

Efectos de la invasión de salmónidos en ríos y lagos de Chile

E. Habit^{1,*}, J. González¹, J. Ortiz-Sandoval¹, A. Elgueta¹, C. Sobenes²

(1) Departamento de Sistemas Acuáticos, Facultad de Ciencias Ambientales y Centro EULA, Universidad de Concepción, Concepción, Chile.

(2) Departamento de Ingeniería Ambiental y Recursos Naturales, Universidad Católica de la Santísima Concepción, Concepción, Chile.

* Autor de correspondencia: E. Habit [ehabit@udec.cl]

> Recibido el 27 de septiembre de 2014 - Aceptado el 13 de noviembre de 2014

Habit, E., González, J., Ortiz-Sandoval, J., Elgueta, A., Sobenes, C. 2015. Efectos de la invasión de salmónidos en ríos y lagos de Chile. *Ecosistemas* 24(1): 43-51. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.08

Sudamérica es uno de los seis "hotspots" globales de invasión de peces de agua dulce y Chile no es la excepción. Actualmente existen 27 especies introducidas de peces en ecosistemas de aguas continentales. Veinticinco (25) de las 27 exóticas pertenecen a familias no existentes en Chile, siendo Salmonidae, Cyprinidae e Ictaluridae las más abundantes y frecuentes. De esta manera, los peces nativos de Chile (45 especies) se enfrentan a competidores y depredadores desconocidos en términos evolutivos. En este trabajo analizamos principalmente la invasión de salmónidos en Patagonia, especies que luego de un siglo de introducciones, siembras (o sueltas) y escapes, son las más frecuentes en ríos y lagos patagónicos, presentando una amplia distribución tanto latitudinal como altitudinal. Describimos los efectos de los salmónidos sobre las especies nativas, principalmente galáxidos, y analizamos los diferentes mecanismos por los cuales ocurren. Concluimos que las especies nativas son especies "ingenuas" o "naïve", que parecen no tener las capacidades físicas ni las actitudes comportamentales para contrarrestar o eludir las interferencias negativas de los salmónidos. Por ello, resulta urgente mejorar las actuales medidas de gestión asociadas a las especies introducidas en Chile para proteger la biodiversidad de ecosistemas de aguas continentales.

Palabras clave: especies invasoras; interferencias tróficas; mecanismos subletales; salmónidos; Patagonia.

Habit, E., González, J., Ortiz-Sandoval, J., Elgueta, A., Sobenes, C. 2015. Effects of salmonid invasion in rivers and lakes of Chile. *Ecosistemas* 24(1): 43-51. Doi.: 10.7818/ECOS.2015.24-1.08

South America is one of six global "hotspots" of invasion of freshwater fish, and Chile is no exception. There are currently 27 species of introduced fish in Chilean freshwater ecosystems. Twenty five of these 27 exotic species belong to families that did not exist in Chile before; fish from families such as Salmonidae, Cyprinidae and Ictaluridae are the most abundant and frequent. Thus, native Chilean fish (45 species) are facing competitors and predators that are unknown to them in evolutionary terms. In this paper, we analyse the invasion of salmonids in Patagonia. These salmonids, after a century of introductions, seedlings and escapes, are often the most common fish in Patagonian rivers and lakes and present a wide latitudinal and altitudinal distribution. We describe the effects of salmonids on native fish (mainly galaxiids) and analyse the mechanisms by which these effects occur. We conclude that native fish species are "naïve" and seem to lack physical abilities and behavioural attitudes to counter or avoid negative interference of salmonids. Therefore, it is urgent to improve current management measures associated with introduced species in Chile in order to conserve native freshwater biodiversity.

Key words: invasive species; trophic interferences; non lethal mechanisms; salmonids; Patagonia

Introducción

Los peces de agua dulce son uno de los grupos faunísticos más amenazados a nivel global y la introducción de especies exóticas uno de los factores de mayor importancia en explicar esta situación (Lighth y Marchetti 2007; Leprieur 2009; Marr 2013). La introducción de peces en aguas continentales es de larga data y se ha realizado principalmente con fines de acuicultura, acuariofilia y pesca recreativa (Welcomme 1988). Sudamérica es uno de los seis "hotspots" globales de invasión de peces de agua dulce (Leprieur et al. 2008) y muestra una significativa homogenización de su fauna de peces (Villéger et al. 2011). Los ríos y lagos de Chile no han sido la excepción, estando la gran mayoría de estos sistemas continentales invadidos por una o más especies de peces exóticos. De hecho, la zona centro-sur de Chile, es la zona mediterránea con mayor cambio en su ictiofauna debido a las introducciones de peces (Marr 2010). Entre las especies introducidas, el grupo más exitoso en Chile, y también probablemente el que genera mayores impactos ecológicos es el de los salmónidos (Soto et al. 2006; Arismendi et al. 2014).

El territorio de Chile presenta un fuerte gradiente latitudinal entre los 17° y 56° de latitud sur. También muestra un importante desnivel altitudinal variando de cumbres por sobre los 3000 m.s.n.m. hasta llegar al Océano Pacífico en sólo 200 km en promedio. Esta singular geomorfología, alberga cuencas hidrográficas que se originan en la Cordillera de los Andes (andinas) o en la Cordillera de la Costa (costeras), que discurren de manera paralela de Este a Oeste, sin interconexiones Norte-Sur entre ellas. Esta conformación, sumado a una historia geológica particular, con influencia de desertificación en el Norte y glaciaciones en el Sur, ha generado una ictiofauna continental única, que se caracteriza por poseer un alto grado de endemismos (Vila et al. 2006; Habit et al. 2006; Marr 2010). Con ello, se reconocen tres Provincias Ictiogeográficas a lo largo del país, con endemismos de la zona norte o Altiplánica, zona centro-sur o Chilena y zona sur o Patagonia (Fig. 1) (Dyer 2000). En todo este amplio espectro biogeoclimático, sólo 45 especies nativas de peces han evolucionado a partir de una compleja composición, con elementos de la región Brasileña (e.g. Characiformes), otras formas endémicas (e.g. Diplomystidae, Nematogenyidae, Perciliidae) y al-

gunos elementos comunes con Australia (e.g. Galaxiidae, Percichthyidae) (Arratia 1997). Muchas de estas especies presentan características primitivas y son en su gran mayoría de pequeño tamaño corporal (<15 cm cuando adultos; Vila y Habit 2015). Así, la ictiofauna de Chile es única, y altamente sensible debido a sus singularidades.

A pesar de la baja riqueza específica natural, en la actualidad se encuentra un total de 72 especies de peces en aguas continentales chilenas. Veintisiete (27) han sido introducidas (Tabla 1) con diversos fines, como la salmonicultura, cultivo en arrozales, control de mosquitos, pesca recreativa y acuariofilia (Welcomme 1988; Iriarte et al. 2005; Marr et al. 2010). La historia de introducción se remonta a finales de 1800 (Welcomme 1988; Basulto 2003), pero es un proceso continuo, que ha implicado un aumento sostenido en el tiempo del número de especies exóticas hasta la actualidad (Fig. 1). Del total de especies introducidas, 25 pertenecen a familias no existentes en Chile, siendo las más abundantes, las familias Salmonidae (43 % de las especies introducidas), Cyprinidae (14 %) e Ictaluridae (11 %). Así, los peces nativos de Chile se enfrentan a eventuales competidores y depredadores completamente desconocidos en términos evolutivos.

El proceso de invasión ha sido diferente a lo largo del país. Sólo dos especies introducidas (trucha arcoiris *Oncorhynchus mykiss* y trucha marrón o común *Salmo trutta*) pueden ser consideradas distribuidas a lo largo de todo el país, distribución que no muestra ninguna especie nativa (Fig. 1). Luego, no se han descrito especies introducidas que sólo se distribuyan en la zona norte del país, en tanto que 7 especies han sido introducidas y se les encuentra exclusivamente asociadas a la Patagonia. La mayor proporción de especies introducidas ocurre en la zona centro-sur del país, donde domina un clima de tipo mediterráneo. En esta zona destacan por su amplia distribución y alta abundancia las especies de carpa común (*Cyprinus carpio*) y la gambusia (*Gambusia holbrooki*). Ambas especies, en conjunto con otras menos representadas como el chanchito *Australoheros facetus* y *Cnesterodon decemmaculatus*, son características de zonas bajas de los ríos andinos o ríos costeros, con mala calidad ambiental (Duarte et al. 1971; Prochelle y Campos 1985; Ruiz 1993; Habit y Ortiz 2009). Estas especies han proliferado en ríos sometidos a vertidos de aguas residuales urbanas e industriales (e.g. río Biobío; Habit et al. 2006), en sistemas lénticos urbanos y en todos aquellos sistemas, donde la extracción de agua implica aumentos importantes

Tabla 1. Listado de especies introducidas de peces en Chile. Rango nativo, P: Pacífico; N: Norte; Am: América; Eur: Europa; S: Sur; E: Este. Presencia en Chile: (C) zona costera o baja de la cuenca; R.: río; L. Lago.

Table 1. List of species introduced in Chile. Native range, P: Pacific; N: North; Am: America; Eur: Europe; S: South; E: East. Presence in Chile: (C) coastal or potamal zone; R: river; L: lake.

| ORDEN | FAMILIA | ESPECIE | | RANGO NATIVO | PRESENCIA EN CHILE |
|--------------------|----------------|-----------------------------------|---------------------|--------------|---|
| Acipenseriformes | Acipenseridae | <i>Acipenser transmontanus</i> | (Richardson 1836) | P N Am | (C) R. Maipo |
| | | <i>Acipenser baeri</i> | (Brandt 1869) | Siberia | (C) R. Maipo y R. Aysén |
| Atheriniformes | Atherinopsidae | <i>Odontesthes bonariensis</i> | (Valenciennes 1835) | S Am | (C) R. Aconcagua– LluLleu |
| Characiformes | Characidae | <i>Cheirodon interruptus</i> | (Jenyns 1842) | S Am | R. Huasco – Maipo |
| Cypriniformes | Cyprinidae | <i>Carassius auratus</i> | (Linnaeus 1758) | E Asia | (C) R.Aconcagua, Maipo, Andalién, Biobío |
| | | <i>Cyprinus carpio</i> | (Linnaeus 1758) | C Eurasia | R.Quillimarí – Bueno |
| | | <i>Ctenopharyngodon idella</i> | (Valenciennes 1844) | E Asia | L. Redonda |
| | | <i>Tinca tinca</i> | (Linnaeus 1758) | N Eur | (C) L.Peñuelas, Vichuquén, R. Cautín |
| Cyprinodontiformes | Poeciliidae | <i>Cnesterodon decemmaculatus</i> | (Jenyns 1842) | S Am | (C) R. Petorca – R. Maipo |
| | | <i>Gambusia holbrooki</i> | Girard 1859 | E N Am | R. Copiapó – R. Bueno |
| | Anablepidae | <i>Jenysia multidentata</i> | (Jenyns 1842) | S Am | (C) R. Maipo |
| Perciformes | Cichlidae | <i>Australoheros facetus</i> | (Jenyns 1842) | S Am | (C) R.Catapilco, Margamarga, L. Peñuelas R. Andalién, R. Biobío |
| Salmoniformes | Salmonidae | <i>Coregonus clupeaformis</i> | (Mitchill 1818) | P N Am | Región Biobío |
| | | <i>Oncorhynchus kisutch</i> | (Walbaum 1792) | N Pacífico | R. Puelo – Tierra del Fuego |
| | | <i>Oncorhynchus mykiss</i> | (Walbaum 1792) | N Pacífico | Chile y Tierra del Fuego |
| | | <i>Oncorhynchus nerka</i> | (Walbaum 1792) | N Pacífico | Patagonia |
| | | <i>Oncorhynchus tshawytscha</i> | (Walbaum 1792) | N Pacífico | R. Biobío – Tierra del Fuego |
| | | <i>Oncorhynchus gorbuscha</i> | (Walbaum 1792) | N Pacífico | Ensenada Bajo – Fiordo Aysén |
| | | <i>Oncorhynchus keta</i> | (Walbaum 1792) | Japón, NA | Patagonia |
| | | <i>Oncorhynchus masou</i> | (Brevoort 1856) | Japón, NA | L. General Carrera |
| | | <i>Salmo trutta</i> | (Linnaeus 1758) | N Eur | Chile y Tierra del Fuego |
| | | <i>Salmo salar</i> | (Linnaeus 1758) | N Am | R. Bueno – Tierra del Fuego |
| | | <i>Salvelinus fontinalis</i> | (Mitchill 1814) | P N Am | R. Aconcagua y Patagonia |
| | | <i>Salvelinus namycush</i> | (Mitchill 1814) | N Am | Patagonia |
| Siluriformes | Ictaluridae | <i>Ameiurus melas</i> | (Rafinesque 1820) | E N Am | R. Maule – R. Itata |
| | | <i>Ameiurus nebulosus</i> | (Lesueur 1819) | E N Am | R. Maipo - R. Itata |
| | | <i>Ictalurus punctatus</i> | (Rafinesque 1818) | E N Am | R. Maule |

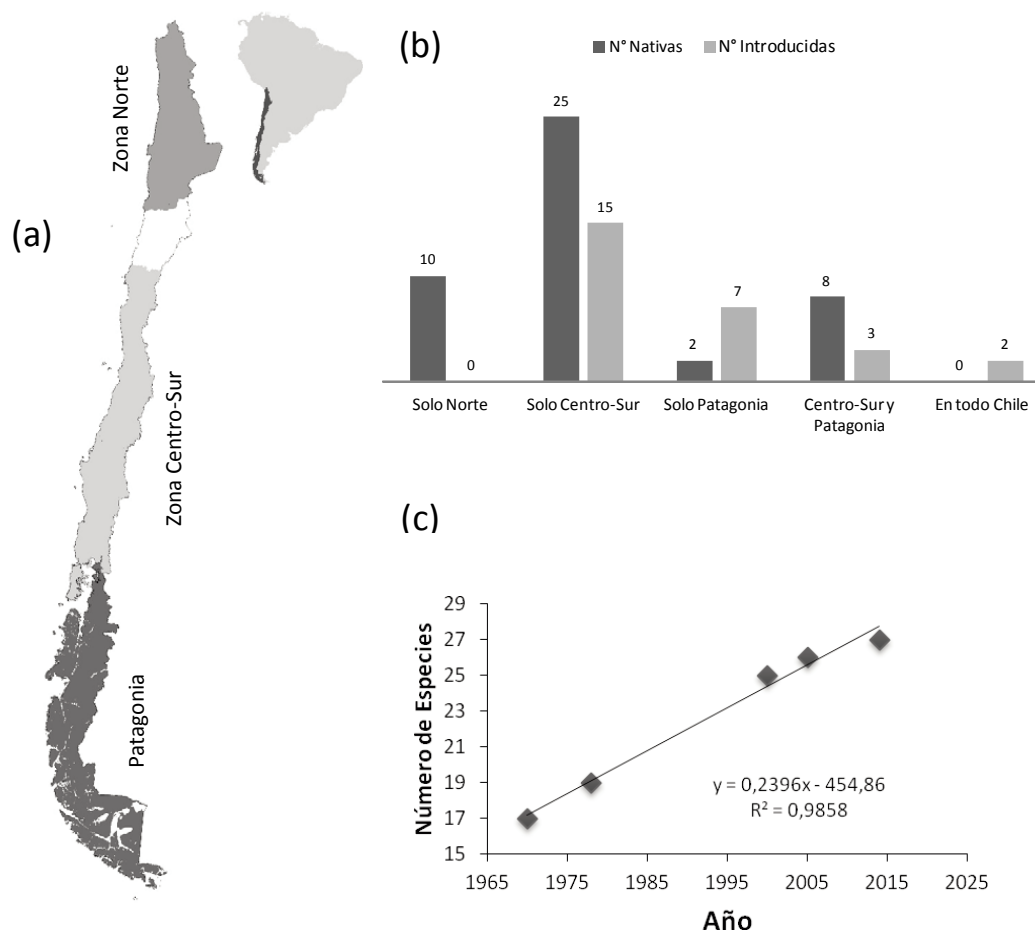


Figura 1. Número de especies introducidas en aguas continentales en Chile de acuerdo a: (a) distribución a lo largo del país (dividido en zona Norte o Provincia Atacama, zona Centro-Sur o Provincia Chilena y zona Patagonia o Provincia Patagónica, sensu Dyer 2000); (b) número de especies nativas según su distribución a lo largo del país; (c) tiempo de introducción (según publicaciones científicas de Campos 1970; Arratia 1978; Dyer 2000; Iriarte 2005 y este trabajo).

Figure 1. Number of introduced species in Chilean freshwater ecosystems: (a) distribution throughout the country (divided into North or Atacama Province, Central-South area or Chilean Province and Patagonia area or Patagonia Province, sensu Dyer 2000); (b) number of native species according to their distribution throughout the country; (c) introduction time (according to Campos 1970; Arratia 1978; Dyer 2000; Iriarte 2005 and this work)

de temperatura. En particular, *Gambusia holbrooki* es una especie que muestra efectos nefastos sobre la ictiofauna local, tendiendo a desplazar y reemplazar a especies nativas como *Galaxias maculatus* y *Brachygalaxias bullocki* en ríos de la zona centro sur de Chile (Habit et al. 2010). Igualmente, es posible que estas especies de ciprínidos u otras utilizadas en acuarismo, hayan introducido la infección del “gusano ancla” (*Lernaea* sp) en ríos degradados como la zona baja del río Itata. En ese sector, el parásito no infecta preferentemente a ciprínidos, sino que lo hace sobre especies nativas del grupo de los Characiformes (*Cheirodon galusdae*) y Perciformes (*Percichthys trucha*).

El efecto de estas numerosas especies invasoras de aguas cálidas se encuentra escasamente estudiado en Chile. Por el contrario, el proceso de invasión y sus efectos ha tenido mayor atención en la zona patagónica, donde está representado por el grupo de los salmónidos, el cual tiene gran interés socio-económico. Éstas son las especies invasoras más exitosas en Chile, que ocupan una alta extensión territorial, pero que han invadido principalmente la Patagonia, zona considerada como una de las últimas reservas prístinas del planeta (Brooks et al. 2006). Por ello, en este trabajo analizamos y sintetizamos el conocimiento generado sobre la invasión de salmónidos, los efectos que están provocando sobre especies nativas de peces de Chile, y los principales mecanismos por los cuales ocurren. Para ello, nos centramos principalmente en Patagonia Oeste, o también llamada “Patagonia chilena”, para diferenciarla de la misma región biogeográfica ubicada al Este de los Andes, que administrativamente pertenece a Argentina.

Invasión de salmónidos en Patagonia chilena

Luego de un siglo de introducciones, siembras (o sueltas) y escapes, truchas y salmones son las especies más frecuentes en ríos y lagos patagónicos, con una amplia distribución latitudinal y altitudinal (Habit et al. 2012). En la Patagonia, la diversidad de peces nativos de agua dulce es baja, con una distribución restringida y menor abundancia en comparación con especies introducidas (Soto et al. 2006; Pascual et al. 2002, 2007); además, su estado de conservación es de alta vulnerabilidad (Campos et al. 1998; Habit et al. 2006). Históricamente, procesos geológicos como los repetidos ciclos glaciales han determinado los patrones de distribución de esta ictiofauna nativa de baja riqueza específica, pero alta diversidad morfológica y genética (Cussac et al. 2004; Ruzzante et al. 2008, 2011; Zemlak et al. 2008, 2010, 2011). En esta fauna de peces destaca el grupo de los galáxidos (Familia Galaxiidae) que se caracterizan por poseer una alta diversidad de estrategias vitales, formas de dispersión, así como adaptaciones morfológicas y fisiológicas, lo que explica su éxito en diversidad y abundancia en Patagonia (Cussac et al. 2004; Ruzzante et al. 2008). Los patrones de distribución naturales, así como la abundancia de las especies nativas están siendo modificados por la invasión de especies de salmónidos (Cussac et al. 2004; Baigún y Ferriz 2003; McDowal 2006; Pascual et al. 2007). Así, las especies de peces nativos se encuentran bajo una constante presión por parte de estas especies introducidas y son afectadas tanto por depredación como competencia por el uso de los hábitats y fuentes de alimento.

El éxito de la invasión de los salmónidos en Patagonia es dependiente de la especie y de acuerdo a [Arismendi et al. \(2014\)](#), se relaciona directamente con la influencia humana y con las interacciones biológicas que establecen estas especies en el medio que invaden. Entre los salmónidos introducidos para fines de pesca deportiva (llamada "recreativa" en Chile) ([Basulto 2003](#)), los más exitosos corresponden a las especies *Oncorhynchus mykiss* (trucha arcoíris) y *Salmo trutta* (trucha marrón o común), las cuales han establecido poblaciones asilvestradas (o naturalizadas) y abundantes en la mayoría de las cuencas de esta zona ([Soto et al. 2001, 2006; Habit et al. 2010](#)). También se ha documentado el éxito y expansión del salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*), especie que a partir de algunas siembras experimentales ("ocean ranching") realizadas hace más de 30 años, ha establecido poblaciones autosustentables y continúa colonizando ríos de la mayoría de las cuencas de Patagonia y zona sur de Chile ([Becker et al. 2007; Correa y Gross 2007; Ibarra et al. 2011; Soto et al. 2007](#)). Esta especie en particular, representa una severa amenaza a los ecosistemas dulceacuicolas patagónicos, ya que su migración reproductiva y posterior muerte masiva en los ríos implica el ingreso de nutrientes marinos a las cuencas ([Arismendi y Soto 2012](#)). Ello podría generar alteraciones en las redes tróficas de los ecosistemas ([Soto et al. 2007](#)). Igualmente, estos movimientos migratorios han generado el establecimiento de abundantes poblaciones de juveniles de Chinook, los cuales poseen patrones de residencia en agua dulce variables ("ocean type" y "stream type") ([Di Prinzio y Pascual 2008; Ibarra et al. 2011](#)), permaneciendo uno o dos años en aguas continentales y alimentándose de galáxidos nativos desde que alcanzan tallas de 8 cm LT ([Ibarra et al. 2011](#)).

Otras especies como *Oncorhynchus kisutch* (salmón Coho) y *Salmo salar* (salmón del Atlántico) no cuentan con registros de poblaciones invasoras, en cuencas de la Patagonia ([Arismendi et al. 2014](#)). Sin embargo, podrían llegar a serlo dada la continua presión de propágulo a través de los escapes desde las piscifactorías ([Soto et al. 2001](#)). Los escapes masivos desde la salmonicultura se han convertido de hecho en la principal presión de propágulo para la invasión de salmónidos en la Patagonia, estos podrían llegar a 1 millón de ejemplares escapados al año ([Sepúlveda et al. 2013](#)). La magnitud de estos escapes se relacionan directamente con la producción de salmónidos, la cual tiende a aumentar cada año y está dominada por las especies salmón del atlántico (*S. salar*), trucha arcoíris (*O. mykiss*) y salmón coho (*O. kisutch*) ([Fig. 2](#)). Con la proyección de crecimiento de la industria salmonera y sin las medidas efectivas que eviten los escapes, estos podrían llegar en un futuro cercano a los 4,4 millones de individuos escapados al año ([Niklitschek et al. 2013](#)).

Entre las especies escapadas, el salmón Coho presenta altas probabilidades de transformarse en especie invasora en la Patagonia. Ello se debe no solo al alto número de individuos escapados ([Sepúlveda et al. 2013; Arismendi et al. 2014](#)), sino que también a su dieta generalista que incluye el consumo de peces y crustáceos nativos ([Soto et al. 2001; Niklitschek et al. 2013](#)), a la existencia de eventos reproductivos en el área ([Niklitschek y Aedo 2002](#)) y a la falta de controladores como la pesca artesanal local ([Soto et al. 2001](#)). Recientemente, hemos encontrado poblaciones de juveniles en zonas remotas de las islas y fiordos magallánicos, donde es probable que la ausencia de truchas residentes, la alta latitud y el tipo de ecosistemas, provean condiciones muy favorables para el establecimiento de poblaciones autosustentables de esta especie ([González et al. 2014](#)).

Los escapes también han contribuido al éxito de la invasión de la trucha arcoíris, dado que los individuos escapados, a través de hibridación con truchas asilvestradas, aumentan su diversidad genética y, por ende, su capacidad de adaptación ([Consuegra et al. 2011](#)). Estos escapes afectan negativamente tanto a la fauna nativa dulceacuicola ([Buschmann et al. 2006; Arismendi et al. 2009](#)) como a la fauna marina a través de depredación y competencia por alimento ([Niklitschek et al. 2013; Soto et al. 2001](#)).

La primera evidencia de efectos negativos de salmónidos sobre peces nativos chilenos fue el claro y significativo patrón inverso entre la abundancia de galáxidos y salmónidos ([Habit et al. 2010; Arismendi et al. 2009; Soto et al. 2006; Young et al. 2010](#)). Luego, los impactos de la invasión de salmónidos han sido documentados como efectos a través de interacciones tróficas ([Soto et al. 2006; Correa et al. 2012; Elgueta et al. 2013; Lattuca et al. 2008; Macchi et al. 1999, 2007, Vigliano et al. 2009](#)), efectos sobre las tasas de crecimiento ([Young et al. 2010](#)) y sobre el uso de hábitats ([Penaluna et al. 2009; Vargas et al. 2010](#)). Los impactos reportados son especie y contexto específicos, dependiendo tanto de la especie invasora ([Arismendi et al. 2012](#)) como de la especie afectada ([Penaluna et al. 2009](#)).

Se ha descrito que la riqueza o diversidad de salmónidos no provoca diferencias en el impacto sobre especies nativas ([Young et al. 2009](#)), pero sí lo hace la especie invasora en cuestión. Así por ejemplo, *S. trutta* causa un impacto negativo de mayor magnitud sobre la ocurrencia y abundancia de las especies nativas que *O. mykiss* ([Young et al. 2010](#)). Esto podría estar asociado a que *S. trutta* es una especie más piscívora que *O. mykiss* ([Arismendi et al. 2012](#)), aunque esto parece ser distinto dependiendo de la latitud.

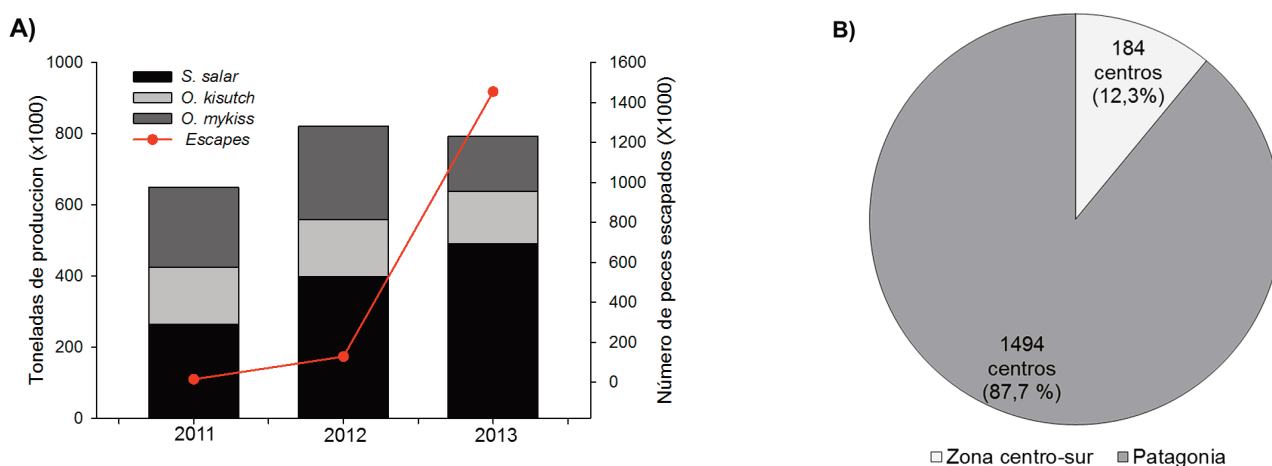


Figura 2. Estadística de producción, escapes y centros de cultivos de salmónidos en Chile. A) Producción de salmónidos y escapes para el periodo 2011-2013. B) Número de centros de cultivo de salmónidos por zona según registro nacional de acuicultura (RNA) año 2013 (Fuente Servicio Nacional de Pesca y Acuicultura de Chile, www.sernapesca.cl)

Figure 2. Statistics of production, escapes and salmon farming centers in Chile. A) Production of salmonids and escapes for the period 2011-2013. B) Number of salmonid farms by area according to national registry of aquaculture (RNA) 2013 (Source: National Service of Fisheries and Aquaculture of Chile, www.sernapesca.cl)

Otro patrón que se ha descrito es que los impactos de los salmónidos son mayores en los ecosistemas fluviales que en los ecosistemas lacustres (Habit et al. 2010). En ríos, las especies nativas patagónicas están en desventaja frente a los salmónidos, en tanto que en ambientes lacustres encuentran mayor oferta de refugios en sistemas de alta heterogeneidad litoral. En estos sistemas lénticos, la invasión está fuerte y significativamente determinada por la conectividad actual del sistema. Tal conclusión fue obtenida paralelamente por el estudio de Correa y Hendry (2012), y el de Habit et al. (2012), quienes por distintas metodologías, concluyen que los lagos más conectados presentan mayor riqueza y abundancia (dominancia) de salmónidos que los poco conectados. Ello demuestra que el proceso actual de invasión no está mediado por el transporte humano, sino que más bien es el resultado de las capacidades colonizadoras-invasivas de estas especies. De esta manera, Habit et al. (2012) concluyen que tanto la temperatura como la conectividad, son los factores naturales que determinan la invasión de salmónidos. Así, los sistemas lacustres de bajo orden (sensu Correa y Hendry 2012) o de baja o nula conectividad natural superficial, constituyen refugios naturales para los galáxidos ante la invasión de salmónidos. Ejemplo de ello, son los 15 lagos y lagunas libres de salmónidos descritos por Habit et al. (2012), todos ubicados en áreas remotas, al sur de los 45° Lat.S. y aguas arriba de importantes barreras físicas naturales (e.g. cascadas).

Mecanismos de interferencia trófica de salmónidos

Los impactos de la introducción y establecimiento de peces exóticos en los ecosistemas receptores se encuentran intrínsecamente ligados a la interacción entre los aspectos de historia de vida de las especies invasoras y nativas (Lodge 1993). En este sentido, el tamaño corporal es uno de los rasgos de mayor relevancia ecológica (Werner y Gilliam 1984; Miller 1988). Especies invasoras de pequeño tamaño corporal pueden competir por recursos (hábitat, alimentación) con las nativas (Arthington y Marshall 1999). En tanto, las de gran tamaño, pueden tener efectos diferenciados a medida que aumentan de tamaño corporal (i.e. cambios ontogenéticos), compitiendo por recursos en estadios tempranos y depredando cuando adultos (Werner y Gilliam 1984; Mittelbach y Persson 1998; Schröder et al. 2009).

Los salmónidos representan una invasión de especies de gran tamaño corporal en relación a las nativas de Chile. Los impactos ecológicos que estas especies de gran talla generan sobre los ecosistemas que invaden han sido ampliamente estudiados y los mecanismos subyacentes a sus impactos están bien comprendidos (Simon y Townsend 2003; McIntoch 2000; Vander Zander et al. 1999; McIntoch et al. 1994). La principal vía del éxito de los salmónidos son las nuevas relaciones tróficas que establecen en los sistemas invadidos (Simon y Townsend 2003). Por ello, las truchas arcoiris (*O. mykiss*) y marrón (*S. trutta*) no sólo han sido listadas entre las 100 especies exóticas invasoras más dañinas del mundo (Lowe et al. 2004), sino que además se consideran grandes depredadoras introducidas en aguas frías continentales de todo el mundo (Elliott 1994; Crawford y Muir 2008).

El estudio del impacto de salmónidos en la región Patagónica chilena ha implicado un desafío metodológico, debido al nulo conocimiento del estado y funcionamiento de los ecosistemas previo al proceso de invasión. Sin embargo, durante los últimos años, el hallazgo de sistemas lacustres libres de salmónidos ha posibilitado estudiar la ecología natural de poblaciones nativas y compararlas con aquellas que coexisten con salmónidos. Un ejemplo de ello, es el estudio de la ecología trófica de dos especies galáxidos del género *Aplochiton* (*A. zebra* y *A. taeniatus*) en un lago libre de salmónidos y en otro en coexistencia con *S. trutta* (Elgueta et al. 2013). Mediante el estudio conjunto de la dieta e isótopos estables ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$), se estableció que *Aplochiton*, en especial *A. zebra*, cambia la composición de la dieta en presencia de *S. trutta* (Fig. 3), diversificando su dieta y reduciendo significativamente su posición trófica (Elgueta et al. 2013). Una modificación de la ecología trófica natural de estas especies hacia nichos tróficos subóptimos, podría

causar disminución en su tasa de crecimiento (Young et al. 2009) y declives poblacionales, incluso en sistemas lacustres, los cuales han sido reconocidos como ambientes de refugio (Soto et al. 2006; Habit et al. 2010). Igualmente, la competencia por recursos tróficos con salmónidos, podría explicar su distribución alopatrica en sistemas fluviales, actualmente dominados por salmónidos (Perry 2007; Young et al. 2010). Además, ha sido demostrado que en Chile, al igual que en Argentina y Nueva Zelanda, incluso individuos juveniles de las especies *S. trutta*, *O. mykiss* y *O. tshawytscha* ejercen una fuerte depredación sobre galáxidos (*G. platei*, *G. maculatus* y *B. bullocki*) en ríos y lagos de la Patagonia (Ibarra et al. 2011; Arismendi et al. 2012; Ortiz-Sandoval 2014).

Una de las especies de galáxidos más ampliamente distribuidos en la Patagonia chilena es *Galaxias platei* o "puye grande". El hallazgo de poblaciones aisladas, habitando lagos libres de salmónidos, ha permitido comprender su biología en condiciones naturales.

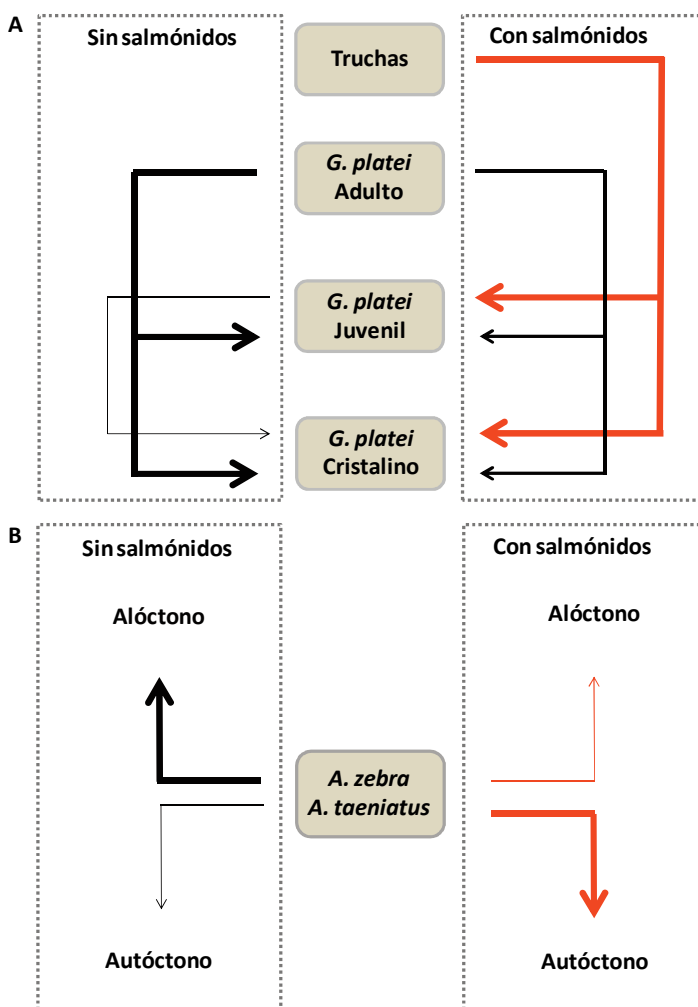


Figura 3. Principales alteraciones en la dieta de galáxidos nativos descritas mediante la comparación de lagos con y sin salmónidos. A) Relaciones de piscivoría entre distintos estadios ontogénicos de *Galaxias platei*. Los salmónidos (Línea roja) depredan y compiten con *G. platei* (Línea negra) por whitebait (larvae) and juveniles, limitando la piscivoría de *G. platei* a tallas adultas exclusivamente. B) La dieta de *Aplochiton* sp. cambia en coexistencia con *Salmo trutta* desde ítems autóctonos preferentemente hacia ítems alóctonos. Ancho de flecha indica la magnitud relativa de la interacción.

Figure 3. Major changes in the diet of native galaxids described by comparison of lakes with and without salmonids. A) Relationships of piscivory between different ontogenetic stages of *Galaxias platei*. Salmonids (Red line) prey on and compete with *G. platei* (Black line) for whitebait (larvae) and juveniles, limiting piscivory of *G. platei* only to adult sizes. B) The diet of *Aplochiton* sp. changes in coexistence with *Salmo trutta* from autochthonous items preferably towards allochthonous items. The width of the arrows indicate the relative magnitude of the interaction.

De este modo, se estableció que la ecología trófica de *G. platei* en ausencia de otras especies de peces (lagos mono-específicos y no invadidos) presenta un fuerte cambio ontogenético, desde larvas planctófagas a juveniles bentófagos/piscívoros y finalmente adultos exclusivamente piscívoros (canibalismo) (Belk et al. 2014). Ello provoca una escalada trófica en que los adultos alcanzan un nivel trófico significativamente mayor que los juveniles (medido como $\delta^{15}\text{N}$). Luego, al comparar poblaciones de *G. platei* provenientes de lagos no invadidos e invadidos, se observó que la escalada trófica es más rápida en los primeros (Ortiz-Sandoval 2014) y que en sistemas no invadidos, *G. platei* alcanza un nivel trófico comparativamente mayor (Correa y Hendry 2012; Ortiz-Sandoval 2014). Este fenómeno se explica por el cambio en la dieta de los juveniles, que en condiciones de no invasión presentan hábitos piscívoros caníbales desde tallas muy pequeñas (8 cm LT), a diferencia de juveniles de lagos invadidos, donde sólo son bentófagos (Fig. 3) (Ortiz-Sandoval 2014).

Al igual que *G. platei*, los hábitos alimentarios de *Percichthys trucha* o perca trucha han sido descritos en lagos de la Patagonia argentina como bentófagos hacia ictiófagos, a medida que aumentan su tamaño corporal (Macchi et al. 1999, 2007). En Chile, recientemente la dieta e isótopos estables ($\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$) fueron estudiados en poblaciones provenientes de lagos mono-específicos y multiespecíficos de Patagonia (Ortiz-Sandoval et al., datos sin publicar). En él se evidenció que en lagos donde es la única especie de pez no presentan una escalada trófica como *G. platei* en aislamiento (falta de aumento de la señal de $\delta^{15}\text{N}$ a mayor tamaño), dada la ausencia de canibalismo. Por ello, la piscivoría sobre individuos del género *Galaxias* parece clave en la expresión de la escalada trófica de *P. trucha*. Una pregunta abierta es si la co-ocurrencia de *P. trucha* con salmónidos generará competencia que evite su escalada trófica.

Así, parece evidente que el impacto de la invasión de salmónidos sobre las especies nativas en la Patagonia chilena es en gran medida debido a las nuevas relaciones tróficas que éstos generan. El grupo de galáxidos es el más afectado, tanto por ser fuertemente depredados, como por modificar su nicho o reducir su nivel trófico en presencia de los salmónidos. Para otras especies nativas como *P. trucha*, que es un depredador poco eficiente en comparación con salmónidos (Macchi et al. 2007), la competencia por el recurso *Galaxias* le conduciría a modificar su dieta a presas energéticamente menos convenientes (Ortiz-Sandoval et al., datos sin publicar). El impacto sobre la ecología trófica de otras especies nativas como bagres (*Trichomycterus*, *Hatcheria* y *Diplomystes*), pejerreyes (*Odontesthes*) y lampreas (*Geotria* y *Mordacia*), es hasta hoy completamente desconocida en Chile.

Mecanismos de interferencia de *Salmo trutta* sobre *Galaxias platei*

Como se ha mencionado, los salmónidos no solo tienen efectos sobre las especies nativas por depredación (efectos letales), sino que existen evidencias de efectos subletales relacionados con interacciones tróficas. Para comprender estos efectos se ha comenzado una línea de investigación experimental en Chile (Sobenes et al. 2012; Sobenes 2013; Sobenes et al. 2013). Esta línea se ha centrado hasta ahora en la especie nativa de mayor distribución en Patagonia (*G. platei*) y la especie invasora más abundante en dicha zona (*S. trutta*). Primero, con el fin de comprender las tácticas antidepredatorias de *G. platei*, se estudió la selección de hábitat a distintas densidades en relación a la disponibilidad de hábitats con refugio. Las observaciones mostraron que los individuos juveniles de *G. platei* (longitud < 8 cm) seleccionan preferentemente hábitats con refugio a mayores densidades de peces (Sobenes et al. 2013). Sin embargo, también se observó que una menor proporción de individuos utiliza también ambientes sin refugio, los cuales en ambientes naturales corresponderían a individuos altamente expuestos a depredación, o interferencia con juveniles de salmónidos.

Con el fin de analizar interacciones interespecíficas entre *G. platei* y *S. trutta*, Sobenes (2013) realizó experimentos de competencia (individuos de ambas especies de tallas similares) y de depredación (*G. platei* en presencia de *S. trutta* de tallas ictiófagas). Primero, para una densidad fija de *G. platei*, se observó que su uso de hábitat al aumentar las densidades de igual talla de *S. trutta* no aumentaba hacia un mayor uso de refugio. Por el contrario, *G. platei* tendía a dispersarse, usando hábitats sin refugio. Como resultado final, a mayor densidad de *S. trutta*, mayor exposición de *G. platei* a la interferencia. Similares observaciones experimentales se realizaron en Nueva Zelanda para *G. maculatus* (Glova 2003), atribuyendo los resultados del menor uso de refugio al hecho de hacer experimentos diurnos, los cuales representarían los momentos de menor actividad de *S. trutta* (Glova et al. 1992).

En los experimentos de depredación se dispuso de un ejemplar de *G. platei* de talla de 10 cm con un ejemplar de *S. trutta* (> 15 cm) en ayunas durante 48 hr en acuarios con hábitats con refugio (vegetación o cantos rodados) y sin refugio (arena o piedra plana). En 5 de los 12 acuarios existió depredación sobre *G. platei* lo que no dependió del tipo de hábitat probado o del conjunto de hábitats con o sin refugio. Esto demostró que, independientemente de la disponibilidad de refugio, *G. platei* no reacciona frente a la presencia de *S. trutta* como un depredador (Sobenes 2013).

Los resultados obtenidos por Sobenes (2013), sugieren que las grandes diferencias biológicas entre ambas especies explican el éxito del impacto de *S. trutta* sobre *G. platei*, tanto a través de mecanismos letales como subletales. Para verificarlo realizamos aquí un análisis sumario en el cual comparamos distintas características de la historia de vida de ambas especies. Para ello, incluimos: el ritmo de vida observada (*S. trutta* = rápido; *G. platei* = lento; Réale et al. 2012, Sobenes 2013, Svalastog 1991); edad máxima alcanzada (*S. trutta* = 40 años; *G. platei* = 21 años; Sobenes 2013, Svalastog 1991) longitud máxima observada (*S. trutta* = 67 cm; *G. platei* = 50 cm; Sobenes 2013; Peake 2008); velocidad de nado de juveniles (*S. trutta* = 45 cm s⁻¹; *G. platei* = 13 cm s⁻¹; v); y, preferencia de uso de hábitat con refugio (basado en el uso de hábitat de juveniles de *S. trutta* y *G. platei* en experimentos de oferta hábitats: (a) hábitats con refugio: vegetación o piedras; (b) sin refugio: arena o piedra plana. En observaciones durante experimentos de 48 horas, el uso de hábitats con refugio fue: *S. trutta* = 20 % y *G. platei* = 50 %; Sobenes 2013). Al considerar el máximo valor observado como 100 %, se observa claramente que *G. platei* presenta desventajas para hacer frente a *S. trutta* en todas las características contrastadas, principalmente aquellas relacionadas con estilo de vida y tasas metabólicas (Fig. 4).

En conclusión, la especie invasora *S. trutta* es una especie significativamente más activa, más rápida y de mayor tamaño. En tanto, *G. platei* es una especie "ingenua" o "naïve" que no tiene las capacidades físicas ni las actitudes comportamentales para contrarrestar o eludir las interferencias negativas de *S. trutta*.

Gestión ambiental de las especies introducidas en Chile

La introducción de especies ya presentes en aguas continentales de Chile, o de especies que sean introducidas por primera vez, está actualmente regulada. Sin embargo, el gran número de especies ya introducidas cuentan con escaso manejo y control administrativo real en el país. La autoridad competente que regula las actividades pesqueras y de conservación en aguas marinas y continentales, permite y propicia la erradicación de especies introducidas que no tengan uso comercial, aun cuando no existe una ley específica para ello. Así, específicamente a través de herramientas como los permisos de pesca de investigación, incentiva a los ejecutores a erradicar los individuos de *Australoheros*, *Carassius* o *Gambusia* que se capturan. Los salmónidos, por ser socialmente valorados, quedan fuera de estas iniciativas. La única excepción, la constituye el Plan de Erradicación de Trucha Arcoíris del Lago Chungará, en el Parque Nacional Lauca (Altiplano). Dicho plan fue aprobado el año 2012, pero no ha sido implementado a la fecha. Estas acciones son puntuales y no existe un registro que permita evaluar su eventual éxito.

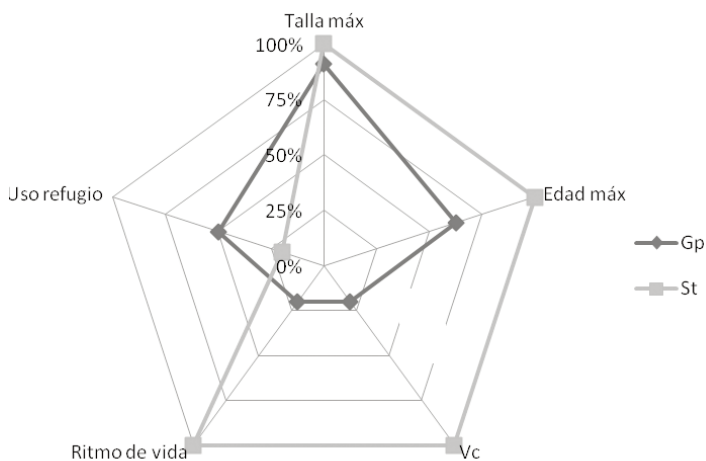


Figura 4. Diagrama radial de parámetros biológicos de *G. platei* y *S. trutta*. Vc=velocidad crítica de nado en juveniles; Edad máx: edad máxima registrada; Talla máx: longitud máxima observada; Uso refugio: frecuencia observada de uso de hábitat con refugio a nivel experimental; Ritmo de vida: según Reale et al. 2010.

Figure 4. Diagram of biological parameters of *G. platei* and *S. trutta*. Vc=critical swimming speed in juveniles; Edad máx (Age max): maximum recorded age; Talla máx (Length max): maximum length observed; Uso refugio (Refuge use): Experimentally observed frequency of use of habitats with refuge; Ritmo de vida (pace of life): sensu Reale et al. 2010.

Si bien es cierto el marco regulatorio vigente y la institucionalidad competente en Chile parecen estar preparados para evitar el ingreso de nuevas especies exóticas (Iriarte et al. 2005), para el caso del manejo de especies de importancia económica como los salmónidos las políticas gubernamentales no son del todo claras (García de Leaniz et al. 2010; Pascual et al. 2007, 2009). Sobre este tema se puede indicar que: 1) las entidades gubernamentales fomentan activamente la pesca recreativa con devolución y proponen la implementación de áreas preferentes para esta actividad donde se elaboran planes de manejo con objeto de conservar la fauna íctica de interés de la pesca recreativa; 2) la legislación vigente autoriza los planes de repoblamiento de especies asilvestradas en determinados sitios y casos; 3) si bien es cierto que las autoridades regulan la actividad acuícola, en el caso de los escapes de salmónidos las medidas de manejo son escasas; 4) existe prohibición penalizada de la pesca de salmónidos en aguas marinas costeras e interiores por parte de pescadores artesanales. Todo esto conforma un escenario muy favorable para la prevalencia de estas especies introducidas en desmedro de las especies nativas, sus ecosistemas y la biodiversidad del país.

En Chile un considerable porcentaje del territorio está cubierto por áreas de conservación, sin embargo, éstas no están diseñadas en concordancia con la diversidad, distribución y endemismos de la fauna íctica nativa, o no poseen la suficiente información biológica y ecológica para realizar una conservación eficiente, dado que es un sistema enfocado al resguardo de la fauna terrestre más que la acuática (Martínez-Harms y Gajardo 2008; Pauchard y Villarroel 2002; Rodríguez-Cabal et al. 2008; Simonetti y Armesto 1991; Tognelli et al. 2008). Además, dado que los parques y reservas están ubicadas en áreas distintas a las de la mayor diversidad de fauna dulceacuícola nativa, terminan protegiendo a salmónidos y no a especies nativas (González 2012; Pascual et al. 2007; Soto et al. 2006).

Actualmente, se encuentra en discusión el Proyecto de Ley de Servicio de Biodiversidad y Áreas Protegidas, el cual, de ser aprobado, promete incluir el control y erradicación de especies exóticas invasoras. Sin embargo, una vez más, se deja explícitamente señalado que ello no incluye aquellas especies de uso comercial, por lo que los salmónidos seguirán siendo intocables en Chile, al menos fuera de áreas protegidas.

Agradecimientos

Este trabajo es el resultado de mucho tiempo de investigación, financiada a través de distintas fuentes nacionales e internacionales. Nuestros particulares agradecimientos a los proyectos Fondecyt 1080802 y 1110441 a E. Habit, proyectos National Geographic Society y NCERC a D. Ruzzante (Dalhousie University, Canada), National Science Foundation NSF-Patagonia 05-533 a Brigham Young University (Utah, USA), DIUC Semilla 210.310.057-1SP, DIUC-Patagonia 205.310.042-ISP y DIUC Asociativo Patagonia DIUC 213.310.063-1AP a E. Habit.

Agradecemos también a muchas personas que colaboraron de distintas formas, y, de manera muy especial, a Jovito González de CONAF – Puerto Natales, Pedro Soto de Puelo y a nuestros amigos y colaboradores Néstor Ortiz, Roberto Cifuentes, Katherine Solis, Jesús Yáñez, Waldo San Martín y Alfonso Jara.

Referencias

- 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 lakes of the northern Chilean Patagonia. *Freshwater Biology* 54:1135-1147.
- Arismendi, I., Soto, D. 2012. Are salmon-derived nutrients being incorporated in food webs of invaded streams? Evidence from southern Chile. *Knowledge and management of aquatic ecosystems* 405:01.
- Arismendi, I., González, J., Soto, D., Penaluna, B. 2012. Piscivory and diet overlap between two non-native fishes in southern Chilean streams. *Austral Ecology* 37:346-354.
- Arismendi, I., Penaluna, B., Dunham, J.B., García de Leaniz, C., Soto, D., Fleming, I., Gómez-Uchida, D., Gajardo, G., Vargas, P.V., León-Muñoz, J. 2014. Differential invasion success of salmonids in southern Chile: patterns and hypotheses. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 24:919-941.
- Arratia, G. 1997. Brazilian and Austral freshwater Fish faunas of South America. A contrast. En: H. Ulrich (eds.), *Tropical biodiversity and systematic. Proceedings of the International Symposium on Biodiversity and Systematics in Tropical Ecosystems*, pp. 179-187. Zoologisches Forschungsinstitut und Museum Alexander Koenig, Bonn, Alemania.
- Arthington, A.H., Marshall, C.J. 1999. Diet of the mosquitofish, *Gambusia holbrooki*, in an Australia Lake and potential for competition with indigenous fish species. *Asian Fisheries Science* 12:1-16.
- Baigún, C., Ferriz, R.A. 2003. Distribution patterns of native freshwater fish in Patagonia (Argentina). *Organisms Diversity and Evolution* 3:151-153.
- Basulto, S. 2003. *El largo viaje de los salmones: una crónica olvidada, propagación y cultivo de especies acuáticas en Chile*. Editorial Maval, Santiago de Chile.
- Becker, L.A., Pascual, M.A., Basso, N.G. 2007. Colonization of the Southern Patagonia Ocean by Exotic Chinook Salmon. *Conservation Biology* 21:1347-1352.
- Belk, M., Habit, E., Ortiz-Sandoval, J.J., Sobenes, C., Combs, E., 2014. Ecology of *Galaxias platei* in a depauperate lake. *Ecology of Freshwater Fish* 23:615-621.
- Brooks, T.M., Mittermeier, R.A., da Fonseca, G.A.B., Gerlach, J., Hoffmann, M., Lamoreux, J.F., Mittermeier, C.G., Pilgrim, J.D., Rodrigues, A.S.L. 2006. Global biodiversity conservation priorities. *Science* 313:58-61.
- Buschmann, A.H., Riquelme, V.A., Hernández-González, M.C., Varela, D., Jiménez, J.E., Henríquez, L.A., Vergara, P.A., Guíñez, R., Filun, L. 2006. A review of the impacts of salmon farming on marine coastal ecosystems in the southeast Pacific. *ICES Journal of Marine Science* 63:1338-1345.
- Campos, H., Dazzarola, G., Dyer, B., Fuentes, L., Gavilán, J.F., Huaquín, L., Martínez, G., Meléndez, R., Pequeño, G., Ponce, F., Ruiz, V.H., Sielfeld, W., Soto, D., Vega, R., Vila, I. 1998. Categorías de conservación de peces nativos de aguas continentales de Chile. *Boletín museo nacional de historia natural* 47:101-122.
- Campos, H. 1970. Introducción de especies exóticas y su relación con los peces de agua dulce de Chile. *Noticiario Mensual del Museo Nacional de Historia Natural* 14 (162): 6-9.
- Consuegra, S., Phillips, N., Gajardo, G., García de Leaniz, C. 2011. Winning the invasion roulette: escapes from fish farms increase admixture and facilitate establishment of non-native rainbow trout. *Evolutionary Applications* 4:660-671.

- Correa, C., Gross, M. 2007. Chinook salmon invade southern South America. *Biological Invasions* 10(5):615.
- 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* 22:828-842.
- 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* 57:1769-1781.
- Crawford, S.S., Muir, A.M. 2008. Global introductions of salmon and trout in the genus *Oncorhynchus*: 1870–2007. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 18:313–344.
- Cussac, V., Ortubay, S., Inglesias, G., Milano, D., Lattuca, M., Barriga, J.P., Battini, M., Gross, M. 2004. The distribution of south american galaxiid fishes: the role of biological traits and post-glacial history. *Journal of Biogeography* 31:103-121.
- Di Prinzio, C.Y., Pascual, M.A. 2008. The establishment of exotic Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Pacific rivers of Chubut, Patagonia, Argentina. *Annales de Limnologie International Journal of Limnology* 1:61-68.
- Duarte, W., Feito, R., Jara, C., Moreno, C., Orellana, A. 1971. Ictiofauna del sistema hidrográfico del río Maipo. *Boletín Museo Historia Natural* 32: 227-268.
- Dyer, B. 2000. Sistemática review and biogeography of the freshwater fishes of Chile. *Estudios Oceanológicos* 19:77-98.
- Elgueta, A., Gonzalez, J., Ruzzante, D.E., Walde, S.J., Habit, E. 2013. Trophic interference by *Salmotrutta* on *Aplochiton zebra* and *Aplochiton taeniatus* in southern Patagonian lakes. *Journal of Fish Biology* 82:430–443.
- Elliott, J.M. 1994. *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. Oxford University Press, New York, Estados Unidos.
- García de Leaniz, C., 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: 447-459.
- Glova, G.J., Sagar, P.M., Naslund, I. 1992. Interaction for food and space between populations of *Galaxias vulgaris* Stokell and juvenile *Salmo trutta* L. in a New Zealand stream. *Journal of Fish Biology* 41:909-925.
- Glova, G.J. 2003. A test for interaction between brown trout (*Salmo trutta*) and inanga (*Galaxias maculatus*) in an artificial stream. *Ecology of Freshwater Fish* 12:247-253
- González, J. 2012. *Distribución, estructura comunitaria y poblacional de Galáxidos en Patagonia: aspectos determinantes históricos y actuales amenazas para su conservación*. Tesis Doctoral, Universidad de Concepción, Chile.
- González, J., Elgueta, A., Górski, K., Ruzzante, D., Habit, E. 2014. Nuevos invasores en Patagonia: éxito del salmón Coho en Fiordos Magallánicos. *Libro resúmenes del XI Congreso de la Sociedad Chilena de Limnología, 26-30 de octubre, Santiago de Chile, SCL, Chile*.
- Habit, E., Dyer, B., Vila, I. 2006. Estado de conocimiento de los peces dulceacuicolas de Chile. *Gayana* 70:100-112.
- Habit, E., Ortiz, N. 2009. Composición, distribución y conservación de los peces de agua dulce de la cuenca del Río Itata. En: Parra, O., Camaño, A., Castilla, J.C., Quiñones, R., Romero, H. (eds.), *La Cuenca Hidrográfica del Río Itata: Aportes científicos para su gestión sustentable*, pp. 127-141. Editorial Universidad de Concepción, Concepción, Chile.
- Habit, E., Piedra, P., Ruzzante, D., Walde, S., Belk, M., Cussac, V., Gonzalez, J., Colin, N. 2010. Changes in the distribution of native fishes in response to introduced species and other anthropogenic effects. *Global Ecology and Biogeography* 19:697–710.
- Habit, E., Gonzalez, J., Ruzzante, D., Walde S. 2012. Native and introduced fish species richness in Chilean Patagonian lakes: Inferences on invasion mechanisms using salmonid-free lakes. *Diversity and Distributions* 18:1153–1165.
- 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* 75:17-25.
- Iriarte, J.A., Lobos, G.A., Jaksic, F.M. 2005. Invasive vertebrate species in Chile and their control and monitoring by governmental agencies. *Revista Chilena de Historia Natural* 78:143-154.
- Lattuca, M., Battini, M., Macchi, P. 2008. Trophic interactions among native and introduced fishes in a northern Patagonian oligotrophic lake. *Journal of Fish Biology* 72:1306–1320.
- Leprieur, F., Beauchard, O., Blanchet, S., Oberdorff, T., Brosse, S. 2008. Fish invasions in the world's river systems: when natural processes are blurred by human activities. *PLoS Biology* 6: e28.
- Leprieur, F., Brosse, S., García-Berthou, E., Oberdorff, T., Olden, J.D., Townsend, C.R. 2009. Scientific uncertainty and the assessment of risks posed by non-native freshwater fishes. *Fish and Fisheries* 10: 88–97
- Light, T., Marchetti, M.P. 2007. Distinguishing between invasions and habitat changes as drivers of diversity loss among California's freshwater fishes. *Conservation Biology* 21(2):434-446.
- Lodge, D.M. 1993. Species invasions and deletions: community effects and responses to climate and habitat change. En: Kareiva, P.M., Kingsolver, J.G., Huey, R.B., (eds.), *Biotic interactions and global change*, pp. 367-387. Sunderland, Massachusetts, Estados Unidos.
- Lowe, S., Browne, M., Boudjeleasm, S., De Poorter, M. 2004. *100 de las Especies Exóticas Invasoras más dañinas del mundo*. Una selección del Global Invasive Species Database. Grupo Especialista de Especies Invasoras (CSE-IUCN), Auckland, New Zealand.
- Macchi, P.J., Cussac, V., Alonso, M., Denegri, M. 1999. Predation relationships between salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in northern Patagonia. *Ecology of Freshwater Fish* 8:227-236.
- Macchi, P.J., Pascual, M.A., Vigliano, P.H. 2007. Differential piscivory of the native *Percichthys trucha* and exotic salmonids upon the native forage fish *Galaxias maculatus* in Patagonian Andean lakes. *Limnologica* 37:76–87.
- Marr, S.M., Marchetti, M.P., Olden, J.D., Morgan, D.L., García-Berthou, E., Arismendi, I., Day, J.A., Griffiths, C.L., Skelton, P.H. 2010. Freshwater fish introductions in mediterranean-climate regions: are there commonalities in the conservation problem?. *Diversity and Distributions* 16: 606-619.
- Marr, S.M., Olden, J.D., Leprieur, F., Arismendi, I., Caleta, M., Morgan, D.L., Nocita, A., Šanda, R., Tarkan, A.S., García-Berthou, E. 2013. A global assessment of freshwater fish introductions in mediterranean-climate regions. *Hydrobiologia* 719:317-329.
- Martínez-Harms, M.J., Gajardo, R. 2008. Ecosystem value in the Western Patagonia protected areas. *Journal for Nature Conservation* 16: 72-87.
- McDowall, R.M. 2006. Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxiid fishes?. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16: 233-422.
- McIntosh, A.R., Crowl, T.A., Townsend, C.R. 1994. Size-related impacts of introduced brown trout on the distribution of native common river galaxias. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research* 28:135-44.
- McIntosh, A.R. 2000. Habitat- and size-related variations in exotic trout impacts on native galaxiid fishes in New Zealand streams. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 57:2140-2151.
- Miller, T.J., Crowder, L.B., Rice, J.A., Marschall, E.A. 1988. Larval size and recruitment mechanisms in fishes: toward a conceptual-framework. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 45: 1657-1670.
- Mittelbach, G.G., Persson, L. 1998. The ontogeny of piscivory and its ecological consequences. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic sciences* 55:1454-1465.
- Niklitschek, E., Aedo, E. 2002. *Estudio del ciclo reproductivo de las principales especies objetivo de la pesca deportiva en la XI región*. Fondo de Investigación Pesquera, Universidad Austral de Chile, Chile.
- 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* 4:1-24.
- Ortiz-Sandoval, J., 2014. *Interferencia trófica de truchas invasoras sobre la ictiofauna nativa en lagos patagónicos chilenos*. Tesis Doctoral, Universidad de Concepción, Chile.
- Pascual, M., Macchi, P., Urbanski, J., Marcos, F., Riva Rossi, C., Novara, M., Dell'Arciprete, P. 2002. Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence-absence data. *Biological Invasions* 4:101-113.
- Pascual, M.A., Cussac, V., Dyer, B., Soto, D., Vigliano, P., Ortubay, S., Macchi, P. 2007. Freshwater fishes of Patagonia in the 21st Century after a hundred years of human settlement, species introductions, and environmental change. *Aquatic Ecosystem Health and Management* 10:212-227.
- Pascual, M.A., Lancelotti, J.L., Ernst, B., Ciancio, J.E., Aedo, E., Garcia-Asorey, M. 2009. Scale, connectivity, and incentives in the introduction and management of non-native species: the case of exotic salmonids in Patagonia. *Frontiers in Ecology and Environment* 7:533-540.

- Pauchard, A., Villarroel, P. 2002. Protected areas in Chile, history, current status and challenges. *Natural Areas Journal* 22:318-330.
- Peake, S. 2008. *Swimming performance and behavior of fish species endemic to Newfoundland and Labrador. A literature review for the purpose of establishing design and water velocity criteria for fishways and culverts*. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences. Canadá.
- Penaluna, B., Arismendi, I., Soto, D. 2009. Evidence of Interactive Segregation between Introduced Trout and Native Fishes in Northern Patagonian Rivers, Chile. *Transactions of the American Fisheries Society* 138:839-845.
- Perry, B.J. 2007. *Effects of non-native salmonids on native fish fauna in Chile and the Falkland Islands*. MSc thesis, University of Wales Swansea, Reino Unido.
- Prochelle, O., Campos, H. 1985. The biology of the introduced carp *Cyprinus carpio* L., in the river Cayumapu, Valdivia, Chile. *Studies in Neotropical Fauna and the Environment* 20:65-82.
- Réale, D., Garant, D., Humphries, M., Bergeron, P., Careau, V., Montiglio, P. 2010. Personality and the emergence of the pace-of-life syndrome concept at the population level. *Philosophical Transaction of the Royal Society* 365:4051-4063.
- Rodríguez-Cabal, M.A., Nuñez, M.A., Martínez, A.S. 2008. Quantity versus quality, Endemism and protected areas in the temperate forest of South America. *Austral Ecology* 33:730-736.
- Ruiz, V.H. 1993. Ictiofauna del río Andalién (Concepción, Chile). *Gayana Zoología* 57:109-278.
- Ruzzante, D.E., Walde, S.J., Gosse, J.C., Cussac, V.C., Habit, E., Zemlak, T.S., Adams, E.D.M. 2008. Climate control on ancestral population dynamics, insight from patagonian fish phylogeography. *Molecular Ecology* 17:2234-2244.
- Ruzzante, D.E., Walde, S.J., Macchi, P.J., Alonso, M., Barriga, J.P. 2011. Phylogeography and phenotypic diversification in the Patagonian fish *Percichthys trucha*: the roles of Quaternary glacial cycles and natural selection. *Biological Journal of the Linnean Society* 103:514-529.
- Schröder, A., Nilsson, K.A., Persson, L., Van Kooten, T., Reichstein, B. 2009. Invasion success depends on invader body size in a size-structured mixed predation-competition community. *Journal of Animal Ecology* 78:1152-1162.
- Sepúlveda, M., Arismendi, I., Soto, D., Jara, F., Farias, F. 2013. Escaped farmed salmon and trout in Chile: incidence, impacts, and the need for an ecosystem view. *Aquaculture Environment Interactions* 4:273-283.
- Simon, K.S., Townsend, C. 2003. The impacts of freshwater invaders at different levels of ecological organization, with emphasis on salmonids and ecosystem consequences. *Freshwater Biology* 48: 982-994.
- Simonetti, J., Armesto, J.J. 1991. Conservation of Temperate Ecosystems in Chile, Coarse vs. Fine Filter Approaches. *Revista Chilena de Historia Natural* 64:615-626.
- Sobenes, C., García, A., Habit, E., Link, O. 2012. Mantención de peces nativos dulces acuáticos en Chile en cautiverio: un aporte a su conservación ex situ. *Boletín de Biodiversidad de Chile* 7: 27-41.
- Sobenes, C. 2013. *Patrones de uso de microhábitat de la especie nativa Galaxias platei e interferencias de la especie invasora Salmo trutta en lagos de la Patagonia: bases para la conservación de G. platei*. Tesis de Doctorado, Universidad de Concepción, Chile.
- Sobenes, C., Link, O., Habit, E. 2013. Selección denso-dependiente de microhábitat en *Galaxias platei*: un estudio experimental. *Gayana* 77:35-42.
- Soto, D., Jara, F., Moreno, C. 2001. Escaped Salmon in the Inner Seas, Southern Chile: Facing Ecological and Social Conflicts. *Ecological Applications* 11:1750-1762.
- Soto, D., Arismendi, I., González, J., Sanzana, J., Jara, F., Jara, C., Guzmán, E., 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: 97-117.
- Soto, D., Arismendi, I., Di Prinzio, C., 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* 80:81-98.
- Svalastog, D. 1991. A note on the maximum age of brown trout, *Salmo trutta* L. *Journal of Fish Biology* 38: 967-968.
- Tognelli, M.F., Ramírez de Arellano, P.I., Marquet, P.A. 2008. How well do the existing and proposed reserve networks represent vertebrate species in Chile? *Diversity and Distributions* 14:148:158.
- Vander Zander, M., Casselman, J., Rasmussen, J. 1999. Stable isotope evidence for the food web consequences of species invasions in lakes. *Nature* 401: 464-467.
- Vargas, P.V., Arismendi, I., Lara, G., Millar, J., Peredo, S. 2010. Evidence of microhabitat overlap between juvenile of introduced salmon *Oncorhynchus tshawytscha* and the native fish *Trichomycterus areolatus* in the Allipén River, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 45:285-292.
- Vigliano, P.H., Beauchamp, D.A., Milano, D., Macchi, P.J., Alonso, M.F., García Asorey, M.I., Denegri, M.A., Ciancio, J.E., Lippolt, G., Rechencq, M., Barriga, J.P. 2009. Quantifying Predation on Galaxiids and Other Native Organisms by Introduced Rainbow Trout in an Ultraoligotrophic Lake in Northern Patagonia, Argentina: A Bioenergetics Modeling Approach. *Transactions of the American Fisheries Society* 138:1405-1419.
- Vila, I., Pardo, R., Dyer, B., Habit, E. 2006. Peces límnicos: diversidad, origen y estado de conservación. En: Vila, I., Veloso, A., Schlatter, R., Ramírez, C. (eds.), *Macrófitas y vertebrados de los sistemas límnicos de Chile*, pp. 73-102. Editorial Universitaria, Santiago, Chile.
- Vila, I., Habit, 2015. Current situation of the fish fauna in the Mediterranean región of Andean river systems in Chile. *FISHMED Fishes in Mediterranean Environments* 002: 19.
- Villéger, S., Blanchet, S., Beauchard, O., Oberdorff, T., Brosse, S. 2011. Homogenization patterns of the world's freshwater fish faunas. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 108:18003-18008.
- Welcomme, R.L. 1988. *International introductions of inland aquatic species*. *FAO Fisheries Technical Paper* 294, Food and Agriculture Organisation of the United Nations, Rome, Italia.
- Werner, E.E., Gilliam, J.F. 1984. The ontogenetic niche and species interactions in size-structured populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15:393-425.
- Young, K.A., Stephenson, J.F., Terreau, A., Thailly, A.F., Gajardo, G., García de Leaniz, C. 2009. The diversity of juvenile salmonids does not affect their competitive impact on a native galaxiid. *Biological Invasions* 11:1955-1961.
- Young, K., Dunham, J., Stephenson, J., Terreau, A., Thailly, A., Gajardo, G., García de Leaniz, C. 2010. A trial of two trouts: comparing the impacts of rainbow and brown trout on a native galaxiid. *Animal Conservation* 13: 399-410.
- Zemlak, T.S., Habit, E.M., Walde, S.J., Battini, M.A., Adams, E., Ruzzante, D.E. 2008. Across the southern Andes on fin, glacial refugia, drainage reversals and a secondary contact zone revealed by the phylogeographic signal of *Galaxias platei* in Patagonia. *Molecular Ecology* 17:5049-5061.
- Zemlak, T.S., Habit, E.M., Walde, S.J., Carrea, C., Ruzzante, D.E. 2010. Surviving historical Patagonian landscapes and climate, molecular insights from *Galaxias maculatus*. *BMC Evolutionary Biology* 10: 67.
- Zemlak, T., Walde, S., Habit, E., Ruzzante, D. 2011. Climate induced changes to the ancestral population size of two Patagonian galaxiids: the influence of glacial cycling. *Molecular Ecology* 20:5280-5294.