

# Distribución oceánica, ecología trófica y potencial impacto de salmónidos exóticos en el litoral marítimo patagónico.



Autor: Javier Ernesto Ciancio

Director: Miguel Alberto Pascual

TRABAJO PARA OPTAR AL TÍTULO DE DOCTOR EN BIOLOGÍA,  
CENTRO REGIONAL UNIVERSITARIO BARILOCHE UNIVERSIDAD  
NACIONAL DEL COMAHUE

Puerto Madryn, noviembre de 2008

<b>ÍNDICE DE FIGURAS .....</b>	<b>4</b>
<b>ÍNDICE DE TABLAS.....</b>	<b>5</b>
<b>RESUMEN .....</b>	<b>7</b>
<b>CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN .....</b>	<b>11</b>
<b>1.1. Los salmónidos.....</b>	<b>11</b>
1.1.1. Salmónidos anádromos en el Hemisferio Sur .....	12
1.1.2. Arribo de los salmónidos a la Patagonia .....	14
1.1.3. Los salmónidos exóticos como agentes de impacto en las comunidades marinas .....	15
<b>1.2. Las cuencas fluviales atlánticas de la Patagonia Austral .....</b>	<b>17</b>
<b>1.3. Objetivos y aproximación metodológica.....</b>	<b>21</b>
<b>1.4. Estructura de la Tesis.....</b>	<b>22</b>
<b>CAPÍTULO 2. ESCENARIOS PARA LA DISTRIBUCIÓN ESPACIAL DE LOS SALMÓNIDOS EN EL MAR ARGENTINO.....</b>	<b>23</b>
<b>2.1. Introducción.....</b>	<b>23</b>
<b>2.2. Métodos .....</b>	<b>24</b>
2.2.1. Revisión Bibliográfica .....	24
2.2.2. Procesado de imágenes satelitales y generación de mapas de TSM .....	24
2.2.3. Campaña de difusión para obtener información de capturas incidentales de salmónidos.....	25
<b>2.3. Resultados .....</b>	<b>25</b>
2.3.1. El Océano Pacífico .....	25
2.3.2. Biología marina de los salmónidos del Pacífico .....	26
2.3.3. El Océano Atlántico.....	29
2.3.4. Biología marina de la trucha marrón anádroma .....	30
2.3.4. Síntesis del uso de los mares por parte de los salmónidos .....	31
2.3.5. El hogar receptor: la Plataforma Continental Patagónica .....	32
Topografía y fisiografía .....	32
Masas de agua de la Plataforma .....	32
Corrientes de la Plataforma.....	33
Los Frentes marinos.....	33
2.3.6. Características de las capturas de salmónidos en el Mar Argentino .....	34
2.3.7. Distribución potencial de los salmónidos en el Mar Argentino .....	36
Trucha arco iris anádroma (steelhead) .....	37
Salmón chinook .....	38
Trucha marrón.....	39
<b>2.4. Discusión y conclusiones .....</b>	<b>40</b>
<b>CAPÍTULO 3: ESCENARIOS TRÓFICOS PARA LOS SALMÓNIDOS ANÁDROMOS EN LA PLATAFORMA PATAGÓNICA AUSTRAL.....</b>	<b>43</b>
<b>3.1. Introducción.....</b>	<b>43</b>
<b>3.2. Métodos .....</b>	<b>44</b>

3.2.1. Revisión bibliográfica y de antecedentes.....	44
3.2.2. Sistema de información geográfica.....	45
<b>3.3. Resultados .....</b>	<b>45</b>
3.3.1. Dieta de los salmónidos en otros ambientes .....	45
3.3.2. Competidores y depredadores de los salmónidos en sus ambientes de origen. ....	48
3.3.3. El ensamble de especies del EPPS.....	48
3.3.4. Patrones espaciales de las principales presas del EPPS .....	49
Zooplancton .....	50
Calamares .....	54
Peces .....	58
3.3.5. Patrones espaciales de los principales depredadores nativos del EPPS .....	61
Peces .....	61
Aves marinas.....	63
Mamíferos marinos.....	68
<b>3.4. Discusión y conclusiones .....</b>	<b>68</b>
<b>CAPÍTULO 4. RELACIONES TRÓFICAS DE LOS SALMÓNIDOS INTRODUCIDOS EN LA PLATAFORMA PATAGÓNICA AUSTRAL .....</b>	<b>71</b>
<b>4.1. Introducción.....</b>	<b>71</b>
<b>4.2. Métodos .....</b>	<b>72</b>
4.2.1. Descripción de la dieta de salmónidos capturados en el EPPS .....	72
4.2.2. Área de estudio y colección de muestras para el AIE.....	73
4.2.3. Análisis de isótopos estables (AIE). ....	74
El análisis de la red trófica.....	75
Dieta de los salmónidos en el EPPS.....	76
<b>4.3. Resultados .....</b>	<b>77</b>
4.3.1. Análisis de dieta directa de los salmones capturados en el EPPS.....	77
4.3.2. Análisis de isótopos estables (AIE). ....	78
Análisis de la red trófica del EPPS a partir del AIE.....	78
Dieta de los salmónidos introducidos en el EPPS.....	82
Dietas por rango de tallas o edades.....	83
<b>5. Discusión y conclusiones .....</b>	<b>87</b>
<b>CAPÍTULO 5. POTENCIALES IMPACTOS DE LOS SALMÓNIDOS INTRODUCIDOS EN LA PLATAFORMA PATAGÓNICA AUSTRAL .....</b>	<b>91</b>
<b>5.1. Introducción.....</b>	<b>91</b>
<b>5.2. Métodos .....</b>	<b>92</b>
5.2.1. Colección de las muestras.....	92
5.2.2. Estimación de la densidad energética.....	93
5.2.3. Modelado Bioenergético.....	93
Valores de DE utilizados.....	94
Clases de edad e historias de vida a modelar.....	95
Crecimiento.....	96
Mortalidades y estructura de edades .....	96
Tiempo de residencia marina .....	97
Experiencia termal.....	98
Tamaño poblacional.....	98
5.2.4. Comparación del consumo marino con otros depredadores tope del EPPS.....	98
<b>5.3. Resultados .....</b>	<b>99</b>

5.3.1. Estimación de la densidad energética .....	99
5.3.2. Consumo marino de los salmónidos .....	99
5.3.3. Comparación del consumo marino con otros depredadores tope del EPPS.....	101
<b>5.4. Discusión y conclusiones .....</b>	<b>104</b>
<b>CONCLUSIONES Y CONSIDERACIONES FINALES.....</b>	<b>108</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>111</b>
<b>AGRADECIMIENTOS.....</b>	<b>133</b>
<b>ANEXOS .....</b>	<b>136</b>
Anexo 1. Estimación de la TSM .....	136
Anexo 2. Parámetros del modelo bioenergético.....	140
<b>RESUMEN EN INGLÉS .....</b>	<b>142</b>
<b>ARTÍCULO DE RESPALADO Y OTRAS PUBLICACIONES PRODUCTO DE ESTA TESIS.....</b>	<b>145</b>

# Índice de figuras

Figura 1.1. Principales cuencas atlánticas de la Patagonia Austral.....	17
Figura 1.2. Cuenca media del río Santa Cruz.....	19
Figura 1.3. Cuenca media del río Gallegos y ejemplar de trucha marrón anádromo.....	20
Figura 1.4. Cuenca media del río Grande (Gentileza de S. O'Neil).....	21
Figura 2.1. Principales corrientes del Pacífico Norte (Tomado de Pearcy 1992).....	25
Figura 2.2. Perfil de temperatura experimentado por una arco iris anádroma. Las bandas oscuras representas las horas nocturnas. Tomado de Walker et al. (2000).....	28
Figura 2.3. Salinidad de los Océanos mencionados en el texto, expresado en gramos de sal por kilo de agua. Tomado de Uriarte (2003).....	30
Figura 2.4. Media de salinidad histórica en plataforma, corrientes de Malvinas y Brasil. La zona rayada de blanco corresponde a la región más probable de encontrar salmónidos considerando las temperaturas en primavera-verano-otoño (temperaturas entre 6-12 °C para el promedio de octubre a mayo). Se observa que en esta área la salinidad varía entre menos de 33 y 34 ppm. Tomado de Bava (2005).....	32
Figura 2.5. Circulación general en el Atlántico Sud Occidental. En azul se muestran las corrientes frías, rojo las cálidas y en verde los aportes de aguas continentales. Tomado de Bava (2005).....	33
Figura 2.6. Captura de salmónidos en el EPPS. El tamaño de los círculos es proporcional al número de ejemplares reportados.....	35
Figura 2.7. Ejemplar de trucha arco iris capturado en Puerto Quequén. Este registro constituye la captura más al norte de esta especie.....	36
Figura 2.8. Promedios estacionales de TSM en C°. La línea blanca corresponde con la isobata de 200 metros.....	36
Figura 2.9. Ciclo anual térmico de la plataforma y áreas adyacentes considerando las preferencias térmicas de la trucha arco iris anádroma. Las líneas blancas representan las isobatas de 100 y 200 metros y los puntos rojos capturas de la especie.....	37
Figura 2.10. Ciclo anual térmico de la plataforma y áreas adyacentes considerando las preferencias térmicas del salmón chinook. Las líneas blancas representan las isobatas de 100 y 200 metros y los puntos rojos capturas de la especie. Los puntos rojos en la costa de Santa Cruz representan varios ejemplares capturados en la misma localización.....	39
Figura 2.11. Ciclo anual térmico de la plataforma y áreas adyacentes considerando las preferencias térmicas de la trucha marrón. Las líneas blancas representan las isobatas de 100 y 200 metros y los puntos rojos capturas de la especie.....	40
Figura 2.12. Potenciales áreas de distribución de las especies de salmónidos anádomos sugeridas de los análisis realizados en el presente capítulo. El color gris corresponde al área de la trucha marrón y el verde a las especies " <i>Oncorhynchus</i> ". .....	42
Figura 3.1. Ensamblajes de especies comerciales de la Plataforma Continental Argentina. Tomado de Cousseau y Perrota (2000). Original de Angelescu y Prenski (1987).....	43
Figura 3.2. Distribución potencial de la trucha marrón (gris), de las especies " <i>Oncorhynchus</i> " (verde), y de los tres grupos principales del zooplancton en la región. En color rojizo se muestran dos sectores cercanos a Malvinas con altas concentraciones de zooplancton durante todo el año (Agnew 2002). Fuente: datos cedidos por M.Sabatini (INIDEP, Mar del Plata; 18 campañas oceanográficas) y digitalizados de Agnew (2002).....	52
Figura 3.3. Distribución potencial de la trucha marrón (gris), de las especies " <i>Oncorhynchus</i> " (verde), y de las tres especies de calamares más abundantes. La información correspondiente al calamar <i>Moroteuthis</i> y a <i>Loligo gahi</i> en Malvinas corresponde a su presencia durante todo el año. Fuentes: calamar IA: digitalizados de figuras cedidas por N. Brunetti (INIDEP), calamarete LG: Pineda (2004), Agnew et al. (1998), Jackson et al. (1998).....	57
Figura 3.4. Distribución potencial de la trucha marrón (gris), de las especies " <i>Oncorhynchus</i> " (verde), de nototénias y de huevos, larvas, juveniles y adultos de sardina fueguina. Fuentes: sardina fueguina: Datos cedidos por A. Madirolas INIDEP, campañas OB1396 y H0406. Digitalizados de Sanchez et al. (1995), Agnew (2002) y Hansen et al. (1993). Nototénias: campaña austral del grupo Especies Australes del INIDEP (campaña OB-03/97).....	59

Figura 3.5. Distribución potencial de la trucha marrón (gris), de las especies “ <i>Oncorhynchus</i> ” (verde), merluza de cola, Bacalao austral y abadejo. Datos cedidos por el grupo de Especies Australes del INIDEP (campana OB-03/97). .....	62
Figura 3.6. Distribución potencial de la trucha marrón (gris), de las especies “ <i>Oncorhynchus</i> ” (verde) y áreas de forrajeo de las tres especies de pingüinos más abundantes del EPPS. Las abreviaturas muestran las posiciones de las siguientes colonias PL Punta Lobería, CDB Cabo dos Bahías, PD Puerto Deseado, SJ San Julián, ML Monte León, CV Cabo Vírgenes, IE Isla de los Estados. Las referencias corresponden a: pingüino de Magallanes: Boersma et al. (2008b), Wilson et al. (2005), Boersma et al. (2002), Putz et al. (2002a) pingüino penacho amarillo: Putz et al. (2002b), Boersma et al. (2002), Putz et al. (2006), Pingüino papua: Boersma et al. (2002), Clausen y Putz (2003). .....	66
Figura 4.1. Área donde fueron tomadas las muestras para el AIE (triángulos). Un mismo triángulo puede representar varios ejemplares y especies. ....	74
Figura 4.2. Rango de tallas (mm) de sardinas presentes en contenidos estomacales de salmón chinook. ...	78
Figura 4.3. Valores de los isótopos estables de C y N en la red trófica del EPPS ( $\pm 1$ DS). El valor de $\delta^{13}\text{C}$ puede ser asociado a distintas fuentes de carbono (mas deprimido en aguas oceánicas-pelágicas) mientras que el $\delta^{15}\text{N}$ aumenta al aumentar el nivel trófico. Las abreviaturas corresponden a las presentes en la Tabla 4.1. ....	80
Figura 4.4. Análisis de clúster considerando las variables $\delta^{15}\text{N}$ y $\delta^{13}\text{C}$ para todas las especies del EPPS, exceptuando las poco representadas ( $N < 3$ o una sola locación). El nivel trófico está indicado entre paréntesis. En negritas se muestran las especies de salmónidos. ....	81
Figura 4.5. Frecuencias de las soluciones posibles que satisfacen la mezcla para los 5 ítems presa considerados para las edades 3 y 4 de trucha arco iris anádroma.....	85
Figura 4.6. Dieta de la trucha arco iris por clase de edad. Los valores presentados son la mediana y los percentiles 5 y 95% de los valores predichos por el modelo. Para esta estimación se utilizaron tolerancias entre 0,001 y 1 (ver Phillips y Greggs 2003) .....	86
Figura 4.7. Dieta de la trucha marrón por clase de talla. Los valores presentados son la mediana y los percentiles 5 y 95% de los valores predichos por el modelo. Para esta estimación se utilizaron tolerancias entre 0.001 y 1 (ver Phillips y Greggs 2003). Especies: TG anfípodos, SFC sardina fueguina chica, SFG sardina fueguina grande, OS pejerrey, LG calamarete <i>Loligo</i> . ....	87
Figura 4.8. Áreas dentro del espectro de valores de isótopos estables de C y N de los principales depredadores y zoopláncton del EPPS (elipses) y de los salmónidos introducidos (cuadrados negros) y valores de referencia de las mismas especies capturadas en el Pacífico Norte (x). OMSHS truchas arco iris y OTHN salmón chinook (tomados de Kaeriyama et al. 2004). MLH se refiere a hembras de elefante marino del sur, MLM a machos de la misma especie (Lewis et al. 2006). ....	90
Figura 5.1. Proporciones de edades totales de los peces correspondientes a la historia de vida con 2 años de agua dulce en las capturas de las tres poblaciones estudiadas. Las edades 3 y 4 se encuentran subrepresentadas en los muestreos. Los ejemplares de edad total 3 se encuentran totalmente ausentes en las capturas del Río Grande.....	97
Figura 5.2. Biomasa de presas consumidas por clase de edad para una población asumida de 50.000 individuos. En la edad el primer valor corresponde a los años en agua dulce y el segundo a los años marinos. ....	100
Figura1 anexo1. Diagrama de todos los pasos realizados para obtener un mapa temático de TSM. ....	137

## Índice de tablas

Tabla 1.1. Introducciones de salmónidos en Argentina y Chile durante los dos primeros periodos. No se encontraron registros para las truchas arco iris y marrones sembradas en Chile.....	15
Tabla 2.1. Profundidades máximas, temperaturas máximas y mínimas de los óptimos observados para las 3 especies en consideración. ....	31
Tabla 2.2. Resumen de las capturas incidentales en el mar por especie. Los peces muestreados son aquellos a los cuales se tuvo acceso, pudiéndose tomar datos biológicos. En reportes están las capturas que no se pudo obtener el pez pero que se pudo identificar la especie (por ejemplo por una foto) y aquellos que no se pudieron identificar están dentro de la categoría salmónidos. El arte de pesca corresponde a: (1) deportivo, con caña de costa (2) artesanal ya sea agalleras o redes de cerco y (3) buques arrastreros de fondo o demersales.....	34

Tabla 3.1. Proporción (%) de los ítems presa de los salmónidos sus ambientes de origen y regiones donde fueron introducidos. Las presas se agruparon por: crustáceos (C), peces (P), y cefalópodos (Cef). Citas: (a) Taylor y Le Brasseur (1957), (b) Light (1985), (c) Kaeriyama et al. (2004), (d) Percy et al. (1990), (e) Brodeur y Percy (1990), (f) James y Unwin (1996), (g) Knutsen et al. (2004), (h) Healey (1991), (i) Rikardsen et al. (2006) (j) Rikardsen y Amudsen (2005), (k) Soto et al. (2001). .....	47
Tabla 3.2. Especies más abundantes del EPPS. ....	49
Tabla 3.3. Abundancias de parejas en las colonias de aves en el EPPS. Las especies son EC pingüino penacho amarillo, SM pingüino de Magallanes, PP pingüino papúa, PA cormorán imperial, PM cormorán roquero y TM albatros ceja negra. Tomados de: Yorio et al. (1998), Raya Rey (2005), Berrow et al. (2000) y <a href="http://www.falklandsconservation.com/penguins/penguins.html">http://www.falklandsconservation.com/penguins/penguins.html</a> .....	63
Tabla 3.4. Profundidades de buceo (media y máxima) y distancias a las áreas de forrajeo de las tres especies de pingüinos más abundantes del EPPS. 1) Schiavini y Raya Rey (2004), 2) Putz et al. (2006), 3) Stokes et al. (1998), 4) Walkers y Boersma (2003), 5) Boersma et al. (2002), 6) Boersma et al. (2008b), 7) Wilson et al. (2005), 8) Wilson et al. (1996). *primer valor viajes diarios, segundo que incluyen mas de un día. # Media de la máxima de distancia a la colonia.....	65
Tabla 3.5. Resumen del solapamiento espacial entre potenciales presas del EPPS y la distribución potencial de los salmónidos anádromos que lo habitan. ....	69
Tabla 3.6. Solapamiento temporal de las 3 especies de salmónidos (gris oscuro) con los depredadores (negro) y presas (gris claro) más abundantes del EPPS. Las ausencias pueden deberse a que los animales migran a otras regiones como el pingüino de Magallanes, la merluza de cola o calamar, o debido a bajas densidades como puede ser el zooplancton. El color más claro en algunos meses de las truchas marrón y arco iris indica que sólo una fracción de la población (los no desovantes) permanece en el mar.....	70
Tabla 4.1. Valores medios de $\delta^{13}\text{C}$ y $\delta^{15}\text{N}$ (un Desvío Standard entre paréntesis) y nivel trófico (NT) estimado asumiendo que los eufáusidos muestreados se encontraban alimentándose de fitoplancton, constituyendo el nivel trófico número dos (Gorokhova et al. 2005).....	79
Tabla 4.2. Valores de p de las comparaciones pareadas del test de Hotelling's $T^2$ . Las especies de salmones son OMS trucha arco iris, OT salmón chinook, ST trucha marrón comparados con los pingüinos EC penacho amarillo y SM de Magaallanes.....	83
Tabla 4.3. Dieta predicha por el modelo lineal isotópico de mezcla y dieta de salmones chinook capturados en la plataforma de Santa Cruz. Los ítems son sardina fueguina (SF), cefalópodos pelágicos (IA + LG) y zooplancton (CO y TG, las dos especies más abundantes en aguas costeras). El largo furca promedio (LF) se encuentra expresado en mm y la dieta de los salmones chinook expresada en% total del peso. El orden de la proporción de sexos es H:M:inmaduro. ....	83
Tabla 5.1. Consumo total (expresado en toneladas) por ítem presa de las tres poblaciones estudiadas para los tres rangos de tamaños poblacionales modelados (primera columna). Las presas contempladas son LG <i>Loligo gahi</i> , OS pejerrey, SFC sardina fueguina chica, SFG sardina fueguina grande, TG anfipodos y EL eufáusidos.....	99
Tabla 5.2. Abundancia poblacional (N en número de parejas), biomasa total consumida (Ct), frecuencia y biomasa consumida de los ítems presa de aves marinas que coinciden con los postulados para los salmónidos. En las tres últimas filas se compara el consumo de las aves con el consumo de las tres poblaciones de truchas asumiendo abundancias poblacionales de 50.000 individuos. Referencias: a) Wilson et al. (2005), b) Raya Rey (2005), c) Scolaro et al. (1999), d) Frere et al. (1996), e) E. Frere com. pers. f) Valor medio de las proporciones observadas en Monte León y Cabo Vírgenes, g) Schiavini et al. (2005), h) Millones et al. (2008), i) Ferrari et al. (2004). ....	103
Tabla 1 anexo 2. Parámetros utilizados para modelar el consumo de las tres especies de salmónidos exóticos presentes el EPPS (OMS, OT y ST). PI peso inicial, PF peso final, DEI densidad energética inicial, DEF densidad energética final, S supervivencia y DM número de días modelados. Las presas corresponden a las mismas del capítulo 4, y las temperaturas marinas son mostradas mes a mes. En las clases de edad el primer valor representa el tiempo en agua dulce y el segundo los años marinos. ....	140

# Resumen

Desde la prehistoria el hombre ha sembrado salmónidos en ambientes donde no existían, un proceso de dispersión que se incrementó a partir de la segunda mitad del siglo XIX con el poblamiento europeo de regiones remotas. Durante este último período se introdujeron exitosamente varias especies residentes de agua dulce provenientes del Hemisferio Norte en todo el Hemisferio Sur. A pesar de que fueron muchos los intentos de introducir salmónidos anádromos (aquellos que migran al mar con fines tróficos) la mayoría fueron estériles. La región Austral de la Patagonia fue la excepción: actualmente existen poblaciones de salmónidos anádromos en casi todas sus cuencas, tanto atlánticas como pacíficas. Algunas especies fueron sembradas en unos pocos ambientes y, gracias a su capacidad de migrar grandes distancias en el mar, se dispersaron rápidamente. Tal es el caso del salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*) que incluso colonizó cuencas atlánticas a partir de siembras realizadas en cuencas pacíficas. Las especies aclimatadas en cuencas atlánticas incluyen, además del salmón chinook, a dos especies de truchas que poseen ecotipos anádromos, la trucha arco iris (*O. mykiss*) y la trucha marrón (*Salmo trutta*).

Los salmónidos anádromos constituyen especies de gran valor comercial y recreativo, pero se trata además de depredadores tope, con capacidad para producir impactos sobre las comunidades nativas. En virtud de su complejo ciclo de vida, los efectos de los salmónidos anádromos no se limitan a ríos y lagos, sino que se proyectan hacia los océanos. Su efecto en agua dulce ha sido documentado con alguna extensión en estudios realizados alrededor del mundo, incluyendo la Patagonia. Mientras tanto, es muy poco lo que se sabe acerca del impacto en el medio marino de los salmónidos en general y en la Patagonia en particular.

En este contexto, el objetivo general de esta Tesis fue estudiar la distribución, el estatus trófico e investigar los potenciales impactos de las especies de salmónidos introducidos que se alimentan en el Mar Argentino. Debido a las dificultades logísticas de estudiar la ecología trófica de especies pelágicas como los salmónidos, la aproximación metodológica que se planteó en este trabajo consistió en la integración de registros directos, con información bibliográfica referida a su biología marina en otras regiones del mundo, con información contenida en mensajeros químicos que los peces acarrearán desde el mar y modelos bioenergéticos. De esta forma la Tesis fue dividida en 5 capítulos.

El capítulo 1 presenta una introducción a la problemática y una descripción de los objetivos específicos y estructura de la Tesis.

En el capítulo 2 se identifican las áreas del Mar Argentino que, considerando las características físicas de los ambientes marinos utilizados por los salmónidos en el Hemisferio Norte, son más apropiadas para cada una de las tres especies de salmónidos que desovan en cuencas Atlánticas de la Patagonia Austral. Se identifica a la temperatura como la principal forzante de la distribución de los salmónidos en el mar, siendo la ocurrencia de frentes y la distribución de presas otros dos factores potencialmente importantes. En base a información satelital, se generan mapas estacionales de temperaturas marinas y se sugieren áreas potenciales de distribución para cada especie. El análisis de temperatura superficial del mar identifica a la región Austral de la Plataforma Continental como el ámbito más probable de distribución de los salmónidos. Las temperaturas presentes en la Plataforma Continental no restringirían la distribución de la trucha marrón, por lo que su potencial área de distribución se infiere a partir de sus rangos máximos de dispersión en el Hemisferio Norte. Las distribuciones potenciales generadas fueron validadas mediante registros de capturas incidentales de salmónidos por parte de pescadores deportivos y comerciales.

En el capítulo 3 se recopila y analiza información referida a la ecología trófica de los salmónidos en otras partes del mundo. En función de los resultados del capítulo 2, se identifican las especies de la Plataforma Austral que de acuerdo a su distribución, abundancia y características biológicas interactuarían más intensamente con los salmónidos exóticos en la región. A través de un sistema de información geográfico se evalúa la superposición espacial y temporal de los salmónidos con las especies que habitan esta región para definir escenarios tróficos. Se identificaron especies que, dado su comportamiento trófico, pueden ser utilizadas como modelos para interpretar su ecología trófica. Esta región se caracteriza por altas concentración de zooplancton y especies zooplanctófagas durante los meses más cálidos, siendo las aves marinas, y en particular los pingüinos, los depredadores tope más abundantes. Entre las potenciales presas seleccionadas se encuentran el zooplancton (copépodos, eufáusidos y anfípodos), larvas, juveniles y adultos de sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*), calamarete (*Loligo gahi*) y pejerrey (*Odontesthes smitti*). En base a su comportamiento trófico, se seleccionan dos especies de pingüinos con dietas y distribuciones conocidas como modelos contra los cuales contrastar el comportamiento trófico de los salmónidos en el mar.

En el capítulo 4 se analiza la ecología trófica de los salmónidos en base al análisis de contenidos estomacales de ejemplares capturados en el mar y al análisis de isótopos estables

(AIE). Para poder identificar las principales interacciones tróficas de los salmónidos fue necesario describir las relaciones tróficas de un gran ensamble de especies marinas de la Plataforma Patagónica. Mediante el AIE se identifican grupos funcionales característicos de esta región. El salmón chinook y la trucha marrón, con una dieta basada en peces pelágicos en otras regiones del mundo, tienen el mismo nivel trófico que el pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), una especie piscívora. Las tres especies se agrupan con otras que se alimentan de pequeños calamares y peces. La trucha arco iris anádroma muestra un patrón diferente en sus preferencias tróficas respecto al de la especie en el Hemisferio Norte. En la Plataforma Austral esta especie tendría una dieta basada en zooplancton y larvas de peces, poseyendo el mismo nivel trófico que el pingüino penacho amarillo (*Eudyptes chrysocome*). Ambos son agrupados con especies que se alimentan de crustáceos grandes del zooplancton, larvas de peces y pequeños cefalópodos.

En base a la distribución y relaciones tróficas identificadas en los capítulos 2-4, en el capítulo 5 se estima el consumo marino por parte de las dos especies de truchas con poblaciones en cuencas de vertiente atlántica. A fin de establecer la importancia de los salmónidos como depredadores a escala regional, se compara su consumo de alimento con el estimado para distintas colonias de aves marinas que anidan en la Patagonia Austral. De las dos especies analizadas, la trucha arco iris es la especie que consumiría más alimento, con un requerimiento un 33% mayor que la trucha marrón para alcanzar igual talla. Las estimaciones de la biomasa global consumida por las poblaciones actuales de truchas marrón y arco iris representan una fracción menor respecto al consumo del conjunto de las aves marinas que nidifican en la región. Este consumo representa además, una pequeña fracción de la biomasa total de las presas. Sin embargo, no puede descartarse que existan efectos localizados en las regiones de mayor densidad de salmónidos y mayor superposición trófica con determinadas colonias de aves marinas. Por ejemplo, las poblaciones de trucha marrón del continente y Tierra del Fuego consumen en conjunto casi 100 toneladas de pejerreyes, una especie de menor abundancia y distribución en aguas interiores, presa importante de algunas colonias de aves marinas.

Este trabajo constituye el primer intento en caracterizar y dimensionar el impacto marino de los salmónidos introducidos en la Plataforma Atlántica. Dado el gran número de ríos vulnerables a la invasión de estas especies en la costa Pacífica de la Patagonia y la creciente actividad de acuicultura de salmónidos en esa región, las metodologías desarrolladas y los

resultados de esta Tesis proveen una referencia importante para estudios futuros relacionados con esta problemática.

# Capítulo 1. Introducción

## 1.1. Los salmónidos

Los salmónidos constituyen una familia con distribución Holártica, ampliamente extendidos en Eurasia y Norte América. Esta familia de peces comprende al menos 66 especies, entre las cuales se distinguen tres grandes grupos: los salmones y truchas del Pacífico (*Oncorhynchus spp.*), el salmón del Atlántico y las “truchas verdaderas” (*Salmo spp.*) y, finalmente, las truchas del género *Salvelinus*. Son 7 las especies de salmones del Pacífico, 5 especies nativas distribuidas a lo largo del costa oeste de Norte América, el salmón sockeye (*O. nerka*), chinook (*O. tshawytscha*), coho (*O. kisutch*), chum (*O. keta*) y rosado (*O. gorbuscha*), y 2 especies ocurren solamente en Asia: el salmón masu o cereza (*O. masou*) y el salmón amago (*O. rhodurus*).

Los salmones del Pacífico poseen historia de vida anádroma: nacen en el agua dulce, migran al océano donde crecen hasta alcanzar la madurez sexual antes de retornar a los ríos. Estas especies además se reproducen por única vez y mueren, un comportamiento denominado semelparidad (Groot y Margolis 1991). A diferencia de los salmones, las “truchas del Pacífico”, trucha arco iris (*O. mykiss*) y cutthroat (*O. clarki*), poseen historias de vida alternativas anádroma y residente y tienen la capacidad de reproducirse más de una vez (*i.e.*, iteroparidad). Algunas de las especies de salmones del Pacífico (sockeye, masu y amago) también presentan formas de agua dulce. Dentro del género *Salmo*, el salmón del Atlántico (*Salmo salar*) posee una historia de vida predominantemente anádroma, alta fidelidad al sitio natal y baja frecuencia de desoves. Al igual que las truchas del Pacífico, las truchas marrones (*S. trutta*) y las truchas del género *Salvelinus* (generalmente referidas como “charrs” o “chars”) presentan historias de vida anádroma y residente, elevada iteroparidad, y fidelidad relativamente baja al sitio natal.

La anadromía provee a los salmónidos la oportunidad de desarrollar mayores tasas de crecimiento, alcanzando mayores tallas y por lo tanto mayor fecundidad en respuesta a los abundantes recursos y mejores condiciones de crecimiento encontradas en el mar (McDowall 2001a). La “smoltificación” es el proceso caracterizado por cambios fisiológicos, morfológicos y comportamentales que preparan al pez para la vida en el medio marino, cuyas

características más notorias son el desarrollo de la coloración plateada, mayor capacidad osmorregulatoria, e incremento de la actividad metabólica y tiroidea (Hoar 1976).

Los salmónidos son peces que presentan una gran diversidad de historias de vida, adaptaciones locales y variación genética, tanto dentro como entre poblaciones (Groot y Margolis 1991; Taylor 1991), lo cual les confiere una gran flexibilidad evolutiva y ecológica para colonizar nuevos ambientes (Lande 1980).

### ***1.1.1. Salmónidos anádromos en el Hemisferio Sur***

La distribución actual de los salmónidos es producto de una recolonización natural luego de las últimas glaciaciones (unos 13.000 años atrás) pero también de la introducción en ambientes inaccesibles por parte del hombre desde la prehistoria (Davaine 1997). Este proceso de dispersión se incrementó a partir de la segunda mitad del siglo XIX con el poblamiento europeo en regiones remotas, el aumento del comercio internacional, y el mayor conocimiento de la biología de estas especies.

Fueron muchos los intentos de introducir salmónidos anádromos originarios de cuencas atlánticas o pacíficas a diversos ríos del Hemisferio Norte y también del Hemisferio Sur. La mayoría de estos intentos fueron estériles, a pesar de que muchos de ellos fueron proyectos de gran envergadura, con fuertes inversiones e incluso cooperación internacional (Pascual y Ciancio 2007a). Al Hemisferio Sur fueron importadas seis especies de salmónes del Pacífico (Pascual y Ciancio 2007a), salmón del Atlántico (Davaine y Bell 1997) y varias especies de truchas con historias de vida alternativas (anádromas o residentes), entre las que se destacan la trucha arco iris y la trucha marrón. Los destinos de estas introducciones incluyeron Oceanía (Stewart 1980), América del Sur (Basulto 2003) y lugares tan remotos como las islas Kerguelen en el Océano Índico (Davaine y Bell 1997).

El primer caso de establecimiento exitoso de poblaciones numerosas de salmónes anádromos fue el salmón chinook en Nueva Zelanda. A partir de un esfuerzo moderado de introducción (72.400 alevines y 1.000.000 ovas), a comienzos del siglo pasado se establecieron poblaciones en diversos ríos de la isla sur, actualmente sometidas a explotación pesquera recreativa (McDowall 1994). Los otros casos de éxito de establecimiento de salmónidos anádromos en el Hemisferio Sur son mucho más recientes y se concentran en el extremo austral de Sudamérica. Cuando se considera la relación entre los esfuerzos realizados y los éxitos obtenidos, se observa que el salmón chinook fue la especie más exitosa en establecer poblaciones anádromas fuera de su rango de distribución. Se contabilizaron aproximadamente

6 millones de ovas y alevinos transplantados en los dos últimos siglos a todo el mundo, un número varias veces inferior al de otras especies (e.g., salmón chum o pink; Pascual y Ciancio 2007a). El samón chinook se dispersó rápidamente en toda la isla sur de Nueva Zelanda y actualmente se está produciendo un proceso similar en el extremo sur de la Patagonia (Correa y Gross 2007; Soto et al. 2007). Se registró inclusive la invasión del río Santa Cruz en el Atlántico (Ciancio et al. 2005; Becker et al. 2007) y más recientemente comenzó a registrarse la presencia de ejemplares desovando en el Parque Nacional Tierra del Fuego en el canal del Beagle (Daniel Fernández, CADIC, Ushuaia, com. pers.). En el Río Prat, en cercanías de Puerto Natales, Chile, también existe una población establecida de salmón coho (Basulto 2003).

Debido a su valor para la pesca deportiva y excelente calidad de su carne, las truchas marrón y arco iris fueron los peces de agua dulce más ampliamente distribuidos en todos los continentes (Crowl et al. 1992). En muchos de los ambientes con características aptas para salmónidos (aguas frías y bien oxigenadas) en todo el planeta existen poblaciones de truchas o en algún momento se intentó introducir algunas de las especies mencionadas. En los distintos envíos realizados se incluyeron tanto ovas y alevinos de poblaciones residentes o de las formas anádromas de las dos especies (denominadas “steelhead” la forma anádroma de la trucha arco iris y “sea trout” la forma anádroma de la trucha marrón) (Crowl et al. 1992; McCrimmon 1971). A pesar de su amplia distribución, son pocos los casos en los cuales luego de la introducción la trucha marrón desarrolló formas anádromas. Las poblaciones conocidas de “sea trout” son aquellas de las islas Kerguelen, introducidas por primera vez en el año 1958 y ocupando casi todos los ríos de las islas (Davaine y Bell 1997), algunas pocas poblaciones en Tasmania (Anónimo 2002) y las de varias cuencas de Patagonia que desaguan en el Atlántico Sur: ríos Gallegos (52° S), Grande y Ewan (Casalinuovo 2002) de Tierra del Fuego (54° S) y varios ríos en las islas Malvinas (51-52° S; McDowall 2001b). A pesar de que la trucha arco iris es la especie de salmónido más ampliamente distribuida en el mundo, sólo se conoce una población que desarrolló la anadromía luego de su introducción, la trucha arco iris del río Santa Cruz (Pascual et al. 2001).

Cuando se lo compara con las numerosas experiencias de introducción de salmónidos alrededor del mundo, el nivel de éxito de especies anádromas o especies con formas anádromas en Patagonia es notable (Pascual y Ciancio 2007a). Los sucesos exitosos incluyen a todas las especies introducidas que poseen poblaciones anádromas en el Hemisferio Sur: truchas marrón y arco iris, salmones chinook y coho.

### ***1.1.2. Arribo de los salmónidos a la Patagonia***

La historia de las introducciones de salmónidos en Patagonia puede dividirse en tres períodos. Durante el primer período, entre 1880-1910, en base a iniciativas del gobierno en Argentina y privadas en Chile, se realizaron las primeras siembras. Las ovas provenientes del Hemisferio Norte se acondicionaban en pequeñas salmoniculturas y los juveniles eran liberados en ambientes naturales. En la Patagonia Argentina las siembras fueron impulsadas por Francisco P. Moreno, quien en sus exploraciones notó que existían diversos ambientes aptos para la adaptación de los salmónidos (Marini y Mastrarriago 1963). Fue debido a esta primera iniciativa que en 1904 llegó el primer embarque de peces proveniente de Nueva York (Tabla 1.1). En Chile, las primeras remesas de ovas fueron llevadas al país entre 1880 y 1900. Una vez concluida la piscicultura del Río Blanco (1905), comenzaron las siembras de alevinos de reproductores locales. Otros centros de dispersión fueron la piscicultura Dehesa (1906), construida en las cercanías de Santiago, la piscicultura Llanquihue (1910) en el río Maullín y la piscicultura Lautaro (1916) en la provincia de Cautín (Basulto 2003).

En el segundo período se construyeron salmoniculturas de mayor envergadura en ambos países, donde se generaron stocks permanentes de reproductores. En 1923 comenzó la construcción de una piscicultura en Bariloche, la primera que permitiría la producción a gran escala de ovas y alevinos. Ya con producción propia, en este período comenzaron los programas de siembras periódicas y regulares. Es así que las últimas importaciones de importancia que se realizaron por encargo del estado en el país fueron ovas de salmón del atlántico y de arco iris provenientes de Chile en el año 1930 (Marini y Mastrarriago 1963). En Chile, se realizaron a partir de la década de los 70 varias experiencias de ranching (liberación de smolt en los ríos para luego “cosechar” los adultos que retornan del mar) (Tabla 1.1).

El tercer período, a partir de la década del 80, constituyó el desarrollo explosivo de la acuicultura en jaulas, principalmente en los fiordos del sur de Chile y en represas y lagos cercanos a Bariloche. En poco menos de 30 años, Chile pasó a ser el principal productor mundial de salmónidos junto con Noruega. El origen preciso de los peces engordados en jaulas flotantes en el mar es más difícil de establecer, ya que contribuyeron stocks de producción local e importaciones realizadas por empresas privadas, cuyos registros son menos accesibles, por lo cual no se incluyeron en la Tabla 1.1.

Especies	Destinos	Total ovas
S. Chinook	Varios Ríos en Chile, Río Santa Cruz, Gallegos	3.026.100
S. Coho	Varios Ríos en Chile, Río Santa Cruz, Gallegos	1.502.541
S. Atlántico	Varios Ríos en Chile, Río Santa Cruz, Nahuel Huapi	14.010.000
S. Sockeye	Varios Ríos en Chile, Río Santa Cruz	740.500
S. Cereza masu	Ríos Claro y Simpson en Chile	146.000
S. Chum	Coyhaique, Fiordo Aysén, Chile	10.000.000
T. arroyo	Cordoba, Nahuel Huapi, Río Santa Cruz	638.200
T. Lago	Cordoba, Nahuel Huapi, Río Santa Cruz	507.000
T. marrón	Cordoba, Río Santa Cruz	131.000
T. arco iris	Cordoba, Nahuel Huapi, Río Santa Cruz	450.000
Coregonos	Nahuel Huapi	1.000.000
Total		32.151.341

Tabla 1.1. Introducciones de salmónidos en Argentina y Chile durante los dos primeros períodos. No se encontraron registros para las truchas arco iris y marrones sembradas en Chile.

Al cabo de pocas generaciones y a partir de su introducción en Patagonia a comienzos del siglo XX, las truchas arco iris, marrón y de arroyo (*Salvelinus fontinalis*) se establecieron exitosamente en prácticamente todas las cuencas fluviales de la región (MacCrimmon 1971; Pascual et al. 2002). Durante algún momento de los dos primeros períodos mencionados, las poblaciones de trucha arco iris y marrón de los ríos más australes (Santa Cruz, Gallegos, Grande, Ewan y otros ríos de Tierra del Fuego) desarrollaron formas anádromas.

### ***1.1.3. Los salmónidos exóticos como agentes de impacto en las comunidades marinas***

La introducción de especies constituye una de las principales amenazas a la biodiversidad del planeta (Sala et al. 2001), produciendo cambios en las comunidades naturales (Balon y Bruton 1986; Bosch et al. 2006) a través de competencia, depredación, introducción de enfermedades o parásitos y alteración del hábitat (Crowl et al. 1992).

Como especies exóticas, los salmónidos anádromos presentan un caso particular. Por un lado, constituyen especies de gran valor comercial y recreativo, proveyendo beneficios concretos a distintos sectores de la sociedad. Pero se trata además de depredadores tope, con un gran potencial para producir impactos directos e indirectos sobre las comunidades nativas. En virtud de su complejo ciclo de vida, los efectos de los salmónidos anádromos no se limitan a ríos y lagos, sino que se proyectan hacia los océanos. Su manejo requiere por lo tanto considerar múltiples objetivos, matizados por el inherente conflicto entre desarrollo y conservación, y escalas espaciales que trascienden las barreras físicas entre el agua dulce y el océano (Pascual et al. 2008).

El efecto que tuvieron los salmónidos introducidos en lagos y ríos ha sido documentado con alguna extensión en estudios realizados alrededor del mundo, particularmente en Nueva Zelanda (McDowall 2006) y Australia (Anónimo 2002). Si bien el número de estudios de este tipo es menor en Patagonia, se ha incrementado significativamente en los últimos 15 años. Los trabajos realizados coinciden en remarcar las limitaciones impuestas por la falta de estudios comunitarios previos a la introducción de los salmónidos y de ambientes sin salmónidos que puedan utilizarse como controles naturales para la evaluación de impactos (Pascual et al. 2007b). Los principales efectos documentados sobre los peces nativos incluyen segregación espacial (Vigliano et al. 2000), efectos directos sobre características fenotípicas (Milano 2003; Barriga 2006) y cambios a escala comunitaria (Machi 2004; Macchi et al. 2007). Más recientemente se han verificado efectos comunitarios directos sobre el zoopláncton (Reissig 2006) y el macrozoobentos (Buria 2007) y efectos en cascada sobre la producción primaria, tanto autótrofa como heterótrofa (Buria 2007). La identificación de los efectos comunitarios específicos de los salmónidos en las aguas continentales de Patagonia se ve dificultada por la falta de información de base y por la ocurrencia de cambios de escala ecosistémica asociadas al proceso de cambio climático (Aigo et al. 2008; Cussac et al. 2008).

Es muy poco lo que se sabe acerca del impacto en el medio marino de los salmónidos exóticos anádromos en general y en la Patagonia en particular. Los pocos trabajos existentes se focalizan en el efecto de peces provenientes de salmoniculturas en jaulas en el mar o del efecto de suplementar poblaciones naturales (Soto et al. 2001; Naylor 2005; Jonsson y Jonsson 2006), encontrándose un único trabajo que describe la dieta de las poblaciones introducidas y establecidas en el Hemisferio Sur (James y Unwin 1996).

Se desconoce la extensión de la colonización de ríos patagónicos por parte de los salmónidos y el tamaño de la mayoría de las poblaciones establecidas, aunque es evidente que se trata de un proceso en marcha, con una proyección no determinada. En la Patagonia chilena existen cientos de ríos con característica propicias para el desarrollo de los salmónidos, donde algunas especies están ampliando su rango de distribución y posiblemente sus tamaños poblacionales (Correa y Gross 2007). Esta expansión podría ser favorecida por el crecimiento sostenido de la salmonicultura en Chile. El salmón es el segundo producto de exportación de Chile después del cobre, con ingresos anuales en el orden de los 2.000 millones de dólares (Anónimo 2005). A medida que la producción aumenta, la actividad se está extendiendo desde la X región, donde comenzó la actividad y donde tiene su mayor desarrollo en la actualidad, hacia el sur. Se espera que en los próximos años la producción de salmónidos en jaulas aumente en la XII

región, donde actualmente se genera menos del 1% del total. Debido a su proximidad geográfica y vinculación oceanográfica, es esperable que el aumento de la actividad en la región Pacífica austral proyecte sus impactos hacia los ríos de vertiente Atlántica y las áreas marinas adyacentes (Ciancio et al. 2008a).

## 1.2. Las cuencas fluviales atlánticas de la Patagonia Austral

*El río Santa Cruz* (50° S, Figuras 1.1 y 1.2) se extiende de oeste a este por 382 km, entre el Lago Argentino, el cual le da origen, y su desembocadura en una extensa ría. Posee un caudal medio de 690 m<sup>3</sup>/seg, máximo caudal en verano (febrero; máximo observado 1955-80: 2.000 m<sup>3</sup>/s) y mínimo en invierno (agosto; mínimo observado 1955-80: 150m<sup>3</sup>/s). La cuenca del río Santa Cruz comprende 24.519 km<sup>2</sup>, de los cuales 5.000 km<sup>2</sup> se encuentran en la zona de nieves permanentes. No posee tributarios de importancia a lo largo de su recorrido. Tiene una pendiente media moderada (0,53 m/km), Los lagos que lo alimentan reciben sus aguas de numerosos glaciares del campo de hielo austral, cuyos sedimentos dan al río una coloración azulada-lechosa. Las máximas temperaturas del agua se registran durante enero (media 1995 en Isla Pavón: 15 °C) y las mínimas en julio (media 1995 en Isla Pavón: 3 °C).

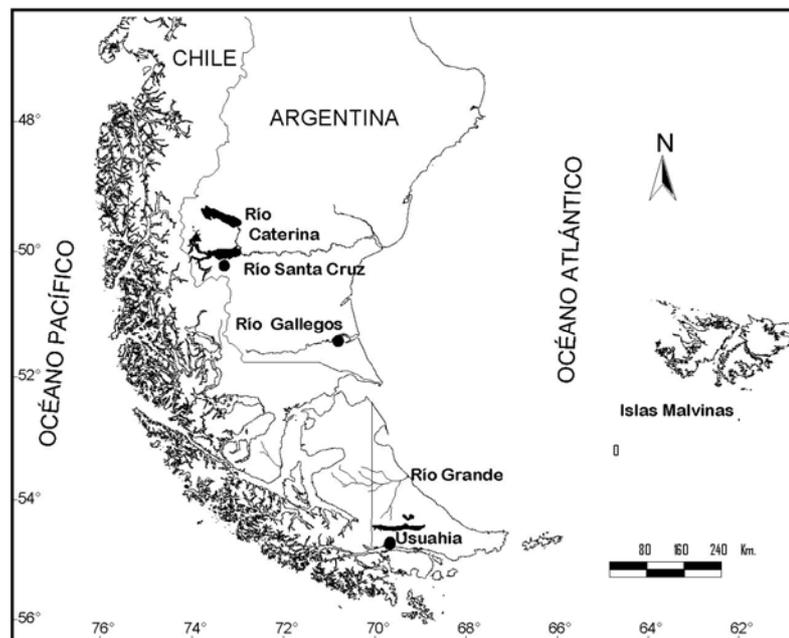


Figura 1.1. Principales cuencas atlánticas de la Patagonia Austral.

*El río Caterina* (7,7 km de recorrido) une el lago Anita con el lago Argentino dentro del Parque Nacional los Glaciares y pertenece a la cuenca del río Santa Cruz. Posee un caudal en

verano-otoño que varía entre 8 y 20 m<sup>3</sup>/s y es el único río de vertiente atlántica donde se ha verificado el desove de salmón chinook (Ciancio et al. 2005).

En el año 1906 llegó el primer cargamento de peces al río Santa Cruz provenientes de EEUU. Estaba constituido por embriones de salmones chinook, sockeye, coho y salmón del Atlántico, además de truchas de lago, de arroyo y arco iris. Otros tres cargamentos llegaron al río en el período 1908-1910, incluyendo las mismas especies provenientes de EEUU y trucha marrón y salmón del Atlántico de Inglaterra (Pascual et al. 2001). La mayor parte de las especies pertenecientes al género *Oncorhynchus* en estas primeras remesas provenían de la “Baird Hatchery” a orillas del río McCloud en California (Scott et al. 1978; Riva Rossi et al. 2004), la cual se encargaba de distribuir ovas en EEUU y exportar a otros países (Marini and Mastrarrigo 1963; Pascual et al. 2001). Otras fuentes posibles serían pisciculturas en California y Oregon que operaron durante este período (Behnke 2002; Pascual et al. 2002). Las truchas arco iris de estas primeras remesas probablemente constituían una mezcla de formas anádromas y residentes ya que ambas formas existían en la región donde se colectaban las ovas para la piscicultura (Wales 1939). Las últimas introducciones realizadas en el río Santa Cruz entre los años 1913-1980 fueron truchas arco iris provenientes de la piscicultura de Bariloche originadas de stocks de Dinamarca y Alemania (Pascual et al. 2001). Las truchas arco iris anádromas y residentes del río Santa Cruz son genéticamente indistinguibles y probablemente descienden de los linajes del río McCloud (Pascual et al. 2001; Riva Rossi et al. 2004). Estudios recientes indicarían además que los peces del río Santa Cruz poseen una gran afinidad genética con linajes residentes y anádromos del interior de Norte América y no con formas anádromas costeras (Carla Riva Rossi, CENPAT, Puerto Madryn, com. pers.). Análisis genéticos mostraron que los salmones chinook desovantes en el río Caterina provienen de una colonización más reciente desde el mar, a partir de siembras en el sur de Chile. Su origen más probable es la piscicultura de la Universidad de Washington, Seattle, EEUU (Becker et al. 2007). La población de trucha marrón es muy pequeña, sin forma anádroma (menor al 0,5% en las capturas).



Figura 1.2. Cuenca media del río Santa Cruz.

*El Río Gallegos* tiene una extensión aproximada de 300 km, una cuenca de alrededor de 8.400 km<sup>2</sup>, un caudal medio 38 m<sup>3</sup>/s, presenta su pico máximo en primavera (máxima media diaria de 94,58 m<sup>3</sup>/s) y el mínimo durante el verano (mínima de 10,27 m<sup>3</sup>/s). Posee varios afluentes en ambas márgenes y desemboca en la Bahía Grande. En la parte superior sufre congelamiento parcial en la época invernal. Las crecidas más significativas corresponden a la época de deshielo (primavera). El sistema funciona sin aportes glaciarios ni almacenamientos lacustres.

El río Gallegos recibió parte de las ovas de truchas marrón incluidas en las primeras remesas arribadas al país (1906-1908). Otro origen posible de las truchas marrones de este río son las siembras realizadas por el gobierno de Chile a partir de 1927 en los ríos Penitentes y Rubens, afluentes del río Gallegos (Schaefer 1954).



Figura 1.3. Cuenca media del río Gallegos y ejemplar de trucha marrón anádromo.

*El río Grande* es el río más caudaloso de la isla de Tierra del Fuego (caudal medio  $40 \text{ m}^3/\text{s}$  Figura 1.4), con una cuenca de  $7.021 \text{ km}^2$  y una longitud  $100 \text{ km}$  en territorio argentino. Su caudal presenta mínimos invernales ( $1$  a  $2 \text{ m}^3/\text{s}$ ) y máximos al inicio del verano cuando son frecuentes las inundaciones del valle inferior. El río Grande tiene sus nacientes en territorio chileno y colecta las aguas de diversos cursos y esteros. Al igual que el río Gallegos posee varios tributarios en ambas márgenes (Anónimo sin año).

Las truchas marrones de este río podrían haberse establecido a partir de distintas siembras realizadas en la isla. La historia de introducción en Argentina comienza en 1931-1937, cuando llegaron a la isla ovas de trucha de arroyo, arco iris, marrón y salmón encerrado provenientes de Bariloche y de Puerto Montt, Chile (Casalinuovo 2002). Un segundo período de introducción tuvo lugar entre 1944 y 1968, cuando la mayor parte del esfuerzo de siembra de peces provenientes de Bariloche fue realizado en ríos del Canal de Beagle. Finalmente, en 1974 se construye una piscicultura en la ciudad de Ushuaia desde donde se distribuyeron peces en toda la isla. El gobierno de Chile también realizó siembras a partir de 1927 en los ríos de la isla en su parte Chilena (Basulto 2003). Las truchas marrones del río Grande posiblemente se hayan originado a partir de las primeras siembras o por alguna otra realizada en tributarios del río Grande en Chile. En esta cuenca también existe una población de trucha arco iris, pero es muy pequeña y no posee forma anádroma (Ana Liberoff, CENPAT, Puerto Madryn, com. pers.).



Figura 1.4. Cuenca media del río Grande (Gentileza de S. O'Neil).

### **1.3. Objetivos y aproximación metodológica.**

La incidencia de los salmónidos anádromos en ríos de vertiente atlántica de la Patagonia austral y las perspectivas de expansión de sus poblaciones generan la necesidad de determinar sus efectos actuales y potenciales sobre los ecosistemas marinos. A fin de contribuir con ese objetivo general, se propusieron los siguientes objetivos particulares:

- Identificar las áreas de la plataforma continental que de acuerdo a sus características físicas son más apropiadas para las tres especies de salmónidos anádromos que desovan en cuencas Atlánticas de la Patagonia.
- Evaluar la superposición espacial y temporal de los salmónidos con especies con las cuales podrían existir interacciones tróficas.
- Evaluar la posición trófica de los salmónidos en forma comparativa con otros depredadores tope del litoral marítimo.
- Estimar el consumo de alimento de las poblaciones durante las estadías marinas, evaluando su potencial impacto como especie depredadora y competidora.

La determinación del estatus de los salmónidos anádromos en el Atlántico Sur presenta un gran desafío desde el punto de vista logístico. Estudiar organismos marinos pelágicos con amplia distribución, baja agregación, y con ciclo de vida y migraciones complejas constituye

una tarea difícil. La aplicación de métodos directos es prácticamente imposible en el caso de los salmónidos en la Plataforma Continental Argentina. Las pesquerías y las campañas de investigación pesquera y oceanográfica en esta extensa región proveen una cobertura muy limitada respecto a especies pelágicas. Las mismas son dirigidas principalmente al estudio de especies demersales, en donde la captura de salmónidos es esporádica. Por estos motivos la aproximación metodológica planteada en este trabajo consiste en la integración de registros directos, con información bibliográfica referida a la biología marina de los salmónidos en otras regiones del mundo, técnicas de laboratorio para reconstruir el comportamiento trófico marino de peces capturados en los ríos, y modelos demográficos y bioenergéticos para explorar sus consecuencias en distintos escenarios tróficos a nivel poblacional y comunitario.

#### **1.4. Estructura de la Tesis.**

En el capítulo 2 se determinan las principales características físicas de los ambientes marinos utilizados por los salmónidos en el Hemisferio Norte en forma comparada con aquéllas de las aguas de la Plataforma Argentina, identificándose a la temperatura como un factor determinante de la distribución marina. En base a información satelital, se generan mapas estacionales de temperaturas marinas y se sugieren áreas potenciales de distribución para cada especie, las cuales se contrastan con los registros de capturas marinas de salmónidos.

En el capítulo 3 se recopila y analiza información referida a la ecología trófica de las especies de salmónidos en otras partes del mundo. En función de los resultados del capítulo 2, se identifican las especies de la plataforma que de acuerdo a su distribución y características biológicas interactuarían más intensamente con los salmónidos exóticos en la región.

En el capítulo 4 se analiza la ecología trófica de los salmónidos en la Plataforma en base al análisis de contenidos estomacales de ejemplares capturados en el mar y al análisis de isótopos estables. Se establecen las relaciones tróficas entre las principales especies de la plataforma austral y se identifican las principales interacciones tróficas con los salmónidos.

En el capítulo 5 en base a la distribución y relaciones tróficas identificadas en los capítulos 2-4 se estima el consumo marino por parte de las dos especies de truchas con poblaciones en cuencas de vertiente atlántica. A fin de establecer la importancia de los salmónidos como depredadores a la escala regional, se compara su consumo de alimento con el estimado para distintas colonias de aves marinas que nidifican en la Patagonia Austral, los cuales constituyen importantes depredadores tope, con hábitos tróficos similares a los salmónidos.

# Capítulo 2. Escenarios para la distribución espacial de los salmónidos en el Mar Argentino.

## 2.1. Introducción

Los salmónidos anádromos habitan los océanos Atlántico y Pacífico en latitudes superiores a 35° N. Los que pertenecen al género *Oncorhynchus* habitan el Pacífico Norte y desovan en ríos de la costa oeste de América del Norte y este de Asia. Por el contrario las especies de los géneros *Salmo* y *Salvelinus* se alimentan en el Atlántico Norte y desovan en ríos de Europa y costa este de Norte América. Los salmónidos presentan una gran variabilidad en historias de vida, incluidas las etapas marinas. El uso de los estuarios, tiempo de residencia en el mar e incluso las distancias recorridas durante la migración trófica varían entre especies, e incluso entre poblaciones de una misma especie. La distribución de los salmónidos en los océanos se asocia a preferencias térmicas, salinas y a la disponibilidad de presas (Pearcy 1992). El objetivo principal de este capítulo es comparar las características de la Plataforma Continental Argentina con los requerimientos de estas especies a fin de inferir las áreas potenciales de distribución en la misma. Con fin de cumplir este objetivo se plantearon los siguientes objetivos secundarios:

- Realizar una revisión bibliográfica sobre las características de las regiones marinas utilizadas por los salmónidos anádromos en su rango de distribución natural y cotejarlas con aquéllas de la Plataforma Continental Argentina.
- Determinar las preferencias de temperatura, salinidad y profundidad de las especies de salmónidos anádromos naturalizados en Patagonia.
- Determinar potenciales áreas de distribución en la Plataforma Continental Argentina para estas especies.
- Recopilar información sobre capturas de salmónidos por parte de pescadores deportivos o comerciales y comparar sus patrones geográficos con las áreas de potencial distribución.

## 2.2. Métodos

### ***2.2.1. Revisión Bibliográfica***

Se realizó una revisión de las características generales de los mares y de los patrones de migración, áreas utilizadas durante el forrajeo y preferencias ambientales marinas de los salmónidos en el Hemisferio Norte. La síntesis de preferencias ambientales se focalizó en las tres especies que se encuentran establecidas en cuencas atlánticas de Patagonia (truchas arco iris y marrón y salmón chinook). Además se sintetizaron las características relevantes de la Plataforma Continental Argentina que podrían influir en la distribución de los salmónidos en la misma.

### ***2.2.2. Procesado de imágenes satelitales y generación de mapas de TSM***

Una vez conocidas las preferencias térmicas de las tres especies de interés se realizaron mapas estacionales de temperatura superficial del mar (TSM) para determinar cuáles serían las áreas potencialmente utilizadas por los salmónidos durante su residencia marina. Se utilizaron imágenes de los satélites meteorológicos de la serie NOAA pertenecientes a la base de datos del CENPAT-CONICET (Puerto Madryn). Las imágenes fueron procesadas íntegramente en el laboratorio de imágenes satelitales del CENPAT (responsable Dr. Antonio Gagliardini). En total se procesaron 60 imágenes NOAA 12 y 14 (para detalles ver Anexo 1). Se generaron mapas estacionales de temperatura promedio para verano (enero, febrero y marzo), otoño (abril, mayo y junio), invierno (julio, agosto y septiembre) y primavera (octubre, noviembre y diciembre). Para cada estación y para cada una de las tres especies, se identificaron las regiones marinas con temperaturas clasificadas como óptimas, subóptimas y no aptas. Estos mapas constituyen las capas de base de un sistema de información geográfica (SIG) que será completado con la distribución de especies en el Capítulo 3.

Si bien los mapas generados mediante telemetría satelital solamente permiten conocer la temperatura en la capa superficial del mar, en la Plataforma esta temperatura suele no ser muy diferente a la observada en los primeros metros de la columna de agua. La mayor correlación entre la TSM y la temperatura de fondo ( $R^2$  0.9) se encuentra en la Plataforma Austral (Bava 2005), la cual emerge de esta tesis como la zona primaria de distribución de los salmónidos anádromos. Coincidentemente, Sabatini et al. (2004) encontraron que al sur de los 51° S la columna de agua se encuentra totalmente homogeneizada durante fines del verano y otoño, con la misma temperatura desde la superficie hasta los 100 metros de profundidad.

### 2.2.3. Campaña de difusión para obtener información de capturas incidentales de salmónidos

Entre los años 1999 y 2008 se realizó una campaña de difusión para coleccionar información sobre los salmónidos capturados incidentalmente por pescadores comerciales y deportivos. Se colocaron afiches en centros de concentración de pescadores (clubes de pesca, casas de caza y pesca, oficinas portuarias) y además se entrevistó a pescadores deportivos, artesanales y comerciales. Toda la información recopilada fue georeferenciada y volcada en un sistema de información geográfica, junto con los mapas de TSM.

## 2.3. Resultados

### 2.3.1. El Océano Pacífico

Con una superficie mayor a la suma de todos los continentes, el Océano Pacífico es el más grande (17.700 km en su parte más ancha) y profundo (4.280 m de promedio) de todos los océanos. La plataforma continental (fondo del mar hasta los 180 metros de profundidad) es angosta a lo largo de la costa de Norte y Sur América y un poco mayor en la costa de Asia.

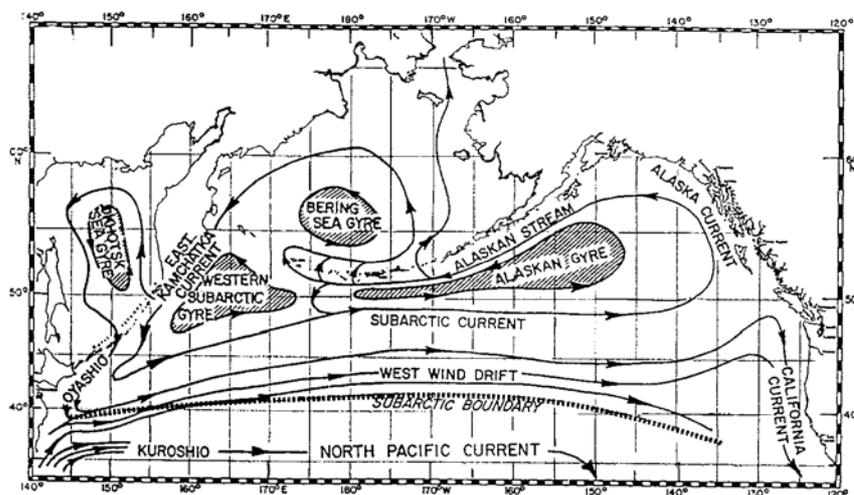


Figura 2.1. Principales corrientes del Pacífico Norte (Tomado de Percy 1992).

En el norte, cuatro giros conforman un extenso sistema con una circulación general en sentido contrario a las agujas del reloj (Figura 2.1). Más al sur, otra gran masa de agua está dominada por una célula central que circula en el sentido de las agujas del reloj y que comprende a la corriente del Pacífico Norte, que fluye hacia el Este, la corriente de California, que fluye hacia el Sureste, y la corriente de Kuroshio, que se desplaza hacia el Norte.

En el transcurso de sus viajes de forrajeo, los salmónidos utilizan las regiones más frías y al norte de este sistema, lo cual incluye todo el mar al norte de la banda subártica (subarctic boundary) y la corriente de California (Figura 2.1). La corriente de California es fría, extensa y de movimiento lento. Durante la primavera y el verano, se producen surgencias de aguas frías y ricas en nutrientes a lo largo de la costa, las cuales son aprovechadas por los salmónidos. La corriente subártica se caracteriza por aguas frías de baja salinidad con una haloclina permanente entre los 100 y 200 m de profundidad. Su productividad es alta 50-100 g C/m<sup>2</sup>/año. Grandes picos de biomasa del zooplancton se detectan durante la primavera y verano en aguas subárticas (Frost 1983). La producción de zooplancton, en especial de macroherbívoros en el Pacífico subártico, es mayor que la observada en la banda subártica (McGowan y Williams 1973), siendo esto una de las posibles causas de la elevada biomasa de salmónidos en esta región (Ware y McFarlane 1989)

### ***2.3.2. Biología marina de los salmónidos del Pacífico***

Pearcy (1992) describe tres regiones utilizadas por los salmones del Pacífico: estuarios o aguas interiores, aguas abiertas costeras y aguas oceánicas. Debido a su alta productividad de alimento de pequeño tamaño y a la protección que proveen de depredadores marinos, los estuarios suelen ser lugares de cría de peces marinos en general y son también aprovechados por algunos salmónidos en su primera salida al mar. El período de residencia y momento de ingreso en los estuarios depende de la especie, la talla, la latitud, la abundancia de alimento y las características del estuario, pero generalmente se produce en la primavera en coincidencia con la mayor productividad. Los salmónidos se alimentan en aguas someras hasta alcanzar una talla que les permite migrar hacia áreas más profundas y evadir depredadores.

Si bien existe una gran variación inter-específica en los patrones de migración y distribución marina (Quinn 2002), los salmónidos no se encuentran dispersos en forma aleatoria en el Pacífico Norte. Su distribución está condicionada por los procesos oceanográficos que determinan la productividad marina y la disponibilidad de alimento. Las mayores concentraciones de salmónidos se encuentran en áreas de surgencia o con mayor productividad (Healey et al. 1990). La corriente de Alaska es un área importante de alimentación y transporte de juveniles de salmónidos en aguas abiertas costeras, siendo la plataforma continental adyacente una de las áreas más productivas del Golfo de Alaska. Su productividad es varias veces mayor a la de áreas oceánicas (cerca de 300 g C m<sup>-2</sup> año<sup>-1</sup>; Parsons 1987). En aguas oceánicas, juveniles y adultos se encuentran segregados espacialmente, minimizando la competencia y depredación (Hart y Dell 1986).

La temperatura es la variable física que determina críticamente la distribución de los salmónidos. Si bien pueden tolerar un rango térmico amplio (cerca a 0° hasta los 20°) son bastante estrictos en cuanto a las temperaturas de las áreas donde forrajean. Mientras tanto, no existen patrones claros en cuanto a preferencias de salinidad. Durante el invierno el límite sur de la distribución de salmónidos en el Pacífico Norte estaría dado por la isoterma de 12 °C cercana a los 40° N cercana a la corriente subártica (Manzer et al. 1965).

Por lo general los juveniles de salmónidos en aguas costeras utilizan los primeros 15 metros de profundidad. En aguas oceánicas los salmónidos adultos se encuentran de 40 a 60 metros por encima de la termoclina, aunque ocasionalmente se los puede encontrar entre 80 y 120 metros de profundidad. En cuanto a las variaciones diarias, generalmente se encuentran cerca de la superficie durante la noche y en aguas más profundas en horas del día (Walker et al. 2007).

**Trucha arco iris anádroma o steelhead.** Los patrones de migración de las truchas arco iris anádromas difieren en varios aspectos respecto de los salmones del Pacífico. Luego de dos o tres años en agua dulce migran al mar en la primavera donde permanecen entre uno y tres años antes de regresar a desovar. Migran directamente a aguas oceánicas, siendo la especie que realiza las migraciones más extensas y más oceánicas. Las poblaciones de Norte América se extienden más al oeste en el Pacífico Norte que los otros salmones del Pacífico, llegando hasta el meridiano 160 E (Burgner et al. 1992). Algunas poblaciones en Asia poseen migraciones anuales al mar lo cual restringe su rango de dispersión marina (Pavlov et al. 1999).

Si bien las rutas individuales se desconocen, existe información sobre los movimientos colectivos. En primavera los peces se encuentran en mayores concentraciones entre los 42° y 52° N desde la costa de Norte América hasta el meridiano 155° O en el Oeste. En el verano se distribuyen más al oeste y al Norte. Durante el otoño continúa desplazándose hacia el norte, encontrándose mayor concentración al sur de las Islas Aleutianas y en la región central del Golfo de Alaska. En invierno se observan grandes concentraciones cercanas a la costa de NA (Burgner et al. 1992).

*Preferencias de profundidad y temperatura.* Las truchas arco iris en aguas costeras de la Columbia Británica se encuentran el 72% de su tiempo en el primer metro de profundidad, con pocos buceos más profundos que 7 metros (Ruggerone et al. 1990; Candy y Quinn 1999). Experimentos realizados en aguas oceánicas colocando redes a distintas profundidades

revelaron que el 90% de las truchas arco iris son capturadas en los primeros 7 metros de profundidad (Godfrey et al. 1975). Estudios más recientes con peces marcados con registradores de temperatura mostraron que esta especie, contrariamente a lo que se creía, puede realizar buceos periódicos de hasta 50 metros de profundidad (Walker et al. 2000).

La trucha arco iris anádroma es una de las especies más estrictas en cuanto a las temperaturas de las aguas donde se alimenta. Esto se ve reflejado en su distribución en el PN, una banda con límites sur y norte muy precisos (Welch et al. 1998). Todas las capturas de arco iris del Pacífico Norte ocurren en aguas entre 5° y 14,9 °C y la mayoría (61%) entre 8° y 11,4 °C (Burgner et al. 1992). Las temperaturas preferidas aumentan a medida que transcurre el verano, con mayores capturas en aguas con temperaturas de 6°-8,9 °C en mayo, 7-9,9 °C en junio y entre 8-11,9 °C en julio (Burgner et al. 1992). Un análisis de los límites termales de capturas registradas en distintas estaciones del año y diferentes regiones del Pacífico Norte revelaron que el límite superior varía entre 10 y 12 °C y el inferior entre 5 y 7 °C (Welch et al. 1998). El promedio de la temperaturas experimentado por un ejemplar implantado con un registrador de temperatura fue de 11,98 °C (Figura 2.2). El patrón general muestra un aumento de las temperaturas superficiales experimentadas por los peces a medida que transcurre el verano, con buceos regulares a aguas más profundas y frías (Walker et al. 2000).

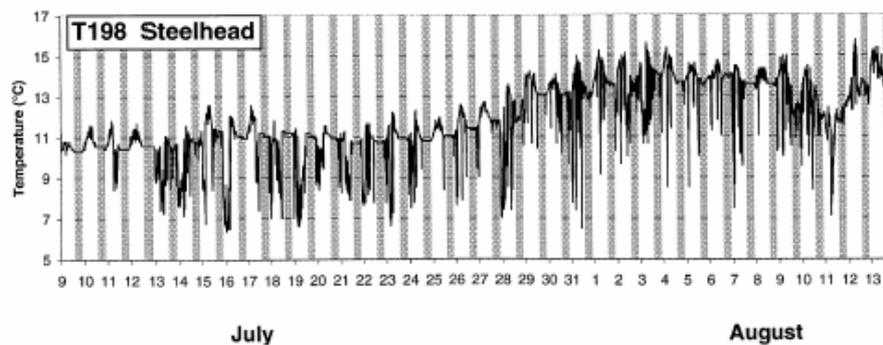


Figura 2.2. Perfil de temperatura experimentado por una arco iris anádroma. Las bandas oscuras representan las horas nocturnas. Tomado de Walker et al. (2000).

**Salmón Chinook.** Esta especie tiene dos ecotipos alternativos conocidos como “ocean” y “stream”, los cuales difieren en el tiempo de residencia en el río y el océano. Los juveniles del ecotipo “ocean” migran a los estuarios antes del primer verano en el río, donde permanecen entre 15 días y 2 meses hasta alcanzar una talla que les permita migrar a aguas más profundas. Los juveniles del ecotipo “stream” permanecen todo un verano en los ríos como juveniles, migrando río abajo con una talla mayor, con una residencia más corta en el estuario (Healy 1991). Esta especie puede permanecer entre uno y cinco años en el mar antes de volver a

desovar. En aguas costeras es capturado en toda la plataforma de Norte América desde California hasta la Columbia Británica (Erickson y Pikitch 1994). En aguas oceánicas, el chinook es capturado en redes de enmalle en todo el Pacífico Norte y mares adyacentes al norte de la latitud 43° N, pero posiblemente este subrepresentado debido a su distribución a mayor profundidad en relación con las otras especies de salmones del Pacífico (Healy 1991). Los peces de ecotipo “stream” utilizan aguas más oceánicas mientras que los del ecotipo “ocean” permanecen en aguas más costeras, a no más de 1.000 km del río natal.

*Preferencias de profundidad y temperatura.* El salmón chinook es la especie de salmónido anádromo que se distribuye a mayor profundidad. Es frecuentemente capturado como fauna acompañante de las pesquerías demersales de la costa oeste de EEUU, a profundidades entre 100 y 482 m durante el invierno (Erickson y Pikitch 1994). Durante el verano las capturas se registran a menores profundidades (<220 m). Las profundidades medias en individuos implantados con marcas ultrasónicas en aguas costeras de la Columbia Británica variaron entre 7 y 200 m, con promedio general de 70 m y profundidades máximas de 300-400 m (Ruggerone et al. 1990; Candy y Quinn 1999). Los peces se encontraron en menores profundidades medias durante el día (25–64 m) que durante la noche (49–78 m). Estos patrones son similares a aquéllos observados en salmones chinook introducidos en Nueva Zelanda, donde la mayoría de las capturas se registraron a profundidades de hasta 100 m, con mayor frecuencia entre los 60-70 m y una profundidad máxima de 250m (Unwin y James 1998).

La implantación de registradores de temperatura reveló que esta especie es muy estricta en sus preferencias térmicas, utilizando todo el año aguas entre los 8° y 12° (Hinke et al. 2005).

### ***2.3.3. El Océano Atlántico***

El Océano Atlántico posee una extensión cercana a los 80 millones de km<sup>2</sup>, siendo el segundo en extensión después del océano Pacífico y cubriendo aproximadamente el 20% de la superficie de la Tierra. Tiene una profundidad media de 3.743m. La salinidad de las aguas superficiales en mar abierto varía de 33 a 37 ppm. (Figura 2.3). Los valores máximos de salinidad se encuentran justo en el norte del ecuador, en general los valores más bajos están en las latitudes altas y en las costas donde los grandes ríos desembocan al océano. La salinidad máxima tiene lugar aproximadamente a 25° de latitud norte. En el Atlántico Norte las corrientes principales forman circuitos de aguas cálidas y frías, cuyo principal giro, que bordea al anticiclón de las Bermudas/Azores, está compuesto por el trío de la corriente del

Golfo, la corriente de Portugal y Canarias, y la deriva Norecuatorial, que lo cierra al llegar al Caribe.

El Atlántico Norte es bastante más cálido y de mayor salinidad que el Pacífico Norte (Figura 2.3). Así, en la franja latitudinal 45° N – 60° N, latitudes utilizada por los salmónidos en el Pacífico, el Atlántico Norte tiene una temperatura media superficial de 10 °C y una salinidad de 34,9‰, mientras que el Pacífico Norte posee una temperatura de 6,7 °C y una salinidad de 32,8‰ (Uriarte, 2003).

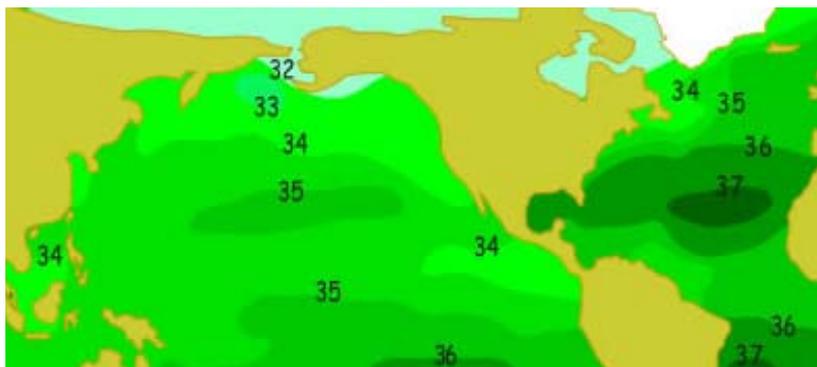


Figura 2.3. Salinidad de los Océanos mencionados en el texto, expresado en gramos de sal por kilo de agua. Tomado de Uriarte (2003).

#### **2.3.4. *Biología marina de la trucha marrón anádroma.***

La trucha marrón migra por primera vez al mar durante la primavera luego de un período de 1-5 años en agua dulce (más comúnmente 1-3 años). El período de residencia marina es muy variable, tanto entre como dentro de las poblaciones. Por ejemplo, en ríos grandes, los adultos reproductivos regresan al río durante el verano-otoño, donde pueden permanecer hasta fines del invierno. Luego de salir al mar, los juveniles pueden regresar a los ríos durante el invierno. En ríos con condiciones invernales extremas, adultos y juveniles pueden permanecer durante todo el invierno en el mar (Olsen et al. 2006). En general, realizan migraciones anuales al mar después del primer desove, pero algunos individuos pueden permanecer dos veranos en su primer salida al mar antes de retornar al río (Klementsén et al. 2003).

A diferencia de los salmónidos del Pacífico y del salmón del Atlántico, la trucha marrón anádroma tiene una distribución costera, en aguas someras cercanas a los estuarios (menos de 100 km; Klementsén et al. 2003; Olsen et al. 2006; Rickardsén et al. 2007). Esta especie posee mayores dificultades para osmoregular en el mar (Knutsén et al. 2004), lo cual sería una limitante para migrar a aguas oceánicas de mayor salinidad. Su condición de iterópara, con desoves anuales, podría ser otro factor que limita sus rangos de dispersión marinos.

*Preferencias de Profundidad y temperatura.* Peces marcados por Rickardsen et al. (2007) con sensores de profundidad dentro de los fiordos en Noruega (lat. 70 N) permanecieron más del 90% del tiempo en profundidades menores a 3 metros, aunque realizaron migraciones periódicas a aguas de mayor profundidad con buceos de hasta 28 m de profundidad. Sturlaugsson y Johannsson (1996) encontraron patrones similares en truchas marrones marcadas con registradores de datos, las cuales utilizaron la mayor parte del tiempo profundidades menores a los 5 metros, con buceos de no más de 26 metros de profundidad. Los peces marcados por Rickardsen et al. (2007) experimentaron temperaturas en toda la columna de agua entre los 10 y 15 °C.

#### **2.3.4. Síntesis del uso de los mares por parte de los salmónidos**

Considerando los hábitos migratorios de las especies que habitan la Plataforma Patagónica se pueden considerar que actualmente existen tres “categorías de migradores” 1) especies costeras o habitantes de aguas interiores como la trucha marrón, la cual no se aleja más que cientos de kilómetros del estuario 2) Especies que pueden poseer poblaciones costeras y poblaciones que realizan grandes migraciones (miles de km), como el salmón chinook 3) migradores de grandes distancias, la trucha arco iris o steelhead.

No se encontraron diferencias marcadas por parte de ninguna de las especies con respecto a las preferencias de salinidad. Solamente algunos trabajos mencionan que la trucha marrón no toleraría salinidades altas pero sin definir rangos preferidos (Knutsen et al. 2004). En cuanto a la temperatura, si bien se observan preferencias particulares para cada especie, todos los rangos óptimos se encuentran entre los 6 y 15 °C durante la temporada estival (Tabla 2.1). Por último, considerando las profundidades utilizadas por estas especies, las truchas (arco iris y marrón) utilizarían los primeros metros de la columna de agua (desde la superficie hasta profundidades de 30-50 m) mientras que el salmón chinook podría distribuirse hasta el fondo en toda la Plataforma Argentina (profundidad máxima de 200 m).

Especie	profundidad máxima	T min.	T max.	T media
Steelhead	50	6	12	9
Chinook	450	8	12	10
Trucha marrón	30	7	15	11

Tabla 2.1. Profundidades máximas, temperaturas máximas y mínimas de los óptimos observados para las 3 especies en consideración.

### 2.3.5. El hogar receptor: la Plataforma Continental Patagónica

#### Topografía y fisiografía.

El Mar Argentino presenta amplias plataformas continentales y taludes disectados por cañones submarinos (Parker et al. 1997). Posee una de las plataformas continentales más grandes del mundo, con una superficie cercana al millón de km<sup>2</sup>.

El borde del talud varía entre los 110 y los 165 metros de profundidad. El ancho de la plataforma aumenta hacia el sur y presenta su mayor ancho en las latitudes donde se encuentran los ríos de salmónidos anádromos (frente a la Bahía Grande 51° S presenta un ancho de 850 km). Aproximadamente un 70% de la plataforma presenta profundidades mayores a los 70 metros. Uno de los rasgos morfológicos más característico de la Plataforma es la presencia de terrazas producidas por los cambios de nivel en el mar.

#### Masas de agua de la Plataforma.

Las principales fuentes de agua de la Plataforma son las aguas subantárticas del Norte del Canal Drake y de la Corriente de Malvinas (Guerreo y Piola 1997). Bianchi et al. (1982) describen 3 tipos de masas de agua en la Plataforma al sur de los 45° S en función de la salinidad y temperatura (Figura 2.4): aguas costeras de baja salinidad ( $S < 33.2$  UPS), aguas de Plataforma media ( $S$  entre 33.2 y 33.8 UPS) a lo largo de la plataforma central desde los 55° hasta los 38° S y aguas de Malvinas ( $S > 33.8$  UPS) en el sector externo de la plataforma.

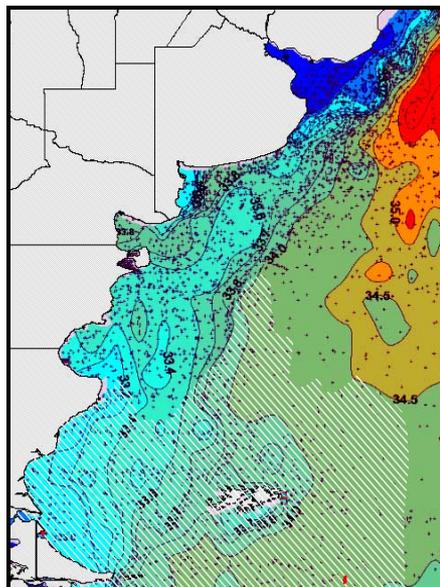
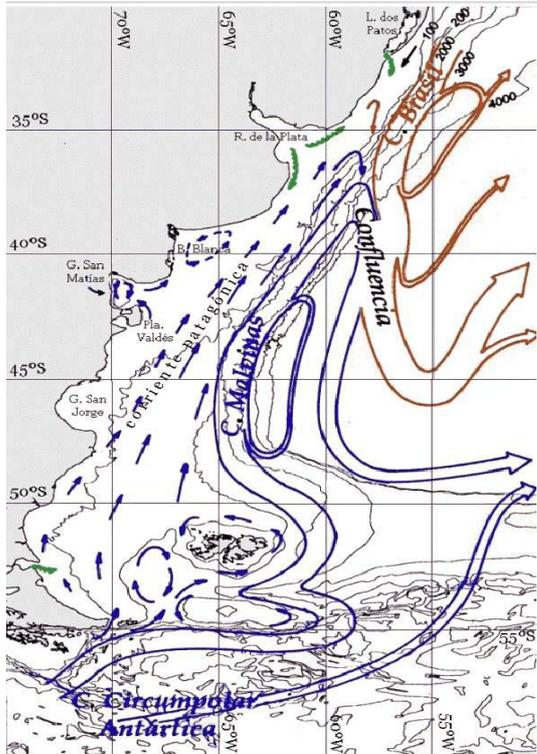


Figura 2.4. Media de salinidad histórica en plataforma, corrientes de Malvinas y Brasil. La zona rayada de blanco corresponde a la región más probable de encontrar salmónidos considerando las temperaturas en primavera-verano-otoño (temperaturas entre 6-12 °C para el promedio de octubre a mayo). Se observa que en esta área la salinidad varía entre menos de 33 y 34 ppm. Tomado de Bava (2005).

A lo largo de la Plataforma se observa un mínimo de salinidad producto del aporte de aguas diluidas en el sur del continente por parte del Estrecho de Magallanes y los Canales Fueguinos y que son distribuidas hacia el norte por la Corriente Patagónica.



### Corrientes de la Plataforma.

En general las corrientes marinas de la plataforma son poco conocidas (Piola y Rivas 1997). La principal corriente sobre la plataforma es la denominada “Corriente Patagónica” la cual se encuentra fuertemente influenciada por las aguas de menor salinidad con aportes de agua dulce del Estrecho de Magallanes y el pasaje de Drake y corre en sentido NNE (Figura 2.5).

Figura 2.5. Circulación general en el Atlántico Sur Occidental. En azul se muestran las corrientes frías, rojo las cálidas y en verde los aportes de aguas continentales. Tomado de Bava (2005).

Los modelos matemáticos estiman una velocidad media de 0,05 a 0,10 m/s para esta corriente.

Algunos modelos predicen la existencia de giros como el estimado por Glorioso y Flather (1995), el cual sería un giro anticiclónico en la Bahía Grande de unos 190 km de diámetro y centrado en 53° S 66° O. Otras corrientes importantes sobre la plataforma son las producidas por las mareas o corrientes de corto período. En la plataforma Patagónica la amplitud de marea es una de las más grandes del mundo, lo cual genera fuertes corrientes que constituyen la principal componente del flujo.

Por fuera de la plataforma corre la corriente de Malvinas en dirección N, la cual se origina a partir de las aguas de la porción Norte de la Corriente Circumpolar Antártica en el Drake y fluye hasta encontrarse con las aguas cálidas de la corriente del Brasil. El límite sur entre el encuentro de estas dos corrientes (Brasil y Malvinas) puede extenderse hasta los 49° S (Bava 2005).

### Los Frentes marinos.

Los frentes son zonas límites que separan aguas con distintas propiedades físicas, químicas y biológicas. Estos frentes son de importancia biológica ya que en los mismos se concentran grandes cantidades de organismos y podrían ser utilizados por los salmónidos durante su fase

marina. Acha et al. (2004) describen 6 zonas frontales para la zona sur de Sudamérica considerando las forzantes y regiones geográficas. Dos de ellas podrían ser utilizadas por los salmónidos anádromos que habitan los ríos de la Patagonia Austral. La primera la definen como “Patagonian tidal zone” e incluye la costa patagónica desde la latitud de Península Valdés hasta la Isla de los Estados. En esta región el enriquecimiento de nutrientes depende de la mezcla vertical producto de las mareas. Estos frentes presentan grandes abundancias de zooplancton, sardinas y anchoitas. Las costas cercanas a estos frentes presentan grandes concentraciones de aves marinas (Yorio et al. 1998). La segunda es denominada “The Patagonian cold estuarine zone”, al sur del Golfo San Jorge en la región de mezcla entre aguas de la plataforma media y aguas más diluidas del estrecho de Magallanes y el Drake. Los salmónidos que migren a mayores distancias podrían también utilizar el frente que se encuentra en el talud continental denominado “Argentine shelf- brake zone”.

### 2.3.6. Características de las capturas de salmónidos en el Mar Argentino

Producto de la campaña de difusión se obtuvo información sobre 125 salmónidos capturados en el Mar Argentino (Tabla 2.2).

Especie	Muestreados	Reportes	Total	Rango latitudinal	Arte pesca	Tallas (mm)	Profundidad (m)
Arco Iris	12	39	51	38-52	1,2	333-548	Costera
Chinook	26	5	31	45-55	3	380-860	74-111
Coho		4	4	34-47	1,3	310-400	?
T. Marrón	3	5	8	51-54	2	270-930	Costera
Salmónidos		31	31	42-54	1,2,3	300-740	costera-150
Total	41	84	125				

Tabla 2.2. Resumen de las capturas incidentales en el mar por especie. Los peces muestreados son aquellos a los cuales se tuvo acceso, pudiéndose tomar datos biológicos. En reportes están las capturas que no se pudo obtener el pez pero que se pudo identificar la especie (por ejemplo por una foto) y aquellos que no se pudieron identificar están dentro de la categoría salmónidos. El arte de pesca corresponde a: (1) deportivo, con caña de costa (2) artesanal ya sea agalleras o redes de cerco y (3) buques arrastreros de fondo o demersales.

Las especies más abundantes en el EPPS fueron la trucha arco iris (51) y el salmón chinook (31) (Figura 2.6). La trucha arco iris fue exclusivamente capturada por pescadores deportivos y artesanales en la costa. Las tallas de los ejemplares varió entre 333-548 mm, lo que corresponde a individuos entre 3 y 5 años de edad, no estando representado todo el rango de tallas de la población desovante del río Santa Cruz (alcanzan hasta 12 años de edad y 900 mm, Pascual et al. 2001). Estos reportes correspondieron a individuos aislados en un gran rango de distribución (38-52° S) (Figura 2.7). Por el contrario los salmónes chinook fueron capturados exclusivamente por la flota pesquera demersal en profundidades que variaron entre 74 y 111 m de profundidad, con varios individuos por lance, en una región mucho más

acotada longitudinalmente (45-50° S, excepto un ejemplar capturado en el extremo oriental del Canal del Beagle 55° S). Las tallas y edades fueron similares a las reportadas (380-860 mm) para las poblaciones desovantes en la región (río Caterina 370-1.040 mm, Ciancio et al. 2005).

El salmón coho constituyó la especie capturada más al norte con un registro durante el invierno en la Laguna de Rocha (34° S) Uruguay, y otro ejemplar en el Golfo San Matías, cerca al islote Lobos (41° S). Las truchas marrones fueron capturadas exclusivamente en las cercanías o dentro de los estuarios, con el rango de distribución latitudinal más restringido de todas las especies (51-54° S).

Las regiones con más reportes de capturas de salmónidos fueron las playas cercanas a las ciudades costeras (Madryn, Rawson y Caleta-Comodoro) y la plataforma cercana a la costa (entre 5 y 20 mn. de la costa) de Santa Cruz entre los 49° y 52° S. La mayor ocurrencia de capturas en playas cercanas a las ciudades probablemente esté asociada al mayor número de pescadores deportivos y artesanales concentrados en esas regiones.

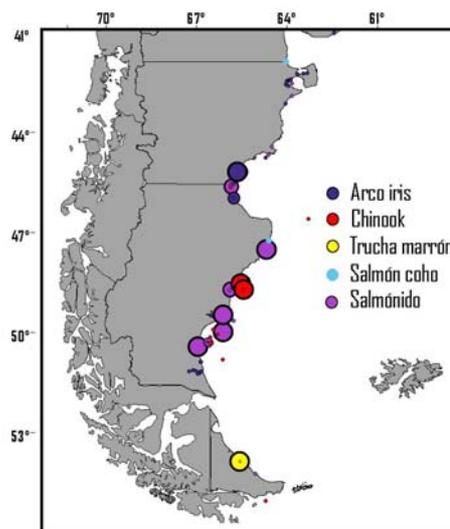


Figura 2.6. Captura de salmónidos en el EPPS. El tamaño de los círculos es proporcional al número de ejemplares reportados.

Los reportes de capturas en buques arrastreros ocurrieron únicamente en la costa de Santa Cruz y Golfo San Jorge a pesar de que la flota arrastrera opera en toda la plataforma. Este hecho indicaría que la especie que se distribuyen a mayor profundidad y es capturada por este arte de pesca (salmón chinook) tendría una distribución restringida a esas regiones. A pesar de

que es la especie más abundante en los cultivos en Chile, no se reportó o identificó ningún salmón del Atlántico.

Figura 2.7. Ejemplar de trucha arco iris capturado en Puerto Quequén. Este registro constituye la captura más al norte de esta especie.

Es importante considerar que su aspecto, especialmente durante la fase marina, es muy similar al de la trucha marrón, lo que dificultaría su identificación por parte de los pescadores.



### ***2.3.7. Distribución potencial de los salmónidos en el Mar Argentino***

La salinidad del Mar Argentino no constituiría una barrera física para los salmónidos ya que los rangos observados (33-34 UPS) se encuentran dentro de aquellos tolerables o preferidos en el Hemisferio Norte (Figura 2.4). Por otra parte, la temperatura, la ocurrencia de frentes y la distribución de presas podrían afectar la distribución de estos peces en el Mar Argentino.

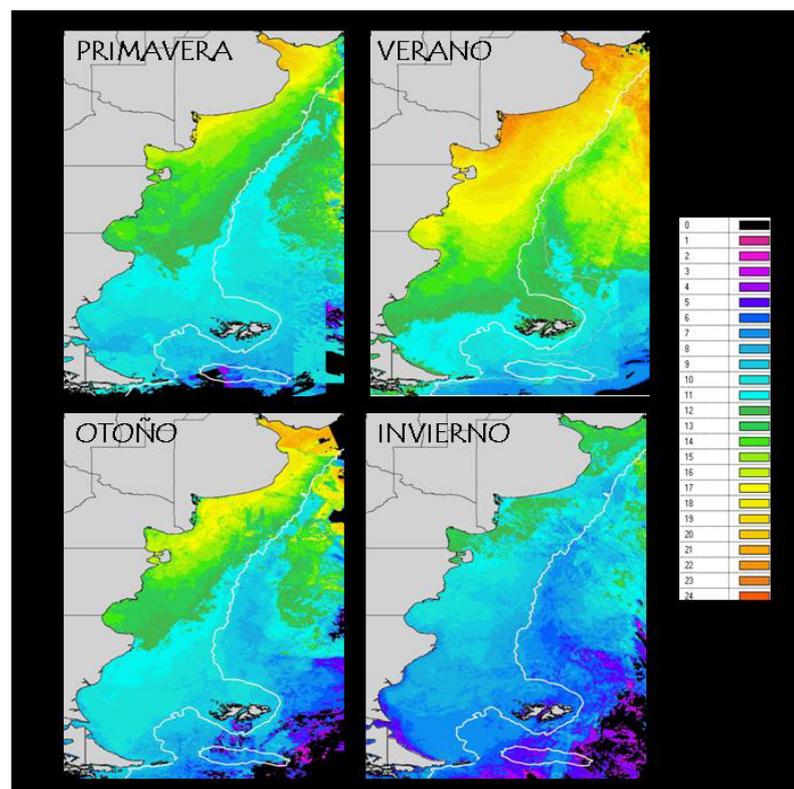


Figura 2.8. Promedios estacionales de TSM en C°. La línea blanca corresponde con la isobata de 200 metros.

En general, las temperaturas de invierno en casi toda la plataforma son favorables para los salmónidos (rango 5-15°, Figura 2.8). La primavera y el otoño son muy similares en su aspecto termal, encontrándose temperaturas óptimas en toda la plataforma de las provincias de Santa Cruz, Tierra del Fuego, Islas Malvinas y hacia el norte sobre el talud. Durante el verano, las temperaturas aptas para los salmónidos se encuentran en la plataforma desde Santa Cruz hacia el sur, siendo óptimas por debajo de la latitud 47° S.

**Trucha arco iris anádroma (steelhead).**

Los individuos de edades cinco y mayores de esta especie presentes en el río Santa Cruz migran al mar a fines de la primavera, para retornar al río a fines del verano y comienzo del otoño (Riva Rossi et al. 2003). Contrariamente, una fracción indeterminada de los ejemplares de edades tres y cuatro permanecen un período más prologado en el mar antes de ingresar al río, lo cual incluiría parte del invierno (Capítulo 5 de esta Tesis).

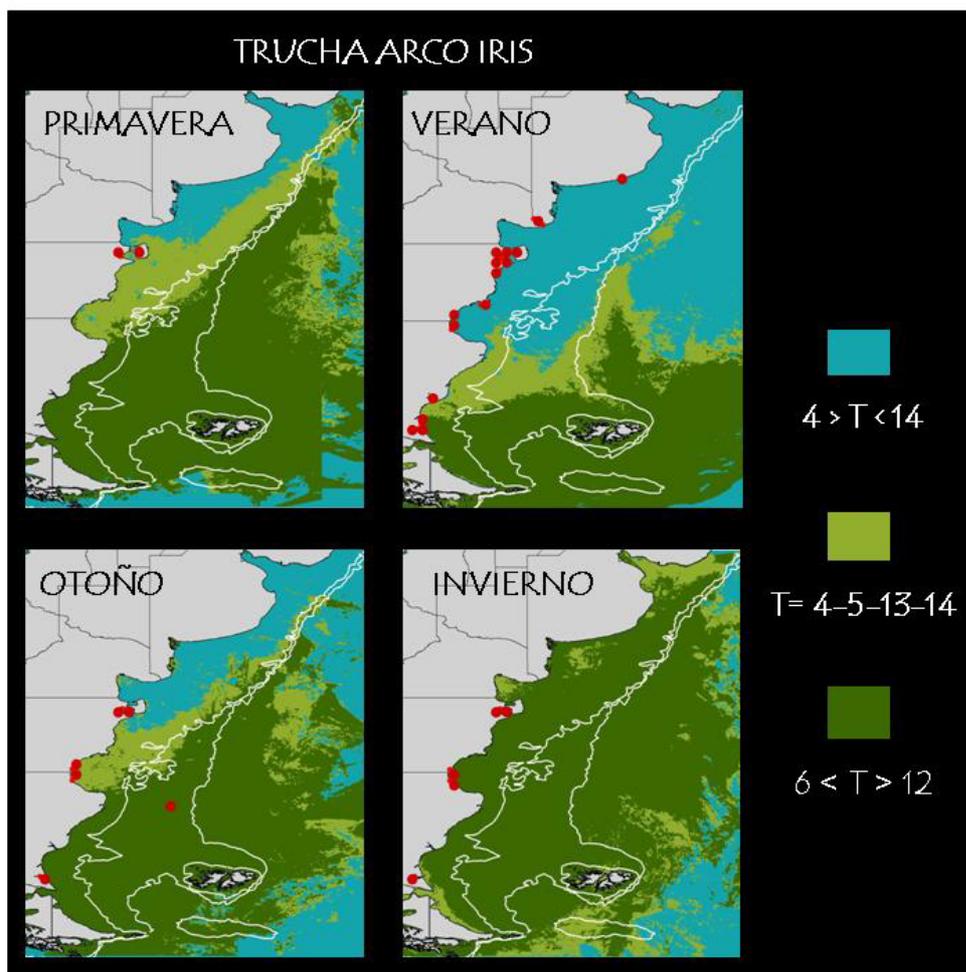


Figura 2.9. Ciclo anual térmico de la plataforma y áreas adyacentes considerando las preferencias térmicas de la trucha arco iris anádroma. Las líneas blancas representan las isobatas de 100 y 200 metros y los puntos rojos capturas de la especie.

Las temperaturas óptimas de las truchas arco iris siguen el patrón descrito anteriormente, siendo las Plataforma Continental comprendida entre Santa Cruz, e islas Malvinas, de los Estados y Tierra del Fuego la región donde se observan las temperaturas óptimas para esta especie durante los meses cálidos (Figura 2.9). Las edades tres y cuatro podrían dispersarse durante el invierno en toda la Plataforma. Se obtuvieron 51 registros de captura para esta especie (puntos rojos en Figura 2.9), los cuales coinciden con temperaturas óptimas y subóptimas en todas las estaciones con excepción del verano. Durante el verano se capturaron varios ejemplares (en total 26) fuera y al norte de su rango de preferencias térmicas, en aguas de temperaturas superiores a las esperadas para la especie. Una captura en Puerto Quequén durante el verano constituyó el reporte más al norte de la especie. Ninguna trucha arco iris fue capturada por buques arrastreros de altura.

### **Salmón chinook.**

Las características térmicas de la plataforma considerando las temperaturas preferidas por los salmones chinook son similares a las identificadas para la trucha arco iris anádroma, con excepción del invierno. La temperatura inferior preferida es mayor para estos salmones, por lo que la zona sur de la plataforma de Santa Cruz y la Plataforma de Tierra del Fuego durante el invierno se encuentran a temperaturas subóptimas para los salmones.

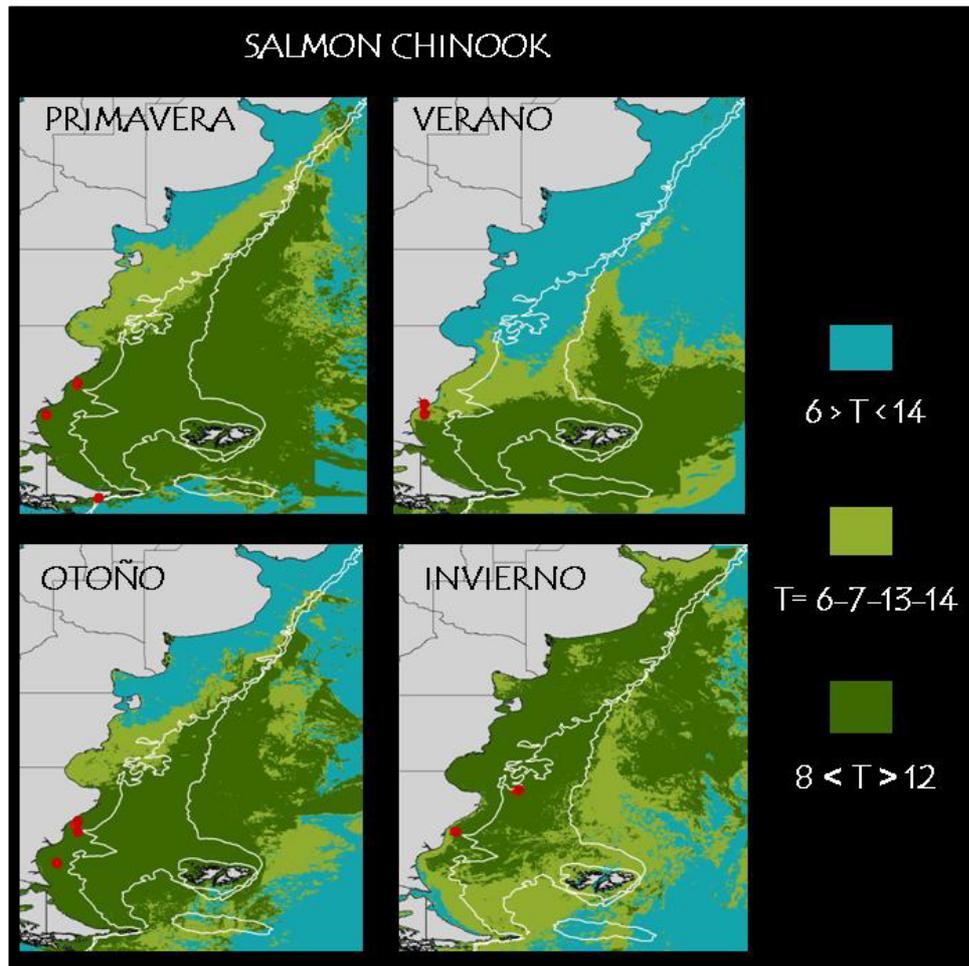


Figura 2.10. Ciclo anual térmico de la plataforma y áreas adyacentes considerando las preferencias térmicas del salmón chinook. Las líneas blancas representan las isobatas de 100 y 200 metros y los puntos rojos capturas de la especie. Los puntos rojos en la costa de Santa Cruz representan varios ejemplares capturados en la misma localización.

Se obtuvieron 31 registros de capturas de esta especie, todas en regiones dentro del rango óptimo de temperaturas (Figura 2.10). Una captura cerca de la boca oriental del Canal del Beagle (55,12° S) en primavera constituyó el reporte de salmónido más austral registrado para la región.

### **Trucha marrón.**

La trucha marrón posee rangos térmicos más amplios que las especies del Pacífico (Tabla 2.11). Por este motivo, casi toda la Plataforma se encuentra disponible para esta especie a lo largo de todo el año. Únicamente el mar de la Patagonia norte (Río Negro) y Buenos Aires posee temperaturas no aptas para las truchas durante el verano. Se obtuvieron 8 registros de captura para esta especie, todas dentro del rango óptimo de temperatura y en cercanía de los estuarios de los ríos donde reproducen.

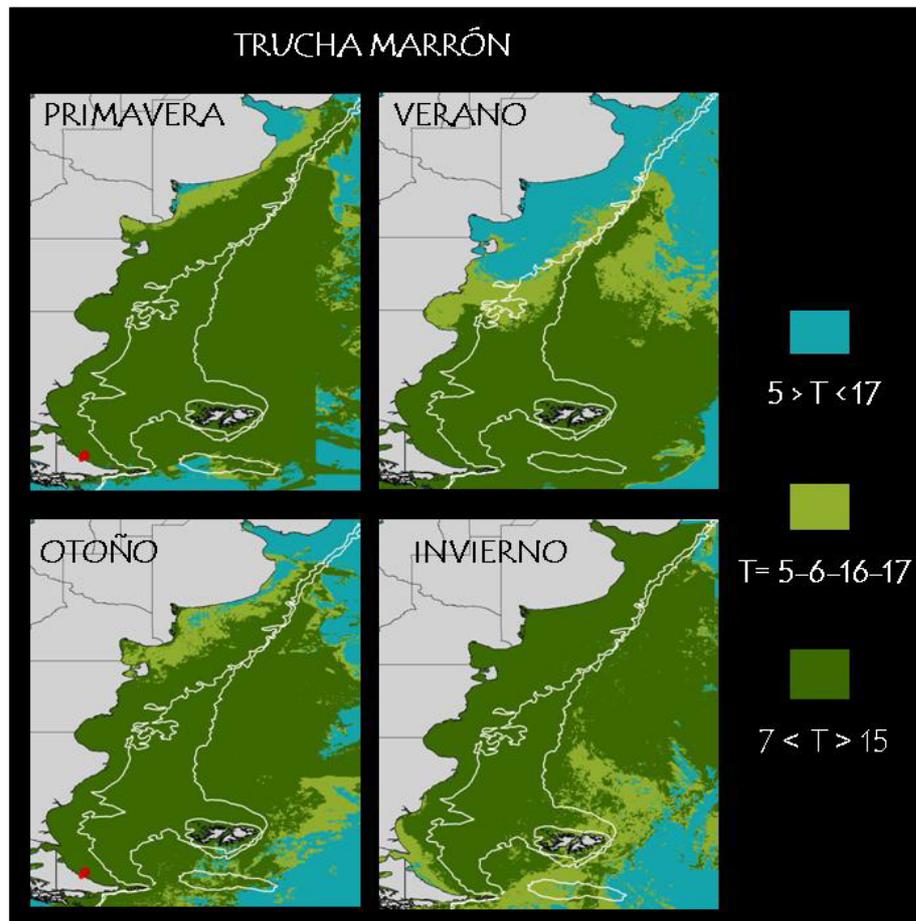


Figura 2.11. Ciclo anual térmico de la plataforma y áreas adyacentes considerando las preferencias térmicas de la trucha marrón. Las líneas blancas representan las isobatas de 100 y 200 metros y los puntos rojos capturas de la especie.

## 2.4. Discusión y conclusiones

Considerando los parámetros físicos de la Plataforma Continental Argentina y la región del talud a lo largo del año, un gran porcentaje de la misma estaría disponible como áreas de forrajeo y dispersión para los salmónidos introducidos. Si consideramos el período donde la temperatura y productividad del mar son mayores (primavera-verano-otoño) y donde la depredación por parte de los salmónidos sería más importante (en invierno generalmente los salmónidos tienen muy bajo crecimiento, Quinn 2002), el área disponible se vería sensiblemente disminuida a la Plataforma Patagónica Austral, frente a la provincia de Santa Cruz al sur de los 47° S, Tierra del Fuego, Islas Malvinas y la Corriente de Malvinas.

La corriente del Brasil, más cálida y de mayor salinidad, podría funcionar como una barrera en la dispersión hacia el este de los salmónidos durante el verano en latitudes correspondientes a la plataforma media. Por el contrario durante el invierno las especies

semélparas (salmón chinook) y los individuos de las edades de especies iteróparas que permanezcan en el mar en este período, encontrarían temperaturas más favorables en la región media de la plataforma al norte de la latitud 50° S. La corriente de Malvinas se encuentra a temperaturas menores a las óptimas de estas especies, funcionando como potencial barrera de dispersión hacia el este durante el invierno.

Con excepción de algunas truchas arco iris durante el verano, todos los reportes registrados de capturas marinas de las tres especies ocurrieron dentro de las temperaturas clasificadas como óptimas. Veinte y seis ejemplares de trucha arco iris de tallas chicas (350-450 mm), en su mayoría sin contenido estomacal y menores de cinco años de edad, fueron capturados durante el verano a temperaturas mayores que aquellas consideradas como óptimas. Todos estos registros correspondieron a capturas en la costa, realizadas ya sea por pescadores artesanales o deportivos. Se identificaron dos potenciales orígenes para estos peces, el primero es que sean peces que provienen de áreas con aguas más frías (por ejemplo la corriente de Malvinas o que durante el invierno migraron hacia el norte) y se los capturó cuando recorrían la costa hacia el sur, en busca del río Santa Cruz. Si bien los salmónidos son muy estrictos en sus rangos térmicos durante su forrajeo en el mar, los mismos utilizan aguas fuera de este rango mientras migran a sus ríos de origen (Quinn 2002). El segundo es que sean peces provenientes de los ríos Negro o Chubut en donde, si bien no se han registrado poblaciones anádromas de esta especie, existen poblaciones residentes de trucha arco iris. Algunos individuos podrían realizar migraciones al mar utilizando rangos subóptimos de temperaturas.

Las capturas marinas de salmón chinook se encontraron compuestas por peces de todas las tallas y edades. En su mayoría poseían alimento en sus estómagos y fueron capturados por buques arrastreros en la plataforma en profundidades entre 70 y 111 metros de profundidad, lo que sugiere que estos peces se encontrarían en sus áreas de forrajeo.

La trucha marrón no encontraría restricciones térmicas significativas en su dispersión, proponiéndose que otros factores limitarían sus áreas de dispersión a las regiones cercanas al río de origen. En sus ambientes de origen, esta especie no se aleja de su río natal. Durante 9 años de recolección de reportes de capturas marinas el registro más alejado de los ríos ocurrió en cerro Tigre, a solamente 25 km. del estuario del Río Gallegos. Por este motivo se sugiere un área de distribución potencial en un radio de 100 km. de la boca de los ríos.

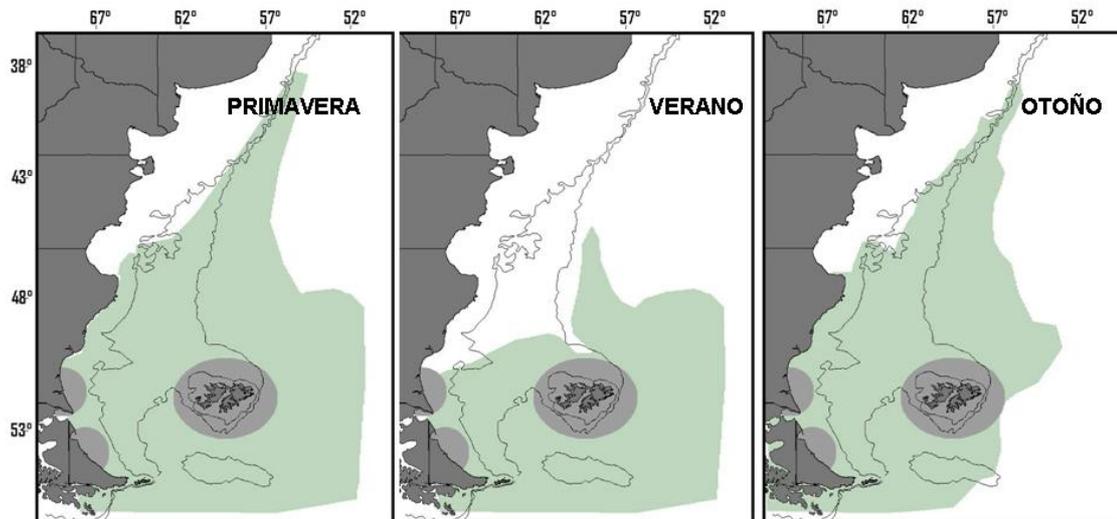


Figura 2.12. Potenciales áreas de distribución de las especies de salmónidos anádromos sugeridas de los análisis realizados en el presente capítulo. El color gris corresponde al área de la trucha marrón y el verde a las especies “*Oncorhynchus*”.

En la Figura 2.12 se muestran las áreas de distribución potencial de los salmónidos en el Mar Argentino producto de los análisis descritos en este capítulo. Las áreas potenciales de la trucha arco iris y el salmón chinook durante el período primavera-otoño (ver figuras 2.10 y 2.11) son muy similares. Por este motivo en la figura se muestra solo aquella correspondiente a la trucha arco iris anádroma, considerándose a la misma la distribución de las especies “*Oncorhynchus*”. Estos mapas de potencial distribución de las especies constituyen la base del SIG que se desarrolla en el capítulo siguiente.

# Capítulo 3: Escenarios tróficos para los salmónidos anádromos en la Plataforma Patagónica Austral

## 3.1. Introducción

El análisis de TSM del Capítulo 2 identificó a la región Patagónica Austral de la Plataforma Continental como el ámbito más probable de distribución de los salmónidos. Esta región constituye casi en su totalidad la porción argentina de la región denominada por Acha (2004) “Cold Estuarine Zone”, la cual se caracteriza por un ensamble de especies más relacionadas con las presentes en el Pacífico Sur, que con el resto de las especies presentes en la Plataforma Atlántica Norte. Angelescu y Prenski (1987) en un análisis espacial de las especies de interés comercial pesquero determinan un ensamble de especies que utiliza la misma región disponible para los salmónidos, el cual denominan “Conjunto Austral de la Plataforma Patagónico-fueguina y Malvinense” (área 4 en Figura 3.1).

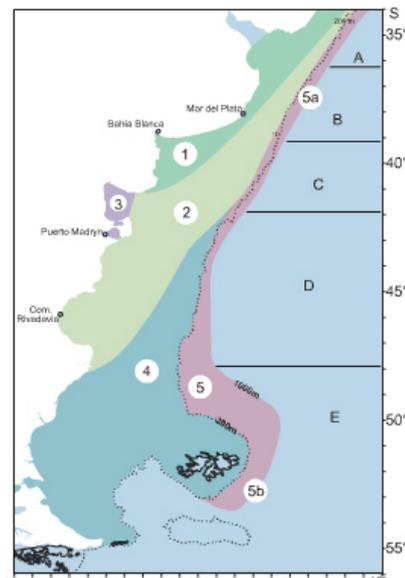


Figura 3.1. Ensamblajes de especies comerciales de la Plataforma Continental Argentina. Tomado de Cousseau y Perrota (2000). Original de Angelescu y Prenski (1987).

Se propone en esta Tesis la denominación de *Ecosistema de la Plataforma Patagónica Sur* (EPPS) al ámbito marino y al ensamble de especies de esta amplia región de la Plataforma Continental Argentina.

El objetivo general de este capítulo es generar escenarios tróficos para cada una de las tres especies de salmónidos anádromos, identificando las especies más probables de ser depredadas por los salmónidos dentro del ensamble comunitario del EPPS. Los objetivos específicos planteados para el desarrollo de este capítulo son:

- Realizar una revisión bibliográfica de la dieta marina de los salmónidos en sus ambientes de origen y en otras regiones donde fueron introducidos para determinar sus preferencias tróficas.
- Identificar las especies pertenecientes al EPPS más abundantes y susceptibles de poseer interacciones tróficas con los salmónidos en base a sus preferencias tróficas y a la superposición esperada en los patrones de distribución espacial y temporal.
- Generar un sistema de información geográfica (SIG) que permita analizar e interpretar toda la información recopilada en los dos objetivos anteriores.
- Considerando los patrones descritos para los depredadores del EPPS, identificar especies modelo para ser comparadas con los salmónidos.

## **3.2. Métodos**

### ***3.2.1. Revisión bibliográfica y de antecedentes***

Se realizó una revisión bibliográfica de las características generales de la dieta marina de las tres especies establecidas en cuencas atlánticas de Patagonia (truchas arco iris y marrón, y salmón chinook).

Se realizó además una revisión bibliográfica referida al ensamble de especies del EPPS, enfatizando la identificación de potenciales presas y de otros depredadores que pudieran ser equivalentes tróficos. La información recolectada incluyó el ciclo de vida de cada especie, patrones de abundancia y distribución y su status trófico en la región. La mayor cantidad de información se refiere a especies de importancia comercial y es colectada y mantenida por investigadores del Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP, Mar del Plata). Incluso, parte de la información proveniente de campañas de investigación no está publicada. Durante el año 2005 se entrevistó a especialistas del INIDEP, quienes brindaron al autor asesoramiento, trabajos, reportes e información de cruceros de investigación no publicada. En particular, se entrevistó a los Dres. Otto Whöler (especies australes), Norma

Brunetti (calamar), Martín Ehrlich (ictioplancton), Jorge Hansen y Adrián Madirolas (peces pelágicos) y Marina Sabatini (zooplancton).

### **3.2.2. Sistema de información geográfica**

La información recolectada referida a la abundancia y distribución de especies fue procesada en forma de capas temáticas dentro de un Sistema de Información Geográfica (SIG), mediante el software ArcView (ESRI, Redlands, EEUU). La información proveniente de mapas publicados fue digitalizada y georeferenciada. Toda la información se agrupó en los períodos primavera, verano y otoño, los cuales constituyen los períodos de mayor actividad trófica de los salmónidos en el mar. En invierno, debido a la baja productividad de las aguas característica de latitudes altas, los salmónidos disminuyen su consumo de alimento o incluso detienen su crecimiento (Quinn 2002; Olsen et al. 2006).

El SIG incluyó también las áreas potenciales de distribución de los salmónidos generadas en el Capítulo 2. Los escenarios tróficos se generaron considerando las preferencias tróficas de las distintas especies de salmónidos y el solapamiento de sus distribuciones potenciales con las especies presa analizadas. Para simplificar la visualización, dado que las temperaturas preferidas por la trucha arco iris y el salmón chinook son muy similares en primavera-otoño (Capítulo 2), en este capítulo se utiliza la temperatura preferida por la trucha arco iris anádroma para representar la distribución potencial de las dos especies del género "*Oncorhynchus*", trucha arco iris y salmón chinook.

## **3.3. Resultados**

### **3.3.1. Dieta de los salmónidos en otros ambientes**

Los salmónidos son depredadores oportunistas que se alimentan de organismos pelágicos. Su dieta en el mar, varía entre especies, tallas, época del año, latitud, cercanía a la costa y con la oferta de presas disponibles en el área (Quinn 2002). En general los juveniles más pequeños (fry) se alimentan en el estuario de anfípodos gamáridos, insectos y copéodos calanoideos. Los smolts, al ser un poco mayores, durante su estadía en el estuario consumen también juveniles y larvas de peces, anfípodos, larvas de decápodos y copéodos (Higgs et al. 1995). Los salmónidos inmaduros del Género *Oncorhynchus* se alimentan en aguas oceánicas del Pacífico subártico, principalmente de calamares, peces, eufáusidos, anfípodos, copéodos, y pterópodos. En general, los calamares son las presas mas importantes para los salmónidos del Pacífico y trucha arco iris en las aguas centrales subárticas. Los contenidos estomacales de

salmónidos capturados en una misma región son más similares entre sí que los estómagos de una misma especie capturada en distintas regiones (Pearcy 1992). Esto sugiere que la dieta de los salmónidos está fuertemente influenciada por la oferta de alimento. Si bien esto indicaría que los salmónidos son depredadores generalistas, algunos patrones particulares se destacan en cada una de las especies introducidas en Patagonia:

**Trucha arco iris anádroma OMS.** En su primer año de residencia marina a lo largo de toda la costa pacífica de Norte América, los juveniles de OMS se alimentan de varias especies de peces (principalmente juveniles de peces de roca) y eufáusidos (Light 1985) (Tabla 3.1). Los peces más grandes por lo general consumen los componentes mayores del necton. Peces y calamares constituyen el 83% de la biomasa consumida por los adultos de OMS en el Pacífico Norte. En el Golfo de Alaska los peces dominan la dieta (63%) y los calamares se encuentran en segundo lugar (31%). Los crustáceos son ítem presa frecuentes, aunque no importantes en biomasa (<2%, Burgner et al. 1992), siendo los más abundantes los anfípodos *Parathemisto pacifica* y *Hyperia medusarum*. Es notable que los eufáusidos, a pesar de ser muy abundantes y conspicuos en la dieta de otros salmónidos en el PN, no constituyan un ítem presa importante para la trucha arco iris.

La composición específica de la dieta varía de acuerdo a la región del Pacífico Norte considerada. En aguas más costeras los crustáceos son más importantes en la dieta, mientras la cantidad de peces consumidos disminuye al alejarse de la costa o al disminuir la latitud, aumentando los calamares (Burgner et al. 1992). Dentro de las especies de peces consumidas, se destacan los juveniles de caballa (*Pleurogrammus monopterygius*), juveniles de *Gasterosteus aculeatus* y mictófidios (e.g. *Stenobranchius leucopsarus*). Entre los calamares, se destacan los representantes de la familia Gonatidae, siendo el más abundante *Berryteuthis magister* (39% de la biomasa consumida, Burgner et al. 1992). Otros ítems presa de la trucha arco iris son los pterópodos y poliquetos pelágicos.

De las tres especies que se escapan de centros de salmonicultura en el sur de Chile (trucha arco iris OMS, salmón del atlántico y salmón coho), la trucha arco iris es la que se alimenta en mayor medida de crustáceos (anfípodos decápodos y cirripedios, con un 35% de ocurrencia en los estómagos), ocupando los peces el segundo lugar en importancia (Soto et al. 2001).

**Chinook OT.** Su dieta marina está constituida por peces (anguilas de arena *Ammodytes hexapterus*, sardinas y arenques *Cuplea sp.*), eufáusidos, larvas de cangrejos, calamares y anfípodos pelágicos (Tabla 3.1). En aguas costeras, los peces dominan la dieta del salmón OT

en peso y volumen. En aguas marinas costeras de Nueva Zelanda, la dieta de OT introducido está dominada por sardinas *Sprattus muelleri*, una especie muy similar a la sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*) de la Plataforma Patagónica Austral, y en segundo lugar por larvas de bogavantes del género *Munida* (James y Unwin 1996). En aguas más oceánicas, la dieta está dominada por calamares (Kaeriyama et al. 2004).

**Trucha Marrón ST.** La trucha marrón anádroma se alimenta de peces, crustáceos, poliquetos e insectos en aguas costeras cercanas a los ríos de origen (Pemberton 1976; Berg y Berg 1987; Knutsen et al. 2001, Tabla 3.1). Los crustáceos (camarones, krill, anfípodos bentónicos e isópodos) dominan la dieta durante el invierno (noviembre-abril) y los peces (juveniles y larvas de arenque *Clupea harengus*) durante la primavera tardía, el verano y otoño. Los insectos son importantes solamente en algunas regiones durante el verano y en la dieta de juveniles (Rickardsen et al. 2006). Los adultos se alimentan preferentemente de peces pelágicos (cupleiformes y góbidos), siendo de menor importancia los crustáceos, poliquetos e insectos (Knudsen et al 2004). Elliot (1992) en una revisión de la dieta marina de la trucha marrón concluye que los adultos se alimentan principalmente de anguilas de arena y sardinas en estuarios o aguas interiores.

Especie	C	P	Cef.	Variable	Estadio	Área	Cita
T. arco iris	6	63	31	Volumen	Adulto	Golfo de Alaska	a
	0,4	59	39	Peso	Adulto	Transitional W. Subartic	b
	1,1	13	39	Peso	Adulto	Cent. Subartic	b
	2,4	89	6,5	Peso	Adulto	Corriente de Alaska	b
	3	15	60	Volumen	Adulto	Corriente subártica	c
	5	40	30	Volumen	Adulto	Giro de Alaska	c
	36	61		Peso	Juvenil	Oregon y Washington	d
	35	15		% ocurrencia	Adultos	Sur de Chile	k
Media OMS	17	44	39				
S. chinook		20	80	Peso	Adulto	Giro de Alaska	c
	9	88	2	Peso	Juvenil	Oregon y Washington	e
	18	82		Peso	Adulto	Nueva Zelanda	f
	3	97			Adulto	Columbia Británica	h
	10	85			Adulto	Washington	h
	15	80			Adulto	Oregon	h
	15	70	10		Adulto	California	h
Media OT	12	75	31				
T. Marrón	7	71	-	Peso	Adulto	Costa de Noruega	g
	10	73	-	Peso	Adulto	Ranafjord	i
	26	66	-	Peso	Adulto	Balsfjord	i
	3	97	-	Peso	Adulto	Norte de Noruega	j
Media ST	12	77					

Tabla 3.1. Proporción (%) de los ítems presa de los salmónidos sus ambientes de origen y regiones donde fueron introducidos. Las presas se agruparon por: crustáceos (C), peces (P), y cefalópodos (Cef). Citas: (a) Taylor y Le Brasseur (1957), (b) Light (1985), (c) Kaeriyama et al. (2004), (d) Pearcy et al. (1990), (e) Brodeur y Pearcy (1990), (f) James y Unwin (1996), (g) Knutsen et al. (2004), (h) Healey (1991), (i) Rikardsen et al. (2006) (j) Rikardsen y Amudsen (2005), (k) Soto et al. (2001).

### **3.3.2. Competidores y depredadores de los salmónidos en sus ambientes de origen.**

Los juveniles de salmónidos del pacífico en su primera salida al mar son presas de diversos grupos formados principalmente por peces y aves marinas (Groot y Margolis 1991; Butler 2000). En el Atlántico Norte las truchas marrones son depredadas por lobos marinos, peces como el bacalao (*Gadus morua*) y varias especies de aves marinas (Klements et al. 2003).

Coincidentemente con un aumento reciente en la producción de salmónidos en el Pacífico Norte se observó una disminución en las poblaciones de foca *Callorhinus ursinus* y lobo marino del Norte (*Eumetopius jubatus*) (York 1987; Kajimura y Loughlin 1988), como así también de otros depredadores como el delfín de Dall (*Phocoenoides dalli*) o el tiburón salmón (*Lamna ditropis*). Posiblemente esta disminución se deba a competencia por sus principales presas (Pearcy 1992).

### **3.3.3. El ensamble de especies del EPPS**

El EPPS se caracteriza por altas densidades de zooplancton, principalmente copépodos, eufáusidos (*Euphausia lucens*) y anfípodos hipéridos (*Themisto gaudichaudii*, Sabatini 2004). Por este motivo se registran grandes abundancias de especies zooplactófagas: Merluza de cola (*Macraronus magellanicus*, Whöler et al. 1997), calamares (*Illex argentinus*, *Moroteuthis ingens* y *Loligo gahi*), Nototénias (varias especies del género *Patagonotothen* siendo la más abundante *Patagonotothen ramsayi*, Brickle et al. 2006) y sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*). Las especies abundantes piscívoras de esta región son el abadejo (*Genypterus blacodes*), el bacalao austral (*Salilota australis*) y varias especies de rayas y tiburones. En el sector más cercano al talud predominan la polaca (*Micromesistius australis*), la merluza austral (*Merluccius australis*) y el granadero (*Macrourus holotrachys*).

Esta región es utilizada por un gran número de aves marinas durante su época reproductiva, entre las que se destacan el pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*), el pingüino penacho amarillo (*Eudyptes chrysocome*), el pingüino gentoo o papua (*Pygoscelis papua*), el petrel gigante (*Procellaria aequinoctialis*) y el albatros ceja negra (*Thalassarche melanophris*). No tan numerosos son los mamíferos marinos, representados por lobos (*Otaria flavescens* y *Arctocephalus australis*), elefantes marinos (*Mirounga leonina*), toninas overas (*Cephalorhynchus commersonii*) y delfines (varias especies) (Tabla 3.2)

Grupo	N=39	Abreviación	Nombre común
Zooplancton	<i>Calanus australis</i>	CO	Copépodos
	<i>Euphausia Lucens</i>	EL	Eufáusidos
	<i>Themisto gaudichaudii</i>	TG	Anfípodos
	<i>Ctenophores</i>	CT	
Bentos	<i>Peisos petrunkevitchi</i>	PP	Camarón Patagónico
	<i>Munida gregaria</i>	MG	Bogavante
Peces	<i>Mictófidus</i>	MIC	Mictófidus
	<i>Sprattus fuegensis</i>	SF	Sardina fueguina
	<i>Patagonotothen ramsayi</i>	PR	Nototenia
	<i>Engraulis anchoita</i>	EA	Anchoíta
	<i>Genypterus blacodes</i>	GB	Abadejo
	<i>Eleginops maclovinus</i>	EM	Róbalo
	<i>Odontesthes smitti</i>	OS	Pejerrey
	<i>Macroronus magellanicus</i>	MM	Merluza de cola
	<i>Merluccius hubbsi</i>	MH	Merluza común
	<i>Merluccius australis</i>	MAU	Merluza austral
	<i>Micromesistius australis</i>	MA	Polaca
	<i>Salilota australis</i>	SA	Bacalao criollo
	<i>Coelorhynchus fasciatus</i>	CF	Granadero
	<i>Stromateus brasiliensis</i>	SBR	Palometa moteada
	Tiburones	<i>Scheowsweichthys bivius</i>	SB
<i>Squalus acanthias</i>		SAC	Espineto
Salmónidos	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	OMS	Trucha arco iris
	<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	OT	Salmón chinook
	<i>Salmo trutta</i>	ST	Trucha Marrón
Cefalópodos	<i>Loligo gahi</i>	LG	Calamarete
	<i>Moroteuthis ingens</i>	MI	Calamar Moroteuthis
	<i>Illex argentinus</i>	IA	Calamar argentino
	<i>Semirroslia tenera</i>	STE	Globito tierno
	<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	ETM	Pulpo colorado
Aves marinas	<i>Eudyptes chrysocome</i>	EC	Pingüino penacho amarillo
	<i>Spheniscus magellanicus</i>	SM	Pingüino de Magallanes
	<i>Pygocelis papua</i>	PP	Pingüino papua o gentoo
	<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	PO	Biguá
	<i>Phalacrocorax gaimardi</i>	PG	Cormorán gris
	<i>Phalacrocorax atriceps</i>	PA	Cormorán imperial
	<i>Phalacrocorax magellanicus</i>	PM	Cormorán cuello negro
	<i>Thalassarche melanophris</i>	TM	Albatros ceja negra
	<i>Macronectes giganteus</i>	MG	Petrel gigante
<i>Procellaria aequinoctialis</i>	PAE	Petrel mejilla blanca	
Mamíferos	<i>Mirounga leonina</i>	ML	Elefante marino del sur
	<i>Otaria flavescens</i>	OF	Lobo marino de un pelo
	<i>Arctocephalus australis</i>	AA	Lobo marino de dos pelos
	<i>Cephalorhynchus commersonii</i>	CC	Tonina overa

Tabla 3.2. Especies más abundantes del EPPS.

### 3.3.4. Patrones espaciales de las principales presas del EPPS

En los siguientes párrafos se realiza una reseña biológica de los grupos de especies del EPPS, que de acuerdo a las preferencias tróficas de los salmónidos en otras partes del mundo, aparecen como sus principales potenciales presas: zooplancton, calamares y peces. Si bien el

número de “presas potenciales” es grande, éstas son las que además de estar disponibles en la columna de agua son muy abundantes y constituyen especies claves del EPPS. Se comparan los patrones de distribución estacional de las especies analizadas con aquéllos inferidos para los salmónidos presentes en el EPPS (Capítulo 2) a fin de generar escenarios tróficos para cada una de las tres especies.

### **Zooplankton**

La supervivencia de juveniles de salmónidos en latitudes medias y altas en el Pacífico Norte está fuertemente correlacionada con la abundancia de ciertas especies de copépodos harpacticoideos ricos en lípidos (Willette et. al 2001). La abundancia de zooplankton, en especial durante la primavera, podría entonces constituir un factor crítico para el éxito de los salmónidos anádromos en el Atlántico Sur.

En el EPPS se encuentran grandes densidades de zooplankton entre la primavera y el otoño, aumentando su biomasa total desde la primavera hasta fines del verano (Sabatini y Colombo 2001). La composición del zooplankton en esta región está dominada por unas pocas especies. Durante el verano tardío los copépodos (donde el representante más abundante es *Calanus australis* CA) constituyen un 30-40% de la biomasa mientras que la contribución de los anfípodos (*Themisto gaudichaudii* TG) y eufáusidos (*Euphausia lucens* EL) varía entre un 5-45% y un 20-30% respectivamente (Sabatini et al. 2004). Considerando su abundancia, tamaño y cercanía a la costa, las tres especies mencionadas serían las de mayor relevancia para los salmónidos en el EPPS.

*Calanus australis* CA. El copépodo CA constituye el copépodo grande más abundante en todo el año en la región, encontrándose en grandes concentraciones en la bahía Grande (Sabatini et al. 2000), en áreas cercanas a los ríos con salmónidos anádromos. Esta especie constituye una de las principales presas de la sardina fueguina, el recurso pelágico más abundante en la región (Sabatini et al. 2001). Su abundancia es mayor en cercanías de la costa y plataforma intermedia, siendo reemplazado por otras especies en aguas oceánicas o más allá del talud (Figura 3.2).

*Themisto gaudichaudii* TG. Este anfípodo constituye el anfípodo hipérido más abundante de la plataforma (Colombo y Viñas 1994). Es un carnívoro estricto que se encuentra en los primeros 100-300 metros de profundidad, realizando migraciones verticales diarias entre la superficie durante la noche y los 100-200 metros de profundidad durante el día (Lunge 2005). Forma cardúmenes que pueden alcanzar grandes densidades de hasta varios centenares de

individuos por metro cúbico (Gibbons et al. 1992). La gran abundancia y densidad, junto con su alta densidad energética (Williams y Robins 1979), son los motivos por los que constituye una de las presas preferidas por calamares, peces, aves marinas y mamíferos marinos. En las islas Kerguelen, toda la comunidad de aves utiliza este recurso (Bocher et al. 2001), constituyendo un importante vínculo entre los consumidores primarios y los depredadores tope de la cadena alimenticia. En la Plataforma Continental Argentina se estima que el consumo de anfípodos y eufáusidos solamente por parte de la merluza común, alcanza los 8 millones de toneladas (Prenski y Angelescu 1993). El rol de este anfípodo en la dieta de los peces y depredadores es mayor todavía en la plataforma al sur de los 43° S, donde es el principal ítem presa de la merluza de cola, el calamar, y de los juveniles de merluza común, abadejo y nototénias.

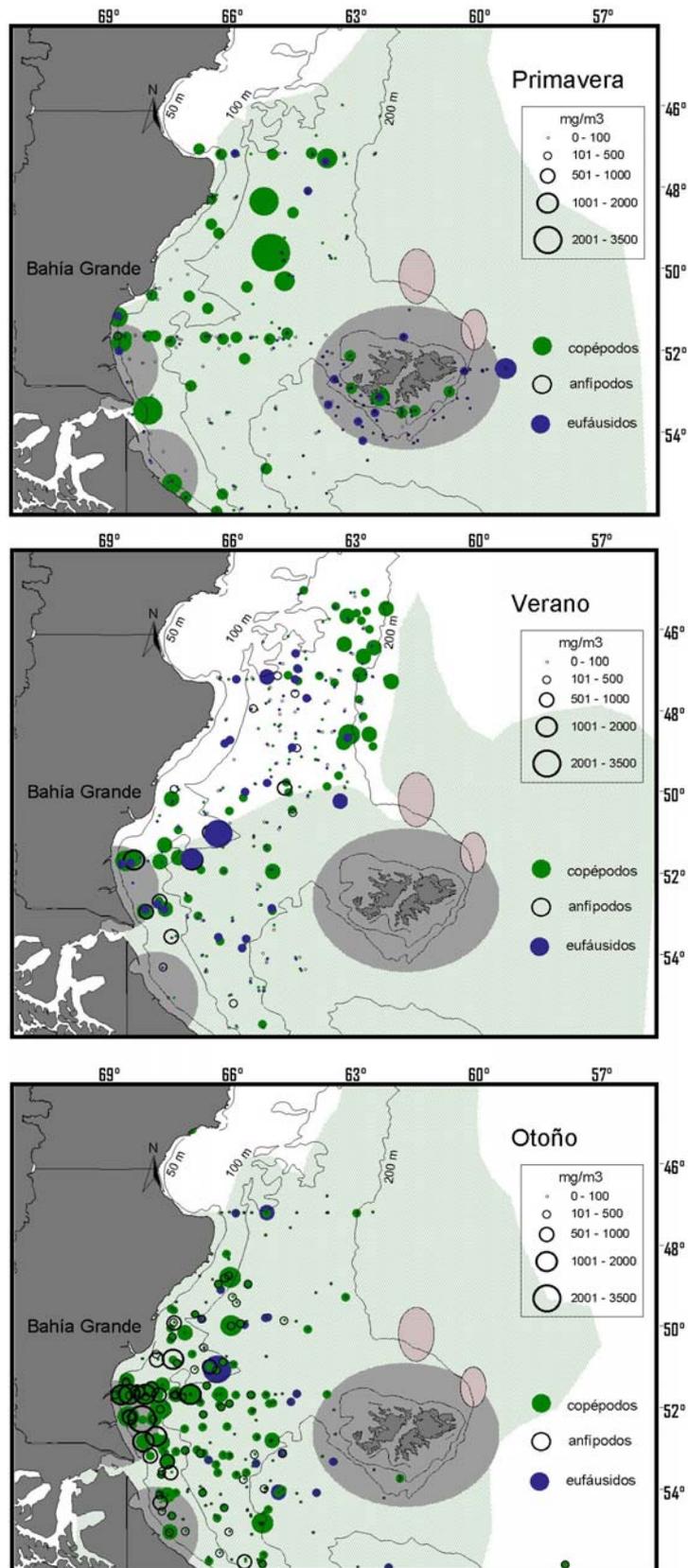


Figura 3.2. Distribución potencial de la trucha marrón (gris), de las especies “*Oncorhynchus*” (verde), y de los tres grupos principales del zooplancton en la región. En color rojizo se muestran dos sectores cercanos a Malvinas con altas concentraciones de zooplancton durante todo el año (Agnew 2002). Fuente: datos cedidos por M.Sabatini (INIDEP, Mar del Plata; 18 campañas oceanográficas) y digitalizados de Agnew (2002).

### **Dinámica espacio-temporal del zooplancton.**

*Primavera.* Al comienzo de la primavera el microzooplancton (< 5 mm formado principalmente por copépodos) domina la comunidad del zooplancton en toda la región, constituyendo del 60 al 80% de la biomasa (Figura 3.2). Al sur de la región se encuentran grandes biomásas de copépodos alcanzando picos de más de 3.500 mg/m<sup>3</sup>. Las regiones de mayores densidades se encuentran en la plataforma media en profundidades entre los 100 y 200 metros en la latitud 47° - 49° S y en aguas costeras a profundidades de 50 metros al sur del estuario del río Santa Cruz (50° S) y hasta la boca del estrecho de Magallanes (52,5° S). La biomasa de los componentes del macrozooplancton (eufáusidos y anfípodos) se encuentra en toda el área por debajo de los 100 mg/m<sup>3</sup>, exceptuando la Bahía Grande y la región al este y norte de las islas Malvinas.

Las grandes concentraciones de copépodos en la plataforma media y boca del Estrecho de Magallanes y densidades medias en las zonas costeras (Bahía Grande y costa de T. del Fuego) estarían disponibles para las poblaciones de trucha marrón de los ríos Gallegos y Grande y de las especies “*Oncorhynchus*” del río Santa Cruz. Las concentraciones medias de macrozooplancton en la Bahía Grande, se encontrarían disponibles para las especies *Oncorhynchus* del río Santa Cruz y truchas marrones del río Gallegos.

*Verano.* En el verano se mantienen las altas densidades de copépodos en la Bahía Grande pero no así las del norte de la Plataforma media (Figura 3.2). Aparecen altas concentraciones de copépodos en la región del talud al norte de las islas Malvinas. Aumenta la concentración de macrozooplancton, observándose concentraciones entre 1.000 y 2.000 mg/m<sup>3</sup> de anfípodos en la Bahía Grande y densidades similares de eufáusidos en la plataforma media a la misma latitud. Las concentraciones medias de copépodos en el talud se encuentran fuera de los rangos térmicos preferidos por las especies “*Oncorhynchus*”. La gran concentración de copépodos y macro zooplancton presente en la Bahía Grande podría ser utilizada por los juveniles de las tres especies y por los subadultos y adultos que se especialicen en alimentarse de pequeñas presas que formen cardúmenes (Wooton 1990). Salvo las dos áreas de alta concentración descritas para todo el año por Agnew (2002), no se encontraron datos de la distribución del zooplancton alrededor de las Islas Malvinas para este período.

*Otoño.* Durante el otoño el zooplancton se encuentra concentrado alrededor de la Bahía Grande. Altas concentraciones de copépodos, anfípodos y eufáusidos se observan en esta región (1,000-3,000 mg/m<sup>3</sup>). Estas presas están disponibles para juveniles y adultos de las 3 especies de salmónidos que habitan el EPPS. Ya no se observan grandes concentraciones de

zooplancton ni en la Plataforma Media ni en el Talud. Los eufáusidos son dominantes en la plataforma media pero en concentraciones menores que los anfípodos en la Bahía Grande.

### **Calamares**

De todas las especies presentes en la región se eligieron las tres más frecuentes y abundantes en este sector de la plataforma.

*Illex argentinus* IA. El calamar es una de las especies más abundantes del Mar Argentino, constituyendo la segunda pesquería en importancia, alcanzando valores de 550.000 toneladas anuales. Constituye una de las presas más importantes de aves, mamíferos y peces en la región. Es una especie nerítica oceánica que se encuentra entre los 23° S y los 54° S, siempre asociada a aguas templado frías de origen subártico particularmente de la corriente de Malvinas, siendo capturado principalmente en aguas entre 4 y 12 °C (Rodhouse et al. 1998). Se reconocen dos subunidades poblacionales: la subpoblación sudpatagónica y la subpoblación bonaerense norpatagónica (Brunetti et al. 1998). En el EPPS se encuentran únicamente juveniles o adultos que han migrado a la región para aprovechar el abundante macrozooplanton (Ivanovic y Brunetti 1994; Mouat et al. 2001) durante los meses cálidos. Esta especie modifica su distribución vertical a lo largo de su ontogenia. Las paralarvas y juveniles son epiplactónicos y al aumentar de tamaño se comportan como batipelágico.

*Loligo gahi* LG. Es el loliginido más abundante del EPPS y cumple todo su ciclo de vida en la región. Las estimaciones de los stocks de islas Malvinas alcanzan las 200.000 toneladas, mientras que en las costas patagónicas se estimaron en no más de 30.000 toneladas. Se encuentra presente desde el sur del Océano Pacífico y se extiende por el borde del talud argentino hasta la latitud 42° S. Es característico de aguas frías, asociado a temperaturas de fondo entre 5,5 y 8,5 °C, y desova en temperaturas entre 6,5 -9 °C (Arkhipkin et al. 2000). Se distribuye desde la superficie hasta los 350 metros de profundidad. Desova y muere en aguas someras, migrando los juveniles a mayores profundidades a medida que crecen (Pineda et al. 1998). Se observaron agregaciones reproductivas en las costas sudpatagónicas y alrededor de Malvinas (Arkhipkin et al. 2000). Posee dos cohortes de desovantes, una durante el otoño y la segunda durante la primavera (Patterson, 1988; Arkhipkin 2004). Posee una dieta muy similar al calamar argentino, basada en macrozooplancton. En la zona de Tierra del Fuego constituye una de las presas más importante de los mamíferos marinos costeros (Bastida y Lichtschein 1988, Clarke y Goodall 1994).

*Moroteuthis ingens* MI. Es la tercera especie más abundante del EPPS. El conocimiento de su biología es mucho menor ya que no posee interés comercial. Constituye uno de los ítems presa más abundante de los vertebrados alrededor de las Islas Malvinas y Tierra del Fuego, siendo de especial relevancia para el pingüino rey (*Aptenodytes patagonicus*) y los elefantes marinos (Jackson et al. 1998). Esta especie es muy común en profundidades cercanas a los 200 metros y aun menores (Jackson et al. 1998). Los ejemplares menores se alimentan principalmente de crustáceos del zooplancton (*EL*, *TG* y *Munida gregaria*) mientras que los ejemplares mayores predan principalmente sobre peces (Phillips et al. 2003).

### **Dinámica espacio-temporal de los calamares**

*Primavera.* Durante la primavera se observa que las grandes agregaciones de calamar *Illex* IA se encuentra fuera de la distribución de las tres especies de salmónidos anádromos (Figura 3.3). Los juveniles, comienzan en este período a migrar hacia el sur, sin alcanzar las aguas con temperaturas preferidas por los salmónidos. Por el contrario las otras dos especies de calamares serían accesibles para los salmónidos. El calamarete *Loligo gahi* LG se encuentra concentrado en la plataforma media a la latitud del Golfo San Jorge y en aguas costeras de Santa Cruz e Islas Malvinas, estando disponible para las tres especies de salmónidos en la plataforma. El calamar *Moroteuthis* MI estaría disponible como presa únicamente para las truchas marrones desovantes en los ríos de las Islas Malvinas y para los “*Oncorhynchus*” que exploren las aguas de la plataforma externa del EPPS.

*Verano.* Se encuentran grandes abundancias de calamares *illex* IA en la plataforma intermedia, entre las latitudes 46° y 49° (al sur del Golfo San Jorge hasta San Julián; Figura 3.3). A pesar de la migración hacia el sur, su distribución no se superpone con aquélla potencial de las especies “*Oncorhynchus*” y truchas marrones. Grandes concentraciones de *Loligo gahi* LG se encuentran en el borde del talud al norte de las islas Malvinas, fuera de los rangos de distribución de todos los salmónidos. Concentraciones intermedias de LG se observan en toda la plataforma media, disponibles como presas para las especies “*Oncorhynchus*”, aunque fuera del alcance de las truchas marrones. En la Bahía Grande y zonas costeras de Santa Cruz se observan concentraciones intermedias a bajas de LG disponibles para las especies *Oncorhynchus* y marrones de los ríos Grande y Gallegos. El patrón espacial de los calamares en Malvinas es el mismo que en primavera.

*Otoño.* Es el único momento en el cual se superponen la distribución del calamar argentino IA con las distribuciones potenciales de las especies de salmónidos anádromos del EPPS (Figura 3.3). En particular, esta especie estaría disponible como presa para los individuos de salmón

chinook, truchas arco iris y marrones de las islas Malvinas no desovantes. Si bien el salmón chinook es desovante de otoño, una fracción no reproductiva de la población permanece en el mar durante esta estación. Debido a su distribución preferencial en aguas de más de 80 metros de profundidad, las grandes concentraciones de IA ocurrirían fuera del rango de dispersión de las marrones de los ríos Gallegos y Grande.

Durante este período el calamarete *Loligo gahi* LG se encuentra concentrado en la Bahía Grande y plataforma intermedia desde la latitud del Sur del Golfo San Jorge hasta la latitud de la boca del Estrecho de Magallanes (46-53° S). En esta región podría ser presa del salmón chinook, la trucha marrón de los ríos Gallegos y Grande y las truchas arco iris no desovantes. Grandes densidades de puestas de LG se observaron en abril en la ría del río Gallegos (P. Barón, CENPAT, Puerto Madryn, com. pers.) evidenciando la presencia de altas densidades de adultos desovantes durante el verano-otoño en la región. El patrón espacial de los calamares en Malvinas es el mismo que en primavera, aunque en este período también se observan grandes abundancias de IA en el norte de las islas.

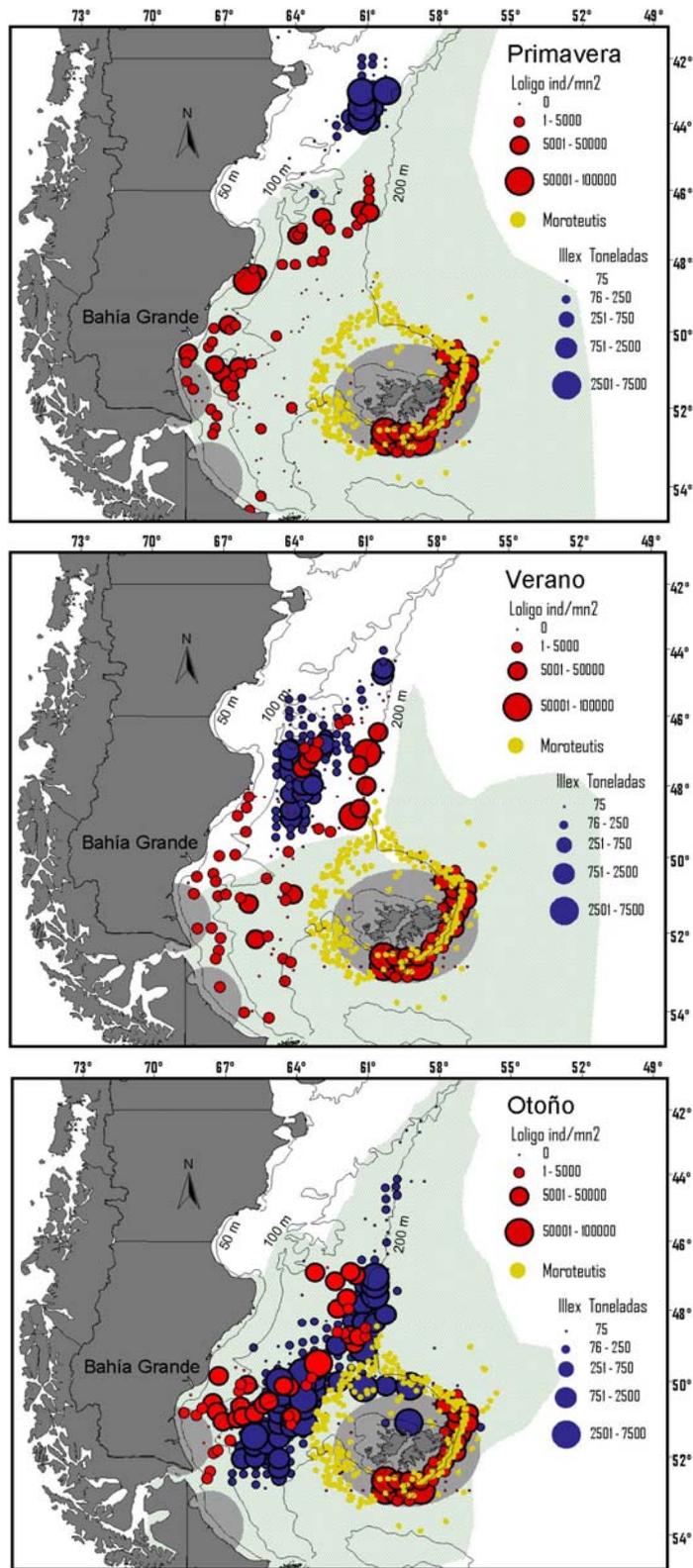


Figura 3.3. Distribución potencial de la trucha marrón (gris), de las especies “*Oncorhynchus*” (verde), y de las tres especies de calamares más abundantes. La información correspondiente al calamar *Moroteuthis* y a *Loligo gahi* en Malvinas corresponde a su presencia durante todo el año. Fuentes: calamar IA: digitalizados de figuras cedidas por N. Brunetti (INIDEP), calamar LG: Pineda (2004), Agnew et al. (1998), Jackson et al. (1998).

## **Peces**

*Sprattus fuegensis* SF. La sardina fueguina es considerada la única especie pelágica del Mar Argentino al sur de los 45° S que alcanza una biomasa considerable, estimada en 323.000 toneladas (Hansen et al. 2004). Habita en aguas someras (entre 20 y 70 metros de profundidad), en temperaturas entre 7,6 y 8,6 C° durante el otoño y entre 6,8 y 8,8 C° en primavera y en salinidades entre 32,2 y 33,4 ups. Los peces de mayor tamaño (> 70 mm) se agrupan en cardúmenes compactos que se dispersan por la noche formando capas cercanas a la superficie. Existen 2 stocks en el EPPS (Figura 3.4). El primero habita la zona costera alrededor de las Islas Malvinas y el otro stock, denominado continental, se encuentra en las costas de Santa Cruz, Tierra del Fuego y canales fueguinos. Se detectaron 2 áreas de desove, una región en las costas de las islas Malvinas y la segunda corresponde al litoral sur de Santa Cruz, Tierra del Fuego, Estrecho de Le Maire, Canal del Beagle y Canales Fueguinos. Las mayores concentraciones de desovantes se observan en las zonas cercanas al estrecho de Le Maire. Se encuentran juveniles y adultos de sardinas (entre 45 y 130 mm) solamente en el área costera al sur de los 52° y en profundidades entre 38 y 68 m (Hansen et al. 1999; Hansen et al. 2004). Los huevos, larvas y juveniles de sardina son el componente más importante del ictioplancton en la región (Ciechomski et al. 1981). Por este motivo fueron considerados por separado en este trabajo.

*Nototénias* PR. En el EPPS habitan diversas especies de nototénidos pertenecientes al género *Patagonotothen* siendo la especie más abundante el nototénido *Patagonotothen ramsayi* PR. Este conjunto incluye peces de pequeño tamaño (< 35 cm), generalmente con dieta bentónica (Laptikhovsky 2004), que constituyen uno de los principales alimentos de muchas de las especies piscívoras de la región (Whöler et al. 1997; Nyegaard et al. 2004).

*Pejerreyes* OS. Los pejerreyes son muy abundantes en aguas costeras del EPPS. Junto con el róbalo constituyen las principales especies objetivo de las pesquerías artesanales en los estuarios de los ríos con salmónidos anádromos (Torres et al. 2006). Se encuentran restringidos a no más de 5 km de la costa (Atila Gosztonyi, CENPAT, Puerto Madryn, com. pers.). Por este motivo no son mostrados en las figuras del SIG, pero sí fueron considerados como potenciales presas, particularmente de la especie más costera, la trucha marrón.

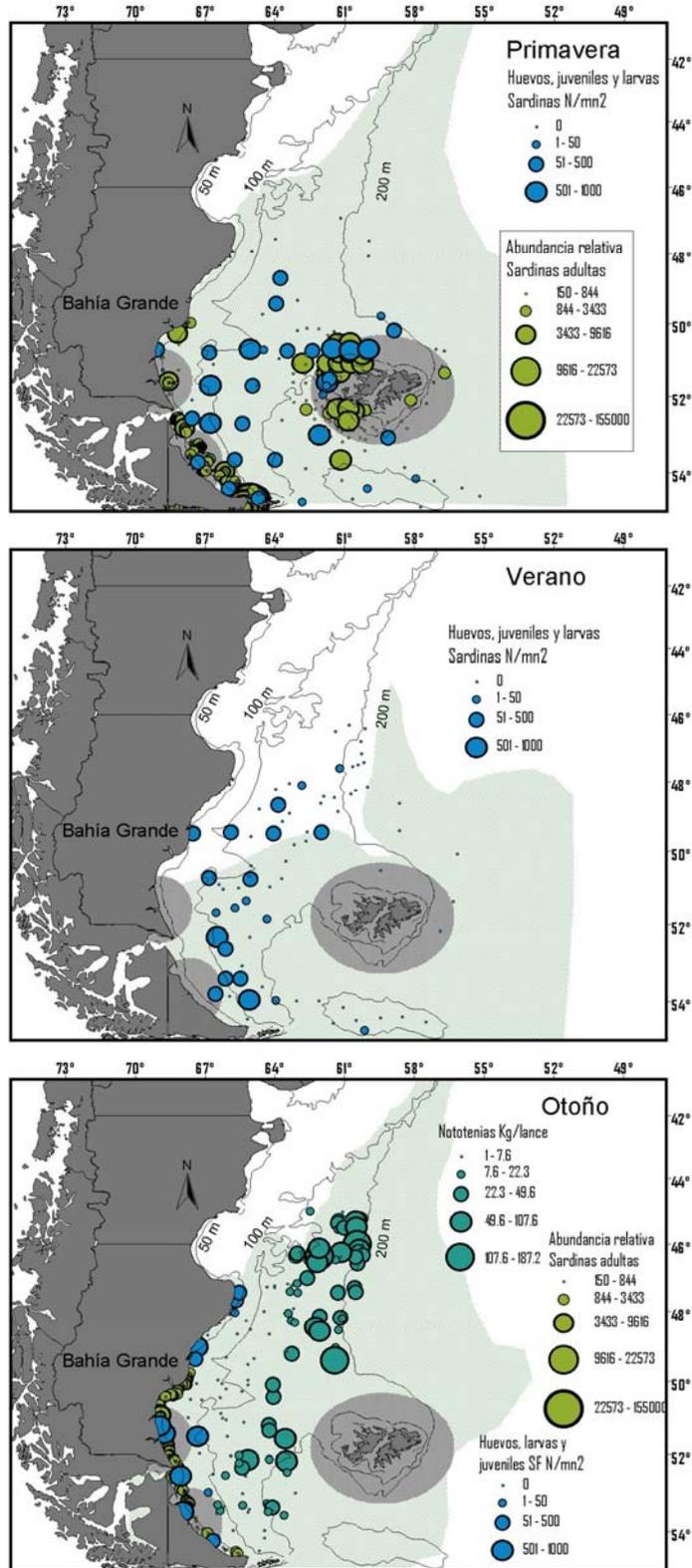


Figura 3.4. Distribución potencial de la trucha marrón (gris), de las especies “*Oncorhynchus*” (verde), de notothenias y de huevos, larvas, juveniles y adultos de sardina fueguina. Fuentes: sardina fueguina: Datos cedidos por A. Madirolas INIDEP, campañas OB1396 y H0406. Digitalizados de Sanchez et al. (1995), Agnew (2002) y Hansen et al. (1993). Notothenias: campaña austral del grupo Especies Australes del INIDEP (campaña OB-03/97).

### **Dinámica espacio-temporal de sardinas y nototénias**

*Primavera.* Durante la primavera el stock de sardina continental se encuentra concentrado en el sector costero del sur de Santa Cruz, costa Atlántica de Tierra del Fuego y extremo oriental del canal del Beagle (Figura 3.4), con grandes concentraciones de adultos alrededor de la Península Mitre y en el extremo oriental del Canal Beagle. Las grandes agregaciones del stock de las islas Malvinas se encuentran al noroeste y suroeste de la isla oeste. Todas las poblaciones de truchas marrones del EPPS tendrían acceso a áreas con altas densidades de sardina, particularmente aquellas en ríos de la costa Atlántica de T. del Fuego y ríos de la isla Oeste de Malvinas. Los salmones chinook también podrían acceder a estas agregaciones reproductivas. Las larvas y juveniles de sardina fueguina son muy abundantes en aguas de la plataforma media hasta la latitud 49° S y en aguas costeras de Malvinas, estando disponibles para los "*Oncorhynchus*" del Río Santa Cruz y para las marrones presentes en aguas costeras de Malvinas.

*Verano.* Durante el verano solamente se encontró información sobre la distribución de larvas de sardina en la Plataforma (Figura 3.4). Las mismas provienen de desoves en la costa de T. del Fuego y son arrastradas por las corrientes en dirección NO, alcanzando grandes densidades hasta la latitud 47° S. En este momento comienzan a migrar hacia aguas más costeras, con grandes concentraciones a lo largo de la isobata de 100 metros. Las larvas se encuentran fuera del alcance de las poblaciones de trucha marrón, pero disponibles para las especies del género *Oncorhynchus*.

*Otoño.* Durante el otoño, las larvas y juveniles de sardina fueguina terminaron su migración hacia aguas costeras, ubicándose en aguas de menos de 100 metros de profundidad, desde el sur del golfo San Jorge (46° S) y a lo largo de la costa hasta T. del Fuego. Se registra la mayor concentración de juveniles en la Bahía Grande y boca oriental del Estrecho de Magallanes (Figura 3.4). Tanto larvas, como juveniles y adultos de sardina fueguina se encuentran disponibles para las poblaciones de las tres especies de salmónidos del EPPS. Las nototénias se encuentran en altas concentraciones solamente en la plataforma media y áreas cercanas al talud continental, desde la latitud del Golfo San Jorge hasta un poco más al sur del Estrecho de Magallanes, fuera de las áreas potenciales de la trucha marrón y dentro del potencial rango de distribución de los *Oncorhynchus* no desovantes.

### ***3.3.5. Patrones espaciales de los principales depredadores nativos del EPPS***

Los peces de mayor tamaño, aves marinas y mamíferos marinos constituyen otros depredadores del EPPS con los cuales podrían producirse interacciones tróficas.

#### **Peces**

*Merluza de cola, bacalao criollo y abadejo.* Para este análisis se tomaron en cuenta las 3 especies de interés comercial más abundantes de peces en la región: merluza de cola (zooplánctonófaga), la más abundante en la región, y las especies piscívoras abadejo y bacalao criollo, segundos en importancia (Whöler et al. 1997). La merluza de cola se encuentra en aguas entre 3 y 13 °C de temperatura. En invierno ocupa una extensa región desde los 38° hasta los 54° S. En primavera migra hacia el sudoeste concentrándose en la plataforma media de la región del EPPS en profundidades entre los 100 y 200 m .

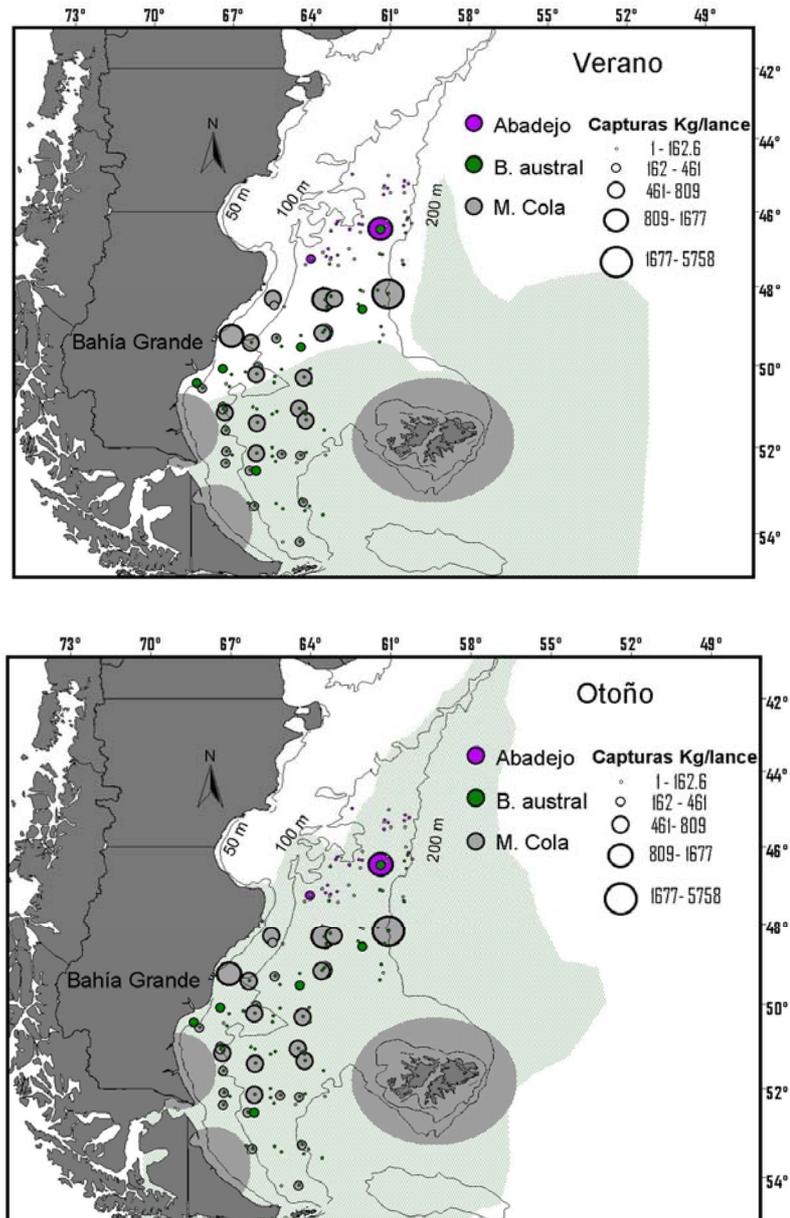


Figura 3.5. Distribución potencial de la trucha marrón (gris), de las especies “*Oncorhynchus*” (verde), merluza de cola, Bacalao austral y abadejo. Datos cedidos por el grupo de Especies Australes del INIDEP (campaña OB-03/97).

El Bacalao criollo se captura en temperaturas entre 4 y 13 °C de temperatura y se alimenta de peces, calamares y elementos del bentos. El abadejo es principalmente piscívoro. Los juveniles permanecen en aguas costeras siendo abundantes en el Golfo San Jorge. Los adultos habitan principalmente cañadones submarinos (Cousseau y Perrota 2000). Las tres especies realizan desplazamientos verticales diarios en la columna de agua.

### Dinámica espacio-temporal del abadejo, merluza de cola y bacalao austral

Los relevamientos del INIDEP de las especies de peces de interés comercial presentes en el EPPS se realizan durante el verano-otoño, momento en el cual se encuentran concentradas en

la región. Por este motivo no se posee información de la distribución de estas especies durante la primavera (Figura 3.5).

*Verano.* Durante el verano se observan grandes concentraciones de merluza de cola en toda la región, desde aguas someras y hasta las proximidades del talud, en las latitudes entre Puerto Deseado (47° S) y la boca del Estrecho de Magallanes (42,5° S) (Figura 3.5). El solapamiento entre la merluza de cola y el área de distribución potencial de las especies *Oncorhynchus* se observa sobre la plataforma al sur de los 51° S. No se observa solapamiento entre las áreas de potencial distribución de la trucha marrón y las tres especies consideradas. El abadejo se encuentra en grandes concentraciones solamente en la plataforma intermedia y cercana al talud en la latitud del Golfo San Jorge. Estando durante este período fuera de las áreas potenciales de distribución de todas las especies de salmónidos.

*Otoño.* La distribución de las especies de peces de interés comercial es la misma que la presentada para el verano ya que la información obtenida corresponde al período verano-otoño (Figura 3.5). Se muestra esta figura nada más que para observar el solapamiento dado el cambio en el rango de distribución de los salmónidos con el enfriamiento de las aguas de la plataforma. Durante este período la distribución potencial de los salmónidos *Oncorhynchus* en el mar se superpone con el área de distribución de las tres especies consideradas en este análisis.

#### **Aves marinas.**

*Pinguinos y cormoranes.* Un total de 1.631.777 parejas de las especies de aves marinas más abundantes nidifican en el EPPS (Tabla 3.3), incluyendo especies que forrajean cerca de la costa o costeras (cormoranes: PA y PM), otras que exploran la plataforma costera y media (pingüinos: EC, SM y PP) y especies migradoras de grandes distancias (albatros: TM). Se reconocen tres períodos en el ciclo anual de las aves marinas que afectan sus rangos de dispersión en el mar: no reproductivo, incubación de huevos y alimentación de los pichones. Los dos últimos períodos son particularmente relevantes para esta Tesis, ya que ocurren durante la primavera y el verano, cuando las aves forrajean desde las colonias en el área de interés (Boersma 2008a).

Región	EC	SM	PP	PA	PM	TM
Costa de Santa Cruz	180	315.515		19.238	1.513	
T.del Fuego e I. de Estados	174.000	120.919		16.485	2.191	
Islas Malvinas	297.000	100.000	65.000	60.000	60.000	39.9416
TOTAL	471.500	536.434	65.000	95.723	63.704	39.9416

Tabla 3.3. Abundancias de parejas en las colonias de aves en el EPPS. Las especies son EC pingüino penacho amarillo, SM pingüino de Magallanes, PP pingüino papúa, PA cormorán imperial, PM cormorán roquero y TM albatros ceja negra. Tomados de: Yorio et al. (1998), Raya Rey (2005), Berrow et al. (2000) y <http://www.falklandsconservation.com/penguins/penguins.html>.

*Pingüinos*. En esta Tesis se propone a los pingüinos como modelo para estudiar la ecología trófica de los salmónidos en el mar. Se prestó especial atención a su distribución, dieta y comportamiento alimenticio debido a su similitud con los salmónidos: ambos son depredadores visuales diurnos que se alimentan principalmente en los primeros 50 metros de la columna de agua de especies pelágicas, poseen tamaños similares y son excelentes nadadores que puede desplazarse hasta 100 km/día (Burgner 1992; Boersma 2008b). Además, las áreas de forrajeo y comportamiento durante el buceo han sido descritos con gran detalle mediante el uso de la tecnología de rastreo satelital y de navegación por compás (Stokes et al. 1998) y su dieta ha sido caracterizada mediante técnicas directas (Frere et al 1996, Wilson et al. 2005). Incluso, debido a las propiedades antes descritas, los pingüinos han sido postulados como especies “centinelas de los ecosistemas marinos” (Boersma 2008a). Considerando estas ideas, los pingüinos pueden ser utilizados para interpretar distintos aspectos de la ecología trófica de los salmónidos en el mar.

*Pingüino de Magallanes* PM. Es la especie de pingüino más abundante en la región y en el continente, con un poco más de medio millón de parejas que reproducen en las costas e islas del EPPS (Tabla 3.3). Es un pingüino de talla media (3,6 kg, Frere 1995), que se alimenta principalmente de peces pelágicos (Wilson et al. 2007) y su dieta varía en un gradiente latitudinal (Wilson et al. 2005). Los viajes de alimentación durante la incubación son más extensos y largos que los realizados durante la alimentación de pichones, los cuales rara vez duran más de un par de días (Walter y Boersma 2003). Raramente bucean a más de 70 metros de profundidad (Tabla 3.4). La distancia a la que forrajean de la colonia varía mucho entre colonias (rango 5-400 km) siendo las presentes en las islas Malvinas las que realizan los viajes mas cortos y las colonias del norte de su distribución los viajes más largos.

*Pingüino penacho amarillo* EC: Es la segunda especie en importancia considerando su abundancia en el EPPS, con un poco menos de medio millón de parejas (Tabla 3.3). Las colonias más numerosas se encuentran en las islas Malvinas (Putz et al. 2003) y en segundo lugar en la Isla de los Estados (Raya Rey 2005). Existe una pequeña colonia en las cercanías de Puerto Deseado, la más septentrional de su distribución. Es un poco más chico que el pingüino de Magallanes, con un peso promedio de 2,5 kg (Raya Rey 2005). Se alimenta de macrozooplancton (crustáceos) y en menor medida peces y calamares (Clausen y Putz 2002, Schiavini y Raya Rey 2004, Raya Rey 2005). De las 4 especies de pingüinos que habitan el EPPS, es la especie más macrozooplanctófaga (Putz et al. 2001). Se alimenta cerca de las colonias en profundidades no mayores a los 100 metros, la mayor parte del tiempo entre 15 y

20 metros de profundidad (Cherel et al. 1999, Tabla 3.4). La profundidad media de los buceos es de 28,9 metros y la máxima registrada es de 113 m (Schiavini y Raya Rey 2004). Durante la época de alimentación de pichones las distancia a las áreas de alimentación son mucho menores que en el caso de los pingüinos de Magallanes (8,2 -6,2 km. con máximos 16,4-20,2 km.)

*Pingüino Papua* PP. Es la tercera especie en abundancia del EPPS. En la región nidifica en 80 colonias distribuidas en las costas de las Islas Malvinas. De las especies más abundantes del EPPS, el pingüino papúa es el de mayor tamaño, pesando entre 5 y 6,2 kg, siendo además el más piscívoro (Putz et al. 2001; Clausen y Putz 2002). Es la especie que se alimenta más cerca de la costa (Tabla 3.4). Algunos autores la han definido como “sedentaria” ya que raramente se observa en aguas alejadas de la costa (Clausen y Putz 2003).

Especie	Media máxima (m)	Máxima (m)	Distancia media a la colonia (km.)	Lugar	cita
P. Magallanes		50		Plataforma RN y BA	3
P. Magallanes			160#	San Lorenzo	7
P. Magallanes	11,78	91		P Tombo	4
P. Magallanes			67/360#	C. dos Bahías	6, 7
P. Magallanes			73	P. Deseado	6
P. Magallanes			79/260#	San Julián	6, 7
P. Magallanes			43	Monte León	6
P. Magallanes			140#	Cabo Vírgenes	7
P. Magallanes	16,5	91		Isla Magdalena	4
P. Magallanes	14,9	91		Seno Otoway	4
P. Magallanes			13-21/130#	Malvinas	5, 7
P. Penacho amarillo			<10 y >100	Malvinas	5
P. Penacho amarillo	28,9	113	27,8/59,9*	Isla de los Estados	1
P. Penacho amarillo	21,4	93		Malvinas	2
Papua	34,7	104	4-7	Malvinas, Antártida	5, 8

Tabla 3.4. Profundidades de buceo (media y máxima) y distancias a las áreas de forrajeo de las tres especies de pingüinos más abundantes del EPPS. 1) Schiavini y Raya Rey (2004), 2) Putz et al. (2006), 3) Stokes et al. (1998), 4) Walkers y Boersma (2003), 5) Boersma et al. (2002), 6) Boersma et al. (2008b), 7) Wilson et al. (2005), 8) Wilson et al. (1996). \*primer valor viajes diarios, segundo que incluyen mas de un día. # Media de la máxima de distancia a la colonia.

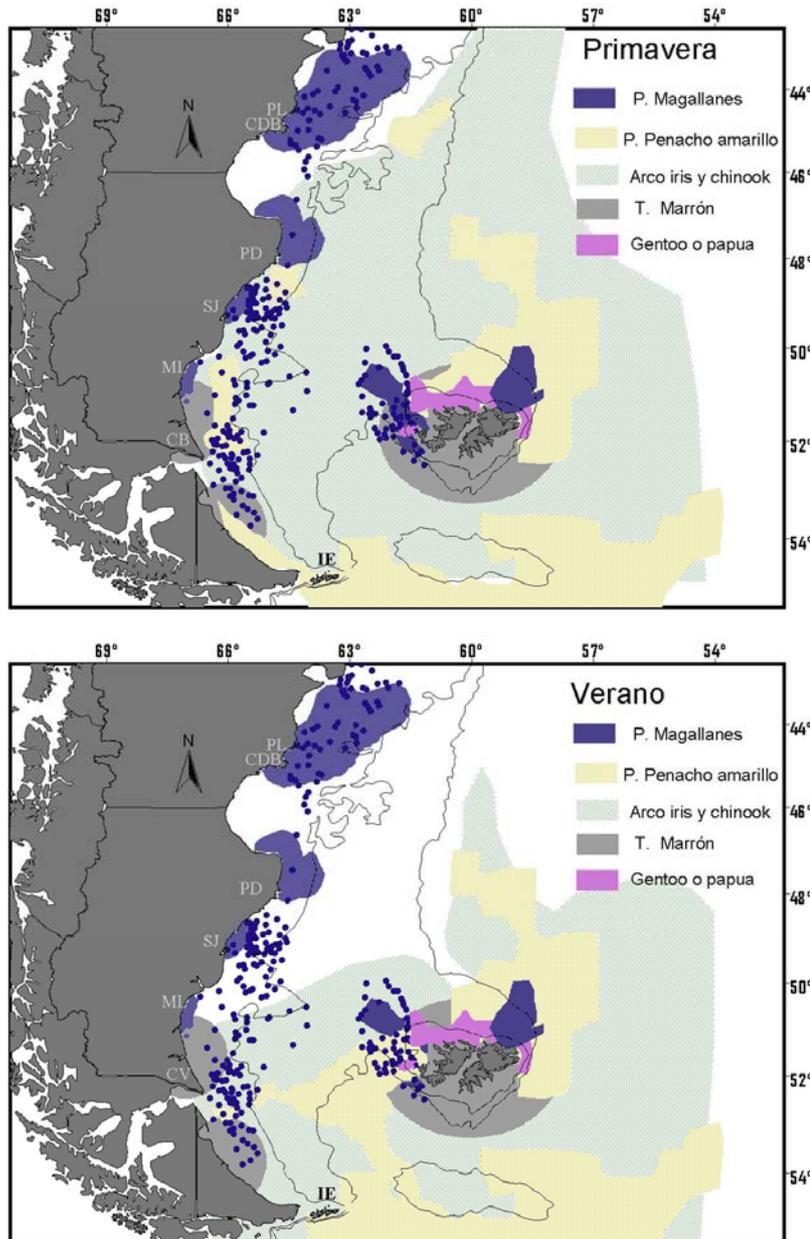


Figura 3.6. Distribución potencial de la trucha marrón (gris), de las especies “*Oncorhynchus*” (verde) y áreas de forrajeo de las tres especies de pingüinos más abundantes del EPPS. Las abreviaturas muestran las posiciones de las siguientes colonias PL Punta Lobería, CDB Cabo dos Bahías, PD Puerto Deseado, SJ San Julián, ML Monte León, CV Cabo Vírgenes, IE Isla de los Estados. Las referencias corresponden a: pingüino de Magallanes: Boersma et al. (2008b), Wilson et al. (2005), Boersma et al. (2002), Putz et al. (2002a) pingüino penacho amarillo: Putz et al. (2002b), Boersma et al. (2002), Putz et al. (2006), Pingüino papua: Boersma et al. (2002), Clausen y Putz (2003).

### Dinámica espacio-temporal de los pingüinos

Todas las colonias de pingüino de Magallanes SM del norte de su distribución (Golfo San Jorge y hacia el norte del mismo) utilizan, tanto en primavera como verano, áreas fuera del EPPS por lo que fueron descartadas en los análisis de los capítulos siguientes.

*Primavera.* Durante este período los pingüinos SM de la costa de Santa Cruz se alimentan cerca de las colonias, en el área comprendida entre la costa y la isobata de 100 metros. Algunos pingüinos de penacho amarillo EC de las islas Malvinas también utilizan esta región durante el invierno previo a la reproducción. Los pingüinos de las colonias de las tres especies (SM, EC, PP) que nidifican en las islas Malvinas son los que se alimentan más cerca de las colonias, alimentándose todos dentro del rango de los 100 km de la costa, con excepción de los EC en sus viajes largos de forrajeo. Los EC de la Isla de los Estados utilizan dos regiones para alimentarse, una hacia el noroeste en la costa atlántica de la isla de Tierra del Fuego y otra hacia el sur en aguas provenientes del pasaje de Drake. La distribución potencial de los salmónidos *Oncorhynchus* durante este período se superpone con las áreas de forrajeo de las tres especies de pingüinos consideradas en este análisis. El área de potencial dispersión de las truchas marrones del río Gallegos se superpone con las áreas de forrajeo de los SM de las colonias de Cabo Vírgenes y Monte León y con las áreas de forrajeo de los EC de las islas Malvinas en sus viajes largos. Las truchas marrones del río Grande se alimentarían en las mismas aguas que los SM de Cabo Vírgenes y que los pingüinos EC que nidifican en la isla de los Estados. En las islas Malvinas la distribución potencial de las truchas marrones se solapa con las áreas de forrajeo de las tres especies de pingüinos más abundantes.

*Verano.* Las temperaturas preferidas por los salmónidos *Oncorhynchus* se superponen únicamente con las áreas de forrajeo de las colonias de pingüinos al sur de la colonia de Monte León en el continente, islas de Tierra del Fuego, de los Estados y Malvinas. Las truchas marrones de los ríos Gallegos y Grande se alimentarían en las mismas áreas que los pingüinos SM de la colonia de Cabo Vírgenes y las truchas del río Gallegos podrían utilizar la misma área que los SM de Monte León. Al igual que durante la primavera, el solapamiento entre las truchas marrones y las tres especies de pingüinos de las islas Malvinas es total. El sector apto para los salmónidos *Oncorhynchus* de la corriente de Malvinas se solapa con el área de forrajeo de los EC de las islas Malvinas. Los EC de la isla de los Estados utilizan aguas de la corriente circumpolar y alrededor del banco Burdwood, alimentándose fuera del área definida para el EPPS, pero en un área que podría ser utilizada por los salmónidos *Oncorhynchus*.

*Cormoranes.* De las 4 especies de cormoranes que habitan el EPPS el cormorán Imperial (PA) es el más numeroso y es la especie que explora aguas más alejadas de la costa. Se alimentan en un radio de 30 km de la colonia, principalmente de peces y algunos recursos bentónicos (Punta et al. 1993; Malacalza et al. 1994; Gosztonyi y Kuba 1998). El Cormorán Cuello

Negro (PM) es el segundo en abundancia. Se alimenta en un área de 10 km radio de la colonia y posee hábitos tróficos similares al cormorán imperial, pero con mayor incidencia de presas bentónicas (Malacalza et al. 1997, Punta et al. 1993, Punta et al. 2003, Sapoznikov 2006). Por ser especies más costeras, no se muestran en las imágenes del SIG.

### **Mamíferos marinos**

Los mamíferos marinos más numerosos en el área son el lobo marino de uno y dos pelos, la tonina overa, y dos o tres especies de delfines (Campagna et al. 2005). Aproximadamente 70.000 lobos marinos de un pelo se distribuyen en cuarenta agrupaciones reproductivas a lo largo de la costa de toda la Patagonia. Existen 3 colonias en la costa argentina dentro del EPPS (Muller 2004). Menos numerosos son los lobos de dos pelos, con una población aproximada de 20.000 animales que se reproducen en unas pocas islas de la costa patagónica (Campagna et al. 2005). Son depredadores que exploran aguas costeras, de la plataforma media y del talud, donde se alimentan principalmente de calamares y peces. En la región de Malvinas se desplazan dentro de un radio de 45km de la colonia (viajes máximos de hasta 150km) entre la superficie y profundidades de hasta 250 metros, alimentándose principalmente del calamarete *Loligo gahi* (Thompson et al. 1998).

La tonina overa se distribuye en aguas costeras a lo largo de la costa, con una mayor concentración en rías y estuarios y máxima densidad en el Estrecho de Magallanes (Lescrauwaet et al. 2000). La dieta descrita para la zona costera de Tierra del Fuego está dominada por la sardina fueguina (*Sprattus fuegensis*), el pejerrey (*Odontesthes nigricans*), la merluza de cola (*Macraronus magellanicus*), el calamar (*Loligo gahi*) y otras especies de crustáceos (Crespo et al. sin año). Si bien no se encontraron trabajos que describan los patrones espacio-temporales de uso del mar por parte de estas especies en el EPPS, su comportamiento trófico es similar a aquél de los salmónidos.

## **3.4. Discusión y conclusiones**

El análisis espacio-temporal realizado en este capítulo permitió tanto identificar como descartar potenciales presas y otros depredadores con los cuales podrían existir interacciones tróficas con los salmónidos introducidos. Si bien el hecho que dos especies coexistan en la misma región no implica la ocurrencia de interacciones tróficas, el hecho de no coexistir sí descarta la posibilidad de una interacción. El análisis presentado en este capítulo fue relevante

para determinar las especies con las cuales los salmónidos compartirían su distribución y descartar aquellas que utilizan regiones diferentes.

La importancia de la Bahía Grande y las aguas alrededor de Malvinas como zonas de cría para los juveniles de salmónidos anádromos queda destacada a lo largo de todo el período estudiado (Tablas 3.5 y 3.6). En estas regiones se detectan grandes cantidades de meso y macro zooplancton y larvas de sardinas, los principales candidatos como ítems presas de los juveniles de las tres especies de salmónidos. La tasa de crecimiento durante los primeros estadios en el mar está fuertemente ligada con la supervivencia de los mismos (Quinn 2002), por lo que esto podría ser un factor importante en determinar el éxito de estas poblaciones. Los anfípodos y eufáusidos de mayor tamaño, además de ser importantes para el rápido crecimiento de los juveniles, podrían constituir una fracción importante en la dieta de los adultos en esta región.

El análisis de SIG también permitió identificar al calamarete *Loligo* como presa potencial relevante para los salmónidos ya que, a diferencia del calamar *Illex*, desarrolla todo su ciclo de vida en la región, estando presente durante todo el año. Además desova en aguas costeras, estando disponible para las especies o individuos que no se alejen de los estuarios. Por el contrario, las grandes concentraciones de calamar *Illex* se encuentran en aguas de más de 80 metros de profundidad y su distribución solamente se solapa con la de los salmónidos *Oncorhynchus* en otoño, estando disponibles sólo para aquellos peces que permanezcan durante el otoño en el mar (Tabla 3.5).

	Presas		
	Primavera	Verano	Otoño
Especies “Onchorhynchus”	Larvas y juveniles sardina Calamarete LG Meso y macro zooplancton	Larvas y juveniles sardina Calamarete LG Meso y macro zooplancton	Larvas, juveniles y adultos sardina Nototénias Calamarete LG Illex IA Meso y macro zooplancton
Trucha Marrón	Larvas, juveniles y adultos sardina Calamarete LG Meso y macro zooplancton Pejerrey	Adultos sardina Calamarete LG pejerrey	Adultos sardina Calamarete LG Illex IA (en islas Malvinas) pejerrey

Tabla 3.5. Resumen del solapamiento espacial entre potenciales presas del EPPS y la distribución potencial de los salmónidos anádromos que lo habitan.

Este análisis también permitió asociar las potenciales áreas de distribución de la trucha marrón con la presencia de sardina fueguina adultas: durante todo el período estudiado, tanto en las poblaciones del continente y T. del Fuego como en las de las islas Malvinas, las áreas

de dispersión de las truchas marrones se solaparon con la de los adultos de sardinas fueguinas. Por el contrario, las sardinas adultas o de mayor tamaño se encontrarían en abundancia cerca del río Santa Cruz, lugar de desove de las especies *Oncorhynchus*, solamente durante el otoño. Las larvas y juveniles de esta especie se encuentran disponibles en abundancia solamente durante la primavera para las truchas marrones, mientras que para las especies *Oncorhynchus* podría ser un recurso importante a lo largo de todo el período estudiado.

Por ser especie muy costera, que no se aleja más de 5 km de la costa, el pejerrey no fue incluido en el análisis espacial, pero podría ser presa de las tres especies en áreas cercanas a la costa.

Mes/especie	Invierno			Primavera			Verano			Otoño		
	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6
Trucha arco iris			■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Trucha marrón								■	■	■	■	■
Salmón chinook												
P. Magallanes												
P. penacho amarillo												
P. Papua												
M. Cola												■
Bacalao Criollo												
Sardina fueguina	?	?									?	?
Pejerrey	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Calamar IA												
Calamarete LG	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■	■
Calamar MI												
Eufáusidos EL												
Anfipodos TG												
Copépodos CA												

Tabla 3.6. Solapamiento temporal de las 3 especies de salmónidos (gris oscuro) con los depredadores (negro) y presas (gris claro) más abundantes del EPPS. Las ausencias pueden deberse a que los animales migran a otras regiones como el pingüino de Magallanes, la merluza de cola o calamar, o debido a bajas densidades como puede ser el zooplancton. El color más claro en algunos meses de las truchas marrón y arco iris indica que sólo una fracción de la población (los no desovantes) permanece en el mar.

En el caso de las aves marinas, se pudieron identificar las colonias particulares de las tres especies de pingüinos con mayor solapamiento en su rango de forrajeo con los salmónidos. El pingüino de Magallanes de las colonias presentes más al sur del EPPS (ML, CB, IE e IM ver Figura 3.6) y el pingüino papúa de las islas Malvinas podrían interactuar con las tres especies de salmónidos que se alimenten de peces. El pingüino penacho amarillo, con dieta más macrozooplantófaga, podría interactuar con los juveniles de las tres especies de salmónidos y con los adultos que utilicen los mismos recursos.

# Capítulo 4. Relaciones tróficas de los salmónidos introducidos en la Plataforma Patagónica Austral

## 4.1. Introducción

En el capítulo anterior se construyeron escenarios tróficos para cada una de las tres especies de salmónidos anádromos presentes en aguas atlánticas, identificando las presas más probables dentro del ensamble comunitario del EPPS. Para ello se tomaron en cuenta los patrones espacio-temporales de uso y los ciclos de vida de las especies más relevantes del ecosistema.

A pesar de la alta productividad de la región austral de la Plataforma Argentina y de su importancia ambiental y pesquera (Rivas et. al 2006), existen pocos trabajos que analicen las relaciones tróficas y flujos de energía en este ecosistema desde un punto de vista integral. Las descripciones existentes se limitan a las especies de interés comercial pesquero (Whöler et. al 1997; Ivanovic y Brunetti 1994) o relevantes desde el punto de vista de la conservación (Wilson et al. 2005, Millones et al. 2008). Por otra parte, la identificación de las relaciones tróficas de los salmónidos dentro del ensamble de especies y la interpretación de sus potenciales efectos requiere de una descripción de la estructura de la trama trófica de este ecosistema. Un trabajo de semejante envergadura requeriría un enorme esfuerzo utilizando herramientas tradicionales, tales como el análisis de contenidos estomacales, análisis inmunológicos o la utilización de radiomarcadores (Michener y Chell 1994). En los últimos 20 años el análisis de isótopos estables (AIE) ha sido una poderosa herramienta para este tipo de análisis, siendo la colección de las muestras algo sencillo y existiendo cada vez más laboratorios preparados para este tipo de análisis.

La medición de la proporción de isótopos estables de carbono ( $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ;  $\delta^{13}\text{C}$ ) y nitrógeno ( $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ ;  $\delta^{15}\text{N}$ ) ha tenido especial relevancia en la comprensión de los flujos de energía de las redes tróficas acuáticas. La proporción del isótopo estable del N se enriquece en cada nivel trófico, permitiendo estimar la posición trófica relativa de distintos integrantes de un ensamble de especies (Cabana y Rasmussen 1994). Debido a su pequeño fraccionamiento isotópico entre depredador y presa, el isótopo estable del carbono sirve para identificar distintas fuentes de C o de energía.

El AIE ha sido ampliamente utilizada para el estudio y comprensión de las redes tróficas (Van Der Zanden et al. 1997) e inclusive para estimar la importancia relativa de distintos ítems presa en estudios de dieta (Phillips y Gregg 2003). En particular, han sido relevante en estudios ecológicos de salmones (Satterfield y Finney 2002; Schindler et al. 2003), y mamíferos y aves marinas (Hobson et al. 1996; Forero et al. 2002). Distintos autores destacan la utilidad del AIE para estimar el solapamiento trófico de varias especies de salmónidos en el Pacífico Norte (e.g., Welch y Parson 1993, Satterfield y Finney 2002). En ecosistemas de agua dulce de Patagonia, el AIE ha sido utilizado para verificar la existencia de anadromía en una población recientemente descubierta de salmón chinook (Ciancio et al. 2005) y para caracterizar los perfiles isotópicos de distintas poblaciones de truchas con historias de vida mixtas anádromas/residentes (Ciancio et al. 2008b). El AIE también ha sido utilizado en estudios de las relaciones tróficas de aves en la Plataforma Continental (Forero et al. 2004), mamíferos marinos (Lewis et al. 2006) e invertebrados marinos (Botto et al. 2006).

En este capítulo se utiliza el AIE para describir las relaciones tróficas de los salmónidos en el marco de un análisis integral del ensamble de especies del EPPS. Los objetivos particulares del capítulo son:

- Describir la dieta marina de los salmónidos capturados en el EPPS.
- Mediante el uso de AIE describir la red trófica del EPPS, incluyendo las especies más relevantes y los salmónidos.
- Estimar mediante el uso de modelos mixtos, las dietas más probables de las tres especies de salmónidos presentes en el EPPS.
- Integrar la información generada en este capítulo con los resultados de los Capítulos 2 y 3 para realizar un diagnóstico del estatus trófico de las tres especies de salmónidos presentes en el EPPS.

## **4.2. Métodos**

### ***4.2.1. Descripción de la dieta de salmónidos capturados en el EPPS***

A partir de la campaña de difusión de capturas incidentales de salmónidos por parte de pescadores deportivos y comerciales en el EPPS (Capítulo 2) se recolectaron estómagos de 10 truchas arco iris y 19 salmones chinook. Los estómagos fueron conservados en formol, los

ítems fueron identificados y pesados. Los resultados se expresan como porcentaje de la masa total de alimento consumido.

#### ***4.2.2. Área de estudio y colección de muestras para el AIE.***

En total se procesaron 341 muestras correspondientes a 39 especies de zooplancton, peces, cefalópodos, aves marinas y mamíferos marinos provenientes de toda la región correspondiente al EPPS (Figura 4.1, Tabla 4.1). Las muestras fueron tomadas por pescadores comerciales de arrastre de fondo, de palangre, artesanales costeros y durante las campañas de investigación del grupo especies australes del INIDEP en los años 2001-2006. Las muestras de zooplancton (eufáusidos, anfipodos, ctenóforos, mictófidos y copépodos) fueron tomadas de contenidos estomacales de peces y de muestras de red de zooplancton. Las muestras de aves marinas fueron tomadas de pichones muertos recogidos en colonias de la costa de Santa Cruz y de petreles y albatros adultos capturados incidentalmente por la flota pesquera de palangre que opera en el EPPS. El análisis se concentró en los pichones debido a que los mismos integran la dieta de los adultos durante el período de cría. Las muestras de salmones chinook fueron obtenidas de peces capturados con redes agallares en el río Caterina ubicado en el Parque Nacional Los Glaciares (para detalles ver Ciancio et al. 2005) y de peces capturados por la flota pesquera en la Plataforma en el período 2002-2004. Las truchas marrones anádromas fueron capturadas en el río Gallegos en 2004-2005 y en el río Grande durante el 2006 por pescadores deportivos (Figura 4.1). Las truchas arco iris fueron capturadas utilizando redes agalleras o por pescadores deportivos del río Santa Cruz durante los años 2001-2005.

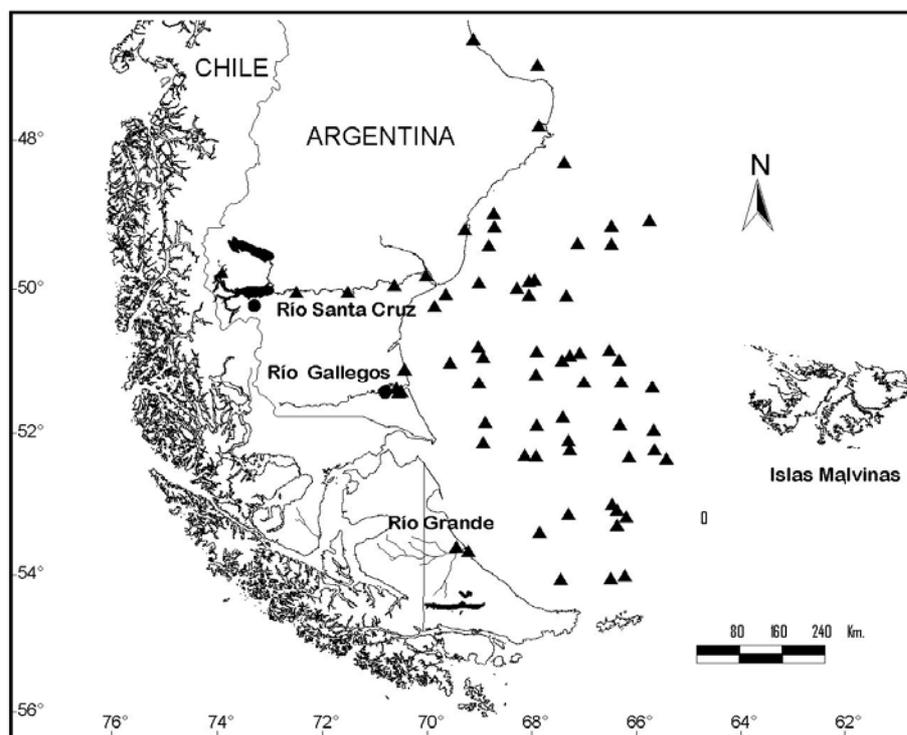


Figura 4.1. Área donde fueron tomadas las muestras para el AIE (triángulos). Un mismo triángulo puede representar varios ejemplares y especies.

#### 4.2.3. Análisis de isótopos estables (AIE).

Los IE son elementos que difieren únicamente en su masa atómica. Su concentración se mide con un espectrómetro de masas, estimándose la proporción del isótopo pesado respecto a un estándar (Lajtha y Michener 1994). La concentración se expresa como una *proporción del isótopo estable* ( $\delta$ ), definido como desvío en partes por mil (‰) de la correspondiente al material estándar (caliza marina fósil Pee Dee Belemnite para el  $^{13}\text{C}$  y  $\text{N}_2$  atmosférico para el  $^{15}\text{N}$ ). El  $\delta$  se expresa como:

$$\delta^{13}\text{C} \text{ o } \delta^{15}\text{N} = ((R_{\text{muestra}}/R_{\text{estándar}}) - 1) \times 1000.$$

Cuando una muestra posee mayor concentración del isótopo estable se dice que está “*enriquecida*”. Cuando posee una menor concentración está “*deprimida*”. Se denomina *fraccionamiento trófico* al enriquecimiento en los valores del isótopo entre una presa y su depredador, el cual se expresa en partes por mil (‰).

Para este análisis se colectaron individuos enteros en el caso de especies pequeñas (i.e. anfípodos), músculo dorsal en ejemplares de peces grandes, y músculo pectoral de aves marinas. Se eligió el músculo como tejido a muestrear ya que su “memoria isotópica” es similar a la del período de interés (del orden de meses, Phillips y Eldrige 2006). El músculo

fue congelado y transportado hasta el laboratorio, donde fue secado a 60 °C hasta llegar a peso constante. Luego fue molido hasta obtenerse un polvo fino y la muestra pesada fue enviada al laboratorio para su análisis (Stable Isotope Facility, University of California, Davis, EEUU). En el caso de los crustáceos pequeños, se extrajeron los carbonatos con HCl. Todas las muestras fueron analizadas para determinar el contenido de C y N y las marcas de isótopos estables de C y N.

### **El análisis de la red trófica.**

Para estimar el nivel trófico correspondiente a cada una de las especies estudiadas, se consideró a los eufáusidos (*Eufausia lucens*) como especie basal, ya que presentaron el valor de  $\delta^{15}\text{N}$  más bajo de todas las especies muestreadas. Este grupo es reconocido como omnívoro, pero bajo condiciones de alta densidad de fitoplancton, su dieta se compone exclusivamente del mismo (Gibbons et al. 1991). Debido a lo antes expuesto, se los consideró como consumidores de fitoplancton (nivel trófico 2). El nivel trófico de cada una de las otras especies se calculó entonces en función de su enriquecimiento isotópico respecto a los eufáusidos. De todas maneras, y reconociendo la incertidumbre del nivel trófico de este grupo, los niveles tróficos estimados deben ser considerados como relativos y no como valores absolutos.

Utilizando el valor medio de fraccionamiento trófico (FT) para el  $^{15}\text{N}$  de carnívoros marinos (3.4 ‰) y de herbívoros (2.52 ‰) (Van Der Zanden y Rasmussen 2001), se estimó el nivel trófico (NT) de cada especie analizada mediante la siguiente ecuación:

$$\text{NT}_{\text{especie}} = ((\delta^{15}\text{N}_{\text{especie}} - \delta^{15}\text{N}_{\text{eufáusido}}) / \text{FT}) + 2$$

Para caracterizar las relaciones tróficas entre todas las especies incluidas se aplicó un análisis de cluster, utilizando como variables la medias de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  para cada especie. Para asegurar la robustez y generalidad de los resultados, se excluyeron del análisis aquellas especies representadas por pocos ejemplares ( $N < 3$ ) o muestreadas en una sola localidad. Se utilizó el método de agrupamiento del vínculo medio, aunque no se encontraron diferencias significativas cuando se aplicaron otros algoritmos de agrupamiento (vecino más cercano, vecino más lejano y método de Ward).

Para validar la posición trófica de los salmónidos, se contrastaron sus marcas isotópicas con aquellas de las dos especies modelo elegidas y de dieta conocida, el pingüino de Magallanes (piscívoro) y el pingüino penacho amarillo (zooplactófago). La comparación fue realizada

mediante un test de Hotelling's para testear la hipótesis de igualdad de medias de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$ .

En todos los casos el supuesto de normalidad en los errores residuales fue validado mediante una inspección visual de los residuos a través de un gráfico de QQ plots. Para evaluar la existencia de variaciones interanuales en los valores isotópicos de los salmónidos se compararon los marcas isotópicas de salmónes chinook muestreados dos años diferentes utilizando un test de t y un ANOVA para comparar los valores de truchas arco iris muestreadas durante cuatro años.

### **Dieta de los salmónidos en el EPPS.**

Se utilizaron dos modelos alternativos para estimar la dieta de los salmónidos a partir de sus señales isotópicas y de aquéllas de un conjunto de potenciales presas. En el primer modelo se estimó la dieta media para cada especie, sin considerar cambios de dieta a lo largo de la ontogenia. En el segundo modelo se estimó la dieta de distintos estadios ontogénicos. Ambos modelos asumen que las marcas isotópicas de las presas difieren entre sí y que la relación C/N es la misma para todas las presas. Este último supuesto no constituye un inconveniente cuando todas las fuentes o presas son de origen animal (Phillips 2001).

Para estimar la dieta media de cada especie de salmónido se utilizó un modelo lineal de mezcla que considera simultáneamente los valores isotópicos de C y N (Phillips 2001). El mismo consiste en resolver un sistema lineal de ecuaciones. Para nuestro caso, en el cual se analizan dos isótopos, el máximo de presas a considerar son tres:

$$\begin{aligned}\delta^{15}\text{N}_{\text{depredador}} &= F_a \delta^{15}\text{N}_{\text{presa a}} + F_b \delta^{15}\text{N}_{\text{presa b}} + F_c \delta^{15}\text{N}_{\text{presa c}} \\ \delta^{13}\text{C}_{\text{depredador}} &= F_a \delta^{13}\text{C}_{\text{presa a}} + F_b \delta^{13}\text{C}_{\text{presa b}} + F_c \delta^{13}\text{C}_{\text{presa c}} \\ 1 &= F_a + F_b + F_c\end{aligned}$$

Para cada especie de salmónidos, el sistema de ecuaciones se resuelve mediante la estimación de los coeficientes  $F_a$ ,  $F_b$  y  $F_c$ , los cuales representan la proporción de cada una de las tres presas en la dieta. En la ecuación los valores de  $\delta$  de las presas se encuentran ya corregidos por el valor medio de fraccionamiento trófico (FT). A partir del análisis realizado en el capítulo 3, se seleccionaron las 5 presas más probables, las cuales fueron agrupadas en tres grupos: sardinas (*Sprattus fuegensis* SF), cefalópodos pelágicos (*Illex argentinus* IA y *Loligo gahi* LG) y zooplancton costero (copépodos: *Calanus australis* CO, y anfípodos *Themisto gaudichaudii* TG). Los resultados obtenidos fueron contrastados con aquéllos obtenidos del

análisis directo de la dieta de salmones chinook capturados por la flota de altura durante los años 2002-2004, en aguas entre 47° y 51° S.

Para estimar la dieta por intervalo de tallas o edades se utilizó el software IsoSource, presentado por Phillips y Gregg (2003). Este software permite incluir un mayor número de presas potenciales, estimándose bandas de las proporciones posibles de cada presa. A diferencia del modelo lineal, no existe una única solución. La estimación se realiza mediante iteración, obteniéndose posibles combinaciones de las proporciones de cada presa (0–100%). Cada una de las soluciones individuales obtenidas con este modelo representa una combinación de proporciones de presas que satisfacen el balance de masas en el modelo de mezcla (Phillip y Gregg 2003).

Los dos modelos utilizados en este análisis se diferencian en la cantidad de presas que permiten analizar simultáneamente y en la incertidumbre asociada a cada método de estimación. Mediante el modelo lineal se obtiene un único resultado, que depende únicamente de la combinación de presas analizadas (máximo 3 presas utilizando dos isótopos). Mientras que el programa Isosource permite analizar varias presas (hasta 5 o 6) simultáneamente a expensas de una mayor incertidumbre en la solución obtenida.

### **4.3. Resultados**

#### ***4.3.1. Análisis de dieta directa de los salmones capturados en el EPPS.***

Si bien se obtuvieron reportes de 125 salmónidos capturados en el mar, sólo se colectaron estómagos de 10 truchas arco iris y 19 salmones chinook. Solamente 4 truchas arco iris tenían presas en sus estómagos, las cuales eran todas especies costeras (pejerreyes *Odontesthes nigricans* e isópodos del género *Sphegromma*). Debido a que los ejemplares de trucha arco iris eran todos juveniles o subadultos, capturados en la costa al norte de la región del EPPS y poseían en su mayoría los estómagos vacíos o presas costeras, se consideró que los mismos no eran representativos de la dieta de la población.

Por otra parte, los 19 salmones chinook fueron capturados en aguas más alejadas de la costa, dentro del EPPS y con un grado de repleción estomacal alto (sólo 7 ejemplares poseían estómagos vacíos). El contenido estomacal estuvo dominado por sardina fueguina (SF), representando el 93% del peso de los contenidos. En mucha menor proporción se encontraron anfípodos hipéridos (3% en peso TG) y calamaretos (4% en peso LG). El rango de tallas de

las sardinas en los contenidos estomacales varió entre 55 y 130 mm, con mayor prevalencia de tallas menores (60-70mm) y pocas sardinas de las tallas grandes (110-130 mm; Figura 4.2).

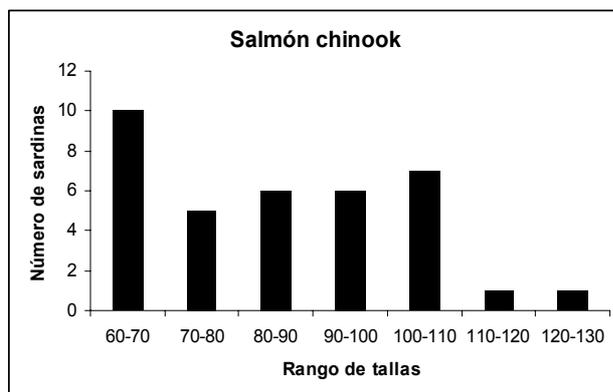


Figura 4.2. Rango de tallas (mm) de sardinas presentes en contenidos estomacales de salmón chinook.

#### ***4.3.2. Análisis de isótopos estables (AIE).***

##### **Análisis de la red trófica del EPPS a partir del AIE.**

Una forma rápida de visualizar la trama trófica y el ordenamiento de presas y depredadores es a través de un gráfico de los valores de  $\delta^{13}\text{C}$  vs.  $\delta^{15}\text{N}$  (Figura 4.3). El aspecto de la red trófica del EPPS es triangular, estando los mamíferos marinos (*Otaria flavescens* OF y *Cephalorhynchus commersonii* CC) y aves marinas (*Phalacrocorax olivaceus* PO, *Phalacrocorax atriceps* PA y *Phalacrocorax gaimardi* PG) en su vértice superior y el zooplancton (*Euphausia lucens* EL, copépodos CO y *Themisto gaudichaudii* TG) en su base. Se detectó un amplio rango de valores de  $\delta^{15}\text{N}$  (7,3 – 22,5 ‰) desde los invertebrados hasta los depredadores tope, mientras que el  $\delta^{13}\text{C}$  varió entre -22,3 ‰ en la base de la red trófica (zooplancton), y -16,6 ‰, en especies costeras (Tabla 4.1).

Grupo	Especies n=39	Abrev.	Nombre común	n	$\delta^{13}\text{C}(\text{‰})$	$\delta^{15}\text{N}(\text{‰})$	NT	
Zooplankton	<i>Calanus australis</i>	CO	Copépodos	7	-20,0(1,8)	9,27(1,1)	2,57	
	<i>Euphausia lucens</i>	EL	Eufáusidos	7	-19,8(0,7)	7,33(0,8)	2,00	
	<i>Themisto gaudichaudii</i>	TG	Anfípodos	17	-20,9(1,5)	10,5(1,8)	2,94	
	<i>Ctenóforos</i>	CT	Ctenóforos	1	-22,3	10,7	2,99	
Bentos	<i>Peisos petrunkevitchi</i>	PP	Camarón Patag.	3	-18,0(0,2)	13,0(0,4)	3,67	
	<i>Munida gregaria</i>	MG	Bogavante	4	-16,6(0,4)	7,92(0,7)	2,18	
Peces	<i>Mictófidos</i>	MIC	Mictófidos	5	-21,9(0,7)	11,7(0,9)	3,29	
	<i>Sprattus fuegensis</i>	SF	Sardina fueguina	25	-20,2(1,0)	13,1(0,9)	3,72	
	<i>Patagonotothen ramsayi</i>	PR	Nototenia	5	-19,3(0,6)	14,8(1,0)	4,22	
	<i>Engraulis anchoita</i>	EA	Anchoita	6	-18,1(0,0)	14,9(0,6)	4,25	
	<i>Genypterus blacodes</i>	GB	Abadejo	5	-17,5(0,2)	17,7(0,2)	5,06	
	<i>Eleginops maclovinus</i>	EM	Róbalo	6	-14,9(0,3)	17,2(0,4)	4,92	
	<i>Odontesthes smitti</i>	OS	Pejerrey	6	-14,0(0,8)	16,7(0,2)	4,76	
	<i>Macroronus magellanicus</i>	MM	Merluza de cola	17	-18,2(0,7)	13,9(0,7)	3,95	
	<i>Merluccius hubbsi</i>	MH	Merluza común	6	-18,2(0,9)	17,0(0,1)	4,85	
	<i>Merluccius australis</i>	MAU	Merluza austral	3	-17,4(1,0)	15,6(0,6)	4,43	
	<i>Micromesistius australis</i>	MA	Polaca	8	-18,3(0,7)	11,7(0,5)	3,29	
	<i>Salilota australis</i>	SA	Bacalao criollo	3	-17,7(0,2)	15,3(0,3)	4,35	
	<i>Coelorhynchus fasciatus</i>	CF	Granadero	2	-17,2	12,9	3,66	
	<i>Stromateus brasiliensis</i>	SBR	Palometa moteada	3	-20,4(0,3)	14,7	4,19	
	Tiburones	<i>Scheowsweichthys bivius</i>	SB	Gatuzo	3	-16,9(0,4)	16,7(0,3)	4,76
		<i>Squalus acanthias</i>	SAC	Espineto	3	-19,3(0,7)	15,2(0,8)	4,18
	Salmones	<i>Oncorhynchus mykiss</i>	OMS	Trucha arco iris	51	-19,8(0,4)	14,9(0,4)	4,23
		<i>Oncorhynchus tshawytscha</i>	OT	Salmón chinook	40	-18,7(0,4)	17,0(0,7)	4,87
		<i>Salmo trutta</i>	ST	Trucha Marrón	13	-18,9(0,8)	16,4(0,8)	4,68
Cefalópodos	<i>Loligo gahi</i>	LG	Calamarete	10	-19,0(0,6)	13,6(0,7)	3,86	
	<i>Moroteuthis ingens</i>	MI	Cal. Moroteuthis	2	-18,7(0,4)	13,5(1,1)	3,84	
	<i>Illex argentinus</i>	IA	Calamar argentino	12	-18,1(0,3)	13,1(0,9)	3,70	
	<i>Semiroisia tenera</i>	STE	Globito tierno	1	-20,4	12,3	3,47	
	<i>Enteroctopus megalocyathus</i>	ETM	Pulpo colorado	2	-15,2	17,5	5,02	
Aves	<i>Eudyptes chrysocome</i>	EC	P. penacho amarillo	4	-19,4(0,6)	15,2(0,3)	4,32	
	<i>Spheniscus magellanicus</i>	SM	P. de Magallanes	36	-18,2(0,4)	16,9(0,4)	4,82	
	<i>Phalacrocorax olivaceus</i>	PO	Biguá	4	-15,9(0,8)	20,0(0,6)	5,74	
	<i>Phalacrocorax gaimardi</i>	PG	Cormorán gris	4	-17,3(0,2)	17,5(0,1)	4,99	
	<i>Phalacrocorax atriceps</i>	PA	Cormorán imperial	5	-15,8(0,3)	19,0(0,4)	5,45	
	<i>Thalassarche melanophris</i>	TM	Albatros ceja negra	9	-18,0(0,4)	15,0(1,1)	4,28	
	<i>Procellaria aequinoctialis</i>	PAE	Petrel oscuro	8	-18,6(0,2)	15,5(0,2)	4,40	
Mamíferos	<i>Otaria flavescens</i>	OF	Lobo mar. un pelo	1	-17,3	22,5	6,46	
	<i>Cephalorhynchus commersonii</i>	CC	Tonina Overa	2	-16,4	19,2	5,50	
TOTAL				341				

Tabla 4.1. Valores medios de  $\delta^{13}\text{C}$  y  $\delta^{15}\text{N}$  (un Desvío Standard entre paréntesis) y nivel trófico (NT) estimado asumiendo que los eufáusidos muestreados se encontraban alimentándose de fitoplancton, constituyendo el nivel trófico número dos (Gorokhova et al. 2005).

El aspecto general y ordenamiento de la especies también permitió identificar grupos de especies que utilizan o habitan regiones comunes del mar. Un ejemplo pueden ser las especies costeras (peces *Odontesthes smitti* OS, *Eleginops maclovinus* EM; y cefalópodos bentónicos *Enteroctopus megalocyathus* ETM).

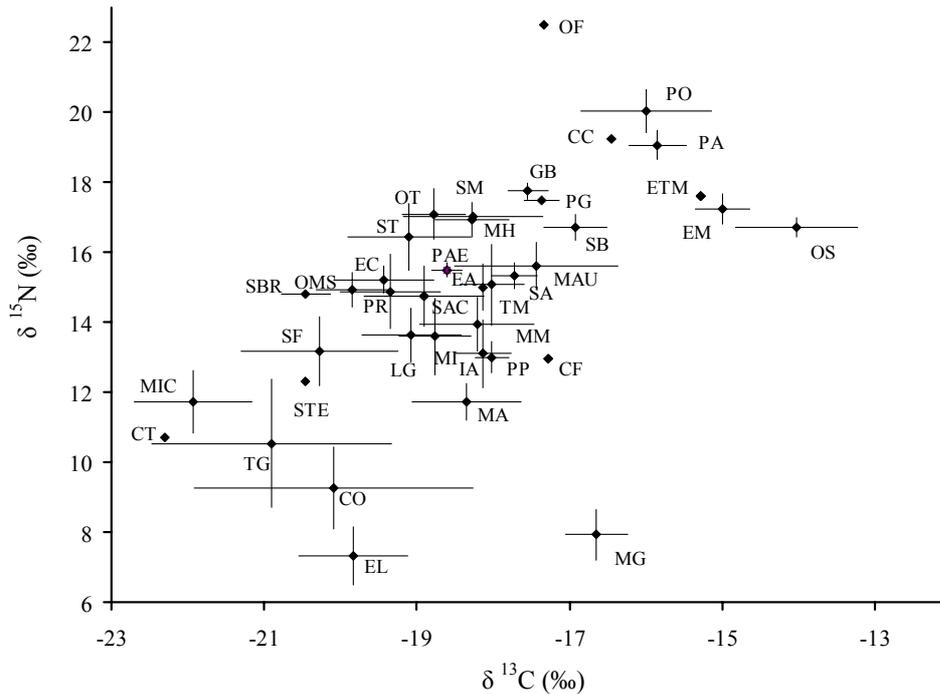


Figura 4.3. Valores de los isótopos estables de C y N en la red trófica del EPPS ( $\pm 1$  DS). El valor de  $\delta^{13}\text{C}$  puede ser asociado a distintas fuentes de carbono (mas deprimido en aguas oceánicas-pelágicas) mientras que el  $\delta^{15}\text{N}$  aumenta al aumentar el nivel trófico. Las abreviaturas corresponden a las presentes en la Tabla 4.1.

Del mismo modo, se observan agrupamiento entre las aves marinas costeras (*Phalacrocorax olivaceus* PO, *Phalacrocorax atriceps* PA y *Phalacrocorax gaimardi* PG), las aves marinas oceánicas (*Spheniscus magellanicus* SM, *Eudyptes chrysocome* EC, *Thalassarche melanophris* TM y *Procellaria aequinoctialis* PAE), mamíferos marinos (*Otaria flavescens* OF, *Cephalorhynchus commersonii* CC) y el zooplancton (EL, CO, MIC, CT y TG) (Figura 4.3). Se encontraron valores relativamente enriquecidos de  $\delta^{13}\text{C}$  en las especies costeras (OS, EM) y bentónicas (MG, ETM), lo que concuerda con los patrones observados en otros ecosistemas (Michener y Schell 1994). El modelo para estimar nivel trófico determinó que en la red trófica del EPPS existen al menos 6 niveles, donde los salmónidos ocupan los niveles intermedios 4,2 a 4,9 (Tabla 4.1).

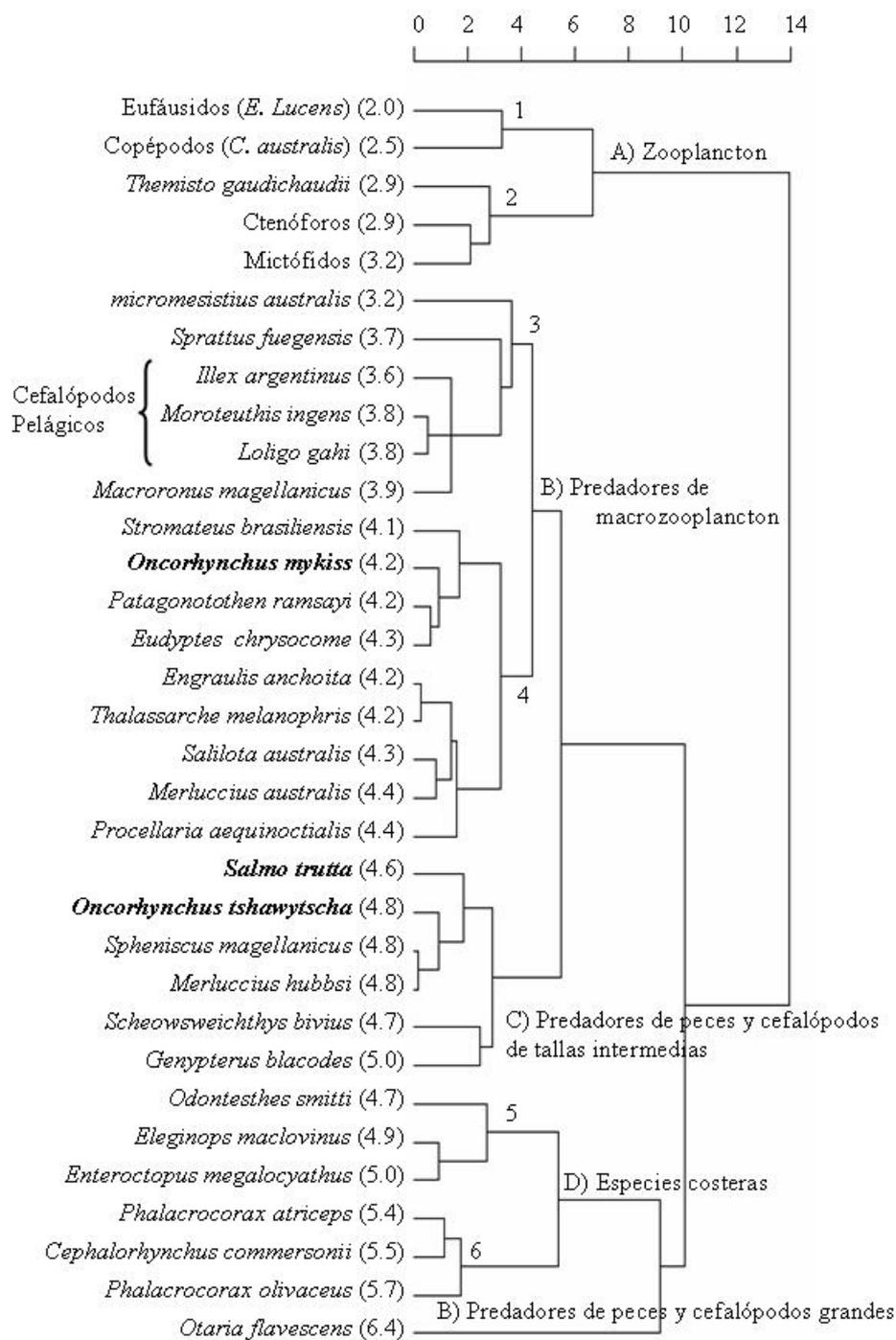


Figura 4.4. Análisis de clúster considerando las variables  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  para todas las especies del EPPS, exceptuando las poco representadas ( $N < 3$  o una sola locación). El nivel trófico está indicado entre paréntesis. En negritas se muestran las especies de salmónidos.

El análisis de clúster fue muy eficiente en detectar grupos funcionales (Figura 4.4). El grupo formado por el zooplancton (A) fue clasificado en dos subgrupos: (1) especies herbívoras, carnívoras y omnívoras ( $\text{NT} = 2-2,5$ ), incluyendo a los eufáusidos (EL) y los copépodos (CO), y (2) zooplancton carnívoro ( $\text{NT} = 2,9-3,2$ ), formado por anfipodos, ctenóforos y mictófidos o

peces linterna (TG, CT, y MIC). Los otros grupos formados fueron: (B) depredadores del macrozooplancton, divididos en (3) depredadores de pequeños crustáceos (NT= 3,2-3,9) formado por juveniles de polaca, sardina fueguina, merluza de cola (MA, SF, MM) y todos los cefalópodos pelágicos (LG, MI, IA) y (4) depredadores de grandes crustáceos del zooplancton, larvas de peces y pequeños cefalópodos (NT= 4,1-4,4) el cual incluyó a la trucha arco iris, las nototénias, la papafiga, la anchoita, el bacalao criollo, juveniles de merluza austral (OMS, PR, SBR, EA, SA, MAU) y las aves marinas pingüino penacho amarillo, albatros ceja negra y el petrel oscuro (EC, TM, PAE); (C) depredadores de peces y cefalópodos de tallas intermedias (NT= 4,6-5,0), formado por los peces trucha marrón, salmón chinook, merluza común, abadejo y gatuzo (ST, OT, MH, GB, SB) y el pingüino de Magallanes (SM); (D) las especies costeras, divididas en (5) peces que utilizan las regiones cercanas a la costa (< 5 km) (TL= 4,7-4,9) pejerrey y róbalo (OS, EM) y (6) depredadores de peces pelágicos costeros (NT= 5,4-5,7), formado por el cormorán imperial, la tonina overa y el cormorán biguá (PA, CC, PO). Los lobos marinos (OT) fueron los únicos representantes de los depredadores de peces de mayor tamaño y cefalópodos grandes (NL= 6,4), siendo separados en un grupo distinto (E).

#### **Dieta de los salmónidos introducidos en el EPPS.**

Para descartar efectos interanuales en las marcas isotópicas de los salmones se compararon las muestras provenientes de distintos años. No se encontraron diferencias significativas entre truchas arco iris muestreadas durante cuatro años diferentes (ANOVA  $\delta^{15}\text{N}$   $p = 0,57$ ;  $\delta^{13}\text{C}$   $p = 0,57$ ) ni en salmones chinook muestreados en dos años diferentes (test t  $\delta^{15}\text{N}$   $p = 0,41$ ;  $\delta^{13}\text{C}$   $p = 0,057$ ).

Se encontraron diferencias en el estatus trófico entre las tres especies de salmónidos estudiados. La trucha marrón y el salmón chinook mostraron un nivel trófico significativamente superior a la trucha arco iris ( $p < 0,001$  en ambas comparaciones pares), siendo indistinguibles entre sí en su marca isotópica (valor de  $p$  0,32) (Tabla 4.2). La marca isotópica del salmón chinook y la trucha marrón (grupo C) fueron indistinguibles de la correspondiente al pingüino de Magallanes, corroborando su carácter piscívoro (Frere et al. 1996; Wilson et al. 2005). Por el contrario, la trucha arco iris (grupo 4) mostró la misma marca isotópica que el pingüino penacho amarillo ( $p$  0,62), que se alimenta principalmente de crustáceos zooplanctónicos (*Themisto gaudichaudii* TG y *Euphausia lucens* EL 60%) y larvas y juveniles de peces (40%) (Capítulo 3 y 5). Mientras que el salmón chinook se diferenció

claramente de todas las especies zooplanctófagas, la trucha marrón no se diferenció en su marca isotópica de el pingüino penacho amarillo (p 0,14) (Tabla 4.2).

	OT	ST	EC	SM
OMS	<0,001	<0,001	0,62	<0,001
OT		0,32	0,001	0,056
ST			0,14	0,11
EC				0,003

Tabla 4.2. Valores de p de las comparaciones pareadas del test de Hotelling's  $T^2$ . Las especies de salmones son OMS trucha arco iris, OT salmón chinook, ST trucha marrón comparados con los pingüinos EC penacho amarillo y SM de Magaallanes.

En conjunto estos resultados ofrecen soporte estadístico al agrupamiento de especies zooplanctófagas que contiene a la trucha arco iris (grupo 4 en el cluster, Figura 4.4) y al agrupamiento del salmón chinook y la trucha marrón en un grupo de especies piscívoras (grupo C del cluster). Los resultados del modelo mixto lineal son coincidentes con los grupos formados (Tabla 4.3). La dieta estimada para la trucha arco iris es principalmente zooplanctófaga (dieta compuesta en un 55% por crustáceos), mientras que la del salmón chinook y la trucha marrón está dominada por sardina fueguina (96% y 59% respectivamente), siendo los cefalópodos pelágicos segundos en importancia para la trucha marrón (33%).

Especie	n	Sexo	LF	Dieta %			
				SF	CO+TG	IA+LG	
T. Arco iris OMS	51	31:20	621	41	55	4	
T. marrón ST	14	8:6	535	59	8	33	
Salmón chinook OT	40	10:13:17	566	96	1	3	
OT estómagos	12		488	93	3	4	

Tabla 4.3. Dieta predicha por el modelo lineal isotópico de mezcla y dieta de salmones chinook capturados en la plataforma de Santa Cruz. Los ítems son sardina fueguina (SF), cefalópodos pelágicos (IA + LG) y zooplancton (CO y TG, las dos especies más abundantes en aguas costeras). El largo furca promedio (LF) se encuentra expresado en mm y la dieta de los salmones chinook expresada en% total del peso. El orden de la proporción de sexos es H:M:inmaduro.

El análisis de los contenidos estomacales de salmones chinook capturados por la flota pesquera en la plataforma de Santa Cruz mostró proporciones similares a aquéllas estimadas por el modelo, constituyendo una fuerte validación del mismo.

### **Dietas por rango de tallas o edades.**

Se consideraron 6 presas potenciales: eufáusidos (EL), anfípodos (TG), sardina fueguina chica (SFchica), sardina fueguina grande (SFgrande), calamarete (LG) y pejerrey (OS). Se separan las sardinias en dos clases de tamaño debido a que poseen una distribución norte-sur diferencial por tallas (Capítulo 3), las cuales además poseen marcas isotópicas diferentes. Los

resultados del software IsoSource consisten en las frecuencias de las proporciones que satisfacen las condiciones de mezcla. La forma adecuada de ver estos resultados es a través de la visualización de la distribución de las soluciones posibles (Phillip y Gregg 2003; Figura 4.5). Para simplificar los resultados, los mismos se encuentran resumidos en las medianas y los percentiles 5 y 95% (Figuras 4.6 y 4.7).

*Dieta de la trucha arco iris por edades.* Debido a que no se encontraron diferencias en la marca isotópica entre las edades tres y cuatro de esta especie, ambas edades fueron analizadas conjuntamente. Se realizó una primera estimación de dieta con los 6 items presa mencionados anteriormente encontrándose que los pejerreyes constituyen una pequeña fracción de la misma, por lo que fueron excluidos del análisis. La representación de cada uno de las 5 presas potenciales para las edades tres y cuatro de trucha arco iris son claramente contrastantes (Figura 4.5): las proporciones estimadas de eufáusidos y anfípodo son acotadas, mientras que las estimaciones para sardinas chicas, sardinas grandes y calamaretos predichas por el modelo poseen rangos más amplios.

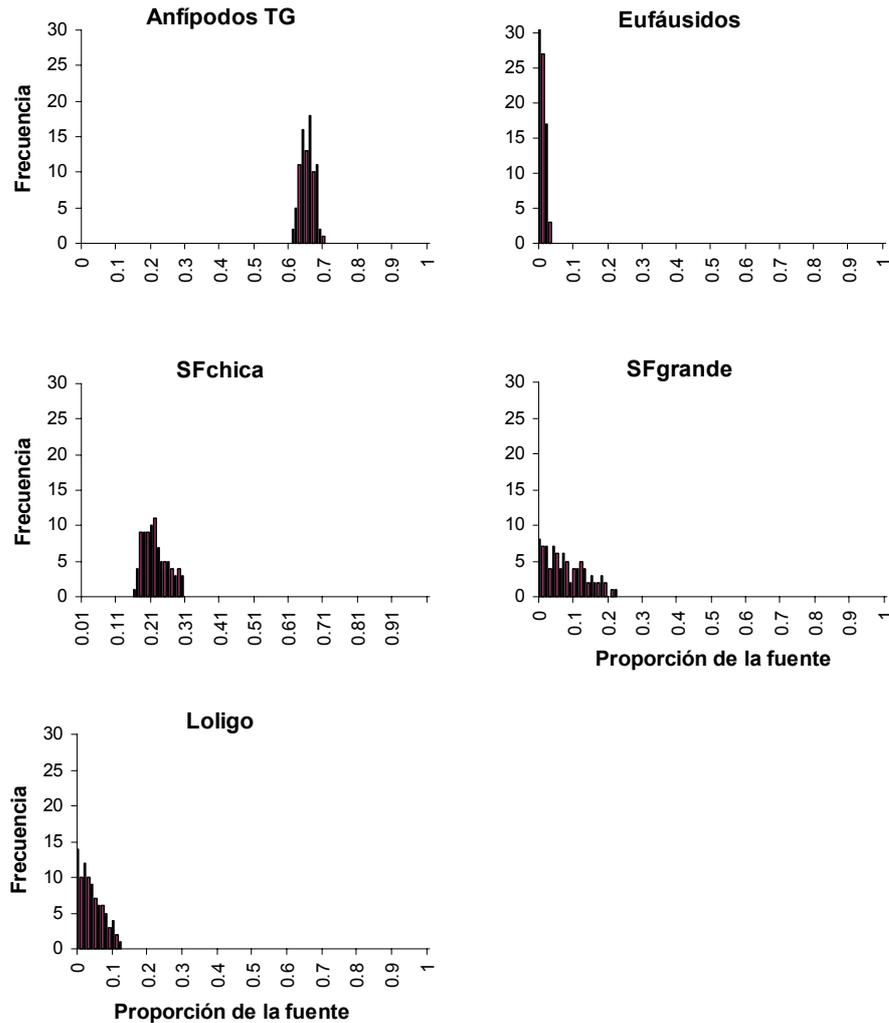


Figura 4.5. Frecuencias de las soluciones posibles que satisfacen la mezcla para los 5 ítems presa considerados para las edades 3 y 4 de trucha arco iris anádroma.

Se encontraron patrones claros de cambios en la dieta a lo largo de la ontogenia, consistentes con los patrones generales observados en salmónidos (Keeley y Grant 2001, Figura 4.6). El consumo de macro-zooplankton (EL+TG) disminuye a medida que los peces aumentan de tamaño, desde una mediana de un 66% de la dieta para las edades 3 y 4, hasta un 42% en los adultos de 7 o más años. Si bien el anfípodo TG domina la composición del zooplankton consumido, disminuye su consumo con la edad y los eufáusidos son importantes (15%) para las edades 7 y mayores. La representación de las sardinas (SF chicas + SF grandes) aumenta desde un 30 a un 45% a medida que los peces crecen, siendo el ítem dominante en la dieta de los ejemplares de mayor edad. Se observa una mayor incidencia de sardinas chicas en la dieta de todas las edades, mientras la proporción de sardinas grandes aumenta con el tamaño (8-19%). El calamarete LG ocupa un porcentaje bajo en la dieta de todas las edades (4-12%) y aumenta su proporción con la edad de los peces.

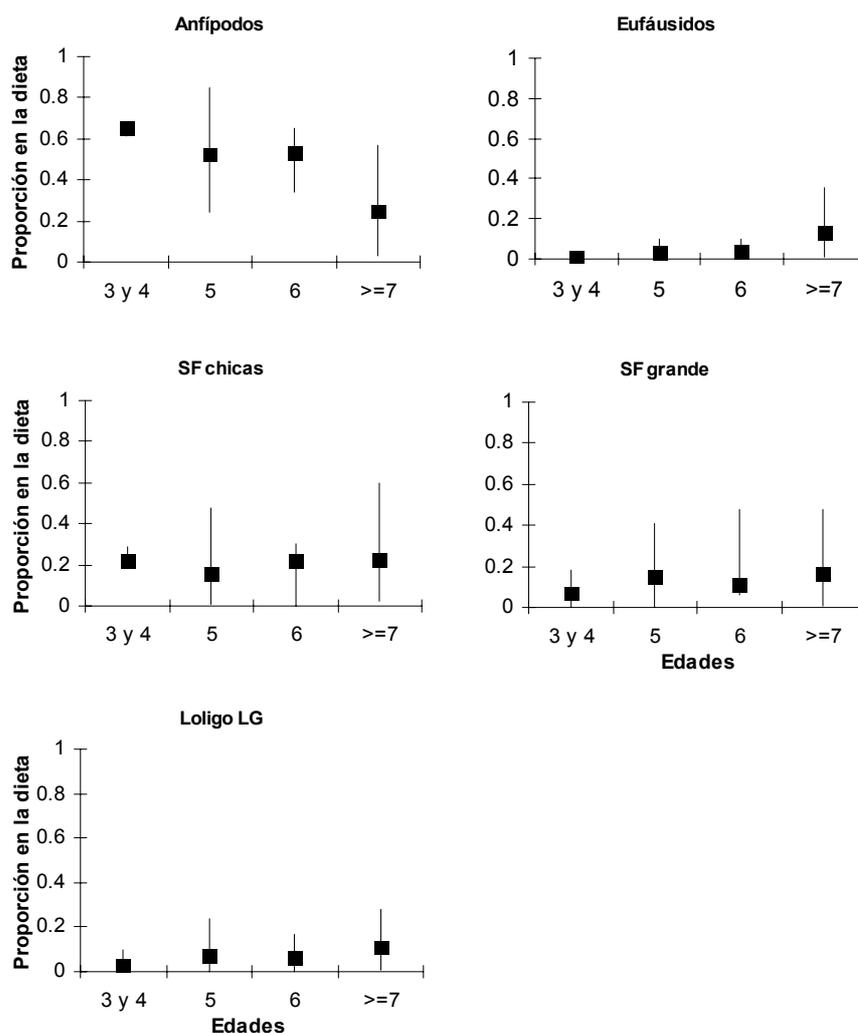


Figura 4.6. Dieta de la trucha arco iris por clase de edad. Los valores presentados son la mediana y los percentiles 5 y 95% de los valores predichos por el modelo. Para esta estimación se utilizaron tolerancias entre 0,001 y 1 (ver Phillips y Greggs 2003)

*Dieta de la trucha marrón por clases de talla.* Debido a no poseer estimaciones de edad para los ejemplares de trucha marrón, el análisis de dieta se realizó por intervalos de tallas, lo cual se realiza conjuntamente para los peces de los ríos Gallegos y Grande. No se consideraron a los eufáusidos, los cuales tienen una distribución más oceánica y son poco abundantes en las dietas de las truchas marrones en otras regiones del mundo (Capítulo 3). Por otra parte, se incluyó al pejerrey, la especie pelágica más abundante en aguas interiores.

Anfibipodos (60%) y pejerreyes (27%) dominarían la dieta de las truchas de menor talla (400-700 mm) (Figura 4.7), con baja representación de sardinas (9%) y calamaretos (3%). Las truchas de tallas mayores (> 700 mm) se alimentarían de pejerreyes, anfipodos y calamaretos en proporciones similares (19%, 22% y 18% respectivamente), siendo las sardinas (SFc+SFg) dominantes en la dieta (40%).

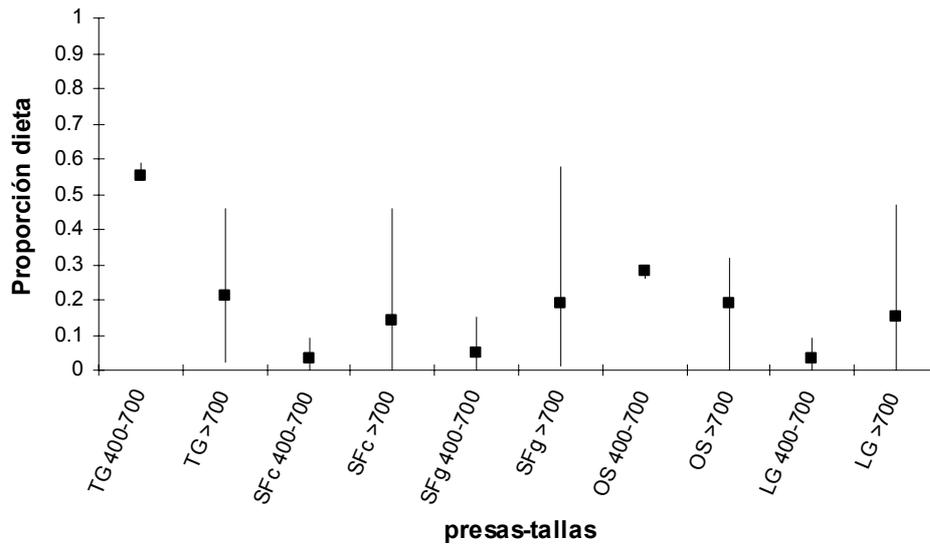


Figura 4.7. Dieta de la trucha marrón por clase de talla. Los valores presentados son la mediana y los percentiles 5 y 95% de los valores predichos por el modelo. Para esta estimación se utilizaron tolerancias entre 0.001 y 1 (ver Phillips y Greggs 2003). Especies: TG anfipodos, SF<sub>c</sub> sardina fueguina chica, SF<sub>g</sub> sardina fueguina grande, OS pejerrey, LG calamarite *Loligo*.

## 5. Discusión y conclusiones

La integración de la información recopilada y procesada en los capítulos 2 y 3, junto con los análisis de isótopos estables y de dieta directa presentados en este capítulo, permitieron establecer las relaciones tróficas de los principales integrantes nativos del EPPS y la interacción con los salmones introducidos. Este análisis constituye la primera descripción integral de las relaciones tróficas a la escala del EPPS, el cual constituye una de las regiones con mayor productividad de la Plataforma Continental Argentina (Rivas et. al 2006).

Las relaciones tróficas dentro del EPPS e identificadas en este trabajo mediante AIE son consistentes con lo reportado respecto a las dietas y gremios tróficos determinados para este ensamble de especies mediante métodos directos (Angelescu y Prenski 1987). El EPPS estaría dominado por especies zooplanctófagas. El grupo más grande detectado por el clúster bivariado es el que incluye especies macrozooplanctófagas, estando dentro del mismo las especies más abundantes del EPPS: merluza de cola, nototénias, sardina fueguina y calamares pelágicos (Capítulo 3 de esta Tesis). La distribución de estas especies se superpone con las áreas de altas concentraciones de zooplancton reportadas en la sección 3.3.4.

En el Atlántico Norte la trucha marrón se alimenta principalmente de peces pelágicos, un comportamiento trófico similar al de poblaciones costeras de salmón chinook en el Pacífico Norte. La posición trófica y presas elegidas por los salmones chinooks OT y las truchas

marrones ST en el EPPS fueron similares a las de sus rangos nativos y a las mostradas en otras regiones donde fueron introducidos (Tabla 3.1 Capítulo 3).

Mientras tanto, la dieta estimada para las truchas arco iris adultas no concuerda con lo esperado a partir de los hábitos de la especie en su rango nativo. Ambos modelos mixtos de dieta mostraron a esta especie como primariamente macrozooplanctófaga, siendo los crustáceos del zooplancton y larvas de sardina los principales componentes de su dieta (Tablas 4.3 y Figura 4.6). Este resultado es consistente con lo observado en la dieta de los salmones escapados de las salmoniculturas en el sur de Chile, donde la trucha arco iris es la especie que consume más crustáceos (Tabla 3.1, Capítulo 3). Este comportamiento alimenticio posiblemente resulte de la elevada oferta de macrozooplancton en las aguas costeras del EPPS y particularmente en la Bahía Grande (Figura 3.2, Capítulo 3), fácilmente accesible a las truchas arco iris del río Santa Cruz, lo cual podría no ser el caso en los ambientes de origen.

La dieta zooplanctófaga de la trucha arco iris en la Plataforma Austral es consistente con su distribución más superficial comparada con el salmón chinook (Capítulo 2). La ausencia de truchas arco iris y marrones en los barcos arrastreros de fondo que operan en la región y que capturan regularmente salmones chinook indica que estas especies se comportan de la misma forma que en sus ambientes de origen en cuanto a su distribución vertical (Capítulo 2).

La comparación de la posición trófica de las tres especies analizadas en este trabajo con la observada en el Hemisferio Norte revela la plasticidad de cada una de estas especies en sus preferencias tróficas al ser introducidas en un nuevo ambiente. Por ejemplo, el salmón chinook se alimenta generalmente de las presas mayores del micronecton, como peces pelágicos y calamares (Tabla 3.1), a diferencia de otras especies del género *Oncorhynchus*, como el sockeye (*O. nerka*), chum (*O. keta*) y el salmón pink (*O. gorbuscha*) los cuales se alimentan de presas menores del zooplancton (Kaeriyama et al. 2004). Estas jerarquías tróficas son también confirmadas por el AIE (Welch y Parson 1993; Satterfield y Finney 2002; Kaeriyama et al. 2004). Las truchas arco iris adultas de Norte América, poseen un nivel trófico similar al salmón chinook, alimentándose también de peces y calamares (Tabla 3.1). De hecho, el análisis de clúster de  $\delta^{15}\text{N}$  y  $\delta^{13}\text{C}$  de las especies *Oncorhynchus* presentes en la corriente de Alaska agrupó a la steelhead con el salmón chinook OT y coho (*O. kisutch*, Kaeriyama et al. 2004).

El análisis de dieta por edades o intervalos de tallas permitió diferenciar la dieta a lo largo del crecimiento de los peces. En los ejemplares menores de trucha arco iris se observó una dominancia del zooplancton, el cual es gradualmente reemplazado por sardinas. Además se observa una disminución con la edad del consumo de zooplancton costero (TG) por zooplancton más oceánico (EL). En el caso de las truchas marrones también se observa una disminución en el consumo de zooplancton costero (TG) con la talla. Se observa además una disminución de la presa pelágica de aguas interiores más abundante (OS), y aumento de especies pelágicas costeras y de la plataforma intermedia (SF). Estos cambios en la dieta con la talla y edad podrían estar asociados a migraciones más extensas de los peces más grandes.

El modelo mixto de dieta reveló la ausencia de pejerreyes costeros en la dieta de la trucha arco iris y su importancia para la trucha marrón, constituyendo una importante fracción de su dieta. Este hecho podría estar asociado a una distribución en aguas más oceánicas de la primera y una permanencia en aguas interiores de la trucha marrón.

El AIE indica claramente que las especies con mayores rangos de dispersión en sus ambientes de origen (salmón chinook y la trucha arco iris) se alimentan en la Plataforma Continental Patagónica sin utilizar aguas oceánicas del Atlántico Sur. En general, las tres especies de salmónidos poseen niveles isotópicos similares a los organismos que forrajean dentro de la Plataforma (Figura 4.8), particularmente a aquellos de pingüinos en colonias que forrajean en la Plataforma Austral. Mientras tanto, los valores de isótopos de especies que se alimentan fuera de la Plataforma son muy diferentes que los observados para las especies del EPPS. Por ejemplo, los valores de  $\delta^{15}\text{N}$  mostrados por las hembras de elefante marino del sur (MLH 11,2 ‰) son mucho menores a aquellos de las especies de la Plataforma, e inclusive de los machos de la misma especie que forrajean dentro de la Plataforma (MLM) (Figura 4.8). Las hembras de elefante marino del sur (MLH) se alimentan a más de 1.200 km de la costa fuera de la Plataforma Continental (Lewis et al. 2006).

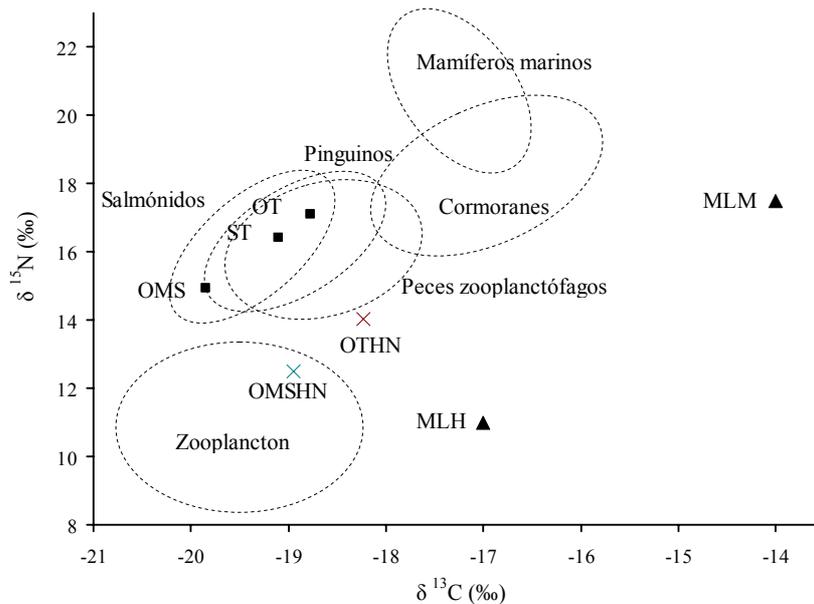


Figura 4.8. Áreas dentro del espectro de valores de isótopos estables de C y N de los principales depredadores y zoopláncton del EPPS (elipses) y de los salmónidos introducidos (cuadrados negros) y valores de referencia de las mismas especies capturadas en el Pacífico Norte (x). OMSHS truchas arco iris y OTHN salmón chinook (tomados de Kaeriyama et al. 2004). MLH se refiere a hembras de elefante marino del sur, MLM a machos de la misma especie (Lewis et al. 2006).

Otra evidencia para una distribución restringida a la Plataforma Continental constituye el hecho de que el salmón chinook y la trucha arco iris del EPPS poseen valores enriquecidos de  $\delta^{15}\text{N}$  comparados con salmónes del Pacífico Norte (OMSHN y OTHN en Figura 4.8), los cuales realizan migraciones muy extensas fuera de la pequeña plataforma continental de esa región marina (Capítulo 2). La permanencia en la Plataforma por parte de los salmónidos introducidos en el Atlántico Sur no es sorprendente cuando se considera la gran productividad y amplitud de la misma (Capítulo 2). Las truchas marrones del EPPS poseen valores similares de  $\delta^{15}\text{N}$  que sus congéneres del Atlántico Norte (Ciancio et al. 2008b), los cuales se alimentan cerca de la costa.

La similitud de las señales isotópicas de los salmónidos exóticos con las especies de pingüinos, cuya dieta y rango de distribución son conocidos por métodos directos (Capítulo 3), provee una fuerte validación de la caracterización trófica realizada en esta Tesis, tanto para el grupo en general como para las variaciones interespecíficas reportadas. Sustentando además las conclusiones referidas a la distribución geográfica de los salmónidos en el EPPS.

# **Capítulo 5. Potenciales impactos de los salmónidos introducidos en la Plataforma Patagónica Austral**

## **5.1. Introducción**

En los capítulos dos y tres se utilizaron diversas herramientas para determinar la distribución de los salmónidos en el mar y el conjunto de especies con las cuales podrían existir interacciones tróficas. De esta forma se generaron escenarios de distribución y tróficos para estos nuevos depredadores introducidos en el ambiente marino. En el Capítulo 4, en base a métodos directos e indirectos, se determinó el estatus trófico de cada una de las especies. En este capítulo, se presenta un modelo bioenergético para estimar el consumo de presas asumiendo lo descrito en los capítulos anteriores. El consumo estimado se compara con el consumo de las colonias de aves marinas más importantes de la región, consideradas los depredadores tope más abundantes del EPPS (Capítulo 3).

En los últimos 20 años, los modelos bioenergéticos proveyeron una herramienta efectiva para determinar las interacciones tróficas entre los depredadores y sus presas (Ney 1993). Los mismos se han utilizado para responder preguntas en una variedad de problemáticas planteadas en poblaciones de peces (Hill y Magnuson 1990; Brandt 1993; Hartman y Margraf 1993; Trudel y Rasmussen 2001; Harvey et al. 2002), incluyendo el impacto de especies introducidas (Ruzycki et al. 2003). Un modelo bioenergético es básicamente una aproximación teórica para estimar cómo los animales particionan la energía adquirida en tres componentes básicos de su presupuesto energético: (1) metabolismo, (2) excretas y (3) crecimiento. Como están basados en ecuaciones balanceadas expresadas en masa, son frecuentemente utilizados para estimar crecimiento o consumo de los peces (Chipps y Wahl 2008) ya que ofrecen una alternativa mucho más rápida y menos costosa que los métodos tradicionales.

Todos estos balances son expresados en términos de energía, por lo que la densidad energética (DE) de depredadores y presas constituyen insumos fundamentales para el modelado bioenergético. Además, los modelos bioenergéticos son especialmente sensibles a los valores utilizados de DE (Kitchell et al. 1977; Beauchamp et al. 1989). Asimismo, la DE de los

organismos puede ser también utilizada para evaluar la calidad de una presa (Wanless et al. 2005), comparar la importancia relativa de distintos ítem presa (Harris y Hislop 1978), corregir tasas de evacuación gástrica (Pedersen y Hislop 2001), explicar el comportamiento trófico de los depredadores (Benoit-Bird 2004) e incluso determinar el estado fisiológico de los organismos (Schultz y Conover 1997). A pesar de su importancia, existen pocas publicaciones sobre la DE de los organismos marinos en Patagonia (Lomovasky et al. 2001; Eder y Lewis 2005; Romero et al. 2005). Siendo muy escasas o nulas las que consideran grupos funcionales de amplias regiones geográficas.

Teniendo en cuenta las consideraciones mencionadas, en este capítulo fueron propuestos los siguientes objetivos:

- Determinar la DE de las especies más relevantes del EPPS, incluyendo potenciales presas y salmónidos, y generar modelos empíricos que correlacionen la DE con el contenido de agua en los tejidos.
- Construir un modelo bioenergético para los salmónidos en Patagonia y estimar su consumo marino.
- Realizar una revisión bibliográfica de la dieta y consumo de aves marinas en la región y compararlo con aquél estimado para los salmónidos.

## 5.2. Métodos

### 5.2.1. *Colección de las muestras.*

Las muestras fueron colectadas a lo largo de la costa, plataforma interna y media del EPPS (Figura 4.1 Capítulo 4). En su mayoría, las localidades y muestras son las mismas que las utilizadas para el análisis de isótopos estables descrito en el Capítulo 4, donde se encuentra detalla la metodología de recolección de las muestras (Tabla 4.1, Figura 4.1).

Las muestras fueron colocadas en bolsas herméticas para evitar su deshidratación. Fueron cortadas en pequeños trozos, secadas en estufa hasta peso constante a 60-80 °C por 24-72 horas y luego molidas hasta formar un polvo. Los pesos húmedo y seco fueron registrados de las muestras con una precisión 0,001g antes y después de secar los homogeneizados.

### **5.2.2. Estimación de la densidad energética.**

Para determinar la DE se fabricaron pellets de un gramo, los cuales fueron quemados en una bomba adiabática de oxígeno (marca Parr modelo 1241) a 30 atmósferas de oxígeno de presión. Se determinó el largo del electrodo de platino quemado para estimar su aporte de calor a la combustión. Entre uno y tres pellets fueron procesados para cada muestra y el valor medio fue utilizado para estimar la DE de ese ítem. En el caso de organismos pequeños, por ejemplo anfípodos, cada pellet se conformó con varios ejemplares. En el caso de organismos grandes como peces, la unidad de muestra consistió en el homogeneizado de un ejemplar. Se utilizó un modelo lineal empírico con la densidad energética (DE) como variable dependiente y el porcentaje de peso seco como variable independiente para estimar la DE de trucha marrón y completar la base de datos de sardinas (Ciancio et al. 2007). La densidad energética (DE) se expresa en Joules/g de peso húmedo.

### **5.2.3. Modelado Bioenergético**

Se eligieron la trucha arco iris y la trucha marrón para estimar su consumo marino, dado que son las dos especies más abundantes en el EPPS (la población de salmón chinook del río Santa Cruz no superaría el millar de ejemplares, Ciancio et al. 2005). Otro factor que influyó en esta decisión es que ambas son iteróparas, conociéndose sus estructuras poblacionales. Para el salmón chinook no se posee información detallada de la estructura de edades de la población, lo cual dificulta el modelado de su consumo.

En este trabajo se utilizó el modelo Wisconsin, uno de los modelos bioenergéticos más usados de los disponibles para peces (mas de 250 publicaciones en revistas científicas utilizan este modelo, Hartman y Kitchell 2008). Está basado en el modelo desarrollado por Kitchell et al. (1977) y en este trabajo fue utilizada la versión más nueva del modelo-software (fishbioenergetic 3.0, Hanson et al. 1997).

La base del modelo es la construcción de balances energéticos individuales entre las condiciones extremas del crecimiento de los peces. Las condiciones varían entre las tasas metabólicas y de alimentación máximas (afectadas por la temperatura, tamaño del pez y calidad de la dieta) y las tasas mínimas requeridas por un pez en ayuno. Todos los modelos bioenergéticos se basan en las leyes de la termodinámica donde debe ser satisfecha la ecuación:

Consumo= metabolismo+desperdicios + crecimiento

Los parámetros de los dos primeros términos de esta ecuación fueron tomados de la bibliografía referida a experimentos de laboratorio y el tercer término es el crecimiento medido directamente como aumento en la biomasa individual de cada clase de edad. De esta forma el modelo fue utilizado para determinar el consumo dado un crecimiento observado y una experiencia termal y dietas asumidas.

Cada uno de estos procesos fisiológicos es descrito por un conjunto de parámetros característicos de cada especie, que pueden variar en número entre 12 y 30 dependiendo de la función elegida para describir cada proceso fisiológico (Hansen et al. 1997). En el modelo también se incluyen parámetros poblacionales para poder expandir el consumo individual al consumo de la población.

Como cualquier modelo matemático, los modelos bioenergéticos son simplificaciones de la realidad. Cuán bien la describan dependerá de que las parametrizaciones se realicen adecuadamente y de la precisión de las estimaciones de los parámetros utilizados como insumo. Por ser especies de alto valor deportivo y comercial, los salmónidos del Hemisferio Norte han sido intensamente estudiados, por lo que los parámetros fisiológicos son bien conocidos y fueron tomados de la bibliografía. En el caso de la trucha arco iris se utilizaron los parámetros fisiológicos provistos por el software fishbioenergetics para la trucha “steelhead” (tomados del trabajo de Rand et al. 1993). Los parámetros para la trucha marrón fueron tomados de Dieterman et al. (2004).

Los “valores locales” con que se alimenta el modelo son las densidades energéticas de presas y depredadores, los crecimientos observados durante el período a modelar, las dietas de cada clase de talla, el período de residencia marina, la experiencia termal, la estructura poblacional, mortalidad por clase de edad y el tamaño poblacional (Anexo 2). Estos parámetros fueron estimados con distinto grado de precisión según el grado de conocimiento de cada una de las poblaciones de las dos especies estudiadas, correspondiendo la calidad de la información disponible al grado de estudio de cada población.

#### **Valores de DE utilizados.**

*Presas.* Las DE de cada presa fueron estimadas mediante el uso de un calorímetro. Los valores correspondientes a algunas especies fueron complementados utilizando las relaciones empíricas entre su % de peso seco y su DE (Ciancio et al. 2007). Los porcentajes de indigestibilidad de las presas utilizados fueron del 15% para crustáceos (TG y EL) y del 1% para peces y cefalópodos (SF, OS, LG).

*Trucha arco iris*. Se asumió que la densidad energética de los smolts de trucha arco iris en su primer salida al mar es la misma que la de ejemplares inmaduros residentes de la misma especie. La DE de cada edad al regresar del mar fue estimada a partir de ejemplares capturados exclusivamente en la zona cercana al estuario (no más de 100 km río arriba del mismo), capturados entre febrero y junio. El ayuno prolongado durante la migración reproductiva afecta la DE debido al consumo de reservas en la natación y metabolismo basal durante la misma (Doucett et al. 1999). La DE de los peces al salir desde el río al mar fue estimada a partir de peces capturados cerca del estuario en los meses de octubre y noviembre y de peces capturados durante septiembre en los fondos de desove (en el caso de las hembras no desovadas se extrajeron las gónadas antes de preparar el homogeneizado para determinar la DE).

*Trucha marrón*. La densidad energética de las truchas fue estimada a partir de la relación entre la DE y el contenido de agua para salmónidos desarrollada por Hartman y Brant (1995). Como no se poseen peces muestreados en la salida al mar o desovados, la DE de los peces en su salida al mar fue estimada utilizando la fracción de la DE observada en las truchas arco iris al salir (las mismas poseen en promedio una DE 28% menor a la observada al entrar del mar). La densidad energética de los smolts se consideró igual a la de los ejemplares inmaduros residentes.

#### **Clases de edad e historias de vida a modelar.**

Las clases de edades a modelar fueron elegidas de la estructura de edades e historias de vida observadas para cada población. En el caso de la trucha arco iris se utilizó la base de datos del laboratorio GESA (formada por datos biológicos de más de 500 ejemplares anádromos). La mayoría de los peces salen al mar luego de permanecer dos años en agua dulce (85% de la población) por lo que se modeló únicamente esta historia de vida. En el caso de la trucha marrón del río Gallegos se utilizaron datos cedidos por Marcela Amaya de la Subsecretaría de Pesca y Actividades Portuarias de Santa Cruz. En esta población existen peces que migran al mar luego de uno, dos, tres y cuatro años en agua dulce. La historia de vida dominante es la que permanece dos años en agua dulce (66% de la población) y en segundo lugar la correspondiente a los peces que permanecen tres años en agua dulce (17%) por lo que ambos ecotipos fueron modelados independientemente. Los datos de la población de truchas marrones del Río Grande fueron cedidos por Sarah O'Neal (Flathead Lake Biological Station, Universidad de Montana, EEUU). En esta población se observan peces que poseen su primer salida al mar con edades que varían entre uno y seis años siendo dominantes las historias de

vida de dos (54%) y tres (33%) años de residencia en agua dulce, siendo ambas historias de vida consideradas independientemente. Los patrones aquí descriptos para las truchas marrones coinciden con los descriptos para sus congéneres de Norte América (Elliot 1994).

### **Crecimiento**

Al estimar la ganancia en peso alcanzado por cada clase de edad, los criterios utilizados fueron diferentes para cada especie. Para la trucha arco iris el criterio utilizado fue el mismo que para la DE. El peso inicial de una edad al ingresar al mar fue el promedio de los pesos de la edad anterior registrado durante los desoves, sin contar las gónadas en el caso de las hembras, y el peso final fue el registrado en peces de esa edad recién ingresados del mar (meses 2-5 dentro de los 100 primeros km de río desde el estuario). Debido a que se posee menor información referida al tiempo de residencia en agua dulce, para la trucha marrón se utilizó simplemente el peso promedio de los peces muestreados en cualquier momento del año de la edad anterior como peso inicial al ingresar al mar, y el peso promedio de esa edad en todos los meses, como peso final. El peso de los smolts de edades dos y tres de truchas marrones fue tomado de ejemplares residentes para las mismas edades.

### **Mortalidades y estructura de edades**

Las mortalidades para cada clase de edad fueron estimadas a partir de la estructura de edades de las poblaciones. Si se asume un reclutamiento constante, la mortalidad entre edades sucesivas puede ser estimada como el cociente entre las abundancias relativas de una edad y la siguiente (*i.e.* tabla de vida vertical o método de curva de captura, Chapman y Robson 1960). En las tres poblaciones estudiadas los peces de edades tres y cuatro están sub-representados en las muestras (Figura 5.1), lo cual se debe a una menor capturabilidad o a estancias más prolongadas en el océano. Para estimar las proporciones de las edades tres y cuatro de las tres poblaciones se retrocalcularon las densidades desde la edad cuatro hacia atrás, en base a la mortalidad de la edad cinco. Las mortalidades anuales estimadas y utilizadas para el modelo de la trucha arco iris fueron muy similares a las descriptas por Rand et al. (1993) para trucha steelhead introducidas en los lagos Ontario y Michigan (35% en individuos de tres años, 68% en individuos de 4 años y un desove previo y 56% en individuos con 5 años y dos desoves previos ver Anexo 2).

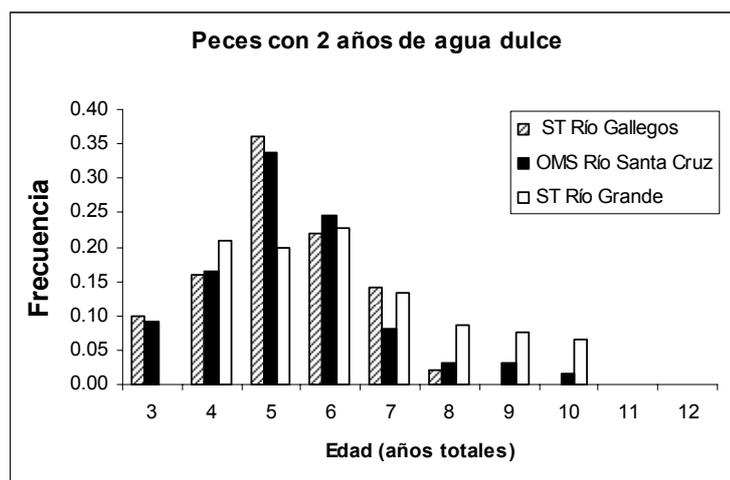


Figura 5.1. Proporciones de edades totales de los peces correspondientes a la historia de vida con 2 años de agua dulce en las capturas de las tres poblaciones estudiadas. Las edades 3 y 4 se encuentran subrepresentadas en los muestreos. Los ejemplares de edad total 3 se encuentran totalmente ausentes en las capturas del Río Grande.

### Tiempo de residencia marina.

Por ser peces anádromos, que se alimentan exclusivamente en el mar y regresan periódicamente al agua dulce donde no se alimentan, el modelado se realizó en base a este ciclo. La trucha arco iris del río Santa Cruz posee una sola “run” (ingreso de peces al río desde el mar), la cual comienza a fines de febrero y con un pico a fines de marzo. Los peces de edad tres y cuatro se encuentran subrepresentados en los muestreos, seguramente porque una fracción de estas edades no ingresa al río a desovar o ingresa unos pocos meses durante la estación más fría para realizar el “overwintering” (Riva Rossi et al. 2007). Por este motivo el modelado del consumo marino de la edad tres se extendió por todo el año exceptuando los tres meses más fríos y el de la edad cuatro, desde septiembre hasta abril, dos meses más de residencia marina que los adultos de más de cuatro años (Ver Anexo 2). Este comportamiento es muy común en trucha marrón (Elliot 1994) y también fue observado en las truchas marrones de los ríos Gallegos y Grande. Ambos ríos poseen dos “runs”, una primera moderada a fines de enero, y otra más grande a fines de febrero, comienzos de marzo (O’Neal et al. 2007, Marcela Amaya, Dirección de Pesca y Actividades Portuarias de Santa Cruz, Río Gallegos, com. personal).

Las truchas marrones del río Grande, independientemente de que hayan salido al mar en su segundo o tercer año de agua dulce, en su primer salida permanecen por un año completo en el mar, lo cual se refleja en la ausencia total de peces de edad tres que migraron al océano después de dos años en agua dulce y de peces de edad cuatro que migraron al océano después de tres años de agua dulce. Un patrón similar, pero con algunas excepciones, se observa en las truchas marrones del río Gallegos (Figura 5.1).

### **Experiencia termal.**

Las temperaturas utilizadas para la trucha arco iris durante la residencia marina fueron tomadas de Welch et al. (1998), quienes realizan un análisis mes por mes de los límites termales inferior y superior de capturas obtenidas en el Pacífico Norte en un período de más de 50 años (Capítulo 2). Debido a su distribución en aguas interiores, para las truchas marrones de los ríos Gallegos y Grande se utilizó el promedio de la TSM en un radio de 100 km de la boca de cada uno de los ríos (Anexo 2).

### **Tamaño poblacional.**

De las tres poblaciones estudiadas, sólo para la población de trucha marrón del río Grande existe una estimación del tamaño poblacional. O'Neil et al. (2007) estimaron mediante un experimento de marcado y recaptura una población de peces vulnerables a la pesquería deportiva de 55.000 individuos (IC del 95% entre 44.700 y 71.400). Asumiendo que los peces en su primera salida permanecen un año en el mar, la población total de peces anádromos en este río ascendería a 88.000 ejemplares (se asumió una mortalidad anual de 58% en la primer salida al mar). No se poseen estimaciones del tamaño de las otras dos poblaciones. Para el ejercicio de simulación se utilizó a la población de trucha marrón del Río Grande como valor de referencia, contemplándose para cada uno de ellos tres tamaños poblacionales alternativos: población chica (10.000 individuos), población mediana (50.000 individuos) y población grande (100.000 individuos) (ver Tabla 5.1).

### ***5.2.4. Comparación del consumo marino con otros depredadores tope del EPPS***

Este análisis fue restringido a las colonias de aves más abundantes y cercanas a las poblaciones de salmónidos estudiadas (ríos Santa Cruz, Gallegos y Grande), es decir colonias de las costas de Santa Cruz, Islas de Tierra del Fuego y de los Estados. Se realizó una revisión de la cantidad de parejas nidificantes, de la dieta y consumo de alimento para las 4 especies elegidas (Tabla 5.2). Para estimar el consumo total de los pingüinos nidificando en la región se consideraron las necesidades diarias mínimas de un adulto multiplicadas por el número de días de empolle (40 días en Pingüino de Magallanes SM y Penacho Amarillo EC), sumado a las necesidades durante la cría de pichones por el número de días de crianza (80 días para SM en Cabo Vírgenes y 58 días para EC en Isla de los Estados; Frere 1993; Raya Rey 2005). El criterio para estimar el consumo total de las colonias de cormoranes fue el mismo que el utilizado para estimar el consumo de los pingüinos. El período de incubación considerado fue de 28-29 días y de 90 días para la época de cría (Frere et. al 2005).

## 5.3. Resultados

### 5.3.1. Estimación de la densidad energética

Se estimó la densidad energética de 37 especies y se generaron relaciones lineales entre el DE y el contenido de peso seco de las seis especies más relevantes del EPPS (resultados publicados en Ciancio et al. 2007). Los valores de DE estimados y utilizados para alimentar el modelo bioenergético se encuentran en el Anexo 2.

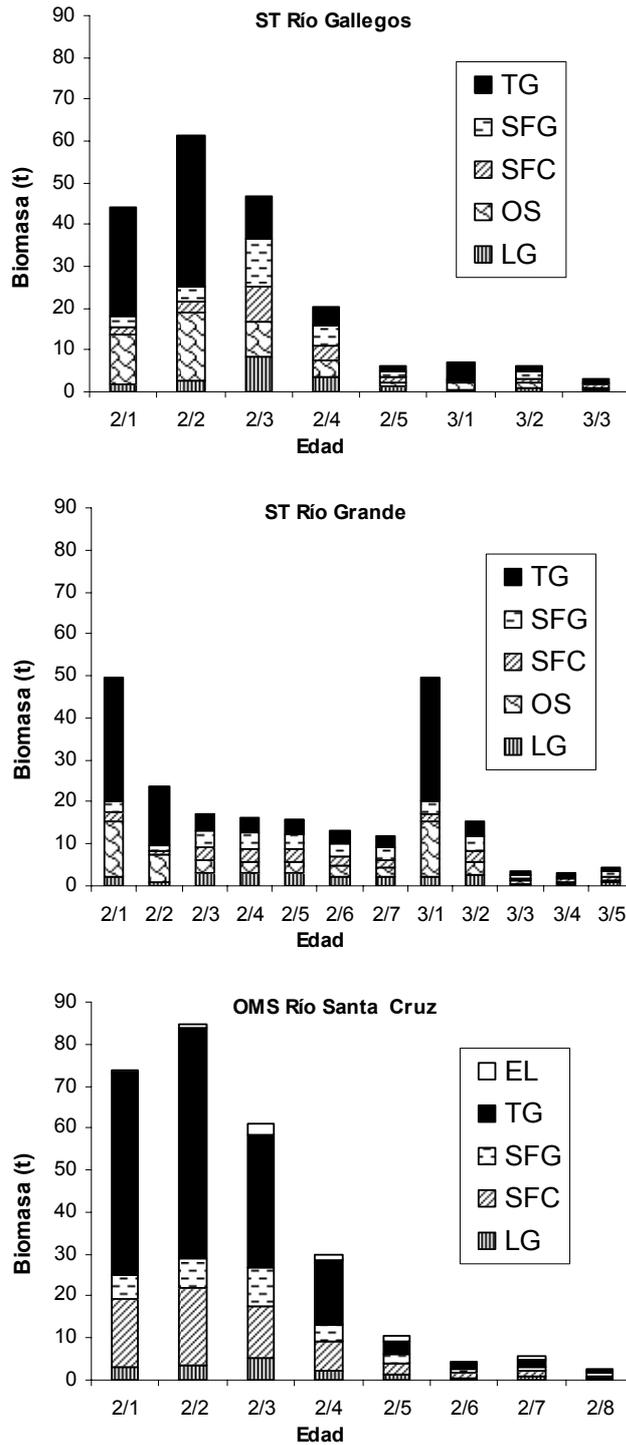
### 5.3.2. Consumo marino de los salmónidos

El modelo mostró que para un mismo tamaño poblacional, la población de trucha arco iris anádroma es la que consume más alimento (273 toneladas totales consumidas para una población de 50.000 individuos, comparada con 195 toneladas de las truchas marrones del río Gallegos y 222 toneladas de las marrones del río Grande) (Tabla 5.1).

El hecho de que la trucha marrón consuma menor biomasa de alimento se debe a que consumen presas con mayor DE y mayor digestibilidad, a que poseen diferente estructura de edades, y a características fisiológicas intrínsecas de la especie. Para verificar esto último se simuló el crecimiento de una trucha arco iris y una marrón bajo las mismas condiciones de dieta, densidades energéticas y experiencia termal. Se observó que para crecer de 2.568 a 5.212 g una trucha arco iris requiere 13.319 g de alimento mientras que son necesarios 8.939g (33% menos) para que una trucha marrón alcance el mismo peso. También los valores-p (fracción del máximo consumo posible dada esas condiciones específicas) observados fueron menores en todas las edades de trucha marrón (rango 0,11-0,29) que los calculados para la trucha arco iris (rango 0,69-0,48). El valor-p estimado por el modelo disminuyó con la edad en las tres poblaciones (ST Gallegos 0,21 a 0,08, ST Grande 0,29 a 0,11 y OMS 0,69 a 0,48).

N	LG	OS	SFC	SFG	TG	EL	Total
10.000	11,8	19,2	20,5	17,6	67,0	1,8	148,1
50.000	59,0	96,4	102,6	88,1	335,4	9,3	740,9
100.000	118	192,8	205,2	176,2	670,8	18,6	1381,6

Tabla 5.1. Consumo total (expresado en toneladas) por ítem presa de las tres poblaciones estudiadas para los tres rangos de tamaños poblacionales modelados (primera columna). Las presas contempladas son LG *Loligo gahi*, OS pejerrey, SFC sardina fueguina chica, SFG sardina fueguina grande, TG anfipodos y EL eufáusidos.



Asumiendo tamaños de 50.000 individuos para cada población, la biomasa total consumida por las tres poblaciones es de 740,9 toneladas. Los anfípodos constituyen la presa más consumida (335 t), la sardina fueguina SF se encuentra en segundo lugar (190 t entre sardina chica y grande), en tercer lugar se encuentra el pejerrey OS (96 t) y cantidades pequeñas de calamaretos LG (59 t) y eufáusidos (9 t).

Figura 5.2. Biomasa de presas consumidas por clase de edad para una población asumida de 50.000 individuos. En la edad el primer valor corresponde a los años en agua dulce y el segundo a los años marinos.

Se observan patrones muy similares entre el consumo por edad para la trucha arco iris del río Santa Cruz y las marrones del río Gallegos (Figura 5.2). En estas poblaciones los peces de cuatro años totales con dos de agua dulce (2/2) constituyen la clase de edad que consume la mayor biomasa. Las clases de edad de tres a seis años totales (con dos años de agua dulce) son las que consumen en conjunto la mayor cantidad de alimento. Los consumos estimados para las truchas marrones del río Grande muestran un patrón diferente, donde los peces de edades 2/1 y 3/1 consumen la mayor biomasa de alimento,

siendo el consumo muy similar entre el resto de las clases de edad con dos años de agua dulce (Figura 5.2). Los peces con 3 años de agua dulce y mayores a cinco años totales consumen una fracción pequeña del total consumido por esta población.

### ***5.3.3. Comparación del consumo marino con otros depredadores tope del EPPS***

En la costa Atlántica de Santa Cruz al sur de Puerto Deseado e islas de Tierra del Fuego y de los Estados se contabiliza un total de 624.496 parejas de aves marinas (Tabla 5.2, Capítulo 3). Las cuatro especies consideradas fueron el Pingüino de Magallanes (SM 411.069 parejas), el Pingüino Penacho Amarillo (EC 174.180 parejas), el cormorán imperial (PA 35.723 parejas) y el cormorán roquero (PM 3.704 parejas).

**Dieta y consumo de los pingüinos:** los pingüinos de Magallanes SM que nidifican en las colonias más al norte de la zona elegida se alimentan de una dieta de proporciones similares de sardinas SF, pejerreyes OS y calamaretos LG (Tabla 5.2). Los pingüinos de la colonia de Cabo Vírgenes tienen una dieta basada principalmente en sardinas, mientras que los calamaretos también son importantes para esta especie en la colonia más austral (I. del los Estados). Los pingüinos penacho amarillo del norte de su distribución se alimentan de larvas de sardina fueguina y macrocrustáceos, mientras que los de la colonia de Isla de los Estados consumen además cantidades considerables de calamaretos (Tabla 5.2).

Wilson et al. (2007) estiman que un pingüino de Magallanes nidificando en Cabo Vírgenes (viajes de un promedio de 13,8 horas) y alimentando dos pichones necesita capturar al menos 664g diarios de alimento. Estos cálculos se realizaron asumiendo una DE promedio de 5930 J/g peso húmedo de la presa y una tasa de eficiencia de asimilación del 77% y constituiría el alimento necesario para satisfacer las demandas debido al metabolismo basal, la natación y al alimento requerido por los pichones. Si bien esta es la cantidad mínima requerida, este autor estima que en circunstancias de gran abundancia de presas el alimento ingerido podría ser hasta 3,5 veces mayor a esta cantidad. Frere (1993) estimó un peso promedio de los contenidos estomacales de SM en cabo Vírgenes durante el mes de enero de 250 g, valor similar a los 200 g de alimento necesarios para criar dos pichones estimados por el modelo bioenergético de Wilson et al. (2007).

Brown (1989) estimó el consumo de la población de EC de las Islas Marion y Prince Edwards durante toda la temporada reproductiva (aproximadamente 200 días) en 33.400 y 7.400 toneladas respectivamente. Estos valores dan un consumo diario promedio de 530 g El peso medio del contenido estomacal de pingüinos penacho amarillo de la Isla de los Estados varía entre 131 y 203 g Con un valor medio de 161 g (viajes promedio entre 9 y 28 horas; Raya Rey 2005).

**Dieta y consumo de los cormoranes:** Solamente se encontraron trabajos que describen la dieta estas especies en la Costa de Santa Cruz (Ferrari et al. 2004; Millones et al. 2008). Millones et al. (2008) describen la dieta de los cormoranes imperiales PA y roqueros PM presentes en isla Chata, en las cercanías de Puerto Deseado. Estas dos especies se alimentan principalmente de nototénidos y calamares siendo, el PM la especie con hábitos más costeros y con mayor prevalencia de presas bentónicas en la dieta alimentándose ocasionalmente de presas pelágicas y calamares (Tabla 5.2). Un comportamiento similar fue descrito por Punta et al. (1993) en cormoranes de la costa norte del Golfo San Jorge. Más al sur, la única descripción de dieta es la de los cormoranes imperiales de la isla Deseada en el estuario del río Gallegos (Ferrari et al. 2004). En esta colonia, el cormorán imperial también se alimenta principalmente de nototénidos y calamares, constituyendo una fracción importante las sardinas y pejerreyes. Todos los trabajos de dieta de cormoranes están basados en el análisis de pellets (regurgitados), por lo que no se posee una estimación del peso del alimento consumido. Para estimar la biomasa consumida se consideró que el alimento ingerido es proporcional al peso del cormorán en la misma proporción que un pingüino de Magallanes (12% diario durante empolle y 18% durante la alimentación de los pichones). Este análisis dio una ingesta diaria de 198 y 165 g para PA y PM durante la época de empolle y 284 y 287 g para PA y PM durante la cría de pichones (pesos tomados de Punta et al. 2003). Gonzales Miri (1995) estima que los regurgitados de PA nidificando en Punta León contienen en promedio 792 Kj Asumiendo una DE similar en la dieta a la asumida para SM, se obtiene un peso medio de 130 g.

Región/sp.	N	C(t)	Frecuencia Presas					Consumo presas (t)					Cita	
			SF	OS	LG	TG	EL	SF	OS	LG	TG	EL		
Santa Cruz														
P. Penacho amarillo	180	16	0,4			0,4	0,2		7			7	3	e
P. Magallanes														
Deseado-S. Julián	98.190	7.038	0,4	0,2	0,2				2.745	1.267	1.337			a, d
R. S. Cruz - M. León	99.200	7.111		0,3	0,7				36	1.849	5.148			c
R. Gallegos	3.560	255	0,5	0,4	0,1				128	102	25,5			f
Cabo Vírgenes	89.200	6.394	0,65	0,35	0,1				4.156	1.598	511			a, c, d
C. imperial	19.238	496	0,15	0,31	0,53				74	154	262			h, i
C. Roquero	1.513	39			0,3						12			h, i
T. Fuego e I. Estados														
P. Penacho amarillo	174.000	7.924	0,1		0,3	0,1	0,1		792		2.219	436	872	b
P. Magallanes	120.919	8.667	0,3		0,5				2.600		4.334			g
C. imperial	16.485	425	0,15	0,31	0,53				64	132	225			h, i
C. Roquero	2.191	56			0,3						16,9			h, i
Total	624.496	38.406							10.601	5.102	14.092	442	875	
ST Ga (50.000 ind.)		195								45	19	85		
ST Gr (50.000 ind.)		223								51	23	94		
OMS Sc (50.000 ind.)		273									17	156	9	
Total truchas		741							190	96	59	335	9	

Tabla 5.2. Abundancia poblacional (N en número de parejas), biomasa total consumida (Ct), frecuencia y biomasa consumida de los ítems presa de aves marinas que coinciden con los postulados para los salmónidos. En las tres últimas filas se compara el consumo de las aves con el consumo de las tres poblaciones de truchas asumiendo abundancias poblacionales de 50.000 individuos. Referencias: a) Wilson et al. (2005), b) Raya Rey (2005), c) Scolaro et al. (1999), d) Frere et al. (1996), e) E. Frere com. pers. f) Valor medio de las proporciones observadas en Monte León y Cabo Vírgenes, g) Schiavini et al. (2005), h) Millones et al. (2008), i) Ferrari et al. (2004).

Debido a su gran abundancia, los pingüinos son las aves que consumen mayor cantidad de alimento. El pingüino de Magallanes es el principal depredador en la región, consumiendo 25.836 toneladas de las mismas presas que consumen los salmónidos (37% SF, 19% OS, 44% LG). Le sigue el pingüino penacho amarillo con 4.335 toneladas (18% SF, 51% LG, 10% TG y 20% EL). Con un consumo mucho menor, se encuentran los cormoranes imperiales, 912 toneladas (15% SF, 31% OS, 53% LG), y los cormoranes roqueros con 29 toneladas 100% compuestas por LG (Tabla 5.2). De todas las especies presa que consumen las truchas y las aves marinas, el calamarete LG es la especie más consumida por las aves (14.092 t), seguido por la sardina fueguina SF (10.601t) y los pejerreyes OS (5.102 t), siendo muy poco relevantes los componentes del zooplancton (EL y TG).

El consumo total de las tres poblaciones de truchas (asumiendo poblaciones de 50.000 individuos para cada especie) representa solamente el 2.3% de toda la biomasa consumida por las aves marinas. Al comparar este consumo disgregado por ítem presa, exceptuando los anfípodos, los cuales representan casi la misma cantidad (80%) que los consumidos por las aves, ninguna de las otras presas superó el 2% de las cantidades consumidas por el conjunto de todas las aves. Este efecto podría ser más relevante en el caso de la trucha marrón, de

menor rango de dispersión y distribución en aguas interiores. Por ejemplo la cantidad de pejerrey consumida por la población desovante del río Gallegos (asumiendo una población de 50.000 ind.) es casi la mitad (45 t) del pejerrey consumido por la colonia de pingüino de Magallanes presente en el estuario del mismo río (102 t Tabla 5.2).

## 5.4. Discusión y conclusiones

### **Consideraciones sobre el consumo marino de los salmónidos.**

Evaluado en conjunto, el consumo de alimento estimado para las tres poblaciones de truchas es mucho menor que el estimado para las poblaciones de aves marinas de la región. Solamente consumirían cantidades equivalentes de anfípodos, lo cual difícilmente represente un impacto significativo: el macrozooplacton es muy abundante y constituye la dieta de casi todos los recursos pesqueros importantes de la región (se reportan abundancias de hasta 3,5 g/m<sup>3</sup> de anfípodos y eufáusidos TG y EL en la Bahía Grande durante el verano, ver capítulo 3 de esta Tesis). El stock costero del calamarete LG se estima en 30.000 t, mientras que se estiman unas 320.000 t de sardina fueguina SF para las cosas de Santa Cruz y Tierra del Fuego. En el caso del pejerrey no existen estimaciones de abundancia.

La trucha arco iris es la especie que consume más alimento. Para alcanzar una misma talla requiere un 33% más de alimento en condiciones iguales que la trucha marrón. Rand et al. (1993) al comparar el consumo de presas de la trucha arco iris con 3 especies de salmónidos presentes en los lagos Michigan y Ontario encuentra que esta especie tiene el menor factor de conversión y que posee una relación de producción-biomasa moderada. Este hecho la muestra como la especie que podría producir mayor impacto de depredación, pero su carácter de macrozooplancófaga y sus antecedentes de poseer mayores rangos de distribución marina podrían diluir estos efectos.

La trucha marrón, por otra parte, es una especie que permanece en aguas salobres o no explora grandes extensiones siendo caracterizada como una especie de aguas interiores (ver capítulos 2 y 3 de esta Tesis). Si bien requiere menos alimento para su crecimiento, su impacto podría magnificarse en regiones localizadas como pueden ser los estuarios de los ríos. Ambas poblaciones de trucha marrón consumen en conjunto casi 100 toneladas de pejerreyes. Otras situaciones posibles de conflictos podría ser el consumo de larvas pelágicas de algún recurso bentónico o de distribución restringida por parte de los juveniles de salmónidos.

En los estuarios, donde los salmónidos residen un tiempo antes de emprender la migración a aguas más profundas, los juveniles podrían depredar sobre larvas de recursos de valor (por ejemplo centolla o centollón), afectando el reclutamiento de estas especies. La evaluación de estos impactos no es posible en la actualidad, ya que requeriría de información no disponible, como por ejemplo las abundancias de los juveniles de salmónidos, sus tiempos de residencia en los estuarios, sus dietas y las abundancias de las presas.

**Fortalezas y debilidades del modelo bioenergético: Sensibilidad del modelo a los parámetros.**

Rand et al. (1993) realiza un análisis de sensibilidad del modelo para la steelhead, variando los valores de 8 parámetros en un 10% de su valor, incluyendo las supervivencias para distintos estadios, el porcentaje de distintos ecotipos, el tamaño de los smolts y la temperatura preferida por las truchas. Sus resultados mostraron que el modelo es más sensible a los valores utilizados de supervivencia anual y la talla de los smolts en el momento de la siembra. Hartman y Kitchell (2008) destacan la sensibilidad de estos modelos a los sesgos en las estimaciones de abundancias y a los factores que directamente la afectan, como las mortalidades estimadas. Estos autores sugieren como mejor solución a estas incertidumbres el planteo de escenarios posibles. La mayor incertidumbre en la estimación de los parámetros del modelo presentado se encontró en las estimaciones de las abundancias poblacionales. Solamente se contó con una estimación de la abundancia poblacional de las truchas marrones del río Grande. Por este motivo se plantearon tres escenarios posibles de tamaño poblacional. Los resultados mostraron que aunque estas poblaciones fueran dos veces mayores a la abundancia de referencia (50.000 individuos), su consumo total no sería mayor al 10% del consumo estimado para las aves marinas. Pocas poblaciones de trucha arco iris anádromas del Hemisferio Norte superan los 100.000 reproductores (Phill Roni, NOAA Fisheries Center, Seattle, com. pers.).

El aumento de peso de los salmónidos durante el período de crecimiento modelado, del cual dependerá directamente el consumo estimado, pudo conocerse con diferente precisión según las especies. En el caso de la trucha arco iris, la base de datos utilizada es muy completa. Por el contrario, los pesos estimados para las truchas marrones provienen de datos tomados por pescadores deportivos. Al no poseerse estimaciones del tiempo de residencia en agua dulce, del estadio gonadal y del peso de los ovarios de las hembras, no fue posible separar los pesos de ingreso al mar y regreso al río, utilizándose valores medios de los mismos. Esta decisión

posiblemente subestime el consumo de los peces, ya que seguramente el peso inicial se encuentre sobreestimado y el final subestimado.

Para poder utilizar el modelo se asumieron varios comportamientos respecto al uso de hábitat marino por parte de los salmónidos (Hartman y Kitchell 2008). Se asumió que las temperaturas son constantes y sólo varían mes a mes. Los salmónidos realizan migraciones verticales diarias en la columna de agua (Capítulo 2), ya sea para seguir sus presas, escapar a depredadores o para mejorar la eficiencia en la digestión. Si bien esta región de la Plataforma Continental muestra poca estratificación y las dos especies estudiadas son descriptas como de hábitos pelágicos, en los meses de verano las truchas migrando en la columna de agua podrían experimentar cambios de hasta dos grados centígrados, lo cual tendría implicancias en las estimaciones de consumo aquí presentadas.

Generalmente en los trabajos que utilizan modelos bioenergéticos para estimar depredación, las DE de las presas y depredadores son tomadas de la bibliografía de especies similares (Baldwin et al. 2000, Dieterman et al. 2004, Johnson et al. 2006, Vatland et al. 2008), lo cual constituye una importante fuente de error (Ney 1993, Hartman y Kitchell 2008). En el modelo presentado en esta tesis las DE de cada presa y los depredadores fueron estimadas en forma directa mediante el uso de un calorímetro o por su relación entre el contenido de agua medido en los tejidos, disminuyendo de forma considerable el error debido al uso de DE tomadas de otras especies o grupos.

Debido al alto costo en tiempo de procesar las muestras para estimar su contenido energético, durante esta Tesis se desarrolló un método sencillo para estimar la DE utilizando relaciones empíricas entre el contenido de agua y de la energía para diversos taxones, el cual se encuentra descrito en Ciancio et al. (2007). Esta base de datos constituye la primera estimación directa de las densidades energéticas de peces e invertebrados marinos de este sector de la Plataforma Patagónica, algunas de las cuales constituyen las especies objetivo de pesquerías comerciales o son las principales presas de depredadores tope.

### **Consideraciones finales.**

El análisis realizado en este capítulo muestra que las poblaciones actuales de truchas anádromas presentes en el EPPS no representarían en forma global una gran amenaza para las especies sobre las que predan o sus potenciales competidores. Resta realizar un análisis más específico, considerando los hábitos tróficos de colonias particulares de aves y su potencial interacción con determinadas poblaciones de salmónidos. Tal análisis posiblemente encuentre

limitaciones importantes de información, particularmente en relación al escaso conocimiento respecto a la dinámica espacial y temporal de las presas, tales como sardina fueguina y pejerrey.

En todas las cuencas importantes del Pacífico se ha detectado la presencia de salmón chinook, una especie que se encuentra en un aparente proceso de expansión (Correa y Gross 2007, Soto et al. 2007). El salmón chinook es la especie de salmónido anádromo más exitosa en invadir cuencas en el Hemisferio Sur (Pascual y Ciancio 2007a). Además es la especie de salmónido de mayor crecimiento, consumiendo grandes volúmenes de alimento. El impacto de esta especie en el Pacífico Sur es actualmente desconocido. Los métodos desarrollados en esta Tesis constituyen un importante antecedente para futuros estudios referidos a los potenciales impactos de salmón chinook en la pacífica de la Patagonia.

## Conclusiones y consideraciones finales

En esta Tesis se abordó el estudio del impacto marino de un grupo de peces pelágicos y de gran movilidad y rangos de dispersión. Esta tarea representó un gran desafío dado las dificultades logísticas de estudiar especies con estas características. La estrategia planteada consistió en abordar el problema desde distintas perspectivas, cada una de las cuales sirvió para analizar aspectos específicos y parciales de la distribución y hábitos tróficos de los salmónidos exóticos, pero que en conjunto permitieron generar escenarios consistentes del papel ecológico de cada una de las especies en los ambientes receptores. A su vez, los análisis estuvieron apoyados en la gran cantidad de información referida a los salmónidos exóticos en sus rangos nativos de distribución.

Considerando los parámetros físicos de la Plataforma Continental Argentina a lo largo del año se logró determinar las áreas de dispersión más probables de los salmónidos en la región. Este análisis resaltó a la Plataforma Patagónica Austral como el área más relevante para las especies de mayor rango de dispersión (trucha arco iris y salmón chinook), constituyendo el complejo de corrientes del Brasil y Malvinas potenciales barreras de dispersión hacia el este en aguas de la plataforma media. La permanencia de los salmónidos anádromos en la plataforma fue posteriormente validada por el análisis de isótopos estables. Las tres especies estudiadas mostraron niveles isotópicos equivalentes a algunos de los principales depredadores de la plataforma, y sus señales isotópicas fueron significativamente mayores que las de especies que se alimentan más allá del Talud Continental. Incluso gracias a la campaña de difusión se detectaron áreas en la plataforma donde las capturas de salmones chinook son frecuentes. Las capturas incidentales de las tres especies se registraron en su mayoría dentro de las áreas de potencial distribución establecidas, constituyendo otra validación independiente para las áreas postuladas.

El análisis espacio-temporal realizado mediante herramientas SIG permitió tanto identificar como descartar potenciales presas y otros depredadores con los cuales podrían existir interacciones tróficas con los salmónidos introducidos. La importancia de la Bahía Grande y las aguas alrededor de Malvinas como zonas de cría para los juveniles de salmónidos anádromos quedó destacada a lo largo de todo el período estudiado. Debido a su abundancia y solapamiento espacial este análisis remarcó la importancia del zooplancton (copépodos

grandes, anfípodos y eufáusidos), larvas, juveniles y adultos de sardinas, calamarete *Loligo* y el pejerrey como potenciales presas de los salmónidos, restándole importancia a especies que en principio parecían relevantes, como el calamar argentino. Este análisis también permitió inferir relaciones tróficas específicas entre las distintas poblaciones de salmónidos estudiadas, sus presas y colonias particulares de aves marinas. Estos escenarios tróficos fueron validados por el análisis de isótopos estables, coincidiendo las áreas potenciales de distribución para las distintas especies de salmónidos con sus presas. Por ejemplo el pejerrey, de distribución en aguas interiores, resultó casi nulo en la dieta de la trucha arco iris de distribución más amplia en la plataforma. Por el contrario representó una importante fracción de la dieta de la trucha marrón, la cual es descripta como una especie que reside en aguas interiores.

El pingüino de Magallanes es la especie más abundante en la región y se alimenta principalmente de peces pelágicos. Su señal isotópica resultó indistinguible de la de las dos especies de salmónidos que según los antecedentes son más piscívoros: el salmón chinook y la trucha marrón. Contrariamente a lo esperado, la trucha arco iris mostró la misma señal isotópica que el pingüino penacho amarillo, una especie que se caracteriza por alimentarse de macrozooplancton. Estas comparaciones sirvieron para confirmar las dietas predichas por los modelos de mezcla de isótopos, mostrando además a los pingüinos como especies indicadoras del comportamiento trófico de los salmónidos en los mares del sur.

Evaluated en conjunto, el consumo de alimento estimado para las tres poblaciones de truchas es menor que el estimado para las poblaciones de aves marinas de la región, consistiendo en una pequeña fracción de las presas disponibles.

La trucha arco iris es la especie que consume más alimento, pero su carácter de macrozooplanctófaga y sus antecedentes de poseer mayores rangos de distribución marina podrían diluir estos efectos. Por otra parte, por ser una especie que permanece en aguas interiores, la trucha marrón podría tener un impacto significativo en regiones localizadas, como pueden ser los estuarios de los ríos. Ambas poblaciones de trucha marrón consumen en conjunto casi 100 toneladas de pejerreyes, lo que podría afectar a las colonias de aves que se alimenten en las mismas localidades.

Las truchas marrones y juveniles de otros salmónidos podrían consumir además larvas pelágicas de algún recurso bentónico o de distribución restringida en aguas interiores. Como podrían ser larvas de recursos de alto valor comercial (por ejemplo centolla o centollón), afectando el reclutamiento de estas especies.

Para los análisis tróficos de esta Tesis fue necesario realizar una descripción de las redes tróficas y sus interacciones en todo el ecosistema de la plataforma patagónica sur constituyendo el primer intento de describir estas relaciones a la escala regional. Los gremios y relaciones tróficas aquí descritos constituyen la base para estudios futuros de este importante ecosistema del Mar Argentino.

En esta tesis se desarrolló una herramienta de especial relevancia para el estudio de los flujos de energía en el Mar Argentino. En Ciancio et al. (2007) se describen relaciones empíricas para estimar fácilmente la densidad energética de los principales componentes del mismo a partir del contenido de agua en los tejidos. Otra herramienta producto de esta Tesis es la detección de peces anádromos en agua dulce a partir de su contenido de isótopos estables (ver Ciancio et al. 2008b), de gran utilidad en regiones donde los salmones anádromos se encuentran en expansión como la Patagonia Austral.

Debido a su clima hostil, falta de carreteras y aislamiento geográfico la región más austral de la Patagonia se ha conservado prístina y poco alterada por la acción humana. Esto es particularmente cierto para las cientos de cuencas de agua dulce que drenan en los fiordos en el Pacífico Sur y sus mares adyacentes. Sin embargo esta situación podría cambiar rápidamente junto con la expansión de la salmonicultura y si el ritmo de colonización de salmónidos anádromos en forma natural continúa. Previo a la presente Tesis no existía ningún antecedente de estudios de esta problemática en la región. Las metodologías desarrolladas proveen la base para el estudio de los efectos de los escapes de salmónidos de centros de piscicultura en el mar, una de las industrias más importante y con mayor crecimiento en Chile.

## Bibliografía

Acha, E. M., H. W. Mianzan, R. A. Guerrero, M. Favero y J. Baba. 2004. Marine fronts at the continental shelves of austral South America Physical and ecological processes. *Journal of Marine Systems* 44: 83-85.

Agnew, D. J., R. Baranowski, J. R. Beddington, S. Des Clers y C.P. Nolan. 1998. Approaches to assessing stocks of *Loligo gahi* around the Falkland Islands. *Fisheries Research*: 155–169.

Agnew, D. J. 2002. Critical aspects of the Falkland Islands pelagic ecosystem: distribution, spawning and migration of pelagic animals in relation to oil exploration. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 12: 39–50.

Aigo, J. , V. Cussac, S. Peris, S. Ortubay, S. Gómez, H. López, M. Gross, J. Barriga y M. Battini. 2008. Distribution of introduced and native fish in Patagonia (Argentina): patterns and changes in fish assemblages. *Reviews on Fish Biology and Fisheries* DOI 10.1007/s11160-007-9080-8

Angelescu, V. y L. B. Prenski. 1987. Ecología trófica de la merluza común del Mar Argentino. Reporte técnico N 561. INIDEP.

Anónimo sin año. Subsecretaria de Recursos Hídricos de la provincia de Tierra del Fuego. Reporte nro. 73.

Anónimo. 2002. The translocation of brown trout (*Salmo trutta*) and rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) into and within western Australia. Departamento de pesquerías de Australia, Reporte N 156.

Anónimo. 2005. Estadísticas SERNAPESCA, Chile.

Arkhipkin, A., V. Laptikhovsky y D.A.J. Middleton. 2000. Adaptation for cold water spawning in loliginid squid: *Loligo gahi* in Falkland waters. *Journal Mollusc Studies* 66: 551-564.

- Arkhipkin, A.I., D.A.J. Middleton, A.M. Sirota and R. Grzebielec. 2004. The effect of Falkland Current inflows on offshore ontogenetic migrations of the squid *Loligo gahi* on the southern shelf of the Falkland Islands. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 60:11-22.
- Baldwin, C. M., D. A. Beauchamp y J. J. Van Tassell. Bioenergetic assessment of Temporal food supply and consumption demand by salmonids in the Strawberry Reservoir food web. *Transaction of the American Fisheries Society* 129: 429-450.
- Balon, E. K. y M. N. Bruton. 1986. Introduction of alien species or why scientific advice is not heeded. *Environmental Biology of Fishes*. 16: 225-230.
- Barriga, J. 2006. La distribución espacio-temporal, el crecimiento y la alimentación de larvas y juveniles de Galaxias (Pises *Galaxiidae*) en lagos y ríos patagónicos. Universidad Nacional del Comahue.
- Bastida, R. y V. Lichtschein. 1988. Food habits of *Cephalorhynchus commersonii* of Tierra del Fuego. *Report International. Whale Commission (special Issue 9)*: 143-160.
- Basulto, S. 2003. El largo viaje de los salmones. Una crónica olvidada. Maval Editorial, Santiago, Chile. 299 pp.
- Bava, J. 2005. Metodologías de procesamiento de imágenes NOAA-AVHRR y su utilización en aplicaciones oceanográficas y Biológico-pesqueras en el Atlántico Suroccidental. Tesis Doctoral. UBA.
- Beauchamp, D. A., D. J. Stewart y G. L. Thomas. 1989. Corroboration of a bioenergetics model for sockeye salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* 118: 597-607.
- Becker, L., M. A. Pascual y N. Basso. 2007. Colonization of the Southern Patagonia Ocean by exotic chinook Salmon. *Cons. Biol.* 21 (5): 1347–1352.
- Benoit-Bird, K. J. 2004. Prey caloric value and predator energy needs: foraging predictions for wild spinner dolphins. *Marine Biology* 145: 435–444.
- Berg, O. K. y M. Berg. 1987. Migrations of sea trout, *Salmo trutta* L., from the Vardnes river in Northern Norway. *Journal of Fish Biology* 31: 113–121.

- Berrow, S.D, J.P. Croxall y S.D. Grant. 2000. The status of white-chinned petrels *Procellaria aequinoctialis* L. at Bird Island, South Georgia. *Antarctic Science* 12(4): 399-405.
- Bianchi, A., M. Massoneau y R.M. Olivera. 1982. Análisis estadístico de las características T-S del sector austral de la Plataforma Continental Argentina. *Acta Oceanographica Argentina*, 3(1): 93-118.
- Bocher, P., Y. Cherel, J. P. Labat, P. Mayzaud, S. Razouls y P. Jouventin. 2001. Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 223: 261–276.
- Boersma, D., D. L. Stokes y I. J. Strange. 2002. Applying ecology to conservation: tracking breeding penguins at New Island South reserve, Falkland Islands. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 12: 63-74.
- Boersma, D. 2008a. Penguins as marine sentinels. *Bioscience* 58 (7): 597-607.
- Boersma, D., G. Rebstock, E. Frere y S. Moore. 2008b. En prensa. Following the fish: penguins & productivity in the South Atlantic. *Ecological Monographs*.
- Bosch, J., P. A. Rincón, L. Boyero y A. Martínez-Solano. 2006. Effects of Introduced Salmonids on a Montane Population of Iberian Frogs. *Conservation Biology* 20(1): 180–189.
- Botto, F., C. Bremec, A. Marecos, L. Schejter, M. Lasta y O. Iribarne. 2006. Identifying predators of the SW Atlantic Patagonian scallop *Zygochlamys patagonica* using stable isotopes. *Fisheries Research* 81:45-50.
- Brandt, S. B. y K. J. Hartman. 1993. Innovative approaches with bioenergetics models: future applications to fish ecology and management. *Transactions of the American Fisheries Society* 122: 731–735.
- Brickle, P., A. Arkhipkin y Z. Shcherbich. 2006. Age and growth of a sub-Antarctic notothenioid, *Patagonotothen ramsayi* (Regan 1913), from the Falkland Islands. *Polar Biology* 29: 633-639.
- Brown, C.R. 1989. Energy requirements and food consumption of *Eudyptes* penguins at the Prince Edward Islands. *Antarctic Science* 1 (1): 15-21.

- Brunnetti, N. E., M. L. Ivanovic y B. Elena. 1998. Calamares ommastrephidos. En el mar argentino y sus recursos pesqueros 37-68 pp.
- Burgner, R. L., J.T. Light, L. Margolis, T. Okazaki, A. Tautz y S. Ito. 1992. Distribution and origins of Steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*) in offshore waters of the North Pacific Ocean. International North Pacific Fisheries Commission Bulletin 51.
- Buria L., Albariño R. J., Villanueva V.D., Modenutti B. y E.G. Balseiro. 2007. Impact of exotic rainbow trout on the benthic macroinvertebrate community from Andean-Patagonian headwater streams. Archivfur Hydrobiologie 168:145-154.
- Butler, R. J. 2000. Caspian tern relocation by 200 management plan and pile dike modification to discourage cormorant use of lower Columbia river. Oregon and Washington. Oregon State Department of Land Conservation and Development
- Cabana, G. y J. B. Rasmussen. 1994. Modeling food chain structure and contaminant bioaccumulation using stable nitrogen isotopes. Nature 372: 255–257.
- Campagna, C., C. Verona y V. Falabella. 2005. Situación ambiental en la Ecoregión del mar Argentino.
- Candy, J. R. y T. P. Quinn. 1999. Behavior of adult chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in British Columbia coastal waters determined from ultrasonic telemetry. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 77: 1161–1169.
- Casalinuovo, M. A., Luizón C. A., Sberna C. N., Vigliano P. H., Macchi, P. J. y M. E. Lattuca. 2002. Recursos Pesqueros Recreacionales de Tierra del Fuego. Primera Etapa: Las Poblaciones de Salmónidos del Río Ewan Sur. Informe Final. Consejo Federal de Inversiones: 233 pp.
- Chapman, D. G. y D. S. Robson. 1960. The Analysis of Catch Curve. Biometrics 16:354-368
- Chipps, S. R. y D. H. Wahl. 2008. Bioenergetics Modeling in the 21st Century: Reviewing New Insights and Revisiting Old Constraints. Transactions of the American Fisheries Society 137: 298-313.

- Ciancio, J.E., M. A. Pascual, J. Lancelotti, C. M. Riva Rossi y F. Botto. 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): 217-225.
- Ciancio, J.E., M. A. Pascual y D. Beauchamp. 2007. Energy density of Patagonian aquatic organisms and empirical predictions based on water content. *Transactions of the American Fisheries Society*. 136 (5): 1415–1422.
- Ciancio, J. E., M. Pascual, F. Botto, E. Frere and O. Iribarne. 2008a. 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., M. Pascual, F. Botto, M. Amaya, S. O’Neal y O. Iribarne. 2008b. Stable isotope profiles of partially migratory salmonid populations in Atlantic rivers of Patagonia. *Journal of Fish Biology* 72: 1708-1719. doi:10.1111/j.1095-8649.2008.01846.x
- Ciechomsky, J. D., M. D. Ehrlich, C. A. Lasta y R. P. Sánchez. 1981. Distribución de larvas y huevos de peces en el Mar Argentino y evaluación de los efectivos desovantes de anchoita y merluza. En Angelescu V. (ed) Campañas de investigación pesquera realizadas en el mar argentino por los B/I “Shinkai Maru” y Walter Herwig y el B/P “Marbug” 1978/79. *Contrib. Inst. Biol. Mar.* N 383: 59-79.
- Clarke, M. y N. Goodall. 1994. Cephalopods in the diets of three odontocete cetacean species stranded at Tierra del Fuego, *Globicephala melaena* (Traill, 1809), *Hyperoodon planifrons* Flower, 1882 and *Cephalorhynchus commersonii* (Lacepede, 1804). *Antarctic Science* 6: 749-154
- Clausen, A. P. y K. Putz. 2002. Recent trends in diet composition and productivity of Gentoo, Magellanic and Rockhopper Penguins in the Falkland Islands. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 12: 51-62.
- Clausen, A. y K. Putz. 2003. Winter diet and foraging range of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) from Kidney Cove, Falkland Islands. *Polar Biology* 26: 32-40.

- Colombo, G. L. y M. D. Viñas. 1994. Relaciones peso seco-talla y volumen-talla en *Themisto gaudichaudii*, principal anfípodo hipérido del mar epicontinental argentino.
- Correa, C. y M. R. Gross. 2007. Chinook salmon invade southern South America. *Biological Invasions*. DOI 10.1007/s10530-007-9157-2
- Cousseau B. y Perrota .2000. Peces marinos de la Argentina. Biología, distribución y pesca. Inidep y Secretaría de Ganadería y Pesca de la Nación.
- Crespo, E.A., N.A. García, S. L. Dans y S.N. Pedraza. Sin año. Atlas de Sensibilidad Ambiental de la Costa y el Mar Argentino Mamíferos marinos. *Cephalorhynchus commersonii*.
- Crowl, T. A., C. R. Townsend y A. R. McIntosh. 1992. The impact of introduced brown and rainbow trout on native fish: the case of Australasia. *Fish Biology and Fisheries* 2: 217-241.
- Cussac, V. E., D. A. Fernández, S. E. Gómez y H. L. López. Fishes of southern South America: a story driven by temperature. *Fish Physiology and Biochemistry* DOI 10.1007/s10695-008-9217-2
- Davaine, P. y E. Beall. 1997. Introduction en milieu vierge (Iles Kerguelen, Subantarctique): enjeux résultats, perspectives. *Français de Pêche e Pisciculture* 344-345: 93-110.
- Dieterman, D. J., W. C. Thorn y C. S. Anderson. 2004. Application of a bioenergetic model for brown trout to evaluate growth in southeast Minnesota streams. Minnesota Department of Natural Resources Investigation Report 513.
- Doucett, R. R., R. K. Booth, G. Power, y R. S. McKinley. 1999. Effects of the spawning migration on the nutritional status of anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*): insight from stable-isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56: 2172-2180.
- Eder, L. B. y M. N. Lewis. 2005. Proximate composition and energetic value of demersal and pelagic prey species from the SW Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 291: 43-52.

- Elliott, J. M., D. T. Crisp, R. H. K. Mann, I. Pettman, A. D. Pickering, T. G. Pottinger y I. J. Winfield. 1992. Sea-trout literature review and bibliography. National Rivers Authority: Fisheries Technical Report No. 3: 1–141.
- Elliot, J. M. 1994. Quantitative Ecology and the brown trout. Oxford University Press 286 pp.
- Erickson, D.L., y E. K. Pikitch. 1994. Incidental Catch of Chinook Salmon in Commercial Bottom Trawls off the U.S. West Coast. North American Journal of Fisheries Management 14:550-563.
- Ferrari, S., B. Alegre y P. Gandini. 2004. Dieta del comorán imperial (*Phalacrocorax atriceps*) en el sur de Santa Cruz (Patagonia, Argentina). Ornitología Neotropical 15:113-110.
- Forero, M. G., K. A. Hobson, G. R. Bortolotti, J. A. Donázar, Bertelloti M. y G. Blanco 2002. Food resource utilization by the Magellanic penguin evaluated through stable isotope analysis: segregation by sex and age and influence on offspring quality. Marine Ecology Progress Series 234: 289–299.
- Frere, E. 1993. Biología reproductiva del pingüino de Magallanes (*Spheniscus magellanicus*) en la colonia de Cabo Vírgenes. Tesis Doctoral Universidad de Buenos Aires. 100 pp.
- Frere, E., P. Gandini, y V. Lichstein. 1996. Variación latitudinal en la dieta del pingüino de magallanes *Spheniscus magellanicus*. Ornitología Neotropical 7:35-41.
- Frere, E., F. Quintana y P. Gandini 2005. Cormoranes de la costa patagónica: estado poblacional, ecología y conservación. Hornero 20(1): 35-52.
- Frost, B.W. 1983. Interannual variation of the zooplankton standing stock in the open Gulf of Alaska. En From Year to Year: Inter annual variability of the Environment and Fisheries in the Gulf of Alaska and the Eastern Bering Sea, ed. W.S. Wooster (Washington Sea Grant Program, Seattle), pp. 146-157.
- Gibbons, M. J., M. Barange y S. C. Pillar. 1991. Vertical migration and feeding of *Euphausia lucens* (Euphausiacea) in the Southern Benguela. Journal of Plankton Research 13: 473-486.

- Gibbons M. J., Stuart V. y H. M. Verheye. 1992. Trophic ecology of carnivorous zooplankton in the Benguela current. *South African Journal of Marine Science* 12: 421-437.
- Glorioso P.D. y Flather R. A. 1995. Tide and Surge modelling of Patagonian shelf. En *Journal of marine Systems*, special Issue in the IAPSO and IUGG sessions on the circulation of marginal seas and semi-enclosed seas, Hawaii.
- Godfrey, H., K.A. Henry y S. Machidori. 1975. Distribution and abundance of coho salmon in offshore waters of the North Pacific Ocean. *Int. North Pacific Fish. Comm Bull.* 31: 80 p.
- Gonzalez Miri, L. J. 1995. Calidad de la dieta del Cormorán Real (*Phalacrocorax albiventer*) durante el ciclo reproductivo en la colonia de Punta León. Tesis de Licenciatura. UNSJB. 26 pp
- Gorokhova, E., S. Hansson, H. Hoglander y C. M. Andersen. 2005. Stable isotopes show food web changes after invasion by the predatory cladoceran *Cercopagis pengoi* in a Baltic Sea bay. *Oecologia* 143: 251–259
- Gosztonyi, A. E. y Kuba L. 1998. Fishes in the diet of the Imperial cormorant *Phalacrocorax atriceps* at Punta Lobería Chubut, Argentina. *Marine Ornithology* 26: 59-61.
- Groot, L. y A. Margolis. 1991. *Pacific Salmon Life Histories*. UBC Press: Vancouver.
- Groot, L., C. Margolis y W. C. Clarke. 1995. *Physiological Ecology of Pacific Salmon*. UBC Press.
- Guerrero, R. A. y A. R. Piola. 1997. Masas de agua en la Plataforma Continental. En *el Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros* 1: 107-118.
- Hansen, J. E., R. G. Perrotta y A. Madirolas. 2004. Otros peces pelágicos: sardina Fueguina, pejerreyes, jurel, saraca y anchoa de Banco. En *El Mar Argentino y sus recursos pesqueros*. Sanchez RP & Veis SI. (Eds.)141-156 pp.
- Harris, M., y J. R. G. Hislop. 1978. The food of young Puffins *Fratercula artica*. *Journal of Zoology of London* 185:213-236.

- Hart, A.C. y M. B. Dell. 1986. Early oceanic migrations and growth of juvenile Pacific salmon and steelhead trout. *Int. North. Pac. Fish. Comm Bull* 46.
- Hartman, K. J. y F. J. Margraff. 1993. Evidence of predatory control of yellow perch (*Perca Flavescens*) recruitment in Lake Erie, U.S.A. *Journal of Fish Biology* 42:109-119.
- Hartman, K. J. y S. B. Brant. 1995. Estimating Energy Density of Fish. *Transactions of the American Fisheries Society* 124: 347-355.
- Hartman, K. J. y J. F. Kitchell. 2008. Bioenergetics Modeling: Progress since the 1992 Symposium. *Transactions of the American Fisheries Society* 137:216–223.
- Harvey, C. J., P. C. Hanson, T. E. Essington, P. B. Brown y J. F. Kitchell. 2002. Using bioenergetics models to predict stable isotope ratios in fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 115–124.
- Healey, M.C. 1990. The Ecology of juvenile salmon in Georgia Strait, British Columbia. En *Salmonids Ecosystems of the North Pacific*. Ed. W.J. McNeil and D.C. Himsworth (Oregon State University Press, Corvallis), pp. 203-229.
- Healey, M. C. 1991. Life History of Chinook Salmon. En *Pacific Salmon Life Histories*. Eds. C. Groot and L. Margolis. UBC Press. pp. 331-395
- Higgs, D.A., J. S. Macdonald, C. D. Levings y B. S. Dosanjh. 1995. Nutrition and feeding habits in relation to life history stage, p. 161-315. In: C. Groot, L. Margolis and W.C. Clarke (eds). *Physiological Ecology of Pacific Salmon*. UBC Press, Vancouver, Canada.
- Hill, D. K. y J. J. Magnuson. 1990. Potential Effects of Global Climate Warming on the Growth and Prey Consumption of Great Lakes Fish. *Transactions of the American Fisheries Society* 119:265–275.
- Hoar, W.S. 1976. Smolt transformation: evolution, behavior, and physiology. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 33: 1234-1252.
- Hinke, J. T., D. G. Foley, C. Wilson y G. M. Watters. 2005. Persistent habitat use by Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* in the coastal ocean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 304: 207–220.

- Hobson, K. A., Alisauskas, R. T. y R. G. Clark. 1993. Stable nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. *The Condor* 95: 388-394.
- Hobson, K. A., D. M. Schell, D. Renouf y E. Noseworthy. 1996. Stable carbon and nitrogen isotopic fractionation between diet and tissues of captive seals: implications for dietary reconstructions involving marine mammals. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 53: 528–533.
- Ivanovic, M. L. y N. E. Brunetti. 1994. Food and feeding of *Illex argentinus*. *Antarctic Science* 6 (2): 185-193.
- Jackson, G.D., M.J.A. George y N.G. Buxton. 1998. Distribution and abundance of the squid *Moroteuthis ingens* (Cephalopoda: Onychoteuthidae) in the Falkland Islands region of the South Atlantic. *Polar Biology* 20: 161-169.
- James, G.D. y M. J. Unwin. 1996. Diet of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in Canterbury coastal waters, New Zealand. *N. Z. J. Marine Freshwater Research* 30: 69-78.
- Johnson, R. L., S. C. Blumenshine y S. Cagland. 2006. Bioenergetic analysis of factors limiting brown trout growth in an Ozark tailwater river. *Environmental Biology of Fishes* 77:121–132.
- Jonsson B. y N. Jonsson. 2006. Cultured Atlantic salmon in nature: a review of their ecology and interaction with wild fish. *ICES Journal of Marine Science*, 63: 1162-1181.
- Kaeriyama, M., M. Nakamura., R. Edpalina, J. R. Bower., M. Yamaguchi, R. V. , y K.W. Myers. 2004. Change in the feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*) in the central Gulf of Alaska in relation to climate events. *Fisheries Oceanography*. 13: 197–207.
- Kajimura, H. y T.R. Loughlin. 1988. Marine mammals in the oceanic food web of the eastern subarctic Pacific. *Bulletin of the Ocean Research Institute, University of Tokyo* 26(2): 187-223.
- Keeley, E. R. y J. W. A. Grant. 2001. Prey size of salmonid fishes in streams, lakes, and oceans. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 58: 1122-1132.

- Kitchell, J. F., D. J. Stewart y D. Weininger. 1977. Applications of a bioenergetics model to perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum*). Journal Fisheries Research Board Canada 34:1922-1935.
- Klemetsen, A., P. A. Amundsen., J. B. Dempson, B. Jonsson, N. Jonsson, M. F. O'Connell y E. Mortensen. 2003. Atlantic salmon *Salmo salar* L., brown trout *Salmo trutta* L. and Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.): a review of aspects of their life histories Ecology of Freshwater Fish 12: 1-59.
- Knutsen, J. A., H. Knutsen, J. Gjøseter y B. Jonsson. 2001. Food of anadromous brown trout at sea. Journal of Fish Biology 59: 533–543.
- Knutsen, J. A., H. Knutsen, E. M. Olsen y B. Jonsson. 2004. Marine feeding of anadromous *Salmo trutta* during winter. Journal of Fish Biology 64: 89–99.
- Lancelotti, J.L., C. M. Riva Rossi y M. Arguimbau. 2003. Un método de bajo costo para el análisis automatizado de escamas. Biología Acuática 20: 84-87.
- Lande, R. 1980. Genetic variation and phenotypic evolution during allopatric speciation. American Naturalist 116: 463-479.
- Lajtha M. y R. H. Michener. 1994. Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. Blackwell scientific publications.
- Laptikhovsky, V. 2004. A comparative study of diet in three sympatric populations of Patagonotothen species (Pisces: *Nototheniidae*). Polar Biology 27: 202-205.
- Lescrauwaet, A. C., J. Gibbons, L. Guzman, A. y Schiavini. 2000. Abundance estimation of Commerson's dolphin in the eastern area of the Strait of Magellan-Chile. Revista Chilena de Historia Natural 73.
- Lewis, R., T.C. O'Connell, M. Lewis, C. Campagna y A.R. Hoelzel. 2006. Sex-specific foraging strategies and resource partitioning in the southern elephant seal (*Mirounga leonina*). Proceeding of the Royal Society 273: 2901–2907.
- Light, J. T. 1985. Food and feeding of steelhead trout in the epipelagic waters of the North Pacific Ocean. 25 pp. Fisheries Research Institute, FRI-UW-8507, University of Washington

- Lomovasky, B. J., E. Morriconi y J. Calvo. 2001. Energetics variation of the striped clam *Eurhomalea exalbida* (Chemintz, 1795) in Ushuaia Bay, Beagle Channel (54 50' S). *Journal of Shellfish Research* 20 (3):1089-1094.
- Lunge, L. 2005. Feeding dynamics and distribution of the hyperiid amphipod, *Themisto gaudichaudii* (Guérin, 1828) in the Polar Frontal Zone, Southern Ocean. Tesis de Master Rhodes University.
- Macchi, P. J., M. A. Pascual y P. Vigliano. 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.
- MacCrimmon, H. R. 1971. World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of Fisheries Research Board of Canada* 26: 1699–1725.
- Malacalza, V. E., T. Poretti y M. Bertellotti 1994. La dieta de *Phalacrocorax albiventer* en Punta León (Chubut, Argentina) durante la temporada reproductiva. *Ornitologia Neotropical* 5: 91-97.
- Malacalza, V.E., T.I. Poretti y N.M. Bertellotti. 1997. Variacion estacional de la dieta de *Phalacrocorax magellanicus* (Aves: *Phalacrocoracidae*) en Punta Loma (Chubut, Argentina) *Neotropica* 43: 35-37.
- Manzer, J. I. , T. Ishida , A. E. Peterson y M. E. Hanavan. 1965. Salmon of the north Pacific Ocean. Part 5. Offshore distribution of salmon. *Int. N. Pac. Fish. Comm Bull.* 15 452 pp.
- Marini, T. y V. Mastrarrigo. 1963. Piscicultura. Recursos Naturales Vivos. Evaluación de los Recursos Naturales de la Argentina. Volume VII 2. Ministerio de Agricultura de la Nación, Buenos Aires, Argentina. pp. 267-272.
- McDowall, R. M. 1994. The Origins of New Zealand's. Chinook Salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Mar. Fish. Rev.* 56: 1-7.
- McDowall, R. M. 2001a. Anadromy and homing: two life-history traits with adaptive synergies in salmonid fishes? *Fish and Fisheries* 2: 78 – 85.

- McDowall, R. M., R. M. Allibone y W. L. Chadderton. 2001b. Issues for the conservation and management of Falkland Islands freshwater fishes. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 11: 473-486.
- McDowall, R. M. 2006. Crying wolf, crying foul, or crying shame: alien salmonids and a biodiversity crisis in the southern cool-temperate galaxioid fishes? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 16:233–422.
- McGowan, J.A. y P.M. Williams. 1973. Oceanic habitat differences in the North Pacific. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 2:187-217.
- Michener, R. H. y D. M. Schell. 1994. Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs, p. 138–157. In K. Lajtha and R. Michener [eds.], *Stable isotopes in ecology and environmental science*. Blackwell.
- Milano, D. 2003. *Biología de Galaxiasplatei* (Pisces, Galaxiidae): especializaciones relativas a su distribución. Tesis Doctoral. Universidad Nacional del Comahue. 175 pp
- Millones, A.,F. García, E. Frere y P. Gandini. 2008. Dieta del cormorán cuello negro (*Phalacrocorax magellanicus*) y cormorán imperial (*Ph. atriceps*) en colonias mixtas del norte de la Provincia de Santa Cruz, Argentina. Póster XII reunión Argentina de Ornitología. San Martín de los Andes.
- Mouat, B., M.A. Collins y J. Pompert. 2001. Patterns in the diet of *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) from the Falkland Islands jigging fishery. *Fisheries Research* 52: 41-49.
- Muller, G. 2004. *The Foraging Ecology of South American Sea Lions (Otaria flavescens) on the Patagonian Shelf* Dissertation. Tesis doctoral, Kiel.
- Naylor, R., K. Hindar, I. Fleming, R. Goldberg, S. Williams, J. Volpe, F. Whoriskey, J. Eagle, D. Kelso, y M. Mangel. 2005. Fugitive salmon: assessing the risks of escaped fish from net-pen aquaculture. *BioScience* 55: 427-437.
- Ney, J. J. 1993. Bioenergetics modeling today- Growing pains on the cutting edge. *Transactions of the American Fisheries Society* 122:736-748.

- Nyegaard, A., A.I. Arkhipkin y P. Brickle. 2004. Variation in the diet of *Genypterus blacodes* (Ophidiidae) around the Falkland Islands. *Journal of Fish Biology* 65: 666–682.
- Olsen, E.M., H. Knutsen, J.H. Simonsen, B. Jonsson, J.A. Knutsen. 2006. Seasonal variation in marine growth of sea trout, *Salmo trutta*, in coastal Skagerrak. *Ecology of Freshwater Fish* 15: 446–452.
- O'Neal, S.L., J. A. Stanford y A. L. Liberoff. 2007. Population status and ecology of brown trout: Rio Grande, Tierra del Fuego, Argentina, 2007 Season. FLBS Report 198-07. Prepared for Nervous Waters of Argentina and Estancia María Behety by Flathead Lake Biological Station, The University of Montana, Polson, Montana. 30pp.
- Parker, G., M. C. Paterlini, y R.A. Violante. 1997. El Fondo Marino. En el Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros. 1:65-87
- Parsons, T.R. Ecological relations. 1987. En the gulf of Alaska: Physical Environment and Biological Resources, e.d. D.W. Hood and S.T.Zimmerman (NOAA, Ocean Assessments Division, Alaska Office), pp. 561-570.
- Pascual, M. A., P. Bentzen, C. Riva Rossi, G. Mackey, M. T. Kinnison y R. Walker. 2001. First documented case of anadromy in a population of introduced rainbow trout in Patagonia, Argentina. *Transactions of the American Fisheries Society* 130: 53–67.
- Pascual, M.A, P. Macchi, J. Urbansky, F. Marcos, C. Riva Rossi, M. Novara y P. Dell'Arciprete. 2002. Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence-absence data. *Biological Invasions* 4: 101-113.
- Pascual, M.A. y J.E. Ciancio. 2007a. Introduced anadromous salmonids in Patagonia: risks, uses, and a conservation paradox. In: T.M. Bert (ed.), *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities*. Springer, New York City, New York, USA. Chapter 18.
- Pascual, M. A., V. Cussac, B. Dyer, D. Soto, P. Vigliano, S. Ortubay y P. Macchi. 2007b. Freshwater fishes of Patagonia in the 21st Century after a hundred years of human settlement, species introductions, and environmental change. *Aquatic Ecosystem Health & Management* 10(2):1–16.

- Pascual, M.A., J. Lancelotti, B. Ernst-Elizalde, J. E. Ciancio, E. Aedo-Marchant y M. Garcia-Asorey. 2008. The importance of scale, connectivity, and incentives in conservation programs: the case of exotic Salmonids of Patagonia. En prensa, *Frontiers in Ecology and Environment*.
- Patterson, K.R. 1988. Life history of Patagonian squid *Loligo gahi* and growth parameter estimates using least square fits to linear and von Bertalanffy models. *Marine Ecology Progress Series* 47: 65 -74.
- Pavlov, D.S., K.A. Savvaitova y K.V. Kuzishchin. 1999. Epigenetic variations of life history strategies in Red Data Book species – mykiss (*Parasalmo mykiss* (Walb.)) to the problem of species conservation. *Doklady Biol. Sci.* 367: 709–713.
- Pearcy, W. G. 1992. *Ocean Ecology of North Pacific Salmonids*. University of Washington Press. Seattle London 176 pp.
- Pedersen, J. y J. R. G. Hislop. 2001. Seasonal variations in the energy density of fishes in the North Sea. *Journal of Fish Biology* 59: 380–389.
- Pemberton, R. 1976. Sea trout in North Argyll sea lochs: II. diet. *Journal of Fish Biology* 9: 195–208.
- Piola A.R. y A.L. Rivas. 1997. Corrientes de la plataforma continental. En *el Mar Argentino y sus Recursos Pesqueros*. 1:119-132.
- Phillips, D. L. 2001. Mixing models in analyses of diet using multiple stable isotopes: a critique. *Oecologia* 127: 166–170.
- Phillips, D. L. y J. W. Gregg. 2003. Source partitioning using stable isotopes: coping with too many sources. *Oecologia* 136: 261–269.
- Phillips K.L. , P.D. Nichols y G. D. Jackson. 2003. Size-related dietary changes observed in the squid *Moroteuthis ingens* at the Falkland Islands: stomach contents and fatty-acid analyses. *Polar Biology* 26: 474–485.
- Phillips, D. L. y P. M. Eldridge. 2006. Estimating the timing of diet shifts using stable isotopes. *Oecologia* 147: 195-203.

- Pineda, S., N. E. Brunnetti y N. Scarlato. 1998. Calamares Loliginidos. En el mar argentino y sus recursos pesqueros 2 : 13-36.
- Prenski, L.B. y V. Angelescu. 1993. Ecología trófica de la merluza común (*Merluccius hubbsi*) del Mar Argentino. Parte 3. Consumo anual de alimento a nivel poblacional y su relación con la explotación de las pesquerías multiespecíficas. Documento Científico INIDEP 1 :118 pp.
- Punta, G. E., J. R. C. Saravia y Yorio P. M. 1993. The diet and foraging behaviour of two patagonian cormorants. *Marine Ornithology* 21: 27-36.
- Punta, G. E., P.M. Yorio, G. Herrera y J. R. C. Saravia . 2003. Temporal patterns in the diet and food partitioning in the Imperial Cormorants (*Phalacrocorax atriceps*) and the Rock Shag (*P. magellanicus*) breeding at Bahia Bustamante, Argentina. *Wilson Bulletin* 115: 308-316.
- Putz, K., R. Ingham, J. Smith y Croxall, J. P. 2001. Population trends, breeding success and diet composition of gentoo *Pygoscelis papua*, magellanic *Spheniscus magellanicus* and rockhopper *Eudyptes chrysocome* penguins in the Falkland Islands. *Polar Biology* 24: 793–807.
- Putz, K., R. Ingham y J. Smith. 2002a. Foraging movements of Magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* during the breeding season in the Falkland Islands. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater ecosystems* 12: 75-87.
- Putz, , R. Ingham, J. Smith y B. Luthi. 2002b. Winter dispersal of rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome* from the Falkland Islands and its implications for conservation. *Marine Ecology Progress Series* 240: 273-284.
- Putz, K., A. Rey, A. Schiavini, A. Clausen y B. Luthi. 2006. Winter migration of rockhopper penguins (*Eudyptes c. chrysocome*) breeding in the Southwest Atlantic: is utilization of different foraging areas reflected in opposing population trends? *Polar Biology* 29: 735-744.
- Quinn, T. P. 2002. Behavioral Ecology of Pacific Salmon. American Fisheries Society and University of Washington Press.

Rand, P. S., D. J. Stewart, P. W. Seelbach, M. L. Jones, y L. R. Wedge. 1993. Modeling steelhead population energetics in Lakes Michigan and Ontario. *Transactions of the American Fisheries Society* 122: 977–1001.

Raya Rey, A. N. 2005. Ecología trófica de *Eudypetes chrysocome chrysocome* en el mar austral. Tesis Doctoral Universidad de Buenos Aires UBA. 198 pp.

Reissig M, C. Trochine, C. Queimaliños, E . Balseiro, B. Modenutti. 2006. Impact of fish introduction on planktonic food webs in lakes of the Patagonian Plateau. *Biological Conservation* 132: 437-447.

Rikardsen A. H., P. A. Amundsen, R. Knudsen, y S. Sandring. 2006. Seasonal marine feeding and body condition of sea trout (*Salmo trutta*) at its northern distribution. *ICES J. Mar. Sci.* 63: 466-475 doi:10.1016/j.icesjms.2005.07.013.

Rikardsen, A. H., O. H. Diserud, , J. M. Elliot, J. B. Dempson, J. Sturlaugsson y A. J. Jensen. 2007. The marine temperature and depth preferences of Arctic charr (*Salvelinus alpinus*) and sea trout (*Salmo trutta*), as recorded by data storage tags. *Fisheries Oceanography*. 16: 436-447. doi:10.1111/j.1365-2419.2007.00445.x

Riva Rossi, C. M., E. P. Lessa y M. A. Pascual. 2004. The origin of introduced rainbow trout in the Santa Cruz River, Patagonia, Argentina as inferred from mitochondrial DNA. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 61: 1095–1101.

Rivas, A. L., A. I. Dogliotti y D. A. Gagliardini. 2006. Satellite-measured surface chlorophyll variability in the Patagonian shelf. *Continental Shelf Research* 26: 703-720.

Rodhouse, P. G. y E. G. Dawe. 1998. The genus *Illex* as a model. The commercial *Illex* species. Influences on variability. *FAO Fisheries Technical Paper No. 376*. Rome. 273p.

Romero, M. C., G. A. Lovrich, y F. Tapella. In press. Seasonal changes in dry mass and energetic content of *Munida subrugosa* (Crustacea: Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of Shellfish Research*.

Ruggerone, G.T., T.P. Quinn, I.A. McGregor y T.D. Wilkinson. 1990. Horizontal and vertical movements of adult steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss*, in the Dean and Fisher Channels, British Columbia. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 47: 1963–1969.

- Ruzycki, J. R., D. A. Beauchamp y D. L. Yule. 2003. Effects of introduced lake trout on native cutthroat trout in Yellowstone Lake. *Ecological Applications* 13:23-37.
- Sabatini, M.E., Ramírez, F.C. y M. Martos. 2000. Distribution pattern and population structure of *Calanus australis* Brodsky, 1959 over the southern Patagonian shelf off Argentina in summer. *ICES Journal of Marine Science* 57: 1856–1866.
- Sabatini, M.E. y G.L. Alvarez Colombo. 2001. Seasonal pattern of zooplankton biomass in the Argentinean shelf off Southern Patagonia (45°–55°S). *Scientia Marina* 65: 21–31.
- Sabatini, M., R. Reta y R. Matano. 2004. Circulation and zooplankton biomass distribution over the southern Patagonian shelf during late summer. *Continental Shelf Research* 24: 1359-1373.
- Sala, O. 2001. Price put on Biodiversity. *Nature* 412: 34-36
- Sanchez, R. P., A. Remeslo, A. Madirolas y J. D. Ciechowski. 1995. Distribution and abundance of post-larvae and juveniles of the Patagonian sprat, *Sprattus fuegensis*, and related hydrographic conditions. *Fisheries Research* 23: 47–81.
- Sapoznikow A. 2006. Ecología reproductiva y trófica del Cormorán Cuello Negro (*Phalacrocorax magellanicus*) en relación a las características de su fuente de alimento. Tesis Doctoral. Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires
- Satterfield, F. R. y B. P. Finney. 2002. Stable isotope analysis of Pacific salmon: insight into trophic status and oceanographic conditions over the last 30 years. *Progress in Oceanography* 53: 231–246.
- Schaefer, R. 1954. Origen de las especies salmonídeas en los ríos magallánicos. 15 pag. Imprenta y litografía "El Magallanes". Punta Arenas, Chile.
- Schiavini, A. y A. Raya Rey. 2004. Long days, long trips: foraging ecology of female rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* at Tierra del Fuego. *Marine Ecology Progress Series* 275, 251–262.
- Schiavini, A., P. Yorio, P. Gandini, A. Raya Rey y D. Boersma. 2005. Los pingüinos de las costas argentinas: Estado y Conservación. *El hornero* 20(10): 5-23.

- Schindler, D. E., M. D. Scheuerell, J. W. Moore, S. M. Gende, T. B. Francis y W. J. Palen. 2003. Pacific salmon and the ecology of coastal ecosystems. *Frontiers in Ecology and Environment* 1: 31–37.
- Schultz, E. T. y D. O. Conover. 1997. Latitudinal differences in somatic energy storage: adaptive responses to seasonality in an estuarine fish (Atherinidae: *Menidia menidia*). *Oecologia* 109: 516-529.
- Scolaro, J. A., R. P. Wilson, S. Laurenti, M. Kiespel, H. Gallelli y J. A. 1999. Upton Feeding preferences of the Magellanic Penguin Over its Breeding Range in Argentina. *Waterbirds* 22(1): 104-110.
- Soto, D., F. Jara y C. Moreno. 2001. Escaped Salmon in the inner seas, Southern Chile, Facing Ecological and Social Conflicts. *Ecological Applications* 11: 1750-1762.
- Soto, D, I. Arismendi, C. Di Prinzio y F. Jara. 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.
- Stewart, L. 1980. A history of migratory salmon acclimatization experiments in parts of the Southern Hemisphere and the possible effects of oceanic currents and gyres upon their outcome. *Advances in Marine Biology* 17: 397-466.
- Stokes, D. L., D. Boersma y L. S. Davis. 1998. Satellite tracking of magellanic penguin migration. *The Condor* 100: 376-381.
- Sturlaugsson, J. y M. Johannsson. 1996. Migratory Pattern of Wild Sea Trout (*Salmo trutta* L.) in SE-Iceland Recorded by Data Storage Tags. *International Council for the Exploration of the Sea. C.M. 1996/M:5*. 16 p.
- Taylor, E.B. 1991. A review of local adaptation in Salmonidae, with particular reference to Pacific and Atlantic salmon. *Aquaculture* 98: 185 - 207.
- Thompson, D., C. D. Duck, B. J. McConnell y J. Garrett. 1998. Foraging behaviour and diet of lactating female southern sea lions (*Otaria flavescens*) in the Falkland Islands. *Journal of Zoology* 246: 135-146.

- Torres, E. R., A. Manero y F. A. Vargas. 2006. Listado sistemático y distribución temporal de los peces del estuario del río Gallegos (Santa Cruz, Argentina). *Anales Instituto Patagonia (Chile)* 34: 59-64
- Trudel, M. y J. B. Rasmussen. 2001. Predicting mercury concentration in fish using a mass balance model. *Ecological Applications* 11:517–529.
- Trudel M., D. R. Geist, y D. W. Welch. 2004. Modeling the Oxygen Consumption Rates in Pacific Salmon and Steelhead: An Assessment of Current Models and Practices. *Transactions of the American Fisheries Society* 133: 326–348.
- Unwin, M. J. y G. D. James. 1998. Occurrence and Distribution of Adult Chinook Salmon in the New Zealand Commercial Fishery. *Transactions of the American Fisheries Society* 127: 560-575.
- Uriarte, A. C. 2003. *Historia del Clima de la Tierra*, Servicio Central de Publicaciones del Gobierno Vasco ISBN: 84-457-2079-1 306 pp.
- Van Der Zanden, M. J., G. Cabana y J. B. Rasmussen. 1997. Comparing the trophic position of littoral fish estimated using stable nitrogen isotopes ( $\delta^{15}\text{N}$ ) and dietary data. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science* 54: 1142–1158.
- Van Der Zanden, M. J. y J. B. Rasmussen 2001. Variation in  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  trophic fractionation: Implications for aquatic food web studies. *Limnology and Oceanography* 46: 2061–2066.
- Vatland, S., P. Budy y G. P. Thiede. 2008. A Bioenergetics Approach to Modeling Striped Bass and Threadfin Shad Predator–Prey Dynamics in Lake Powell, Utah–Arizona. *Transactions of the American Fisheries Society* 137:262–277
- Vigliano, P. H., D. Milano, M. F. Alonso, P. J. Macchi, G. E. Lippolt, M. I. Garcia Asorey y M. A. Denegri. 2000. Structure and spatial distribution of fish communities of lakes of north Patagonia, Argentina. 2000 August 20–24. American Fisheries Society Annual Meeting ‘reflections’ St. Luis. MO.
- Wales, J.H. 1939. General report of the investigation on the McCloud River drainage in 1938. *California Fish and Game* 25: 272 - 309.

- Walker, R.V., K.W. Myers, N.D. Davis, K.Y. Aydin, K.D. Friedlan, H.R. Carlson, G.W. Boehlert, S. Urawa, Y. Ueno and G. Anma. 2000. Diurnal variation in thermal environment experienced by salmonids in the North Pacific as indicated by data storage tags. *Fisheries Oceanography* 9: 171-18.
- Walker, B.G. y P. Dee Boersma. 2003. Diving behavior of Magellanic penguins (*Spheniscus magellanicus*) at Punta Tombo, Argentina. *Canadian Journal of Zoology* 81: 1471–1483.
- Walker, R.J., V.V. Sviridov, S. Urawa, y T. Azumaya. 2007. Spatio-temporal variation in vertical distributions of Pacific salmon in the ocean. *N. Pac. Anadr. Fish Comm Bull.* 4: 193–201.
- Wanless, S., M. P. Harris, P. Redman, J. R. Speakman. 2005. Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 294: 1–8.
- Ware, D.M. y G.A. McFarlane. 1989. Relative impact of Pacific hake, sablefish and Pacific cod on west coast of Vancouver Island herring stocks. *International North Pacific Fisheries Commission Bulletin* 47, pp. 67-77.
- Welch, D. W. y T. R. Parson. 1993.  $\delta^{13}\text{C}$ -  $\delta^{15}\text{N}$  values as indicators of trophic position and competitive overlap of Pacific salmon (*Oncorhynchus spp.*). *Fisheries Oceanography* 2: 11-23.
- Welch, D. W., Y. Ishida, K. Nagasawa, y J.P. Eveson. 1998. Thermal limits on the ocean distribution of steelhead trout (*Oncorhynchus mykiss*). *N. Pac. Anadr. Fish. Comm Bull.* 1: 396-404.
- Willette, T.M., R.T. Cooney, V. Patrick, D.M. Mason, G.L. Thomas y D. Scheel. 2001. Ecological processes influencing mortality of juvenile pink salmon (*Oncorhynchus gorbuscha*) in Prince William Sound, Alaska doi:10.1046/j.1054-6006.2001.00043.x. *Fisheries Oceanography* 10: 14-41.
- Williams R. y D. Robins. 1979. Caloric, ash, carbon and nitrogen content in relation to length and dry weight of *Parathemisto gaudichaudii* (Amphipoda: Hyperiidea) in the north east Atlantic Ocean. *Marine Biology* 52: 247-252

Wilson, R. P., Culik, B. M., Peters, G. y Bannasch, R. 1996. Diving behaviour of gentoo penguins, *Pygoscelis papua*; factors keeping dive profiles in shape. *Marine Biology* 126: 153-162.

Wilson, R. P., Sclaro, J. A., Grémillet, D., Kierspel, M. A. M., Laurenti, S., Upton, J., Gallelli, H., Quintana, F., Frere, E., Muller, G., Straten, M. T. y I. Zimmer. 2005. How do Magellanic Penguin cope with variability in their access to prey? *Ecological Monographs*: 379-401.

Wilson, R.W. S. Jackson y M.T. Straten. 2007. Rates of food consumption in free-living Magellanic Penguins *Spheniscus magellanicus* . *Marine Ornithology* 35: 109-111.

Whöler, O., A. R. Giussi, S. García de la Rosa, F. Sánchez, J. E. Hansen, H. Cordo, G. L. Alvarez-Colombo, S. Incorvaia, R. Reta, y V. Abachián. 1997. Resultados de la campaña de evaluación de peces demersales australes efectuada en el verano de 1997. INIDEP informe técnico 24.

Wootton, R. J. 1990. *Ecology of Teleost Fishes*. Chapman and Hall, NY, 404 pp.

Yorio, P., E. Frere, P. Gandini y G. Harris. 1998. Atlas de la distribución reproductiva de aves marinas en el Litoral Patagónico Argentino. Plan de manejo integrado de la zona costera argentina. Fundación Patagonia Natural y Wild Life Conservation Society. Instituto Saieciano de Artes Gráficas, Buenos Aires.

York, A.E. 1987. Northern fur seal, *Callorhinus ursinus*, eastern Pacific population (Pribilof Islands, Alaska, and San Miguel Island, California) In Status, Biology, and Ecology of Fur Seals, e.d. J.P. Croxall and R.L. Gentry (Proceedings International Symposium and Workshop, Cambridge, England). NOAA Technical Report NMFS 51, pp. 9-21.

# Agradecimientos

En primer lugar me gustaría agradecer a mi director Miguel, fuente fértil e inagotable de ideas y consejos. Miguel además de guiarme académicamente durante el desarrollo de esta Tesis, con su ejemplo me enseñó el amor por el trabajo, a defender los ideales y a valorar nuestras lastimadas instituciones. También me gustaría agradecer a todo el laboratorio GESA y las personas que han trabajado en él (Carla, Julio, Martín, Celia, Milagros, Ana, Andrea, Gaby, Lucas, Pamela, Griselda, Mauro y Caro). Sin la ayuda de estas personas me hubiera sido imposible concretar este trabajo. No sólo por que me enseñaron y ayudaron a trabajar, sino también porque fueron mi familia, compartiendo miles de horas y momentos, conteniéndome y tolerando todos mis malos humores.

En segundo lugar me gustaría agradecer a Patricia Dell'Arciprete, quien me enseñó todos los detalles de los programas de pc para que la Tesis quede bien “chuchi”.

Agradezco a Patricio Fernández, Marcela Amaya y Luis Pellanda de la dirección de Pesca y Actividades Portuarias de Santa Cruz, quienes estuvieron siempre dispuestos y de buen humor para trabajar en el campo y coleccionar muestras.

Me gustaría agradecer especialmente a todo el plantel de la Piscicultura de la Isla Pavón Rubén, Pancha, Andrés, Claudio, el Sr. Guzmán y los chicos nuevos. Quienes siempre con una sonrisa toleraron todo tipo de invasión, uso indebido y sustracciones durante nuestros trabajos a las corridas en el río Santa Cruz.

Les agradezco a Florencia Botto y Oscar Iribarne por introducirme en el fantástico mundo del estudio de los isótopos estables.

Mi profundo agradecimiento a todas las personas del IAFE que me enseñaron los secretos de la teledetección satelital. A. Gagliardini, A. Dogliotti y J. Baba. José gentilmente me facilitó los modelos para realizar estimaciones de TSM.

Mi sincero agradecimiento a toda la comunidad de la ciudad de Piedra Buena, su municipio y pescadores. Particularmente a Bety Knoop y José Bodlovic del municipio quienes siempre apoyaron nuestras investigaciones. Me gustaría especialmente agradecer a los pescadores Rubén Perdomo, Hugo Maldonado, Pity Chaparro y Mario Zwetzig.

Sin duda la ayuda brindada por los investigadores del INIDEP fue crucial para el desarrollo de esta Tesis. Mi profundo agradecimiento a Otto Whöler, por abrirme las puertas de la institución, facilitarme el acceso a la información correspondiente a la distribución de especies australes y permitirme embarcarme en la campaña al mar austral. Los siguientes investigadores facilitaron además parte de la información presente en el SIG de esta Tesis: A. Madirolas, A. Giussi, M. Sabatini, N. Brunetti y M. Ehrlich. Me gustaría agradecer a toda la tripulación del buque de investigación pesquera Holmberg, con quienes compartí 23 días de agitadas aguas sureñas. F. Gorini desinteresadamente colaboró en la colección de muestras a bordo durante la campaña austral.

Más de 80 pescadores artesanales, deportivos y comerciales de pesca en altura y observadores a bordo se contactaron para compartir información sobre capturas de salmónidos en el mar. Sin poder mencionarlos a todos, deseo agradecerles su interés y valiosa información.

Agradezco a mis primeros compañeros de trabajo al comenzar esta Tesis en el Instituto de Biología Marina de Puerto Deseado. Esteban, Patricia, Rolando, Ana, Natalia, Titina y Alejandro. En particular Esteban y Patricia fueron quienes me iniciaron en el estudio de las aves marinas. Ana y Esteban me ayudaron en la colección de muestras para los análisis de isótopos estables.

Agradezco a todo el personal de cómputos del CENPAT (Fernando, Lori, Yoko, Mateo y Renato) quienes son la maquinaria oculta del instituto.

Agradezco a Sara O'Neil por coleccionar las muestras de trucha marrón del río Grande.

Agradezco a las empresas Harengus SA., Upsala Explorer y Estancias: Cristina, la Porteña, San Ramón y Monte Dinero por brindarnos asistencia en el campo y ayuda para coleccionar muestras durante toda la Tesis. Alan Mackern (Harengus SA), Alvaro Gaviña (Estancia Cristina), Guillermo Agüero (San Ramón) demostraron gran interés y siempre colaboraron con nuestros estudios.

Agradezco a Parques Nacionales por permitirme trabajar dentro de los mismos y brindarnos apoyo logístico durante las campañas.

Agradezco a todas las personas del Área de Biología Marina y manejo de Recursos Acuáticos del CENPAT, con quienes compartí horas en el laboratorio, almuerzos y charlas.

Finalmente, quiero agradecer a mi familia, Ernesto, Nacho y Belén por brindarme su cariño incondicional.

*El presente trabajo fue financiado por el Consejo Nacional de Investigaciones Científicas y Técnicas (CONICET), Agencia Nacional para la Promoción de la Ciencia y la Tecnología (ANPCyT), Subsecretaría de Asuntos Portuarios y Pesca de la Provincia de Santa Cruz, Harengus SA, Universidad Nacional de la Patagonia Austral y Fundación Antorchas.*

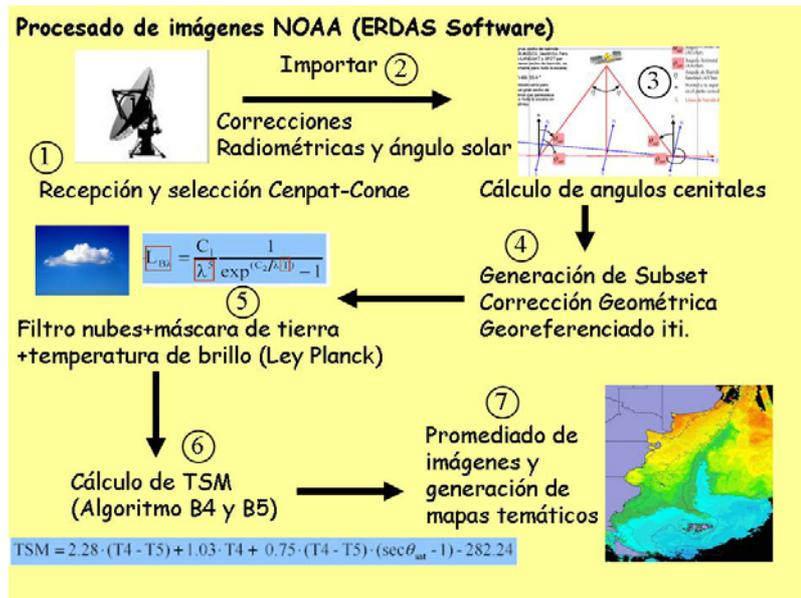
# Anexos

## Anexo 1. Estimación de la TSM

Los satélites NOAA forman parte del programa “Advanced Television Infrared Observation Satellite”. Poseen un sensor denominado AVHRR (Advanced Very High Resolution Radiometer) utilizado para estudiar el océano y la atmósfera. Este sensor barre una faja cercana a los 2700 km. y posee sensores infrarrojos que permiten conocer la temperatura de los cuerpos. Poseen 3 sensores en la longitud de onda del infrarrojo térmico (b3-b5), una en el infrarrojo cercano (b1) y una en el espectro visible (b2). La resolución radiométrica permite distinguir cambios en la temperatura del mar del orden de los 0.1 C°. Se utilizaron este tipo de imágenes por ser las más utilizadas para estimaciones de TSM, y por su tamaño de píxel (1.1 x 1.1 km.) y cobertura (2700 x 2700 km.).

### **Pasos realizados para el procesamiento de las imágenes.**

Para todo el procesamiento de las imágenes se utilizó el software ERDAS. Los modelos utilizados para procesar las imágenes en esta Tesis fueron desarrollados por José Bava perteneciente al IAFE y modificados por el autor. Los pasos para obtener una imagen de TSM son explicados en los párrafos siguientes. Paso 1. *Selección de imágenes*. Se realizó una inspección visual para elegir las imágenes que no poseyeran nubes, en las cuales existiera una mayor cobertura de la Plataforma Continental y que no estén dañadas. En total se eligieron 60 imágenes de un total de 8120 correspondientes a los años 1998, 1999, 2000, 2001 y 2002. Un problema en esta búsqueda fue encontrar imágenes despejadas en la región del mar al sur de la latitud 47 S. Esta región presenta una gran cobertura nubosa, por lo que se encontraron pocas imágenes despejadas, particularmente en invierno.



Figural anexol. Diagrama de todos los pasos realizados para obtener un mapa temático de TSM.

Paso 2. *Importación*. Al importar al formato de ERDAS se realizaron las correcciones radiométricas y del ángulo solar.

Paso 3. *Calculo de los ángulos cenitales del sensor*. Los píxeles mas extremos de la imagen atraviesan una capa de atmósfera mucho mayor que la correspondiente a los píxeles en el nadir. Para corregir este error se estima el ángulo cenital de cada píxel el cual fue agregado como una capa o “layer” más a la imagen. Además se asume que los píxeles con ángulos cenitales mayores a 53° poseen demasiado ruido atmosférico por lo cual son eliminados de la imagen en el paso 5.

Paso 4. *Generación del subset del área de interés y correcciones geométricas (georeferenciación)*. Para disminuir el tamaño de la imagen y agilizar todos los procesos que siguen hasta generar los mapas de TSM se extrajo el sector de la plataforma que se encontraba despejado. Debido que el módulo del programa para georeferenciar las imágenes utilizando los GCP no funcionó correctamente, las imágenes fueron georeferenciadas mediante el método “image to image” utilizando más de 40 puntos notorios de la costa.

Paso 5. *Cálculo de temperatura de brillo, enmascaramiento de tierra y nubes*. En este paso se convierten los valores de radiancia (radiación por unidad de área) en temperaturas de brillo (temperatura de cuerpo negro obtenida a partir de invertir la Ley de Planck, a la cual falta quitar los efectos de la atmósfera) y se enmascaran la tierra y las nubes de la imagen. Debido a que el área cubierta fue muy grande y en una misma imagen se encuentra aguas de orígenes muy diversos y en rangos de temperaturas muy amplios no se utilizo una metodología

automática para la detección de los píxeles nublados si no que para enmascarar las nubes se utilizan los siguientes criterios:

Valores umbrales b1 y b4 en función de lo que observo en la imagen.

Relación entre bandas b4-b5 > 2.5

Valor =0 si b4 < media -2.5DE

El primero se basa en que las nubes reflejan más luz que el mar (en la banda 1 aquellos más brillantes que el agua con mayor reflexión, generalmente el agua turbia cerca de estuarios o de la costa) y en que las nubes generalmente se encuentran más frías que el mar. De esta forma los píxeles más fríos que el agua, en las regiones previamente conocidas como sectores de agua fría fueron considerados nubes. Existieron dos problemas asociados a enmascarar las nubes en las imágenes de invierno con estos dos umbrales. En invierno las horas de luz son muy pocas por lo que son pocas las imágenes diurnas no pudiéndose utilizar el primer criterio en muchas de las imágenes. Y segundo durante el invierno en la región austral de la Plataforma y en ciertas circunstancias climáticas, las nubes se encuentran a mayor temperatura que el mar confundiendo muchos píxeles de agua con nubes. El segundo criterio se basa en la diferencia entre las radiancias de las bandas térmicas b4 y b5. Se conoce que las diferencias máximas entre ambas bandas se dan en sectores donde los gradientes de temperaturas son grandes como pueden ser los frentes marinos. Los píxeles con diferencia mayor a 2.5 entre estas bandas fueron considerados nubes. El tercer y último criterio consiste en comparar el valor del píxel en la b4 con la media menos 2.5 desvíos estándar para todos los píxeles.

Paso 6. *Cálculo de la temperatura superficial del mar.* La temperatura de brillo por si sola no es suficiente para conocer la temperatura del mar debido a que deben ser eliminados los efectos de la atmósfera. Con este fin se utilizó un algoritmo del tipo “split window” el cual utiliza la banda 4 (10.5-11.5 um) para estimar la TSM y la diferencia entre la las bandas 4 y 5 (11.5-12.5 um) para estimar los efectos de la atmósfera y no utilizan información de temperaturas tomadas a priori. El algoritmo utilizado se denomina day MCSST (multi channel sea surface temperature) split y posee la forma:

$$2.139588*(T4 - T5) + 1.017342*T4 + 0.779706*(T4 - T5)*(sec \Theta - 1) - 278.43$$

Donde T4 y T5 son las temperaturas de brillo obtenidas de aplicar la ley de Planck a las bandas 4 y 5 respectivamente y  $\Theta$  el ángulo cenital correspondiente a ese píxel.

Paso 7. *Generación de mapas promedio temáticos por mes y época del año.* Una vez obtenidas las imágenes de TSM se realizaron promedios mensuales y por estación del año. Luego para poder dar una escala de colores a los mismos se generaron mapas temáticos de TSM. Con este fin los valores de los píxeles de los mapas de TSM fueron redondeados a su valor más cercano.



STRGr	2/5	5031	6691	4790	7610	36	210	0.22	0.18	0.17	0.23	0.18	12	12							5	5	6	11	12
STRGr	2/6	5031	6970	4790	7610	11	210	0.22	0.18	0.17	0.23	0.18	12	12							5	5	6	11	12
STRGr	2/7	5031	6970	4790	7610	11	210	0.22	0.18	0.17	0.23	0.18	12	12							5	5	6	11	12
STRGr	3/1	200	2151	4631	7610	43	450	0.59	0.03	0.03	0.06	0.27	12	12	11	11	10	4	2		5	5	6	11	12
STRGr	3/2	2151	2921	4790	7610	43	210	0.22	0.18	0.17	0.23	0.18	12	12							5	5	6	11	12
STRGr	3/3	2921	3858	4790	7610	43	210	0.22	0.18	0.17	0.23	0.18	12	12							5	5	6	11	12
STRGr	3/4	3858	5089	4790	7610	25	210	0.22	0.18	0.17	0.23	0.18	12	12							5	5	6	11	12
STRGr	3/5	5089	7286	4790	7610	25	210	0.22	0.18	0.17	0.23	0.18	12	12							5	5	6	11	12

## Resumen en Inglés

For centuries, humans have been spreading salmonids in rivers around the World, a process that has increased exponentially during the XIX century with the European colonization of remote areas. As a result, freshwater salmonids populations have been established in several river basins of the Southern Hemisphere. In spite of several attempts at establishing anadromous populations, most of them failed. Southern Patagonia has been the exception: both Pacific and Atlantic rivers have self sustained anadromous salmonid populations. Some species are actively colonizing rivers, after their introduction in focal points, such as chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*), with established populations in virtually all Pacific River basins and even an Atlantic river basin. The anadromous species already established in Atlantic basins are chinook salmon, rainbow (*O. mykiss*) and brown (*Salmo trutta*) trout.

Anadromous salmonids are highly valued both as recreational and commercial species, but are also top predators that may produce impacts on receiving communities. Due to their complex life cycle, anadromous species could project their impacts to native communities of rivers, lakes, and marine areas. Their freshwater impacts have been studied at some depth in places around the world including Patagonia. Much less is known about their marine impact in general, and no information is available about their impacts on the Southwestern Atlantic Ocean.

The main objective of this Thesis was to study the marine distribution, trophic relationships and potential impacts of anadromous salmonids that feed on the Argentine Sea. Studying the ecology of marine stages of free-ranging species is a difficult task. This Thesis applied a combination of methods and approaches, including the analysis of fish cached at sea, a bibliographic review of critical life cycle and behavior traits from other regions of the world, analyses of information that the fish carry from the ocean as chemicals compounds, and bioenergetic modeling. The Thesis is divided in five chapters:

Chapter 1 includes an introduction, the definition of objectives and a description of the Thesis structure.

In Chapter 2, potential distribution areas for the species that inhabit the Argentine Sea are inferred based on physical oceanographic preferences of salmonids at sea in the Northern Hemisphere. Water temperature is considered as a major physical variable determining marine distribution of salmonids, being oceanographic fronts and prey distribution also important. Using satellite information, sea surface temperature maps are built and potential areas of distribution of the three species in Atlantic basins are inferred. The southern portion of the Patagonian Continental Shelf is identified as the area with optimal temperature ranges for salmonids of the genus *Oncorhynchus*. Because of its wider thermal preference range, most of the Patagonian Shelf appears as suitable for brown trout. The potential distribution area for this species is further defined by considering their limited distribution range from rivers reported for the species in the Northern Hemisphere. The potential distribution areas for all three species were validated by comparison with catch records in commercial and sport fisheries.

Chapter 3 reviews the marine biology of the three species in other oceans of the world. Potential trophic interactions between salmonids and native species are defined by combining the distribution areas identified in Chapter 2 and the abundance and distribution of potential prey species in the Southern Patagonian Continental Shelf. Using a geographic information system, trophic scenarios are built from the temporal and spatial overlap among salmonids, potential preys and competitors. The Southern Patagonian Continental Shelf is characterized by high densities of zooplankton and zooplanktophagous species during the warmer months, with seabirds and particularly penguins been the most abundant top predators in the region. Potential preys selected from the analysis are: zooplankton (copepods, euphausiids, and amphipods), sprats (*Sprattus fuegensis*) larvae, juvenile and adults, Patagonian squid (*Loligo gahi*), and silversides (*Odontesthes smitti*). Because of their similar trophic behavior, two penguin species were chosen as models to compare with salmonids.

In Chapter 4, the trophic ecology of salmonids in the Southern Patagonian Shelf is studied based on stomach content and stable isotopes analyses (SIA). Understanding the ecological role of salmonids in this region required to produce a comprehensive analysis of whole marine food web of what was herein called the Southern Patagonian Shelf Ecosystem. The SIA identified different functional assemblages within this ecosystem. Chinook salmon and brown trout, mainly piscivorous in other region of the World, have the same trophic level than the piscivorous Magellanic penguin (*Spheniscus*

*magellanicus*). All three species cluster together with species that feed on pelagic fish and small cephalopods. In the Southern Continental Shelf, anadromous rainbow trout shows a distinctly different trophic position as compared to the native range. In this region, it feeds mainly on zooplankton and fish larvae, having the same trophic level than the zooplanktophagous rockhooper penguin (*Eudyptes chrysocome*). Both species are clustered together with species that feed on large-bodied zooplankton crustacean, fish larvae, and small cephalopods.

Considering the distribution and trophic relationships described in chapters 2-4, Chapter 5 estimates food consumption by the two trout species inhabiting the region. The estimates were compared with food consumption by seabirds' colonies in the Southern Patagonian Shelf. Anadromous rainbow trout would require 33% more food to achieve the same weight as brown trout under the same conditions. The estimates of global biomass consumed by current populations of brown and rainbow trout represent a small fraction of the total consumption by seabirds nesting in the region. This consumption also represents a small fraction of the total prey biomass. In spite of that, local impacts in particular areas of intense trophic overlap between salmonids and particular seabirds colonies cannot be ruled out. For example, brown trout populations consume nearly 100 tons of silversides, a less abundant species, and common seabirds prey on inshore waters.

This work constitutes the first attempt at describing and estimating the marine impact of introduced salmonids in the Patagonian Shelf. Considering the large collection of rivers potentially invaded by salmon on the Patagonian Pacific coast and the increase of salmon aquaculture activity in the region, the analytical framework developed in this Thesis provides an important reference for future studies of the effect of salmon expansion on the coast of Chile.

**Artículo de respaldo y otras publicaciones  
producto de esta Tesis**

## Natural colonization and establishment of a chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, population in the Santa Cruz River, an Atlantic basin of Patagonia

Javier E. Ciancio<sup>a</sup>, Miguel A. Pascual<sup>a,b</sup>, Julio Lancelotti<sup>a</sup>, Carla M. Riva Rossi<sup>a</sup> & Florencia Botto<sup>c</sup>

<sup>a</sup>Centro Nacional Patagónico, CONICET, Blvd. Brown S/N, 9120, Puerto Madryn, Chubut, Argentina  
(e-mail: uncianci@cenpat.edu.ar)

<sup>b</sup>UNPA-UACO, Santa Cruz, and UNPSJB, Puerto Madryn, Argentina

<sup>c</sup>UNMdP and CONICET, Mar del Plata, Argentina

Received 16 November 2004

Accepted 31 May 2005

**Key words:** species introduction, anadromous salmon, South America

### Synopsis

We report the finding of an established population of exotic Chinook salmon spawning in headwaters of the Santa Cruz River system (Argentina), the first for this species in an Atlantic basin of South America. Spawning takes place in the Caterina River, a small tributary of Lake Argentino, located 488.5 km from the ocean. Anadromy was verified by correspondence of N and C stable isotope ratios with those of fish captured by bottom-trawlers in the ocean and those of anadromous rainbow trout from the same river basin. The scale patterns of most fish examined were consistent with a stream-type life cycle (i.e., seaward migration by juveniles after a full year in fresh water). Two potential origins were identified for this population: in situ introductions of fish imported directly from the USA in the early 20th century or fish from two ranching experiments conducted in southern Chile during the 1980s. In the latter case, colonization would have proceeded through the Strait of Magellan, helped by prevailing eastward currents.

### Introduction

To promote commercial and recreational fishing exotic salmonines have been widely propagated and transplanted throughout the world, including Patagonia, the southernmost region of South America, during the last century. For instance, nine species were intentionally imported into Argentina (Pascual et al. 2002), including typically anadromous species (chinook, *Oncorhynchus tshawytscha*, coho, *O. kisutch*, sockeye, *O. nerka*, and Atlantic salmon, *Salmo salar*), facultative anadromous species (rainbow, *O. mykiss*, brown, *S. trutta*, and brook charr, *Salvelinus fontinalis*) and strictly freshwater residents (lake charr, *Salvelinus namaycush*, and lake whitefish, *Coregonus clupeaformis*). While resident ecotypes were very successful at establish-

ing wild self-sustaining populations throughout the region, anadromy is less frequent (Pascual et al. 2002). This pattern is also observed at a global scale (Pascual & Ciancio 2005); for instance, while the success of resident species and varieties in establishing wild populations has been well documented (MacCrimmon 1969, 1971), the only known established anadromous populations in the Southern Hemisphere until a few years ago were those of chinook salmon in eastern rivers of New Zealand (Unwin & James 1998) and brown trout, Atlantic and coho salmon in the Kerguelen Islands (Davaine & Beall 1982, 1997).

In recent years, a number of discoveries have been made of anadromous populations in South America, both in Atlantic and Pacific river basins. In the Pacific, the establishment of

anadromous populations has been driven by Chilean ocean ranching experiments and net-pen aquaculture; salmon production grew dramatically from 53 metric tonnes (t) harvested in 1981 to 482392 t in 2002 (FAO 2002). As salmon production has increased, so has fish escaping from net pens and straying into Pacific river basins. Spawning populations of chinook salmon have been found in Chile (Soto et al. 2001) and in headwaters of Pacific rivers in Argentina (Grosman 1991, Soto et al. 2001). A growing number of sport fishing destinations in Chile targeting various species of anadromous salmonids<sup>1</sup> suggests that many additional established populations are likely to be formally recognized as rivers are systematically surveyed for spawning fish.

In Atlantic river basins of Patagonia, anadromous salmonids are found in southern locations as alternative ecotypes of populations established early in the 20th century. Rainbow trout populations with a dual anadromous – nonanadromous life history inhabit the Santa Cruz River (Pascual et al. 2001, Riva Rossi et al. 2004) and sea-run brown trout are found in the Gallegos (Southern Santa Cruz Province), Grande and Ewan (Tierra del Fuego) rivers, as well as in rivers of the Malvinas Islands (McDowall et al. 2001).

In this paper we report the discovery of a spawning population of chinook salmon in headwaters of the Santa Cruz River, an Atlantic basin of southern Patagonia. The fish were found in the Caterina River, a small tributary of Lake Argentino (Figure 1). We explore historical records on fish transplants and ranching experiments in the region in search of the origin of this population. We determine general life history traits by scale pattern analysis and we used C and N stable isotopes as evidence for anadromy in this population by comparison with fish captured by commercial trawlers in the ocean. We briefly discuss the implications of this discovery in the context of anadromous salmon ecology.

### Materials and methods

The Caterina River is located within Estancia Cristina in Los Glaciares National Park, a lodge

<sup>1</sup> [www.theeveninghatch.com/chile](http://www.theeveninghatch.com/chile)

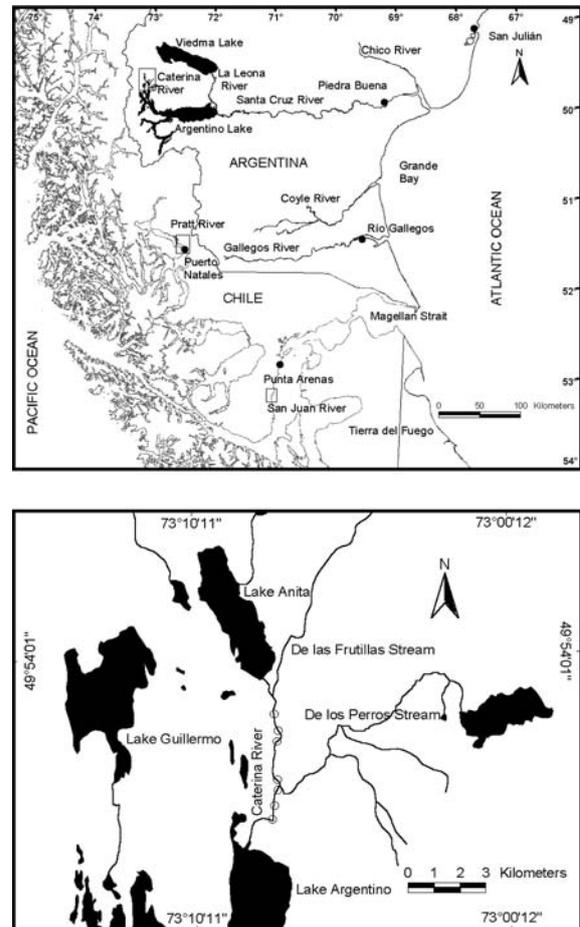


Figure 1. Southern South America, indicating places where chinook were introduced and adjacent marine areas (upper panel) and detail of Caterina River (lower panel); circles indicate main spawning areas.

accessible only by boat.<sup>2</sup> We conducted the fieldwork in April 2003 and March to April 2004. In 2004, we walked with a GPS between its head at the outlet of Lake Anita and the outflow in Lake Argentino (Figure 1), recording altitude, gradient, and substrate type in different river sections. We detected spawning beds, recorded their locations and approximate surface, and counted both redds and spawners. In 2003 we recorded water temperature, flow, water speed (Global Flow Probe FP 101), and gravel size on spawning beds.

<sup>2</sup> [www.upsalaexplorer.com.ar](http://www.upsalaexplorer.com.ar)

We obtained samples of 24 fish in 2003 and 33 fish in 2004 from different sections of the river. In total, we caught 20 fish using gillnets (120 and 180 mm net size) and collected 37 dead. We measured (fork and standard length), weighed and sexed the fish, took tissue samples (dorsal muscle) for stable isotopes analysis, and scales and otoliths for ecotype and age determination.

We removed scales from both sides of the fish, from an area located below the anterior margin of the dorsal fin, approximately five scale rows above the lateral line. We cleaned three scales of each of the 24 fish collected in 2003, made impressions on acetate cards and inspected them on a microfiche reader. We used the abrupt change from narrowly spaced circuli near the scale focus or center to wider spaced circuli formed during growth in the ocean to separate the freshwater nucleus from marine growth zones. We classified individual fish as “stream” or “ocean” type (Healey 1991) based on criteria for the pattern of circuli in the freshwater nucleus developed by Koo & Isarankura (1967) for North American chinook salmon and applied by Unwin & Lucas (1993) to the species in New Zealand. We considered a freshwater growth zone with few and relatively wide circuli that did not contain a slow-growth check as an ocean-type freshwater nucleus, and an area of many circuli including a distinct narrow band of more closely spaced circuli near the outer border as a stream type freshwater nucleus.

As a supplementary criterion to make the ocean/stream distinction, we counted circuli within the freshwater growth zone on the screen of a microfiche reader. We measured the radius of the freshwater nucleus along the anterior–posterior axis of the scale on digital pictures processed with the aid of a shareware image analysis software (imageJ, National Institute of Health),<sup>3</sup> and a custom-made MS Excel macro. We also identified ocean annuli and counted on the microfiche reader, but since significant resorption was apparent we used this data only as an estimate of minimum ocean age.

Anadromous salmon are typically enriched with <sup>15</sup>N and <sup>13</sup>C relative to the other sources of N and C in watersheds (Rubenstein & Hobson 2004), providing a method to reveal ocean migrations in

individuals sampled in freshwater. We conducted C and N stable isotope analysis on 9 fish collected in the Caterina stream in 2003 (4 males and 5 females) and compared them with 5 fish caught in the ocean (Grande Bay, Figure 1) by commercial bottom trawlers during 2002–2003 (3 males and 2 females). We also analyzed 13 Santa Cruz River anadromous rainbow trout (13 fish collected between 2001 and 2002) as additional reference values of <sup>15</sup>N and <sup>13</sup>C for anadromous fish. Dorsal muscle was removed from all fish and tissues were stored frozen for transport to the lab, where all samples were dried at 60 °C for 48 h, ground to a fine powder, and sent for analysis of carbon and nitrogen content and stable isotope signatures (Stable Isotope Facility, University of California, Davis). The stable isotopes ratios are expressed as  $\delta$  values as ‰:  $\delta X = [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1] \times 1000$  where  $X$  is <sup>13</sup>C or <sup>15</sup>N and  $R$  the corresponding ratio <sup>13</sup>C/<sup>12</sup>C or <sup>15</sup>N/<sup>14</sup>N. Standards used were Vienna Pee Dee belemnite for C and N<sub>2</sub> for N.

We did a literature review in search of chinook salmon introductions in southern Argentina and Chile and interviewed workers and old settlers of Estancia Cristina in an attempt to establish when chinook salmon were first sighted at the Caterina Stream.

## Results

### *Spawning beds in the Caterina Stream*

The Caterina River (49.93°S 73.12°W) flows for 7.72 km between glacier-fed Lake Anita (666 m elevation) and Lake Argentino (580 m elevation; Figure 1). It has two small tributaries, “de las Frutillas” and “de los Perros”, both high gradient streams. The average gradient of the Caterina River is 11.13 m km<sup>-1</sup>, with a 2 km fast flowing upper section and a 6 km lower section with moderate flow and smaller gravel sizes (10–100 mm diameter). During 2003 and 2004 we identified 14 distinct spawning beds (average area = 557.14 m<sup>2</sup>; range 50–2000) in the upper 5 km section of the lower section (Figure 1), as well as some isolated redds. In 2004, we counted 134 fish during a single whole river census. Mean water temperature in April 2003 was 7.8 °C and in March 2004 was 9.23 °C. Mean water velocity in

<sup>3</sup> <http://rsb.info.nih.gov/ij>

2003 (measured at 0.5 m intervals on a transect across the river and over spawning beds) was  $0.92 \text{ m s}^{-1}$  (min.  $0.04$ ; max.  $1.57$ ). Mean discharge was estimated at  $7.7 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ .

#### Stable isotope analysis

Adult chinook caught in the Caterina River had stable-isotope ratios indicative of marine feeding (Figure 2). The  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-19.34$ – $-17.44\text{‰}$ ) and  $\delta^{15}\text{N}$  ( $17.07$ – $18.85\text{‰}$ ) signatures of fish in the stream did not differ from those of fish captured at sea ( $^{13}\text{C}$ :  $-19.19$ – $-17.23\text{‰}$ ;  $^{15}\text{N}$ :  $16.8$ – $18.15\text{‰}$ ;  $t$ -test  $^{13}\text{C}$   $p = 0.34$   $^{15}\text{N}$   $p = 0.33$ ). These values are comparable to those of salmon feeding in the North Pacific and North Atlantic Ocean (Welch & Parson 1993, Doucett et al. 1999a, b, Satterfield & Finney 2002, Kaeriyama et al. 2004) and to those of sea birds feeding on the Argentinean Continental Shelf (Forero et al. 2002, 2004). The chinook salmon isotopic signatures were even more enriched than those corresponding to anadromous rainbow trout from main stem Santa Cruz River ( $^{13}\text{C}$ :  $-20.21$ – $-18.12\text{‰}$ ;  $^{15}\text{N}$ :  $14.41$ – $16.08\text{‰}$ ;  $t$ -test  $^{13}\text{C}$   $p = 0.0005$   $^{15}\text{N}$   $5.07695 \text{ E}-10$ ), providing additional evidence for an anadromous life history in Caterina chinook salmon.

Because the Santa Cruz is an unproductive river (Miserendino 2001), practically untouched by human activities, we consider natural or anthropogenic enrichment of freshwater (Lake et al. 2001) unlikely as an alternative hypotheses to anadromy for explaining the enriched isotope values observed in fish.

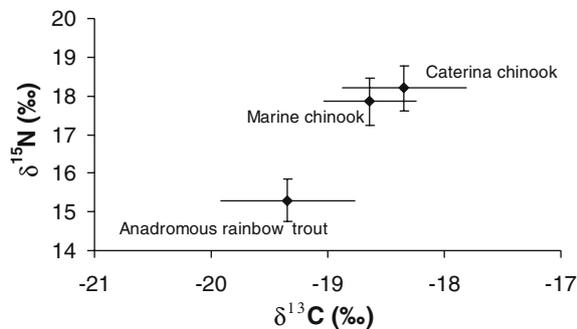


Figure 2. Stable nitrogen and carbon isotope values (mean  $\pm$  SE) for Caterina chinook, chinook captured in the ocean, and anadromous rainbow trout from Santa Cruz River.

#### Life cycle and stream residency patterns

We did not sample the population throughout the whole spawning season, but several accounts by estancia managers and workers, as well as by sport fishermen, indicated that the fish arrive to the Caterina River by mid-February (late summer in the Southern Hemisphere) and abundance peaks during mid-March. The mean fork length of fish in our samples was 827 mm (660–1040) in 2003 and 712 mm (470–990) in 2004. The mean weight of fish caught alive was 5.44 kg (3.9–10.5) in 2003 and 3.26 kg (1–10.4) in 2004. A large majority of the fish analyzed (22 out of 24) had a stream type freshwater nucleus (Table 1). Mean number of freshwater circuli was 9.5 (9–11, SD = 0.2) for ocean type fish and 16.1 (13–21, SD = 2.4) for stream type fish (Figure 3); similar values were reported by Unwin & Lucas (1993) for introduced chinook in the Rakaia River, New Zealand (ocean: = 9.4, SD=1.8; stream: = 16.8, SD=3.2). Mean freshwater radius was  $216.2 \mu\text{m}$  (201–230; SD = 20) for ocean type fish and  $393.4 \mu\text{m}$  (289–551, SD = 65) for stream type fish, smaller than those reported for Rakaia River chinook (ocean: =  $316 \mu\text{m}$ , SD = 61; stream: =  $421 \mu\text{m}$ , SD = 81).

The most frequent ocean age was 3 (Table 1), comparable to typical stream type chinook in Southeast Alaska and British Columbia (Roni & Quinn 1995), but older than chinook in New Zealand rivers. The timing of river entrance from the ocean is unknown, since we obtained only one

Table 1. Age and sex frequencies of chinook captured in the Caterina River during the 2003 sampling season.

	Ocean age		
	2	3	4
Females River age			
0		2 (14.2)	
1	3 (21.4)	4 (28.5)	5 (35.7)
Males River age			
0			
1	2 (27.2)	6 (54.5)	2 (18.2)
Total n%	5 (20.8)	12 (50)	7 (29.2)

Occurrences are classified according to ocean age, river age (0: ocean, 1: stream), and sex. Number of fish, as well as percentage for each ocean age/river age combination within sexes (in parentheses), are provided.

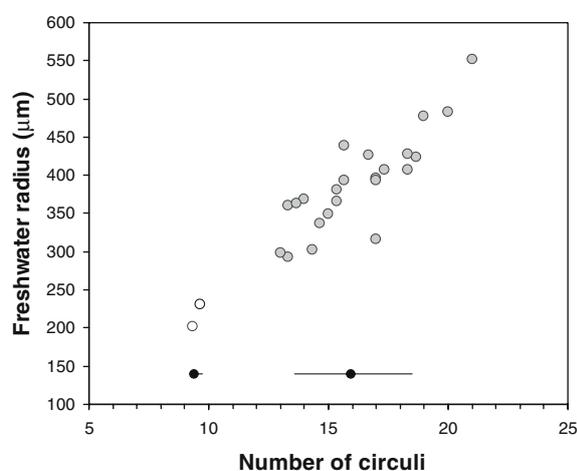


Figure 3. Scales radius versus number of circuli. Grey circles correspond to fish classified as stream type and open circles to fish classified as ocean type. Black circles and lines along the X-axis indicate mean number of circuli and standard deviation for each type.

verified record of a Chinook captured in the Santa Cruz River close to the estuary (March 2000). The lack of chinook catches associated to a sport fishery that targets Santa Cruz river steelhead during the summer and fall (January to May; Pascual et al. 2001) hints at an earlier river entry in the spring.

#### *Chinook salmon introductions in southern Patagonia*

We were able to find records of nine introduction events involving chinook salmon in South America. Of those, we consider that only the six that took place in Atlantic rivers of Argentinean Pat-

agonia or areas of southern Chile were most likely to have contributed to found the Caterina population (Table 2). We think that ranching and net pen aquaculture enterprises taking place in Chile north of 45–50°S, an area dominated by the north-bound Humboldt Current (Strub et al. 1998), were less likely to have contributed to the Caterina River population than locations south of 45–50°S, which are more strongly affected by the Atlantic-bound Cape Horn Current (Fernandez et al. 2000).

The Santa Cruz River was the target of some of the first salmonids importations into Argentina. These first consignments, which resulted in the present-day populations of rainbow trout in this river (Riva Rossi et al. 2004), also contained chinook salmon eggs (Table 2). Between 1906 and 1910, four shipments – a total of 1,000,000 chinook ova – arrived from the USA to a hatchery located at the Santa Cruz River, and were planted primarily in the main Santa Cruz River, and also in the Gallegos and Chico Rivers (Figure 1; Tulian 1908, Marini & Mastrarrigo 1963). At that time, most of the eggs exported by the United States were obtained from the stations situated on the Sacramento River system (Clark 1929) the major distribution center for salmon eggs that operated since 1872 (Leitritz 1970). For example, Battle Creek in the Sacramento River has been identified as the source of New Zealand chinook salmon populations (Quinn 1996).

Two ranching experiments in southern Chile in the 1980s could also have contributed fish to the Santa Cruz River basin (Table 2). The first one was conducted in 1982 in the Santa María River, a

Table 2. Introduction events of chinook salmon in Southern Argentina and adjacent areas.

Year	Number	Origin/stock	Destination	Reference
1906	300,000 eggs	Sacramento, CA (?)	Santa Cruz and Gallegos rivers	Tulian (1908)
1908	300,000 eggs	Sacramento, CA (?)	Santa Cruz and Chico rivers, Lake Argentino	Marini & Mastrarrigo (1963)
1909	200,000 eggs	Sacramento, CA (?)	Santa Cruz and Chico rivers	Marini & Mastrarrigo (1963)
1910	200,000 eggs	Sacramento, CA (?)	Rivers of Santa Cruz Province	Marini & Mastrarrigo (1963)
1982	200,000 smolts	Green River, Puget Sound, WA	Santa María River, Strait of Magellan, Chile	Donaldson & Joyner (1984)
1983–1989	670,000 smolts	Green River, Puget Sound, WA (?)	Pratt River, Pto. Natales, Chile	Basulto (2003)

(?) Indicates probable, but unconfirmed origin.

tributary of the San Juan River (Figure 1), which flows into the Strait of Magellan in southern Chile (Donaldson & Joyner 1984). A total of 200,000 chinook smolts were stocked in this river, but no returns were registered. The fish had been imported from the University of Washington Hatchery (Seattle, WA), based on Green River fish (Puget Sound, WA). The Green River stock had been originally founded with fish from the Kalama River in the Columbia River Basin (Donaldson & Joyner 1984). The second ranching experiment in Chile occurred more recently (Table 2), in the Pratt River, 300 km north from the Santa María. A total of 670,000 smolts were planted over a period of 6 years (1983–1989) and returns have been important (Basulto 2003).

We interviewed 10 individuals who lived and worked at the Estancia Cristina at different times to find out whether or not Caterina chinook salmon were already there before 1980 and got ambiguous responses. The earliest report of “big fish” in the Caterina we obtained was in 1973, what would lead us to discard the two ranching experiments in Southern Chile as an origin of chinook populations. All other people, however, reported first sightings between 1979 and 1984, lending some credence to a modern origin for these populations.

## Discussion

Caterina chinook salmon constitute the first known spawning population of the species in an Atlantic River basin. The population appears to be relatively modest in size (in the order of hundreds) and visual surveys in three neighboring streams did not yield any other chinook salmon. However, at this time we cannot discount the possible occurrence of spawning in other locations of the Santa Cruz River basin. There are still unexplored streams in the basin, and large rivers (Santa Cruz main stem and La Leona River, Figure 1) are difficult to survey visually because of the low visibility produced by glacial sediments.

The predominance of stream type fish and an apparently early run timing are consistent with the extensive migration that separates the Caterina River and the ocean – about 500 km – and with characteristics of this river that have

been associated to lower growth opportunities and stream-type life history in their native range (Taylor 1990): low water temperature and productivity (Miserendino 2001). The divergence between ecotypes has been demonstrated to include a significant environmental component (Unwin et al. 2000) and the predominance of stream-type fish in the Caterina could well be in large part a phenotypic response to local conditions. In fact, chinook salmon displays a broad array of life history tactics, including variation in age at seaward migration, length of freshwater, estuarine and ocean residence, variation in ocean distribution, migration patterns, and age and season of spawning migration (Healey 1991). The aforementioned phenotypic plasticity underlying some of this variation (Healey 1991, Unwin et al. 2000), together with the prospects for rapid evolution in this species (Quinn et al. 2001), could have facilitated the adaptation of chinook life cycle to local conditions. The same characteristics could make chinook intrinsically more invasive than other anadromous salmonids. In particular, the phenotypic variation in timing of critical events throughout the life cycle (i.e., freshwater and ocean residence, ocean-bound migration, river entrance) might be particularly important in facilitating the adaptation to new conditions in invading species. The higher success of chinook as compared to other species provides some support to this observation. In the Southern Hemisphere, for instance, chinook salmon are found in several rivers of the east coast of the Southern Island of New Zealand (McDowall 1994), in at least three Pacific river basins of Chile and Argentina (Grossman 1991, 1992), and, as reported here, in the Santa Cruz River. Meanwhile, there is no comparable record of success for other species that have been at least as intensively transplanted as chinook salmon, such as coho, *O. kisutch*, and sockeye salmon, *O. nerka*, brought together with chinook salmon in early importations into South America (Marini & Mastrarrigo 1963), or coho and Atlantic salmon, *Salmo salar*, two orders of magnitude more important than chinook salmon in Chilean aquaculture production (FAO 2002).

This takes us to the origin of Caterina Stream chinook salmon. Is this a recently established population, founded with fish that colonized the

Santa Cruz from southern Chile in the last 20 years, or is this a century – old population, the result of transplants conducted in situ during the early 20th century? Historical accounts appear to be insufficient to discriminate between these two scenarios, but molecular techniques provide a promising aid to elucidate the origin of Caterina chinook. Such an approach has been successfully applied to identify the most likely parental stocks for New Zealand chinook (Quinn et al. 1996) and for Santa Cruz River rainbow trout (Riva Rossi et al. 2004). Meanwhile, we can set the stage for analyzing the ecological meaning of each of these two alternative scenarios for Caterina chinook origin.

The notion that chinook salmon could have inhabited the Santa Cruz River basin for almost a century, to be discovered only recently, is puzzling. But if we give credence to the one account of the first sightings in the 1970s, then we have to discard the 1980s ranching experiments in southern Chile as the source and accept an origin from early transplants. Although we could not find definite records to establish the origin of those transplants, they might have come from hatcheries in the Sacramento River system, California, as was the case of New Zealand chinook (McDowall 1994, Quinn et al. 1996), for this was a main source of chinook ova at the time. New Zealand chinook has provided a marvelous case study to investigate the pattern, rate and process of evolution among populations that were founded from a single introduction and which are connected through straying (Quinn et al. 2001). The presence of independent chinook “sister” populations in South America would allow an extended natural experiment of global scale to study adaptation and microevolution processes.

A more recent origin of Santa Cruz chinook, as an offshoot of ranching experiments in southern Chile during the 1980s, is suggested by the fact that most reports of chinook sightings in the Caterina are post-1980. Chinook have a high colonizing ability, well demonstrated by the fashion by which this species invaded river basins in New Zealand from a single source (MacDowall 1994); the Magellan Strait provides a direct route from southern Chile to the Santa Cruz River (only 200 km separate the Santa Cruz estuary from the

outflow of the Magellan Strait in the Atlantic Ocean). Prevailing eastward currents in the Magellan Strait (as well as around Cape Horn, Krepper 1977), would contribute to a Pacific-to-Atlantic fish movement. From a purely scientific perspective, the prospects for a recent origin of chinook salmon provide an opportunity to study the initial stages of the process of adaptation in real time. From an environmental point of view, it brings in the issue of potential impacts of expanding aquaculture in southern Chile on Atlantic river basins.

### Acknowledgements

We thank Martin Unwin and D. Lucas for their valuable assistance with scale pattern analysis; Tom Quinn for his insightful review of an earlier manuscript, Rick Doucett for stable isotope interpretation, Miriam Fernandez for assistance with biogeographic aspects of southern Chile and Argentina, and Patrick Davaine for sharing with us information about salmonids in the Kerguelen Islands; Sergio Basulto assisted us with historical aspects of salmon ranching in Chile; Matías Varela (Upsala Explorer) granted us permission to stay and work at Estancia La Cristina and the Administración Nacional de Parques Nacionales granted permission for in-river studies; Patricia Dell’Arciprete helped us with maps; Patricio Fernández, Pablo Mazza and Daniel Beilinson alerted us about the chinook presence in this river; Harengus SA, Pespasa SA and the Dirección Nacional de Pesca (P. Deseado) provided us with the fish captured in the ocean. This work was supported by grants from the Universidad Nacional de la Patagonia Austral and the Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica (PICT 98-01-04582). Detailed editorial and anonymous reviewers’ comments greatly improved the manuscript.

### References

- Basulto, S. 2003. El largo viaje de los salmones. Una crónica olvidada. Maval Editorial. Chile 299.
- Clark, G.H. 1929. Sacramento-San Joaquin Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) Fishery of California. Calif. Depart. Fish Game Fisheries Bull. 17: 65.

- Davaine, P. & E. Beall. 1982. Introductions of salmonids in the French Austral Territories. *Comité Natl. Français des Recherches Antarctiques* 51: 289–300.
- Davaine, P. & E. Beall. 1997. Introduction en milieu vierge (Iles Kerguelen, Subantarctique): ejes resultados, perspectivas. *J. Français de Pêche e Pisciculture* 344(345):93–110.
- Donaldson, L.R. & T. Joyner. 1984. The salmonid fishes as a natural livestock. *Sci. Am.* 249: 50–58.
- Doucett, R.R., W. Hooper & G. Power. 1999a. Identification of anadromous and nonanadromous adult brook trout and their progeny in the Tabusintac River, New Brunswick, by means multiple-stable-isotope analysis. *Trans. Am. Fish. Soc.* 128: 278–288.
- Doucett, R.R., M. Power, G. Power, F. Caron & J.D. Reist. 1999b. Evidence for anadromy in a southern relict population of Arctic charr from North America. *J. Fish Biol.* 55: 84–93.
- FAO. 2002. Fishstat Plus, V 2.30. Universal software for fisheries statistical time series, FAO Fisheries Department.
- Fernandez, M., E. Jaramillo, P.A. Marquet, C. A. Moreno, S. A. Navarrete, F. P. Ojeda, C. R. Valdovinos & J. A. Vasquez. 2000. Diversidad, dinámica y biogeografía del ecosistema costero bentónico de Chile: revisión y bases para conservación marina. *Revista Chilena de Historia Nat.* 73: 797–830.
- Forero, M.G., K.A. Hobson, G.R. Bortolotti, J.A. Donazar, M. Bertellotti & G. Blanco. 2002. Food resource utilisation by the Magellanic penguin evaluated through stable-isotope analysis: segregation by sex and age and influence offspring quality. *Marine Ecol. Prog. Ser.* 234: 289–299.
- Forero, M.G., G.R. Bortolotti, K.A. Hobson, J.A. Donazar, M. Bertellotti & G. Blanco. 2004. High trophic overlap within the seabird community of Argentinean Patagonia: a multiscale approach. *J. Animal Ecol.* 73: 789–801.
- Grosman, F. 1991. Presencia de “Salmón Rey”, *Oncorhynchus tshawytscha* Walbaum, en las cuencas de los ríos Grandes y Corcovado, Prov. del Chubut. Propuesta de pautas de manejo del recurso. *Biología Acuática*: 200–201.
- Grosman, F. 1992. Algunos aspectos de la biología del “Salmón del Pacífico” (*Oncorhynchus tshawytscha*) presente en la provincia del Chubut. Centro de Ecología Aplicada del Neuquén, Departamento de Acuicultura, Junín de los Andes. 12.
- Healey, M.C. 1991. Life History of Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). In: G. C. Groot & L. Margolis, (eds.), *Pacific Salmon Life Histories*, University of British Columbia Press, Vancouver, Canada.
- Kaeriyama, M., M. Nakamura, R. Edpalina, J.R. Bower, H. Yamaguchi, R.V. Walker & K.W. Myers. 2004. Change in feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Gulf of Alaska in relation to climate events. *Fish. Oceanogr.* 13: 197–207.
- Koo, T.S. & A. Isarankura. 1967. Objective studies of scales of Columbia River Chinook Salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum). *Fishery Bull.* 66: 165–180.
- Krepper, C.M. 1977. Difusión de agua proveniente del Estrecho de Magallanes en las aguas de la plataforma continental. *Acta Oceanogr. Argentina* 1: 49–65.
- Leitritz, E. 1970. A history of Californiás Fish Hatcheries 1870–1960. *Bull. Calif. Depart. Fish Game. Sacramento.* 125.
- Lake, J.L., R.A. McKinney, F.A. Osterman, R.J. Pruell, J. Kiddon, S.A. Ryba & A.D. Libby. 2001. Stable nitrogen isotopes as indicators of anthropogenic activities in small freshwater systems. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* 58: 870–878.
- Marini, T. & V. Mastrarrigo. 1963. *Piscicultura*. Ministerio de Agricultura de la Nación, Recursos Naturales Vivos. Evaluación de los Recursos Naturales de la Argentina. T. VII, vol. 2, Buenos Aires, Argentina. 267–272.
- MacCrimmon, H.R. & J.S. Campbell. 1969. World Distribution of Brook Trout, *Salvelinus fontinalis*. *J. Fish. Res. Board Can.* 26: 1699–1725.
- MacCrimmon, H.R. 1971. World Distribution of Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*). *J. Fish. Res. Board Can.* 28: 663–704.
- McDowall, R.M. 1994. The Origins of New Zealand’s Chinook Salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*. *Marine Fish. Rev.* 56: 1–7.
- McDowall, R.M., R.M. Allibone & W.L. Chadderton. 2001. Issues for the conservation and management of Falkland Islands freshwater fishes. *Aqua. Conserv. Marine FW Ecosys.* 11: 473–486.
- Miserendino, M.L. 2001. Macroinvertebrate assemblages in Andean Patagonian rivers and streams: environmental relationships. *Hydrobiologia* 444: 147–158.
- Pascual, M.A., P. Bentzen, C. Riva Rossi, G. Mackey, M. T. Kinnison & R. Walker. 2001. First documented case of anadromy in a population of introduced rainbow trout in Patagonia, Argentina. *Trans. Am. Fish. Soc.* 130: 53–67.
- Pascual, M.A., P. Macchi, J. Urbanski, F. Marcos, C.M. Riva Rossi, M. Novara & O.P. Dell’Arciprete. 2002. Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence–absence data. *Biol. Invasions* 4: 101–113.
- Pascual, M.A. & J.E. Ciancio. 2005. Introduced anadromous salmonids in Patagonia: Risks, uses, and a conservation paradox. *Rev. Fish Biol. Fish.*
- Quinn, T.P., J.L. Nielsen, C. Gan, M.J. Unwin, R. Wilmot, C. Guthrie & F.M. Utter. 1996. Origin and genetic structure of chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, transplanted from California to New Zealand, allozyme and mtDNA evidence. *Fish. Bull.* 94: 506–521.
- Quinn, T.P., M.T. Kinnison & M.J. Unwin. 2001. Evolution of chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) populations in New Zealand: pattern, rate, and process. *Genetica* 112(113):493–513.
- Riva Rossi, C.M., E.P. Lessa & M.A. Pascual. 2004. The origin of introduced rainbow trout in the Santa Cruz River, Patagonia, Argentina as inferred from mitochondrial DNA. *Can. J. Fish. Aqua. Sci.* 61: 1095–1101.
- Roni, P. & T.P. Quinn. 1995. Geographic variation in size and age of north american chinook salmon. *N. Am. J. Fish. Manag.* 15: 325–345.
- Rubenstein, D.R. & K.A. Hobson. 2004. From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends Ecol. Evol.* 19: 256–263.
- Satterfield, I.F. & B.P. Finney. 2002. Stable isotope analysis of Pacific salmon: insight into trophic status and oceanographic conditions over the last 30 years. *Prog. Oceanogr.* 53: 231–246.

- Soto, D., F. Jara & C. Moreno. 2001. Escaped Salmon in the inner seas, Southern Chile, Facing Ecological and Social Conflicts. *Ecol. Appl.* 11: 1750–1762.
- Taylor, E.B. 1990. Environmental correlates of life-history variation in juvenile chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum). *J. Fish Biol.* 37: 1–17.
- Tulian, E.A. 1908. Acclimatization of American fishes in Argentina. *Bull. Bureau Fish.* XVIII: 957–965.
- Strub, T., J. Mesias, V. Montecinos, J. Rutllant & S. Salinas. 1998. Coastal ocean circulation off western South America. Coastal segment (6,E). *In*: A.R. Robinson & K.H. Brink *The Sea*, John Wiley, New York.
- Unwin, M.J. & D.H. Lucas. 1993. Scales characteristics of wild and hatchery chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) in the Rakaia River, New Zealand, and their use in stock identification. *Can J. Fish. Aqua. Sci.* 50: 2475–2484.
- Unwin, M.J. & G.D. James. 1998. Occurrence and distribution of adult chinook salmon in the New Zealand commercial fishery. *Trans. Am. Fish. Soc.* 127: 560–575.
- Unwin, M.J., T.P. Quinn, M.T. Kinnison & N.C. Boustead. 2000. Divergence in juvenile growth and life history in two recently colonized and partially isolated chinook salmon populations. *J. Fish Biol.* 37: 1–17.
- Welch, D.W. & T.R. Parsons. 1993. Delta <sup>13</sup>C-Delta <sup>15</sup>N values as indicators of trophic position and competitive overlap of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.). *Fish. Oceanogr.* 2: 11–23.

## Energy Density of Patagonian Aquatic Organisms and Empirical Predictions Based on Water Content

JAVIER E. CIANCIO\*

*Centro Nacional Patagónico–CONICET, Boulevard Brown S/N, (9120) Puerto Madryn, Chubut, Argentina*

MIGUEL A. PASCUAL

*Centro Nacional Patagónico–CONICET, Boulevard Brown S/N, (9120) Puerto Madryn, Chubut, Argentina; Universidad Nacional de la Patagonia Austral, Santa Cruz, Argentina; and Universidad Nacional de la Patagonia SJB, Chubut, Argentina*

DAVID A. BEAUCHAMP

*U.S. Geological Survey, Washington Cooperative Fish and Wildlife Research Unit,<sup>1</sup> School of Aquatic and Fisheries Sciences, University of Washington, Box 355020, Seattle, Washington 98195-5020, USA*

**Abstract.**—We measured the energy density for key species in the freshwater and marine ecosystems of Patagonia, providing the first database of such information for poorly known fauna, including fish, cephalopods, crustaceans, gastropods, annelids, and insects. We then considered an empirical model linking energy density (which is costly to estimate) to water content (which is easy to estimate) and compared the fit of the model with data from different taxonomic groups. Finally, we evaluated the predictive power of models with different levels of taxonomic aggregation to estimate energy density from water content. Fish (7,148–3,443 J/g of wet weight) had the highest energy density, followed by crustaceans (5,906–2,507 J/g), insects (5,794–1,334 J/g), mollusks (5,014–1,661 J/g), and annelids (4,542–1,954 J/g). The use of water content as a predictor of energy density provided greatly improved predictions as compared with use of the mean energy density value. As expected, the predictive power improved when more specific levels of taxonomic aggregation were employed. Nevertheless, we were able to identify levels of aggregation that provided high levels of predictive power. We regard the data generated as primary products for future research on energy fluxes in Patagonian aquatic ecosystems.

Energy density (ED) has been used to evaluate diet quality (Wanless et al. 2005), compare the relative importance of prey items (Harris and Hislop 1978), correct gastric evacuation rates used as input in models (Pedersen and Hislop 2001), explain the foraging behavior of predators (Benoit-Bird 2004), and determine the physiological status of organisms (Schultz

and Conover 1997). During the past 20 years, bioenergetics models, when supplied with data on diet composition, growth, size structure, thermal experience, and estimates of consumer abundance, have provided an effective method for quantifying trophic interactions between predators and their prey (Ney 1993). Bioenergetics models have also been used to investigate environmental problems, such as the potential effects of fish introductions (Ruzycki et al. 2003), global warming (Hill and Magnuson 1990), predation as a factor in recruitment failure (Hartman and Margraf 1993), and other issues in fish ecology (Brandt and Hartman 1993; Trudel and Rasmussen 2001; Harvey et al. 2002), and are especially sensitive to changes in energy density of the consumer and its prey (Kitchell et al. 1977; Beauchamp et al. 1989).

Hence, accurate estimates of energy density constitute a central piece of information for generating accurate estimates of consumption, growth, the relative importance of prey items, gastric evacuation rates, and foraging behavior. Adiabatic bomb calorimetry and proximate analysis are time-consuming processes commonly employed to measure energy density in organisms (Craig et al. 1978). Although energy densities for aquatic invertebrates and vertebrates are slowly being published, representative values for many functional groups and for whole geographic regions are still unavailable. Moreover, energy densities for the same species can vary considerably with size or among seasons. Effective and affordable approaches for acquiring representative values for new regions, new taxa, or new times of the year are required. Empirical relationships between energy density and less costly variables are an appealing option. Hartman and Brandt (1995) presented one such empirical model to estimate the energy density in fish from its negative relationship with water content in tissues (measured as percent dry

\* Corresponding author: uncianci@cenpat.edu.ar

<sup>1</sup> The Washington Cooperative Fish and Wildlife Research Unit is jointly supported by the University of Washington; the U.S. Geological Survey; the Washington State Departments of Ecology, Fish and Wildlife, and Natural Resources; and the Wildlife Management Institute.

Received July 20, 2006; accepted December 10, 2006  
Published online September 13, 2007

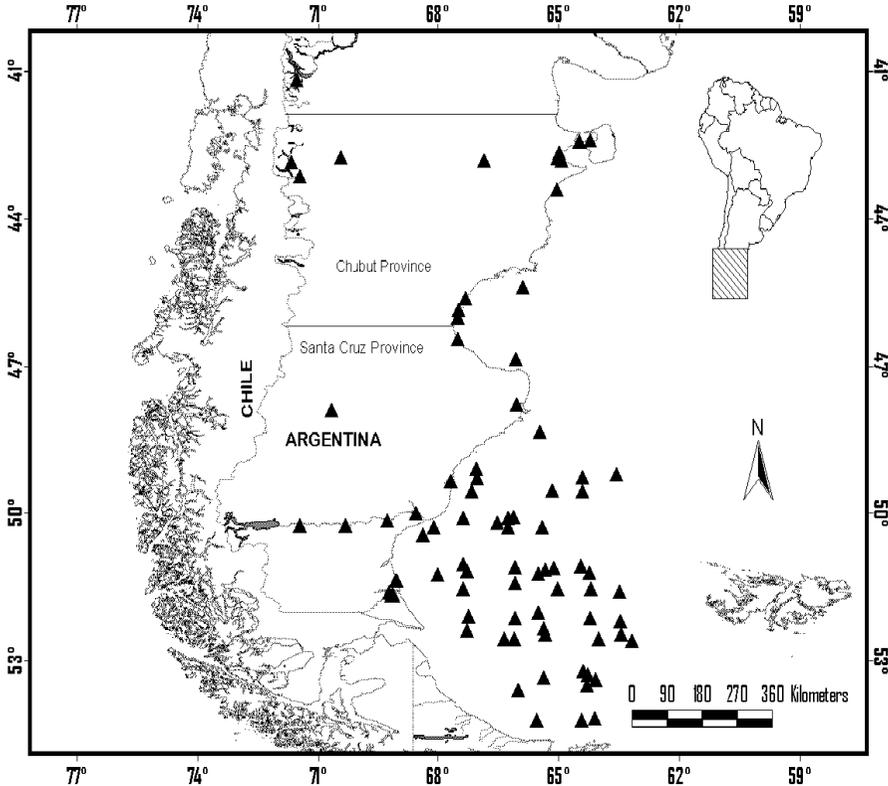


FIGURE 1.—Map showing the area sampled from 2000 to 2005 to determine the energy density of Patagonian aquatic organisms. Triangles show the locations where freshwater and marine organisms were collected.

weight [DW]). Yet, no formal assessment has been made of such methods in terms of their predictive power. For instance, it is not clear how much we have to gain in predictions by considering water content as compared with just using the average energy density for the species.

In Patagonia, few attempts have been made to estimate the energy density of aquatic ecosystem components (Lomovasky et al. 2001; Eder and Lewis 2005; Romero et al. 2006; Ciancio and Pascual 2006) despite an increasing demand for information by models that explore different fisheries and conservation-managing actions (Koen-Alonso and Yodzis 2005). In view of this evident information void, the main objectives of this work are to (1) determine the energy density for a large collection of samples of key marine and freshwater species in Patagonia, including fish, cephalopods, crustaceans, gastropods, annelids, and insects; (2) generate empirical models correlating energy density with water content, comparing the performance of different taxonomic aggregation schemes; and (3) evaluate the predictive power of these models.

## Methods

Samples were collected from the locations shown in Figure 1. Freshwater samples were collected from different rivers and lakes of Patagonia in 2000–2001. Invertebrates were captured with a Surber sampler, and fish and crayfish were captured with a fishing basket. Marine samples were collected from the harvests of artisanal fisheries, commercial bottom trawlers, and research cruises (sampling depth, 0–341 m) in 2001–2005 (Table 1; Figure 1). Samples were placed in bags to prevent dehydration and then frozen.

Samples were chopped, homogenized, dried in an oven at 60–80°C for 24–72 h, and then ground to powder. Shells were removed from mollusks (*Aulacomya ater*, *Perumytilus purpuratus*, *Mytilus edulis*, and *Patinigera magellanica*) eaten primarily by birds, which typically ingest prey without the shell (Millones et al. 2005), and *Chilina* spp. were homogenized with shells. The wet and dry weights were determined to the nearest 0.001 g by weighing the homogenate before and after drying.

One-gram pellets were pressed and burned at 30 atmospheres of oxygen in a bomb calorimeter (Parr

TABLE 1.—General information on the 37 taxa analyzed in this study of the energy density of Patagonian aquatic organisms. The letter *N* stands for the number of pellets burned in the calorimeter; no./pellet is the number of individuals included on each pellet. Energy density (ED) is expressed as joules per gram and is on a wet-weight basis except where noted. Size refers to total length. Ranges are provided when more than one individual was analyzed.

Group and species	<i>N</i>	Size (mm)	No./pellet	Dry weight %	ED
Fish					
Freshwater					
Otuno <i>Diplomyste viedmensis</i> <sup>a</sup>	1	250	1	24.0	5,658
<i>Hatcheria macraei</i>	1	80	1	16.4	3,596
Creole perch <i>Percichthys trucha</i>	1	120	1	25.3	5,917
Inanga <i>Galaxias maculatus</i>	1	50–60	2	15.4	3,443
<i>Odontheistes hatchery</i>	1	210	1	27.9	5,783
Steelhead <i>Oncorhynchus mykiss</i>	1	80	1	26.3	6,318
Marine					
<i>Eleginops maclovinus</i>	3	150–200	1	21.6	3,659
Argentine anchovy <i>Engraulis anchoita</i>	6	110–155	1	27.6	5,553
Steelhead	47	300–800	1	29.6	6,850
Patagonian sprat <i>Sprattus fuegensis</i>	15	35–140	1	29.7	7,148
<i>Odontheistes smitti</i>	3	150–152	1	21.4	4,571
<i>Patagonotothen tesellata</i>	2	118–120	1	22.8	4,034
<i>Patagonotothen ramsayi</i>	8	60–140	1	23.6	4,798
Southern blue whiting <i>Micromesistius australis</i>	3	140–150	1	21.5	4,544
Argentine hake <i>Merluccius hubbsi</i>	3	140–146	1	22.7	4,076
<i>Genypterus blacodes</i>	3	200–230	1	22.8	3,692
Invertebrates					
Freshwater					
Crustaceans					
<i>Aegla</i> spp.	2	20–30	2	23.0	3,680
<i>Hyaella fossamacinii</i>	2	3–10	60	15.3	2,547
<i>Samastacus spinifrons</i>	2	40–60	1	28.2	3,892
Annelids					
<i>Oligochaeta</i>	2	30–60	1	13.5	1,954
Insects					
Ephemeroptera					
<i>Ephemeroptera</i>	2	10–20	20	12.7	2,725
Odonata					
<i>Odonata</i>	2	15–20	1	6.3	1,334
Plecoptera					
<i>Plecoptera</i>	2	5–15	30	25.3	5,366
Coleoptera					
<i>Coleoptera</i>	1	15	1	24.9	5,794
Mollusks					
<i>Chilina</i> ssp.	2	5–10	5	35.6	1,661
Marine					
Crustaceans					
<i>Pleoticus muelleri</i>	3	39–45	1	30.7	5,906
<i>Peisos petrunkevitchi</i>	3	16–17	10–20	17.5	3,338
<i>Cyrtograpsus angulatus</i>	3	20–30	1	33.7	3,150
<i>Euphausia lucens</i>	1	2–13	50	13.8	2,507
<i>Themisto gaudichaudii</i>	3	3–12	50	14.0	3,107
<i>Munida gregaria</i>	3	70–50	1		11,008 <sup>b</sup>
Mollusks					
<i>Aulacomya ater</i>	3	47–63	1	21.6	4,139
<i>Perumytilus purpuratus</i>	3	34–36	1	18.0	3,604
<i>Mytilus edulis</i>	3	49–63	1	16.6	2,979
<i>Patinigera magellanica</i>	3	44–46	1	25.0	4,999
<i>Loligo gahi</i>	8	60–90	1	23.4	4,952
<i>Illex argentinus</i>	4	210–415	1	23.7	5,014
Annelids					
<i>Halosidna patagonica</i>	2	40	1	23.3	4,542
All groups	140				

<sup>a</sup> Also known as *Olivaichthys viedmensis*.

<sup>b</sup> Dry-weight basis.

Model 1241) to determine the gross energetic content. Fuse wire corrections were determined after each combustion event. One to three pellets of each sample were burned, and the mean was used to estimate the energy density of the item. For small individuals (e.g., insects and gastropods), a sampling unit consisted of

whole-body samples of numerous individuals. For large specimens (e.g., fish), a sampling unit consisted of a whole-body homogenate of a single individual. Energy density is expressed in Joules per gram of wet weight.

*Empirical relationship between water content and energy density.*—We used an empirical linear model.

TABLE 2.—Linear regressions relating energy density to percent dry weight for the species and larger groupings in this study. The letter *a* represents an intercept, the letter *b* a slope. The predictive power of each regression is expressed as the median and 90th percentile of error. The regressions for the European anchovy (Tirelli et al. 2006) and sprat (Pedersen and Hislop 2001) pertain to Northern Hemisphere fish; all other regressions are from the present study and are based on data for Southern Hemisphere fish.

Taxa	<i>r</i> <sup>2</sup>	<i>P</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	% Error		<i>N</i>
					Median	90th percentile	
Species							
Steelhead	0.98	<0.0001	-2,609	319	1.7	4.3	47
Argentinean anchovy	0.94	0.001	-1,189	243	6.7	8.9	6
European anchovy <i>Engraulis encrasicolus</i>	0.82		-3,316	321			161
Patagonian sprat <i>Patagonotothen ramsayi</i>	0.93	0.02	-2,208	280	4.5	5.7	8
<i>Sprattus fuegensis</i>	0.96	<0.0001	-2,020	310	5.4	9.6	15
Sprat <i>Sprattus sprattus</i>	0.97		-2,996	354			3
<i>Loligo gahi</i>	0.93	<0.0001	-319	219	2.3	4.8	8
<i>Illex argentinus</i>	0.99	0.02	-1,308	266	1	5.5	4
Larger groupings							
Marine fish	0.94	<0.0001	-2,868	326	3.6	15.9	91
Marine invertebrates							
Cephalopods <sup>a</sup>	0.96	<0.0001	-1,070	254	5.7	13	12
Mollusks <sup>b</sup>	0.94	<0.0001	-1,088	250	5.6	10.7	23
Crustaceans <sup>c</sup>	0.98	<0.0001	313	181	7.1	15.8	10
Freshwater taxa							
Fish <sup>d</sup>	0.99	0.0002	-432	254	1.7	2.8	6
Crustaceans <sup>e</sup>	0.91	0.009	748	120	3.1	14.4	5
Insects <sup>f</sup>	0.99	0.03	-115	226	7.4	9.2	4
Marine and freshwater fish	0.93	<0.0001	-2,412	311	3.5	18.3	98
Marine and freshwater crustaceans	0.85	<0.0001	337	166	11.3	18.1	15
All taxa	0.93	<0.0001	-2,056	296	5.2	17.1	140

<sup>a</sup> *Loligo gahi* and *Illex argentinus*.

<sup>b</sup> *Aulacomya ater*, *Perumytilus purpuratus*, *Mytilus edulis*, *Patinigera magellanica*, *Loligo gahi*, and *Illex argentinus*.

<sup>c</sup> *Pleoticus muelleri*, *Peisos petrunkevitchi*, *Euphausia lucens*, and *Themisto gaudichaudii*.

<sup>d</sup> Otuno, *Hatcheria macraci*, creole perch, inanga, and steelhead.

<sup>e</sup> *Aegla* spp., *Hyaella fossamachinii*, and *Samastacus spinifrons*.

<sup>f</sup> Ephemeroptera, Odonata, Plecoptera, and Coleoptera.

The ED was the dependent variable, and the percent DW was the independent variable (Hartman and Brandt 1995):

$$ED = a + b \cdot DW.$$

To compare the fit of the model for different taxonomic groups, we used a likelihood ratio test (Hilborn and Mangel 1997). The null hypothesis was that there were no differences in slope and intercept in pairwise group comparisons. Two types of regressions were tried, with different levels of aggregation (species and grouped regressions). We first made groups as disaggregated as possible, keeping species as groups only for cases where the sample size was larger than four individuals (species regressions). All other species were aggregated (grouped regression) by taxonomic group (e.g., marine fish). Hence, we considered the following species regressions: Patagonian sprat, steelhead, *Patagonotothen ramsayi*, Argentine anchovy, *Loligo gahi*, and *Illex argentinus*, along with the following grouped regressions: marine fish, freshwater fish, cephalopods, mollusks, marine and freshwater

crustaceans, immature and adult freshwater insects, and all species combined (Table 2).

The predictive power of the regressions was evaluated using a goodness-of-fit criterion that depends on prediction errors. For each of the *n* individual samples available, a prediction for energy density was obtained from its observed dry weight and the linear model fitted to the remaining points; the proportional distance between the prediction obtained in this manner and the observed energy density was used as a prediction error for that observation (one-item-out cross validation; Linhart and Zucchini 1986). We used the median and 90th percentile of observed errors as measures of the predictive power of different regression models.

To evaluate the benefits of using water content as a predictor of energy density, for each of the fish species (steelhead, Argentine anchovy, *Patagonotothen ramsayi*, and Patagonian sprat) and each of the cephalopod species (*Loligo gahi* and *Illex argentinus*) we compared the prediction errors from the specific regression with those resulting from simply assigning the average

energy density for the species. To evaluate the costs of aggregating species in the estimation of specific caloric contents, we compared prediction errors from each of the species-specific regressions with those derived from regressions for aggregated taxonomic groups, excluding the species under scrutiny. In this fashion, we compared the errors in the estimated caloric contents in individual fish and cephalopod species from the specific regressions and those provided by grouped regressions (marine fish for fish and mollusks for cephalopods). To evaluate the costs of deriving predictions from models built for "similar species," we compared the errors associated to the specific regressions for Argentine anchovy and Patagonian sprat with those provided by using models proposed for European anchovy and sprat from the Northern Hemisphere (fourth column in Table 3).

### Results

Individuals sampled ranged from 35 to 800 mm for teleost fishes and from 3 to 415 mm for invertebrates, and percent dry weight ranged from 15.4% to 29.7% for teleost fishes and from 6.3% to 35.6% for invertebrates (Table 1). The energy density ranged from 3,443 to 7,148 J/g of wet weight for teleosts (3,443–6,318 J/g for freshwater species and 3,659–7,148 J/g for marine and anadromous species) and from 1,334 to 5,906 J/g for invertebrates (1,334–5,794 J/g for freshwater species and 2,507–5,906 J/g for marine species).

Energy density was strongly and positively correlated with percent dry weight (Table 2) for individual species ( $r^2 = 0.93\text{--}0.99$ ), for broader taxonomic-habitat groups ( $r^2 = 0.85\text{--}0.99$ ), and for all taxa combined ( $r^2 = 0.93$ ; Figure 2). Slopes and intercepts were more similar to those of related taxa than to those

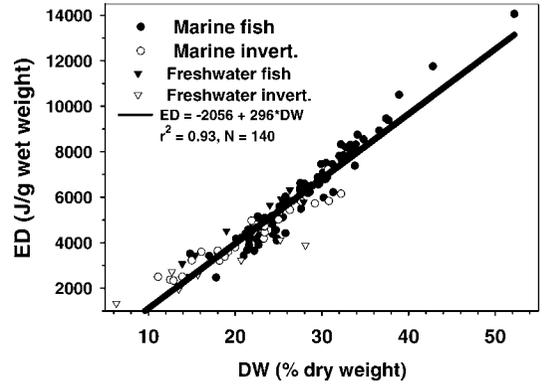


FIGURE 2.—General relationship between energy density (ED) and dry weight (DW) as a percentage of total wet mass for all Patagonian freshwater and marine fish and invertebrate samples combined.

of less-related taxa. For fish, intercepts were the most negative (−432 to −2,609), but slopes were generally higher (243–319). Marine invertebrates had less negative or positive intercepts (−1,088 to +313) and lower slopes (181–266). Freshwater and marine crustaceans were the only groups with positive intercepts (313 and 748) and had the lowest slopes of all the groups analyzed (120 and 181). But even when related taxa had more similar ED–DW relationships, all pairwise species comparisons of slopes and intercepts were significantly different between all pairs of species (likelihood ratio test:  $P$ -value = 0.00001–0.04), except for Argentine anchovy and *Patagonotothen ramsayi* ( $P$ -value = 0.43).

The median prediction errors were always under 7%, and the 90th percentiles of error were under 10% for individual species regressions (Table 2). Prediction errors were larger for species grouped regressions, but

TABLE 3.—Median and 90th percentile (in parentheses) prediction errors (%) for energy density for selected species when the predictions are based on (1) the average energy density (ED) for that species and (2) regressions relating ED to percent dry weight for various taxonomic groupings. The group regressions (marine fish or mollusks) are based on data for all species in the group except the species being evaluated; the combined-groups regressions are based on data for all of the species in both groups except the species being evaluated.

Species	Average ED, same species	ED from regression with % dry weight			
		Same species	Related species	Group Combined groups	
<b>Marine fish</b>					
Steelhead	14.0 (24.8)	1.7 (4.3)		2.4 (5.3)	5.6 (8.2)
Argentine anchovy	16.0 (29.5)	6.7 (8.9)	7.5 (12.1) <sup>a</sup>	13.3 (18.6)	27.9 (35.2)
<i>Patagonotothen ramsayi</i>	9.0 (17.9)	4.5 (5.7)		7.2 (12.7)	11.1 (16.1)
Patagonian sprat	32.0 (91.0)	5.4 (9.6)	4.5 (16.7) <sup>b</sup>	17.7 (22.6)	9.6 (21.6)
<b>Mollusks</b>					
<i>Loligo gahi</i>	10.0 (21.0)	2.3 (4.8)		4.4 (7.2)	3.2 (9.6)
<i>Illex argentinus</i>	3.0 (22.3)	1 (5.5)		6.5 (7.8)	1.9 (8.5)

the median was always under 20% and the 90th percentile under 25% (except for the predictions for Argentine anchovy with the model combining all species).

To evaluate the overall value of empirical ED–DW models, we compared the prediction errors of species-specific models with those emerging from just using the mean energy density for the species (Table 3, first two columns). Species-specific regression models provided much smaller prediction errors (median error = 1–6.7%) than just using mean values (median error = 3–32%).

To evaluate how much prediction deteriorates as a function of taxonomic aggregation, we compared species-specific prediction errors with those emerging from using data for more aggregated taxonomic groups (Table 3, last three columns). As expected, species-specific models provided the most accurate predictions of energy density. Using regressions from the same genus (regressions of European anchovy and sprat from the Northern Hemisphere to predict energy density of the Argentine anchovy and Patagonian sprat) also provided small prediction errors. The effect of aggregation depends on the specific taxonomic group considered. For instance, while aggregated regressions performed relatively well for most groups, aggregated fish models provided poor predictions for energy density in anchovies and sprats.

### Discussion

The data set presented in this paper provides the first estimates of energy density for marine, anadromous, and freshwater fishes and for some of the major prey of species targeted by commercial and sport fisheries in aquatic ecosystems of Patagonia. Based on their proximal composition, Eder and Lewis (2005) estimated the ED of various species of teleosts, elasmobranchs, and cephalopods of the central continental shelf of Patagonia. In this study, we included direct estimation of the ED of key species of southern areas of the Patagonian Continental Shelf and the main components of zooplankton in the region. For example, the amphipod *Themisto gaudichaudii* is the main prey of major commercial species such as the squid *Illex argentinus* (Ivanovic and Brunetti 1994), Argentine hake, and hoki *Macroronus magellanicus*, the principal targets of trawl fisheries in the area (Wholer et al. 1997) as well as of several seabirds in the sub-Antarctic waters (Bocher et al. 2001). The Patagonian sprat is the main prey of magellanic penguins *Spheniscus magellanicus* (Frere et al. 1996) in southern continental colonies of Patagonia, and squids *Loligo gahi* and lobster crabs constitute important prey items for gentoo penguins *Pygoscelis papua* (Clausen and Putz 2003), magellanic

penguins, and rockhopper penguins *Eudyptes chrysocome chrysocome* breeding in the Falkland Islands (Croxall et al. 1985; Clausen and Putz 2002).

Empirical relationships between ED and DW have been extensively used (Unwin et al. 1999; Pedersen and Hislop 2001; Tirelli et al. 2006), but their value as ED predictors have not formally been evaluated. Hartman and Brandt (1995) used independent data sets to compare the fit of a model to different levels of aggregations (combined model, order, and family). They also ran bioenergetics simulations and compared the estimated final weight and consumption using different levels of aggregation against using the mean ED value. They recommended using the lowest practical taxon whenever possible, especially in species with significant seasonal changes in ED (e.g., anchovies). In that way, we explored the prediction error of different levels of aggregation and found results similar to the comparisons described by Hartman and Brandt (1995). We also found that using same-genus models could produce results similar to those of the species-specific regression models. Obviously, the level of accuracy expected will depend on the application. In general, however, accuracy deteriorated as more aggregated regressions were used. Some groups, such as anchovies and sprats, appeared to be less well represented by aggregated models, indicating that accurate ED predictions for those species require specific models.

The significant differences in intercepts and slopes among models may be explained by the variation in the amount of the components of organisms. For the case of fish, Hartman and Brandt (1995) postulated that these variations among models could be explained by the amounts of bones or basic lipid levels. Crustaceans exhibited the lowest slopes of all taxa analyzed on this study. This could be explained by the high proportion of calcareous structures on these invertebrates.

Our data will be useful for bioenergetic modeling of the key trophic linkages in aquatic ecosystems of Patagonia. For instance, governments and private companies have promoted salmonid introductions and restocking of existing populations as part of large-scale aquaculture and to support an increasing sport fishing tourism industry (Pascual and Ciancio 2007). Bioenergetics modeling has been an effective approach for evaluating the impact of predation or competition imposed by nonnative salmonids in North America (Stewart and Ibarra 1991; Rand et al. 1993; Ruzzycki et al. 2003).

Although the direct measures of ED reported here can be used when specific information for a species in a system is lacking, the empirical relationship between ED and DW will enable future modeling to account for

temporal and ontogenetic variation in ED. Seasonal changes in ED have been reported for a diverse array of aquatic species (Brawn et al. 1968; Pedersen and Hislop 2001). Hartman and Brandt (1995) demonstrated that combined species models of ED versus percent DW were adequate for describing seasonal or ontogenetic changes in the ED of fish. Pedersen and Hislop (2001) found no seasonal differences in the relationship between ED and DW for seven marine fish species of the North Sea. The direct estimations of ED presented in this paper may be used carefully for modeling without taking into account seasonal changes, ontogeny, and sexual status of organisms, but the relationships between ED and DW appear not to be affected by these variables.

In this paper, we present the first step in the bioenergetic modeling of aquatic ecosystems in Patagonia, whether by the direct estimation of the ED of key species or by the empirical relationship between ED and DW. Our data set is intended as baseline information for modeling the energy fluxes in Patagonian ecosystems.

### Acknowledgments

We want to thank the crew of the research cruiser *Dr. E. Holmberg* (Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero), O. Wholer, A. Giussi, F. Gorini, P. Machi, E. Frere, and S. A. Harengus for their help on sample collection. This research was funded by the Universidad Nacional de la Patagonia Austral and Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica.

### References

- Beauchamp, D. A., D. J. Stewart, and G. L. Thomas. 1989. Corroboration of a bioenergetics model for sockeye salmon. *Transactions of the American Fisheries Society* 118:597–607.
- Benoit-Bird, K. J. 2004. Prey caloric value and predator energy needs: foraging predictions for wild spinner dolphins. *Marine Biology* 145:435–444.
- Bocher, P., Y. Chereil, J. P. Labat, P. Mayzaud, S. Razouls, and P. Jouventin. 2001. Amphipod-based food web: *Themisto gaudichaudii* caught in nets and by seabirds in Kerguelen waters, southern Indian Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 223:261–276.
- Brandt, S. B., and K. J. Hartman. 1993. Innovative approaches with bioenergetics models: future applications to fish ecology and management. *Transactions of the American Fisheries Society* 122:731–735.
- Brawn, V. M., D. L. Peer, and R. J. Bentley. 1968. Caloric content of the standing crop of benthic and epibenthic invertebrates of St. Margaret's Bay, Nova Scotia. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 25:1803–1811.
- Ciancio, J. E., and M. A. Pascual. 2006. Energy density of freshwater Patagonian organisms. *Ecologia Austral* 16:91–94.
- Clausen, A. P., and K. Putz. 2002. Recent trends in diet composition and productivity of gentoo, magellanic, and rockhopper penguins in the Falkland Islands. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 12:51–61.
- Clausen, A. P., and K. Putz. 2003. Winter diet and foraging range of gentoo penguins (*Pygoscelis papua*) from Kidney Cove, Falkland Islands. *Polar Biology* 26:32–40.
- Craig, J. F., M. J. Kenley, and J. F. Talling. 1978. Comparative estimations of the energy content of fish tissue from bomb calorimetry, wet oxidation, and proximate analysis. *Freshwater Biology* 8:585–590.
- Croxall, J. P., P. A. Prince, A. Baird, and P. Ward. 1985. The diet of southern rockhopper penguin *Eudyptes chrysocome* at Beauchene Island, Falkland Islands. *Journal of Zoology (London)* 206:485–496.
- Eder, L. B., and M. N. Lewis. 2005. Proximate composition and energetic value of demersal and pelagic prey species from the SW Atlantic Ocean. *Marine Ecology Progress Series* 291:43–52.
- Frere, E., P. Gandini, and V. Lichstein. 1996. Variación latitudinal en la dieta del pinguino de magallanes *Spheniscus magellanicus*. [Latitudinal variation in the diet of the magellanic penguin *Spheniscus magellanicus*.] *Omitología Neotropical* 7:35–41.
- Harris, M., and J. R. G. Hislop. 1978. The food of young puffins *Fratercula arctica*. *Journal of Zoology (London)* 185:213–236.
- Hartman, K. J., and S. B. Brandt. 1995. Estimating energy density of fish. *Transactions of the American Fisheries Society* 124:347–355.
- Hartman, K. J., and F. J. Margraf. 1993. Evidence of predatory control of yellow perch (*Perca flavescens*) recruitment in Lake Erie, U.S.A. *Journal of Fish Biology* 42:109–119.
- Harvey, C. J., P. C. Hanson, T. E. Essington, P. B. Brown, and J. F. Kitchell. 2002. Using bioenergetics models to predict stable isotope ratios in fishes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59:115–124.
- Hilborn, R., and M. Mangel. 1997. *The ecological detective: confronting models with data*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Hill, D. K., and J. J. Magnuson. 1990. Potential effects of global climate warming on the growth and prey consumption of Great Lakes fish. *Transactions of the American Fisheries Society* 119:265–275.
- Ivanovic, M. L., and N. E. Brunetti. 1994. Food and feeding of *Illex argentinus*. *Antarctic Science* 6:185–193.
- Kitchell, J. F., D. J. Stewart, and D. Weininger. 1977. Applications of a bioenergetics model to perch (*Perca flavescens*) and walleye (*Stizostedion vitreum*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 34:1922–1935.
- Koen-Alonso, M., and P. Yodzis. 2005. Multispecies modeling of some components of the marine community of northern and central Patagonia, Argentina. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62:1490–1512.
- Linhart, H., and W. Zucchini. 1986. *Model selection*. Wiley, New York.
- Lomovasky, B. J., E. Morricconi, and J. Calvo. 2001. Energetics variation of the striped clam *Eurhomalea exalbida* (Chemnitz, 1795) in Ushuaia Bay, Beagle

- Channel (54°50'S). *Journal of Shellfish Research* 20:1089–1094.
- Millones, A., E. Frere, and P. Gandini. 2005. The diet of the red-legged cormorant (*Phalacrocorax gaimardi*) in the Ría Deseado, Santa Cruz, Argentina. *Ornitología Neotropical* 16:519–527.
- Ney, J. J. 1993. Bioenergetics modeling today: growing pains on the cutting edge. *Transactions of the American Fisheries Society* 122:736–748.
- Pascual, M. A., and J. E. Ciancio. 2007. Introduced anadromous salmonids in Patagonia: risks, uses, and a conservation paradox. Pages 333–353 in T. M. Bert, editor. *Ecological and genetic implications of aquaculture activities*. Springer, The Netherlands.
- Pedersen, J., and J. R. G. Hislop. 2001. Seasonal variations in the energy density of fishes in the North Sea. *Journal of Fish Biology* 59:380–389.
- Rand, P. S., D. J. Stewart, P. W. Seelbach, M. L. Jones, and L. R. Wedge. 1993. Modeling steelhead population energetics in Lakes Michigan and Ontario. *Transactions of the American Fisheries Society* 122:977–1001.
- Romero, M. C., G. A. Lovrich, and F. Tapella. 2006. Seasonal changes in dry mass and energetic content of *Munida subrugosa* (Crustacea: Decapoda) in the Beagle Channel, Argentina. *Journal of Shellfish Research* 25:101–106.
- Ruzycki, J. R., D. A. Beauchamp, and D. L. Yule. 2003. Effects of introduced lake trout on native cutthroat trout in Yellowstone Lake. *Ecological Applications* 13:23–37.
- Schultz, E. T., and D. O. Conover. 1997. Latitudinal differences in somatic energy storage: adaptive responses to seasonality in an estuarine fish (Atherinidae: *Menidia menidia*). *Oecologia* 109:516–529.
- Stewart, D. J., and M. Ibarra. 1991. Predation and production by salmonid fishes in Lake Michigan, 1978–88. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48:909–922.
- Tirelli, V., D. Borme, F. Tulli, M. Cigar, S. Fonda Umani, and S. B. Brandt. 2006. Energy density of anchovy *Engraulis encrasicolus* L. in the Adriatic Sea. *Journal of Fish Biology* 68:982–989.
- Trudel, M., and J. B. Rasmussen. 2001. Predicting mercury concentration in fish using a mass balance model. *Ecological Applications* 11:517–529.
- Unwin, M. J., M. T. Kinnison, and T. P. Quinn. 1999. Exceptions to semelparity: postmaturation survival, morphology, and energetics of male Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 56:1172–1181.
- Wanless, S., M. P. Harris, P. Redman, and J. R. Speakman. 2005. Low energy values of fish as a probable cause of a major seabird breeding failure in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series* 294:1–8.
- Wholer, O. C., A. R. Giussi, S. García, F. Sánchez, J. Hansen, H. D. Cordo, G. Alvarez Colombo, S. Incorvaia, R. Reta, and V. Abachián. 1997. Resultados de las campañas de evaluación de peces australes demersales efectuada en el verano de 1997. [Results of the evaluations of demersal Southern Hemisphere fishes in the summer of 1997.] Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero Technical Report 24.

## Stable isotope profiles of partially migratory salmonid populations in Atlantic rivers of Patagonia

J. E. CIANCIO\*†, M. A. PASCUAL\*‡, F. BOTTO§,  
M. AMAYA-SANTI||, S. O'NEAL¶, C. RIVA ROSSI\*  
AND O. IRIBARNE§

\*Centro Nacional Patagónico, CONICET, Blvd Brown S/N, Puerto Madryn, 9120, Chubut, Argentina, ‡Universidad Nacional de la Patagonia SJB, 9120, Chubut, Argentina, §Laboratorio de Ecología, FCEyN, UNMDP and CONICET, CC 573, Correo Central, B7600WAG, Mar del Plata, Argentina, ||Subsecretaria de Pesca y Actividades Portuarias de Santa Cruz, Avellaneda 801, CP Río Gallegos 9400, Santa Cruz, Argentina and ¶Flathead Lake Biological Station, The University of Montana, Polson, Montana, U.S.A.

(Received 15 May 2007, Accepted 8 February 2008)

In the present study, profiles of stable isotope composition were characterized for two species with partially migratory populations in rivers along the latitudinal gradient of Patagonia, brown trout *Salmo trutta* and rainbow trout *Oncorhynchus mykiss*. The effects of factors (e.g. ontogeny of fishes, location, species and fasting) that may influence the stable isotope analysis (SIA) were evaluated, as was SIA evaluated as a tool to assign individual fish to their corresponding ecotype. Anadromous fishes exhibited enriched  $\delta^{15}\text{N}$  ( $15.2 \pm 1.0\text{‰}$ ; mean  $\pm$  s.d.) and  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-19.2 \pm 1.3\text{‰}$ ) relative to resident fishes'  $\delta^{15}\text{N}$  ( $8.8 \pm 1.1\text{‰}$ ) and  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-23.2 \pm 2.5\text{‰}$ ). For both species, the difference in  $\delta^{15}\text{N}$  was larger between resident (range 6.8–10.7‰) and anadromous (range 14.3–17.8‰) fishes than that in  $\delta^{13}\text{C}$ . Values of  $\delta^{13}\text{C}$ , while not as dramatically contrasting in rainbow trout, provided a powerful anadromy marker for brown trout in the region. Increases were found in both  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  during the spawning migration of anadromous rainbow trout, most likely due to fasting. Differences in stable isotopes between location, size and species were found, suggesting different stable isotopes base levels in freshwater environments and different trophic levels and feeding location of anadromous populations. The SIA was demonstrated as a powerful tool for ecotype discrimination in Patagonian Rivers, overriding any effect of sampling location, size or species.

© 2008 The Authors

Journal compilation © 2008 The Fisheries Society of the British Isles

Key words: anadromy; Patagonia; salmon; stable isotope analysis.

### INTRODUCTION

The expression of anadromy in salmonids is driven by a trade-off between higher growth and fecundity, resulting from the exploitation of abundant marine resources, and lower survival associated with the physiological costs and predation risk of marine migrations (McDowall, 2001). In some species of salmonids, anadromy is facultative; populations can be monomorphic,

†Author to whom correspondence should be addressed. Tel.: +542965451024 ext. 288; fax: +542965451543; email: [uncianci@cenpat.edu.ar](mailto:uncianci@cenpat.edu.ar)

composed exclusively of either anadromous or non-anadromous individuals, or polymorphic, also known as partially migratory, composed of both anadromous and non-anadromous individuals (Busby *et al.*, 1996).

Lakes and rivers of Patagonia have been stocked throughout the past 100 years with exotic salmonids, including species which are typically anadromous and others with facultative anadromy (Pascual *et al.*, 2002; Pascual & Ciancio, 2007). This work is focused on two species that developed partially anadromous populations in Argentinean Patagonia: rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) of the Santa Cruz River (Pascual *et al.*, 2001) and brown trout *Salmo trutta* (L.) of the Gallegos and Grande Rivers. There is growing evidence for partially anadromous species that intra-population variation for expressing anadromy may be closely related to habitat differences in fresh or salt water, rather than only due to genetic variation between alternative forms (Riva Rossi *et al.*, 2007). The expression of partial anadromy in three different rivers of southern Patagonia provides a remarkable setting for contrasting life-history responses to environmental influences at the individual, population and interpopulation levels. Typical questions relate to identifying 'triggers' for the expression of anadromy in different rivers and for different species, and the specific ocean conditions met by species inhabiting particular rivers. From a more practical viewpoint, the need often arises to verify anadromy in recently discovered populations of unknown origin (Ciancio *et al.*, 2005), requiring tools to discriminate anadromous from resident individuals (Doucett *et al.*, 1999a, b; Charles *et al.*, 2004).

Many techniques have been used to identify individual salmonids that migrate to and from the marine environment in the North Pacific and Atlantic Oceans (Doucett *et al.*, 1999a), including the use of scale and otolith growth pattern analysis, stable isotope analysis (SIA) and strontium to calcium ratios (Sr:Ca) in otoliths (Kalish, 1990; Kline *et al.*, 1998; Doucett *et al.*, 1999a; Charles *et al.*, 2004; Curry, 2005). In Patagonia, scale patterns and otolith Sr:Ca ratios have been successfully used to determine and describe the life history of anadromous and resident individuals of Santa Cruz River rainbow trout (Pascual *et al.*, 2001; Riva Rossi *et al.*, 2007). The use SIA to detect anadromy, on the other hand, is an accurate and relatively inexpensive method, based on the existence of differences between stable isotope ratios of marine and freshwater biotas (McCarthy & Waldron, 2000; Rubenstein & Hobson, 2004). This technique has been used in South America to verify anadromy in Chinook salmon *Oncorhynchus tshawytscha* (Walbaum) spawning in the Santa Cruz River basin (Ciancio *et al.*, 2005). In the present study, SIA was used to: (1) characterize the profiles of stable isotope composition of two species with sympatric anadromous-resident ecotypes in rivers along a latitudinal gradient in Patagonia, (2) evaluate the effect of factors that may influence SIA, *i.e.* species, river of origin, age, size and fasting and (3) assess the value of SIA as a tool to assign individual fish to their corresponding ecotype.

## MATERIALS AND METHODS

### SAMPLE AREA AND COLLECTION

During 2001–2006, fishes were collected from four different rivers along the Atlantic coast of Patagonia, covering a latitude range from 41 to 54° S (Fig. 1): non-anadromous

rainbow trout from the Negro River (average annual discharge  $845 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ;  $41^\circ \text{ S}$ ), partially migratory rainbow trout from the Santa Cruz River ( $700 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ;  $50^\circ \text{ S}$ ), partially migratory brown trout from the Gallegos River ( $38 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ;  $52^\circ \text{ S}$ ) and partially migratory brown trout from the Grande River ( $40 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ;  $54^\circ \text{ S}$ ). Fishes were captured using a combination of rod and reel, gillnets and electrofishing. Fork length ( $L_F$ ) and mass of adult fishes were recorded except in the Grande River where  $L_F$  and mass were back-calculated from scale measurements.

Approximately 50 g of dorsal muscle (or muscle from the head in the case of the Grande River) was extracted from each individual and preserved frozen during transport to the laboratory. For ecotype identification and age determination, scales were removed from both sides of the fish from an area located below the anterior margin of the dorsal fin, approximately five scale rows above the lateral line. Three scales were cleaned from each of the fish collected; impressions were made on acetate sheets and inspected on a microfiche reader. Fishes were initially assigned to resident and anadromous ecotypes by inspection of growth patterns on the scales (Davis & Light, 1985; Richard & Bagliniere, 1990). All resident fishes from the Grande River were juveniles ( $<100 \text{ mm } L_F$ ) and were thus unambiguously assigned to the resident ecotype. Validation of ecotype assignments was provided by two independent analyses: profiles of Sr:Ca in otoliths of Santa Cruz rainbow trout ( $n = 5$ ; Riva Rossi *et al.*, 2007) which allowed for unambiguous classification of anadromy, and growth patterns in the scales from five anadromous rainbow trout captured at sea.

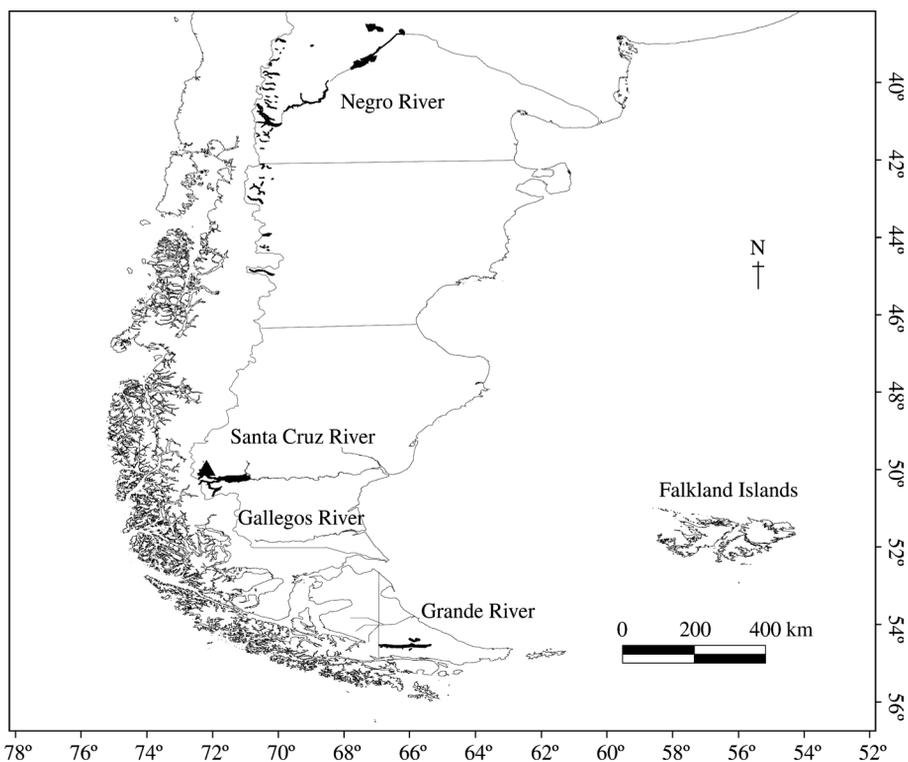


FIG. 1. Location of rivers sampled in Patagonia (Argentina).

## STABLE ISOTOPE ANALYSIS

Carbon and Nitrogen SIA were conducted on dorsal muscle from 119 fishes from the main Atlantic-draining rivers of Patagonia. Samples were collected during the years 2001–2006 and included 90 rainbow trout (10 from the Negro River and 80 from the Santa Cruz River) and 29 brown trout (16 from the Gallegos River and 13 from the Grande River; Fig. 1). Samples were dried at 60°C for 48 h and ground to a fine powder. All samples were analysed for C and N content and stable isotopic signatures at the Stable Isotope Facility, University of California, Davis, U.S.A. The stable isotope ratios are expressed as  $\delta$  values as ‰:  $\delta X = 10^3 [(R_{\text{sample}}/R_{\text{standard}}) - 1]$ , where  $X$  is  $^{13}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}$  and  $R$  is the corresponding ratio  $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$  or  $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$ . Standards used were Vienna Pee Dee belemnite for C and  $\text{N}_2$  for N.

## DATA ANALYSIS

All statistical analyses were carried out using the R software package 6.0 (<http://www.r-project.org/>). Variation in isotope ratios in consumers may result from the trophic level at which they feed, as well as from spatial and temporal changes in the isotopic composition at the base of the food web (Michener & Schell, 1994). Therefore, isotopic signatures are expected to vary not only between ecotypes but also between species and between rivers for a given ecotype. To evaluate the importance of such effects in Patagonian fishes, isotope signatures were compared for all combinations of species, rivers and ecotypes available, and for which appropriate data were available using a two-way ANOVA. Prior to analysis, the assumptions of normality and homoscedasticity of residuals were tested using Kolmogorov–Smirnov (KS) and Levene tests, respectively. Because  $\delta^{13}\text{C}$  data did not meet these assumptions, these data were transformed using the reciprocal transformation. Residuals of  $\delta^{15}\text{N}$  were normal and homoscedastic, so data were not transformed.

The full segregation between rainbow and brown trout in the rivers analysed did not allow the separation of the effects of river and of species. Mean  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  values were therefore analysed as a function of ecotype (anadromous or resident) in three species–river complexes: Santa Cruz River rainbow trout (OmSC), Gallegos River brown trout (StGa) and Grande River brown trout (StGr). *A priori* planned comparison contrasts were used to test differences between anadromous and resident river complexes and between ecotypes from different species. Afterwards, *t*-tests were used to compare isotope signatures of resident rainbow trout in the Negro River (only resident fish inhabit this river) with those of resident rainbow trout of the Santa Cruz River.

Fishes may change their diet throughout their ontogeny and growth (Keeley & Grant, 2001), and this could be reflected in their stable isotopic signature (Menard *et al.*, 2007). To evaluate changes during ontogeny, regressions between stable isotopic signatures and  $L_F$  were developed for each ecotype within each species–river complex and for anadromous brown trout (Gallegos and Grande Rivers).  $\delta^{15}\text{N}$  in anadromous rainbow and  $\delta^{13}\text{C}$  in anadromous brown trout showed a significant relationship with  $L_F$ . For these two cases, the joint effect of  $L_F$  and categorical variables (age or river) was analysed with ANCOVA. First, ANCOVA was used to account for the effect of age (categorical variable) in analysing the relationship between  $\delta^{15}\text{N}$  (dependant variable) and  $L_F$  (covariate) in Santa Cruz River anadromous rainbow trout. Second, an ANCOVA was used to account for the effect of river of origin (categorical variable) in analysing the relationship between  $\delta^{13}\text{C}$  (dependant variable) and  $L_F$  (covariate) in anadromous brown trout from the Grande and Gallegos Rivers. As normality and homoscedasticity assumptions were met, data were tested untransformed.

Fasting of anadromous fishes during the reproductive migration may also affect stable isotopic signatures (Doucett *et al.*, 1999c). To test for such an effect in Patagonian salmonids, the relationship between stable-isotope ratio and month of in-river catch was tested using linear regressions. This analysis was performed for anadromous rainbow trout only, which has a well-defined run timing and long overwintering (Riva Rossi *et al.*, 2003) as brown trout exhibit multiple runs and the time each fish had spent in fresh water is unknown.

## RESULTS

The  $L_F$  of fishes analysed ranged from 140 to 410 mm for resident rainbow trout, from 422 to 830 mm for anadromous rainbow trout, from 40 to 430 mm for resident brown trout and from 415 to 860 mm for anadromous brown trout. Overall, fishes were clearly segregated into two distinct groups in terms of their combined  $\delta^{13}\text{C}$ – $\delta^{15}\text{N}$  signatures (Fig. 2). The first group, which included fishes with resident scale patterns and brown trout juveniles, exhibited isotopic signatures typical of freshwater environments ( $\delta^{15}\text{N}$   $8.8 \pm 1.1\text{‰}$  and  $\delta^{13}\text{C}$   $-23.2 \pm 2.5\text{‰}$  mean  $\pm$  s.d.; Fry & Sherr 1984; Michener & Schell, 1994), and was significantly  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  depleted compared to the second group (ANOVA,  $F_{1,99}$   $\delta^{15}\text{N}$   $P < 0.001$  and  $\delta^{13}\text{C}$   $P < 0.001$ ). The second group was significantly enriched, exhibited marine  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  signatures ( $\delta^{15}\text{N}$   $15.2 \pm 1.0\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$   $-19.2 \pm 1.3\text{‰}$ ) and included anadromous fishes, fishes captured at sea ( $\delta^{15}\text{N}$   $14.9 \pm 1.9\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$   $-18.7 \pm 0.8\text{‰}$ ), and fishes known to be anadromous by Sr:Ca ratios ( $\delta^{15}\text{N}$   $15.4 \pm 0.2\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$   $-19.2 \pm 0.8\text{‰}$ ). Four brown trout, originally classified as resident, had an unusual combination of marine  $\delta^{15}\text{N}$  ( $14.2 \pm 0.6\text{‰}$ ) and freshwater  $\delta^{13}\text{C}$  ( $-30.4 \pm 0.2\text{‰}$ ) values (Fig. 2).

A *priori* planned comparisons showed that for all rivers and species, the anadromous ecotype was enriched in both  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  as compared to their resident counterpart (Table I). There were also some differences in enrichment levels between species and river complexes within ecotypes. Within the resident ecotype, Santa Cruz River rainbow trout were significantly enriched in  $\delta^{13}\text{C}$  compared with brown trout from both the Grande and Gallegos Rivers, but no significant differences were found between the latter two populations. Resident brown trout from the Gallegos River were significantly enriched in  $\delta^{15}\text{N}$  relative to resident Santa Cruz River rainbow trout, and the latter were significantly enriched relative to resident brown trout from the Grande River.

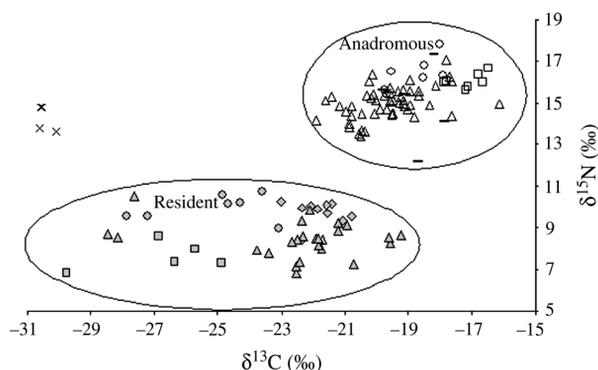


FIG. 2. Stable carbon and nitrogen isotopes plot. The first group ( $\delta^{15}\text{N}$   $8.8 \pm 1.1\text{‰}$  and  $\delta^{13}\text{C}$   $-23.2 \pm 2.5\text{‰}$ , mean  $\pm$  s.d.) is significantly  $^{13}\text{C}$  and  $^{15}\text{N}$  depleted (enriched group,  $15.2 \pm 1.0\text{‰}$ ,  $\delta^{13}\text{C}$   $-19.2 \pm 1.3\text{‰}$ ). The first group included fishes of both species of freshwater origin, whereas fishes in the second group included marine origin fishes. Anadromous: rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* Santa Cruz River ( $\Delta$ ), brown trout *Salmo trutta* Gallegos River ( $\circ$ ), brown trout Grande River ( $\square$ ) and rainbow trout marine capture ( $\text{—}$ ). Residents: rainbow trout Negro River ( $\diamond$ ), rainbow trout Santa Cruz River ( $\Delta$ ), brown trout Gallegos River ( $\ominus$ ) and brown trout Grande River ( $\boxplus$ ). Gallegos River brown trout were plotted separately ( $\times$ ).

TABLE I. Results of planned comparisons of two-way ANOVA (d.f. = 1,19). Below the diagonal are results for  $\delta^{13}\text{C}$  comparisons and above the diagonal are results for  $\delta^{15}\text{N}$  comparisons

	Species and river complexes	Mean		Anadromous			Resident		
		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	StGa	StGr	OmSC	StGa	StGr	OmSC
Anadromous	StGa	-18.9	16.4	—	0.42	***	***		
	StGr	-17.9	16.1	0.03	—	***		***	
	OmSC	-19.6	15.0	0.14	***	—			***
Resident	StGa	-25.1	9.9	***			—	***	0.02
	StGr	-26.7	7.6		***		0.19	—	***
	OmSC	-22.5	8.4			***	***	***	—

OmSC, rainbow trout Santa Cruz River; StGa, brown trout Gallegos River; StGr, brown trout Grande River.

\*\*\* $P < 0.001$ .

Resident rainbow trout from the Negro River were significantly enriched in  $\delta^{15}\text{N}$  relative to the Santa Cruz River resident rainbow trout ( $t$ -test,  $P < 0.05$ ) (Fig. 2). Within the anadromous ecotype, brown trout from the Grande River were enriched in  $\delta^{13}\text{C}$  compared with both Gallegos River brown and Santa Cruz River rainbow trout, but no significant differences were found between the latter two populations. For  $\delta^{15}\text{N}$ , anadromous brown trout from the Gallegos and Grande Rivers were significantly enriched relative to Santa Cruz River rainbow trout though no significant differences were found between the former two populations (Table I).

A positive correlation between stable isotopes signatures and  $L_F$  was found for both  $\delta^{15}\text{N}$  ( $r^2 = 0.6$ ,  $P < 0.05$ ) and  $\delta^{13}\text{C}$  ( $r^2 = 0.62$ ,  $P < 0.05$ ) in resident rainbow trout from the Negro River but not in resident rainbow trout from the Santa Cruz River.  $\delta^{15}\text{N}$  increased significantly with  $L_F$  in Grande River anadromous brown trout ( $r^2 = 0.68$ ,  $P < 0.05$ ).  $\delta^{15}\text{N}$  was also positively correlated to  $L_F$  of Santa Cruz River anadromous rainbow trout ( $r^2 = 0.68$ ,  $P < 0.05$ ), though there was no evidence for an additional effect on enrichment of age (ANCOVA, d.f. = 4,44,  $P > 0.05$  differences in slopes and intercepts). As a group, anadromous brown trout were significantly enriched in  $\delta^{13}\text{C}$  according to  $L_F$  ( $r^2 = 0.03$ ,  $P < 0.05$ ; Fig. 3). The relationship between  $\delta^{13}\text{C}$  and  $L_F$  for this species was similar between the Grande and Gallegos River populations (ANCOVA, d.f. = 1,10,  $P > 0.05$  for differences in slopes and intercepts), with no apparent river effect.

Significant increases in both  $\delta^{15}\text{N}$  ( $r^2 = 0.09$ ,  $P < 0.05$ ) and  $\delta^{13}\text{C}$  ( $r^2 = 0.21$ ,  $P < 0.001$ ) were found in Santa Cruz River rainbow trout caught in the course of the overwintering period between February and October (Fig. 4).

## DISCUSSION

The overall stable isotope signatures reported in this study for rainbow and brown trout in Atlantic rivers of Patagonia are consistent with those of native

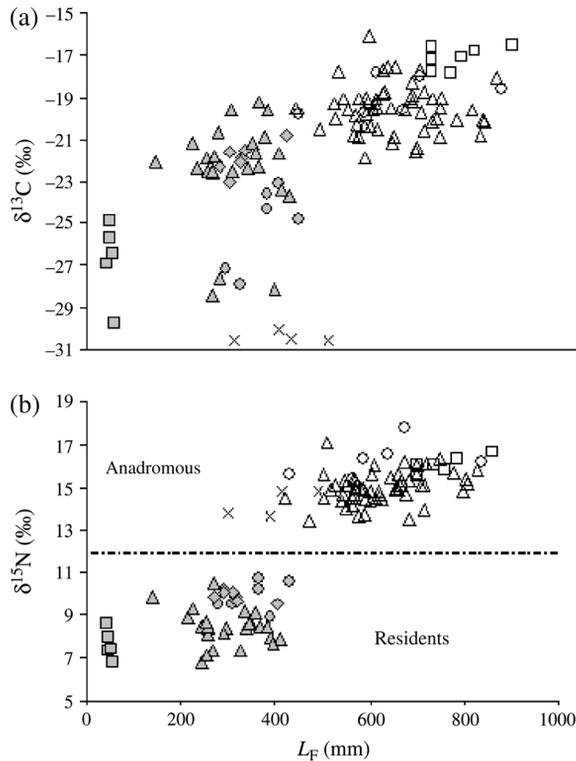


FIG. 3. Relationship between fork length ( $L_F$ ) and (a)  $\delta^{13}\text{C}$  and (b)  $\delta^{15}\text{N}$  (see Fig. 2). Rainbow trout marine captures are not included. (b) Line separates anadromous from freshwater fishes in  $\delta^{15}\text{N}$  plot.

populations from the northern hemisphere, with the expected enriched  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  in anadromous fishes as compared to resident fishes (Fig. 5). In general, anadromous fishes of all species (including previously reported exotic Chinook salmon; Ciancio *et al.*, 2005) constitute a clearly distinct group with respect to both  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  levels, both exhibiting low variability within groups. The SIA has previously been successfully applied to assign these same anadromous species to distinct trophic levels (Ciancio *et al.*, 2008). The SIA presented herein, however, clearly differentiates anadromous fishes from their resident counterparts. Resident groups, on the other hand, display larger variability in their isotopic signatures, in particular with respect to  $\delta^{13}\text{C}$  levels. Differences between ecotypes reported in previous studies were particularly strong for  $\delta^{13}\text{C}$  (Charles *et al.*, 2004, 2006; Curry, 2005). On the other hand, in the present study, a particularly strong contrast between ecotypes was found for  $\delta^{15}\text{N}$  (Fig. 5), with differences between the most enriched resident individual and the most depleted anadromous individual exceeding 3‰. Anadromous fishes of Patagonia are consistently enriched in  $\delta^{15}\text{N}$  compared with northern hemisphere populations (Fig. 5). In particular, anadromous rainbow trout are enriched with respect to North American steelhead (*O. mykiss*). Santa Cruz rainbow trout have a particular life cycle, with several short ocean migrations

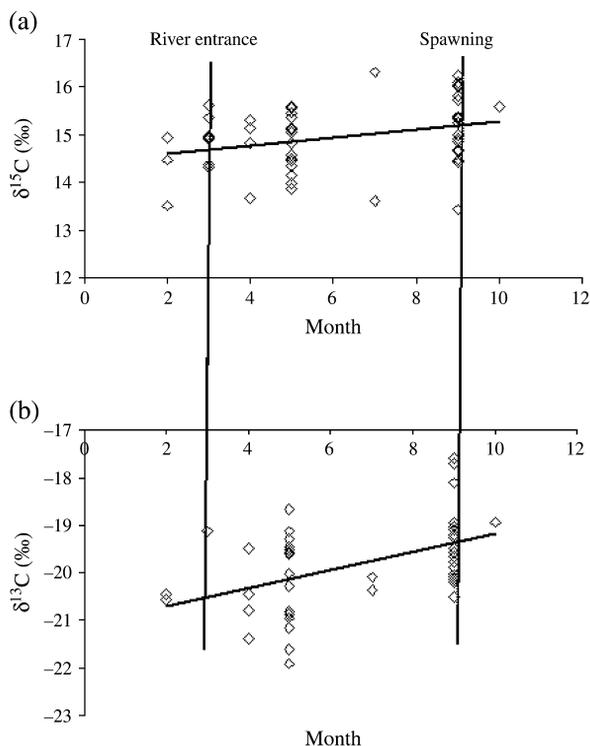


FIG. 4. Effect of fasting during reproductive migration of anadromous rainbow trout on (a)  $\delta^{15}\text{N}$  and (b)  $\delta^{13}\text{C}$  in dorsal muscle tissue. Significant increases in  $\delta^{15}\text{N}$  ( $r^2 = 0.09$ ,  $P < 0.05$ ) and  $\delta^{13}\text{C}$  ( $r^2 = 0.21$ ,  $P < 0.001$ ) were observed. The curves were fitted: (a)  $y = 0.819x \pm 14.45$  and (b)  $y = 0.1869x - 21.064$ .

during their lifetime and a more coastal distribution (Pascual *et al.*, 2001; Riva Rossi *et al.*, 2007), very different from the oceanic distribution of North Pacific steelhead (Kaeriyama *et al.*, 2004). Enriched  $\delta^{15}\text{N}$  levels are characteristic of the Patagonian Continental Shelf (Ciancio *et al.*, 2008).

Resident rainbow trout of both the Negro and the Santa Cruz Rivers are enriched in  $\delta^{13}\text{C}$  with respect to resident brown trout of both the Gallegos and the Grande Rivers. This difference could be due in part to species-specific differences, but the rivers themselves are very different and may have characteristic isotope signatures. Whereas the former two are large rivers ( $700\text{--}845\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$  discharge) where endogenous production may be significant, the two brown trout rivers are smaller ( $38\text{--}40\text{ m}^3\text{ s}^{-1}$  discharge) and may have a much larger input of headwater nutrients and a stronger stable isotope signature due to these terrestrial inputs (Doucett *et al.*, 1996). Resident rainbow trout from the Negro River are  $\delta^{15}\text{N}$  enriched with respect to resident rainbow trout from the Santa Cruz River (Fig. 2). There are two possible explanations for the observed pattern: longer food chains, as there are 10 latitudinal degrees between rivers, or enriched  $\delta^{15}\text{N}$  at the base of the food web due to natural conditions or enrichment due to human activities (Lake *et al.*, 2001).

Ontogenetic differences in isotope signatures were found for different species and ecotypes. Anadromous rainbow trout from the Santa Cruz River and

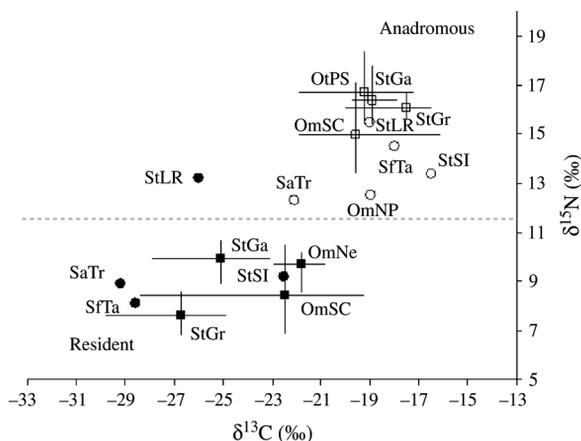


FIG. 5.  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  plot of Patagonian anadromous and resident populations ( $\square$ ,  $\blacksquare$ ) showing ranges and populations of reference fishes ( $\circ$ ,  $\bullet$ ). Resident ( $\blacksquare$ ,  $\bullet$ ) and anadromous ( $\square$ ,  $\circ$ ) fishes are shown. Species-river complexes are the same as those in Table I for Patagonian Rivers. Populations are: OtPS, *Oncorhynchus tshawytscha* from Patagonian Shelf (Ciancio *et al.*, 2005); StLR, *Salmo trutta* from La Roche Brook (Charles *et al.*, 2006); StSI, *S. trutta* from England and Ireland (McCarthy & Waldron, 2000); SfTa, *Salvelinus fontinalis* from Tabusinac River (Doucett *et al.*, 1999a); SaTr, *Salvelinus alpinus* Riviere de la Trinite (Doucett *et al.*, 1999a); OmNP, *Oncorhynchus mykiss* North Pacific (Kaeriyama *et al.*, 2004).

resident trout rainbow from the Negro River showed enriched  $\delta^{15}\text{N}$  with size, which is likely to reflect increasing trophic level occurring with growth. Anadromous brown trout showed an enrichment of  $\delta^{13}\text{C}$  with size, which may reflect different feeding areas for older, larger fish. Resident fishes from the Gallegos River displayed enriched  $\delta^{15}\text{N}$  with respect to resident fishes from the Grande River. This may reflect river-specific differences but may well be due to a lower trophic position of the latter, which were all juveniles. Four brown trout from the Gallegos River had an unusual combination of marine  $\delta^{15}\text{N}$  and freshwater  $\delta^{13}\text{C}$  isotope signatures. All these were mid-size fish ranging from 300 to 490 mm and weighing <1 kg. The exceptional stable isotopic signatures of these fish could be due to estuary feeding for a short period of time (Elliott, 1994). McCarthy & Waldron (2000) found similar stable isotope patterns in brown trout sampled in Loch Eck, in Scotland, U.K., concluding that they had been feeding in a brackish or marine environment.

The long river overwintering in Santa Cruz anadromous rainbow trout affects their isotopic signatures, as reflected by increases in both  $\delta^{15}\text{N}$  and  $\delta^{13}\text{C}$  between February and October. Isotopic enrichment can be explained by the fact that animals 'eat themselves' during fasting (Hobson *et al.*, 1993; Estrada *et al.*, 2005). The enrichment of  $\delta^{13}\text{C}$  was stronger than that of  $\delta^{15}\text{N}$ . These results are similar to those found by Doucett *et al.* (1999c) for Atlantic salmon *Salmo salar* (L.). Atlantic salmon red muscle shows no changes in  $\delta^{15}\text{N}$  but significant enrichment in  $\delta^{13}\text{C}$  during upriver migration most likely due to continued reductions in lipids levels (Doucett *et al.*, 1999c). Lipids are  $\delta^{13}\text{C}$  isotopically depleted relative to other tissue components (DeNiro & Epstein, 1977) and are consumed by anadromous salmonids as fuel during migration. Spawning fishes

probably used much of their lipids reserves on spawning migration and gamete production.

While species, river of origin, overwintering and ontogeny all appear to significantly affect isotopic signatures, the effect of ecotype is overriding for both species across samples. As populations expand in rivers of Patagonia and new populations are being discovered, SIA can become an effective tool for identifying anadromy and residency. Applications include verifying anadromy in newly discovered spawning populations and assessing the relative reproductive contribution of sympatric anadromous and freshwater-resident fishes to progeny through SIA of eggs or alevins (Curry, 2005). In particular, values of  $\delta^{15}\text{N}$  were distinct and non-overlapping between ecotypes for all species and rivers (Fig. 5), providing a unique marker for anadromy in new target populations of brown and rainbow trout in Atlantic Rivers. Values of  $\delta^{13}\text{C}$ , while not as dramatically contrasting in rainbow trout, provide a powerful marker for brown trout in the same region. Meanwhile, the agreement of these data with those of other species and from other parts of the world points to the analysis of the combined value of  $\delta^{13}\text{C}$  and  $\delta^{15}\text{N}$  as a more universal tool to identify anadromy, with potential applications to rivers in a wider region around Tierra del Fuego and along the Pacific coast of southern Chile.

We thank M. García, P. Fernandez, L. Pellanda, G. Guglielminetti, S. Pittaluga, several fishermen from Piedra Buena, Grande and Gallegos Rivers for their help with sample collection, and D. Harris for stable isotope analysis. This work was supported by grants from the Universidad Nacional de la Patagonia Austral (PI 29/B056) and ANPCyT (PICT 02-11818) to M.A.P., and from the Universidad Nacional de Mar del Plata and Fundación Antorchas (No 53900-13) to O.I.

## References

- Busby, P. J., Wainwright, T. C., Bryant, G. J., Lierheimer, L., Waples, R. S., Waknitz, F. W. & Lagomarsino, I. V. (1996). Status review of west coast steelhead from Washington, Idaho, Oregon and California. *NOAA Technical Memorandum NMFS-NWFSC-27*.
- Charles, K., Roussel, J. & Cunjak, R. A. (2004). Estimating the contribution of sympatric anadromous and freshwater resident brown trout to juvenile production. *Marine and Freshwater Research* **55**, 185–191. doi: 10.1071/MF03173
- Charles, K., Roussel, J. M., Lebel, J. M., Bagliniere, J. L. & Ombredane, D. (2006). Genetic differentiation between anadromous and freshwater resident brown trout (*Salmo trutta* L.): insights obtained from stable isotope analysis. *Ecology of Freshwater Fish* **15**, 255–263. doi: 10.1111/j.1600-0633.2006.00149.x
- Ciancio, J. E., Pascual, M. A., Lancelotti, J., Riva Rossi, C. M. & 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**, 217–225. doi: 10.1007/s10641-005-0208-1
- 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**, 788–798.
- Curry, R. A. (2005). Assessing the reproductive contributions of sympatric anadromous and freshwater resident brook trout. *Journal of Fish Biology* **66**, 741–757. doi: 10.1111/j.0022-1112.2005.00636.x

- Davis, N. D. & Light, J. T. (1985). Steelhead age determination techniques. *Fisheries Research Institute, Technical Report*. FRI-UW-8506. Seattle, WA: University of Washington.
- DeNiro, M. J. & Epstein, S. (1977). Mechanisms of carbon isotope fractionation associated with lipid synthesis. *Science* **197**, 261–263.
- Doucett, R. R., Power, G., Barton, D. R., Drimmie, R. J. & Cunjak, A. R. (1996). Stable isotope analysis of nutrient pathways leading to Atlantic salmon. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **53**, 2058–2066.
- Doucett, R. R., Hooper, W. & Power, G. (1999a). Identification of anadromous and nonanadromous adult brook trout and their progeny in the Tabusintac River, New Brunswick, by means of multiple-stable-isotope analysis. *Transactions of the American Fisheries Society* **128**, 278–288.
- Doucett, R. R., Power, M., Power, G., Caron, F. & Reist, J. D. (1999b). Evidence for anadromy in a southern relict population of Arctic charr from North America. *Journal of Fish Biology* **55**, 84–93.
- Doucett, R. R., Booth, R. K., Power, G. & McKinley, R. S. (1999c). Effects of the spawning migration on the nutritional status of anadromous Atlantic salmon (*Salmo salar*): insight from stable-isotope analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **56**, 2172–2180.
- Elliott, J. M. (1994). *Quantitative Ecology and the Brown Trout*. New York: Oxford University Press.
- Estrada, J. A., Lutcavage, M. & Thorrold, S. R. (2005). Diet and trophic position of Atlantic bluefin tuna (*Thunnus thynnus*) inferred from stable carbon and nitrogen isotope. *Marine Biology* **147**, 37–45. doi: 10.1007/s00227-004-1541-1
- Fry, B. & Sherr, E. B. (1984). Delta <sup>13</sup>C measurements as indicators of carbon flow in marine and freshwater ecosystems. *Contributions in Marine Science* **27**, 13–47.
- Hobson, K. A., Alisauskasand, R. T. & Clark, R. G. (1993). Stable nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analyses of diet. *The Condor* **95**, 388–394.
- Kaeriyama, M., Nakamura, M., Edpalina, R., Bower, J. R., Yamaguchi, M., Walker, R. V. & Myers, K. W. (2004). Change in the feeding ecology and trophic dynamics of Pacific salmon (*Oncorhynchus* spp.) in the central Gulf of Alaska relation to climate events. *Fisheries Oceanography* **13**, 197–207.
- Kalish, J. M. (1990). Use of otolith microchemistry to distinguish the progeny of sympatric anadromous and non-anadromous salmonids. *Fishery Bulletin* **88**, 657–666.
- Keeley, E. R. & Grant, J. W. A. (2001). Prey size of salmonid fishes in streams, lakes, and oceans. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 1122–1132.
- Kline, T. C. Jr, Wilson, W. J. & Goering, J. J. (1998). Natural isotope indicators of fish migration at Prudhoe Bay, Alaska. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **55**, 1494–1502.
- Lake, J. L., McKinney, R. A., Osterman, F. A., Pruell, R. J., Kiddon, J., Ryba, S. A. & Libby, A. D. (2001). Stable nitrogen isotopes as indicators of anthropogenic activities in small freshwater systems. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* **58**, 870–878.
- McCarthy, I. D. & Waldron, S. (2000). Identifying migratory *Salmo trutta* using carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Rapid Communications in Mass Spectrometry* **14**, 1325–1331.
- McDowall, R. M. (2001). Anadromy and homing: two life-history traits with adaptive synergies in salmonid fishes? *Fish and Fisheries* **2**, 78–85.
- Menard, F., Lorrain, A., Potier, M. & Marsac, F. (2007). Isotopic evidence of distinct feeding ecologies and movement patterns in two migratory predators (yellowfin tuna and swordfish) of the western Indian Ocean. *Marine Biology* **153**, 141–152.
- Michener, R. H. & Schell, D. M. (1994). Stable isotope ratios as tracers in marine aquatic food webs. In *Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science* (Lajtha, K. & Michener, R., eds), pp. 127–157. London: Blackwell.

- Pascual, M. A. & Ciancio, J. E. (2007). Introduced anadromous salmonids in Patagonia: risks, uses, and a conservation paradox. In *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities* (T. M. Bert, ed.), pp. 333–353. New York: Springer.
- Pascual, M. A., Bentzen, P., Riva Rossi, C., Mackey, G., Kinnison, M. T. & Walker, R. (2001). First documented case of anadromy in a population of introduced rainbow trout in Patagonia, Argentina. *Transactions of the American Fisheries Society* **130**, 53–67.
- Pascual, M. A., Macchi, P., Urbanski, J., Marcos, F., Riva Rossi, C. M., Novara, M. & Dell’Arciprete, O. P. (2002). Evaluating potential effects of exotic freshwater fish from incomplete species presence–absence data. *Biological Invasions* **4**, 101–113.
- Richard, A. & Bagliniere, J. L. (1990). Description et interprétation des écailles de truites de mer (*Salmo trutta* L.) de deux rivières de Basse-Normandie: l’orne et la Touques. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* **319**, 239–257.
- Riva Rossi, C. M., Arguimbau, M. & Pascual, M. A. (2003). The spawning migration of anadromous rainbow trout in the Santa Cruz River, Patagonia (Argentina) through radio-tracking. *Ecologia Austral* **13**, 151–159.
- Riva Rossi, C., Pascual, M. A., Babaluk, J. A., García-Asorey, M. & Halden, N. M. (2007). Intra-population variation in anadromy and reproductive life span in rainbow trout introduced in the Santa Cruz River, Argentina. *Journal of Fish Biology* **70**, 1–18.
- Rubenstein, D. R. & Hobson, K. A. (2004). From birds to butterflies: animal movement patterns and stable isotopes. *Trends in Ecology and Evolution* **19**, 256–263.