Distinctiveness magnifies the impact of biological invaders in aquatic ecosystems. *Ecology Letters*, 7(9), 781–784.
- Roni, P., Bennett, T., Holland, R., Pess, G., Hanson, K., Moses, R., Walter, J. (2012). Factors affecting migration timing, growth, and survival of juvenile coho salmon in two coastal Washington watersheds. *Transactions of the American Fisheries Society*, 141(4), 890–906.
- Rossi, C. M. R., Pascual, M. A., Marchant, E. A., Basso, N., Ciancio, J. E., Mezga, B., Ernst-Elizalde, B. (2012). The invasion of Patagonia by Chinook salmon (*Oncorhynchus*

- tshawytscha*): inferences from mitochondrial DNA patterns. *Genetica*, 140(10–12), 439–453.
- R Core Team. (2015). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing: Version 3.0.3, Vienna, Austria. URL: <http://www.R-project.org/>.
- Schiemer, F., Keckeis, H., Reckendorfer, W., & Winkler, G. (2001). The “inshore retention concept” and its significance for large rivers. *Arch. Hydrobiol.(Suppl.)(Large Rivers)*, 135(2), 509–516.
- Sepulveda, A. J., Rutz, D. S., Ivey, S. S., Dunker, K. J., & Gross, J. A. (2013). Introduced northern pike predation on salmonids in southcentral Alaska. *Ecology of Freshwater Fish*, 22(2), 268–279.
- Simberloff, D. S. (1974). Equilibrium theory of island biogeography and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 5(1), 161–182.
- Solomon, C. T., Carpenter, S. R., Clayton, M. K., Cole, J. J., Coloso, J. J., Pace, M. L., Weidel, B. C. (2011). Terrestrial, benthic, and pelagic resource use in lakes: results from a three-isotope Bayesian mixing model. *Ecology*, 92(5), 1115–1125.
- Sommer, T. R., Nobriga, M. L., Harrell, W. C., Batham, W., & Kimmerer, W. J. (2001). Floodplain rearing of juvenile Chinook salmon: evidence of enhanced growth and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 58(2), 325–333.
- Soto, D. (2002). Oligotrophic patterns in southern Chilean lakes: the relevance of nutrients and mixing depth. *Rev. Chil. Hist. Nat.*, 75, 377–393.
- Soto, D., Arismendi, I., González, J., Sanzana, J., Jara, F., Jara, C., Lara, A. (2006). Sur de Chile, país de truchas y salmones: patrones de invasión y amenazas para las especies nativas. *Revista Chilena de Historia Natural*, 79(1), 97–117.
- Soto, D., Arismendi, I., Prinzi, C. D. I., & Jara, F. (2007). Establishment of Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Pacific basins of southern South America and its potential ecosystem implications. *Revista Chilena de Historia Natural*, 80(1), 81–98.
- Soto, D., Jara, F., & Moreno, C. (2001). Escaped Salmon in the Inner Seas , Southern Chile : Facing Ecological and Social Conflicts Published by : Ecological Society of America Escaped Salmon In The Inner Seas , Southern Chile : Facing Ecological And Social Conflicts. *Ecological Society of America*, 11(6), 1750–1762.

- Soto, D., Jara, F., & Moreno, C. A. (1997). Evaluación de salmonidos de vida libre existentes en las aguas interiores de las Regiones X y XI. *Informe Final FIP*, 31–95.
- Stein, R. A., Reimers, P. E., & Hall, J. D. (1972). Social interaction between juvenile coho (*Oncorhynchus kisutch*) and fall Chinook salmon (*O. tshawytscha*) in Sixes River, Oregon. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 29(12), 1737–1748.
- Swanson, H. K., Lysy, M., Power, M., Stasko, A. D., Johnson, J. D., & Reist, J. D. (2015). A new probabilistic method for quantifying n-dimensional ecological niches and niche overlap. *Ecology*, 96(2), 318–324.
- Tagliaferro, M., Quiroga, A., & Pascual, M. (2014). Spatial pattern and habitat requirements of *Galaxias maculatus* in the last un-interrupted large river of Patagonia: a baseline for management. *Environment and Natural Resources Research*, 4(1), 54.
- Thode, H. G. (1991). Sulfur isotopes in nature and the environment: an overview. *Stable Isotopes, Natural and Anthropogenic Sulfur in the Environment*, 1–26.
- Townsend, C. R. (2003). Individual, population, community, and ecosystem consequences of a fish invader in New Zealand streams. *Conservation Biology*, 17(1), 38–47.
- Vannote, R. L., Minshall, G. W., Cummins, K. W., Sedell, J. R., & Cushing, C. E. (1980). The River Continuum Concept. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 37(1), 130–137.
- Vargas, P. V., Arismendi, I., & Gomez-Uchida, D. (2015). Evaluating taxonomic homogenization of freshwater fish assemblages in Chile. *Revista Chilena de Historia Natural*, 88(1), 16.
- Wipfli, M. S., Hudson, J. P., Caouette, J. P., & Chaloner, D. T. (2003). Marine subsidies in freshwater ecosystems: salmon carcasses increase the growth rates of stream-resident salmonids. *Transactions of the American Fisheries Society*, 132(2), 371–381.
- Wu, N., Górski, K., & Daniel, A. J. (2013). Abundance of larval native and nonnative fishes in floodplain habitats of the lower Waikato River, New Zealand. *Inland Waters*, 3(3), 359–368.
- Young, K. A., Dunham, J. B., Stephenson, J. F., Terreau, A., Thailly, A. F., Gajardo, G., & Garcia de Leaniz, C. (2010). A trial of two trouts: comparing the impacts of rainbow and brown trout on a native galaxiid. *Animal Conservation*, 13(4), 399–410.